

Modélisation de l'influence du climat sur les fluctuations de population du Tétrás lyre *Tetrao tetrix* en Europe (*)

par
M. LONEUX¹

Key-words: modelling, global climate change, population dynamics, *Tetrao tetrix*, conservation

SUMMARY : Modelling of the climate influence on the Black Grouse population dynamics in Europe.

The Black Grouse is adapted to rough climate and to cold and snowy winters. Such climatic conditions seem to fail in Central and West Europe. The climate is recognized as the principal extrinsic factor acting on population fluctuation, and a first study has shown high significative results about climate influence on Black Grouse population dynamics in the Hautes-Fagnes (B). Therefore we have extended the same modelling approach to five other European Black Grouse populations followed for twenty or thirty years: Sallandse Heuvelrug (NL), Lüneburger Heide (D), Lange Rhön (D), Satzung/Erzgebirge (D, at the Czekian boundary) and the North Pennines (UK). Our analysis is a Poisson modelling by steprise multiple regression of yearly local meteorological variables to the yearly census of Black Cocks. The originalities of our work come from the use of continuous long time series of data set, the use of local climatological data registered in the study area or in its close vicinity, and the use of specific time periods related to the life cycle of the birds. Our significative results confirm the negative effect of mild winter, the negative effect of rain-fall during brooding and hatching time, and the positive effect of high temperature during hatching time for the four populations in «lowland» of Europe : in Belgium, The Netherlands, North Germany and Central Germany (Rhön). The two other populations (Erzgebirge and North Pennines) present other characteristics.

To conclude, the climatic factors explain very well the observed fluctuations for the last twenty or thirty years, and the general decline of Black Grouse, observed even in protected areas, could be partly influenced by the new climatic trends. The species is suffering from the global climate change in addition to attacks on its habitat and tranquility. Its medium term survival in «lowland» areas depends on the improvement of its habitat's quality and carrying capacity, under all points of vue.

(*) Communication presented at the European meeting devoted to the Fate of Black Grouse (*Tetrao tetrix*) in European Moors and Heathlands, Liège, Belgium, 26-29th September 2000
1 Musée de Zoologie, Institut de Zoologie, quai Van Beneden 22 B-4020 Liège

Introduction

Les populations européennes de tétras lyres *Tetrao tetrix* sous surveillance depuis plus de vingt ans fluctuent, mais généralement avec un déclin de leurs effectifs, surtout depuis la fin des années septante (CRAMP & SIMMONS 1980, KLAUS *et al.* 1990, LONEUX & RUWET 1997, STORCH 2000). D'après la littérature scientifique, les raisons de ce déclin sont nombreuses, comme illustrées **fig. 1**. Parmi les facteurs principaux généralement invoqués, on retrouve les modifications de l'habitat, les variations de la pression de prédation, la taille de la population, les facteurs de dérangement, les maladies et parasites, et les fluctuations du succès reproducteur, de la nourriture disponible ou des conditions climatiques, ces différents facteurs se combinant le plus souvent les uns aux autres.

Toutefois, le climat n'est jamais repris comme facteur à long terme, alors même que ses effets directs ou indirects sur le succès reproducteur ou la mortalité, et donc sur les fluctuations de population, sont reconnus dans de nombreux cas, que ce soit chez le tétras lyre ou d'autres espèces d'oiseaux (synthèse *in* LONEUX & RUWET 1997, LONEUX *et al.* 1997b).

Le contexte de changement climatique global face au caractère boréomontagnard de l'espèce nous a incité à tester l'influence du climat en modélisant statistiquement sur une longue période les fluctuations d'effectifs de l'espèce et des facteurs climatiques comme seules variables explicatives. Les remarquables résultats obtenus avec la population de tétras lyres recensés depuis plus de trente ans dans les Hautes-Fagnes de Belgique (LONEUX *et al.* 1997a, — 1997b, — 2000) nous ont conduit à appliquer la même méthode d'analyse à d'autres populations de tétras lyres, pour comparer les résultats et éprouver la méthode.

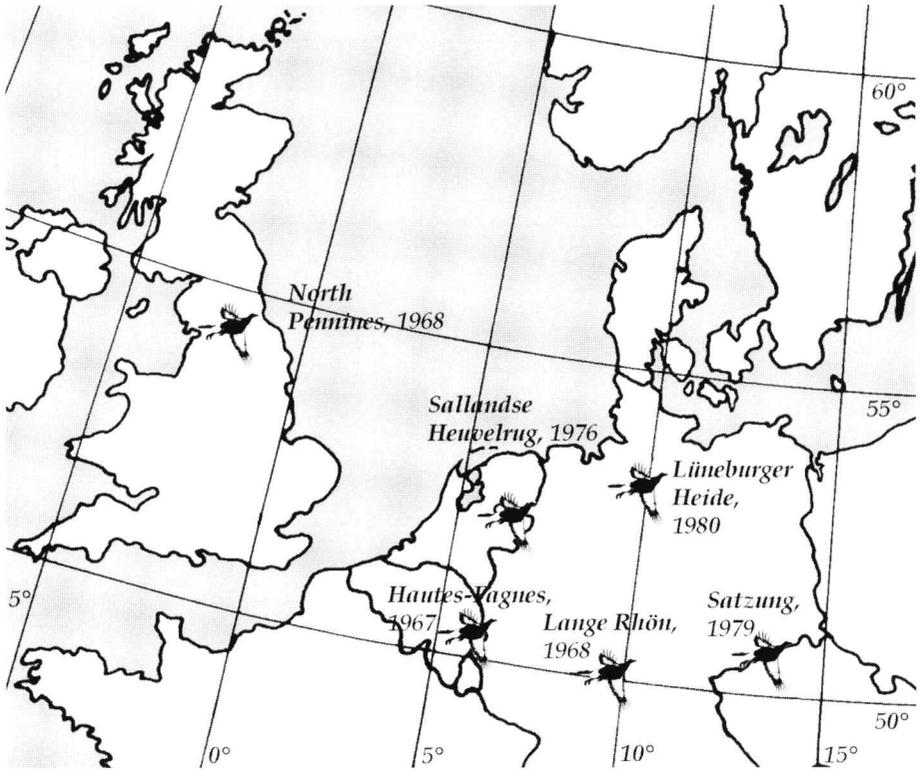


Fig. 2. Situation géographique des populations étudiées et date de début des recensements continus. *Geographische Lage der studierten Populationen und Beginnung der ununterbrochenen Zählungen. Geographic situation of the studied populations and beginning of the continuous census.*

Les données démographiques proviennent des comptages printaniers aux arènes de parade, effectués par chaque équipe de recherche locale. La période d'étude couvre au moins 20 années successives. Les effectifs des différentes zones d'études sont assez différents (**fig. 3**). Normalement, les comptages représentent la totalité de la population de tétras lyres mâles sur la zone d'étude considérée, mais les chiffres de Satzung et du Nord des Pennines ne concernent qu'une seule arène de parade, et ceux de Lüneburger Heide concernent les coqs et les poules.

Les données climatologiques locales sont calculées à partir des valeurs enregistrées à une station météorologique officielle implantée sur le site ou aux alentours au moins depuis le début des recensements de tétras lyres. Ces valeurs sont généralement publiées dans les bulletins de l'Institut Météorologique national concerné¹, ou peuvent être obtenues à la station-même.

¹ Je remercie Messieurs Walter Koelschky (Deutscher Wetterdienst DWD), Kees Dekker (Köninklich National Meteorologisch Instituut KNMI), David Baines (Game Conservancy Trust UK), Alphonse Luxhen (Météorologie Aérodrome de Spa), Marc Vandiepenbeeck (Institut Royal Météorologique de Belgique IRM) et Pierre Alexandre (Bibliothèque de l'IRM) pour les facilités d'accès dont ils m'ont fait bénéficier dans ma recherche des données manquantes.

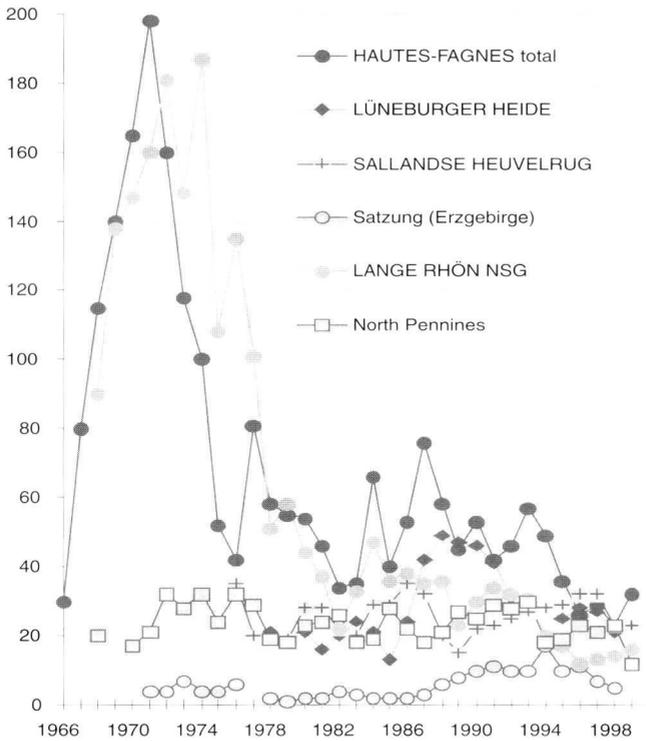


Fig. 3. Evolution des effectifs recensés dans les différentes zones d'étude.
Bestandsentwicklung in den verschiedenen Untersuchungsgebieten.
Evolution of Black Grouse numbers counted in the different study areas.

Pour rappel, nous utilisons les valeurs de température minimum et de précipitations rapportées à 5 périodes cruciales du cycle de vie du tétras lyre (**Fig 4.**) :

- 1) la période hivernale, considérée du 1er novembre au 31 mars
- 2) la période qui précède la ponte des œufs (début avril)
- 3) la période de couvaison, d'une durée de 4 semaines
- 4) la période des premières semaines de vie des poussins, d'une durée de trois semaines, pendant laquelle ils ne sont pas encore tout à fait homéothermes et se nourrissent d'arthropodes avant de passer au régime phytophage normal des *Tetraonidae*.
- 5) La période d'engraissement pré-hivernal, en automne, pour laquelle finalement seul le mois de septembre a été pris en compte.

La date moyenne des accouplements, calculée et fixée au 1er mai d'après les observations d'accouplements sur une arène des Hautes-Fagnes pendant plusieurs années successives (LONEUX *et al.* 1997b, — 2000) a été utilisée telle quelle dans toutes les zones d'études faute d'informations locales plus précises.

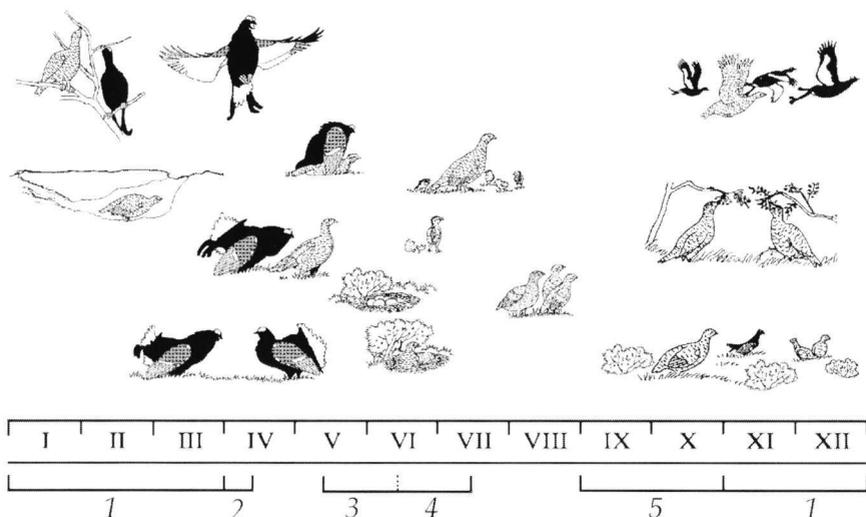


Fig. 4. Les variables explicatives de T° et de pluviosité se rapporte à 5 périodes cruciales du cycle de vie du tétras lyre (v. texte).

Die verwendeten erklärenden Variablen beziehen sich auf fünf entscheidende Perioden im Lebenszyklus der Vögel : das Winter (1. November-31. März) (1) ; die Periode vor dem Eiersablage (Anfang April) (2) ; die Brutzeit (3) ; die ersten Lebenswochen der Küken nach schlüpfen (4) ; die vorwinterliche Fettspeicherungsperiode im Herbst (5).

The explanative T° and Rainfall variables are related to five crucial time periods of the Black Grouse life cycle : wintertime from 1st Nov. to 31th March (1), period just before egg-laying (beginning of April) (2), brooding time (3) hatching time (4) and fattening time (5)

Afin de pallier au biais éventuel engendré par cette date fixe commune, et afin de tenir compte des durées minimales et maximales de ponte et de couvainson, chaque paramètre climatologique (T° min ou précipitations) rapporté aux périodes de couvainson et de premières semaines de vie des poussins a été décalé de 3 en 3 jours. Chaque possibilité a été utilisée comme variable explicative dans l'analyse, afin de trouver la période moyenne correspondant le mieux à chaque site géographique (cf. LONEUX *et al* 1997b et 2000).

Toutes ces données ont été modélisées par Régression multiple pas à pas appliquée à une distribution de Poisson², à l'aide du logiciel «R»³, de façon à obtenir un modèle minimum, c'est-à-dire décrivant au mieux les données en utilisant le moins de variables explicatives.

² Comme la variable réponse est un comptage, elle ne remplit pas les conditions d'application d'une distribution normale (CRAWLEY 1993, LINDSEY 1995).

³ Ce logiciel est gratuit, et s'obtient via internet au site CRAN, à l'adresse <http://www.ci.tuwien.ac.at/R/>

Les variables introduites dans la modélisation sont :

- la moyenne annuelle de la Température minimum au cours de la période hivernale (1er novembre au 31 mars), 3 années successives avant l'année de recensement (3 possibilités).
- la moyenne annuelle de la Température minimum au cours de 3 semaines supposées suivre l'éclosion des poussins l'année précédant l'année de recensement (12 possibilités, décalées de 3 en 3 jours).
- le nombre de jours avec des précipitations de neige pendant la période hivernale
- le nombre de jours nécessaires, à partir du 1er avril, pour que la somme de leur température minimum atteigne 10°C.
- la moyenne annuelle de la Température minimum au cours de 4 semaines supposées période de couvaïson l'année précédant l'année de recensement (6 possibilités, décalées de 3 en 3 jours).
- les précipitations cumulées au cours de 4 semaines supposées période de couvaïson l'année précédant l'année de recensement (6 possibilités, décalées de 3 en 3 jours).
- les précipitations cumulées au cours de 3 semaines supposées suivre l'éclosion des poussins l'année précédant l'année de recensement (12 possibilités, décalées de 3 en 3 jours).
- les précipitations cumulées du mois de septembre précédent.
- le nombre de coqs recensés au printemps l'année précédente, deux ans avant et trois ans auparavant (3 possibilités).

Résultats :

Le climat explique bien les fluctuations de populations observées

Dans toutes les zones d'études, comme en Hautes-Fagnes (LONEUX *et al.* 1997b, 2000), les valeurs estimées par les meilleurs modèles obtenus (statistiquement parlant) recouvrent remarquablement bien les valeurs observées. Chaque modèle prédit correctement le sens des fluctuations observées, avec plus ou moins d'écart par rapport à la valeur exacte certaines années, en plus ou en moins (**Fig. 5** Sallandse Heuvelrug, **Fig. 6** Lüneburger Heide, **Fig. 7** Lange Rhön, **Fig. 8** Satzung). Les variables explicatives retenues dans chacun des modèles jouent donc bien un rôle important dans l'évolution des effectifs de la population de tétras-lyres.

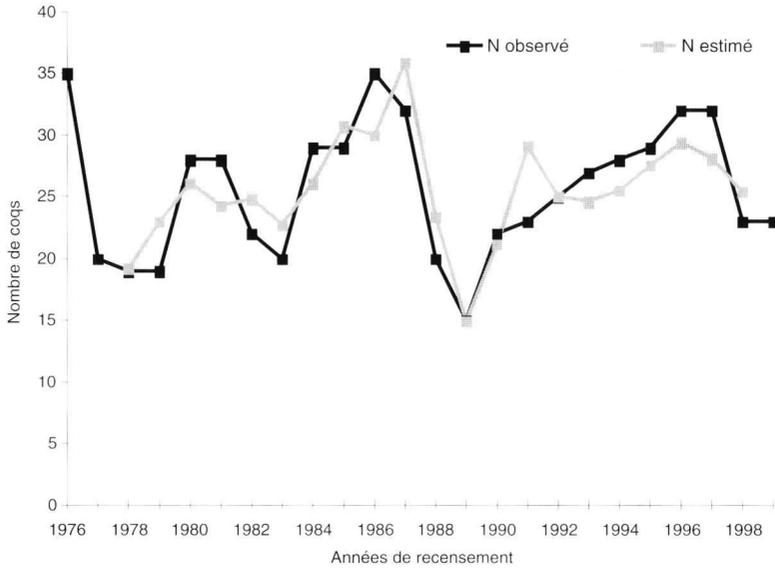


Fig. 5. Sallandse Heuvelrug (NL) 1976-1998. Comptages printaniers des coqs aux arènes (N. observé) et valeurs estimées par le modèle (N estimé).

Frühjahrszählungen der Birkhähne Tetrao tetrix (N. observé) an ihren Balzplätzen und geschätzte Zahlen bei der Modellierung (N estimé).

Spring Number of cocks counted on the leks (N observé) and numbers estimated by the modelling.

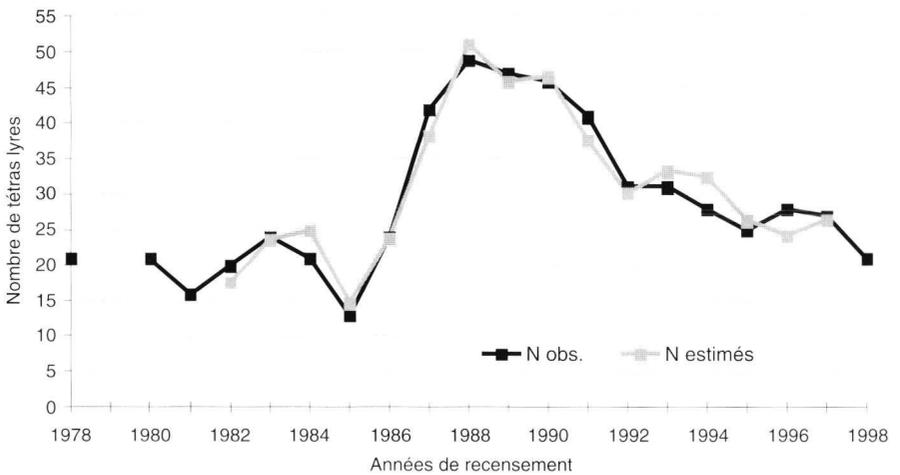


Fig. 6. Lüneburger Heide 1980-1998. Nombre de tétras lyres recensés annuellement au printemps sur les arènes (N obs.) et nombre estimé par le modèle (N estimés).

Frühjahrszählungen der Birkhähne Tetrao tetrix (N obs.) an ihren Balzplätzen und geschätzte Zahlen bei der Modellierung (N estimés).

Yearly counts of Black Grouse on the leks (N obs.) and values estimated by the modelling.

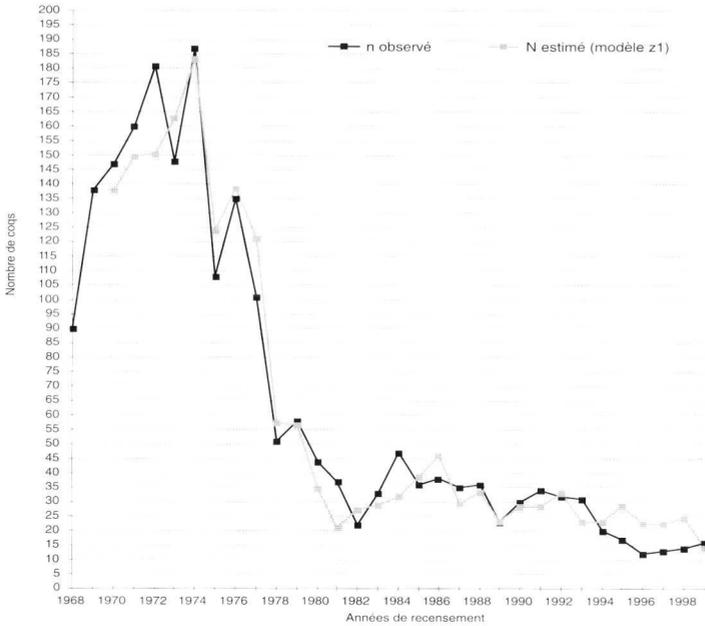


Fig. 7. Réserve naturelle Lange Rhön 1968-1998. Recensements printaniers des coqs tétras lyres aux arènes (n observé) et nombres estimés par le modèle (N estimé).
Frühjahrszählungen der Birkhähne Tetrao tetrix (n observé) an ihren Balzplätzen und geschätzte Zahlen bei der Modellierung (N estimé).
Spring counts of Black Cocks on the lek (n observé) and numbers estimated by the modelling (N estimé).

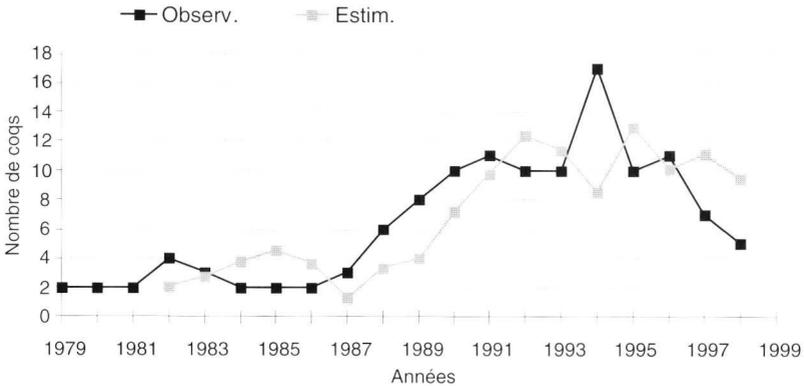


Fig. 8. Satzung Osterzgebirge, Allemagne 1980-1998. Recensements printaniers des coqs tétras lyres aux arènes (Observ.) et nombres estimés par le modèle (Estim.).
Frühjahrszählungen der Birkhähne Tetrao tetrix (Observ.) an ihren Balzplätzen und geschätzte Zahlen bei der Modellierung (Estim.).
Spring counts of Black Cocks on the lek (Observ.) and numbers estimated by the modelling (Estim.).

Le cas des Pennines est plus particulier : le critère de sélection (AIC) est tellement semblable pour quatre modèles que nous les présentons tous les quatre (**Fig. 9**). Aucun ne reproduit très précisément les fluctuations de population observées (de nombreuses années sont mal estimées), même s'ils sont très bons du point de vue statistique (valeur de l' AIC , et déviance résiduelle plus petite que le nombre de degrés de liberté). Tous les quatre prennent en compte la température minimum sur 3 semaines à partir du 1er Juillet et les effectifs précédents. La différence entre les quatre tient à la présence d'une variable de précipitations cumulées sur 3 semaines à partir du 16 juin, 28 juin ou du 4 juillet, ou pas du tout. Les variables climatiques retenues ne suffisent pas ; d'autres facteurs entrent en jeu pour expliquer les fluctuations observées sur les trente ans de la période d'étude : chasse, dérangement, prédation, ou autre chose....

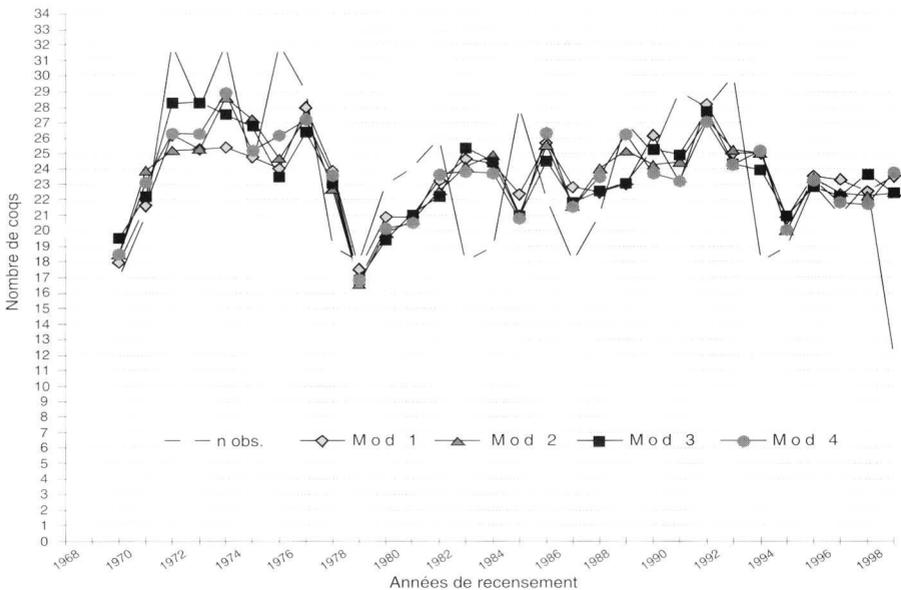


Fig. 9. Nombres de coqs observés et estimés par les meilleurs modèles, l'échelle ordinale est étendue pour mettre en évidence les différences minimales entre modèles), North Pennines (U.K.) 1968-1998.

Beobachtete und geschätzte Birkhuhnszählungen. Die vier besten Modellen sind zusammen gezeigt. Die ordinale Leiter ist verbreitert um die kleine Verschieden zu schauen.

Cocks numbers observed and estimated by the best models. The ordinal scale is extended to show the few difference among them.

Le nombre de variables explicatives qui interviennent dans les meilleurs modèles⁴ varie de quatre à huit selon les zones d'études. Indépendamment du

paramètre «population mère» (no1 et no2 dans les tableaux), il faut remarquer que le modèle final à Sallandse Heuvelrug (Tab I, Fig. 10), Lüneburger Heide (Tab II, Fig. 11) et Lange Rhön (Tab III, Fig. 12) prend en compte chaque fois le paramètre climatique de la période hivernale précédente («twinter» dans les tableaux), ainsi que les paramètres de précipitations au cours des périodes supposées de couvaion en mai et de premières semaines de vie des poussins en juin («pp4s JourJourMois» ou «pp3s JourJourMois» dans les tableaux).

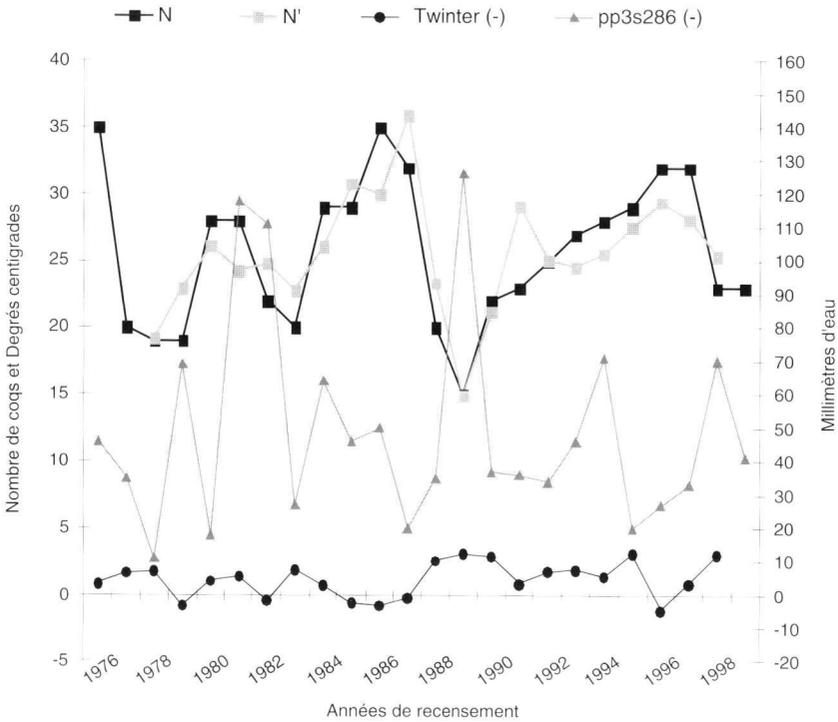


Fig 10. Sallandse Heuvelrug (NL). Nombre de coqs observés (N) et estimés (N') et valeur des variables climatiques utilisées dans le meilleur modèle : température min. moyenne sur la période hivernale(winter) et précipitations sur 3 semaines à partir du 28 juin (pp 3s286).

Werte der beobachteten (N) und geschätzten (N') Zahlen und Werte der klimatische Variablen im besten Modelle benutzt.

Observed (N) and estimated (N')Black cocks numbers and value of the climatic variables used in the best Model/ Rainfall for 3 weeks from the 28th june (pp 3s286) in mm of water and min Temperature during winter time (Twinter in C°)

⁴ Equation type du modèle : y (effectif annuel estimé) = $\beta_0 + \beta_1V_1 + \beta_2V_2 + \beta_3V_3 + \dots + \beta_9V_9$

Dans le modèle de *Satzung* par contre, les paramètres importants sont les précipitations de fin mai à fin juin et au cours du mois de septembre et la température minimum moyenne en juin (**Tab IV, Fig. 13**), la température minimale de la période hivernale n'ayant pas d'impact significatif.

Dans le cas de Lange Rhön, nous avons pu considérer en outre les données de Température minimale de la période hivernale mois par mois, ce qui a donné un modèle statistiquement encore meilleur qu'avec la période hivernale entière (à coefficient négatif également).

Tab. I : Sallandse Heuvelrug. Coefficients et estimateurs statistiques des variables explicatives retenues dans le meilleur modèle.

Koeffizienten und statistischen Einschätzer der erklärende Variablen im optimalen Modell verwendet.

Coefficients and estimates of the explanative variables kept in the best model

no1 = effectif l'année précédente, «Mutter» Bestand, last year census

no2 = Effectif deux ans avant, Bestand zwei Jahre zuvor; census two years before

twinter = Temp min moyenne de la période hivernale précédente, durchschnittlichen Temperatur im vorjährigen Winter; mean of minimal Temperature during winter time.

pp3s286 = Somme des précipitations sur 3 semaines à partir du 28 juin précédent, Niederschlagessumme während 3 Wochen ab de 28. Juni im Vorjahr. Rainfall during 3 weeks from the 28th June last year

Variables (V)	Coefficients (B)	Erreur standard	z value
Sallandse Heuvelrug			
(Intercept)	3,181910	0,259044	12,283
no1	0,028917	0,010252	2,821
no2	-0,020486	0,010107	-2,027
twinter	-0,024726	0,035327	-0,700
pp3s286	-0,002828	0,001427	-1,981

Déviance nulle: 22,744

20 degrés de liberté

Déviance résiduelle: 7,220

16 degrés de liberté

AIC: 123,57

(R²: 68,25%)

Tab. II : Lüneburger Heide. Coefficients et estimateurs statistiques des variables explicatives retenues dans le meilleur modèle

Koeffizienten und statistischen Einschätzer der erklärende Variablen im optimalen Modell verwendet.

Coefficients and estimates of the explanative variables kept in the best model

no1, no2, Twinter = cf Tab I. ;

twinter1 Temp min moyenne de l'avant-dernière période hivernale;

pp3s226 = Somme des précipitations sur 3 semaines à partir du 22 juin précédent;

pp4s105 = Somme des précipitations sur 4 semaines à partir du 10 mai précédent;

pp4s255 = Somme des précipitations sur 4 semaines à partir du 25 mai précédent

Significance o the variables names : cf methods and legende Tab I

Variables Lüneburger Heide	Coefficients	Erreur standard	z value
(Intercept)	2,666032	0,335011	7,958
no1	0,042158	0,008213	5,133
no2	-0,009626	0,010268	-0,937
pp3s226	-0,004830	0,002108	-2,292
pp4s105	-0,005847	0,002738	-2,135
pp4s255	0,004010	0,002752	1,457
twinter	-0,032930	0,038236	-0,861
twinter1	-0,054758	0,044959	-1,218

Déviante nulle: 59,550 16 degrés de liberté
 Déviante résiduelle: 2,5243 9 degrés de liberté
 AIC: 106,95 (R²: 95,76 %)

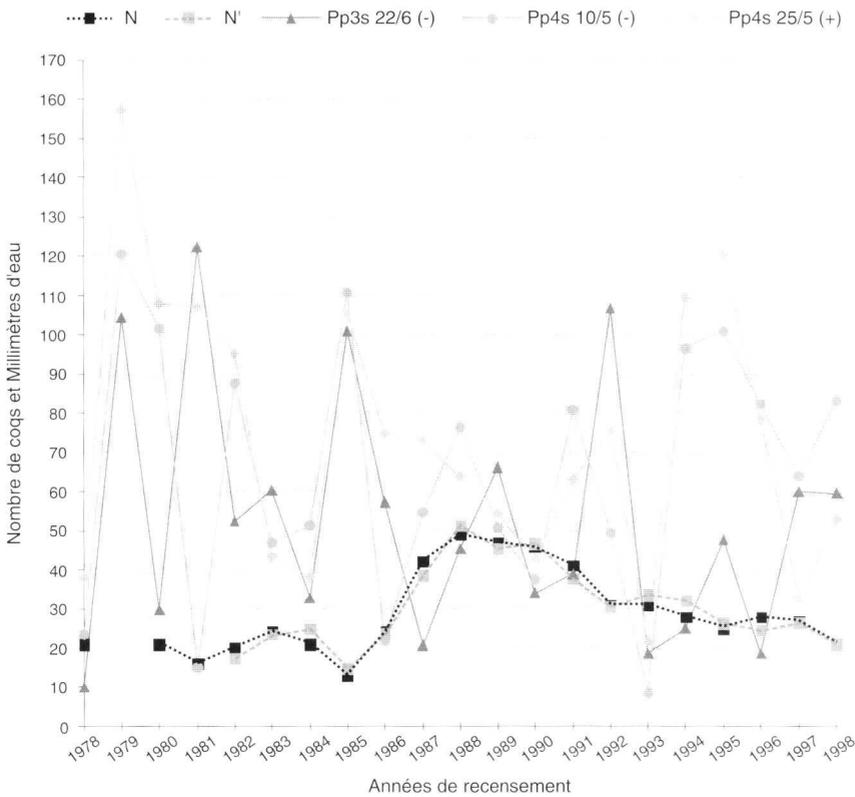


Fig 11. Lüneburger Heide. Evolution des effectifs de tétras lyres observés (N) et estimés (N') et valeurs des variables de précipitations (Pp) utilisées dans le modèle.

Entwicklung der beobachteten (N) und geschätzten (N') Birkhühnerzahlen und Werte der Niederschlägesvariablen (Pp) im Modelle benötigt.

Evolution of (N) Black Grouse numbers and evolution the observed and estimated (N') of the rainfall variables (Pp) used in the model.

Tab. III : Lange Rhön, Coefficients et estimateurs statistiques des variables explicatives retenues dans le meilleur modèle.

Koeffizienten und statistischen Einschätzer der erklärende Variablen im optimalen Modell verwendet.

Coefficients and estimates of the explanative variables kept in the best model

No1, No2, cf Tab I. :

tmindec = T° min moyenne du mois de décembre précédent;

tminmar = T° min moyenne du mois de mars précédent ;

pp4s195 = Somme des précipitations sur 4 semaines à partir du 19 mai précédent. ;

pp4s225 = Somme des précipitations sur 4 semaines à partir du 22 mai précédent ;

pp3s047 sur 3 semaines = Somme des précipitations sur 3 semaines à partir du 4 juillet précédent.

Significance o the variables names : cf methods and legende Tab I

Variables Lange Rhön	Coefficients	Erreur standard	z value
(Intercept)	3.0914468	0.1447815	21.353
no1	0.0070565	0.0011080	6.369
no2	0.0063194	0.0011173	5.656
pp4s195	0.0064495	0.0015526	4.154
pp4s225	-0.0086025	0.0016962	-5.072
pp3s047	-0.0037175	0.0007479	-4.970
Tmindec	-0.0368138	0.0130430	-2.822
Tminmar	-0.0391374	0.0128159	-3.054
ppjan	0.0011913	0.0006851	1.739

Déviante nulle: 1237,475

29 degrés de liberté

Déviante résiduelle: 63,768

21 degrés de liberté

AIC: 250,19

(R² : 94,85%)

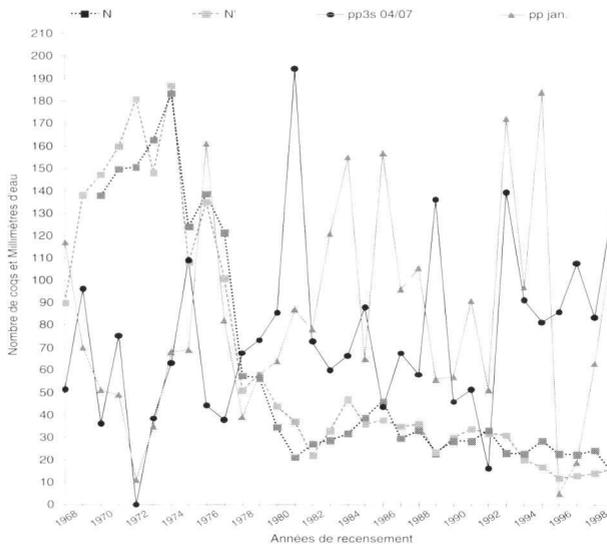


Fig 12. Réserve naturelle de Lange Rhön. Evolution des nombres de coqs recensés (N) et estimés (N') et valeurs des variables de précipitations utilisées dans le modèle (pp 3s04/07 et ppjan).

Entwicklung der beobachteten (N) und geschätzten (N') Birkhähnezahlen und Werte der Niederschlägesvariablen (Pp) im besten Modelle benützt, Lange Rhön NSG.

Evolution of the observed (N) and estimated (N') Black cocks numbers and values of the rainfall variables (pp) used the model.

Tab. IV : Satzung, Coefficients et estimateurs statistiques des variables explicatives retenues dans le meilleur modèle. *Koeffizienten und statistischen Einschätzer der erklärende Variablen im optimalen Modell verwendet. Coefficients and estimates of the explanative variables kept in the best model. Signification des noms de variables cf. méthodes et Tab. I. Significance of the variables names : cf méthodes and Tab I.*

Variables Satzung	Coefficients	Erreur standard	z value
(intercept)	1,684225	0,886869	1,899
no1	0,119559	0,053988	2,215
no2	0,023592	0,043658	0,540
ppsept	0,007893	0,004527	1,743
tm3s16	-0,286912	0,255142	-1,125
tm3s46	0,218849	0,302757	0,723
pp4s255	-0,009465	0,004033	-2,347

Déviante nulle: 46.179 16 degrés de liberté
 Déviante résiduelle: 7.158 10 degrés de liberté
 AIC: 82.077 (R^2 : 84,50 %)

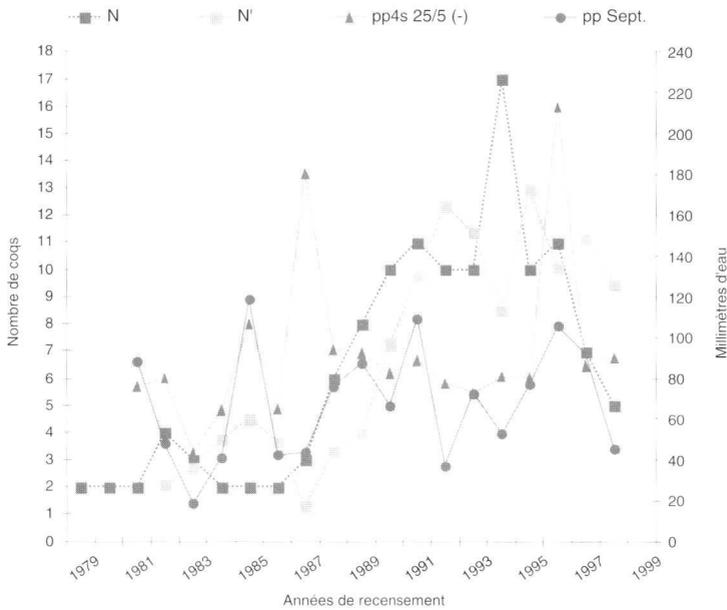


Fig.13. Satzung. Nombre de coqs observés (N) et estimés par le modèle (N') et valeurs des variables de précipitations (pp) utilisées dans le modèle. *gezählte und geschätzte Birkhähnezahlen, und Werte der Niederschlägesvariablen (Pp) im besten Modelle benützt. Observed (N) and estimated (N') Black cocks numbers and values of the rainfall variables used in the model.*

Au vu de ces résultats, la méthode utilisée initialement pour la population des Hautes-Fagnes (LONEUX *et al* 1997a, 1997b, —2000) est tout à fait appropriée. L'adéquation du modèle aux valeurs observées ne relève pas du hasard et confirme la qualité de la méthode et des paramètres climatiques utilisés.

Lorsque les valeurs estimées s'écartent beaucoup des valeurs observées, soit d'autres variables (climatiques ou non) que celles impliquées dans le modèle dominant ces années-là, soit les variables comportent des valeurs records ces années-là, soit encore les périodes de couvain et d'éclosion des jeunes s'éloignent davantage des périodes moyennes retenues ces années-là.

Les paramètres climatiques communs retenus dans les modèles des différents sites géographiques montrent que :

Un temps estival chaud et sec profite aux tétras lyres pendant les périodes supposées de premières semaines de vie des poussins. Ceux-ci ne sont alors pas homéothermes et ils se nourrissent d'arthropodes. Si le temps est froid et pluvieux, d'une part ils dépendent de la poule pour leur chaleur corporelle et passent moins de temps à chercher la nourriture, d'autre part les arthropodes sont moins abondants également.

Dans les zones d'étude continentales et «proches» de la côte maritime (Sallandse Heuvelrug, Lüneburger Heide et Lange Rhön), comme en Hautes-Fagnes (LONEUX *et al* 1997a, 1997b, —2000), les hivers froids profitent aux tétras lyres alors que les hivers doux leur sont néfastes (coefficient de la variable «winter» négatif).

La quantité et la qualité de l'enneigement devraient être déterminantes, mais nous ne disposons pas d'informations quantitatives exploitables sur toute la période d'étude.

Toutefois, on peut se rendre compte que très peu de neige est arrivée au sol au cours des périodes hivernales des années passées (Exemples à Lüneburger Heide **Fig. 14** et en Hautes-Fagnes **Fig. 15**). La couverture neigeuse est très irrégulière et interrompue, au contraire de celle dans l'Erzgebirge, qui est très longue et ininterrompue (**Fig. 16**). Dans l'Erzgebirge, l'hiver est toujours froid et neigeux, dès lors les conditions hivernales ne sont pas un facteur limitant.

Nos résultats confirment la similitude des exigences écologiques des tétras lyres des populations de basse altitude étudiées ici, Hautes-Fagnes y compris, par rapport aux populations nordiques et montagnardes (alpines) qui ont fait l'objet d'études approfondies et servent de références. La population de Satzung (Erzgebirge) rencontre quant à elle des conditions de vie réellement montagnardes.

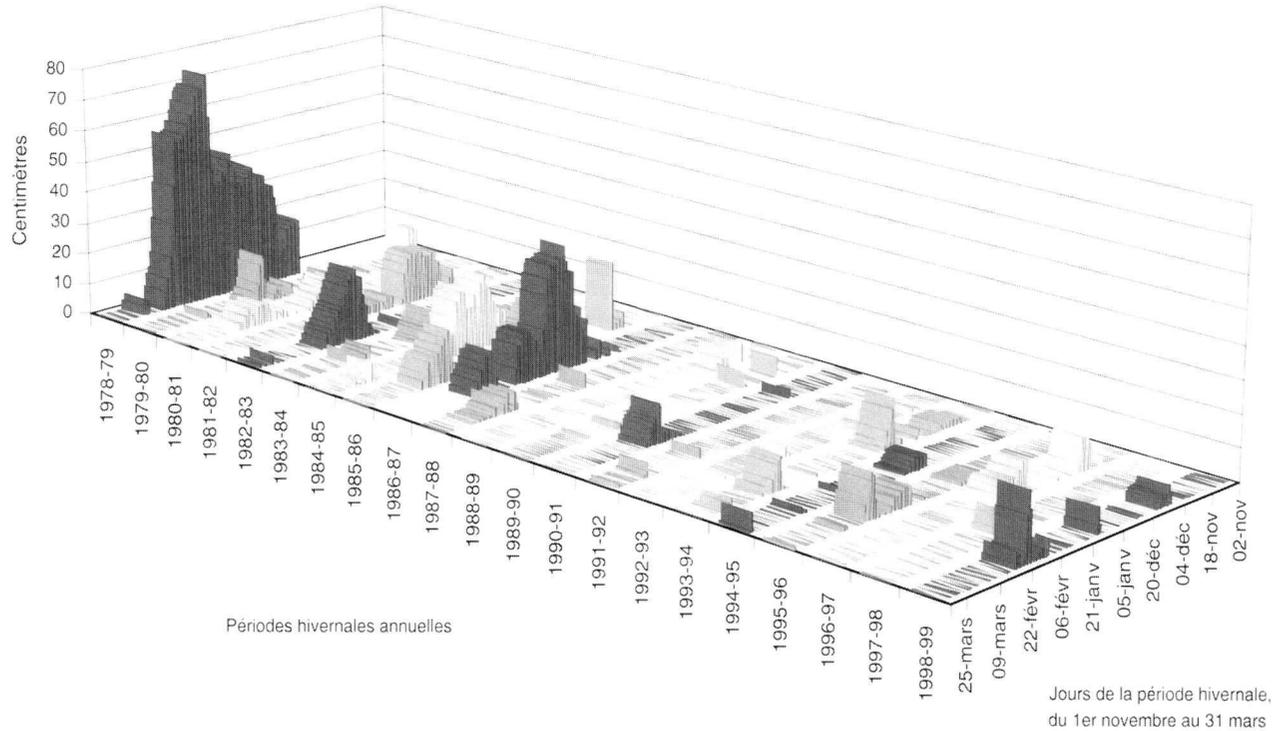


Fig 14. Hauteur de l'enneigement quotidien au cours de la période hivernale, en centimètres; données de la station Wilsede, dans le parc naturel de Lüneburger Heide (Allemagne, données disponibles depuis 1979, Service météorologique allemand).
Höhe des Schnees in Zentimeter jede Tage der winterlichen Periode, Wetterstation Wilsede in Naturpark Lüneburger Heide (verfügbaren Angaben nur ab 1979, Deutsche Wetterdienst).
Daily Height of the snowcover along wintertime each year in centimeters : data from the station Wildsede, in the nature park Lüneburger Heide (Germany, data available since 1979, German Meterology Office).

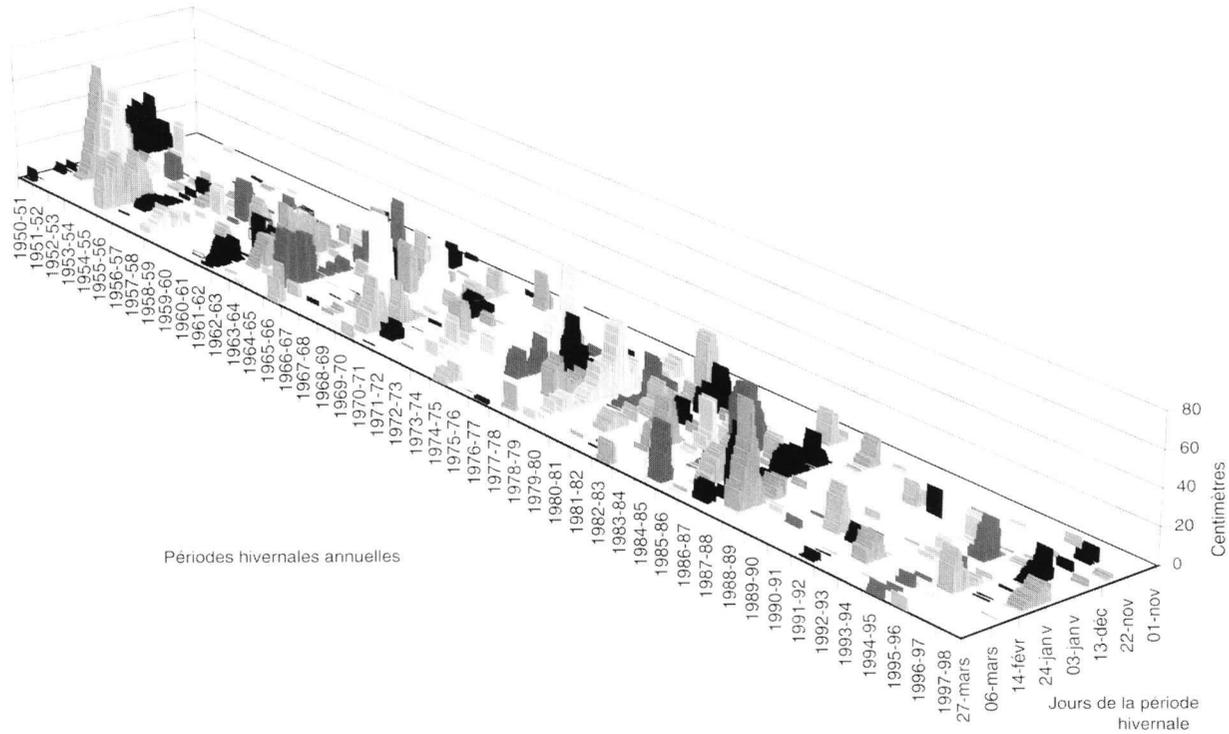


Fig. 15. Hauteur de l'enneigement quotidien au cours de la période hivernale, en centimètres; données de la station météorologique de Spa Aérodrôme, Hautes-Fagnes, disponibles depuis 1951 (Belgocontrol et Institut Royal Météorologique de Belgique).
Höhe des Schnees in Zentimeter jede Tage der winterlichen Periode, Wetterstation Spa Aérodrôme in Hohen Venn (Belgien), verfügbaren Angaben ab 1951, (Belgocontrol und belgische Wetterdienst IRM).
 Daily height of the snowcover along wintertime each year in centimeters; data from the station Spa aérodrôme, Hautes-Fagnes, available since 1951 (Belgocontrol and Belgian Royal Meteorological Institute).

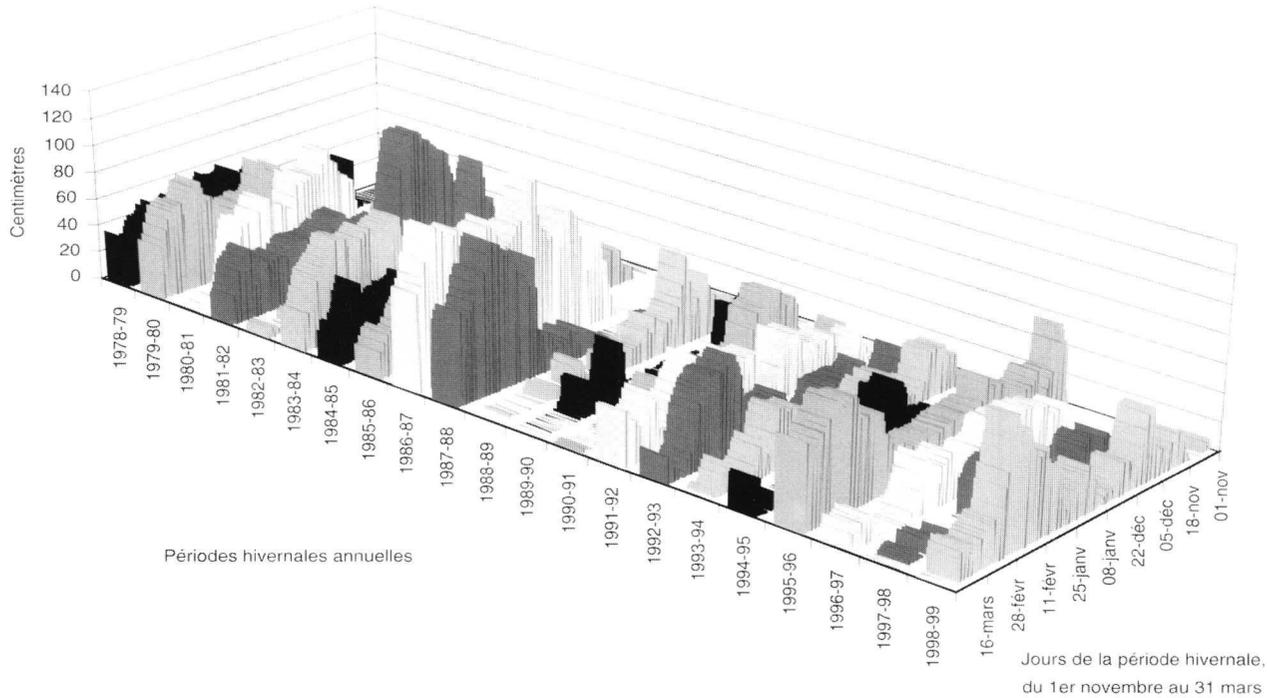


Fig. 16. Hauteur de l'enneigement quotidien au cours de la période hivernale, en centimètres; données de la station Zinnwald, disponibles depuis 1979 (Allemagne, Monts Métallifères, Service Météorologique allemand)
Höhe des Schnees in Zentimeter jede Tage der winterlichen Periode, Wetterstation Zinnwald in Erzgebirge, verfügbaren Angaben nur ab 1979 (Deutschland, Erzgebirge, Deutsche Wetterdienst).
Daily height of the snowcover along winter time each year in centimeters. Data from the meteorological station Zinnwald, available since 1979. (Germany, Ores Mountains German Meteorological Office).

Discussion générale

La modélisation des fluctuations d'une population à l'aide de certaines variables climatiques est utile :

- elle révèle l'importance relative de facteurs climatiques locaux respectifs dans l'explication des fluctuations des différentes populations étudiées.
- elle aide à déceler les perturbations autres que climatiques qui peuvent affecter les populations étudiées (sans pouvoir les identifier), ce qui ouvre des pistes de recherche et d'intervention pour les gestionnaires.
- les différentes variables rapportées à la période de reproduction (couvaision et quelques premières semaines de vie des jeunes), conçues de telle sorte qu'elles peuvent s'ajuster aux dates les plus probables d'effet réel en fonction du climat local de chaque zone d'étude, sont effectivement judicieuses et permettent des ajustements personnalisés selon les régions, que n'aurait pas permis l'utilisation de variables strictement fixées aux mois calendriers.

Ses limites sont liées à la qualité des données de départ :

- les données doivent impliquer la totalité de la population vivant dans la zone d'étude (du point de vue de la variable réponse utilisée — mâles aux arènes dans notre cas) : un échantillon réduit (effectifs sur une seule arène par exemple) n'est valable que s'il reproduit exactement les fluctuations de la population entière. Evidemment les méthodes de recensements utilisées dans chaque site doivent être appliquées de la même façon tout au long de la période d'étude et les résultats doivent être (autant que possible) exhaustifs.
- idéalement, le système doit être fermé, en ce sens que les populations étudiées doivent pouvoir être considérées comme sur des îles (ce qui n'est pas le cas à Satzung et dans les Pennines).
- les données météorologiques doivent provenir d'une même station, représentative du climat local, sur toute la période d'étude envisagée.

Ainsi, un certain nombre de biais et de perturbations facilement identifiables seraient déjà éliminés.

Le modèle n'est toutefois pas utile pour prédire l'effectif qui sera observé, car les données météorologiques qu'il utilise sont enregistrées jusque 15 jours avant le début des recensements sur le terrain (dans les 4 régions où la température minimale moyenne de l'hiver intervient dans le modèle en tout cas). Le temps de les obtenir effectivement et de faire l'analyse, les recensements ont déjà été faits. Le modèle permettra de déceler une perturbation si l'écart est grand entre valeurs observées et estimées, mais il ne permettra pas aux gestionnaires de la prévoir et d'intervenir directement à son encontre. Bien sûr, s'ils savent qu'un facteur a de l'importance, ils pourront se douter des conséquences du climat qu'ils constateront sur le terrain au cours de l'hiver.

Parmi les populations étudiées, Lunebourg, Sallandse Heuvelrug, Lange Rhön et Hautes-Fagnes peuvent être idéalement comparées. Satzung et le nord des Pennines présentent des particularités qui biaisent les résultats, en plus de présenter des caractéristiques climatiques qui leur sont propres : impossible de savoir dans le cadre de notre étude quelle part de variabilité est due aux variables climatiques ou aux biais des données populationnelles de base (une seule arène et échanges avec d'autres populations proches).

Une amélioration de l'analyse de l'influence du climat dans ces deux dernières régions nécessite de pouvoir disposer :

1° - de données de recensements aussi exhaustives que possible pour une population géographique bien cernée et sur plus de vingt années d'affilée, le plus étant le mieux en cette matière

2° - de données météorologiques locales complètes qui couvrent la même période.

Du point de vue des résultats, les modèles obtenus dans les populations «de plaine» (les 4 citées comme idéales ci-dessus) mettent tous en évidence la sensibilité du tétras lyre à la période hivernale, qui doit être froide et non douce, et à la période de reproduction, qui doit être plutôt sèche.

A priori étonnante, puisque un hiver plus doux devrait faciliter la régulation thermique d'un organisme homéotherme, la première relation confirme l'adaptation du tétras lyre aux conditions de vie boréales : métabolisme hivernal très réduit et adapté à de longues périodes de repos physiologique, si possible à l'abri dans les tunnels de neige (30 cm de hauteur de neige au minimum, STÜWE 1989), quartiers d'hiver délaissés seulement pour de courtes périodes d'alimentation matin et soir, à la recherche d'une nourriture peu énergétique. Rappelons que les jeunes tétras lyres accusent une forte mortalité de la naissance au premier printemps, l'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 (LINDEN 1981, MARTI 1988, MARTI und PAULI 1985, PAULI 1974, SEISKARI 1962). Les moindres dérangements en hiver ont les plus graves conséquences sur la balance énergétique des oiseaux.

Cette relation intègre également et assurément les paramètres climatiques associés au redoux thermique : précipitations de pluie et non de neige en hiver. Les populations de plaine (lande de Sallandse, lande de Lunebourg) ne rencontrent pourtant pas les mêmes rigueurs hivernales que les populations plus en altitude (Hautes-Fagnes et Montagnes de la Rhön). Qu'elles soient toutes les quatre affectées par la variable thermique hivernale fait penser qu'elles sont toutes dans des conditions de vie sub-optimales pour ce facteur.

Cette dépendance ne présage pas un bon avenir, vu le réchauffement climatique global. En effet, la hausse progressive de la température moyenne, lente mais bien marquée (IPPC 1990, — 1992), risque d'entraîner la disparition

progressive des hivers rigoureux et enneigés sur les quelques sommets de relief occupés par l'espèce. Une meilleure connaissance de l'écologie hivernale des tétras dans les régions où le relief est négligeable (Pays-Bas, Allemagne du nord), serait profitable pour comprendre les besoins de l'espèce durant cette période.

Du point de vue des pluies en période de reproduction, les dates des semaines critiques retenues dans les modèles concernent chaque fois des périodes à cheval sur mai et juin (à partir du 19, du 22 ou du 25 mai et à partir du 1er juin) et parfois aussi à partir du 4 juillet (dans la Rhön et dans les Pennines) suivant les régions. Il est normal que les dates soient un peu différentes, en fonction du climat moyen local de chaque région. Les dates moyennes des éclosions ne sont pas connues et fluctuent certainement d'une année à l'autre en fonction du climat au printemps (en avril notamment). Il est remarquable que les périodes de mai-juin soient reprises dans presque toutes les régions considérées.

En ce qui concerne l'influence du réchauffement global sur les précipitations, les modèles climatiques globaux sont trop imprécis au niveau régional et ne permettent pas de discerner une tendance à l'échelle spatiale qu'ils utilisent (BERGER 1992). Des études de l'évolution des fluctuations de précipitations en particulier sur une longue période et à l'échelle spatiale des zones d'étude pourraient s'avérer riches d'informations (LONEUX *et al.* en préparation).

Conclusions

Les conditions météorologiques hivernales et estivales agissent de façon prédominante sur la survie des tétras lyres, directement sur les individus, ou indirectement via la qualité et la disponibilité de leurs ressources en nourriture. Si les modèles climatiques nous permettent de mieux comprendre la biologie du tétras lyre, la nature des paramètres impliqués ne nous laisse aucune possibilité de les modifier pour favoriser les populations.

Les possibilités d'action se situent à d'autres niveaux et, en particulier, dans **l'amélioration des capacités d'accueil du milieu, qui apparaît comme le facteur clé de la conservation de l'espèce.**

En effet, indépendamment du climat, sur lequel nous ne pouvons pas agir, la détérioration de l'habitat et le dérangement lié aux activités humaines sont les deux facteurs impliqués avec le plus de responsabilité dans le déclin des populations (BERGMANN & KLAUS 1994), le dérangement hivernal étant particulièrement lourd de conséquences néfastes (synthèse in LONEUX & RUWET 1997).

Cependant, comme les Tétrionidés en général sont des oiseaux à durée de génération élevée (plus de 4 ans), ils sont plus sensibles à la survie des adultes qu'aux paramètres de reproduction; dès lors, des mesures qui favorisent directement la survie des oiseaux adultes (protection des zones d'hivernage et

de nidification, suspension de la chasse ou réduction des prélèvements par prédation) ont un meilleur effet pour le maintien voire le développement des populations (LEBRETON 1982, TROUVILLIEZ *et al* 1988)

Pour contrer les effets néfastes des intempéries sur la survie des oiseaux, il faudrait favoriser les possibilités d'abris sûrs dans l'habitat. La notion d'abri sûr englobe une possibilité de retraite (autre qu'un tunnel de neige en hiver) qui met l'oiseau (jeune ou adulte) à l'abri du mauvais temps (de la pluie en l'occurrence), qui le dissimule aux prédateurs, mais qui offre des possibilités de fuite rapide en cas de nécessité. A ce titre, les grands épicéas isolés (et autres grands arbres à couverture dense), les bosquets d'essences recherchées par l'espèce (bouleaux et sorbiers) suffisamment grands pour accueillir un groupe de tétras, et des zones où la couverture au sol est suffisamment haute et dense pour faire parapluie, mais suffisamment diversifiée et lâche pour permettre un passage aisé et offrir une source de nourriture, remplissent ce rôle (auteurs allemands, anglais, écossais, revue in LONEUX et RUWET 1997).

Dès lors, il s'avère des plus urgents :

- 1 - de **cartographier** au 1/5000, voire au 1/10000 : les milieux utilisés actuellement et dans le passé comme habitat de nidification sur base des photographies aériennes d'abord, et des relevés de faciès de végétation ensuite; les milieux utilisés actuellement et dans le passé comme zones d'hivernage en igloo en cas de neige abondante; les sites utilisés ou potentiellement utilisables comme sites de nourrissage automnal et hivernal;
- 2 - de **confronter** leurs emplacements avec les tracés des sentiers de promenade et des pistes de ski de fond pour analyser réellement l'effet de cette proximité sur l'occupation des sites.
- 3 - de **centraliser** les informations des promeneurs, forestiers, naturalistes et scientifiques à ce sujet, d'après leur expérience présente et passée.
- 4 - de **programmer** les mesures de gestion en fonction du cycle vital des espèces, et en particulier de faucher et faire pâturer les moutons en dehors des zones et des périodes de nidification, puisque les poules recherchent des strates herbacées et de zones d'éricacées riches en arthropodes et aptes à camoufler leur nichée.
- 5- de lancer un programme de **recherches** axées d'une part sur l'étude du comportement des oiseaux en hiver, pour voir et comprendre comment ils exploitent les ressources de leur environnement (lieux de nourrissage et d'abri), et si leur comportement s'adapte, et de quelle manière, aux hivers peu ou non enneigés et, d'autre part, sur l'utilisation du milieu disponible par les poules pendant la période de reproduction, sujet documenté pour l'Angleterre et quelques réserves allemandes. Les résultats doivent pouvoir amener des idées d'intervention concrète pour favoriser la survie des adultes et des jeunes malgré les mauvaises conditions climatiques. Toutefois, dans le cadre de réserves naturelles abritant une espèce en voie de disparition il est éminemment discutable d'augmenter les risques de disparition, ou de prédation sur les nichées par un inévi-

table dérangement dû à la recherche. D'un autre côté, si l'on n'entreprend rien, on ne saura jamais exactement ce qu'il aurait fallu faire pour améliorer les conditions de survie de l'espèce.

Avant toute chose, il faut être clair quant aux objectifs à atteindre : favoriser la végétation caractéristique des tourbières et des landes ouvertes ou semi-ouvertes et la faune particulière qui y est liée, et dont le tétras, s'il en est le fleuron et l'espèce phare indicatrice de biodiversité (MÜLLER & KOLB 1997), n'est pas le seul à bénéficier, ou favoriser une régénération avancée de la forêt et l'augmentation subséquente des cervidés et suidés, qui ont l'un et l'autre un effet négatif sur la population du Petit coq de bruyère.

Pour la survie du tétras lyre, il est évident que les milieux de type ouvert qu'il préfère doivent être entretenus comme tels, au détriment d'une régénération forestière vers des milieux fermés. Mais il faut aussi protéger du dérangement humain et ovin ses zones de reproduction, d'hivernage et de nutrition hivernale. C'est à ces conditions que l'espèce pourrait maintenir encore des effectifs suffisants et viables.

Dès lors, la survie de l'espèce en limite de son aire de répartition dépend :

- de la plasticité de son comportement face aux changements de son environnement.
- de la surface d'habitat favorable qu'elle a la possibilité d'exploiter
- et, surtout, à court terme, des décisions des gestionnaires des espaces protégés qu'elle habite en vue d'améliorer la qualité d'accueil de son habitat.

BIBLIOGRAPHIE

- BERGER, A. (1992): Le Climat de la Terre - Un passé pour quel avenir ? De Boeck-Wesmael s.a. 479 p.
- BERGMANN, H.H. & KLAUS, S. (1994): Distribution, Status and limiting factors of Black Grouse (*Tetrao tetrix*) in Central Europe, particularly in Germany, including an evaluation of reintroductions. *Gibier Faune Sauvage, Game Wildlife* 11 (Special number Part 2) : 99-122.
- CRAMP, S. & SIMMONS, K.E.L. (1980): *Tetrao tetrix* Black Grouse. Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. Vol II, Hawks to Bustards: 416-428.
- CRAWLEY, M. J. (1993): GLIM for Ecologists. The Methods in Ecology Series, VI. 378 pp. Blackwell Science.
- IPPC, (1990) Report , 1990 : The IPCC Scientific Assessment. WMO/UNEP. Houghton J.T., Jenkins G.L., Ephraums J.J. (Eds) Cambridge University Press, Cambridge, 365 p.
- IPPC, (1992): The supplementary Report to the IPCC Scientific Assessment. WMP/UNEP. Houghton J.T., Callander B.A., Varney S.K. (Eds) Cambridge University Press, Cambridge, 365 p.
- KLAUS, S., BERGMANN H.H., MARTI C., MÜLLER F., VITOVIC O.A. & WIESNER J. (1990): Die Birkhühner *Tetrao tetrix* und *Tetrao mlkosiewiczi*. A. Ziemsen Verlag, Die Neue Brehm Bücherei n°397.
- LEBRETON, P., (1982): Quelques remarques d'ordre écologique et biologique formulées à propos des Gallinacés européens. *Alauda* 50 (4) : 260-277.

- LINDEN, H. (1981): Estimation of juvenile mortality in the capercaillie, *Tetrao urogallus*, and the black grouse, *Tetrao tetrix*, from indirect evidence. Finnish Game Research 39 : 35-51.
- LINDSEY, J. (1995): Introductory Statistics - A Modelling Approach. 214 pp. Oxford University Press.
- LONEUX, M., LAMBOTTE P., LINDSEY J.K. & RUWET J.C. (1997a): Influence du climat sur l'évolution de la population de tétras lyres *Tetrao tetrix* dans les Hautes-Fagnes de Belgique de 1967 à 1996. Hautes-Fagnes 1997 (1): 2.
- LONEUX, M., LINDSEY J.K. & RUWET J.C. (1997b [1998]): Influence du climat sur l'évolution de la population de tétras lyres *Tetrao tetrix* dans les Hautes-Fagnes de Belgique de 1967 à 1996. Cahiers d'Ethologie 17 (2-3-4) : 345-386.
- LONEUX, M., LINDSEY J.K. & RUWET J.C. (2000): Modellierung der Populationsschwankungen des Birkhuhns in den Naturschutzgebieten des belgischen Hohen Venn. Arbeitstagung Birkhuhnschutz heute, Fladungen 28.-30.04.1998 : 96-106.
- LONEUX, M. & RUWET J.C. (1997[1998]): Evolution des populations du tétras lyre *Tetrao tetrix* L. en Europe : un essai de synthèse. Cahiers d'Ethologie 17 (2-3-4) : 287-343.
- MARTI, Ch. (1988): Das Birkhuhn in den Alpen : ein ökologischer Vergleich mit fennoskandischen und norddeutschen Populationen. Möglichkeiten, Probleme und Aussichten der Auswilderung von Birkwild — Schutz und Status der Rauhfusshühner in Niedersachsen. Norddeutsche Naturschutzakademie Berichte 1 (2) : 117-120.
- MARTI, CH. & PAULI H.R. (1985): Wintergewicht, Masse und Altersbestimmung in einer alpinen Population des Birkhuhns (*Tetrao tetrix*). Der Ornithologische Beobachter 82(4): 231-241.
- MÜLLER, F., KOLB K.H., (1997): Das Birkhuhn (*Tetrao tetrix*) - Leitart der offenen Kulturlandschaft in der Hohen Rhön. Artenschutzreport Heft 7 : 29-37.
- PAULI, H.R. (1974): Zur Winterökologie des Birkhuhns *Tetrao tetrix* in den Schweizer Alpen. Der Ornithologische Beobachter 71 (4) : 247-278.
- 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.
- STORCH, I. (2000): Grouse - Status Survey and Conservation Action Plan 2000-2004. WPA/BirdLife/SSC Grouse Specialist Group 112pp. IUCN, Gland, Switzerland, and Cambridge, UK, & The World Pheasant Association, Reading, UK.
- STÜWE G. (1989) : Von Schneegängen und Schneehöhlen des Birkwildes (*Lyrurus tetrix*, L.) in Finnland. Zeitung für Jagdwissenschaft 35 : 164-173.
- TROUVILLIEZ, J., GAILLARD J.M., ALLAINE D. & PONTIER D., 1988. — Stratégies démographiques et gestion des populations chez les oiseaux : particularités des galliformes. Gibier Faune Sauvage, Game Wildlife 5 : 27-41.

RESUME : Modélisation de l'influence du climat sur la dynamique de population du Tétrás lyre en Europe.

Le tétras lyre est adapté à des climats rudes et à des hivers rigoureux et enneigés (climat boréal et montagnard). Ces conditions climatiques tendent à faire défaut dans les régions qu'occupe l'espèce en Europe occidentale et centrale. Le climat est reconnu comme le principal facteur extrinsèque qui agit sur les fluctuations de population, et une première étude a donné des résultats hautement significatifs à propos de son influence sur la dynamique de population du tétras lyre en Hautes-Fagnes (B). Dès lors, nous avons étendu l'étude à 5 autres populations géographiques de tétras lyres dispersées en Europe et suivies sur deux ou trois décennies : Sallandse Heuvelrug (NL), Lüneburger Heide (D), Lange Rhön (D), Satzung/Erzgebirge (D, frontière germano-tchèque) et le nord des Pennines (UK). La méthode d'analyse est une modélisation de Poisson par régression multiple pas à pas mettant en relation les fluctuations annuelles de la population et de certaines variables climatologiques locales.

L'originalité de notre approche réside notamment dans l'utilisation de longues séries de données continues, et de paramètres climatologiques locaux propres aux régions étudiées et rapportés à des périodes critiques du cycle de vie des oiseaux. Les résultats statistiques significatifs que nous obtenons attestent l'effet négatif des hivers doux, l'effet négatif de précipitations abondantes en période de nidification et d'élevage des jeunes, et l'effet positif de températures élevées pendant cette même période pour les 4 populations «de plaines» d'Europe : Belgique, Pays-Bas, Allemagne du Nord et Allemagne centrale (Rhön). Les deux autres populations (Erzgebirge et Nord de l'Angleterre) présentent d'autres particularités.

En conclusion, les facteurs climatiques expliquent très bien les fluctuations observées sur les vingt ou trente dernières années, et le déclin généralisé des tétras lyres constaté même dans les espaces protégés et soustraits à l'utilisation foncière, pourrait être en partie influencé par les nouvelles tendances climatiques. L'espèce souffre du réchauffement climatique global en plus des atteintes à son habitat et à sa tranquillité. Sa survie à moyen terme dans les régions de plaine tient à l'amélioration de la qualité et de la capacité d'accueil de son habitat sous tous leurs aspects.

ZUSAMMENFASSUNG : Modellierung des Klima seinflußes auf den Populationenschwankungen des Birkhuhns in Europa.

Das Birkwild ist einem rüden Klima mit starken und schneereichen Wintern angepasst (Borealisches Bergklima). Dieses Klima mangelt immer mehr in Mittel- und Westeuropa. Das Klima ist Hauptfaktor auf die Populationsschwankungen, und eine erste Untersuchung hat bedeutsamen aussergewöhnliche Resultate über seinen Einfluß auf den jährlichen Birkhuhnbeständen im Naturschutzgebiet Hohes-Venn gegeben. Infolgedessen haben wir die gleiche Methode der Modellierung in 5 anderen Birkwildpopulationen Europas anzuwenden. Dies über 2 bis 3 Jahrzehnte in folgenden Gebieten : Sallandse Heuvelrug (NL), Lüneburger Heide (D), Lange Röhn (D), Satzung/Erzgebiet (Deutsch/tschechischen Grenze) Nordpenninen (UK).

Der Schwerpunkt unserer Untersuchungen basiert sich auf die Erschliessung von vielen Angaben über eine lange Zeitdauer, sowie die Parameterdarstellung des lokalen Klimas der Region im Vergleich mit den kritischen Phasen des Lebenszyklus der Tiere. Die Statistik ergibt einen negativen Einfluss der milden Winter, einen negativen Einfluss der Niederschläge während der Brutzeit und erste Wochen des Kükenlebens, sowie eine positive Auswirkung auf die Lebensweise bei erhöhten Temperaturen. (bei 4 Gebieten Europas, Belgien, Niederlande, Nord-Deutschland sowie Zentral-Deutschland). Die beiden Populationen des Erzgebirges sowie in Nord-England weisen andere Eigenschaften auf.

Tatsächlich hat das Klima Auswirkungen auf Schwankungen der Population der letzten 20-30 Jahren. Selbst der Rückgang in den geschützten Gebieten könnte auf das Klima zurückzuführen. Die Wildart leidet unter der allgemeinen klimatischen Erwärmung, sowie der Beeinträchtigung des Lebensraumes und der Ruhestörung. Das Überleben in den Ebenen hängt mit der Verbesserung der Lebensräume ab.