

# Influence du climat sur l'évolution de la population de tétras lyres *Tetrao tetrix* dans les Hautes-Fagnes de Belgique de 1967 à 1996

par

M. LONEUX<sup>1</sup>, J. LINDSEY<sup>2</sup> et J.C. RUWET<sup>3</sup>

**SUMMARY : Influence of the climate on the dynamics of the Black Grouse (*Tetrao tetrix*) population in the Belgian « Hautes-Fagnes » from 1967 to 1996.**

This study involves demographic data on the varying population size of Black Grouse living in the « Hautes-Fagnes » obtained during yearly spring censuses on their arenas. These are related to data on local meteorological conditions having a known influence on the survival of these birds during the various periods of the life cycle of the species. The data were modelled by POISSON multiple regression using the GLIM4 software. The dynamics studied cover a period of thirty years of censuses (1967-1996).

The predictions from the best statistical model follow the observed values exceptionally well. The variables best explaining the changes in population size of the Black Grouse in the « Hautes-Fagnes » are, in addition to the mother population : the climate during the previous two winters as measured by the mean of the minimum temperatures from 1 November to 31 March (negative effect) ; the climate close to the period of hatching, measured by the mean minimum temperature during the three weeks starting on 16 June (positive effect) and the total precipitation during the three weeks starting on 1 June (negative effect) ; the climate during incubation, measured by the total precipitation during four weeks starting on the 19 and 25 May (negative and positive effects, respectively) ; and the climate during September, measured by the total precipitation during this month (negative effect). All of these data involve the year preceding that being studied.

<sup>1</sup> Musée de Zoologie de l'ULg, quai Van Beneden, 22, B-4020 Liège.  
Michèle.Loneux@ulg.ac.be

<sup>2</sup> Biostatistics, Limburgs Universitair Centrum, B-3590 Diepenbeek, j.lindsey@luc.ac.be

<sup>3</sup> Laboratoire d'Ethologie et de Psychologie animale, Institut de Zoologie, quai Van Beneden, 22, B-4020 Liège. JC.Ruwet@ulg.ac.be

Black Grouse benefit from cold winters, standing badly the mild winters. This relationship is explained by the low level of their winter metabolism, adapted to a winter life based on long rests in igloos and short periods looking for food of low energy value. Winter acts as an elimination trial for the young grouse who do not yet have the adult weight. Later, this is also a crucial period of the life cycle of adults. Our results unquestionably confirm this for the population in « Hautes-Fagnes ».

Black Grouse benefit from a warm dry summer climate during the periods covering the first weeks of life of the chicks. For the total precipitation over the four weeks covering the incubation period, a subsequent study will look at shorter periods to attempt to determine at what date the effect is reversed. A rainy September is bad for the grouse.

When the predictions are far from the observed values, other variables than the climatic ones used in the model must dominate. The model predicts well the direction of the variation observed, but diverges more or less from the exact value in five of the 30 years, in one direction or the other (1980, 1983, 1986, 1990, 1996). It is reassuring that this climatic model does not agree perfectly with the observations because that would mean that all other factors are negligible, contradicting many publications on the subject. If it seems reasonable to ignore the effect of illness in favour of factors involving « quality of habitat » or « disturbances », the factor, « predation », thought to be negligible in a viable population, may have had more impact the last four years because of the higher density of foxes (an opportunistic predator) and the low density of grouse (the lowest point since 1967). For the poorly predicted years, we should look for events or phenomena that could have produced effects, positive or negative : fires, specific management activities or lack of management, direct or indirect disturbances by walkers or their dogs, skiers, photographers. This type of information requires archives regularly fed by the facts noticed by foresters, wardens, naturalists as well as local inhabitants who are often in the field.

## RESUME

L'étude présentée traite les données démographiques de la population fluctuante des petits coqs de bruyère des Hautes-Fagnes, obtenues par recensement printanier aux arènes, en les mettant en relation avec des données météorologiques locales, choisies pour leur influence connue sur la survie des oiseaux à différentes périodes du cycle vital de l'espèce. L'approche statistique utilisée est une modélisation sur base de régressions multiples appliquées à un modèle de POISSON, en utilisant le logiciel GLIM4. La dynamique étudiée couvre trente années de recensements (1967-1996).

Les valeurs estimées par le meilleur modèle suivent exceptionnellement bien les valeurs observées sur le terrain. Les variables retenues qui expliquent le mieux les fluctuations de population du petit coq de bruyère dans les Hautes-Fagnes sont, outre la population mère : le climat des deux hivers précédents, traduit par la moyenne de la température minimale du 1<sup>er</sup> novembre au 31 mars

(effet -) ; le climat de périodes supposées proches de l'éclosion, traduit par la température minimale moyenne sur 3 semaines à partir du 16 juin (effet +) et la somme des précipitations sur 3 semaines à partir du 1<sup>er</sup> juin (effet -) ; le climat de la période supposée d'incubation, traduit par le cumul des précipitations sur 4 semaines à partir du 19 et du 25 mai (effet - ou + respectivement) ; et le climat du mois de septembre, traduit par la somme des précipitations durant ce mois (effet -), toutes ces données concernant l'année qui précède l'année d'estimation.

Les tétras lyres profitent d'hivers froids et supportent mal les hivers doux. Cette relation s'explique par le niveau très bas de leur métabolisme hivernal, adapté à une vie rythmée par le repos prolongé en igloo et les courtes périodes de recherche d'une nourriture alors de faible valeur énergétique. L'hiver est une épreuve éliminatoire pour les jeunes tétras, qui n'ont pas encore atteint le poids des adultes, et constitue par la suite la période la plus cruciale du cycle de vie des adultes. Nos résultats le confirment incontestablement pour la population des Hautes-Fagnes.

Les tétras profitent d'un climat estival chaud et sec, pendant des périodes supposées couvrir les premières semaines de vie des poussins. En ce qui concerne les précipitations cumulées sur 4 semaines supposées correspondre à la période d'incubation, une étude ultérieure devra envisager l'ajustement du paramètre à des périodes plus courtes, pour déceler à partir de quelle date le signe change. Un mois de septembre pluvieux est néfaste aux tétras.

Lorsque les valeurs estimées s'écartent plus ou moins des valeurs observées, d'autres facteurs que les variables climatiques prises en compte par le modèle ont été prédominants.

Le modèle prévoit bien le sens des fluctuations observées, mais diverge avec plus ou moins d'intensité pour 5 années sur les 30, que ce soit dans un sens ou dans l'autre (1980, 1983, 1986, 1990, 1996). Il est rassurant que ce modèle climatique ne concorde pas parfaitement, car il signifierait que les autres types de facteurs sont négligeables, ce qui paraîtrait aberrant face aux conclusions de nombreuses publications sur le sujet. S'il nous paraît raisonnable de négliger l'effet des maladies au profit des facteurs « qualité de l'habitat » et « dérangement », nous pouvons nous attendre à ce que le facteur « prédation », jugé négligeable au sein d'une population viable, ait peut-être plus d'impact ces 4 dernières années du fait de la grande densité des renards (prédateur opportuniste) et de la très faible densité des tétras (point le plus bas depuis 1967).

Nous devons rechercher, pour les années de non-concordance, les événements ou phénomènes qui auraient pu marquer leurs effets, négatifs ou positifs : incendies, activités de gestion particulières ou manque de gestion, dérangement direct ou indirect par les promeneurs ou leurs chiens, les skieurs, les photographes... Ce genre d'informations demande un archivage régulier des faits constatés, par les gestionnaires, le personnel de surveillance, et les fagnards fréquemment sur le terrain.

## Introduction

### Généralités

Il est bien connu que les populations animales fluctuent dans le temps et dans l'espace. La description des variations d'abondance d'une population est l'étude de sa dynamique. Les facteurs généralement invoqués pour expliquer ces fluctuations relèvent de la modification de l'habitat, de la pression de prédation, de la taille de la population, du dérangement, des maladies ou du climat, ces facteurs se combinant le plus souvent les uns aux autres. Toutefois, l'analyse correcte des phénomènes qui interviennent dans la dynamique des populations requiert des données recueillies sur des périodes suffisamment longues pour englober plusieurs « cycles » de fluctuations (DAJOZ, 1974).

Les fluctuations de populations sont beaucoup étudiées chez les tétraonidés et chez le tétras lyre en particulier, spécialement depuis le constat de diminution généralisée des effectifs de l'espèce sur toute son aire de répartition (CRAMP et SIMMONS, 1980). Les facteurs mis en jeu sont souvent traités séparément. Ils ont fait l'objet d'une synthèse bibliographique fondée sur la littérature récente (LONEUX et RUWET, 1997).

La présente étude met en relation les fluctuations d'abondance des populations du petit coq de bruyère ou tétras lyre *Tetrao tetrix* L. dans les Hautes-Fagnes de Belgique et les conditions météorologiques locales.

### Dans les Hautes-Fagnes

La population fluctuante des Hautes-Fagnes est suivie par le laboratoire d'Ethologie de l'Université de Liège (Prof. J.-C. RUWET) depuis 1967 ; elle se maintient jusqu'à ce jour, bien qu'en très petit nombre par rapport au maximum des effectifs, recensé en 1971 (RUWET, 1982, 1988 ; RUWET, 1986 ; — 1997). Elle occupe des espaces érigés en réserve naturelle, accessibles au public été comme hiver et touristiquement très attractifs. Des mesures, tantôt plus restrictives, tantôt plus laxistes quant à la circulation des promeneurs et des skieurs ont été prises depuis 1970, en vue de diminuer l'impact hautement négatif du dérangement pendant les périodes de reproduction et de « repos » hivernal des tétras. L'habitat typique du tétras lyre dans les Hautes-Fagnes, constitué de tourbières, mais surtout de landes tourbeuses et de landes sèches, est le paysage fagnard ancestral, au sens de « paysage ouvert modelé par les pratiques agropastorales de nos ancêtres ». Des précisions sur les aspects botaniques et paysagers de cette région sont abondamment commentées dans FROMENT (1968, 1972) et COLLARD et BRONOWSKI (1977, 1993).

En trente ans, il est certain que les facteurs pouvant influencer directement ou indirectement la densité des tétras (*cf.* synthèse bibliographique LONEUX et RUWET, 1997) ont évolué ; du point de vue paysager et qualité de l'habitat, nous renvoyons à la synthèse de RUWET *et al.* (1997) et à l'analyse de KEULEN *et al.* (1997).

Dans les Hautes-Fagnes, la chasse n'entre pas en ligne de compte puisqu'elle n'est plus pratiquée depuis 1967, même si des actes de braconnage se sont poursuivis jusqu'au début des années 70, et si nous avons des raisons de soupçonner l'enlèvement d'oeufs ou de nichées aujourd'hui encore.

La prédation n'a jamais fait l'objet de recherches particulières dans les Hautes-Fagnes. Il existe des données quant à l'évolution des populations de renards jusqu'en 1981, sur base des cas de rage répertoriés à l'Institut Pasteur (RUWET et FONTAINE, 1978 ; RUWET, 1986). Les campagnes de vaccination entreprises à partir de 1986 (BROCHIER *et al.*, 1987) sont un succès, au moins pour la zone géographique qui nous concerne ici (BROCHIER *et al.*, 1994 ; — 1995) ; les populations de renards se sont étoffées partout, car les contacts visuels se multiplient (BROCHIER, *com. pers.*). Pour rappel, le renard est un prédateur généraliste et opportuniste, qui s'en prendrait à des proies alternatives, entre autres au tétras, lorsque ses proies habituelles (micromammifères) ne sont plus très abondantes (études scandinaves, ANGELSTAM *et al.*, 1984 ; HENTTONEN, 1989). D'après les nombreuses études faites en Europe, les autres prédateurs potentiels des tétras (du stade oeuf à l'adulte mâle ou femelle) sont la martre, l'autour, l'hermine, et le sanglier qui détruit les couvées et nichées au sol... Il est clair qu'une population viable doit pouvoir résister à une pression de prédation normale dans des conditions d'habitat favorables (KLAUS et BERGMANN, 1994). Nous postulons ici que l'habitat est favorable — avec les réserves d'usage quant à son évolution récente dans les landes tourbeuses et sèches (KEULEN *et al.*, 1997) — et la pression de prédation normale.

Les maladies parasitaires dont pourraient souffrir les tétras n'ont jamais été étudiées dans les Hautes-Fagnes. Là encore, il est certain que la densité des oiseaux a un rôle dans la dissémination des maladies. Il est logique de penser que si les oiseaux sont rares ils ont peu de chances de se transmettre des maladies : les cas seraient donc isolés. En période de forte densité, la contamination pourrait être plus importante. Des lots de crottes récoltées en février et mars 1995 ont été envoyés, pour analyse et recherche des parasites, à deux laboratoires différents. Le résultat est tout à fait négatif selon l'un et traduit une légère coccidiose latente sans signification pathologique selon l'autre. Indépendamment de cette différence entre les deux laboratoires, apparemment due à une méthode d'investigation différente, on peut conclure qu'actuellement, les maladies ne présentent pas une cause de diminution significative des effectifs dans les Hautes-Fagnes.

Le dérangement n'a jamais fait l'objet d'une évaluation quantifiée. En hiver, les skieurs abondent et constituent une plaie pour la faune et la flore, ce qui justifie les mesures restrictives prises depuis une décennie. Les promeneurs sont canalisés le long de pistes balisées ou sur des caillebotis et les chiens sont interdits, mais les contrôles demeurent insuffisants, face à une pression croissante.

Les hypothèses qui pourraient expliquer l'évolution des populations enregistrée jusqu'en 1985 ont déjà été émises : arrêt de la chasse au tétras en 1967, gazage des terriers de renards *Vulpes vulpes* en 1968 et 1969, étés secs, stress social lors du pic de 1971 et 1972, étés pluvieux, recrutement insuffisant, hivers rigoureux, mortalité hivernale (RUWET, 1982, 1988 ; RUWET et FONTAINE, 1978 ; RUWET, 1986). Ces éléments semblent tout à fait probants, mais n'ont pas été vérifiés statistiquement jusqu'à présent, et aucune étude de longue durée n'existe sur le rôle des prédateurs et des proies alternatives.

## Conditions climatiques : facteurs, paramètres, variables, ...

L'effet de certaines conditions climatiques sur le succès de la reproduction et la mortalité, et donc sur les fluctuations de populations a été démontré dans de nombreux cas, que ce soit chez le tétras ou chez d'autres oiseaux. Cela nous semble assez logique et naturel, car le climat agit sur l'environnement dans lequel vit l'animal, et sur les ressources dont il dépend (production végétale source de nourriture : SIIVONEN, 1957 ; HÖRNFELDT *et al.*, 1986), en plus d'agir directement ou indirectement sur ses comportements (ELKINS, 1983 ; WINGFIELD, 1984). Le climat, et les activités anthropiques, régissent de toutes façons tout ce qui se passe sur la Terre. Selon les cas, la part de l'un ou de l'autre a plus de poids. Nous nous proposons d'examiner dans quelle mesure le climat influence les fluctuations de population du petit coq de bruyère dans les Hautes-Fagnes.

Le choix judicieux des paramètres météorologiques indicateurs du climat mis en jeu dans ce genre d'analyses est primordial et nécessite un examen minutieux de la littérature à ce sujet. Les variables réponses (comptages aux arènes au printemps, recensements en automne, résultats des tirs de chasse, nombre de poules accompagnées de jeunes, nombre de jeunes par poule, densité de population, succès reproducteur, nombre de couvées...) et explicatives (paramètres météorologiques et autres) prises en compte par les divers auteurs sont malheureusement très différentes d'une étude à l'autre et permettent rarement des comparaisons objectives et valables.

Ainsi, un exemple pris en Finlande, montre que les populations de la mésange charbonnière *Parus major* fluctuent en fonction des températures en mars et avril, des températures en août, de la densité de population et de la pression de prédation (régression multiple pas à pas, ORELL, 1989). Pour la même espèce et d'autres passereaux recensés depuis plusieurs années en Grande

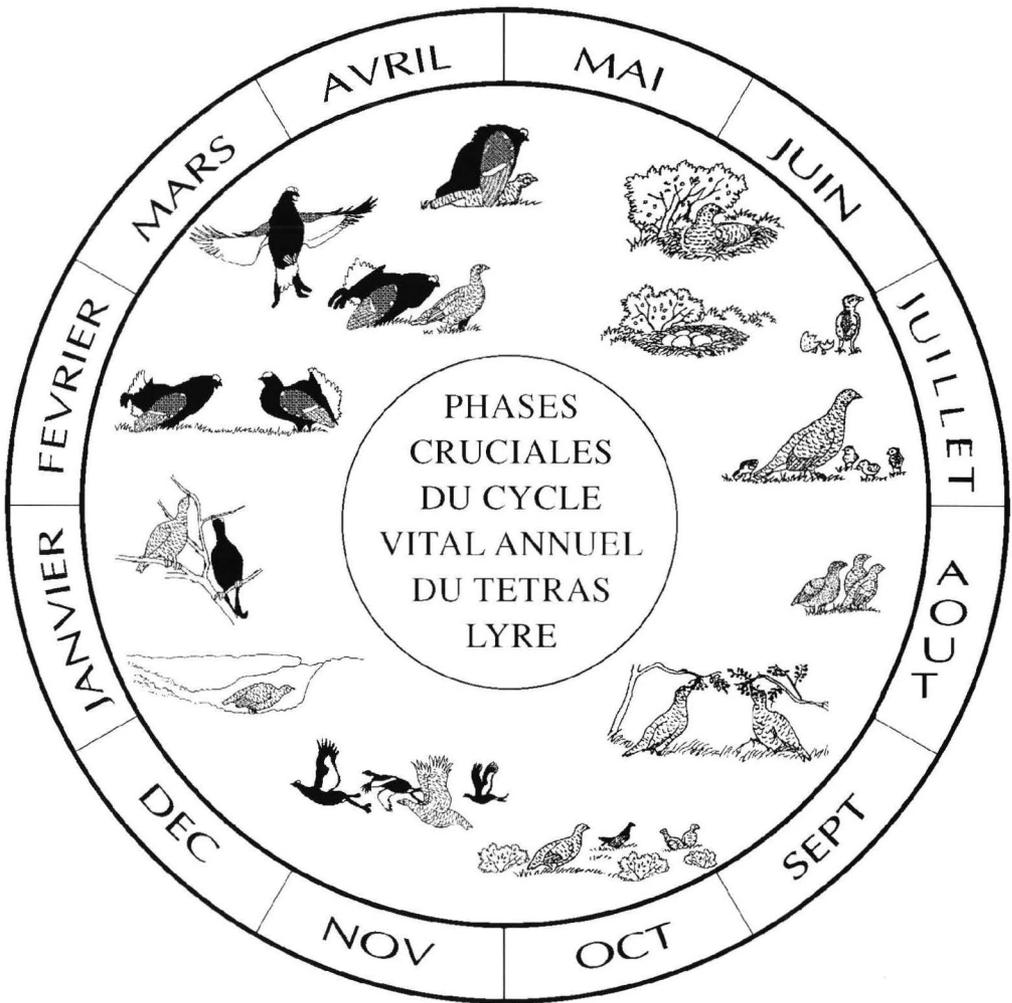
Bretagne, O'CONNOR (1980) a trouvé un effet des températures de novembre et des conditions de fin d'hiver. Utilisant les données des recensements ornithologiques (*Common Birds Census*), GREENWOOD et BAILLIE (1991) ont mis en évidence que les populations de trente-neuf espèces de passereaux des îles britanniques (regroupées en espèces forestières ou de campagne) fluctuent en fonction de leur densité de population et de la durée de l'enneigement, les effets des basses températures et des précipitations étant relativement moins marqués. REITZ (1988) a établi un modèle dans lequel l'intensité des précipitations et l'évaporation au mois de juin, correspondant à la période critique des premières semaines de vie des poussins, expliquent 93 % des variations des populations de perdrix *Perdix perdix* en France, sur la zone étudiée (région du Nord et Bassin parisien) et pendant une période de 9 ans (de 1979 à 1987). FRANCIS (1967, 1970, in DAJOZ 1974) avait déjà établi un modèle performant, expliquant 98,8 % des changements annuels d'abondance de la caille de Californie *Lophortyx californica*, à l'aide de deux paramètres liés au climat (teneur du sol en eau fin avril et précipitations de septembre à avril) et un paramètre lié à la population (pourcentage d'adultes parmi les femelles lors de la saison de chasse de l'année précédente). L'interprétation des résultats conduit à reconnaître une grande importance à la qualité de la végétation qui se développe en fonction de divers régimes de pluviosité (diversité et abondance des espèces annuelles recherchées par la caille) ; de plus, la valeur nutritive (teneur en protéines, en vitamines...) de la nourriture végétale semble être plus importante que son abondance.

Les variables utilisées pour refléter le climat diffèrent selon les études et, dans la plupart des cas, le climat n'est pas seul pris en compte dans les analyses : les auteurs considèrent souvent en même temps une variable qui reflète la pression de prédation, et/ou une variable qui quantifie la population mère, étant entendu que l'effectif d'une population dépend au moins de la population qui lui a donné naissance. Les résultats obtenus quant à la prévalence d'une variable sur les autres diffèrent selon les régions et les populations concernées, même au sein d'un massif montagneux (MAGNANI, 1987), illustrant bien la complexité des relations en jeu. On ne le répétera jamais assez, et BERNARD-LAURENT (1994) l'a invoqué en France pour les tétras lyres alpins : *les programmes de suivis personnalisés sont indispensables dans une optique de gestion, du fait de la variété des pressions auxquelles sont soumises les différentes populations locales.*

Du point de vue des tétras et tétraonidés en général, nous énumérons ci-après les variables météorologiques déjà envisagées par différents auteurs. Leurs résultats ont été passés en revue dans notre synthèse de la littérature (LONEUX et RUWET, 1997) :

- températures printanières (éventuellement mesurées par un « indice de froid » = cumul des températures moyennes journalières inférieures à 0 °C), avant la ponte (effet sur la croissance des jeunes pousses, sources de nourriture, importance sur l'ovogenèse) : SIIVONEN (1957, Finlande), MOSS et WATSON (1984, Ecosse), ELLISON et MAGNANI (1985, Alpes françaises), MAGNANI (1987) ;
- date à laquelle le cumul des températures moyennes journalières (compté à partir du déneigement) atteint le seuil des 10 °C : ELLISON et MAGNANI (1985), MAGNANI (1987) ;
- précipitations hivernales tardives (mars, avril, mai) : EIBERLE et MATTER (1985, Alpes suisses) ;
- température moyenne du mois de juin, mois de l'incubation : MAGNANI (1987) ;
- précipitations cumulées de juin, mois de l'incubation : MAGNANI (1987) ;
- température après les éclosions : LINDÉN (1981, Finlande), ERIKSTAD et SPIDSØ (1982), EIBERLE (1987), MAGNANI (1987), ZBINDEN (1987), BAINES (1990, Ecosse) ;
- température moyenne du mois de juillet, mois des éclosions : MARTI et PAULI (1983), GLUTZ *et al.* (1985), ZBINDEN (1987) ;
- précipitations après les éclosions : ERIKSTAD et SPIDSØ (1982), GLUTZ *et al.* (1985), ELLISON et MAGNANI (1985), MOSS (1986), MAGNANI (1987), ZBINDEN (1987), BAINES (1990) ;
- température minimum mensuelle, température maximum mensuelle, précipitations mensuelles : LINDSTRÖM (1996) ;
- précipitations cumulées de septembre : EIBERLE et MATTER (1983 et 1985), EIBERLE (1987) ;
- température moyenne sur la période hivernale : octobre à février ou mois par mois, dont effet en février, EIBERLE et MATTER (1983 et 1985) ;
- cumul des précipitations hivernales : octobre à février ou mois par mois, EIBERLE et MATTER (1983 et 1985) ;
- nombre de jours avec la température moyenne inférieure à 0 °C (hiver) : MAGNANI (1987) ;
- couche neigeuse suffisante, qualité de la neige (repos en igloos) : PAULI (1974), SEISKARI (1962), EIBERLE et MATTER (1985), EIBERLE (1987).

Quelles que soient les méthodes d'analyse, il est important de prendre en compte le plus de variables (à défaut de toutes) dont on suppose un effet sur la variable réponse étudiée. Dès lors, nous nous sommes efforcés de relever tous les facteurs météorologiques qui agissent de façon déterminante, directement ou indirectement sur la « condition » des oiseaux mâles, femelles, poussins, jeunes ou adultes, ou sur la qualité et la disponibilité de leur nourriture, tout au long de leur cycle annuel de vie (**fig. 1**).



**Fig. 1.** Représentation schématique des phases cruciales du cycle vital annuel des tétras lyres *Tetrao tetrix* dans les Hautes-Fagnes, selon les mois (dessins d'après photos originales).

*Schematic representation of Black Grouse's yearly life cycle crucial stages in the Belgian « Hautes-Fagnes ».*

## Méthodes d'analyse

Dans la mesure où les variables explicatives qui entrent dans l'analyse sont assurément au moins partiellement responsables des variations, des méthodes strictement exploratoires, de type analyse en composantes principales ou analyse factorielle des correspondances, sont inutiles. Les recherches sur la dynamique des populations ont, entre autres buts, de prévoir les variations d'abondance des espèces : les méthodes d'analyse employées dans les études de dynamique de populations conduisent donc à la formulation de modèles mathématiques sur base de régressions multiples (DAJOZ, 1974), d'autant plus classiques d'emploi que l'on s'intéresse à des séries temporelles.

POTTS (1979) attire l'attention sur l'emploi des modèles mathématiques dans les études de populations d'oiseaux. Il distingue les facteurs régulateurs et dépendants de la densité (le facteur pression de prédation sur les nids et les couveuses est le plus important de ces facteurs naturels pour la perdrix grise) et les facteurs indépendants de la densité et qui la perturbent (le climat en particulier est le principal de ceux-là). Pour être robustes et résistants à la critique, les modèles doivent inclure un maximum de paramètres quantifiables agissant sur la densité de la population étudiée. Les modèles utilisés avec succès dans les études sur la perdrix grise, espèce abondante, peuvent s'appliquer aux espèces rares et en danger, pour lesquelles les valeurs d'effectifs sont peu élevées.

L'équipe qui étudie intensivement les populations cycliques<sup>1</sup> de lagopèdes d'Ecosse *Lagopus l. scoticus* a établi des modèles qui donnent une bonne prédiction rétroactive des nombres observés dans le passé, et qui s'appliquent raisonnablement bien à la prédiction future des nombres de lagopèdes dans une nouvelle zone d'étude. Ces modèles sont basés essentiellement sur des paramètres démographiques, qui supposent une connaissance très approfondie de la population étudiée : nombre de poussins, nombre de mâles et de femelles, taux de mortalité et d'émigration. Si un paramètre quantifiant la prédation sur les nids est ajouté, la prédiction est meilleure (WATSON *et al.*, 1984 ; ROTHERY *et al.*, 1984 ; MOSS et WATSON, 1991). Pratiquement, cette approche est impossible à appliquer aux données de tétras lyres des Hautes-Fagnes.

STEEN *et al.* (1988) ont étudié la production de jeunes de lagopèdes *Lagopus l. lagopus* en relation avec deux facteurs extrinsèques : la prédation et le climat, particulièrement pendant la période d'incubation et la période suivant l'éclosion des poussins. La régression multiple pas à pas attribue l'effet prépondérant à la prédation sur les oeufs (-), puis au climat pendant l'incubation, et ensuite au climat après les éclosions.

---

<sup>1</sup> au sens où elles montrent des fluctuations régulières qui ne pourraient apparaître de façon aléatoire (WATSON et MOSS, 1979).

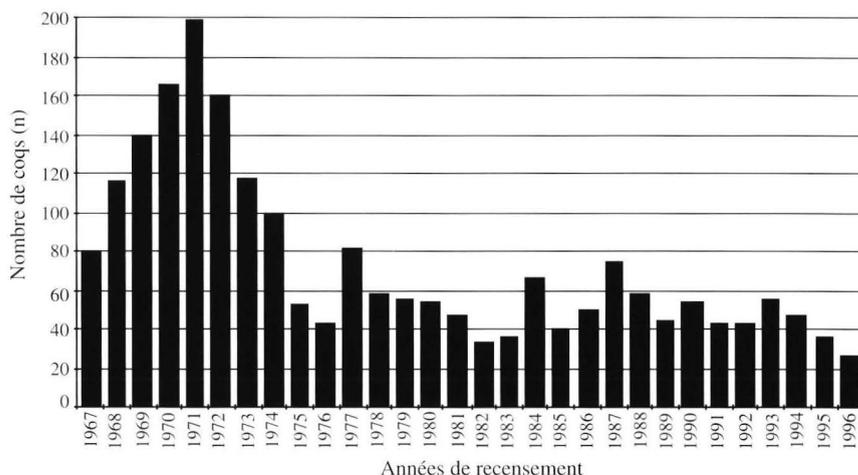
## Matériel et méthode

### Matériel

Le matériel d'étude est constitué d'une part, des données de recensement de tétras lyres mâles, effectués de 1967 à 1996 par RUWET (1986 ; RUWET et FONTAINE, 1978 ; RUWET *et al.*, 1997), et d'autre part des données climatologiques tirées des « Bulletins climatologiques mensuels » publiés par l'Institut Royal Météorologique de Belgique, pour les stations Baraque Michel, Mont Rigi ou Botrange-Parc selon les années, mais toutes trois représentatives du climat fagnard.

### Données biologiques

Les recensements sont réalisés de la fin de l'hiver à la fin du printemps et sont concentrés de la mi-avril à la fin mai, avec un effort particulier du 15 avril au 20 mai, qui correspond à la période des accouplements du tétras lyre des Hautes-Fagnes. Ils concernent uniquement les mâles, présents aux arènes ou à leurs abords (et donc susceptibles de se reproduire) qu'ils soient territoriaux (groupés en arènes ou solitaires) ou non, plus ou moins âgés, ou inexpérimentés, nés l'année précédente et plus erratiques ; ceux-ci tentent de s'installer, paradent parfois isolément et peuvent visiter plusieurs arènes avant de s'établir durablement (pour les méthodes de recensement et les effectifs, voir RUWET et FONTAINE, 1978 ; RUWET, 1982 ; RUWET, 1986 ; — 1997). Nos données couvrent 30 années (**fig. 2**).

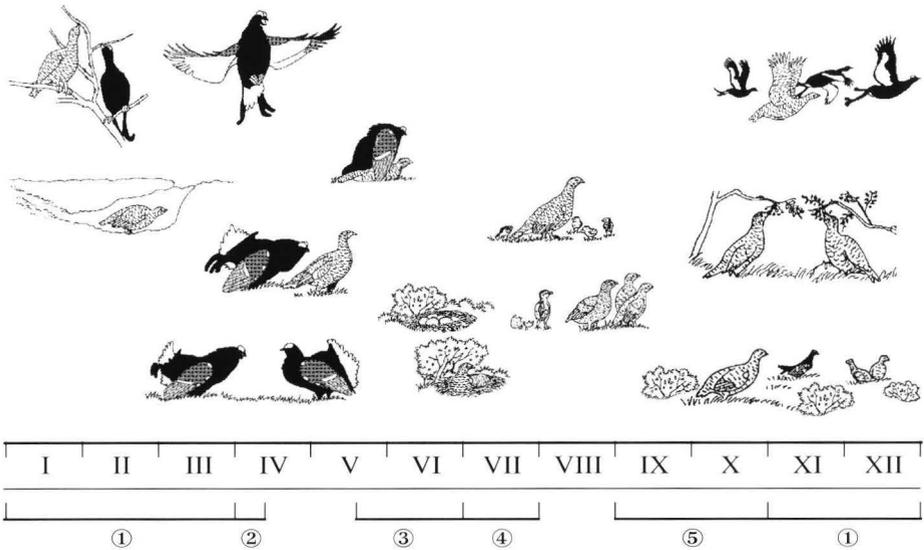


**Fig. 2.** Evolution annuelle de l'effectif printanier des coqs de tétras lyres (*Tetrao tetrix* L.), recensés depuis 1967 dans les Hautes-Fagnes (RUWET *et al.*, 1997).

*Yearly spring numbers of Black Grouse (Tetrao tetrix L.) cocks counted since 1967 on the arenas, in the Belgian « Hautes-Fagnes » (RUWET *et al.*, 1997).*

### Données météorologiques

Il est clair que les paramètres climatiques doivent être rapportés aux périodes-clés de la vie des oiseaux. La chronologie des différentes périodes doit être définie avec le plus de précision et de signification biologique possible. Les paramètres climatologiques « températures » et « précipitations », dont nous supposons l'importance sur base des recherches bibliographiques, sont rapportés à cinq périodes-clés de la vie du tétras lyre, définies ci-après (**fig. 3**) :



**Fig. 3.** Périodes cruciales du cycle de vie annuel des tétras lyres *Tetrao tetrix*, selon une échelle mensuelle. (Dessins d'après photos originales).  
*Key periods of Black Grouse T. tetrix yearly life cycle, on monthly scale.*

- ① **la période hivernale** (*Winter, wintering time*), définie comme allant du 1<sup>er</sup> novembre au 31 mars. Ces mois correspondent à ceux au cours desquels on observe régulièrement des gelées. En Hautes-Fagnes, les hivers sont composés de plusieurs épisodes de gel. Effet du climat sur l'application de la stratégie hivernale du tétras lyre ;
- ② **la période précédant la ponte** (*Time before egg laying*). Effet du climat sur la qualité et la disponibilité de la nourriture des poules, et donc sur la qualité des oeufs et des poussins produits ;
- ③ **la période d'incubation** (*Incubation time*). Effet du climat sur la condition physique et le comportement de la couveuse ;
- ④ **les trois semaines qui suivent l'éclosion des jeunes** (*First three weeks of life after egg hatching*). Effet du climat sur la condition physique des poussins, qui ne sont pas homéothermes avant l'âge de trois semaines, sur leur comportement et sur la disponibilité de leur nourriture animale (arthropodes) ;
- ⑤ **la période automnale** : septembre (octobre) (*Autumn, fattening time*). Effet du climat sur la condition physique des oiseaux, dont les jeunes qui n'ont pas encore achevé leur croissance, et sur la qualité et la disponibilité de leur nourriture pour l'engraissement pré-hivernal.

Les paramètres retenus dans notre étude sont :

- *la moyenne des températures minimales mensuelles de l'hiver* (considéré du 1<sup>er</sup> novembre au 31 mars) ;
- *le nombre de jours de précipitations hivernales (neige ou neige et pluie)*. Ce facteur n'est pas le meilleur, mais il nous permet de réaliser notre analyse sur l'ensemble de la période étudiée. Les données relatives aux hauteurs de neige relevées au Mont Rigi ne sont disponibles qu'à partir de 1975 et ne couvrent donc pas l'ensemble de la période étudiée. Nous ne pouvons tenir compte de l'enneigement précoce comme EIBERLE (1987), car il est épisodique et de faible importance. Contrairement à MAGNANI (1987), nous ne tiendrons pas compte de la qualité de la neige, car nous n'avons aucune donnée à ce sujet.
- *le nombre de jours nécessaires, à partir du 1<sup>er</sup> avril, pour que le cumul des températures minimales journalières atteigne 10 °C*. Les Hautes-Fagnes sont sujettes à des épisodes neigeux très variables (SNEYERS, 1967 ; ERPICUM *et al.*, 1991). Le dernier épisode peut survenir avant, pendant ou après le moment des accouplements ; on ne peut donc tenir compte de la date du déneigement comme le faisait MAGNANI (1987). Nous avons dès lors décidé de compter, à partir du 1<sup>er</sup> avril, le nombre de jours nécessaires pour que le cumul des températures minimales journalières atteigne 10 °C. La date du 1<sup>er</sup> avril est intéressante car elle pourrait marquer le début de la période précédant la ponte ; elle coïncide avec les premiers passages exploratoires des poules et avec une plus grande assiduité des coqs sur les arènes de parades. Soulignons que c'est à partir de la mi-avril que les mâles sont systématiquement présents sur celles-ci **avant l'aube**.
- *la moyenne des températures minimales quotidiennes sur quatre semaines supposées durant l'incubation* ;
- *la somme des précipitations sur quatre semaines supposées durant l'incubation* ;
- *la moyenne des températures minimales quotidiennes sur trois semaines supposées suivre l'éclosion des oeufs* ;
- *la somme des précipitations sur trois semaines supposées après l'éclosion* ;
- *la somme des précipitations du mois de septembre*, mois le plus propice à l'engraissement des jeunes (et des adultes) qui doivent atteindre un poids suffisant pour supporter le régime climatique et la diète hivernale.

Les températures minimales journalières sont des valeurs extrêmes, mais elles donnent une meilleure idée des épreuves de résistance au froid que les animaux doivent endurer : sous notre climat tempéré, c'est bien le froid qui est le plus difficile à supporter pour des organismes homéothermes.

La date de référence nécessaire pour connaître les périodes d'incubation et d'éclosion a été fixée au 1<sup>er</sup> mai chaque année, sur base des dates d'accouplements effectivement observés à l'arène de Jalhay pendant les périodes 1971 à 1978 et 1988 à 1992. Une femelle accouplée pond son premier oeuf environ 10 jours après l'accouplement ; la taille de la ponte varie de 6 à 11 oeufs pondus avec un intervalle de 36 à 48 heures ; l'incubation débute avec la ponte du dernier ou de l'avant-dernier oeuf, soit 16 à 20 jours après l'accouplement, et dure de 24 à 28 jours (CRAMP et SIMMONS, 1980) et plus probablement 24 à 25 jours selon KLAUS *et al.* (1990). Ces données nous permettent de calculer les durées minimale et maximale entre l'accouplement et l'éclosion.

Durée minimale :     10 j     (intervalle entre accouplement et ponte)  
                           + 7,5 j   (intervalle entre 1<sup>er</sup> et dernier oeuf)  
                           + 25 j     (couvaison)  
                           - 1,5 j   (recouvrement entre incubation et ponte)  
                           Total = 41 jours

Durée maximale :    10 j     (intervalle entre accouplement et ponte)  
                           + 20 j     (intervalle entre 1<sup>er</sup> et dernier oeuf)  
                           + 27 j     (couvaison)  
                           Total = 57 jours

Ces deux calculs sont importants pour la prise en compte des variables climatiques qui ont une influence sur la survie des poussins. La période des trois premières semaines de vie des poussins commencerait donc dans la fourchette du 12 au 28 juin (des éclosions les plus précoces aux plus tardives) et couvrirait donc approximativement la deuxième quinzaine de juin et les deux premières décades de juillet.

Afin de pallier au biais de la date fixe du 1<sup>er</sup> mai et à l'incertitude des estimations utilisées, et afin de tenir compte de la durée minimale et maximale entre l'accouplement et le début de l'incubation ou le début des éclosions, nous avons décalé le début des périodes d'incubation et d'éclosion de trois en trois jours, et nous avons introduit chaque possibilité comme variable explicative séparée et indépendante.

Pour l'incubation, nous commençons au 10 mai et décalons la période de quatre semaines (28 jours) de trois en trois jours jusqu'au 25 mai (6 périodes). Notons que la durée d'incubation considérée est toutefois de un à trois jours plus longue que renseigné dans la littérature (25 à 27 jours).

Pour les éclosions, nous commençons au 1<sup>er</sup> juin et nous décalons la période de trois semaines de trois en trois jours jusqu'au 4 juillet (= 12 périodes).

Outre les paramètres climatologiques, nous introduirons également comme variable explicative indépendante les paramètres « effectif de l'année précédente » et « effectif deux ans avant », car l'effectif d'une population

dépend de l'effectif qui lui donne naissance, et la structure d'âge des coqs fréquentant les arènes a de l'importance (film « Tétràs lyre », RUWET et HANON, 1980 ; RUWET, 1986).

Les données des facteurs climatiques influençant la survie des jeunes sont chaque fois celles de l'année précédente puisque l'effectif recensé l'année N est influencé par les facteurs climatiques de l'année N-1. Les jeunes mâles nés l'année précédente visitent les arènes dès leur premier printemps ; les femelles aussi, mais la variable réponse que nous utilisons ne concerne que les mâles. Le **tableau I** reprend les données utilisées année par année (effectifs recensés et valeurs climatologiques calculées).

## Méthode d'analyse statistique

La méthode d'analyse est une régression multiple pas à pas appliquée à une distribution de POISSON, et calculée selon la méthode du maximum de vraisemblance par le logiciel GLIM.

La régression multiple se base sur des coefficients de régression entre la variable dépendante (effectif printanier des coqs de tétràs lyres) et chacune des variables indépendantes ou explicatives. Pour être retenue, une variable indépendante doit être fortement liée à la variable dépendante et, aussi, être la moins liée possible avec les autres variables indépendantes (DAGNELIE, 1975).

Nous utilisons une distribution de POISSON, car notre variable dépendante est un comptage. L'équation de la régression aura la forme :

$$\ln y = b_0 + b_1 x_1 + b_2 x_2 + \dots + b_n x_n$$

y = la variable dépendante

$b_0$  = l'ordonnée à l'origine

$b_i$  = le coefficient partiel de régression pour la variable  $x_i$  (obtenu par la méthode du maximum de vraisemblance)

et  $x_i$  ( $i = 1$  à  $n$ ) = les « n » différentes variables explicatives.

Le type de modèle recherché est un modèle minimum décrivant au mieux les données, c'est-à-dire en utilisant le moins de variables explicatives. Il ne sera tenu compte que des variables explicatives ayant valeur de coefficient de régression significative, et pour chacun des facteurs climatologiques associés à plusieurs périodes possibles, nous ne retiendrons que la possibilité ayant le coefficient de régression le plus significatif.

Un modèle retenu devrait reproduire plus ou moins bien les variations de la série de données de la variable étudiée (= effectif printanier des mâles de tétràs lyres). Il est évident que plusieurs modèles ont été calculés à l'aide du logiciel GLIM. La mesure de la qualité d'adéquation du modèle que GLIM utilise est la déviance (= 2 fois le logarithme du rapport de deux vraisemblances). Le modèle le plus adéquat est celui qui produit une déviance résiduelle minimum, sous contrainte que tous les paramètres du modèle sont significatifs (CRAWLEY, 1993).

**Tableau I.** Données climatologiques et effectifs recensés utilisés pour le calcul des modèles d'évolution de la population de coqs tétras lyres des Hautes-Fagnes belges.  
*Climatic data and numbers observed and used for the modelling of the population of Black Grouse cocks in the Belgian « Hautes-Fagnes ».*

An	Effect.	Effect.	Effect.	T-m 3s	T-m	Seuil	T-m 4s																	
	a-1	a-2	1-6	4-6	7-6	10-6	13-6	16-6	19-6	22-6	25-6	28-6	1-7	4-7	hiver	10°C	10-5	13-5	16-5	19-5	22-5	25-5		
1967	80	na	na	10,6	11,3	11,0	10,4	9,7	9,5	8,7	9,1	8,7	8,6	8,9	9,1	-1,4	8	6,0	6,8	7,3	7,4	8,4	8,7	
1968	115	80	na	6,3	6,8	7,0	7,5	8,9	9,3	9,8	10,3	10,6	10,7	11,1	10,9	-2,1	15	7,0	6,5	5,8	5,6	6,1	6,3	
1969	140	115	80	7,4	7,3	7,6	8,3	9,9	10,2	10,3	10,9	11,4	11,6	11,6	11,1	-2,6	21	5,0	5,0	5,2	6,0	7,1	7,5	
1970	165	140	115	7,4	8,0	8,7	8,7	8,6	8,5	8,0	8,0	8,1	9,0	9,8	10,6	-3,7	10	6,0	5,9	5,7	6,4	7,4	7,5	
1971	198	165	140	9,2	10,2	10,7	10,4	9,6	10,0	10,7	10,2	9,8	9,1	8,8	9,1	-2,2	37	5,8	6,3	6,8	6,8	7,3	8,4	
1972	160	198	165	7,7	7,2	7,0	6,8	6,5	7,3	8,4	9,8	9,9	9,5	9,5	10,3	-1,6	6	8,9	8,9	8,7	8,2	7,7	7,5	
1973	118	160	198	6,3	6,8	6,6	7,2	7,5	8,1	8,8	8,8	9,2	9,9	11,1	12,2	-1,6	2	5,0	5,1	5,4	6,1	6,2	6,1	
1974	100	118	160	8,2	8,2	9,5	10,0	10,7	11,6	11,3	11,4	11,8	11,0	10,9	10,1	-1,1	35	6,1	6,8	7,5	7,7	7,9	8,2	
1975	52	100	118	6,4	6,6	7,3	7,9	8,8	8,8	8,6	9,1	8,9	8,4	8,1	8,2	-0,2	2	5,8	5,8	5,5	5,6	5,8	5,9	
1976	42	52	100	7,3	9,0	9,7	9,1	8,7	8,4	9,5	9,7	9,4	9,6	10,3	10,5	-2,1	28	4,0	4,7	5,4	5,8	5,8	6,8	
1977	81	42	52	8,6	9,7	11,6	12,1	13,1	14,3	15,2	15,5	15,3	14,9	14,1	12,8	-1,5	17	5,2	5,7	6,5	7,0	7,2	7,9	
1978	58	81	42	7,8	8,7	9,2	9,3	9,5	10,0	10,1	10,5	10,5	9,9	10,2	10,2	-1,6	47	5,1	5,3	5,9	6,4	6,9	7,5	
1979	55	58	81	8,4	7,8	6,6	6,3	6,7	6,9	6,7	6,6	6,7	6,7	6,9	6,8	-3,6	4	6,9	7,7	8,0	8,1	8,2	8,6	
1980	54	55	58	8,9	8,7	8,3	8,6	7,7	7,6	8,3	8,2	8,2	8,3	8,5	8,8	0,7	15	7,7	8,1	8,4	8,3	8,2	8,5	
1981	46	54	55	8,3	8,4	7,7	7,4	7,3	6,6	6,8	7,2	7,4	7,4	7,9	7,8	-2,7	16	6,0	6,3	6,7	7,4	7,5	7,7	
1982	34	46	54	7,6	6,9	6,9	6,6	7,1	7,3	8,3	9,4	9,7	9,7	9,8	9,9	-2,4	2	8,0	7,9	7,8	8,0	7,6	7,3	
1983	35	34	46	9,4	13,7	13,1	12,5	12,3	12,7	13,6	14,5	10,7	10,8	11,2	11,4	-1,4	6	8,5	9,5	9,8	9,2	9,0	9,0	
1984	66	35	34	8,0	8,7	9,2	8,5	8,4	8,5	10,0	11,0	10,9	10,8	11,9	12,0	-2,3	21	5,3	6,0	6,5	6,6	6,4	7,0	
1985	40	66	35	6,8	6,6	6,8	6,9	6,7	6,5	7,4	7,4	8,1	8,2	8,5	8,9	-3,4	26	4,5	5,0	5,3	5,5	5,5	6,3	
1986	50	40	66	7,0	6,8	6,1	6,1	6,6	7,9	8,4	8,0	8,8	9,0	9,4	9,5	-4,0	3	8,3	8,2	8,1	7,7	7,1	7,2	
1987	74	50	40	7,8	9,1	10,4	11,8	13,0	13,3	12,6	11,6	10,6	10,5	9,6	8,9	-3,5	35	5,5	5,3	5,3	5,7	6,3	7,0	
1988	57	74	50	6,1	6,6	6,8	7,4	8,0	8,6	9,6	9,7	9,8	10,2	10,1	10,0	-0,8	10	4,0	4,3	4,9	5,5	5,6	6,1	
1989	45	57	74	7,3	7,4	8,0	8,7	8,7	8,9	8,9	9,1	9,3	9,2	9,1	9,8	0,1	19	7,1	6,8	6,7	6,6	7,2	7,5	
1990	53	45	57	7,3	8,0	9,1	8,7	9,7	9,8	10,5	10,4	10,4	10,0	10,1	11,1	0,2	2	6,6	6,3	6,9	7,4	7,2	7,3	
1991	42	53	45	7,2	7,1	8,2	8,9	9,0	8,8	8,7	8,6	8,9	8,5	8,5	8,6	-1,5	2	5,7	5,9	6,1	6,1	6,2	6,3	
1992	43	42	53	5,6	6,6	7,8	7,6	8,3	9,8	10,5	11,6	11,8	11,5	12,0	12,1	-1,1	7	3,9	4,4	4,8	5,4	5,7	5,8	
1993	55	43	42	9,2	8,8	9,1	9,6	9,9	10,2	10,9	11,1	11,2	11,6	11,6	11,6	-1,4	12	9,3	10,0	9,8	10,4	10,3	9,7	
1994	47	55	43	9,6	9,4	8,8	7,7	7,9	8,7	8,8	8,3	8,4	8,9	9,4	8,8	-1,4	10	9,1	9,4	9,8	9,8	9,6	9,7	
1995	36	47	55	6,8	7,2	8,7	9,6	10,8	11,5	11,4	12,0	12,8	12,7	12,7	13,3	0,1	24	6,3	6,3	5,8	5,8	6,1	6,3	
1996	26	36	47	6,6	6,6	7,1	8,6	10,0	10,3	11,5	12,3	13,5	13,6	13,6	13,0	-3,1	3	5,4	5,6	6,0	6,2	6,7	7,2	

Année : année du recensement ;  
 Effectif : nombre de coqs recensés ;  
 Effectif a-1 : effectif de l'année précédente ;  
 Effectif a-2 : effectif deux ans avant ;  
 T-m 3s j-m : température minimale moyenne sur trois semaines suivant l'éclosion et débutant à la date j(jour)-m(mois) de l'année précédente ;  
 T-m hiv : température minimale moyenne de l'hiver précédent ;  
 Seuil 10 °C = nombre de jours qu'il faut pour que la somme des températures minimales journalières atteigne le seuil de 10 °C ;

durant l'incubation et débutant à la date j-m de l'année précédente ;  
 Pp 3s j-m : somme des précipitations sur trois semaines suivant l'éclosion et débutant à la date j-m de l'année précédente ;  
 Pp sept : somme des précipitations du mois de septembre précédent ;  
 Pp 4s j-m : somme des précipitations sur quatre semaines de l'incubation et débutant à la date j-m de l'année précédente ;  
 Njph hiv : nombre de jours de précipitations hivernales (neige ou pluie) durant l'hiver précédent ;  
 na : donnée non disponible.

An	Effect.	Effect.	Effect.	Pp 3s	Pp	Pp 4s	Njph																
		a-1	a-2	1-6	4-6	7-6	10-6	13-6	16-6	19-6	22-6	25-6	28-6	1-7	4-7	hiver	10 °C	10-5	13-5	16-5	19-5	22-5	25-5
1967	80	na	na	101.2	119.3	183.2	224.4	222.8	279.9	240.1	246.5	242.4	208.9	191.2	194.7	51.3	64.5	63.1	76.6	64.9	130.2	133.4	66
1968	115	80	na	46.9	72.8	80.5	76.7	100.6	74.4	82.1	76.6	62.1	51.9	63.2	37.0	93.3	124.2	126.5	124.6	143.3	141.3	114.1	67
1969	140	115	80	55.8	65.5	93.1	80.1	100.2	131.5	132.1	135.5	137.5	106.3	111.0	103.8	217.5	83.5	85.1	80.9	73.0	76.3	94.9	56
1970	165	140	115	72.7	62.4	70.2	70.1	70.2	69.7	72.7	102.4	88.8	71.8	72.1	94.3	42.3	125.6	124.3	115.2	94.2	106.0	106.5	76
1971	198	165	140	30.0	58.9	84.0	85.1	126.9	136.3	140.3	138.4	173.7	154.8	166.5	146.9	96.4	73.4	73.2	66.7	62.8	55.3	52.9	56
1972	160	198	165	133.8	118.2	119.7	165.9	164.8	152.4	115.7	81.5	79.5	49.6	1.0	14.5	50.2	115.9	116.1	90.1	97.2	126.0	149.8	42
1973	118	160	198	25.4	39.7	41.2	47.2	71.2	81.3	86.2	85.5	71.0	68.5	54.9	49.6	115.0	146.6	122.7	116.3	93.3	96.9	92.3	40
1974	100	118	160	56.4	29.0	32.3	33.7	29.7	29.7	25.1	34.2	38.6	48.5	45.0	67.1	75.2	90.7	99.7	102.7	102.8	92.5	89.7	38
1975	52	100	118	67.9	95.4	95.5	93.6	119.3	113.5	94.4	116.5	130.1	137.5	118.9	113.9	160.1	66.6	88.9	68.8	84.7	103.8	85.0	49
1976	42	52	100	57.3	44.5	38.2	47.4	46.7	106.5	108.0	109.9	103.2	112.9	143.3	154.0	108.3	36.5	33.9	31.9	35.9	53.3	61.1	42
1977	81	42	52	34.4	7.2	6.8	5.8	3.6	3.4	7.0	12.3	44.3	82.2	93.1	72.3	108.3	97.3	90.5	80.4	57.0	60.1	49	
1978	58	81	42	91.5	89.2	85.5	77.5	68.0	53.7	50.5	40.1	41.4	28.6	37.4	62.7	58.2	106.2	84.5	88.7	103.0	81.1	91.5	61
1979	55	58	81	51.3	47.2	61.4	76.3	113.7	136.9	188.5	185.8	164.0	144.8	144.0	109.0	131.8	89.5	70.4	56.7	59.5	56.3	52.2	54
1980	54	55	58	81.8	88.4	86.3	84.4	45.2	22.6	42.1	45.3	49.0	64.8	63.1	71.2	28.4	124.5	108.1	147.7	165.2	158.7	141.0	43
1981	46	54	55	52.4	61.6	75.3	111.6	166.6	174.4	230.2	311.1	314.9	315.4	382.6	326.2	53.6	55.5	58.0	59.7	62.8	70.7	78.3	58
1982	34	46	54	94.7	70.8	97.4	155.6	168.7	172.0	154.3	147.5	153.2	120.6	96.8	90.1	83.6	97.4	100.9	106.1	104.7	126.1	122.0	55
1983	35	34	46	140.9	133.7	117.7	105.6	118.5	99.3	89.3	85.8	74.0	49.2	20.4	67.2	144.0	174.0	193.5	165.4	169.6	142.3	146.2	46
1984	66	35	34	22.9	21.9	53.5	77.0	73.0	87.0	119.9	116.1	115.9	98.5	69.1	89.7	138.0	209.7	201.3	204.0	184.8	164.4	126.1	56
1985	40	66	35	40.9	35.0	32.6	38.6	63.2	57.4	57.4	78.0	120.2	127.2	122.4	97.8	310.1	196.8	190.8	186.6	192.5	136.3	119.0	53
1986	50	40	66	139.5	160.5	186.3	157.4	141.1	235.0	234.1	174.3	154.7	120.0	122.8	132.9	77.7	71.0	98.4	110.2	118.7	97.8	148.1	68
1987	74	50	40	136.5	109.2	47.0	24.7	45.1	61.9	61.6	69.8	64.6	65.8	66.6	53.0	95.4	136.4	148.3	144.4	144.2	151.3	141.0	66
1988	57	74	50	114.0	142.8	155.8	147.6	139.6	109.2	94.0	67.4	32.7	31.8	76.0	101.3	121.8	162.5	133.6	113.0	136.6	123.6	146.5	65
1989	45	57	74	39.7	18.8	16.4	34.8	55.7	106.1	109.4	110.8	196.8	209.8	193.6	192.3	148.2	125.0	126.1	126.3	126.3	119.2	115.2	32
1990	53	45	57	59.3	54.6	44.6	41.7	56.5	58.4	81.5	81.7	71.0	60.3	48.8	30.2	71.9	71.4	53.2	59.2	59.2	59.2	59.3	31
1991	42	53	45	70.5	57.2	95.3	93.0	90.8	114.0	138.5	129.2	123.2	73.6	56.0	52.2	119.0	59.0	50.7	56.7	56.7	58.3	70.5	41
1992	43	42	53	103.5	108.5	142.0	103.6	95.7	102.4	85.0	67.4	88.9	56.8	56.7	59.5	58.4	44.5	83.0	71.8	68.5	86.2	103.8	33
1993	55	43	42	88.4	74.8	61.3	57.4	67.3	77.6	72.5	47.2	59.3	66.1	73.7	73.7	69.2	54.4	44.1	44.2	44.2	49.3	97.8	32
1994	47	55	43	59.1	54.6	47.8	47.8	42.4	30.4	9.1	27.7	56.4	59.0	100.5	104.9	176.5	90.2	60.2	58.0	73.6	80.5	80.5	56
1995	36	47	55	99.1	68.5	22.8	12.2	21.9	43.6	53.5	53.5	56.4	68.8	68.8	48.3	167.0	120.7	131.3	140.5	139.5	122.5	114.5	57
1996	26	36	47	127.9	107.7	87.8	56.1	107.5	86.2	66.5	82.7	93.8	107.0	112.6	52.1	104.3	103.8	135.5	150.5	143.7	157.8	157.6	61

Le critère de signification du modèle utilisé est le *Akaike information criterion* ( $AIC = \text{Déviance} + 2p$ ,  $p =$  le nombre de variables dans le modèle), plus approprié que la comparaison du  $t^{\text{obs}}$  (= quotient du coefficient de régression partielle  $b_i$  par son erreur standard) au  $t$  de Student [avec  $\alpha/2 = 0,025$  et  $n-p-1$  degrés de liberté, où  $n =$  nombre de lignes de données utilisables (= années dans notre cas) et  $p =$  le nombre de variables dans le modèle] pour choisir parmi différents modèles utilisant un grand nombre de variables (LINDSEY, 1995). Déviance et  $AIC$  sont calculés automatiquement par le logiciel : le meilleur modèle est celui qui a le  $AIC$  le plus petit.

Nous avons d'abord recherché un effet possible, sur l'effectif, de l'effectif de l'année précédente, et de l'effectif de l'année précédant cette dernière. Les différentes variables climatiques ont été testées ensuite une par une, tenant compte de l'effet éventuel de l'effectif de l'année précédente et de l'effectif deux ans avant. Ceci permet de voir quelles sont les variables climatiques dont le coefficient de régression partielle est significatif. Une fois ces variables connues, nous les avons introduites dans la régression multiple pas à pas. Chaque étape est testée pour suivre l'effet des modifications du modèle sur la déviance.

Les détails de procédure pour les différents modèles essayés sont tout à fait identiques. Les résultats des différents calculs ne sont pas présentés pour ne pas alourdir le texte davantage. Seuls les modèles les plus significatifs sont exploités.

## Résultats

Les résultats obtenus sont remarquablement bons. Les meilleurs modèles calculés durant l'été 1995 comportent 9 variables explicatives, classées dans les tableaux par valeur absolue décroissante de leur coefficient de régression (**tableaux II et III**). Parmi toutes les variables explicatives proposées à l'analyse, nous voyons ressortir l'effet significatif de la température moyenne de l'hiver, de la température de fin mai à début juillet, du niveau de la population mère, et des précipitations du 19 mai à fin juin et pendant le mois de septembre. La température minimum moyenne de l'hiver précédent exerce une influence prépondérante, avec un coefficient négatif de  $-0,1214$ , alors que la variable d'importance décroissante suivante a un coefficient presque 3 fois plus petit ( $0,04337$ , température minimum pendant 4 semaines à partir du 25/5 de l'année avant). En clair, plus il fait doux en hiver, moins il y aura de tétras au printemps suivant, et plus il fait chaud en juin et plus il y aura de tétras, et ainsi de suite pour chacune des variables retenues. L'effet des précipitations de mai-juin n'est pas du même ordre selon les périodes associées, pourtant proches les unes des autres (19/5, 25/5, 1/6) ; le coefficient de régression n'est pas de même signe !

Dans le modèle 1995/2, nettement meilleur au vu des estimateurs statistiques (Déviance et *AIC*), il a été tenu compte des températures hivernales pendant deux hivers successifs. La variable « Température moyenne de l'avant-dernier hiver » (coefficient de régression négatif), obtenue en décalant encore d'un an les valeurs de « Température minimum de l'hiver précédent », supplante l'effet significatif de la variable « Température moyenne sur 4 semaines à partir du 25 mai (de l'année précédente) » (coefficient de régression positif), et la remplace même avantageusement. L'ordre d'importance des différentes variables est alors quelque peu bouleversé : l'importance du paramètre « Température minimum moyenne sur 3 semaines à partir du 16 juin » a augmenté. A part ces deux changements majeurs, le modèle est construit comme le précédent, les coefficients de régression sont un peu modifiés, mais le sens des relations (signe du coefficient) est inchangé.

La comparaison des graphiques de fluctuations d'abondances recensées et estimées montre la meilleure adéquation du modèle 1995/2 sur le 1995/1 (**fig. 4 et 5**) ; quelques années (1973, 1974, 1982) sont moins bien estimées dans ce cas, mais pour toutes les autres, l'estimation est améliorée : la superposition est remarquable pour une étude de ce type, alors que les variables explicatives sont essentiellement d'ordre climatique (facteurs extérieurs à la population et qui influencent ou perturbent sa densité). L'effectif des coqs est de toutes façons mal estimé certaines années, par rapport à la très bonne superposition des valeurs estimées et observées d'autres années, que ce soit en positif ou en négatif : 1969 (-), 1973 (+), 1978 (+), 1979 (-), 1980 (-), 1982 (+), 1984 (-), 1985 (+), 1989 (-), 1990 (-).

**Tableau II.** Modélisation de l'effectif printanier des tétras lyres mâles (*Tetrao tetrix*) dans les Hautes-Fagnes belges. Valeurs statistiques des 9 variables explicatives retenues dans le modèle 1995/1 et valeur des estimateurs statistiques du modèle.

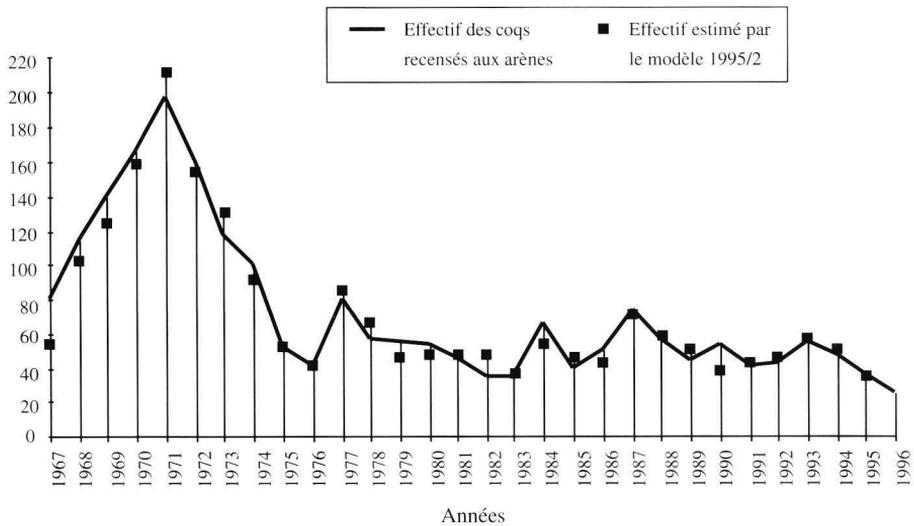
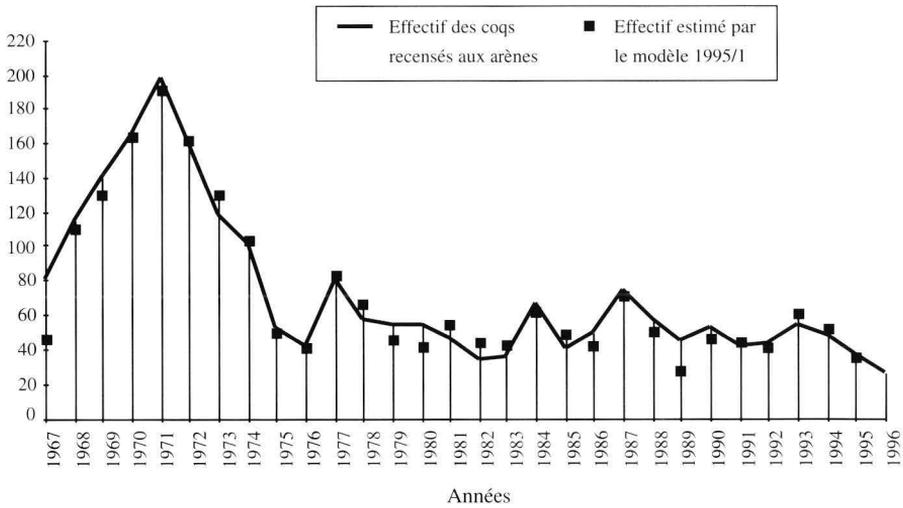
*Modelling spring numbers of Black Grouse (Tetrao tetrix) cocks in the Belgian « Hautes-Fagnes ». Value of the statistics of the 9 explanatory variables kept in the model 1995/1 and value of the statistical estimates of the model.*

Déviance résiduelle = 20,395		Degrés de liberté = 14		AIC = 40,39	
Variable explicative		Coefficient de régression		Erreur standard	
Ordonnée à l'origine		2,204		0,3264	
Température min. moyenne du dernier hiver		- 0,1214		0,02422	
Temp. min. pendant 4S à partir du 25/5 de l'année avant		0,04337		0,02799	
Effectif un an avant		0,01199		0,001023	
Précipitations pendant 4S à partir du 25/5 de l'année avant		0,009325		0,002324	
Précipitations pendant 3S à partir du 1/6 de l'année avant		- 0,008651		0,001483	
Précipitations pendant 4S à partir du 19/5 de l'année avant		- 0,003715		0,001259	
Effectif deux ans avant		- 0,003631		0,001135	
Précipitations cumulées du mois de septembre précédent		- 0,001303		0,004853	
Temp. min. pendant 3S à partir du 16/6 de l'année avant		- 0,001060		0,01417	

**Tableau III.** Modélisation de l'effectif printanier des tétras lyres mâles (*Tetrao tetrix*) dans les Hautes-Fagnes belges. Valeurs statistiques des 9 variables explicatives retenues dans le modèle 1995/2 et valeur des estimateurs statistiques du modèle.

*Modelling spring numbers of Black Grouse (Tetrao tetrix) cocks in the Belgian « Hautes-Fagnes ». Value of the statistics of the 9 explanatory variables kept in the model 1995/2 and value of the statistical estimates of the model.*

Déviance résiduelle = 16,435		Degrés de liberté = 14		AIC = 36,44	
Variable explicative		Coefficient de régression		Erreur standard	
Ordonnée à l'origine		2,727		0,2202	
Température min. moyenne du dernier hiver		- 0,09660		0,02514	
Temp. min. pendant 3S à partir du 16/6 de l'année avant		0,09444		0,01508	
Température min. moyenne de l'avant-dernier hiver		- 0,07736		0,03052	
Effectif un an avant		0,01120		0,001094	
Précipitations pendant 4S à partir du 25/5 de l'année avant		0,01011		0,002368	
Précipitations pendant 3S à partir du 1/6 de l'année avant		- 0,009276		0,001514	
Précipitations pendant 4S à partir du 19/5 de l'année avant		- 0,005144		0,001369	
Effectif deux ans avant		- 0,003716		0,001096	
Précipitations cumulées du mois de septembre précédent		- 0,001368		0,0004707	



**Fig. 4** (en haut) **et 5** (en bas). Modélisations de l'effectif printanier des tétras lyres mâles (*Tetrao tetrix*) dans les Hautes-Fagnes belges. Courbe de l'effectif printanier des coqs recensés aux arènes et valeurs estimées par les modèles 1995/1 (en haut) et 1995/2 (en bas).

*Modelling spring numbers of Black Grouse (Tetrao tetrix) cocks in the Belgian « Hautes-Fagnes ». Plot of the numbers counted on the arenas and values estimated by the model 1995/1 (top) and 1995/2 (bottom).*

Les deux premières années de l'étude n'ont pas de référence pour la population mère 1967 (-), 1968 (-). Calculés avec l'effectif manquant 1988, ces deux modèles en ont toutefois donné une valeur estimée plus ou moins proche de la réalité (**tableaux IV** et **V**).

**Tableaux IV** (à gauche) et **V** (à droite). Modélisation de l'effectif printanier des tétras lyres mâles (*Tetrao tetrix*) dans les Hautes-Fagnes belges. Tableaux comparatifs des valeurs recensées aux arènes, et celles estimées par le modèle 1995/1 à gauche (*tabl. IV*) et par le modèle 1995/2 à droite (*tabl. V*), tous deux calculés sans la valeur observée de 1988. *Modelling spring numbers of Black Grouse (Tetrao tetrix) cocks in the Belgian « Hautes-Fagnes ».* Comparative tables of the values counted on the arenas with those estimated by two models, calculated without knowing the value observed in 1988 : Model 1995/1 on the left (table IV) and Model 1995/2 on the right (table V).

Année	Effectif recensé	Effectif estimé	Résidu
1967	80	45,212	0,000
1968	115	108,431	0,000
1969	140	129,432	0,929
1970	165	164,119	0,069
1971	198	188,927	0,660
1972	160	161,774	-0,139
1973	118	129,850	-1,040
1974	100	102,147	-0,212
1975	52	47,965	0,583
1976	42	40,653	0,211
1977	81	83,962	-0,323
1978	58	67,117	-1,113
1979	55	44,598	1,558
1980	54	40,428	2,135
1981	46	53,924	-1,079
1982	34	43,059	-1,381
1983	35	42,872	-1,202
1984	66	60,117	0,759
1985	40	48,458	-1,215
1986	48	40,937	1,104
1987	74	69,938	0,486
1988		49,648	0,000
1989	45	25,770	0,000
1990	53	44,956	0,000
1991	42	42,392	-0,060
1992	43	39,725	0,520
1993	55	60,398	-0,695
1994	47	52,305	-0,733
1995	36	33,905	0,360

Année	Effectif recensé	Effectif estimé	Résidu
1967	80	42,562	0,000
1968	115	106,761	0,000
1969	140	129,536	0,919
1970	165	162,296	0,212
1971	198	200,299	-0,162
1972	160	156,174	0,306
1973	118	132,593	-1,267
1974	100	92,954	0,731
1975	52	50,366	0,230
1976	42	40,579	0,223
1977	81	84,649	-0,397
1978	58	64,106	-0,763
1979	55	43,150	1,804
1980	54	46,294	1,133
1981	46	47,803	-0,261
1982	34	48,155	-2,040
1983	35	38,357	-0,542
1984	66	57,382	1,138
1985	40	47,770	-1,124
1986	48	45,263	0,407
1987	74	74,251	-0,029
1988		59,910	0,000
1989	45	26,531	0,000
1990	53	43,825	0,000
1991	42	41,211	0,123
1992	43	44,971	-0,294
1993	55	57,695	-0,355
1994	47	49,133	-0,304
1995	36	34,013	0,341

Excepté pour les années 1981 à 1983, 1986 et 1992, le modèle prévoit très correctement le sens des fluctuations observées.

En 1996, les modèles ont été calculés avec l'effectif 1988 connu et celui de 1986 corrigé (données du domaine militaire complétées), et ont toujours abouti au même meilleur modèle que précédemment (9 mêmes variables explicatives déjà énumérées), mais avec quelques légères différences de valeur des paramètres statistiques (**tableau VI**) ; La température minimum moyenne des 3 semaines qui suivent le 16 juin a plus de poids cette fois que la moyenne de la température minimum pendant l'hiver précédent.

**Tableau VI.** Modélisation de l'effectif printanier des tétras lyres mâles (*Tetrao tetrix*) dans les Hautes-Fagnes belges. Valeurs statistiques des 9 variables explicatives retenues dans le modèle 1996/1 (sans connaître 1996) et valeur des estimateurs statistiques du modèle. *Modelling spring numbers of Black Grouse (Tetrao tetrix) cocks counted on the arenas in the Belgian « Hautes-Fagnes ». Value of the statistics of the 9 explanatory variables kept in the model 1996/1 (not knowing 1996) and value of the statistical estimates of the model.*

Déviance résiduelle = 23,666      Degrés de liberté = 17      AIC = 43,67		
Variable explicative	Coefficient de régression	Erreur standard
Ordonnée à l'origine	3,000	0,2035
Température min. moyenne de l'avant-dernier hiver	- 0,08891	0,02609
Temp. min. pendant 3S à partir du 16/6 de l'année avant	0,08225	0,01439
Température min. moyenne du dernier hiver	- 0,07609	0,02135
Effectif un an avant	0,01125	0,001093
Précipitations pendant 3S à partir du 1/6 de l'année avant	- 0,008462	0,001430
Précipitations pendant 4S à partir du 25/5 de l'année avant	0,008004	0,002195
Précipitations pendant 4S à partir du 19/5 de l'année avant	- 0,004830	0,001334
Effectif deux ans avant	- 0,003870	0,001089
Précipitations cumulées du mois de septembre précédent	- 0,001490	0,0004696

Le tableau de données ayant été complété des paramètres climatologiques de 1996, le modèle a permis d'estimer l'effectif de 1996 avant recensement, puis en tenant compte de la valeur recensée sur le terrain. Le modèle a prévu une augmentation des tétras en 1996, qui ne s'est pas du tout confirmée par les recensements, bien au contraire. L'introduction de la valeur réelle fait baisser la valeur estimée et modifie un peu l'importance relative des variables explicatives, donnant un peu plus de poids à l'hiver précédent plutôt qu'à l'avant dernier, et aux précipitations cumulées sur 4 semaines à partir du 25 mai. Les estimations pour les autres années sont donc également légèrement modifiées, en bien ou en mal (**tableaux VII, VIII, IX et fig. 6 et 7**). En 1996, pour la quatrième fois sur trente, le modèle ne prévoit pas du tout le sens des fluctuations observées.

**Tableau VII.** Modélisation de l'effectif printanier de coqs de tétras lyres (*Tetrao tetrix*) recensés aux arènes, dans les Hautes-Fagnes belges. Valeurs statistiques des 9 variables explicatives retenues dans le modèle 1996/2 (tenant compte de 1996) et valeur des estimateurs statistiques du modèle.

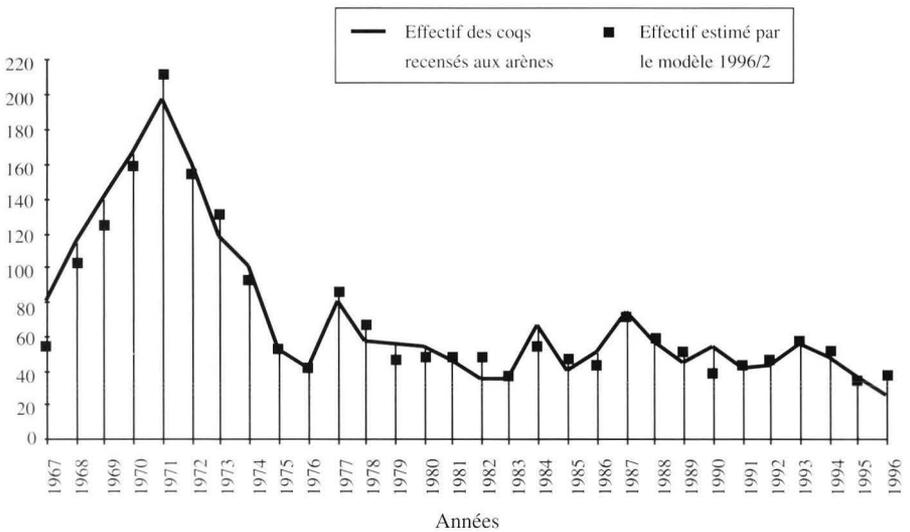
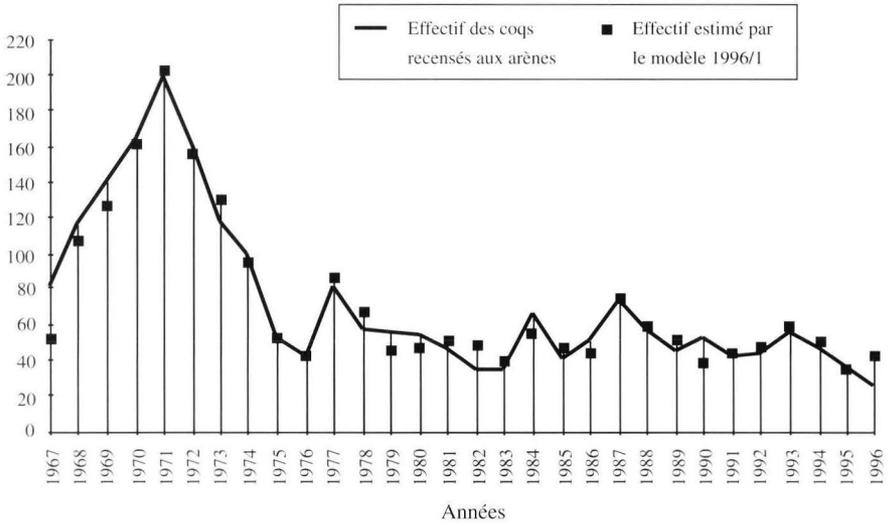
*Modelling of Black Grouse (Tetrao tetrix) cocks spring numbers in the Belgian « Hautes-Fagnes ». Value of the statistics of the 9 explanatory variables kept in the model 1996/2 (including the value observed in 1996) and value of the statistical estimates of the model.*

	Déviance résiduelle = 29,018	Degrés de liberté = 18	AIC = 49,02
Variable explicative		Coefficient de régression	Erreur standard
Ordonnée à l'origine		2,874	0,2107
Température min. moyenne du dernier hiver		- 0,09044	0,02233
Temp. min. pendant 3S à partir du 16/6 de l'année avant		0,09009	0,01478
Température min. moyenne de l'avant-dernier hiver		- 0,06520	0,02826
Effectif un an avant		0,01131	0,001088
Précipitations pendant 4S à partir du 25/5 de l'année avant		0,008442	0,002197
Précipitations pendant 3S à partir du 1/6 de l'année avant		- 0,008381	0,001420
Précipitations pendant 4S à partir du 19/5 de l'année avant		- 0,004625	0,001327
Effectif deux ans avant		- 0,003809	0,001083
Précipitations cumulées du mois de septembre précédent		- 0,001491	0,0004671

**Tableaux VIII (à gauche) et IX (à droite).** Modélisation de l'effectif printanier des tétras lyres mâles (*Tetrao tetrix*) dans les Hautes-Fagnes belges : tableaux comparatifs des valeurs recensées et estimées par le modèle 1996/1 (sans connaître 1996) à gauche et par le modèle 1996/2 (tenant compte de 1996) à droite.

*Modelling spring numbers of Black Grouse (Tetrao tetrix) cocks counted on the arenas in the Belgian « Hautes-Fagnes ». Comparative tables of the values observed with those estimated by two models : 1996/1 on the left (without knowing 1996) and 1996/2 on the right (including the observed value of spring 1996).*

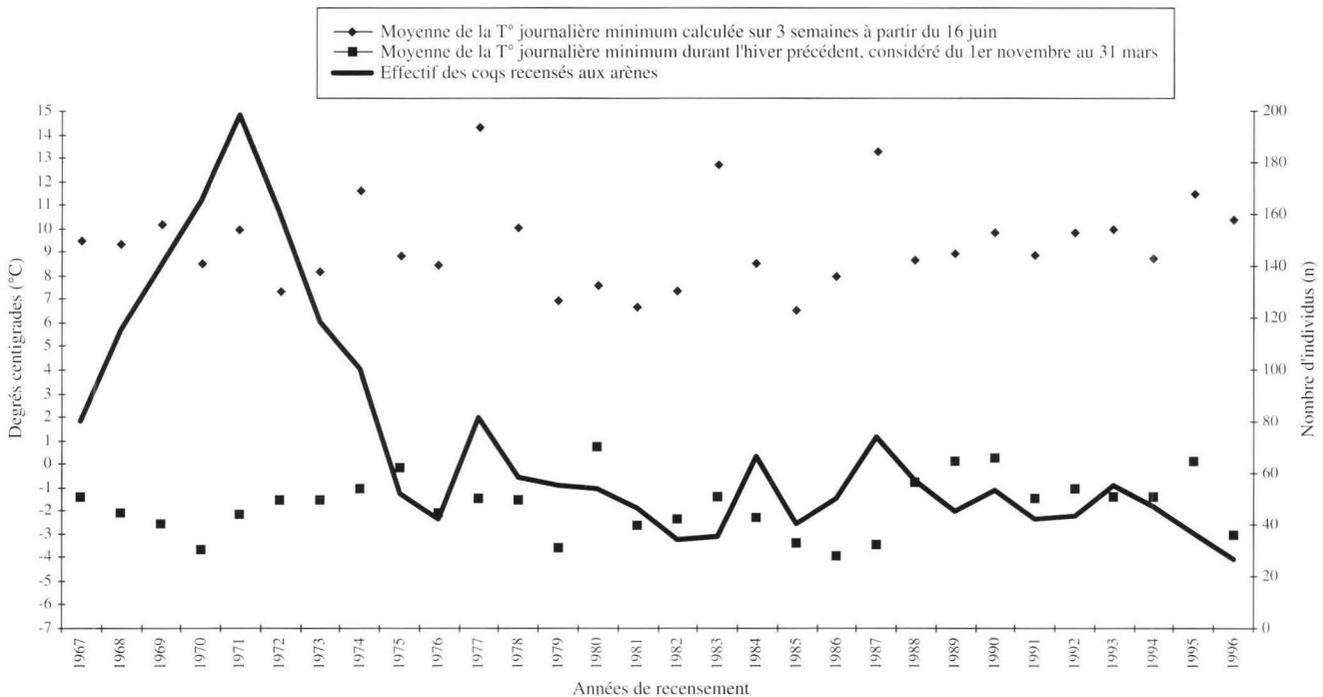
Année	Effectif recensé	Effectif estimé	Résidu	Année	Effectif recensé	Effectif estimé	Résidu
1967	80	52,079	0,000	1967	80	53,38	0,000
1968	115	106,688	0,000	1968	115	103,37	0,000
1969	140	125,496	1,295	1969	140	123,77	1,458
1970	165	160,786	0,332	1970	165	157,78	0,575
1971	198	202,068	-0,286	1971	198	211,90	-0,955
1972	160	155,878	0,330	1972	160	152,86	0,577
1973	118	130,477	-1,092	1973	118	129,80	-1,036
1974	100	94,146	0,603	1974	100	91,89	0,846
1975	52	52,253	-0,035	1975	52	52,63	-0,087
1976	42	42,483	-0,074	1976	42	41,92	0,012
1977	81	85,745	-0,512	1977	81	84,95	-0,429
1978	58	67,760	-1,186	1978	58	66,70	-1,066
1979	55	45,244	1,450	1979	55	45,73	1,372
1980	54	46,050	1,172	1980	54	48,54	0,784
1981	46	50,399	-0,620	1981	46	48,46	-0,354
1982	34	47,790	-1,995	1982	34	48,25	-2,052
1983	35	39,096	-0,655	1983	35	37,21	-0,362
1984	66	55,574	1,399	1984	66	53,41	1,723
1985	40	46,494	-0,952	1985	40	45,58	-0,826
1986	50	44,107	0,887	1986	50	43,24	1,028
1987	74	73,697	0,035	1987	74	70,70	0,393
1988	57	58,193	-0,156	1988	57	59,45	-0,317
1989	45	50,224	-0,737	1989	45	49,68	-0,664
1990	53	38,354	2,365	1990	53	38,37	2,361
1991	42	43,911	-0,288	1991	42	42,90	-0,137
1992	43	46,175	-0,467	1992	43	45,95	-0,435
1993	55	58,432	-0,449	1993	55	57,85	-0,375
1994	47	50,134	-0,443	1994	47	50,63	-0,511
1995	36	35,035	0,163	1995	36	34,25	0,298
1996		42,204	0,000	1996	26	37,59	-1,891



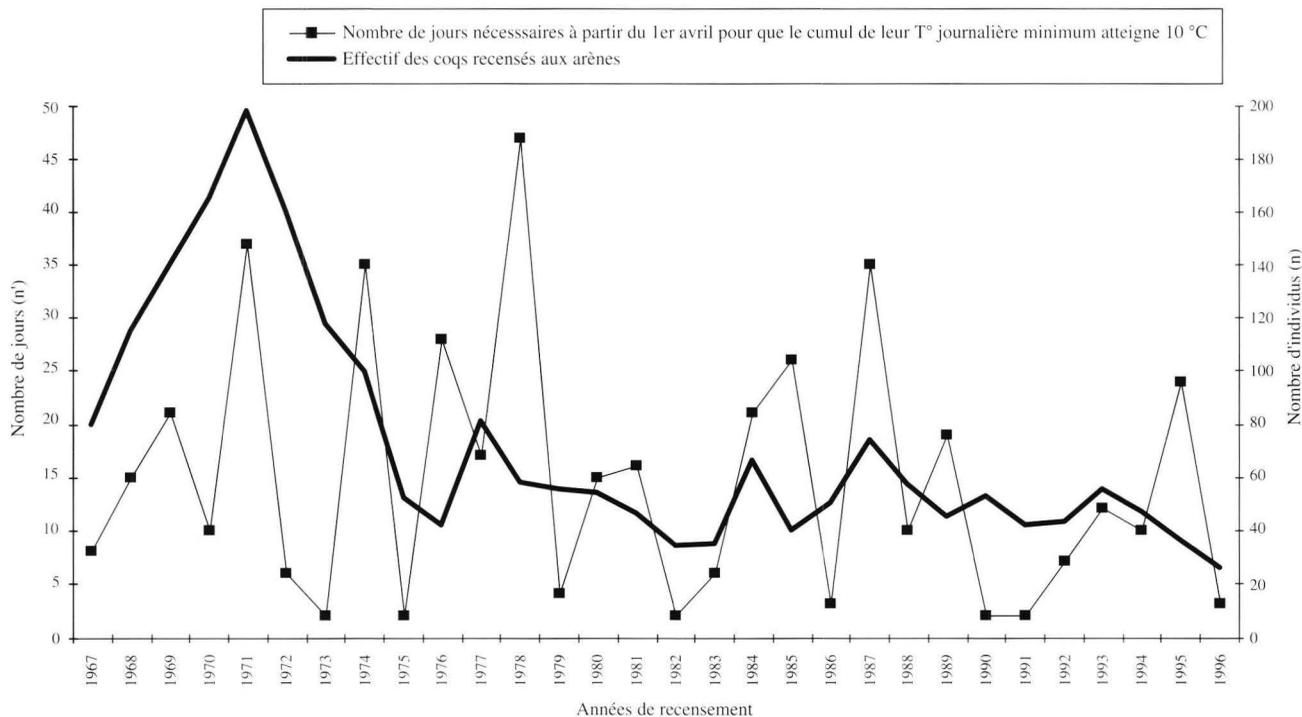
**Fig. 6** (en haut) et **7** (en bas). Modélisations de l'effectif printanier de tétras lyres mâles (*Tetrao tetrix*) dans les Hautes-Fagnes belges. Courbe de l'effectif printanier des coqs recensés aux arènes, et valeurs estimées par les modèles 1996/1 (en haut, fig. 6) et 1996/2 (en bas, fig. 7).

*Modelling spring numbers of Black Grouse (Tetrao tetrix) cocks in the Belgian « Hautes-Fagnes ». Plot of the numbers counted on the arenas and values estimated by the model 1996/1 (above) and 1996/2 (under).*

L'évolution des effectifs recensés et celle des valeurs des paramètres climatiques retenus dans l'analyse sont figurées graphiquement dans les pages suivantes (**fig. 8 à 14**). L'examen des graphiques permet de visualiser l'effet significatif de certains paramètres.

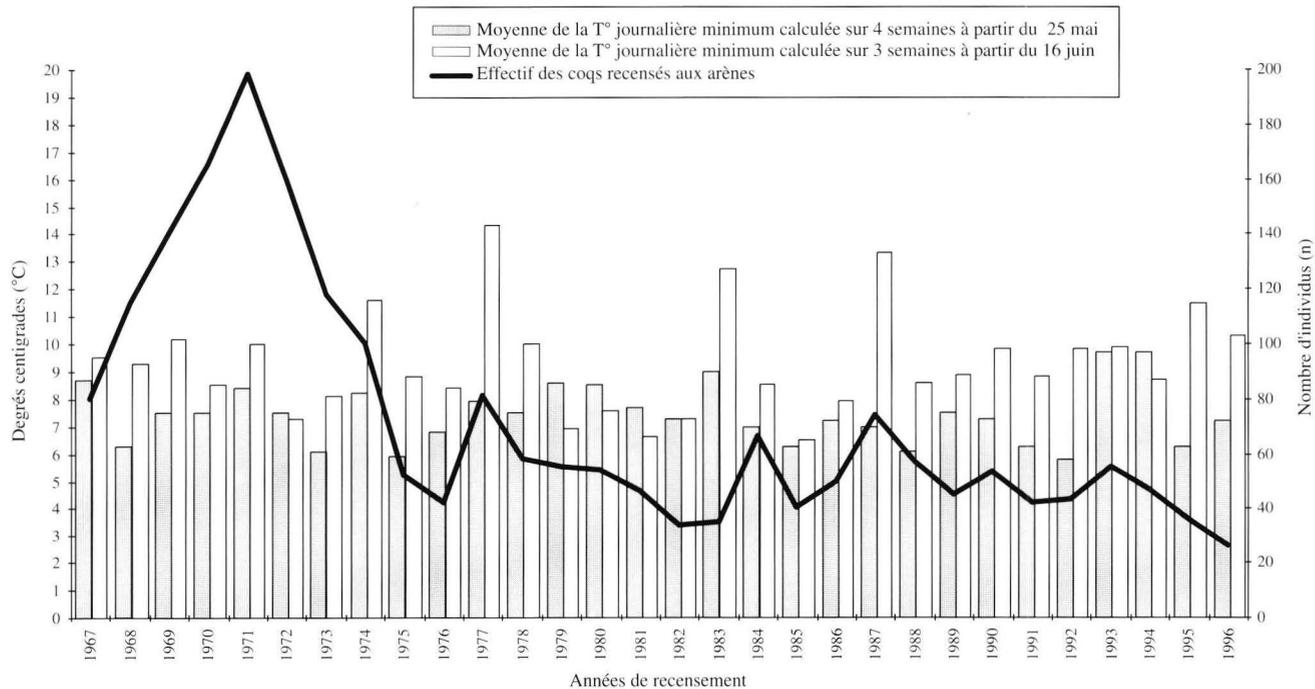


**Fig. 8.** Evolution de l'effectif printanier des coqs de tétras lyres (*Tetrao tetrix*) recensés aux arènes, superposée à l'évolution des paramètres climatiques « Moyenne de la T° journalière minimum durant l'hiver précédent, considérés du 1<sup>er</sup> novembre au 31 mars », et « Moyenne de la T° journalière minimum calculée sur 3 semaines à partir du 16 juin », dans les Hautes-Fagnes belges. *Yearly spring numbers of Black Grouse (Tetrao tetrix) cocks counted on the arenas, and yearly mean of daily minimal temperature on the previous winter, calculated from 1st November to 31st March, and yearly mean of minimal daily temperature for 3 weeks beginning on 16th June in the previous year, in the Belgian « Hautes-Fagnes ».*



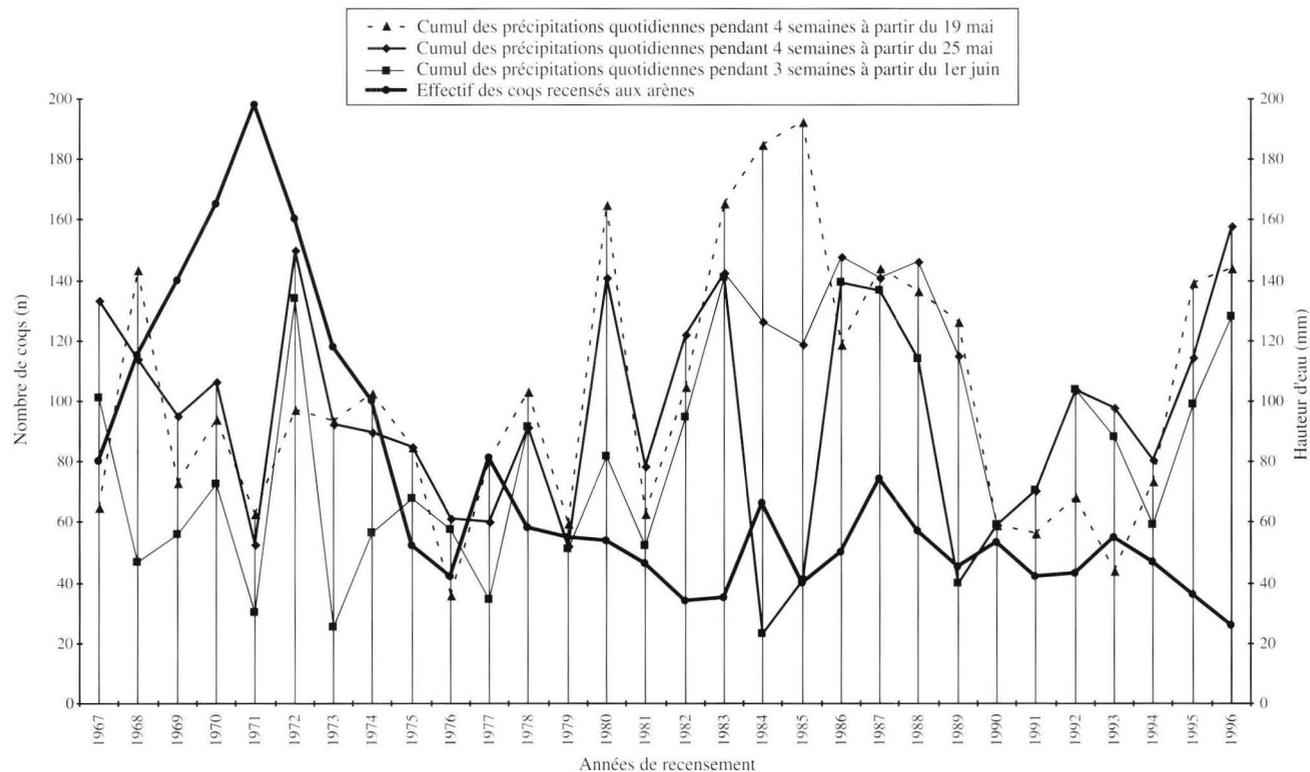
**Fig. 9.** Evolution de l'effectif printanier de coqs de tétras lyres (*Tetrao tetrix*) recensés aux arènes, superposée à l'évolution du paramètre climatique « Nombre de jours nécessaires, à partir du 1<sup>er</sup> avril, pour que le cumul des T° minimum quotidiennes, mesurées dans les Hautes-Fagnes belges, atteigne 10 °C ».

*Yearly spring numbers of Black Grouse (Tetrao tetrix) cocks counted on the arenas, and yearly mean variable number of days, from the 1st of April, to have the sum of the daily minimum temperature in the Belgian « Hautes-Fagnes » reaching 10 °C.*



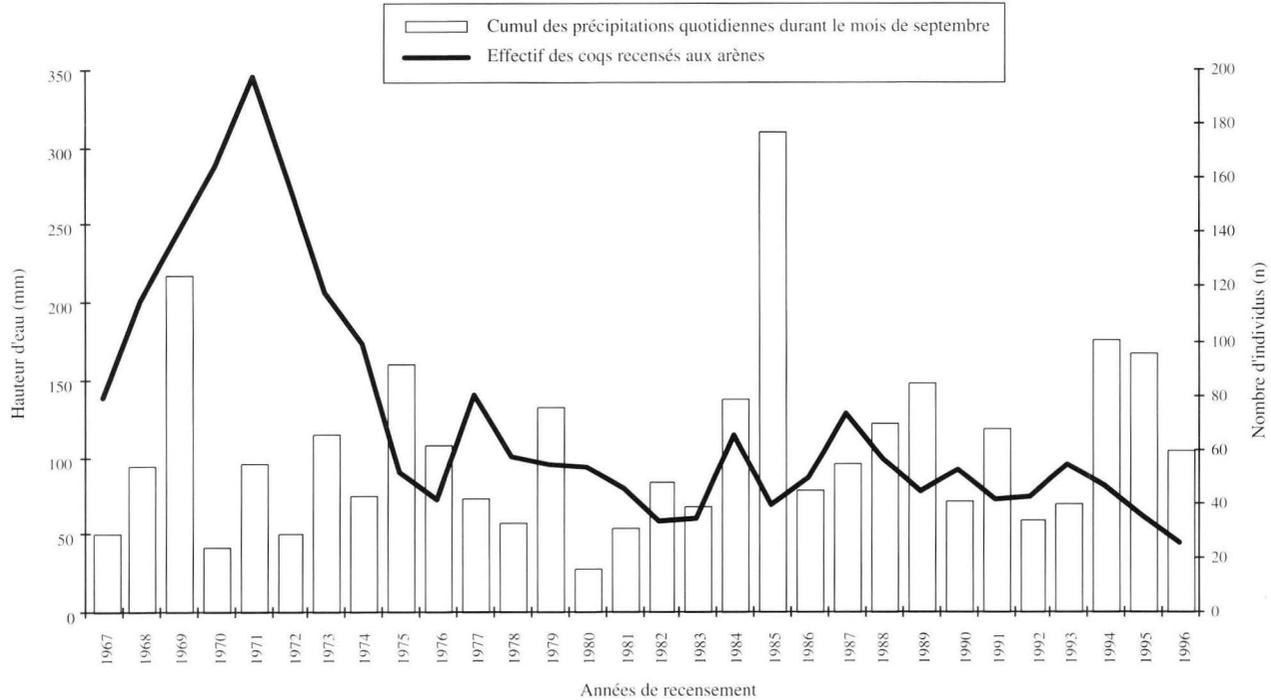
**Fig. 10.** Evolution de l'effectif printanier des tétras lyres mâles (*Tetrao tetrix*) recensés aux arènes, superposée à l'évolution du paramètre climatique « Moyenne de la T° minimum journalière calculée sur 4 semaines, commençant le 25 mai de l'année précédente », et « Moyenne de la T° journalière calculée sur 3 semaines à partir du 16 juin de l'année précédente », dans les Hautes-Fagnes belges.

*Yearly spring numbers of Black Grouse (Tetrao tetrix) cocks counted on the arenas, yearly mean of minimal daily temperature on 4 weeks beginning on the 25th May in the previous year, and yearly mean of minimal daily temperature for 3 weeks beginning on the 16th June in the previous year, in the Belgian « Hautes-Fagnes ».*

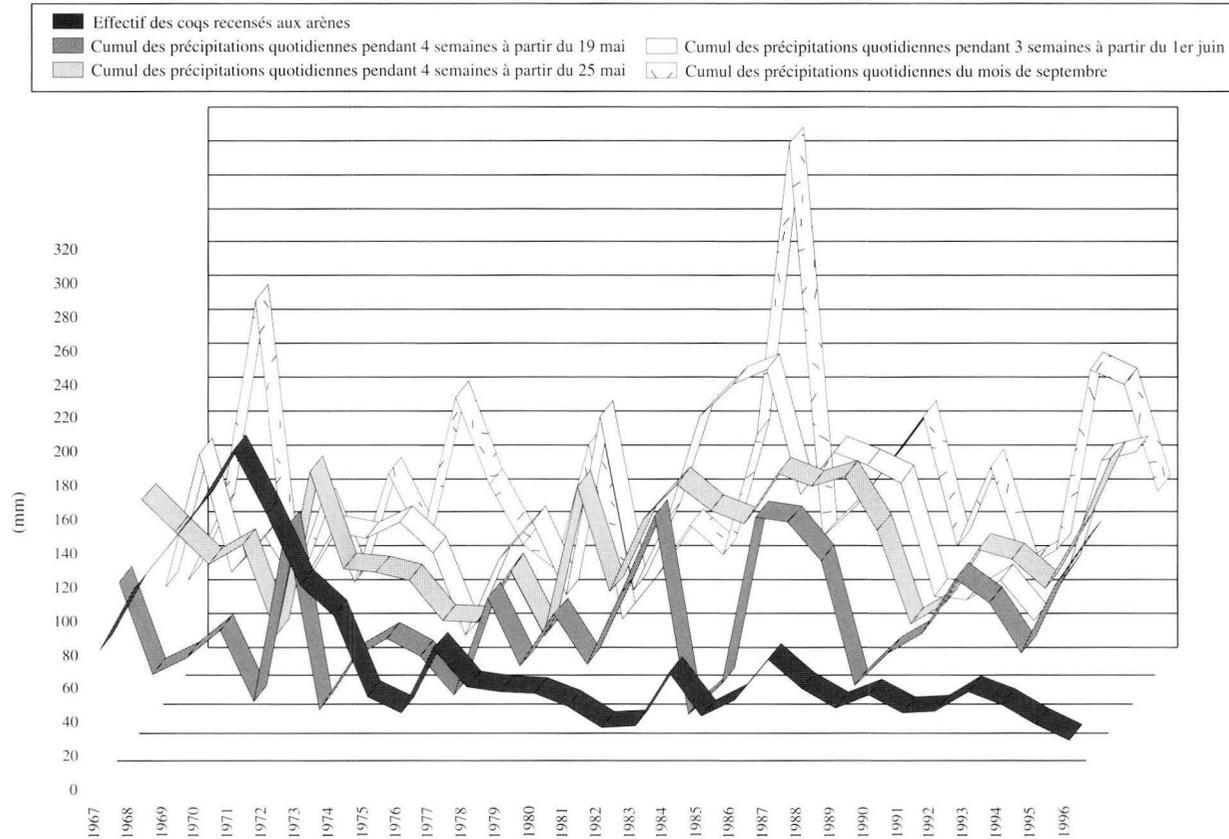


**Fig. 11.** Evolution de l'effectif printanier des coqs tétras lyres (*Tetrao tetrix*) recensés aux arènes, superposée à l'évolution des paramètres climatologiques « Précipitations cumulées » pendant 4 semaines à partir du 19 mai, idem à partir du 25 mai, et pendant 3 semaines à partir du 1<sup>er</sup> juin (de l'année précédente) dans les Hautes-Fagnes belges.

*Yearly spring numbers of Black Grouse (Tetrao tetrix) cocks counted on the arenas and yearly total rainfall in Belgian « Hautes-Fagnes », during 4 weeks from the 19th May and from the 25th May, and during 3 weeks from the 1st of June in the previous year.*

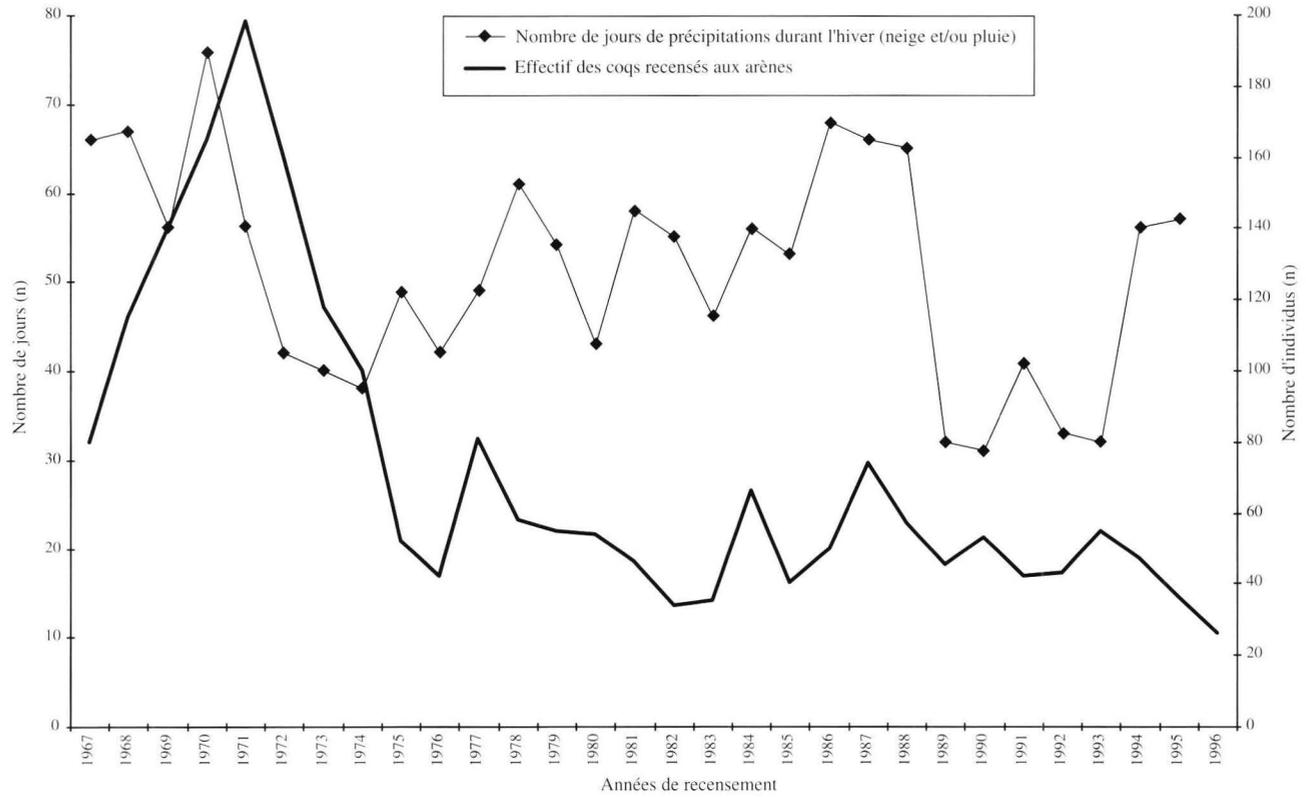


**Fig. 12.** Evolution de l'effectif printanier de coqs de téttras lyres (*Tetrao tetrix*) recensés aux arènes, superposée à l'évolution du paramètre climatique « Précipitations cumulées du mois de septembre précédent, dans les Hautes-Fagnes belges. *Yearly spring numbers of Black Grouse (Tetrao tetrix) cocks counted on the arenas and yearly total rainfall in the Belgian « Hautes-Fagnes » during September in the previous year.*



**Fig. 13.** Evolution de l'effectif printanier de coqs de téttras lyres (*Tetrao tetrix*) recensés aux arènes, superposée à l'évolution de tous les paramètres de pluviométrie, au printemps, au printemps et en automne.

Yearly spring numbers of Black Grouse (*Tetrao tetrix*) cocks counted on the arenas and all the variables of rainfall in the Belgian « Hautes-Fagnes » during previous spring and previous September.



**Fig. 14.** Evolution de l'effectif printanier de coqs de tétras lyres (*Tetrao tetrix*) recensés aux arènes, superposée à l'évolution du nombre de jours de précipitations de neige ou de pluie pendant l'hiver précédent.  
*Yearly spring numbers of Black Grouse (*Tetrao tetrix*) cocks counted on the arenas and yearly number of days with rainfall or snowfall during previous winter in the Belgian « Hautes-Fagnes ».*

En résumé, d'après nos analyses, en plus du niveau de la population mère, l'évolution de la population de tétras lyres des Hautes-Fagnes est nettement influencée par :

- **le climat de la période hivernale**, traduit par la moyenne de la température minimale du 1<sup>er</sup> novembre au 31 mars (effet -), et pendant deux années de suite ;
- **le climat de périodes supposées proches de l'éclosion** (3 semaines) :
  - la température minimale moyenne à partir du 16 juin (effet +) ;
  - la somme des précipitations à partir du 1<sup>er</sup> juin (effet -) ;
- **le climat de la période d'incubation** (4 semaines) :
  - les précipitations cumulées (effet + ou - selon la date de début des périodes) ;
- **la somme des précipitations pendant le mois de septembre** (effet -).



**Photo 1.** L'abondance de neige est un facteur-clé bénéfique à la survie hivernale des tétras lyres : ils peuvent s'abriter du froid dans un igloo creusé dans l'épaisseur de neige.  
*Abundant snow enhances the chances of Black Grouse to survive winter time ; the birds shelter from cold under snow by burrowing tunnels and resting in igloos.*

## Discussion

Au vu des résultats obtenus, et de la rare qualité de l'adéquation du modèle aux données observées, les périodes et paramètres climatologiques proposés à l'analyse sont judicieux et adéquats. Voyons période par période.

### 1) La période hivernale

La température minimale moyenne du 1<sup>er</sup> novembre au 31 mars, prise comme indicateur de la rigueur de l'hiver, a le coefficient de régression partielle le plus élevé et serait donc un paramètre-clé pour la biologie des tétras. Plus l'hiver est « chaud », moins il y aura de tétras, ou plus l'hiver est froid, et mieux se porte la population au printemps suivant. Ce résultat est contraire aux résultats de EIBERLE en Suisse (1987), mais en accord avec ce que l'on sait de la biologie hivernale du tétras lyre (Seiskari, 1962 ; PAULI, 1974).

Espèce boréo-montagnarde, le tétras lyre est hautement adapté à son milieu de prédilection. Sa stratégie hivernale est basée sur l'économie d'énergie : repos en igloo la majeure partie du temps, nutrition pendant de courtes périodes. Le moindre dérangement a de graves conséquences pour l'équilibre énergétique des oiseaux. La neige et la qualité de l'enneigement sont des facteurs de survie très importants, mais nous ne disposons pas d'informations quantitatives valables couvrant les trente années d'analyse. Par ailleurs, aucune étude n'a été faite sur l'évolution de la quantité et de la qualité de l'enneigement sur une très longue période (près de 100 ans par exemple ; cf. SNEYERS, 1967 et ERPICUM *et al.*, 1991). Du point de vue des climatologues, on ne peut pas affirmer que les hivers que nous connaissons sont de plus en plus souvent doux : les valeurs météorologiques sont toujours dans la normale des valeurs enregistrées dans notre pays, car les écarts-types sont très grands (SNEYERS et VAN DIEPENBEEK, 1995 ; VAN DIEPENBEEK, com. pers.). Les météorologistes affirment que les hivers peu enneigés que nous connaissons sont tout à fait normaux pour notre pays.

Il est logique de supposer qu'une température minimale trop clémente limiterait les chutes de neige et/ou empêcherait qu'elle persiste et atteigne une épaisseur suffisante pour que les tétras y creusent leur tunnel de repos. Pourtant, un hiver doux pourrait permettre une accessibilité prolongée à de la nourriture au sol : il semble que cette possibilité ne profite pas aux tétras, soit que la nourriture est de toute façon recouverte d'une mince couche, la rendant inaccessible, soit qu'elle est broutée par d'autres herbivores, soit que les courtes périodes de nourrissage n'augmentent pas et ne compensent pas les pertes énergétiques occasionnées par le manque de neige protectrice,... Des températures insuffisamment basses pourraient également permettre aux parasites et à leurs larves de passer l'hiver en plus grand nombre. HENTTONEN (1991) affirme que la pression de prédation pourrait être plus forte, du fait de l'augmentation prévisible des prédateurs généralistes associée à un réchauffement climatique.

Le nombre de jours de précipitations hivernales est corrélé positivement avec l'effectif, mais n'intervient pas dans le modèle car son apport n'est pas significatif dans l'explication de la variation de l'effectif. Plus il y a de neige

plus c'est favorable au tétras, qui s'y enfouit lorsqu'elle atteint 30 cm d'épaisseur. Mais les chutes de neige ne sont pas régulières, et l'épisode où la neige a une épaisseur suffisante est souvent de durée limitée dans les Hautes-Fagnes (SNEYERS, 1967 ; ERPICUM *et al.*, 1991), ce qui pourrait expliquer que ce facteur n'apporte pas suffisamment d'explication aux variations de l'effectif. Une analyse ultérieure devra intégrer plutôt un facteur qui quantifiera véritablement la hauteur de neige et la durée de présence de la neige.

Il est à mettre en exergue que les valeurs du paramètre utilisé pour caractériser l'hiver sont importantes durant les deux années qui précèdent l'année de l'estimation (l'essai de modélisation tenté en prenant également en compte les caractéristiques hivernales trois ans avant n'a pas donné de modèle acceptable). D'après les valeurs des coefficients de régression, le climat hivernal est vraiment un paramètre critique, dont l'effet se cumule sur deux années successives. Nous pensons que cela est à mettre en rapport avec la maturité des coqs. Ils sont véritablement actifs sur l'arène lors de leur troisième année civile (deuxième printemps). Ils doivent donc avoir résisté à deux hivers. Il faut rappeler que les jeunes tétras accusent une très forte mortalité de la naissance au premier printemps (LINDEN, 1981), le premier hiver constituant une épreuve éliminatoire, car les jeunes n'ont pas encore atteint le même poids que les adultes ; la période hivernale est par la suite la période la plus cruciale du cycle de vie des oiseaux adultes. Les résultats de cette étude le confirment aussi pour la population des Hautes-Fagnes.

## **2) La période précédant la ponte (mois d'avril, disponibilité des bourgeons)**

La période précédant la ponte, considérée au mois d'avril, n'a pas d'importance significative face aux autres périodes envisagées : le nombre de jours pour que la somme des températures minimales journalières atteigne le seuil des 10 °C n'est pas retenu dans le modèle final. Ceci peut être dû au fait qu'il y a bien souvent encore l'un ou l'autre épisode de gel après que soit atteint le seuil des 10 °C. Ce facteur pourrait peut-être tout de même avoir une influence sur l'effectif via la proportion de poules accompagnées de jeunes (MAGNANI, 1987), et donc le nombre d'individus de l'année suivante, ou alors la période concernée n'est pas la plus cruciale : le mois de mars ou le mois de mai devraient être envisagés.

## **3) La période d'incubation**

MAGNANI (1987), dans les Alpes françaises, n'observait pas de relation entre la température moyenne durant l'incubation et le nombre de poules accompagnées de jeunes, alors que nous obtenons un coefficient de régression partielle positif significatif avec le nombre de mâles aux arènes. Il n'observait pas non plus de relation entre la somme des précipitations et le nombre de poules accompagnées de jeunes, alors que nous obtenons un coefficient de régression partielle négatif significatif entre la somme des précipitations et l'effectif des coqs. Cette divergence est probablement due au nombre d'années prises en compte : MAGNANI n'utilise que 6 ans, ce qui est très peu pour une étude de dynamique de population. Un exercice ultérieur nous fera calculer le modèle sur des périodes aussi courtes que lui, afin de tester cette hypothèse.

Des paramètres climatiques néfastes (températures minimales basses et somme de précipitations importantes) à cette période pourraient entraîner l'arrêt de la couvaison à cause des dépenses énergétiques qui seraient plus importantes. Ces mauvaises conditions climatiques auraient aussi un effet sur le développement des arthropodes dont les poussins se nourriront dès leur éclosion.

Une curiosité de notre modèle est qu'il retient deux fois le facteur « précipitations cumulées sur 4 semaines » : à partir du 19/5 et à partir du 25/5, mais avec des coefficients de régression de signes opposés ! Le choix de cumuler les précipitations sur quatre semaines est parti de l'estimation de la durée d'incubation du tétras lyre (25 à 28 jours selon les auteurs). Comme le modèle fait de toutes façons une moyenne sur 30 ans, il est prétentieux de vouloir affirmer que l'incubation commence chaque année à la date de début de période retenue par le modèle. Tout au plus peut on affirmer que c'est principalement à partir de cette date que l'effet du paramètre climatique retenu est, en moyenne, le plus déterminant. L'ajustement du paramètre à des périodes plus courtes (périodes successives d'une semaine au lieu de quatre par exemple) s'imposera au cours d'une autre analyse pour comprendre la signification de cette particularité et déceler à partir de quelle date le signe change.

Sur les raisons d'un effet d'abord négatif puis positif, de nouvelles voies de réflexion s'ouvrent si l'on envisage le comportement des poules pendant la couvaison, car l'effet différerait logiquement en fonction du stade d'incubation. La distance de fuite moyenne des couveuses (liée à la protection du nid) semble varier significativement selon les années, et est parfois mis en relation avec la dynamique de population, mais le sujet est encore peu documenté (PULLIAINEN et HUHTALA, 1985 ; MAJAKANGAS, 1995). Les intempéries persistantes agissent sur la physiologie et le comportement de l'animal, développant un certain stress, comme démontré en laboratoire (WINGFIELD, 1984). Il est certain que la couveuse abandonne plus facilement sa couvée en début d'incubation. Sur la fin, si elle s'est déjà beaucoup investie, elle continue plus volontiers. Et tout à la fin, la vie perceptible dans l'oeuf la stimule et la retient.

#### **4) Les trois semaines suivant l'éclosion**

La période suivant l'éclosion influence la survie des poussins par l'action de deux paramètres : la température et les précipitations. L'importance de ces deux facteurs s'explique par le fait que les poussins ne sont pas homéothermes dès leur naissance. Des températures basses leur sont néfastes (BAINES, 1990 et ZBINDEN, 1987), autant que des précipitations abondantes (souvent accompagnées de températures basses), qui mouillent leur plumage. Celui-ci perd alors ses qualités protectrices (BAINES, 1990 ; GLUTZ et coll., 1985 ; MAGNANI, 1987 et ZBINDEN, 1987). Des conditions climatiques défavorables à ce moment de la vie réduisent l'activité des poussins, qui se réfugient sous la mère et cherchent moins leur nourriture, et réduisent également l'activité des insectes dont ils se nourrissent. Si les mauvaises conditions persistent un certain temps, les poussins affaiblis et affamés dépérissent et meurent (ELLISON et MAGNANI, 1985). Quelques années successives de mauvaises conditions climatiques durant cette période cruciale peuvent amener un déclin progressif des effectifs (BAINES, 1991). Une grande longévité des adultes paraît déterminante pour la survie des populations dans de telles conditions.

Il faut remarquer que le modèle retient la variable précipitations à partir du 1<sup>er</sup> juin, ce qui est fort proche des variables « précipitations cumulées sur 4 semaines » déjà retenues (à partir des 19 et 25 mai). Là encore, il nous faudra ajuster les précipitations à des périodes plus courtes, pour déceler les dates critiques.

### 5) Le mois de septembre

EIBERLE (1987) signalait cette période comme pouvant être importante en raison des précipitations (accompagnées de températures basses) qui commencent à affaiblir les jeunes dont la croissance n'est pas encore terminée. Dans les Hautes-Fagnes, l'hiver est plus tardif et moins rude qu'en Suisse, mais les conséquences de précipitations abondantes en septembre se marquent bel et bien sur l'effectif des mâles aux arènes au printemps suivant, même si ce n'est que pour une faible part.

En conclusion, il ressort bien de ces résultats que le climat agit certes directement sur le comportement et la survie des oiseaux, mais aussi sur la végétation qui leur sert de cadre de vie.

Lorsque les valeurs estimées s'écartent des valeurs recensées, il est évident que d'autres facteurs que les variables climatiques prises en compte par le modèle ont été prédominants, à moins que les valeurs climatologiques de ces années-là ne comportent des valeurs extrêmes (records) noyées dans la moyenne, y compris peut-être pour les variables explicatives retenues isolément, mais non significatives une fois associées aux autres possibilités ; ou encore les périodes moyennes retenues, associées au facteur météorologique, sont plus décalées des vraies périodes d'incubation et d'éclosion des poussins pour ces années-là.

Nous devons cerner les événements ou phénomènes qui auraient pu marquer leurs effets positifs ou négatifs les années moins bien estimées : incendies ; activités de gestion particulières ou manque de gestion (conduisant à un reboisement, qualitatif et/ou quantitatif, qui dépasse le seuil critique toléré par le tétras lyre) ; effet critique de la trop grande densité de cervidés et de sangliers sur la disponibilité de la nourriture commune, sur l'état du couvert végétal herbacé ou buissonnant, trop réduit (BAINES *et al.*, 1995) sur la survie des nichées, piétinées (BERNARD LAURENT *et al.*, 1994 ; ELLISON *et al.*, 1994) ; dérangement direct ou indirect par les promeneurs, skieurs, photographes, autres...

Quant aux quatre années au cours desquelles la tendance du modèle diverge complètement de la tendance observée, dans un sens ou dans l'autre, nous devons essayer d'identifier quels éléments ont pu interférer autant avec les effets du climat, en bien ou en mal à l'échelle des tétras lyres.

Les informations de ce genre, pour lesquelles il n'y a guère d'archivage centralisé, doivent être collectées auprès des forestiers, des gardes, des naturalistes et des « fagnards », qui tiennent un journal de terrain. Tout cela demande enquête et dépouillement, à mettre en parallèle avec les événements évoqués dans la synthèse de RUWET *et al.* (1997), et l'analyse de KEULEN *et al.* (1997).

## Conclusions finales

Les valeurs estimées par les modèles suivent remarquablement bien les valeurs observées sur le terrain. Les variables explicatives utilisées jouent donc véritablement un rôle important dans l'évolution des populations du petit coq de bruyères. Ceci nous permet d'affirmer que dans les Hautes-Fagnes, le climat hivernal et le climat estival agissent de façon prédominante sur la survie du tétras lyre, directement sur les individus, ou indirectement sur les ressources dont ils dépendent (bourgeons, arthropodes, etc.), et qu'ils déterminent le sens des fluctuations observées.

Il est rassurant que le modèle climatique ne concorde tout de même pas parfaitement avec les observations, car cela signifierait que les autres types de facteurs sont négligeables, ce qui paraîtrait aberrant face aux conclusions de nombreuses publications sur le sujet. D'autres analyses seront faites afin de faire ressortir les effets perturbateurs non climatiques, et en particulier en analysant les fluctuations de sous-populations au sein de subdivisions géographiques des 4000 ha dispersés qui constituent la réserve domaniale des Hautes-Fagnes et le domaine utilisé par le tétras lyre.

Parmi les facteurs non climatiques, s'il nous paraît raisonnable de négliger l'effet des maladies au profit des facteurs « qualité de l'habitat » et « dérangement » (voir synthèse bibliographique LONEUX et RUWET, 1997), nous pouvons nous attendre à ce que le facteur « prédation », jugé négligeable au sein d'une population viable, ait plus d'impact ces 4 dernières années du fait de la grande densité des renards (prédateur opportuniste) et de la très faible densité des tétras (point le plus bas depuis 1967).

Si cette étude nous permet de mieux comprendre la biologie du tétras lyre, la nature climatique des paramètres impliqués ne nous laisse aucune possibilité de les modifier pour favoriser ses populations. Les seules possibilités d'action se situent dans la diminution des dérangements humains (tourisme hivernal et estival) ou animaux (excédent de charge) pendant les périodes-clés du cycle de vie du tétras lyre (incubation, élevage des poussins, engraissement préhivernal ou automnal, et hivernage) et dans **l'amélioration des capacités d'accueil du milieu, qui apparaît comme le facteur-clé de la conservation de l'espèce** (LONEUX et RUWET, 1997).

Un outil préliminaire et indispensable à de tels aménagements — ou mesures — est une cartographie et une analyse de l'état des zones d'hivernage et des biotopes de reproduction utilisés par les tétras, zones vitales à considérer comme sanctuaires.

## BIBLIOGRAPHIE

- ANGELSTAM P., E. LINDSTRÖM et P. WIDEN (1984). — Role of predation in short-term population fluctuations of some birds and mammals in Fennoscandia. *Oecologia* (Berlin), **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., M.M. BAINES et R.B. SAGE (1995). — The importance of large herbivore management to woodland grouse and their habitats. 90-100 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.
- BERNARD-LAURENT A. (1994). — Statut, évolution et facteurs limitant les populations de Tétràs lyre *Tetrao tetrix* en France : synthèse bibliographique. *Gibier Faune Sauvage, Game Wildlife*, **II** (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*, **II** (Hors série, Tome 1) : 241-263.
- 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.
- BROCHIER B., I. THOMAS, B. BAUDUIN, A. PAQUOT, J. KALPERS, A. IOKEM, F. COSTY et P.-P. PASTORET (1987). — La vaccination antirabique du renard en Belgique : résultats obtenus à l'issue de trois campagnes. *Cah. Ethol. appl.*, **7** (4) : 397-406.
- COLLARD R. et V. BRONOVSKI (1977). — *Guide du plateau des Hautes Fagnes*. Ed. « Les Amis de la Fagne » asbl, Verviers, 509 p.
- COLLARD R. et V. BRONOVSKI (1993). — *Guide du plateau des Hautes Fagnes*. Ed. de l'Octogone, 431 pp. + cartes.
- 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*.
- CRAWLEY M.J. (1993). — *GLIM for Ecologists* (Methods in Ecology). Blackwell Science Ltd, 379 p.
- DAGNELIE P. (1975). — *Analyse statistique à plusieurs variables*. Ed. Les Presses Agronomiques de Gembloux asbl, réimpression 1986, 362 p.
- DAJOZ R. (1974). — *Dynamique des populations*. Collection d'Ecologie n° 6, Masson et Cie Editeurs : 301 p.
- 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 (1983). — Zur Empfindlichkeit des Alpenschneehuhns *Lagopus mutus* gegenüber Witterungseinflüssen. *Feld Wald Wasser, Schweizerische Jagdzeitung*, **71.31** : 31-34.
- 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.
- ELKINS N. (1983). — *Weather and Bird Behaviour*. T & AD Poyser Ltd, 239 p.
- ELLISON L.N. et Y. MAGNANI (1985). — Eléments de dynamique de population du Tétràs Lyre *Tetrao tetrix* dans les Alpes françaises. *Gibier Faune Sauvage, Game Wildlife*, **4** : 63-84.
- ELLISON L., E. MÉNONI, 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.
- ERIKSTAD K.E. et T.K. SPIDSSØ (1982). — The influence of weather on food intake, insect prey selection and feeding behaviour in Willow Grouse chicks in northern Norway. *Ornis Scandinavica*, **13** : 176-182.
- ERICUM M., G. MABILLE et P. VLASSIS (1991). — Variabilité spatiale et temporelle de l'enneigement du sol en Belgique. *Publications de l'Association Internationale de Climatologie*, **4** : 267-273.

- FROMENT A. (1968). — L'ancienne économie rurale de l'Ardenne et son incidence sur la végétation des Hautes Fagnes. *Bulletin de la Société Géographique de Liège*, n° 4, 4<sup>e</sup> année.
- FROMENT A. (1972). — Evolution récente du couvert végétal des Hautes Fagnes de la Baraque Michel (1912-1972). *Bulletin des Naturalistes Belges*, **53** (2) :
- GLUTZ VON BLOTZHEIM U. et coll. (1985). — Les Tétræonidés. Rapport Station Ornithologique Suisse de Sempach : 1-32.
- GREENWOOD J.J.D. et S.R. BAILLIE (1991). — Effects of density-dependence and weather on population changes of English passerines using a non-experimental paradigm. *Ibis*, **133** (suppl. 1) : 121-133.
- HENTTONEN H. (1989). — Does an increase in the rodent and predators densities, resulting from modern forestry, contribute to the long-term decline in Finnish tetraonids ? *Suomen Riista*, **35** : 83-90.
- HENTTONEN H. (1991). — Climatic change and population dynamics of small game and small mammals in northern Europe. *Suomen Riista*, **37** : 79-85.
- 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.
- KEULEN C., J.C. RUWET et S. HOUBART (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. 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 mlokosiewiczii*. A. Ziemsen Verlag Die Neue Brehm Bücherei n° 397.
- LINDÉN H. (1981). — Estimation of juvenile mortality in the capercaillie, *Tetrao urogallus*, and the black grouse, *Tetra tetrix*, from indirect evidence. *Finnish Game Research*, **39** : 35-51.
- LINDSEY J. (1995). — Introductory Statistics - A Modelling Approach. *Oxford University Press*, **214** p.
- LINDSTRÖM J. (1996). — Weather and grouse population dynamics. 127-138 in : Lindström J. (Ed.) : *Modelling Grouse Population Dynamics*. Academic Dissertation, Helsinki, 142 pp.
- LONEUX M. et J.C. RUWET (1997) [1998]. — Evolution des populations du tétras lyre *Tetrao tetrix* L. en Europe : un essai de synthèse. *Cah. Ethol.*, **17** (2-3-4) : 287-344.
- MAGNANI Y. (1987). — Réflexions sur la dynamique des populations de Tétræ lyre *Tetrao tetrix* L. des Alpes françaises. Thèse de doctorat Université Claude Bernard, Lyon.
- MARJAKANGAS A. (1995). — Variations in clutch defence by incubating female Black Grouse *Tetrao tetrix*. 84-90 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.
- MARTI Ch. et H.R. PAULI (1983). — Bestand und Altersstruktur der Birkhuhnpopulation im Reservat Aletschwald (Aletschgebiet, VS). *Bull. Murithienne*, **101** : 23-38.
- MOSS R. (1986). — Rain, breeding success and distribution of Capercaillie *Tetrao urogallus* and Blackgrouse *Tetrao tetrix* in Scotland. *Ibis*, **128** : 65-72.
- 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.
- O'CONNOR R.J. (1980). — Pattern and process in Great Tit *Parus major* populations in Britain. *Ardea*, **68** : 165-183.
- ORELL M. (1989). — Population fluctuations and survival of Great Tits *Parus major* dependent on food supplied by man in winter. *Ibis*, **131** : 112-127.

- PAULI H.R. (1974). — Zur Winterökologie des Birkhuhns *Tetrao tetrix* in den Schweizer Alpen. *Der Ornithologische Beobachter*, **71** (4) : 247-278.
- POTTS G.R. (1979). — Mathematical models as an aid to studies of gamebird populations. 115-119 in : Lovel T.M.I. (Ed.) : *Woodland Grouse Symp.* 1978. W.P.A.
- PULLIAINEN E. et K. HUHTALA (1985). — Significance of the behaviour of incubating tetraonid hens for population dynamics : case reports on the black grouse. *Ornis Fennica*, **62** : 140-141
- REITZ F. (1988). — Un modèle d'estimation de la réussite de la reproduction de la perdrix grise *Perdix perdix* L. à partir des conditions climatiques. *Gibier Faune Sauvage, Game Wildlife* Vol. 5 : 203-212.
- 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. (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. (1986). — 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. (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. 103-135 in : Ruwet J.C. (Ed.) : *Problèmes liés à l'étude et à la gestion de la faune des Hautes-Fagnes et de la Haute-Ardenne*. Colloque de l'Université de Liège, S.S.H.F., Mont-Rigi, 15-18 octobre 1975.
- 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 : 1967-1996. *Cah. Ethol.*, **17** (2-3-4) : 137-210.
- RUWET J.C. et L. HANON (1980). — Les arènes de parade du tétras Lyre *Tetrao tetrix* L. Film sonore 16 mm couleurs, et version VHS 28 minutes. Prod. Service d'Éthologie et Psychologie animale, Université de Liège.
- 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.
- SIIVONEN 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.
- SNEYERS R. (1967). — Les propriétés statistiques de l'enneigement du sol en Belgique. Publication A, n° 63, Malcorps H. Institut Royal Météorologique.
- SNEYERS R. et M. VAN DIEPENBEECK (1995). — Notice sur le climat de la Belgique. Publication scientifique et technique n° 002. Institut Royal Météorol. de Belgique, 62 p.
- 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.
- 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, P. ROTHERY et R. PARR (1984). — Demographic causes and predictive models of population fluctuations in red grouse. *Journal of Animal Ecology*, **53** : 639-662.
- WINGFIELD J.C. (1984). — Influence of weather on reproduction. *Journal of Experimental Zoology*, **232** : 589-594.
- ZBINDEN N. (1987). — Zum Aufzuchterfolg des Birkhuhns *Tetrao tetrix* im Tessin. *Der Ornithologischer Beobachter*, **84** : 49-61.