HAL
archives-ouvertes.fr

Fonctionnement démographique et sélection de l'habitat d'une population en phase d'expansion géographique. Cas de la Gélinotte des bois dans les Alpes du Sud, France.

Marc Montadert

▶ To cite this version:

Marc Montadert. Fonctionnement démographique et sélection de l'habitat d'une population en phase d'expansion géographique. Cas de la Gélinotte des bois dans les Alpes du Sud, France.. Ecologie, Environnement. Université de Franche-Comté, 2005. Français. tel-00337937

HAL Id: tel-00337937
https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-00337937

Submitted on 10 Nov 2008

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

N° d'ordre : 1114

Année 2005

THÈSE

PRESENTEE A

L'UNIVERSITE DE FRANCHE-COMTE

UFR SCIENCES ET TECHNIQUES

POUR OBTENIR LE GRADE DE

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE FRANCHE-COMTÉ

SPECIALITE: SCIENCES DE LA VIE ET DE LA SANTE

ÉCOLE Doctorale "Homme Environnement SANTE"

PAR

Monsieur Marc MONTADERT

Né le 15/12/1960 à Draveil (Essonne)

Fonctionnement démographique et sélection de l'habitat d'une population en phase d'expansion géographique. Cas de la Gélinotte des bois dans les Alpes du Sud, France.

LABORATOIRE DE BIOLOGIE ENVIRONNEMENTALE (EA 3184-USC INRA)

Soutenue le 7 décembre 2005 à Besançon devant la commission d'examen :

JACQUES BLONDEL (DIRECTEUR DE RECHERCHES, CEFE-CNRS)	RAPPORTEUR
BRUNO FAIVRE (PROFESSEUR, UNIVERSITE DE BOURGOGNE)	RAPPORTEUR
PIERRE-MARIE BADOT (PROFESSEUR, UNIVERSITE DE FRANCHE-COMTE)	EXAMINATEUR
PATRICK GIRAUDOUX (PROFESSEUR, UNIVERSITE DE FRANCHE-COMTE)	DIRECTEUR DE THESE
Francis RAOUL (MAITRE DE CONFERENCES, UNIVERSITE DE FRANCHE-COMTE)	CO-DIRECTEUR DE THESE
LARRY ELLISON (CHARGE DE RECHERCHES)	EXAMINATEUR INVITE
SLIM BENYACOUB (PROFESSEUR, UNIVERSITE D'ANNABA)	EXAMINATEUR

REMERCIEMENTS

Malgré les règles du jeu de l'exercice qui obligent à la personnalisation du travail de thèse, j'ai sciemment utilisé au cours de la rédaction, le terme "nous" plutôt que "je" pour marquer le caractère éminemment collectif d'un travail comme celui-ci. Que ce soit lors de l'acquisition des données de terrain ou par l'aide apportée lors de l'analyse, ce travail n'aurait pas pu voir le jour sans la participation active de nombreuses personnes que je tiens à remercier ici.

Pour commencer, peut-être faut-il remonter à l'origine de cette aventure, en la personne de *Jean Guillet* qui non seulement m'a suggéré la possibilité de travailler sur la gélinotte dans les Alpes de Haute-Provence, mais aussi, est l'ingénieux artisan de l'appeau magique en os de Tétras-lyre (!) qui m'a permis d'attirer bon nombre de ces maudits poulets dans les filets. C'est aussi par lui que j'ai pu rencontrer la deuxième personne-clef de cette affaire, *Roger Izoard*, seigneur et maire (ou maître ?) de la commune d'Auzet dont la passion pour ce projet, l'inépuisable énergie et les précieux contacts, nous ont permis d'obtenir les soutiens politiques et financiers sans lesquels tout ceci serait resté au stade des causeries devant un verre de pastis (au demeurant très agréables mais généralement peu efficaces).

Il me semble judicieux de mentionner ici *Jenny Lenoir* qui a joué bien plus que le rôle ingrat de la tendre épouse éplorée devant les absences et les obsessions de son homme. Sa participation très active aux opérations de captures, devrait lui valoir une mention au Guinness des records en tant que première femme "piégeuse de gélinottes".

Une mention spéciale revient à *Patrick Léonard*, technicien au CNERA Faune de Montagne de l'ONCFS qui fut, et reste, mon associé de tous les jours et de toutes les opérations et qui a su, par sa rigueur et ses dons d'organisation, pallier à mes nombreuses carences en ce domaine. A travers lui, ainsi que *Ariane Bernard-Laurent*, égérie des bartavelles et *Laurence Ellison*, ex responsable scientifique du CNERA Faune de Montagne, qui dès le départ de cette quête du St Graal avicole, m'ont toujours soutenu, je remercie l'ONCFS pour l'intérêt et le soutien matériel et humain considérable, apportés à ce projet. Ce soutien humain s'est aussi concrétisé par l'aide apportée par *Eve Corda* et *Michel Aubry* dans l'analyse statistique d'une partie des données et par la participation très active aux opérations de captures, de suivi télémétrique et de comptages, des personnels des services de garderie : *D Melleton, J Richelme, F Miguel, R Gayraud, R Papet, R Villecrose, R Amic-Pellegrin, JC Cauvin, M Teissier, P Guilhem, R Roy, M Bergogne, D Cauvin, F Silvestre, S Dalla-Costa, JP Joly, JP Lavocat* et des Brigades Mobiles d'intervention : *H Asperti, M Laboureau, F Kopko, A Bogtchalian, D Thiolière, L Bombaud ; a*insi que le soutien des chefs de CNERA : *M Catusse et D Maillard*,

qu'ils reçoivent tous ici, mes remerciements les plus sincères.

Je tiens aussi à remercier, *D Michallet, R Mugnier, S Ballot, C Goemaere, J Renet, E Duverdier, D Igier, R Begat, F Coudray ,W Mosse,* tous malheureux stagiaires d'écoles agricoles et autres BTS, qui ont parfois souffert à mon contact mais qui ont tous apporté une précieuse contribution aux travaux de terrain.

Je remercie aussi la Fédération Départementale des Chasseurs des Alpes de Haute Provence, en la personne de son président, Max Izoard, dont l'intérêt pour le projet a permis le démarrage rapide d'un essai de capture en 1998 dont le succès conditionnait la suite des travaux.

Une grande reconnaissance pour l'équipe du laboratoire de biologie environnementale de l'Université de Franche-comté, au premier chef, *Patrick Giraudoux* qui a accepté d'encadrer ma thèse malgré un emploi du temps surchargé, *Francis Raoul*, qui s'est coltiné toutes les relectures et que je penserai à dédommager pour les aspirines ingurgitées et *David Pleydell* qui, entre deux gamelles à skis de fond, a contribué très largement à la modélisation des crottes de gélinottes dans l'espace !!!!

Merci à mon père qui, outre la dure responsabilité de ma création, a accepté de traquer les trop nombreuses fautes d'orthographes. Une pensée émue pour les nombreux amis et collègues qui, n'écoutant que leur courage face à une nature hostile, sont venus donner un coup de main pendant les captures ou les comptages (il est en effet bien connu qu'en période de rut les gélinottes mâles peuvent être très agressives) : *B. Guillet, T Deville, A Chamouton, S Léonard, S Lorentz, E Belleau, C. Piotte, L. Larrieux, E. Ménoni, T Laville,* objecteur (ONCFS) ; personnels de l'ONF 04 – *R Yonnet, I Peraud, D Reboul, JC Lombard, D Nouvellon, E Duverdier, JF Charrière, F Barbier, JC Montagnon, JC Berthouze, N Milesi, T Napias, B Surmelly, C Souteyrand, JC Lombard, R Marron* ; personnels de la Fédération Départementale des Chasseurs 04 – *F Normand, R Clément, P Romain, R Philip, G Silve, F Crozals.*

Merci enfin aux inévitables oubliés de cette longue liste. Qu'ils veuillent bien voir dans cet oubli le signe d'une déliquescence cérébrale bien avancée à quelques jours du rendu final, plutôt que la manifestation d'un choix délibéré.

Ce travail a reçu le soutien financier de la Commission Européenne et de la Région Provence Alpes Côte d'Azur dans le cadre d'un programme GAL LEADER II – "Hautes Vallées de Provence", dossier suivi localement par le S.I.V.O.M. de Seyne-les-Alpes

PRINCIPALES PUBLICATIONS SUR LE SUJET

Montadert, M. 1995. Occupation de l'espace par des mâles de Gélinotte des bois *(Bonasa bonasia*) dans le Doubs (France) - Gibier Faune Sauvage, Game and Wildlife 12: 197-211.

Montadert, M., Desbrosses, R., Huboux, R. & Leonard, P. 1994. Plan de restauration pour la Gelinotte des bois (*Bonasa bonasia*) en France. - Gibier Faune Sauvage, Game and Wildlife 11 (Hors série Tome 1): 41-62.

Montadert, M. & Léonard, P. 2003. Survival in an expanding hazel grouse *Bonasa bonasia* population in the southeastern French Alps. - Wildlife Biology 9: 357-364.

Montadert, M. & Léonard, P. 2004. First results of a hazel grouse population study in the south-eastern French Alps. - Grouse News 28: 15-20.

Montadert, M. & Léonard, P. *in press*. Post-juvenile dispersal of Hazel grouse *Bonasa bonasia* in an expanding population of the southeasten French Alps. - Ibis

PRINCIPALES PRESENTATIONS DANS DES COLLOQUES SUR LE SUJET

Montadert M. & Léonard P. Survival and causes of mortality of hazel grouse *Bonasa bonasia* in southeast France. The 9th International Grouse Symposium – BEIJING – CHINA – August 19 – 24, 2002.

Montadert M. Hazel grouse population studies in southeastern French Alps. Hazel grouse Meeting in Auzet (France) april 19 – 23, 2004.

Montadert M., Pledeyll D. & Léonard P. A new index based on dropping counts to monitor Hazel Grouse fluctuations of abundance: "Indices de Présence sur Placettes Circulaires" (IPPC method). Poster présenté au 10th International Grouse Symposium – LUCHON – FRANCE – September 24 – 29, 2005.

Résumé

Ce travail s'inscrit dans la problématique de la dynamique des populations en limite d'aire géographique. Nous avons étudié le fonctionnement démographique et la sélection de l'habitat d'une population de gélinotte implantée à 50 km de la limite sud-ouest de l'aire européenne de l'espèce dans les Alpes de Haute-Provence (massif des Monges).

Les éléments récoltés sur la présence de l'espèce dans cette région permettent de penser que son apparition y est récente (une cinquantaine d'années). L'origine de cette population reste incertaine, mais une colonisation à partir des populations anciennement installées plus au nord dans les Hautes-Alpes, semble la plus probable. Les témoignages récoltés montrent que l'expansion est toujours en cours, avec la colonisation de la haute vallée du Verdon durant les années 90. L'avancement du front de colonisation a été estimé à 1,5 km/an sur une trentaine d'années. Ceci constitue le premier cas connu d'expansion géographique pour cette espèce en Europe.

L'absence de l'espèce au siècle dernier fait suite aux déboisements intenses qui ont atteint un pic à la fin du18^{ème} siècle quand la forêt couvrait de 6 à 18 % de 3 secteurs étudiés. A la suite de l'exode rurale amorcé au milieu du 19èmesiècle, la forêt a reconquis 50% du territoire. Dans notre secteur d'étude, les forêts actuelles sont principalement issues de processus spontanés de recolonisation qui ont permis l'implantation sur de larges superficies de conditions de vie très favorables à la gélinotte. Les populations présentent une répartition pratiquement homogène et continue dans ces habitats forestiers où la densité est une des plus fortes d'Europe occidentale (6-8 c./100 ha).

La démographie de cette population a été étudiée par le suivi télémétrique de 65 gélinottes. Elle se caractérise par une survie annuelle élevée des adultes (≥ 1 an) (72% mâle, 60 % femelle), ainsi que des immatures après l'éclatement des nichées jusqu'au printemps suivant (74%). La prédation a été la cause pratiquement unique des cas de mortalité des oiseaux équipés, avec une part approximativement égale entre les rapaces (Autour des palombes) et les carnivores (martre, renard). Le succès reproducteur est moyen (≈1,5 jeunes/poule en août), du fait d'un faible taux de réussite des nids (56%) et d'une faible survie des nichées (34%). Ce taux de reproduction est semblable à celui d'autres populations de gélinottes étudiées dans le Massif jurassien qui présentent des densités 2 à 3 fois inférieures et qui sont stables ou en déclin. Ainsi c'est la survie élevée des individus âgés de plus de 3 mois, plutôt que le succès reproducteur, qui permet à cette population d'avoir un bilan démographique excédentaire (taux d'accroissement estimé à 1,15).

Le suivi par télémétrie de 18 juvéniles après l'éclatement des nichées, a montré que la plupart ne s'implantaient pas au delà de 2 -3 km de la zone de naissance (moyenne 4 km pour les mâles 2 km pour les femelles). Cependant, 2 mâles ont parcouru respectivement 15 et 25 km, avec pour ce dernier le franchissement de milieux ouverts. La contradiction apparente entre la lenteur de la colonisation observée et l'aptitude aux déplacements de certains mâles, pourrait s'expliquer par une capacité de déplacement inférieure des femelles mais le faible nombre de femelles équipées ne permet pas de confirmer cette hypothèse.

L'analyse de la sélection de l'habitat a été abordée à deux échelles spatiales différentes, celle du domaine vital au niveau de l'individu et celle du massif forestier au niveau de la population locale. Elle a cherché à hiérarchiser les différentes caractéristiques de la végétation susceptibles d'influencer soit le comportement individuel soit la fréquence/abondance des populations locales. Sur le site d'étude des Monges, il n'a pas été possible de mettre en évidence une sélection fine de l'habitat à l'échelle du domaine vital individuel au cours des saisons. Il n'a pas non plus été possible d'expliquer

les variations de taille des domaines vitaux à partir des caractéristiques de la végétation et ce malgré une large amplitude de disponibilité alimentaire entre les sites occupés par les différents oiseaux équipés.
Les principales relations significatives avec les caractéristiques de l'habitat ont été obtenues en élargissant le domaine d'analyse (Alpes et Jura) pour comparer la fréquence d'occurrence de la gélinotte entre 5 différents massifs. A cette échelle, le taux du couvert du sous-étage par les résineux est apparu fortement corrélé avec la probabilité de présence de l'espèce. Ce paramètre est considéré comme une mesure du niveau de sécurité apporté par l'habitat contre la prédation des rapaces. Malgré la dépendance connue (et confirmée sur la zone d'étude) de l'espèce envers la présence d'arbustes feuillus pour son alimentation hivernale et pré-vernale, ainsi que la préférence (mesurée sur le site), des nichées pour les secteurs à fort recouvrement de la strate herbacée, ces deux caractéristiques de la végétation n'expliquent pas les variations d'abondance inter-massifs.
Nous en concluons que les gélinottes peuvent individuellement s'adapter à un large spectre de disponibilité alimentaire sans toutefois exclure des conséquences négatives pour l'individu dans le cas d'une extrême rareté ou d'une faible qualité nutritive de ces ressources. Au niveau individuel, le facteur limitant le plus fréquemment rencontré dans les conditions de milieu étudiées, serait essentiellement la priorité protectrice du couvert. Les habitats forestiers insuffisamment protecteurs seraient, soit non sélectionnés lors de la phase de dispersion des immatures, soit, dans le cas d'absence de choix provoqué par la saturation des habitats plus protecteurs, incapables d'assurer une survie suffisante aux individus qui s'y installeraient. Nous faisons l'hypothèse qu'il existe un gradient nord-sud dans la dynamique des populations de gélinottes à l'échelle continentale. Les populations des régions boréales pouvant plus facilement s'appuyer sur des taux de reproduction plus élevés pour maintenir leurs effectifs, conséquence probable d'une pression de prédation inférieure et/ou d'une meilleure condition corporelle des poules au printemps. A l'opposé, les populations d'Europe occidentale et du sud devraient compenser un succès reproducteur relativement faible induit par une forte densité de prédateurs généralistes, par une meilleure survie adulte. Ainsi, les déclins observés dans de nombreuses régions européennes pourraient être la conséquence d'une diminution de la survie adulte liée à la perte de qualité protectrice du couvert à la suite des changements des pratiques sylvo-pastorales et de la dynamique naturelle des boisements. Un modèle d'habitat empirique est proposé qui relie la proportion relative de trois types d'habitats, classés par leur taux de couvert, avec le fonctionnement démographique local des populations (capacité d'accueil et fluctuations inter-annuelles des effectifs, risque d'extinction). L'étude débouche sur des propositions de gestion des habitats à gélinotte à deux échelles spatiales.
Le mode d'occupation de l'espace de 39 mâles et 16 femelles équipés d'émetteurs a été analysés. Il se caractérise par des domaines vitaux annuels de 30-40 ha en moyenne avec des domaines saisonniers se superposant largement, ceux d'hiver étant cependant plus grands (≈30-40 ha versus 20 ha pour les autres saisons). Dans un milieu homogène comme celui étudié dans les Monges, la répartition régulière et la stabilité inter-annuelles des territoires suggèrent que des mécanismes comportementaux (territorialité intra-sexuelle) déterminent et fixe une capacité d'accueil maximale qui semble atteinte par cette population.
L'étude présente aussi une analyse des différentes méthodes de dénombrement existantes et propose une nouvelle méthode indiciaire dite "Indice de Présence sur Placettes Circulaires" (IPPC) basée sur la récoltes de fèces au printemps.

A ce stade, il est classiquement de bon ton de proposer une citation. Une pensée profonde, genre poème Tantrique de x siècles avant J-C pour les crypto-mystiques ou, plus sérieux, une brève bien tournée de Bachelard, tout ça pour montrer que l'on n'est pas seulement un scientifique borné, le nez sur le guidon, mais que l'on est aussi capable de replacer son travail dans une perspective plus vaste, que tout est sens et relié au Grand Tout, etc. etc. …..

Bon, honnêtement, je n'ai pas eu le temps de me plonger dans les ouvrages ad hoc. Alors voici quand même quelque chose de plus terrestre, genre sagesse populaire, attribué à ce bon vieux Dédé du Haut-Doubs :

"Entre ceux qui font rien, mais qu'aimeraient bien faire et ceux qui causent mais qui f'raient mieux d'se taire, on veut pas aller où et pour quoi faire ? "

Aucun rapport, me direz vous, mais je trouve qu'un peu d'humour assouplit les zygomatiques et ça ne peut pas faire de mal avant ce qui va suivre …

Table des matières

INTRODUCTION 17

I - Biologie de la conservation et statut de la Gélinotte des bois au travers de son aire de répartition **17**

II - Problématique des espèces en limite d'aire de répartition **21**

III - Le cas des Tétraonidés **23**

III - Objectifs des recherches **26**

CHAPITRE I - LES METHODES DE DENOMBREMENT DES POPULATIONS DE GELINOTTES. QUELLES METHODES, POUR QUELS OBJECTIFS ? 29

I - Introduction **29**

I. 1 – Considérations générales sur l'évaluation des méthodes de comptage 29

I. 2 – Objectifs 31

II - Matériels et méthodes **33**

II. 1 - Descriptif des sites de suivi 33

II. 2 - Mise en œuvre des dénombrements 34

II. 2.a - Méthode des quadrats 34

II. 2.b - Méthode du rappel 34

II. 2.c – Méthode de la battue 34

II. 2.d – Méthodes des carrés-échantillons et points-échantillons 35

Méthode des carrés-échantillons 35

Méthode des points-échantillons, dite Indice de Présence sur Placettes Circulaires "IPPC" 36

II. 3 - Les tests réalisés 36

II. 3.a – Influence des facteurs : heure, période, parcours et année sur la méthode du rappel 36

II. 3.b - Evaluation de l'efficacité (rapport précision/coût) et de la sensibilité des méthodes. 37

II. 3.c - Evaluation de la fiabilité (biais) 38

Méthode du rappel 38

Méthode de la battue 38

Méthode IPPC. 38

II. 4 - Cohérence entre les différentes méthodes de comptage 39

III - Résultats **40**

III. 1 - Résultats bruts des comptages 40

III. 1.a - Méthode des quadrats, cartographie des domaines vitaux 40

III. 1.b - Comptage en battue 41

III. 1.c - Comptage au rappel 41

III. 1.d - Comptage par carrés-échantillons 44

III. 1.e - Comptage par points-échantillons, IPPC 45
III. 2 – Estimation des coûts temporels des méthodes de comptages 47
III. 2.a – Méthode des quadrats, cartographie des territoires 47
III. 2.b – Méthode du rappel 47
III. 2.c – Méthode de la battue 47
III. 2.d - Carrés-échantillons 48
III. 2.e – IPPC 48
III. 2.f – Comparaison des coûts temporels entre les quatre méthodes de comptage 49
III. 3 – Précision et sensibilité des méthodes 50
III. 3.a – Méthode du rappel 50
Coefficient de variation 50
Rendement du rappel 50
III. 3.b – Méthode de la battue 50
Rendement de la battue 50
Coefficient de variation 51
III. 3.c – Méthode IPPC 52
Coefficient de variation 52
Evaluation de la sensibilité de l'IPPC à partir de la simulation de la réponse de l'IPPC le long d'un gradient de densité virtuel. 52
III. 4 – Biais des méthodes 55
III. 4.a – Méthode de la battue 55
III. 4.b – IPPC 56
III. 5 - Cohérence des résultats des différents indices d'abondance obtenus sur les différents sites 56

IV - Discussion 59
IV. 1 – Statut des populations de gélinottes inventoriées 59
IV. 2 – Critiques des méthodes de comptage 59
IV. 2.a – Méthode des quadrats 59
IV. 2.b – Méthode du rappel 61
IV. 2.c – Méthode de la battue 62
IV. 2.d - Méthode des carrés-échantillons et IPPC. 63
IV. 3 - Propositions pour un suivi régional 67
IV. 3.a - Les sites de références 67
IV. 3.b - Le sondage avec de nombreux sites échantillons 68

V - Conclusion 69

CHAPITRE II - L'EXPANSION DE LA GELINOTTE DES BOIS DANS LE SUD-EST DES ALPES FRANÇAISES 71

I - Introduction 71

II - Evolution du couvert forestier dans le Sud-est des Alpes françaises à partir de l'étude de 3 secteurs du département des Alpes de Haute Provence 71
II. 1 - Matériel et méthodes 71

II. 2 – Résultats 72
II. 2 a - Comparaison des boisements sur trois secteurs des Alpes de Haute-Provence Monges, Ubaye, Haut-Verdon, à la fin du 18ème siècle et la fin du 20ème siècle. 72
II. 2 b – Cas particulier du massif des Monges. Détail de l'évolution des boisements à 4 périodes : fin 18ème, fin 19ème, milieu 20ème et fin du 20ème siècle. 76
Comparaison des boisements du massif des Monges, fin 18ème - fin du 19ème siècle. ... 76
Evolution des boisements entre 1948 et 2000, comparaisons de photos aériennes 79

III – Historique de l'expansion géographique de la Gélinotte des bois dans les Alpes de Haute-Provence 88
III. 1 - Matériel et méthodes 88
III. 2 - Résultats 88
III. 2.a - Historique de la présence de l'espèce dans la littérature 88
III. 2.b - Compléments obtenus par récolte de témoignages 89

IV - Discussion 93
IV. 1 - Propositions d'un schéma d'expansion de l'espèce dans les Alpes du Sud. 93
IV. 2 - Impact de la composition paysagère sur la phénomène d'expansion. Proposition d'un modèle empirique d'expansion. 97

CHAPITRE III - CARACTERISTIQUES DEMOGRAPHIQUES D'UNE POPULATION DE GELINOTTE DES BOIS DANS UN CONTEXTE D'EXPANSION GEOGRAPHIQUE. 99

I - Introduction 99

II - Démographie d'une population source. La Gélinotte des bois dans le massif des Monges (04) 100
II. 1 - Contexte général, choix de la technique et représentativité des résultats 100
II. 2 - Résultats et discussion 102
II. 2.a - Taux de survie annuelle des adultes et des immatures. 102
II. 2.b - Variation du taux de survie selon le sexe et les saisons 104
Répartition saisonnière de la mortalité 104
Convergence du sex-ratio printanier observé et du sex-ratio prédit par modélisation démographique. 106
II. 2.c - Les causes de mortalité 106
La communauté de prédateur 106
Les causes de mortalité des gélinottes équipées d'émetteurs. 107
II. 2.d - Biologie et succès de la reproduction 110
II. 2.e - Bilan démographique de la population de Gélinotte des bois des Alpes de Haute Provence 114
II. 3 - Conclusion 116

III - Aptitude à la colonisation d'une population de Gélinotte des bois à proximité du front de colonisation 117
III. 1 - Introduction 117
III. 2 - Résultats et discussion 117

III. 2.a - Distances de dispersion..... 117
III. 2.b - Différences de distances de dispersion entre mâles et femelles..... 117
III.2.c - Présence de barrières aux déplacements. 118

IV - Conclusion 120

PUBLICATION A - SURVIVAL IN AN EXPANDING HAZEL GROUSE *BONASA BONASIA* POPULATION IN THE SOUTHEASTERN FRENCH ALPS 123

PUBLICATION B - POST-JUVENILE DISPERSAL OF HAZEL GROUSE *BONASA BONASIA* IN AN EXPANDING POPULATION OF THE SOUTHEASTERN FRANCH ALPS. 137

PUBLICATION C - DESEQUILIBRE DU SEX-RATIO ET SURVIE DIFFERENTIELLE DES DEUX SEXES CHEZ LA GELINOTTE DES BOIS. 165

CHAPITRE IV - SELECTION DE L'HABITAT PAR LA GELINOTTE DES BOIS, A DEUX ECHELLES SPATIALES ET A DEUX NIVEAUX D'ORGANISATION 173

I - Introduction..... 173
I. 1 - Considérations générales sur l'habitat..... 173
I. 2 - Considérations générales sur la sélection de l'habitat..... 174
I. 3 - Sélection de l'habitat par la Gélinotte des bois à travers son aire de répartition..... 175
I. 4 - Objectifs de l'étude de la sélection de l'habitat..... 177
I. 4.a : Objectif I : Sélection du micro-habitat par les individus (sélection d'ordre 3), ... 178
I. 4.b : Objectif II : Sélection de l'habitat au niveau de la population locale (sélection d'ordre 2)..... 178

II - Matériels et Méthodes 178
II. 1 - Choix des méthodes d'analyses de la sélection de l'habitat..... 178
II. 2 - Présentation des sites d'étude, description de l'habitat. 180
II. 3 - Utilisation du milieu par la gélinotte 181
II. 3.a - Au niveau de l'individu (Objectif I)..... 181
II. 3.b - Au niveau de la population 184

III - Résultats..... 185
III. 1 - Sélection du micro-habitat par les gélinottes équipées d'émetteur (Objectif I). 185
III. 1.a - Résultats de l'analyse regroupant tous les individus d'un même sexe pour une saison donnée. 185
III. 1.b - Prise en compte de la variabilité individuelle dans la sélection du micro-habitat : Résultats de l'analyse K-select (Objectif I. 1) 186
III. 1.c. - Sélection de l'habitat par les nichées. 189
Caractérisation des sites d'observations des "nichées", par rapport à la disponibilité offerte par la forêt de Fissac-Peyronnière. 189
Identification des variables explicatives et construction d'un modèle multivarié..... 190
Caractéristiques générales des sites d'observations des nichées..... 192
III. 1.d. – Sélection de l'habitat entre les saisons..... 194

III. 1.e. – Sélection de l'habitat dans la période pré-vernale. 195
III. 1.f. – Influence des caractéristiques de la végétation sur la taille des domaines vitaux saisonniers. 195
III. 2 - Sélection de l'habitat au niveau de la population (Objectif II) 197
- 198

IV - Discussion 201
IV. 1 – Sélection de l'habitat par les individus dans les Alpes du Sud (Objectif I)..... 201
IV. 2 – Ressources-clefs de l'habitat de la Gélinotte des bois au niveau de la population locale (Objectif II). 203
Le couvert résineux du sous-étage. 203
La disponibilité alimentaire hivernale. 204
La disponibilité alimentaire pré-vernale 205
L'habitat des nichées 207
Importance de la myrtille dans la qualité des habitats à gélinottes 208
Hiérarchie des caractéristiques-clefs de l'habitat 208
Corrélation spatiale entre ressource alimentaire hivernale et degré de fermeture du couvert. 208
Corrélation spatiale entre habitat des nichées et degré de fermeture du couvert. 209

CHAPITRE V - DENSITE LOCALE, CAPACITE D'ACCUEIL ET REGULATION ENDOGENE DE LA POPULATION DE GELINOTTE SUR LE SITE D'ETUDE DES MONGES. 211

I – Introduction 211

II - Matériels et méthodes. 213

III - Résultats 215
III. 1 - Niveau individuel, comportement d'exclusion territoriale entre individus du même sexe. 215
III. 1.a - Comportement agressif en réaction à la présence d'un intrus de même sexe. 215
III. 1.b - Réactions agressives des gélinottes à l'imitation de leurs chants. 216
III. 1.c - Changement de comportement spatial suite à la disparition d'un voisin. 217
III. 2 - Niveau de la population, organisation spatiale des territoires. 219
III. 2. a - Régularité de la répartition spatiale 219
III. 2. b - Recouvrement des domaines vitaux entre territoires voisins 220
III. 2. c - Stabilité inter-annuelle des territoires 222
III. 3 - Lien entre caractéristiques de la végétation et distances entre territoires voisins. 223

IV - Discussion 224
IV. 1 - Comportement territorial et régulation endogène des populations de gélinotte. 224
IV. 2 - Nature des ressources défendues et influence de l'habitat sur le comportement territorial. 227
IV. 3 – Conséquences de la territorialité sur la dispersion juvénile et la rapidité de la colonisation de nouveaux habitats. 231

DISCUSSION GENERALE **233**

I – Bilan et discussion des résultats 233

I. 1 - Méthodes de dénombrement et de suivi des populations de gélinotte dans le contexte montagnard d'Europe occidentale. 233

I. 2 - Histoire et origine de la population de gélinotte dans les Alpes du sud 233

I. 3 - Quelles sont les causes passées ou présentes de cette expansion ? En quoi les caractéristiques démographiques et les capacités de dispersion des populations sources affectent-elles l'ampleur du phénomène d'expansion ? 236

I. 4 - Comment se manifeste, au niveau du comportement individuel, la sélection de l'habitat ? 238

I. 5 - Peut-on relier l'abondance et le fonctionnement démographique des populations de gélinottes avec les caractéristiques de l'habitat ? 241

I. 6 - Propositions d'un modèle empirique de cinétique démographique des populations de gélinottes le long d'un gradient d'habitats 243

I. 7 - Devenir des populations de gélinottes et de leurs habitats dans les Alpes du sud..... 246

II – Propositions de gestion des habitats à Gélinotte des bois dans le contexte montagnard d'Europe occidentale 249

II. 1 - Orientations de gestion sylvicole favorable à la Gélinotte des bois à l'échelle parcellaire (domaine vital) 250

II. 2 - Orientations de gestion sylvicole favorable à la Gélinotte des bois à l'échelle du massif forestier (population locale) 251

PERSPECTIVES DE RECHERCHE **255**

I - Méthode de comptage 255

II - Démographie et dispersion juvénile..... 255

III - Origine et dynamique d'expansion de la population 256

IV- Déterminisme du succès de la reproduction..... 256

Références : 259

Liste des tableaux et des figures (par ordre d'apparition) 283

ANNEXES

ANNEXE I : LES CAPTURES. TECHNIQUES UTILISEES ET CARACTERISTIQUES DES GELINOTTES CAPTUREES 289

I - Techniques de capture 289
I. 1 - Introduction 289
I. 2 - Détail des méthodes utilisées. 289
I. 2.a - Techniques de capture dans les cages-nasses. 289
I. 2.b -Technique de capture utilisant le rappel et l'attraction des oiseaux par l'imitation de leur chant 290

II - Résultats des captures 292
II. 1 - Technique des nasses 292
II. 2 - Technique du rappel et capture dans des filets 293
II. 3 - Détermination des critères d'âge de la population de Gélinotte des bois des Alpes de Haute Provence 296

ANNEXE II SUIVI DE LA COMMUNAUTE DE PREDATEURS SUR LE SITE D'ETUDE DES MONGES (04). 301

I - Identification des causes de mortalité par prédation des gélinottes équipées d'émetteurs 301
I. 1 - Prédation par les rapaces 301
I. 2 – Prédation par les carnivores 302

II –Synthèse des observations et des comptages de prédateurs sur le site des Monges .. 303

ANNEXE III : DESCRIPTION DES ZONES D'ETUDES 307

I - Site d'étude principal : Massif des Monges (04). 307
I. 1 – Caractéristiques paysagères 307
I. 2 - Les boisements du site d'étude des Monges 311
I. 2.a - Description d'après l'Inventaire IFN 311
I. 2.b - Description par relevés de la végétation. 313
Massif de la Pinée 315
Massif de Sansenu 316
Massif de Fissac-Peyronnière 318
Rec. feuillu 2-7 m 321
Gros arbustes 1 321

II - Sites d'étude du Massif jurassien 328

III - Protocole de Description de la végétation 331

ANNEXE IV - OCCUPATION DE L'ESPACE PAR LES GELINOTTES EQUIPEES D'EMETTEURS 333

I - Introduction 333

II - Matériel et méthodes 333

II. 1 – Capture et télémétrie 333

II. 2 - Calcul de la superficie des domaines vitaux 334

II. 3 - Analyse des données 334

III Résultats-Discussion 335

III. 1 - Comparaison entre deux modes de calcul du domaine vital : polygone convexe minimum et méthode kernel 335

III. 2 - Taille des domaines vitaux saisonniers et annuels en fonction du sexe du statut social et reproducteur 337

III. 3 - Influence des variables : site, âge, sexe et saison, sur la taille des domaines vitaux 339

III. 3 - Influence du statut social des mâles sur la superficie des domaines vitaux printaniers 340

III. 4 - Influence du statut reproducteur des femelles sur la taille des domaines vitaux en été342

III. 5 - Variation spatiale des domaines vitaux saisonniers 344

IV - Conclusion 346

References : 347

Liste des tableaux des annexes 349

Liste des figures des annexes 350

Introduction

I - Biologie de la conservation et statut de la Gélinotte des bois au travers de son aire de répartition

L'emprise croissante de l'homme sur les écosystèmes provoque une érosion planétaire de la biodiversité (Tilman 1999, Tilman *et al.* 1994, Vitousek *et al.* 1997). Le maintien de la biodiversité passe concrètement par la gestion des habitats à différentes échelles et/ou par la protection ciblée des espèces les plus menacées et les plus vulnérables. Ces deux approches se traduisent souvent dans la pratique, par des actions identiques car on ne peut protéger une espèce sans son habitat et tout habitat considéré comme intéressant l'est souvent par la présence d'espèces remarquables. Ces espèces-cibles peuvent être des espèces indicatrices, des espèces "parapluie" ou des espèces-clefs (Simberloff 1998).
Ainsi c'est souvent le degré de menaces concernant tel ou tel organisme tel qu'il est perçu par les personnalités ou organismes chargés de la protection du patrimoine naturel qui déclenche des études et opérations de gestion conservatoire. Dans ces conditions, beaucoup d'espèces sont étudiées dans des environnements déjà dégradés où les populations sont souvent réduites et par la même difficiles à étudier.
L'espèce concernée par ce travail, la Gélinotte des bois *Bonasa bonasia* est à notre sens assez représentative de cet état de fait. En dehors des travaux menés avant les années 70-80 en Scandinavie et ex-URSS (voir les synthèses de Bergmann *et al.* (1982) & (1996) et de Dronneau (1984 a, b & c) où elle n'était (et n'est toujours pas) menacée en tant qu'espèce, la plupart des études postérieures aux années 90, en Europe occidentale, ont concerné des populations à faibles densités (exemples des travaux menées en Bavière (Kämpfer-Lauenstein 1995)), voire même directement menacées à plus ou moins court terme (exemples des travaux menés en Forêt Noire (Lieser 1994), ou au Luxembourg (Schmidt & Heidt 1997)). En Europe du Nord, des études récentes menées en Suède, se sont intéressées à des populations réduites par une sylviculture défavorable ou par la fragmentation du couvert forestier (Aberg 2000, Aberg*, et al.* 1995, Aberg *et al.* 2000, Swenson 1991 b).

En France, hormis des travaux concernant l'évolution de l'aire de répartition à l'échelle nationale (Couturier 1964, Deloche & Magnani 2002, Magnani 1993), les autres études ont été essentiellement conduites dans le quart Nord-Est de la France où les populations locales sont généralement en régression (Vosges, Jura aux altitudes inférieures à 1000 m), ou au mieux stables (Alpes du Nord, Haut-Jura). Ces études se sont intéressées au monitoring de certaines populations locales et aux méthodes de dénombrements (Desbrosses 1987, Desbrosses 1996, Desbrosses 1997, Dronneau 1982, Huboux *et al.* 1994), à certains aspects du comportement (Desbrosses 1999, Desbrosses 2002), de l'occupation de l'espace (Montadert 1995), de la sélection de l'habitat (Desbrosses 1997) et du régime alimentaire (Desbrosses 1999, Jacob 1988 a, Schatt 1991, Schatt 1993).
Ces massifs constituent les derniers bastions d'une répartition autrefois plus vaste qui couvrait tout le quart Nord-Est de la France (Couturier 1964) (voir Fig. II) et s'étendait au delà, sans

discontinuité, en Belgique (Ledant & Devillers 1991) et en Allemagne (Bergmann & Klaus 1994). Ainsi, la sous-espèce *rupestris* qui occupe l'Europe occidentale et les Balkans peut-être considérée comme globalement en déclin. A l'échelle continentale, cette sous-espèce présente l'aire de répartition la plus réduite et la plus fragmentée, ce qui a conduit certains auteurs à séparer les différentes populations de *B. b. rupestris* en 4 ou 5 autres sous-espèces (Bauer 1960, Dronneau 1984 a). Les 3 autres sous-espèces (*B. b. bonasia, B. b. sibirica et B. b. vicinitas*) forment un cline au sein d'une immense aire de répartition continue qui s'étend de la Scandinavie à la Sibérie orientale (à l'exclusion cependant de la population insulaire de *B. b. vicinitas* de Hokkaïdo, Japon et probablement aussi celle occupant la partie la plus orientale de l'aire sibérienne) (Bergmann *et al.* 1996) (Fig. I).

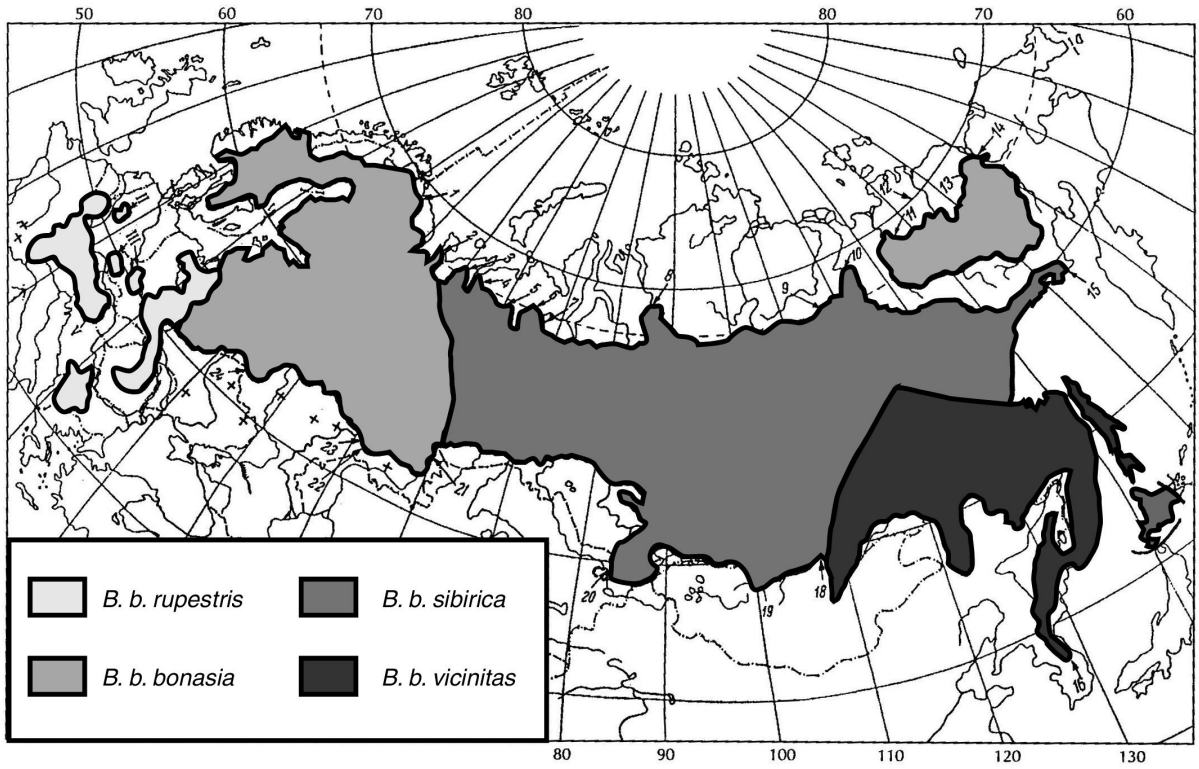


Figure I : Carte de répartition mondiale de la Gélinotte des bois (d'après Bergman *et al.* 1996).

A l'opposé des nombreux cas de régression, les cas documentés d'expansion au cours du 20ème siècle sont exceptionnels dans l'aire de *B. b. rupestris*. Deux cas d'expansion ou d'augmentation sont cités avant les années 70 :

- En Italie, (De Franceschi 1994) cite le cas d'une recolonisation spontanée dans le Val d'Ossola au milieu des années 40 après sa disparition complète de la vallée à la fin du 19ème siècle. Toutefois, les causes de ces fluctuations ne sont pas indiquées. Cet auteur signale aussi des extensions locales (vers le bas des versants ou en limite supérieure des arbres) à la faveur du boisement spontané des espaces abandonnés par l'agriculture dans les Alpes Carniques (De Franceschi 1982).
- En Tchéquie, une augmentation de la population (et non pas une recolonisation) après la seconde guerre mondiale, a été observée dans la province de Sumava, suite à l'abandon de terrains agricoles et leur recolonisation spontanée par la forêt (Klaus 1995, Kucera 1975).

Ces populations semblent maintenant stabilisées et ne montrent plus de tendances à l'augmentation des densités ou à l'extension de leur aire de répartition.

Après les années 70, il existe cependant, un autre cas notable d'expansion. Il s'agit d'une population implantée en limite d'aire, en France, dans les Alpes du Sud. Les enquêtes de présence successivement menées depuis les années cinquante révèlent une nette expansion territoriale de l'espèce, essentiellement dans le département des Alpes de Haute Provence (Deloche & Magnani 2002). La figure II illustre l'évolution de la répartition de la gélinotte entre 1950 et 1990. Si les populations du Nord-Est de la France montrent un déclin marqué à l'image des tendances observées dans les pays voisins, on constate une stabilité de l'aire dans les Alpes. En fait, la zone de présence régulière en limite sud de la carte, dans le Département des Alpes de Haute Provence, constitue une nouveauté par rapport à la distribution connue dans les années 50 (Couturier 1964). En 2000, l'aire de répartition s'est encore nettement étendue et atteint les limites du Var et des Alpes Maritimes (Deloche & Magnani 2002). L'emplacement du site d'étude de cette thèse qui se trouvait en limite de l'aire connue en 1990, est maintenant incluse dans l'aire de présence régulière.

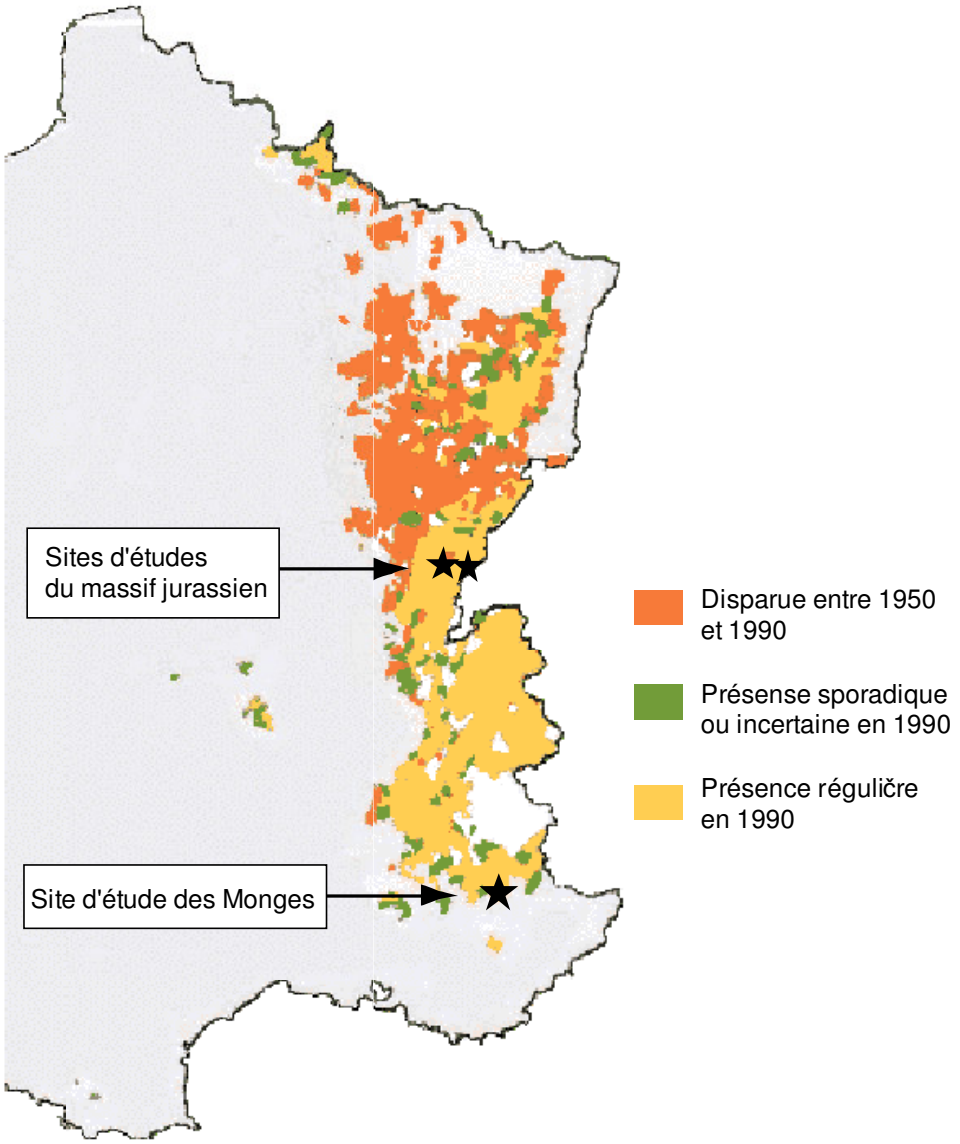


Figure II: Evolution de la répartition communale de la Gélinotte des bois *Bonasia b. rupestris* en France de 1950 à 1990, (d'après Magnani 1993).

Une étude de la dynamique spatio-temporelle d'un phénomène d'expansion géographique et des mécanismes biologiques la contrôlant, n'a encore jamais été réalisée sur la Gélinotte des bois ni pratiquement sur aucune espèce de la famille des Tétraonidés. Elle serait susceptible d'amener un éclairage nouveau sur le fonctionnement des populations d'une espèce de cette famille dans un tel contexte démographique..

II - Problématique des espèces en limite d'aire de répartition

Ce phénomène d'expansion géographique amène à plusieurs réflexions d'ordre biogéographique sur les mécanismes qui régissent les changements de la répartition des espèces. L'aire de répartition d'un organisme est sous l'influence de l'environnement biotique (habitat, communautés) et abiotique (climat) qui contrôlent les performances démographiques des différentes populations. Ce déterminisme varie dans le temps et dans l'espace, si bien que, pour peu qu'elle soit observée sur un intervalle de temps suffisant, l'aire de répartition d'un organisme n'est jamais figée.
Sur le très long terme, les changements climatiques et géologiques et leurs corollaires comme les changements de la végétation, ont modelé en profondeur non seulement la répartition des organismes qui portent encore la marque de ces événements passés (par exemple, les refuges alpins des espèces d'affinités boréales) mais aussi permis aux processus paleo-biogéographiques ou macro-évolutifs (au sens de Blondel (1986)), de modeler la composition et l'organisation des grands ensembles fauniques et floristiques.
Ainsi, la sous-famille des Tétraonidés à laquelle appartient la Gélinotte des bois, a évolué et s'est différenciée dans des climats continentaux froids à période de végétation courte. Son aire d'origine et de diversification initiale est l'Amérique du Nord, les taxons ancestraux ayant ensuite colonisé le continent eurasiatique (Del Hoyo *et al.* 1994, Lucchini *et al.* 2001). Ce contexte évolutif a conduit au développement d'adaptations comportementales, morphologiques et physiologiques (plumage, appareil digestif) remarquables qui lui permettent de vivre dans des habitats forestiers très peu productifs (Hjorth 1970).

Dans le cas des espèces à vaste aire de répartition, l'étendue de l'aire occupée implique que les différentes populations aient été confrontées à des conditions de vie variées (climat, habitat, environnement biotique) auxquelles elles ont dû s'adapter. Ces variations des conditions bio-climatiques impliquent des modalités de fonctionnement démographique variables d'un bout à l'autre de l'aire. Ainsi, les variations pluri-annuelles d'abondance couramment observées chez le Lagopède des saules *Lagopus lagopus* sont contrôlées par des mécanismes différents selon les conditions environnementales rencontrées : régulation densité-dépendante par les parasites (Hudson 1992, Moss *et al.* 1993) ou le comportement territorial en Ecosse (Matthiopoulos *et al.* 2000, Moss *et al.* 1996, Watson & Moss 1980, Watson *et al.* 1994), interactions entre caractéristiques génétiques individuelles et prédation en Scandinavie (Rorvik *et al.* 1999 a, Rorvik *et al.* 1999 b) ou influence de la qualité/quantité de nourriture en Sibérie (Andreev 1988 a).

Par ailleurs, en limite d'aire, les conditions environnementales sont souvent assez différentes de celles régnant au cœur de l'aire, au moins pour les espèces à grande aire de répartition. Ainsi les populations marginales présentent souvent des caractéristiques originales (comportement, démographie etc..) qui les différencient des populations occupant une position plus centrale dans l'aire de distribution. Par exemple, la sous-espèce *cantabricus* du Grand-Tétras *Tetrao urogallus,* implantée dans les Montagnes Cantabriques (nord-ouest de l'Espagne) en limite méridionale de l'aire de répartition, s'est adaptée à la forêt feuillue en changeant de régime alimentaire hivernal, la consommation de résineux étant remplacée par celle du Houx *Ulex aquifolius* (Castroviejo 1970).
Souvent, ces conditions apparaissent moins favorables par rapport aux conditions optimales rencontrées au cœur de l'aire auxquelles l'espèce est fondamentalement adaptée. Ainsi, en situation

marginale, des changements de certains paramètres de l'environnement associés à une répartition déjà réduite et fragmentée augmentent fortement les risques d'extinction de ces populations excentrées. Pour exemple, citons le déclin des populations occidentales du Grand-Tétras récemment interprété comme le résultat des changements climatiques en Ecosse (Moss *et al.* 2001).
Cet exemple de régression illustre un phénomène assez répandu de vulnérabilité des populations proche de leur limite d'aire (Brown 1984, Howe *et al.* 1991).De ce point de vue, il est remarquable de constater qu'en dépit de conditions bioclimatiques originales très différentes de celles régnant au cœur de l'aire (influences méditerranéennes du climat et de la végétation), cette population de gélinotte des Alpes du Sud, ait montré un tel dynamisme démographique.

Le phénomène opposé, à savoir l'augmentation des populations marginales se traduisant par l'extension de l'aire de distribution, est connu pour de nombreux organismes.
Pour que la colonisation de nouveaux territoires par un organisme soit possible, trois conditions doivent être remplies :
1 - un taux d'accroissement positif de la population source,
2 - un taux d'émigration suffisant d'individus en direction de la limite d'aire,
3 - une aire géographique inhabitée par l'organisme présentant des habitats favorables susceptibles d'être colonisés.
Des exemples spectaculaires de colonisation rapide de nouveaux territoires sont décrits pour les insectes et les oiseaux. Ainsi, la colonisation de l'ensemble de l'Europe par la Tourterelle turque *Streptotelia decaocto* à partir d'un foyer moyen-oriental s'est réalisée en quelques dizaines d'années (Hengeveld 1997). Parmi les galliformes, les exemples sont bien plus rares. Des colonisations de nouveaux territoires sont connus par exemple chez la Perdrix grise *Perdix perdix* à partir d'opérations d'introduction en Amérique du Nord où l'espèce n'existait pas à l'état naturel (Traylor *et al.* 2001). L'existence d'immenses étendues d'habitats favorables (cultures) non utilisés par les espèces indigènes de galliformes, explique peut-être le succès de cette introduction. En effet, l'Amérique du Nord abrite 3 espèces de Tétraonidés liées aux milieux steppiques qui n'ont pas su s'adapter aux changements induits par la mise en culture de la majeure partie de leurs habitats originels au cours du 20ème siècle. La Perdrix grise a ainsi occupé un habitat auquel elle était préalablement adaptée, pratiquement inoccupé par un galliforme autochtone.
Ainsi des phénomènes spectaculaires de colonisation ont été souvent observés lors d'introductions volontaires ou accidentelles d'organismes dans des régions présentant des habitats favorables et qui ne possèdent pas la communauté de compétiteurs, parasites ou prédateurs, susceptibles de limiter les effectifs du colonisateur. Dans certains cas, il convient de parler d'espèces envahissantes ou de "pestes" qui peuvent, par leur dynamisme, entrer en compétition avec des espèces indigènes (Vitousek 1994). Les organismes insulaires représentent l'exemple classique d'espèces très vulnérables à l'installation d'espèces exogènes contre lesquelles elles ne sont souvent pas en mesure de lutter. Les exemples abondent parmi les plantes et les mammifères, d'espèces qui une fois implantées dans de nouveaux territoires, ont perturbé le fonctionnement de l'écosystème originel. Par contre, l'implantation naturelle ou artificielle de nouvelles espèces d'oiseaux ne conduit généralement pas à d'importants déséquilibres des systèmes originels et peu d'espèces sont ainsi qualifiées d'envahissantes. Ainsi, l'arrivée de la Tourterelle turque dans les milieux urbains d'Europe occidentale n'a pas provoqué de déclin de l'abondance d'autres espèces anthropophiles. Ceci est

probablement dû au fait que peu d'espèces d'oiseaux, prises individuellement, peuvent être qualifiées d'espèces-clefs "keystone species"[1](Caro & O'Doherty 1999) car leur "pression" sur l'écosystème par le biais de la consommation, de la compétition ou de la prédation, est généralement faible en comparaison d'autres organismes comme certaines plantes ou mammifères. Ainsi, certains auteurs considèrent le Renard comme une espèce-clef dans la forêt boréale scandinave compte tenu de sa capacité à réguler ou limiter les effectifs d'un certain nombre d'espèces (Tétraonidés, Lagomorphes) (Smedshaug *et al.* 1999).

III - Le cas des Tétraonidés

Au sein de la sous-famille des Tétraonidés, les conditions nécessaires à la mise en place d'un processus d'expansion sont rarement rencontrées.
1 - Le nombre d'individus en excédent susceptibles de coloniser de nouveaux territoires est souvent faible. En effet, la plupart des espèces étant sédentaires à l'âge adulte, seuls les jeunes sont susceptibles de se disperser, mais la production de jeunes est fortement réduite par la pression de prédation dans la plupart des conditions naturelles (Reynold *et al.* 1988).
2 - La capacité de dispersion est généralement faible chez la plupart des espèces (exception faite des lagopèdes alpin *Lagopus mutus* et à queue blanche *L. leucurus,* capable de grands déplacements (Martin *et al.* 2000)). La dispersion post-natale est généralement inférieure à 10 km (voir synthèse dans le présent travail). La Gélinotte des bois semble ne pas faire exception à cette règle générale bien que cet aspect déterminant de la dynamique des populations ait été très peu étudié chez cette espèce.
3 - L'apparition de nouveaux habitats favorables est rarement constatée. Au contraire, la tendance est plutôt à la réduction des habitats disponibles au cours du 20ème siècle.
Ainsi, les habitats steppiques du néartique abritant le Tétras des armoises *Centrocercus urophasianus* et les deux Poules de prairie *Tympanuchus cupido* et *T. pallidicinctus* ont beaucoup diminué en superficie par la mise en culture de la prairie originelle (Jensen *et al.* 2000, Leonard *et al.* 2000, Svedarsky *et al.* 2000).
Les habitats forestiers occupés par les tétras du paléartique ont été réduits dans le sud du biome par le développement de l'agriculture et, plus au nord, dégradés par les pratiques modernes de foresterie (Aberg *et al.* 2003, Bergmann & Klaus 1994, Klaus 1991, Storch 2000 a, Wegge *et al.* 1992). L'exemple le plus critique de la réduction de l'aire de répartition occupée par un Tétraonidé forestier concerne la Gélinotte de Chine *Bonasa sewerzowi*, endémique de la Chine, qui n'est plus représentée que par quelques dizaines de populations totalement isolées les unes des autres par la déforestation (Sun 2000).
Le seul constat notable d'extension de l'aire de répartition d'un Tétraonidé concerne en fait une opération réussie de réintroduction du Grand-Tétras en Ecosse à la fin du 19ème (Pennie 1950). Cette réintroduction, en grande partie effectuée à partir d'oiseaux sauvages capturés en Scandinavie, a permis l'installation d'une population importante estimée à plusieurs dizaines de milliers d'oiseaux

[1] Une espèce clef se caractérise par l'importance de son impact sur le fonctionnement du système biologique dans lequel elle se trouve. Ainsi, son abondance détermine directement ou indirectement, l'abondance de nombreux autres organismes et modifie les interactions biologiques au sein du système.

dans les années trente. Cependant, du fait de la perte d'habitats optimaux, de l'augmentation de la mortalité due à la pose de grillages en forêt et de la baisse du succès reproducteur dû aux changements climatiques et à l'augmentation de la prédation (Baines *et al.* 2004, Moss 1994, Moss *et al.* 2000, Moss *et al.* 2001), le statut de l'espèce dans cette région s'est à nouveau dégradé depuis une trentaine d'année. La population écossaise est maintenant réduite à un millier d'oiseaux (Wilkinson *et al.* 2002).

Ces différents éléments montrent que les Tétraonidés ne se caractérisent généralement pas par une dynamique d'expansion mais plutôt par une régression des effectifs allant parfois jusqu'à une rétraction de leur aire de répartition. Ceci explique les nombreux travaux de biologie de la conservation qui leur sont consacrés (Storch 2000 a, Storch 2000 b).
Ainsi, la tendance à l'expansion de l'aire de répartition observée depuis une trentaine d'années chez des populations de Gélinotte des bois se trouvant en limite de leur aire de répartition dans les Alpes du Sud, apparaît particulièrement remarquable. L'étude du fonctionnement d'une population se trouvant dans ce contexte historique, biogéographique et écologique particulier, présente plusieurs intérêts :

- Sous l'angle biogéographique et de l'écologie du paysage.
  Les modifications importantes de l'aire de répartition d'un organisme sont rarement observées directement et les mécanismes biologiques responsables de ces changements d'aire encore plus rarement étudiés et compris. L'expansion de la Gélinotte en cours dans le sud-est de la France, fournit l'occasion unique d'observer ce phénomène in situ, et d'en analyser les caractéristiques aussi bien descriptives (modalités spatio-temporelles de l'expansion) que fonctionnelles (fonctionnement du système population – environnement, en particulier impact de la structure paysagère sur la dynamique d'expansion).

- Sous l'angle de la biologie de la conservation.
  La compréhension du fonctionnement démographique de cette population est susceptible d'apporter des éléments nouveaux sur ce qui est nécessaire à l'implantation d'une population en croissance. Les études précédentes menées en Europe occidentale sur des populations de gélinotte en déclin ne peuvent reconstituer qu'indirectement (par défaut), les conditions favorables au développement d'une population viable (Storch 2000 a).

- Sous l'angle de la biologie des Tétraonidés.
  Cette famille fait l'objet de nombreuses études de biologie et d'écologie depuis des décennies, pour de nombreuses raisons :

  - L'importance économique ou culturelle de l'exploitation cynégétique de certaines espèces : Par exemple, le Lagopède des saules *L. l. scoticus* en Ecosse (Hudson 1992) et en Scandinavie (Smith & Willebrand 1999), la Gélinotte huppée en Amérique du Nord (Small *et al.* 1991), le Grand-Tétras dans les Pyrénées françaises (Ménoni & Novoa 1988) ou le Tétras-Lyre dans les Alpes (Ellison 1979, Ellison *et al.* 1988).

- Les priorités de conservation des espèces en déclin (Storch 2000 b) : Par exemple le Grand-Tétras en Europe centrale (Dändliker *et al.* 1996, Klaus 1994, Scherzinger 1987, Storch 1993, Weiss 1997), les poules de prairies aux Etats-Unis (Bouzat *et al.* 1998, Svedarsky *et al.* 2000), la Gélinotte de Severtsov en Chine (Sun *et al.* 2003).

- Leur intérêt comme modèle biologique dans le domaine de la dynamique de populations : Par exemple, l'étude des phénomènes cycliques, (Andreev 1988, Angelstam 1984, Cattadori & Hudson 2000, Hörnfeldt 1978, Hörnfeldt *et al.* 1986, Hudson 1992, Linden 1989, Lindström *et al.* 1997, Matthiopoulos *et al.* 2000, Matthiopoulos *et al.* 2003, Moss *et al.* 1996, Mougeot *et al.* 2003, Ranta *et al.* 1995, Selas 2000, Watson & Moss 1979, Watson *et al.* 2000), du fonctionnement des populations structurées spatialement (Storch 1997), de l'impact de la prédation (Angelstam 1986, Angelstam *et al.* 1984, Baines *et al.* 2004, D'eon 1997, Hewitt*, et al.* 2001, Kautala *et al.* 2000, Keith & Rusch 1988, Klaus 1985, Linden 1988, Marcström*, et al.* 1988, Thirgood *et al.* 2000, Tornberg 2001, Wegge *et al.* 1990, Widen 1985, Widen *et al.* 1987) ou du parasitisme (Hudson 1992, Hudson & Dobson 1988, Moss *et al.* 1993, Rätti & Alatalo 1997, Watson & Shaw 1991).

Pour répondre à ces différents intérêts, il a été nécessaire de longue date, de mettre en place des méthodes de suivi des populations afin d'évaluer les variations dans le temps et l'espace des effectifs et des paramètres démographiques des populations visées. Ainsi, certaines populations de Tétraonidés font l'objet de programmes de suivi à très large échelle depuis des décennies, qui font référence dans le domaine du monitoring de la faune sauvage. Par exemple, les statistiques cynégétiques couvrant plusieurs décennies en Europe occidentale (Cattadori 1999, Eiberle 1987, Korsch 1985), en Finlande (Linden 1981) ou en Ecosse (Moss 1994), les comptages en battue des Tétraonidés en Finlande qui couvrent l'ensemble du pays (Helle & Lindström 1991, Rajala 1982), et ceux menées pendant 40 ans dans l'Oural (Beshkarev*, et al.* 1995).

Pourtant, parmi les Tétraonidés occupant une vaste aire de répartition, la Gélinotte peut être considérée comme le parent pauvre de tous ces travaux. Les études concernant cette espèce sont ainsi beaucoup moins nombreuses que celles concernant dans le paléartique, le Grand-Tétras, le Tétras-Lyre, les lagopèdes alpin ou des saules ou pour le néartique, l'ensemble des espèces forestières ou de prairies.
Le manque le plus marquant concerne la dynamique des populations qui a été très peu étudiée que ce soit sous l'angle des capacités de dispersion, de l'estimation des paramètres démographiques et de l'influence des différents facteurs biotiques et abiotiques sur la démographie (Storch 2000 c, Swenson 1991 a & b). Ces carences sont d'autant plus regrettables que la gélinotte présente des caractéristiques biologiques (faible dimorphisme sexuel, monogamie et territorialité tout au long de l'année (Bergmann *et al.* 1996, Hjorth 1970)) peu répandues chez les Tétraonidés et susceptibles d'influer sur le fonctionnement des populations.
De plus, malgré différents travaux concernant les méthodes de comptage, l'espèce pose encore des problèmes de dénombrement, notamment les populations d'Europe occidentale implantées à faible densité dans des habitats fermés où les individus sont plus difficiles à observer que dans la forêt boréale.

III - Objectifs des recherches

L'étude de la population de gélinotte occupant le sud-est des Alpes françaises permet d'aborder ces différents domaines d'intérêt.

Les hypothèses suivantes sont posées pour rendre compte du phénomène d'expansion observé : Une évolution favorable des habitats à l'échelle régionale depuis quelques décennies qui a conduit à l'apparition de nouveaux habitats colonisables par la gélinotte.

- La présence de populations locales (populations sources) présentant un bilan démographique positif, nécessaire à la production d'individus en excédent susceptibles de coloniser des habitats vides.
- L'existence de conditions environnementales originales, différentes des conditions régnant au cœur de l'aire de répartition (climat, habitat) mais pourtant favorables à l'implantation de populations sources.
- Une capacité de dispersion importante de la part des individus dispersants alors que l'espèce est réputée pour être extrêmement sédentaire (Swenson 1991 a).

Afin d'aborder ces différentes hypothèses le présent travail est structuré en 5 chapitres auxquels sont associées des questions spécifiques :

- **Chapitre 1** :
  Il aborde au préalable les méthodes de comptage employées pour suivre les populations de gélinotte. Une synthèse critique des méthodes disponibles est réalisée et une nouvelle technique est proposée.
  Question : les méthodes de suivi des populations de gélinotte disponibles sont-elles adaptées au contexte géographique et écologique ? Si non, quel protocole faudrait-il proposer ?

- **Chapitre 2** :
  Il présente l'histoire récente de la colonisation de l'espèce dans les Alpes de Haute Provence, parallèlement aux changements de la végétation qui sont intervenus au cours des deux derniers siècles.
  Questions : Quelle est l'origine des populations actuellement implantées dans les Alpes du Sud ? Peut-on expliquer l'expansion de l'aire de répartition par l'apparition de nouveaux habitats favorables ? Le taux de boisement et l'organisation spatiale des boisements à l'échelle régionale (n X 100 km^2) influencent-ils la dynamique d'expansion (rapidité, direction) ?

- **Chapitre 3** :
  Il décrit le fonctionnement démographique d'une population locale implantée récemment (1950) sous l'angle de la survie des différents compartiments de la population (mâles-

femelles, jeunes-adultes), du sex-ratio, du recrutement et de la dispersion juvénile. L'identification de populations sources nécessaires au mécanisme d'expansion est déduite de la mesure de ces paramètres démographiques.
Question : Existe-il des populations sources à proximité du front de colonisation ? Quelles sont les caractéristiques démographiques de ces populations (densité, sex-ratio, survie, recrutement) ? Quelles sont les capacités de dispersion et de colonisation des individus juvéniles ?

- **Chapitre 4** :
  Il décrit l'habitat occupé à proximité du front de colonisation en cherchant à montrer l'influence des caractéristiques de la végétation à deux niveaux d'organisation biologique :
  - Au niveau de l'individu, en analysant l'occupation de l'espace et la sélection du microhabitat (échelle locale, n x 1 ha).
  Questions : Quels liens existent-ils entre les caractéristiques de l'habitat à l'échelle locale et le comportement spatial des individus au cours des différentes phases du cycle biologique ? Est-il possible d'identifier des éléments de l'habitat jouant un rôle déterminant à un moment donné du cycle annuel ?
  - Au niveau de la population, en reliant le niveau d'abondance aux caractéristiques de la végétation (échelle du secteur, n x 100 ha).
  Questions : Peut-on relier le niveau d'abondance d'une population avec les caractéristiques de la végétation à cette échelle ? Si oui, quels sont les descripteurs de la végétation expliquant les variations d'abondance observées ?

- **Chapitre 5 :**
  Il décrit l'organisation spatiale et le comportement d'exclusion territorial d'une population à forte densité et cherche à montrer l'existence de phénomène de régulation comportementale de la population.
  Questions : La population se trouvant en limite de l'aire de colonisation actuelle des Alpes du Sud se trouve t-elle proche de la capacité d'accueil limite du milieu ? Si oui, quels sont les mécanismes comportementaux en jeu et quelles sont les conséquences possibles sur la dynamique d'expansion ?

La discussion générale récapitule les résultats principaux obtenus dans ces différentes thématiques. Un modèle empirique de fonctionnement démographique des populations de gélinottes le long d'un gradient d'habitat est proposé.

Les connaissances acquises en matière de dynamique de la végétation et de sélection de l'habitat par la Gélinotte des bois, débouchent :

1. Sur des hypothèses concernant l'évolution probable du statut de l'espèce dans les Alpes du Sud.
2. Sur des propositions de mesures de gestion sylvo-pastorale favorables à l'espèce.

A la lumière des lacunes dans les connaissances mises en évidence dans ce travail, un chapitre **Perspectives de recherche** propose plusieurs thèmes de recherche qu'il serait intéressant de développer dans le futur.

Enfin, un certain nombre d'informations sont présentées dans 4 annexes :

- Annexe I : Présentation des techniques de captures et du bilan des gélinottes capturées.
- Annexe II : Résultats du suivi et du statut des prédateurs sur le site d'étude des Monges
- Annexe III : Protocole de description de la végétation et présentation des deux zones d'étude dans les Alpes du Sud et dans le massif jurassien.
- Annexe IV : Présentation des résultats concernant l'occupation de l'espace des gélinottes équipées d'émetteurs.

Chapitre I
Les méthodes de dénombrement des populations de gélinottes. Quelles méthodes, pour quels objectifs ?

I - Introduction

I. 1 – Considérations générales sur l'évaluation des méthodes de comptage

La connaissance de l'abondance d'une population et de ses variations spatio-temporelles constitue un préalable à toute étude de biologie des populations. Dans le cas de la Gélinotte des bois, les domaines concernés par l'évaluation des effectifs, sont principalement :

- La gestion d'une espèce qui peut être selon les endroits, menacée et/ou chassée.
- L'étude de la biologie des populations dans ses aspects démographiques ou de sélection de l'habitat. La taille de la population étant un des paramètres mesurés qui permet de valider les prédictions des modèles démographiques (chapitre III) ou de sélection de l'habitat (chapitre IV).

Le choix final d'une méthode de comptage obéit à un processus complexe qui peut se décliner comme suit (Fig. I-1) :

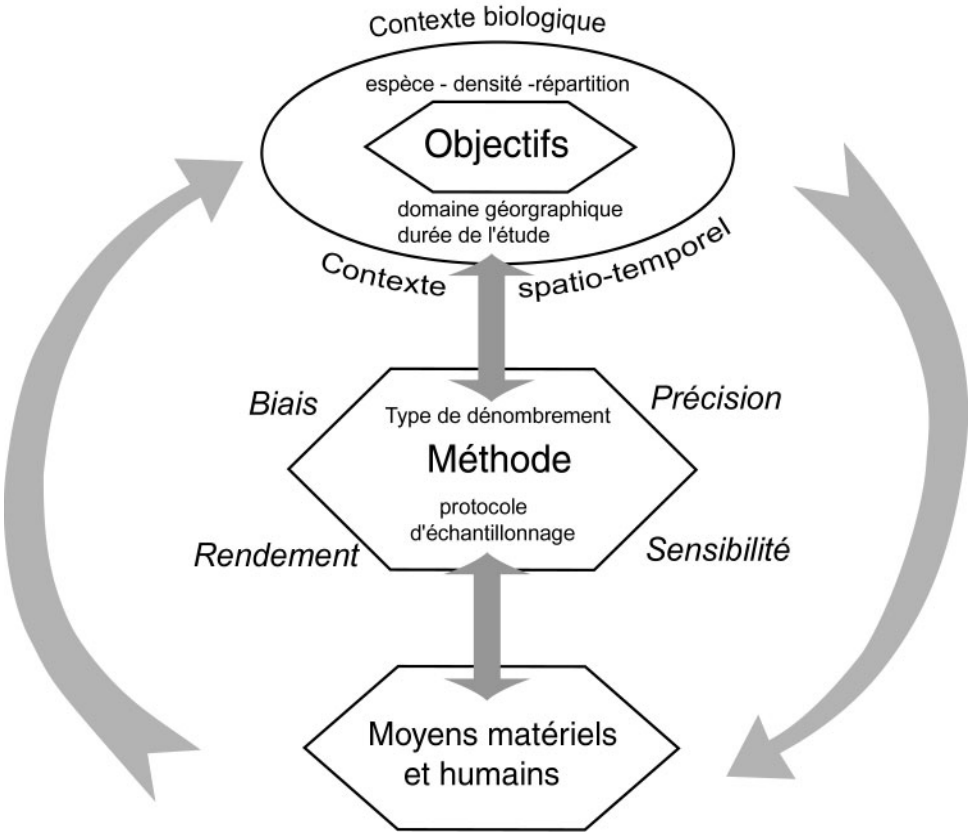


Figure I-1 : Processus de décision dans le choix d'une méthode de comptage.

Trois éléments sont déterminants :

1. Le questionnement et les objectifs qui s'intègrent dans un contexte spécifique (type d'organisme visé, échelle spatio-temporelle de l'étude).
2. Les moyens humains et matériels disponibles.
3. Les méthodes de dénombrement possibles, chacune caractérisée par un rendement, une précision, l'importance des biais, la sensibilité (capacité à détecter des variations d'abondance).

Le choix final d'une méthode sera donc toujours un compromis entre les données qu'il serait idéal d'obtenir au vu des objectifs visés et les contraintes inhérentes aux populations étudiées et aux moyens matériels disponibles. Ainsi la qualité d'une méthode ne se mesure pas dans l'absolu mais relativement aux objectifs à atteindre. Dès lors, une bonne méthode est celle qui avec un minimum d'investissement matériel et humain permet d'atteindre les objectifs.

Les deux critères principaux de qualité sont :

- L'efficacité. Elle peut être mesurée par le rapport précision / coût. Une bonne méthode est celle qui, pour un moindre coût (en particulier le temps nécessaire à l'obtention des données), donne une information suffisamment précise pour répondre à une problématique donnée.
- La fiabilité. Une méthode fiable est celle qui permet d'obtenir des résultats non biaisés. A savoir, dans le cas d'études de densité absolue, un effectif réel proche de la réalité ou, dans le cas de densité relative, un indice d'abondance proportionnel (ou tout au moins qui suit une relation connue), à la taille de la population réelle, quelles que soient les densités, le type d'habitat ou la région d'étude (Rotella & Ratti 1986).

Par ailleurs, les données d'effectifs peuvent être classées en deux types :

- absolu quand la méthode utilisée permet de connaître la taille réelle d'une population sur une surface donnée.
- relatif quand on mesure un indice d'abondance. Deux types de méthodes relatives peuvent être reconnus selon que l'unité d'échantillonnage est un individu (échantillonnage par transects (Burnham *et al.* 1980) ou par points (Buckland 1987, Roeder *et al.* 1987)) ou un indice indirect de présence (terriers, traces, fèces et autres signes d'activités (Kohn & Wayne 1997, Putman 1984, Wilson & Delahay 2001))

Il existe actuellement quatre techniques régulièrement utilisées pour évaluer les populations de gélinottes :

- La méthode des plans-quadrillés, dite des "quadrats"(Enemar 1959, Kendeigh 1944). Le protocole de cette méthode, fixant un certain nombre de règles de prospection et d'interprétation des cartes, a été standardisé par l'International-Bird-Census-Committee (1969).
- La méthode du rappel (Swenson 1991 c). Le principe de la méthode du rappel consiste à augmenter la probabilité de détection des mâles en déclenchant une réponse par l'imitation de leur chant à l'aide d'un sifflet spécial (appeau) ou à l'aide d'un enregistrement. Les dénombrements peuvent être réalisés au printemps (fin mars à début mai) ou à l'automne

(septembre-octobre), périodes qui correspondent à un regain d'activité sonore. Sur ce principe, de nombreuses variantes ont été proposées par différents auteurs (Desbrosses 1987, Desbrosses 1997, Huboux *et al.* 1994, ONC 1990, Swenson 1991c)

- La méthode de la battue en ligne (Rajala 1966). Cette technique a été mise en place de longue date en Finlande ou en Russie sous la forme de transects rectilignes, composés de 3 personnes espacées de 30 m, le long desquels sont dénombrés les gélinottes (ou d'autres espèces de tétraonidés) ("3 men-chain ou route census" (Rajala 1966)). Par la suite, les transects rectilignes ont été remplacés par 3 transects formant un triangle de 4 km de côté (Helle & Lindström 1991).

La première est classiquement considérée comme une méthode absolue. Les deux suivantes peuvent, selon les protocoles mis en place, être utilisées sous forme relative ou absolue.

Dans le cas de la gélinotte, l'optimisation des deux critères de qualité et le dénombrement direct de la population (estimation absolue), posent de nombreux problèmes liés aux caractéristiques comportementales et démographiques de l'espèce :

- Dans la majeure partie de son aire de répartition, elle habite des habitats forestiers denses où la vue porte peu.
- Elle est extrêmement discrète, non seulement dans ses comportements habituels (faible mobilité, chant rarement émis et de faible porté) ou en réaction vis à vis de l'homme (comportement d'évitement à l'approche d'un intrus) (Bergmann *et al.* 1996).
- Ses densités, en Europe de l'Ouest sont souvent faibles (au mieux quelques couples aux 100 ha), ce qui implique de travailler sur des surfaces de plusieurs centaines d'ha pour avoir une population de taille significative.

Ainsi, dans la plupart des cas[2], il sera matériellement et techniquement impossible de mettre en place une méthode de dénombrement absolue non biaisée sur des superficies suffisantes pour être représentative d'une population locale. Il sera donc rarement possible de disposer avec les techniques classiques des quadrats [1]d'une méthode de référence permettant d'évaluer la fiabilité des méthodes relatives [3] (Eberhardt & Simmons 1987).

I. 2 – Objectifs

Les objectifs suivis dans ce travail sont les suivants :

- Au niveau local (n x 1 km^2).

[2] Voir cependant, (Bernard-Laurent & Magnani 1994, Dronneau 1982, Mulhauser & Santiago 2003, Pakkala *et al.* 1983, Wiesner *et al.* 1977, Zbinden 1979) pour des exemples de dénombrements absolus par la méthode des quadrats.

[3] Des techniques plus récentes, faisant appel à la reconnaissance génétique individuelle, sont maintenant envisageables. Ces possibilités nouvelles seront abordées dans les perspectives de recherche.

Nous chercherons à évaluer l'intérêt des deux méthodes du rappel et de la battue pour :

1° Estimer le niveau d'abondance d'une population de gélinottes à l'échelle d'un massif forestier (quelques centaines d'ha).

2° Comparer ces niveaux d'abondance entre différents massifs.

3° Suivre et tester les tendances des effectifs au cours du temps à l'intérieur d'un même massif.

La méthode du "quadrat" ne sera pas évaluée directement car la méthodologie utilisée pour mesurer la taille de la population d'un des sites d'étude, s'éloigne trop des protocoles standards pour être extrapolable. Cependant, nous la citons car nous serons amenés à utiliser les résultats obtenus par cette méthode pour les comparer aux résultats obtenus par la méthode de la battue.

Nous poserons la question de l'adaptation des ces différentes techniques aux conditions de milieux et aux niveaux d'abondance généralement rencontrés en Europe de l'Ouest.

Nous serons amenés à proposer une nouvelle technique indiciaire basée sur la recherche des fèces au printemps : méthode des carrés-échantillons ou méthode des Indices de Présence sur Placettes Circulaires, dite "IPPC"

- Au niveau régional (n x 100 km^2).
  Nous proposerons une méthode de dénombrement et un plan d'échantillonnage, pour estimer des tendances régionales ou pour réaliser un atlas de répartition intégrant les niveaux d'abondance par unités naturelles ou mailles.

L'intérêt de chaque technique sera évalué par :

- Une estimation des coûts temporels et des problèmes techniques de mise en œuvre.
- Une estimation du degré de précision de l'indice d'abondance et de certains des facteurs susceptibles de le faire varier. La précision se définie comme l'ampleur de la variation de l'indice d'abondance appliqué à une population fixe donnée (erreur d'échantillonnage au sens statistique) (Bibby *et al.* 1992).
- Une estimation des biais. Dans ce cas, nous exposerons les techniques qu'il est possible de mettre en œuvre pour minimiser l'importance des biais ou pour les stabiliser dans les différentes conditions d'application de la méthode. Enfin, quand c'est possible nous chercherons à quantifier l'importance du biais.
  Il faut noter que selon l'objectif poursuivi la définition du biais change. Dans le cas d'une estimation de la densité absolue, le biais est l'écart entre les effectifs réels et ceux estimés, indépendamment des fluctuations d'échantillonnage. Dans le cas des estimations relatives, le biais est l'écart entre les variations réelles d'abondance (entre sites une même année ou entre années sur un même site) et les variations observées.

II - Matériels et méthodes

II. 1 - Descriptif des sites de suivi

Deux régions d'étude ont fait l'objet de travaux de dénombrement, le Massif jurassien français où deux sites d'étude sont implantés et les Alpes de Haute Provence où 3 massifs ont fait l'objet d'au moins un protocole de suivi (voir annexe III). Les caractéristiques concernant la végétation, le statut local de la gélinotte et les protocoles appliqués sur ces 5 sites de suivi sont détaillés dans le tableau suivant.

Tableau I-1 : Caractéristiques des sites de suivi et des méthodes de comptage utilisées pour dénombrer les gélinottes.

		Description	Statut de la gélinotte	Type de suivi
Massif Jurassien	Massif du Risol (25)	Mosaïque de hêtraie-sapinière-pessière traitée en futaie jardinée et pré-bois pâturés. Superficie : 700 ha Altitude: 1200 – 1400 m	Uniformément répartie Abondance moyenne Densité ≈ 5c./100 ha	- Carrés-échantillons en 2000 et 2003 - Points-échantillons "IPPC" en 2003 - Battue depuis 1995
	Massif de Mignovillard (39)	Hêtraie-sapinière-pessière traitée en futaie jardinée avec enclaves de pré-bois pâturés. Superficie : 500 ha Altitude: 1000 – 1100 m	Localisée, Abondance faible Densité <5 c./100 ha	Carrés-échantillons de 1999 à 2001 Points-échantillons "IPPC" en 2002-2003 - Battue en 1996
Alpes de Haute Provence	Massif de Fissac (04)	Pinède-pessière et sapinière irrégulière, pâturage extensif de bovins en fin d'été. Forêt communale traitée en futaie jardinée, forêt privée inexploitée depuis 30-40 ans Superficie 300 ha Altitude: 1350 – 1700 m	Uniformément répartie Abondante Densité >5 c./100 ha	- Carrés-échantillons depuis 1999 - Points-échantillons "IPPC" en 2001 et 2003 - Battue depuis 1999 - Rappel depuis 1999 - Quadrats
	Massif de Sansenu (04)	Peuplement mixte de résineux (épicéa, sapin, pin sylvestre) et feuillus (hêtre, bouleau, saule …). Forêt privée peu exploitée récemment (coupes de bois de chauffage) mise à part un domaine de 40 ha fortement exploité en 1999. Superficie : 150 ha. Altitude : 1150 – 1400 m	Uniformément répartie Abondante Densité >5 c./100 ha	- Carrés-échantillons depuis 1999 - Rappel depuis 1999 - Quadrats
	Massif de la Pinée (04)	Hêtraie et hêtraie–sapinière. Forêt communale traitée en futaie jardinée Superficie : 200 ha Altitude : 1100 – 1700 m	Localisée Abondance moyenne à faible Densité <5 c./100 ha	- Carrés-échantillons depuis 1999

II. 2 - Mise en œuvre des dénombrements.

II. 2.a - Méthode des quadrats

Le protocole standardisé de la méthode (International-Bird-Census-Committee 1969) n'a pas été suivi dans ce travail.
L'estimation de la densité a fait appel d'une part, à la cartographie cumulée des observations printanières (mars-avril) de gélinottes non équipées entre 1999 et 2003 et, d'autre part, aux positions de gélinottes équipées d'émetteurs pendant la même période.

II. 2.b - Méthode du rappel

Nous avons utilisé le protocole standardisé mis au point en France par l'ONCFS [4] qui consiste en 6 rappels espacés de 30 secondes, soit environ 3 minutes par poste espacés de 100 à 150 m. Compte tenu des difficultés de déplacement dans ces habitats, les postes de rappel ont été disposés le long de parcours utilisant les chemins plutôt que régulièrement répartis dans les massifs concernés. Ainsi, les résultats ne peuvent être rapportés à une surface et ne sont donc pas convertibles en densités.
L'indice d'abondance calculé est le nombre de contacts de coqs pour 1000 rappels. 5 parcours ont été réalisés, 2 dans le massif de Sansenu et 3 dans le massif de Fissac-Peyronnière entre 1999 et 2003 à raison de 3 à 5 répétitions par année pour chacun des 5 parcours (voir annexe III pour la localisation des massifs suivis).

II. 2.c – Méthode de la battue

En France, la faible superficie relative des habitats favorables a conduit à préférer, à la place des protocoles standards, des battues en plein où la totalité d'un massif forestier de quelques centaines d'ha est parcourue à l'aide d'une dizaine de personnes espacées de 10-20 m. Ce protocole est mis en place depuis 1976 dans la forêt du Risoux (Jura) (Desbrosses 1996, Leclercq 1988).

Dans ce travail, c'est ce dernier dispositif qui a été choisi soit une battue de 8 à 12 personnes couvrant l'ensemble de la surface de la zone de comptage à la fin juillet. Les résultats sont donc exprimés en nombre d'oiseaux adultes levés aux 100 ha. La différentiation des jeunes et des adultes lors des battues, permet de calculer un indice de reproduction (âge ratio).
Dans les Alpes de Haute Provence, les battues n'ont été conduites que dans le massif de Fissac sur 145 ha (commune de Seyne-les-Alpes et Auzet). Dans le Massif jurassien, le massif du Risol (Doubs) a été compté en battue sur une superficie de 600 à 800 ha selon les années. Le massif de Mignovillard (Jura) n'a été compté qu'en 1996 sur 250 ha.

[4] Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage

II. 2.d – Méthodes des carrés-échantillons et points-échantillons

Le protocole de recherche des fèces a fait l'objet de mises au point successives avec changement des superficies de l'unité d'échantillonnage. Deux protocoles ont ainsi été appliqués : les carrés-échantillons et les points-échantillons.

Méthode des carrés-échantillons

Elle consiste à rechercher les indices de présence de gélinottes (essentiellement fèces mais les éventuelles traces ou contacts directs sont aussi pris en compte) à l'intérieur de carrés de 1 ha régulièrement répartis dans un massif à raison d'1 carré aux 10 ha. Les carrés sont balisés sur le terrain et prospectés chaque année au printemps (avril), normalement après la fonte de la neige et avant la pousse de l'herbe. L'observateur prospecte cette surface le plus régulièrement possible en passant approximativement tous les 4-5 mètres. L'indice d'abondance est égal au nombre de carrés avec présence de gélinotte (soit au moins une fiente ou un autre indice de présence trouvée dans le carré) rapporté à la totalité des carrés prospectés.

Le choix d'une surface de prospection aussi importante a été influencé par l'idée qu'il fallait augmenter les chances de détecter un animal si le carré tombait dans l'enveloppe d'un domaine vital existant. Une densité d'1 carré aux 10 ha a été ensuite définie au vue des données de densité maximales citées dans la littérature qui sont de l'ordre de 10 couples aux 100 ha. Comme les densités généralement rencontrées en Europe occidentale sont largement inférieures à ce maximum, il nous a semblé, alors, qu'il y avait peu de chance de rencontrer des problèmes de saturation de l'indice d'abondance. Finalement, l'idée sous-jacente était que ce protocole pouvait permettre de détecter tous les territoires occupés, chaque carré correspondant approximativement à un couple (ou à un mâle solitaire).

Ce protocole a évolué au cours du temps. Jusqu'en 1999, tous les indices étaient retenus comme preuve de la présence, notamment toutes les crottes, quelque soit leur âge (crottes d'hiver ou de printemps) : méthode dite des "carrés". Par la suite, une séparation a été réalisée entre les crottes hivernales et printanières d'après leur aspect afin de calculer un deuxième indice d'abondance : méthode dite des "carrébis" où seules les preuves de présence printanière (fientes de moins d'un mois ou autres contacts directs) sont prises en compte dans le calcul.

Nous avons appliqué la méthode des carrés-échantillons dans le site d'étude des Monges dans les Alpes de Haute-Provence à partir de 1999, sur 3 massifs : Sansenu, Fissac-Peyronnière et Pinée (voir annexe III pour la localisation des massifs). 34 carrés-échantillons ont été marqués en 1999 puis 21 carrés supplémentaires en 2000 soit 55 carrés-échantillons visités ensuite tous les printemps jusqu'en 2003.
Dans le Massif jurassien, 105 carrés-échantillons ont été implantés en forêt de Mignovillard (39) en 1995 (Montadert & Longchamp 1996). Cependant, pour des raisons de disponibilité de temps, seulement une quarantaine de carrés a pu être parcourue tous les ans entre 1998 et 2001. Nous ne retiendrons donc que ceux-ci pour les comparaisons inter-annuelles.
Enfin, 45 carrés-échantillons ont été implantés et prospectés en 2000 puis en 2003 dans le massif du Risol (25).

Méthode des points-échantillons, dite Indice de Présence sur Placettes Circulaires "IPPC"

Ce protocole dérive des carrés-échantillons. Son principe est identique, à savoir la recherche au printemps des indices de présence et principalement des fèces. La différence principale réside dans la taille de l'unité d'échantillonnage. La recherche s'effectue maintenant à l'intérieur d'un cercle d'un rayon maximal de 20 m. Les fientes sont séparées en 3 classes d'âge d'après leur aspect : fientes fraîches de moins d'une semaine, récentes de moins d'un mois et vieilles de plus d'un mois (fientes de l'hiver).

La prospection est réalisée du centre vers l'extérieur en tournant autour du centre de la placette. Ceci permet de calculer la distance (au mètre près) entre le premier indice frais ou récent et le centre du cercle, afin de calculer des indices d'abondance pour des surfaces croissantes du cercle (IPPC partiel).

La densité des placettes n'est pas obligatoirement fixée. Elle est au maximum de 1 placette/ha. Les placettes sont placées aux nœuds d'une grille régulière, positionnée au hasard sur le site d'étude. Elles ne sont plus matérialisées sur le terrain mais leurs coordonnées sont chargées dans un GPS ce qui permet à l'observateur d'aller à leur emplacement approximatif (précision de 10 à 20 m en général). Le choix d'un échantillonnage régulier plutôt que vraiment aléatoire s'est imposé pour des raisons de facilité de mise en œuvre sur le terrain et parce qu'il semble important que l'ensemble de la zone d'étude soit couvert. L'indice d'abondance retenu est égal à la fréquence de placettes de 20 m de rayon avec présence d'au moins un fèces de moins d'un mois, sur l'ensemble des placettes prospectées.

A fin d'analyse, des IPPC partiels ont été calculés pour quatre différentes superficies de placettes : 79 m^2 (5 m de rayon), 314 m^2 (r=10 m), 707 m^2 (r=15 m) et 1257 m^2 (r=20 m).

II. 3 - Les tests réalisés

II. 3.a – Influence des facteurs : heure, période, parcours et année sur la méthode du rappel

Des analyses de variance (anova) ont été réalisées sur le tableau complet de données de rappel pour tester l'influence des variables : années, parcours, période de la saison et heure ainsi que les interactions, sur l'indice rappel.

La variable dépendante a été le nombre de contacts bruts de gélinotte obtenus lors des comptages au rappel. Les variables indépendantes ont été : nombre total de postes de rappel, heure du parcours, période de l'année (séparée en 6 périodes de 10 jours: dernière décade de mars à deuxième décade de mai), année (1999 à 2003) et identifiant du parcours (de 1 à 5). Compte tenu de la nature de la variable dépendante, le modèle utilisé est un modèle linéaire généralisé de Poisson.

II. 3.b - Evaluation de l'efficacité (rapport précision/coût) et de la sensibilité des méthodes.

Les coûts ont été évalués par la mesure du temps des différentes étapes nécessaires à la réalisation d'un dénombrement sur une surface donnée.

La précision des méthodes et donc leur capacité à détecter des différences (sensibilité), a été évaluée de différentes façons :

- Estimation directe de la précision. La précision a été estimée directement par le calcul du coefficient de variation de l'indice grâce à la répétition du protocole la même année sur un même site. Les méthodes du rappel et de l'IPPC ont été évaluées de cette façon.
  Méthode du rappel. Les comptages ont été répétés de 3 à 5 fois sur chacun des 5 parcours et le coefficient de variation a été calculé pour chaque parcours, chaque année.
  De plus, nous avons aussi réalisé un test de rendement du rappel en évaluant le taux de réponse des mâles équipés d'émetteurs lors du rappel. Le protocole du test consistait à s'approcher, sans le déranger, d'un mâle équipé, à une distance de 30 à 50 m puis à émettre une série de 12 strophes du chant à l'aide de l'appeau pendant 6 minutes puis d'attendre en silence 4 minutes supplémentaires. Le temps de réaction éventuel de l'individu et le type de comportement était relevé (réponse au chant, saut battu, déplacement).
  Méthode IPPC. Nous avons mesuré l'influence du nombre et de la superficie des placettes (rayon de 5, 10, 15 et 20 mètres) sur la précision de la méthode en calculant le coefficient de variation de l'IPPC sur 1000 tirages aléatoires de trois fractions de l'échantillon de 192 placettes réalisées sur le site de Fissac-Peyronnière en 2004 (soit 20, 50 et 100 placettes parmi les 192).

- Estimation indirecte de la précision par simulation.
  Comptage en battue : Nous avons estimé le coefficient de variation et l'intervalle de confiance de l'indice battue en construisant un modèle probabiliste basé sur la répartition binomiale du nombre d'individus contactés lors des battues. Pour ce faire, nous avons évalué la probabilité de contacter un individu lors de la battue, en mesurant le pourcentage de gélinottes équipées d'émetteurs, présentes sur le site et réellement détectées lors du comptage. Un observateur muni du récepteur se tenait à proximité de l'oiseau équipé avant l'arrivé de la battue et notait son comportement (déplacement ou non) et s'il était détecté ou non. Nous avons simulé la distribution des résultats des comptages pour différentes densités réelles (= nombre d'individus potentiellement "contactables") et de probabilité d'être détecté.
  Méthode IPPC : Nous avons construit une simulation visant à étudier le comportement de l'IPPC en fonction de variations virtuelles de la densité.
  Pour ce faire, nous avons :
  a) Modélisé la distribution spatiale théorique des fèces produites par une population de gélinotte pendant 1 mois sur le site de Fissac-Peyronnière. Nous avons utilisé les connaissances disponibles sur le taux de défécation, le rythme d'activité (M. Montadert, *unpub. data*), la taille des domaines vitaux (annexe V) et la densité à Fissac (méthode du quadrat , chap. II. 2.a) pour paramètrer le modèle. Nous avons considéré, en première approximation, que la population de Fissac-Peyronnière était constituée uniquement de couples cantonnés (pas d'individus solitaires erratiques) et que chaque couple émettait

pendant une période de 1 mois avant le comptage X fèces distribués aléatoirement selon une loi binormale centrée sur les centres de gravités des domaines vitaux identifiés (Fig. I.2) et d'écart-type égal à 100 m.

b) Contrôlé le résultat de l'IPPC des 192 relevés de Fissac-Peyronnière pour 500 simulations de distributions de fèces, afin de vérifier la cohérence des résultats de la simulation avec les résultats obtenus. Le programme calcule pour chaque relevé IPPC la distance du centre du relevé à la première fiente, ce qui permet de calculer le résultat pour chaque classe de superficie de placette.

c) Simulé le comportement de l'IPPC dans une forêt virtuelle de 400 ha dans laquelle étaient implantées 100 placettes régulièrement espacées (1 placette tous les 200 m). Dans cette espace virtuel, nous avons simulé la distribution des fèces le long d'un gradient de densité de 1 couple à 13 couples/100 ha. La distribution spatiale des couples était déterminée aléatoirement avec une contrainte de proximité (pas moins de 200 m entre le centre de chaque territoires en accord avec les observations de terrain, voir annexe V). Pour chaque niveau de densité, le programme effectuait 500 redistributions aléatoires des territoires et des fientes et, à chaque fois, calculait l'IPPC.

d) Finalement nous avons réalisé une analyse de puissance (Gibbs & Melvin 1997), basée sur la mesure de la capacité de la méthode IPPC à détecter un taux donné de déclin annuel. A partir d'une densité virtuelle de 5, 4 et 3 couples/100 ha, nous avons calculé la probabilité que l'IPPC détecte, sur deux périodes d'étude de 6 et 10 ans, un taux de déclin constant annuel de 5, 10, 15, 20, 25 et 30%. Pour une période d'étude et un taux de déclin donné, le programme réalisait 500 séries de comptage avec à chaque fois une redistribution aléatoire des territoires, le calcul et le test de la pente de la droite de régression. La puissance était égale au pourcentage des 500 séries de comptages dont la pente était significativement différente de 0.

L'ensemble de la programmation a été réalisé en langage R (R-Development-Core-Team 2004).

II. 3.c - Evaluation de la fiabilité (biais)

Méthode du rappel

Nous n'avons pas pu comparer les résultats du rappel avec une abondance connue du fait des incertitudes sur la population réelle échantillonnée lors des transects au rappel au moment des comptages.

Les biais liés à la mise en oeuvre de la méthode comme la période du rappel (voir chapitre III. 1.c) sont facilement contrôlables. Les biais observateurs n'ont pas été testés

Méthode de la battue

Nous avons évalué les biais de la méthode de la battue (sous-estimation) en comparant les résultats obtenus sur le massif de Fissac avec l'estimation de la densité absolue fournie par la méthode des quadrats. De plus, nous avons pu vérifier la cohérence de résultats entre le calcul de ce biais et la probabilité de détection lors de la battue des individus équipés d'émetteurs.

Méthode IPPC.

Une seule source possible de biais a été estimée, l'effet des variations de densité sur l'indice.

Ceci a été réalisé qualitativement au vu de l'aspect des courbes obtenues par simulation montrant les relations entre la densité et la valeur de l'IPPC.
D'autres sources possibles de biais comme la qualité des observateurs, l'influence du type de distribution spatiale des territoires (agrégative ou uniforme) ou des variations de la taille des territoires, n'ont pas été testées.

II. 4 - Cohérence entre les différentes méthodes de comptage

Afin de contourner le problème posé par l'absence de données de densité absolue pouvant servir de référence sur la plupart des sites suivis en dehors de Fissac, nous avons étudié le comportement de plusieurs indices d'abondance mesurés indépendamment sur une même population au cours du temps ou entre populations différentes. La démonstration que plusieurs indices d'abondance se comportent de la même manière au cours du temps ou entre des sites différents confirme indirectement la valeur des différents indices utilisés.
Quatre méthodes de comptage : carré, carrébis, IPPC et battue, sur trois sites d'études (Fissac, Risol et Mignovillard), ont été analysées. La méthode du rappel n'a pas été jointe à cette analyse car seul le site de Fissac a été compté par cette technique. Le coefficient de corrélation de rang de Spearman a été utilisé pour tester les corrélations entre chaque combinaison de couple de méthodes.

III - Résultats

III. 1 - Résultats bruts des comptages

III. 1.a - Méthode des quadrats, cartographie des domaines vitaux

La figure I-2 illustre la distribution spatiale des différents domaines vitaux sur le massif de Fissac-Peyronnière. La densité estimée est de 7-8 couples aux 100 ha sur une superficie étudiée de 315 ha.

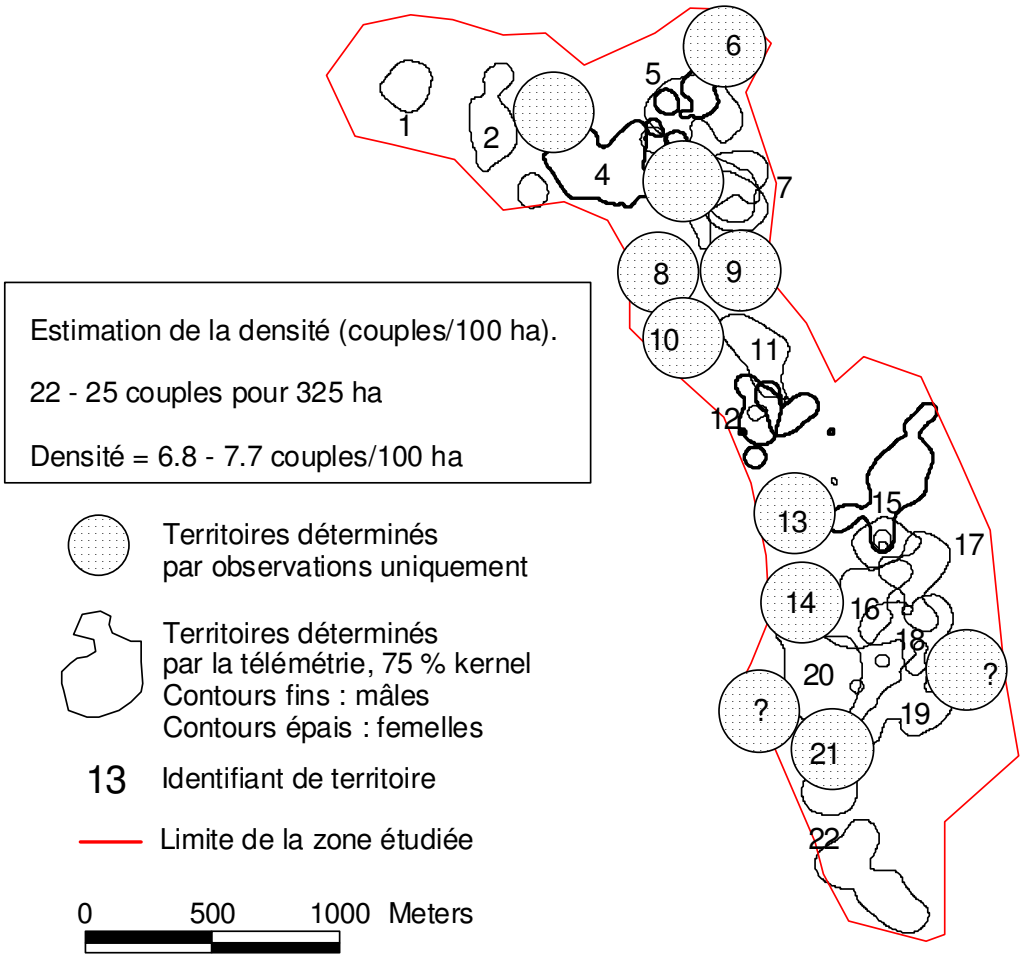


Figure I-2 : Distribution spatiale des domaines vitaux des gélinottes dans le massif de Fissac-Peyronnière. Synthèse des observations entre 1998 et 2002. Les cercles identifient la position approximative de couples régulièrement cantonnés et observés pendant la période d'étude mais qui n'ont pas pu être capturés (voir aussi annexe I, pour les méthodes de capture, le protocole de suivi télémétrique et pour le bilan des oiseaux capturés). Les territoires au contour irrégulier représentent les contours (75% kernel, voir annexe IV) des domaines vitaux printaniers des gélinottes équipées entre 1998 et 2002. En fait, seule une partie des domaines vitaux d'oiseaux équipés est représentée pour la lisibilité du graphique. Certains emplacements ayant vu plusieurs gélinottes équipées se succéder au cours de la période d'étude.

III. 1.b - Comptage en battue

Les résultats sont exposés dans le tableau I-2

Tableau I-2 : Résultats des comptages en battue (nb. d'adultes aux 100 ha) de Gélinotte des bois dans les massifs de Fissac (04), Risol (25) et Mignovillard (39).

	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	Moyenne
Fissac (04)	-	-	-	-	6,9	4,1	6,9	8,3	6,9	**6,6**
Risol (25)	1,5	4,1	4,2	2,4	3,6	2,8	2,5	3,6	5,3	**3,3**
Mignovillard (39)	-	0,12	-	-	-	-	-	-	-	**0,12**

Les densités apparaissent plus élevées à Fissac (6,6 ad./ 100 ha, 1999-2003) qu'au Risol (3,3 ad./100 ha, 1995-2003) et qu'à Mignovillard (0,12 ad./100 ha, 1996).

III. 1.c - Comptage au rappel

Un total de 2766 postes de rappel de 3 minutes répartis le long de 5 parcours (Sansenu 1 & 2, Fissac 3, 4 & 5) comprenant chacun de 20 à 37 postes de rappel, ont été réalisés pendant 5 printemps successifs de 1999 à 2003. Les résultats bruts sont présentés dans le tableau I-3.

Tableau I-3 : Résultats des comptages au rappel sur les massifs de Sansenu et Fissac de 1999 à 2003 : Nombre de contacts moyens de coqs pour 100 postes de rappel "IR", nombre maximum de contacts de coqs pour 100 postes de rappel la même année "(IRmax)" et coefficient de variation "CV" des comptages annuels.

	1999		2000		2001		2002		2003	
	IR (IRmax)	CV	IR (IRmax)	CV	IR (IRmax)	CV	IR (IRmax)	CV	IR (IRmax)	CV
Sansenu 1	7,4 (10,8)	46%	2,7 (5,4)	82%	2,1 (5,6)	128%	3,8 (8,1)	81%	4,5 (8,1)	92%
Sansenu 2	5,9 (13,8)	118%	0 (0)	-	3,8 (5,0)	67%	1,0 (5,0)	224%	1,5 (4,5)	173%
Fissac 3	1,9 (7,7)	245%	7,6 (13,0)	55%	1,3 (5,0)	200%	6,1 (8,7)	64%	5,8 (8,7)	87%
Fissac 4	4,0 (4,8)	58%	3,7 (7,4)	82%	9,6 (11,5)	23%	0,7 (3,7)	224%	3,7 (7,4)	100%
Fissac 5	0 (0)	-	1,7 (3,3)	115%	4,3 (6,9)	77%	2,7 (6,7)	105%	2,2 (3,3)	87%

Les comptages au rappel montrent une grande variabilité une même année et sur un même parcours (Tab. I-3, Fig. I-3).

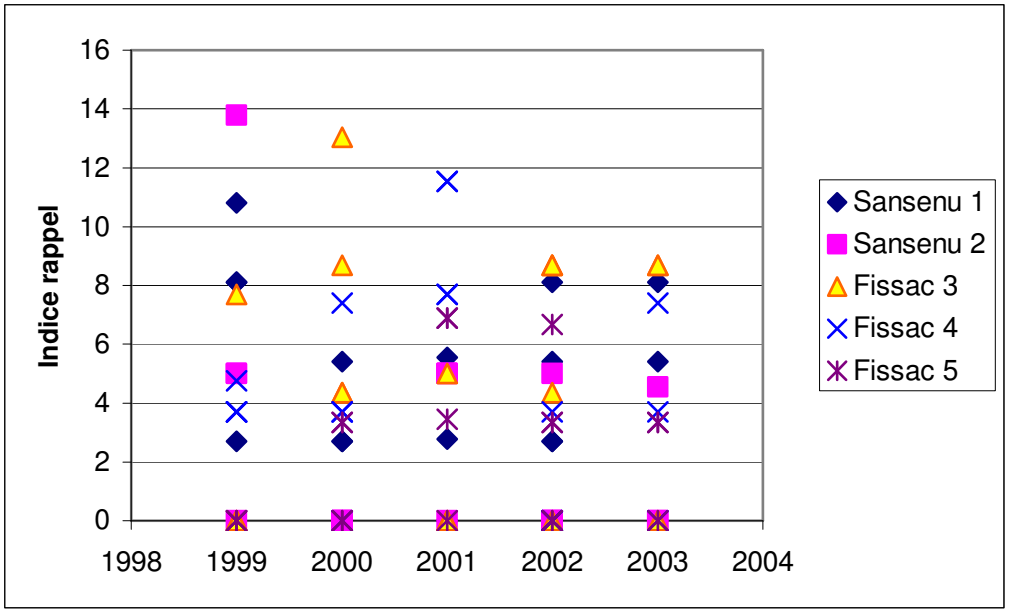


Figure I-3 : Variation des indices d'abondance au rappel sur les 5 parcours de Sansenu et Fissac de 1999 à 2003.

La nature des contacts obtenus lors des parcours au rappel a été classée en :

- Réponse à l'appeau. Ceci concerne un contact de gélinotte réagissant au rappel, soit par une émission sonore (chant ou battement d'ailes), soit par une approche rapide de l'observateur.
- Chant spontané. Ceci comprend les contacts obtenus par l'audition d'un chant avant que l'observateur ait émis la première strophe de rappel.
- Oiseau levé. Ceci concerne les gélinottes levées lors d'un déplacement entre deux points sans que l'on puisse être certain que l'oiseau ait été préalablement attiré par l'appeau.

Les réponses véritables (réaction à l'appeau) ont représenté 45 % des contacts obtenus, les individus levés 41 % et les chants spontanés 13 %. La proportion relative de ces différents contacts était variable d'une année sur l'autre, avec par exemple une forte représentation des oiseaux levés en 2001 par rapport aux autres années (Fig. I-4).

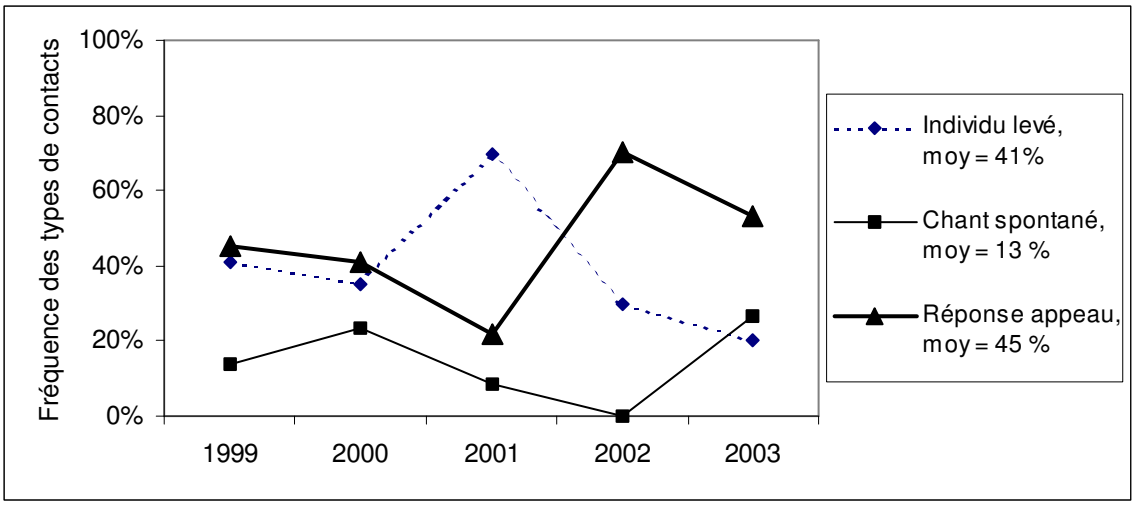


Figure I-4 : Variation du type de contacts de gélinotte obtenus lors des parcours au rappel entre 1999 et 2003.

L'indice rappel n'a pas été influencé par le type de parcours (P = 0.86), par l'heure (P = 0.75), ni par l'année (P = 0,70). Il n'y a donc pas de tendance de l'indice au cours de la période de suivi. Si l'on ne retient que les valeurs maximales de l'indice de chaque parcours la même année, qui sont habituellement retenues dans l'expression finale des résultats de comptage au rappel, cette absence de tendance est aussi observée (test de la pente, F = 1,79, P = 0,27) (Fig. I-5).

On constate un effet de la période de la saison (P = 0.04). Les comptages du début (fin mars) et de fin (2ème décade de mai) sont défavorables à l'obtention de contacts lors des parcours au rappel (Fig. I-6).

Les interactions de 2ème ordre entre variables, ne sont pas significatives.

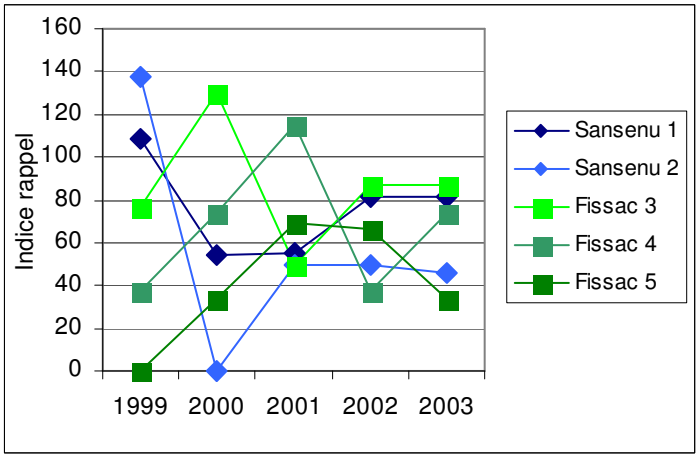


Figure I-5 : Variation de l'indice rappel maximum de 1999 à 2003 pour 5 parcours des Alpes du Sud.

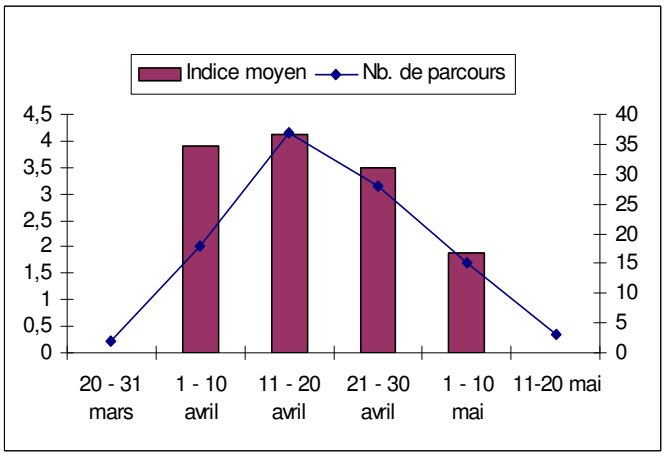


Figure I-6 : Variation de l'indice moyen au rappel en fonction de la période du printemps (moyenne des 5 parcours sur les 5 années de comptages).

III. 1.d - Comptage par carrés-échantillons

Les résultats obtenus à partir de la prise en compte de tous les indices de présence (voir description du protocole "carré") sont synthétisés dans les tableaux I-4 & I-5.

Tableau I-4 : Résultats des prospections des carrés-échantillons dans les 3 massifs des Alpes de Haute-Provence de 1999 à 2003 (indice d'abondance "carré").

		1999	2000	2001	2002	2003	Moyenne
Sansenu	(n = 12)	0,83	0,83	0,83	0,75	0,83	*0,82*
Fissac	(n = 25)	*0,90 **	0,60	0,76	0,80	0,88	*0,76*
Pinée	(n = 18)	*0,25 ***	0,33	0,33	0,33	0,22	*0,31*
Sansenu+Fissac	(n = 37)	*0,86 ****	0,68	0,78	0,78	0,86	***0,78***
Total 3 sites	(n = 55)	*0,65 *****	0,56	0,64	0,64	0,65	***0,62***

* seulement 10 carrés en 1999, ** 12 carrés en 1999, *** 24 carrés en 1999, **** 34 carrés en 1999

Tableau I-5 : Résultats des prospections des carrés-échantillons dans 2 forêts du Massif jurassien de 1995 à 2003 (indice d'abondance "carré").

		1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	Moyenne
Mignovillard	n	41	41	41	37	41	40	39	-	-	
	indice carré	0,20	0,29	0,34	0,24	0,49	0,23	0,28	-	-	***0,30***
Risol (n = 45)	indice carré	-	-	-	-	-	0,71	-	-	0,67	***0,69***

La séparation des indices de présence en indices récents ou frais (printemps) et vieux (hiver) a permis de recalculer un autre indice d'abondance (indice carrébis) en ne prenant en compte que les indices de présence printaniers à partir de 2000 dans les Alpes de Haute-Provence, de 1999 à Mignovillard et seulement en 2003 au Risol. Les résultats pour les 5 sites sont présentés dans les tableaux I-6 & I-7.

Tableau I-6 : Résultats des prospections des carrés-échantillons dans les 3 massifs des Alpes de Haute-Provence de 1999 à 2003 (indice d'abondance "carrébis").

	2000	2001	2002	2003	Moyenne
Sansenu	0,75	0,75	0,67	0,75	*0,73*
Fissac	0,60	0,76	0,64	0,76	*0,69*
Pinée	0,17	0,17	0,17	0,06	*0,14*
Sansenu + Fissac	0,65	0,76	0,65	0,76	***0,70***
Total 3 sites	0,49	0,56	0,49	0,53	***0,52***

Tableau I-7 : Résultats des prospections des carrés-échantillons dans 2 forêts du massif Jurassien de 1999 à 2003 (indice d'abondance "carrébis").

	1999	2000	2001	2002	2003	Moyenne
Mignovillard	0,27	0,18	0,28	-	-	***0,24***
Risol	-		-	-	0,47	***0,47***

La comparaison des résultats obtenus avec ces deux indices d'abondance est présentée dans le tableau I-8. L'augmentation de l'indice d'abondance quand tous les indices de présence (hivernaux et printaniers) sont pris en compte dans le calcul est très variable d'un site à l'autre et parfois d'une saison à l'autre. Les sites où les indices d'abondance sont les plus faibles (Pinée et Mignovillard) montrent des différences fortes entre les deux modes de calcul alors que les deux sites d'abondance forte (Fissac et Sansenu) ne montrent pas une augmentation importante de l'indice quand les fèces d'hiver sont pris en compte. Le site du Risol avec un niveau d'abondance intermédiaire montre aussi une forte différence entre les deux modes de calcul.
Selon les années, ces différences sont plus ou moins accentuées, comme en 1999 à Mignovillard ou en 2003 à la Pinée. Dans le premier cas, un enneigement particulièrement long a permis une bonne conservation des fientes hivernales ce qui a permis d'obtenir un indice carré inhabituellement élevé pour ce site (Tab. I-8). De la même façon, la forte différence entre les deux indices d'abondance dans le massif du Risol peut aussi être reliée à l'enneigement qui est nettement plus important en moyenne sur ce site que dans les autres sites échantillonnés.

Tableau I-8 : Pourcentage d'augmentation de l'indice d'abondance entre l'indice "carrébis" (seulement les indices printaniers pris en compte) et "carré" (tous les indices de présence pris en compte) dans les 5 massifs étudiés entre 1999 et 2003.

	1999	2000	2001	2002	2003	Moyenne
Sansenu		11%	11%	13%	11%	11%
Fissac		0%	0%	25%	16%	10%
Pinée		100%	100%	100%	300%	120%
Mignovillard	82%	29%	0%			37%
Risol					43%	43%

III. 1.e - Comptage par points-échantillons, IPPC

La méthode IPPC a été appliquée dans les sites de Fissac en 2001, 2002 et 2004, de Mignovillard en 2002 et 2003, du Risol (25) en 2003 et de Haute-Savoie en 2001. Les résultats sont présentés dans le tableau I-9. . Le site de Fissac présente le plus fort indice.

Tableau I-9 : Indice IPPC à Fissac (04), Mignovillard (39), Risol (25) et un site de Haute-Savoie.

	Fissac 2001	Fissac 2003	Fissac 2004	Hte-savoie 2001	Mignovillard 2002	Mignovillard 2003	Risol 2003
IPPC	47%	60%	64%	36%	18%	13%	29%
Nb. de points	64	57	192	42	102	54	51

L'évolution de l'indice IPPC en fonction de la superficie du cercle (rayon de 5, 10, 15 et 20 mètres) est illustrée dans la figure I-7.

Selon les sites et les années, l'augmentation peut être nettement ajustée à un modèle linéaire (Fissac 2001, $R^2 = 0,98$) ou logarithmique (Fissac 2003, $R^2 = 0,999$, Fissac 2004, $R^2 = 0,996$, Haute-Savoie 2001, $R^2 = 0,987$, Mignovillard 2002, $R^2 = 0,975$). Il n'y a pas de différence nette entre les deux modèles pour le Risol.

D'une façon générale ces résultats indiquent que la probabilité de trouver un indice de présence n'augmente plus beaucoup au-delà de 15-20 m de rayon. Une évolution linéaire de l'IPPC en fonction de la superficie de la placette, peut être probablement attribuée à une prospection qui n'a pas suivi une progression centripète du centre vers l'extérieur.

Le classement des différents sites selon un gradient de l'IPPC est respecté pour les valeurs de l'IPPC calculées entre 10 et 20 m de rayon. A noter que les faibles valeurs des IPPC trouvées en 2001 à Fissac peuvent sans doute être reliées à la période trop tardive (mai) pendant laquelle a été réalisée une partie des relevés.

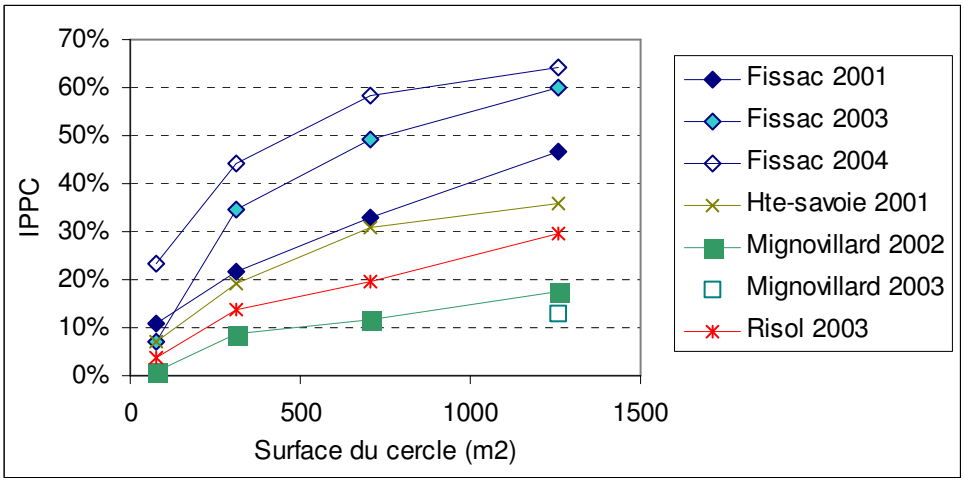


Figure I-7 : Variation de l'indice "point" en fonction de la superficie du relevé à Fissac (04), Mignovillard (39), Risol (25) et un site de Haute-Savoie. (Seule la valeur de l'indice sur 20 m de rayon est disponible à Mignovillard en 2003).

III. 2 – Estimation des coûts temporels des méthodes de comptages

III. 2.a – Méthode des quadrats, cartographie des territoires

Cette méthode ayant été appliquée sans standardisation et en utilisant la télémétrie qui ne fait normalement pas partie du protocole standard, nous ne proposons pas une estimation du temps de terrain nécessaire à l'obtention d'une cartographie des territoires.

III. 2.b – Méthode du rappel

Il a fallu en moyenne 5 à 6 minutes selon les parcours et les circonstances pour effectuer un poste de rappel de 3 minutes et se déplacer jusqu'au poste suivant distant d'environ 100 m. Compte-tenu que le rappel doit s'effectuer le matin avant 11 heures, il est envisageable d'effectuer 40 postes de rappel dans la matinée sans trop lasser l'observateur, soit entre 3 heures 20 et 4 heures de rappel (nos parcours comprenaient en fait de 22 à 30 postes).
Soit, dans l'hypothèse d'un poste de rappel par ha, régulièrement réparti dans l'espace, une matinée de 3h20 – 4 h pour 40 ha dans le cas d'une seule répétition, ou 3 matinées pour 40 ha en suivant le protocole standard de l'ONCFS (3 répétitions par printemps).

Les auteurs qui ont cherché à rapporter les contacts au rappel à une surface (densité), ont estimé que la distance de détection d'un chant de gélinotte était rarement supérieure à 80 m (Wiesner *et al.* 1977). Ils recommandent donc de ne pas dépasser 160 m entre chaque poste de rappel. Swenson (1991c) a choisi un quadrillage de 150 m pour disposer ses postes de rappel. En retenant cette densité, soit 1 poste de rappel au 2.25 ha régulièrement réparti et en comptant 7 minutes pour un poste (4 minutes de déplacement pour parcourir 150 m entre deux postes et 3 minutes de rappel), 30 postes de rappel en 4 heures permettraient de couvrir une superficie 67.5 ha. Ce dernier chiffre est peut-être surestimé car le temps de déplacement à travers bois (sans suivre un chemin), associé au temps de découverte de l'emplacement du poste (éventuellement marqué sur le terrain ou mémorisé dans un GPS) pourrait être bien supérieur (voir temps de déplacement mesurés pour les placettes IPPC). En retenant un temps moyen de déplacement de 8 minutes, il faudrait probablement compter environ 22 postes de rappel effectués en 4 heures soit 49.5 ha prospectés dans une matinée.

III. 2.c – Méthode de la battue

Le temps nécessaire à la prospection de 100 ha a été calculé lors des battues effectuées à Fissac (04) et dans le Risol (25). En moyenne, à Fissac, 1 personne pendant une matinée de 5 heures est nécessaire pour parcourir 5 ha. Dans le Risol, la même personne couvre pendant le même temps 10 ha. Ainsi, à Fissac, 100 ha comptés nécessitent 20 personnes par matinée de 5 heures et 10 personnes par matinée dans le Risol. Cette différence s'explique par la plus grande fermeture du milieu à Fissac qui freine les déplacements. De plus, les surfaces calculées sont planimétrées. Elles sont donc sous-estimées à Fissac qui présente un relief plus accentué et tourmenté que le Risol.

III. 2.d - Carrés-échantillons

L'estimation du temps de prospection d'un carré-échantillon a été réalisée dans le site du Risol (25) en 2003.
Le temps moyen de prospection des carrés parcourus dans leur intégralité a été de 54 minutes avec des écarts importants entre les carrés prospectés rapidement (30 minutes) et ceux prospectés plus lentement (90 minutes). Cette différence de temps de prospection est reliée à des différences de substrat qui modifient la vitesse de prospection avec notamment la présence de taches de neige qui facilite grandement la prospection. De plus certains carrés englobent des parties défavorables (pâtures, futaie claire de hêtres) qui ne sont pas ou peu parcourues.
Le temps de prospection des carrés positifs a été de 24 minutes. Il est calculé à partir de la découverte de la première fiente fraîche ou récente. Ces données n'ont pas été relevées pour les carrés des sites de Fissac et Sansenu. On peut cependant supposer que le temps de prospection des carrés positifs était plus court pour ces sites.
Le temps de déplacement a été en moyenne de 16 minutes. Il était très variable selon que la distance minimale (environ 300 m) était parcouru sur un sentier (5 minutes) ou que le carré suivant était recherché à travers la forêt avec éventuellement des difficultés de repérage des limites (28 minutes).

III. 2.e – IPPC

En 2004 à Fissac (192 placettes réalisées), nous avons précisément relevé les différentes durées moyennes nécessaires pour :

- prospecter un point complet (jusqu'à 20 m de rayon) sans découverte d'indices,
- prospecter un point avec au moins un indice de présence (récent ou frais),
- se déplacer entre 2 points espacés de 100 m.

Nous obtenons les temps suivants (en minutes) qui varient en fonction de la découverte ou non d'un indice puisque la prospection s'arrête à la découverte du premier indice de présense frais ou récent :

Temps moyen pour une placette complète ……	20
Temps moyen pour une placette positive ……..	6
Temps moyen pour l'ensemble des placettes ……	11
Temps moyen de déplacement entre placettes [5]…….	6

En fonction du pourcentage de placettes positives, le nombre de placettes par heure variera entre deux extrêmes : 2,3 placettes en l'absence de fèces ou 5 placettes si elles sont toutes positives. Ainsi,

[5] A noter que le temps de déplacement (6 minutes) a été le double de celui nécessaire pour faire la même distance lors du protocole rappel. Ceci s'explique par le fait que les déplacements au rappel ont toujours été effectués sur des sentiers et que chaque emplacement de poste était balisé en évidence. A l'opposé, les déplacements effectués lors des IPPC traversaient directement la forêt et les placettes n'étaient pas balisées sur le terrain. Le GPS était utilisé pour retrouver l'emplacement de chaque placette ce qui a nécessité un temps minimum de recherche supplémentaire.

pour un échantillon de 100 placettes espacées de 100 m, un minimum de 2,9 jours serait nécessaire (toutes positives) et un maximum de 6,2 jours (toutes négatives) (Tab. I-10).

Tableau I-10 : Coûts temporels de la méthode IPPC selon 3 scénarios : toutes les placettes négatives, toutes les placettes positives et l'ensemble des placettes de Fissac en 2004.

	Nb. placettes /heure	Nb. placettes /jour (7 heures)	Nb. jours pour 100 placettes
Toutes les placettes négatives	2,3	16,2	6,2
Toutes les placettes positives	5	35	2,9
Ensemble des placettes de Fissac 2004	3,5	24,5	4,1

Le tableau I-11 montre une évaluation du temps de prospection en jour de 7 heures, pour trois densités de placettes : 1 placette/ ha, 1 placette/2,25 ha et 1<placette/ 4 ha (Tab. I-11).

Tableau I-11 : Temps de prospection en jours (de 7 heures) pour prospecter 100 ha.

	Toutes les placettes négatives	Toutes les placettes positives
1 placette par ha * …… n=100	6,2 j	2,9 j
1 placette pour 2.25 ha ** n=44	2.9 j	1,5 j
1 placette pour 4 ha ***…. n=25	1,8 j	0,7 j

* temps de déplacement 6', ** temps de déplacement estimé 8', *** temps de déplacement estimé 10'

III. 2.f – Comparaison des coûts temporels entre les quatre méthodes de comptage

Les résultats sont synthétisés dans le tableau I-12.

Tableau I-12 : Coûts horaires des 4 méthodes de comptages : rappel [1], battue [2], carré-échantillons [3] et IPPC [4]

	Temps (heures) pour 100 ha	Estimation moyenne (heures)
Rappel [1]	8 "24"	8 "24"
Battue [2]	50 - 100	70
Carrébis-échantillons [3]	6 - 12.6	9
IPPC [4]	10.3 - 20.5	15

1 : 1 poste de rappel tous les 150 m, soit 44 postes au 100 ha, 3 minutes par poste, un seul passage, " " valeur pour 3 passages.

2 : Valeurs trouvées pour 2 sites différents : Risol (déplacement facile, visibilité moyenne), Fissac (déplacement difficile, visibilité faible).

3 : Prise en compte des indices de présence récents,1 carré/10 ha, valeurs extrêmes avec tous les carrés positifs ou tous les carrés négatifs.

4 : 1 placette tous les 150 m, soit 44 placettes aux 100 ha, valeurs extrêmes avec toutes les placettes positives ou toutes négatives.

Il apparaît que la méthode du rappel est, avec les carrés-échantillons, la moins coûteuse en temps. Il faut cependant remarquer que pour la méthode du rappel, une seule répétition a été considérée dans ce calcul. L'application du protocole de l'ONCFS multiplierait par trois cette durée. Dans ce cas, avec une estimation de 24 heures/personne/100 ha, la méthode du rappel arriverait en 3ème position derrière les méthodes basées sur la récolte des fèces. Ainsi, selon le nombre de postes de rappel réalisés, les méthodes basées sur les fèces (carrés et IPPC) représentent un coût légèrement supérieur ou inférieur au rappel. La méthode de la battue est sans conteste la méthode la plus lourde. Cependant, la participation d'un grand nombre de personnes aux comptages en battue est plus facile que pour les autres méthodes car, en dehors des personnes qui conduisent la battue, elle ne nécessite pas de formation particulière des participants, seul une connaissance minimale des espèces comptées est nécessaire. Les autres méthodes nécessitent un temps minimum de formation de quelques jours pour être appliquées correctement et dans le cas du rappel, des aptitudes sensorielles minimales (capacité à entendre le chant très aigu et ténu de la gélinotte).

III. 3 – Précision et sensibilité des méthodes

III. 3.a – Méthode du rappel

Coefficient de variation

Les coefficients de variation des comptages au rappel effectués la même année, sur le même parcours, ont été compris entre 23% et 224 % (Tab. I-3). Le coefficient de variation moyen pour l'ensemble des parcours et des années est de 110 %.

Rendement du rappel

Au total, 42 essais sur 18 mâles différents ont été réalisés en mars et avril 1999, 2000 et 2001 (Tab.I-13). On constate que très peu d'individus (7%), ont été détectés pendant les 3 premières minutes correspondantes au protocole standard de l'ONCFS et seulement 21% au bout de 6 minutes qui correspond au temps de rappel utilisé en Suède. L'attente silencieuse supplémentaire de 4 minutes permettait de détecter finalement 38% des oiseaux testés.

Tableau I-13 : Taux de détection des mâles de gélinotte équipés d'émetteurs (n = 18) en réponse à l'imitation de leur chant à l'aide d'un appeau.

	Au bout de 3 minutes	Au bout de 6 minutes	Au bout de 10 minutes	Nombre d'essais
% de réponses	7 %	21 %	38 %	42

III. 3.b – Méthode de la battue

Rendement de la battue

Environ 40 % des gélinottes adultes équipées ont été détectées par la battue (Tab. I-14). Quatre mâles manqués se sont déplacés devant les rabatteurs sans être détectés, pour finalement s'échapper sur les côtés. Un mâle est resté tapi. Les deux femelles équipées étaient toutes les deux

accompagnées d'une nichée. L'une, accompagnée de 3 jeunes a été levée, alors que l'autre, accompagnée d'un seul jeune s'est déplacée pendant le réajustement de la battue sans que l'on sache si ce déplacement était fortuit ou provoqué par le dérangement de la battue.

Tableau I-14 : Taux de détection des gélinottes équipées pendant les battues à Fissac (04) de 1999 à 2001.

	Nb mâles équipés	Nb. mâles détectés	% mâles détectés	Nb. femelles équipées	Nb. femelles détectées	Nb. total ind. équipés	Nb. total ind. détectés	% adultes détectés
1999	3	2	67%	0	0	3	2	67%
2000	3	0	0%	1	1	4	1	25%
2001	2	1	50%	1	0	3	1	33%
Total	8	3	38%	2	1	10	4	**40%**

Coefficient de variation

La distribution du nombre d'individus contactés a été modélisée par une loi binomiale de paramètres : n = nombre d'individus réellement présents et p = probabilité de détection. Nous avons simulé la précision attendue de la battue dans 4 situations : un nombre donné d'individus présents ("contactables") de 20 et 100 individus et une probabilité pour un individu d'être contacté comprise entre 40 et 70 % (Tab. I-15).

Sont représentés les chiffres minimum et maximum des effectifs constituant l'intervalle de confiance de l'estimation avec un risque de 10% (i.e. pour un effectif réel présent, il y a 90% de chance que l'effectif détecté se trouve compris entre ces deux valeurs) et le % d'écart entre les deux effectifs minimum et maximum.

Avec un taux de détection faible de 40%, la précision de l'estimation de la densité apparaît très faible (CV =26%). Ce cas de figure correspond probablement aux conditions rencontrées lors des battues à Fissac (densité réelle ≈14 individus /100 ha soit 20 individus pour les 145 ha battus et taux de détection des oiseaux équipés de 40 %). Dans ces conditions, des variations du simple au double de la densité observées pendant les battues, peuvent aussi bien résulter des aléas d'échantillonnage d'une population stable.

Tableau I-15 : Modèle binomial théorique des effectifs moyens (Moy), de l'écartype, des effectifs minimum et maximum détectés au risque de 10%, et du coefficient de variation (CV) des comptages en battue en fonction d'un taux de détection individuel variant de 40 à 70% et d'un nombre d'individus potentiellement observables de 20 et 100. En gras, cas de figure du site de Fissac.

	Nb. d'ind. potentiellement observables = 20					Nb. d'ind. potentiellement observables = 100				
Taux de détection	Moy	Ecartype	Eff. min: p =0,05	Eff. max: p = 0,95	CV	Moy	Ecartype	Eff. min: p =0,05	Eff. max: p = 0,95	CV
0,4	**8**	**2,11**	**5**	**11**	**26%**	40	4,98	32	49	12%
0,5	10	2,18	7	14	22%	50	4,9	42	58	10%
0,6	12	2,15	8	15	18%	60	4,8	52	68	8%
0,7	14	2,07	11	17	15%	70	4,55	63	77	7%

III. 3.c – Méthode IPPC

Coefficient de variation

Sur le site de Fissac-Peyronnière en 2004, le calcul du coefficient de variation (CV) sur 1000 tirages aléatoires de 20, 50 et 100 placettes parmi les 192 réalisées, donne un CV compris entre 5 % pour un échantillon de 100 placettes de 20 mètres de rayon, et 38% pour 20 placettes de 5 mètres de rayon (Tab. I-16).

Tableau I-16 : Variation du coefficient de variation de l'IPPC à Fissac en 2004 en fonction du rayon et du nombre de placettes

N / Rayon	20	50	100
5 m	38 %	22 %	13 %
10 m	24 %	13 %	8 %
15 m	19 %	10 %	6 %
20 m	15 %	9 %	5 %

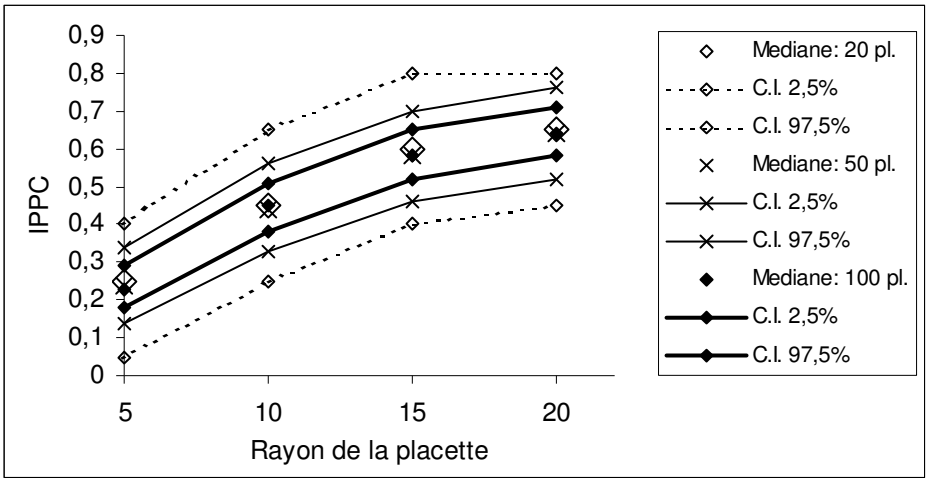


Figure I-8 : Distribution de la médiane de l'IPPC et limite de l'intervalle de confiance (CI) pour 1000 tirages aléatoires de 20, 50, 100 placettes parmi les 192 réalisées à Fissac en 2004 et pour 4 rayons de la placette.

A partir de 15 m de rayon, les valeurs médianes de l'IPPC et les CV semblent se stabiliser. Un échantillonnage de 100 placettes de 15 ou 20 m de rayon, permet d'obtenir une précision assez élevée (Fig. I-8).

Evaluation de la sensibilité de l'IPPC à partir de la simulation de la réponse de l'IPPC le long d'un gradient de densité virtuel.

La Figure I-9 illustre le site d'étude de Fissac-Peyronnière avec la localisation des placettes IPPC et l'enveloppe approximative des territoires présents en 2004. La simulation de la distribution des fèces avec une distribution aléatoire gaussienne d'écart-type 100 m donne un IPPC virtuel

légèrement supérieur à l'IPPC observé. Soit, pour une densité réelle estimée de 7 couples aux 100 ha : IPPC virtuel =0,72, versus IPPC observé = 0,64.
Cet écart pourrait venir d'une sous-estimation de l'IPPC lors des prospections de terrain du fait d'une probabilité non nulle de manquer des fèces quand ils sont présents sur la placette.

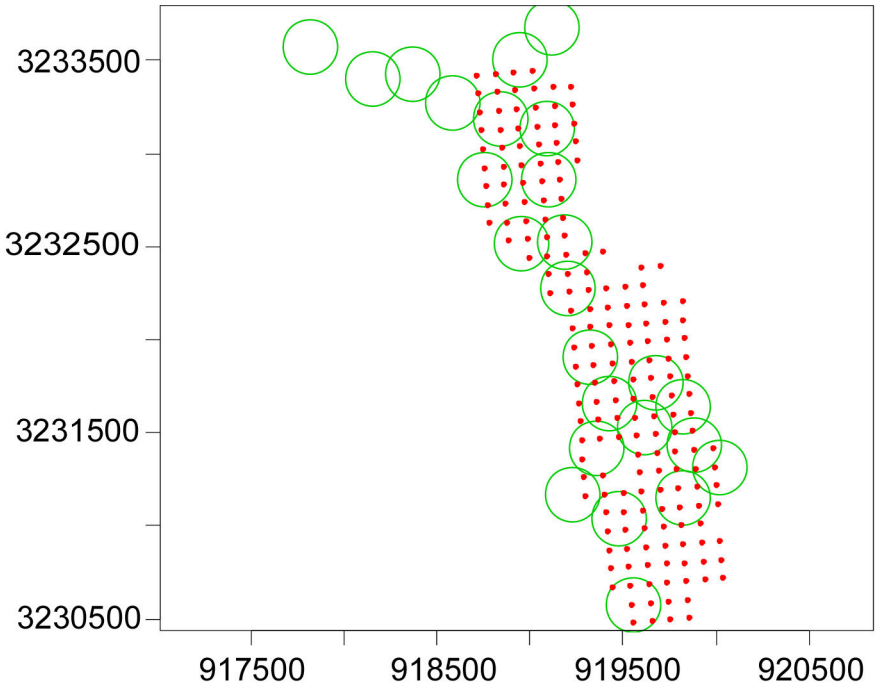


Figure I-9 : Localisation des placettes IPPC (points) et des territoires de gélinottes estimés (cercles) en 2004 sur le site de Fissac-Peyronnière. En abscisse et ordonnées : longitude et latitude en Lambert III.

A partir du calibrage des paramètres précédents, nous avons réalisé dans un territoire virtuel de 400 ha, la simulation de la distribution spatiale des fientes pour un gradient de densité allant de 1 à 13 couples/100 ha, avec 100 placettes de 20 m de rayon, régulièrement réparties, à partir desquelles a été calculé l'IPPC virtuel. Un exemple de sortie graphique pour une densité de 4 couples/100 ha est illustré (Fig. I-10).

La distribution des valeurs de l'IPPC virtuel (n=100 placettes) le long du gradient de densité et pour 4 dimensions de placettes est illustrée dans la figure I-11.
Pour la plus petite taille de placettes, l'IPPC virtuel (IPPC-5) varie linéairement avec la densité. Pour une densité théorique de 1 c/100 ha, la valeur théorique de l'IPPC-5 est de 5% ±3% soit une valeur très faible qui pourrait s'avérer nulle dans les conditions réelles du terrain. Pour les plus grandes tailles de placettes (15 et 20 m de rayon), l'IPPC virtuel (IPPC-15 ou 20) montre un tassement de la réponse à partir de 8-9 couples/100 ha (phénomène de saturation). Cependant les IPPC-15 ou 20 répondent plus rapidement à l'augmentation de la densité pour les valeurs comprises entre 1 et 7 couples/100 ha. Les IPPC-15 ou 20 sont donc plus sensibles pour une gamme de variations de densité, plus probablement rencontrée en Europe occidentale.

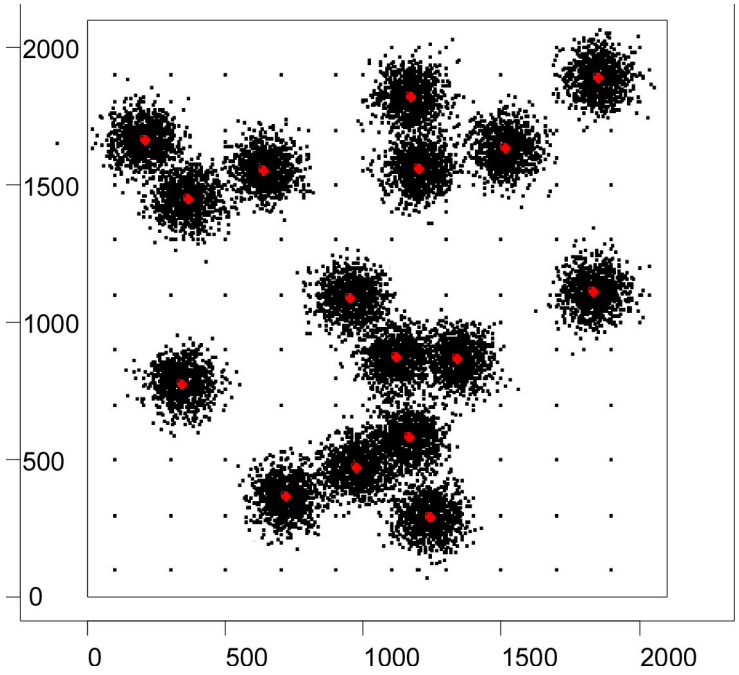


Figure I-10 : Exemple de simulation dans une forêt virtuelle de 400 ha, de la distribution des fèces émises pendant 1 mois par 16 couples de gélinottes. En rouge, le centre de gravité des territoires de gélinottes distribués aléatoirement avec une contrainte de proximité de 200 m. 100 placettes sont réparties régulièrement tous les 200 m.

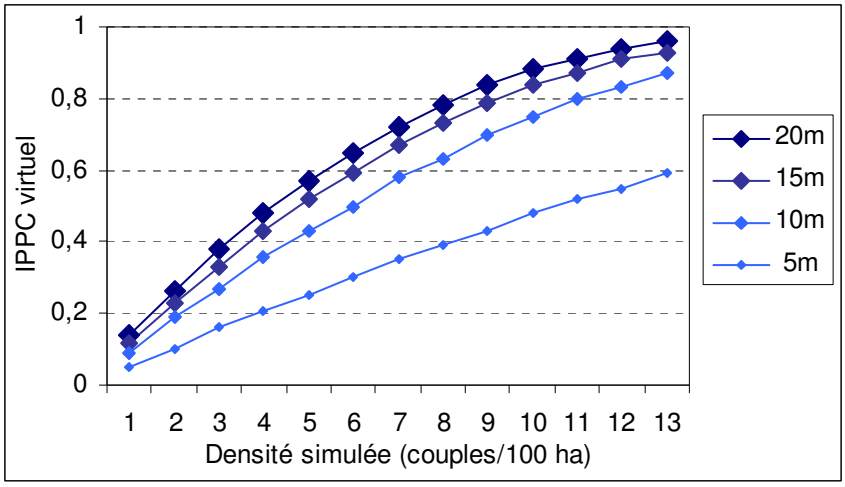


Figure I-11 : Simulation de la réponse de l'IPPC aux variations de densités dans une forêt virtuelle de 400 ha, pour les 4 dimensions de placettes (rayon de 5, 10, 15 et 20 m).

L'analyse de puissance est présentée ci-dessous avec l'exemple de trois densités de départ et différents taux de déclin annuel (Fig. I-12).

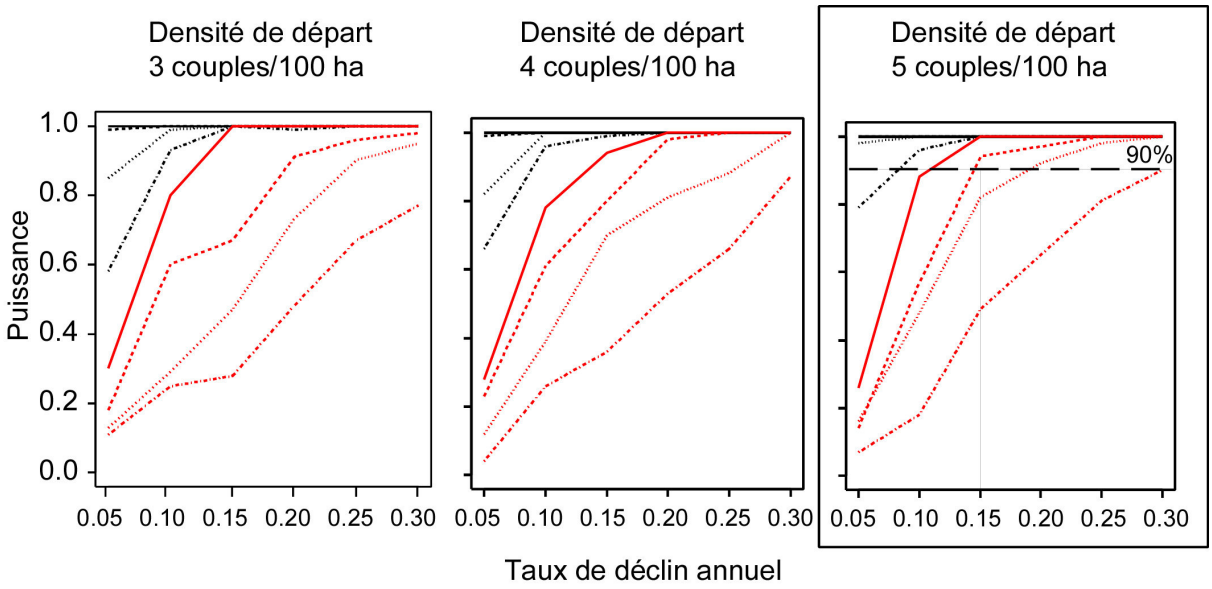


Figure I-12 : Analyse de puissance de l'IPPC pour détecter des déclins annuels de 5 à 30% selon : le nombre de couples de départ, la durée de la période d'étude (en rouge: 5 ans, en noir : 10 ans) et le nombre de placettes prospectées (trait continu : 200, pointillé large : 100, pointillé fin : 50, pointillé irrégulier : 20).

Cette analyse montre que l'indice IPPC est très sensible sur une période de 10 ans, puisque même le taux de déclin annuel le plus faible de 5% est détecté avec 100 placettes.
Sur 6 ans de comptages (soit 5 années pleines), 100 placettes et 5 couples/100 ha au départ, un déclin annuel de 15% (44% de diminution sur l'ensemble de la période), est détecté avec un risque de 6%. Une petite augmentation de la puissance nécessite une forte augmentation de la taille de l'échantillon. Ainsi, 200 placettes ne permettent pas encore de détecter un déclin annuel de 10% à un risque acceptable (12% dans ce cas).

III. 4 – Biais des méthodes

III. 4.a – Méthode de la battue

Nous avons pu comparer la valeur de densité moyenne trouvée par la battue avec la densité absolue calculée par la cartographie des territoires sur le site de Fissac avec comme postulat que :
1° la densité réelle n'a pas ou très peu changée pendant les 4 années,
2° notre estimation de densité absolue par le recoupement de toutes les observations d'oiseaux équipés ou non, donne une estimation fiable de la densité réelle.
Dans ce cas, la densité en battue moyenne (6.6 ind./100 ha) est inférieure d'au moins 50% à la densité absolue estimée à 7-8 couples/100 ha.
Cette estimation du biais de la battue est cohérente avec le rendement de la méthode calculée à partir du taux de détection des gélinottes équipées (chapitre III. 3.b).

Ainsi, si l'objectif d'un comptage en battue est d'obtenir une densité absolue, la fiabilité de la battue est faible du fait d'une forte sous-estimation de la méthode.
Si, l'objectif est de mesurer des différences entre années sur un même site, la méthode devrait être plus fiable (mais pas pour autant sensible, voir chapitre III. 3.b) car le taux de détection ne devrait pas logiquement varier beaucoup avec la densité sur un même site.

III. 4.b – IPPC

La simulation a montré que le comportement de l'indice n'était pas linéaire avec un tassement à forte densité pour les placettes de plus de 10 m de rayon.
Les variations de l'IPPC ne peuvent donc être considérées comme fiables à très forte densité.
Ce phénomène de saturation a peu de chance de poser problème en Europe occidentale car les densités de gélinottes sont généralement inférieures au seuil estimé de 8 couples/100 ha.
La question du comportement de l'indice à très faible densité reste posée. Il est vraisemblable que la courbe, d'aspect logarithmique sur les simulations, soit en fait sigmoïde et que les densités inférieures à 1 couple/100 ha soient difficile à estimer avec un IPPC de 100 placettes (risque de valeur nulle ?).

III. 5 - Cohérence des résultats des différents indices d'abondance obtenus sur les différents sites

Nous avons étudié les corrélations entre les dénombrements en battue, par carrés-échantillons (avec tous les indices de présence (carré) et seulement ceux de printemps (carrébis) et par IPPC sur les sites de Fissac, de Mignovillard et du Risol. Comme la méthode du rappel n'a été pratiquée qu'à Fissac, nous n'avons pas pu la joindre à cette analyse.
Les corrélations apparaissent élevées et significatives entre les méthodes carré/carrébis et carré/battue (Fig. I-13). Les corrélations entre les autres couples de méthodes ne sont pas significatives notamment entre l'IPPC et les 3 autres car les faibles effectifs, (seulement 3 comptages), limitent la puissance des tests pour cette technique de comptage.

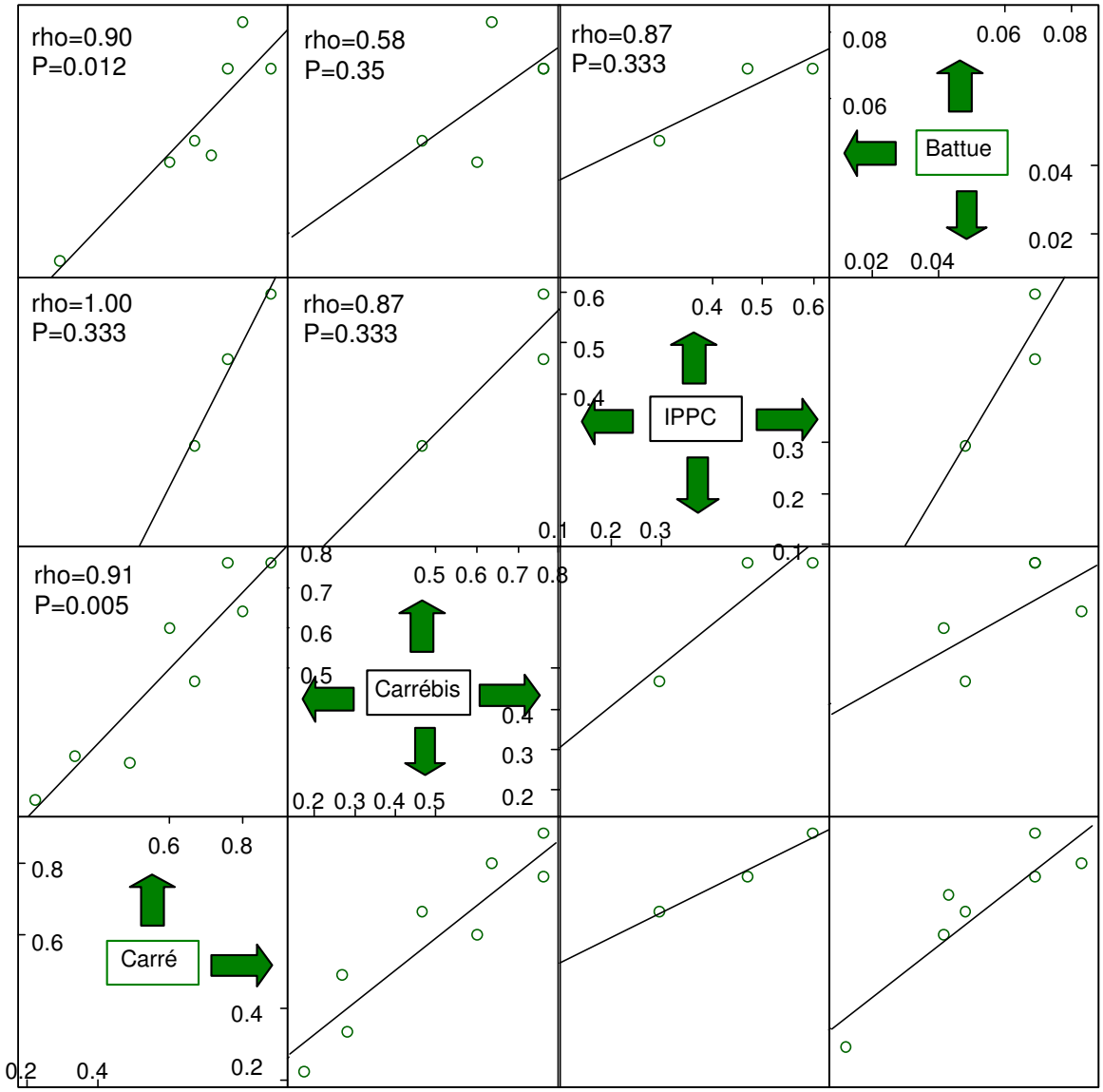


Figure I-13 : Graphes des relations entre les différentes méthodes de dénombrements (carré, carrébis, IPPC et battue) prise deux à deux. En abscisse, de gauche à droite, la valeur de l'indice d'abondance de carré, carrébis, IPPC et battue. En ordonnée, de haut en bas, la valeur de l'indice d'abondance de battue, IPPC, carrébis, et carré. Le rho de Spearman et sa signification, sont indiqués pour chaque couple de méthodes.

Les valeurs moyennes des différents indices d'abondance obtenus sur les 3 sites sont illustrées dans la figure I-14.

La hiérarchie entre les 3 sites est globalement respectée pour les 4 méthodes de comptages. Le site de Fissac présente les valeurs les plus élevées pour les 4 indices d'abondance, suivi du Risol et de Mignovillard.

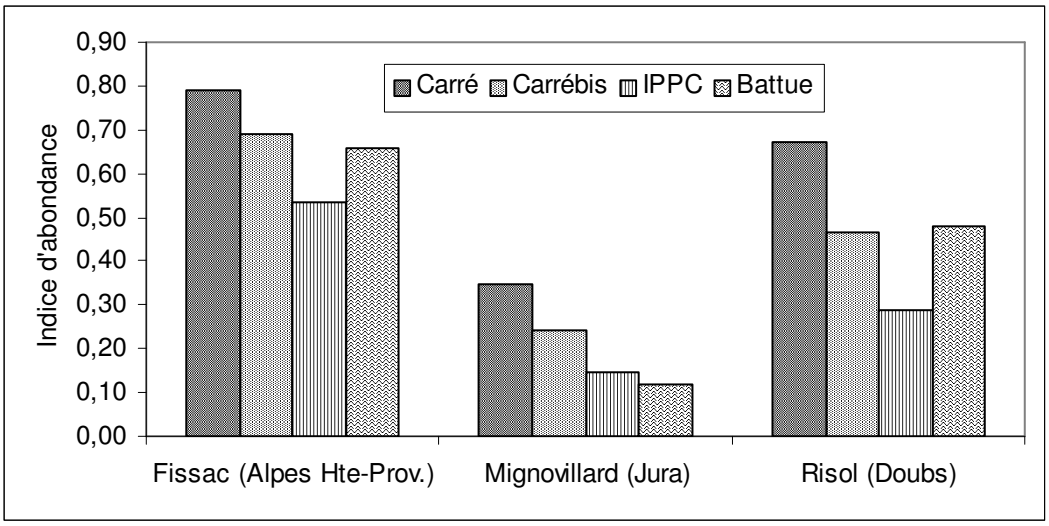


Figure I-14 : Valeurs moyennes des 4 méthodes de comptages sur les 3 sites de suivi.

Sur le site de Fissac, nous pouvons comparer le comptage au rappel avec la battue et les carrés-échantillons de 2000 à 2003 (Fig. I-15). La méthode de la battue apparaît moins stable que les autres méthodes : coefficient de variation pour la battue, 27% et pour le rappel et la méthode "carrébis", 12% sur cette période.

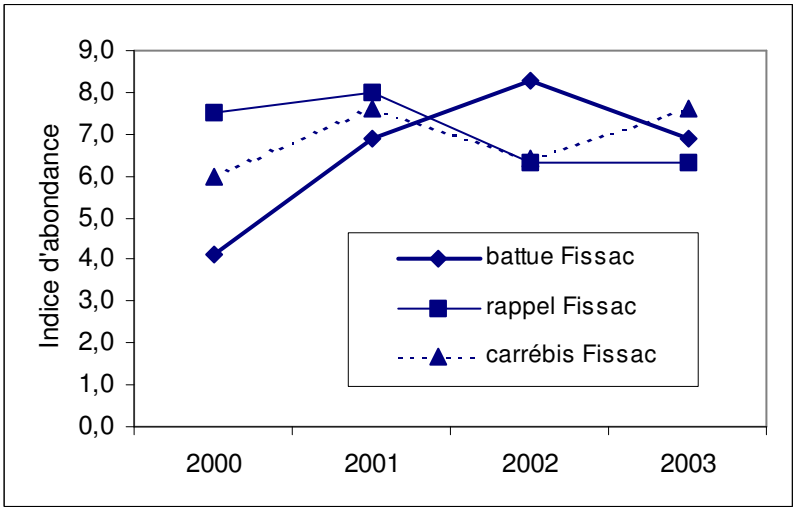


Figure I-15 : Variation des indices d'abondance : rappel, battue et carrébis sur le site de Fissac de 2000 à 2003.

IV - Discussion

IV. 1 – Statut des populations de gélinottes inventoriées

La densité printanière de 7-8 couples/100 ha, observée dans les Monges (04) sur le site d'étude de Fissac-Peyronnière, constitue une des densités les plus fortes observées en Europe occidentale. Habituellement, les secteurs favorables n'abritent pas plus de 5 couples/100 ha, dès qu'une superficie de plusieurs centaines d'ha est prise en compte. Des densités supérieures à 10 couples/100 ha ne sont connues qu'en forêt boréale et en Pologne (synthèse *in* Bergmann *et al.* (1996) et Dronneau (1984 a)).
Bien que des estimations de densités absolues ne soient pas disponibles sur les deux sites d'étude du massif jurassien, la comparaison des résultats obtenus dans tous les sites, par d'autres méthodes de comptage, montre sans ambiguïté que les sites jurassiens ont des densités inférieures à celle des Monges.

IV. 2 – Critiques des méthodes de comptage

IV. 2.a – Méthode des quadrats

La cartographie obtenue est la base de l'estimation de la densité absolue qui repose sur plusieurs postulats. Elle suppose que :

a) la densité réelle n'a pas varié de façon importante pendant la période d'étude,
b) l'arrangement spatial et la conformation des territoires sont stables d'une année sur l'autre,
c) la plupart des individus sont cantonnés dans un domaine vital au moins partiellement exclusif.

Le premier point semble confirmé par les autres indicateurs d'abondance utilisés sur les mêmes sites qui ne montrent pas de tendance marquée pendant la période. Le deuxième point est confirmé par le fait que certains territoires ont été occupés successivement année après année par différents individus équipés d'émetteurs qui ont présenté un comportement spatial relativement similaire (voir annexe V). Le troisième point semble plus difficile à affirmer. Le suivi simultané de mâles voisins a montré que la partie centrale du domaine vital semble relativement exclusive et donc peut être assimilée à un territoire (au sens de Brown & Orians (1970)), même s'il existe un assez fort recouvrement des parties périphériques des domaines (voir annexe V)). Par ailleurs, la télémétrie a montré que certains mâles (mais pas les femelles) ne sont pas cantonnés au printemps, soit qu'il s'agisse de jeunes n'ayant pas achevé leur dispersion postnatale soit qu'il s'agisse de jeunes ou d'adultes non appariés qui sont très mobiles et souvent localisés à l'intérieur du domaine d'un couple cantonné. Les estimations du sex-ratio (voir chapitre III, Publication B) ont montré qu'en moyenne 20% des mâles sont célibataires au printemps. Seulement certains d'entre eux ont un comportement erratique, d'autres restent cantonnés dans un domaine bien défini. Ainsi cette estimation de densité absolue doit être considérée comme un ordre de grandeur vraisemblable du nombre de couple cantonné, auquel, selon les années, il faudrait retirer quelques femelles ou ajouter quelques mâles surnuméraires.

La méthode des quadrats est généralement utilisée pour évaluer les densités d'oiseaux chanteurs et cantonnés sur de petits territoires [6] (Enemar 1959, Kendeigh 1944). Censée fournir des densités absolues, certains auteurs ont, de ce fait, privilégié cette technique par rapport aux autres méthodes indiciaires (Berthold 1976). Toutefois d'autres auteurs refusent de voir dans les quadrats, la méthode de référence du fait des biais non évalués et des problèmes de standardisation (Bibby *et al.* 1992).

L'application du protocole classique des quadrats à la Gélinotte des bois (pas de marquages d'individus) se heurte à plusieurs difficultés qui rendent les résultats peu fiables et peu efficaces :

- Biais liés à l'interprétation cartographique des contacts nécessaire à la détermination du nombre de territoires.
  - A forte densité, la répartition des indices de présence est pratiquement uniforme, il est alors très difficile de décider ce qui appartient à 1 ou 2 territoires. La méthode nécessite alors des doubles contacts simultanés entre mâles voisins, qui sont très rarement obtenus chez cette espèce. Dans le cas de Fissac, avec environ 7 couples / 100 ha, le problème se pose déjà, puisque tous les territoires sont jointifs et se superposent partiellement (chapitre V). Dans le cas de populations à haute densité (> 10 couples/100 ha) telles qu'elles se rencontrent en Finlande, Pakkala *et al.* (1983) reconnaissent que la séparation des territoires contigus est difficile compte tenu de la rareté des doubles contacts entre mâles voisins. Wiesner *et al.* (1977) en Pologne, Zbinden (1979) dans le Jura suisse et Dronneau (1982) dans les Vosges, reconnaissent aussi que le décompte des territoires résulte d'une interprétation cartographique des nuages de points des contacts plutôt que des contacts simultanés au chant. Dans le cas de ce travail, seule la connaissance de l'organisation spatiale des domaines vitaux obtenue par télémétrie a permis d'obtenir une estimation correcte de la densité. Afin de contourner ce problème, certains auteurs ont cherché à identifier individuellement tous les mâles cantonnés grâce à la caractérisation de leur chant préalablement enregistré et décrit à l'aide de sonogramme (Mulhauser & Zimmermann 2003). Il est en effet connu que chaque mâle de gélinotte possède un chant particulier et peut donc être identifié à l'aide de ce critère (Bergmann *et al.* 1975).
  - A faible densité, l'attribution des contacts obtenus à tel ou tel individu, se pose aussi puisque certains mâles célibataires à la recherche de femelles, sont très mobiles et laissent donc des indices de leur passage sur des surfaces largement supérieures au domaine vital moyen d'un couple ((Montadert 1995) et présent travail).

- Elle est extrêmement coûteuse en temps et nécessite une très bonne connaissance de l'espèce et du terrain. Dans ces conditions, il paraît généralement peu envisageable de cartographier plus de 100 à 200 ha quand les densités dépassent un certain seuil (> 3 couples/100 ha). A faible densité, la prospection de superficies plus importantes est peut-être envisageable mais ceci implique l'exclusion au préalable de portions de forêts jugées à priori défavorables à l'espèce.

[6] Territoire de type A au sens de Hinde (1956).

Quant à l'utilisation des enregistrements pour la reconnaissance individuelle des mâles, l'investissement nécessaire est encore plus considérable.

- Elle est difficile à standardiser. Il paraît difficile de proposer un protocole strict de recherche des indices de présence (temps passé pour une surface donnée, utilisation ou non du rappel ou du magnétophone) et de fixer des règles simples pour interpréter les données obtenues, sur l'ensemble des situations rencontrées (niveau de densité, type d'habitat, accessibilité).

Pour conclure, la méthode des quadrats ne peut être recommandée que dans le cas d'études ponctuelles sur des superficies relativement faibles, notamment dans le cas de recherche sur la sélection de l'habitat. Elle n'est pas adaptée à des suivis à l'échelle régionale puisqu'il n'est pas possible d'extrapoler les résultats à des superficies plus grandes en l'absence de modèles prédictifs de l'abondance basés sur des caractéristiques de l'environnement connues et cartographiées au préalable. Elle n'est pas adaptée au suivi des tendances démographiques pour les mêmes raisons et parce qu'elle est trop lourde à mettre en œuvre. Elle reste donc inadaptée à la compréhension des phénomènes démographiques qui opèrent généralement à des échelles spatio-temporelles plus larges.

IV. 2.b – Méthode du rappel

Le calibrage du rappel a été effectué en Suède dans une zone d'étude de 195 ha par Swenson (1991c). Cet auteur a comparé le nombre de mâles détectés par la méthode du rappel, à l'effectif réel connu grâce à la capture et le suivi télémétrique de la plupart des mâles présents. Dans ce cas, 83 % des mâles ont été détectés en un seul passage.
Ce fort pourcentage, complété par le fait que le taux de détection ne changeait pas avec la densité (5 valeurs de densité, 3 au printemps et 2 à l'automne), a conduit cet auteur (voir aussi (Desbrosses 1987, Mulhauser & Santiago 2003)), à considérer le rappel comme la méthode de référence pratiquement idéale pour dénombrer les gélinottes mâles territoriales (faible biais, facilité de mise en œuvre, faible coût en comparaison de la méthode des quadrats, variation de l'indice proportionnelle aux variations de densités réelles).
Nous avons obtenu des résultats totalement contradictoires, à savoir, un faible taux de réponse des mâles équipés et un fort coefficient de variation des comptages qui nous incitent à considérer que le rappel est, dans la zone considérée, peu fiable et peu sensible, même à forte densité.

Ces contradictions sont peut-être à rechercher dans :

- Des différences de protocoles. Swenson compare une densité estimée par le rappel à une densité absolue et nous, un taux de détection moyen concernant plusieurs individus testés 3 années consécutives. Il est possible : (i) que notre échantillon ne soit pas représentatif, en particulier que les mâles équipés soient moins enclins à répondre que les mâles non capturés (dérangement lié au suivi), (ii) que Swenson sous-estime la population réellement présente sur la zone d'étude, (iii) qu'il stimule plusieurs fois le même mâle lors du même comptage du fait du quadrillage de la zone, ce qui augmenterait les chances d'obtenir une réponse. Il faut remarquer que le travail de Swenson s'apparente en fait à un quadrat avec utilisation de l'appeau. Nous ne savons pas s'il a utilisé la connaissance préalable des individus équipés pour interpréter les contacts obtenus lors du comptage au rappel.

- Des différences de comportements entre populations. Les gélinottes étudiées par Swenson appartiennent à une autre sous-espèce, vivant dans un environnement biotique et humain différent qui pourrait influencer leur comportement.

Quoiqu'il en soit, il semble probable que les résultats de Swenson (1991c) au rappel ne sont pas généralisables à d'autres populations. Nos résultats rejoignent ceux obtenus par : Wiesner *et al.* (1977) (70% des mâles détectés avec 5 à 10 passages sur le même site), Zbinden (1979) et Dronneau (1982) (qui renoncent à l'utilisation du rappel pour cartographier les territoires devant le faible taux de réponse), Huboux *et al.* (1994) (qui mesurent des coefficients de variation compris entre 24 et 64%). Nous pensons que les études qui soutiennent l'intérêt du rappel, reposent sur une pression d'échantillonnage très forte (Desbrosses 1987, Mulhauser & Santiago 2003). Desbrosses (1987, 2002) a obtenu des résultats cohérents avec le rappel (comportement non erratique de l'indice rappel, corrélation avec l'indice battue) sans effectuer de répétitions. Cependant, les parcours couvraient plusieurs centaines d'ha d'habitats favorables, soit au moins 400 postes de rappel chaque saison, réalisés pendant une période d'environ 1 mois entre mi avril et mi-mai (Desbrosses 2002). On peut penser que le grand nombre de postes de rappel, le nombre relativement important d'individus stimulés (au moins une vingtaine de coqs différents) et l'étalement de la période de rappel, ont permis de gommer les variations individuelles et journalières de la probabilité de détection par le rappel. Dans le cas de l'étude de Mulhauser, la pression d'observation a aussi été très forte et les procédures de rappel n'ont pas été standardisées. La connaissance préalable des territoires obtenus par la cartographie des indices de présence orientait par la suite la disposition et l'intensité du rappel réalisé sur ces territoires. On ne peut donc comparer ces résultats avec une procédure standardisée de rappel. Malgré tout, 3 mâles sur 12 n'ont jamais pu être entendus dans un secteur intensément étudié (Mulhauser & Zimmermann 2003).

Pour conclure, en l'absence d'autres techniques, la méthode du rappel reste une méthode utilisable de suivi des populations à condition que : la pression d'échantillonnage soit forte, couvre des superficies importantes (plusieurs centaines d'ha), sur une période suffisante de la saison (pour gommer les aléas de taux de réponse) et que la densité soit supérieure à un certain seuil (2 couples/100 ha ?).
Elle n'est donc pas adaptée aux populations à faible densité et reste relativement inefficace puisque que le coût est élevé pour obtenir une précision (et donc une sensibilité) suffisante pour détecter les variations de densité.

IV. 2.c – Méthode de la battue

Dans le site d'étude des Monges, l'évaluation du taux de détection, a permis d'estimer la précision de la méthode et pourrait ainsi permettre de calculer un coefficient de conversion de l'indice battue en densité absolue. Les résultats de la battue ont fortement sous-estimé la densité réelle.
Cependant, l'utilisation en routine d'un facteur de correction, ne nous semble pas recommandable :

- le faible échantillon d'individus marqués ne garantit pas une bonne évaluation de ce facteur,
- ce taux de détection n'est probablement pas généralisable à d'autres habitats. En effet, on peut supposer que dans des habitats plus facilement pénétrables (pente faible, absence de chablis, sous-étage moins fermé), les gélinottes sont plus facilement contactées et donc la sous-estimation moins importante.

Cette approche a été réalisée en Finlande, en comparant les résultats de deux protocoles de battue (à 3 personnes "brood census"ou à une seule personne "route census") avec les densités absolues obtenues par les quadrats (Pakkala *et al.* 1983). Dans cette étude, l'estimation fournie par la battue est au moins inférieure de moitié à celle donnée par les quadrats, soit le même ordre de grandeur que dans notre travail.

Des taux de détection par les battues de Tétraonidés équipés d'émetteurs (Grand-Tétras et Tétras-Lyre mais pas Gélinotte des bois) ont aussi été calculés en Finlande (Brittas & Karlbrom 1990). Ils étaient compris entre 54-58 % (grand-tétras adultes sans jeunes, respectivement mâles et femelles) et 64-61% (tétras-lyres adultes sans jeunes), soit des valeurs légèrement supérieures à notre estimation. Dans les Pyrénées, les dénombrements de grand-tétras en battue ont été comparés à ceux obtenus par les comptages au chien d'arrêt, considérés alors comme la méthode de référence (Novoa *et al.* 1996). Ces travaux suggèrent que le taux de détection pourrait changer selon le sexe et l'âge, amenant ainsi d'autres sources de biais pour l'estimation de l'âge ratio. Ainsi, bien que le nombre de gélinottes femelles équipées, accompagnées d'une nichée, ait été largement insuffisant pour comparer leur détection à celle des autres adultes, il est possible que les nichées suffisamment nombreuses soient plus facilement détectables que les adultes solitaires ou en couples. En effet, même s'il est vraisemblable de sous-estimer en battue la taille d'une nichée importante, il semble par contre difficile de manquer complètement une nichée pour peu qu'elle comporte au moins 2-3 jeunes. Dans ces conditions, il n'est pas impossible que la méthode de la battue surestime le succès reproducteur de la Gélinotte des bois. Ce biais serait opposé à celui du Grand-Tétras chez qui les jeunes sont plus difficiles à détecter que les adultes lors des comptages en battue, en particulier lors des années de bonne reproduction et dans des habitats à couvert arbustif dense (Novoa *et al.* 1996).

Pour conclure, l'intérêt principal de la méthode de la battue est qu'elle est la seule, parmi celles étudiées, qui permette d'évaluer le succès reproducteur. Elle reste donc irremplaçable malgré des biais probables dans le calcul du taux de reproduction. De plus, elle fournit un indice d'abondance qui, dans certaines conditions (calibrage réalisé sur le site d'étude), peut être converti en densité absolue.
Ses inconvénients principaux sont :

- *Une efficacité globalement faible du fait du coût élevé de mise en œuvre nécessitant la disponibilité de nombreux participants et d'une faible précision causée par une détectabilité faible de cette espèce.*
- *Une fiabilité réduite par les biais engendrés par une détectabilité dépendante des caractéristiques de l'habitat ou du type d'individu (adultes seuls versus nichées).*
- *Une application difficilement généralisable à tous les habitats, du fait d'une mise en oeuvre problématique dans les sites montagneux à végétation dense.*

IV. 2.d - Méthode des carrés-échantillons et IPPC.

L'idée que l'abondance des signes indirects de présence, laissés par une espèce animale à l'intérieur d'un espace, puisse être utilisée en biologie des populations n'est pas nouvelle. Ainsi, la quantification des fèces ou d'autres indices, est utilisée chez les mammifères pour étudier les modalités d'utilisation de l'habitat ou calculer des indices d'abondance. Des exemples de ces études

sont disponibles chez les ongulés (Collins & Urness 1979, Collins & Urness 1981, Collins & Urness 1984, Hone 1988), les lagomorphes (Newey *et al.* 2003), les carnivores (Sargeant *et al.* 1998, Tuyttens *et al.* 2001, Wilson & Delahay 2001), les rongeurs (Delattre *et al.* 1990, Hansson 1979). Les dénombrements d'oiseaux font généralement appel à des techniques d'observations directes plutôt qu'à des indices de présence indirects du fait de leur plus grande détectabilité visuelle et/ou auditive. Cependant, les oiseaux terrestres de taille moyenne à grande, laissent sur le terrain des fèces abondants et faciles à découvrir. Ainsi, un indice d'abondance des fèces a été utilisé chez le faisan (McClure 1945). La même démarche a été tenté pour quantifier l'utilisation de l'espace chez des oies (Ower 1971). Les Tétraonidés représentent un autre groupe, souvent difficile à observer sur le terrain mais dont les fèces sont faciles à découvrir et peuvent donc permettre le calcul d'un indice d'abondance ou d'utilisation du milieu à certaines périodes. Ainsi, en Bavière, I. Storch (*com. pers.*) a utilisé le pourcentage d'occurrence des crottes de grand-tétras dans des cercles de 5 m de rayon pour élaborer un indice d'abondance en été. Elle utilise cet indice pour classer différents massifs forestiers selon leur niveau d'abondance en grand-tétras. Cet auteur n'a cependant pas cherché à tester la méthode et notamment à étudier la forme de la liaison entre l'indice "fèces" et d'autres estimations de la densité. En France, Y. Magnani (com. pers.) a utilisé la présence-absence de crottes de tétras-lyre dans des petites surfaces-échantillons pour évaluer l'intensité d'utilisation entre des zones de gestion expérimentales (contrôle de la végétation arbustive) et des zones témoins, non modifiées.

Dans le cas de la Gélinotte des bois, il n'existe pas de méthode disponible utilisant les fientes pour construire un indice relatif d'abondance. Dans le Jura, Desbrosses (1987) a réalisé des transects en hiver en notant tous les indices de présence (fientes, traces). Il considère que les traces dans la neige sont les indices les plus faciles et rentables à recueillir et donc que les transects doivent être réalisés après une chute de neige. Compte-tenu des aléas climatiques et de l'influence de la structure de la végétation et de la qualité de la neige sur le comportement piéteur de la gélinotte, cette façon de procéder nous semble difficile à appliquer et à interpréter et demande une grande disponibilité.

Dans ce travail, nous proposons donc une méthode nouvelle basée sur la recherche des fèces. La mise au point du protocole final, à savoir la recherche des indices sur des placettes circulaires(IPPC), est le résultat d'ajustements successifs.

Le protocole final qui a été retenu, propose la recherche des fientes dans des cercles de superficie croissante (maximum 20 m de rayon). Compte tenu du temps de prospection bien moindre que celui des carrés-échantillons et de la prise en compte uniquement des fientes de printemps, ce protocole présente l'avantage :

1. De permettre la réalisation d'un nombre important de relevés, augmentant ainsi la précision et la sensibilité de la méthode.
2. De limiter le temps d'attention nécessaire pour couvrir une unité d'échantillonnage, ce qui facilite la standardisation et réduit donc le biais observateur.
3. De ne pas nécessiter le marquage sur le terrain des limites de chaque unité d'échantillonnage, coûteux à réaliser.
4. De diminuer le risque de saturation de l'indice d'abondance à forte densité. La petite taille de la placette diminue la probabilité qu'une fiente soit présente dans la placette ce qui rend

l'indice plus sensible à une véritable augmentation du nombre d'individus au-dessus d'un certain seuil de densité (5 couples/100 ha ?)

Enfin, les problèmes posés par une répartition agrégative des fèces qui altère la relation fréquence – abondance (Frelin 1982), sont probablement atténués au printemps en comparaison de la période hivernale. Au printemps, après la fonte de la neige, les gélinottes s'alimentent au sol de plantes herbacées réparties assez uniformément, ce qui conduit à une répartition plus régulière des indices dans le territoire. En hiver, les gélinottes se concentrent plus volontiers sur des micro-habitats particuliers (site de dortoir nocturne, de nourrissage dans les arbustes feuillus). Le fait que l'augmentation de l'indice d'abondance semble déjà fléchir quand la surface échantillon dépasse 700 m^2, renforce cette hypothèse. Ceci suggère que N placettes de 15-20 m de rayon, implantées au hasard à l'intérieur d'un domaine vital occupé, auront la même probabilité d'être positives, ce qui devrait diminuer le coefficient de variation de l'indice.

Pour conclure, ce nouveau protocole IPPC, semble constituer une alternative intéressante aux autres techniques utilisées jusqu'à maintenant.

- La méthode est bien standardisée et relativement aisée à mettre en oeuvre dans des habitats variés.
- Sa fiabilité est probablement élevée avec un faible biais observateur pour peu que ces derniers soient correctement formés au préalable.
- Sa sensibilité aux variations d'abondance réelle est probablement bonne au moins dans les valeurs moyennes de la fréquence (entre 20 et 80% ?).
- Elle pourrait être plus sensible que les autres techniques dans le cas de populations à faibles densités (< 2 couples/100 ha), à condition que le maillage de l'échantillonnage soit suffisamment dense pour que des points tombent obligatoirement dans un secteur fréquenté [7].

Nous pensons que l'IPPC devrait pouvoir être utilisé pour répondre aux deux objectifs classiquement attribués aux suivis : le diagnostic local du niveau d'abondance qui permet des comparaisons inter-sites, et la mesure des tendances inter-annuelles sur un même site.
Bien que les méthodes indiciaires soient, d'une façon générale, mieux adaptées au suivi des tendances qu'à la comparaison inter-sites (Wilson & Delahay 2001), nous pensons que des comparaisons inter-sites par l'IPPC restent valables si la couverture végétale au sol est semblable et de nature à faciliter la découverte des fèces.

Toutefois, il faut souligner une limite probable d'application de la méthode dans le cas des habitats à couvert sous-arbustif dense (éricacées, rhododendrons). La difficulté de découverte des fientes dans ce type de végétation devrait conduire à une forte réduction de la précision (diminution de la

[7] A faible densité, le rappel est supposé être moins efficace du fait de la faible excitation des mâles et du risque de manquer les rares oiseaux présents du fait des aléas d'échantillonnages. Le problème est le même avec la battue dans les habitats denses, où la probabilité de détection est faible. En Finlande, les transects linéaires (battue d'une personne) réalisés dans des secteurs abritant pourtant 5 couples de gélinottes / 100 ha, ne permettaient pas de lever un seul oiseau (Pakkala *et al.* 1983).

probabilité de découverte des fèces présents) et une forte augmentation du biais observateur, pour les placettes concernées.
De plus, la liaison entre l'indice IPPC et la densité réelle, demande encore à être précisée. Les simulations réalisées sont une première approche qui demande à être confirmée par des études de terrain (voir propositions de test dans les perspectives de recherche).

Nous proposons les recommandations suivantes de mise en œuvre de l'IPPC :

- Réaliser un minimum de 50 ou mieux 100 points, répartis uniformément sur une grille dont l'origine est tirée au hasard.
- Choisir des massifs forestiers couvrant plusieurs centaines d'ha, soit au minimum 100 ha dans le cas de population dense ou mieux 300-500 ha ce qui permet de prendre en compte une population de taille suffisante et augmente l'indépendance des points (diminution de la corrélation spatiale).
- Effectuer les relevés après la fonte de la neige au printemps, mais avant que la pousse de l'herbe du sous-bois masque le sol, soit une durée de prospection d'environ 1 mois comprise entre le 15 mars et le 15 mai, selon les sites (altitude) et les années (niveau d'enneigement).
- Prospecter le cercle en tournant autour du centre pour couvrir progressivement l'ensemble de la surface jusqu'à 20 mètres de rayon.
- Classer les fèces trouvés en 3 classes d'âge : frais (moins d'une semaine), récents (moins d'un mois), et vieux (crottes d'hiver).
- Prospecter jusqu'à la découverte de la première fiente fraîche ou récente et noter la distance entre sa position et le centre du cercle. En cas de découverte des fientes d'hiver, noter la présence mais continuer la prospection jusqu'au 20 mètres de rayon.

Un échantillon de 100 placettes devrait demander de trente à cinquante heures, soit 4 à 7 jours de travail, selon l'abondance locale de l'espèce et la densité de l'échantillonnage.

IV. 3 - Propositions pour un suivi régional

Le suivi des tendances régionales (n x 1000 km^2) d'une population répond à plusieurs objectifs :

- Un objectif de gestion afin de disposer de données démographiques à une échelle spatiale qui correspond à celle des prises de décision réglementaire et administrative (statut de protection, élaboration de plan de chasse au niveau départemental, niveau de vulnérabilité).
- Un objectif de connaissances scientifiques qui demande des informations à une échelle spatiale concordante avec celle des mécanismes biologiques responsables des fluctuations observées [8].

Comme il s'avère impossible d'estimer les populations en dénombrant de telles surfaces, il est nécessaire d'échantillonner sur des unités plus réduites. Tout le problème réside dans les possibilités d'extrapoler à l'échelle régionale, les résultats obtenus à l'échelle locale.
Deux approches sont envisageables (Ellison *et al.* 1994) :

IV. 3.a - Les sites de références

Il s'agit de territoires de référence relativement grands pour permettre une estimation pertinente des tendances démographiques locales (plusieurs centaines d'ha pour les Tétraonidés). Le problème est que le coup élevé du suivi limite le nombre de sites de référence possibles et donc la possibilité d'extrapoler. En France, sous l'égide de l'Observatoire des Galliformes de Montagne (O.G.M.) qui regroupe les organismes concernés par la gestion des galliformes de montagne et de leurs habitats, cette démarche a été choisie pour suivre les tendances démographiques de 6 espèces de galliformes présentes dans les massifs alpin et pyrénéen (Grand-tétras, Tétras-lyre, Lagopède alpin, Gélinotte des bois, Perdrix bartavelle et Perdrix grise de montagne). Pour la Gélinotte, outre les suivis effectués dans le présent travail dans les Alpes de Haute Provence et qui sont intégrés au réseau OGM, 3 autres sites dans les Alpes : Vuache (Ain), Rioufroid (Haute-Alpes) et Houches (Haute-Savoie), sont suivis depuis 1987 par la méthode du rappel (Huboux *et al.* 1994).
Par ailleurs, 3 ou 4 sites de 500 - 1000 ha sont régulièrement comptés en battue dans le Massif jurassien, massifs du Risoux (39), Risol (25), Champfromier (01) et anciennement Mignovillard-Haute-Joux (39), (Desbrosses 1996, Leclercq 1988, Leclercq *et al.* 1997 et données non publiées issues de : B. Leclercq et M. Montadert (Groupe Tétras Jura), ONCFS, SDG de l'Ain et P. Lonchamp, Fédération Départementale de Chasseurs du Jura). Mais, outre que ces comptages demandent de nombreux participants motivés, ils sont difficilement réalisables dans les boisements moins accessibles du massif alpin.
Les données démographiques obtenues sur ces sites jurassiens montrent que l'extrapolation à l'ensemble du Massif jurassien des tendances observées sur un petit nombre de sites, semble aléatoire. Malgré des habitats relativement similaires (hêtraie-sapinière-pessière montagnarde entre

[8] Ainsi, le monitoring mis en place sur la totalité du territoire finlandais à partir des "triangle-census", a permis de tester l'influence de différents facteurs de l'environnement (disponibilité, qualité et organisation spatiale des habitats, densité des prédateurs) à différentes échelles spatiales. Il a montré en particulier que le succès reproducteur des Tétraonidés était influencé par la densité des prédateurs généralistes, elles-mêmes influencée par la structure paysagère à une échelle spatiale supérieure à 100 km2 (Kurki *et al.*1997, Kurki *et al.* 2000).

1000 et 1300 m d'altitude) et leur relative proximité (de 10 à 40 km), le succès reproducteur mesuré par l'âge ratio lors des battues ou les changements de densité d'une année sur l'autre, montrent d'importantes disparités entre les différents sites, la même année. Ainsi, une simple interpolation spatiale des résultats obtenus localement semble très risquée du fait du faible nombre des sites de mesures.
Une approche complémentaire serait de construire un modèle d'habitat prédictif ("Habitat Suitability Index Model") de la probabilité de présence ou de l'abondance de l'espèce à partir des descripteurs du milieu (Aberg *et al.* 2003, Boone & Krohn 2000, Boyce & McDonald 1999, Donovan *et al.* 1987, Fattebert *et al.* 2003, Fleury 1995, Meyer *et al.* 1998, Miller *et al.* 2000, Montadert *et al.* 1993, Storch 2002, Wiggers *et al.* 1992). Ces modèles d'habitat nécessitent une bonne connaissance de la nature, de la répartition spatiale et de l'impact des facteurs du milieu qui contrôlent les paramètres démographiques. Cette connaissance est actuellement insuffisante pour appliquer ce type de modèle aux populations de gélinottes de l'arc alpin français.

IV. 3.b - Le sondage avec de nombreux sites échantillons

Ellison *et al.* (1994) proposent l'implantation de nombreux sites d'une cinquantaine d'hectares après une stratification des habitats potentiels, à la manière du suivi national effectué pour la bécasse en France.
Le problème principal de cette démarche, réside dans l'élaboration de la stratification. Une simple stratification basée sur la cartographie des boisements entre 700 et 1800 m d'altitude (frange attitudinale dans laquelle sont rencontrées la plupart des populations de gélinottes en France), représenterait des centaines de milliers d'ha à échantillonner avec potentiellement de grandes disparités d'abondance locale de l'espèce. En effet, la structure et la composition des boisements sont largement dépendants dans notre pays des pratiques sylvo-pastorales passées, elles mêmes dépendantes de multiples facteurs susceptibles de changer sur de courtes distances (nature de la propriété, type de gestion sylvicole, densité des infrastructures, pratiques agricoles, etc …). Ainsi, la strate "forêt" englobera sous un même type, une grande diversité d'habitats boisés et donc une grande disparité d'abondance locale de la gélinotte.

Le deuxième problème réside dans le choix de la méthode de comptage. Compte tenu des remarques précédentes, la battue et la méthode du rappel semblent peu appropriées. Les deux méthodes risquent d'être peu fiables pour les populations à faibles densités, situation fréquemment rencontrée en France. La battue posera des problèmes de mise en œuvre et d'interprétation des résultats dans les massifs peu pénétrables (fortes pentes, densité du couvert). Les résultats du rappel sur une petite superficie seront peu fiables du fait du faible nombre de postes réalisés. Ainsi, nous penchons plutôt pour le choix de la méthode des points-échantillons.
Nous proposons qu'un minimum de 50 points et idéalement 100 points-échantillons soient réalisés pour chacun des sites échantillonnés d'une superficie forestière de 100 à 400 ha, ce qui nécessiterait de 2 à 7-8 jours de travail en fonction de l'abondance locale de l'espèce et de la pression d'échantillonnage choisie.
Un certain nombre de ces sites seraient implantés au sein d'une région de quelques centaines de km^2 présentant une certaine homogénéité géomorphologique et bio-climatiques. A l'intérieur de cette

région naturelle, une deuxième stratification pourrait être effectuée sur la base des types de boisements tels qu'ils sont définis et cartographiés par l'Inventaire Forestier National. On éliminerait ainsi une partie de la variabilité d'abondance en identifiant des grands types de boisements en fonction des essences dominantes de la futaie (par exemple les boisement dominés par les résineux et ou par les feuillus) et en échantillonnant séparément ces différents types de peuplement.

Dans ces strates, le choix doit être fait entre :

- tirer aléatoirement, chaque année un certain nombre de sites,
- ou, sélectionner définitivement les sites qui seront alors prospectés chaque année.

La première solution présente l'avantage de couvrir au cours du temps, une plus grande part de l'habitat potentiel de la zone naturelle et donc, après quelques années, d'avoir un meilleur aperçu de la variation spatiale des densités locales. Elle présente l'inconvénient de rendre plus difficile l'évaluation des tendances qui devront être réalisées en intégrant l'ensemble des sites. De plus, elle implique chaque année de fixer l'emplacement des sites et demande donc un temps d'organisation supplémentaire.

Le choix du nombre de sites à compter dépendra bien sûr des moyens disponibles. Il reste cependant difficile de fixer un nombre à priori, sans évaluation de la variabilité inter-sites à l'intérieure de la région naturelle. Dans l'idéal, la phase de test devrait être l'occasion d'échantillonner un grand nombre de sites pour caractériser cette variation et d'étudier les facteurs susceptibles de l'influencer, afin, dans un deuxième temps, d'optimiser le plan d'échantillonnage.

V - Conclusion

Cette revue des techniques de comptage de Gélinotte des bois a permis d'évaluer l'intérêt des différentes techniques de dénombrements.

Les principaux résultats sont :

1) Un intérêt limité de la méthode des quadrats, seulement applicable à des études ponctuelles.

2) Une remise en question de l'intérêt de la méthode du rappel comme technique fiable (sans biais) et efficace (bon rapport coût/précision) en France pour dénombrer et suivre les tendances des populations de gélinottes dans toutes les conditions de milieu et de densités rencontrées.

3) Une application de la battue limitée aux populations suffisamment denses (>2 couples/100 ha ?), et occupant des habitat aisément pénétrables.

4) La proposition d'une nouvelle méthode dite Indice de Présence sur Placettes Circulaires : IPPC, basée sur la récolte des fèces au printemps.

Chapitre II
L'expansion de la Gélinotte des bois dans le sud-est des Alpes françaises

I - Introduction

Afin de mieux comprendre le phénomène de colonisation du sud-est des Alpes françaises par la Gélinotte des bois, nous avons tenté :

- de quantifier l'évolution des boisements depuis 2 siècles,
- de reconstituer la chronologie de l'expansion de la Gélinotte dans le département des Alpes de Haute Provence et les départements voisins (Alpes maritimes et Var).

L'objectif est d'effectuer un diagnostic empirique de l'évolution des habitats forestiers disponibles pour la gélinotte au cours des deux derniers siècles et de les mettre en parallèle avec la dynamique spatio-temporelle de l'expansion de l'aire de répartition.
La comparaison de la dynamique spatio-temporelle du reboisement et de la répartition de la Gélinotte aboutie à la proposition d'un modèle d'expansion.

II - Evolution du couvert forestier dans le Sud-est des Alpes françaises à partir de l'étude de 3 secteurs du département des Alpes de Haute Provence

II. 1 - Matériel et méthodes

Nous avons choisi de quantifier le couvert boisé dans 3 secteurs particuliers des Alpes de Haute-Provence :

- La rive gauche de la vallée de l'Ubaye en amont du barrage de Serre-Ponçon.
- Le massif des Monges entre Seyne-les-Alpes et La Javie. Ce secteur englobe la commune d'Auzet où a été effectuée une grande partie du suivi des gélinottes équipées d'émetteurs.
- La haute vallée du Verdon entre Colmar au nord et St André-les-Alpes au sud.

La quantification du couvert forestier a été réalisée à 4 périodes distinctes à l'aide des documents suivants :

- Fin du 18ème siècle à l'aide de la Carte de Cassini. La cartographie complète de la France au 1/80 000ème de Cassini, disponible sur CD-ROM en format image non géoréférencé a été obtenue auprès de L'Institut Géographique National (IGN). La cartographie des boisements a nécessité de transposer visuellement et manuellement les contours des boisements sur un fond géoréférencé. Compte tenu des différences et des distorsions d'échelles et des problèmes de lisibilité des graphismes, des erreurs ont très probablement été commises durant la transposition. Cependant, nous pensons que l'importance des boisements et leurs positions approximatives sont globalement respectées. Les 3 secteurs ont été décrits.

- Fin du 19ème siècle (1859-1860) à l'aide des cartes d'état major couleur au 1/40000ème. La cartographie des boisements a été réalisée en digitalisant un calque où avaient été préalablement reportés les contours des boisements. Cette image a été ensuite géoréférencée et importée dans le SIG. Seul le massif des Monges a été décrit de cette façon.

- Milieu du 20ème siècle à l'aide de la première campagne de photographies aériennes noir et blanc (1946). Cette période ne concerne qu'une partie du massif des Monges, autour du village d'Auzet. Une cartographie n'a pas été réalisée, mais une comparaison visuelle de 4 sites autour du village avec pour chacun, la photographie de 1948 et celle de 2000, est présentée afin d'illustrer la dynamique forestière des 50 dernières années.
- Fin du 20ème siècle (actuel) à l'aide de la cartographie numérique et géoréférencée, réalisée par l'Inventaire Forestier National (IFN). Les 3 secteurs ont été décrits.

Les mesures suivantes ont été réalisées pour les 3 périodes ayant fait l'objet d'une cartographie :
- Taux de boisement : % de la zone d'étude constituée de boisements fermés qui regroupent tous les boisements quelque soit leur composition (feuillu, résineux ou mixte). Une quantification des boisements lâches ou clairsemés est aussi disponible pour la cartographie actuelle.
- Le nombre, la taille et les distances entre les boisements ont été calculés.
- Un indice de connectivité des boisements a été calculé pour les 3 secteurs et pour les périodes fin 18ème siècle et actuelle. Après avoir positionné un semis régulier de points selon une grille de 1 km de côté, nous avons examiné toutes les liaisons entre couples de points juxtaposés dont au moins un des deux points est forestier, en comptabilisant manuellement :
    - les couples de points forestiers reliés par une couverture forestière continue et
    - les couples de points constitués d'un point de nature différente (forêt dense et autre habitat) ou de deux points forestiers séparés par un milieu ouvert ou semi-ouverts (broussailles, forêts clairsemées).

L'indice de connectivité (en %) est égal au nombre de liaisons forestières continues rapporté à l'ensemble des liaisons examinées.

II. 2 – Résultats

II. 2 a - Comparaison des boisements sur trois secteurs des Alpes de Haute-Provence Monges, Ubaye, Haut-Verdon, à la fin du 18ème siècle et la fin du 20ème siècle.

Les superficies décrites dans les trois secteurs sont : Monges : 20225 ha, Ubaye : 25043 ha Haut-Verdon : 32482 ha, soit un total de 77750 ha.

Les 3 types de végétation (milieu ouvert, végétation clairsemée et forêt fermée) sont facilement identifiables pour la végétation actuelle. Par contre, le type forêt clairsemée n'est pas clairement interprétable à partir du graphisme des cartes de Cassini. Cependant, dans le Haut-Verdon, d'importants secteurs présentent un graphisme plus lâche que celui de la forêt dense. Ces zones ont été classées en boisements clairsemés ou en broussailles dans la figure II-1. Ce type de graphisme n'a pas été clairement retrouvé dans les 2 autres secteurs.

Les tableaux II-1a & b présentent différentes mesures quantifiant l'importance et la fragmentation du couvert boisé aux deux périodes d'étude.

Tableau II-1a : Comparaison de la superficie total des boisements, du taux de boisement, de la taille moyenne et maximum des unités boisées, dans trois secteurs des Alpes de Haute-Provence à la fin du 18ème et 20ème siècle.

	Superficie boisée et % de la superficie totale		Superficie moyenne des unités boisées		Superficie de l'unité boisée continue la plus grande et (% de cette unité sur le total boisé)	
	Fin 18ème S.	Fin 20ème S.	Fin 18ème S.	Fin 20ème S.	Fin 18ème S.	Fin 20ème S.
Monge	3623 ha 18%	10306 ha 51%	139 ha	396 ha	859 ha (24%)	8347 ha (81%)
Ubaye	2025 ha 8%	12352 ha 49%	96 ha	561 ha	824 ha (41%)	11206 ha (91%)
Ht-Verdon	1926 ha 6%	17341 ha 53%	175 ha	469 ha	773 ha (40%)	11952 ha (69%)

Tableau II-1b : Comparaison des distances moyenne et maximum entre les boisements denses et l'indice de connectivité des boisements, dans trois secteurs des Alpes de Haute-Provence à la fin du 18ème et 20ème siècle.

	Moyenne des distances (m) entre les boisements denses		Distance maximale (m) entre les boisements denses		Indice de connectivité (nb. de liaisons examinées)	
	Fin 18ème S.	Fin 20ème S.	Fin 18ème S.	Fin 20ème S.	Fin 18ème S.	Fin 20ème S.
Monge	646 m	153 m	1730 m	810 m	14% (99)	39 % (264)
Ubaye	1363 m	73 m	5250 m	200 m	13% (61)	45 % (307)
Haut-Verdon	2732 m	169 m	13700 m	1360 m	18 % (66)	45 % (454)

Le taux de boisement est particulièrement faible à la fin du 18ème siècle dans les vallées de l'Ubaye et du Haut Verdon avec respectivement, 8 et 6 % de taux de boisements, alors que dans le secteur des Monges, la forêt couvre 18% de la surface.
Le couvert forestier est fortement fragmenté dans le deux premiers secteurs, avec une faible taille moyenne des unités boisées qui varient de 96 ha (Ubaye) à 175 ha (Verdon) et une distance moyenne inter-boisements, allant de 1363 m (Ubaye) à 2732 m (Verdon).
Avec son taux de boisement supérieur et un isolement plus faible des boisements (distance moyenne inter-massifs : 646 m), le massif des Monges ressort nettement dans cette cartographie. Une zone fortement boisée d'environ 1200 ha, composés de 3 unités très proches, apparaît dans la partie centrale du secteur, à cheval sur les communes de Auzet, Verdaches et Seyne (Fig. II-1). Le massif continu le plus grand dans la vallée de l'Ubaye couvre 824 ha en aval de la vallée (commune de St-Vincent les forts) et 773 ha dans la vallée du Verdon (commune d'Allons).

Deux siècles plus tard, la superficie boisée a beaucoup augmentée, notamment dans l'Ubaye et le Haut-Verdon, conduisant à un taux de boisement semblable dans les 3 secteurs, d'environ 50% (Tab. II-1a, Fig. II-1). Parallèlement, la connectivité des boisements a triplé en moyenne, avec

l'essentiel du boisement constitué d'un seul grand massif continu d'environ 10000 ha. Cette connectivité peut être encore supérieure si l'on intègre dans l'habitat forestier, les boisements clairsemées qui occupent 10 à 22% de la superficie totale. A la fin du 20ème siècle, la matrice paysagère est clairement dominée par les arbres, les milieux ouverts ne représentant que 24 à 40% de la superficie totale (essentiellement pelouses d'altitude et secondairement milieux agricoles de fond de vallée).

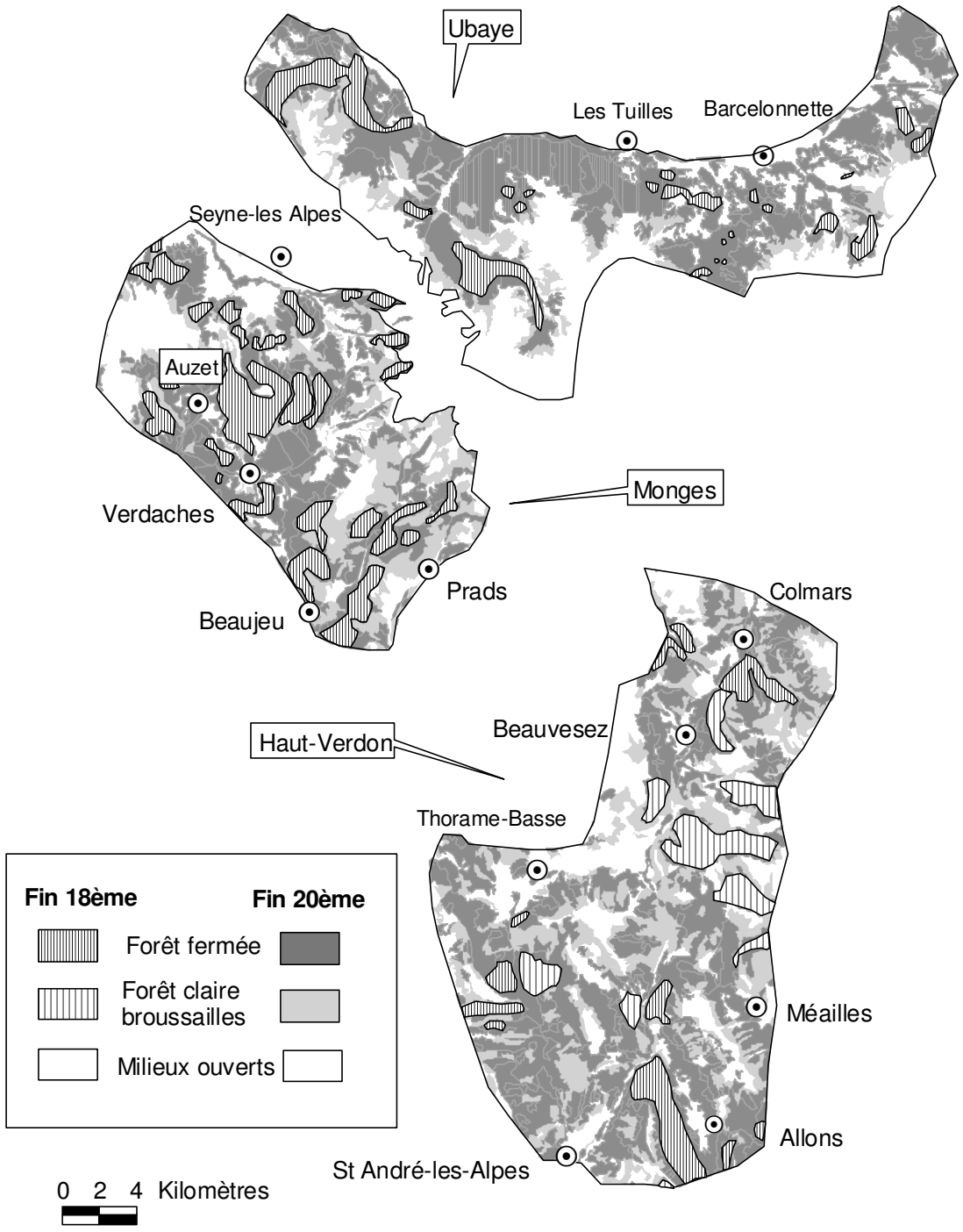


Figure II-1 : Cartographie comparée de la couverture forestière dans 3 secteurs des Alpes de Haute Provence, Ubaye, Monge et Haut-Verdon, à la fin du 18ème siècle (d'après la carte de Cassini) et à la fin du 20ème siècle (d'après l'IFN) (Les zones indiquées comme boisées au 18ème siècle le sont toujours au 20ème).

II. 2 b – Cas particulier du massif des Monges. Détail de l'évolution des boisements à 4 périodes : fin 18ème, fin 19ème, milieu 20ème et fin du 20ème siècle.

Comparaison des boisements du massif des Monges, fin 18ème - fin du 19ème siècle.

L'évolution du boisement du secteur des Monges, où s'est déroulé le travail de suivi par télémétrie des gélinottes, a été analysée plus finement en complétant les descriptions précédentes de la fin du 18 et 20ème siècle, par une cartographie de la couverture boisée à la fin du 19ème siècle et en comparant les premières campagnes de photos aériennes de 1948 avec celle de 2000.

Le tableau II-2 et la figure II-2 illustrent l'évolution du boisement aux trois périodes ayant fait l'objet d'une cartographie. L'augmentation de la couverture a été assez régulière au cours des deux siècles écoulés avec pratiquement un triplement de la superficie boisée dans le secteur des Monges sur l'ensemble de la période.

Tableau II-2 : Evolution du taux de boisement sur le secteur des Monges entre la fin du 18ème et la fin du 20ème siècle.

	Fin 18ème	Fin 19ème	Fin 20ème
Superficie boisée totale	3623 ha	5922 ha	10306 ha
Taux de boisement	18%	29%	51%
	18 au 19ème siècle	*19 au 20ème siècle*	
% d'augmentation du boisement	63%	74%	

Cette évolution conduit a une diminution plus tardive de la fragmentation du boisement (Tab. II-3). Dans un premier temps au cours du 19ème siècle, la taille et le nombre de boisements augmentent mais la matrice forestière est encore discontinue avec une distance moyenne inter-massif encore supérieure à 400 mètres. Cette extrême fragmentation des boisements, isolés dans une matrice déboisée, voire complètement érodée, est bien illustrée par les images issues des archives communales d'Auzet qui montrent les versants sud au dessus du village d'Auzet au tournant du 20ème siècle (Fig. II-7a & b).

Puis à la fin du 20ème siècle, ces différents massifs fusionnent pour ne constituer qu'une seule entité représentant 81% du boisement total.

Tableau II-3 : Evolution de la fragmentation des boisements sur le site des Monges entre la fin du 18ème et la fin du 20ème siècle.

	Fin 18ème	Fin 19ème	Fin 20ème
Nbre d'unités boisées	26	38	26
Taille moyenne des unités boisées	139 ha	156 ha	396 ha
Taille de la plus grande unité boisée	859 ha	2015 ha	8347 ha
et % de cette unité dans le boisement total	24%	34%	81%
Moyenne des distances inter-massifs	646 m	423 m	153 m
Distance maximale en deux massifs	1730 m	1400 m	810 m

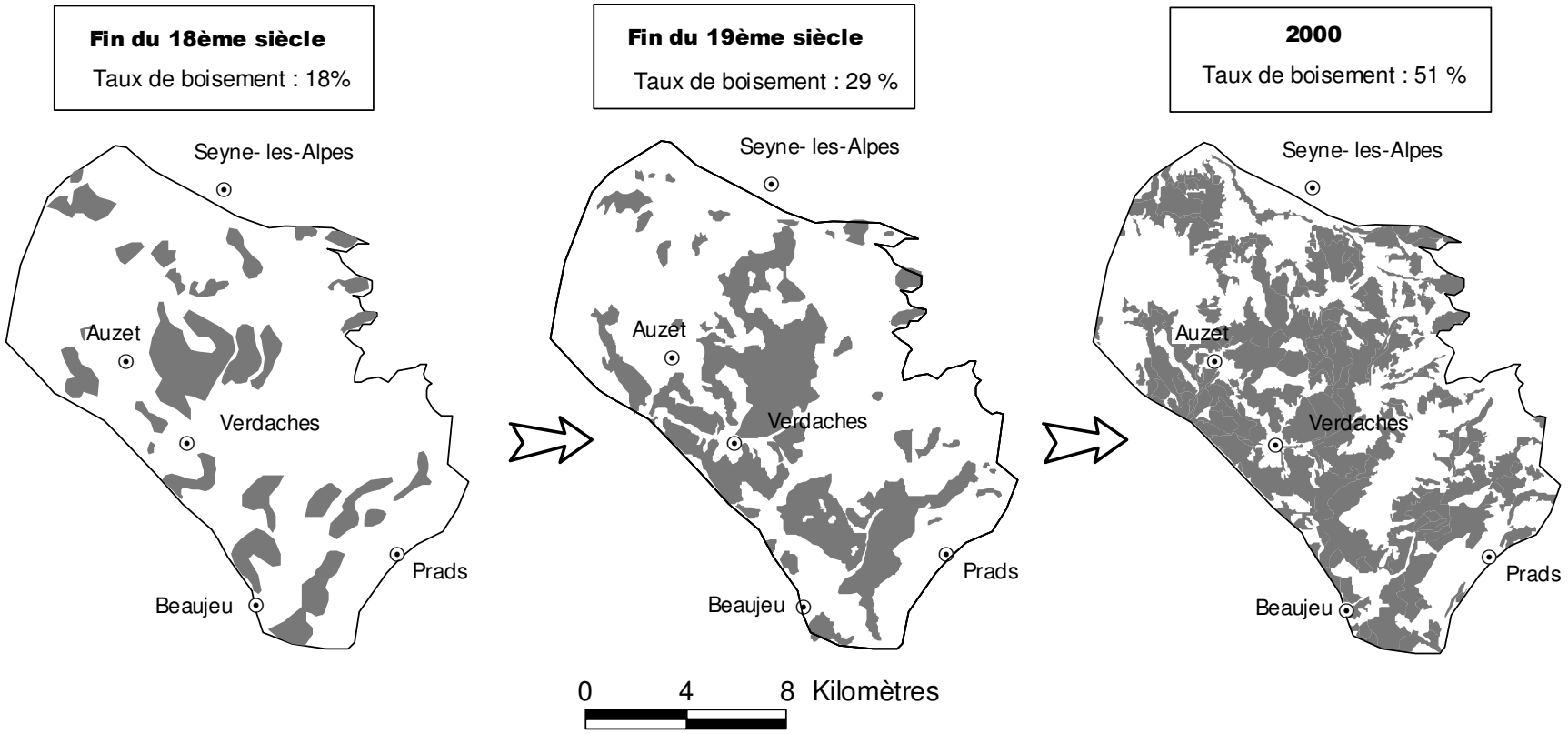


Figure II-2 : Evolution de la couverture forestière sur le site des Monges à la fin du 18ème, 19ème et 20ème siècle

Evolution des boisements entre 1948 et 2000, comparaisons de photos aériennes

Afin de mieux cerner l'évolution du paysage et plus particulièrement des boisements au cours de la période d'implantation de la Gélinotte dans la région, nous présentons une comparaison des photo-aériennes du milieu et de la fin du 20ème siècle. Quatre sites sont comparés : le col du Fanget en limite des communes de Seyne et d'Auzet (Fig. II-3), le secteur de Charcherie et Peyronnière (Fig. II-4), le clos de bouc au-dessus du village d'Auzet (Fig. II-5) et le massif de Sansenu (Fig. II-6).

Afin de mettre l'accent sur les différentes évolutions du couvert végétal observées pendant la période, les notations suivantes sont indiquées en surimpression sur l'image :

- FA, forêt ancienne déjà signalé à la fin du 19ème, voir à la fin du 18ème siècle
- PB, zone de pâtures boisées ou de forêts
- TN, terres nues avec érosion active
- C, zones ouvertes en herbe, pâtures ou prairies de fauches.
- Secteurs délimités par des tirées blancs : zone de pâtures en 1948 colonisées par la forêt en 2000 ; secteurs délimités par des pointillés blancs : zones de pré-bois en 1948 recouvertes de forêts fermées en 2000.

Les chiffres indiqués renvoient au texte. Les étoiles sur les photos aériennes de 2000 positionnent approximativement certains domaines de gélinottes connus pendant la période 1998-2004 sur des secteurs non ou faiblement boisés en 1948.

Secteur du Fanget (Fig. II-3 a & b)

Une nette évolution est visible avec :

1. Le passage de zone de pâtures pratiquement sans arbres (C) en 1948 à un boisement où subsistent quelques petites clairières.
   Ces sites sont actuellement très favorables à l'espèce et certains individus ont été suivis dans ce type d'habitat. La fermeture s'est faite par colonisation simultanée des résineux (Pin sylvestre et Epicéa) et des feuillus (Noisetier, Aubépine, quelques frênes, …). Le point * 2 (Fig. II-4 b) montre une réouverture récente d'une pâture après exploitation des bois et gyrobroyage. Ce site montre actuellement un fort dynamisme du bouleau que le faible pâturage ne peut contenir.
2. Le passage de zones de pré-bois clairsemés (PB) à une forêt fermée en 2000. La gélinotte est actuellement bien implantée dans ce type d'habitat comme l'illustre l'emplacement de certains domaines vitaux. L'examen du boisement actuel montre un remplacement du Pin sylvestre dont la plupart des gros exemplaires ont été coupés (des souches subsistent) par l'Epicéa très dynamique dont le peuplement est composé d'arbres d'une cinquantaine d'années (lecture des cernes sur des souches récentes). La présence de genévriers morts ou moribonds sous la futaie, témoigne aussi de cette dynamique de fermeture. Les feuillus sont encore peu présents dans le sous-étage (sorbiers et bouleaux principalement) et quasiment absents dans l'étage de la futaie.

Les sites de forêts anciennes (FA) ne montrent pas d'évolution visible. Dans ces secteurs le sapin est généralement bien représenté, parfois, très localement, le hêtre (voir * 1 Fig. II-4 a, qui indique l'emplacement d'une petite hêtraie). Les gélinottes fréquentent ces secteurs quand la futaie est suffisamment ouverte par les coupes de jardinage des dernières décennies, ce qui est le cas en général. Toutefois, aucune gélinotte équipée d'émetteur n'a eu le centre de son domaine dans ce type de peuplement si la densité de la futaie était trop importante.

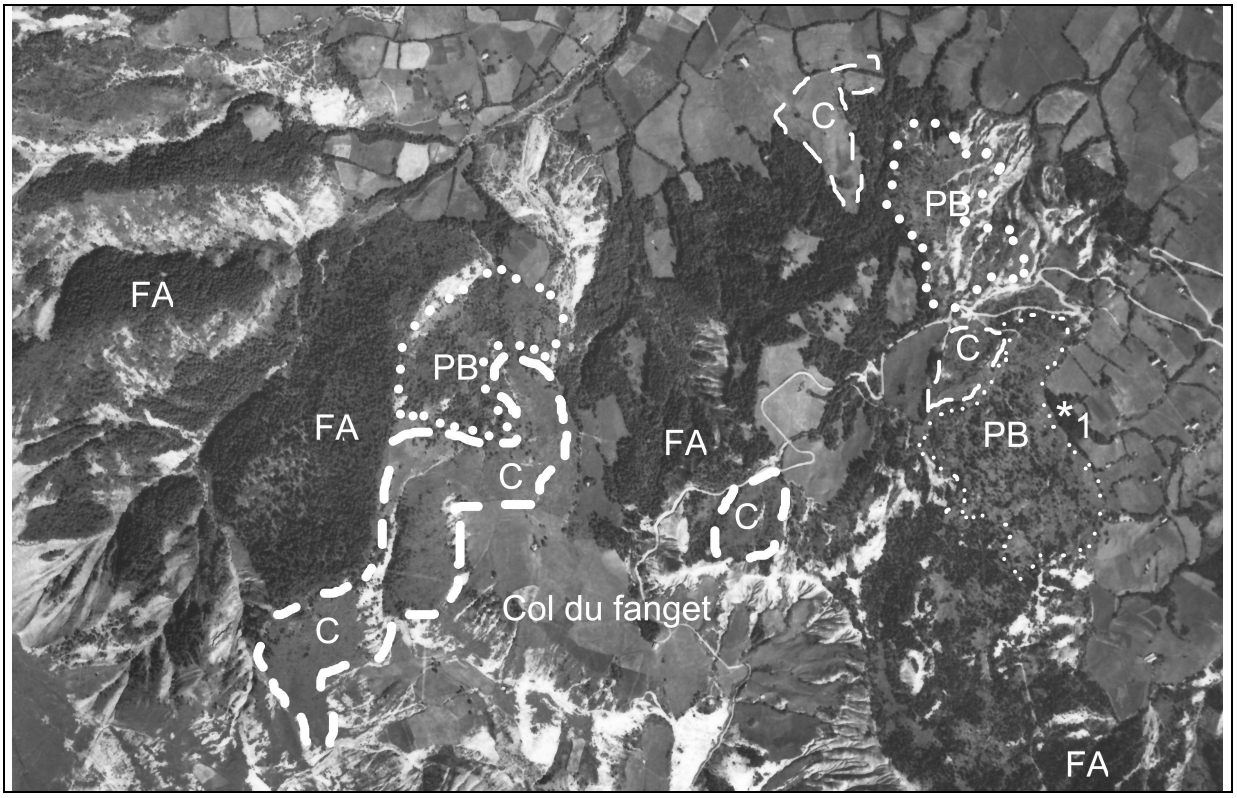


Figure II-3 a: Vue aérienne du col du Fanget en 1948. FA : forêts anciennes, PB : zone de pré-bois et forêts clairsemées parcourues par le bétail, C : pâtures non ou très peu boisées.

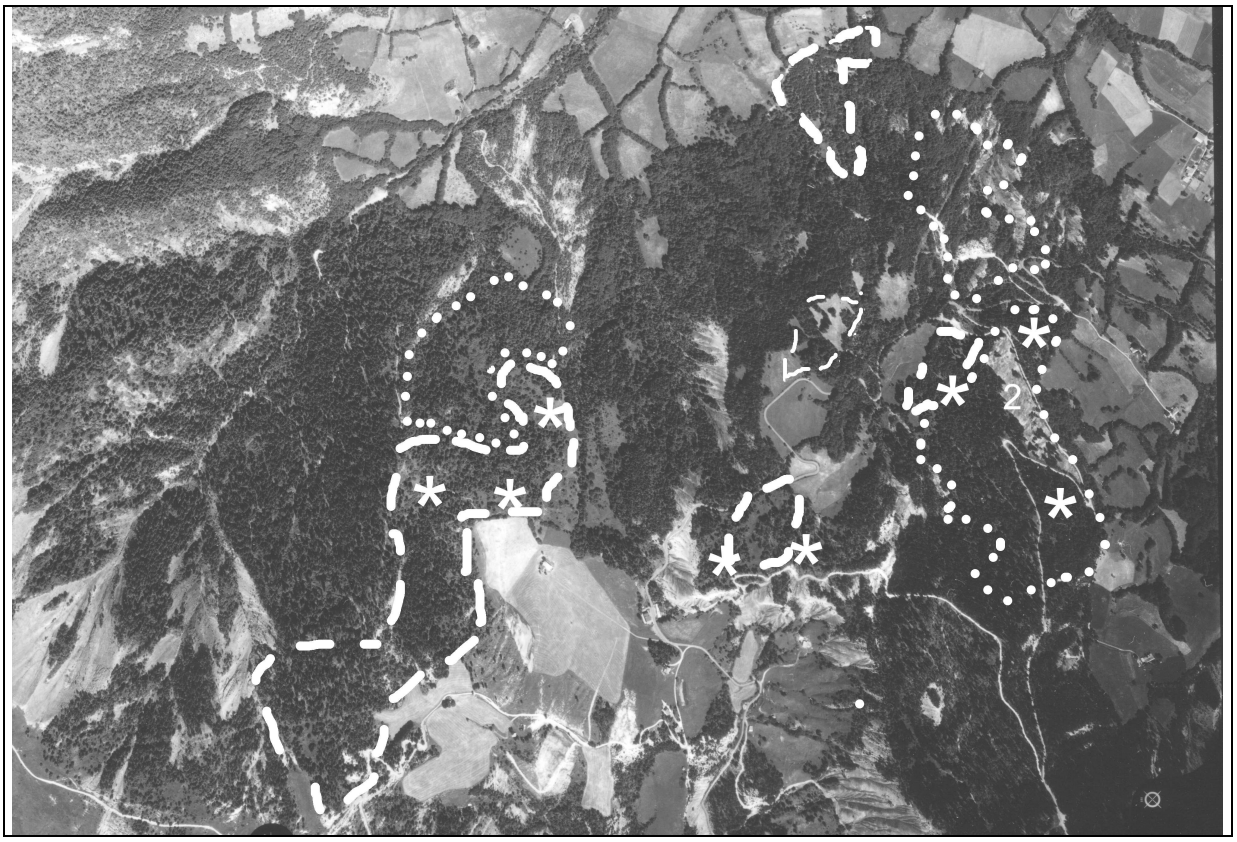


Figure II-3 b: Vue aérienne du col du Fanget en 2000. Etoile : position actuelle de quelques territoires de gélinotte ; 2 : zone récemment déboisée pour le pâturage

Secteur de Charcherie- Peyronnière (Fig II. 4 a & b).

Les évolutions suivantes sont visibles :

1. Le passage d'un pré-bois (PB1) à une forêt fermée. L'aspect de ce secteur en 1948 révèle une coupe forte qui a dû intervenir avant la seconde guerre mondiale. Le trajet du câble utilisé pour le débardage est visible au nord de la zone sur l'image (flèche). Actuellement, quelques gros pins sylvestres, souvent morts ou moribonds attestent du passage d'une pinède claire, à une pessière beaucoup plus dense où le pin sylvestre s'est peu régénéré ces dernières décennies. Les sapins sont rares et les hêtres sont encore absents, mais des semis commencent à être visibles ça et là, montrant que ce stade de pessière est une transition vers la hêtraie-sapinière. Ce secteur est toujours pâturé en fin d'été par des bovins, mais la faible charge pastorale ne peut empêcher la dynamique de fermeture. Ce site de la Peyronnière a fait l'objet d'une description fine de la végétation. Il est actuellement bien fréquentés par la Gélinotte et ce, malgré la rareté des feuillus utilisés pour l'alimentation hivernale (voir chapitre IV). Le site PB2 montre une évolution très rapide et spontanée d'une pâture très peu boisée en 1948 en un boisement actuellement dominé par les pins sylvestres. Compte tenu de la pente et de l'envahissement du sous-étage par les genêts, ce site a perdu pratiquement toute valeur pastorale, bien que le parcours de bovins existe encore.
2. Le rétrécissement, ou la disparition, de clairières dont certaines étaient peut-être fauchées. Cette évolution est bien visible en C1. La fermeture spontanée de ces pâtures est essentiellement le fait de pins sylvestres après l'installation de genévriers. Une image plus récente montrerait une réouverture de ces clairières dans le cadre d'un programme agro-pastorale de restauration du pâturage qui s'est déroulé entre 2001 et 2002.

Les forêts anciennes (FA) ne montrent pas d'évolution sensible à l'exception locale de petits secteurs qui sont manifestement plus clairs suite à l'exploitation forestière associée au pâturage (ex. FA1 en 1948 qui passe à PB en 2000). A noter que les boisements actuels autour de la grande clairière de Charcherie, sont globalement indiqués comme boisés dans les cartes antérieures. C'est cette région qui apparaît la plus forestière sur l'ensemble des 3 secteurs analysés dans les Alpes de Haute-Provence à la fin du 18ème siècle. Le fait que le site PB1 apparaisse plutôt comme un pré-bois en 1948 n'indique probablement pas un boisement récent à cette date mais plutôt la présence d'un stade de forêt clairsemée qui s'est maintenu sur une très longue période grâce aux difficultés d'exploitation qui permettaient le maintien de vieux pins (certains individus ont plus de 200 ans) et grâce à une forte charge pastorale qui empêchait la régénération des ligneux. La présence de quelques rares sapins relativement âgés (>100 ans) dans ce pré-bois confirme la présence ancienne d'une certaine couverture forestière sur le secteur.

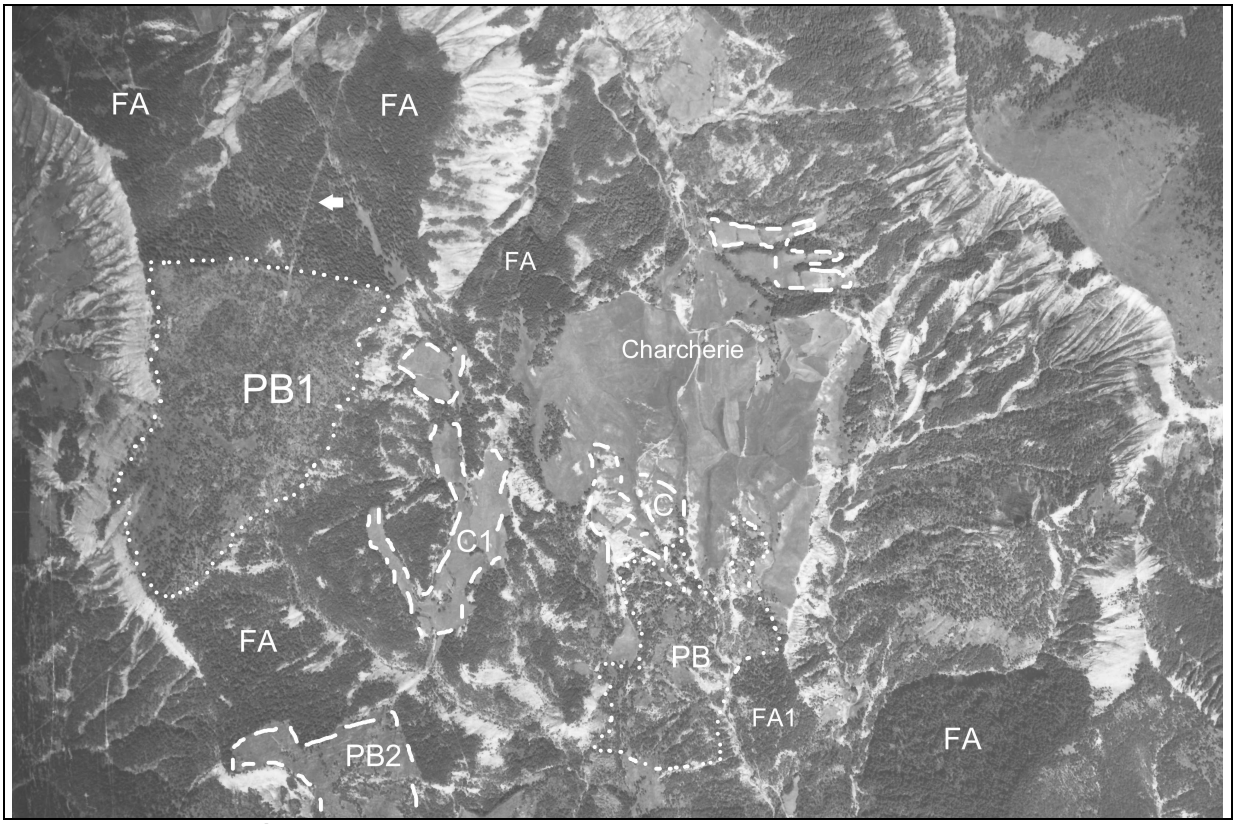


Figure II-4 a : Vue aérienne du secteur de Charcherie en 1948. A gauche : massif de la Peyronnière, PB, secteur de forêts clairsemées (voir discussion dans le texte) ; flèche : trajet du câble de débardage : C : Pâtures ou prairie de fauches. FA : forêts anciennes.

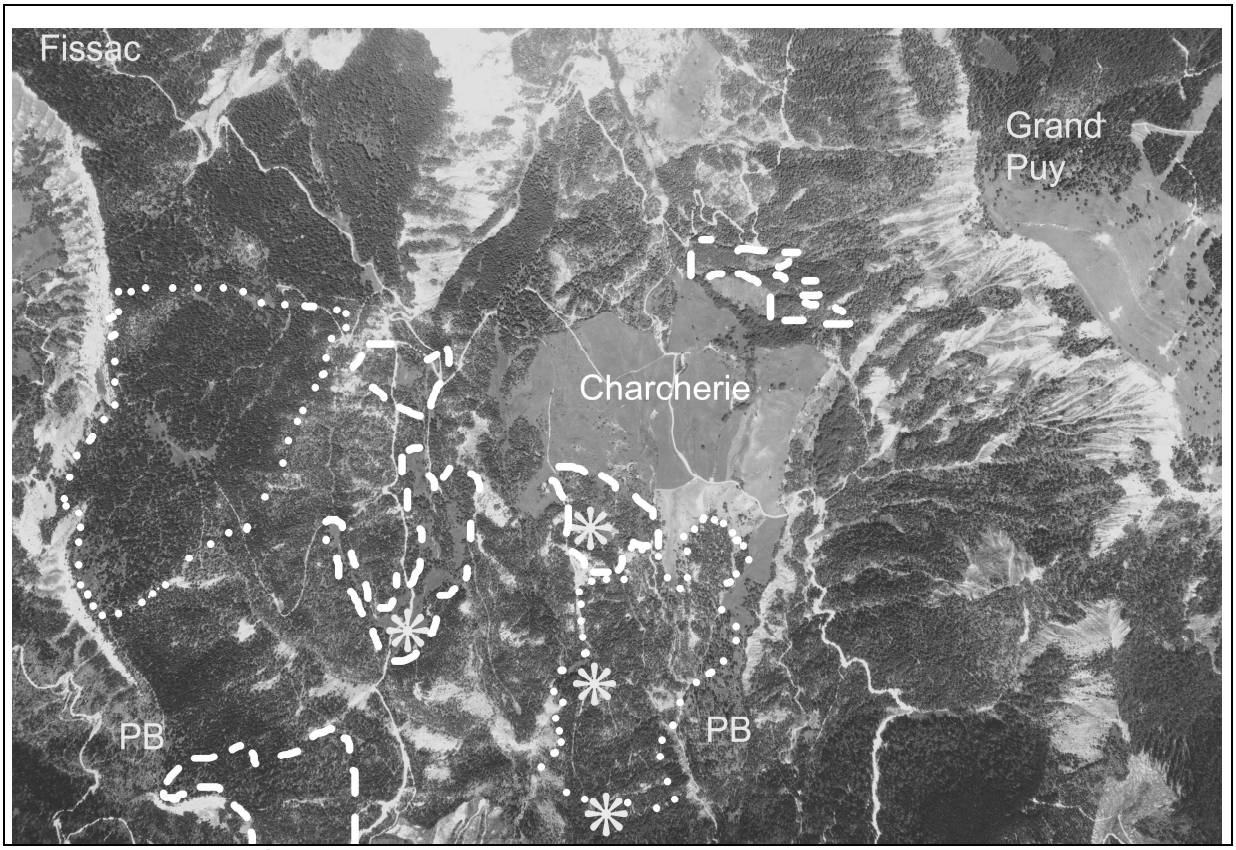


Figure II-4 b : Vue aérienne du secteur de Charcherie en 2000. A droite massif du Grand Puy (tracés des pistes de ski). PB : zone actuelles de forêts claires ou pré-bois, récents (forêts fermées en 1948). ✻ : emplacements actuels de gélinottes dans d'anciennes pâtures ou pré-bois clairs en 1948.

Secteur du clos de bouc et environ du village d'Auzet (Fig. II-5 a & b).

Ce secteur illustre l'évolution importante de certains versants encore très fortement érodés au milieu du siècle, qui sont passés à un stade de pinède claire en une cinquantaine d'années (TN1, Fig. II-5a). Il est spectaculaire de constater que certaines de ces pinèdes sont actuellement occupées par la gélinotte, même en versant sud. La zone actuellement déboisée (mais non érodée) sur le versant sud-est du clos de bouc (C, Fig. II-5b), résulte d'un incendie au début des années 90 qui a détruit une des rares plantations de pins noirs de la commune d'Auzet. La recolonisation des landes à éricacés sur le versant nord du clos de bouc par les pins et les mélèzes est aussi notable pendant la période, illustrant l'origine antropique mais probablement très ancienne, de ces "Alpages" (C., Fig. II-5 a).
Les sites TN 2 montrent que le caractère très fortement érosif de certains sols (sols marno-calcaires, appelés localement "robine"), a empêché localement l'installation spontanée de la forêt. Des campagnes de reboisements à l'aide d'Aulne blanc (*Alnus incana*) ont été conduites ces dernières années pour stabiliser ces sols. A noter que ces pentes dénudées de plusieurs dizaines de mètres de larges, ne constituent pas actuellement des barrières aux déplacements des gélinottes qui les survolent régulièrement pendant les phases d'erratisme et de dispersion post-natale (obs. pers.). Le petit bois indiqué FA1 (Fig. II-5a) illustre un cas de fragment boisé très ancien puisqu'il est déjà indiqué sur la carte de Cassini. Il est constitué d'un taillis vieilli de hêtre sur une forte pente, inexploité depuis des dizaines d'années (absence de pistes) mais qui devait autrefois servir de source de bois de chauffage pour les habitant du village.
Les zones forestières qui apparaissent plus en clairsemées en 2000 qu'en 1948 dans le coin inférieur droit de l'image résultent d'un important chablis de neige lourde suivi d'une exploitation des bois en 1994.

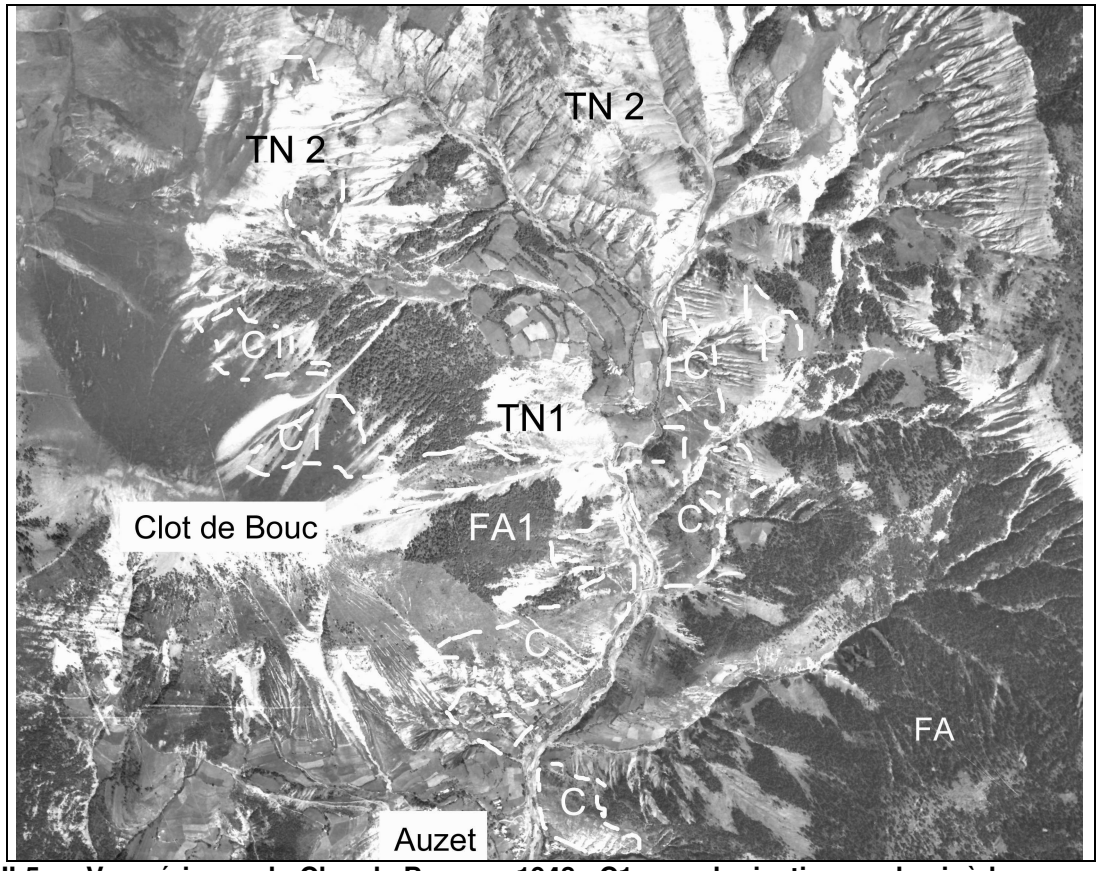


Figure II-5 a : Vue aérienne du Clos de Bouc en 1948 : C1 : recolonisation par la pinède sur lande à myrtilles., TN1 : zone d'érosion fortement revégétalisée en 2000. FA1 : hêtraie ancienne. TN2 : zone d'érosion encore active en 2000.

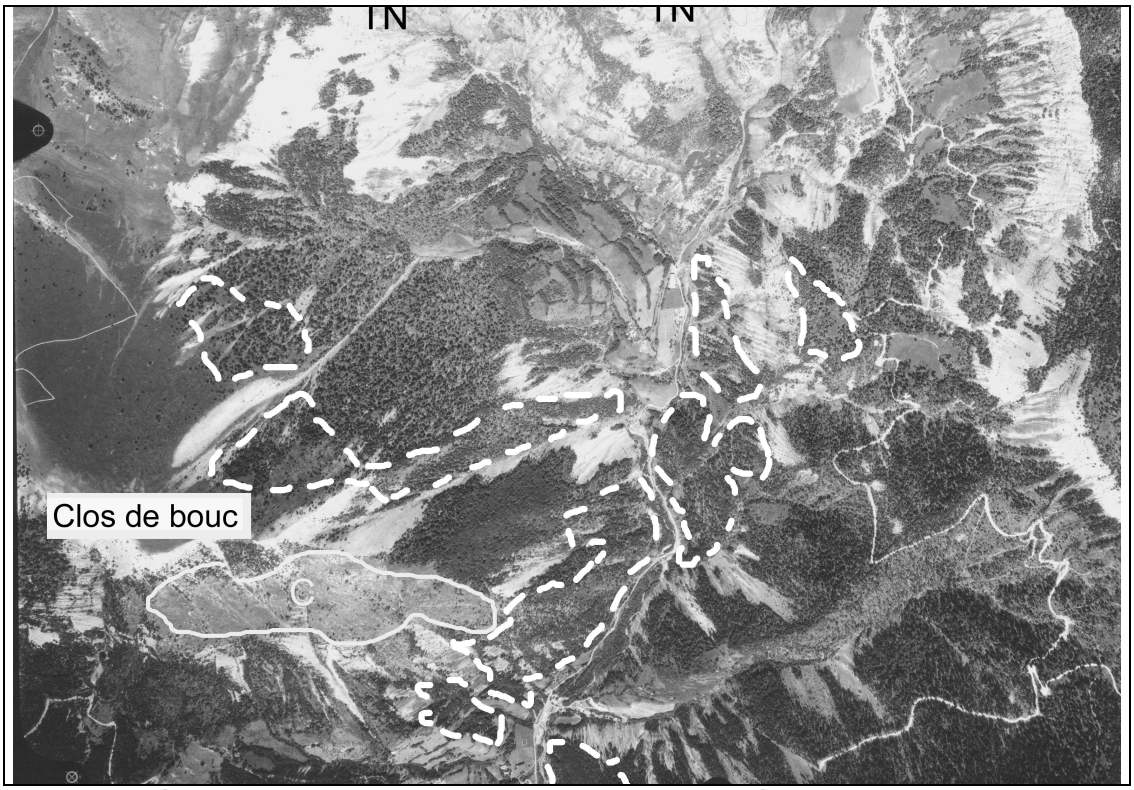


Figure II-5 b : Vue aérienne du Clos de Bouc en 2000. C : lande après incendie d'une plantation de pins noirs en 1992. TN : zones d'érosion encore actives en 2000 avec quelques petits bosquets de pins pionniers

Secteur de Sansenu (Fig. II-6 a & b).

Ce massif et ses environs bien que déjà partiellement boisés dès la fin du 18ème siècle, montrent cependant la poursuite du processus de fermeture spectaculaire au cours des cinquante dernières années. Les pâtures et prairies de fauche de ce secteur apparaissent maintenant enclavées dans une matrice forestière fermée, alors que les limites étaient beaucoup moins franches en 1948 du fait de la forte représentation des pré-bois pâturés.
Les changements suivants sont observables :

1. La fermeture des clairières sommitales bien visibles en 1948 qui ont maintenant pratiquement disparu (C1). La clairière visible sur l'image de 2000 correspond à une réouverture récente par gyrobroyage d'une zone déjà fortement enfrichée (Aubépine, Noisetier, Bouleau). A noter que le terme de Sansenu résulte d'une déformation du terme "champ chenu" écrit comme tel sur la carte de Cassini et probablement mal retranscrit lors du dressage des cartes d'état-major. Il désignait à la fin du 18ème siècle, l'emplacement d'habitations (probablement temporaires) à l'emplacement de cette clairière. Ces habitations étaient encore signalées sur la carte d'état-major, mais elles étaient déjà ruinées en 1948. Quelques soubassements en pierre sont encore visibles actuellement.
2. La fermeture du versant sud, pratiquement nu en 1948 (C2, Fig. I-6 a), qui est actuellement entièrement boisé par une chênaie-hêtraie mélangée de Pin sylvestre. Il faut toutefois souligner qu'un incendie a touché ce versant dans les années 40 quelques temps avant la prise de la photo. Il était donc probablement déjà fortement boisé comme l'indique la carte d'état-major à la fin du 19ème siècle. Ce versant est actuellement fréquenté par la gélinotte. A noter que les premières observations personnelles de gélinotte par le Maire de la commune, Roger Izoard ont été réalisées au début des années 70 sur la crête de ce massif recouverte à cette époque d'un pré-bois de pin sylvestre encore pâturé par des bovins.
3. Le passage de boisements clairsemés en 1948 à la forêt fermée : PB1 indique le lieu de parcours du bétail entre le bas du massif de Sansenu et les pâtures sommitales. Le pâturage est maintenant abandonné depuis une trentaine d'années sur ce massif. PB2 montre des pelouses sur sols superficiels très peu boisées en 1948 qui sont maintenant totalement refermées par le Pin sylvestre. PB3 indique de vastes zones de pâtures plus ou moins boisées en 1948, maintenant complètement refermées et non pâturées. Les astérisques 2 et 3 (Fig. II-6 b) positionnent quelques observations de gélinottes en période de reproduction. L'astérisque 1 montre l'emplacement d'un domaine vital d'un mâle suivi par télémétrie qui a utilisé pendant plusieurs mois les haies et lisières forestières d'un secteur encore agricole. En 1948, ce secteur était composé de pâtures pratiquement nues.

Les boisements complets du versant nord-est du massif de Sansenu (FA1) et du Blayeul (FA2) ne montrent pas de changements importants. La composition de ces boisements, riches en hêtres et sapins, traduisent la persistance de l'état boisé dans ces secteurs, confirmée par les deux cartes de la fin du 18ème et du 19ème.

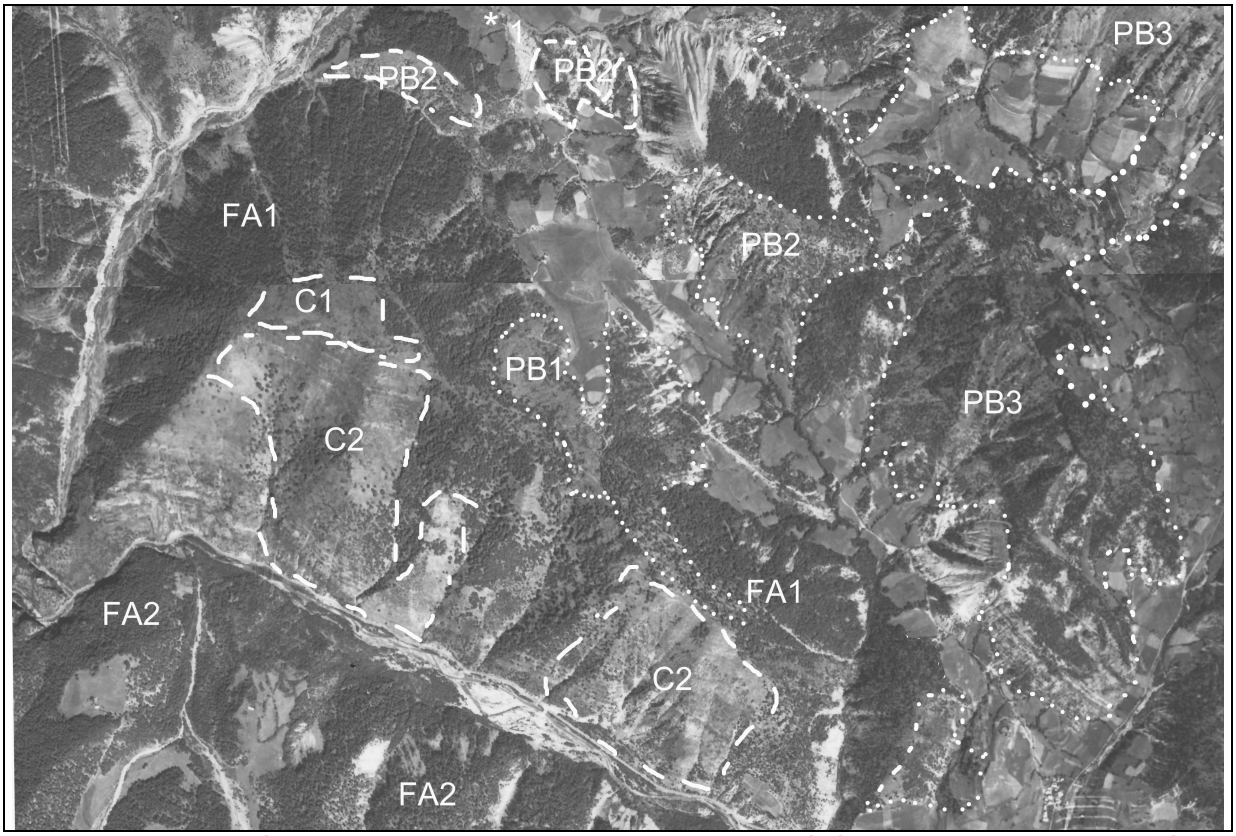


Figure II-6 a : Vue aérienne de Sansenu en 1948. FA1, vielle forêt à Sansenu, FA2, vieille forêt, versant Nord du Blayeul. PB1, 2 & 3, zone de forêts clairsemées (voir texte). C1 : clairière sommitale de Sansenu, C2 zone brûlée au début des années 40.

Figure II-6 b : Vue aérienne de Sansenu en 2000. C : zone récemment rouverte. Exemples de site de présence de gélinotte : * 1, secteur bocager occupé par une gélinotte équipée, *2 site d'observations de nichée et *3 site d'un nid puis nichée.

Figure II-7a : Vue du village d'Auzet en 1868. En arrière plan, les versants exposés au sud sont tous complètement nus et érodés. A gauche, le versant sud du clos de bouc. Le lit de la rivière occupe tout le fond de la vallée, sans végétation. Les seuls arbres visibles sont des feuillus isolés (frênes) en bordure de champs.

Figure II-7 b : Vue d'Auzet (hameau des Auberts) en 1915. Vue sous un angle légèrement différent. Les versants sont toujours déboisés mais apparaissent moins érodés, une lande s'y est installée (probablement de genêts) annonçant l'installation des pins sylvestres. Le lit de la rivière est toujours sans végétation.

III – Historique de l'expansion géographique de la Gélinotte des bois dans les Alpes de Haute-Provence.

III. 1 - Matériel et méthodes

L'évolution du statut régional de la Gélinotte a été établi à partir des données publiées dans la littérature. Pour l'essentiel celles-ci concernent la seconde moitié du 20ème siècle. La présence éventuelle de l'espèce au 19ème siècle n'a pas pu être recherchée.
Le statut de l'espèce au milieu du 20ème siècle s'appuie sur le travail d'enquête de Couturier concernant toute la grande faune de Montagne (Couturier 1964). Cet auteur a réalisé un travail remarquable sur la répartition de la faune de Montagne grâce à un réseau dense de correspondants (essentiellement chasseurs) répartis sur l'ensemble des montagnes françaises. Ces travaux font toujours autorité et pour l'essentiel, le statut régional des différentes espèces étudiées à l'époque, est considéré comme très fiable. Il représente l'état des lieux de la faune de montagne après la seconde guerre mondiale sur lequel se sont appuyées les enquêtes de répartition ultérieures organisées par l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage : années 70, non publiée, années 80 (Magnani*, et al.* 1990), années 90 (Deloche & Magnani 2002). Nous disposons aussi des deux atlas des oiseaux nicheurs de France réalisés en 1970-75 (Yeatman 1976) et en 1985-1989 (Yeatman-Berthelot & Jarry 1994), précédés d'une synthèse du statut des oiseaux de France dans les années trente (Mayaud 1936).

Indépendamment de ces enquêtes publiées, nous avons cherché à obtenir des informations complémentaires auprès des utilisateurs du milieu. Les naturalistes et ornithologues étant virtuellement absents de cette région dans les années 50 et encore peu nombreux actuellement, les chasseurs et les anciens piégeurs représentent la principale source potentielle d'informations. Nous avons ainsi récolté auprès d'eux des informations inédites sur la présence passée de l'espèce dans la région.

III. 2 - Résultats

III. 2.a - Historique de la présence de l'espèce dans la littérature

Couturier (1964) ne cite pas le département des Alpes de Haute Provence, ni à fortiori ceux des Alpes Maritimes et du Var comme étant occupés par la Gélinotte dans les années 50. Il fixe la limite sud de l'aire de répartition française à la limite sud du département de la Drome et des Hautes-Alpes, dans les secteurs de Gap, Buesh et Diois, soit à environ 40 km au nord-est de la zone d'étude d'Auzet.
Dans les années 70, l'atlas des oiseaux nicheurs de France signale l'espèce sur les cartes au 1/50 000ème de Barcelonnette (vallée de l'Ubaye) et de Seyne-les-Alpes (donc éventuellement secteur des Monges-Auzet). Le nouvel atlas des oiseaux nicheurs de France (fin des années 80) mentionne à nouveau la présence sur ces deux cartes, plus une mention possible en limite sud du département (carte de Moustier-St-Marie).

Les enquêtes communales réalisées par l'ONCFS montrent une augmentation régulière du pourcentage de communes occupées par l'espèce dans les Alpes de Haute Provence entre la fin des années 70 avec 5 % des communes occupées (n = 10), la fin des années 80 avec 24% des communes occupées (n=47) et la fin des années 90 avec 34 % des communes occupées (n=68).

Cette augmentation s'est traduite par un élargissement des noyaux de présence au nord du département (Monges et Ubaye), suivi d'une nette expansion vers le sud entre 1990 et 2000 avec colonisation du sud de Digne et de la haute vallée du Verdon. Cette expansion apparaît assez progressive si l'on exclue une mention de présence dès la fin des années 80 en limite des départements du Var et des Alpes de Haute Provence sur le moyen Verdon (correspondant à la mention de présence du nouvel atlas des oiseaux nicheurs de France). Cette station apparaissait alors isolée du noyau principal de population. Ce n'est plus le cas en 2000 avec le signalement de l'espèce dans les communes se trouvant en position intermédiaire.
En marge de cette expansion, ces enquêtes communales ont aussi signalé des présences sporadiques dans le Var (correspondant en fait au petit noyau du moyen Verdon) et dans les Alpes Maritimes.

III. 2.b - Compléments obtenus par récolte de témoignages

Afin de replacer les témoignages obtenus dans leur contexte, il est intéressant de faire un rapide survol de la pratique de la chasse des années cinquante à nos jours.
En premier lieu, il est important de signaler que cette région des Alpes de Haute Provence (notamment Monges et vallée de l'Ubaye) était, jusqu'aux années 70, une région de forte tradition de piégeage des grives qui représentaient une ressource économique importante pour les populations rurales de la région. Les grives (essentiellement litorne ("*tcha tcha*", en patois local), mais aussi, mauvis ("*siffleuse*"), musicienne ("*tourde*"), draine ("*serre ou ser*") ou merle à plastron ("*coullaret*") n'étaient pas chassées au fusil mais piégées à l'aide de deux systèmes : le "lèque" posé au sol, constitué d'une pierre tombante, et le piège métallique (sorte de petit piège à mâchoires) que l'on pouvait disposer aussi bien au sol que dans les arbres. Ces pièges étaient appâtés principalement à l'aide de baies de genévriers ou de baies de sorbiers ("*pouisse*"). Cette pratique était tellement généralisée qu'elle faisait l'objet de réglementation locale afin de répartir au mieux les différents "quartiers de lèques" (portions de montagne) entre les différents piégeurs. Ainsi, sur la commune d'Auzet, ces "quartiers" étaient alloués aux enchères chaque année. La saison de piégeage débutait fin août, début septembre (passage des merles à plastron) et s'achevait en mars-avril. Les grives étaient ramassées localement par des grossistes qui les revendaient ensuite sur les marchés de Marseille ou d'autres grandes villes du Midi. Il est maintenant difficile d'imaginer la pression de piégeage que pouvait représenter cette pratique, chaque piégeur (ou" lèqueur") disposant de plusieurs centaines, voir plusieurs milliers de pièges dans les endroits stratégiques. C'est ainsi que tous les gros sorbiers en forêt étaient systématiquement équipés de plusieurs pièges. Une étude menées au début des années 80, alors que la pratique était en perte de vitesse, a montré que 50 % des animaux piégés n'étaient pas des grives, mais d'autres espèces de passereaux, voir aussi des petits rongeurs ou des écureuils (Carriat 1985). Des oiseaux aussi gros que la bécasse étaient régulièrement capturés quand les "lèques" étaient posés sur les "remises" (témoignage de Roger Izoard, maire de Auzet). Dans les landes d'altitude, des "lèques" de plus grandes tailles étaient parfois posés pour la capture des tétras-lyres.

A l'opposé de cette pratique populaire, la chasse au fusil des oiseaux à l'aide d'un chien d'arrêt était une pratique peu répandue dans les années cinquante. Elle était le fait d'une minorité, souvent urbaine et plus aisée, qui pratiquait ce loisir dans toute la région à la recherche principalement des tétras-lyres, des perdrix bartavelles ou grises et de la bécasse. A partir des années 70, la chasse au chien d'arrêt s'est progressivement démocratisée mais reste encore relativement peu répandue, la plupart des chasseurs locaux chassant en priorité les ongulés (sanglier, chevreuil) et le lièvre au chien courant.

Ainsi, il paraît évident que pendant des décennies :
1 - la pression de piégeage était très forte dans certains habitats qui pouvaient être fréquentés par la gélinotte,
2 - le type de piège utilisé n'était pas sélectif et parfaitement capable de capturer cette espèce.

Ces différents éléments nous ont amené à penser que la présence ancienne de la gélinotte aurait dû être décelée par les piégeurs. En fait, parmi les 5 personnes interviewées à ce sujet et ayant pratiquées intensément le piégeage jusqu'au début des années 80, sur les communes d'Auzet et de Seyne ainsi que dans la vallée de l'Ubaye, aucune ne se rappelle avoir capturé l'espèce avant la fin des années 60. Un piégeur m'a précisé qu'il se rappelait avoir pour la première fois capturé cet oiseau sans savoir exactement à quelle espèce il avait à faire ("une sorte de perdigau", perdrix rouge en parlé local). Le seul témoignage indirect qui ferait état de gélinottes piégées avant les années 60 provient de Mme Mounier, épouse de Mr Albert Mounier, décédé, ancien marchant de gibier à Seyne qui aurait vendu au début des années 50 quelques gélinottes en provenance de l'Ubaye ou des Monges.
Par contre, les quelques rares personnes qui piègent encore à l'heure actuelle (malgré les interdictions réglementaires imposées au début des années 80, ce piégeage subsiste encore marginalement par endroits), attrapent régulièrement des gélinottes en particulier quand ils piègent les sorbiers en forêt (3 témoignages différents de gélinottes capturées à l'aide des pièges métalliques posés dans des sorbiers ces 10 dernières années).

Un autre argument indirect à l'appui de l'hypothèse de l'apparition récente de l'espèce, est qu'il n'existait pas de prix spécifique pour la vente de la gélinotte alors que les tarifs des grives, tétras-lyres ou perdrix étaient bien connus. Si une espèce comme la gélinotte ayant une valeur gustative certaine, avait été couramment capturée après guerre, il y a fort à parier qu'elle aurait eu un prix spécifique à la vente.

En ce qui concerne l'interview des chasseurs au chien d'arrêt, j'ai eu la possibilité de recueillir plusieurs témoignages intéressants.

Pour la région des Monges et Ubaye

Auteur	**Période de chasse**	**Régions chassées**	**Type de chasse**	**Avis sur la présence de la gélinotte**
Donadieu, J.	1945-1985	Nbs secteurs : Ubaye, Monges, pays Dignois	Perdrix, bécasse, tétras-lyre au chien d'arrêt	Qq. observations mais considérée comme très rare dans les années 50 (Monges) puis comme régulière dans les années 70.
Wéry, F.	1945 - 1970 ?	Commune de Seyne	Lièvre au chien courant	Connaissait l'espèce dès les années 50, mais considérée comme très rare.
Joubert D.	Année 70-2000	Pays de Seyne	Perdrix, bécasse, tétras-lyre au chien d'arrêt	Considérée comme présente depuis les années 60 (témoignage de son oncle). Abondante depuis les années 70-80.
Izoard, M.	1945-2005	Auzet	Lièvre, ongulés au chien courant,	Une gélinotte tuée au début des années 50. Considérée comme rare à cette période.
Nicolas, A.	1945-2000	Auzet	Perdrix, tétras-lyre au chien d'arrêt	Une gélinotte tuée en 1958-60 massif de la Pinée. Considérée comme très rare à cette période.
Lenzotti	1970-2000	Ubaye, Les thuiles	Perdrix, bécasse, tétras-lyre au chien d'arrêt	N'observait pas de gélinotte avant 1980, en contacte régulièrement actuellement.

Pour la vallée du Haut-Verdon (en amont de St André les Alpes).

Données personnelles ou témoignages recueillis par François Gérin-Jean, demeurant à St André-les-Alpes, chasseur, très bon connaisseur de la vallée et de ses gens, directeur d'un centre de vol libre.

- 1ère donnée très probable pour la vallée : 1 couple levé dans le bois de Favier, commune de Thorame-Basse en 1990 ou 1991 par J.-P. Maire, chasseur, habitant à Chateau-Garnier (Thorame-Basse).
- 1ère donnée certaine pour la vallée : 1 gélinotte tuée à la chasse en 1992 en forêt de l'Issole (commune de St André les Alpes).
- En 1992, 1 oiseau entendu par un garde de l'ONCFS en forêt de l'Issole, puis un autre détectée par Mr Barbé, agent O.N.F. en 1993 au même endroit.
- 1ère donnée personnelle de Mr Gérin-Jean le 10.01 1995 en forêt de l'Issole. D'après lui en 1999-2000, 3-4 couples étaient présents en forêt de l'Issole.
- Annot (lieu-dit basse d'Annot), 1 mâle tué en 1993 ou 1994.
- Colmar, 1995, un individu levé par un chasseur.

- Interview de Mr Arnaud, forestier à la retraite et chasseur, âgé de 75-80 ans en 2000, demeurant à Beauvezer et ayant toujours vécu dans la vallée, ne connaît pas l'espèce.
- En remontant la vallée vers le Nord, Mr Gerin-Jean détecte la présence de l'espèce en 1999 à Beauvezer (lieu-dit le lampon).

Actuellement, certains secteurs favorables du Haut-Verdon semblent accueillir des effectifs conséquents, à l'image de ces 3 mâles et 2 femelles contactés en une visite de 3 heures le 29 avril 1999 sur le massif de Bernade, commune de Vergons (04) à 10 km au S-E de St-André-les-Alpes (obs. pers.).

Autres secteurs des Alpes de Haute Provence.

- Majastre (ubac du Montdenier), 1 tuée en 1996.
- La Palud en Verdon (barbin, en limite sud du département), présence certaine début 70, 1 tuée et naturalisée par un chasseur de Digne qui ne savait pas ce que c'était.

Département des Alpes Maritimes

A ce jour, nous avons récolté 7 observations de gélinotte :

- 1960, près de Nice, note publiée (Stahel 1961).
- Au début des années 60, 1 observation sur le commune d'Isola par M. Ferreri.
- En 1990, 1 individu levé par un chasseur de Bécasse sur la commune de Clans.
- En 1990, 1 observation sur la commune de St Dalmas le Selvage par Mme Anne-Marie Yssauttier (garde en retraite du Parc National du Mercantour).
- En 1991-1992, 1 observation sur la commune d'Entraunes par Mr Guy Monier,
- Entre 1991 et 1996, 2 observations sur la commune de St-Auban sur deux sites différents (ubac de Bleine et de St Auban) par Mr Michel Grima, chasseur de Bécasse.
- En 2000 ou 2001, sur la commune d'Aigluns, observation recueillie par M. Daniel Simeon (technicien à la Fédération Départementale des Chasseurs des Alpes Maritimes).

IV - Discussion

IV. 1 - Propositions d'un schéma d'expansion de l'espèce dans les Alpes du Sud.

L'ensemble de ces observations nous a permis de proposer un schéma d'expansion de la gélinotte dans les Alpes de Haute-Provence (voir Fig. II-8).

Il semble que l'on puisse identifier nettement deux zones ayant une histoire différente en ce qui concerne la chronologie d'apparition de la gélinotte.

- Dans la partie nord du département des Alpes de Haute Provence (Monges, Ubaye), la présence de l'espèce est certaine depuis le début des années 60 ou 70, plusieurs personnes interrogées dans ces deux vallées considèrent l'espèce comme apparue dans leur secteur à cette époque. Toutefois, l'espèce n'est probablement pas, à ce moment, encore très abondante car certains chasseurs ne la connaissent pas encore. Deux témoignages de première main, font état d'une présence au cours de la décennie 50 dans le secteur des Monges (mais pas dans la vallée de l'Ubaye), ce qui suggère une présence plus ancienne passée largement inaperçue. Ainsi, il semble évident que l'enquête de Couturier a été incomplète pour la gélinotte dans ce département. Il faut probablement interpréter cette omission par la rareté de l'espèce qui fait qu'aucun chasseur ne la recherchait spécifiquement à cette époque. Cette omission ne peut être liée à un manque de correspondants dans cette région car la répartition des autres espèces de galliformes était très bien connue de cet auteur dans le département. Antérieurement à 1950, les témoignages sont trop imprécis et peu nombreux pour se faire une idée de la présence éventuelle de l'espèce. Certains témoignages suggèrent une présence plus ancienne. Il semble qu'au vu des données disponibles nous ne puissions pas trancher cette question définitivement.

- Dans la partie sud et sud-est du département, la présence de l'espèce apparaît plus récente, notamment dans la Haute vallée du Verdon où elle est détectée seulement au cours de la décennie 1990. Le caractère récent et la précision de ces témoignages semblent exclure que la présence de l'espèce soit passée inaperçue au cours des années 50 à 80, même s'il est possible que des avant-coureurs aient été présents quelques temps auparavant.

- Les données récentes obtenues dans les Alpes Maritimes se positionnent logiquement dans cette chronologie puisque l'essentiel des données est postérieur à 1990 et les observations se trouvent dans la continuité géographique de l'aire occupée. En fait, deux données sortent de ce contexte : l'observation de Isola en 1960, information de deuxième main que nous n'avons pas pu préciser et une donnée publiée de 3 oiseaux observés le 6 novembre 1960 près de Nice à 5 km de l'embouchure du Var (Stahel 1961). De mon point de vue, cette dernière donnée est sujette à caution, l'observation étant effectuée dans un contexte méditerranéen, à priori défavorable à l'espèce. Quoiqu'il en soit, aucune observation ultérieure n'est venue confirmer la présence, même sporadique, de gélinottes dans les

environs de Nice. Il faut signaler que la probabilité que des gélinottes puissent coloniser les Alpes maritimes à partir des préalpes italiennes (Piémont), est nulle depuis la disparition complète de l'espèce de cette région à la fin du 19ème siècle. Depuis plus d'un siècle, les populations italiennes les plus proches se trouvent dans le val d'Ossola à plus de 200 km au nord-est (De Franceschi 1994).

La figure II-8 illustre le schéma probable d'expansion de l'espèce dans les Alpes du Sud. Nous avons retenu l'hypothèse que la colonisation s'est faite du nord vers le sud à partir des premiers noyaux de populations implantés dans l'Ubaye et les Monges. Le cheminement approximatif suivi par le front de colonisation est reconstitué à partir de la chronologie et de l'emplacement des premières observations disponibles.
Ainsi, il apparaît que malgré la proximité géographique d'une population ancienne, la partie amont de la vallée du Verdon (Colmars) a été colonisée plus tardivement que le moyen Verdon et le secteur de St André-les-Alpes. Ceci semble indiquer que les lignes de crête totalement déboisées, à plus de 2000 m d'altitude (voir ligne pointillée sur la Fig. II-8) ont représenté une barrière empêchant la colonisation. Les deux observations excentrées (E sur la Fig. II-8), localisées à Entraunes (05) dans la haute vallée du Var et à St Dalmas-le-Selvage dans la haute vallée de la Tinée (population la plus proche dans la vallée du Bachelard séparée par le col de la Cayole, alt. 2327 m et par le col de la Moutière, alt. 2440 m) indiquent cependant que quelques rares individus ont réussi à traverser ces espaces ouverts. Le flux n'a cependant pas été suffisant pour permettre l'installation d'une population.

En considérant que le noyau de population des Monges n'a probablement pas pu produire de nombreux individus colonisateurs avant 1970, et que le Haut Verdon (St André, Thorame-basse) n'a été atteint qu'en 1990-92, ceci implique que le front de colonisation a parcouru une distance minimale de 30 km en environ 20 ans, soit une vitesse de 1.5 km/an.

Ainsi, le retour de l'espèce fait suite au regard des profondes transformations des paysages, amorcées dès la déprise agricole du milieu du 19ème qui a permis une recolonisation spontanée de la forêt sur de très larges superficies. Ce phénomène a été localement accentué par une politique volontariste de boisements par l'administration forestière après 1860 (Vallauri *et al.* 1997) qui a notamment conduit à reboiser en Pin noir des terres dégradées dans certaines parties du département. Toutefois, au regard des surfaces recolonisées spontanément par la forêt au cours du 20ème siècle, la contribution de ces reboisements artificiels reste faible malgré l'ampleur des travaux entrepris (Douguedroit 1976).
Toutefois, la chronologie de l'expansion de l'espèce ne semble pas calquée à celle de la reprise forestière. En effet, l'examen des photos aériennes de 1948 montrent que des habitats potentiellement favorables et étendus existaient déjà à cette époque alors que l'espèce était encore inconnue. La différence importante réside cependant dans la forte augmentation de la connectivité de boisements au cours des cinquante dernières années grâce aux boisements spontanés des pâtures. La durée de ce décalage temporel est difficile à évaluer sans connaissance à priori du minimum de superficie et de connectivité des boisements nécessaire à l'implantation d'une population de gélinotte, mais il est probablement de plusieurs dizaines d'années.

Ainsi, le phénomène d'expansion observé apparaît relativement lent. La gélinotte montrerait des aptitudes colonisatrices plus faibles que de nombreuses autres espèces. A titre de comparaison avec un autre galliforme, la vitesse de colonisation de la Perdrix grise aux USA a été estimée en moyenne à 17 km/an avec un maximum de 42 km/an (Traylor *et al.* 2001), bien supérieure au 1.5 km/an estimé dans ce travail. Pour les mammifères, l'exemple de la colonisation spontanée de la Scandinavie par le chevreuil est bien documenté. Dans ce cas, la vitesse d'expansion a varié de 10 à 36 km/an selon les secteurs, les taux d'expansion élevés étant permis par les déplacements importants réalisés par les individus immatures des deux sexes dans des régions à faible densité (expansion par" tête de pont") (Andersen *et al.* 2004).

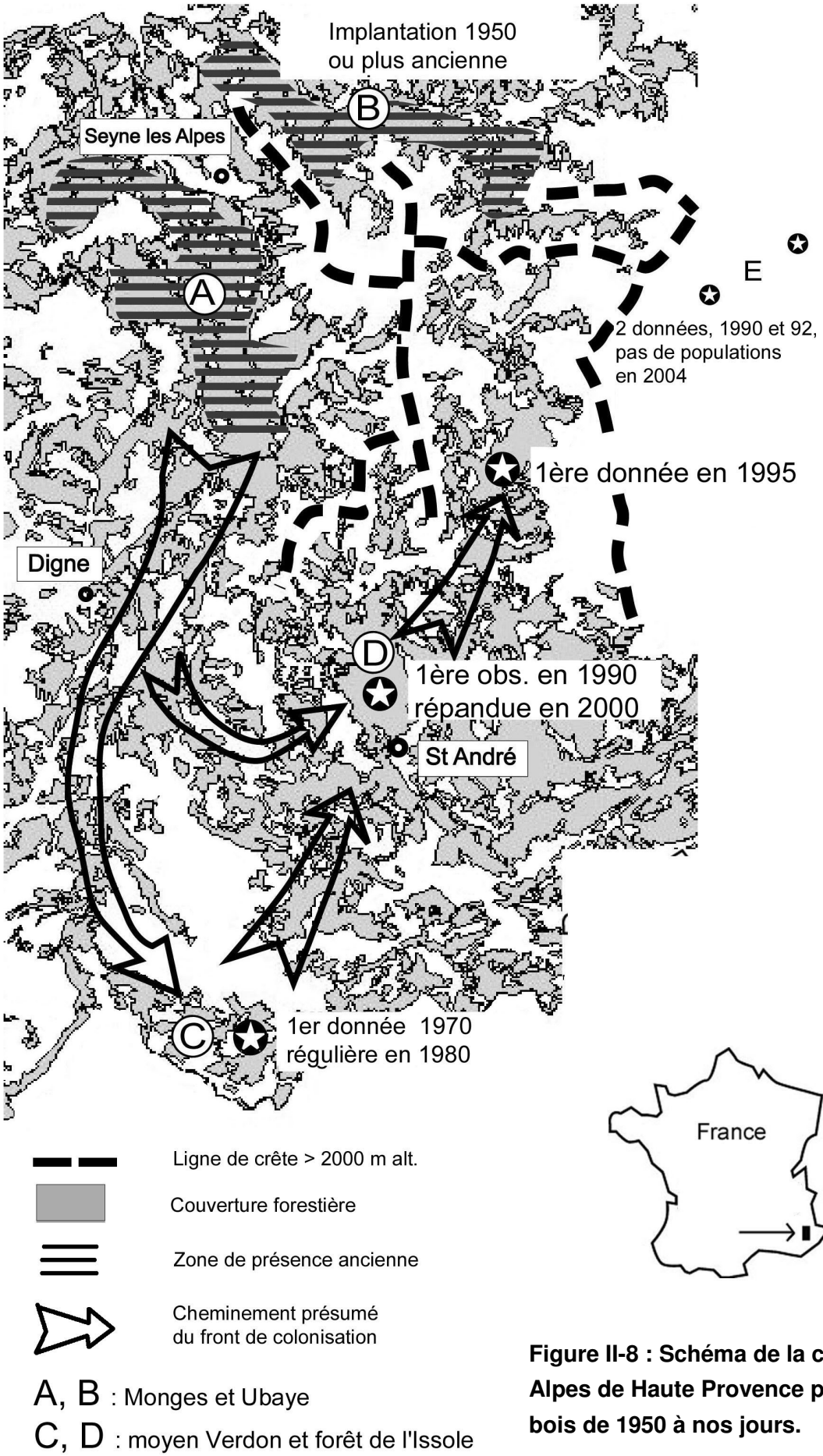


Figure II-8 : Schéma de la colonisation des Alpes de Haute Provence par la Gélinotte des bois de 1950 à nos jours.

IV. 2 - Impact de la composition paysagère sur la phénomène d'expansion. Proposition d'un modèle empirique d'expansion.

Nous proposons ici un modèle empirique d'expansion de la population régionale de gélinotte selon deux scénarios : l'expansion par "diffusion" ou l'expansion par "tête de pont" (Fig. II-9)

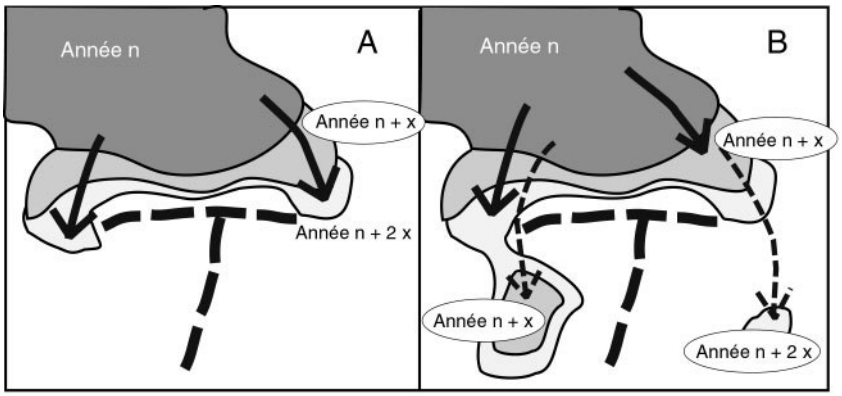


Figure II-9 : Scénario théorique de colonisation. A : modèle "diffusion", B : modèle "tête de pont". ■■ ■■ Ligne de crête > 2000 m alt.

Nous faisons l'hypothèse que la dynamique spatio-temporelle (vitesse, direction) de l'expansion spatiale, indépendamment du recrutement des colonisateurs, est conditionnée par deux paramètres de l'organisation spatiale des différents éléments du paysage :

- La répartition spatiale des milieux ouverts de plus de 1 km de large, notamment des lignes de crêtes au-dessus de 2000 m d'altitude. Ce facteur conditionne les possibilités de déplacements des individus en dispersion et donc oriente le chemin emprunté par le phénomène d'expansion.
- La répartition spatiale des habitats forestiers permettant l'installation et la reproduction d'au moins 1 couple. Ce facteur contrôle les possibilités d'implantation des couples.

Selon le modèle "diffusion", l'expansion est un phénomène progressif qui implique une implantation de proche en proche de couples reproducteurs. Selon le modèle "tête de pont", la colonisation s'effectue par sauts successifs avec l'implantation de couples en avant du front de colonisation, permettant le développement de petits noyaux de populations qui se rejoindront au bout de quelques années.

Ces deux modèles prédisent des vitesses d'expansion différentes, notamment dans le cas d'une distribution discontinue des habitats favorables à l'échelle régionale.
Le modèle "diffusion" apparaît le plus contraignant car il implique que des habitats favorables (soit un minimum de 30-40 ha d'habitat forestier optimal, (voir annexe IV et (Swenson 1995)), doivent être implantés régulièrement avec une distance moyenne inter-habitats, peu importante. Cette distance dépendrait de la nature de la matrice, quelques centaines de mètres dans le cas de milieux ouverts, quelques kilomètres (≤ 5 km ?) dans le cas de matrice forestière continue mais défavorable (Aberg *et al.* 1995, Aberg *et al.* 2000, Montadert & Léonard *in press*).

A l'opposé, le modèle "tête de pont" prévoit, l'implantation de nouvelles populations à l'écart de l'aire régulière (> 10km) pour peu que la matrice paysagère ne limite pas trop les déplacements des individus en dispersion et qu'un temps d'observation suffisamment long rende probable la dispersion puis la rencontre d'au moins un mâle et une femelle loin de leur lieu de naissance. Dans ce cas, la rapidité de l'expansion géographique devrait être supérieure à l'expansion par "diffusion" (cas du chevreuil en Scandinavie (Andersen *et al.* 2004)).

Nous pensons que la relative lenteur du phénomène d'expansion observé valide plutôt le premier modèle. Nous faisons l'hypothèse que, au vu des données obtenues sur la dispersion juvénile (voir chapitre III), une moindre aptitude à la dispersion des jeunes femelles contrôle la rapidité du phénomène. Un certain nombre de mâles (16% dans notre échantillon d'oiseaux équipés) serait capable de franchir des distances bien supérieures et donc d'implanter des "têtes de pont", mais sans la possibilité de fonder une population en l'absence de femelles se dispersant à grande distance.
Il serait à cet égard très intéressant de connaître le sexe des oiseaux contactés de temps à autre à l'écart de l'aire de présence régulière. Hélas, les témoignages recueillis dans le présent travail ou les données publiées de gélinotte en dehors de leur aire de répartition habituelle, précisent rarement le sexe de l'oiseau (Couturier 1964, Dronneau 1984 a, Ledant 1992). Par contre, aucune des femelles juvéniles équipées d'émetteurs en Europe n'a réalisé de déplacement post-natals de plus de 6 km (voir chapitre III et Montadert & Léonard (*in press*)).
Ainsi, la colonisation de nouveaux territoires ne pourrait s'effectuer que progressivement par implantation de couples distants de quelques kilomètres tout au plus, qui après installation devraient produire les nouvelles femelles susceptibles de poursuivre l'expansion.

Chapitre III
Caractéristiques démographiques d'une population de Gélinotte des bois dans un contexte d'expansion géographique.

I - Introduction

Le phénomène d'expansion de l'aire de répartition de la gélinotte dans les Alpes du Sud suggère la présence de populations sources à proximité du front de colonisation.
Une population source présente deux caractéristiques principales :

- une balance démographique excédentaire (taux de recrutement > taux de mortalité) qui permet la production d'individus surnuméraires,
- la capacité pour ces individus surnuméraires de se déplacer et de s'implanter en dehors de la zone de naissance.

De ces deux caractéristiques dépendent le taux de colonisation de la population source.

Afin de tester l'hypothèse de la présence de population source, à proximité du front de colonisation, nous avons entrepris l'étude de la démographie d'une population de gélinottes implantée à 50 km au Nord de la limite sud de la présence régulière de l'espèce dans les Alpes de Haute Provence.

Le premier élément caractéristique d'une population source (balance démographique excédentaire) a été évalué en mesurant les paramètres démographiques (survie, taux de reproduction) grâce au suivi de gélinottes équipées d'émetteurs (voir Annexe I pour les informations concernant les matériels utilisés, les méthodes et le bilan des captures).

Les principaux résultats de cette analyse sont présentés dans la Publication A :
Montadert, M. and Léonard, P. 2003. Survival in an expanding Hazel grouse *Bonasa bonasia* population in the southeastern French Alps. Wildlife Biology 9: 357-364.

Nous invitons le lecteur à se tourner vers l'article original joint au chapitre pour obtenir les informations sur les méthodes utilisées. Nous résumons ici, (paragraphe II), les points importants de ce travail en ajoutant quelques informations et commentaires supplémentaires.

Les informations concernant le sex-ratio sont présentées dans la Publication C (en préparation) :
Montadert, M. 2005. Déséquilibre du sex-ratio et survie différentielle des deux sexes chez la Gélinotte des bois.

Le deuxième élément caractéristique d'une population source (présence d'individus dispersants) a été évalué en observant le comportement des individus juvéniles équipés d'émetteurs entre le moment de l'éclatement des nichées et l'installation définitive dans un territoire.

La dispersion juvénile a été mesurée par la distance parcourue en ligne droite entre le site de capture automnal et le centre du premier domaine vital printanier. Les différents types de comportement spatial observés pendant la période juvénile sont présentés. Les différents habitats traversés (ou évités) pendant les déplacements sont analysés, en cherchant principalement à identifier les éventuelles barrières aux déplacements.

Les principaux résultats sont présentés dans la Publication B (sous presse) :
Montadert, M. and Léonard, P. *in press*. Post-juvenile dispersal of Hazel grouse *Bonasa bonasia* in an expanding population of the southeasten French Alps. Ibis.

Les principaux résultats sont résumés ici. Le lecteur pourra consulter le détail dans l'article joint.

II - Démographie d'une population source. La Gélinotte des bois dans le massif des Monges (04)

II. 1 - Contexte général, choix de la technique et représentativité des résultats

Jusqu'à maintenant, la démographie de la gélinotte a été très peu étudiée car les méthodes traditionnellement utilisées pour les espèces gibiers (analyse des reprises de bagues des oiseaux tués à la chasse ou méthodes de capture-recapture d'individus marqués) se heurtent à la difficulté de capture et d'observations de cette espèce.
Pour une espèce aussi difficile à observer et qui n'est pas ou peu chassée comme c'est le cas en France, seule la télémétrie permet actuellement de suivre le devenir des individus. Un des problèmes de l'utilisation de la télémétrie dans les études démographiques réside dans l'obtention d'un échantillon suffisant d'individus équipés pour minimiser l'intervalle de confiance des mesures. Cette difficulté explique la quasi-absence d'études de ce type chez la Gélinotte des bois. Malgré l'énergie déployée pour capturer le plus grand nombre possible d'oiseaux au cours de 8 saisons de captures (voir Annexe I pour le détail des captures), ce problème n'a été qu'imparfaitement résolu, notamment pour les femelles qui se sont révélées particulièrement difficiles à capturer.
Outre le problème de la taille de l'échantillon, se pose la question de la représentativité spatiale et temporelle des mesures. L'hétérogénéité spatiale et temporelle est une constante du fonctionnement des populations naturelles (Wiens 1976, Wiens 1989), de ce fait tout phénomène biologique mesuré n'a un sens que rapporté à une échelle spatio-temporelle clairement définie (phénomène de dépendance d'échelle) (Kotliar & Wiens 1990). Ainsi, dans les Alpes du sud, les habitats potentiellement occupés par les gélinottes sont hétérogènes quelle que soit l'échelle spatiale prise en compte, ce qui est susceptible d'influencer le fonctionnement démographique des populations locales.

On peut définir 4 niveaux d'hétérogénéité (au sens de Wiens (1989)) de la végétation qui influencent potentiellement le comportement ou la démographie de la gélinotte:

Au niveau d'organisation de l'individu :

- Echelle "micro-locale" avec une fenêtre d'observation élémentaire ≈ 0.1 ha. A ce niveau, la composition et la proportion relative des essences et des strates de végétation apparaissent très variables.
- Echelle "infra-locale" avec une fenêtre d'observation élémentaire ≈ 1 ha. A ce niveau, la proportion des essences dominantes du peuplement permet d'identifier facilement des types de peuplements forestiers (par exemple : sapinière, hêtraie, etc …).

Au niveau d'organisation de la population (correspondant à celui pris en compte dans l'étude de la démographie) :

- Echelle locale avec une fenêtre d'observation élémentaire ≈ 100 ha. A ce niveau, la proportion relative et l'arrangement spatial des types de boisements à l'intérieur d'un massif forestier, permet d'évaluer la qualité de l'habitat pour une sous-population.
- Echelle sectorielle ou régionale avec une fenêtre d'observation élémentaire ≈ 10000 ha. A ce niveau, la fragmentation et l'organisation spatiale de différentes sous-populations sont prises en compte.

Notre objectif étant de décrire le fonctionnement démographique d'une population représentative des Alpes de Haute Provence, il est apparu nécessaire d'étudier une population sur un domaine spatial suffisamment vaste pour intégrer les différents types d'habitats rencontrés.
D'un point de vue spatial, les peuplements forestiers de la région étudiée présentent une certaine hétérogénéité aussi bien à l'échelle infra-sectorielle (variation de la composition des boisements), que sectorielle (proportion relative des milieux ouverts/milieux fermés, organisation spatiale des secteurs boisés …) et il est vraisemblable que la démographie des différentes sous-populations est influencée par ces deux "niveaux" d'hétérogénéité [9].

Ainsi, les captures ont été réalisées principalement dans 5 massifs caractérisés par des types forestiers différents couvrant l'essentiel de la palette d'habitats forestiers disponibles dans cette partie Nord des Alpes de Haute Provence (voir Annexe III et publication A pour la proportion relative des différents habitats et les caractéristiques des boisements). Compte tenu des déplacements effectués par les individus juvéniles après leur capture, la zone qui englobe la plupart des localisations des individus équipés qui ont été utilisés pour calculer les paramètres démographiques, couvre finalement 6400 ha. Cette superficie est suffisamment vaste pour englober plusieurs sous-populations inter-connectées par le biais de la dispersion.

D'un point de vue temporel, pour des raisons liées à la stochasticité démographique (sensible dans les populations à faible effectif) ou environnementale (variations inter-annuelles du climat ou de la communauté de prédateurs), les paramètres démographiques sont susceptibles de varier d'une

[9] Par exemple: *variabilité infra- locale* de la composition de la végétation au sol des différents types forestiers, déterminant la qualité de l'habitat des nichées, *ou variabilité sectorielle* de l'organisation du paysage et de l'utilisation du sol sur la communauté de prédateurs et ainsi sur le taux de survie des différentes sous-populations de Gélinotte.

année sur l'autre (Shaffer 1981). Afin de tamponner partiellement d'éventuelles variations à court terme des paramètres démographiques, nous avons compilé les données obtenues sur une période de 4 ans. Compte tenu du relativement faible effectif d'individus suivi chaque année, il n'a pas semblé valable de calculer les taux de survie chaque année. Il n'est donc pas possible d'évaluer les variations inter-annuelles des paramètres démographiques sur cette période. Cette variabilité des paramètres démographiques (amplitude, rythme) est un élément très important à prendre en compte dans l'élaboration des modèles démographiques.
En l'absence de cette information et compte tenu des forts intervalles de confiance qui altèrent fortement la valeur prédictive des modèles (Beissenger & Westphal 1998), nous n'avons pas cherché à élaborer de modèle démographique compliqué visant à prédire les tendances démographiques de notre population (*Population Viability Analysis* (Reed *et al.* 2003)). Une analyse de sensibilité a cependant été réalisée pour documenter l'importance relative de la survie des poules et du succès reproducteur sur le taux d'accroissement.

II. 2 - Résultats et discussion

II. 2.a - Taux de survie annuelle des adultes et des immatures.

La survie annuelle des gélinottes adultes (> 1 an) suivies par télémétrie dans les Alpes du sud a été estimée à 0.72 pour les mâles et 0.60 pour les femelles (voir Tab. 2 Publication A). La survie des immatures des deux sexes entre la mi-septembre (après l'éclatement de la nichée) et la mi-juin (à l'âge de 1 an) a été estimée à 0.74. Cette survie est identique à celle des adultes mâles pendant la même période. Ainsi à partir de 3 mois, l'âge ne semble plus influencer la survie dans la population étudiée.
La comparaison de ces survies avec celles d'autres populations de gélinottes est difficile du fait de la rareté des études démographiques réalisées sur cette espèce. Cependant, une comparaison avec les autres espèces de Tétraonidés forestiers et en premier lieu, avec les deux autres espèces de *Bonasa* (*B. umbellus* d'Amérique du Nord et *B. Sewerzowi* de Chine centrale), est intéressante pour mettre en perspective nos résultats. Nous avons synthétisé les données dans le tableau III-1 en distribuant les espèces en fonction de leur masse corporelle et de leur taux de survie.

Tableau III-1 : Comparaison des taux de survie annuels de Tétraonidés forestiers. Entre parenthèses, nombre d'études.

Masse corporelle croissante ↓	Survie annuelle croissante →		
	< 30%	30 - 50 %	> 50%
≤ 500 gr	Gélinotte huppée (1) [1]	Gélinotte huppée (4) [2] Gélinotte des bois (1) [4] Tétras du Canada (1) [5]	Gélinotte de Chine (1) [3] **Gélinotte des bois (cette étude)** Tétras du Canada (1) [6]
> 500 gr - 1500 gr		Tétras-lyre (1) [7]	Tétras-lyre (2) [8] Tétras sombre (4) [9]
> 1500 gr			Grand-Tétras (4) [10]

[1] (Gutiérrez *et al.* 2003); [2] (Gullion & Marshall 1968, Small *et al.* 1991, Thompson & Fritzell 1989); [3] (Sun *et al.* 2003); [4] (Swenson 1991 b); [5] (Ellison 1974); [6] (Jönsson *et al.* 1991); [7] (Willebrand 1988); [8] (Angelstam 1984, Caizergues & Ellison 1997); [9] Bendell (1955), Bendell & Elliott (1967) et Zwickel & Bendell (1967) *in* (Zwickel & Bendell 1972), (Zwickel *et al.* 1977); [10] (Ménoni 1991, Moss *et al.* 2000, Storch 1994, Wegge *et al.* 1990).

Les données de survie disponibles pour la Gélinotte huppée donnent un taux de survie annuel compris entre 0.11 et 0.35 pour les évaluations basées sur la télémétrie dans l'aire de répartition principale (Gutiérrez *et al.* 2003, Small *et al.* 1991, Thompson & Fritzell 1989). En limite sud de l'aire, dans les Appalaches, des études récentes donnent des survies supérieures comprises entre 38 et 50% selon les types d'habitats. Ces taux de survies restent toutefois encore inférieurs à notre estimation (Norman *et al.* 2004).
Seule la Gélinotte de Chine pourrait avoir une survie comparable (0.64) à celle obtenue dans ce travail, d'après la seule étude réalisée par télémétrie (Sun *et al.* 2003).

La relation allométrique entre poids corporel et survie (i.e. augmentation de la survie avec la taille) est bien connue chez les oiseaux (Lindstedt & Calder 1976). Elle a aussi été montrée pour les Tétraonidés forestiers étudiés en forêt boréale (Jönsson *et al.* 1991). Dans le tableau III-1, cette relation est aussi visible, puisque les espèces les plus lourdes ont généralement une survie annuelle > à 50%. Pour les petites espèces, cette relation est moins nette notamment pour les 3 espèces de gélinottes dont les taux de survie se répartissent tout au long du gradient de survie. Ainsi, la Gélinotte huppée, l'espèce de gélinotte la plus lourde (P≈ 500 gr pour la femelle) semble avoir le taux de survie le plus faible alors que la Gélinotte de Chine, l'espèce la plus légère (P ≈300 gr.), a une survie élevée, comparable à notre population de Gélinotte des bois, de poids supérieur (P = 410 gr, n = 41, cette étude). Ces différences de survie qui altèrent la relation générale taille corporelle/survie, sont probablement à rechercher dans les variations locales de vulnérabilité et

d'exposition à la prédation qui déterminent directement la survie des adultes de Galliformes (voir ci-dessous).

II. 2.b - Variation du taux de survie selon le sexe et les saisons

La précision des estimations de survie des femelles juvéniles ou adultes s'est avérée faible du fait du faible nombre de femelles équipées. De ce fait, la différence de taux de survie entre mâle et femelle adulte n'est pas significative (Publication A).
Cependant, deux observations nous ont conduit à considérer cette différence comme reflétant probablement une réalité biologique :

- 1° Une répartition saisonnière de la mortalité différente entre les deux sexes (Fig. III-1).
- 2° Une estimation du sex-ratio au printemps par un modèle démographique utilisant les taux de survie présentés ci-dessus, très proche du sex-ratio observé sur le terrain (voir Publication C).

Répartition saisonnière de la mortalité

La figure III-1 montre que les périodes de mortalité sont très différentes entre les deux sexes. Les femelles meurent essentiellement pendant la période de reproduction de Mai à Juillet (5 cas sur 6), alors que les mâles essentiellement pendant la période hivernale et le début de printemps avant le débourrage de la végétation.

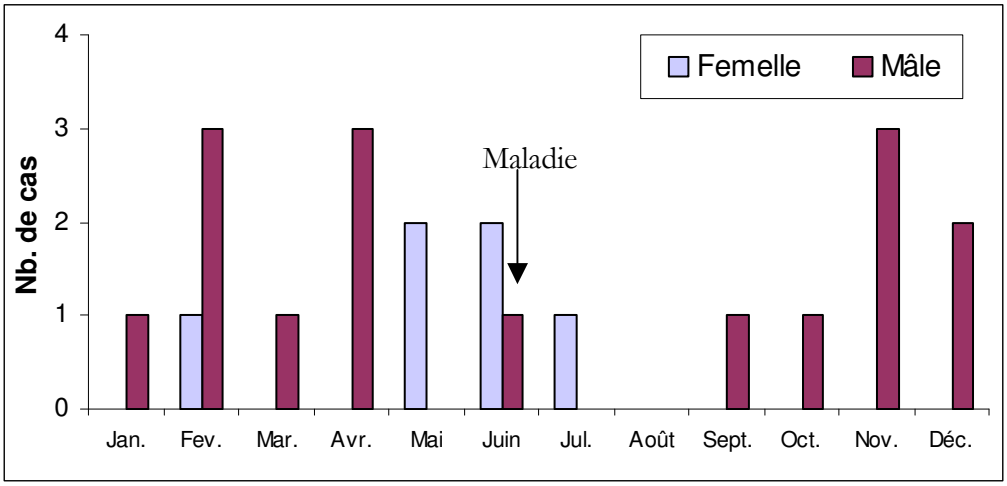


Figure III-1 : Distribution mensuelle des cas de mortalité des gélinottes équipées d'émetteurs.

L'importante mortalité estivale des femelles est de façon évidente liée à l'activité de reproduction, que ce soit pendant la phase précédent la ponte (1 cas), la couvaison (2 cas) ou l'élevage des jeunes (2 cas). Ainsi, aucun cas de mortalité n'a été signalé entre mai et août chez les femelles qui ont raté précocement la reproduction (abandon ou perte de ponte). Cette augmentation de vulnérabilité des poules à la prédation s'explique parfaitement pour chaque phase du cycle reproducteur :

- *Phase précédent la ponte (mi- avril - début mai).* Pendant cette période, la demande énergétique de la femelle augmente fortement, la gélinotte étant l'espèce de Tétraonidé investissant le plus d'énergie dans la ponte (Jönsson *et al.* 1991, Swenson *et al.* 1994). En Suède, le rapport poids total de la ponte/ poids de la femelle varie de 36 % (pour une ponte moyenne de 7.6 œufs) à

un maximum de 44% pour une ponte de 8 œufs (Swenson 1991 b). Cette augmentation des besoins passe par l'augmentation du temps de recherche de nourriture nécessaire à l'obtention d'un volume de nourriture supérieur à celui du mâle (Borchtchevski 1999). Il est vraisemblable que ce regain d'activité augmente les risques d'être capturé par un prédateur, risque encore accentué par l'augmentation du poids des femelles à cette période (estimée à 36 jours avant le début de ponte par Swenson (1991), soit entre début avril et début mai dans notre zone). Ainsi, 2 femelles capturées les 19 et 20 avril pesaient respectivement 500 et 510 gr alors que le poids moyen des femelles capturées avant le 8 avril est de 404 gr, (n = 9), soit 25 % d'augmentation de poids (identique à l'augmentation de poids mesurée pendant la même période sur des femelles gélinottes en Suède (Swenson 1991 b)).

- *Phase d'incubation (début Mai à début Juin).* La gélinotte semble particulièrement vulnérable à la prédation lors de la couvaison. En plus des deux femelles tuées sur le nid, il est intéressant de mentionner le cas d'une troisième femelle, qui a échappé de peu à une attaque par un carnivore (probablement Martre d'après l'apparence d'une coquille d'œuf dévorée) et qui a laissé un important paquet de plumes dans le nid (notamment toutes les rectrices). Il semble que ce soit le caractère très confiant de la femelle qui permette au prédateur de s'approcher au plus près sans déclencher la fuite de la poule. Ce caractère très confiant de la gélinotte au nid est connu depuis longtemps [10] (Couturier 1964, Richard 1916).
- *Pendant l'élevage de la nichée (début Juin à Août).* Pendant cette période d'environ 11 semaines, la femelle est beaucoup plus active que le mâle, ce qui doit augmenter sa probabilité d'être détectée par un prédateur. Ainsi la superficie moyenne des domaines vitaux des nichées est supérieure à celle des mâles en été ou des femelles sans jeunes en été (différence de superficie des domaines vitaux entre femelles avec ou sans jeunes, test Mann-Whitney : $Z = -2.038$, $p = 0.041$, voir Annexe IV sur le comportement spatial) et les distances parcourues journellement (DMJ) sont significativement supérieure chez les femelles avec jeunes que les femelles sans jeunes (DMJ Femelle avec jeunes = 99,2 m ± 95,2, DMJ Femelle sans jeunes = 70,7 m ± 47,3 test de Mann-Whitney test, $Z' = -2.278$, $p = 0.027$).

Le pic de mortalité observé pendant l'hiver chez les mâles (13/16 cas de mortalité) peut s'interpréter par la plus grande facilité de détection des gélinottes par les prédateurs à la période sans feuilles. Cependant, le regain d'activité nuptiale ou territoriale en mars-avril et septembre-octobre qui se traduit par le chant et pour certains mâles célibataires par des déplacements importants au printemps, n'implique pas obligatoirement une augmentation de la prédation à ces périodes, notamment en automne avant la chute des feuilles.

[10] Pour l'anecdote, citons le témoignage d'un paysan réparant ses clôtures sur notre zone d'étude et qui a laissé tomber ses tenailles à 10 cm d'une poule de gélinotte (non équipée) en train de couver au pied de l'arbre sur lequel était fixé le fil de fer. Non seulement cette poule ne s'est pas envolée mais elle a réussi à mener à bien l'incubation jusqu'à l'éclosion malgré les visites répétées du paysan. De la même façon, une des 2 femelles équipées, tuée sur ses œufs probablement par un chien, avait installé son nid dans le talus d'une piste très fréquentée par les promeneurs qui passaient à 2 mètres d'elle sans déclencher son envol.

Convergence du sex-ratio printanier observé et du sex-ratio prédit par modélisation démographique.

Nous avons montré par modélisation (voir Publication C) que le sex-ratio prédit à partir des paramètres démographiques des oiseaux équipés, était semblable à celui mesuré indépendamment sur le terrain. Ceci corrobore indirectement, la validité des estimations des taux de survie des mâles et des femelles.

II. 2.c - Les causes de mortalité

La communauté de prédateur

Le lecteur pourra se reporter à l'annexe II pour les résultats des suivis de prédateurs sur le site d'étude des Monges. Nous reportons ici les données les plus importantes pour évaluer la pression de prédation supportée par la population locale de gélinottes. Parmi l'ensemble des espèces de prédateurs potentiels de la gélinotte (Annexe II, Tab. An.II-1), quelques espèces considérées comme des prédateurs réguliers de la Gélinotte ont été plus particulièrement suivies :

1° Autour des palombes. Toutes les observations printanières ont été notées, classées en fonction de leur nature (restes de proies, observations en vol ou perchée, comportement nuptial à savoir parades aérienne et émission sonore) (Tableau An.II-7) et reportées sur une carte (Fig. An.II-3).

2° Martre et Renard. Des parcours de recensements des fèces ont été réalisés en juin entre 1999 et 2002 sur les massifs de Sansenu et Fissac. Un indice d'abondance des fèces a été calculé (Nb. de fèces/jour/km) (Tableau An.II-3 & 4, Fig. An.II-1).

3° Renard. Des comptages nocturnes en voiture au phare ont été réalisés dans la plaine agricole de Seyne-les-Alpes de 1999 à 2004, à raison de 3 parcours de 34 km chaque printemps. L'indice d'abondance est le nombre d'individu contacté au km (IKA) (Tableau An.II-5 , Fig. An.II-2).

Les informations récoltées montrent que les espèces de prédateurs les plus régulières de la gélinotte, i.e. Autour des palombes, Martre et Renard, sont bien représentées dans la zone d'étude.

En ce qui concerne l'Autour des palombes, la répartition des contacts d'oiseaux chanteurs sont des signes probants de reproduction (Penteriani 1999). Ces observations suggèrent la présence de 5 ou 6 couples différents sur les 6400 ha de la zone d'étude (soit un couple tous les 3- 4 km) qu'il est raisonnable de rapporter à une superficie totale de 10000 ha (effet de bordure) soit 5-6 c. au 100 km^2. Cette densité d'autour peut être considérée comme relativement forte en France en milieu montagnard [11]

En ce qui concerne les carnivores, les résultats des indices fèces dans les massifs montrent que la martre est plus fréquente en forêt que le renard. Un unique relevé de traces dans la neige le 30/03/00 montre aussi une abondance relative plus forte de la martre par rapport au Renard

[11] Par exemple, seulement 1.9 c./100 km^2 dans les Vosges du Nord (Dombrovski 1997/1998) ; 5.4 c./100 km2 en Lorraine (Thiollay 1967) ; 6.7 c./100 km^2 dans une forêt de plaine de Côte d'Or (Penteriani 1999) Des densités supérieures sont cependant connues à des altitudes moyennes < 1000 m où les proies sont plus abondantes: 13 c./100 km^2 en Haute Loire, 1 c. pour 800 ha en Alsace (Joubert 1994).

(Tableau An.II-2). Cependant, nous avons la preuve que le renard se reproduit à proximité immédiate du site [12].
L'indice fèces a varié fortement sur la période de suivi (1999-2001) avec un pic en 1999 et une valeur basse en 2000 (Tableau An-II.3 , Fig. An-II.1)
Les comptages nocturnes de renards réalisés dans la plaine de Seyne au pied de la zone d'étude donnent un indice d'abondance comparable à ceux obtenus dans d'autres régions françaises. Le renard, sans être rare avec un IKA moyen de 0.35, n'atteint cependant pas les très hautes densités rencontrées dans certaines régions comme le Haut-doubs (IKA ≥ 1 renard./km, Giraudoux *et al.* comm. pers.). La tendance de l'IKA est stable sur 5 ans (1999-2004) mais en augmentation si on considère la période 1999-2003 du fait du pic observé en 2003 (Tableau An.II-6).

Les causes de mortalité des gélinottes équipées d'émetteurs.
La prédation a représenté la cause principale de mortalité, à l'exception d'un seul cas de maladie (colibacillose aiguë [13]) d'un mâle adulte en juin. Les rapaces et les carnivores sont responsables approximativement de la moitié des cas de prédation pour les gélinottes adultes (Publication A, Tab. 3, voir aussi Annexe II pour les critères d'identification des prédateurs). Chez les jeunes, la part des rapaces pourrait éventuellement être plus importante que celle des carnivores, mais cette différence n'est pas significative (Test exacte de Fisher, P = 0.18).

Si l'autour est très probablement l'espèce responsable des cas attribués au rapaces, la séparation entre les différentes espèces de carnivores est plus problématique. Nous pensons cependant que le fait que la martre puisse attraper des gélinottes perchées, augmente fortement la probabilité de capture par cette espèce (notamment sur les perchoirs nocturnes). De plus, pendant la saison hivernale, la gélinotte passe aussi une grande partie de la journée perchée à la recherche de sa nourriture ce qui la rend inaccessible pour le renard.
Il semble exister une inversion saisonnière de la part relative des mortalités attribuées aux carnivores ou aux rapaces (Tab. III-2, la différence n'est toutefois pas significative, test exacte de Fisher, p = 0.087). D'une façon générale, la capture des gélinottes en hiver par les carnivores est probablement plus difficile qu'en été, ce qui pourrait expliquer l'inversion saisonnière de la part respective des cas de prédation par les carnivores ou les rapaces.

Tableau III-2 : Comparaison des cas de mortalité (mâles et femelles regroupés) selon le type de prédateur et la saison (été : mai à octobre, hiver : novembre à avril).

	Saison hivernale	Saison estivale
Rapaces	9	3
Carnivores	3	6

[12] Le 23 juin 1999, une nichée de 2 renardeaux était observée à proximité de la route menant au col du Fanget. Les restes d'une gélinotte femelle étaient trouvés devant le terrier !

[13] Autopsie, parasitologie et bactériologie réalisées par le laboratoire Départemental Vétérinaire et d'Hygiène Alimentaire de Gap

Dans ce travail, la part de l'autour dans la mortalité des gélinottes, bien qu'importante, n'a pas été supérieure à celle des carnivores alors que c'est souvent le cas dans d'autres situations ou pour d'autres espèces de tétraonidés (publication A).
Nous avons émis l'hypothèse que la structure de l'habitat (fort couvert de résineux) était responsable de la moindre vulnérabilité de la gélinotte sur notre site d'étude. Il faut toutefois souligner que la plupart des études traitant de ce sujet ont été réalisées en forêt boréale et aucune comparaison n'est disponible sur la responsabilité respective des différents prédateurs en Europe du sud.

En Scandinavie, l'Autour des palombes est considéré comme un prédateur-clef de la forêt boréale. Dans ces habitats, les Tétraonidés représentent la majeure partie (souvent > 50%) du régime alimentaire en début de saison de reproduction dans les régions où les Tétraonidés sont suffisamment abondants et diversifiés (au moins 2 des 4 espèces bien représentées, i.e. Tétras-lyre, Grand-Tétras, Gélinotte des bois et Lagopède des saules) (Tornberg 1997, Tornberg & Sulkava 1990, Widen 1987). Parmi les 4 espèces de Tétraonidés, la préférence pour telle ou telle espèce, est fonction de la vulnérabilité, de la densité relative et absolue et de la taille de la proie. Le Lagopède des saules apparaît être la proie préférée puisque la plus vulnérable en fin d'hiver, la Gélinotte prend la première place dans les proies préférées quand les densités de lagopèdes descendent en dessous d'un certain seuil (Tornberg 1997, Tornberg & Sulkava 1990). Cependant, quand la densité de gélinotte est inférieure à celle des autres tétras, sa part dans le régime alimentaire chute fortement, l'autour prélevant proportionnellement plus de tétras-lyres et même de grands tétras, habituellement moins recherchés (Widen 1985, Widen 1987). En hiver, la part des Tétraonidés dans le régime est plus faible et l'écureuil devient la proie principale (respectivement 10 et 79% dans une étude suédoise (Widen 1985, Widen 1987).
Cette spécialisation alimentaire sur les Tétraonidés a des conséquences sur la démographie de l'autour puisque le succès de reproduction et le sex-ratio des nichées, peuvent être corrélés avec la densité des Tétraonidés (Byholm *et al.* 2002). Il n'y a toutefois pas de réponse numérique évidente de la population reproductrice (Tornberg 1997, Tornberg 2001, Tornberg & Sulkava 1990).

L'évaluation quantitative de l'importance de la prédation par l'autour sur les populations de Tétraonidés a été réalisée en Scandinavie en évaluant la part de la population prélevée pendant la période de reproduction. Pour la gélinotte, ce taux de prélèvement a été en moyenne de 12% (maximum 26%) dans le sud de la Finlande (Linden & Wikman 1983) et de 20% (maximum 33 %) dans le Nord de la Finlande (Tornberg 2001). L'impact de ce prélèvement est d'autant plus marqué qu'il s'effectue principalement en début de saison de reproduction diminuant ainsi fortement les possibilités d'accroissement de la population. De plus, l'impact de ce prélèvement pourrait être déstabilisateur plutôt que régulateur. Ainsi dans le nord de la Finlande, la réponse fonctionnelle (pourcentage des Tétraonidés dans le régime de l'autour en fonction de la densité globale des tétras) a une influence déstabilisatrice car le taux de prédation augmente quand la densité des proies diminue (Tornberg 2001).
Cependant, il semble que la gélinotte entraîne une réponse différente du fait de sa capacité à échapper plus facilement à la prédation les années de faibles densités quand la plupart des individus sont cantonnés dans des habitats optimaux. Ainsi, dans un territoire du Sud de la Finlande où la

gélinotte est la seule espèce vraiment abondante, la part des Tétraonidés dans le régime est plus faible que dans le Nord de la Finlande (moyenne 36 %) mais la réponse fonctionnelle est potentiellement régulatrice pour la gélinotte, car sa part dans le régime augmente exponentiellement avec sa densité (Linden & Wikman 1983). A une échelle spatiale plus réduite, Swenson (1991 b) a aussi montré que le taux de prédation variait très fortement sur de courtes distances en fonction de la structure du couvert forestier du domaine vital.

La relation entre vulnérabilité à la prédation (et donc taux de survie) et caractéristiques de l'environnement a été montrée d'une façon spectaculaire pour la Gélinotte huppée en Amérique du nord. Cette espèce présente la particularité de posséder 2 "morphes" de couleurs différentes, l'une "grise" l'autre "rousse" (Gullion & Marshall 1968). La proportion relative des deux phases dans la population semble directement déterminée par la prédation des rapaces en hiver qui s'exerce différemment sur l'une ou l'autre phase selon les conditions de l'enneigement. Dans les régions où l'enneigement est régulier, la phase grise est moins vulnérable que la phase rousse qui subit une prédation bien plus forte et inversement dans les régions sans neige (Gutiérrez *et al.* 2003). Sur une même zone d'étude, à quarante ans d'intervalle, une diminution de la durée d'enneigement s'est accompagnée d'une inversion de la survie relative et donc de l'abondance relative des deux phases (Gullion & Marshall 1968, Gutiérrez *et al.* 2003). La Gélinotte des bois ne présente pas deux phases reconnaissables dans la même population, mais il existe aussi au niveau continental, une augmentation sud-nord de la teinte grise du plumage (Pynnönen 1954).
L'importance de la prédation par les rapaces comme facteur de contrôle des populations de gélinottes, est aussi suggérée par les changements de comportement social hivernal des gélinottes dans des conditions différentes de vulnérabilité aux prédateurs. Dans les forêts à dominante de résineux d'Europe et de Sibérie occidentale, les gélinottes sont solitaires ou en couples en hiver, alors que dans l'extrême Est sibérien, les gélinottes qui occupent des forêts presque pures de feuillus ou des mélézins, sont grégaires en hiver. Ceci est interprété comme une réponse comportementale à l'augmentation de la vulnérabilité à la prédation par les rapaces (Rhim & Lee 2003, Swenson *et al.* 1995).
Localement à l'échelle du domaine vital individuel, le comportement semble aussi s'adapter à des variations plus faibles des propriétés protectrices du couvert. Ainsi, en Scandinavie, les couples sont plus souvent ensemble en hiver dans les territoires moins sûrs que dans les territoires les plus favorables où le taux de survie est plus élevé (Swenson 1993 a).

L'ensemble de ces résultats (spécialisation alimentaire et réponse démographique du prédateur, impact de la prédation sur la dynamique des Tétraonidés), a été obtenu dans un contexte géographique et écologique différent de notre zone d'étude.
En Europe centrale et du sud, il est probable que le système prédateur-proie fonctionne différemment du fait de l'augmentation de la diversité et de l'abondance des proies potentielles et de la diminution des populations de Tétraonidés.
Ainsi, en Europe centrale, la part des Tétraonidés dans le régime de l'autour diminue fortement au profit d'autres espèces d'oiseaux (pigeons, canards, Corvidés, rapaces, Turdidés) (Opdam *et al.* 1977). L'abondance de proies tout au long de l'année, permet d'entretenir des populations plus

importantes qu'en Scandinavie (Dronneau & Wassmer 2004, Opdam *et al.* 1977), ce qui en retour pourrait entraîner une pression de prédation plus forte sur les proies secondaires.

Dans notre travail, la prédation des gélinottes par l'autour a été régulièrement répartie le long de l'année, notamment en hiver alors qu'en Scandinavie, elle diminue fortement à cette saison (Widen 1987). Parallèlement, les proies de taille moyenne sont rares en hiver dans les secteurs montagneux des Alpes de Haute-Provence, que ce soit dans les vallées agricoles (pas de concentration de Corvidés ou d'oiseaux d'eaux) et encore plus en forêt (absence des pigeons et rareté des Turdidés). Dans ces conditions, les galliformes représentent probablement une part importante de la biomasse d'oiseaux disponible à ce moment de l'année. Avec la quasi-disparition des perdrix [14] et la rareté du tétras-lyre dans notre site d'étude (obs. pers.), la gélinotte est sans conteste le galliforme le plus abondant localement, ce qui pourrait expliquer la régularité de la prédation par l'Autour en hiver.

Ainsi, de l'ensemble de ces travaux, il ressort que :
1° La Gélinotte des bois est une des proies préférées de l'Autour des palombes.
2° L'impact de cette prédation est relativement important et peut potentiellement avoir un effet régulateur sur la démographie de l'espèce.
3° La vulnérabilité à la prédation de l'autour change en fonction des caractéristiques de l'habitat. Les habitats les moins favorables caractérisés par un faible encombrement de la végétation ne sont occupés que les années à fortes densités.
4° La gélinotte est susceptible d'adapter son comportement en fonction du risque de prédation.

L'ensemble des ces points amène à considérer que la prédation par les rapaces a constitué une force évolutive déterminante chez la gélinotte. En conséquence, il est vraisemblable que la prédation sera un facteur à prendre en compte pour interpréter la façon dont la gélinotte sélectionne son habitat (voir chapitre IV).

II. 2.d - Biologie et succès de la reproduction

Les paramètres démographiques liés à la reproduction ont été évalués par le suivi des poules équipées d'émetteurs (Tab. III-3). Aucun poussin n'a été équipé, leur survie n'a été estimée qu'en contrôlant régulièrement le nombre de jeunes accompagnant les femelles équipées.

[14] Le statut spécifique des quelques individus d'origine probablement sauvage qui subsistent dans les secteurs d'alpage de la commune d'Auzet n'est pas connu avec certitude. Il s'agit probablement de l'hybride naturel entre la Perdrix bartavelle et la Perdrix rouge, dit Perdrix rochassière.

Tableau III-3 : Paramètres de la reproduction des poules équipées d'émetteurs. Entre parenthèses : nb. d'individus ou de nids suivis.

Taille 1er ponte Moy., min.-max.	Taille 2ème ponte Moy., min.-max.	Taux d'éclosion des nids réussis	Taux de réussite des 1ère pontes	Taux de réussite toutes les pontes
7.4, 6-9 (10)	3.5, 3-4 (2)	0.91 (11) ou 0.97 (10)	0.56 (16)	0.61 (18)

% de poules reproductrices [1]	% de poules élevant 1 nichée à terme [2]	Taux de survie des poussins à 15 jours	Taux survie des poussins à 2 mois	Taille des nichées	Nb. de jeunes par poule en fin été
0.69 (16)	0.56 (16)	0.58 (60 œufs éclos, 10 pontes)	0.34 (60 oeufs, 10 pontes)	2.6 (8)	1.4 - 1.5 (15 ou 16 nichées)

[1] % de poules ayant menées une ponte à l'éclosion.

[2] 2 poules ont été tuées pendant l'élevage et leurs poussins ont été considérés comme perdus.

Une simulation de la courbe de survie d'une cohorte complète, de la ponte en début d'incubation, jusqu'aux poussins âgés de 2 mois, a été réalisée à partir des données de télémétrie (cohorte de 125 œufs appartenant à 18 pontes) (Fig. III-2). Les estimations de la survie de la cohorte à différents moments de la période (éclosion, 15 jours et 2 mois d'âge des poussins) permettent de construire une courbe de survie assez bien modélisée ($R^2 = 0.95$) par une fonction exponentielle négative, ce qui indiquerait un taux de mortalité journalier constant au cours de la période (taux de mortalité journalier $Tj = d(\log_e Y)/dt \approx 0.026$) (White & Garrott 1990). Toutefois ce modèle semble prédire des valeurs plus faibles que celles observées en fin de période (pointillés Fig. IIII-2) ce qui pourrait indiquer que la survie journalière réelle des nichées augmente au cours de la période d'élevage.

Finalement, peu avant l'éclatement de la nichée, le potentiel reproductif n'est réalisé qu'à hauteur de 20 % environ.

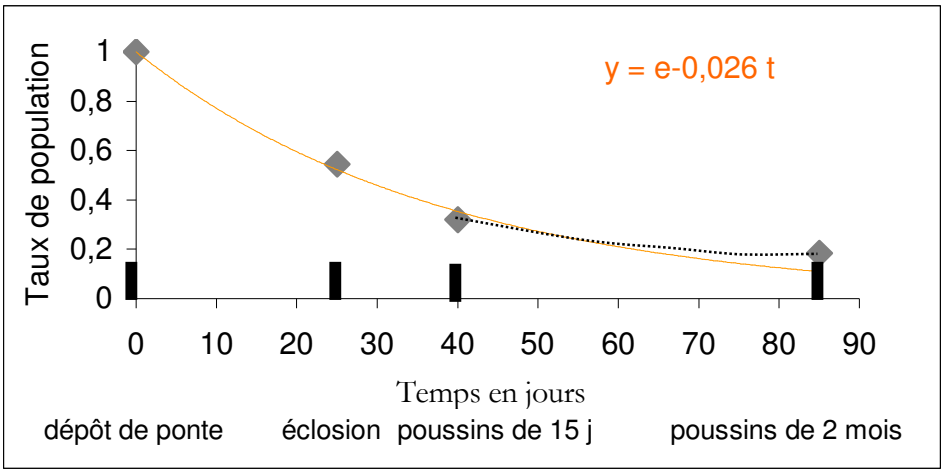


Figure III-2 : Simulation de la courbe de survie d'une cohorte à partir du début de couvaison jusqu'au poussins âgés de 2 mois, (ligne continue: modèle exponentiel avec un taux de mortalité journalier de 0.026, pointillés : écart à la prédiction pendant la 2ème phase d'élevage).

Le succès reproducteur a fortement varié pendant la période d'étude. Les deux méthodes d'estimation (suivi des poules équipées et battue en été) montrent que l'année 2000 a été une bonne année de reproduction (Tab. III-4).

Tableau III-4 : A : variations du succès reproducteur (nb. de jeunes/poule) des gélinottes équipées et B : du % de jeunes dans la population comptée en battue en été de 1999 à 2001.

	1999	2000	2001
A : Taux de reproduction	1,1	2,8	0,25
(Nb. poules suivies)	(7)	(5)	(4)
B : Succès reproduction battue	9%	60%	23%

Ce succès reproducteur élevé en 2000 peut être mis en parallèle avec la réussite élevée des nids cette année là (83 %, 5 nids/6 versus 63% en 1999 et 25% en 2001).
Ainsi il est probable que les variations inter-annuelles du succès reproducteur sur notre zone d'étude sont en grande partie déterminées par la variation de la réussite des nids.
La prédation est probablement responsable de la majeure partie des échecs de nids avec parfois la perte simultanée de la poule. Il faut cependant remarquer qu'il n'a pas été possible d'identifier les raisons de certains échecs précoces de la reproduction (3 cas). Nous avons alors supposé que les poules équipées qui n'avaient pas développé de comportement reproducteur (pas de couvaison détectée) avaient pondu mais pas couvé, à la suite d'un abandon ou d'une prédation précoce de la ponte[15].
Les causes de mortalité des poussins ne sont pas connues, aucun poussin n'ayant été équipé d'émetteurs, ni aucun reste découvert lors du travail de terrain. Contrairement à la ponte qui est détruite entièrement, aucune couvée n'a été entièrement détruite après l'éclosion, exception faite de la perte probable des jeunes de 2 nichées suite à la prédation de la poule.

La grandeur de la ponte semble conforme à ce qui est connu en Europe occidentale : 7.5, n = 8 en Suisse, 7.8, n = 5 (première ponte) en Suède. Elle pourrait être cependant inférieure à celle constatée plus à l'Est dans l'Oural (entre 8 et 9.2, données compilées dans Bergmann *et al.* (1996)).

Le taux d'éclosion des nids réussis est généralement élevé chez les galliformes et le taux trouvé dans cet échantillon semble assez faible si l'on retient toutes les pontes de taille connue pour le calcul (0.91) (Tab. III-3). Ce résultat est dû à un taux d'éclosion anormalement faible d'une ponte déposée par une poule âgée de 1 an en 2001 qui n'a donné que 3 œufs éclos sur un total de 8. En l'absence de cette ponte, le taux d'éclosion est plus conforme (0.97) à celui observé habituellement.

Afin de comparer le succès reproducteur obtenu dans les Monges avec ceux d'autres régions françaises, nous avons réalisé des comptages en battue en milieu d'été sur un secteur de la zone d'étude (massif de Fissac) et estimé le succès reproducteur par l'âge ratio des oiseaux levés (% de

[15] Bien que la plupart des auteurs s'accordent à penser que toutes les femelles de Tétraonidés pondent, une étude sur la Gélinotte huppée semble montrer, sans preuves absolues, qu'une partie des poules ne pond pas dans certains habitats pauvres en nourriture (Haulton 1999).

jeunes dans la population totale). Nous pouvons alors comparer ces données avec celles issues des comptages en battue réalisés depuis plusieurs années dans 4 sites du Massif jurassien : Risol (Doubs) : M. Montadert & ONCFS, données non publiées ; Risoux (Jura) : (Desbrosses 1997, Leclercq *et al.* 1997) ; B. Leclercq, données non publiées ; Champfromier (01), R. St-Oyant et ONCFS, données non publiées ; Haute-Joux (39): P. Lonchamp et FDC Jura, données non publiées, où les populations sont stables ou en déclin (Tab. III-5).

Tableau III-5: Comparaison des densités et du taux de reproduction des gélinottes comptées en battue en été dans 4 forêts du massif jurassien (Risol et Risoux, Champrfomier et Haute-Joux) et le massif de Fissac (04).

	Densité moyenne ind./100 ha	Taille moyenne des nichées [1] (nb.)	Taux de reproduction moyen [2]	Tendance sur la période de suivi
Risol (25) 1995-2003	3.3	2.8 (36)	35 %	stable
Risoux (39) 1983-2000, 2002	2.3	2.7 (99)	37 %	stable
Champfromier (01) 1993 –99, 2003	2.9	2.8 (12)	17 %	stable
Haute-Joux (39)1988-89, 1992-95, 1997-99	1.6	2.8 (17)	33 %	déclin
Fissac (04), 1999-2003	**6.6**	**2.6 (10)**	**33 %**	**stable**

[1]nombre moyen de jeunes par nichée en août, [2] % de jeunes dans la population totale observée en battue.

Les densités sont plus faibles dans les 4 sites jurassiens que dans le site de Fissac, mais le taux de reproduction et la taille des nichées, sont étonnamment semblables entre les 5 sites (exception faite du taux de reproduction moyen très faible de Champfromier (01)).

D'une façon générale, le succès reproducteur des populations françaises de gélinottes apparaît bien inférieur à celui des populations occupant la taïga au cœur de l'aire de répartition (Tab. III-6). Ceci semble résulter de la combinaison d'un faible succès des nids et d'une survie plus faible des juvéniles avant l'éclatement de la nichées. Les densités records, parfois observées en automne dans certains secteurs de taïga (Jurgenson 1961, Vladysevskij & Saparev 1975, Formozov 1934 *in* (Dronneau 1984 a) (≈ 100 ind./100 ha), ne peuvent avoir été obtenues qu'en combinant une très forte densité printanière (≈ 15 couples/100 ha) et un succès reproducteur proche de 70%.

Tableau III-6 : Synthèse des paramètres de reproduction (succès des nids, survie des poussins, taux de reproduction et taille des nichées) de l'ensemble des espèces de Tétraonidés d'Amérique du Nord et des trois espèces de gélinottes.

Espèces	Site	Succès des nids	Survie des juvéniles [1]	Taux moyen de reproduction [2] (Taille des nichées)	Auteurs
9 espèces de Tétraonidés	Amérique du Nord	58%	56%	-	(Bergerud 1988)
Gélinotte huppée	Cœur de l'aire de répartition	-	30%	-	(Larson *et al.* 2001)
	Appalaches	-	7%	-	(Haulton 1999)
Gélinotte de Chine	Gansu	63%	17%	-	(Sun *et al.* 2003)
Gélinotte des bois	Taïga Europe du Nord	69%	62%	-	(Jönsson *et al.* 1991)
	Taïga Nord Finlande	-	-	50%	(Tornberg 2001)
	Sud Finlande	-	-	53%	(Linden & Wikman 1983)
	Ouest Sibérie	-	-	63% (3,9)	. Romanov (1990) *in* (Bergmann *et al.* 1996)
	Sud Baïkal	-	-	67% (4,2)	
	Oural	-	-	69% (5,1)	

[1] Avant l'éclatement de la nichée à 10-12 semaines, [2] % de jeunes dans la population totale en août.

II. 2.e - Bilan démographique de la population de Gélinotte des bois des Alpes de Haute Provence

Une modélisation démographique (logiciel ULM (Legendre & Clobert 1995)) a été réalisée avec un sexe (femelle) et deux classes d'âges (< 1 an et > 1 an). Les survies ont été calculées à partir du suivi des femelles équipées : survie annuelle femelle = 0.60, survie femelle juvénile : = 0.74 et un succès reproducteur identique pour les femelles de 1 an et les femelles >1 an = 0.75 femelles juvéniles par poule (sex-ratio des nichées supposé équilibré).
Le résultat de ce modèle donne un taux de multiplication λ de 1.15.

Le temps de génération (âge moyen des femelles à la reproduction) qui est un indicateur du taux de renouvellement de la population est de 2.27.

L'analyse de sensibilité est présentée dans le tableau III-7. Cette analyse permet d'évaluer l'impact des différents paramètres démographiques sur le taux d'accroissement (ou taux de multiplication de la population) λ (Caswell 1989).

Tableau III-7 : Sensibilité, élasticité et élasticité réelle des paramètres démographiques des gélinottes femelles équipées d'émetteurs.

	Sensibilité	Elasticité	*Elasticité réelle*
Fécondité femelle juvénile	0.35	0.23	*0.13*
Fécondité femelle adulte	0.38	0.25	*0.14*
Survie femelle juvénile	0.75	0.48	*0.10*
Survie femelle adulte	1.00	0.52	*0.10*

La sensibilité évalue les conséquences d'un changement absolu d'un paramètre démographique sur le taux de multiplication λ, alors que l'élasticité permet de mesurer un changement proportionnel [16]. Ce dernier peut servir à comparer l'importance relative des différents paramètres sur le taux d'accroissement de la population. L'élasticité apparaît plus forte pour les paramètres de survie des poules que pour le succès de la reproduction (Tab. III-7).
Cependant cette mesure ne prend pas en compte les variations inter-annuelles des paramètres démographiques et il faut donc pondérer chaque coefficient d'élasticité par le coefficient de variation (CV) du paramètre démographique en question (Steen & Erikstad 1996). A coefficient d'élasticité égale, un paramètre a d'autant plus d'impact sur λ qu'il varie fortement d'une année sur l'autre. Nous avons estimé le coefficient de variation du succès reproducteur à partir des comptages en battue réalisés à Fissac de 1999 à 2003 en le considérant identique pour les poules de 1 an et les poules > 1 an (CV fécondité des poules = 0.58). Le coefficient de variation de la survie des femelles adultes a été arbitrairement fixé à 0.2 en se basant sur le coefficient de variation de survie des poules de Tétras-lyre dans les Alpes (évalué à 0.146, (Caizergues 1997)) et en supposant une variation encore plus forte de la survie des poules adultes d'une année sur l'autre. Les observations réalisées semblent, en effet indiquer une forte variation de la survie des poules > 1 an pendant la phase de reproduction (par exemple 4/8 poules équipées tuées pendant la saison de reproduction 99, 0/5 poules équipées pendant la saison 2000). L'élasticité réelle a ainsi été calculée par la formule Elasticité réelle = Elasticité * CV. La prise en compte du coefficient de variation dans le calcul de l'élasticité, donne alors à la survie adulte et à la reproduction, un impact équivalent sur le taux de multiplication.

Ces calculs doivent être considérés comme une première approximation du poids relatif des différents paramètres démographiques sur le fonctionnement démographique de notre population. Au-delà de l'imprécision des mesures (aussi bien des paramètres démographiques que des coefficients de variation), il faut aussi signaler d'autres sources de biais :

- Une balance immigration / émigration qui pourrait ne pas être nulle.
- Une possibilité de covariances entre paramètres démographiques. Ainsi, dans le cas de notre population, il est possible que la survie annuelle des poules soit corrélée au succès reproducteur

[16] Exemple de calcul : pour une augmentation de 5% de la survie des poules adultes, l'augmentation de λ est égale à : 0.05 *0.52 =2.6% alors qu'une augmentation de 5% de la fécondité des poules adultes entraîne une augmentation plus faible de λ de 0.05*0.25=1.25%.

(par exemple, les mauvaises années de reproduction qui pourraient être associées à une forte mortalité des poules sur leur nid).

II. 3 - Conclusion

Nous pouvons répondre positivement au premier point concernant l'existence de population source non loin du front de colonisation, à savoir une balance démographique excédentaire.

Cet excédent de population est permis essentiellement par un taux de survie élevé des oiseaux âgés de plus de 3 mois alors que le succès reproducteur et notamment la survie des nichées est faible par rapport aux populations occupant le cœur de l'aire de répartition dans la taïga boréale. Ce taux de reproduction est par contre très proche des populations étudiées dans le massif jurassien présentant des densités plus faibles et qui montrent au niveau régional une tendance à la régression. Cette différence de dynamisme démographique entre la population des Alpes de Haute Provence (en expansion géographique) et celle du Massif jurassien (en régression géographique) résulterait alors essentiellement d'une différence de taux de survie des adultes.
Ces éléments suggèrent que le fonctionnement démographique des populations du Nord de l'Europe est probablement très différent de celui des populations occupant l'Europe du sud. Les populations nordiques auraient alors un renouvellement beaucoup plus rapide de la population et un taux d'accroissement très sensible aux variations inter-annuelles du recrutement. La variation pluriannuelle à large amplitude du succès reproducteur et donc du recrutement (quels que soient les mécanismes causaux impliqués), est considérée comme la source des cycles pluriannuels d'abondance des Tétraonidés observés dans le Nord de la Scandinavie (Linden 1988, Linden 1989, Lindström *et al.* 1997). A l'opposé, les populations de Tétraonidés du Sud de l'Europe ne semblent pas cycliques (Cattadori 1999).

Ce taux de survie élevé des oiseaux de plus de 3 mois ne semble pas devoir être relié à une densité de prédateur particulièrement faible dans la zone d'étude, ni à une abondance de proies principales (rongeurs, oiseaux de taille moyenne) qui allègerait la pression sur les proies secondaires comme la gélinotte. Nous faisons l'hypothèse que c'est la capacité des oiseaux d'échapper à la prédation, notamment à celle de l'Autour des palombes pendant la période hivernale et pré-vernale, qui explique cette survie. Ceci suggère la présence d'un habitat forestier ayant des propriétés de protection particulièrement élevées. L'analyse de cette question sera abordée au chapitre IV (sélection de l'habitat). Cependant, pendant la belle saison, les exigences de la reproduction impliquent une vulnérabilité accrue des femelles qui souffrent alors d'une prédation plus importante, responsable d'une survie annuelle probablement inférieure à celle des mâles.

III - Aptitude à la colonisation d'une population de Gélinotte des bois à proximité du front de colonisation

III. 1 - Introduction

L'aptitude de la gélinotte à coloniser de nouveaux territoires est directement dépendante des capacités de dispersion des individus juvéniles après l'éclatement des nichées (fin août - début septembre) et leur premier cantonnement au printemps suivant. En effet, les adultes sont connus pour être sédentaires, ce que nous avons aussi documenté dans ce travail (voir publication B).
Nous avons ainsi étudié l'importance et les types de déplacements réalisés par des juvéniles capturés en automne, peu de temps après l'éclatement des nichées et jusqu'au printemps suivant.
Les variables suivantes ont été décrites :

- Distance totale parcourue en ligne droite entre le site de capture automnal et le centre du domaine vital printanier. Par extension, cette distance est considérée comme une estimation de la dispersion postnatale (voir discussion publication B).
- Types de déplacements réalisés.
- Phénologie temporelle des déplacements.
- Nature des grands types d'habitats traversés lors des déplacements.

Les distances de dispersion sont comparées aux données disponibles dans la littérature et l'importance des déplacements observés sert de base à la discussion sur l'aptitude à la colonisation de l'espèce au regard du phénomène d'expansion observé dans les Alpes de Haute Provence.
Les résultats principaux sont présentés dans la publication B, nous rappellerons donc ici uniquement les points importants.

III. 2 - Résultats et discussion

III. 2.a - Distances de dispersion

La distance moyenne de dispersion postnatale des gélinottes juvéniles a été de 4 km pour les mâles et 2 km pour les femelles. Cette dispersion s'est avérée être relativement importante et assez comparable aux distances de dispersion juvéniles de plusieurs espèces de Tétraonidés. Le fait nouveau réside dans les grandes distances parcourues par deux mâles juvéniles (15 et 25 km). Ce résultat contredit l'opinion que les gélinottes se disperseraient beaucoup moins loin que la plupart des autres espèces de Tétraonidés. La discussion développée dans l'article (publication B) explique pourquoi certains biais méthodologiques des précédentes études (reprises de bagues ou petits nombre de gélinottes suivies par télémétrie) sont pour partie, responsables de cette idée.

III. 2.b - Différences de distances de dispersion entre mâles et femelles

Chez toutes les espèces de Tétraonidés étudiées, les femelles juvéniles se dispersent plus loin que les mâles juvéniles, ce qui est un trait général chez les oiseaux en opposition aux mammifères (voir Greenwood (1980) pour une hypothèse explicative de ce phénomène). Il existe cependant des

exceptions (Clarke *et al.* 1997). Chez les galliformes, la seule exception à cette règle[17] serait la Perdrix grise où les mâles se dispersent à plus grande distance que les femelles (Potts 1986).
Notre faible échantillon de jeunes femelles suivies ne permet pas de tester une différence entre la dispersion des deux sexes. Cependant, une plus faible dispersion des femelles pourrait expliquer pourquoi le phénomène d'expansion géographique dans les Alpes du Sud semble lent (vitesse estimée à 1.5 km par an pendant 20 ans, voir chapitre II), comparativement aux distances parcourues par certains mâles. Dans l'hypothèse où les femelles se disperseraient à faible distance, le contingent de mâles colonisant de nouveaux habitats très éloignés de leur site de naissance serait alors dans l'incapacité de trouver un partenaire et donc perdus pour la population.

III.2.c - Présence de barrières aux déplacements.

La gélinotte est réputée pour être incapable de traverser des milieux ouverts même sur de faibles distances de 100-200 m. Cette réputation est déduite de l'analyse de la présence de gélinottes dans des boisements fragmentés et non pas du suivi par télémétrie qui a été peu réalisé sur cette espèce (voir discussion dans publication B). En renfort de cette idée, il existe des données anciennes sur la Gélinotte huppée qui montrent qu'elle n'occupe pas des îles boisées dans les grands lacs américains se trouvant à plus de 600 m de la rive et que des gélinottes lâchées au-dessus d'un lac ne peuvent franchir plus de 500 m avant de tomber dans l'eau !! (Palmer 1962).
Cette idée est remise en question par les déplacements effectués par un mâle juvénile qui a traversé une plaine agricole (plaine de Seyne) en franchissant des espaces ouverts de 1 km de large (voir Fig. 3, publication B). Une autre observation concernant cet individu n'a pas été relatée dans l'article car hélas, insuffisamment documentée. Il s'agit d'un possible survol de 500 m au-dessus du lac de Serre-ponçon au débouché de l'Ubaye. Nous n'avons pas la preuve de cette traversée car un hiatus de 5 jours sépare les deux localisations de chaque côté du lac et l'oiseau a très bien pu contourner l'obstacle. Cependant le fait qu'il ait séjourné 2 ou 3 jours au bord du lac dans un secteur à priori peu favorable au stationnement prolongé de l'espèce (petit bosquet a proximité d'un cimetière !) et que cette position se trouve dans le prolongement des déplacements précédents, laissent à penser qu'il a traversé directement le plan d'eau. Quoiqu'il en soit, pour rejoindre son premier domaine hivernal, ce mâle a traversé un paysage a forte composante agricole où les boisements sont fragmentés. L'examen de la Figure III-3 montre qu'il aurait pu très bien arriver au même endroit sans pratiquement quitter le bois en passant plus à l'est.
Ainsi ces observations montrent que dans certaines conditions, la gélinotte peut traverser des milieux ouverts.

[17] Dans le genre *Bonasa*, cette règle est respectée pour la Gélinotte huppée. Par contre, les informations précises manquent pour la Gélinotte de Chine.

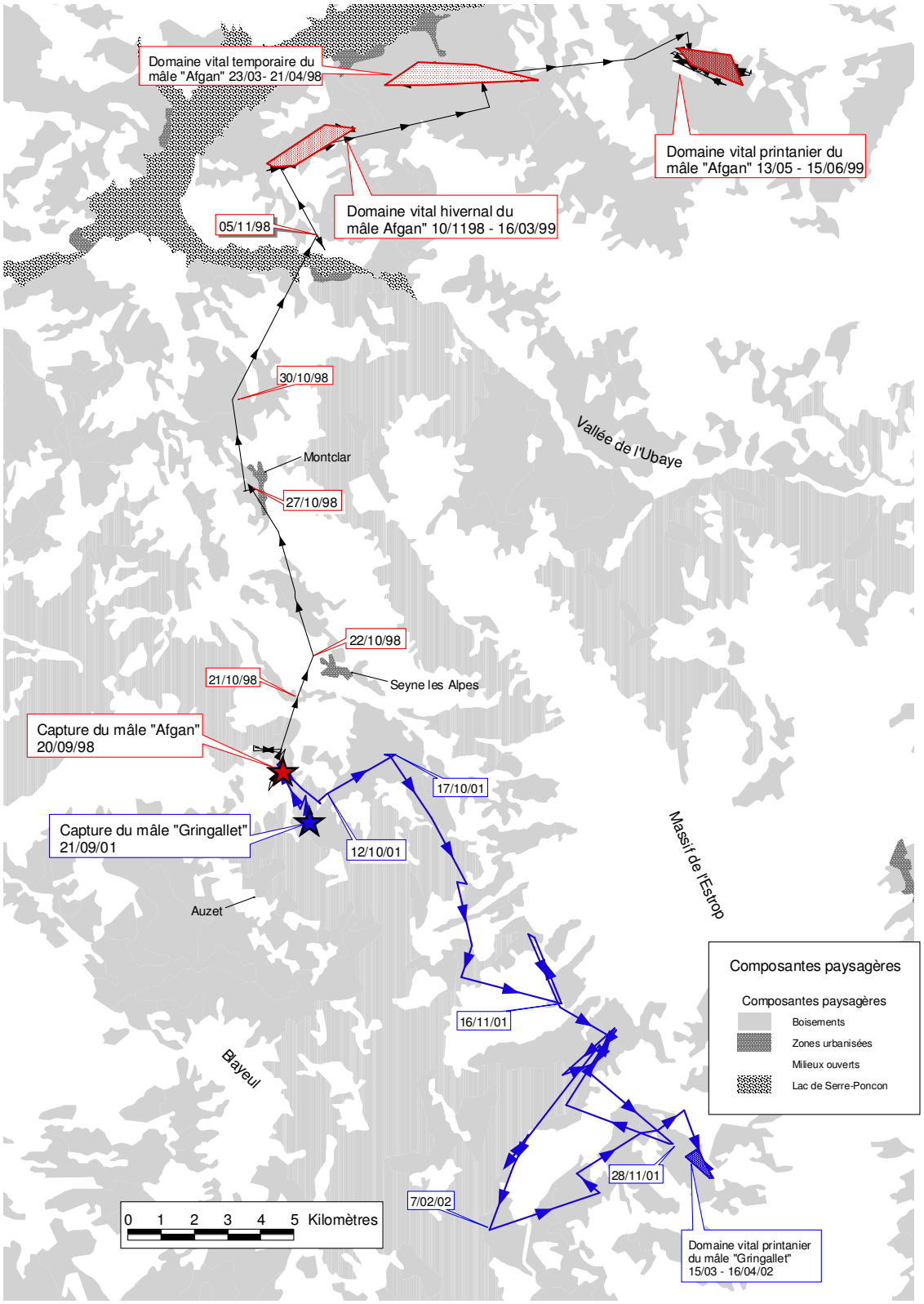


Figure III-3 : Dispersion postnatale des gélinottes équipées d'émetteurs. Exemple des deux mâles juvéniles "Afgan" 1 et "Gringallet" 2 qui se sont dispersés le plus loin. 1 – Suivi jusqu'au 27/06/2000; 2- Tué par un rapace le 16/04/2002

Cependant, l'analyse du trajet suivi par le front de colonisation (voir publication B et chapitre II) montre que les lignes de crêtes dénudées de plus de 1 km de large au-dessus de 2000 m d'altitude ont, sans doute, constitué des barrières. Le front de colonisation a dû contourner ces obstacles et mettre environ 20 ans pour atteindre la Haute vallée du Verdon qui se trouve pourtant à faible distance des sites de présence anciens (Ubaye et Monges) à condition de franchir les lignes de crêtes.
Bien que la colonisation ne puisse apparemment pas s'effectuer en traversant les pelouses alpines, il semble malgré tout que certaines gélinottes traversent occasionnellement ces habitats mais le phénomène serait trop sporadique pour permettre à une population de s'implanter. Ainsi les deux gélinottes observées (voir récoltes de témoignages, chapitre II - III. 2.b) dans les hautes vallées du Var et de la Tinée (voir Fig. II-5, chapitre II - III. 3), ne peuvent provenir que de la vallée de l'Ubaye après une traversée de cols à plus de 2000 m d'altitude. La possibilité d'une approche par le sud en remontant les vallées sans franchissement de cols semble peu probable compte tenu de l'éloignement actuel des plus proches noyaux de présence (secteur d'Annot (04)).

IV - Conclusion

Malgré le faible échantillon de juvéniles équipés, 2 mâles sur les 14 équipés ont réalisé des déplacements de plus de 10 km qui représentent pour les Tétraonidés des déplacements importants. Ces éléments montrent que la gélinotte présente une capacité de déplacement et donc une aptitude à la colonisation supérieure à ce qui était connu et qui rend possible l'expansion géographique observée.

Cependant, certains éléments semblent indiquer que ces déplacements seraient moindres chez les femelles que chez les mâles. En posant comme hypothèse que les femelles seraient à la fois moins "dispersantes" et moins aptes à traverser les milieux ouverts, nous proposons un modèle d'expansion géographique par diffusion (voir chapitre II) qui rendrait bien compte de la dynamique d'expansion observée.

Ce type de dispersion déséquilibré en faveur des mâles aurait d'importantes conséquences sur le fonctionnement démographique des populations selon qu'elles forment une aire continue ou une aire fragmentée.
Cas d'une aire continue. Cette situation peut s'appliquer à l'aire de répartition de la gélinotte dans le Nord des Alpes de Haute Provence. De la vallée de l'Ubaye au sud des Monges, l'aire de répartition présente une organisation spatiale en "doigt de gant" imposée par la répartition spatiale des forêts qui suivent les versants des vallées et qui sont séparées par les lignes de crêtes (voir répartition des boisements Fig. III-3). La circulation des individus est donc possible de proche en proche mais la probabilité d'échange d'individus entre deux sous-populations doit, non seulement diminuer avec la distance mais aussi, en fonction de la position dans la vallée. Pour une population située en fond de vallée, le transfert d'individus ne sera possible qu'avec l'aval de la même vallée alors que les populations implantées plus en aval, pourront aussi échanger avec les vallées voisines. Ce modèle de dispersion (connectivité spatiale des sous-populations, différentiation génétique par la distance et anisotropie spatiale des échanges) correspond à celui trouvé pour le tétras-lyre dans les Alpes

françaises à partir de l'analyse génétique (Caizergues *et al.* 2001) et des déplacements d'oiseaux équipés d'émetteurs (Caizergues & Ellison 2002).
En comparaison du tétras-lyre dans les Alpes, la gélinotte présenterait une inversion du patron sexuel de dispersion (dispersion des mâles > dispersion des femelles) et une distance de dispersion moyenne du sexe le plus dispersant, inférieure à celle du tétras-lyre (8 km pour les femelles de tétras-lyre, contre 4 km pour les mâles de gélinotte), dans ce cas l'effet de la distance entre sous-populations, devrait se traduire pour la gélinotte :

- Du point de vue génétique par une différentiation plus marquée.
- Du point de vue démographique par une autonomie plus importante des sous-populations conduisant à une asynchronie des fluctuations d'abondance entre populations suffisamment éloignées.

Cas d'une aire fragmentée. Dans ce cas, la population est distribuée en noyaux d'habitats forestiers favorables isolés dans une matrice d'habitats ouverts, impropre aux cantonnements des individus (organisation spatiale en méta-population (Hanski & Gilpin 1991)). Dans le cas de la gélinotte, nous faisons l'hypothèse que la perméabilité de la matrice (propriété de la matrice contrôlant les échanges d'individus entres sous-populations séparées) change selon le sexe, cette perméabilité serait plus faible pour les femelles que pour les mâles.
Dans ce cas, deux populations relativement proches mais séparées par un hiatus d'habitats ouverts pourrait montrer une dynamique asynchrone. Ce modèle a été évoqué pour rendre compte de l'asynchronie des fluctuations d'abondance des sous-populations de Perdrix grise des Pyrénées *Perdix p. hispaniensis* (Novoa 1998). Dans cette population de perdrix, un "turn-over" rapide de la population, une variation spatiale des taux de survie et/ou du succès reproducteur et un recrutement uniquement local des femelles (forte phyllopatrie), induit des fluctuations d'abondance asynchrones entre sous-populations proches (séparées par une vallée par exemple) et alors que les mâles peuvent se déplacer sur de grandes distances (Novoa 1998). Dans le cas de ces populations, seuls des phénomènes catastrophiques agissant à large échelle et indépendamment de la densité ("Moran effect", Cattadori *et al.* (2000), Hudson & Cattadori (1999)), par exemple des conditions climatiques exceptionnelles induisant une mortalité massive et/ou un faible taux de reproduction, peuvent permettre de re-synchroniser les populations sur de grandes régions (exemple de la Perdrix bartavelle *Alectoris graeca saxatilis* dans les Alpes du Sud (Bernard-Laurent & Léonard 2000)).

Publication A

SURVIVAL IN AN EXPANDING HAZEL GROUSE *Bonasa bonasia* POPULATION IN THE SOUTHEASTERN FRENCH ALPS

Marc MONTADERT [1] & Patrick LEONARD [2]

[1] Laboratoire d'Ecologie et d' Ecophysiologie, EA 3184 MRT, UC INRA,
Université Franche-Comté, Place Leclercq 25300 Besançon, France.

[2] Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage.
CNERA FM, Micropolis, La Bérardie, 05000 Gap, France.

Key words: *Bonasa bonasia*, causes of mortality, hazel grouse, radio-tracking, range expansion, survival

Send correspondence concerning manuscript to:
Marc Montadert, Les Granges Michel 25300 Les Verrières-de-Joux, France.
Tel: +33 (0)3 81 69 43 75 - Email: marc.montadert@wanadoo.fr.

ABSTRACT

By use of radio-tracking, we studied hazel grouse (*Bonasa bonasia*) in the southeastern French Alps from 1998 to 2002. The Kaplan-Meier annual survival rate of adult males (N=41) was 0.72 (95 % C. I. 0.59-0.85), and 0.60 for adult females (N =15; 95 % C. I. 0.40 - 0.91). For juveniles (sexes combined; N = 29) the survival over nine months (15 September-15 June) was 0.74 (95 % C. I. 0.58 - 0.90). The seasonal pattern of survival was different for the two sexes. Adult male survival during November_April (S = 0.76; N=38) was lower than during May-October (S = 0.95; N=41). Only three of 16 male deaths (ages combined) occurred in summer. Female survival (ages combined) during November-April (S = 0.90; N=16) was higher than during May-October (S = 0.70; N=16). Five of six females died between May and July, i.e. during egg laying, incubation or brood rearing Raptors, red foxes *Vulpes vulpes* or pine martens *Martes martes* accounted for most mortality of adults. The estimated annual survival rates were high compared to those reported for more northern populations, and the difference may be due to an extensive, dense and well-structured habitat that reduces the ability of raptors to kill hazel grouse. The high survival rates may explain the range expansion currently occurring in the southeastern French Alps.

Introduction

During the last few decades, the hazel grouse (*Bonasa bonasia*) has disappeared from many lowland habitats of western and central Europe due to changes in habitats and silvicultural practices (Bergmann & Klaus 1994, Lieser 1994, Storch 2000). Contrasting this, the occupied range appears to be stable in most alpine regions and is increasing in parts of southeastern France (Deloche & Magnani 2002). We assume that this expansion is largely related to the abandonment of grazing activities and the subsequent spontaneous reforestation of pastures, which has led to an optimal forest habitat for hazel grouse. Expansion into new habitats suggests that individuals are immigrating from nearby populations with good reproduction or survival. We therefore initiated a research programme near the colonising front in the southeastern French Alps to determine the demographic characteristics of a local hazel grouse population. In this paper, we compare our data on survival and reproduction with those in declining or stable populations in northern France and Fennoscandia.

Material and methods

Study area

The study was carried out in the Alpes-de-Haute-Provence in the southeastern French Alps (UTM coordinates: 285 000 E, 4908 000 N, 32 T), in an area of 6,460 ha situated at 1,200-1,700 m a.s.l. (Fig. 1). The climate in the area is somewhat Mediterranean, with an average annual precipitation of 950 mm, in which snow from December through March is included, and a mean annual temperature of 7°C. The hazel grouse "population" in the study area was not isolated, but was connected to surrounding populations through movements. The study area was situated ca 50 km from the southern limit of the expanding hazel grouse range. Interviews with local hunters and poachers suggest that hazel grouse first colonized the study area in the 1950s, and that by the 1970s the species was quite common. Large interconnected tracks of forests covered 76 % of the study area (see Fig. 1). Open lands included pastures, cultivated valleys, alpine meadows, and at higher elevations, rocky ridges. At a larger scale, i.e. within the 40-km diameter circular area (shown in Fig. 2) centred on the study area, the forest cover made up only 46%, and the habitat was more fragmented (see Fig. 2). High elevations exceeding 2,000m (indicated in Fig. 2) formed naturals barriers to hazel grouse movements.

Most forests are the results of natural regeneration. About half of the forested area was covered by old stands (> 100 years), the remainder being young stands originating from either clear-cutting 40-50 years ago or from natural reforestation of abandoned pastures. The vegetation of the four separate forests Fissac, Peyronnière, Sansenu et Pinée in the study area was described either in 10-m radius plots regularly spaced at a density of four per ha (for Fissac = 154 ha, Peyronnière = 46 ha and Sansenu = 83 ha) or in 18 1-ha squares in the Pinée forest (180 ha). In these plots, we recorded: number of trees and number of species of all mature trees (i.e. with a diameter at breast height (DBH) of >17.5 cm), number and species of deciduous shrubs and small trees, canopy cover of deciduous and coniferous trees at three layers, cover of field layer, and an index of horizontal cover of the understorey using a 60X60 cm checkerboard mounted on a 1.2 m pole (Table 1).

In the study area, >80% of the stands were dominated by conifers such as spruce *Picea abies*, Scots pine *Pinus sylvestris* or white fir *Abies alba* and it was especially characteristic for the forests Fissac and Peyronnière. Mature deciduous trees were scarce in these stands. However, a sparse but diversified broad-leaved understorey was usually present and included the following plant species: montain ash *Sorbus aucuparia,* whitebean *S. aria,* wild cherry *Prunus avium,* hazel *Corylus avellana,* hawthorn *Crataegus monogyna,* willow *Salix spp.,* silver birch *Betula pendula,* wayfaring tree *Viburnum lantana,* snowy mespilus *Amelanchier ovalis,* wild cotoneaster *Cotoneaster integerrimus* flyhoneysuckle *Lonicera xylosteum,* dog rose *Rosa canina*, and burnet rose *R. pimpinellifolia*. The remaining 20% of the stands were either beech (*Fagus silvatica*) mixed with a few conifers (in the Pinée forest) or mixed stands rich in both coniferous and deciduous trees (in the Sansenu forest; see location in Fig. 1).
The Fissac and Peyronnière forests were grazed in summer and autumn by cattle. Forest management was usually extensive. Private forests often remained unexploited for decades, and when logging did occur tree species of no economic value were left behind. The communal forests were managed by the National Forestry Service which made use of selective cutting that resulted in a fine-grained mosaic of tree patches of different ages.
The community of predators is diversified and the raptors likely to capture young or adult hazel grouse are sparrow hawk *Accipiter nisus,*goshawk *Accipiter gentilis,* buzzard *Buteo buteo,* golden eagle *Aquila chrysaetos,* kestrel *Falco tinnunculus,*eagle owl *Bubo bubo* and tawny owl *Strix aluco*. Main carnivores were red fox *Vulpes vulpes*, pine marten *Martes martes* and beech marten *M. foina*. Stoat *Mustela erminea* and polecat *Mustela putorius* were rare. Shooting of hazel grouse is prohibited in the Alpes-de-Haute-Provence.

Capture radio-tracking and census

Between 1998 and 2001 we captured hazel grouse in spring (March-April) and in autumn (September-October) by luring them into nylon fishing nets with whistles that imitate the song of either the male or the female (Swenson 1991). Capture was biased towards males because they respond better to the whistle.
To obtain a representative sample of birds for estimating survival rates, we captured birds throughout the study area and in most forest types (see Fig.1). The dispersion of juveniles of up to 25 km from the study area (M. Monatdert unpubl. data) further increased the variety of habitats sampled to study survival.
Birds were weighed and equipped with a radio-necklace tag weighing 7 or 11 g that included a mortality sensor. The life expectancy of the tags was 12 months, but some functioned 2 years. Adults were distinguished from juveniles (<one year old) by aspect of the clear band of the first primary (Stenman & Helminen 1974, Bonczar & Swenson 1992). Because all juveniles were captured in autumn after broods break-up, we have no data on juvenile survival from hatching to late August.
We relocated radio-tagged birds by approaching them to ≤ 100 m, once per week in winter, and 2-3 times per week during the other seasons. Locations were determined with an accuracy of $\pm$ 25 m and coordinates stored in a GIS. Causes of deaths were classified by appearance of remains as being due to raptors, mammals, disease, or accidents. Birds killed by raptors were recognized by a pile of intact feathers (rachis or shaft not sectioned) that included the tag. Mammals (fox or mustelids) did

not pluck the bird completely on the capture site. The tag was generally found with the necklace cut open, lying near some feathers sectioned near the base of the rachis.

We evaluated reproductive success between 1999 and 2001 on a 140-ha area at the end of July (in the Fissac forest), using a drive-count method derived from Rajala (1966) and modified by Leclercq (1984). The results were expressed as the percentage of juveniles among all birds seen (age ratio). Sexes could not be distinguished**.** We compared these results with those obtained by the same method in two other study areas in the Jura mountains (northeastern France; Desbrosses 1997, B. Leclercq, unpubl. data, pers. obs.). Just before break up of broods (in mid-August - beginning of September) we also recorded, partly for modeling purposes, the number of juveniles reared per radio-tagged hen that had been alive in mid-June.

Data analysis

We estimated survival rates using the Kaplan-Meier procedure modified by Pollock, Winterstein, Bunck & Curtis (1989), assuming that: 1) the probabilities of capture are independent, 2) newly marked individuals have the same subsequent survival probability as the birds previously marked, 3) survival times of different individuals are independent, 4) marking does not influence survival, and 5) loss of signal is independent of the fate of the animal.

Of the birds followed more than one year, eight males and one female were reintroduced into calculations as new individuals. Juveniles entered the groups of adults on 15 June, i.e. at about one year of age. Of four birds that died because their radio collar became entangled in branch, two had survived for more than one month, and we included them in the data set as being still alive at end of tracking. We considered one case of "premature signal loss" (i.e. after < 6 months duration) to be due to tag failure and not to mortality. For this individual, we ruled out emigration by performing an aircraft search and considered the bird to be alive at the time of signal loss.

We calculated an annual survival rate for adults. For juveniles we calculated survival over nine months, including the period from September 15 (shortly after brood break-up) to 15 June. We assumed no between-year differences in annual and seasonal survival and combined data from different years to obtain acceptable precision of survival estimates. Variance and standard error were calculated by the method of Cox & Oakes (1984). A normal Z test was used to compare survival rates by sex and age (Pollock et al. 1989). We retained a significance level of $\alpha = 0.05$.

We compared survival rates during two 6-month periods which differed in vegetation cover, and which therefore might have affected the vulnerability to predators. The periods were: May-October (leaves on deciduous trees and shrubs) and November-April (leaves absent and snow often present).

The relative importance of the causes of deaths was evaluated by computing cause specific mortality rates with MICROMORT software (Heisey & Fuller 1985). With this method, the probability that an individual succumbs to a specific cause of mortality during a definite lapse of time can be estimated. Annual variation in reproductive indices was analyzed by a rxk Fisher test.

To estimate the population growth rate λ, we employed a deterministic matrix population model (Caswell 1989) with two age classes of females (juveniles and adults). Adult survival was calculated for 15 June-15 Jun, juvenile survival for 15 September-15 June. The mean reproductive rate of hens was calculate as the number of juveniles reared by hens into late August divided by the number of

hens carrying radios and being alive in mid-June. Calculations were done using ULM software (Legendre & Clobert 1995).

Results

Survival

We captured and radio-tagged 65 hazel grouse during March 1998 - October 2001, of which 49 were males (26 adults, 23 juveniles) and 16 females (10 adults, 6 juveniles). The annual survival rate of adult males was 0.72 (95% C.I. 0.59 - 0.85) and 0.60 (95% C.I. 0.40 - 0.91) for adult hens (Table 2). Although the two rates were not significantly different (Z one-tailed = 0.683, P = 0.25) we did not calculate a common adult survival because the seasonal pattern of mortality differed (see below). Survival rate during 15 September-15 June of immature males was 0.71 (95% C.I. 0.53 - 0.89) and was similar to that of adult males for the same period (0.76, 95% C.I. 0.34 - 0.91) (Z one-tailed = 0.427, P = 0.33). The number of adult and juvenile females marked was too small to make a meaningful comparison of their survival during 15 September-15 June. To obtain a conservative estimate of juvenile female survival during 15 September-15 June for the demographic model, we combined the data for the two sexes, which gave a survival rate of 0.74 (95% C.I. 0.58 - 0.90).
The survival of adult males during November-April (0.76) was lower than during May-October (0.95; one-tailedZ = 2.52, P = 0.006). Of the 16 male deaths, only three occurred during May - October. The survival of females (adults and juveniles pooled) during November-April (0.90) was probably higher than from May-October (0.70; one-tailedZ = 1.54, P = 0.06). Of the six females deaths, only one occurred during November-April. Of five females that died during May-October, one died during laying, two were killed on the nest during incubation and two died while they were accompanying broods. In this period, no mortality occurred among hens who had lost their nests. The survival of females during May-October (0.70) was lower than that of adult males for the same period (0.95;one-tailedZ = 2.08, P = 0.02).

Causes of death

We recorded 22 deaths of natural causes (i.e. disease and predation; Table 3). The only case of disease, a colibacillosis, occurred in an adult male in June. We believe that we correctly distinguished between raptor and mammal kills Although identification of the species was rarely possible, we suspect most raptor kills were made by goshawks. Among mammals, the red fox and the pine marten were the most likely predators. We attributed two deaths to pine martens. In one case, we found a hazel grouse hidden in a squirrel nest 25 m up in a fir tree. In the other case, we found the radio tag hidden under a large pile of branches. A red fox probably killed one radio-tagged male whose feathers we found next to a den. Lastly, a dog probably killed a hen incubating at the edge of a road commonly traveled by hikers. Small sample sizes precluded testing for differences in the importance of the various mortality factors given in Table 3.

Population growth

We retained the following values to implement the simple demographic model: annual survival of adult females = 0.60 (for 15 June-15 June), survival of juvenile females = 0.74 (i. e. the common survival of juveniles, for 15 September-15 June), and reproductive success of adult females (i. e. juvenile female in August/ adult female alive on 15 June) = 0.75 (average reproductive rate of 1.5 young per hen in August with an assumed equal sex ratio among the young). According to this model, the rate of increase, λ, was 1.15.

Reproductive rate

Our indices of reproduction varied significantly from 1999 to 2001. For age ratios they were 9, 60 and 23% for juveniles; and 1.14, 3.00, 0.25 young per radio-marked hen (Fisher r x k test: for age ratios, P = 0.02, for juveniles per radio-marked hen, P = 0.06). Both methods indicate that reproduction was highest in 2000, when nest success was highest (all five radioed hens raised young). Our mean age ratio of 34% was similar to the means recorded in two populations from the Jura Mountains in northeastern France, but our mean density of 6.0 adults/100 ha was higher than in the Risol forest during 1995-2001, where the mean reproductive success was 34 % and the mean density 3.1 adults/100 ha; and in the Risoux forest during, 1983-2001, where the mean reproductive success was 37% and the mean density 2.1 adults/100 ha.

Discussion

Annual survival

Our estimation of the annual survival rates for adult males (0.72) and for adult females (0.60) are higher than those reported hitherto on hazel grouse. In Finland, Gaidar (1973) obtained 0.23 from recaptures of ringed birds. These Finnish data likely underestimated survival because all birds that emigrated from the study area were considered dead. In Sweden, the annual survival estimated by use of the method of Trent & Rongstad (1974) was 0.48 for males and 0.19 for females (Swenson 1991). The values obtained in Sweden were strongly influenced by the proportion of radio-tagged birds that lived in poor forest habitats characterized by a single-layered structure (Swenson 1991). In contrast, the coniferous or mixed forests occupied in the southeastern Alps were generally well structured with a mixture of young, medium and mature coniferous trees (see Table 1) that offered good protection against predators. We conclude that good cover may largely explains the relatively high survival recorded in France.

Seasonal variation in survival of the sexes

The seasonal distribution of mortality appeared to differ according to sex. Female hazel grouse suffered high predation during the period of reproduction (May-July). The predation risk is high in tetraonid hens at this time (Angelstam 1984, Willebrand 1988, Caizergues & Ellison 1997, Hewitt, Keppie & Stauffer 2001) owing to the energy cost of laying and incubation, and the reluctance of hens to leave their nests or young at the approach of a predator. Predation on males was highest during November-April. In this period the cover is reduced by loss of leaves on deciduous trees and shrubs, which may render singing cocks vulnerable to predators, particularly when the ground vegetation is covered by snow. Display and singing activities of cocks are most frequent in both

March-April and September-October. In the latter period, cover is good and mortality of males was low. Finally, when the cover is poor the conspicuous plumage of males may render them more vulnerable than females to predators (Götmark & Hohlfält 1995).

Juvenile versus adult survival in males

Juvenile tetraonids often survive over winter less well than adults (Lindström 1994), but there are exceptions, for example spruce grouse *Dendragapus canadensis* (Keppie 1979, Beaudette & Keppie 1992). In our study, the survival of males from 15 September to 15 June was similar in juveniles and adults. Thus the dispersal of juvenile males between September and March, with some settling 4-25 km from the study area (M. Montadert unpubl. data), and their intensive erratic movements in autumn, did not result in higher mortality than in the more sedentary adults. Also in black grouse (*Tetrao tetrix*) dispersal did not appear to be costly in terms of survival (Caizergues & Ellison 2002).

Cause-specific mortality

Like in other galliformes (Bergerud 1988, Marcström, Kenward & Engren 1988, Connelly, Apa, Smith & Reese 2000, Hewitt et al. 2001), predation was the main cause of mortality. The impact of raptors is often higher than that of mammals, especially in open landscapes. Examples are black grouse (Angelstam 1984, Willebrand 1988), willow grouse *Lagopus lagopus lagopus* (Smith & Willebrand 1999), red grouse *L. lagopus scoticus* (Hudson 1992, Thirgood, Redpath, Rothery & Aebischer 2000), and rock partridge *Alextoris graeaca* (Bernard-Laurent 1989, Bernard-Laurent 1990). Raptors were also more important predators than mammals on hazel grouse in Sweden (Swenson 1991) and on black grouse occupying a forest habitat in the Alps (Caizergues & Ellison 1997). In the hazel grouse population we studied, predation by raptors was not markedly higher than that by mammals, despite the fact that raptors are common in the area. We conclude that the discrete behaviour of the hazel grouse associated with a dense and well-structured forest habitat constrained the ability of raptors to detect and predate hazel grouse. Thus we agree with the suggestion put forward by Swenson (1991, 1993) that hazel grouse are more vulnerable to raptors in open forest habitats where the birds are more visible than in denser habitats.

Demographic performance and range extension

The simple demographic model suggests that a closed hazel grouse population with the survival and reproductive rates we estimated could potentially increase at an annual rate of 15%. We believe that in fact some net emigration was occurring from this and other nearby populations in the southeastern French Alps. Reproduction in our study area was no better than that of hazel grouse in the Jura, where low-density populations are stable or declining (Magnani, Cruveille, Huboux, Collard, Roche & Longchamp 1991, Bernard-Laurent & Magnani 1994, Deloche & Magnani 2002). We therefore suggest that the positive growth rate estimated in our study area, and the range expansion in the southeastern Alps, are largely due to high survival of birds over two months old.

The forests in our study area are dominated by conifers and are relatively young. The current logging practices, involving selective cutting, result in the fact that these forests are multi-layered, and well structured horizontally in a fine-grained mosaic. Such habitat is found throughout the southern French Alps, including many thousands of hectares not yet colonized by hazel grouse.

Conservation of current source populations, and of the unoccupied forests, is required to assure that hazel grouse continue to expand their range.

Acknowledgements - We are indebted to Laurence Ellison, Ariane Bernard-Laurent and Patrick Giraudoux who kindly reviewed the manuscript and to Roger Izoard for his continuous and effective support. We thank Jon Swenson for showing us how to capture hazel grouse by luring them into nets. We thanks also K. Kopko, A. Bogtchalian, D. Thiolière, A. Bombaud, J. C. Cauvin, R. Gayraud, D. Michallet, F. Miguel, R. Papet, J. Richelme, M. Teissier, R. Villecrose, E. Du Verdier, and D. Igier of the "Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage"; R. Yonnet, and D. Reboul of the "Office National des Forêts"; F. Normand, R. Clement, and P. Romain of the "Fédération Départementale des Chasseurs des Alpes de Haute Provence"; J. Lenoir, and B. & J. Guillet for indispensable field assistance. We received financial support from the "Federation Departementale des Chasseurs des Alpes de Haute Provence" and from the Leader II - Gal programme of theEuropean Union, locally managed by the "Syndicat Intercommunal à Vocation multiple de Seyne-les-Alpes".

References

Angelstam, P. 1984: Sexual and seasonal differences in mortality of the black grouse *Tetrao tetrix* in boreal Sweden. - Ornis Scandinavica 15: 123-134.

Beaudette, P.D. & Keppie, D.M. 1992: Survival of dispersing spruce grouse. - Canadian Journal of Zoology 70: 693-697.

Bergerud, A.T. 1988: Population ecology of North American grouse. - University of Minnesota Press, Minneapolis, 578-695 pp.

Bergmann, H.H. & Klaus, S. 1994: Distribution, status and limiting factors of hazel grouse *(Bonasa bonasia*) in Central Europe, particularly in Germany. - Gibier Faune Sauvage, Game and Wildlife Vol. 11 (Hors série Tome 2): 5-32.

Bernard-Laurent, A. 1989: Importance de la prédation sur une population de perdrix rochassières (*Alectoris graeca saxatilis* X *Alectoris rufa rufa*) des Alpes méridoniales. (In French with English summary: Mortality factors and survival rates of hybrid partridges (*Alectoris graeca saxatilis* X *Alectoris rufa rufa*) in the French Alps.- Gibier Faune Sauvage, Game and Wildlife 6: 361-382.

Bernard-Laurent, A. 1990: Biologie de reproduction d'une population de perdrix rochassière *Alectoris graeca saxatilis* X *Alectoris rufa rufa* dans les Alpes méridionales. - Revue d'Ecologie (Terre et Vie) 45: 321-342. (In French with English summary).

Bernard-Laurent, A. & Magnani, Y. 1994: Statut, évolution et facteurs limitant les populations de gelinotte des bois (*Bonasa bonasia*) en France : synthèse bibliographique. (In French with English summary: Status, trends and limiting factors of hazel grouse (*Bonasa bonasia*) populations in France: a literature survey).- Gibier Faune Sauvage, Game and Wildlife Vol. 11 (Hors Série Tome 1): 5-38.

Bonczar, Z. & Swenson, J.E. 1992: Geographical variation in spotting patterns on Hazel Grouse *Bonasa bonasia* primary feathers: consequences for age determination. - Ornis Fennica 69: 193-197.

Caizergues, A. & Ellison, L.N. 1997: Survival of black grouse *Tetrao tetrix* in the French Alps. - Wildlife Biology 3: 177-186.

Caizergues, A. & Ellison, L.N. 2002: Natal dispersal and its consequences in black grouse *Tetrao tetrix*. - Ibis 144: 478-487.

Caswell, H. 1989: Matrix population models. Construction, analysis and interpretation. - Sinauer Associates, Sunderland, Massachussets, 328 pp.

Connelly, J.W., Apa, A.D., Smith, R.B. & Reese, K.P. 2000: Effects of predation and hunting on adult sage grouse *Centrocercus urophasianus* in Idaho. - Wildlife Biology 6: 227-232.

Cox, D.R. & Oakes, D. 1984: Analysis of survival data. - Chapman & Hall, New York, 201 pp.

Deloche, N. & Magnani, Y. 2002: Evolution de la répartition communale du petit gibier de montagne en France au cours de la décennie 1990-1999. - Faune de montagne 257 (Supplement): 1-16 (In French).

Desbrosses, R. 1997: Habitats et fluctuations des populations de gelinotte des bois (*Bonasa bonasia*) dans l'Est de la France. - Unpubl. PhD Thesis, Dijon University, France, 169 pp. (In French).

Gaidar, A.A. 1973: Ringing of *Tetrastes bonasia* L. and its results. - Byulleten' Moskovskogo Obshchestva Ispytatelei Prirody, Otdel Biologichskii 78: 120-124 (In Russian with English summary).

Götmark, F. & Hohlfält, A. 1995: Bright plumage and predation risk in passerine birds: are males easier to detect than females? - Oikos 74: 475-484.

Heisey, D.M. & Fuller, T.K. 1985: Evaluation of survival and cause-specific mortality rates using telemetry data. - Journal of Wildlife Management 49: 668-674.

Hewitt, D.G., Keppie, D.M. & Stauffer, D.F. 2001: Predation effects on forest grouse recruitment. - Wildlife Society Bulletin 29: 26-23.

Hudson, P.J. 1992: Grouse in space and time: the population biology of a managed gamebird. - Game Conservancy Trust, Fordingbridge, 224 pp.

Keppie, D.M. 1979: Dispersal, overwinter mortality, and recruitment of spruce grouse. - Journal of Wildlife Management 43: 717-727.

Leclercq, B. 1984: Dynamique des populations de grand tétras (*Tetrao urogallus*) dans le Haut-Jura. (In French with English summary: Population dynamics of the capercaillie (*Tetrao urogallus*) in the high Jura). - Gibier Faune Sauvage 3: 21-35.

Legendre, S. & Clobert, J. 1995: ULM, a software for conservation and evolutionary biologists. - Journal of Applied Statistics 22: 817-834.

Lieser, M. 1994: Untersuchung der Lebensraumansprüche des Haselhuhns (*Bonasa bonasia* L. 1758) im Schwarzwald im Hinblick auf Maβnahmen zur Arterhatung. (In German with English summary: Habitat requirements of hazel grouse (*Bonasa bonasia* L. 1758) in the Black Forest with regard to the species conservation). - Ökologie der Vögel-Ecology of Birds 16: 1-117.

Lindström, J. 1994: Tetraonid population studies - state of the art. - Annales Zoologi Fennici 31: 347-364.

Magnani, Y., Cruveille, M.H., Huboux, R., Collard, P., Roche, P. & Longchamp, P. 1991: Entre Rhône et Rhin : grand tétras et gélinotte. Statut territorial et évolution. - Bulletin Mensuel O.N.C. 162: 9-16. (In French).

Marcström, V., Kenward, R.E. & Engren, E. 1988: The impact of predation on boreal tetraonids during vole cycles: an experimental study. - Journal of Animal Ecology 57: 859-872.

Pollock, K.H., Winterstein, S.R., Bunck, C.M. & Curtis, P.D. 1989: Survival analysis in telemetry studies: the staggered entry design. - Journal of Wildlife Management 53: 7-15.

Pulliam, H.R. 1988: Sources, sinks, and population regulation. - American Naturalist 132: 652-661.

Rajala, P. 1966: Metsäkanalintukannat elokuussa 1966 reittiarviointien mukaan (In Finnish with English summary: The number of tetraonids birds and their occurrence in various habitats types in the Oulu district according to route-census). - Suomen Riista 19: 130-134.

Smith, A. & Willebrand, T. 1999: Mortality causes and survival rates of hunted and unhunted willow grouse. - Journal of Wildlife Management 63: 722-730.

Stenman, O. & Helminen, M. 1974: Pyyn ikäluokan määritys siiven perusteela. (In Finnish with English summary: Aging method for hazel grouse (*Tetrastes bonasia*) based on wings). - Suomen Riista 25: 90-96.

Storch, I. 2000: Conservation status and threats to grouse worldwide: an overview. - Wildlife Biology 6: 195-204.

Swenson, J.E. 1991: Social organization of hazel grouse and ecological factors influencing it. - Unpubl. PhD thesis, University of Alberta, Edmonton, Canada, 185 pp.

Swenson, J.E. 1993: Hazel grouse (*Bonasa bonasia*) pairs during the nonbreeding season : mutual benefits of a cooperative alliance. - Behavioral Ecology 4: 14-21.

Thirgood, S.J., Redpath, S.M., Rothery, P. & Aebischer, N.J. 2000: Raptor predation and population limitation in red grouse. - Journal of Animal Ecology 69: 504-516.

Trent, T.T. & Rongstad, O.J. 1974: Home range and survival of cottontail rabbits in southwestern Wisconsin. - Journal of Wildlife Management 38: 459-472.

Willebrand, T. 1988: Demography and ecology of a black grouse *Tetrao tetrix* population. - PhD thesis, Uppsala University, Sweden, 149 pp.

Table 1. Vegetation characteristics of four forests in the study area in the southeastern French Alps (see figure 1 for localization of forests). Species richness = number of species.

	Sansenu forest	Fissac forest	Peyronnière forest	Pinée forest
Number of plots	331	613	183	72
Main forest stand types of plots	Mixed and coniferous	Coniferous	Coniferous	Deciduous and mixed
Mean species richness of tall trees*	2.6	1.8	1.6	1.9
Mean species richness of deciduous shrubs	3.7	4.5	1.9	2.3
Index of horizontal cover of under-storey	0.51	0.41	0.46	0.40
Mean tree density* (n./ha)	354	268	227	306
Mean cover of high coniferous trees*	21%	26%	24%	9%
Mean cover of medium coniferous trees**	6%	13%	21%	2%
Mean cover of small coniferous trees***	2%	18%	12%	1%
Mean cover of high deciduous trees*	24%	1%	0%	33%
Mean cover of medium deciduous trees**	9%	2%	0%	21%
Mean cover of small deciduous trees***	5%	4%	0%	12%
Mean cover of coniferous branches between 2 and 7 meters high	20%	35%	30%	5%
Mean cover of deciduous branches between 2 and 7 meters high	33%	4%	0%	33%
Mean n. of *Crataegus* sp. per plot	1.3	1.3	0.1	0.2
Mean n. of *Coryllus* sp. per plot	4.1	1.4	0.1	0.1
Mean n. of *Sorbus* spp. per plot	1.1	7.6	0.7	2.3
Mean n. of *Salix* spec. per plot	1.6	1.5	0.2	0.5
Mean n. of *Betula* spec. per plot	2.6	2.7	0.4	0.1
Mean cover of herbaceous plant	29%	37%	52%	24%
Mean cover of *Arctostaphyllos* sp.	0%	4%	2%	0%
Mean cover of raspberry *Rubus* sp.	3%	6%	4%	5%
Mean n. of clearing-forest edges between two plots	0.41	0.95	0.27	0.31

* diameter breast high > 17.5 cm

** diameter breast high : 7.5 -17.5 cm

*** diameter breast high < 7.5 cm

Table 2. Mean survival rates (S) of radio-tagged hazel grouse in southeastern French Alps, 1998 - 2001. N number of radio-tagged hazel grouse. N' endpoint sample sizes used to estimate both S and SE

	Adult male				Immature male				Adult female				Immature female			
Period	S	SE	N	N'	S	SE	N	N'	S	SE	N	N'	S	SE	N	N'
Nov-Apr.	0.76	0.065	38	32	-	-	-		-	-	-	-	-	-	-	-
May-Oct.	0.95	0.033	41	44	-	-	-		-	-	-	-	-	-	-	-
15/09 to 15/06	0.76	0.078	41	23	0.71	0.093	23	17	-	-	-	-	0.83	0.152	6	5
Annual	0.72	0.066	41	33	-	-	-		0.60	0.024	15	7	-	-	-	-

Table 3. Cause-specific annual mortality rates of hazel grouse in southeastern French Alps. Computed by the method of Heisey & Fuller (1985). ( ) number of deaths cases recorded.

	Adult male		Adult female		Immature *	
Raptor	0.15	(5)	0.22	(2)	0.23	(5)
Mammal	0.12	(5)	0.20	(3)	0.04	(1)
Disease	0.02	(1)	0.00	(0)	0.00	(0)
Survival	0.72		0.58		0.73	

* male and female combined

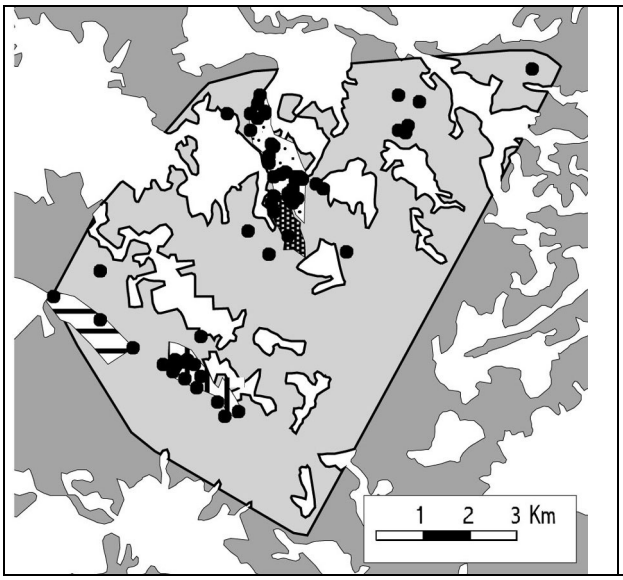


Fig. 1

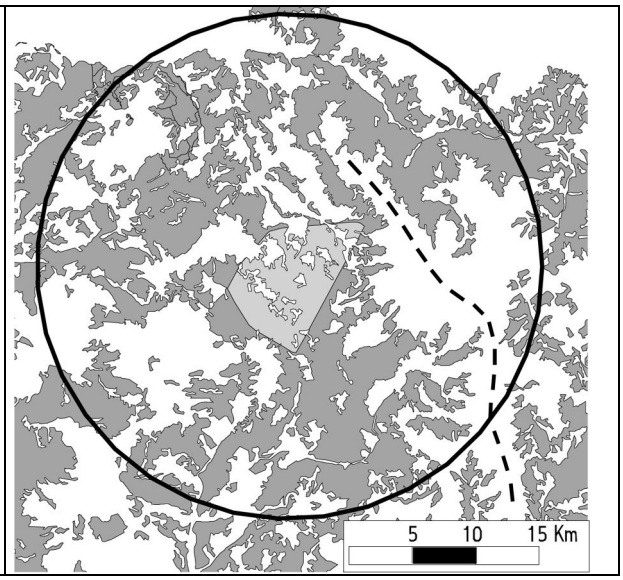


Fig. 2

Figure 1. Distribution of forests and open land in the study area of 6,460 ha in the southeastern French Alps. Also shown are sites where hazel grouse were captured and locations of the four forests where the vegetation was described in detail.

Contour of study area ● Capture site of hazel grouse. Forest Open land

"Fissac" forest. "Peyronniere" forest. "Sansenu" forest. "Pinée" forest

Figure 2. Forest cover at landscape scale in the southeastern French Alps.

Forest cover of study area Forest cover

Publication B

Post-juvenile dispersal of Hazel grouse *Bonasa bonasia* in an expanding population of the southeastern Franch Alps.

MONTADERT MARC[1] & LEONARD PATRICK[2]

[1] Laboratoire de Biologie Environnementale-USC INRA, Université de Franche-Comté, Place Leclerc, 25030 Besançon Cedex, France

[2] Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, La Bérardie, 05000 GAP, France

Send correspondence concerning manuscript to:

Marc Montadert
Les Granges Michel 25300 Les Verrières de Joux, France.

Tél: +33 (0)3 81 69 43 75 - Email: marc.montadert@wanadoo.fr

ABSTRACT

We studied the post-juvenile dispersal of 18 radio-tagged juvenile Hazel Grouse *Bonasa bonasia* (14 males, 4 females) in an expanding population in the southeastern French Alps between 1998 and 2001. The mean dispersal distances between the capture sites of juveniles in September–October and the centre of the home range in the following spring was 4 km for males (range 0.1 to 24.9 km) and 2 km for females (range 0.2 to 5.6 km). The distances recorded for two long-dispersing males (15 and 24.9 km) are greater than those reported to date for Hazel Grouse. Using our radio-tracking data, we interpret the pattern of range expansion that has been occurring since the 1950s around our study area. Barriers to dispersal included rocky ground and other alpine habitats above 2,000 m and over 1 km wide, but Hazel Grouse did cross open agricultural land at lower elevation. Two patterns of dispersal movements were recognized in juveniles: erratic movements that led to settlement on or near the natal site, and direct movements to a new range relatively far from the natal area. We discuss the adaptive consequences of these different behaviour patterns.

INTRODUCTION

Comprehensive studies of population dynamics of sparse or fragmented populations are central to conservation biology because of the increasing degradation of landscapes by urbanization, agriculture, roads and recreational development (Burgess & Sharpe 1981, Saunders *et al.* 1991). The more vulnerable species are habitat specialists that are reluctant to cross the matrix of unsuitable habitats that lies between suitable habitat patches (Fahrig & Paloheimo 1988, Roltstad 1991). In sedentary species, separated subpopulations are connected primarily through juvenile dispersal. Thus natal dispersal can be just as important as births and deaths to demographic performance (Fahrig & Merriam 1994, Lidicker 2002). Two fundamental aspects of dispersal determine whether spatially-structured population models are source-sink situations (Pulliam 1988) or metapopulations (Hanski & Gilpin 1991): 1 - the degree to which dispersal is density dependent; 2- the degree to which the exchange of individuals between subpopulations reduces the risk of extinction and genetic isolation (Nachman 2000). The amount of dispersal and its subsequent effects on population dynamics are influenced by both environmental factors, in particular landscape structures that favour or impede movements, and internal factors (life traits, social behaviour, heredity) that determine the ability of the species to adapt to environmental variations (Dobson & Jones 1985, McDonald & Johnson 2001, Wiens 2001). Furthermore, natal dispersal is probably one of the initial steps in the complex mechanism of habitat selection (Stamps 2001). Exploration and settlement in a novel habitat may be costly to a young individual that must find a compromise between the advantages of living in a high quality habitat and the costs incurred by its discovery and settlement. For the moment, studies of metapopulation dynamics and extinction processes (population viability analysis) are largely theoretical, owing to lack of the empirical data required to evaluate model parameters and to test model predictions. Dispersal in particular is poorly documented. In population models, dispersal is usually considered to be a fixed trait but in fact it is quite variable within and between populations, and this variability is partially controlled by the environment (McDonald & Johnson 2001).

The Hazel Grouse *Bonasa bonasia* offers an interesting biological model for several reasons:

- Hazel Grouse are strictly linked to forests (Bergmann *et al.* 1982) and the preferred forest habitats have been modified by modern forestry practices (Bergmann & Klaus 1994, Lieser 1994, Swenson 1995, Aberg *et al.* 2003). This implies, at least in Western Europe, a fragmented distribution at different levels of scale.
- Hazel Grouse are sedentary, if we exclude the particular behaviour of east Siberian populations (Drovetski 1997). Adults live all year round in small home ranges (Kämpfer-Lauenstein 1995,

Swenson & Danielsen 1995) and juveniles seem to disperse short distances (Swenson 1991a). Furthermore, in some areas juveniles avoid crossing open lands (Aberg *et al.* 1995, Klaus & Sewit 2000). Thus in theory the species should be sensitive to habitat fragmentation.

Most data on dispersal in Hazel Grouse originate from ringed birds (Swenson 1991a, Kämpfer-Lauenstein 1995, Fang & Sun 1997), a technique that underestimates distance moved (Koenig *et al.* 1996). We studied post-juvenile dispersal in Hazel Grouse fitted with radio transmitters. Our objectives were to measure distances travelled, to evaluate individual variation in dispersal, and to determine the effects of landscape features on dispersal movements in a population that is expanding its range. The southeastern French Alps are apparently one of the rare areas in Western Europe where such range expansion is occurring. Areas where range extension has occurred in the past include the Bohemian Forest after the second world war (Kucera 1975) and Ossola Valley in the Italian Alps in the 1940s (De Franceschi 1994).

MATERIAL AND METHODS

Study area

The study was conducted in the southeastern French Alps (285 000 east, 4908 000 north, 32 T UTM). We captured all Hazel Grouse within an area of 6,400 ha encompassing 98% of all radio locations (Fig. 1). Forests covered 76% of the study site between 1,000 and 1,700 m altitude. Coniferous stands accounted for 86% of forest cover, the main conifers being Norway Spruce *Picea abies*, Scots' Pine *Pinus sylvestris* and some Silver Fir *Abies alba*. Mixed and deciduous forests were restricted to two areas of 150 and 300 ha. Open terrain was represented by agricultural land in valleys and by rocky ground and alpine meadows at higher altitudes above 1,700 m. At a larger scale (circle of 40 km diameter), forest was more fragmented and covered 46% of the landscape. The highlands above 2,000 m altitude were potential barriers to Hazel Grouse movements (Fig. 2).

Capture and radio-tracking

Juveniles 3-4 months old were captured after brood break-up between 5 September and 26 October during 1998–2001. We used data from these radio-tagged birds to calculate distances of post-juvenile dispersal. Because some birds were caught several weeks after brood break-up, and therefore may have moved a considerable distance from their nest site, we cannot claim to have studied natal dispersal distances. A few additional juveniles captured in March–April (birds 9-10 months old) were used to complete information on spring movements. Some adult females

accompanied by broods were radio-tracked to assess the distance moved by broods from hatching to the break-up of broods.

Hazel Grouse were captured by luring them into nylon fishing nets with decoy whistles that imitate the song of either males or females (Swenson 1991b). Juveniles respond rapidly to this imitation in September but capture was biased towards males because they respond better to the whistle. The birds were equipped with radio-collar transmitters (Holohil) of 7 or 11 g (1.8 to 2.8% of bird weight). Sex recognition was achieved by plumage characteristics (rusty flank and black throat of the male). Young birds acquire adult-appearance at 3 months old. Adults were distinguished from juveniles (less than 1 year old) by appearance of the clear band on the first primary (Stenman & Helminen 1974, Bonczar & Swenson 1992). Birds were located 2–4 times a week in autumn and spring, once a week in winter, with a precision of $\pm$ 25 meters and the location data stored in a GIS. In case of signal loss, we searched for radio-tagged birds from high ridges or mountaintops, allowing us to detect signals up to 13 km away. In one case, we used an airplane successfully to find a bird in a remote valley.

Data analysis

Dispersal distance calculation

We used the capture site for the starting point of post-juvenile dispersal because the real hatch sites of radio-tagged juveniles were unknown. The dispersal distance was the straight-line distance between capture-site in autumn and the centre of the home range in spring (arithmetic mean of spring locations), assuming that this centre was an approximation of the first reproductive site.

The spring home range included all locations made between 16 March and 15 June, for those sedentary birds alive during this period. For other radio-tagged juveniles, the spring home range included the locations between 16 March and the date of signal loss (death or transmitter failure), or just the final location if signal loss occurred during the first two weeks of March. For one juvenile male that dispersed in May, the spring home range encompassed locations between 13 May and 15 June. To calculate autumn dispersal, we measured the straight-line distance between capture site in autumn and the arithmetic mean of the home range locations in winter (15 December - 15 March). Two individuals stopped movements after 15 December and another continued after 15 March. For these birds the centre of the winter home range was estimated only from locations recorded during the sedentary period. Spring dispersal was measured by the straight-line distance between the centre of the winter home range and the centre of the spring home range. We defined distance of brood dispersal as the straight-line distance between nest site and brood break-up site.

We compared post-juvenile dispersal distances of juveniles with distances moved by radio-tracked adults between autumn and spring (straight-line distance between centre of autumn home range in September-October and centre of spring home range).

We made home range calculations (centre and minimum convex polygons) with "Movement" software (Hooge & Eichenlaub 1997), and employed a nonparametric Mann-Whitney test (Siegel & Castellan 1988) for sex, season and age dispersal comparisons.

Mobility index

For each individual, we calculated a mobility index for each set of distances from capture date in autumn to the following spring. The index was equal to the standardized deviate (Sokal & Rolf 1995, p: 105) of the logarithm of distances between two successive locations. This index allowed us to compare the relative distance recorded between two locations irrespective of the actual magnitude of the movement made by a particular individual. An index threshold ≥ 1 was retained to identify movements further than usual. In autumn, winter and spring we calculated the percentage of mobility indices ≥ 1 for adults and juveniles. We compared adult and juvenile mobility using a χ^2 test.

Definition of departure and arriving dates and erratic phase.

We defined the date of departure to the winter home range as the estimated date that a juvenile left the area of capture without returning to it. Departure date was only determined for dispersal distances > 1 km. The arrival date on the spring home range was the date of first location within the minimum convex polygon encompassing spring locations.

Typology of movement pattern

We recognised two types of movement patterns among radio-tagged juveniles. 1 - A dispersal phase, which included only movements oriented towards the future winter range, with no returns to previous locations. 2 - An erratic phase characterized by non-oriented movements with birds frequently returning to preceding locations. The erratic phase was bounded by two successive movements with mobility indices >= 1. Several juveniles did not display an erratic phase either because mobility indices were always < 1 or because the first important movement actually was the departure to the winter home range (start of dispersal phase).

Description of colonization front.

We reconstructed the advancement of the colonization front of the expanding Hazel Grouse range in the southeastern French Alps from testimony provided by land owners, old poachers and hunters (M. Montadert unpublish. data) and through successive grouse surveys conducted in the 1950s (Couturier 1964), 1980s (Magnani *et al.* 1991) and 1990s (Deloche & Magnani 2002).

RESULTS

We captured 21 juvenile Hazel Grouse in autumn (17 males and 4 females) and nine sub-adults (9 months old) in spring (seven males and two females). Three juvenile males captured in autumn could not be used in the analysis because of early deaths caused by predators (two cases) or radio-transmitter failure (one case). Moreover, we radio-tracked eight adult females with broods from hatching to brood break-up.

Post-juvenile dispersal distances (Table I)

The median post-juvenile dispersal distance of 14 juvenile males was 1.6 km (mean = 4.0 km). Two of these males left the study area to settle far from their capture site (15 km and 24.9 km). The other males remained near their capture site. The median post-juvenile dispersal distance of four juvenile females was 1.1 km (mean = 2.0 km, max. = 5.6 km). The sexes did not differ significantly in their post-juvenile dispersal distances (Mann-Whitney test: Z = -0.425, P = 0.67). The median dispersal distance of eight broods from nest to brood break-up site was 0.3 km (mean = 0.4 km, range 0.1 to 1.6 km).

Chronology and movement patterns.

For males, the median dispersal distance was greater in autumn (0.9 km) than in spring (0.2 km) (Mann-Whitney test: U = 46, P = 0.05) (Table 1). Only four of 12 males occupied spring home ranges clearly separated from their winter home range. The two long-distance male dispersers also had the longest spring dispersal distances, of 4.7 and 12.4 km (Fig. 3 & 4b). Females dispersed essentially in autumn with a median autumn dispersal distance of 1.2 km. Spring dispersal was short (0.2 km), with all spring home ranges overlapping those in winter (ex: Fig. 4c). Among juveniles captured in spring, the two females had already settled, but two of four males were still dispersing. They finally settled at 1.0 and 5.3 km from their capture site.

The date of dispersal varied according to the magnitude of dispersal movements (Table 2). For juvenile males that dispersed further than 1 km (n = 8), the median date of departure to the winter quarters was 31 October and the median date of spring settlement was 25 February (31

December for all males). Two juvenile males still undertaking movements when captured in spring settled on their spring range on 18 April. The two juvenile females that dispersed more than 1 km left the capture area on 3 October and 11 November. The median date of spring home range settlement was 7 November for these two females (8 October for all females, $n = 4$). We found no statistical difference between sexes in the median date of spring territory establishment (median test, one-tailed, $P = 0.096$).

We found an erratic phase in 68% of males and 50% of females (Table 3). During this phase the greatest distance between the extreme locations was on average 2.4 km for males and 1.3 km for females. In males, there was no link between the magnitude of movements during the erratic phase and the post-juvenile dispersal distance. Among short-distance male dispersers (<1 km), 80% undertook relatively long movements during an erratic phase (from 0.6 to 2.8 km between two extreme locations), whereas no long-distance male dispersers (>10 km) manifested erratic movements. The duration of the erratic phase varied, lasting 7–71 days between late September and early January. Erratic movements of females were more important for average-distance dispersers (>1 km) than for short dispersers (Table 3, Fig. 4c).

Comparing adult and juvenile movements

The dispersal distances of juveniles were greater than the distances between the centres of the autumn and spring home ranges of adults (Table 4, Mann-Whitney test: $U = 36$, $P < 0.0001$). In fact, among most adults, autumn and spring home ranges overlapped. There were two exceptions. One adult male made erratic movements from late autumn to 15 March before finally settling down 0.8 km from his autumn capture site. A second male, about 9 months old when captured in April, undertook erratic movements in August and September and then settled in September 1.1 km from his spring home range. The mean distance between successive locations recorded from September to mid June was less for adults (0.2 km) than for juveniles (0.4 km) (Table 5, Mann-Whitney test: $U = 126$, $P = 0.009$). In autumn and winter, the proportion of days with a high mobility index (>=1) was greater among juveniles than among adults (Table 5, autumn, $\chi^2 = 54.07$, $P < 0.0001$; winter $\chi^2 = 4.32$, $P = 0.03$). In spring, we found no difference ($\chi^2 = 0.13$, $P = 0.71$).

Habitat characteristics during erratic or dispersal movements.

All radio locations ($n = 311$) recorded during erratic or dispersal movements were in forested habitats. Six of these locations fell inside small thickets. Successive locations indicated that birds had crossed roads with little or moderate traffic on 17 occasions. Given the large forest tracts in the study site, the short and average dispersers (natal dispersal < 10 km) could reach their final

destination without crossing more than 100 m of open ground. But the male dispersing 24.9 km had to traverse a fragmented forest, including open agricultural lands, to reach his first winter range (Fig. 3). Furthermore, the location of 22 October could only have been reached by crossing open lands 1 km wide (pastures and fields not connected by forested corridors) (aerial photography, Fig. 3).

Hazel Grouse range expansion in the southeastern French Alps.

Figure 5 illustrates the present distribution of Hazel Grouse in part of the southeastern French Alps. Also given are known or supposed dates of first sightings. Hazel Grouse colonized the northern area in the 1950s or earlier (A: Seyne region, B: Ubaye Valley), then moved down to southeast of Digne about 1970 (C), and in 1990 occupied the Upper Verdon Valley (D). The arrows represent the supposed direction followed by the colonization front according to first-known occurrences. The alpine meadows and barren rocky lands above 2000 m prevented Hazel Grouse from colonizing the Upper Verdon Valley directly from the north. On the other hand, a single Hazel Grouse sighting in the Upper Var Valley in 1992 (E), suggests a possible crossing through high alpine lands. Lack of subsequent sightings suggests that the species never became established in the Upper Var Valley. To summarize, Hazel Grouse apparently required about 20 years to reach the Upper Verdon Valley (D), coming either from the well populated area of Seyne or from a small population southeast of Digne (C). To reach the Upper Verdon Valley from Digne would involve a colonization rate of 1.5 km/year during the period 1970–1990.

DISCUSSION

Validity of results

We probably underestimated the real natal dispersal distances because Hazel Grouse were captured several weeks after brood break-up. Our radio-tracking data on eight females with broods indicated that including the period from hatching to brood break-up would add less than 1 km to the mean dispersal distances. But the lack of data on movements between the dates of brood break-up and when we captured juveniles might have contributed more to an underestimation of dispersal distances. Six juveniles marked with radios in China, Germany or Sweden left their brood ranges between 12 September and 6 October (synthesis in Fang & Sun [1997]). These data suggest that some of our juveniles, and particularly the six individuals that we marked between 8 and 26 October, had already begun autumn dispersal movements. The loss of radio signals from birds still moving in spring could also have led to our underestimating distances. Although some males dispersed further, we could not compare distances between the sexes owing to the small sample for

females. This question needs further examination because, as in most bird species (Greenwood 1980, but see Clarke *et al.* 1997), in tetraonids natal dispersal distance is generally shorter in males than females (Caizergues & Ellison 2002).

Dispersal distances of Hazel Grouse

The synthesis of Swenson (1991a) suggested that the Hazel Grouse is a poor disperser (Storch 2000). In Table 6 we summarize the published data on Hazel Grouse natal dispersal. Data from ringing and radio-tracking studies are separated. The mean and maximum dispersal distances obtained from ringing studies are much shorter than are indicated by our results. This difference is not surprising because ringing generally underestimates dispersal distances (Greenwood & Harvey 1982, Koenig *et al.* 1996).

Two radio-tagged juveniles tracked in Sweden also dispersed short distances (Swenson 1991a). More recent data from radio-marked juveniles in northeast China (Fang & Sun 1997) and Germany (Kämpfer-Lauenstein 1995) indicate dispersal distances of the same magnitude or even greater (for one female in Germany) than our radio-tagged birds. The mean dispersal distances of all radio-tagged juvenile Hazel Grouse in different countries were 3.9 km (max. 6.8 km) for females and 3.8 km (max. 24.9 km) for males (Table 6). We agree with Fang and Sun (1997) that the dispersal ability of Hazel Grouse has been partially underestimated. The dispersal distances of Hazel Grouse are similar to values measured for Black Grouse *Tetrao tetrix*: mean (max.) 8 km (29 km) for females and 1.5 km (8.2 km) for males (Caizergues & Ellison 2002); Blue Grouse *Dendrapagus obscurus*: median (max.) 1.4 km (11 km) for females and 0.9 km (2.6 km) for males (Hines 1986); Spruce Grouse *Dendrapagus canadensis* mean 5 km for females and 0.7 km for males (Boag & Schroeder 1992); Ruffed Grouse *Bonasa umbellus* mean 4.8-4.9 km for females and 2.1-2.4 km for males, (Small *et al.* 1997, Rusch *et al.* 2000) and Red Grouse *Lagopus l. scoticus,* mean (max.) de 2 km (10 km) for females and 0.5 km (1 km) for males (Hudson 1992).

Colonization ability and impact of habitat fragmentation on dispersal

A rather high dispersal capacity might be expected in a species such as the Hazel Grouse that seeks early stages of forest succession and inhabits naturally-fragmented habitats in Scandinavian boreal forests (Swenson & Angelstam 1993). Two original observations resulting from our study, namely a long-distance male disperser that crossed open lands, and range expansion at a regional scale, suggest that the Hazel Grouse is not necessarily a poor colonizer or highly vulnerable to forest fragmentation. Thus, our results differ from those of some other studies, perhaps because of differences in density of grouse, landscape features, habitat quality and methods of study. In other

European studies, the effect of patch isolation on Hazel Grouse occurrence has been studied in two landscapes:

1 - An agricultural landscape where the size of potentially suitable forest patches was judged to be equal or better than the minimum individual spatial requirement (estimated by authors to be 20 ha) (Aberg *et al.* 1995, Klaus & Sewit 2000).

2 – Forest landscapes, the first in Sweden, where suitable forest habitat patches (multilayered forests with a minimum percentage of deciduous trees) covered less than 5% of total landscape and were smaller (ranging from 1.2 to 19.9 ha) than that of the minimum individual spatial requirement (Aberg *et al.* 1995, Aberg *et al.* 2000). The second landscape, in Finland, was comprised of suitable forest patches (spruce stands with deciduous trees) covering 32% of the total landscape and ranging in size from 0.3 to 135 ha (Saari *et al.* 1998).

The striking result obtained in these two landscapes was that the impact of fragmentation changed with the nature of the matrix, as commonly seen in boreal forest birds (Brotons *et al.* 2003). When the matrix consisted of unsuitable forest habitats, isolation had little effect on patch occupancy because birds readily moved 2 km or more through the matrix to reach suitable patches. The size of patches was more important in determining occupancy. When the matrix consisted of open agricultural land and forest patches were not connected by forested corridors, the suitable forest patches isolated by more than *c.*100–150 m of open ground were unoccupied in Sweden. In, a similar landscape in Czechia, the critical distance across open ground was 240 m (Klaus & Sewit 2000). These results suggest that Hazel Grouse are highly sensitive to open land that isolates forest patches, because birds are reluctant to cross gaps. Nevertheless, open ground of 100-240 m wide did not seem to present an obstacle to Hazel Grouse dispersing in the southeastern French Alps. Of course, barriers to dispersal do exist. The process of range expansion that we documented suggests that effective obstacles to movements include alpine meadows over 1 km wide and rocky ridges or stone fields above the timberline. Another indication that Hazel Grouse may cross extensive open habitats is provided by observations of birds outside their usual habitat or regular range in France (Dronneau 1984, David & St-Oyant 2003) and Belgium (Ledant 1992). Furthermore, recent work in China in a highly fragmented agricultural landscape (26% forested) failed to find a significant effect of isolation. The main effects on Hazel Grouse occurrence were the size of patches and quality of their habitats (Sun *et al.* 2003).

So how do we explain these apparent differences in the effect of open land on Hazel Grouse movements? We suspect that differences in study methods (radio-tracking vs counts) could, in part, explain them. In Sweden and Czechia, the isolation effect was analysed by recording the frequency

of occurrence of grouse in patches of different sizes and separated by different inter-patch distances. During surveys, with a decoy whistle, to count birds the probability of detecting sedentary Hazel Grouse was probably higher than that of detecting transient birds. Classification of a target patch as 'occupied' probably required the permanent establishment of at least one pair. But it is possible that some relatively small and isolated patches classed as 'unoccupied' were in fact temporarily visited by one or more transient birds. If such transients were present but not detected, then some patches were not really isolated by open land. In the southeastern French Alps, we found that some males dispersed over great distances and occasionally crossed open land. However, we do not know whether these males occupied isolated forested patches long enough for an observer to have detected them in a survey using the decoy whistle. Moreover, we obtained few data on the dispersal ability of females. Perhaps females do not disperse as far as do males and are less likely to cross open land. If so, males may not settle in isolated patches of good habitat that are unlikely to be reached by a female. A relatively low dispersal capacity in females could also explain the slow colonization rate observed in this study.

Thus the distance travelled by dispersers, and their capacity to cross open land, are not the only factors affecting the probability of detecting a Hazel Grouse in a forest patch. Other considerations include the following:

1 – The number of potential dispersers.

More dispersers means that isolated patches are more likely to be colonized. Because, in the Swedish study, adult survival and reproductive success were poor, it is possible that there were few potential dispersers. In Scandinavia, reproductive success is poor in agricultural landscapes because of high densities of generalist predators (Angelstam 1986, Kurki & Linden 1995). In the south-eastern Alps, the number of potential dispersers could be more numerous owing to the high competitive pressures in a source population of high density. The local density in good habitat studied in the south-eastern Alps (≈ 7-8 pairs/100 ha, M. Montadert unpubl. data) is quite high for Western Europe although lower than some densities in Finland or Poland (Bergman *et al.* 1982). In our study area, high adult survival rather than exceptional reproductive success seemed to explain the high density of adults, and hence the availability of juveniles for dispersing (Montadert & Leonard 2003**).**

2 –The decision to stay in the isolated patch once a grouse reaches it. Several mechanisms may influence this decision.

Conspecific attraction. Hazel Grouse might hesitate to settle in small patches of good habitat lacking other grouse, even when these patches are accessible and suitable, simply because conspecifics

provide a cue to evaluate habitat quality (Reed & Dobson 1993, Muller *et al.* 1997, Stamps 2001, Doligez *et al.* 2002, Pärt & Doligez 2003).

Habitat quality and spatial requirements of individuals. Females could have larger spatial requirements than males. In the Swedish study, the smaller patches (20 ha) were perhaps too small for the permanent settlement of even one reproductive female. Even if males are regularly observed in small patches of less than 20 ha, females may need more space to settle and to raise a brood successfully. In a different and more suitable forested landscape context (Saari *et al.* 1998) the pattern of patch occupancy by Hazel Grouse differed between broods and between adults (mainly males). Broods were rare in fragments of less than 10 ha (≈5% occurrence during a 21-years survey) whereas adults without broods were regularly observed in these small patches (≈20% occurrence). Similarly, in the south-eastern French Alps, home ranges of radio-tracked broods were larger than 20 ha (median range size: 33 ha, n = 8, M. Montadert, unpubl. data.).

3 – Probability of extinction in small patches.
Very small populations have a high risk of stochastic extinction. Even the larger fragments studied in the agricultural landscape were smaller than 100 ha, possibly too small to accommodate enough pairs of Hazel Grouse to prevent demographic accidents and extinction.

Geographical variations in behaviour might also affect the interpretation of isolation effects, independently of the study method. Sun *et al.* (2003) hypothesized that the Hazel Grouse in China may not be very sensitive to habitat isolation because of a local behavioural adaptation (winter flocking) that permits eastern Asian Hazel Grouse to inhabit open deciduous forests (Rhim & Lee 2003, Swenson *et al.* 1995). Our population did not show a particular social behaviour or habitat selection that would explain the observed dispersal performance. The Hazel Grouse in the southeastern Alps only occupies forests dominated by conifers and the normal social unit is the pair, with no winter flocking, as has been found elsewhere in Europe (Bergmann *et al.* 1982).

Variability of individual behaviour

Juveniles showed great individual variability in the extent, trajectory and temporal patterns of their movements. Dispersal essentially occurred in autumn, but a third of males continued moving in spring. Former radio-tracking studies of Hazel Grouse did not record juvenile dispersal after October (see Fang & Sun 1997). But extensive spring movements have been noted for some unpaired adult males apparently seeking females: 17 km in Jura (Montadert 1995), 8 km in Vosges (J.-J. Pfeffer, pers. com.) and 14 km in Sweden (Swenson & Danielsen 1995). But these movements were just temporary excursions, with the males usually returning to their former territories. Such

short-term peregrinations might be characteristic of declining and fragmented populations, where females are either difficult to find or are in short supply (Swenson 1991b; M. Montadert, pers. obs.). In our study, only three of 32 radio-tagged adult males made similar excursions outside their normal home range, and even then the movements were short (maximum of 2.7 km).

Two kinds of dispersal movements were recognized in juveniles. The first type, made by short-distance dispersers, was characterised by erratic trajectories around the area finally chosen as the home range. Such exploratory behaviour might allow birds to familiarize themselves with habitats beyond their adult home range, which could be advantageous in case of habitat perturbation or lack of sexual partners. The second type was true dispersal that resulted in final settlement far from the area of capture. These long-distance dispersers left the capture area and followed a rather direct route to the first winter home range, eventually undertaking a second movement in spring. Such variation in behaviour among juveniles in the same local population suggests the intervention of internal factors (physiologic and/or genetic). It could in fact represent a trade-off between two different adaptive strategies for dealing with a variable environment. The short-distance dispersers avoid the risk of long movements in an unknown habitat but nevertheless gain knowledge of the immediate environment within 1-2 km of their adult home range. The disadvantage is that they will probably have to compete with locally established birds. The long-distance dispersers may avoid this drawback if they discover an unoccupied habitat of high quality, but they run the risk of crossing an unfamiliar and potentially-hazardous landscape (McDonald & Johnson 2001).

ACKNOWLEDGEMENTS

We are indebted to Laurence Ellison, Ariane Bernard-Laurent, and Regis Raoul who kindly reviewed the manuscript, as well as to Roger Izoard for his continuous and effective support. We thank Jon Swenson for showing us how to capture Hazel Grouse by luring them into nets. For indispensable field assistance, our thanks to F. Kopko, A. Bogtchalian, D. Thiolière, A. Bombaud, J. C. Cauvin, R. Gayraud, D. Michallet, F. Miguel, R. Papet, J. Richelme, M. Teissier, R. Villecrose, E. Du Verdier, and D. Igier of the "Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage"; R. Yonnet, and D. Reboul of the "Office National des Forêts"; F. Normand, R. Clement, and P. Romain of the "Fédération Départementale des Chasseurs des Alpes de Haute Provence"and finally but not least J. Lenoir, and B. & J. Guillet. We received financial support from the "Federation Departementale des Chasseurs des Alpes de Haute Provence", l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage and the Leader II - Gal programme of the European Union, locally managed by the "Syndicat Intercommunal à Vocation multiple de Seyne-les-Alpes".

REFERENCES

Aberg, J., Jansson, G., Swenson, J.E. & Angelstam, P. 1995. The effect of matrix on the occurrence of hazel grouse (*Bonasa bonasia*) in isolated habitat fragments. *Oecologia* **103**: 265-269.

Aberg, J., Swenson, J.E. & Andren, H. 2000. The dynamics of hazel grouse (*Bonasa bonasia* L.) occurrence in habitat fragments. *Can. J. Zool.* **78**: 352-358.

Aberg, J., Swenson, J.E. & Angelstam, P. 2003. The habitat requirements of hazel grouse (*Bonasa bonasia*) in managed boreal forest and applicability of forest stand descriptions as a tool to identify suitable patches. *Forest Ecol. Manage.* **175**: 437-444.

Angelstam, P. 1986. Predation on ground nesting birds' nests in relation to predator densities and habitat edge. *Oikos* **47**: 365-373.

Bergmann, H.H., Klaus, S., Muller, F. & Wiesner, J. 1982. *Das Haselhuhn Bonasa bonasia* Wittenberg Lutherstadt: Die Neue Brehm-Bücherei (In German).

Bergmann, H.H. & Klaus, S. 1994. Distribution, status and limiting factors of hazel grouse *(Bonasa bonasia*) in central Europe, particularly in Germany. *Gibier Faune Sauvage, Game Wildl.* **Vol. 11 (Hors série Tome 2)**: 5-32.

Beshkarev, A.B., Blagovidov, A., Sokolski, S. & Hjeljord, O. 1995. Populations of Capercaillie and Hazel Grouse in large natural and logged forests in northern Russia, 1950-1992. In Jenkins, D. (ed.) *Proc. Inter. Grouse Symp.* **6**: 12-18 Reading, UK: World Pheasant Association.

Boag, D.A. & Schroeder, M.A. 1992. Spruce Grouse In Poole, A., Stettenheim, P. & Gill, F. (eds.) *The Birds of North America*: 29. Washington: The Academy of Natural Sciences, The American Ornithologists' Union.

Bonczar, Z. & Swenson, J.E. 1992. Geographical variation in spotting patterns on Hazel Grouse *Bonasa bonasia* primary feathers: consequences for age determination. *Orn. Fenn.* **69**: 193-197.

Burgess, R.L. & Sharpe, D.M. (eds) 1981. *Forest island dynamics in man-dominated landscapes.* New-York: Springer.

Brotons, L., Mönkkönen, M. & Martin, J.-L. 2003. Are fragments islands? Landscape context and density-area relationships in boreal forest birds. *Am. Nat.* **162**: 343-357.

Caizergues, A. & Ellison, L.N. 2002. Natal dispersal and its consequences in Black Grouse *Tetrao tetrix*. *Ibis* **144**: 478-487.

Clarke, A.L., Saether, B.E. & Roskaft, E. 1997. Sex biases in avian dispersal: a reappraisal. *Oikos* **79**: 429-438.

Couturier, P. (ed) 1964. *Le gibier des montagnes françaises.* Grenoble: Arthaud(In French).

David, G. & St-Oyant, R. 2003. Gelinotte des bois - Les oiseaux nicheurs de Rhônes-alpes In CORA (ed.) *les oiseaux nicheurs de Rhônes-alpes*: 91. (In French).

De Franceschi, P.F. 1994. Status, geographical distribution and limiting factors of hazel grouse (*Bonasa bonasia*) in Italy. *Gibier Faune Sauvage, Game & Wildl.* **11 (Special number Part 2)**: 141-160.

Deloche, N. & Magnani, Y. 2002. Evolution de la répartition communale du petit gibier de montagne en France au cours de la décennie 1990-1999. *Faune sauvage (supplément)* **257**: 1-16. (In French).

Dobson, F.S. & Jones, W.T. 1985. Multiple causes of dispersal. *Am. Nat.* **126**: 855-858.

Doligez, B., Danchin, E. & Clobert, J. 2002. Public information and breeding habitat selection in a wild bird population. *Science* **297**: 1168-1170.

Dronneau, C. 1984. La gélinotte des bois (*Bonasa bonasia* L.) : synthèse bibliographique : deuxième partie. *Bull. Mens. ONC* **77**: 43-47. (In French).

Drovetski, S.V. 1997. Spring social organisation, habitat use, diet, and body mass dynamics of hazel grouse *Bonasa bonasia* in northeastern Asia. *Wildl. Biol.* **3**: 251-259.

Fahrig, L. & Paloheimo, J. 1988. Determinants of local population size in patchy habitats. *Theor. Pop. Biol.* **34**: 194:213.

Fahrig, L. & Merriam, G. 1994. Conservation of fragmented populations. *Cons. Biol.* **8**: 50-59.

Fang, Y. & Sun, Y.-H. 1997. Brood movement and natal dispersal of hazel grouse *Bonasa bonasia* at Changbai Mountain, Jilin Province, China. *Wildl. Biol.* **3**: 261-264.

Greenwood, P.J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Anim. Behav.* **28**: 1140-1162.

Greenwood, P.J. & Harvey, P.H. 1982. The natal and breeding dispersal of birds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **13**: 1-21.

Hanski, I. & Gilpin, M. 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biol. J. Linn. Soc.* **42**: 3-16.

Hines, J.E. 1986. Survival and reproduction of dispersing Blue Grouse. *Condor* **88**: 43-49.

Hooge, P.N. & Eichenlaub, B. 1997. *Animal movement extension to arcview. ver. 1.1.* Anchorage, AK, USA: Alaska Biological Science Center, U.S. Geological Survey.

Hudson, P.J. 1992. *Grouse in space and time: the population biology of a managed gamebird.* Fordingbridge: Game Conservancy Trust.

Kämpfer-Lauenstein, A. 1995. Home ranges, habitat selection and dispersal of radio-marked Hazel Grouse in the National Park "Bayerischer Wald", Germany - Preliminary results. In Jenkins, D. (ed.) *Proc. Int. Grouse Symp.* **6**: 77-80 Reading, UK: World Pheasant Association.

Klaus, S. & Sewit, A. 2000. Ecology and conservation of Hazel grouse *Bonasa bonasia* in the Bohemian forest (Sumava, Czech Republic). In Malkova, P. (ed.) *Proc. Inter. Conf. Ceské Budejovice.* 138-146 Ceské Budejovice, Czech Republic: Korsach, Vyskocil, V.

Koenig, W.D., Van Vuren, D. & Hooge, P.N. 1996. Detectability, philopatry, and the distribution of dispersal distances in vertebrates. *Trends Ecol. Evol.* **11**: 514-517.

Kucera, V.L. 1975. Verbreitung und Populationsdichte von Auerhuhn (*Tetrao urogallu*s), Birkhuhn (*Lyrurus tetrix*) and Haselhuhn (*Tetrastes bonasia*) im westlichen Teil von Sumava (CSR). (In German with English summary). *Orn. Mitt.* **27**: 160-169.

Kurki, S. & Linden, H. 1995. Forest fragmentation due to agriculture affects the reproductive success of the ground-nesting black grouse *Tetrao tetrix*. *Ecography* **18**: 109-113.

Ledant, J.-P. 1992. *Exigences écologiques et besoins de protection des populations de Gélinotte des bois de basse altitude (Ardenne, Lorraine et régions voisines).* Bruxelles, Belgique: Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique. 280 p. (In French).

Lidicker, W.Z. 2002. From dispersal to landscapes: progress in the understanding of population dynamics. *Acta Theriologica* **47, Suppl. 1**: 23-37.

Lieser, M. 1994. Untersuchungen der Lebensraumansprüche des Hazelhuhns (*Bonasa bonasia* L. 1758) im Schwarzwald im Hinblick auf Masnahmen zur Arterhaltung. (In German). *Ecol. Birds* **16**: 1-117.

Magnani, Y., Cruveille, M.H., Huboux, R., Collard, P., Roche, P. & Longchamp, P. 1991. Entre Rhône et Rhin : Grand tétras et Gelinotte. Statut territorial et évolution. *Bull. Mens. ONC.* **162**: 9-16. (In French).

McDonald, D.W. & Johnson, D.D.P. 2001. Dispersal in theory and practice: consequences for conservation biology In Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A.A. & Nichols, J.D. (eds.) *Dispersal*: 358-372. Oxford University Press.

Montadert, M. 1995. Occupation de l'espace par des mâles de Gélinotte des bois *(Bonasa bonasia*) dans le Doubs (France) (In French). *Gibier Faune Sauvage, Game Wildl.* **12**: 197-211. (in French).

Montadert, M. & Léonard, P. 2003. Survival in an expanding hazel grouse *Bonasa bonasia* population in the southeastern French Alps. Wildl. Biol. **9**: 357-364.

Muller, K.L., Stamps, J.A., Frishnan, V.V. & Willits, N.H. 1997. The effects of conspecific attraction and habitat quality on habitat selection in territorial birds (*Troglodytes aedon*). *Am. Nat.* **150**: 650-661.

Nachman, G. 2000. Effects of demographic parameters on metapopulation size and persistence: an analytical stochastic model. *Oikos* **91**: 51-65.

Pärt, T. & Doligez, B. 2003. Gathering public information for habitat selection: prospecting birds cue on parental activity. *Proc. R. Soc. Lond.* **270**: 1809-1813.

Pulliam, H.R. 1988. Sources, sinks, and population regulation. *Am. Nat.* **132**: 652-661.

Reed, J.M. & Dobson, A.P. 1993. Behavioural constraints and conservation biology: conspecific attraction and recruitment. *Trends Ecol. Evol.* **8**: 253-256.

Rhim, S.-J. & Lee, W.-S. 2003. Winter sociality of hazel grouse *Bonasa bonasia* in relation to habitat in a temperate forest of South Korea. *Wildl. Biol.* **9**: 365-370.

Rolstad, J. 1991. Consequences of forest fragmentation for the dynamics of bird populations: conceptual issues and the evidence. *Biol. J. Linn. Soc.* **42**: 149-163.

Rusch, D.H.S., DeStefano, S., Reynolds, M.C. & Lauten, D. 2000. Ruffed Grouse (*Bonasa umbellus*). In Poole, A. & Gill, F. (eds.) *The Birds of North America*: 28. Inc,. Philadelphia, PA:

Saari, L., Aberg, J. & Swenson, J.E. 1998. Factors influencing the dynamics of occurrence of the hazel grouse in a fine-grained managed landscape. *Cons. Biol.* **12**: 586-592.

Saunders, D.A., Hobbs, R.J. & Margules, C.R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Cons. Biol.* **5**: 18-32.

Siegel, S. & Castellan, N.J. 1988. *Nonparametric statistics for the behavioral sciences.* Singapore: McGraw-Hill.

Small, R.J., Rusch, D.H., Cary, J.R. & Holzwart, J.C. 1997. Population dynamics of ruffed grouse *Bonasa umbellus* in the fragmented forests of central Wisconsin, USA. *Wildl. Biol.* **3**: 292.

Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. 1995. *Biometry. The Principles and Practice of Statistics in Biological Research. 3d ed.* Freeman, W.H. and Co.

Stamps, J.A. 2001. Habitat selection by dispersers: integrating proximate and ultimate approaches. In Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A.A. & Nichols, J.D. (eds.) *Dispersal*: 230-242. Oxford University Press.

Stenman, O. & Helminen, M. 1974. Pyyn ikäluokan määritys siiven perusteella. (In Finnish with English summary: Aging method for hazel grouse (*Tetrastes bonasia*) based on wings). *Suomen Riista* **25**: 90-96.

Storch, I. 2000. Conservation status and threats to grouse worldwide: an overview. *Wildl. Biol.* **6**: 195-204.

Sun, Y.-H., Piao, Z.-J. & Swenson, J.E. 2003. Occurrence of hazel grouse *Bonasa bonasia* in a heavily human-impacted landscape near the Changbai Mountains, northeastern China. *Wildl. Biol.* **9**: 371-375.

Swenson, J.E. 1991a. Is the Hazel Grouse a poor disperser? In Csanyi, S. & Ernhaft, J. (eds.) *Proc. Cong. Int. Union Game Biol.* **20**: 347-352 Gödöllö, Hungary.

Swenson, J.E. 1991b. *Social organization of hazel grouse and ecological factors influencing it* PhD dissertation, University of Alberta, Edmonton, Canada.

Swenson, J.E. 1995. Habitat requirement of hazel grouse. In Jenkins, D. (ed.) *Proc. Int. Grouse Symp.* **6**: 155-159 Reading, UK: World Pheasant Association.

Swenson, J.E. & Angelstam, P. 1993. Habitat separation by sympatric forest grouse in Fennoscandia in relation to boreal forest succession. *Can. J. Zool.* **71**: 1303-1310.

Swenson, J.E. & Danielsen, J. 1995. Seasonal movements by Hazel Grouse in south-central Sweden. In Jenkins, D. (ed.) *Proc. Int. Grouse Symp.* **6**: 37-40 Reading, UK: World Pheasant Association.

Swenson, J.E., Andreev, A.V. & Drovetski, S.V. 1995. Factors shaping winter social organization in Hazel Grouse *Bonasa bonasia*: a comparative study in the eastern and western Paleartic. *J. Avian Biol.* 26: 4-12.

Wiens, J.A. 2001. The landscape context of dispersal. In Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A.A. & Nichols, J.D. (eds.) *Dispersal*: 96-109. New York: Oxford University Press.

Figure 1. Distribution of forests and open land in the study area of 6,460 ha in the southeastern French Alps. Also shown are sites where juvenile Hazel Grouse were captured.

Contour of study area ● Capture site of juveniles Forest Open land

Figure 2. Forest cover at landscape scale in the southeastern French Alps.

Forest cover of study area Forest cover

Natural barrier >2000 m altitude

Circular area of 40 km diameter

Figure 3: Long-distance dispersal of a juvenile male Hazel Grouse through a fragmented forested landscape in southeastern French Alps. Enclosed aerial photograph shows the crossing of an open agricultural gap in the Seyne Valley. ☆ Capture site, 20/09/98

Figure 4 a, b, c: Examples of juvenile Hazel Grouse dispersing along erratic and more direct trajectories in the southeastern French Alps.

Winter home ranges of juveniles Spring home ranges of juveniles

Trajectory of juveniles ✳ Capture sites in autumn

Figure 5: Range expansion of Hazel Grouse in the southeastern French Alps.

High elevations > 2000 m a.s.l Supposed pathway of colonisation

Forest Open land Old implantation of Hazel Grouse population source

Main city Localization of Hazel Grouse sightings A, B, see text for signification of letters.

Table 1: Autumn, spring and post-juvenile dispersal distances of radio-tagged juvenile Hazel Grouse in the southeastern French Alps. Number of radio-tagged Hazel Grouse in brackets.

Table 2: Date of dispersal of radio-tagged juvenile Hazel Grouse in the southeastern French Alps.

Table 3: Proportion of juvenile Hazel Grouse in southeastern French Alps that made erratic movements * during dispersal and extent of these movements.

Table 4: Straight-line distances (km) between centres of autumn (1 Sept. - 31 Oct.) and spring home range (15 March - 15 June) of adult radio-tagged Hazel Grouse in the southeastern French Alps.

Table 5: Comparison of mean distances between successive locations (1 Sept. - 15 June) and % of movements with mobility index ≥ 1 per season in adult and juvenile Hazel Grouse in the southeastern French Alps. Number of radio-tagged Hazel Grouse in brackets.

Table 6: Post-juvenile dispersal distances (km) of juveniles Hazel Grouse, comparison of banding and radio-tracking data.

Table 1

	Autumn dispersal [1]		Spring dispersal [2]		Natal dispersal [3]	
	Male (14)	Female (4)	Male (12)	Female (4)	Male (14)	Female (4)
Mean	3.6	1.9	1.7	0.2	4.0	2.0
Median	0.9	1.2	0.2	0.2	1.64	1.1
Range : min. – max.	0.1 – 18.7	0.04 – 5.6	0.03 – 12.4	0.04 – 0.3	0.1 – 24.9	0.2 – 5.6

Straight-line distances in kilometers between:

[1] capture site and centre (arithmetic mean) of winter home range (15 Dec. - 15 march)

[2] centre of winter home range and centre of spring home range (16 March - 15 June)

[3] capture site in autumn and centre of spring home range

Table 2

	Male	Female
Date of departure to winter territory (median) *	14/10 to 19/12 (31/10)	3/10 to 11/11 (22/10)
Date of installation on spring territory (median)	18/10 to 13/05 (31/12)	12/09 to 11/12 (8/10)

* Only juveniles with dispersal distance of more than 1 km

Table 3

	Male				Female		
	Short dispersers < 1 km	Average dispersers < 10 km	Long dispersers > 10 km	All males combined	Short dispersers	Average dispersers	All females combined
% juveniles displaying erratic phase in autumn (15/09-15/12) (nb. juveniles)	80 % (4/5)	83 % (5/6)	0 % (0/2)	69% (9/13)	0 % (0/2)	100 % (2/2)	50% (2/4)
Mean distance (km) between extreme localisations during erratic phase of juveniles with erratic movements (SE)	1.75	2.97	-	2.43 (± 1.17)	-	1.29	1.29 (± 0.89)

* Period of non oriented important movements bounded by mobility index ≥ 1 between two successive locations

Table 4

	Male	Female
Number of distances	22	4
Mean (± SE)	0.15 (± 0.17)	0.18 (±0.06)
Median (min. - max.)	0.11 (0.01 – 0.79)	0.16 (0.12 – 0.26)

Table 5

	Adult			Juvenile		
	Male (22)	Female (4)	Both sexes (26)	Male (14)	Female (4)	Both sexes (18)
Mean movement (km)	0.2	0.2	0.2	0.4	0.3	0.4
Mobility index ≥ 1 in autumn (%)	7%	1%	6%	22%	18%	21%
Mobility index ≥ 1 in winter (%)	7%	7%	7%	13%	5%	12%
Mobility index ≥ 1 in spring (%)	4%	4%	4%	5%	0%	4%

Table 6:

Banding studies					Radio-tracking studies				
		Nb.	Mean	Max.			Nb.	Mean	Max.
Russia [1]	Both sexes	61	0.3	1.5	Sweden [3]	Male	1		1.4
Russia [2]	Both sexes	10	1.6	5.0		Female	1		0.2
Sweden & Finland [3]	Both sexes	17	1.2	3.0	China [6]	Male	1		5.7
						Female	2	4.8	4.8
Finland [4]	?	1		10.0	Germany [7]	Male	1		0.8
						Female	1		6.8
Russia [5]	?	1		5.0	This study	Male	14	4.0	24.9
						Female	4	2.0	5.6
All banded juveniles	Both sexes	**90**	**1.0**	**10.0**	All radio-tagged juveniles	Male	17	3.8	24.9
						Female	8	3.1	6.8
						Both sexes	**25**	**3.6**	**24.9**

[1] Gaidar, 1974 in Swenson, 1991a, [2] Beshkarev et al., 1995, [3] Swenson, 1991a, [4] Nordström in Dronneau, 1984, [5] Semenov-Tyan-Shanskii in Fang & Sun, 1997, [6] Fang & Sun, 1997, [7] Kämpfer-Lauenstein, 1995.

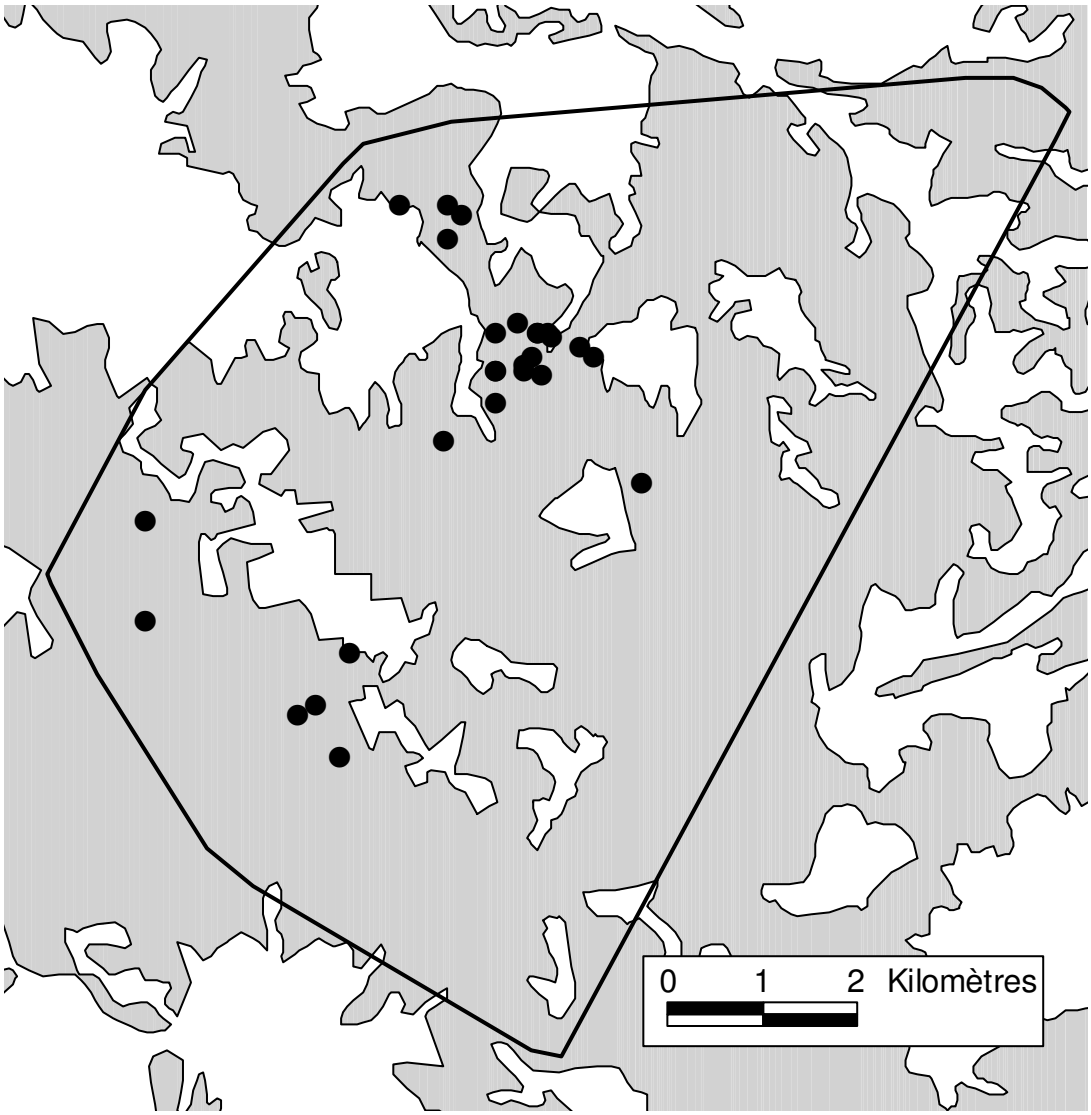


Fig. 1

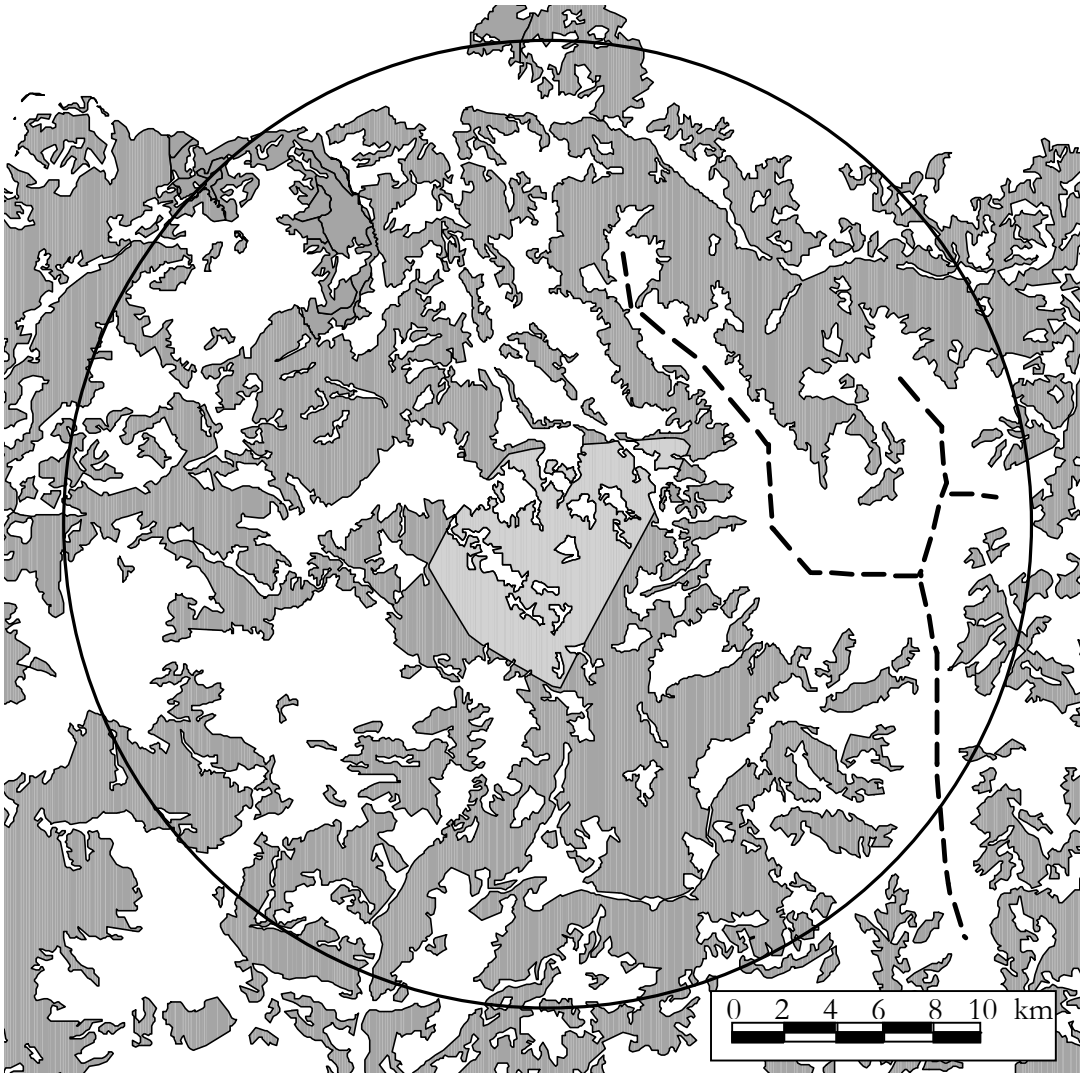


Fig. 2

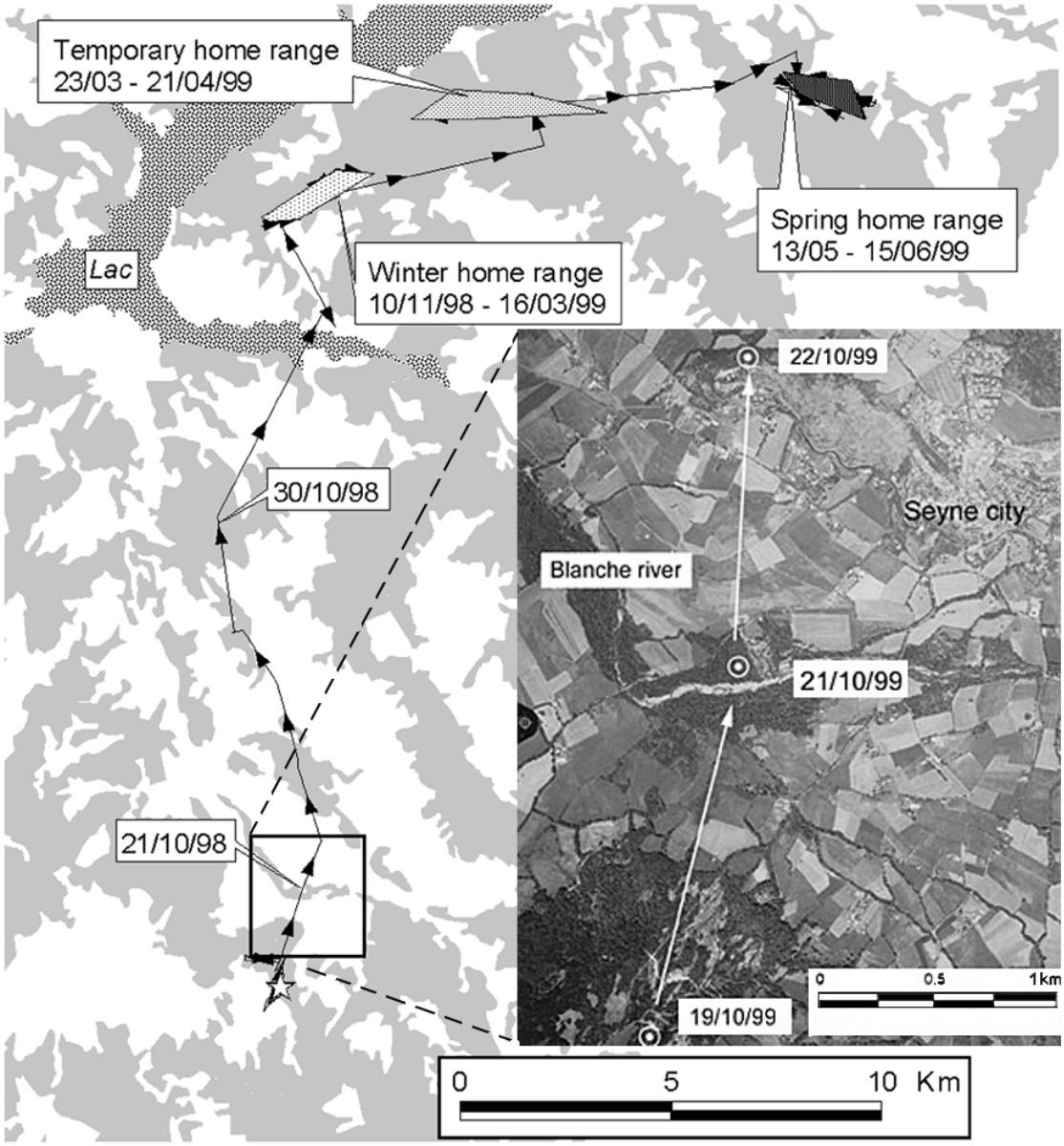

Temporary home range
23/03 - 21/04/99
Spring home range
13/05 - 15/06/99
Lac
Winter home range
10/11/98 - 16/03/99
22/10/99
30/10/98
Seyne city
Blanche river
21/10/99
21/10/98
0 0.5 1km
19/10/99
0 5 10 Km

Fig. 3

Fig. 4a : Example of short-distance disperser.
Juvenile with erratic phase, male "Einstein"

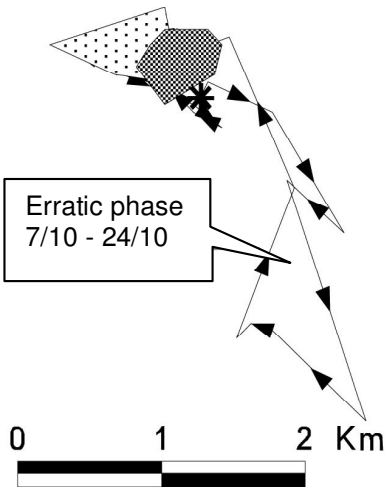


Fig 4 b: Example of long-distance disperser.
Juvenile without erratic phase, male "Gringallet"

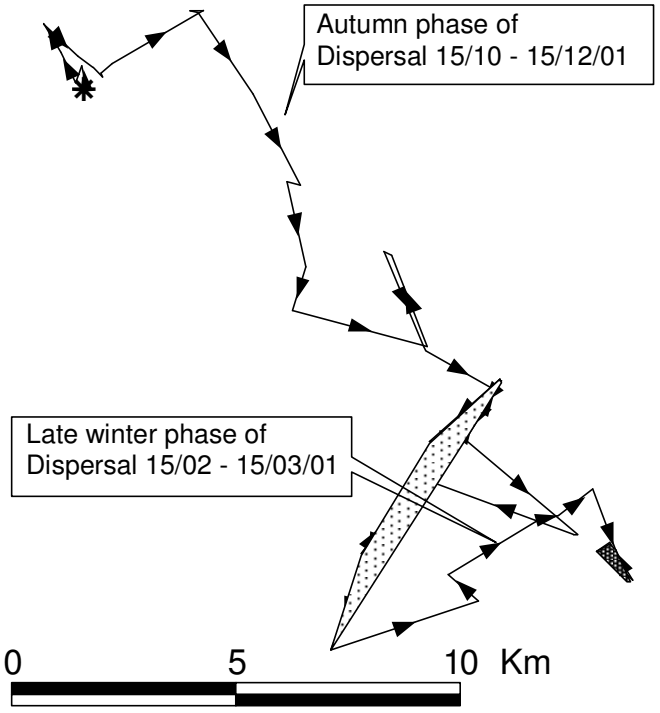
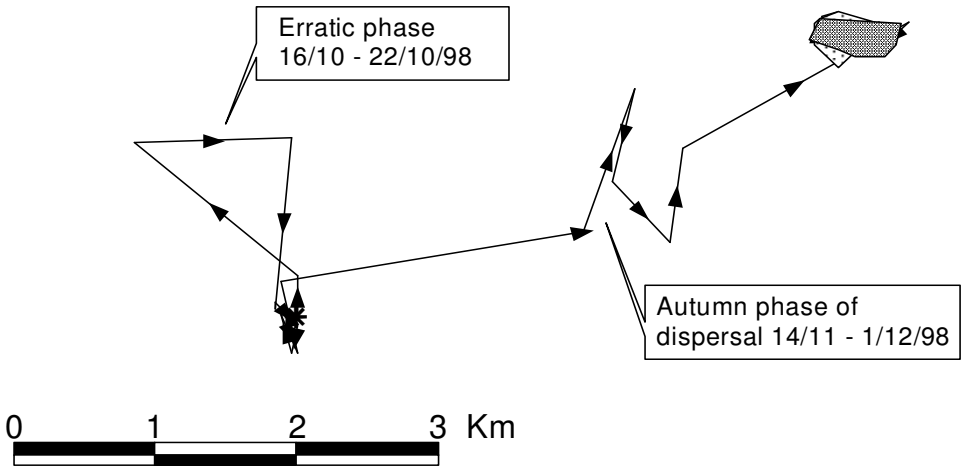


Fig. 4 c: Example of average-distance disperser. Juvenile with erratic phase, female "Ailette"



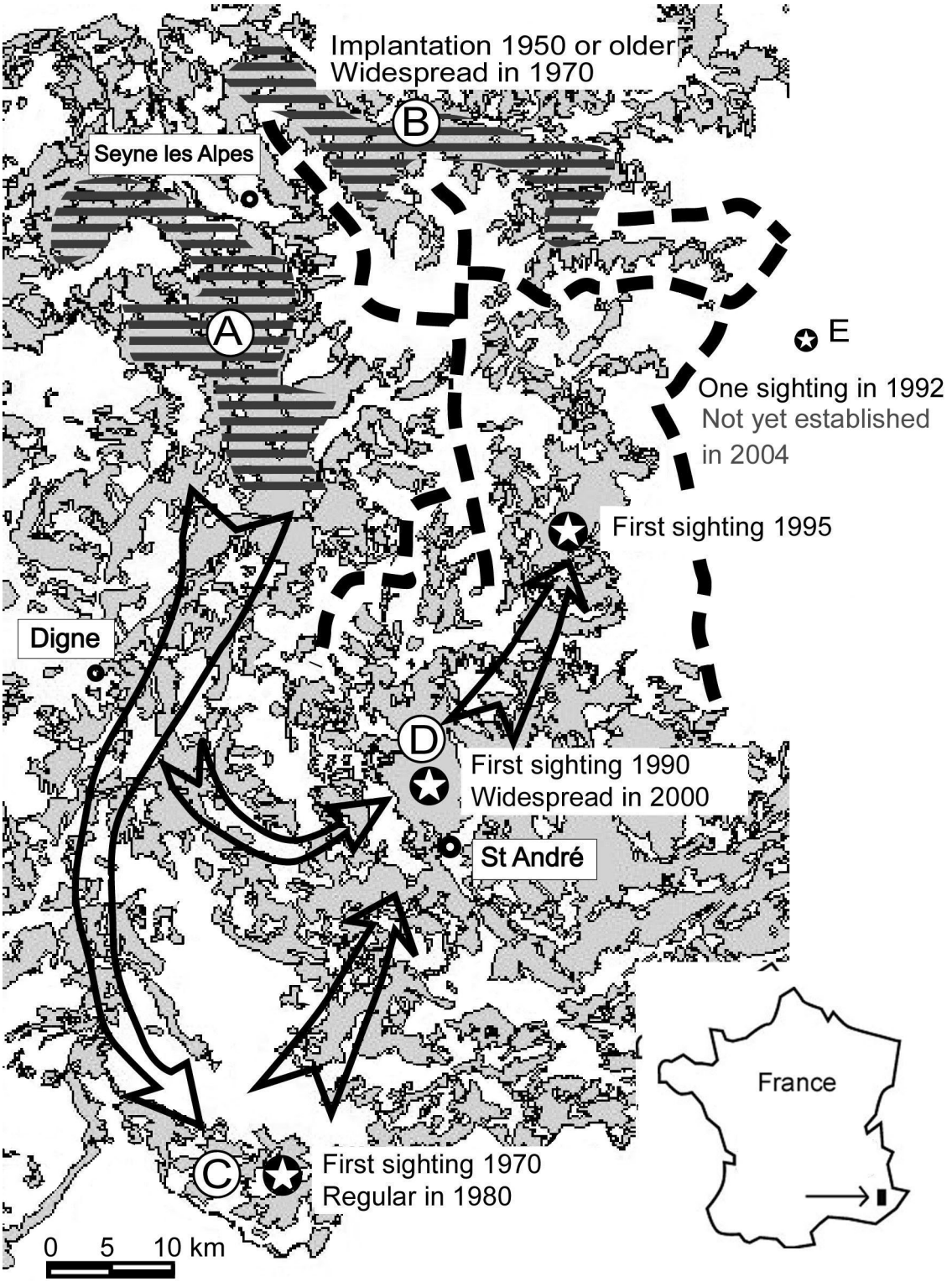

Implantation 1950 or older
Widespread in 1970
B
Seyne les Alpes
A
E
One sighting in 1992
Not yet established
in 2004
First sighting 1995
Digne
D
First sighting 1990
Widespread in 2000
St André
France
C
First sighting 1970
Regular in 1980
0 5 10 km

Fig. 5

Publication C

Déséquilibre du sex-ratio et survie différentielle des deux sexes chez la Gélinotte des bois.

Marc MONTADERT (en préparation)

I – Introduction

Les variations dans le temps de l'abondance relative entre mâle et femelle ont d'importantes conséquences sur la dynamique des populations et reflètent l'intervention de facteurs de l'environnement agissant différemment sur les deux sexes. Le sex-ratio observé dans la population adulte résulte du recrutement et de la survie de chaque sexe de la naissance jusqu'à l'âge adulte. De longue date, des études empiriques sur les populations de vertébrés montrent que le sexe ratio est souvent déséquilibré (Lack 1954) bien que, au niveau évolutif, il ait été montré qu'un sex-ratio équilibré représentait une stratégie stable sur le long terme (Evolutionary Stable Strategy) (Maynard-Smith 1984, Williams 1979). Au niveau de la production de chaque femelle, il est souvent remarqué un déséquilibre du sex-ratio des jeunes au moment de l'indépendance. Pour les espèces développant des soins parentaux, il est connu que la condition physiologique parentale, elle-même sous la dépendance de l'environnement, conditionne une production et/ou une survie différentielle des deux sexes (Alonso-Alvarez & Velando 2003, Byholm *et al.* 2002, Emlen 1997, Kilner 1998, Nager *et al.* 1999, Nager *et al.* 2000). Chez les oiseaux nidifuges comme les galliformes où les parents ne nourrissent pas directement les jeunes, les femelles se contentant de conduire la nichée dans les habitats riches en nourriture, un déséquilibre du sex-ratio à l'éclosion n'est pas connu. Par contre, un déséquilibre du sex-ratio au moment de l'indépendance est parfois observé, résultant d'une mortalité différentielle des poussins (Wegge 1980). A l'âge adulte, chez les galliformes, un déséquilibre du sex-ratio en faveur des mâles a souvent été observé (Bernard-Laurent 1991, Birkan 1977, Helminen 1963, Moss 1987, Nadal *et al.* 2001, Sun *et al.* 2003, Swenson & Fujimaki 1994).
Dans ce travail nous avons cherché à évaluer le sex-ratio printanier d'une population de Gélinotte des bois *Bonasa bonasia* à partir de l'observation du taux d'appariement de mâles équipés d'émetteurs et à identifier les mécanismes biologiques impliqués. Un modèle démographique basé sur les taux de survie et de reproduction des gélinottes équipées d'émetteurs, est réalisé afin de calculer un sex-ratio théorique qui sera comparé à celui observé.

II - Matériels et méthodes

II. 1 - Zone d'étude

Le site d'étude est implanté dans le Massif des Monges sur les communes de Seyne-les-Alpes et Auzet dans les Alpes de Haute-Provence (285 000 Est, 4908 000 Nord, 32 T UTM). La zone d'étude, définie par la surface englobant 98% des localisations par télémétrie, couvre 6460 ha.

Les forêts représentent 76 % du paysage entre 1100 et 1700 m d'altitude. Les peuplements résineux dominent avec 85% des boisements. Le restant est composé de formations mixtes ou feuillues (hêtraies). La gélinotte est bien répartie dans les différents boisements, avec cependant des densités plus fortes dans les boisements résineux ou mixtes
(voir Montadert & Léonard (2003) pour une description plus complète de l'habitat).

II. 2 - Détermination du sex-ratio

Le sex-ratio, égal au rapport mâle/femelle, a été estimé au printemps (avril) en examinant le taux d'appariement des mâles équipés d'émetteurs durant 4 années, de 1999 à 2002. Après une localisation précise et une approche discrète, les oiseaux étaient levés à faible distance afin de déterminer si le mâle était ou non accompagné d'un deuxième individu. A cette époque, le radio-pistage révèle que les gélinottes en couple se trouvent à moins de 50 m l'une de l'autre, ce qui permet assez facilement de détecter les deux individus. En cas de l'absence de détection d'un 2ème oiseau, lors de l'approche d'un mâle équipé, l'oiseau était relevé au moins 2 fois pour s'assurer de l'absence effective d'une femelle. Du fait de l'absence de femelles solitaires au printemps ou de mâles polygames parmi les oiseaux équipés d'émetteurs (*obs. pers.*), nous avons considéré que le nombre de femelles dans la population était égal au nombre de mâles appariés et que tous les mâles solitaires étaient donc surnuméraires. Le sex-ratio est alors égal au nombre de mâles appariés + nombre de mâles solitaires / nombre de mâles appariés.
Du fait d'une plus grande facilité de capture des mâles célibataires au printemps qui risque d'entraîner une surestimation du nombre de mâles seuls, nous avons calculé de deux façons le sex-ratio, la première (calcul 1) en intégrant tous les mâles équipés dans le calcul, la seconde (calcul 2) en ne retenant que les mâles capturés au cours de l'automne ou du printemps précédent l'année du calcul du sex-ratio.
Une valeur de 5% de mâles célibataires plutôt que de 0% (sex-ratio parfaitement équilibré) a été retenue comme hypothèse nulle pour tester l'écart avec les % de mâles célibataires observés, du fait d'une éventuelle surestimation de % de mâles solitaires (G test).

II. 3 - Estimations des taux de survie et de la natalité

La méthode de Kaplan-Meier modifiée par Pollock *et al.* (1989) a été utilisée pour calculer les taux de survie. Nous avons considéré que chaque perte de signal était due à une panne d'émetteur. Les oiseaux suivis pendant plus d'une année ont été réintroduits dans le calcul comme un nouvel individu.
Nous avons calculé les taux de survie annuelle du 1er avril au 31 mars pour les mâles et les femelles adultes (>10 mois) séparément. Les mâles et les femelles juvéniles (< 10 mois) ont été regroupés du fait du faible échantillon pour calculer un taux de survie juvénile entre l'éclatement des nichées (15 septembre) jusqu'au début du printemps suivant (1er avril). Les immatures ayant survécu après le 1er avril ont été intégrés dans le calcul de la survie adulte.
Le succès reproducteur a été mesuré fin août à partir du nombre de juvéniles élevés par les femelles radio-équipées (tout âge confondu), vivantes en avril.

II. 4 - Elaboration du modèle démographique

Nous avons inclus les valeurs de survie et de reproduction dans un modèle démographique déterministe à 2 classes d'âges et 2 sexes pour voir si la différence de survie adulte pouvait expliquer le déséquilibre du sex-ratio en faveur des mâles observé au printemps. Les calculs ont été réalisés à l'aide du logiciel ULM (Ferrière*, et al.* 1996, Legendre & Clobert 1995).

III -Résultats

III. 1 - Sex-ratio calculé à partir des mâles équipés d'émetteurs

Le sex-ratio apparaît déséquilibré en faveur des mâles quel que soit le mode de calcul utilisé (calcul 1: sex-ratio = 1,36 ; calcul 2 : sex-ratio = 1,26, Tableau I). La proportion de mâles solitaires est significativement supérieure à 5%. (G test = 24.88, $P<0.001$ et G test = 10.13, $P<0.01$, pour les calculs 1 et 2 respectivement). Comme pressenti lors des campagnes de capture, le pourcentage de mâles célibataires est plus faible si on exclut les mâles capturés lors du printemps correspondant à celui du calcul du sex-ratio. Les variations inter-annuelles du sex-ratio semblent assez marquées, avec une forte proportion de mâles célibataires en 1999 (40%) et une faible proportion en 2000 (10%). Les faibles effectifs ne permettent cependant pas de tester l'hypothèse d'une variation inter-annuelle du sex-ratio.
Le pourcentage de mâles célibataires apparaît supérieur chez les mâles immatures par rapport aux mâles adultes dans le calcul 1 (44% versus 16%) alors que cette différence est beaucoup moins nette dans le calcul 2 (23% versus 19%). Les faibles effectifs ne permettent pas de tester cette différence. Elle suggère cependant qu'au printemps, les mâles immatures célibataires étaient beaucoup plus faciles à capturer et sont donc sur-représentés dans l'échantillon. Dans la suite, nous ne retiendrons donc que les valeurs obtenues par le calcul 2.

Tableau I : Sex-ratio et pourcentage de mâles célibataires équipés d'émetteurs de 1999 à 2002 dans une population de Gélinotte dans les Alpes du Sud.

	Printemps 99	Printemps 00	Printemps 01	Printemps 02	Total
Nb total de mâles équipés	13	16	12	8	49
Dont mâles adultes	9	10	5	7	31
Dont mâles subadultes	4	6	7	1	18
Nb mâles équipés lors des saisons précédentes	5	13	8	8	34
Dont mâles adultes	3	8	3	7	21
Dont mâles subadultes	2	5	5	1	13
					Période 99-02
Sex-ratio [1]	1,63	1,14	1,50	1,33	1,36
% mâles célibataires [1]	38%	13%	33%	25%	27%
% mâles adultes célibataires [1]	22,2%	10,0%	20,0%	14,3%	16,1%
% mâles subadultes célibataires [1]	75,0%	16,7%	42,9%	100,0%	44,4%
% de mâles dans la population [1]	61,9%	53,3%	60,0%	57,1%	57,6%
Sex-ratio [2]	1,67	1,08	1,33	1,33	1,26
% mâles célibataires [2]	40 %	8 %	25 %	25 %	21 %
% mâles adultes célibataires [2]	33,3%	12,5%	33,3%	14,3%	19,0%
% mâles subadultes célibataires [2]	50,0%	0,0%	20,0%	-	23,1%
% de mâles dans la population [2]	62,5%	52,0%	57,1%	57,1%	55,7%

[1] calculé à partir de l'ensemble des mâles équipés

[2] calculé à partir des mâles équipés les saisons précédentes

II. 2 - Sex-ratio calculé à partir du modèle démographique (Tab. II)

Les taux de survie annuels des mâles et des femelles adultes (> 10 mois) utilisés pour alimenter le modèle sont respectivement de 0.69 et 0.58. Le taux de survie des immatures, tous sexes confondus, est de 0.85. Le taux de reproduction est de 1.4 jeunes en août par poule vivante en avril.

Avec ces valeurs, le modèle donne un sex-ratio stabilisé à 1.22, soit 18 % de mâles célibataires.

Tableau II : Taux de survie annuels des mâles, femelles adultes et immatures de gélinottes suivies par télémétrie de 1999 à 2002 dans les Alpes du sud , survie (S), ecart-type (SE), nombre de gélinottes suivies (N).

	S	SE	N
Mâle adulte *	0,69	0,0730	41
Femelle adulte *	0,58	0,1140	15
Immature **	0,83	0,0725	29

* survie annuelle du 1/04 au 31/03

** survie du 15/09 au 1/04, deux sexes confondus.

IV - Discussion

Le sex-ratio obtenu par le modèle démographique apparaît très proche de celui obtenu indépendamment par l'observation du taux d'appariement des mâles équipés (respectivement 18 % et 21% de mâles célibataires). Ceci suggère que le différentiel de mortalité annuelle entre mâles et femelles âgés de plus de 10 mois pourrait suffire à expliquer le déséquilibre du sex-ratio observé au printemps sans qu'il soit nécessaire de faire intervenir un déséquilibre du sex-ratio à la naissance et/ou au moment de l'éclatement des nichées ou une dispersion différentielle des deux sexes.
Dans le cas des espèces d'oiseaux à fort dimorphisme sexuel, un déséquilibre du sex-ratio des nichées au moment de l'indépendance, est connu depuis longtemps du fait de l'avantage compétitif du sexe le plus fort (Yom-Tov & Ollason 1976). Chez une espèce nidifuge, à fort dimorphisme sexuel comme le Grand-Tétras *Tetrao urogallus*, l'effet est opposé puisque les exigences énergétiques plus importantes des mâles les rendent plus vulnérables à la prédation ou aux mauvaises conditions climatiques, en particulier les années de mauvaise reproduction (Linden *et al.* 1984, Moss & Oswald 1985, Wegge 1980). La Gélinotte des bois ne présente pas de différence de poids entre mâle et femelle et la coloration des jeunes est pratiquement identique avant l'éclatement des nichées à l'âge de 2 mois 1/2, ce qui suggère des exigences énergétiques et une vulnérabilité aux prédateurs comparables entre les deux sexes. Dans ces conditions, sauf déséquilibre du sex-ratio à l'éclosion, nous pensons que le sex-ratio de la population de jeunes à l'automne est équilibré. Le déséquilibre ne s'établirait que progressivement et devrait logiquement s'accentuer avec le vieillissement de la cohorte.

L'existence d'un sex-ratio déséquilibré en faveur des mâles dans notre population est en accord avec les résultats d'autres études sur la Gélinotte des bois. Swenson & Fujimaki (1994) ont étudié le sex-ratio des gélinottes (jeunes et adultes) en Suède et au Japon, en automne et en hiver et trouvent 61 et 64% de mâles dans les oiseaux observés pendant cette période. Gaidar (1974) *in* (Swenson & Fujimaki 1994) trouve 58% de mâles dans un large échantillon de gélinottes piégées en automne et en hiver en Russie. Ainsi la présence de mâles surnuméraires semble un cas général sur la majeure partie de l'aire de répartition de l'espèce. Au printemps en Suède, Swenson & Boag (1993) trouvent 58 % de mâles dans une population suivie par télémétrie. Tomeck (1965) *in* (Dronneau 1984) trouve aussi 58 % de mâles en Tchéquie. En France dans le massif jurassien, Schatt (1995) obtient 69% de mâles à partir de rencontres au hasard en hiver et au printemps sur une dizaine d'années. Avec 56% de mâles, le sex-ratio de la population étudiée dans les Monges est comparable aux valeurs obtenues en Suède ou en Europe centrale au printemps. Le déséquilibre beaucoup plus important constaté dans le Jura pourrait partiellement s'expliquer par la méthode utilisée (observations directes et traces dans la neige) qui peut sous estimer la présence des femelles.

Un rapport des sexes équilibré pour les jeunes mais déséquilibré en faveur des mâles pour les adultes a été rapporté chez la Perdrix bartavelle *Alectoris graeca* (Bernard-Laurent *et al.* 1992) et la Gélinotte huppée *Bonasa umbellus* (Davis & Stoll 1973), espèces qui comme la gélinotte ne présentent pas de dimorphisme sexuel de coloration du plumage. Le déficit de femelles

adultes est interprété, comme pour la gélinotte, comme le signe d'une plus grande vulnérabilité des femelles à la prédation pendant la période de reproduction.
Une autre explication au déséquilibre du sex-ratio a cependant été avancée pour une population isolée de Gélinotte de Chine *Bonasa sewerzowi* suivie par télémétrie qui présentait un sex-ratio très déséquilibré en faveur des mâles (44% de mâles célibataires) mais un taux de survie annuel pratiquement identique entre les mâles (0.66) et les femelles (0.61) (Sun *et al.* 2003). Les auteurs interprètent l'excédent de mâles par une perte de femelles juvéniles lors de la dispersion post-natale qui ne pourrait pas être compensée par l'immigration du fait de l'isolement de la zone d'étude. Les auteurs postulent que, à l'instar des autres Tétraonidés, les femelles juvéniles se dispersent à plus grandes distances que les mâles.
Dans notre cas, cette explication ne peut être avancée pour expliquer le déséquilibre du sex-ratio:
1° le suivi par télémétrie n'a pas montré une dispersion plus importante des femelles (Montadert & Léonard *in press*),
2° l'habitat n'est pas isolé. La population étudiée ne représente qu'une petite partie d'une population beaucoup plus vaste, sans discontinuité sur plusieurs dizaines de milliers d'ha. Ainsi, même en cas d'une dispersion plus importante des femelles, le bilan des pertes et des apports de jeunes liées à la dispersion devrait s'équilibrer localement.

L'existence d'un excédent régulier de mâles, pourrait constituer un avantage pour une espèce où toutes les femelles tentent de se reproduire dès leur première année (obs. pers.). Cet excédent de mâles permettrait un remplacement rapide en cas de disparition d'un mâle apparié (obs. pers.). Il offrirait aussi aux femelles la possibilité d'exercer un choix parmi les mâles pour sélectionner le plus "apte" (Aufradet & Birkan 2001). Cependant lorsque le déficit de femelles devient important, il peut être l'indicateur d'une population en déclin, ce qui est le cas des populations jurassiennes étudiées par Schatt (1995). C'est aussi particulièrement vrai pour les petites populations isolées qui peuvent montrer un déséquilibre très grand du rapport des sexes (72% de mâles (1987-1993) dans un bois de 150 ha aux Verrières de Joux, France (Bernard-Laurent & Magnani 1994) et même 100% en 1995 (Montadert 1995). Ce lien apparent entre déclin démographique et déclin de la proportion de femelles dans la population a déjà été observé chez la Perdrix rouge *Alectoris rufa* en Espagne (Nadal *et al.* 2001), le Grand-Tétras en Finlande (Helle *et al.* 1999) et en Ecosse (Moss *et al.* 2000) ou le Tétras du Canada *Falcipennis franklinii* aux USA (Boag & Schroeder 1987).
Ainsi, dans le cas de la Gélinotte des bois, l'évaluation du sex-ratio au printemps pourrait constituer un indicateur intéressant du statut démographique d'une population locale. Un déséquilibre important du sex-ratio, même dans le cas de population relativement abondante, serait le signe d'un déclin prévisible à court terme.

Références :

Alonso-Alvarez, C. & Velando, A. 2003. Female body condition and brood sex ratio in Yellow-legged Gulls *Larus cachinnans*. - Ibis 145: 220-226.

Aufradet, D. & Birkan, M. 2001. Comportement et devenir de perdrix grises (Perdix perdix) célibataires en Seine-et-Marne, France.- Game and Wildlife Science 18: 403-410.

Bernard-Laurent, A., Léonard, P. & Reitz, F. 1992. Prélèvements de perdrix bartavelles *(Alectoris graeca saxatilis*) par la chasse : facteurs de variation et perspectives pour une gestion cynégétique des populations. - Gibier Faune Sauvage 9: 1-25.

Bernard-Laurent, A. & Magnani, Y. 1994. Statut, évolution et facteurs limitant les populations de gelinotte des bois (*Bonasa bonasia*) en France : synthèse bibliographique. - Gibier Faune Sauvage, Game and Wildlife Vol. 11, (Hors Série Tome 1): 5-38.

Boag, D.A. & Schroeder, M.A. 1987. Population fluctuations in spruce grouse: what determines their numbers in spring? - Canadian Journal of Zoology 65: 2430-3435.

Byholm, P., Ranta, E., Kaitala, V., Linden, H., Saurola, P. & Wikman, M. 2002. Resource availability and goshawk off spring sex ratio variation: a large-scale ecological phenomenon. - Journal of Animal Ecology 71: 994-1001.

Davis, J.A. & Stoll, R.J.J. 1973. Ruffed grouse age and sex ratios in Ohio. - Journal of Wildlife Management 37: 133-141.

Dronneau, C. 1984. La Gélinotte des bois (*Bonasa bonasia* L.) : synthèse bibliographique : première partie. - Bulletin Mensuel de l'O.N.C. 76: 33-41.

Emlen, S.T. 1997. When mothers prefer daughters over sons. - Trends in Ecology and Evolution 12: 291-292.

Helle, P., Kurki, S. & Linden, H. 1999. Change in the sex ratio of the Finnish capercaillie *Tetrao urogallus* population. - Wildlife Biology 5: 25-31.

Kilner, R. 1998. Primary and secondary sex ratio manipulation by Zebra Finches. - Animal Behavior 56: 155-164.

Lack, D. 1954. The natural regulation of animal numbers. Clarendon Press, Oxford.

Linden, H., Milonoff, M. & Wikman, M. 1984. Sexual differences in growth strategies of capercaillie *Tetrao urogallus*. - Finnish Game Research 42: 29-35.

Maynard-Smith, J. 1984. The ecology of sex. In: Krebs, J.R. & Davies, N.B. (eds.), Behavourial ecology: an evolutionary approach. Blackwell, London, pp: 302.

Montadert, M. 1995. Occupation de l'espace par des mâles de Gélinotte des bois *(Bonasa bonasia*) dans le Doubs (France) - Gibier Faune Sauvage, Game and Wildlife 12: 197-211.

Montadert, M. & Léonard, P. 2003. Survival in an expanding hazel grouse *Bonasa bonasia* population in the southeastern French Alps. - Wildlife Biology 9: 357-364.

Montadert, M. & Léonard, P. *in press*. Post-juvenile dispersal of Hazel grouse *Bonasa bonasia* in an expanding population of the southeasten French Alps. - Ibis

Moss, R. & Oswald, J. 1985. Population dynamic of Capercaillie in a North-est Scottish glen. - Ornis Scandinavica 16: 229-238.

Moss, R., Picozzi, N., Summers, R.W. & Baines, D. 2000. Capercaillie *Tetrao urogallus* in Scotland: demography of a declining population. - Ibis 142: 259-267.

Nadal, J., Nadal, J. & Rodriguez-Teijeiro, J.D. 2001. Global sex and age ratios in declining populations of red-legged partridges (*Alectoris rufa*) in the province of Huesca (Spain). - Game and Wildlife Science 18: 483-494.

Nager, R.G., Monaghan, P., Griffiths, R., Houston, D.C. & Dawson, R. 1999. Experimental demonstration that offspring sex ratio varies with maternal condition. - Proceedings of the National Academy of Sciences USA 96: 570-573.

Nager, R.G., Monaghan, P., Houston, D.C. & Genovart, M. 2000. Parental condition, brood sex ratio and differential young survival: an experimental study in gulls (*Larus fuscus*). - Behavioral Ecology and Sociobiology 48: 452-457.

Pollock, K.H., Winterstein, S.R., Bunck, C.M. & Curtis, P.D. 1989. Survival analysis in telemetry studies: the staggered entry design. - Journal of Wildlife Management 53: 7-15.

Schatt, J. 1995. La Gélinotte des bois dans l'Ain. Densité, sex-ratio, reproduction. - Alauda 63: 253-271.

Sun, Y.-H., Swenson, J.E., Fang, Y., Klaus, S. & Scherzinger, W. 2003. Population ecology of the Chinese grouse *Bonasa sewerzowi*, in a fragmented landscape. - Biological Conservation 110: 177-184.

Swenson, J.E. & Boag, D.A. 1993. Are Hazel Grouse *Bonasa bonasia* monogamous? - Ibis 135: 463-467.

Swenson, J.E. & Fujimaki, Y. 1994. Hazel Grouse *Bonasa bonasia* group sizes and sex ratios in Japan and Sweden - Ornis Fennica 71: 43-46.

Wegge, P. 1980. Distorted sex ratio among small broods in a declining capercaillie population - Ornis Scandinavica 11: 106-109.

Williams, G.C. 1979. The question of adaptive sex ratio in out-crossed vertebrates. - Proceedings of Royal Society of London B 205: 567-580.

Yom-Tov, Y. & Ollason, J.G. 1976. Sexual dimorphism and sex ratios in wild birds. - Oikos 27: 81-85.

Chapitre IV
Sélection de l'habitat par la Gélinotte des bois, à deux échelles spatiales et à deux niveaux d'organisation

I - Introduction

I. 1 - Considérations générales sur l'habitat

L'habitat est un concept qui a fait l'objet de nombreuses définitions. Dans une revue récente, Corsi *et al.* (2000) classent les différentes définitions à l'aide de deux grands critères;
1 - selon que le terme fait référence à des organismes (ou à des niveaux d'organisation supérieurs : peuplements, communautés) ou simplement à un espace,
2 - selon que le terme fait référence à un espace purement euclidien, ou à un espace environnemental (la niche).
Ainsi, pour certains auteurs (*in* Corsi *et al.* (2000)), l'habitat se définit par rapport aux organismes qui y vivent, d'un point de vue purement spatial :
"Un habitat est une portion d'espace, dans lequel une espèce vit",
ou sous l'angle de l'espace environnemental nécessaire à une espèce donnée :
"Un habitat est une portion d'espace caractérisée par un certain nombre de propriétés biologiques (ressources) et physico-chimiques (climat), qui permet l'existence de l'espèce i.e. sa survie et sa reproduction (Hall *et al.* 1997)".
Ainsi dans ces deux définitions, l'habitat peut être considéré comme une propriété de l'organisme, une partie de sa niche écologique.

Selon l'autre approche, l'habitat n'est défini que comme un attribut d'un espace sans obligatoirement faire référence à un organisme ou une communauté d'organismes particuliers. En milieu terrestre, ce concept d'habitat s'appuie souvent sur les caractéristiques des groupements végétaux dominants (par exemple : la pelouse alpine, le bas marais alcalin, la forêt montagnarde). Ce concept est particulièrement utilisé dans la gestion environnementale et dans la typologie et la cartographie des milieux naturels et plus largement dans l'écologie des paysages (Zonneveld 1989). Bien que rejetée par certains (Hall *et al.* 1997), cette définition est considérée par d'autres, comme légitime et bien comprise de la plupart des biologistes (Garshelis 2000).

Dans ce travail, nous utiliserons plutôt la deuxième approche, plus adaptée au contexte de l'étude : l'habitat est une portion d'espace caractérisée par des propriétés biologiques et physico-chimiques particulières, notamment par une végétation dominante (dans notre cas, la forêt montagnarde).
La question de l'échelle est déterminante dans cette définition car pour qu'un habitat puisse être identifié et ses limites spatiales repérées, il faut que les propriétés de cet habitat présentent une certaine homogénéité. Toutefois, la perception de cette homogénéité est forcément dépendante de l'échelle spatio-temporelle d'observation (Wiens 1989).

Pour que l'habitat soit défini d'une façon opérationnelle, il faut, d'une part que le choix de l'échelle spatio-temporelle d'observation corresponde au champ de perception du ou des organismes étudiés et, d'autre part, qu'il corresponde à un espace matériellement repérable par l'homme. De ce point de vue, le choix de la physionomie du couvert végétal comme identifiant majeur des différents types d'habitats, présente un intérêt évident pour le cartographe mais pourrait éventuellement se révéler inopérant pour certains organismes qui ne percevraient pas l'environnement à cette échelle. En ce qui concerne les oiseaux, ce risque semble faible car il est connu de longue date que la structure et/ou la composition du couvert végétal est un élément déterminant de la diversité des communautés aviennes et de la présence/abondance des différentes espèces (Blondel 1979, Cody 1985, James & Wamer 1982, MacArthur & MacArthur 1961, Rotenberry 1985).
Toutefois, cette association basique entre les types d'habitats et la présence de certaines espèces ou la structure et la composition des communautés d'oiseaux (qui semble t-il remonte à Aristote ! (Block & Brennan 1993)) n'est qu'un premier pas dans la compréhension du phénomène complexe qu'est la sélection de l'habitat.

I. 2 - Considérations générales sur la sélection de l'habitat

La sélection de l'habitat peut être décrite comme l'ensemble des processus mis en œuvre par une espèce, une population ou un individu pour choisir une ou des ressources particulières dans son habitat (Johnson 1980).
Cette définition pose un certain nombre de difficultés opérationnelles au biologiste :
Est-il possible d'identifier et de mesurer correctement les "bonnes" variables, à savoir celles qui exercent une influence réelle sur la répartition et le "fitness" des individus ?
Comment choisir les échelles spatio-temporelles pertinentes pour comprendre le processus de sélection ?
Ainsi, Johnson (1980), reconnaît quatre niveaux hiérarchiques dans le processus de sélection de l'habitat :

- La sélection de premier ordre correspond à la mise en place des aires de distribution des espèces, processus qui s'est déroulé sur de très larges échelles spatiales et sur des périodes de temps très longues (espace : milliers-millions de km^2 ; temps : millénaires).
- La sélection de deuxième ordre correspond à l'organisation spatiale d'une population locale (espace : 100-10000 ha ; temps : années).
- La sélection de troisième ordre correspond à l'occupation de l'espace d'un individu à l'intérieur de son domaine vital (espace : 1-100 ha ; temps : jours). C'est ce que nous avons appelé "sélection du micro-habitat".
- La sélection de quatrième ordre correspond à la sélection de ressources particulières à l'emplacement des sites préalablement sélectionnés au niveau supérieur (espace, quelques m^2 - 1 ha ; temps : heures).

Ainsi, la sélection de l'habitat est un ensemble de processus qui traverse les échelles spatio-temporelles et les niveaux d'organisation. Les choix effectués par l'individu dans un environnement biotique hétérogène (ressources, compétiteurs, prédateurs) s'exprime au niveau de la population

par une organisation spatiale et des performances démographiques qui varient selon les types d'habitats disponibles.

- Au niveau d'organisation individuel (sélection de 3ème ordre), le moteur de la sélection de l'habitat s'appuie sur le postulat implicite suivant : Dans un environnement hétérogène, un individu sélectionne l'habitat qui lui permet d'optimiser sa valeur sélective (sa probabilité de transmettre une descendance) ou, plus précisément, celui qui lui assure la meilleure survie possible et la plus forte reproduction possible. Ceci implique généralement que tant que la densité moyenne ne dépasse pas un certain seuil, les individus n'occupent qu'une partie restreinte de l'espace potentiel, celle qui justement leur assure la meilleure valeur sélective.
- Au niveau d'organisation de la population (sélection de 2ème ordre), ce postulat se traduit par : Une population qui occupe un habitat de bonne qualité a un potentiel d'accroissement supérieur à une population occupant un habitat de moins bonne qualité.

Les conséquences opérationnelles de ces deux postulats sont :

- Au niveau individuel : L'identification et la caractérisation des sites les plus (ou les moins) utilisés et le type d'activité réalisée dans ces sites à l'intérieur du domaine vital, permettront de révéler les ressources importantes pour l'individu. Dans le cas ou telle où telle ressource s'avère à la fois indispensable et limitée, elle est définie comme une ressource critique, et l'habitat qui abrite cette ressource, comme un habitat critique.
- Au niveau de la population : Les habitats qui sont occupés les plus fréquemment ou qui abritent le plus grand nombre d'individus (forte densité) sont potentiellement ceux qui permettent le plus fort taux d'accroissement de la population [18].

I. 3 - Sélection de l'habitat par la Gélinotte des bois à travers son aire de répartition.

Les premiers travaux concernant la sélection de l'habitat de la gélinotte ont été essentiellement descriptifs et ont concerné prioritairement les régions nordiques du Paléarctique, puis les habitats montagnards d'Europe occidentale.
Au niveau individuel, ils ont permis d'identifier les caractéristiques de l'habitat les plus importantes et les plus recherchées. Au niveau de la population locale, ils ont permis de décrire et de hiérarchiser les différents types d'habitats forestiers en fonction de leurs aptitudes à abriter des populations plus ou moins fortes de gélinotte.

Les informations suivantes sont tirées des synthèses de Bergmann*, et al.* (1996) et Dronneau (1984 b).

[18] Selon Van Horne (1983) , la densité n'est pas toujours un bon indicateur de la qualité des habitats, car il peut exister des fortes densités locales d'individus dominés ayant une fitness plus faible que celle des individus dominants, occupant les habitats favorables à plus faibles densités.

L'espèce est réputée pour être strictement liée à l'habitat forestier, ne quittant qu'exceptionnellement le couvert des arbres.

- A l'échelle locale, deux caractéristiques de la végétation forestière sont les plus souvent citées comme nécessaires à la vie des individus :
  - La présence des essences feuillues dont les bourgeons et chatons représentent l'essentiel du régime alimentaire hivernal.
  - La présence d'un couvert important des strates ligneuses basses (entre 1 et 7-8 m de hauteur) fournissant un abri contre les prédateurs (Eiberle & Koch 1975, Koch 1978).

- A l'échelle du paysage, la continuité du couvert forestier (très faible fragmentation) est considérée comme un élément déterminant de la viabilité des populations. Les gélinottes étant considérées comme inaptes à traverser des milieux ouverts de quelques centaines de mètres de large, du moins dans le Nord de l'Europe (Aberg *et al.* 2000), (voir aussi la discussion dans la publication B (Montadert & Léonard *in press*)).

Dans les milieux peu perturbés de la taïga russe, les habitats préférés sont les pessières mélangées de feuillus (bouleau, aulne) se développant en stations humides (bordure de rivières, de lacs). Dans ces habitats, les densités printanières sont élevés (> 5 couples/100 ha et jusqu'à 15 couples/100 ha). Le deuxième type d'habitat, souvent le plus étendu, est représenté par des pinèdes sur substrat plus sec, qui sont globalement défavorables à l'espèce du fait de leur composition (rareté des feuillus) et de leur structure (faible densité du sous-étage). Dans ces habitats les densités sont très faibles en moyenne (≤1 couple/100 ha). Quant aux tourbières faiblement boisées, elles ne sont fréquentées qu'en lisière avec la pessière.
A large échelle spatiale (n x 100 km^2), la densité moyenne est donc souvent faible (1-2 couples/100 ha) et la répartition spatiale des territoires très hétérogène.

En Sibérie orientale, les gélinottes occupent des habitats très différents, composés de peuplements purs de bouleaux ou de mélèzes. Ces populations développent des adaptations comportementales originales (grégarisme, déplacements saisonniers) pour faire face au manque de couvert et à la répartition hétérogène des ressources alimentaires (Drovetski 1997, Swenson *et al.* 1995). Ces comportements n'ont jamais été observés dans le Paléarctique occidental.

En Europe centrale, l'espèce a été étudiée principalement dans les forêts de montagne (Bavière, Bohème, Jura). L'espèce occupe potentiellement toutes les associations forestières à différentes altitudes, forêts résineuses ou mixtes, plus rarement futaies pures de feuillus. La structure du boisement, notamment la présence d'une structure étagée est plus déterminante que la composition végétale. Outre les forêts proches de l'état naturel, les stades de recolonisation spontanée de la végétation suite aux accidents (coupes, chablis) ou à la déprise agricole, sont généralement les habitats les plus densément peuplés (jusqu'à 5 couples/100 ha).

En dehors des habitats montagnards, la gélinotte habitait auparavant de nombreuses forêts de feuillus en plaine, notamment en Allemagne, Belgique et France. Elle était alors essentiellement liée

au régime forestier du taillis ou aux associations forestières sur substrat humides (aulnaie-frênaies, chênaies hygrophiles). Le changement de mode de gestion forestière qui a conduit au vieillissement ou à la transformation en futaie du taillis, a entraîné une quasi-disparition des gélinottes de ces habitats de plaine (Ledant 1992, Magnani 1993)

En France, l'habitat a été décrit dans les Vosges (Dronneau 1982), dans les forêts alluviales du val de Saône, les premiers et second plateaux et la Haute-chaîne du Jura (Desbrosses 1997) et à un moindre degré dans les Alpes du Nord (Huboux 1987). **Aucune information n'est disponible sur les habitats fréquentés dans les Alpes du Sud où nous avons étudié l'espèce, en limite de son aire de répartition européenne (Bernard-Laurent & Magnani 1994).**

Ainsi, les exigences fondamentales de l'espèce en matière d'habitat sont relativement bien connues. Toutefois, pour l'essentiel, les mécanismes biologiques (adaptations comportementales, réponse démographique) impliqués dans les phénomènes de sélection de l'habitat par les individus ou les populations à différentes échelles spatiales, sont peu étudiés.
Quelques études utilisant la télémétrie ont été conduites en Europe depuis les années 90 (Kämpfer-Lauenstein 1995, Lieser 1994, Swenson 1991 b). Elles ont permis de mieux analyser les mécanismes comportementaux de la sélection de l'habitat. Par contre, l'analyse du lien entre la performance démographique d'une population locale et l'habitat n'a pas été réalisée à ce jour, à l'exception de l'étude menée en Suède qui établi un lien entre survie individuelle et caractéristiques structurales de la végétation à l'intérieur du domaine vital (Swenson 1991).
D'une façon générale, l'étude de la sélection de l'habitat d'une population de gélinotte au fonctionnement démographique bien documenté, reste à réaliser. Pourtant, il est fondamental de disposer de données démographiques pour valider les études de la qualité relative des habitats, basées uniquement sur les préférences comportementales des individus (Garshelis 2000).

I. 4 - Objectifs de l'étude de la sélection de l'habitat

Le but principal de ce chapitre est d'étudier la façon dont la gélinotte utilise et sélectionne son habitat dans les conditions particulières de ce secteur géographiques des préalpes de Haute-Provence (massif des Monges), caractérisé par :

- Une végétation forestière différente de celle rencontrée plus au nord du fait de l'histoire des pratiques humaines passées et des conditions climatiques régionales plus sèches (climat méditerranéen montagnard), par rapport à celles régnant dans la majeure partie de son aire de répartition (climat continental ou boréal).
- Des densités élevées et un bilan démographique excédentaire qui sont maintenant rarement rencontrés en Europe occidentale (*cette étude*).

Parallèlement, nous chercherons à voir si un lien peut être trouvé entre les bonnes performances démographiques de la population étudiée dans les Monges et certaines propriétés de cet habitat. Dans l'affirmative, nous tenterons d'identifier quelles sont les ressources qui s'avèrent

déterminantes dans ces performances, et qui sont donc potentiellement "limitantes" dans d'autres régions.

Parmi les 4 échelles de sélection de l'habitat reconnues par Johnson (1980), l'échelle du paysage, n'est pas abordée dans ce chapitre. Quelques aspects importants de l'impact de la structure du paysage (taux de boisements, présence de barrières) sur les possibilités de déplacements des gélinottes sont abordés dans le volet "Dispersion juvénile" au chapitre II et dans la publication B.
Ici nous aborderons le problème de la sélection de l'habitat à deux échelles spatiales plus fines (sélection d'ordre 3 et 2) correspondant à deux niveaux d'organisation différents, l'individu et la population locale.

I. 4.a : Objectif I : Sélection du micro-habitat par les individus (sélection d'ordre 3),

Au niveau individuel, dans le domaine géographique du site d'étude des Monges et à une résolution spatiale fine (<1 ha), nous chercherons à répondre aux trois questions suivantes :

a. Le comportement spatial des individus à l'intérieur de leur domaine vital et notamment l'intensité d'utilisation de certains micro-sites, peut-elle être expliquée par les caractéristiques de la végétation à cette échelle fine ?
b. Existe t-il des changements d'utilisation de l'espace des individus entre les saisons ?
c. Les variations de la taille des domaines vitaux saisonniers peuvent-elles être corrélées aux caractéristiques de la végétation de ces domaines vitaux ?

I. 4.b : Objectif II : Sélection de l'habitat au niveau de la population locale (sélection d'ordre 2)

Dans le domaine géographique national et à une résolution spatiale d'1 ha, nous chercherons à comparer plusieurs populations locales de densités différentes dans le secteur des Monges et dans le massif jurassien et nous chercherons à répondre aux questions suivantes :
Existe t-il un lien entre l'abondance de la gélinotte dans différents massifs forestiers, et les caractéristiques générales de la végétation dans ces massifs ? Si oui, quelles sont les variables de végétation impliquées ?

II - Matériels et Méthodes

II. 1 - Choix des méthodes d'analyses de la sélection de l'habitat.

Garshelis (2000) reconnaît 3 grands types d'approche des phénomènes de sélection de l'habitat.

Approche 1. Cette approche est la plus répandue. Elle consiste en la comparaison des habitats utilisés par les individus avec les habitats disponibles ou non utilisés. Cette méthode suppose de classer les habitats en différentes catégories identifiables et cartographiables sur le terrain (Aebischer *et al.* 1993, Alldredge & Ratti 1986, Dasgupta & Alledredge 2000, Manly *et al.* 2002, Neu *et al.* 1974).

Dans le cadre de cette étude, cette approche aurait nécessité l'identification de types forestiers afin d'analyser ensuite les fréquences d'utilisation des ces différents types. Nous n'avons pas retenu cette approche car elle implique de définir une typologie qui, sur notre site d'étude, risquait d'être soit trop simple (voir résultat de la classification hiérarchique des relevés de végétation, Annexe III) et donc de manquer de valeur informative, soit trop complexe, avec comme conséquence le risque d'identifier des unités statistiques sans significations biologiques pour la gélinotte.

Approche 2. La deuxième approche cherche à construire des modèles statistiques prédisant l'intensité d'utilisation ou la présence/absence d'une espèce, en fonction d'un ensemble de variables environnementales mesurées en différents points. Cette approche a été choisie dans toutes les analyses de sélection de l'habitat réalisées dans ce travail. Nous avons fait appel à différentes méthodes statistiques selon la nature des données en présence.

Approche 3. Cette approche de la sélection de l'habitat cherche à relier les performances démographiques des individus ou d'une population avec les caractéristiques de l'habitat. Cette approche est la plus rarement utilisée du fait des difficultés d'obtention des données démographiques, bien qu'elle soit indispensable pour comprendre les conséquences de la sélection de l'habitat réalisée par des individus. Dans ce travail, nous ferons le parallèle entre les caractéristiques générales de l'habitat et les performances démographiques de la population étudiée dans les Alpes de Haute-Provence. Toutefois, l'échantillon d'oiseaux suivis dans les différents habitats forestiers est trop restreint pour tester l'effet éventuel du type de boisements sur les performances démographiques individuelles. De plus, l'absence de données démographiques sur des populations de gélinottes occupant d'autres massifs forestiers, dans d'autres secteurs géographiques, nous empêche d'étudier cette relation au niveau de la population.

Au sein, des deux premières approches de la sélection de l'habitat, il est possible de distinguer 3 types de protocoles selon la façon dont la disponibilité et l'utilisation des ressources, sont évaluées (Thomas & Taylor 1990).

- Le protocole I mesure la disponibilité et l'utilisation à l'échelle de la population sans reconnaissance d'éventuelles différences individuelles. Ce protocole correspond à celui utilisé dans la modélisation de la fréquence des gélinottes dans des carrés-échantillons (partie III.2) ou pour la modélisation des sites occupés par les oiseaux équipés en fonction des saisons (partie III.1.d).
- Le protocole II mesure la disponibilité au niveau de la population mais l'utilisation est mesurée au niveau individuel.
- Le protocole III mesure la disponibilité **et** l'utilisation au niveau individuel. C'est ce dernier protocole qui a été utilisé pour la sélection de l'habitat des oiseaux équipés par la méthode K-select (Calenge *et al.* 2005) (partie III.1.b). Il présente l'avantage de prendre en compte et d'analyser d'éventuelles différences dans la sélection individuelle en fonction des caractéristiques de l'individu et/ou de l'habitat réellement accessible à chaque individu. En effet, les deux premiers protocoles sont peu adaptés à une espèce territoriale et cantonnée toute l'année qui n'a réellement accès qu'à un domaine relativement restreint.

II. 2 - Présentation des sites d'étude, description de l'habitat.

Les travaux ont été conduits dans deux secteurs géographiques : les Alpes du Sud dans le département des Alpes de Haute-Provence et le massif jurassien dans les départements du Doubs et du Jura.
Nous renvoyons le lecteur à l'annexe III pour une description détaillée des différents massifs étudiés dans ces deux régions.

- Analyse de la sélection du micro-habitat au niveau de l'individu, (Objectif I)
  L'analyse de la sélection de 3ème ordre a été réalisée sur le site d'étude des Monges (04) sur les massifs de Fissac-Peyronnière et Sansenu. Pour ces deux massifs nous disposons d'une cartographie complète de la végétation, soit 1097 relevés de végétation, implantés selon une maille régulière de 50 m de côté (voir Annexe IV pour le détail des variables mesurées).

- Analyse de la sélection de l'habitat au niveau de la population locale (Objectif II).
  L'analyse de la sélection de 2ème ordre a été réalisée en comparant 5 massifs forestiers différents :
  -3 forêts dans les Alpes de Haute Provence, massif des Monges (Fissac-Peyronnière, Sansenu et Pinée).
  -2 forêts dans le massif jurassien, forêt du Risol (Doubs) et forêt de Mignovillard (Jura).

Dans ces 5 massifs, la végétation a été décrite à l'intérieur de carrés-échantillons d'1 ha, régulièrement espacés à raison d'1 carré au 10 ha. 4 relevés de végétation disposés aux 4 coins d'1 carré de 50 m de côté ont été réalisés à l'intérieur de chacun des carrés-échantillons d'1 ha (même variables que celles utilisées pour la description complète des massifs de Sansenu et Fissac-Peyronnière). La végétation de chaque carré-échantillon a été caractérisée par la moyenne des 4 relevés de végétation.
Un total de 120 carrés-échantillons a été décrit selon la répartition suivante (Tableau I-1):

Tableau IV-1 : Répartition des carrés-échantillons dans les 5 massifs forestiers décrits

Massifs forestiers (département)	Nombre de carrés
Fissac-Peyronnière (04)	24
Sansenu (04)	9
Pinée (04)	18
Risol (25)	45
Mignovillard (39)	24
Total	**120**

II. 3 - Utilisation du milieu par la gélinotte

II. 3.a - Au niveau de l'individu (Objectif I)

L'analyse de la sélection du micro-habitat a été basée sur le comportement spatial des gélinottes équipées d'émetteurs suivies entre 1998 et 2002, sur le site d'étude des Monges (04). Seuls les individus cantonnés à l'intérieur des deux forêts à la végétation entièrement décrite (Sansenu et Fissac-Peyronnière), ont été retenus pour cette analyse. La répartition du nombre de gélinottes-saisons est présentée dans le tableau IV-2 (un même individu suivi pendant plus d'une année pouvant fournir des données pour 2 saisons). Un total de 1454 localisations de mâles et de 368 localisations de femelles, a été ainsi retenu.

Tableau IV-2 : Distribution du nombre de gélinottes-saisons et nombre de gélinottes différentes équipées (entre parenthèses) dont les localisations ou les domaines vitaux, ont été utilisés pour l'analyse.

	Printemps	Eté	Automne	Hiver	Année complète
Mâle	22 (17)	19 (16)	18 (14)	19 (19)	18 (16)
Femelle	8 (7)	6 (6)	3 (3)	3 (3)	1 (1)

Les localisations ont été initialement positionnées manuellement sur un plan au 1/10 000ème. Puis, chaque pointage a été attribué à une maille particulière d'une grille de 50 m de côté, préalablement positionnée sur le quadrillage kilométrique Lambert III. Les coordonnées géographiques de chaque localisation correspondant alors aux coordonnées du centre de la maille dans laquelle a été localisé l'animal. Cette grille était identique à celle utilisée pour la cartographie de la végétation. Ainsi, à chaque pointage correspondait un relevé de végétation. La marge d'erreur dans la localisation des gélinottes et du relevé de végétation, était au maximum de 70 m (diagonale de la maille carré de 50 m de côté).
L'ensemble de ces informations (localisations et description de la végétation) ont été compilées sur un système d'information géographique (logiciel ArcView 3.1).

Différentes approches ont été utilisées pour l'analyse de la sélection de micro-sites à l'intérieur du domaine vital de chaque individu en fonction des trois questions posées en Introduction.

- Question a : Le comportement spatial des individus à l'intérieur de leurs domaines vitaux et notamment, l'intensité d'utilisation de certains micro-sites, peut-elle être expliquée par les caractéristiques de la végétation à cette échelle fine (maille de 50 m de côté) ?

Trois approches ont été suivies dans ce cas :
1ère approche
Nous avons regroupé, pour un sexe donné et une saison donnée, l'ensemble des localisations réalisées dans les deux massifs de Sansenu et Fissac (protocole de type I). Ainsi pour chaque maille de 50 m de côté, nous disposons :
- des variables d'habitat correspondant au relevé de végétation réalisé dans la maille,

- le nombre de localisations réalisées dans cette maille pour un sexe donné et une saison donnée,
- le nombre de fois où cette maille a été comprise dans l'enveloppe d'un domaine vital (DV) d'un individu donné, à une saison donnée. La méthode kernel à 95% de probabilité de présence a été utilisée pour déterminer les contours des DV (voir annexe V pour le choix des méthodes d'évaluations du domaine vital).

Seuls les relevés de végétation se trouvant dans l'enveloppe d'un DV ont été retenus et non pas l'ensemble des relevés de végétation des deux forêts décrites. En effet, nous ne pouvons intégrer toutes les mailles non fréquentées se trouvant dans la zone décrite car l'absence de contact avec une gélinotte équipée dans une maille particulière, peut simplement indiquer qu'aucune gélinotte n'a été capturée et suivie dans ce secteur et non pas que la gélinotte est réellement absente de cet endroit. Ainsi, l'absence de localisations de gélinottes équipées dans une maille particulière, ne peut être attribuée à un 0 statistique qu'à la condition qu'un animal équipé ait bien la possibilité de s'y trouver et donc que si cette maille est incluse dans l'enveloppe d'au moins un DV.
De plus, l'intensité de la fréquentation (nombre de localisations) de chaque maille fréquentée au moins une fois, a été pondérée par le nombre de DV saisonniers différents englobant cette maille. En effet, une forte utilisation d'une maille particulière est influencée par le nombre d'individus successivement suivis dans le secteur, qui résulte partiellement du hasard de la répartition spatiale des captures, sans lien avec l'attraction que peut représenter ce secteur pour les gélinottes.

Ainsi, une fois calculée l'intensité pondérée de la fréquentation de chaque maille potentiellement utilisée par les oiseaux équipés à une saison donnée, pour un sexe donné, nous avons cherché à élaborer un modèle explicatif de la fréquentation des mailles tout animal confondu à partir des caractéristiques de la végétation de chaque maille.
La méthode statistique de l'Analyse Discriminante PLS a été utilisée [19].
Les analyses ont été réalisées avec le logiciel SIGMA. Il détermine le nombre d'axes explicatifs significatifs, la contribution des variables et les coefficients des variables servant à la construction des axes, le % de la variance expliquée de Y (R2Y) et la valeur prédictive du modèle (Q2cum). La valeur prédictive représente le % d'erreur dans la prédiction du modèle. A cette fin, une partie de l'échantillon est utilisée pour construire le modèle et prédire les valeurs de Y de l'autre fraction de l'échantillon non utilisée. Cette opération est reconduite en faisant permuter les échantillons.

[19] L'AD PLS consiste à prédire la matrice Y des variables indicatrices des groupes à discriminer, à partir de la matrice X des variables explicatives (Eriksson *et al.* 2001). Les calculs se font de la manière suivante : dans un premier temps, on cherche deux variables latentes t_1 (s'exprimant linéairement en fonction de X) et u_1 (s'exprimant linéairement en fonction de Y), qui expliquent le plus de variance possible des matrices X et Y respectivement, et qui soient à la fois corrélées entre elles au maximum. Pour améliorer le modèle, on calcule dans un deuxième temps une seconde variable t_2 orthogonale à t_1 et une seconde variable u_2 sans contrainte d'orthogonalité, selon le même principe qu'à la première étape, afin d'améliorer l'explication de Y par X. On détermine le nombre de composantes qui préservent le mieux l'équilibre entre un bon ajustement du modèle et une simplicité suffisante pour que celui-ci soit applicable à d'autres observations. On simplifie le modèle en retirant de manière itérative les variables explicatives qui ne permettent pas de discriminer les groupes. Pour ce faire, on utilise le critère VIP (Variable Influence on Projection), qui mesure l'importance globale de chaque variable dans le modèle. Lorsque le VIP est inférieur à 0,8, on peut envisager de supprimer le terme correspondant du modèle.

A chaque prédiction le pourcentage de bon classement est calculé. Q2cum représente la moyenne de l'ensemble des prédictions réalisées.

2ème approche.

Nous avons utilisé le protocole de type III où la disponibilité est évaluée au niveau individuel. L'utilisation correspond à l'habitat sélectionné par un individu donné à l'intérieur de son domaine vital.

Pour ce faire nous avons utilisé la méthode K-select implémentée sur R (Calenge *et al.* 2005) qui permet de prendre en compte une éventuelle disparité inter-individuelle de la sélection[20].

Un total de 8 analyses a ainsi été réalisé, en regroupant les données par sexe et par saison.

3ème *approche.*

Elle a été utilisée seulement pour documenter plus précisément l'habitat des nichées.

Nous avons réalisé une série de relevés de végétation à l'emplacement même d'une observation directe d'une nichée levée lors des prospections de terrain (femelles équipés ou non). Dans ce cas, il y a une parfaite correspondance entre la localisation de l'animal et l'emplacement du relevé de végétation.

Nous avons cherché à savoir si l'habitat des nichées ainsi décrit, présentait des caractéristiques particulières par rapport à l'habitat disponible à l'intérieur du massif de Fissac-Peyronnière. Dans ce cas le protocole d'analyse correspond au protocole de type I (Thomas & Taylor 1990) quand la disponibilité est évaluée sur l'ensemble de la zone d'étude et qu'il n'y pas identification des individus. Le fait d'estimer la disponibilité à l'échelle du massif et non pas à l'échelle du domaine vital nous semble valide dans ce cas car la télémétrie a montré une forte mobilité des nichées qui leur permet de fréquenter des secteurs éloignés des DV printaniers dans lesquels les poules pondent (voir annexe V).

Dans un premier temps, une analyse descriptive des habitats occupés par les nichées est présentée. Les différences entre sites à nichées et ensemble de la forêt, pour chaque variable de végétation prise isolément, sont testées par le test t de Welch (pour variance inégales). Dans un deuxième temps, l'Analyse Discriminante PLS a été utilisée sur le jeu complet de variables de végétation afin de construire un modèle multivarié séparant au mieux les sites à nichées de l'ensemble de la forêt.

---

[20] Cette méthode d'analyse multivariée réalise dans un premier temps une Analyse en Composantes Principales sur les variables brutes centrées-normées. Elle calcule ensuite pour chaque animal un axe de marginalité (Hausser 1995) qui est la combinaison linéaire des variables d'habitat qui maximise les différences entre les moyennes des variables des sites utilisés et de ceux disponibles dans son domaine vital. Enfin, l'analyse réalise une rotation d'axe afin de trouver le système d'axes orthogonaux qui explique au mieux les différents axes de marginalité individuelle, précédemment calculés. L'analyse fournit un ensemble de représentations graphiques qui permettent de visualiser la projection des animaux, des variables et des relevés dans les deux systèmes d'axes. Elle fournit aussi des tests de permutations permettant d'évaluer la signification statistique de la première composante K-select, et ainsi de juger si au moins une partie des animaux présente une sélection de l'habitat significative, ainsi que des tests de significations des axes de marginalité de chaque animal pris individuellement. En cas de test significatifs, l'interprétation biologique de ces axes est permise en détaillant la contribution respective des différentes variables d'habitat à l'élaboration de ces axes.

- Question b : Existe t-il des changements d'utilisation de l'espace des individus entre les saisons ?

Deux approches ont été suivies :

1ère approche.

Elle a cherché d'éventuelles variations de l'utilisation des micro-sites au cours du cycle annuel. Les mailles ayant été fréquentées au moins une fois par une gélinotte équipée d'émetteur, d'un sexe donné et pour une saison donnée, ont été classées en 4 groupes correspondant aux 4 saisons. Pour les femelles en été, seules celles accompagnées d'une nichée ont été utilisées dans l'analyse.

Les deux massifs Sansenu et Fissac ont été analysés séparément, compte tenu des différences importantes de composition de la végétation entre ces deux forêts ("Fissac" : futaie feuillue pratiquement absente et "Sansenu" : feuillus abondants).

L'objectif est de construire un modèle discriminant au mieux les relevés en 4 groupes saisonniers. L'Analyse Discriminante PLS a été utilisées.

2ème approche.

Elle s'est intéressée à l'utilisation préférentielle de certains arbres (saules) pendant la période pré-vernale. Compte tenu de la prise de conscience tardive de ce phénomène, nous n'avons hélas pas mis en place de protocole de suivi spécifique pendant cette période. Nous relatons seulement les observations occasionnelles effectuées lors des travaux de terrain qui montrent l'importance de la sélection temporaire de cette ressource.

- Question c : Les variations de la taille des domaines vitaux saisonniers peuvent-elles être corrélées aux caractéristiques de la végétation de ces domaines vitaux ?

Nous avons caractérisé la végétation de chaque domaine vital individuel saisonnier par la moyenne des valeurs de chaque variable de végétation des relevés englobés dans la limite de ces domaines.

Nous avons calculé les corrélations simples (r de Pearson) entre la superficie des DV saisonniers et chaque variable de végétation prise isolément. Compte tenu de la faiblesse des corrélations univariées trouvées et d'une distribution très agrégative des relevés (voir plus loin), nous n'avons pas cherché à construire un modèle multivarié.

II. 3.b - Au niveau de la population

L'objectif de l'analyse a été ainsi de construire un modèle explicatif de la fréquence d'occurrence de la gélinotte dans ces carrés-échantillons en fonction des caractéristiques de la végétation. La régression logistique a été utilisée (logiciel R (R-Development-Core-Team 2004)).

Le fréquentation de chaque carré-échantillon a été mesurée par la présence/absence des indices de présence de gélinotte à l'intérieur des carrés (essentiellement fientes, voir chapitre I). Les indices de présence ont été recherchés en début de printemps et classés en récents (moins d'1 mois) ou vieux (fientes d'hiver). Seuls les indices récents ont été retenus comme présence dans l'analyse. Les différents carrés ont été prospectés une seule année dans le Risol (2003), 3 années à Mignovillard (1999 - 2001) et 4 années sur les 3 sites des Monges (2000-2003). La variable mesurant l'intensité

de la fréquentation par la gélinotte prend la valeur 0 pour une fréquence d'occurrence < à 0.5 et 1 pour une fréquence d'occurrence ≥ 0.5 (présence dans le carré au moins 2 années sur 4 pour les sites des Monges, 2 années sur 3 dans le site de Mignovillard et 1 année sur deux dans le Risol).

III - Résultats

III. 1 - Sélection du micro-habitat par les gélinottes équipées d'émetteur (Objectif I).

III. 1.a - Résultats de l'analyse regroupant tous les individus d'un même sexe pour une saison donnée.

Nous avons testé 4 modèles concernant l'utilisation du micro-habitat.

- Les femelles accompagnées d'une nichée pendant l'été (soit un période moyenne de 80 jours entre début juin et début septembre).
- Les femelles en hiver (novembre à mi-mars).
- Les femelles au printemps (mi-mars à mi-juin ou jusqu'au dépôt de la ponte pour les femelles réussissant la couvaison).
- Les mâles en hiver.

A chaque combinaison nous avons construit 2 modèles. L'un en présence/absence (p/a) où seule la présence est considérée quelque soit le nombre de localisations réalisées dans une maille donnée, l'autre ou le nombre d'occurrences est intégré dans le calcul (oc).
Les résultats de ces modèles sont présentés dans le tableau IV-3.

Tableau IV-3 : Résultats des analyses discriminantes PLS réalisées pour prédire la fréquentation par les gélinottes mâles ou femelles équipées d'émetteurs, des micro-sites à l'intérieur de leurs domaines vitaux saisonniers.

	Signification et nb. d'axes PLS retenus	R2Y	Q2cum	Variables de végétation retenues
Femelle avec nichée (p/a)	NS (1 axe)	3.6 %	2.6%	Aucune
Femelle avec nichée (oc)	NS (1 axe)	2.9 %	2.3 %	Aucune
Femelle en hiver (p/a)	NS (0 axe)	-	-	Aucune
Femelle en hiver (oc)	NS (0 axe)	-	-	Aucune
Femelle printemps (p/a)	NS (0 axe)	-	-	Aucune
Femelle printemps (oc)	NS (0 axe)	-	-	Aucune
Mâle en hiver (p/a)	NS (1 axe)	3.7 %	2.3 %	Aucune
Mâle en hiver (oc)	NS (1 axe)			Aucune

Aucun modèle significatif n'a pas pu être obtenu dans les combinaisons testées. Ces analyses n'ont pas permis d'expliquer l'utilisation fine de l'espace par les gélinottes à l'intérieur de leurs domaines vitaux en fonction des caractéristiques locales de végétation.

III. 1.b - Prise en compte de la variabilité individuelle dans la sélection du micro-habitat : Résultats de l'analyse K-select (Objectif I. 1)

Les tableaux IV-4 a, b & c donnent les résultats des tests de permutation pour la première composante K-select et pour ceux de la marginalité de chaque gélinotte équipée d'émetteurs.

Tableau IV-4 a : Résultats des tests de permutation de la première composante K-select.

	Mâle		Femelle	
	Observée	Valeur de P	Observée	Valeur de P
Printemps	0,17	0,537	0,29	0,216
Eté	0,26	0,65	**0,79**	**0,012**
Automne	0,16	0,864	1,96	0,096
Hiver	0,345	0,060	0,38	0,664

Tableau IV-4 b : Résultats des tests de permutation de la marginalité des gélinottes mâles.

	Printemps		Eté		Automne		Hiver	
Animal	Observée	Valeur de P	Observée	Valeur de P	Observée	Valeur de P	Observée	Valeur de P
abricot1	-	-	-	-	-	-	-	-
abricot2	0,2	0,896	0,6	0,408	0,4	0,787	0,7	0,448
adam1	0,2	0,9	0,7	0,383	0,8	0,384	0,4	0,731
adam2	0,3	0,836	-	-	0,2	0,968	0,7	0,488
balot	1,3	0,139	0,8	0,299	0,4	0,721	0,6	0,562
bebert1	1,3	0,109	1,4	0,119	0,8	0,413	1,4	0,189
bebert2	0,2	0,896	-	-	-	-	-	-
bijou1	0,5	0,622	0,7	0,338	0,9	0,382	0,5	0,711
bijou2	0,4	0,677	-	-	-	-	-	-
bingo	0,6	0,428	0,9	0,299	0,8	0,42	-	-
boubou1	0,3	0,851	0,9	0,254	0,5	0,619	**3,5**	**0,03**
boubou2	0,7	0,388	0,5	0,493	0,9	0,383	-	-
boudu	-	-	1,5	0,100	0,7	0,465	2,3	0,1
chabada	0,4	0,726	1,0	0,199	0,8	0,441	**2,3**	**0,05**
clafouti	1,1	0,204	0,3	0,776	0,7	0,47	0,8	0,458
desiré	-	-	1,1	0,189	1,6	0,106	1,5	0,144
edredon	0,2	0,925	0,4	0,597	0,6	0,531	0,4	0,741
einstein	1,7	0,07			-	-	-	-
epsilon	0,6	0,478	-	-	1,3	0,209	1,9	0,129
erogene1	0,5	0,597	0,9	0,294	-	-	2,6	0,065
erogene2	-	-			1,3	0,187	-	-
felix	0,5	0,607	0,5	0,632	0,8	0,412	0,4	0,766
felix2	1,5	0,085	0,4	0,662	-	-	-	-
freesby1	-	-	1,4	0,119	-	-	-	-
freesby2	1,9	0,095			-	-	-	-
gaillard1	1,0	0,214	1,2	0,179	-	-	1,6	0,139

Tableau IV-4 c : Résultats des tests de permutation de la marginalité des gélinottes femelles.

	Printemps		Eté		Automne		Hiver	
Animal	Observée	Valeur de P	Observée	Valeur de P	Observée	Valeur de P	Observée	Valeur de P
ahoui	1,388	0,12	-	-	-	-	0,9	0,38
badine	0,526	0,537	-	-	-	-	-	-
bechamel	**1,813**	**0,045**	2,1	0,146	3,5	0,193	-	-
brindille	1,009	0,209	-	-	-	-	-	-
burette	0,342	0,779	-	-	-	-	-	-
boulette	-	-	2,1	0,146	-	-	-	-
decibel1	0,399	0,692	1,2	0,324	3,41	0,077	1,2	0,783
decibel2	0,488	0,583	-	-	-	-	-	-
dorine	-	-	1,2	0,324	-	-	-	-
ecstasy	*1,595*	*0,072*	1,9	0,168	-	-	0,4	0,783

Les 8 analyses réalisées (4 saisons, 2 sexes) n'ont pas révélé de phénomènes de sélection significatifs.
Dans le cas des mâles, aucune saison n'a révélé d'analyse K-select significative (Tab. IV-4 a).
Il n'y a donc pas de phénomène de sélection de l'habitat pour tout ou partie de ces individus suivis.

La projection de chaque vecteur de marginalité sur les deux premières composantes de l'analyse K-select illustre ce fait (Fig. IV-1).
Les axes de marginalité se répartissent en étoile dans le plan factoriel ce qui s'interprète comme l'absence de phénomène de sélection homogène identifiable pour au moins un groupe d'individu.
En hiver, toutefois, la première composante est proche du seuil de signification et deux ou trois individus présentent un axe de marginalité significatif (mâles "bouboul1", "chabada"et "erogène1" Tab. IV-4 b). Toutefois même dans ce cas, le type de sélection n'est pas homogène entre ces individus puisque les axes sont dans des directions opposées. De plus l'examen de la contribution des variables de végétation ne permet ne fait pas apparaître de variables déterminantes dans l'élaboration de ces deux axes de marginalités.

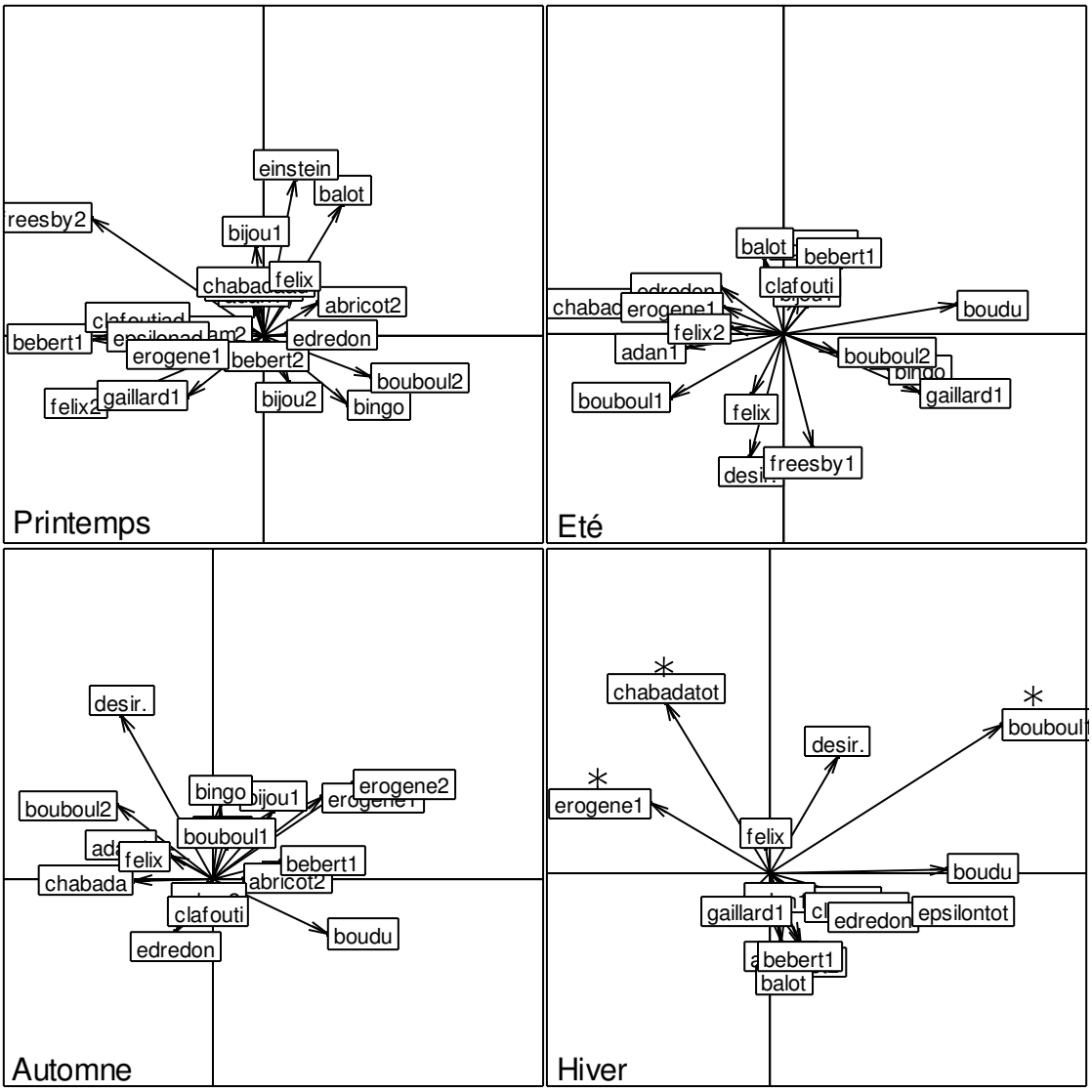


Figure IV-1 : Projections des vecteurs de marginalité sur les deux premières composantes K-select après translation origine, des gélinottes mâles pour chaques saisons. ∗ Animaux dont le vecteur de marginalité est significatif.

Dans le cas des femelles, seule la saison estivale concernant 5 femelles accompagnées de nichées, montre une première composante Kselect significative (Tab. IV-4 a). Toutefois, aucune femelle prise individuellement n'a de vecteur de marginalité significatif (Tab. IV-4 c) et la sélection apparente s'oriente différemment entre les différentes femelles (répartition en étoile des vecteurs de marginalité) (Fig. IV-2).

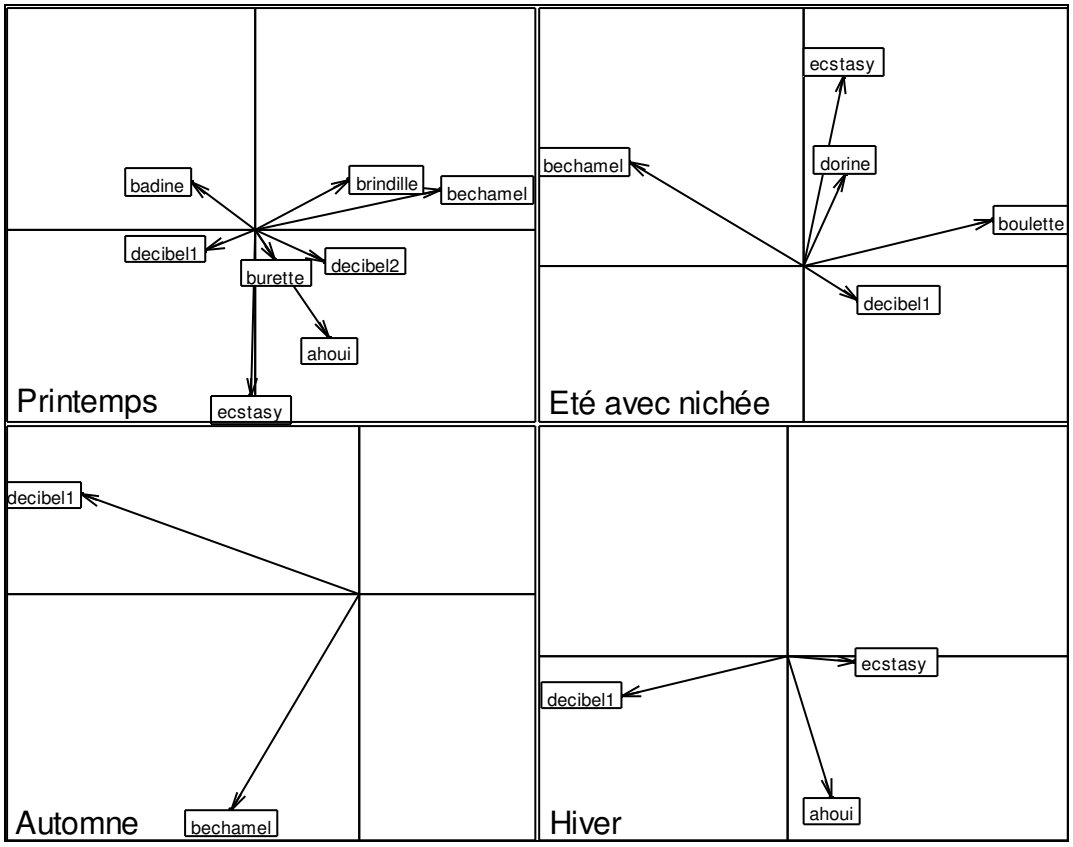


Figure IV-2 : Projections des vecteurs de marginalité sur les deux premières composantes K-select après translation des origines, des gélinottes femelles aux 4 saisons.

Ainsi, la prise en compte des individus dans l'analyse de la sélection du micro-habitat n'apporte pas d'informations nouvelles par rapport au protocole précédent. Il n'y a pas de sélection apparente de "micro-sites" à l'intérieur du domaine vital saisonnier.

III. 1.c. - Sélection de l'habitat par les nichées.

Quarante-huit relevés de végétation à l'emplacement d'une nichée levée, ont été réalisés, essentiellement sur le massif de Fissac-Peyronnière. Compte tenu du faible nombre d'observations, il n'a pas été possible de séparer cet échantillon en fonction de l'âge de la nichée. Nous avons donc supposé, en première approximation, que la sélection de l'habitat des nichées présentait des caractéristiques constantes au cours de toute la période d'élevage des jeunes.

Caractérisation des sites d'observations des "nichées", par rapport à la disponibilité offerte par la forêt de Fissac-Peyronnière.

Nous avons réalisé une Analyse en Composantes Principales (ACP) des relevés réalisés dans ce massif. La projection des relevés "nichées" en tant qu'individus "supplémentaires" sur les deux premières composantes de l'ACP ne montre pas de ségrégation nette des relevés "nichées" (Fig. IV-3). Leur centre de gravité est décalé légèrement sur la gauche de l'axe 1 qui sépare des relevés riches en feuillus dans le sous-étage (Fig. IV-3). L'axe 2 qui identifie les relevés à fort recouvrement résineux n'a pas d'influence sur la distribution des relevés "nichées". A noter que la variable "herbacée" intervient très faiblement dans la construction des 3 premières composantes de l'ACP.

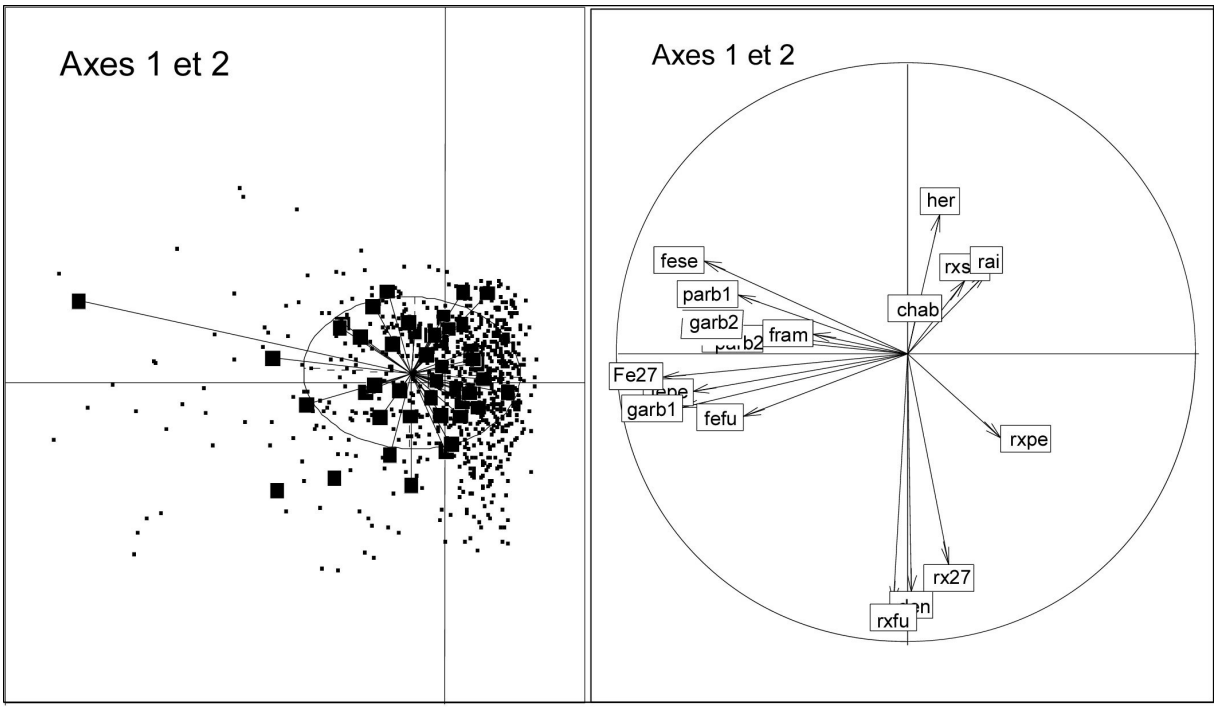


Figure IV-3 : Analyse en Composantes Principales des relevés de végétations de la forêt de Fissac-peyronnière . Projections des relevés "nichées sur les deux premières composantes. ● Relevés de Fissac , ■ Relevés "nichées.

Identification des variables explicatives et construction d'un modèle multivarié.

La comparaison variable par variable de la distribution des relevés à l'endroit des nichées et pour l'ensemble de la forêt de Fissac-Peyronnière, permet cependant de visualiser quelques différences (Fig. IV-4). Seuls les résultats des tests t des variables qui présentent une différence significative sont indiqués sur la figure.

Le recouvrement herbacé à l'emplacement des nichées est significativement plus important que dans l'ensemble de la forêt. Il y a notamment très peu de relevés de nichées, réalisés dans les stations avec moins de 20 % de recouvrement herbacée qui représente pourtant près de 20% des relevés de Fissac-Peyronnière. De la même façon, les forts recouvrements des framboisiers semblent recherchés mais la différence n'est pas significative. Par contre, la couverture apportée, localement par le raisin d'ours est évitée.

Les autres variables aux moyennes significativement différentes concernent les recouvrements des résineux dans les perches et semis qui sont moins fort sur les sites à nichées que dans l'ensemble de la forêt. Les autres différences ne sont pas significatives.

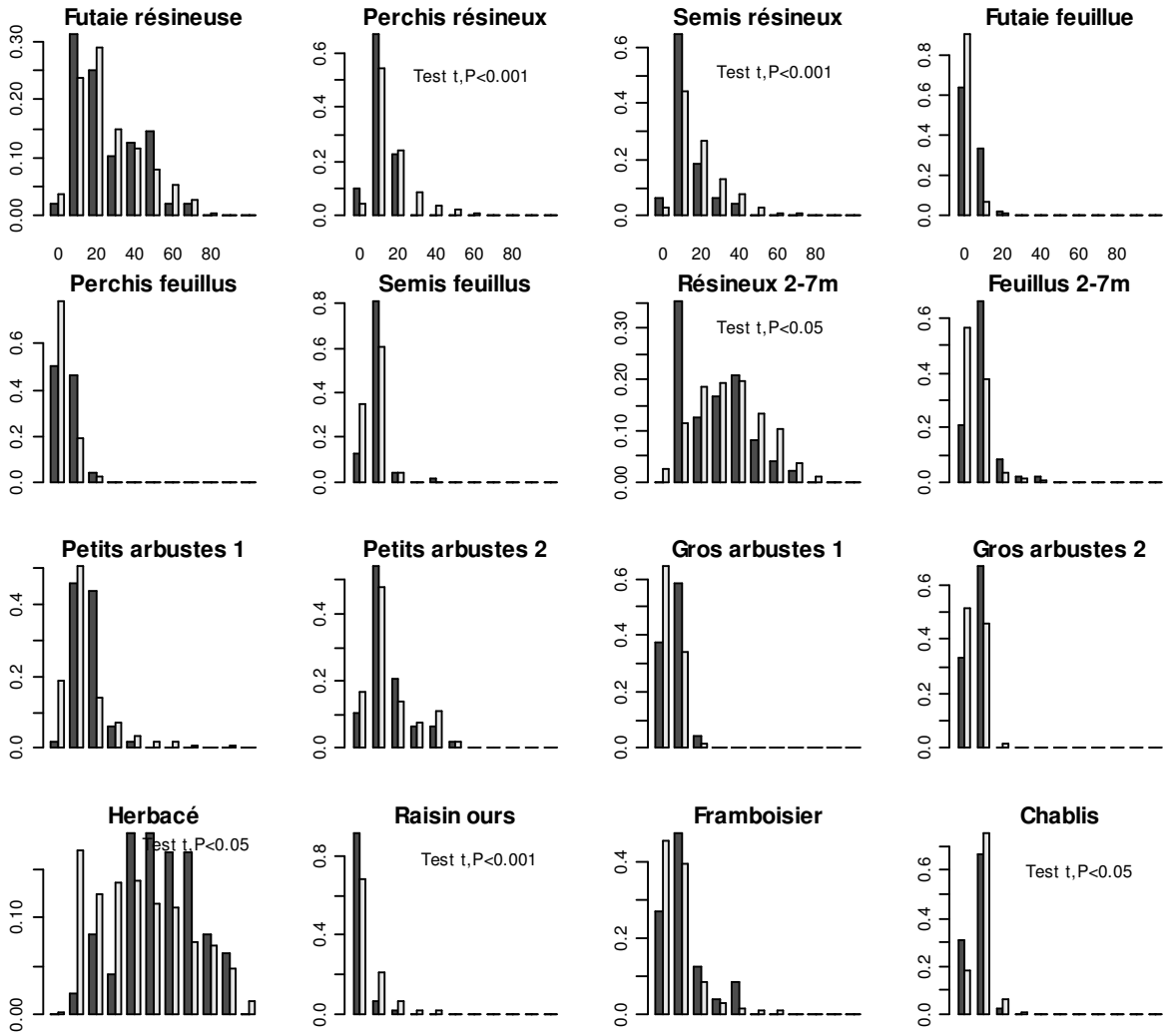


Figure IV-4 : Distribution (fréquence relative) des relevés "nichées" et "Fissac" dans les différentes classes de recouvrement des variables de végétation. Histogrammes gris : relevés "nichées", histogrammes blancs : relevés "Fissac"

Une Analyse Discriminante PLS réalisée sur ce jeu de données fournit un modèle significatif mais très peu explicatif (Tab IV-5).

Tableau IV-5 : Comparaison de l'habitat des nichées observées et de la forêt de "Fissac" : Résultat de l'analyse discriminante PLS.

	R2Y	Q2cum	Variables retenues
Modèle complet	5,30%	3,50%	ensemble des variables
Modèle final	4,70%	3,89%	(+) her, garb1 (-) rai, rx27, rxse

Le modèle final choisi retient 5 variables : positivement le recouvrement herbacé (her) et le nombre de gros arbustes feuillus (garb1), et négativement : le recouvrement du raisin d'ours (rai), des semis résineux (rxse) et des branches résineuses entre 2 et 7 m de hauteur (rx27). Toutes ces variables ont un VIP > 0,8. Plusieurs variables fortement corrélées entre elles ont été retirées de ce modèle

(recouvrements futaie et perchis résineux très corrélés à recouvrement résineux entre 2-7 m et recouvrement perchis, semis feuillus et nombre de petits arbustes 1, très corrélés à Gros arbustes 1). La variable framboisiers avec un VIP > 0,8 a été retirée du fait du manque de précision dans l'évaluation du coefficient.

Finalement, les deux analyses, univariée ou multivariée, ne mettent pas en évidence de grandes différences entre les caractéristiques de la végétation sélectionnées par les nichées et celles disponibles en moyenne. Le massif de Fissac-Peyronnière pourrait être en fait globalement favorable aux nichées du fait d'une forte couverture moyenne des herbacés.

Caractéristiques générales des sites d'observations des nichées.

Les caractéristiques moyennes d'un habitat "type" à nichée, telles qu'elles ont été mises en évidence dans le massif de Fissac-Peyronnière, sont présentées dans le tableau IV-6.

Tableau IV-6 : Moyenne des valeurs des variables de végétation mesurées dans la forêt de "Fissac" et sur les sites d'observations de nichées.

	Densité de la futaie	Recouv. de la futaie résineuse	Recouv. du perchis résineux	Recouv. des semis résineux	Recouv. de futaie feuillue	Recouv. du perchis feuillu	Recouv. des semis feuillus	Recouv. résineux de 2 à 7 m	Recouv. feuillu de 2 à 7 m
Fissac-Peyronnière	258	25,3%	14,7%	16,7%	0,8%	1,5%	3,5%	33,6%	2,8%
Nichées	246	24,5%	7,7%	9,3%	1,5%	2,7%	5,5%	24,9%	5,4%

	Nb. petits arbustes feuillus prioritaires	Nb. petits arbustes feuillus secondaires	Nb. gros arbustes feuillus prioritaires	Nb. gros arbustes feuillus secondaires	Recouv. herbacé	Recouv. du raisin d'ours	Recouv. du framboisier	Nb. de chablis
Fissac-Peyronnière	10,7	11,2	1,1	1,8	40,8%	3,7%	5,7%	3,7
Nichées	11,0	10,7	2,2	2,1	52,0%	0,5%	9,0%	2,3

Les sites d'observations de nichées se caractérisent par des peuplements résineux à faible recouvrement de la futaie ("rxfu" < 30%, Fig. IV-3) avec la présence d'un couvert de jeunes résineux ou feuillus en général inférieur à 30% (Fig. IV-5) qui ne doit pas empêcher le développement des strates herbacées et/ou framboisiers. Cette strate herbacée et framboisier couvre plus de 50% en moyenne, et jamais moins de 20% des sites d'observations des nichées (Fig. IV-6).

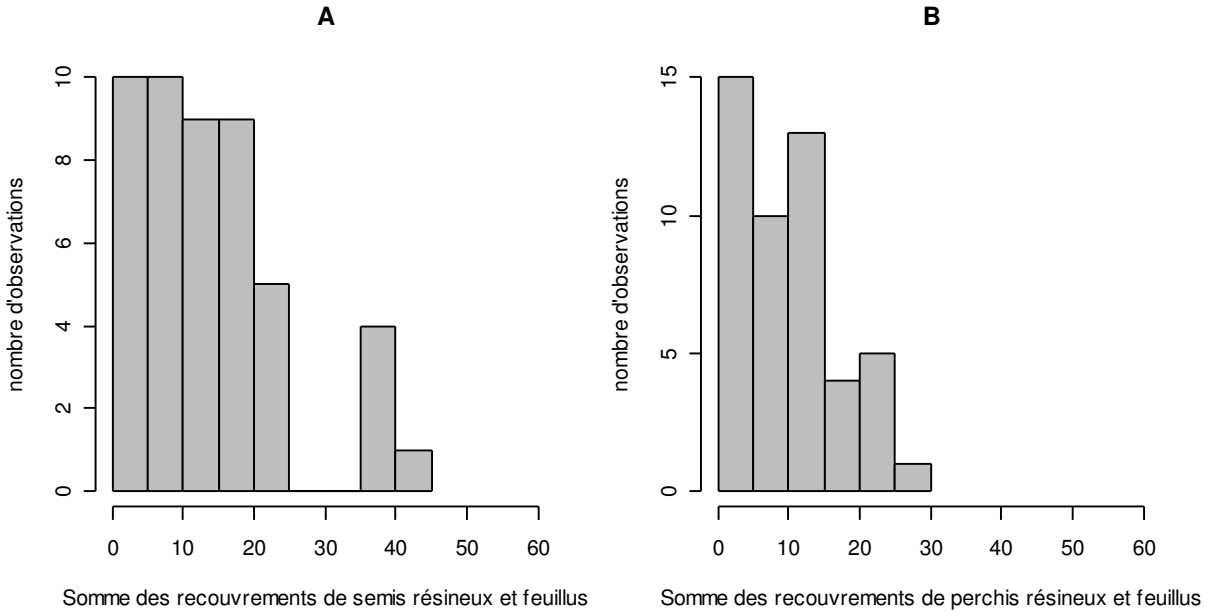


Figure IV-5: Distribution des relevés "nichées" dans les classes de recouvrement de la somme des variables semis résineux+feuillus (A) et perchis résineux +feuillus (B).

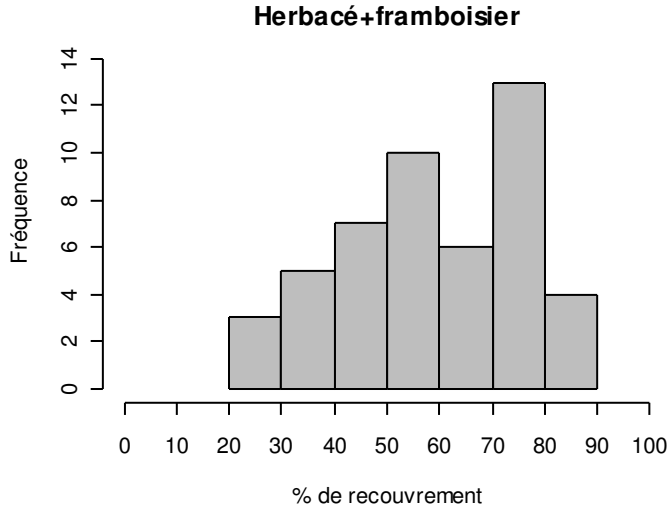


Figure IV-6 : Distribution des relevés "nichées" dans les classes de recouvrement de la somme des variables "herbacé" + "framboisier".

A noter que le site d'étude ne comporte pas de myrtille, plante qui est ailleurs connue pour être un habitat recherché par les nichées de Tétraonidés. Dans la zone d'étude, la seule éricacée représentée est le raisin d'ours qui est présent localement dans les pinèdes en station pauvre (3,7% de recouvrement moyen à "Fissac") mais qui était quasi absent des sites d'observations de nichées. La présence de raisins d'ours est indicateur d'un type de station sèche sur sol superficiel (marnes calcaires), recouverte d'une pinède assez clairsemée mais avec, généralement, une abondante régénération d'épicéa. Bien que des couples soient cantonnés toute l'année dans ce type de peuplements, il faut constater qu'aucune nichée n'y a été levée lors de la période d'étude alors même que la couverture herbacée dans ce type de station est plutôt supérieure à la moyenne (voir résultat

de la classification hiérarchique de la forêt de Fissac, annexe III). Il est donc possible que ce type d'habitat soit effectivement défavorable à l'élevage des jeunes.

III. 1.d. – Sélection de l'habitat entre les saisons.

Pour chacun des deux sexes, nous avons cherché à savoir si le micro-habitat fréquenté par les gélinottes équipées d'émetteurs changeait au cours des saisons et ce dans chacun des deux massifs : Fissac-Peyronnière et Sansenu. Le tableau IV-7 synthétise les résultats pour les 4 analyses discriminantes PLS réalisées.

Tableau IV-7 : Sélection des micro-sites par les gélinottes équipées d'émetteurs au cours des saisons sur les massifs de Sansenu et Fissac. Résultat des Analyses Discriminantes PLS.

	Sansenu		Fissac-Peyronnière	
	Mâle	Femelle	Mâle	Femelle
R2Y	1.8%	9.5%	1%	5.4%
Q2(cum)	1.4%	7.1%	0.8%	4.5%
Saisons différentes	printemps	été, automne	printemps, hiver	printemps
Variables de végétation retenues dans le modèle	(+) parb2, garb2, fram, parb1, ferm	(-) fepe, fese, garb2, fram	(+) rxfu, den, fefu, cha (-) rai, rxse	(+) parb1, cha

R2Y : % de déviance expliquée, Q2(cum) % de prédiction
parb2 et garb2 : nb. de petits ou gros arbustes feuillus utilisés secondairement dans le régime alimentaire hivernal
parb1 : nb. de petits arbustes feuillus utilisés prioritairement dans le régime alimentaire hivernal
rxfu et rxse : recouvrement de la futaie ou des semis résineux
fefu, fepe et fese : recouvrement de la futaie, du perchis ou des semis feuillus
den : densité de la futaie (nb. tiges/ha)
ferm : indice de fermeture mesuré par une mire
fram : recouvrement des framboisiers
rai : recouvrement des raisins d'ours
cha : nombre de chablis

Les 4 modèles testés, bien que significatifs, sont très peu explicatifs. La saison détermine très peu les variations de végétation observées autour des localisations des gélinottes équipées d'émetteurs au cours de l'année.
Bien que le printemps soit significatif dans les deux modèles "mâles", les variables de végétation impliquées sont différentes et l'interprétation biologique de ces faibles différences statistique difficile.
Les femelles semblent avoir une différenciation saisonnière un peu plus marquée, notamment sur le massif de Sansenu, où la période estivale et automnale se caractérisent par un évitement des sites au sous-étage envahis par les arbustes feuillus. Toutefois, sur le site de Fissac-Peyronnière, la saison

discriminée est le printemps avec une recherche des sites riche en petits arbustes feuillus et en chablis. Bien que les femelles retenues pour cette analyse étaient accompagnées de nichées en été, le recouvrement herbacé qui semblent un paramètre important des habitats à nichées (III.1.c), n'a pas été retenu dans les deux modèles.

III. 1.e. – Sélection de l'habitat dans la période pré-vernale.

Au cours des 5 printemps de travail de terrain de 1998 à 2002, nous avons constaté une fréquentation particulière de certains saules *Salix caprea* par les gélinottes équipées ou non.
Pendant une courte période comprise entre le 12 mars et le 9 avril, nous avons récolté 36 données montrant l'utilisation préférentielle d'un petit nombre de saules, dont 28 observations concernent des contacts directs de gélinottes utilisant ces arbres.
Les affûts réalisés en 2001 ont permis de montrer que les oiseaux fréquentaient ces arbres pour s'alimenter activement de chatons mâles en voie de débourrement. Seuls les saules mâles étaient utilisés par les oiseaux (le saule étant une espèce dioïque, il existe des individus mâle et d'autres femelle).
Ainsi, sept saules ont été repérés pendant cette période sur le site de Fissac et cinq sur le site de Sansenu. Certains de ces arbres mieux surveillés, car situés au bord d'une piste utilisée quotidiennement lors du travail de terrain, étaient manifestement sélectionnés activement par certains individus. Ainsi, 5 saules sur le site de Fissac, ont fait l'objet d'observations répétées entre 1999 et 2002 avec toutefois l'absence d'observations en 2000. Certains oiseaux équipés (mâle "bijou" en 1999, mâle "epsilon" en 2001, femelle "ecstasy" en 2001) ayant leur territoire englobant un de ces arbres les utilisaient régulièrement, généralement accompagnés par leur partenaire sexuel.
En période de beau temps clair et en absence de neige au sol, les gélinottes s'alimentaient dans ces arbres généralement très tôt le matin et, très activement, environ 1 heure avant la nuit. Ceci explique qu'en l'absence d'un suivi très intensif et ciblé, la télémétrie n'a pas révélé de changement de comportement spatial pendant cette période d'utilisation de ces saules.
Ces observations suggèrent que cette période de fin d'hiver - début de printemps pourrait être critique du point de vue de l'accès au ressources nécessaires pour satisfaire des besoins énergétiques croissants (période de parade et d'"interactions territoriales des mâles, préparation à la ponte pour les femelles). Malheureusement, nous n'avons réalisé l'importance de ce phénomène que progressivement au cours de la période d'étude, ce qui ne nous a pas permis de mettre en place un protocole spécifique de suivi permettant d'évaluer l'importance de cette phase.

III. 1.f. – Influence des caractéristiques de la végétation sur la taille des domaines vitaux saisonniers.

Nous avons cherché à évaluer l'influence de la végétation sur la taille des domaines vitaux (DV) à différentes saisons. Seuls les individus cantonnés sur les massifs de Fissac-Peyronnière et Sansenu où une description de la végétation a été réalisée, sont intégrés dans l'analyse. Nous avons regroupé les DV des mâles et des femelles pour le printemps, l'automne et l'hiver car les deux sexes ont des DV de tailles similaires pendant ces saisons (annexe IV). En été, nous n'avons retenu que les DV des mâles car à cette époque, les femelles accompagnées d'une nichée ont un comportement spatial

différents des autres individus (voir annexe IV). Une analyse séparée de la taille des DV des nichées n'a pas été réalisée du fait du faible nombre de nichées suivies sur ces massifs.

Dans un premier temps, nous avons calculé les corrélations entre les différentes variables de végétations prises individuellement et la taille du domaine vital (DV) pour les différentes saisons.

Les résultats des corrélations et de leur signification sont synthétisés dans les tableaux IV-8

Tableau VI-8 : Corrélations entre la taille des domaines vitaux de gélinottes équipées d'émetteurs à différentes saisons et les caractéristiques moyennes de la végétation de leur domaine vital, n = nombre de domaines vitaux. Les variables significatives sont représentées en gras.

	Printemps	n = 24	Eté	n= 16	Automne	n= 15	hiver	n= 22
Variables	Coef. cor.	P	Coef. cor.	P	Coef. cor.	P	Coef. cor.	P
ferm	0.10	0.637	0.20	0.460	0.21	0.449	0.11	0.634
hetero	-0.11	0.616	0.23	0.392	-0.38	0.158	-0.11	0.639
den	0.15	0.475	0.21	0.444	0.28	0.316	0.00	0.988
rxfu	-0.04	0.839	0.17	0.537	0.09	0.759	-0.42	0.052
rxpe	-0.22	0.298	**0.51**	**0.045**	0.16	0.579	**-0.44**	**0.040**
rxse	-0.21	0.315	0.21	0.436	-0.15	0.606	-0.35	0.115
fefu	0.21	0.322	-0.29	0.268	0.10	0.711	**0.43**	**0.045**
fepe	0.21	0.323	-0.31	0.235	-0.17	0.537	**0.58**	**0.005**
fese	-0.11	0.594	-0.43	0.097	-0.32	0.239	0.15	0.516
rx27	-0.13	0.539	0.25	0.360	-0.13	0.640	-0.28	0.201
fe27	0.22	0.295	-0.33	0.206	0.00	0.992	**0.50**	**0.017**
parb1	-0.15	0.493	-0.32	0.220	-0.27	0.325	-0.02	0.930
parb2	-0.02	0.912	-0.45	0.077	-0.50	0.059	0.11	0.635
garb1	0.00	0.985	-0.44	0.088	-0.05	0.870	0.15	0.503
garb2	0.05	0.805	-0.47	0.069	-0.37	0.180	0.16	0.464
her	-0.20	0.357	0.42	0.107	0.02	0.948	-0.03	0.894
rai	-0.16	0.465	**0.52**	**0.040**	0.17	0.545	-0.23	0.293
fram	0.04	0.855	-0.24	0.370	-0.39	0.155	0.01	0.963
chab	-0.27	0.199	-0.18	0.500	-0.21	0.452	-0.21	0.341
lis	-0.07	0.760	-0.23	0.385	-0.41	0.130	-0.09	0.694

Aucune variable de végétation prise isolément n'est significativement corrélée à la taille des DV au printemps et en automne. En été, deux variables montrent une corrélation positive avec la taille du DV : le recouvrement du perchis résineux ("rxpe") et le recouvrement du raisin d'ours ("rai"). En hiver, plusieurs variables sont corrélées avec la taille du DV : négativement avec le recouvrement du perchis résineux ("rxpe") et positivement avec la futaie feuillue ("fefu"), du perchis feuillu ("fepe") et du recouvrement des branches feuillues entre 2 et 7 m ("fe27"). Ainsi, plus la part des feuillus est

importante dans le boisement plus le DV hivernal est grand, à l'opposé, plus les résineux sont bien représentés dans le perchis (et éventuellement dans la futaie) plus le DV hivernal est petit.
Toutefois, une représentation graphique des variables corrélées à la surface du DV en hiver (Fig. IV-7), montre l'existence de deux groupes de relevés, ce qui réduit l'interprétation des corrélations linéaires. Quoiqu'il en soit les formations à fort recouvrement résineux dans le sous-étage possédaient de petits DV alors que les grands DV ont été rencontrés uniquement dans les types forestiers riches en feuillus.

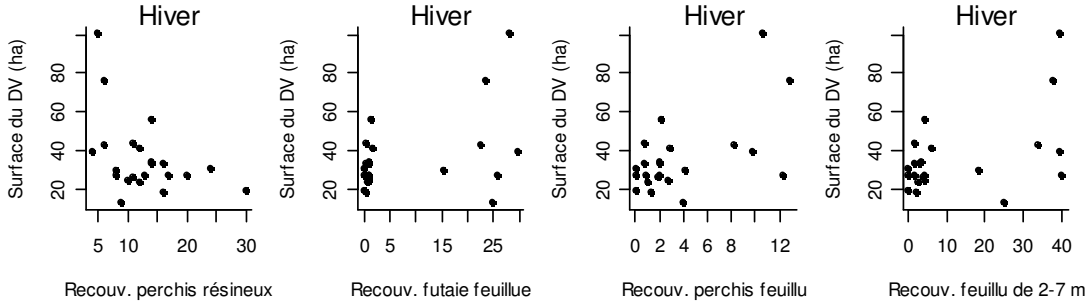


Figure IV-7 : Distribution de la surface des domaines vitaux hivernaux de gélinottes équipées d'émetteurs en fonction des recouvrements du perchis résineux, de la futaie feuillue, du perchis feuillu et des branches feuillues entre 2 et 7 m.

III. 2 - Sélection de l'habitat au niveau de la population (Objectif II)

Dans un premier temps nous avons cherché à simplifier le tableau initial de 34 variables.
Les 7 premières variables sont des variables binaires décrivant l'appartenance du carré à un des 7 types de peuplements (clairière, pinède, sapinière, pessière, résineux mélangés, feuillu et futaie mixte). Ces variables ont été retirées de l'analyse multivariée.
Leur influence éventuelle sur la présence de la gélinotte dans les carrés a été évaluée par un test de chi2. Seuls deux types de peuplements influencent la présence de la gélinotte : le type résineux mélangés, positivement et le type feuillu, négativement.
Le tableau comportant les 27 variables quantitatives restantes, a été simplifié comme suit :
1° Réalisation d'une régression logistique avec la présence-absence de la gélinotte comme variable dépendante et avec chaque variable de végétation prise isolément. Seules les variables ayant un poids non négligeable ($p < 0.1$) ont été retenues, soit 19 variables quantitatives.
2° Calcul des corrélations entre chaque variable de végétation et élimination des variables les plus corrélées.

Finalement les 7 variables suivantes ont été retenues :
Recouvrement résineux de 2 à 7 m, "rx27"
Recouvrement de la futaie résineuse, "rxfu"
Recouvrement de la futaie feuillue, "fefu"
Nb. de petits arbustes feuillus préférés pour l'alimentation hivernale "parb1"
Nb. de gros arbustes feuillus préférés pour l'alimentation hivernale "garb1"
Nb. de petits arbustes feuillus peu utilisés pour l'alimentation hivernale "parb2"

Nb. de gros arbustes feuillus peu utilisés pour l'alimentation hivernale "garb2"

Ces 7 variables ont été utilisées pour construire une régression logistique selon un modèle additif (pas de prise en compte des interactions) avec comme variable dépendante Ind02 qui est une variable binaire qualifiant la présence/absence d'indices de gélinotte au printemps

Les résultats de la première itération sont reportés dans le tableau suivant (Tab. IV-9 a).

Tableau IV-9 a : Résultat de la régression logistique : 1ère itération avec 7 variables de végétation.

Variables	dl	Deviance	dl résiduel	Déviance résiduelle	P(>|Chi|)
NULL	NA	NA	119	165.5210	NA
rx27	1	33.4570	118	132.0640	0.0000
garb2	1	6.4392	117	125.6248	0.0112
fefu	1	0.0144	116	125.6103	0.9044
rxfu	1	2.9709	115	122.6394	0.0848
parb2	1	0.9810	114	121.6584	0.3220
parb1	1	1.8871	113	119.7713	0.1695
garb1	1	0.7204	112	119.0509	0.3960

Les variables "fefu", "parb1","parb2" et "garb1" sont éliminées.
La deuxième itération (Tab. IV-9 b) retient 3 variables explicatives .

Tableau IV-9 b : Résultat de la régression logistique : 2ème itération avec 7 variables de végétation.

Variables	dl	Déviance	dl résiduel	Déviance résiduelle	P(>|Chi|)
NULL	-	-	119	165.5210	-
rx27	1	33.4570	118	132.0640	0.0000
garb2	1	6.4392	117	125.6248	0.0112
rxfu	1	2.9679	116	122.6569	0.0849

Les interactions de 2ème et 3ème ordre entre ces 3 variables testées par le modèle suivant
ne sont pas significatives. La variable "rxfu"peut être éliminée, car la réduction de déviance apportée par le modèle à 3 variables n'est pas significative (Tab IV-9 c).

Tableau IV-9 c : Résultat de la régression logistique : comparaison des modèles à 3 et 2 variables.

	dl résiduel	Déviance résiduelle	dl	Déviance	P(>|Chi|)
Modèle à 3 variables [1]	116	122,6	-	-	-
Modèle à 2 variables [2]	117	125,6	-1	-2,97	**0,08**

[1] : glm(Ind02~rx27+garb2+parb1, family=binomial)
[2] : glm(Ind02~rx27+garb2, family=binomial)

Le modèle final le plus parcimonieux est réduit à 2 variables explicatives : recouvrement résineux entre 2 et 7 m et nombre de gros arbustes 2. Ce modèle explique 24% de la déviance.
La distribution des probabilités de présence de gélinotte prédites dans le modèle final pour les deux classes de présence/absence observée est représenté dans la figure IV-8 A. Les prédictions du modèle correspondent assez nettement aux présences-absences observées.
Cette correspondance s'observe aussi au sein de chacune des 5 forêts étudiées où les fréquences de gélinottes observées dans les carrés, se superposent aussi aux valeurs prédites par le modèle final (Fig. IV-8 B).

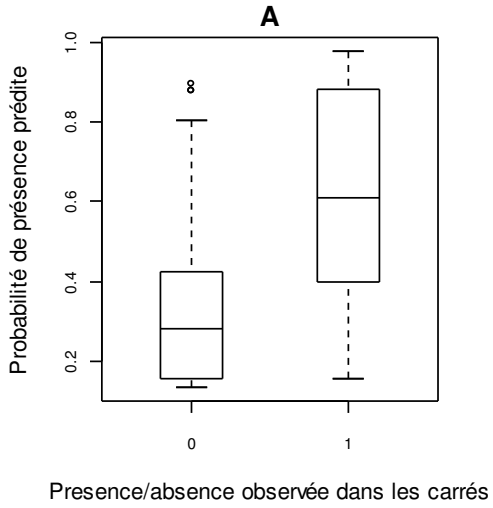


Figure IV-8 A : Distribution des probabilités de présence de gélinotte prédites dans le modèle final pour les deux classes de présence/absence observée.

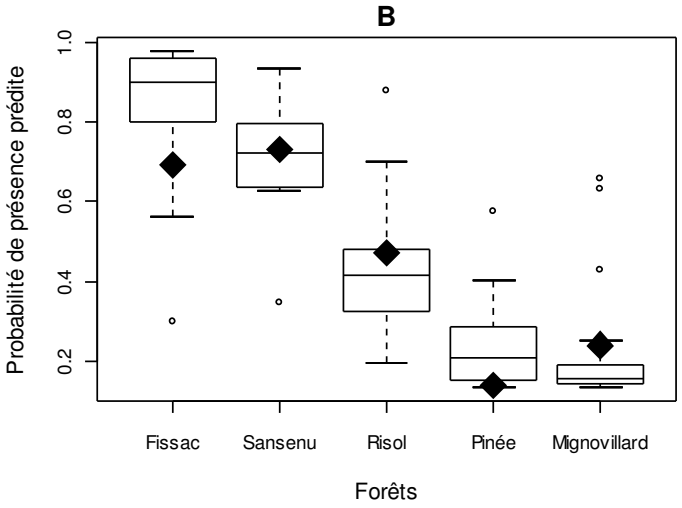


Figure IV-8 B : Probabilité de présence prédite par le modèle final et fréquence observée de la gélinotte dans les 5 forêts étudiées. ◆ Fréquence observée (Indice abondance carrébis) à Fissac, Sansenu, Risol, Pinée et Mignovillard.

Ainsi, la probabilité de présence de la gélinotte dans les carrés-échantillons est finalement expliquée correctement avec un modèle extrêmement simple qui prend en compte principalement le degré de fermeture du sous-étage par les résineux.
Dans les carrés occupés par l'espèce, le recouvrement du sous-étage par les résineux (rx27) est plus important que dans les carrés inoccupés (Fig. IV-9 A). Les forêts les moins fréquentées par l'espèce sont aussi celles qui présentent les plus faibles valeurs pour cette variable (Fig. IV-9 B).

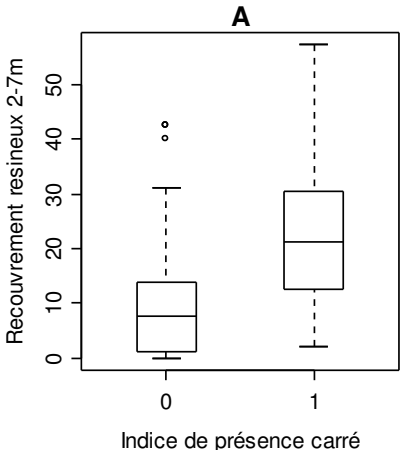


Figure IV-9 A : Différence de recouvrement des branches résineuses entre 2 et 7 m de hauteur entre les carrés avec et sans présence de gélinotte.

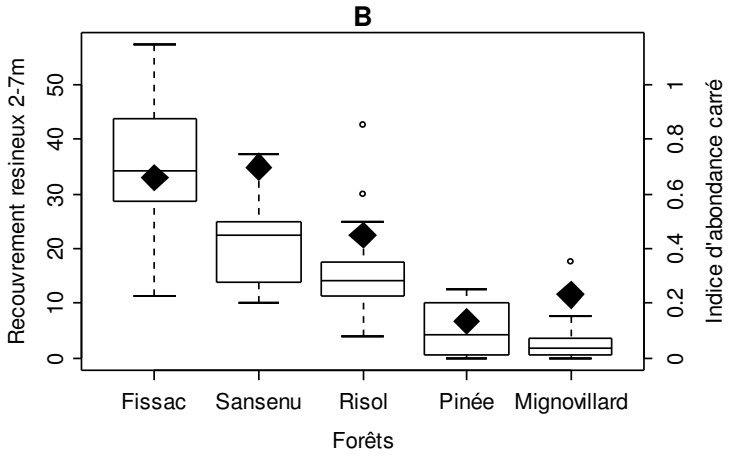


Figure IV-9 B : Correspondance entre le recouvrement résineux de 2 à 7 m et les indices d'abondance dans les 5 forêts.
◆ Indice d'abondance gélinotte

La deuxième variable retenue dans le modèle final "garb2" mesure le nombre de gros buissons feuillus utilisés comme alimentation secondaire en hiver par la gélinotte (*Amelanchier ovalis*, *Rosa spe*, *Cotoneaster spe*, *Lonicera spe*, *Viburnum lantana)*. Ce lien s'explique par le fait que les deux forêts les plus fréquentées par la gélinotte (Sansenu et Fissac) sont aussi celles où l'abondance de ces arbustes est la plus grande (Fig. IV-10).

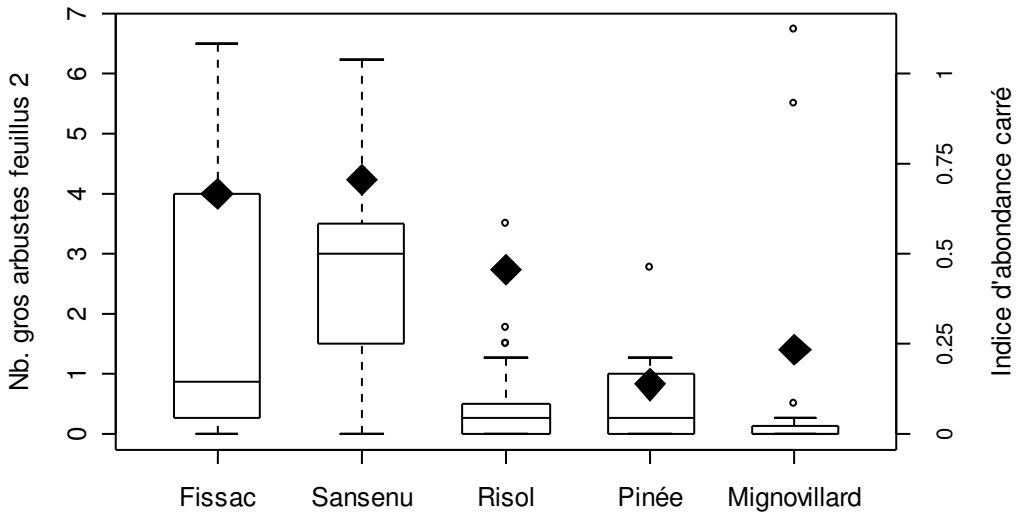


Figure IV-10 : Correspondance entre le nombre de gros arbustes feuillus 2 et les indices d'abondance dans les 5 forêts. ◆ Indice d'abondance gélinotte

Les variables de végétation qui évaluent la quantité de nourriture disponible pour la gélinotte, en hiver (petits et gros arbustes feuillus 1), comme en été (recouvrement des herbacés), sont éliminées du modèle final. Les figures IV-11 A & B montrent l'absence de correspondances entre ces variables et l'indice d'abondance gélinotte pour les 5 forêts.

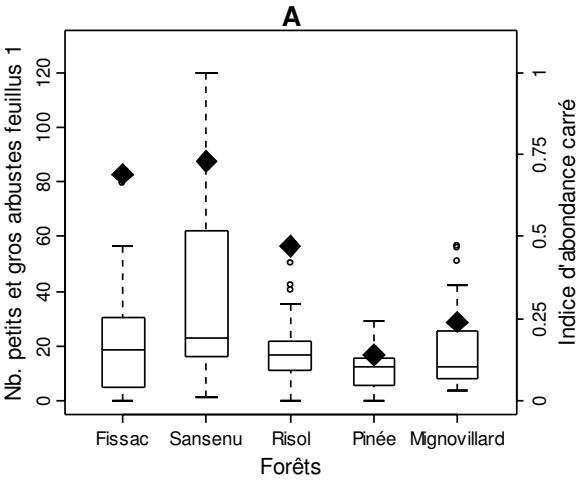


Figure IV-11 A : Correspondance entre les petits et gros arbustes feuillus 1 et les indices d'abondance dans les 5 forêts.

◆ Indice d'abondance gélinotte

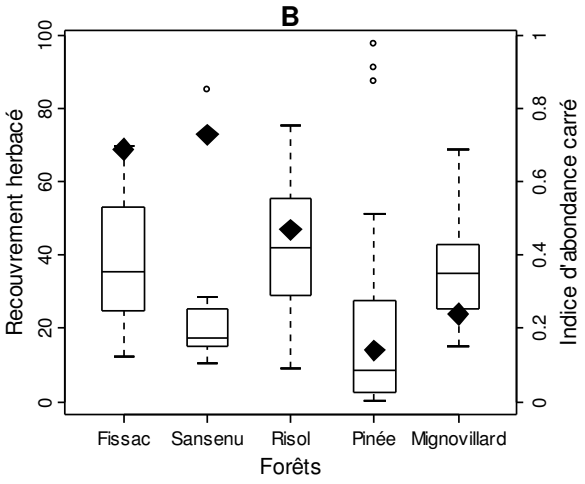


Figure IV-11 B : Correspondance entre le recouvrement herbacé et les indices d'abondance dans les 5 forêts.

IV - Discussion

IV. 1 – Sélection de l'habitat par les individus dans les Alpes du Sud (Objectif I).

Les principaux résultats obtenus sont les suivants :

- Les caractéristiques de la végétation des micro-sites ne semblent pas influencer grandement le comportement spatial des gélinottes à l'intérieur de leur domaine vital saisonnier.
- La sélection des micro-sites ne semble pas varier en fonction de la saison.
- Les nichées sélectionnent des micro-sites avec un recouvrement important de la strate herbacée.
- Les domaines vitaux hivernaux les plus grands se rencontrent dans des forêts à fort pourcentage de feuillu dans la futaie et le perchis.

Ainsi, malgré un jeu de donnés conséquent, nous n'avons pas de résultats très probants concernant la sélection des "micro-sites" par les individus, quelles que soient les saisons ou le type d'individus concerné.

Quatre raisons, non exclusives, peuvent être invoquées pour expliquer ce résultat :

➢ La première pourrait résulter de l'imprécision des localisations ou de la qualité des données de terrain. Ainsi, nous avons associé un relevé de végétation à une localisation d'un animal quand celle-ci se trouvait dans le carré d'1/4 ha où avait été positionné le relevé de végétation. Compte tenu, de la taille du relevé (cercle de 10 m de rayon) et de l'hétérogénéité horizontale des boisements, il est parfaitement possible que le relevé ne soit pas représentatif du micro-site de la position exacte de l'animal. De plus, les variables de végétation mesurées ne restituent pas

obligatoirement les variations subtiles mais importantes de certaines caractéristiques de la végétation. Il est enfin possible que le nombre de localisations de chaque animal et à chaque saison, ait été insuffisant pour évaluer une utilisation complète de l'habitat [21].

- La deuxième raison tient aux choix de l'échelle spatiale d'analyse. Il est possible qu'à cette échelle fine, la gélinotte n'effectue pas une sélection particulière de micro-sites et qu'une fois dans son domaine vital, l'animal circule plus ou moins au hasard. Ainsi, l'échelle du micro-site ne serait pas pertinente pour détecter un phénomène de sélection de l'habitat pour des oiseaux déjà installés. Les phénomènes de préférences étant mieux détectés quand un large spectre de conditions est analysé. Aberg *et al.* (2000) proposent le même type d'arguments pour rendre compte de l'absence de phénomène de sélection très évident de la part d'une population de gélinotte intensément suivie dans des conditions d'habitats globalement favorables sur une zone d'étude de 200 ha en Suède. Ainsi, il est logique que la prise en compte d'un spectre plus large de conditions de milieu en élargissant le domaine d'étude à d'autres massifs, ait réussi à mettre en évidence des variables de végétation explicatives de la fréquence de l'espèce (Objectif II).

  Une échelle un peu plus large, correspondant à une fenêtre d'observation de l'ordre de grandeur du domaine vital (n X 10 ha) aurait pu être plus intéressante pour comparer des domaines vitaux différents. C'est ce que nous avons essayé sans résultats très nets lors de l'analyse de l'effet de la végétation sur la taille des domaines vitaux saisonniers. Toutefois, les résultats obtenus à cette échelle, nous semblent revêtir malgré tout une information intéressante. Sur notre site d'étude, nous n'avons pas pu détecter d'effet de la disponibilité alimentaire (hivernale ou estivale) sur le comportement des individus, que ce soit sur la sélection des "micro-site" ou, sur l'étendu des domaines vitaux utilisés, et ce malgré d'importantes variations des ressources alimentaires disponibles à l'intérieur des domaines analysés. Par contre, un effet possible du degré de fermeture par les résineux a été observé sur la taille des domaines vitaux hivernaux. Les grands domaines étant notés dans les forêts riches en feuillus (hêtre), au sous-étage moins fermés. Ces résultats sont en accord avec les résultats obtenus au niveau de la population. **Ainsi, nous pensons qu'à cette échelle spatiale fine, le peu d'effet des caractéristiques de la végétation sur le comportement individuel pourrait s'expliquer par le caractère globalement favorable de la zone d'étude, caractérisée par le haut niveau de sécurité apporté par une fermeture importante des résineux dans le sous-étage**. Ce couvert pourrait aussi être le facteur-clef de la sélection de l'habitat à la belle saison comme le suggère le suivi de gélinottes radio-équipées en Suède (Danielsen 1990).

- La troisième raison tient au niveau de saturation de la population locale. Quand la population est proche d'une utilisation complète de l'espace, situation rencontrée sur le site

[21] Le cas de la sélection des saules au début de printemps est un exemple de phénomène de sélection qui est passé inaperçu car le nombre de localisations par unité de temps était insuffisant. De plus, ce cas illustre le fait que la télémétrie ne peut remplacer complètement l'observation directe de l'activité des oiseaux, ce qui hélas est extrêmement difficile à réaliser avec cette espèce sur notre zone d'étude.

d'étude des Monges, tous les territoires seraient finalement occupés, quelle que soit leur qualité. Dans ces conditions, la présence locale d'un individu ne peut être utilisée comme variable dépendante des caractéristiques de l'habitat, puisque la probabilité de présence se rapproche de 1.

- Enfin, il est possible que la sélection de l'habitat chez la gélinotte se réalise essentiellement pendant la phase d'installation des jeunes dans un nouveau territoire et donc que la dispersion post-natale doit être envisagée comme une des phases clefs de la sélection de l'habitat (Stamps 2001). Ainsi seule une fraction de la population effectuerait réellement des choix pendant une période de quelques mois. On pourrait ainsi interpréter le comportement erratique prolongé de nombreux juvéniles (voir chapitre III) comme étant la manifestation de cette recherche de territoire. Comportements qui se prolongeraient d'autant plus longtemps que les secteurs favorables et disponibles sont rares.

IV. 2 – Ressources-clefs de l'habitat de la Gélinotte des bois au niveau de la population locale (Objectif II).

Quatre paramètres de l'habitat sont généralement considérés comme importants et potentiellement "limitants" pour la survie et la reproduction des individus et l'implantation d'une population viable : le couvert du sous-étage, la nourriture hivernale, la nourriture printanière avant la ponte et la présence de clairières herbacées enclavées dans les boisements pour l'élevage des jeunes (Swenson 1995). Nous allons ici discuter successivement de l'importance de ces quatre paramètres à la lumière des résultats obtenus dans ce travail.

Le couvert résineux du sous-étage.

Dans notre travail, le premier facteur semble l'élément clef. Les variations d'abondance entre populations locales ont été essentiellement reliées au degré de fermeture du sous-étage par les résineux. Le degré de fermeture du sous-étage peut être considéré comme une mesure indirecte du niveau de sécurité apporté par le couvert végétal pendant la mauvaise saison. Les forêts les moins sécurisantes pour l'espèce seraient alors les moins fréquentées.

D'autres auteurs ont aussi montré le lien entre le couvert apporté par les jeunes épicéas (ou les branches basses des arbres plus vieux) et la présence de l'espèce (Marcström *et al.* 1982, Sachot *et al.* 2003, Wiesner *et al.* 1977). L'importance de ce couvert bas (de 1 à 7-8 m) explique pourquoi la gélinotte est souvent associée aux stades jeunes de la succession forestière (Eiberle & Koch 1975), particulièrement dans les forêts exploitées en futaie régulière où les classes d'âge 20-69 ans, sont considérées comme favorables en Scandinavie (Aberg *et al.* 2003, Swenson & Angelstam 1993). Toutefois, les boisements à structures irrégulières et étagées résultant, soit d'une exploitation forestière en jardinage, soit d'une dynamique de forêts naturelles, sont souvent les plus densément peuplés alors que l'âge de la futaie est souvent > 100 ans dans ces boisements (Nieminen *et al.* 1995, Saari *et al.* 1998, Swenson 1995, Wiesner *et al.* 1977).

D'une façon générale, la plupart des auteurs retiennent comme élément constant des habitats à gélinotte, la présence d'un couvert ligneux bas ou d'une forte structuration verticale et horizontale des boisements, permettant la protection contre les prédateurs ailés, (synthèse *in* Bergmann *et al.* (1996), Dronneau (1984 b)).

Dans notre étude, ce paramètre apparaît plus important que l'abondance des ressources alimentaires hivernales (mesurées par le nombre d'arbustes feuillus 1) ou estivales (mesurées principalement par la couverture herbacée) pour expliquer la fréquence de la gélinotte.
Le fait que la variable garb2 (essentiellement grands exemplaires de *Rosa canina, Rosa pimpinellifolia, Lonicera xylosteum, Viburnum lantana, Amelanchier ovalis, Sambuscus racemosa*) soit ressortie dans l'analyse n'est peut-être qu'un artéfact lié à la très forte représentation de ces plantes dans les deux massifs les plus fréquentés par la gélinotte, sans lien biologique évident. En effet, ces différentes plantes sont rarement signalées dans le régime alimentaire hivernal de l'espèce (Chapuis *et al.* 1986, Jacob 1988 b), bien que les baies de certaines puissent être consommées régulièrement en hiver (*Rosa spe*) ou plus fréquemment en automne (*Lonicera spe, Sambuscus racemosa*). Une étude de régime alimentaire hivernal réalisée sur la zone d'étude a confirmé ce fait (Hamelin 2004).

La disponibilité alimentaire hivernale.

La disponibilité alimentaire hivernale mesurée par l'abondance des arbustes feuillus consommés en priorité par l'espèce (sorbiers, aubépine, noisetier, saule), n'a pas influencé l'abondance locale de la gélinotte dans les 5 massifs étudiés dans notre travail.
Ce résultat apparaît relativement surprenant au regard de l'importance qu'accorde la plupart des auteurs à ce facteur (Bergmann *et al.* 1996).
Ainsi, en Bavière, les pessières d'altitude présentant une bonne structure mais pauvres en arbustes feuillus (uniquement sorbiers) présentent des densités les plus faibles (Kämpfer-Lauenstein 1997). En Suède et en Finlande, l'abondance de l'Aulne *Alnus glutinosa*, à différentes échelles spatiales (du domaine vital à celle de l'aire biogéographique), est considérée comme un facteur déterminant de la distribution spatiale et de l'abondance de la gélinotte (Swenson 1993 b). Toutefois, cette essence qui forme une part importante du régime alimentaire hivernal dans cette région, est associée aux pessières humides qui sont aussi des habitats présentant une structure favorable (structure étagée avec un recouvrement important du sous-étage par l'épicéa). Il est ainsi difficile de séparer ces deux aspects. En Finlande, Nieminen *et al.* (1995) ne trouvent d'ailleurs pas de lien entre la présence de la gélinotte et l'aulne, mais plutôt entre les peuplements suffisamment fermés dans le sous-étage et riches en bouleaux (jeunes pinèdes sur tourbe, vieilles futaies étagées, anciennes zones agricoles abandonnées).
Le fait que certains études menées en forêts boréales soulignent l'importance des feuillus comme un des facteurs-clefs de la présence de l'espèce résulte peut-être des sites d'études utilisés pour tester ces modèles d'habitats.
Les études les plus poussées ont été conduites en Suède dans une région forestière de 140 km2 gérée intensivement pour la production de bois depuis des siècles, (à l'exclusion d'une réserve de 250 ha). La gestion forestière pratiquée se caractérise par la conduite de peuplements de même âge avec régénération artificielle de pins ou d'épicéas, et par l'élimination systématique des essences non commerciales (les feuillus). Ceci a provoqué une diminution très forte des superficies d'habitats

favorables à la gélinotte qui sont actuellement réduits à 7% de la surface boisée ce qui explique les densités moyennes extrêmement faibles rencontrées (0,4 mâles/100 ha) (Aberg *et al.* 2003). Dans ces conditions, il est vraisemblable que le seuil d'abondance inférieur des feuillus nécessaire à l'alimentation des individus, soit souvent franchi localement. Ceci est probablement rarement le cas dans les forêts de montagnes exploitées plus extensivement en Europe occidentale. Ce seuil est d'ailleurs assez bas (minimum 1 % de feuillus (Swenson & Angelstam 1993), ou 5% (Aberg *et al.* 2003)). Dans le Jura suisse, une étude récente montre aussi que les sites fréquentés par la gélinotte en hiver sont significativement plus fournis en sorbiers et saules (Sachot *et al.* 2003). Ils sont cependant aussi plus fermés dans le sous-étage (moyenne de 27% de couvert résineux entre 1 et 8 m de hauteur), et plus ouvert dans la futaie (moins de 40% de recouvrement au-dessus de 8 m). Cette étude ne permet donc pas de hiérarchiser l'importance relative de la fermeture ou de la disponibilité alimentaire, ni de déterminer un seuil inférieur de disponibilité alimentaire hivernale.

L'analyse de ces travaux permet donc rarement de séparer ce qui relève de relations causales directes ou de liens entre les différentes caractéristiques favorables de la végétation.

Le fait que dans notre travail, la disponibilité alimentaire hivernale ait semblé d'importance secondaire, doit toutefois être relativisé. Ainsi, les gélinottes qui occupaient en hiver le secteur le plus pauvre en essences feuillues (secteur de la Peyronnière, voir annexe III) avaient un régime alimentaire très différent de celles occupant des secteurs plus riches de Fissac ou Sansenu (Hamelin 2004). Sur le site de la Peyronnière, le régime était dominé par le Raisin d'ours *Arctostaphylos uva-ursi*, qui n'est pas mentionné dans la littérature (Jacob 1988 b), suivi d'une grande diversité d'autres essences plus classiques (bouleau, noisetier …), ou plus rarement signalées (graine d'épicéa). Par contre, les régimes alimentaires analysés dans les deux autres sites (Fissac et Sansenu) étaient plus classiques avec le noisetier comme plante principale, suivi du hêtre, du bouleau, des sorbiers, du saule, du framboisier et des rosiers (Hamelin 2004).
Ainsi, il est vraisemblable que dans ce cas extrême de rareté des ressources alimentaires hivernales préférées, les gélinottes soient obligées de modifier leur comportement spatial et leur rythme d'activité pour subvenir à leur besoin. Le type de suivi réalisé (1 localisation par semaine en hiver, pas de mesure du rythme d'activité) ne nous aurait pas permis de le mettre éventuellement en évidence. De plus, compte tenu du faible pourcentage de territoires implantés dans ces habitats très pauvres en ressources alimentaires hivernales, il n'est pas possible de savoir quel serait l'effet sur une population entière contrainte d'occuper ce type d'habitat. On ne peut exclure un effet négatif sur les performances démographiques et donc sur les densités moyennes. Ce qui en retour pourrait augmenter la vulnérabilité à la prédation comme cela est supposé en Amérique du Nord pour les populations de Gélinotte huppée *Bonasa umbellus* occupant des secteurs dépourvus de Tremble *Populus tremuloides*, l'essence alimentaire préférée (Hewitt & Kirkpatrick 1996).

La disponibilité alimentaire pré-vernale

Dans notre travail, nous avons constaté que les gélinottes utilisaient activement, pendant une courte période printanière, certains saules particuliers pour s'alimenter de chatons mâles.
Le caractère anecdotique de ces observations ne nous a pas permis de documenter plus précisément l'importance de cette sélection alimentaire.

Toutefois, ce fait rejoint les considérations de Swenson (1995) sur l'importance de la présence d'une ressource alimentaire riche et accessible en période pré-vernale pour permettre un gain de poids rapide avant la ponte. En effet, la gélinotte des bois est une des espèce de Tétraonidés dont le poids de la ponte est le plus élevé, relativement à la masse corporelle (Swenson *et al.* 1994). L'état physiologique des femelles avant la ponte pourrait déterminer précocement la production de jeunes en contrôlant la qualité des œufs, qui influe sur la survie des poussins à l'éclosion (Dobony 2000). Le fait que le succès reproducteur soit influencé par le climat à cette époque et non pas à celle postérieure aux éclosions, milite en faveur de l'importance de cette période (Eiberle & Matter 1984, Swenson *et al.* 1994) [22].

Bien que de nombreuses études aient été publiées sur le régime alimentaire des gélinottes (Chapuis *et al.* 1986, Jacob 1988 a & b), les données concernant cette période critique sont peu nombreuses, soit que l'échantillonnage ait été insuffisant soit que des problèmes méthodologiques se posent (Borchtchevski 1994). En Suède, Swenson (1991 b) a montré que la Linaigrette *Eriophorum spe* était sélectionnée prioritairement avec d'autres plantes herbacées en croissance à cette période précédant la ponte. En ce qui concerne l'utilisation des chatons de saules, seule l'étude détaillée de Borchtchevski (1999) montre l'importance de cette essence pour les femelles dans une zone typique de la taïga russe, ce qui laisse supposer que le saule (ou le Tremble *Populus tremula* quand il est accessible) pourrait jouer un rôle important sur une grande partie de l'aire de répartition de la gélinotte. Il paraît assez surprenant que ce fait soit passé inaperçu dans l'important travail mené par Zbinden (1979) dans le Jura suisse, qui montre effectivement un changement de régime alimentaire en avril mais concentré sur les bourgeons de sorbier ou d'aubépine en voie de débourrement. Toutefois, dans d'autres secteurs du massif jurassien, une consommation régulière et importante de chatons de saule en mars-avril est connue (Schatt 1991, Schatt 1993).
En dehors des chatons ou bourgeons débourrant de saules ou d'autres arbustes feuillus, les gélinottes recherchent leur nourriture au sol dès qu'elle devient disponible. Selon les études, cette transition s'effectue dès la fonte de la neige ou plus tardivement (Borchtchevski 1999). Dans les régions où elles sont disponibles, les pousses de myrtilles ou les baies d'airelles rouges conservées par la couche de neige, constituent une alimentation très riche, généralement abondante et rapidement disponible à la fonte de la neige. Ces ressources étant absentes de la région étudiée, il est possible que la fin de l'hiver (mi-mars à la fin avril) constitue une période délicate pour cette population qui doit faire face à un accroissement de ses besoins alimentaires (en quantité et en qualité), alors que certaines ressources préférées au cours de l'hiver (chatons de noisetier) ne sont plus disponibles et que celles utilisées en été (inflorescences, graines, et feuilles des nombreuses espèces de la strate herbacée) ne le sont pas encore.
Dans ces conditions, la présence de saule (ou de tremble) pourrait être considérée comme une ressource-clef dans les régions montagnardes dépourvues de myrtilles, potentiellement "limitante" du fait de sa rareté et de sa distribution hétérogène.

[22] mais voir Desbrosses (1983) qui trouve une influence négative de la pluviométrie de juin dans le Jura.

L'habitat des nichées

La description des habitats utilisés par les nichées dans cette étude, montre que les micro-sites avec une strate herbacée développée sont recherchés.
Cette préférence pour la strate herbacée s'explique par le régime alimentaire des poussins qui est composé d'une part importante d'insectes, notamment pendant leur première semaine de vie (Bergmann *et al.* 1982), à l'instar des autres espèces de gallinacés (Savory 1989). Ces exigences impliquent une recherche de milieux suffisamment ouverts et ensoleillés pour permettre le développement d'une entomofaune abondante et diversifiée (fourmis, pucerons, homoptères, chenilles de lépidoptères…). Par la suite, le régime se tourne vers une alimentation végétale à base de plantes herbacée ou d'éricacées qui implique encore la sélection de forêts suffisamment claires.
Toutefois, contrairement à d'autres espèces de Tétraonidés (Ménoni 1991), les nichées s'éloignent peu du couvert protecteur des arbres ou des arbustes et les prairies ne peuvent donc pas être utilisées à plus d'une dizaine de mètres de la lisière forestière (obs. pers.). Un couvert minimal apporté par les arbustes feuillus ou résineux semble donc indispensable.

Cependant, nous n'avons pas pu trouver de lien entre le niveau d'abondance des cinq populations échantillonnées et la couverture herbacée. Ceci suggère que l'habitat des nichées est rarement limitant dans les conditions communément rencontrées dans les forêts de montagne, dès qu'un espace suffisant est pris en compte.
De plus, la télémétrie des nichées sur notre zone d'étude a montré que leurs domaines vitaux sont indépendants des domaines occupés le restant de l'année par les femelles et que leurs déplacements pouvaient les conduire à plusieurs centaines de mètres à la recherche de secteurs favorables (maximum de 2 km sur notre site d'étude, voir annexe IV). Par ailleurs, rien n'indique un comportement territorial des nichées (observations occasionnelles de nichées à quelques dizaines de mètres l'une de l'autre). Ces comportements concourent à rendre accessibles des habitats de relativement faibles superficies et éventuellement éloignés des territoires des femelles. Une compétition forte pour ces espaces semble donc peu probable, d'autant plus que les pertes de pontes limitent généralement fortement le nombre de nichées en été.

En Europe occidentale, la sélection de l'habitat par les nichées de gélinottes a été relativement peu étudiée. Dans les Alpes italiennes, De Franceschi & Bottazzo (1995) ont décrit l'habitat de 25 secteurs à nichées et l'ont comparé à 25 sites inoccupés. Les futaies résineuses claires avec une strate arbustive diversifiée et une forte couverture herbacée sont les habitats préférés. Les lisières avec des prairies ou les structures linéaires ouvertes dans des peuplements denses sont aussi fréquentées. La variable-clef est dans ce cas le degré d'ouverture de la futaie qui doit être suffisamment claire pour permettre à la lumière d'arriver au sol. Desbrosses (1997) dans le Jura français, associe aussi les milieux à nichées avec des futaies claires à fort couvert herbacé. Il note aussi que les nichées fréquentent régulièrement des pré-bois très clairs qui sont plutôt délaissés par les mâles au printemps.

En Scandinavie, le couvert au sol recherché en priorité par les nichées de Tétraonidés est la myrtille (Borset & Krafft 1973, Storaas & Wegge 1987, Storch 1994) qui abrite à la fois de nombreux insectes consommés par les poussins de Tétraonidés (Kastdalen & Wegge 1985), et qui est ensuite

une nourriture recherchée des Tétraonidés adultes dont la Gélinotte des bois (Ahnlund & Helander 1975, Ivanter 1962). La recherche d'un fort couvert de myrtille peut alors conduire les nichées de gélinottes dans des zones plus ouvertes dans le sous-étage et donc moins sécurisantes pour les oiseaux (Danielsen 1990).
Le fait que ces auteurs (Danielsen 1990, Desbrosses 1997) aient remarqué la fréquentation régulière par les nichées de secteurs moins sécurisants que ceux occupés habituellement mais offrant des ressources alimentaires abondantes, suggère le caractère prioritaire de la recherche de nourriture à ce moment de l'année.
Chez une espèce proche, la Gélinotte huppée, la couverture herbacée est, avec le couvert ligneux, aussi considérée comme un élément-clef de l'habitat des nichées (Haulton *et al.* 2003). Ces caractéristiques sont prises en compte dans la gestion des habitats (Hollifield & Dimmick 1995) et dans l'élaboration de modèle d'habitat pour cette espèce (Doan *et al.* 1997).

Importance de la myrtille dans la qualité des habitats à gélinottes

Bien que régulièrement consommées en absence de neige en Europe occidentale (Jacob 1988 a & b, Zbinden 1979), la myrtille ne semblent pas revêtir une importance aussi déterminante que pour le Grand-tétras (Koch 1978). Les fortes densités de gélinotte trouvées dans les Alpes de Haute Provence alors que la myrtille est totalement absente des habitats fréquentés, confirment ce point.

Hiérarchie des caractéristiques-clefs de l'habitat

D'une façon générale, il apparaît difficile de séparer l'importance respective des 4 ressources identifiées comme potentiellement déterminante de la taille des populations (structure du sous-étage, disponibilité alimentaire hivernale, pré-vernale et habitat des nichées).
En effet, ces quatre ressources sont généralement liées spatialement dans le contexte des forêts montagnardes d'Europe occidentale, car elles sont toutes dépendantes de la présence d'une futaie assez ouverte pour permettre à suffisamment de lumière d'atteindre le sol.

Corrélation spatiale entre ressource alimentaire hivernale et degré de fermeture du couvert.

Ces deux paramètres sont souvent liés car les arbustes feuillus consommés en hiver sont généralement des essences forestières pionnières ayant besoin de lumière pour se régénérer, ce qui, simultanément, permet l'installation d'une régénération résineuse abondante ou d'arbres plus âgés poussant en croissance libre et conservant ainsi des branches vertes jusqu'au sol.
Le Hêtre *Fagus sylvatica* fait cependant exception car, bien que régulièrement consommé en hiver (Hamelin 2004, Jacob 1988 a), il est qualifié d'essence d'ombre. Cette essence est régulièrement consommée mais n'est pas sélectionnée en priorité (Schatt 1991, Schatt 1993). Il est probable que du fait de son abondance dans certaines forêts de montagnes d'Europe occidentale, il constitue une nourriture facilement accessible mais à la qualité insuffisante pour constituer la nourriture de base en hiver. D'ailleurs, sa seule présence en abondance n'est pas suffisante pour permettre le maintien d'une population dense de gélinotte (le massif de la Pinée, le plus pauvre en gélinotte dans notre travail, est justement celui où l'abondance du hêtre est la plus grande).

Corrélation spatiale entre habitat des nichées et degré de fermeture du couvert.

A l'échelle d'un massif forestier de plusieurs centaines d'ha, un couvert important du sous-étage provoqué par une abondante régénération et/ou la présence d'arbres bas branchus, n'est possible que si une quantité suffisante de lumière arrive au sol, permettant ainsi le développement concomitant de la strate herbacée.
Ce lien est particulièrement net dans certains massifs forestiers où la gélinotte se cantonne à proximité de clairières qui témoignent d'une activité agricole passée (De Franceschi 1994) ou actuelle (pré-bois pâturés par des bovins) (Mulhauser *et al.* 2003). Dans ce cas, l'existence d'une ouverture permet la succession forestière de se mettre en place, générant dans les environs de la clairière, un habitat favorable pour tous les stades du cycle (ourlet forestier dense avec essences feuillues). Ceci explique pourquoi la gélinotte est parfois considérée comme une espèce de lisière (Desbrosses 1983), bien qu'à notre sens, ce terme prête à confusion si l'on restreint le sens du mot à la limite bois/pré, alors qu'il faut étendre le concept aux lisières intra-forestières.

Au vu de nos résultats et des considérations précédentes, nous émettons l'hypothèse que le facteur sécurité, représenté dans ce travail par le couvert résineux du sous-étage, doit être considéré comme le facteur limitant principal pour la gélinotte, que ce soit au niveau individuel ou au niveau de la population.
Un autre argument, qui milite fortement pour le caractère prioritaire du couvert par rapport à la disponibilité alimentaire, est la dépendance exclusive de la gélinotte pour les formations buissonnantes jeunes dans les boisements feuillus purs de plaine. Dans ces habitats, la plupart des auteurs associent la présence de la gélinotte aux formations jeunes du taillis géré par courte révolution (30 ans) (Bergmann & Klaus 1994, Erasmy & Kremer 1991, Ledant & Devillers 1991, Sieux & Delvingt 1997). Ces habitats associent aussi la présence des essences alimentaires favorisées par les mises en lumière succédant aux coupes (noisetier, bouleau, charme) et la fermeture du sous-étage permise par la forte densité des tiges. Cependant, lors du vieillissement du taillis, les propriétés de protection du couvert diminuent beaucoup plus vite avec la diminution de la densité des tiges (dès l'âge de 40 ans dans les stations riches), que les ressources alimentaires qui subsistent plus longtemps (par exemple le charme et le bouleau qui peuvent passer à la futaie). Dans ces habitats, ce changement de structure par vieillissement n'est pas compensé par les résineux qui, même dans les peuplements plus âgés, gardent un couvert protecteur tant que des branches basses subsistent. Ainsi, le changement de mode de gestion au cours des 50 dernières années qui a conduit à la disparition du taillis au profit de la futaie (Magnani 1993) est considéré comme la raison principale de la disparition des forêts de plaine d'Europe occidentale (Bergmann & Klaus 1994). En dehors de ces taillis, les habitats favorables de plaine sont associés à des conditions édaphiques particulières, soit humides (cas des forêts alluviales de la plaine de Saône (Desbrosses 1997), soit sèche (cas des chênaies buissonnantes sur corniche calcaire). Dans les deux cas, le point commun de ces habitats réside dans un encombrement important du sous-étage par les branches et tiges feuillus, parallèlement à la présence des essences alimentaires (aulne, bouleau ou noisetier, alisier). Le maintien parfois observé de l'espèce dans ces stations pauvres peut ainsi être relié à la persistance du couvert protecteur du fait d'une croissance plus lente de la végétation (Sieux & Delvingt 1997).

Ainsi, nous faisons l'hypothèse que la disparition de l'espèce des forêts de plaine est essentiellement la conséquence d'une baisse de la survie adulte provoquée par la diminution des propriétés protectrices du couvert, notamment à la mauvaise saison. Cette baisse de la survie exclurait à terme la présence permanente de l'espèce dans les taillis vieillis ou les taillis sous futaies trop claires dans le sous-étage. L'espèce ne trouverait alors des conditions de vie adéquates que dans certains habitats marginaux, de superficies trop réduites et à la répartition trop fragmentée, pour permettre le maintien à long terme d'une population viable.

Chapitre V
Densité locale, capacité d'accueil et régulation endogène de la population de gélinotte sur le site d'étude des Monges.

I – Introduction

La compréhension du fonctionnement démographique d'une population nécessite l'identification des facteurs responsables de l'évolution des effectifs dans le temps.
Ces facteurs peuvent être classés en fonction de 3 critères principaux :

Premier critère : il prend en compte le caractère interne ou externe du facteur. On reconnaît alors :

- les facteurs intrinsèques de nature comportementale ou sociale (territorialité, dominance) qui permettent une autorégulation de la population,
- les facteurs extrinsèques avec :
    - les contraintes issues des niveaux trophiques équivalents ou supérieurs (compétition inter-spécifique, parasitisme, prédation),
    - les contraintes issues des ressources (ressources nécessaires à l'accomplissement du cycle vital : nourriture, site de reproduction, abri etc…) (Lack 1954).

Deuxième critère : il est basé sur la nature de l'effet du facteur sur les changements d'effectifs
On peut reconnaître deux types d'effets :

- Un effet régulateur. Il concerne les facteurs dont l'effet est dépendant de la densité de la population. L'effet régulateur peut ainsi être défini comme le mécanisme qui augmente le taux de multiplication quand la population diminue ou, au contraire, abaisse le taux de multiplication quand la population augmente.
- Un effet limitant. Il concerne les facteurs qui abaissent le taux de multiplication quelle que soit la densité de la population.

Troisième critère : les facteurs peuvent être classés en fonction de leur impact immédiat ou ultime (Hilden 1965) :

- Les facteurs immédiats ("*proximate factor*") sont la cause immédiate de la variation d'un paramètre démographique.
- Les facteurs indirects (facteur de contrôle ou "*ultimate factor*") exercent leur action sur des pas de temps longs et contribuent à la formation dans la population de caractéristiques adaptatives fixées génétiquement. Ces facteurs contrôlent ainsi indirectement les conditions dans lesquelles les facteurs immédiats exercent leur effet.

Dans les faits, selon la façon dont le problème est abordé (essentiellement, selon l'échelle spatio-temporelle de l'étude) et selon les propriétés particulières du système population-environnement étudié, un facteur pourra être considéré comme ayant un impact régulateur ou limitant, et comme ayant un impact immédiat ou indirect sur la dynamique de la population [23].

Parmi les facteurs potentiels ayant un impact sur la dynamique de la population de Gélinotte, les facteurs extrinsèques sont abordés ailleurs : la prédation au chapitre III, la qualité de l'habitat et la disponibilité des ressources au chapitre IV.

Dans ce chapitre nous voulons aborder le rôle éventuel des facteurs internes de nature comportementale dans la dynamique des populations de gélinotte, en présentant deux points importants :

1. **Le rôle des facteurs comportementaux dans la détermination d'un seuil de densité maximale pour un habitat donné,**

   Nous allons chercher à montrer :

   - Au niveau individuel, qu'il existe des comportements agonistiques intra-sexuels chez la Gélinotte des bois liés à la défense d'un territoire. L'existence d'une exclusion spatiale directe (compétition par interférence) entre individus du même sexe doit pouvoir être révélée, d'une part par la réaction des individus face à la présence d'un intrus et, d'autre part, par des changements de l'occupation de l'espace des individus en réponse à des changements de la compétition intra-spécifique.

   - Au niveau de la population, que la densité dans le site d'étude est proche de la capacité d'accueil du milieu, et que la population est régulée par le biais du comportement territorial. L'existence d'une régulation des effectifs d'une population par le biais du comportement territorial peut être révélée par les points suivants (Newton 1991) :

   1. Stabilité de la taille et de la distribution spatiale dans le temps des territoires.
   2. Espacement régulier des territoires en milieu homogène.

[23] Prenons comme exemple, la prédation qui est un des facteurs-clefs de la dynamique des populations de gélinotte (voir Chapitre III). Ce facteur est classé dans les facteurs extrinsèques selon le critère I. Selon le critère II, son impact peut selon les circonstances être régulateur (voir impact de la prédation de l'autour en Scandinavie, Chapitre III) ou limitant si le taux de prédation est parfaitement indépendant des densités locales de gélinotte. Une situation de ce type peut être rencontrée quand le ou les prédateurs de la gélinotte sont des espèces généralistes dont la présence dans l'habitat de la gélinotte est sans lien avec l'abondance locale de l'espèce. Ce mécanisme pourrait être impliqué, par exemple, dans le déclin de la gélinotte au Japon, attribué à une augmentation de la population de renard (Fujimaki 2000). Enfin selon le critère III, la prédation est évidemment la cause immédiate de la mort de la plupart des gélinottes. Cependant, la prédation peut aussi être considérée comme un facteur "ultime" car elle contrôle indirectement la sélection de l'habitat (chapitre IV). En effet les habitats occupés sont non seulement des habitats abritant les ressources alimentaires et des sites de nidification mais aussi ceux que la gélinotte "perçoit" comme potentiellement les plus sécurisants. Cette différence dans l'appréciation de la nature "immédiate" ou "ultime" de l'impact de la prédation dépend finalement de l'échelle spatio-temporelle et du niveau d'organisation dans lesquels se situe l'observateur (niveau de l'individu sur des échelles spatio-temporelles "fines" pour les facteurs directs ou niveau de la population à des échelles spatio-temporelles plus "larges" pour les facteurs de contrôle).

3. Existence d'un surplus d'individus, non reproducteurs et non cantonnés.
4. Retour à la densité antérieure après l'élimination de la population.

Les conditions ne sont pas réunies dans ce travail pour aborder les deux derniers points, nous pouvons cependant documenter les deux premiers points qui ont trait à la répartition et à la stabilité spatio-temporelle des territoires.

2. La nature des ressources potentiellement défendues.

Nous chercherons a montrer quelles sont les ressources potentiellement défendues et de quelles façons elles contrôlent la capacité d'accueil par le biais du comportement territorial.

Les conséquences de ces comportements territoriaux et du niveau de saturation de la population sur la propension des jeunes à se disperser et donc à coloniser de nouveaux territoires, seront abordées dans la discussion.

II - Matériels et méthodes.

Niveau individuel.

- *Mise en évidence de comportements agressifs en réaction à la présence d'un intrus de même sexe.*

Les possibilités d'observations directes de la gélinotte sont rares et la probabilité d'observer des comportements peu fréquents comme des combats ou des poursuites, encore plus faible. Cependant, nous relatons ici quelques observations occasionnelles d'individus en interactions agressives réalisées lors des campagnes de captures sur le site des Monges, ainsi que certaines observations plus anciennes réalisées dans le massif jurassien afin de compléter ces propos.

- *Mise en évidence de réactions agressives des individus lors de l'imitation de leur chant.*

Les captures effectuées dans le site des Monges ayant été réalisées en attirant les oiseaux grâce à l'imitation du chant du mâle ou de la femelle, nous réalisons ici une analyse comparative de la réaction des deux sexes à l'imitation de leur chant.

- *Variation de la taille du territoire après changement du voisinage.*

Nous présentons ici un cas de changement de comportement spatial d'un mâle équipé et cantonné, suite à la disparition de son voisin (Massif de Fissac).

Niveau de la population

- *Répartition spatiale des territoires.*

Une cartographie des territoires a été réalisée à partir de deux types de données :

- le suivi des gélinottes équipées d'émetteurs,
- la compilation des observations des gélinottes non équipées, réalisées lors des campagnes de captures.

La zone décrite concerne le massif de Fissac-Peyronnière du massif des Monges (communes de Seyne et Auzet) sur une superficie d'environ 315 ha entre 1999 et 2002.

L'estimation de la densité printanière est basée sur une synthèse de l'ensemble des données récoltées pendant les mois de mars et avril de ces 4 années.
Le terme domaine vital est utilisé pour décrire la partie d'espace utilisée par un animal pendant une unité de temps donnée (saison ou année). Le terme territoire concerne la partie du domaine vital qui est activement défendue contre les individus de même sexe (Brown & Orians 1970, Burt 1943). Cette partie n'est pas strictement connue, mais les résultats présentés ici renforcent l'idée que la notion de territoire convient au comportement spatial de la gélinotte. Le terme centre d'activité ("*core area*") concerne la partie du domaine vital la plus intensément utilisée. Par convention, il est ici attribué à la zone délimitée par le polygone kernel de 50% de probabilité de présence.

Les distances entre les centre des territoires de gélinottes les plus proches ont été mesurées. Deux territoires ont été considérés comme voisins quand les limites des domaines vitaux printaniers (15 mars - 15 juin) (95% kernel) se touchaient ou se recouvraient partiellement. La présence de mâles célibataires non cantonnés n'est pas prise en compte dans ce calcul. Les territoires correspondent donc généralement à des couples bien que certains puissent être occupés certaines années par un mâle solitaire après la perte de la femelle. Le centre du territoire correspond au centre de gravité des centres d'activité. Les territoires voisins des gélinottes (mâles ou femelles) suivies pendant le printemps d'une même année ont été utilisés en priorité. Quand les données simultanées manquaient, la distance a été mesurée entre le centre de deux territoires voisins obtenus à une ou deux années d'intervalle. Dans ce cas, des observations d'oiseaux non équipés ont permis de vérifier que la plupart des territoires identifiés au moins une année par le suivi d'oiseaux équipés, étaient occupés chaque année. Enfin certains territoires (symbolisés par un cercle sur la figure V-2) n'ont été caractérisés que par la répétition d'observations au cours des 4 années de suivi sans qu'aucune gélinotte n'ait pu être capturée et suivie dans ces territoires
Le test du plus proche voisin (*Nearest Neighbor Analysis Test*) disponible sur le logiciel "*Animal Movement* " (Hooge & Eichenlaub 1997) a été utilisé pour analyser la distribution spatiale des territoires et tester si elle s'écarte d'une distribution aléatoire. Le coefficient R donne une indication du type de distribution : $R < 1$ distribution agrégative, $R \approx 1$ distribution aléatoire et $R > 1$ distribution homogène.

- Stabilité inter-annuelle de l'organisation spatiale des territoires
Cet aspect a été abordé en étudiant les changements de position des domaines vitaux des gélinottes équipées d'émetteurs d'une année sur l'autre soit par une même animal, soit par un individu différent après remplacement de l'occupant précédent. Pour montrer la stabilité inter-annuelle du positionnement des territoires (au sens de la Fig. V-2), nous avons comparé par le test de Mann-Whitney, les distances entre les centres de gravité des domaines vitaux successivement implantés à un an d'intervalle dans le même territoire, avec les distances des centres de gravité des domaines vitaux voisins occupés simultanément.

- Nature des ressources potentiellement défendues
La disponibilité alimentaire hivernale a été quantifiée par le recouvrement des framboisiers et le nombre d'arbustes feuillus présents par relevés. La disponibilité alimentaire estivale par le

recouvrement de la strate herbacée, le niveau de sécurité de l'habitat par le couvert des résineux en dessous de 7 m de hauteur (voir annexe III).
L'identification des variables d'habitat pouvant influencer le comportement spatial a été réalisée en comparant la végétation des deux parties Nord et Sud du massif de Fissac-Peyronnière qui se différencient par des densités de gélinotte différentes. Le test de Mann-Whitney a été utilisé pour comparer les distances entre territoires voisins des deux zones. Les différences entre valeurs moyennes des variables de végétation des deux zones ont été comparées par le test t de Welch pour variances inégales.

III - Résultats

III. 1 - Niveau individuel, comportement d'exclusion territoriale entre individus du même sexe.

III. 1.a - Comportement agressif en réaction à la présence d'un intrus de même sexe.

Lors des campagnes de captures nous avons pu réaliser deux observations directes de gélinottes en interactions agressives.

- Le 12 octobre 1998, observation brève de 2 individus de sexe indéterminé qui se battent sur une piste forestière (saut battu face à face avec coups de bec). Dérangés par la voiture, ils partent ensemble en piétant.
- Le 19 mars 2000, un mâle manifestement seul, attiré par l'imitation du chant femelle, vient se percher à côté de l'affût. Il reste silencieux pendant qu'un couple se rapproche en chantant. Arrivé à proximité, le mâle apparié voit l'autre mâle et l'attaque directement en vol, ils disparaissent rapidement dans le sous-bois. La femelle, toujours attirée par l'imitation de son chant, survole le filet en criant, puis se prend dans le filet quelques minutes plus tard.

Nous disposons de 3 observations indirectes déduites de l'observation de traces dans la neige et d'une observation directe réalisée lors du suivi de gélinottes équipées d'émetteurs (Montadert 1995) réalisé dans le massif jurassien (département du Doubs, commune des Verrières de Joux).

- Le 18 février 1993. Un couple (mâle équipé d'un émetteur) est en train de se nourrir perché dans un noisetier. Le mâle répond au chant d'un autre mâle présent sur son territoire qui finit par s'approcher et se percher à proximité de la poule. Le mâle équipé, attaque ce mâle et il s'ensuit une poursuite dans les branches et la fuite de l'intrus.
- Le 28 mars 1994. Traces d'un combat entre 2 oiseaux, en lisière d'une pâture avec quelques plumes au sol.
- Le 15 avril 1994. Traces d'un couple qui part à pied de son territoire et va rencontrer le couple voisin après un trajet au sol d'environ 150 m. Il s'ensuit un combat au sol constaté par la présence d'une zone piétinée avec traces d'ailes sur quelques m^2, accompagné de quelques plumes.
- Le 19 février 2003 : traces d'un couple qui est rejoint en vol par au moins une autre gélinotte ce qui provoque un combat dans une clairière (présence d'une zone piétinée sur 5-6 m^2 avec nombreuses plumes de corps). L'intrus repart en vol, le couple à pattes.

III. 1.b - Réactions agressives des gélinottes à l'imitation de leurs chants.

L'utilisation systématique du rappel et le stationnement prolongé dans un affût sur les différents emplacements de capture (minimum 1/2 h et jusqu'à 3h1/2) ont permis de noter le type de comportement des mâles et des femelles suite à l'imitation de leur chant.
344 contacts de gélinottes ont été obtenus lors des tentatives de captures au filet au printemps et en automne entre 1998 et 2001 dans le site d'étude des Monges.

Le nombre de contacts obtenus est similaire entre les deux saisons (Tab. V-1). Lors du rappel, les mâles sont nettement plus souvent observés (75% du total des contacts) que les femelles (25%) alors qu'il y a approximativement 44% de femelles dans la population au printemps (voir publication C, chapitre III). Ceci indique une agressivité beaucoup plus forte des mâles qui réagissent plus fréquemment à l'imitation de leur chant, ce qui les rend plus faciles à détecter que les poules. Le détail des comportements des mâles et des femelles en réaction au rappel est présentée dans le tableau V-1.

Tableau V-1 : Réactions des mâles et des femelles lors du rappel, obtenues pendant les tentatives de capture entre 1998 et 2001 sur le site d'étude des Monges.

	Mâle		Femelle	
	Printemps	Automne	Printemps	Automne
Nb. de contacts	113	144	43	44
Se rapproche	63 (56%)	95 (66%)	36 (84 %)	32 (73%)
Ne bouge pas	50	49	7	12
Chante	101 (89%)	107 (74%)	32 (74%)	29 (66%)
Ne chante pas	12	37	11	15

Le comportement d'approche de l'observateur chez les mâles ne diffère pas d'une saison à l'autre ($\chi2 = 2.38$, $p = 0.12$). Par contre, la réaction par le chant est plus importante au printemps qu'à l'automne ($\chi2 = 8.38$, $p = 0.04$). Pour les femelles il n'y a pas de différence de comportements entre les saisons que ce soit pour l'approche de l'observateur ($\chi2 = 0.97$, $p = 0.32$) ou pour le chant ($\chi2 = 0.40$, $p = 0.52$).
Outre une moindre réactivité des poules, quelques différences de comportements sont sensibles entre les deux sexes. Toutes saisons confondues et pour un sexe donné, la proportion d'individus qui se rapprochent et viennent au contact de l'observateur, est plus faible chez les mâles que chez les femelles ($\chi2 = 7.3$, $p = 0.007$). Il y a une différence significative de réaction au chant qui est plus fréquent chez les mâles que chez les femelles au printemps ($\chi2 = 4.41$, $p = 0.04$), mais il n'y a pas de différence à l'automne ($\chi2 = 0.40$, $p = 0.52$).
Ainsi, les contacts avec les poules sont plus rares parce qu'elles réagissent plus rarement que les mâles à l'appeau en chantant et ne sont bien souvent détectées que par leur approche de l'observateur. Les cris particuliers très différents du chant proprement dit, qu'elles émettent parfois lors de ces approches, n'ont pas été pris en compte dans ces statistiques.

Le tableau V-2 présente l'ensemble des contacts au chant obtenus lors des campagnes de terrain (pendant ou en dehors des tentatives de capture proprement dites). Le chant des mâles est plus régulièrement entendu au printemps et le chant spontané (37% des chants mâles) est aussi plus régulier au printemps qu'en automne ($\chi 2 = 5.18$, $p = 0.02$). Le chant spontané des femelles est exceptionnel (6% du total des chants femelles entendus).

Tableau V-2 : Ensemble des contacts au chant obtenus entre 1998 et 2001 pour les gélinottes mâles et femelles spontanément ou suite à une stimulation à l'appeau.

	Chants provoqués par le rappel			Chants spontanés		
	Printemps	Automne	Total	Printemps	Automne	Total
Mâle	173	147	320	120	65	185
Femelle	36	31	67	2	2	4

III. 1.c - Changement de comportement spatial suite à la disparition d'un voisin.

Au printemps 2001, nous avons suivi simultanément deux mâles voisins équipés d'émetteurs, l'un adulte (> 1 an) célibataire (mâle "Erogène"), l'autre subadulte (né le printemps précédent) (mâle "Epsilon") et apparié avec une poule non équipée.
Le suivi de ces 2 mâles et quelques observations directes, montrent que le mâle célibataire a empiété régulièrement sur le territoire du mâle voisin "Epsilon" au début du printemps, en se tenant à proximité immédiate de la poule de "Epsilon" alors que ce dernier ne sortait pas de son domaine. Le 14 avril, le mâle "Erogène" réussit à faire venir la poule sur son territoire ce qui entraîne le mâle "Epsilon" à sa suite. Le 17 avril, "Epsilon" est tué dans le domaine du mâle "Erogène" à la suite de quoi, le mâle "Erogène" occupe les deux domaines vitaux jusqu'à la fin de l'été suivant. En automne, ce mâle restreint à nouveau l'essentiel de son temps à son domaine d'origine. Les différentes étapes de ces événements sont illustrées dans la figure V-1.

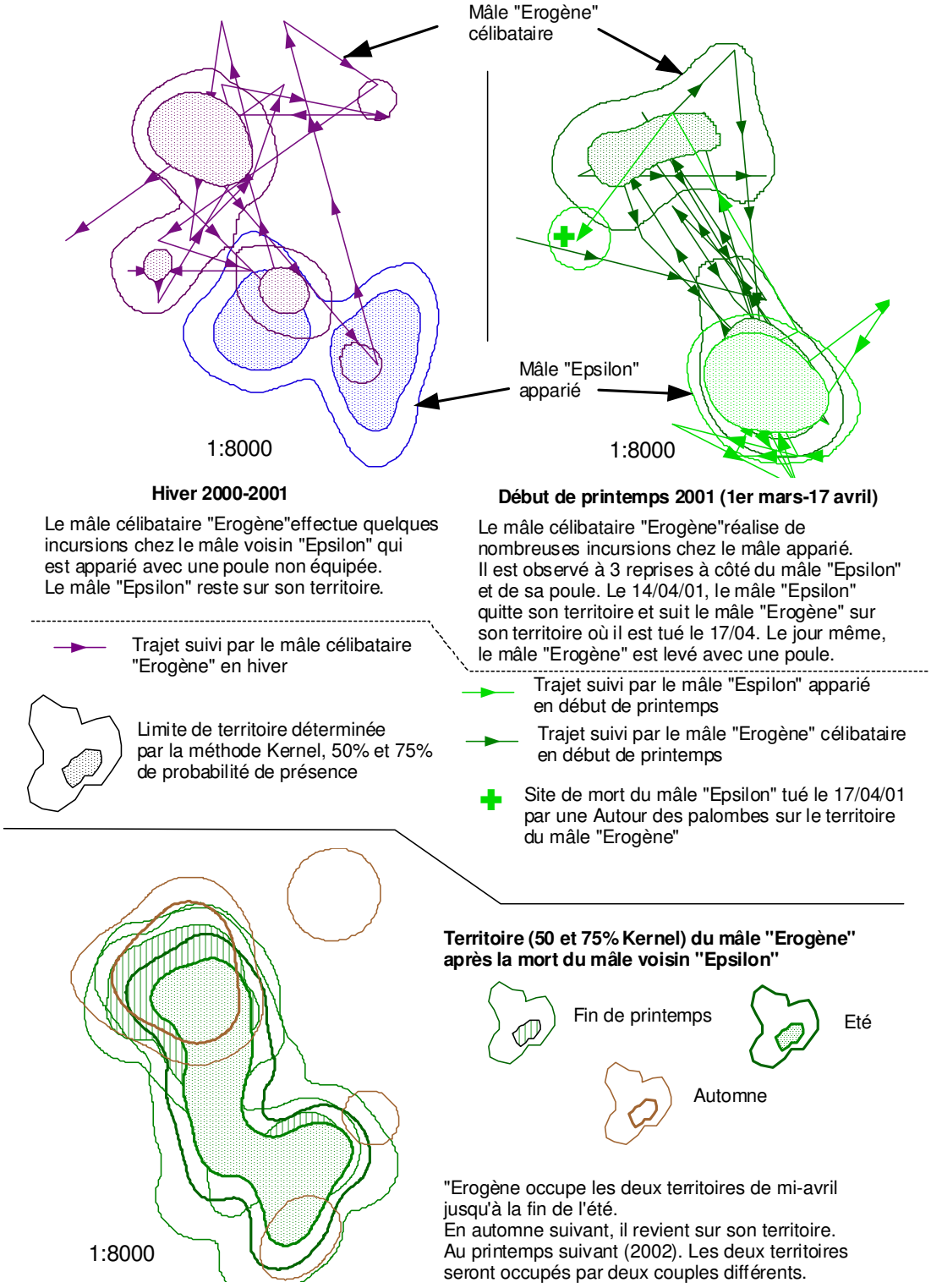


Figure V-1 : Evolution du comportement spatial d'un mâle célibataire après la mort d'un mâle voisin.

III. 2 - Niveau de la population, organisation spatiale des territoires.

III. 2. a - Régularité de la répartition spatiale

La cartographie des territoires (Fig. V-2) positionne entre 22 et 25 territoires sur une superficie de 325 ha sur le massif de Fissac-Peyronnière, soit une densité de 6.8 - 7.6 couples au 100 ha.

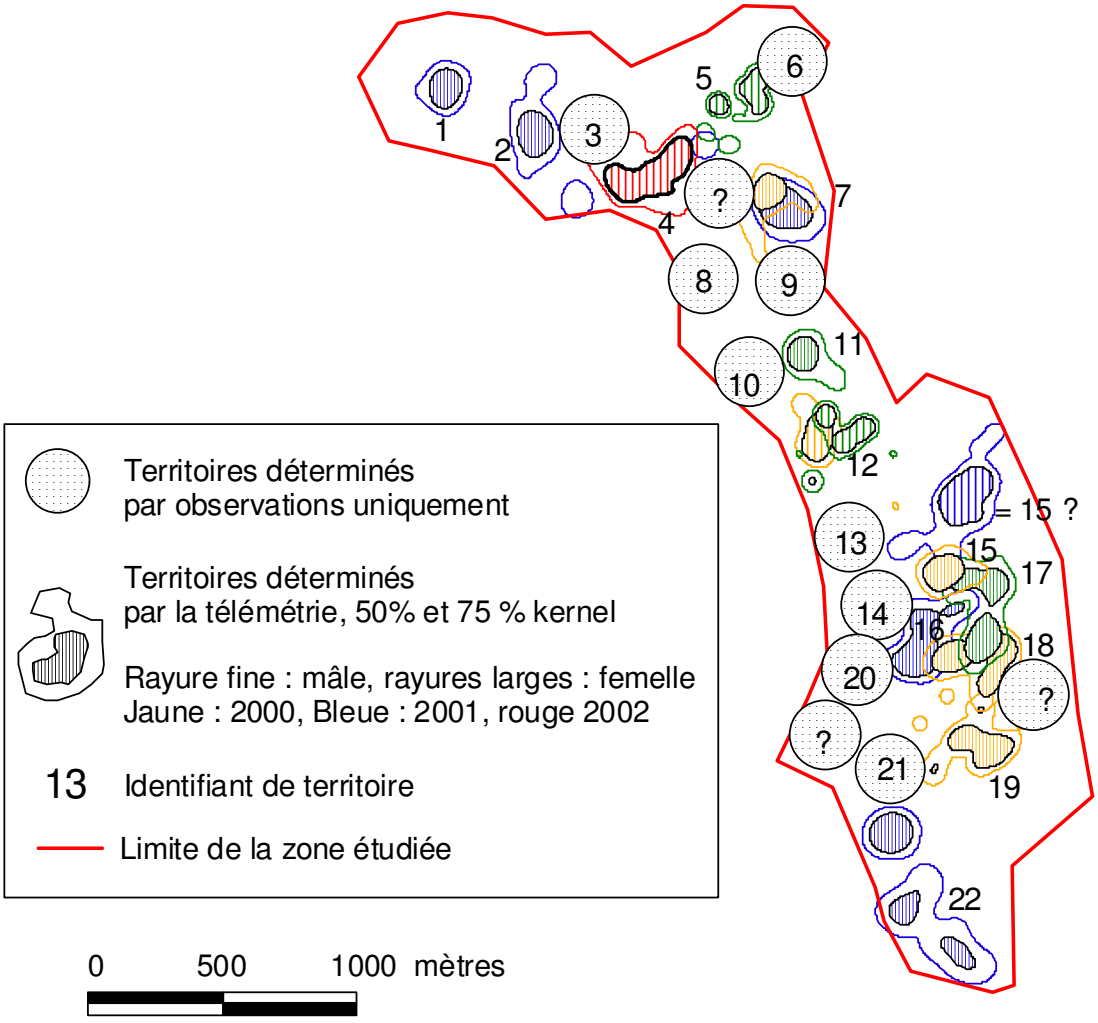


Figure V-2 : Organisation spatiale des territoires au printemps de la gélinotte dans le massif de Fissac (04). Compilation des observations de 1999 à 2002.

Chaque territoire est représenté selon le cas : par un cercle quand aucun oiseau n'a été équipé sur ce site, ou par un polygone, quand un oiseau a été suivi pendant au moins un printemps entre 1999 et 2002. Pour la lisibilité du graphique, seul un domaine vital de gélinotte équipée a été dessiné pour chaque territoire (ainsi les oiseaux suivis au printemps 1999, ne sont pas représentés car par la suite, d'autres données ont été obtenues sur ces mêmes territoires, les années suivantes).

Les distances mesurées entre territoires printaniers voisins occupés la même année par des gélinottes équipées d'émetteurs (territoires simultanés) sont comparables à celles mesurées entre les territoires voisins identifiés uniquement par l'observation ou entre territoires voisins de gélinottes suivies par télémétrie lors d'années différentes (Test Mann-Whitney, Z' = -0.065, P = 0.95). Nous avons donc regroupé ces données (Tab. V-3).

Tableau V-3 : Distances entre territoires voisins de gélinottes au printemps dans le Massif de Fissac-Peyronnière (superficie prise en compte 325 ha).

	Distance entre territoires simultanés de gélinottes équipées d'émetteurs	Distance entre territoires déterminés par observations ou par suivis non simultanés d'oiseaux équipés	Distances entre territoires de l'ensemble des territoires identifiés
Moyenne ± SE (n)	325 m ± 105.3 (8)	324 m ± 79.9 (15)	324 m ± 87.2 (23)
Médiane	322 m	307 m	307 m
Min. - max.	202 m - 507 m	233 m - 493 m	202 m - 507 m

L'organisation spatiale des territoires est significativement différente d'une répartition aléatoire. Les territoires sont répartis régulièrement à l'intérieur du secteur étudié (Test du plus proche voisin, R = 1.506, Z = 4.84, P = 0.01).

III. 2. b - Recouvrement des domaines vitaux entre territoires voisins

Au printemps, les domaines vitaux des mâles voisins se chevauchent partiellement (Tab.V-4), mais les centres d'activité (contours kernel 50%) ne se chevauchent pas (Fig. V-3).

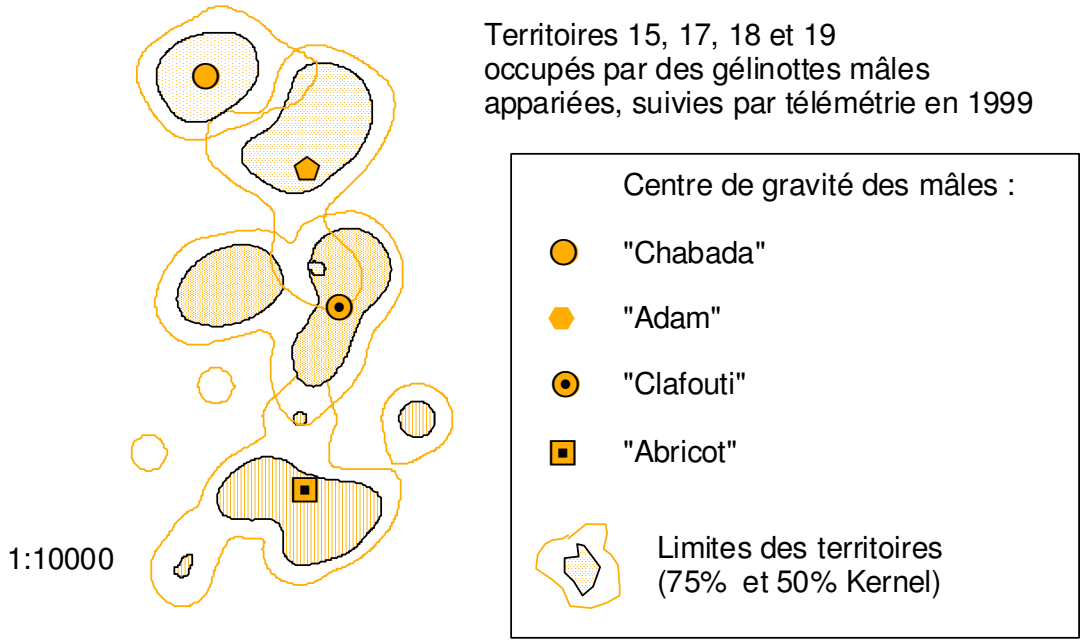


Figure V-3 : Exemple d'organisation spatiale des territoires voisins de mâles de gélinottes équipées d'émetteurs le même printemps.

Si l'on exclut, le dernier "couple" de voisins "epsilon-érogène" dont le cas particulier est exposé plus haut, la moyenne des pourcentages de recouvrement est de 19% entre deux territoires voisins. Cette valeur ne représente qu'une fraction de la zone chevauchante pour un domaine vital donné car la plupart des individus cantonnés ont entre 2 et 4 voisins. La prise en compte de tous les territoires contigus aurait ainsi donné une valeur de recouvrement bien supérieure.

Tableau V-4 : Recouvrement (ha) des domaines printaniers de mâles cantonnés voisins mesurés par les polygones convexes.

	Surface de recouvrement	Surface territoire mâle 1	Surface territoire mâle 2	% du territoire mâle 1 recouvert par mâle 2	% du territoire mâle 2 recouvert par mâle 1
chabada-adam	1,9	8,6	7,9	22%	25%
clafouti-adam	1,6	11,6	7,9	13%	20%
clafouti-abricot	1,0	11,6	8,9	9%	12%
aérosol-cachou	6,4	10,3	29,0	63%	22%
cachou-diabolo	2,4	29,0	8,1	8%	29%
ellison-evariste	0,2	18,1	6,3	1%	2%
espilon-erogène	8,9	15,1	11,8	59%	76%

III. 2. c - Stabilité inter-annuelle des territoires

Certains territoires ont été occupés plusieurs printemps d'affilée par des gélinottes équipées. Nous avons alors la possibilité d'étudier la variation de l'occupation du territoire d'un printemps sur l'autre soit d'un même individu, soit d'individus différents quand l'animal précédent est mort et a été remplacé.
Le tableau V-5 expose les contacts printaniers successifs obtenus sur les territoires où au moins une gélinotte a été suivie par télémétrie au printemps entre 1999 et 2001 (voir Fig. V-2 pour la numérotation).

Tableau V-5 : Détail des contacts de gélinottes sur les territoires avec au moins un oiseau suivi par télémétrie entre 1999 et 2002.

- : non renseigné ; 0 : pas d'oiseaux présents ; oui : présence certaine de gélinottes non équipées ; M : mâle ; F : femelle de gélinotte équipée ; (ap) : apparié avec un autre individu non équipé

	Territoire 1	Territoire 2	Territoire 4	Territoire 5	Territoire 7
1999	-	M "Cassel" équipé en automne, mort en nov.	-	F "badine" (ap)	M "bijou" et F "burette" tuée sur le nid
2000	-	oui	-	M "Dudul" (ap), mort en avril	M "Bijou" (ap)
2001	M "evariste" (ap)	M "Ellison" (ap)	-	M "Erogène" célibataire	M "Epsilon" (ap), tué en avril
2002	-	M "Ellison" (ap)	F "gaufrette" (ap)	oui	oui

Tableau V-5 : suite

	Territoire 11	Territoire 12	Territoire 15	Territoire 16	Territoire 17	Territoire 18	Territoire 19	Territoire 22
1999	M "Bébert" (ap)	F "Brindille" (ap)	-	-	M "Adam" (ap)	-	M"Abricot" (ap)	-
2000	M "Bébert" (ap)	F "Dorine" (ap)	M "Chabada" (ap)	oui	M "Adam" (ap)	M "Clafouti" (ap)	M "Abricot" (?)	oui
2001	oui	oui	F "Ecstasy" (ap)	M "Edredon" (ap)	oui	oui	oui	M Felix (ap)
2002	oui	oui	oui	oui	oui	-	-	oui

Les figures V-4 a & b illustrent quelques exemples de régularité du mode d'occupation de l'espace de gélinottes suivies par télémétrie occupant un même territoire au cours de printemps successifs.

Les domaines vitaux printaniers implantés successivement sur un même territoire sont fortement recouvrants, même si les centres d'activité (kernel 50%) présentent un certain décalage.

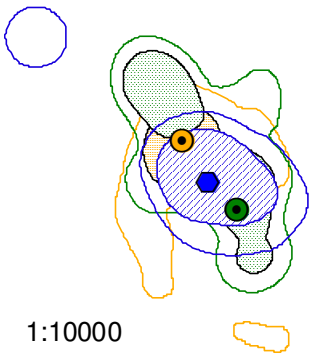


Figure V.4.a

Territoire 7 .Occupations printanières successives en 1999, 2000 et 2001.

Domaines vitaux (kernel 50% et 75 %).
En vert : mâle "bijou" en 1999
En jaune : mâle "bijou" en 2000
En bleu : mâle "evariste" en 2001

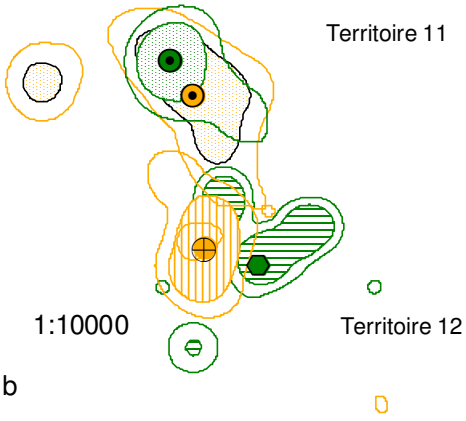


Figure V.4.b

Territoire 11 et 12. Occupations printanières successives en 1999 et 2000.

Domaines vitaux (kernel 50 % et 75%)
En vert : mâle "bébert" T 11 et femelle "brindille" T 12 en 1999
En jaune : mâle "bébert" T 11 et femelle "dorine" T 12 en 2000

Domaines vitaux 75% et 50% kernel

Position du centre de gravité du centre d'activité

Figure V-4 a & b : Exemples d'occupations printanières successives de territoires par le même individu ou par des individus différents. Secteur de Fissac, voir Fig. V-1 pour la position des territoires.

Les distances moyennes entre les centres des domaines vitaux printaniers de gélinottes occupant successivement un même territoire (au sens de la Fig. V-2) (82 m pour un même oiseau et 134 m pour des oiseaux différents) sont significativement plus faibles par rapport aux distances séparant les territoires voisins (325 m) (Tab. V-6), (Test Mann-Whitney, Z= -3.15, P = 0.0016).

Tableau V-6 : Distances (mètres) entre les centres des domaines vitaux printaniers de gélinottes utilisés successivement sur un même territoire.

	Par un même animal	Par des animaux différents
Moyenne (n)	82 (3)	134,2 (5)
Min. - max	65 - 96	67 - 246

III. 3 - Lien entre caractéristiques de la végétation et distances entre territoires voisins.

Les distances entre les centres des territoires voisins du massif de Fissac-Peyronnière sont plus faibles dans la partie sud (moyenne = 260 m) que dans la partie Nord (moyenne = 367 m), (test de Mann-Whitney, w = 97, p = 0.0021).

Les valeurs moyennes des variables de végétation sont représentées dans le tableau V-7.
Le degré de fermeture du sous-étage, (mesuré par l'indice de fermeture, le recouvrement du perchis résineux et des branches résineuses entre 2-7 m), est significativement plus important dans la partie Sud que dans la partie Nord, alors que la disponibilité alimentaire hivernale (mesurée par le nombre d'arbustes feuillus et le framboisier), est plus importante dans la partie Nord que dans la partie Sud. Le recouvrement herbacé est significativement, mais faiblement plus important, dans la partie Sud.

Tableau V-7 : Comparaison des moyennes des variables de végétation entre zone Nord et Sud de Fissac-Peyronnière.

Variable	Moyenne Nord	Moyenne Sud	Valeur.de.t	P
Indice de fermeture	0,35	0,48	-9,22	3,13E-19
Rec. perchis résineux	10,6%	18,4%	-9,28	2,36E-19
Rec. résineux 2-7 m	29,4%	37,2%	-6,01	3,00E-09
Nb. petits arbustes 1	19,23	4,48	11,79	2,42E-27
Nb. gros arbustes 1	1,69	0,78	4,57	6,02E-06
Nb. petits arbustes 2	15,33	6,84	9,35	1,93E-19
Nb. gros arbustes 2	3,05	1,00	7,86	3,33E-14
Rec. herbacés	39,56	44,04	-2,41	1,61E-02
Rec. raisin d'ours	4,01	3,32	1,1	2,73E-01
Rec. framboisiers	7,61	4,55	3,47	5,76E-04

IV - Discussion

IV. 1 - Comportement territorial et régulation endogène des populations de gélinotte.

Nous avons mis en évidence que les gélinottes développent au printemps et en automne (éventuellement en hiver aussi) des comportements agressifs en présence d'individus de même sexe. Si ce comportement est bien connu chez les mâles puisqu'il sert de base au dénombrement au rappel (voir chapitre I), il est très rarement noté chez les femelles lors de ces opérations de comptage. Ainsi Desbrosses (1997) n'a jamais contacté de femelles lors de ses contacts au rappel dans le Jura. Bien que les caractéristiques du chant des femelles soit connues depuis longtemps (Couturier 1964), la femelle ne réagit qu'exceptionnellement à l'imitation du chant du mâle, mais beaucoup plus régulièrement à celui de la femelle, appeau qui n'est normalement pas utilisé dans le protocole standard de comptage au rappel. Ainsi, bien qu'elles soient beaucoup plus discrètes, les femelles développent aussi des comportements agressifs vis-à-vis des autres femelles qui empiètent sur leur domaine et ce dès l'automne. Ces observations sont conformes aux travaux de Swenson (1991 b) qui montre que les deux sexes défendent un territoire chez cette espèce. La territorialité des femelles au moins au printemps avant la ponte est aussi connue chez d'autres espèces de Tétraonidés et il semble que ce comportement permette un espacement régulier des femelles reproductrices, par exemple chez le Grand-Tétras (Ménoni 1991), le Tetras-lyre (Angelstam 1983) ou le Tétras du Canada (Herzog & Boag 1977).

L'espacement régulier des territoires, leur stabilité dans le temps et les changements de comportement spatial en fonction de la présence de voisins, suggèrent que ces comportements territoriaux peuvent empêcher la population d'augmenter au-delà d'un certain seuil de densité. Cette population de gélinotte pourrait ainsi être régulée par le biais de la territorialité selon le modèle de "l'Ideal Despotic Distribution"(Fretwell & Lucas 1969) ou celui apparenté de Brown (1969). Ces modèles prédisent qu'en présence d'un milieu hétérogène et au delà d'une certaine densité, certains individus sont contraints de s'implanter dans des habitats moins favorables du fait du comportement d'exclusion des individus cantonnés dans les habitats optimaux, et parallèlement que la probabilité d'avoir une descendance ("*individual finess*"), diffère selon la qualité des habitats. A l'extrême quand l'effectif de l'ensemble de la population dépasse un certain seuil, tous les habitats sont remplis quelle que soit leur qualité et les individus surnuméraires ne se reproduisent plus et deviennent erratiques ("*floaters*" dans le modèle de Brown (1969)). Dans une revue des études testant la validité de l'Ideal Free Distribution "(Fretwell & Lucas 1969) sur la distribution spatiale des individus, Kennedy & Gray (1993) montrent que dans la plupart des cas, les hypothèses de base de cette théorie (i.e. égal accès aux ressources entre individus, diminution de la "fitness" avec l'accroissement de la densité, pas de coût associé à la recherche et la défense d'un domaine vital), sont souvent réfutées, notamment par l'existence des interactions compétitives (territorialité, dominance), qui modifient la distribution spatiale des individus dans le sens d'une sous-occupation des habitats optimaux et d'une sur-occupation des habitats marginaux.

Bien que les éléments récoltés dans ce travail accréditent l'hypothèse d'une régulation de la population par le comportement territorial, il faudrait pouvoir démontrer :
Point 1 - que le "fitness" individuel varie dans l'espace.
Point 2 - qu'une partie des individus sont réellement dans l'impossibilité de s'installer dans des bons habitats par la présence des individus déjà cantonnés. Ceci devrait entraîner, dans le cas de population à saturation, l'existence d'une population flottante, susceptible d'être recrutée rapidement en cas de libération d'un territoire.

- **Point 1** : Cet aspect n'a pas pu être testé dans ce travail, les données étant insuffisantes pour détecter d'éventuelles différences de survie ou de succès reproducteur entre territoires différents. Cependant Swenson (1991 b) montre qu'il peut effectivement y avoir des différences de survie importantes d'un territoire à l'autre en fonction des caractéristiques de la végétation qui déterminent le degré de sécurité de chaque territoire.

- **Point 2** : L'existence d'une population flottante a été démontrée à de nombreuses reprises chez d'autres espèces d'oiseaux par des opérations d'élimination des individus cantonnés et leur remplacement plus ou moins rapide par des individus qui n'auraient pas eu normalement la possibilité de se reproduire. Ainsi, Newton (1998) fait la synthèse de 60 expériences de ce type conduites sur 43 espèces d'oiseaux qui démontrent l'existence de cette population flottante. Hannon (1989) présente une synthèse de 8 expérimentations d'enlèvements des deux sexes menés sur 3 espèces de Tétraonidés (Lagopède des saules, Tétras du canada et Tétras sombre) qui montrent un remplacement complet ou partiel des individus enlevés au moins quand les

populations sont à forte densité. Cependant, l'auteur relativise la portée des conclusions apportées par ces expérimentations car il est souvent difficile de prouver qu'en l'absence d'enlèvement des individus territoriaux, les individus installés dans les territoires vacants, n'auraient pas malgré tout réussi à se reproduire ailleurs.

Dans ce travail, la présence d'un surplus printanier d'individus a été partiellement vérifiée.

La télémétrie a révélé l'existence d'un surplus de gélinottes mâles subadultes (<1 an), non cantonnés au printemps (5 mâles non cantonnés avant la fin avril, début mai, voir publication B). Toutefois, nous n'avons pas pu prouver que ces individus étaient directement empêchés de se cantonner par la présence des mâles territoriaux. Ce comportement pourrait seulement révéler un polymorphisme comportemental, indépendant de la densité de la population. De plus, le fait de ne pas être fixé, n'implique pas obligatoirement l'impossibilité de se reproduire. Nous avons parfois observé que ces mâles se tenaient discrètement à proximité des couples cantonnés et il n'est pas exclu qu'une partie de ces mâles puisse s'accoupler en cas de manque de vigilance du mâle "légitime" ou du décantonnement temporaire de la femelle (Swenson & Boag 1993).

Finalement, du point de vue des mâles au printemps, il semble plutôt que ce soit plus le nombre de femelles célibataires qui représente la ressource limitante plutôt que la présence de territoires libres de compétiteurs à partir du moment où ces mâles ont la possibilité d'occuper temporairement des territoires déjà occupés.

En ce qui concerne les femelles, l'existence d'un surplus non cantonné au printemps semble très peu probable sur notre site d'étude :

1° Nous n'avons pas observé de femelles non cantonnées au début du printemps.

2° Il est probable que chaque printemps, un faible pourcentage de "bons" territoires réguliers (au sens de la figure V-2) n'abritent pas de femelles (voir l'exemple du territoire d"Erogène", Fig. V-1).

Cependant, si le cantonnement des jeunes poules est plus rapide que celui des jeunes mâles dès le début de l'hiver (comme semble l'indiquer notre faible échantillon de jeunes poules équipées (publication B) et si les femelles cantonnées défendent leur territoire à l'automne (comme semblent le montrer les observations réalisées à cette saison), il est vraisemblable qu'un ajustement de la densité des poules intervienne dès l'automne pour conduire à une densité stabilisée à l'entrée de l'hiver. Dans ce cas, la mortalité hivernale des poules cantonnées ne pourrait être compensée par l'installation tardive de femelles. Ce phénomène de limitation des effectifs par la territorialité automnale est bien connu chez le Lagopède d'Ecosse (Watson & Moss 1972).

Ainsi, sur le massif de Fissac, le niveau maximal de la fourchette de densité estimée (environ 8 territoires/100 ha) pourrait correspondre à la capacité d'accueil maximale du nombre de femelles cantonnées au printemps, du fait d'une répartition spatiale régulière des territoires et d'un recouvrement partiel des territoires voisins qui ne laisse pas de possibilités d'implantations durables d'autres territoires.

Cependant, il est vraisemblable que cette valeur maximale de densité des femelles soit rarement atteinte chaque printemps, ce qui n'exclut pas pour autant l'existence d'un mécanisme comportemental limitant la densité qui interviendrait en automne. L'existence éventuelle d'un

surplus printanier de femelles ne pourrait alors s'observer que les années qui suivent une très forte reproduction, ce qui semble rarement le cas dans notre site d'étude (voir chapitre III).
Pour les mâles, cette densité pourrait être régulièrement dépassée du fait de l'existence d'individus non territoriaux dont leurs domaines vitaux se superposent à celui des mâles cantonnés.

IV. 2 - Nature des ressources défendues et influence de l'habitat sur le comportement territorial.

L'identification des ressources défendues par la gélinotte sur notre site d'étude s'est révélée difficile Le seul lien trouvé entre le comportement et disponibilité des ressources, a été entre le couvert résineux du sous-étage et l'espacement des territoires.
Pourtant, il est important de comprendre comment une population adapte son comportement et notamment son comportement territorial en fonction de la disponibilité des ressources (Patterson 1980). Ainsi, la taille des territoires (au sens d'un espace défendu) n'est pas un caractère fixé chez une espèce, mais varie dans le temps et l'espace (Klomp 1972).

La variation de la taille des territoires en fonction de l'abondance des ressources est bien connue chez les espèces à durée de vie courte et/ou grégaire et erratique. Par contre, chez les espèces suffisamment longévives et sédentaires, il semble que la taille des territoires varie peu, pour un même habitat au cours du temps, même quand certaines ressources varient fortement d'une année sur l'autre (Patterson 1980). Ainsi, les densités de chouette hulotte sont stables malgré une forte variation du succès reproducteur qui suit les fluctuations d'abondance des rongeurs (Southern 1970). La territorialité chez cette espèce limite la possibilité de recrutement de nouveaux individus et la taille des territoires varie selon l'abondance moyenne des ressources de telle manière que les domaines sont suffisamment grands pour permettre la survie des individus même les années de faible abondance des rongeurs. Les territoires les plus petits ne sont donc pas ceux qui atteignent les plus hautes densités de rongeurs les années de pullulations mais plutôt ceux qui ont la plus forte abondance de proies secondaires, les années sans rongeurs (Petty 1989). Ainsi, chez les espèces sédentaires et longévives [24], la taille du territoire varierait d'un habitat à l'autre en fonction des ressources disponibles, mais serait relativement constante à l'intérieur d'un même habitat. La taille du territoire dans un habitat donné, serait dans ce cas, plutôt ajustée sur le long terme sur la disponibilité moyenne ou minimale des ressources clefs (Patterson 1980).
La gélinotte pourrait rentrer dans ce schéma, car les individus sont sédentaires une fois qu'ils ont trouvé un territoire. L'espérance de vie de la gélinotte est supérieure à un an et son habitat peut être continu et relativement homogène sur de grandes étendues. Le problème réside dans l'identification de la ou des ressources effectivement défendues.
Trois ressources clefs sont fréquemment proposées comme étant potentiellement limitantes chez les oiseaux pendant tout ou partie du cycle annuel :

- la nourriture,
- le site de nid,

[24] Voir d'autres exemples chez l'Epervier ou d'autres espèces de rapaces (Newton 1980, Newton 1991, Newton *et al.* 1986).

- l'abri (protection contre les prédateurs notamment).

La nourriture comme ressource défendue.

Dans le cas de la gélinotte, il semble peu vraisemblable que la quantité de nourriture soit limitante à l'intérieure d'un domaine vital. Même en hiver, quand l'espèce se spécialise sur des essences feuillues parfois rares dans l'environnement, il semble vraisemblable que la quantité disponible de bourgeons est largement en excès par rapport à ce qui est consommé. L'absence de corrélation entre la taille des domaines vitaux hivernaux et l'abondance des arbustes feuillus renforce cette hypothèse (voir chapitre IV). De plus, il semble que les individus puissent élargir leur domaine vital à cette époque (voir annexe IV), sans pour autant entrer en conflit important avec les voisins, ce qui leur permet d'avoir accès à des ressources supplémentaires. Pendant la période estivale, l'abondance de la strate herbacée dans laquelle les oiseaux trouvent leur nourriture fait que la nourriture est probablement encore moins limitante à cette saison pour les adultes. Enfin, la nécessité de défendre un espace suffisamment grand dès le printemps pour permettre l'élevage de la nichée, ne semble pas non plus à retenir car la télémétrie a montré que le domaine des nichées est nettement plus grand que celui des femelles sans jeunes en été, mais qu'il se situe généralement en dehors du territoire occupé le reste de l'année (voir annexe IV).

Les sites de nids comme ressource défendue

La disponibilité des sites de nid est connue pour être souvent limitante pour les oiseaux cavernicoles ou rupicoles. La création de sites de nids artificiels provoque souvent une forte augmentation de la densité des reproducteurs en diminuant la taille des territoires défendus (Newton 2003). Dans le cas de la gélinotte, les femelles pondent à l'intérieur ou en bordure du domaine vital printanier (voir annexe IV) et cette ressource pourrait théoriquement faire l'objet d'une défense. Cependant, il semble très improbable que les emplacements de nids choisis par les poules puissent être en quantité limitée en forêt (emplacements au pied des arbres ou arbustes, des souches dans une grande diversité de micro-situations : lisière de petites trouées, de chemins, dans des boisements clairs, cachée ou non par la végétation) (obs. pers.).

L'abri comme ressource défendue

La protection contre les prédateurs apportée par certaines propriétés de l'habitat (structure et composition de la végétation), pourrait peut-être constituer la ressource "limitante" qu'il convient de défendre. Ainsi, la modélisation de la probabilité de présence printanière de la gélinotte dans des carrés d'1 ha fait intervenir en priorité, les paramètres de fermeture du couvert qui peuvent être considérés comme un indicateur du degré de sécurité, et non pas l'abondance des ressources alimentaires (voir chapitre IV). Le comportement territorial, en espaçant les individus et en fixant un plafond maximum de densité, permettrait de diminuer les risques de prédation en empêchant l'apparition d'un comportement de prédation orienté (image de recherche) chez certains prédateurs spécialistes comme l'Autour des palombes. La recherche d'un habitat « sécurisant » est un aspect de la sélection de l'habitat connu de longue date pour certaines espèces d'oiseaux (voir des exemples concernant les Laridés ou les canards cités dans Hilden (1965)).

Nous avons observé que les distances minimales entre plusieurs territoires voisins étaient de l'ordre de 250 m ce qui correspond à 6,25 ha par couple et donnerait une densité théorique de 16 couples/100 ha dans un habitat idéalement favorable et homogène. Il est intéressant de signaler que cette densité correspond approximativement au maximum de densité effectivement signalé dans la littérature (Bergmann *et al.* 1996). Cette taille de territoire pourrait ainsi être la limite inférieure pour l'espèce et ce dans une grande partie de son aire de répartition.
Comment expliquer alors que l'espacement moyen entre territoires voisins est supérieur dans notre site d'étude de Fissac alors que, sauf exception (quelques pâtures et fragments de hautes futaies peu favorables), l'ensemble de la zone est occupé par l'espèce ?
Si la fermeture du couvert est la "ressource" effectivement défendue et que le comportement territorial fixe une densité plafond alors il faudrait que le comportement d'espacement dépende du risque de prédation. Une évaluation directe de ce risque par les oiseaux semble difficile à réaliser dans ce type d'habitat qui limite la possibilité de voir le prédateur. Il est possible que le comportement d'espacement soit le résultat d'une longue adaptation ("*ultimate factor*") entre le prédateur et sa proie, qui a abouti à la fixation d'une taille minimale du territoire pratiquement incompressible, même dans des habitats a priori très « sécurisants ». La gélinotte pourrait être génétiquement programmée pour percevoir à travers la structure de la végétation, le degré de sécurité du milieu. Elle pourrait donc adapter rapidement son comportement en conséquence, par exemple en modifiant la taille de la zone défendue selon son niveau de sécurité ou, dans le cas des jeunes en dispersion post-nuptiale, en décidant ou non de s'installer en fonction de ce degré de sécurité. D'autres auteurs ont déjà proposé que la structure de la végétation puisse être utilisée par certains oiseaux territoriaux comme un moyen indirect de diagnostic de la richesse en nourriture et donc comme un indicateur de la taille de l'espace à défendre "*Structural Cues Hypothesis*" (Smith & Shugart 1987). L'avantage en serait un diagnostic plus rapide des espaces à défendre, quitte à ce que l'adéquation entre cette structure et l'abondance réelle des ressources alimentaires ne soit pas toujours parfaite. Il paraît donc logique que la structure de la végétation puisse être utilisée par les individus comme outil d'évaluation de la valeur protectrice de l'habitat.

Si le comportement d'espacement est le facteur immédiat qui permet d'ajuster la taille des territoires au degré de sécurité du domaine, il devrait être possible de relier la taille des territoires avec le degré de fermeture du couvert pris comme indicateur du degré de sécurité. Cette corrélation n'a cependant pas été trouvée au printemps dans notre échantillon (voir chapitre IV). Malgré tout, il semble y avoir un lien entre les distances moyennes entre les territoires et le degré de fermeture de la végétation (III. 2. c). Ainsi, la partie sud du site de Fissac possède un sous-étage plus fermé et les territoires sont plus proches que dans la partie Nord à la végétation moins fermée. Il est alors possible que les localisations des centres de gravité des territoires autour desquels les oiseaux passent une grande partie de leur temps (matérialisé par les contours kernel 50%) présentent des caractéristiques particulières qui n'ont pas pu être mises en évidence par la description de l'habitat réalisée.

Cette hétérogénéité spatiale du degré de protection offert par le couvert végétal pourrait déterminer directement la position respective des territoires, sans faire intervenir une variation du comportement d'espacement d'un site à l'autre. Le problème principal de cette hypothèse est que la

végétation devrait aussi présenter une répartition spatiale régulière pour pouvoir expliquer la régularité des espacements constatés quel que soit le niveau de densité moyen, notamment dans la zone Nord à plus faible densité. Ce fait semble très improbable puisqu'on ne peut imaginer quels mécanismes pourraient déterminer une répartition régulière des sites à fort couvert protecteur.

Il semble ainsi difficile de ne pas faire intervenir d'une façon ou d'une autre une variation de comportement d'espacement en fonction du degré de sécurité du couvert. Le fait que nous n'ayons pas pu détecter de lien entre la taille des territoires et le degré de couvert, peut résulter :

- de problèmes méthodologiques comme la faible puissance du modèle (problème de la taille de l'échantillon) ou d'une mauvaise évaluation du degré de sécurité des territoires,
- de l'absence de correspondance entre ce qui est utilisé (le domaine vital déterminé par la télémétrie) et ce qui est réellement défendu contre les incursions des voisins.

Ainsi, le fait que les domaines printaniers soient recouvrants (annexe IV) montre qu'ils ne constituent pas un espace défendu entièrement exclusif. Les individus cantonnés acceptent donc un certain empiètement des voisins. Les domaines vitaux mesurés ne seraient alors pas une mesure fiable de ce qui est réellement défendu et qui correspond donc à la définition stricte de territoire.

Si seul le comportement territorial détermine **directement** l'espacement et la localisation entre les territoires, nous pouvons proposer trois prédictions vérifiables par des expérimentations.

1. La reconstitution de la population après élimination complète des individus territoriaux devrait aboutir à des espacements entre territoires similaires à ceux observés avant l'enlèvement mais avec un positionnement différent des centres de territoires. En effet, si seule la position relative des voisins détermine le positionnement des nouveaux individus qui investissent un territoire vacant, l'absence de compétition pour l'espace en début de reconstitution de la population, devrait aboutir à un positionnement différent des individus.
2. Les individus implantés dans les zones à fortes densités, défendent des zones plus réduites que dans des zones à plus faibles densités. Des tests de réactivité des oiseaux (par stimulation à l'appeau), par rapport à la distance au centre du domaine devrait permettre d'observer des différences entre sites et déterminer approximativement ce qui est réellement défendu.
3. Ces zones plus réduites présentent une plus grande protection contre les prédateurs (meilleur couvert) que les plus grands territoires.

Si la répartition spatiale du couvert végétal détermine la distribution spatiale et la localisation des territoires, le comportement territorial n'imposant qu'un espacement minimum entre territoire,
alors :

1. Il devrait être possible d'identifier une structure spatiale régulière de la végétation se superposant à celle des territoires.
2. Le comportement territorial ne devrait pas varier en fonction de la densité ou de la qualité du couvert protecteur

Si les deux mécanismes interviennent simultanément dans le positionnement et l'espacement des territoires, alors la même expérience d'enlèvement devrait conduire après restauration non seulement aux même espacements inter-territoires mais aussi à un même positionnement des territoires.

IV. 3 – Conséquences de la territorialité sur la dispersion juvénile et la rapidité de la colonisation de nouveaux habitats.

Dans des conditions d'habitats relativement stables et favorables et dans le cas des espèces monogames et territoriales comme la gélinotte, trois mécanismes peuvent être impliqués au niveau individuel dans le fait de se disperser ou de se cantonner à proximité du lieu de naissance (phylopatrie) :

- L'état physiologique de l'individu (Dufty & Belthoff 2001, Verhulst *et al.* 1997).
- Les interactions sociales entre les jeunes et les individus déjà installés. Ces interactions peuvent être positives quand la présence d'individus cantonnés augmente la probabilité de se cantonner. Ce mécanisme est bien connu chez les espèces coloniales [25] mais existe aussi pour les espèces solitaires (attraction conspecifique (Reed & Dobson 1993)). Elles peuvent être négatives quand les individus déjà installés limitent les possibilités de cantonnement des jeunes oiseaux. Ce cas de figure pourrait être rencontré pour les populations à forte densité proche de la saturation de la capacité d'accueil (Lambin *et al.* 2001).
- Le caractère éventuellement inné de la dispersion. La propension individuelle à se disperser que ce soit entre les sexes ou entre les individus de même sexe, pouvant être déterminée génétiquement (Keppie & Towers 1992, Schroeder & Boag 1988) [26] .

Nous n'avons pas eu la possibilité d'évaluer l'effet des facteurs physiologiques ou génétiques sur la dispersion juvénile et il est probable qu'ils interviennent aussi dans le comportement de dispersion individuel.

Cependant, il est vraisemblable que ces deux facteurs n'exercent pas un effet régulateur sur la dynamique locale de la population. En effet, si la propension à se disperser est innée, la dispersion d'une cohorte devrait être indépendante de la densité locale et dépendre uniquement de la fréquence relative des génotypes faiblement ou fortement dispersants dans la population [27]. De la même façon, si l'état physiologique influence la dispersion, il est peu vraisemblable qu'il soit dépendant de la densité dans le cas de la gélinotte, puisque les ressources alimentaires ne sont probablement pas "limitantes" pendant l'été et l'automne.

---

[25] Voir par exemple les travaux de Serrano *et al.* (2003) sur le Faucon crécerellette *Falco naumannii* qui montrent que les jeunes issus des grandes colonies se dispersent moins que ceux issus des petites colonies.

[26] Les travaux de ces auteurs sur le Tétras du Canada accréditent cette hypothèse, sans pour autant exclure l'intervention des facteurs sociaux ou comportementaux.

[27] Il est par ailleurs possible que l'importance relative de deux mécanismes innés ou comportementaux varient selon le sexe à l'intérieur d'une même espèce (voir les travaux de Rorvik *et al.* (1998) sur le Lagopède des saules qui montrent que la dispersion des mâles est densité-dépendante mais pas celle des femelles).

Par contre, l'impact des interactions sociales sur la dispersion est logiquement dépendant de la densité, même si cette relation est complexe.
Ainsi, dans le cas de la gélinotte, une forte dispersion juvénile pourrait être observée dans deux situations opposées :

- La situation rencontrée dans cette étude, à savoir une forte densité qui augmente les interactions compétitives entre individus dominants (les oiseaux cantonnées) et dominés (les oiseaux juvéniles en recherche de territoires).
- Une population à très faible densité du fait de l'absence d'attraction conspécifique [28] ou de la fragmentation des habitats favorables (voir Whitcomb *et al.* (1996) pour un exemple chez le Tétras du Canada).

Ainsi, en l'absence de comparaison des distances de dispersion juvénile de populations se trouvant à différentes densités, nous ne pouvons conclure que la forte compétition intra-spécifique liée à la saturation de la capacité d'accueil est, en soi, un facteur augmentant le taux et la distance de dispersion juvénile et donc la vitesse de colonisation. La population importante rencontrée sur la zone d'étude, conséquence des fortes densités et de l'abondance des habitats favorables, augmente "mécaniquement" le nombre d'individus potentiellement dispersants par unité de surface. Toutefois, les distances moyennes de dispersion ou le pourcentage d'individus se dispersant à grandes distances, ne seraient pas forcément plus élevés dans cette population que dans celles à plus basses densités. Les modalités comportementales décrites dans le chapitre III (publication B), montrent que le comportement fortement erratique des juvéniles bien que probablement associé à une forte compétition intra-spécifique, ne conduit pas forcément à des implantations à grandes distances.

[28] Voir par exemple le cas bien documenté de la dispersion juvénile inversement densité-dépendante chez le Chevreuil pendant la colonisation de la Scandinavie (Andersen *et al.* 2004, Wahlström & Liberg 1995)

Discussion générale

I – Bilan et discussion des résultats

I. 1 - Méthodes de dénombrement et de suivi des populations de gélinotte dans le contexte montagnard d'Europe occidentale.

Nous avons mis en œuvre sur différents sites d'étude, plusieurs méthodes de dénombrement. Concernant, les deux méthodes "classiques" de dénombrement : la battue en été et le comptage au rappel au printemps, nous avons montré par diverses approches (test de détectabilité d'oiseaux équipés d'émetteurs, comparaison avec une population de taille connue) que ces techniques posaient des problèmes de fiabilité (présence possible de biais en fonction de l'habitat ou en fonction de la densité) et qu'elles étaient peu efficaces (faible précision liée à une probabilité de détection faible et fluctuante). Ceci a pour conséquence d'augmenter les coûts d'échantillonnage afin d'atteindre la sensibilité nécessaire à la détection des variations d'effectifs de la population. Nous proposons une nouvelle méthode dite "IPPC", Indice de Présence sur Placettes Circulaires, basée sur la récolte de fèces au printemps. Les contraintes de mise en œuvre (coûts horaires, formation du personnel) ont été évaluées. Une estimation de la précision et la sensibilité de la méthode a été testée par simulation. Les premiers résultats permettent de penser que cette technique, si elle est correctement appliquée, devrait permettre d'obtenir une estimation semi-quantitative fiable et peu coûteuse d'une population occupant une zone d'étude relativement importante (100-400 ha) et d'en mesurer les tendances sur des pas de temps compris entre 6 et 10 ans. Toutefois, sa généralisation à d'autres populations de gélinottes habitant différents habitats avec différentes densités, reste à mettre en œuvre.

I. 2 - Histoire et origine de la population de gélinotte dans les Alpes du sud

Nous avons documenté un phénomène d'expansion d'une population de gélinotte sans précédent au cours du siècle écoulé en Europe occidentale. Cette expansion correspond à une véritable colonisation de vastes espaces auparavant inoccupés par l'espèce. Il faut différencier ce phénomène de quelques rares cas d'expansion mentionnés en Introduction (Alpes Carniques en Italie et Tchéquie), qui concernent des phénomènes d'expansion locale de populations antérieurement présentes à faibles effectifs. Le retour de l'espèce dans le Val d'Ossola en Italie (De Franceschi 1994), pourrait, par contre, résulter d'une véritable recolonisation après une disparition complète à la fin du 19ème siècle. Ce qui différencie ce dernier cas du phénomène d'expansion observé, est l'absence de preuves de la présence éventuelle de la gélinotte dans les Alpes du sud au 18 ou 19ème siècle. Il est donc possible qu'il s'agisse d'une installation complètement nouvelle (au moins à l'échelle des deux derniers siècles), ce qui serait tout à fait unique pour cette espèce sur l'ensemble de son aire de répartition.

Toutefois, la question de l'origine de cette population ne peut être complètement résolue à l'aide des éléments à notre disposition, l'absence d'informations sur une présence passée ne pouvant être considérée comme une preuve absolue de l'absence réelle de l'espèce.

Trois scénarios sont donc envisageables :
Le premier, qui semble validé par les observations réalisées, suppose que l'apparition de l'espèce résulte d'une colonisation spontanée à partir de l'aire ancienne plus au nord.
Le deuxième, envisagerait une présence continue de l'espèce à très faible effectif dans quelques sites qui auraient échappé au déboisement (à l'instar de certains secteurs des Monges) à partir desquels la population aurait pu s'étendre à nouveau.
Le troisième, serait la combinaison des deux phénomènes : persistance de noyaux reliques et colonisation par le nord.

- La première hypothèse d'une colonisation spontanée pose le problème des raisons de cette absence passée et des conditions qui ont favorisé son retour. L'étude de l'évolution de la couverture boisée réalisée dans ce travail montre clairement l'état d'extrême déboisement dans lequel se trouvait la région aux 18 et 19ème siècles, qui pourrait suffire à expliquer l'absence de l'espèce. Toutefois, afin d'évaluer la cohérence des taux de boisements mesurés sur les cartes de Cassini, il est intéressant de les comparer avec ceux obtenus indépendamment par d'autres sources. Ainsi, l'analyse des premiers cadastres établis entre 1811 et 1842, (Fabre & Vernet à paraitre) donne pour la zone préalpine des Alpes de Haute Provence 18% de taux de boisement. L'essentiel du sol était classé en "Saltus" correspondant aux landes fortement dégradées, utilisées pour le parcours du bétail. Ce taux de boisement est égal à celui calculé à partir de la carte de Cassini sur le secteur des Monges, une cinquantaine d'année plus tôt. Les deux autres secteurs décrits par Cassini, Ubaye et Haut-Verdon, montrent des taux de boisement plus faibles que ceux donnés pour la Haute Montagne par Fabre (14% au lieu des 8 et 6%). Cet écart pourrait résulter, soit d'un boisement spontané entre ces deux périodes, soit des incertitudes liées aux deux modes d'analyse (transcription et interprétation de la carte de Cassini, ou problèmes d'attribution des parcelles cadastrales tendant à surestimer le pourcentage de forêt aux dépends des landes (Douguedroit 1976)). La première hypothèse d'une reprise forestière entre la fin du 18ème et les années 1830-40 semble peu probable car cette dernière période correspond au pic démographique en zone de montagne, qui a été un peu plus tardif (1850) sur l'ensemble du département (De Réparaz (1978) *in* Fabre & Vernet (à paraitre)). Le maintien ou l'augmentation de la pression humaine pendant cette période, rend donc peu probable une reprise forestière. Ainsi, nous pensons que ces différences résultent probablement de biais liés à ces deux techniques, la vérité se trouvant probablement entre les deux. Malgré ces incertitudes, il ne fait pas de doute que le couvert forestier était réduit et extrêmement morcelé, les fragments boisés se trouvant isolés dans une matrice de landes ouvertes impropres au stationnement, même temporaire, de la gélinotte. La durée de cette période d'intense déboisement est difficile à estimer devant l'absence de description du couvert végétal avant cette période d'analyse. Toutefois, les données démographiques disponibles depuis le Moyen-âge, Sclafert (1959) *in* Douguedroit (1976) montrent qu'un pic démographique à peine inférieur à celui de 1840-50, était déjà atteint au 13ème siècle, ce qui laisse supposer les mêmes conséquences sur l'environnement. Bien que des reprises forestières aient pu avoir lieu entre ces deux périodes à la suite des accidents démographiques au cours des 14 et 15ème siècle

(guerres, pestes, famines), il est ainsi possible que l'extinction de la gélinotte dans les Alpes de Haute Provence remonte aux premiers siècles du 2ème millénaire.

- La deuxième hypothèse, suppose qu'une (ou un petit nombre) de petites populations auraient survécues à l'isolement durant une période probable de plusieurs siècles pour se développer à nouveau avec l'augmentation des habitats favorables. La cartographie réalisée révèle que des secteurs forestiers de plusieurs centaines d'ha ont manifestement été préservés pendant la période de déboisement, notamment dans le secteur des Monges. Dans ces conditions et en supposant que ces boisements soient restés favorables à l'espèce, on peut s'interroger sur la probabilité qu'une population de gélinottes se maintienne pendant des siècles, dans ces conditions d'isolement et de faibles effectifs. Les risques d'extinction liés aux aléas démographiques devraient être très élevés sur une période aussi longue (Berger 1990, Goodman 1987). De plus, la dérive génétique et la dépression de consanguinité, résultant des faibles effectifs, devraient entraîner une perte de capacité adaptative de la population augmentant encore les risques d'extinction (Ellstrand & Elam 1993) [29].Un deuxième point à l'encontre de cette hypothèse est l'écart temporel entre la recolonisation forestière et l'expansion de l'espèce. Il semble que si la gélinotte avait été toujours présente, elle aurait du suivre plus rapidement la restauration des habitats.

  A notre connaissance, le seul cas qui semblerait accréditer l'hypothèse d'une survivance de petites populations isolées de gélinotte, se trouve dans les Pyrénées (Catusse 1994, Catusse *et al.* 1992, Villacampa Mendez 1993). Dans cette région, l'espèce était connue au 19ème siècle. Après, une disparition apparente au cours de la première moitié du 20ème siècle, elle a été de nouveau observée sporadiquement à partir des années 80. Catusse, en discutant l'origine de ces contacts récents, retient l'hypothèse d'une présence continue de l'espèce qui serait passée inaperçue pendant plusieurs dizaines d'années. Cependant, dans une revue de l'évolution de la faune des Pyrénées depuis la dernière glaciation, Arribas (2004) doute de cette hypothèse et n'exclut pas la possibilité d'introductions illégales.

Finalement, la question de l'origine de cette population, ne pourra pas être éclaircie avec le peu d'éléments disponibles dans la littérature. Il serait essentiel de réaliser une analyse des structures génétiques comparées des populations des Alpes afin de voir si la population des Alpes de Haute Provence présente une originalité qui pourrait révéler un "goulot d'étranglement" démographique (voir perspectives de recherche).

[29] Voir aussi travaux sur la Poule de prairies (*Tympanuchus cupido*) montrant l'existence de ces mécanismes pour une population isolée d'une cinquantaine d'adultes (Bouzat *et al.* 1998).

I. 3 - Quelles sont les causes passées ou présentes de cette expansion ? En quoi les caractéristiques démographiques et les capacités de dispersion des populations sources affectent-elles l'ampleur du phénomène d'expansion ?

Nous avons essayé de reconstituer l'évolution du couvert forestier au cours des deux derniers siècles par l'analyse de cartes anciennes et celle de la population de gélinotte par l'analyse de la littérature et la récolte de témoignages. Nous avons ensuite relié l'expansion géographique de l'espèce à la reforestation spontanée de larges espaces autrefois déboisés par l'homme dans la région.
Cette approche se rattache à celle utilisée en biogéographie classique par les auteurs du début du siècle (Grinnell 1917) pour rendre compte de la distribution des êtres vivants à la surface du globe, elle postule :

- que la distribution d'une espèce peut être superposée à des facteurs de l'environnement (biotique ou abiotique) afin d'identifier lesquels sont les plus importants,
- que chaque espèce a des propriétés biologiques particulières qui peuvent expliquer cette dépendance pour tel ou tel facteur de l'environnement.

Cette approche classique appliquée à large échelle de temps et d'espace, a montré l'importance des facteurs climatiques et notamment de la température, pour expliquer la répartition des êtres vivants et la répartition des grands ensembles biogéographiques à l'échelle du globe. Ce type d'étude a été quelque peu délaissé au cours des dernières décennies du fait du caractère spéculatif des explications données pour rendre compte de la dynamique spatio-temporelle des aires de répartition. La quasi-impossibilité de tester par une approche expérimentale, les hypothèses concernant les mécanismes sous-jacents, fait que la biogéographie a été peu productive ces vingt dernières années par rapport à d'autres branches de l'écologie (Parmesan *et al.* 2005). Toutefois, les changements récents et mesurables de la répartition des organismes induits par les activités humaines, ont relancé l'intérêt de ces études depuis quelques années (Holt & Keitt 2005). Ainsi, certains des changements récents d'aires de répartition sont attribués aux effets du réchauffement global (Parmesan 1996, Parmesan & Yohe 2003, Thomas & Lennon 1999), de la transformation des habitats (Channell & Lomolino 2000), de l'invasion d'espèces exotiques (Peterson 2003)

Ce travail se situe donc dans cette logique. Il nous a permit de faire trois constations :

1. L'état du déboisement passé (18-19ème siècle) était tel qu'il a pu suffire à provoquer la disparition complète de la gélinotte de la région.
2. La colonisation de la gélinotte a suivi le retour de la forêt.
3. Il semble y avoir un décalage entre la vitesse de la reprise forestière et celle de la recolonisation de l'espèce qui fait que de nombreux espaces à priori favorables ne sont toujours pas habités à l'heure actuelle.

Le fait que la couverture forestière soit un facteur-clef qui permette ou non, la présence de l'espèce, tombe sous le sens pour cette espèce parfaitement incapable de survivre en milieu ouvert. Il est donc logique de corréler ces deux facteurs.
Cependant, on peut s'interroger sur l'impact éventuel d'autres facteurs comme par exemple le climat, sur les possibilités d'expansion future de l'espèce dans les Alpes du Sud. La gélinotte est une

espèce d'origine sibérienne qui pourrait ne pas être adaptée au climat rencontré dans cette région. Bien que l'effet direct du climat sur la répartition des organismes soit plus sensible chez les insectes ou les reptiles dont la physiologie est directement affectée par les variations de température, il peut aussi exercer une influence sur des homéothermes comme les oiseaux (Crick 2004, Parmesan & Yohe 2003). Ainsi, il est possible que les caractéristiques climatiques de notre zone d'étude, avec des étés secs et chauds et des hivers froids sans neige, représentent des contraintes susceptibles d'affecter les paramètres démographiques de la gélinotte.
De plus, le climat a un effet sur la végétation. Ainsi, il est intéressant de constater que l'espèce se trouve maintenant à quelques dizaines de kilomètres des premières forêts de chênes verts, formation végétale typique du biome méditerranéen, dont l'aire géographique a été jusqu'à maintenant totalement séparée de celle de la gélinotte. Jusqu'à quel point ce type d'habitat est totalement et durablement défavorable ou, au contraire, potentiellement colonisable sur le long terme, constituerait une expérimentation "naturelle" passionnante, capable de révéler les mécanismes évolutifs, comportementaux, physiologiques en œuvre chez une population en limite d'aire soumise à des pressions sélectives différentes du cœur de l'aire (Holt 2003).

Le troisième point suggère un décalage temporel entre la disponibilité des habitats et la présence de la gélinotte. Ceci pose la question de la dynamique des populations des espèces en limite d'aire, de leur aptitude à fournir des colonisateurs et de l'aptitude de ces derniers à atteindre et survivre dans de nouveaux habitats. Les résultats obtenus sur la dispersion juvénile suggèrent un déséquilibre des aptitudes à la dispersion entre les deux sexes, les femelles de gélinotte seraient plus phyllopatriques que les mâles, ce qui serait un cas rarement rencontré chez les oiseaux. Cette faible dispersion des femelles pourrait être un frein important à la colonisation de nouveaux espaces, en limitant le recrutement des habitats en limite d'aire (impact démographique), et éventuellement en diminuant les potentialités adaptatives à ces habitats différents (impact évolutif) (Kawecki 2003).

Outre ces différences d'aptitude à la dispersion entre les deux sexes, deux caractéristiques du paysage déterminent la direction et la rapidité du phénomène d'expansion :

- La distribution spatiale des lignes de crêtes déboisées qui représentent des barrières quasiment infranchissables pour les gélinottes. Ces crêtes dirigent le flux de colonisateurs le long des vallées et augmentent ainsi les distances à franchir pour atteindre certaines parties du territoire à coloniser. Ce point est fortement accrédité par la chronologie et la dynamique spatiale du front de colonisation.
- La distribution spatiale des taches d'habitats forestiers favorables à la survie et à la reproduction d'au moins un couple de gélinottes. Au vu de la lenteur du phénomène d'expansion observé, il semble que les taches d'habitats forestiers favorables doivent être suffisamment proches pour qu'elles aient une probabilité non négligeable d'être atteintes par une femelle qui s'y reproduira.

Ce décalage temporel entre expansion de la forêt et de la gélinotte pose aussi la question du lien qui existe entre densité locale (niveau de saturation), taux d'accroissement et taux de dispersion. Nous avons montré que la population étudiée pouvait être une population source car elle était proche d'une densité de saturation et qu'elle était démographiquement excédentaire, ce qui devait favoriser mécaniquement la production d'individus dispersants. Toutefois, les juvéniles qui se dispersent à

grande distance dans la population étudiée, sont proportionnellement peu nombreux et concernent (pour un échantillon certes peu important), uniquement les mâles, ce qui constitue un handicap pour la colonisation de nouveaux espaces (impact démographique et évolutif). De plus, rien ne permet d'affirmer que ce comportement est lié à la forte densité locale. Il semble que la densité élevée oblige une partie des juvéniles (au moins les mâles) à prolonger plusieurs mois leur recherche d'un territoire disponible. Ceci entraîne de longs trajets allers-retours qui cependant, ne se soldent pas par une implantation à grande distance. Ainsi, la présence d'individus se dispersant à grande distance pourrait principalement résulter d'une tendance innée à se disperser. Dans ce cas, la vitesse de l'expansion serait surtout déterminée par la fréquence des génotypes dans la population.
Il est même possible qu'il existe une relation inverse entre densité locale et tendance à se disperser. Les faibles densités, en diminuant l'attraction conspécifique, favoriseraient la dispersion des individus (Reed & Dobson 1993, Stamps 2001).
En quoi, la dynamique des populations, la pression de sélection en limite de répartition, les flux génique avec les populations implantées plus au centre de l'aire, influencent la fréquence des génotypes faiblement ou fortement dispersants et d'autres propriétés génétiques des populations marginales, reste largement hypothétique mais constitue un champ de recherche prometteur (Garcias-Ramos & Kirkpatrick 1997 , Hoffman & Blows 1994, Holt 2003, Holt & Keitt 2005, Kawecki 2003).
Ces hypothèses reflètent l'intérêt de replacer la dynamique des populations d'une même espèce le long d'un gradient centre-périphérie de l'aire géographique et ce à différentes échelles : continentale (par exemple comparaison des dynamiques des population de gélinottes en Russie et en Europe occidentale) et régionale (par exemple populations des Monges et celles immédiatement en limite d'aire dans le Haut-Verdon). Ces approches comparatives peuvent ainsi faire office d'expérimentions "naturelles" où il est possible d'étudier la réponse de la population au changement d'un petit nombre de propriétés du système (densité, composition des communautés, organisation spatiale/disponibilité des ressources, …).

.

I. 4 - Comment se manifeste, au niveau du comportement individuel, la sélection de l'habitat ?

Le comportement spatial des individus suivis par télémétrie à l'intérieur de leurs domaines vitaux saisonniers n'a pas pu mettre en évidence de phénomène évident de sélection de l'habitat. L'absence de sélection de l'habitat à très fine échelle ("micro-habitat") est probablement liée en partie à l'imprécision des mesures mais peut aussi révéler une réalité biologique (saturation de l'espace disponible liée aux fortes densités, sélection s'exerçant avant le cantonnement pendant la phase de dispersion et d'erratisme des jeunes, forte qualité de l'habitat empêchant la mise en évidence de sites moins utilisés).
Pour partie, nous pensons que cette absence de lien traduit la qualité générale des habitats et ce à l'échelle du micro-site (< ha) comme à l'échelle du massif (quelques centaines d'ha). Ainsi contrairement à d'autres études, il n'y pas de grands changements de mode d'occupation de l'espace d'une saison à l'autre, malgré les changements saisonniers du régime alimentaire. Ceci pourrait

montrer que les besoins indispensables tout au long du cycle annuel sont couverts sur les mêmes espaces, traduisant la grande diversité structurale de la végétation, élément déterminant de la qualité de l'habitat.
En matière d'occupation de l'espace, l'hiver apparaît comme une saison particulière avec un quasi doublement des domaines vitaux à cette saison, les domaines hivernaux englobant les autres domaines saisonniers (extension de la surface mais pas changement de zone occupée). L'importance attribuée au couvert de sécurité pour expliquer les variations de densité entre populations, pourrait aussi être un élément influençant le comportement spatial individuel à cette saison. En effet, c'est en hiver, qu'une corrélation inverse a pu être trouvée entre la taille du domaine vital et la quantité moyenne de couvert de sécurité, les plus grands domaines vitaux hivernaux se trouvant dans les secteurs riches en feuillus et donc les moins fermés par les résineux dans le sous-étage. Par contre, les ressources alimentaires n'influencent pas significativement la taille du domaine vital. Cet impact du couvert sur le comportement individuel semble aussi révélé par les variations de distances inter-territoires (et donc de la densité locale) en fonction du taux de couvert résineux, les territoires étant plus espacés dans les secteurs les moins fermés. De la même façon, les caractéristiques de la végétation quantifiant les ressources alimentaires, bien que très variables d'un bout à l'autre du site d'étude de Fissac-Peyronnière, ne sont pas corrélées avec cet espacement inter-territoires.
Ces résultats suggèrent que le comportement territorial qui se manifeste chez les deux sexes, de l'automne au printemps, pourrait être influencé par le niveau de sécurité moyen de l'habitat. Ce mécanisme comportemental d'exclusion spatiale pourrait alors permettre d'adapter la taille de la population locale aux conditions de sécurité du milieu. Des densités plus faibles dans des habitats moins sécurisants permettraient de diminuer le risque d'apparition d'une image de recherche chez un prédateur spécialiste comme l'Autour des palombes.

Cette prédominance apparente du facteur sécurité sur le facteur quantité/qualité de la nourriture peut sembler inhabituelle, la disponibilité alimentaire étant généralement vue comme le facteur-clef du comportement spatial (Hixon 1980). La taille des domaines vitaux est souvent inversement proportionnelle à la quantité de nourriture disponible (Cody 1985). Il faut cependant replacer ce fait dans le contexte des forêts montagnardes d'Europe occidentale qui sont généralement suffisamment diversifiées dans leur composition végétale pour offrir des ressources suffisantes. Il n'est pas exclu que dans d'autres contextes géographiques, dans des habitats extrêmement pauvres en ressources, le facteur "alimentation" influence fortement la sélection de l'habitat. Ainsi, selon le type d'habitat en présence et donc la disponibilité des ressources, les individus et les populations peuvent répondre différemment aux variables-clefs de l'habitat comme l'ont montré des études comparatives de sélection de l'habitat chez la Gélinotte huppée dans différentes associations forestières (ces varaibles-clefs étant les ressources alimentaires dans les habitats les plus pauvres, et la protection contre les prédateurs dans les forêts plus riches) (Whitaker 2003).

Une autre période particulière a été mise en évidence : celle de l'élevage des nichées qui se manifeste, d'un point de vue spatial par un agrandissement et souvent un glissement du domaine vital et qualitativement, par une recherche des sites à fort couvert herbacé. Cette sélection a été

révélée malgré une forte disponibilité de cette ressource sur l'ensemble du massif d'étude où ont été suivies les femelles équipés d'émetteurs.

Enfin, des observations ponctuelles suggèrent l'importance de l'utilisation préférentielle des chatons de saule comme ressource alimentaire-clef pendant une courte période avant la ponte. Bien que cette sélection ne se soit pas accompagnée d'un changement de comportement spatial détectable par le suivi télémétrique réalisé, les observations directes effectuées, l'accroissement de la demande énergétique associée à la faible qualité/quantité des ressources alimentaires disponible à cette période, suggèrent que la disponibilité de cette ressource alimentaire pourrait avoir d'importantes répercussions sur la reproduction.
En effet, nous avons mis en évidence un forte réduction du potentiel reproductif de la population et ce, à tous les stades du cycle (période pré-ponte avec mortalité élevée des femelles, couvaison avec prédation des nids associé souvent à celle de la femelle, élevage des jeunes avec forte mortalité des poussins). Les causes identifiées de ces différentes pertes sont attribuées à la prédation par des carnivores avant l'éclosion, par contre celles des poussins n'ont pas pu être identifiées. Cependant, cette vulnérabilité à la prédation pourrait aussi être corrélée à l'état physiologique des poules, lui-même dépendant des conditions environnementales avant la ponte.

Trois mécanismes, potentiellement inter-dépendants, peuvent être avancés pour expliquer ce relativement faible succès reproducteur qui semble un trait caractéristique des populations de gélinottes du sud de l'aire européenne :

1) Des conditions climatiques moins favorables que celles régnant au cœur de l'aire auxquelles la gélinotte est fondamentalement adaptée (durée du jour en période d'élevage des jeunes, climat continental avec faibles précipitations estivales, hiver froid avec enneigement régulier)
2) Un taux de prédation supérieur sur les poules, nids et jeunes. Cette pression plus forte en Europe du sud peut résulter d'une plus grande diversité des habitats et des proies permettant le maintien d'une communauté de prédateurs plus diversifiée et abondante et/ou d'une plus grande vulnérabilité des poules, nids et jeunes à la prédation (voir point suivant).
3) Un état physiologique diminué des poules avant la ponte qui aurait des conséquences sur la réussite de la reproduction. Les conséquences de cette mauvaise condition corporelle pourraient être : une diminution de la taille des pontes et de la fréquence des pontes de remplacement, une augmentation de la probabilité d'être découvert par un prédateur sur le nid, une diminution de la viabilité des poussins après l'éclosion.

Cette opposition entre le fonctionnement démographique des populations occupant la périphérie ou le centre de l'aire, a été mise en évidence chez la Gélinotte huppée en Amérique du Nord. Une succession de relations causales relie le type d'habitat forestier au succès reproducteur selon le schéma suivant : formation forestière dépourvue de trembles ⇒ alimentation hivernale et pré-vernale de faible qualité ou constituée de ressources irrégulières (glandée de chêne) ⇒ mauvaise condition corporelle des femelles ⇒ mauvaise qualité des œufs ⇒ très faible survie des poussins (prédation ou faible viabilité) (Devers 2005, Norman *et al.* 2004).

Ainsi, bien que la structure forestière (couvert de sécurité) semble être l'élément déterminant de la qualité de l'habitat en contrôlant la survie des adultes et la probabilité de cantonnement des individus juvéniles en recherche de territoire, nous faisons l'hypothèse que la composition forestière (présence d'une alimentation printanière riche) en déterminant l'état physiologique des poules, contrôlerait indirectement le succès reproducteur. Il est de plus possible que les conditions climatiques hivernales rencontrées ces dernières années dans les Alpes de Haute Provence (basse températures, faible enneigement) contribuent à dégrader la condition corporelle des poules à la fin de l'hiver du fait de l'impossibilité d'économiser leur énergie en passant la nuit dans des igloos (Ott 1990). Ainsi, les conditions d'hivernage (interactions entre dépense énergétique liée au climat et qualité/disponibilité des ressources alimentaires) pourraient accentuer les effets des conditions régnant pendant la période pré-ponte et, conjointement, contrôler le succès reproducteur (Thompson & Fritzel 1988).

I. 5 - Peut-on relier l'abondance et le fonctionnement démographique des populations de gélinottes avec les caractéristiques de l'habitat ?

Par la comparaison du statut de plusieurs populations locales, nous avons recherché les variables d'habitat les plus "explicatives" des variations d'abondance de la gélinotte et donc, les caractéristiques de l'habitat les plus "limitantes", potentiellement, pour la population. Nous avons considéré que la densité (évaluée par la fréquence d'occurrence par placettes) était en soi, un indicateur de la qualité de l'habitat[30]. Parmi les propriétés de l'habitat considérées comme potentiellement influentes sur l'abondance locale, le degré de sécurité apporté par un fort couvert résineux dans le sous-étage (< 7 m de hauteur), est apparu le plus fortement corrélé à l'abondance.
Les autres caractéristiques (disponibilité alimentaire aux différentes phases du cycle biologique) n'ont pas été corrélées avec l'abondance. Elles ont donc été considérées comme rarement "limitantes" dans les conditions d'habitat classiquement rencontrées en forêt de montagne. De plus, pour des raisons de dynamique naturelle de la végétation, nous avons montré qu'un habitat offrant une protection anti-prédateur élevée, était aussi, le plus souvent, un habitat offrant des ressources alimentaires importantes pour la gélinotte. Ces corrélations spatiales entre variables d'habitat rendent d'ailleurs l'identification des facteurs-clefs difficiles.

Au vu des résultats obtenus, nous proposons que le diagnostic d'un habitat à gélinotte s'appuie essentiellement sur ses qualités de protection anti-prédateur.
Les propriétés de l'habitat favorables à la survie étant mesurées par le degré de fermeture du sous-étage par les résineux et par l'existence d'une végétation en mosaïque (quelques ares ou dizaine d'ares) qui permet à la gélinotte d'accéder à la nourriture, sans sacrifier à sa sécurité.

[30] Certains auteurs considèrent que la densité n'est pas un bon indicateur de la qualité de l'habitat, car il est possible d'observer des concentrations d'individus dominés dans des habitats marginaux où leur valeur sélective est inférieure à celle des habitats optimaux (Van Horne 1983). Nous avons rejeté cette possibilité pour la gélinotte du fait du faible pourcentage d'individus erratiques et du comportement d'exclusion spatiale qui fixe un seuil maximum de densité.

Ainsi, nous faisons l'hypothèse que les différences de densités observées entre populations locales, traduisent des survies différentes des individus de plus de 3 mois, elles-mêmes déterminées par la qualité et la distribution spatiale des types forestiers à fort couvert protecteur [31]. Cette hypothèse est cohérente avec les données démographiques obtenues dans les Monges, où un haut niveau d'abondance est associé à une survie élevée des individus de plus de 3 mois alors que le succès reproducteur est relativement faible et comparable aux populations moins denses du Massif jurassien.

Ainsi, la sélection de l'habitat chez la Gélinotte des bois ne peut être comprise que dans un contexte biotique caractérisé par un risque de prédation élevé. Tout indique que cette pression de prédation a été une force évolutive majeure qui laissé son empreinte dans les préférences d'habitat telles qu'elles sont observables actuellement. Jusqu'à quel point la sélection d'habitats sécurisants est une caractéristique imprimée dans le code génétique de l'espèce ou bien un comportement "plastique" se modifiant rapidement en fonction des changements du risque de prédation, reste une question ouverte. Le fait que l'espèce ait réussi à s'adapter sur le long terme, à des habitats peu sécurisants en Asie orientale (Swenson *et al.* 1995), n'implique cependant pas en Europe, qu'en l'absence de prédateurs une population locale serait capable de modifier rapidement son comportement pour tirer partie de milieux plus ouverts.

[31] Le couvert protecteur est aussi considéré comme le facteur-clef contrôlant les densités de Gélinotte huppée en Amérique du Nord (Wiggers *et al.* 1992).

I. 6 - Propositions d'un modèle empirique de cinétique démographique des populations de gélinottes le long d'un gradient d'habitats

Nous proposons ici un modèle empirique établissant une correspondance entre une typologie d'habitats et le fonctionnement démographique des populations locales de gélinottes en Europe Méridonale.
Nous postulons qu'en Europe du Sud, la pression de prédation sur les nids et jeunes est systématiquement élevée du fait de l'abondance des prédateurs généralistes. Nous supposons aussi que l'Autour des palombes, rapace spécialisé dans les oiseaux de taille moyenne, est régulièrement présent, mais que la capacité pour les gélinottes d'échapper à cette prédation varie fortement en fonction de la qualité du couvert offerte par les différents types d'habitats.

Ce modèle est proposé pour les populations d'Europe centrale et méridionale. Il n'est pas applicable aux populations occupant les forêts boréales au cœur de l'aire de répartition (Scandinavie, Russie). En effet, ces populations nordiques se caractérisent par un recrutement plus élevé. Ceci conduit à de larges fluctuations inter-annuelles d'effectifs au caractère cyclique, avec parallèlement la colonisation d'habitats marginaux lors des pics d'abondance (Lindström *et al.* 1997), phénomène qui n'est pas (ou plus ?) connu, en Europe Méridionale (Cattadori 1999).

Le domaine spatial choisi correspond à celui nécessaire à l'implantation d'une population locale comprenant potentiellement plusieurs couples, soit quelques centaines d'ha (minimum 100 ha), le domaine temporel étant d'une dizaine d'années.

3 grands types d'habitats sont proposés :
- Un habitat optimal dans lequel au moins un couple peut facilement s'implanter et avoir un taux de survie élevé. Les plus petites taches d'habitat identifiées sur le schéma ont par définition, une superficie égale ou supérieure au minimum vital d'un couple évalué à 10 ha (hors habitat d'élevage des nichées). Le succès reproducteur n'est pas particulièrement élevé (en comparaison des populations d'Europe du Nord) mais la natalité compense quand même la faible mortalité des adultes ce qui permet d'avoir régulièrement un contingent d'individus en excédent dans la population.
- Un habitat qualifié de peu favorable. Des couples peuvent s'y installer et réussir à boucler leur cycle annuel cependant la densité est en moyenne, inférieure à celle de l'habitat optimal. La survie y est plus faible parce que la qualité d'abri est inférieure à celle de l'habitat optimal. Les territoires (la surface défendue par chaque couple) sont plus grands que ceux de l'habitat optimal. Le succès reproducteur est similaire à celui de l'habitat optimal, cependant il est considéré comme insuffisant en moyenne, pour compenser les pertes d'adultes.
- Un habitat défavorable. Ce sont des habitats forestiers qui n'offrent pas de protection anti-prédateur suffisante. Ils n'abritent pas de territoires permanents, soit parce que les jeunes individus ne s'y fixent pas et/ou parce que l'espérance de survie y est très faible. Par contre, ils sont facilement traversés par les individus erratiques ou en dispersion postnatale et ne constituent donc pas un obstacle à la dispersion. Eventuellement, ils peuvent aussi être utilisés

en été, par les adultes ou par les nichées quand le développement de la végétation assure une protection suffisante.

La figure VI-1 positionne les différents types de massifs forestiers caractérisés par une part variable des 3 types d'habitat, le long de gradients croissants de densité et de stabilité des populations de gélinottes.

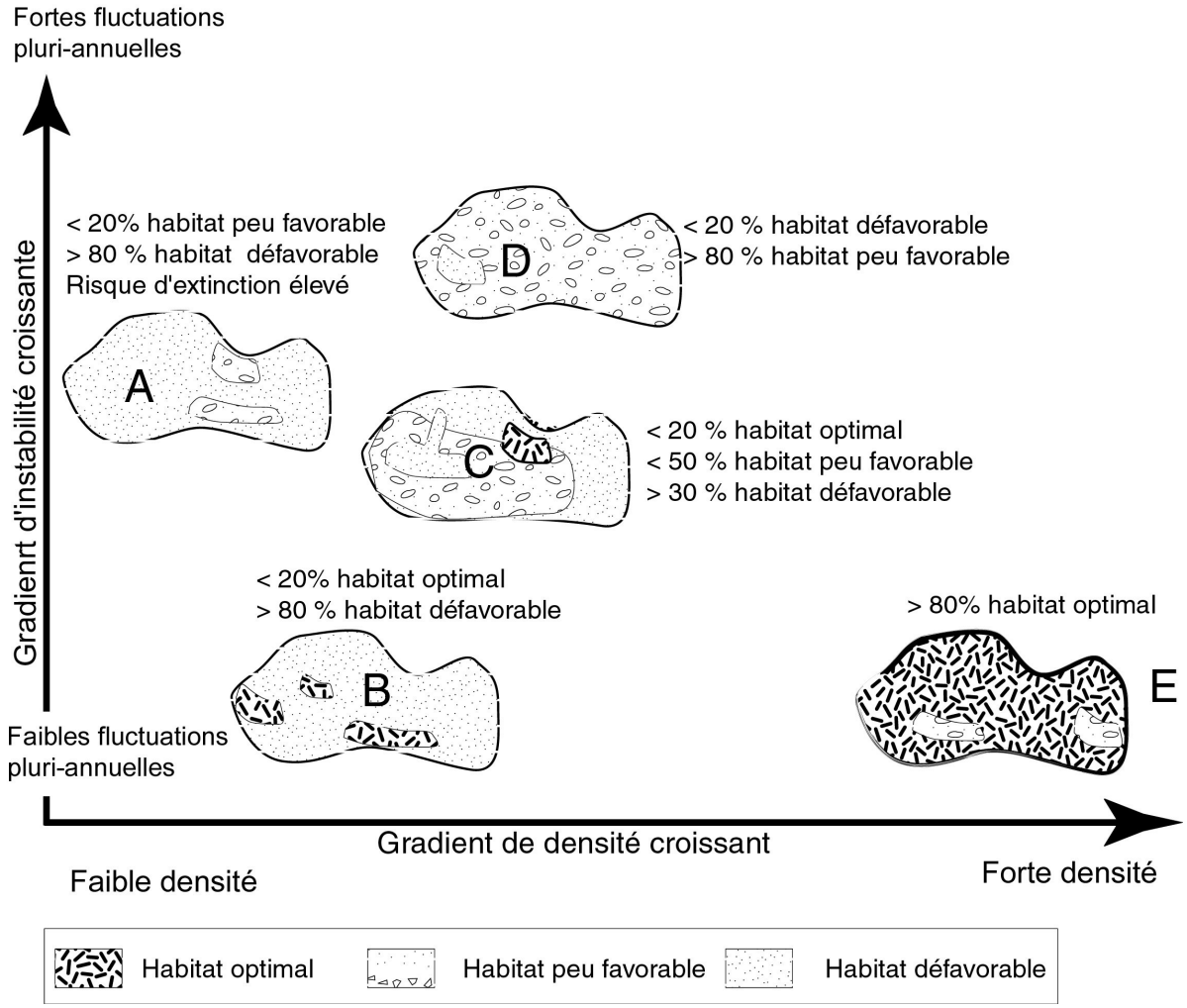


Figure VI-1 : Modèle empirique de cinétique démographique d'une population de gélinottes dans des habitats de différentes qualité (voir texte pour explications complémentaires).

La situation extrême la plus défavorable qui serait un massif uniquement constitué de l'habitat défavorable, n'est pas représentée car elle est impropre au maintien même d'un petit nombre d'individus (densité printanière nulle).

On reconnaît différentes situations :

- Dans le bas du gradient de densité, le massif A est caractérisé par l'absence d'habitats optimaux et une faible proportion d'habitats peu favorables. Cette situation prédit une forte instabilité de la population et, en absence d'immigration, un risque élevé d'extinction du fait de la

stochasticité démographique (White 2000). Les populations reliques de Forêt Noire (Lieser 1994) ou des Ardennes belges (Ledant & Devillers 1991) pourraient constituer un exemple de cette situation.

- Dans le haut du gradient de densité et de stabilité, le massif E montre une grande stabilité de la population à haute densité, du fait du bilan démographique excédentaire et de la petite taille des territoires défendus. Ce type pourrait correspondre à la situation rencontrée sur le massif de Fissac (Monges).
- En situation intermédiaire de faible densité et forte stabilité, le massif B présente une faible proportion d'habitats optimaux contenus dans une matrice défavorable. Dans ce cas, le modèle prédit une faible densité contrôlée par la superficie relative des bons habitats et une forte stabilité car les individus en excédent sont, soit contraints d'émigrer, soit de mourir rapidement dans les habitats défavorables, soit de vivre en marge des couples déjà installés avec une meilleure espérance de vie mais une faible probabilité de se reproduire (option probablement valable pour les mâles uniquement, voir chapitre V, IV. 1). Cette situation pourrait être assez fréquemment rencontrée dans des massifs forestiers où la répartition des habitats optimaux est déterminée par des conditions pédologiques stationnelles peu répandues, par les cycles de sylvigénèse ou des variations spatiales importantes des usages anthropiques. Elle pourrait subsister à faible densité puis éventuellement se répandre assez rapidement après une amélioration générale des conditions de milieux (voir exemple de la population de gélinotte du massif de Sumava, Tchéquie (Klaus 1995)).
- En situation de densité moyenne et de forte instabilité (massif D). Ici, le niveau de population au printemps est fortement influencé par le succès reproducteur de l'année précédente. Une série de mauvaises années de reproduction entraîne une baisse rapide du nombre de couples territoriaux du fait d'une survie globalement faible des adultes dans ces habitats peu favorables. Il est à prévoir que ces populations se trouvent la plupart du temps en dessous de la capacité d'accueil du milieu. Ces populations sont potentiellement vulnérables du fait de leur grande sensibilité à de faibles modifications de l'habitat et/ou de la pression de prédation. Cette situation pourrait correspondre à certains massifs à la sylviculture relativement intensive comme les Vosges moyenne et du sud où l'espèce est encore présente mais à faible densité.
- En situation intermédiaire de densité et d'instabilité. Le massif C présente une mosaïque des 3 habitats avec cependant une majorité d'habitats moyennement favorables. Le modèle prévoit une instabilité assez forte car la densité de la population dans les habitats peu favorables dépendra beaucoup du succès reproducteur moyen de la population. Cependant, l'existence d'habitats optimaux assure en permanence la persistance d'une densité minimum, même en cas de longues séries de mauvaises années de reproduction. Cette situation pourrait correspondre aux populations d'altitude du massif jurassien français où les suivis réalisés montrent une stabilité à long terme (10-20 ans) accompagnée d'une forte variabilité des densités à plus court terme (3-5 ans) (Desbrosses 1997, Leclercq 1988, Leclercq *et al.* 1997), M. Montadert, non publié, ONCFS, non publié).

Ce modèle présente certaines analogies avec l'hypothèse ROMPA ("*Ratio of Optimal to Marginal Patch Hypothesis*") (Lidicker 1995) qui prédit différentes cinétiques démographiques de rongeurs en fonction de la proportion relative des habitats optimaux et marginaux. La différence principale

réside dans le domaine spatio-temporel pris en compte. Dans le modèle ROMPA, cette proportion est évaluée à l'échelle régionale (n x 100 km^2), domaine spatial qui permet l'expression de mécanismes biotiques à l'échelle des communautés (relation prédateur-proies-parasites). Dans notre modèle, cette proportion est évaluée à l'échelle locale (n x 1 km^2), domaine spatial pertinent pour rendre compte de phénomènes démographiques au niveau d'une population, mais trop réduit pour intégrer le fonctionnement des communautés. Ainsi, un raffinement du modèle pourrait être de concevoir un modèle à deux niveaux hiérarchiques emboîtés : le premier niveau correspondant à celui proposé au niveau local, le deuxième, intègrerait au niveau régional, l'impact de la structure paysagère (notamment la proportion relative et l'organisation spatiale des types de couverture végétale) sur le fonctionnement du système prédateur-proie.

I. 7 - Devenir des populations de gélinottes et de leurs habitats dans les Alpes du sud

Grâce aux connaissances acquises sur la sélection de l'habitat de la population des Monges, nous proposons ici un scénario de l'évolution future du statut de la gélinotte dans les Alpes du Sud. Ce scénario s'appuie sur l'observation de la dynamique des différentes essences structurant les peuplements (essentiellement, Pin sylvestre, Sapin, Epicéa et Hêtre) qui permet de prédire une évolution probable de la composition et de la structure de la végétation forestière et consécutivement, de la capacité d'accueil de ces habitats pour les populations de gélinottes qui y vivent.

Le maintien des conditions forestières favorables à la gélinotte, à savoir une fermeture importante du sous-étage et une forte hétérogénéité horizontale de la végétation sur une superficie suffisamment vaste pour permettre la persistance d'une population viable, va dépendre de 3 paramètres principaux.
1° Les conditions pedo-climatiques locales qui contrôlent la dynamique naturelle des essences forestières (régénération, vitesse de croissance).
2° L'histoire des pratiques sylvo-pastorales au cours du siècle précédent qui influence l'état actuel des boisements au niveau local (composition, structure) comme au niveau régional (taux de boisement).
3° L'évolution des pratiques sylvo-pastorales dans les prochaines décennies.

Les forêts de notre zone d'étude sont principalement dominées par l'Epicéa et le Pin sylvestre. Les forêts riches en hêtres et en sapins, couvrent des superficies plus faibles. Nous avons montré (chapitre II) que les sapinières et les hêtraies actuelles correspondent aux emplacements des forêts reliques qui subsistaient à la fin du $18^{ème}$ siècle, pendant le pic de déforestation. Ces forêts anciennes sont globalement moins densément peuplées par la gélinotte que les autres peuplements, du fait d'une moindre fermeture du sous-étage.
Parallèlement, l'observation de la dynamique des essences sur notre zone d'étude et, plus précisément de la régénération des différentes essences majoritaires de la futaie (Sapin, Pin sylvestre, Epicéa et Hêtre), semble montrer que les peuplements résineux presque purs, les plus densément peuplés par la gélinotte, sont en phase d'évolution active alors que les hêtraies-

sapinières, moins riches en gélinotte, semblent stables (le hêtre et le sapin étant adaptés à la régénération en conditions ombragées).
Ainsi, sur le secteur de Fissac où les hêtres adultes sont quasiment absents de la futaie, la présence en faible nombre mais régulièrement répartis, de semis de hêtres, laisse envisager une évolution vers la futaie mixte. Cette évolution est déjà bien amorcée dans le massif de Sansenu qui présente maintenant une proportion importante de hêtres passés dans la futaie (DBH >17,5 cm [32]). Dans ce massif, les pins sylvestres adultes, encore nombreux dans la futaie et dont l'âge mesuré sur des souches est souvent supérieur à 100 ans, sont absents au stade semis ou perchis dans les secteurs envahis par le Hêtre. Les parties de ce massif encore dominées par le Pin à tous les stades, étaient en fait pratiquement nues il y a une cinquantaine d'années, d'après les photographies aériennes de 1948 (Chapitre II).
D'autres secteurs comme la Peyronnière, sont actuellement principalement composés d'épicéas jeunes (moins de 50 ans) du fait d'une exploitation forestière intense au début des années 60. L'examen des souches et des arbres subsistant montre que ce massif était essentiellement composé de vieux pins sylvestres il y a une centaine d'années dont quelques exemplaires très âgés ont été épargnés par les coupes. Il est vraisemblable que cet état passé résulte d'une utilisation pastorale beaucoup plus intense qui a favorisé le Pin. La pression pastorale diminuant, l'Epicéa s'est progressivement installé pour finalement "exploser" après la coupe. Actuellement et malgré l'éloignement des semenciers, quelques semis de hêtres et de sapins sont visibles dans ce secteur laissant présager une évolution comparable à celle du massif de Sansenu après le vieillissement et l'exploitation de cette pessière.
Dans les secteurs aux sols les plus superficiels (stations à raisin d'ours sur marnes) de la Peyronnière, le Pin sylvestre a réussi à se régénérer massivement en même temps que l'Epicéa. La faible productivité de ces stations font que ces peuplements sont encore au stade perchis. Toutefois du fait de l'importance de son couvert, l'épicéa devrait petit à petit étouffer les pins au cours du vieillissement de ces boisements.

Ainsi, dans notre secteur d'étude, la succession des essences au cours des différentes phases de la dynamique forestière semble pouvoir se résumer ainsi :
1er stade : Colonisation des terrains nus : pinèdes pures de Pin sylvestre. Durée de ce stade une cinquantaine d'année.
2ème stade : Colonisation des pinèdes par l'Epicéa. Durée de ce stade plusieurs dizaines d'années, pouvant être accéléré par la mortalité précoce des pins (coupes, bris de neige lourde)
3ème stade : Colonisation progressive par le Sapin et/ou le Hêtre, plus ou moins rapide selon la proximité des semenciers. Dans le cas de pratiques sylvicoles peu intensives, un état intermédiaire avec un mélange intime d'essences de lumière et d'ombre peut être observé (cas de Sansenu).
4ème stade : Elimination des essences de lumière au profit du Hêtre et du Sapin pour aboutir à la hêtraie-sapinière montagnarde supposée stable dans sa composition.

La durée globale de ce processus est bien sûr difficile à évaluer. Elle sera grandement dépendante des interventions humaines qui tendront à accélérer le processus en coupant les arbres adultes des

[32] DBH : "*Diameter Breast High*" : diamètre à hauteur de poitrine.

premiers stades et notamment les vieux pins (obs. pers.). On peut supposer quand l'absence d'interventions humaines, plus de 100 ans seront nécessaire pour que le Hêtre et/ou le Sapin représente une part importante du boisement à partir d'un terrain nu et, encore une centaine d'année, pour constater la disparition de la plupart des vieux pins.
Dans les situations pédologiques les plus répandues et dans la tranche attitudinale de présence de la gélinotte (1100-1700 m d'altitude sur le site d'étude), il est donc évident que les boisements actuellement dominés par le Pin et l'Epicéa, évolueront au profit du Sapin et du Hêtre.
Parallèlement à ces transformations de la composition des boisements, une évolution vers une fermeture de la futaie, une baisse du couvert ligneux intermédiaire, une raréfaction des essences arbustives éliophiles et une diminution de la couverture herbacée, semble inévitable. Ceci s'explique, d'une part, par le couvert beaucoup plus important du Hêtre et du Sapin et, d'autre part, par le processus de vieillissement qui entraînera une augmentation de la densité des tiges de la futaie. Ces boisements seront donc globalement moins favorables à l'espèce, à l'image du massif de la Pinée, dominé par le hêtre ou certaines parties anciennes de Fissac, dominé par une vieille futaie régulière de sapins.

Ainsi, l'ensemble de ces observations montre que la situation très favorable rencontrée actuellement, est directement issue de la surexploitation passée de ces espaces qui se trouvent actuellement à un stade intermédiaire et temporaire d'évolution forestière.
En l'absence d'interventions humaines dans le prochain siècle, les secteurs favorables à la Gélinotte devraient se réduire fortement et se localiser sur les zones de rajeunissement spontané de la forêt, conduisant à des densités moyennes beaucoup plus faibles que celles connues actuellement.

Ce scénario, ne prend pas en compte les usages actuels et futurs que l'homme fera de ces espaces. Actuellement, le mode de gestion sylvicole conduit depuis la dernière guerre dans les forêts soumises au régime forestier de notre zone d'étude, est principalement le jardinage. Ce mode de gestion a permis l'entretien de futaies claires et donc une structure irrégulière dans certaines sapinières anciennes qui, théoriquement, devraient être beaucoup plus homogènes. Ainsi, le massif du Grand Puy, qui n'a pas fait l'objet d'une description fine de la végétation mais où plusieurs gélinottes ont été marquées et suivies pendant l'étude, est pour partie constitué d'une sapinière-pessière à gros bois (certains atteignant 1 m de diamètre). Malgré l'ancienneté de ces peuplements, la structure est favorable à l'espèce du fait des trouées générées par les exploitations successives qui ont permis l'installation progressive de la régénération naturelle de sapins et donc entretenu un degré suffisant de fermeture du sous-étage. Ce massif possède dans ce secteur des densités comparables au massif de Fissac, pourtant plus jeune globalement (évaluation basée sur le suivi des oiseaux équipés).
Ceci montre que l'évolution spontanée vers la fermeture et la régularisation de la futaie, peut être contrecarrée par une exploitation forestière basée sur le jardinage par petits groupes d'arbres. Dans ces conditions et pour peu que des habitats favorables à l'élevage des jeunes persistent (maintien de petites clairières intra-forestières ou taches de futaies suffisamment claires pour permettre un tapis herbacé continu), il semble possible d'entretenir durablement des conditions de vie favorables à l'espèce.

II – Propositions de gestion des habitats à Gélinotte des bois dans le contexte montagnard d'Europe occidentale

Le déclin de la Gélinotte des bois dans de nombreuses régions européennes a conduit certains pays à mettre en place des mesures de conservation.
Parmi les mesures possibles, la plupart des auteurs s'accordent à privilégier pour la Gélinotte des bois ou la Gélinotte huppée, les mesures de gestion de l'habitat forestier (Aberg*, et al.* 2003, Bergmann & Klaus 1994, Gullion 1989, Klaus 1991, Ledant & Devillers 1991, Lieser*, et al.* 1995, Montadert *et al.* 1994, Norman *et al.* 2004, Sachot *et al.* 2003, Sieux & Delvingt 1997, Suchant 1991, Whitaker 2003).
L'impact du dérangement lié aux activités de loisirs ou à l'exploitation forestière, semble plus secondaire chez cette espèce. Ainsi, elle supporte beaucoup mieux la présence humaine que le Grand-Tétras ou le Tétras-Lyre (Baltic 2005, Brenot *et al.* 1996, Leclercq 1985, Zeitler 1995).
Enfin, le contrôle des prédateurs, bien qu'ayant souvent un impact positif sur le succès reproducteur des Tétraonidés (Kautala *et al.* 2000, Korsch 1985, Marcström *et al.* 1988, Summers *et al.* 2004), n'est généralement pas considéré comme un mode de gestion applicable sur le long terme et sur des superficies suffisantes, du fait de problèmes techniques, réglementaires et éthiques (Stahl & Migot 1993, Valkama *et al.* 2005)

A partir de l'analyse des habitats optimaux rencontrés dans la zone d'étude, nous présentons les grands principes qui devraient orienter les stratégies conservatoires et nous proposons quelques mesures sylvicoles applicables dans le contexte des forêts montagnardes d'Europe occidentale.

Deux échelles spatiales doivent être considérées pour mettre en application des mesures de gestion sylvicole favorables à la gélinotte.

- <u>L'échelle du domaine vital individuel, soit une surface de 10-40 ha nécessaire à la survie et la reproduction d'un couple.</u>
  Cette surface correspond aussi à la taille approximative de la parcelle forestière, unité spatiale de base des aménagements forestiers. C'est à cette échelle que se situent les interventions sylvicoles, que ce soit les coupes ou les travaux sylvicoles (dégagement, dépressage, élagage). Nous rappellerons ici rapidement les mesures techniques applicables à l'échelle locale pour la gélinotte. Elles ont déjà fait l'objet de plusieurs publications, par exemple en France (Collectif 2001, Guillemot 1997, Montadert *et al.* 1994) et en Allemagne (Bergmann & Klaus 1994, Suchant & Willmann 1994, Suchant *et al.* 1995).

- <u>L'échelle de la population locale, soit une superficie de quelques centaines ou milliers d'ha, nécessaire au maintien d'une population viable.</u>
  L'estimation de la surface minimale d'habitat nécessaire à une population viable (i.e. à l'abri du risque d'extinction) reste une question ouverte. Actuellement nous ne savons pas évaluer cette taille compte tenu de l'absence d'études de dynamique de populations qui

permettraient de construire des modèles de viabilité suffisamment fiables[33]. Cette taille dépendra fortement du taux de renouvellement de la population et de la variation inter-annuelle des différents paramètres démographiques. D'une façon générale, les suivis à long terme réalisés dans certaines régions exploitées comme le Jura français (Desbrosses 1996, Leclercq 1988, Leclercq *et al.* 1997) ou encore vierges comme en Russie (Beshkarev *et al.* 1994, Beshkarev *et al.* 1995) montrent que les populations de gélinottes présentent souvent de fortes variations pluri-annuelles des effectifs ce qui sous-tend de fortes variations de la survie et/ou du succès reproducteur. Dans ces conditions, une population de plusieurs centaines d'adultes en période de forte densité, est sans doute nécessaire sur le long terme, pour se garantir des aléas démographiques et environnementaux (Shaffer 1987). Bergmann & Klaus (1994) proposent un minimum de 1500-2000 ha comme superficie minimale d'habitat optimal pour l'implantation d'une population réintroduite (sans préciser quelle capacité d'accueil est attendue dans cet habitat). Grimm & Storch (2000) proposent pour le Grand-Tétras, un effectif de 470 adultes comme capacité d'accueil minimale permettant le maintien d'une population viable (c.a.d. une population ayant 99% de chance de survie pendant 100 ans). Ce seuil minimal est déduit d'une modélisation démographique avec des survies supérieures à celles mesurées dans notre population. Ainsi, on peut faire l'hypothèse que la taille minimale d'une population viable de gélinotte soit encore supérieure. En se basant sur un chiffre de 500 adultes et en fixant une densité de 5 couples aux 100 ha, densité déjà considérée comme élevée en Europe occidentale, un minimum de 5000 ha d'habitat optimal serait alors nécessaire pour abriter une population "viable". Dans un contexte assez courant d'une distribution hétérogène des habitats favorables au sein d'un même massif forestier, il serait alors nécessaire d'intégrer des superficies encore supérieures.

II. 1 - Orientations de gestion sylvicole favorable à la Gélinotte des bois à l'échelle parcellaire (domaine vital)

Les pratiques sylvicoles quotidiennes (coupes et travaux) devront permettre de préserver dans chaque parcelle forestière :

- Le couvert protecteur apporté par les résineux (semis, perchis ou arbres de futaie bas-branchus).
- Les essences feuillues, généralement sans intérêt économique mais indispensables à la gélinotte (au premier rang desquelles le noisetier, les sorbiers, l'aubépine, les saules).
- Les plages herbacées intra-forestières.

L'entretien de ces trois caractéristiques dans une même parcelle forestière implique la constitution d'une structure d'âge hétérogène répartie selon une mosaïque horizontale fine et avec un faible recouvrement de la futaie (arbres dépassant 8 m de hauteur), soit au maximum 40% de recouvrement, idéalement 20-30%.

[33] La fiabilité de ces modèles est souvent faible du fait de l'estimation insuffisamment précise des paramètres vitaux de la population et des facteurs susceptibles de les faire varier dans le temps (catastrophes ou changements progressifs) (Coulson *et al.* 2001).

Cette structure est directement dépendante à moyen terme de la conduite des martelages. Les martelages par petits groupes d'arbres plutôt que "au pied par pied " ou à l'opposé par parcelles, permettront l'installation de cette mosaïque par la mise en lumière progressive de petites surfaces de quelques ares.
Dans ce contexte, les travaux sylvicoles éventuels devront préserver au maximum toutes les essences feuillues non commerciales. En cas de dominance trop forte d'une de ces essences entraînant une compétition défavorable à l'essence commerciale (généralement les résineux en forêt de montagne), les travaux ne devront concerner qu'une partie des semis déjà installés en dégageant uniquement le strict nécessaire à son développement (principe du dégagement en cheminée).
Le nettoyage systématique du sous-étage de tous les éléments sans avenir (semis et perchis dominés) devra être évité ainsi que l'élagage systématique des semis et perchis à 2 mètres de hauteur. Ces pratiques provoquent une ouverture du sous-étage en éliminant une partie du couvert apportée par les branches résineuses alors que ce paramètre détermine le degré de sécurité de l'habitat.

Le principe de maintenir tous ces éléments à l'échelle de la parcelle forestière devrait être affirmé car il permet à un couple de réaliser toutes les phases du cycle vital saisonnier sur un même espace le plus réduit possible et de réaliser ses activités vitales journalières en s'exposant le moins possibles aux prédateurs.
Ainsi, une forte hétérogénéité horizontale de la végétation à l'intérieur de chaque parcelle forestière, est probablement une mesure importante de la qualité de l'habitat. Elle permet la juxtaposition spatiale fine de deux ressources-clefs aux exigences écologiques contradictoires :
- le couvert de sécurité nécessitant un milieu dense,
- la disponibilité alimentaire nécessitant des zones éclairées pour le développement des arbustes (hiver) ou de la strate herbacée (été).

Cette structure en mosaïque fine (≈ 1 à 30 ares) semble être indispensable pour assurer un taux de survie individuel suffisamment élevé pour compenser un taux de reproduction assez faible en moyenne [34].

II. 2 - Orientations de gestion sylvicole favorable à la Gélinotte des bois à l'échelle du massif forestier (population locale)

Sur plusieurs centaines d'ha, le type de traitement forestier et l'existence éventuelle d'autres modes d'utilisation de l'espace comme le pastoralisme, joueront un rôle déterminant.

[34] En l'absence de cette hétérogénéité horizontale fine, la gélinotte semble capable d'élargir son domaine vital pour répondre aux variations de ses besoins saisonniers (Lieser 1994). Cependant ce comportement pourrait faire baisser la capacité d'accueil et augmenter les risques d'être capturé par un prédateur. Cette séparation spatiale saisonnière des habitats utilisés en Forêt Noire, liée à une homogénéité de la végétation à l'échelle parcellaire (Lieser 1994), n'a pas été observée sur notre site d'étude.

L'objectif devrait être d'entretenir sur de larges espaces, le type de structure favorisée à l'échelle parcellaire afin d'augmenter la capacité d'accueil globale de l'habitat en permettrant une répartition la plus homogène possible des domaines vitaux.

Dans une logique de gestion conservatoire de populations régionales contraintes par une distribution discontinue des boisements favorables, le maintien d'une densité élevée pourrait être nécessaire pour préserver l'espèce des risques d'extinction associés aux faibles effectifs. Dans les habitats montagnards d'Europe occidentale dont les boisements sont naturellement (relief) ou artificiellement (activités humaines) fragmentés, il semble dangereux pour la survie de l'espèce d'envisager une conservation à très large échelle comme dans les régions fortement exploitées de Scandinavie ou de Russie. Dans ces grands espaces forestiers, les faibles densités moyennes, causées par une sylviculture intensive, peuvent être compensées par les immenses étendues forestières garantes d'un stock important d'individus. Dans ces régions boréales, l'accent est plutôt mis sur la mise en place de grandes réserves forestières, éventuellement inter-connectées, capables d'avoir une dynamique autonome et de servir de réservoir pour les régions plus dégradées (Angelstam 1997, Beshkarev *et al.* 1994, Beshkarev *et al.* 1995, Borchtchevski 1993, Linden *et al.* 2001).

Cette politique de mise "sous cloche" est inenvisageable dans les espaces relativement restreints et exploités de longue date en Europe occidentale. De plus, des déclins, voir des disparitions complètes, ont été observés en Europe dans de très grands massifs forestiers couvrant des dizaines de milliers d'ha d'un seul tenant. Ainsi, la gélinotte a disparu des Vosges du Nord dans les années 70-80, malgré une couverture boisée pratiquement continue sur des centaines de km^2 (Desbrosses 1993-1994). Un autre exemple spectaculaire est la disparition quasi complète de l'espèce de la Forêt Noire (40 territoires en 1990) alors même que le Grand-Tétras, aux exigences spatiales individuelles plus importantes, se maintient dans ce massif (Lieser 1994, Suchant 1991). En Forêt Noire, la dégradation des habitats favorables par la transformation à large échelle de la structure et la composition des boisements depuis le $19^{ème}$ siècle (disparition des forêts paysannes gérées en taillis, transformations des futaies mixtes irrégulières en formations régulières d'épicéas, abandon du pastoralisme forestier) n'a pas pu être compensée par le maintien (et même l'augmentation) de la superficie forestière. Ceci montre qu'un taux de boisement élevé n'est pas le garant du maintien d'une population viable de gélinotte en l'absence d'une gestion forestière permettant l'entretien d'habitats favorables localement.

Ainsi, malgré l'accent porté depuis quelques années sur l'impact de la fragmentation des boisements sur le maintien des populations de gélinottes (Aberg *et al.* 1995, Aberg *et al.* 2000) et plus largement sur l'importance d'aborder la conservation des espèces à des échelles spatiales suffisamment larges pour permettre un fonctionnement en métapopulation ou en source-puit (Andren 1994, Breininger & Carter 2003, Harrison 1991, Rolstad 1991, Saunders *et al.* 1991, Storch 1997), toutes les espèces ne sont cependant pas sensibles aux même échelles spatiales (Lee *et al.* 2002, Villard *et al.* 1999). Dans le cas de la gélinotte, bien que la présence d'un couvert forestier continu soit un facteur facilitant les déplacements (voir discussion dans publication B), et favorisant potentiellement la reproduction en diminuant l'abondance des prédateurs généralistes (Kurki *et al.* 2000), l'absence de fragmentation à large échelle, n'est pas suffisante pour garantir la survie des populations.

Ainsi, une gestion favorable à l'espèce dans le contexte des boisements d'Europe occidentale, devrait tendre vers une distribution la plus homogène possible des habitats favorables à la gélinotte. De ce point de vue, le multi-usage (pastoral et sylvicole) de tout ou partie des espaces boisés nous semble un moyen économique intéressant pour entretenir une forêt avec une faible densité de la futaie et une forte hétérogénéité horizontale de la végétation. Le double objectif de produire sur un même espace, une ressource "bois" et une ressource "herbe", implique l'entretien d'une mosaïque de plages plus ou moins boisées qui multiplie l'hétérogénéité horizontale de la végétation.

Dans le cas le plus répandu où seule la ressource "bois" est exploitée, le mode de gestion devrait s'orienter vers la futaie irrégulière par groupes d'arbres (ou par "bouquets"). Ce mode de traitement se situe en position intermédiaire le long d'un gradient de dynamique spatio-temporelle de la régénération dont les deux extrêmes sont, d'un côté la futaie régulière, et de l'autre le jardinage par pied d'arbre.

La futaie régulière "stricte", en recherchant l'homogénéité de la structure d'âge à l'échelle de la parcelle, ne permet pas le maintien de populations importantes de gélinottes puisque les seuls habitats potentiels sont représentés par les stades jeunes de la rotation (soit les stades 10-20 à 40-60 ans). Ce qui, pour un âge d'exploitabilité fixé à 100 ans, donnerait environ 30 % de la surface potentiellement favorable. Dans les fait, ce pourcentage est souvent inférieur car les jeunes stades font généralement l'objet de travaux culturaux intensifs visant à favoriser l'essence commerciale, qui dégradent la qualité de l'habitat de la gélinotte (élimination du couvert bas et des feuillus non commerciaux, mise à espacement précoce des tiges, élagage des branches basses). Ces pratiques forestières conduisent à une raréfaction importante des populations de gélinottes, comme en Suède (voir discussion chapitre IV. 2 et (Aberg *et al.* 2003)), ou dans d'autres régions d'Europe centrale (Jamrozy 1991, Kopij 1992, Varga 1991), quand ce n'est pas sa quasi disparition (voir cas de la Forêt Noire décrit plus haut).

A l'opposé, le traitement jardiné "pied à pied" entretient une mosaïque très fine de la structure d'âge, il devrait être donc potentiellement favorable à l'espèce. Ceci semble vérifié dans les stations pauvres ou aux altitudes élevées, conditions qui limitent la croissance des arbres et l'installation de la régénération naturelle. Dans ces stations, les feuillus sont rares dans la futaie, le Hêtre en particulier se trouve en limite écologique. Dans ce cas, la futaie est naturellement claire, la régénération résineuse se fait par petits collectifs. De nombreux pieds de résineux ayant poussé en croissance libre, possèdent des branches vivantes jusqu'au sol, garantissant un couvert de sécurité. Ici, l'exploitation forestière en jardinage ne modifie que très peu cette dynamique qui évolue très lentement et qui entretient une structure de la végétation globalement favorable à la gélinotte. Par contre, dans des stations plus productives, le jardinage pied à pied tend à maintenir des futaies plus denses où la lumière est juste suffisante pour permettre la régénération des essences de la futaie (sapin, hêtre) mais souvent insuffisante pour celle des arbustes héliophiles ou pour le développement de la strate herbacée. Dans ce type forestier, le couvert résineux du sous étage est aussi réduit par l'élagage naturel des tiges en compétition pour l'espace et par une densité de semis et perchis résineux peu importante. Cette situation se rencontre dans de nombreux secteurs de la

forêt jurassienne à des altitudes moyennes (800-1200 m), où les populations de gélinotte sont faibles malgré un mode de gestion jardinée (obs. pers., M. Blattner, comm. pers.).

Ainsi, nous pensons à l'instar de Bergmann & Klaus (1994) **que la futaie irrégulière par groupes d'arbres (ou par bouquets), pourrait être le mode de gestion idéal pour l'espèce**.
Les trouées provoquées par les coupes devraient être suffisamment grandes pour permettre le développement temporaire des herbacés avant que la régénération ne les referme. La taille idéale des trouées quand la futaie présente une trop grande fermeture pourrait être d'un diamètre égal à la hauteur de la futaie, soit de 3 à 7 ares pour des peuplements de 20 à 30 m de hauteur. Elles devraient être inférieures à 1 ha ou ne pas dépasser un diamètre de 2 fois la hauteur du peuplement, pour éviter la formation de peuplements homogènes sur de trop grandes surfaces.

Ce mode de gestion pourrait par ailleurs s'avérer favorable à de nombreuses autres espèces animales et végétales favorisées par la présence d'ouverture en forêt. Ceci a conduit certains auteurs ((Jansson 1999) pour la forêt boréale, (Kemkes 1991) pour les taillis feuillus du Luxembourg), à considérer la gélinotte comme une espèce indicatrice d'une forte biodiversité des espaces boisés (notion d'espèce parapluie, "umbrella species"(Caro & O'Doherty 1999, Simberloff 1998)). Cette notion est intéressante pour le gestionnaire qui n'a ni les moyens, ni les compétences, pour intégrer dans sa gestion courante tous les compartiments de la biodiversité et qui recherche alors des espèces indicatrices de cette diversité sur lesquelles appuyer sa politique (Noss 1990).
Dans le contexte des forêts montagnardes d'Europe occidentale, la Gélinotte des bois pourrait être une de ces espèces, en accompagnement d'autres espèces indicatrices de certaines caractéristiques de l'habitat forestier auxquelles la gélinotte n'est pas sensible (en particulier les espèces indicatrices des bois morts : coléoptères saproxyliques, certaines espèces de pics …).
Dans le cas des forêts fréquentées simultanément par le grand-tétras et la gélinotte, il pourrait cependant y avoir une incompatibilité entre les types d'habitat recherchés par ces deux espèces (futaie claire à sous bois peu développé pour le grand-tétras à priori peu favorable à la gélinotte). Dans ce cas, le maintien simultané des deux espèces dans les mêmes parcelles forestières reste possible quand les zones fermées forment des taches de quelques ares ou dizaines d'ares dans une matrice forestière fondamentalement favorable au grand-tétras (Sachot *et al.* 2003). A l'échelle d'un massif de plusieurs centaines d'ha, cette coexistence pourra aussi se faire par la présence d'une mosaïque plus grossière avec des zones plus fermées de quelques hectares, qui seront peu ou pas fréquentées par le grand-tétras mais qui permettront l'installation d'un couple de gélinotte. Dans ces conditions, il faut s'attendre à des densités plus faibles de gélinottes et une distribution irrégulière des territoires (voir discussion dans (Montadert *et al.* 1994)).

Perspectives de recherche

Nous proposons ici quelques thèmes de recherche insuffisamment documentés ou totalement négligés dans ce travail, qui pourraient faire l'objet de travaux ultérieurs.
Au-delà des techniques d'observations et de suivis individuels, utilisées ici, l'outil moléculaire apporterait sans doute des éclairages intéressants sur certaines questions posées dans ce travail (Goldstein *et al.* 1999). La technique de la "*Polymerase Chain Reaction*" (PCR) rend maintenant possible l'analyse de matériel génétique contenu en très faible quantité dans certains échantillons récoltables sur le terrain (fèces par exemple). Il serait ainsi possible d'utiliser différents marqueurs génétiques pour étudier les populations de gélinottes françaises qui sont maintenant trop peu chassées pour obtenir un échantillon suffisant d'individus (Bellemain *et al.* 2005, Kohn & Wayne 1997, Valière 2002, Wilson *et al.* 2003).

I - Méthode de comptage

Le meilleur test possible d'une méthode indiciaire de dénombrement serait de d'étudier les changements de l'indice d'abondance, le long d'un gradient d'abondance connu. Avec les techniques classiques de dénombrement (plans quadrillés), cette approche est pratiquement impossible à mettre en œuvre, tant il est difficile d'avoir une estimation absolue et non biaisée d'une population locale de Gélinotte des bois.
Maintenant, grâce à l'identification génétique individuelle (micro-satellites), il est possible d'estimer avec précision la taille de la population par application des modèles de capture-recapture (CMR) aux échantillons génotypés (Kohn *et al.* 1999, Schwartz *et al.* 1998, Waits & Leberg 1999).
Un test de sensibilité de l'indice "IPPC" pourrait ainsi être envisagé en étudiant plusieurs massifs forestiers abritant des densités différentes de gélinotte et où serait réalisées simultanément la méthode IPPC et l'estimation de la densité absolue par typage génétique des fèces au printemps.

II - Démographie et dispersion juvénile

Démographie comparée des mâles et des femelles et des jeunes.
L'échantillon de femelles et de jeunes a été trop faible pour obtenir une estimation suffisamment précise des taux de survie et de la distance de dispersion.
Ces deux aspects demanderaient de poursuivre les campagnes de captures et de suivi par télémétrie des poules et de jeunes[35].

De plus, la question des différences de distances de dispersion post-natale des mâles et des femelles, pourrait être abordée par l'outil moléculaire en comparant la structuration génétique de l'ADN nucléaire avec celui de l'ADN mitochondrial (transmission uniquement maternelle). Si les mâles se

[35] Ce point est une réalité car depuis 2003, des campagnes de captures et de suivi par télémétrie axées sur les poules et les jeunes, ont repris.

dispersent à plus grande distance que les femelles ont devrait remarquer une plus forte différentiation par la distance de l'ADN mitochondrial.

III - Origine et dynamique d'expansion de la population

Nous avons vu que la récolte de témoignages atteignait rapidement sa limite pour reconstituer l'historique de la population. Il serait probablement possible d'aborder cette question en analysant la structuration génétique comparée des populations de gélinotte le long de l'arc alpin. Si, la population actuelle des Alpes de Haute Provence est issue d'un noyau réduit et isolé pendant plusieurs centaines d'années, la baisse de diversité génétique associée à cette situation démographique ("bottleneck") devrait être potentiellement détectable (Bouzat *et al.* 1998, Ellstrand & Elam 1993, Larsson *et al.* 2003). L'absence de différences génétiques entre les populations ne permettrait cependant pas de faire la différence entre une population issue d'une colonisation unique et celle issue d'une population relique secondairement remise en contact avec une autre population (brassage génétique secondaire).

Nous avons suggéré que la colonisation s'effectuait essentiellement par une lente diffusion spatiale grâce à l'installation de proche en proche de couples cantonnées, sans formation de tête de pont. Certains indicateurs comme la richesse allélique ou le taux d'hétérozygocie pourraient être utilisés pour quantifier l'intensité des échanges entre différentes populations le long d'un gradient de distance et de position par rapport au front de colonisation et tester ainsi la validité des deux modèles proposés pour rendre compte du phénomène d'expansion (diffusion ou tête de pont).

IV- Déterminisme du succès de la reproduction

Les interrogations concernant les mécanismes biologiques impliqués dans le succès reproducteur (voir plus haut), mériteraient la mise en place d'un protocole de recherche spécifique.
La problématique principale posée serait d'évaluer le lien entre qualité des ressources disponibles à l'échelle d'un domaine vital individuel, état physiologique des poules, taille des pontes, réussite des nids et survie des poussins.

Il serait nécessaire :

1) De suivre pendant quelques années (3-5 ans), un certain nombre de poules équipées d'émetteurs (5-10 ind./an).
2) De disposer d'indicateurs de la condition corporelle des poules. Compte tenu des difficultés de capture, seule l'utilisation d'indicateurs biochimiques dans les fèces pourrait être envisagée. Ce domaine est encore peu exploré pour le suivi de la faune sauvage et constitue un champ de recherche prometteur en biologie des populations. Ainsi, il est connu que le niveau de stress d'un animal peut être révélé par la quantité d'hormones de stress (corticostérone) dans les fèces (voir par exemple les études menées sur le Tétras-Lyre (Baltic 2005, Baltic *et al.* 2005)). Jusqu'à

quel point ces hormones (ou d'autres substances dosables dans les fèces) pourraient aussi permettre de diagnostiquer l'état physiologique individuel reste probablement à évaluer.

3) De mesurer des indicateurs comportementaux (comme le rythme d'activité) pour indiquer le temps passé à se nourrir et ainsi relier ces comportements aux disponibilités alimentaires du domaine vital.
4) De quantifier les risques de prédation au niveau du domaine vital individuel. Des méthodes indiciaires (récoltes de fèces de carnivores) pourraient être utilisées pour quantifier ce risque (intensité de la fréquentation par les prédateurs).
5) De décrire finement la végétation du domaine vital utilisé par les différentes poules équipées, sous l'angle de la disponibilité alimentaire et de la protection apportée par le couvert.
6) D'analyser la valeur nutritive des végétaux consommés en priorité par les gélinottes, sous l'angle énergétique (taux protéique) mais aussi sous l'angle des métabolites secondaires (phénols pour les feuillus) susceptibles d'altérer la valeur nutritive des aliments consommés (toxicité, inhibiteur de digestion) (Andreev 1988 b, Beckerton & Middelton 1982, Bumann & Stauffer 2002, Gugliemo *et al.* 1996, Hewitt & Kirkpatrick 1997, Jakubas & Gullion 1991, Marjakangas & Moss 1991, Moss 1972, Servello & Kirpatrick 1988).
7) De connaître le régime alimentaire de chaque femelle équipée et d'identifier les préférences alimentaires pour telle ou telle espèce végétale (voir même pour telle ou telle plante) dans le contexte spécifique de chaque domaine vital.
8) De décrire les conditions climatiques chaque année et notamment la durée et la qualité de l'enneigement de chaque hiver précédent la reproduction.

L'ensemble de ces mesures devrait être réalisé plusieurs mois avant le début de la ponte (décembre, janvier) compte tenu des effets-retards possibles des conditions de vie en période hivernale sur le succès reproducteur. Un nombre d'année d'étude minimum de 3 ans semble nécessaire pour espérer rencontrer des situations contrastées de succès reproducteur et de suivre un nombre suffisant de femelles.

Références :

Aberg, J. 2000. The occurence of hazel grouse in the boreal forest: effects of habitat composition at several spatial scales. PhD. thesis, Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala.

Aberg, J., Jansson, G., Swenson, J.E. & Angelstam, P. 1995. The effect of matrix on the occurrence of hazel grouse (*Bonasa bonasia*) in isolated habitat fragments. - Oecologia 103: 265-269.

Aberg, J., Jansson, G., Swenson, J.E. & Mikusinski, G. 2000. Difficulties in detecting habitat selection by animals in generally suitable areas. - Wildlife Biology 6: 89-99.

Aberg, J., Swenson, J.E. & Andren, H. 2000. The dynamic of hazel grouse (*Bonasa bonasia* L.) occurrence in habitat fragments. - Canadian Journal of Zoology 78: 352-358.

Aberg, J., Swenson, J.E. & Angelstam, P. 2000. The habitat requirements of hazel grouse (*bonasa bonasia*) in managed boreal forest and applicability of forest stand descriptions as a tool to identify suitable patches. - Acta Universitae Agriculturae Suecinae

Aberg, J., Swenson, J.E. & Angelstam, P. 2003. The habitat requirements of hazel grouse (*Bonasa bonasia*) in managed boreal forest and applicability of forest stand descriptions as a tool to identify suitable patches. - Forest Ecology and Management 175: 437-444.

Aebischer, N.J., Robertson, P.A. & Kenward, R.E. 1993. Compositional analysis of habitat use from animal radio-tracking data. - Ecology 74: 1313-1325.

Ahnlund, H. & Helander, B. 1975. The food of the hazel grouse (*Tetrastes bonasia*) in sweden. - Viltrevy 9: 221-240.

Alldredge, J.R. & Ratti, J.T. 1986. Comparison of some statistical techniques for analysis of resource selection. - Journal of Wildlife Management 50: 157-165.

Andersen, R., Herfindal, I. & Saether, B.-E. 2004. When range expansion rate is faster in marginal habitats. - Oikos 107: 210-214.

Andreev, A. V. 1988 a. The ten year cycle of the willow grouse of Lower Kolyma. - Oecologia 76: 261-267.

Andreev, A.V. 1988 b. Ecological energetics of Paleartic tetraonidae in relation to chemical composition and digestibility of their winter diet. - Canadian Journal of Zoology 66: 1382-1388.

Andren, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: A review. - Oikos 71: 355-366.

Angelstam, P. 1983. Population dynamics of tetraonids, especially the black grouse *Tetrao tetrix* L. in boreal forests. - Acta Universitatis upsaliensis, Abstracts of Uppsala dissertations from the faculty of Science, Uppsala, 675 pp. 33 p.

Angelstam, P. 1984. Sexual and seasonal differences in mortality of the black grouse *Tetrao tetrix* in boreal Sweden - Ornis Scandinavica 15: 123-134.

Angelstam, P. 1986. Predation on ground nesting bird's nests in relation to predator densities and habitat edge. - Oikos 47: 365-373.

Angelstam, P. 1997. Landscape analysis as a tool for the scientific management of biodiversity. - Ecological Bulletin 46: 146-170.

Arribas, O. 2004. Fauna y paisaje de los Pirineos en la Era Glaciar. Lynx Edicions, Caixa, Catalunya.

Baines, D., Moss, R. & Dugan, D. 2004. Capercaillie breeding success in relation to forest habitat and predator abundance. - Journal of Applied Ecology 41: 59-71.

Baltic, M. 2005. Impact of human disturbance on Alpine wildlife in winter: stress, activity and energetics in the endangered Black grouse *Tetrao tetrix*. Ph.Thesis, University of Bern, Bern, Switherland.

Baltic, M., Jenni-Eiermann, S., Arlettaz, R. & Palme, R. 2005. A noninvasive technique to evaluate human-generated stress in the Black Grouse. - Annales of New York Academy of Sciences 1046: 1-15.

Bauer, K. 1960. Variabilität und rassengliederung des Haselhuhnes (*Tetrastes bonasia*) in Mitteleuropa. - Bonner Zoologische Beiträge 11: 1-18.

Beckerton, P.R. & Middelton, A.L.A. 1982. Effects of dietary protein levels on ruffed grouse reproduction. - Journal of Wildlife Management 46: 569-579.

Beissenger, S.R. & Westphal, M.I. 1998. On the use of demographic models of population viability in endangered species management. - Journal of Wildlife Management 62: 821-841.

Bellemain, E., Swenson, J.E., Tallmon, D., Brunberg, S. & Taberlet, P. 2005. Estimating population size of elusive animals with DNA from hunter-collected faeces: four methods for brown bears. - Conservation Biology 19: 150-161.

Berger, J. 1990. Persistence of different-sized populations: An empirical assessment of rapide extinctions. - Conservation Biology 4: 91-98.

Bergerud, A.T. 1988. Population ecology of north american grouse. *In*: Bergerud, A.T. & Gratson, M.W. (eds.), Adaptive Strategies and Population Ecology of Northern Grouse. University of Minnesota Press, Minneapolis, pp: 578-685.

Bergmann, H.-H., Klaus, F.-M. & Wiesner, J. 1975. Individualitat und artspezifitaät in den gesangsstrophen einer population des Haselhuhns (*Bonasa bonasia bonasia* L., Tetraoninae, Phasianidae). - Behavior 55: 94-114.

Bergmann, H.H., Klaus, S., Müller, F. & Wiesner, J. 1982. Das Haselhuhn *Bonasa bonasia*. Die Neue Brehm-Bücherei, Wittenberg Lutherstadt.

Bergmann, H.H. & Klaus, S. 1994. Distribution, status and limiting factors of Hazel grouse (*Bonasa bonasia*) in Central Europe, particularly in Germany. - Gibier Faune Sauvage, Game and Wildlife Vol. 11 (Hors série Tome 2): 5-32.

Bergmann, H.H. & Klaus, S. 1994. Restoration plan for the Hazel Grouse (*Bonasa bonasia*) in Germany. - Gibier Faune Sauvage, Game and Wildlife 11, (Special number Part 2): 35-54.

Bergmann, H.H., Klaus, S., Muller, F., Scherzinger, W., Swenson, J.E. & Wiesner, J. 1996. Die Hazelhühner: *Bonasa bonasia* und *B. swerzowi*. Die Neue Brehm-Bücherei, Magdeburg.

Bernard-Laurent, A. & Magnani, Y. 1994. Statut, évolution et facteurs limitant les populations de gelinotte des bois (*Bonasa bonasia*) en France : synthèse bibliographique. - Gibier Faune Sauvage, Game and Wildlife Vol. 11, (Hors Série Tome 1): 5-38.

Bernard-Laurent, A. & Léonard, Y. 2000. Vulnerability of an alpine population of rock partridge (*Alectoris graeca saxatilis*) to climatic events: evaluation with deterministic and stochastic models. - Game and Wildlife Science 17: 63-79.

Berthold, V.P. 1976. Methoden der bestandserfassung in der ornithologie: übersicht und kritische betrachtung. - Journal fûr Ornithologie 117: 1-69.

Beshkarev, A.B., Swenson, J.E., Angelstam, P., Andren, H. & Blagovidov, A.B. 1994. Long-term dynamic of hazel grouse populations in source and sink-dominated pristine taiga landscapes. - Oikos 71: 375-380.

Beshkarev, A.B., Blagovidov, A., Sokolski, S. & Hjeljord, O. 1995. Populations of Capercaillie and Hazel Grouse in large natural and logged forests in northern Russia, 1950-1992. Proceedings of the International Grouse Symposium 6, World Pheasant Association, Reading, Great Britain, pp: 12-18.

Bibby, C.J., Burgess, N.D. & Hill, D.A. 1992. Bird Census Techniques Academic Press, London.

Block, W.M. & Brennan, L.A. 1993. The habitat concept in ornithology, theory and applications. - Current Ornithology 11: 35-91.

Blondel, J. 1979. Biogéographie et Ecologie. Masson, Paris.

Blondel, J. 1986. Biogéographie Evolutive. Masson, Paris.

Boone, R.B. & Krohn, W.B. 2000. Predicting broad-scale occurence of vertebrates in patchy landscapes. - Landscape Ecology 15: 63-74.

Borchtchevski, V.G. 1993. (Population biology of the Capercaillie, principles of the structural organization). In Russian with English summary. Central Laboratory of the Management of Hunting and Nature reserves., Moscow.

Borchtchevski, V.G. 1994. Régime alimentaire des juvéniles et des adultes grands tétras (*Tetrao urogallus*) dans l'ouest de la taïga russe. - Gibier Faune Sauvage, Game andWildlife 11: 21-38.

Borchtchevski, V.G. 1999. Spring diet and food selectivity by male and female hazel grouse (*Bonasa bonasia*) in the Vodlozerski national park (Russia). - Gibier Faune Sauvage, Game & Wildlife 16: 1-24.

Borset, E. & Krafft, A. 1973. Black grouse *Lyrurus tetrix* and capercaillie *Tetrao urogallus* brood habitats in a Norwegian spruce forest - Oikos 24: 1-7.

Bouzat, J.L., Cheng, H.H., Lewin, H.A., Westemeier, R.L., Brawn, J.D. & Paige, K.N. 1998. Genetic evaluation of a demographic bottleneck in the greater prairie chicken. - Conservation Biology 12: 836-843.

Boyce, M.S. & McDonald, L.L. 1999. Relating populations to habitats using resource selection functions. - Trends in Ecology and Evolution 14: 268-272.

Breininger, D.R. & Carter, G.M. 2003. Territory quality transitions and source-sink dynamic in a Florida scrub-jay population. - Ecological Applications 13: 516-529.

Brenot, J.F., Catusse, M. & Ménoni, E. 1996. Effets de la station de ski de fond du plateau de Beille (Ariège) sur une importante population de Grand Tétras - Alauda 64: 247-258.

Brittas, R. & Karlbrom, M. 1990. A field evaluation of the Finish 3-man chain: a method for estimating forest grouse numbers and habitat use. - Ornis Fennica 67: 18-23.

Brown, J.L. 1969. Territorial behavior and population regulation in birds: a review and reevaluation. - Wilson Bulletin 81: 293-329.

Brown, J.H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. - American Naturalist 124: 255-279.

Brown, J.L. & Orians, G.H. 1970. Spacing patterns in mobile animals. - Annales Revue of Ecological Systems 1: 239-262.

Buckland, S.T. 1987. On the variable circular plot method of estimating density. - Biometrika 43: 363-384.

Bumann, G.B. & Stauffer, D.F. 2002. Scavenging of ruffed grouse in the Appalachians: influences and implications. - Wildlife Society Bulletin 30: 853-860.

Burnham, K.P., Anderson, D.R. & Laake, J.L. 1980. Estimation of density from line transect sampling of biological populations. - Wildlife Monographs 72: 1-200.

Burt, W.H. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. - Journal of Mammalogy 24: 346-352.

Byholm, P., Ranta, E., Kaitala, V., Linden, H., Saurola, P. & Wikman, M. 2002. Resource availability and goshawk off spring sex ratio variation: a large-scale ecological phenomenon. - Journal of Animal Ecology 71: 994-1001.

Caizergues, A. 1997. Fonctionnement démographique des populations de Tétras-Lyre (*Tetrao tetrix)* dans les Alpes françaises. PhD thesis, Université of Montpellier II, Montpellier.

Caizergues, A. & Ellison, L.N. 1997. Survival of black grouse *Tetrao tetrix* in the French Alps. - Wildlife Biology 3: 177-186.

Caizergues, A., Dubois, S., Mondor, G., Loiseau, A., Ellison, L. & Rasplus, J.-Y. 2001. Genetic structure of black grouse (*Tetrao tetrix*) populations of the French Alps. - Genetique Selection & Evolution 33: 177-191.

Caizergues, A. & Ellison, L.N. 2002. Natal dispersal and its consequences in Black Grouse *Tetrao tetrix*. - Ibis 144: 478-487.

Calenge, C., Dufour, A.B. & Maillard, D. 2005. K-select analysis: a new method to analyse habitat selection in radio-tracking studies. - Ecological Modelling 186: 143-153.

Caro, T.M. & O'Doherty, G. 1999. On the use of surrogate species in conservation biology. - Conservation Biology 13: 805-814.

Carriat, J. 1985. La chasse aux lèques - étude préliminaire - impact de la chasse aux lèques sur l'avifaune des Alpes de Hautes Provence. - Le Crave N° spécial: 1-20.

Castroviejo, J. 1970. Premières données sur l'écologie hivernale des vertébrés de la Cordillère Cantabrique. - Alauda 38: 126-149.

Caswell, H. 1989. Matrix population models. Construction, analysis and interpretation. Sunderland, Massachussets.

Cattadori, I.M. 1999. Temporal dynamic of grouse populations at the southern edge of their distribution. - Ecography 22: 374-383.

Cattadori, I.M. & Hudson, P.J. 2000. Are grouse populations unstable at southern end of their range? - Wildlife Biology 6: 213-218.

Cattadori, I.M., Merler, S. & Hudson, P.J. 2000. Searching for mechanisms of synchrony in spatially structured gamebird populations. - Journal of Animal Ecology 69: 620-638.

Catusse, M. 1994. Hazel grouse in the Pyrénées - British Birds 87: 271-272.

Catusse, M., Mothe, T. & Ménoni, E. 1992. La Gélinotte des bois *Bonasa bonasia* existe dans les Pyrénées. - Alauda 60: 129-133.

Channell, R. & Lomolino, M.V. 2000. Dynamic biogeography and conservation of endangered species. - Nature 403: 84-86.

Chapuis, J.L., Bernard-Laurent, A., Didillon, M.C., Jacob, L. & Ponce, F. 1986. Régime alimentaire des galliformes de montagne. Synthèse bibliographique et méthodes d'études. Muséum d'Histoires Naturelles, S.R.E.T.I.E., Paris.

Clarke, A.L., Saether, B.E. & Roskaft, E. 1997. Sex biases in avian dispersal: a reappraisal. - Oikos 79: 429-438.

Cody, M.L. 1985. Habitat selection in birds. Academic Press, London.

Collectif 2001. Orientations de gestion sylvicole tenant compte des milieux à tétraonidés. Document dactylographié, Parc Naturel Régional du Haut-Jura.

Collins, W.B. & Urness, P.J. 1979. Elk pellet group distributions and rates of deposition in aspen and lodgepole pine habitats. *In*: Boyce, M.S. & Hayden-Wing, L.D. (eds.), Elk ecology symposium University of Wyoming, Laramie, pp: 140-144.

Collins, W.B. & Urness, P.J. 1981. Habitat preferences of mule deer as rated by pellet-group distributions. - Journal of Wildlife Management 45: 969-972.

Collins, W.B. & Urness, P.J. 1984. The pellet-group census technique as an indicator of relative habitat use: response to Leopold et al. - Wildlife Society Bulletin 12: 327.

Corsi, F., De Leeuw, J. & Skidmore, A. 2000. Modeling species distribution with GIS. *In*: Boitani, L. & Fuller, T.K. (eds.), Research Techniques in Animal Ecology. Controversies and Consequences. Columbia University Press, New York, pp: 389-434.

Coulson, T., Mace, G.M., Hudson, E. & Possingham, H. 2001. The use and abuse of population viability analysis. - Trends in Ecology and Evolution 16: 219-221.

Couturier, P. 1964. La Gelinotte (*Tetrastes bonasia rupestris* Brehm). *In*: Couturier, P. (ed.), Le gibier des montagnes françaises. Arthaud, Grenoble, pp: 375-420.

Crick, H.Q.P. 2004. The impact of climate change on birds. - Ibis 146: 48-56.

D'eon, R.G. 1997. Vegetative concealment, proximity to trails, and predator activity as relative factors affecting nest success and egg loss in Spruce Grouse *Dendrapagus canadensis*. - Canadian Field-Naturalist 111: 399-402.

Dändliker, G., Durand, P., Naceur, N. & Neet, C. 1996. Contribution à l'étude et à la protection des Grands tétras du Jura vaudois - Mémoires de la Société Vaudoise de Sciences Naturelles 19: 175-236.

Danielsen, J. 1990. Habitat characteristics of Hazel grouse home ranges in south central Sweden during spring summer and fall. PhD thesis, University of Oslo, Norway.

Dasgupta, N. & Alledredge, J.R. 2000. A chi-square goodness-of-fit analysis of dependent resource selection data. - Biometrics 56: 402-408.

De Franceschi, P. 1982. Fluttuazioni delle popolazioni di Tetraonidi sulle Alpi Carniche. - Dendronatura 3: 19-38.

De Franceschi, P.F. 1994. Status, geographical distribution and limiting factors of hazel grouse (*Bonasa bonasia*) in Italy. - Gibier Faune Sauvage, Game & Wildlife 11 (Special number Part 2): 141-160.

De Franceschi, P.F. & Bottazzo, M. 1995. Habitat charateristics of brood-rearing sites of Hazel Grouse *Bonasa bonasia*in the eastern Alpes (Friuli-Venezia Giulia, Italy). Proceedings of the International Grouse Symposium 6, W.P.A., Reading, Great Britain, pp: 101-105.

Del Hoyo, J., Elliot, A. & Sargatal, J. 1994. Handbook of the Birds of the World. Lynx Edicions, Barcelona.

Delattre, P., Giraudoux, P., Damange, J.P. & Queré, J.P. 1990. Recherche d'un indicateur de la cinétique démographique des populations du Campagnol des champs (*Microtus arvalis*). - Revue d'Ecologie (Terre &Vie) 45: 375-384.

Deloche, N. & Magnani, Y. 2002. Evolution de la répartition communale du petit gibier de montagne en France au cours de la décennie 1990-1999. - Faune sauvage (supplément) 257: 1-16.

Desbrosses, R. 1983. Recherches sur l'eco-ethologie de la gélinotte (*Tetrastes bonasia*) dans le massif du Jura. Rapport dactylographié, Université de Bourgogne, Dijon.

Desbrosses, R. 1987. Les méthodes de dénombrement de populations de gélinottes des bois (*Bonasa bonasia* L.). Actes du colloque galliformes de montagne S.R.E.T.I.E., Grenoble, France, pp: 53-68.

Desbrosses, R. 1993-1994. L'extinction de la Gélinotte des bois *Bonasa bonasia* dans la Réserve de Biosphère des Vosges du Nord. - Annales Scientifiques de la Réserve de Biosphère des Vosges du Nord 3: 85-93.

Desbrosses, R. 1996. Comparaison de deux méthodes de dénombrement d'une population de Gélinottes des bois *Bonasa Bonasia* dans le Jura Français. - Alauda 64: 293-306.

Desbrosses, R. 1997. Habitats et fluctuations des populations de Gelinotte des bois (*Bonasa bonasia*) dans l'Est de la France. Unpubl. PhD Thesis, Université de Dijon, Dijon.

Desbrosses, R. 1999. Indices de présence et comportement de la Gélinotte des bois *Bonasa bonasia* en hiver dans le Haut-Jura français. - Nos Oiseaux 46: 1-10.

Desbrosses, R. 2002. Réponses comportementales de la gélinotte des bois *Bonasa bonasia* à l'utilisation du rappel. - Alauda 70: 131-136.

Devers, P.K. 2005. Population ecology and the effects of hunting on ruffed grouse (*Bonasa umbellus*) in the southern and central Appalachians PhThesis, Virginia Tech, Virginia, USA.

Doan, M.A., Dimmick, R.W., Buehler, D.A. & Rennie, J.C. 1997. Defining habitat quality for ruffed grouse *Bonasa umbellus* in the souther Appalachians using HSI models. - Wildlife Biology 3: 274.

Dobony, C.A. 2000. Factors influencing ruffed grouse productivity and chick survival in West Virginia. Thesis, West Virginia University, Morgantown, West Virginia, USA.

Dombrovski, V. 1997/1998. Dénombrement des rapaces diurnes dans la partie sud de la réserve de biosphère des Vosges du Nord. - Annales Scientifiques de la Réserve de Biosphère des Vosges du Nord 95-112.

Donovan, M.L., Rabe, D.L. & Olson, J. 1987. Use of geographic information systems to develop habitat suitability models. - Wildlife Society Bulletin 15: 574-579.

Douguedroit, A. 1976. Les paysages forestiers de Haute Provence et des Alpes Maritimes. Géographie - Ecologie - Histoire. Edisud, Aix en Provence.

Dronneau, C. 1982. L'écologie de la Gélinotte des bois (*Bonasa bonasia* L.) dans l'Est de la france - Premiers résultats. D.E.A., Université Pierre et Marie Curie, Paris VI, Paris.

Dronneau, C. 1984 a. La gélinotte des bois (*Bonasa bonasia* L.) : synthèse bibliographique : première partie. - Bulletin Mensuel de l'O.N.C. 76: 33-41.

Dronneau, C. 1984 b. La gélinotte des bois (*Bonasa bonasia* L.) : synthèse bibliographique : deuxième partie. - Bulletin Mensuel de l'O.N.C. 77: 43-47.

Dronneau, C. 1984 c. La gélinotte des bois (*Bonasa bonasia* L.) : synthèse bibliographique : troisième et dernière partie. - Bulletin Mensuel de l'O.N.C. 78: 27-36.

Dronneau, C. & Wassmer, B. 2004. "Autour des palombes" *In*: Thiollay, J.-M. & Bretagnolle, V. (eds.), Rapaces nicheurs de France, distribution, effectifs et conservation. Delachaux et Niestlé, Paris, pp: 85-89.

Drovetski, S.V. 1997. Spring social organisation, habitat use, diet, and body mass dynamics of hazel grouse *Bonasa bonasia* in northeastern Asia. - Wildlife Biology 3: 251-259.
Dufty, A.M.J. & Belthoff, J.R. 2001. Proximate mechanisms of natal dispersal: the role of body condition and hormones. *In*: Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A.A. & Nichols, J.D. (eds.), Dispersal Oxford University Press, New York, pp: 217-229.

Eberhardt, L.L. & Simmons, M.A. 1987. Calibrating population indices by double sampling. - Journal of Wildlife Management 51: 665-675.
Eiberle, K. 1987. Influence de la température de l'air et des précipitations sur les tableaux de chasse des tetraonidés. (In French with English summary: Effects of air temperature and precipitation on the annual bag of grouse (Tetraonides). - Cahier d'Ethologie Appliquée 7: 109-128.
Eiberle, V.K. & Koch, N. 1975. Die Bedeutung der Waldstruktur für die erhaltung des Haselhuhnes (*Tetrastes bonasa* L.) (In German with English summary: L'influence de la structure des forêts dans la conservation de la Gélinotte des bois (*Tetrastes bonasa* L.)). - Schweizerischen Zeitschrift für Forstwesen 126: 876-888.
Eiberle, K. & Matter, J.-F. 1984. Untersuchung über fritische wetterfaktoren beim Hazelhuhn (*Bonasa bonasia*). (In German with English summary: Investigation on weather factors crucial for hazel grouse (*Bonasa bonasia*)). - Forstarchiv 55: 195-198.
Ellison, L.N. 1974. Populations characteristics of Alaskan spruce grouse. - Journal of Wildlife Management 38: 383-395.
Ellison, L.N. 1979. Black grouse population characteristics on a hunted and three unhunted areas in the French Alps. *In*: Lovel, T.W.I. (ed.), Woodland Grouse World Pheasant Association, pp: 64-73.
Ellison, L., Léonard, P. & Ménoni, E. 1988. Evolution des effectifs de Tétras Lyre sur un territoire de chasse. - Gibier Faune Sauvage 5: 309-320.
Ellison, L., Léonard, P. & Huboux, R. 1994. Méthodes de dénombrement de la Gélinotte des bois (*Bonasa bonasia*) et propositions pour un suivi régional. - Gibier Faune Sauvage, Game and Wildlife 11: 63-74.
Ellstrand, N.C. & Elam, D.R. 1993. Population genetics consequences of small population size: Implications for plant conservation. - Annual Review of Ecology and Systematics 24: 217-242.
Enemar, A. 1959. On the determination of the size and composition of a passerine bird population during the breeding season. A methodological study. - Vär Fägelvärld Suppl. 2: 1-114.
Erasmy, J.-J. & Kremer, P. 1991. Die Lohhecken des Öslings. Seminar Die Lohhecken des Öslings und das Haselhuhn. Schlop von Clervaux, Luxembourg, pp: 4-10.
Eriksson, L., Johansson, E., Kettaneh-Wold, N. & Wold, S. 2001. Multi- and Megavariate Data Analysis. Principles and Applications. Umetrics AB, Sweden.

Fabre, E. & Vernet, C. *à paraitre*. Evolution de l'occupation du sol dans les Alpes-de-Haute-Provence (début du XIX - fin du XX siècle) : approche communale à partir de données cadastrales. - Méditerranée
Fattebert, K., Sachot, S., Perrin, N. & Neet, C. 2003. Model development for capercaillie (*Tetrao urogallus*) habitat in the Jura mountains (Western Switzerland). - Game & Wildlife Science 20: 195-210.

Fleury, M. 1995. Validation d'un modèle utilisant les cartes écoforestières pour évaluer le potentiel de la gélinotte huppée d'un territoire. Faune Experts inc. préparé pour la forêt modèle du Bas-Saint-Laurent,

Frelin, C. 1982. La relation fréquence-abondance. Aspects théoriques; application à un peuplement d'oiseaux. - Revue d'Ecologie (Terre et Vie) 36: 435-464.

Fretwell, S.D. & Lucas, H.L. 1969. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical development - Acta Biotheoretica 19: 16-36.

Fujimaki, Y. 2000. Recent Hazel Grouse population declines in Hokkaido, Japan. - Japanese Journal of Ornithology 48: 281-284.

Garcias-Ramos, G. & Kirkpatrick, M. 1997. Genetic models of adaptation and gene flow in peripheral populations. - Evolution 51: 21-28.

Garshelis, D.L. 2000. Delusions in habitat evaluation: measuring use, selection, and importance. *In*: Boitani, L. & Fuller, T.K. (eds.), Research Techniques in Animal Ecology. Controversies and Consequences. Columbia University Press, New York, pp: 111-164.

Gibbs, J.P. & Melvin, S.M. 1997. Power to detect trends in water bird abundance with call-response surveys. - Journal of Wildlife Management 61: 1262-1267.

Goldstein, D.B., Roemer, G.W., Smith, D.A., Reich, D.E., Bergmen, A. & Wayne, R. 1999. The use of microsatellite variation to infer population structure and demographic history in a natural model system. - Genetics 151: 797-801.

Goodman, D. 1987. The demography of chance extinction. *In*: Soulé, M.E. (ed.), Viable population for conservation. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp: 11-34.

Greenwood, P.J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. - Animal Behavior 28: 1140-1162.

Grimm, V. & Storch, I. 2000. Minimum viable population size of capercaillie *Tetrao urogallus*: results from a stochastic model. - Wildlife Biology 6: 219-225.

Grinnell, J. 1917. Field tests of theories concerning distributional control. - American Naturalist 51: 115-128.

Gugliemo, C.G., Karasov, W.H. & Jakubas, W.J. 1996. Nutritional costs of a plant secondary metabolite explain selective foraging by ruffed grouse. - Ecology 77: 1103-1115.

Guillemot, C. 1997. Présentation des orientations de gestion sylvicoles Tétras. Rencontres Jurassiennes 2, Prénovel, France, pp: 77-95.

Gullion, G.W. 1989. Managing the woods for the bird's sake. *In*: Altwater, S. & Schnell, J. (eds.), The Wildlife series: the ruffed grouse. Stackpole Books, Harrisburg, Pennsylvania, pp: 334-349.

Gullion, G.W. & Marshall, W. 1968. Survival of ruffed grouse in a boreal forest. - Living Bird 7: 117-167.

Gutiérrez, R.J., Zimmerman, G.S. & Gullion, G.W. 2003. Daily survival rates of ruffed grouse *Bonasa umbellus* in northern Minnesota. - Wildlife Biology 9: 351-356.

Hall, L.S., Krausman, P.R. & Morrison, M.L. 1997. The habitat concept and a plea for standard terminology. - Wildlife Society Bulletin 25: 173-182.

Hamelin, J. 2004. Détermination du régime alimentaire hivernal de la Gélinotte des bois (*Bonasa bonasia*) dans les Alpes de Haute-Provence par analyse coprologique. D.E.A., Université Joseph Fourier, Grenoble.

Hannon, S.J. 1989. Intrinsic mechanisms and population regulation in grouse - a critique. Acta Congress of International Ornithology 19, pp: 2478-2489.

Hanski, I. & Gilpin, M. 1991. Metapopulation dynamic: brief history and conceptual domain. - Biological Journal of Linnean Society 42: 3-16.

Hansson, L. 1979. Field signs as indicators of vole abundance. - Journal of Zoology 206: 273-276.

Harrison, S. 1991. Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. - Biological Journal of The Linnean Society 42: 73-88.

Haulton, G.S. 1999. Ruffed grouse natality, chick survival, and brood micro-habitat selection in the southern Appalachians MS Thesis, Virginia Tech, Virginia, USA.

Haulton, G.S., Stauffer, D.F., Kirkpatrick, R.L. & Norman, G.W. 2003. Ruffed grouse (*Bonasa umbellus*) brood microhabitat selection in the southern Appalachians. - American Midland Naturalist 150: 95-103.

Hausser, J. 1995. Saügetiere der Schweiz/Mammifères de Suisse/Mammiferi della Svizzeria. Commission des Mémoires de l'Académie Suisse des Sciences Naturelles., Geneva.

Helle, P. & Lindström, J. 1991. Censusing tetraonids by the Finnish wildlife triangle method: principles and some applications. - Ornis Fennica 68: 148-157.

Hengeveld, R. 1997. Collared Dove *In*: Hagemeijer, W.J.M. & Blair, M.J. (eds.), The EBCC Atlas of European Breeding Birds. Their Distribution and abundance. Poyser, A.D. & T., London, pp: 388-389.

Herzog, P.W. & Boag, D.A. 1977. Seasonal changes in aggressive behavior of female spruce grouse. - Canadian Journal of Zoology 55: 1734-1739.

Hewitt, D.G. & Kirkpatrick, R.L. 1996. Forage intake rates of Ruffed Grouse and potential effects on grouse density. - Canadian Journal of Zoology 74: 2016-2202.

Hewitt, D.G. & Kirkpatrick, R.L. 1997. Ruffed grouse consumption and detoxification of evergreen leaves. - Journal of Wildlife Management 61: 129-139.

Hewitt, D.G., Keppie, D.M. & Stauffer, D.F. 2001. Predation effects on forest grouse recruitment. - Wildlife Society Bulletin 29: 16-23.

Hilden, O. 1965. Habitat selection in birds: a review. - Annal Zoologici Fennici 2: 53-75.

Hinde, R.A. 1956. The biological significance of the territories of birds. - Ibis 98: 340-369.

Hixon, M.A. 1980. Food production and competitor density as the determinants of feeding territory size. - American Naturalist 115: 510-530.

Hjorth, I. 1970. Reproductive behaviour in Tetraonidae with special reference to males. - Viltrevy 7: 1-596.

Hoffman, A.A. & Blows, M.W. 1994. Species borders: ecological and evolutionary perspectives. - Trends in Ecology and Evolution 9: 223-227.

Hollifield, B.K. & Dimmick, R.W. 1995. Arthropod abundance relative to forest management practices benefitting Ruffed Grouse in the southern Appalachians. - Wildlife Society Bulletin 23:

Holt, R.D. 2003. On the evolutionary ecology of species' ranges. - Evolution and Ecological Research 5: 159-178.

Holt, R.D. & Keitt, T.H. 2005. Species'borders: a unifying theme in ecology. - Oikos 108: 3-6.

Hone, J. 1988. Evaluation of methods for ground survey of feral pigs and their sign. - Acta Theriologica 33: 451-465.
Hörnfeldt, B. 1978. Synchronous population fluctuations in voles, small game, owls, and tularemia in Northern Sweden. - Oecologia 32: 141-152.
Hörnfeldt, B., Löfgren, O. & Carlsson, B.-G. 1986. Cycles in voles and small game in relation to variations in plant production indices in Northern Sweden. - Oecologia 68: 496-502.
Hooge, P.N. & Eichenlaub, B. 1997. Animal movement extension to arcview. version 1.1. Alaska Biological Science Center, U.S. Geological Survey. Anchorage, AK, USA.
Howe, R.W., Davies, G.J. & Mosca, V. 1991. The demographic significance of sink populations. - Biological Conservation 57: 239-255.
Huboux, R. 1987. Suivi réalisé en Haute-Savoie sur les massifs du Vuache, des Frêtes et des Houches pour la Gélinotte des bois. Rapport technique, O.N.C. Station des Alpes du Nord, Sévrier.
Huboux, R., Léonard, P. & Ellison, L. 1994. Valeur de la méthode du rappel sur itinéraire pour le suivi des populations de mâles de gélinotte des bois (*Bonasa bonasia*) - Gibier Faune Sauvage, Game & Wildlife 11: 1-19.
Hudson, P.J. 1992. Grouse in Space and Time: The population biology of a managed gamebird. Game Conservancy Trust, Fordingbridge, UK.
Hudson, P.J. & Dobson, A.P. 1988. The ecology and control of parasites in gamebird populations. *In*: Hudson, P.J. & Rands (eds.), Ecology and management of gamebird. BSP Professional Books, pp: 98-133.
Hudson, P.J. & Cattadori, I.M. 1999. The Moran effect: a cause of population synchrony. - Trends in Ecology and Evolution 14: 622-637.

International-Bird-Census-Committee 1969. Recommendations for an international standard for a mapping method in bird census work. - Bird Study 16: 248-255.
Ivanter, E.V. 1962. On the biology of Hazel grouse in Karelia. - Ornitologiya 4: 87-98.

Jacob, L. 1988 a. Régime alimentaire du Grand Tétras (*Tetrao urogallus*, L.) et de la Gélinotte des bois (*Bonasa bonasia*, L.) dans le Jura - Acta Ecologica, Ecologica Generalis 9: 347-370.
Jacob, L. 1988 b. Le régime alimentaire de la gélinotte des bois (*Bonasa bonasia* L.) : synthèse bibliographique. - Gibier Faune Sauvage 5: 95-111.
Jakubas, W.J. & Gullion, G.W. 1991. Use of quatking aspen flower buds by Ruffed Grouse: its relationship to grouse densities and bud chemical composition. - Condor 93: 473-485.
James, F.C. & Wamer, N.O. 1982. Relationships between temperate forest bird communities and vegetation structure. - Ecology 63: 159-171.
Jamrozy, G. 1991. (The occurrence of the Capercaillie *Tetrao urogallus* (L.), the Black Grouse *Tetrao tetrix* (L.), and the Hazel Grouse *Bonasa bonasia* (L.) in the Polish Carpathians). In Polish with English summary. - Przegl. Zool. 35: 361-368.
Jansson, G. 1999. Landscape composition and birds in managed boreal forest. Doct. Thesis, Swedish University of Agricultural Science, Uppsala, Sweden.
Jensen, W.E., Robinson, D.A. & Applegate, R.D. 2000. Distribution and population trend of lesser prairie chickens in Kansas. - Prairie Naturalist 32: 16-175.

Johnson, D.H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. - Ecology 61: 65-71.

Jönsson, K.I., Angelstam, P.K. & Swenson, J.E. 1991. Patterns of life history and habitat in Palaeartic and Neartic forest grouse. - Ornis Scandinavica 22: 275-281.

Joubert, B. 1994. Autour des palombes *In*: Yeatman-Berthelot, D. & Jarry, G. (eds.), Nouvel atlas des oiseaux nicheurs de France. 1985-1989. Societé Ornithologique de France, Paris, pp: 190-191.

Kämpfer-Lauenstein, A. 1995. Home ranges, habitat selection and dispersal of radio-marked Hazel Grouse in the National Park "Bayerischer Wald", Germany - Preliminary results. Proceedings of the International Grouse Symposium 6, World Pheasant Association, Reading, UK, pp: 77-80.

Kämpfer-Lauenstein, A. 1997. Habitat selection of hazel grouse *Bonasa bonasia* and natural dynamic in different central European woodland associations. - Wildlife Biology 3: 289.

Kastdalen, L. & Wegge, P. 1985. Animal food in capercaillie ans black grouse chicks in south east Norway - a preliminary report. Proceedings of International Grouse Symposium 3, pp: 499-513.

Kautala, K., Helle, P. & Helle, E. 2000. Predator control and the density and reproductive success of grouse populations in Finland. - Ecography 23: 161-168.

Kawecki, T.J. 2003. Sex-biased dispersal and adaptation to marginal habitats. - American Naturalist 162: 415-426.

Keith, L.B. & Rusch, D.H. 1988. Predation's role in the cyclic fluctuations of ruffed grouse. - Acta of the International Ornithological Congress 19: 699-732.

Kemkes, W. 1991. Ökologische Aspekte des Eichenniederwaldes. Seminar Die Lohhecken des Öslings und das Haselhuhn. Schlop von Clervaux, Luxembourg, pp: 43-56.

Kendeigh, S.C. 1944. Measurement of bird populations. - Ecological Monographs 14: 67-106.

Kennedy, M. & Gray, R.D. 1993. Can ecological theory predict the distribution of foraging animals? A critical analysis of experiments on the Ideal Free Distribution. - Oikos 68: 158-166.

Keppie, D.M. & Towers, J. 1992. A test on social behavior as a cause of dispersal of spruce grouse. - Behavioral Ecology and Sociobiology 30: 343-346.

Klaus, S. 1985. Predation among capercaillie in a reserve in Thuringia. Proceedings of the International Grouse Symposium 3, World Pheasant Association, pp: 334-346.

Klaus, S. 1991. Effects of forestry on grouse populations: case studies from the Thuringian and Bohemian forests, Central Europe. - Ornis Scandinavica 22: 218-223.

Klaus, S. 1994. To survive or to become extinct: small populations of Tétraonids in Central Europe. *In*: Remmert, H. (eds.), Minimum Animal Populations Springer-Verlag, pp: 137-152.

Klaus, S. 1995. Hazel Grouse in the Bohemian Forest - results of a 20-year study. Proceedings of the International Grouse Symposium 6, World Pheasant Association, Reading, Great Britain, pp: 27-33.

Klomp, H. 1972. Regulation of the size of bird populations by means of territorial behaviour. - Netherlands Journal of Zoology 22: 4156-4188.

Koch, V.N. 1978. Hazel- und Auerhuhn an der Honen Rone (Kanton Zug, Schweiz). (In German with French summary: Gelinottes des bois et Grand tétras à la Hohne Rone (canton de Zoug, CH)). - Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen 129: 897-933.

Kohn, M., York, E., Kamradt, D., Haught, G., Sauvagot, R. & Wayne, R. 1999. Estimating population size by genotyping faeces. - Proceedings of the Royal Society of London B 266: 657-663.

Kohn, M.H. & Wayne, R.K. 1997. Facts from feces revisited. - Trends in Ecology and Evolution 12: 223-227.

Kopij, G. 1992. Disappearance of gallinaceous birds, Galliforms, in Silesvaat Opole. - Chronmy Przyr. Ojozyska 48: 81-87.

Korsch, V.J. 1985. Über den einflus einer prädatorenbejagung auf Auerwildpopulationen in zwei Schwarzwaldrevieren. (In German with English summary: About the influence of predator-control on the Capercaillie population in two reviere of the Black Forest). - Allgemeine Forst und Jagdzeitung 156: 106-111.

Kotliar, N.B. & Wiens, J.A. 1990. Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. - Oikos 59: 253-260.

Kucera, V.L. 1975. Verbreitung und populationsdichte von Auerhuhn (*Tetrao urogallu*s), Birkhuhn (*Lyrurus tetrix*) and Haselhuhn (*Tetrastes bonasia*) im westlichen teil von Sumava (CSSR). (In German with English summary: The spreading and populations-density of the capercaillie, the black grouse and the hazel grouse in the western part of Sumava). - Orn. Mitt. 27: 160-169.

Kurki, S., Nikula, A., Helle, P. & Linden, H. 1997. Landscape-dependent breeding success of forest grouse in Fennoscandia. - Wildlife Biology 3: 295.

Kurki, S., Nikula, A., Helle, P. & Linden, H. 2000. Landscape fragmentation and forest composition effects on grouse breeding success in boreal forests. - Ecology 81: 1985-1997.

Lack, D. 1954. The natural regulation of animal numbers. Clarendon Press, Oxford.

Lambin, X., Aars, J. & Piertney, S.B. 2001. Dispersal, intraspecific competition, kin competition and kin facilitation: a review of the empirical evidence. *In*: Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A.A. & Nichols, J.D. (eds.), Dispersal Oxford University Press, New York, pp: 110-122.

Larson, M.A., Clark, M.E. & Winterstein, S.R. 2001. Survival of ruffed grouse chicks in northern michigan. - Journal of Wildlife Management 65: 880-886.

Larsson, J.K., Sun, Y.-H., Fang, Y., Segelbacher, G. & Hoglund, J. 2003. Microsatellite variation in a Chinese grouse *Bonasa sewerzowi* population: signs of genetic impoverishment? - Wildlife Biology 9: 261-266.

Leclercq, B. 1985. Influence des routes et voies de pénétration humaine sur les comportements de grands tétras et de gélinottes dans le Haut-Jura français. Actes du colloque "Routes et faune sauvage" Strasbourg, pp: 197-203.

Leclercq, B. 1988. Premières données sur la comparaison de la dynamique des populations de grand tétras *(Tetrao urogallus)* et de gelinottes des bois *(Bonasa bonasia)* d'un même massif forestier du Haut-Jura. - Gibier Faune Sauvage 5: 273-288.

Leclercq, B., Desbrosses, R. & Giraudoux, P. 1997. Cycles démographiques du Campagnol terrestre (Arvicola terrestris), et reproduction et cinétique des populations de tétraonidés du massif du Risoux (Jura). - Gibier Faune Sauvage, Game & Wildlife 14: 31- 47.

Ledant, J.-P. 1992. Exigences ecologiques et besoins de protection des populations de gélinotte des bois de basse altitude (Ardenne, Lorraine et régions voisines). report, Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Bruxelles, Belgique.

Ledant, J.-P. & Devillers, P. 1991. La Gélinotte des bois en Ardennes et dans les régions voisines. Habitats, distribution et perspectives de conservation. Document de travail de l'I.R.S.N.B., Bruxelles, Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Bruxelles, Belgique.

Lee, M., Farhrig, L., Freemark, K. & Currie, D.J. 2002. Importance of patch scale vs landscape scale on selected forest birds. - Oikos 96: 110-118.

Legendre, S. & Clobert, J. 1995. ULM, a software for conservation and evolutionary biologists. - Journal of Applied Statistics 22: 817-834.

Leonard, K.M., Reese, K.P. & Connelly, J.W. 2000. Distribution, movements and habitats of sage grouse *Centrocercus urophasianus* on the Upper Snake River Plain of Idaho: changes from the 1950 to the 1990s. - Wildlife Biology 6: 265-270.

Lidicker, W.Z.Jr. 1995. Landscape approaches in mammalian ecology and conservation. University of Minnesota Press, Minneapolis.

Lieser, M. 1994. Untersuchungen der Lebensraumansprüche des Hazelhuhns (*Bonasa bonasia* L. 1758) im Schwarzwald im Hinblick auf Masnahmen zur Arterhaltung. (In German with English summary: Habitat requirements of Hazel Grouse (*Bonasa bonasia* L. 1758) in the Black Forest with regard to the species conservation). - Ökologie der Vögel-Ecology of Birds 16: 1-117.

Lieser, M., Eisfeld, D. & Mann, S. 1995. Evaluation of Hazel Grouse habitat in the Black Forest (southern Germany) and implications for habitat management. Proceedings of the International Grouse Symposium 6, World Pheasant Association, Reading, UK, pp: 106-110.

Linden, H. 1981. Hunting and tetraonid populations in Finland. - Finnish Game Research 39: 69-78.

Linden, H. 1988. Latitudinal gradients in predator-prey interactions, cyclicity and synchronism in voles and small game populations in Finland - Oikos 52: 341-349.

Linden, H. 1989. Characteristics of tetraonid cycles in Finland. - Finnish Game Research 46: 34-42.

Linden, H. & Wikman, M. 1983. Goshawk predation on tetraonids: availability of prey and diet of the predator in the breeding season. - Journal of Animal Ecology 52: 953-968.

Linden, H., Danilov, P.I., Gromtsev, A., Helle, P., Ivanter, E.V. & Kurhinen, J. 2001. Large-scale forest corridors in the conservation of taiga forest species in Fennoscandia (in Finnish with English summary). - Suomen Riista 47: 94-104.

Lindstedt, S.L. & Calder, W.A. 1976. Body size and longevity in birds. - Condor 78: 91-145.

Lindström, J., Ranta, E., Linden, M. & Linden, H. 1997. Reproductive output, population structure and cyclic dynamic in capercaillie, black grouse and hazel grouse. - Journal of Avian Biology 28: 1-8.

Lucchini, V., Hoglund, J., Klaus, S., Swenson, J.E. & Randi, E. 2001. Historical biogeography and a mitochondrial DNA phylogeny of grouse and ptarmigan. - Molecular Phylogenetics and Evolution 20: 149-162.

MacArthur, R.H. & MacArthur, J.W. 1961. On bird species diversity. - Ecology 42: 594-598.

Magnani, Y. 1993. La Gélinotte des bois *Bonasa bonasia* en France : statut territorial et évolution. Rapport technique, O.N.C., station des Alpes du Nord, Sévrier.

Magnani, Y., Cruveille, M.-H., Chayron, L. & Collard, P. 1990. Entre Léman et Méditerranée : tétras, bartavelle, lièvre variable et marmotte : statut territorial et évolution. - Bulletin Mensuel de l'O.N.C. 150: 7-15.

Manly, B.F.J., McDonald, L.L., Thomas, D.L., McDonald, T.L. & Erickson, W.P. 2002. Resource Selection by Animals: Statistical Design and Analysis for Field Studies. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.

Marcström, V., Brittas, R. & Engen, E. 1982. Habitat use by tetraonids during summer - a pilot study. Proceedings of the International Grouse Symposium 2, W.P.A., Edimburg, Scotland, pp: 148-153.

Marcström, V., Kenward, R.E. & Engren, E. 1988. The impact of predation on boreal tetraonids during vole cycles: an experimental study. - Journal of Animal Ecology 57: 859-872.

Marjakangas, A. & Moss, R. 1991. The role of nutrition in population regulation of grouse. - Ornis Scandinavica 22: 295-296.

Martin, K., Stacey, P.B. & Braun, C.E. 2000. Recruitment, dispersal and demographic rescue in spatially-structured White-tailed Ptarmigan. - Condor 102: 503-516.

Matthiopoulos, J., Moss, R. & Lambin, X. 2000. The kin-facilitation hypothesis for red grouse population cycles: territory sharing between relatives. - Ecological Modelling 127: 53-63.

Matthiopoulos, J., Moss, R., Mougeot, F., Lambin, X. & Redpath, S.M. 2003. Territorial behaviour and population dynamic in Red grouse *Lagopus lagopus scoticus*. II. Population models. - Journal of Animal Ecology 72: 1083-1096.

Mayaud, N. 1936. Inventaire des Oiseaux de France. Société d'Etudes Ornithologiques, Paris.

McClure, H.E. 1945. Comparison of census methods for pheasants in Nebraska. - Journal of Wildlife Management 9: 38-45.

Ménoni, E. 1991. Ecologie et dynamique des populations du Grand tétras dans les Pyrénées, avec des références spatiales à la biologie de la reproduction chez les poules - quelques applications à sa conservation. Doct Thésis, Université Paul Sabatier, Toulouse.

Ménoni, E. & Novoa, C. 1988. Apport de l'analyse des tableaux de chasse dans la connaissance des populations de Grand Tétras (*Tetrao urogallus* L.). - Gibier Faune Sauvage 5: 255-272.

Meyer, J.S., Irwin, L.L. & Boyce, M.S. 1998. Influence of habitat abundance and fragmentation of northern spotted owls in western Oregon. - Wildlife Monographs 139: 1-51.

Miller, D.A., Leopold, B.A., Hurst, G.A. & Gerard, P.D. 2000. Habitat selection models for eastern wild turkeys in central Mississipi. - Journal of Wildlife Management 64: 765-776.

Montadert, M. 1995. Occupation de l'espace par des mâles de Gélinotte des bois *(Bonasa bonasia*) dans le Doubs (France) - Gibier Faune Sauvage, Game and Wildlife 12: 197-211.

Montadert, M., Brossard, T. & Laffly, D. 1993. Télédétection et potentialités du paysage. Analyse de texture d'image spot panchromatique pour la reconnaissance des sites à Grand-Tetras (Massif du Risoux, Haut-Doubs). 2ème réunion sur les changements d'échelle dans les modeles de l'environnement et de la télédétection Strasbourg, pp: 85-89.

Montadert, M., Desbrosses, R., Huboux, R. & Leonard, P. 1994. Plan de restauration pour la gelinotte des bois (*Bonasa bonasia*) en France. - Gibier Faune Sauvage, Game and Wildlife 11 (Hors série Tome 1): 41-62.

Montadert, M. & Longchamp, P. 1996. Sélection de l'habitat et calcul d'un indice de densité d'une population de gélinotte des bois dans le massif de Mignovillard (39). Groupe Tétras Jura,

Montadert, M. & Léonard, P. 2003. Survival in an expanding hazel grouse *Bonasa bonasia* population in the southeastern French Alps. - Wildlife Biology 9: 357-364.
Montadert, M. & Léonard, P. *in press*. Post-juvenile dispersal of Hazel grouse *Bonasa bonasia* in an expanding population of the southeasten French Alps. - Ibis
Moss, R. 1972. Food selection by red grouse (*Lagopus l. scoticus* (Lath)) in relation to chemical composition. - Journal of Animal Ecology 41: 411-428.
Moss, R. 1994. Decline of capercaillie (*Tetrao urogallus*) in Scotland. - Gibier Faune Sauvage, Game and Wildlife 11 (Hors série Tome 2): 217-221.
Moss, R., Watson, A., Trenholm, I.B. & Parr, R. 1993. Caecal threadworms Trichostrongylus tenuis in red grouse Lagopus lagopus scoticus: effects of weather and host density upon estimated worm burdens. - Parasitology 107: 199-209.
Moss, R., Watson, A. & Parr, R. 1996. Experimental prevention of a population cycle in red grouse. - Ecology 77: 1512-1530.
Moss, R., Picozzi, N., Summers, R.W. & Baines, D. 2000. Capercaillie *Tetrao urogallus* in Scotland: demography of a declining population. - Ibis 142: 259-267.
Moss, R., Oswald, J. & Baines, D. 2001. Climate change and breeding success: decline of the capercaillie in Scotland. - Journal of Animal Ecology 70: 47-61.
Mougeot, F., Redpath, S.M., Moss, R., Matthiopoulos, J. & Hudson, P.J. 2003. Territorial behaviour and population dynamic in Red grouse *Lagopus lagopus scoticus*. I. Population experiments. - Journal of Animal Ecology 72: 1073-1082.
Mulhauser, B. & Santiago, S. 2003. Le dénombrement des populations de gélinotte des bois *Bonasa bonasia* par couplage de la méthode rappel et de la recherche d'indices. - Alauda 71: 227-235.
Mulhauser, B. & Zimmermann, J.-L. 2003. Recognition of male hazel grouse Bonasa bonasia by their song. - Bulletin de la Societé Neuchateuloise des Sciences Naturelles 126: 107-119.

Neu, C.W., Byers, C.R. & Peek, J.M. 1974. A technique for analysis of utilisation-availability data. - Journal of Wildlife Management 38: 541-545.
Newey, S., Bell, M., Enthoven, S. & Thirgood, S. 2003. Can distance sampling and dung plots be used to assess the density of mountain hares *Lepus timidus*? - Wildlife Biology 9: 185-192.
Newton, I. 1980. The role of food in limiting bird number. - Ardea 68: 11-30.
Newton, I. 1991. Population limitation in birds of prey: a comparative approach. *In*: Perrins, C.M., Lebreton, J.-D. & Hirons, G.J.M. (eds.), Bird Population Studies. Relevance to Conservation and Management. Oxford University Press, Oxford, pp: 3-21.
Newton, I. 1998. Population limitation in birds. Academic Press, London.
Newton, I. 2003. Population regulation in birds: is there anything new since David Lack? - Avian Science 3: 75-84.
Newton, I., Wyllie, I. & Mearns, R. 1986. Spacing of sparrowhawks in relation to food supply. - Journal of Animal Ecology 55: 361-370.
Nieminen, M., Tornberg, R., Sulkava, S. & Marjakangas, A. 1995. (Habitat selection in the hazel grouse). In Finnish with English summary. - Suomen Riista 41: 35-41.
Norman, G.W., Stauffer, D.F., Sole, J.D., Allen, T.J., Igo, W.K., Bittner, S., Edwards, J., Kirkpatrick, R.L., Giuliano, W.M., Tefft, B., Harper, C., Buehler, D.A., Figert, D.,

Seamster, M. & Swanson, D. 2004. Ruffed grouse ecology and management in the Appalachian region. Final Project Report of the Appalachian Cooperative Grouse Research Project.
Noss, R.F. 1990. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. - Conservation Biology 4: 355-364.
Novoa, C. 1998. La perdrix grise dans les Pyrénées-Orientales. Utilisation de l'habitat, éléments de démographie, incidence des brûlages dirigés. Doct. Thesis, Université Paris VI, Paris.
Novoa, C., Catusse, M. & Ellison, L. 1996. Dénombrement estival des grands tétras (*Tetrao urogallus*) : comptage au chien d'arrêt ou battue en ligne ? - Gibier Faune Sauvage, Game & Wildlilfe 13: 1-11.

ONC. 1990. Comptage au rappel de gélinotte. Office National de la Chasse,
Opdam, P., Thissen, J., Verschuren, P. & Müskens, G. 1977. Feeding ecology of a population of Goshawk *Accipiter gentilis*. - Journal fur Ornithologische 118: 35-51.
Ott, R.A. 1990. Winter roosting energetics, roost-site selection, and time-activity budgets of ruffed grouse in central New York. State University of New York and Syracuse, Syracuse, New York, USA.
Ower 1971. The selection of feeding sites by white-fronted geese in winter. - Journal of Applied Ecology 8: 905-917.

Pakkala, T., Tiainen, J., Linden, H., Piiroinen, J., Vickholm, M. & Virolainen, E. 1983. A comparison of different methods in censusing the hazel grouse. - Annales Zoologici Fennici 20: 25-29.
Palmer, W.L. 1962. Ruffed grouse flight capability over water. - Journal of Wildlife Management 26: 338-339.
Parmesan, C. 1996. Climate and species' range. - Nature 382: 765-766.
Parmesan, C. & Yohe, G. 2003. A globally coherent finger-print of climate change impacts across natural systems. - Nature 421: 37-42.
Parmesan, C., Gaines, S., Gonzalez, L., Kaufman, D.M., Kingsolver, J., Towsend Peterson, A. & Sagarin, R. 2005. Empirical perspectives on species borders: from traditional biogeography to global change. - Oikos 108: 58-75.
Patterson, I.J. 1980. Territorial behaviour and the limitation of population density. - Ardea 68: 53-62.
Pennie, I.D. 1950. The history and distribution of the capercaillie in Scotland. - Scottish Naturalist 62: 65-87, 157-178.
Penteriani, V. 1999. Dawn and morning goshawk courtship vocalizations as a method for detecting nest sites. - Journal of Wildlife Management 63: 511-516.
Peterson, A.T. 2003. Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modelling. - Quaterly Revue of Biology 78: 419-133.
Petty, S.J. 1989. Productivity and density of tawny owls *Strix aluco* in relation to the structure of a spruce forest in Britain. - Annales Zoologoci Fennici 26: 227-233.
Potts, G.R. 1986. The partridge. Pesticides, predation and conservation. Collins, London.
Putman, R.J. 1984. Facts from faeces. - Mammal Review 14: 79-97.

Pynnönen, A. 1954. Beiträge zur Kenntnis der Lebensweise des Haselhuhns, *Tetrastes bonasia* (L.). - Papers on Game Research 12: 1-90.

Rajala, P. 1966. Metsäkanalintujen määrästä ja esiintymisestä eri maastotyypeillä Oulun läänissä vuonna 1966 suoritettujen kompassilinja-arviointien mukaan. (In Finnish with English summary: The number of tetraonids birds and their occurrence in various habitats types in the Oulu district according to route-census). - Suomen Riista 19: 130-144.

Rajala, P. 1982. Le statut du Grand Tetras en Finlande d'après des comptages sur bande "selectifs" (1964-81) et de battues en ligne "effectuées au hasard" (1966-67). Actes du colloque International sur le Grand Tetras. Union Nationale des Associations Ornithologiques, Colmar, France, pp: 154-165.

Ranta, E., Lindström, J. & Linden, H. 1995. Synchrony in tetraonid population dynamic. - Journal of Animal Ecology 64: 767-776.

Rätti, O. & Alatalo, R.V. 1997. The dynamic of blood parasite infections in black grouse *Tetrao tetrix* in Finland. - Wildlife Biology 3: 280.

R-Development-Core-Team 2004. R: A language and environment for statistical computing. R foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.

Reed, D.H., O'Grady, J.O., Brook, B.W., Ballou, J.D. & Frankham, R. 2003. Estimates of minimum viable population sizes for vertebrates and factors influencing those estimates. - Biological Conservation 113: 23-34.

Reed, J.M. & Dobson, A.P. 1993. Behavioural constraints and conservation biology: conspecific attraction and recruitment. - Trends in Ecology and Evolution 8: 253-256.

Reynold, J.C., Angelstam, P. & Redpath, S. 1988. Predators, their ecology and impact on gamebird populations. *In*: Hudson, P.J. & Rands, M.R.W. (eds.), Ecology and management of gamebird BSP Professional Books, pp: 72-97.

Rhim, S.-J. & Lee, W.-S. 2003. Winter sociality of hazel grouse *Bonasa bonasia* in relation to habitat in a temperate forest of South Korea. - Wildlife Biology 9: 365-370.

Richard, A. 1916. Le nid de la gélinotte (*Tetrao bonasia* L.). - Nos Oiseaux 2: 97-101.

Roeder, K., Dennis, B. & Garton, E.O. 1987. Estimating density from variable circular plot censuses. - Journal of Wildlife Management 51: 224-230.

Rolstad, J. 1991. Consequences of forest fragmentation for the dynamic of bird populations: conceptual issues and the evidence. - Biological Journal of the Linnean Society 42: 149-163.

Rorvik, K.-A., Pedersen, H.C. & Steen, J.B. 1998 a. Dispersal in willow ptarmigan *Lagopus lagopus* - who is dispersing and why? - Wildlife Biology 4: 91-96.

Rorvik, K.-A., Pedersen, H.C. & Steen, J.B. 1999 b. An impact of genetic variation and predation on chik survival in willow ptarmigan *Lagopus l. lagopus*. - Wildlife Biology 5: 129-135.

Rorvik, K.-A., Perdersen, H.C., Olli, J., Gjoen, H.M. & Steen, J.B. 1999. Multiannual fluctuations in willow ptarmigan *Lagopus l. lagopus* - does genetic variation of nesting females enhance the effect of predation ? - Wildlife Biology 5: 137-145.

Rotella, J.J. & Ratti, J.T. 1986. Test of a critical density study with grey partridge. - Journal of Wildlife Management 50: 532-539.

Rotenberry, J.T. 1985. The role of habitat in avian community composition: physiognomy or floristics? - Oecologia 67: 213-217.

Saari, L., Aberg, J. & Swenson, J.E. 1998. Factors influencing the dynamics of occurrence of the hazel grouse in a fine-grained managed landscape. - Conservation Biology 12: 586-592.

Sachot, S., Perrin, N. & Neet, N. 2003. Winter habitat selection by two sympatric forest grouse in western Switzerland: implications for conservation. - Biological Conservation 112: 373-382.

Sargeant, G.A., Johnson, W.H. & Berg, W.E. 1998. Interpreting carnivore scent station surveys. - Journal of Wildlife Management 62: 1235-1245.

Saunders, D.A., Hobbs, R.J. & Margules, C.R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review - Conservation Biology 5: 18-32.

Savory, C.J. 1989. The importance of invertebrate foods to chicks of gallinaceous species. - Proceedings of the Nutrition Society 48: 113-133.

Schatt, J. 1991. Etude du régime alimentaire de la Gélinotte des bois *Bonasa bonasia* dans l'Ain (première partie). - Alauda 59: 89-100.

Schatt, J. 1993. Etude du régime alimentaire de la Gélinotte des bois *Bonasa bonasia* dans l'Ain (deuxième partie). - Alauda 61: 35-38.

Scherzinger, W. 1987. Woodland grouse in Bavarian forest: No future? Proceedings of the International Symposium on Grouse 4, W.P.A., Lam, West Germany, pp: 37-39.

Schmidt, R. & Heidt, J.-C. 1997. Das hazelhuhn *Bonasa bonasia* im Ösling. - Regulus 16: 1-12.

Schroeder, M.A. & Boag, D.A. 1988. Dispersal in Spruce Grouse: is inheritance involved? - Animal Behavior 36: 305-306.

Schwartz, M., Tallmon, D. & Luikart, G. 1998. Review of DNA-based census and effective population size estimators. - Animal Conservation 1: 293-299.

Selas, V. 2000. Population dynamic of Capercaillie *Tetrao urogallus* in relation to bilberry *Vaccinium myrtillus* production in southern Norway. - Wildlife Biology 6: 1-11.

Serrano, D., Tella, J.L., Donazar, J.A. & Pomarol, M. 2003. Social and individual features affecting natal dispersal in the colonial lesser kestrel. - Ecology 84: 3044-3054.

Servello, F.A. & Kirpatrick, R.L. 1988. Nutrition and condition of ruffed grouse during the breeding season in southeastern Virginia. - Auk 90: 836-842.

Shaffer, M.L. 1981. Minimum population sizes for species conservation. - BioScience 31: 131-134.

Shaffer, M.L. 1987. Minimum viable populations: coping with uncertainty. *In*: Soulé, M.E. (ed.), Viable populations for conservation. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp: 69-86.

Sieux, S. & Delvingt, W. 1997. La gelinotte des bois (*Bonasa bonasia*) en Ardennes occidentale : habitat, mesures de conservation et intégration dans un plan d'aménagement forestier. - Aves 34: 185-194.

Simberloff, D. 1998. Flagships, umbrellas, and keystones: is single-species management passe in the landscape area? - Biological Conservation 83: 247-257.

Small, R.J., Holzwart, J.C. & Rusch, D.H. 1991. Predation and hunting mortality of ruffed grouse in central Wisconsin. - Journal of Wildlife Management 55: 512-520.

Smedshaug, C.A., Selas, V., Lund, S.E. & Sonerud, G.A. 1999. The effect of a natural reduction of red fox *Vulpes vulpes* on small game hunting bags in Norway - Wildlife Biology 5: 157-166.

Smith, A. & Willebrand, T. 1999. Mortality causes and survival rates of hunted and unhunted willow grouse. - Journal of Wildlife Management 63: 722-730.

Smith, T.M. & Shugart, H.H. 1987. Territory size variation in the Ovenbird: the role of habitat structure. - Ecology 68: 695-704.

Southern, H.N. 1970. The natural control of a population of Tawny owls (*Strix aluco*). - Journal of Zoology, London 162: 197-285.

Stahel, A. 1961. Gélinottes à Nice - L'Oiseau et la Revue Française d'Ornithologie 31: 70-71.

Stahl, P. & Migot , P. 1993. L'impact des prédateurs sur le petit gibier : une revue des enlèvements expérimentaux de prédateurs. Actes du colloque prédation et gestion des prédateurs ONC - UNFDC, Dourdan, 1-2 déc. 1992, pp: 21-35.

Stamps, J.A. 2001. Habitat selection by dispersers: integrating proximate and ultimate approaches *In*: Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A.A. & Nichols, J.D. (eds.), Dispersal, Oxford University Press, pp: 230-242.

Steen, H. & Erikstad, K.E. 1996. Sensitivity of willow grouse *Lagopus lagopus* population dynamic to variations in demographic parameters. - Wildlife Biology 2: 27-35.

Storaas, T. & Wegge, P. 1987. Nesting habitats and nest predation in sympatric populations of capercaillie and black grouse - Journal of Wildlife Management 51: 167-172.

Storch, I. 1993. Habitat use and spacing of capercaillie in relation to forest fragmentation patterns PhD thesis, University of Munich, Munich, Germany.

Storch, I. 1994. Habitat and survival of capercaillie *Tetrao urogallus* nests and broods in the Bavarian Alps. - Biological Conservation 70: 237-243.

Storch, I. 1997. The role of the metapopulation concept in conservation of European woodland grouse. - Wildlife Biology 3: 272.

Storch, I. 2000 a. Conservation status and threats to grouse worldwide: an overview. - Wildlife Biology 6: 195-204.

Storch, I. 2000 b. Grouse status survey and conservation action plan 2000 - 2004 WPA, BirdLife, SSC Grouse Specialist Group, IUCN, Gland. Switzerland and Cambridge, UK and the World Pheasant Association, Reading, UK.

Storch, I. 2000 c. Hazel grouse. Status survey and conservation action plan: 2000-2004 W.P.A., Bird Life, SSC Grouse Specialist Group, pp: 53- 56.

Storch, I. 2002. On spatial resolution in habitat models: can small-scale forest structure explain capercaillie numbers? - Conservation Biology 6(1): 6 [online] URL: http://www.consecol.org/vol6/iss1/art6.

Suchant, R. 1991. Habitat-management for capercaillie *(Tetrao urogallus*) and Hazel grouse (*Bonasa bonasia*) in the Black Forest. Proceedings of the Congress of the International Union Game Biologists 20, University of Agricultural Sciences, Gödollö, Hungary, pp: 506-514.

Suchant, R. & Willmann, P. 1994. Beispielhaftes Schutzkonzept für das Haselhuhn im Schwarzwald. - Jagd und Hege, Naturschutz 21: 1-18.

Suchant, R., Opeker, K. & Nain, W. 1995. Der Kirschen-mittelwald-ökonomische und ökologische alternative für den Niederwald. - Allg. Forst.-u.J.-Ztg. 167: 139-148.

Summers, R.W., Green, R.E., Proctor, R., Dugan, D., Lambie, D., Moncrieff, R., Moss, R. & Baines, D. 2004. An experimental study of the effects of predation on the breeding productivity of capercaillie and black grouse. - Journal of Applied Ecology 41: 513-525.

Sun, Y.-H. 2000. Distribution and status of the Chinese grouse *Bonasa sewerzowi*. - Wildlife Biology 6: 271-275.

Sun, Y.-H., Piao, Z.-J. & Swenson, J.E. 2003. Occurrence of hazel grouse *Bonasa bonasia* in a heavily human-impacted landscape near the Changbai Mountains, northeastern China. - Wildlife Biology 9: 371-375.

Sun, Y.-H., Swenson, J.E., Fang, Y., Klaus, S. & Scherzinger, W. 2003. Population ecology of the Chinese grouse *Bonasa sewerzowi*, in a fragmented landscape. - Biological Conservation 110: 177-184.

Svedarsky, W.D., Westemeier, R.L., Robel, R.J., Gough, S. & Toepher, J.E. 2000. Status and management of the greater prairie-chicken *Tympanuchus cupido pinnatus* in North America. - Wildlife Biology 6: 277-284.

Swenson, J.E. 1991 a. Is the Hazel Grouse a poor disperser? Proceedings of the Congress of the International Union of Game Biologists. 20, Gödöllö, Hungary, pp: 347-352.

Swenson, J.E. 1991 b. Social organization of hazel grouse and ecological factors influencing it. Unpubl. PhD thesis, University of Alberta, Edmonton, Canada.

Swenson, J.E. 1991 c. Evaluation of a density index for territorial mâle Hazel Grouse *Bonasa bonasia* in spring and autumn. - Ornis Fennica 68: 57-65.

Swenson, J.E. 1993 a. Hazel grouse (*Bonasa bonasia*) pairs during the nonbreeding season: mutual benefits of a cooperative alliance. - Behavioral Ecology 4: 14-21.

Swenson, J.E. 1993 b. The importance of alder to hazel grouse in Fennoscandian boreal forest: evidence from four levels of scale. - Ecography 16: 37-46.

Swenson, J.E. 1995. Habitat requirement of hazel grouse. Proceedings of the International Grouse Symposium 6, World Pheasant Association, Reading, Great Britain, pp: 155-159.

Swenson, J.E. & Angelstam, P. 1993. Habitat separation by sympatric forest grouse in Fennoscandia in relation to boreal forest succession. - Canadian Journal of Zoology 71: 1303-1310.

Swenson, J.E. & Boag, D.A. 1993. Are Hazel Grouse *Bonasa bonasia* monogamous? - Ibis 135: 463-467.

Swenson, J.E., Saari, L. & Bongczar, Z. 1994. Effects of Weather on Hazel Grouse reproduction: an allometric perspective. - Journal of Avian Biology 25: 8-14.

Swenson, J.E., Andreev, A.V. & Drovetski, S.V. 1995. Factors shaping winter social organization in Hazel Grouse *Bonasa bonasia*: a comparative study in the eastern and western Paleartic. - Journal of Avian Biology 26: 4-12.

Thiollay, J.-M. 1967. Ecologie d'une population de rapaces diurnes en Lorraine. - La Terre et la Vie 2: 116-183.

Thirgood, S.J., Redpath, S.M., Rothery, P. & Aebischer, N.J. 2000. Raptor predation and population limitation in red grouse. - Journal of Animal Ecology 69: 504-516.

Thomas, C.D. & Lennon, J.J. 1999. Birds extend their ranges northwards. - Nature 399: 213.

Thomas, D.N. & Taylor, E.J. 1990. Study designs and tests for comparing resource use and availability. - Journal of Wildlife Management 54: 322-330.

Thompson, F.R. & Fritzel, E.K. 1988. Ruffed Grouse winter roost site preference and influence on energy demands. - Journal of Wildlife Management 52: 454-460.

Thompson, F.R. & Fritzell, E.K. 1989. Habitat use, home range, and survival of territorial male ruffed grouse. - Journal of Wildlife Management 53: 15-21.

Tilman, D. 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. - Ecology 80: 1455-1474.

Tilman, D., May, R.M., Lehmann, C.L. & Nowak, M.A. 1994. Habitat destruction and the extinction debt. - Nature 371: 65-66.

Tornberg, R. 1997. Prey selection of the Goshawk *Accipiter gentilis* during the breeding season: the role of prey profitability and vulnerability. - Ornis Fennica 74: 15-28.

Tornberg, R. 2001. Pattern of goshawk *Accipiter gentilis* predation on four forest grouse species in northern Finland. - Wildlife Biology 245-256:

Tornberg, R. & Sulkava, S. 1990. The effect of fluctuations in tetraonid populations on the nutrition and breeding success of the Goshawk in Oulu district in 1965-88 (In Finnish with English summary) - Suomen Riista 36: 53-61.

Traylor, S.S., Church, K.E. & Draheim, D.L. 2001. Range expansion of grey partridge (*Perdix perdix*) in the central great plains, USA. - Game and Wildlife Science 18: 243-252.

Tuyttens, F.A.M., Long, B., Fawcett, T., Skinner, A., Brown, J.A., Cheeseman, C.L., Roddam, A.W. & McDonald, D.W. 2001. Estimating group size and population density of eurasian badgers *Meles meles* by quantifying latrine use. - Journal of Applied Ecology 38: 1114-1121.

Valière, N. 2002. Amélioration et optimisation des méthodes non-invasives et des marqueurs microsatellites en Biologie des Populations et de la Conservation. Doct Thesis, Université Claude bernard Lyon I, Villeurbanne, France.

Valkama, J., Korpimäki, E., Arroyo, B., Beja, P., Bretagnolle, V., Bro, E., Kenward, R., Manosa, S., Redpath, S.M., Thirgood, S. & Vinuela, J. 2005. Birds of prey as limiting factors of game bird populations in Europe: a review. - Biological Revue 80: 171-203.

Vallauri, D., Chauvin, C. & Mermin, E. 1997. La restauration écologique des espaces forestiers dégradés dans les Alpes du sud. Chronique de 130 ans de restauration et problématique actuelle de gestion des forêts recrées en Pin noir. - Revue Forestière Française 49: 433-449.

Van Horne, B. 1983. Density as a misleading indicator of habitat quality. - Journal of Wildlife Management 47: 893-901.

Varga, Z. 1991. (Hazel Grouse (*Tetrastes bonasia* L. 1758.) population of the Aggtelek National Park). In Hungarian with English summary. - Aquila 98: 57-72.

Verhulst, S., Perrins, C.M. & Riddington, R. 1997. Natal dispersal of great tits in a patchy environment. - Ecology 78: 864-872.

Villacampa Mendez, A.G. 1993. Cita de Grévol (*Tetrastes bonasia*) en el Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido. - Lucas Mallada 5: 199.

Villard, M.-A., Trzcinski, M.K. & Merriam, G. 1999. Fragmentation effects on forest birds: relative influence of woodland cover and configuration on landscape occupancy. - Conservation Biology 13: 774-783.

Vitousek, R. 1994. Beyond global warming: ecology and global change. - Ecology 75: 1861-1902.

Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubcenco, J. & Melillo, J.M. 1997. Human domination on earth's ecosystems. - Science 277: 494-499.

Wahlström, K. & Liberg, O. 1995. Contrasting dispersal patterns in two Scandinavian roe deer *Capreolus capreolus*. - Wildlife Biology 1: 159-164.

Waits, J. & Leberg, P. 1999. Advances in the use of molecular markers for studies of populations size and movements. - Transactions of The North American Wildlife Society 191-201.

Watson, A. & Moss, R. 1972. A current model of population dynamic in Red Grouse. Proceedings of the International Ornithological Congress 15, pp: 134-149.

Watson, A. & Moss, R. 1979. Population cycles in the Tetraonidae. - Ornis Fennica 56: 87-109.

Watson, A.R. & Moss, R. 1980. Advances in our understanding of the population dynamic of Red grouse from recent fluctuation in numbers. - Ardea 68: 103-111.

Watson, A. & Shaw, J.L. 1991. Parasites and scottish ptarmigan numbers. - Oecologia 88: 359-361.

Watson, A.R., Moss, R., Parr, R., Mountford, M.D. & Rothery, P. 1994. Kin landownership, differential aggression between kin and non-kin, and population fluctuations in red grouse. - Journal of Animal Ecology 63: 39-50.

Watson, A., Moss, R. & Rothery, P. 2000. Weather and synchrony in 10-year population cycles of rock ptarmigan and red grouse in Scotland. - Ecology 81: 2126-2136.

Wegge, P., Larsen, B.B., Gerde, I., Kastdalen, L., Rolstad, J. & Storaas, T. 1990. Natural mortality and predation of adult capercaillie in southeast Norway. Proceedings of the International Symposium on Grouse 4, W.P.A., Lam, West Germany, pp: 49-56.

Wegge, P., Rolstad, J. & Gjerde, I. 1992. Effects of boreal forest fragmentation on capercaillie grouse: empirical evidence and management implications. *In*:: McCullough, D.R. & Barret, R.H. (eds.), Wildlife 2001: Populations Elsevier Applied Science, London & New York, pp: 738-749.

Weiss, H. 1997. Isolation and decline of marginal capercaillie *Tetrao urogallus* subpopulations in the northern Black Forest. - Wildlife Biology 3: 276.

Whitaker, D.M. 2003. Ruffed grouse (*Bonasa umbellus*) habitat ecology in the central and southern Appalachians. PhD Thesis, Virginia Polytechnic Institut and State University, Blackburg, Virginia.

Whitcomb, S.D., Servello, F.A. & O'Connell, A.F.J. 1996. Patch occupancy and dispersal of spruce grouse on the edge of its range in Maine. - Canadian Journal of Zoology 74: 1951-1955.

White, G.C. 2000. Population Viability Analysis: Data Requirements and essential Analyses. *In*: Boitani, L. & Fuller, T.K. (eds.), Research Techniques in Animal Ecology. Controversies and Consequences. Columbia University Press, New York, pp: 288-331.

White, G.C. & Garrott, R.A. 1990. Analysis of wildlife radio-tracking data. Academic Press, New York.

Widen, P. 1985. Population ecology of the Goshawk (*Accipiter gentilis* L.) in the boreal forest. - Acta Universitatis Upsaliensis 777: 1-17.

Widen, P. 1987. Goshawk predation during winter, spring and summer in a boreal forest area of central Sweden. - Holartic Ecology 10: 104-109.

Widen, P., Andren, H., Angelstam, P. & Lindström, E. 1987. The effect of prey vulnerability: goswak predation and population fluctuation of small game. - Oikos 49: 233-235.

Wiens, J.A. 1976. Population responses to patchy environment. - Annual Review of Ecology and Systematics 7: 81-120.

Wiens, J.A. 1989. Spatial scaling in ecology. - Functional Ecology 3: 385-397.

Wiesner, J., Bergmann, H.-H., Klaus, S. & Müller, F. 1977. Siedlungsdichte und Habitatstruktur des Haselhuhns *(Bonasa bonasia*) im Waldgebiet von Bialowieza (Polen). (In German

with English summary: Population density and habitat structure of the hazel hen in the woodlands of Bialowieza (Poland)). - Journal für Ornithologie 118: 1-20.
Wiggers, E.P., Lautbhan, M.K. & Hamilton, D.A. 1992. Forest structure associated with ruffed grouse abundance. - Forest Ecology & Management 49: 211-218.
Wilkinson, N.I., Langston, R.H.W., Gregory, R.D., Gibbons, D.W. & Marquiss, M. 2002. Capercaillie abundance and habitat use in Scotland, in winter 1998-99. - Bird Study 49: 177-185.
Willebrand, T. 1988. Demography and ecology of a black grouse *Tetrao tetrix* population. PhD Thesis, Uppsala University, Sweden.
Wilson, G. & Delahay, R. 2001. A review of methods to estimate the abundance of terrestrial carnivores using field signs and observation. - Wildlife Research 28: 151-164.
Wilson, G.J., Frantz, A.C., Pope, L.C., Roper, T.J., Burke, T.A., Cheesemen, C.L. & Delahay, R.J. 2003. Estimation of badger abundance using faecal DNA typing. - Journal of Applied Ecology 40: 658-666.

Yeatman, L. 1976. Atlas des oiseaux nicheurs de France, 1970 à 1975. Société Ornithologique de France, Paris.
Yeatman-Berthelot, D. & Jarry, G. 1994. Nouvel Atlas des oiseaux nicheurs de France, 1985-1989. Société Ornithologique de France, Paris.

Zbinden, N. 1979. Zur ökologie des Haselhuhns *Bonasa bonasia* in den Buchenwäldern des Chasseral, Faltenjura. (In German with English summary: Ecology of the Hazel grouse in beech forest associations of the Chasseral, Swiss Jura). - Ornithologische Beobachter 76: 169-214.
Zeitler, A. 1995. Skilauf und Rauhfusshühner. - Ornithologische Beobachter 92: 227-230.
Zonneveld, I.S. 1989. The land unit: a fundamental concept in landscape ecology, and its applications. - Landscape Ecology 3: 67-86.
Zwickel, F.C. & Bendell, J.F. 1972. Blue Grouse, habitat, and populations. - Proceedings of International Ornithological Congress 15: 150-169.
Zwickel, F.C., Redfield, J.A. & Kristensen, J. 1977. Demography, behavior, and genetics of a colonizing population of blue grouse. - Canadian Journal of Zoology 55: 1948-1957.

Liste des tableaux et des figures (par ordre d'apparition)

Le premier chiffre romain renvoie au numéro de chapitre.

Figure I : Carte de répartition mondiale de la Gélinotte des bois (d'après Bergman *et al.* 1996). 18
Figure II: Evolution de la répartition communale de la Gélinotte des bois *Bonasia b. rupestris* en France de 1950 à 1990, (d'après Magnani 1993). 20
Figure I-1 : Processus de décision dans le choix d'une méthode de comptage. 29
Tableau I-1 : Caractéristiques des sites de suivi et des méthodes de comptage utilisées pour dénombrer les gélinottes. 33
Figure I-2 : Distribution spatiale des domaines vitaux des gélinottes dans le massif de Fissac-Peyronnière. Synthèse des observations entre 1998 et 2002. 40
Tableau I-2 : Résultats des comptages en battue (nb. d'adultes aux 100 ha) de Gélinotte des bois dans les massifs de Fissac (04), Risol (25) et Mignovillard (39). 41
Tableau I-3 : Résultats des comptages au rappel sur les massifs de Sansenu et Fissac de 1999 à 2003 : Nombre de contacts moyens de coqs pour 100 postes de rappel "IR", nombre maximum de contacts de coqs pour 100 postes de rappel la même année "(IRmax)" et coefficient de variation "CV" des comptages annuels. 41
Figure I-3 : Variation des indices d'abondance au rappel sur les 5 parcours de Sansenu et Fissac de 1999 à 2003. 42
Figure I-4 : Variation du type de contacts de gélinotte obtenus lors des parcours au rappel entre 1999 et 2003. 43
Figure I-5 : Variation de l'indice rappel maximum de 1999 à 2003 pour 5 parcours des Alpes du Sud. 43
Figure I-6 : Variation de l'indice moyen au rappel en fonction de la période du printemps (moyenne des 5 parcours sur les 5 années de comptages). 43
Tableau I-4 : Résultats des prospections des carrés-échantillons dans les 3 massifs des Alpes de Haute-Provence de 1999 à 2003 (indice d'abondance "carré"). 44
Tableau I-5 : Résultats des prospections des carrés-échantillons dans 2 forêts du Massif jurassien de 1995 à 2003 (indice d'abondance "carré"). 44
Tableau I-6 : Résultats des prospections des carrés-échantillons dans les 3 massifs des Alpes de Haute-Provence de 1999 à 2003 (indice d'abondance "carrébis"). 44
Tableau I-7 : Résultats des prospections des carrés-échantillons dans 2 forêts du massif Jurassien de 1999 à 2003 (indice d'abondance "carrébis"). 45
Tableau I-8 : Pourcentage d'augmentation de l'indice d'abondance entre l'indice "carrébis" (seulement les indices printaniers pris en compte) et "carré" (tous les indices de présence pris en compte) dans les 5 massifs étudiés entre 1999 et 2003. 45
Tableau I-9 : Indice IPPC à Fissac (04), Mignovillard (39), Risol (25) et un site de Haute-Savoie. .. 46
Figure I-7 : Variation de l'indice "point" en fonction de la superficie du relevé à Fissac (04), Mignovillard (39), Risol (25) et un site de Haute-Savoie.. 46
Tableau I-10 : Coûts temporels de la méthode IPPC selon 3 scénarios : toutes les placettes négatives, toutes les placettes positives et l'ensemble des placettes de Fissac en 2004. 49

Tableau I-11 : Temps de prospection en jours (de 7 heures) pour prospecter 100 ha. 49
Tableau I-12 : Coûts horaires des 4 méthodes de comptages : rappel [1], battue [2], carré-échantillons [3] et IPPC [4] 49
Tableau I-13 : Taux de détection des mâles de gélinotte équipés d'émetteurs (n = 18) en réponse à l'imitation de leur chant à l'aide d'un appeau. 50
Tableau I-14 : Taux de détection des gélinottes équipées pendant les battues à Fissac (04) de 1999 à 2001. 51
Tableau I-15 : Modèle binomial théorique des effectifs moyens (Moy), de l'écartype, des effectifs minimum et maximum détectés au risque de 10%, et du coefficient de variation (CV) des comptages en battue en fonction d'un taux de détection individuel variant de 40 à 70% et d'un nombre d'individus potentiellement observables de 20 et 100. En gras, cas de figure du site de Fissac..... 51
Tableau I-16 : Variation du coefficient de variation de l'IPPC à Fissac en 2004 en fonction du rayon et du nombre de placettes 52
Figure I-8 : Distribution de la médiane de l'IPPC et limite de l'intervalle de confiance (CI) pour 1000 tirages aléatoires de 20, 50, 100 placettes parmi les 192 réalisées à Fissac en 2004 et pour 4 rayons de la placette..... 52
Figure I-9 : Localisation des placettes IPPC (points) et des territoires de gélinottes estimés (cercles) en 2004 sur le site de Fissac-Peyronnière. En abscisse et ordonnées : longitude et latitude en Lambert III..... 53
Figure I-10 : Exemple de simulation dans une forêt virtuelle de 400 ha, de la distribution des fèces émises pendant 1 mois par 16 couples de gélinottes. En rouge, le centre de gravité des territoires de gélinottes distribués aléatoirement avec une contrainte de proximité de 200 m. 100 placettes sont réparties régulièrement tous les 200 m. 54
Figure I-11 : Simulation de la réponse de l'IPPC aux variations de densités dans une forêt virtuelle de 400 ha, pour les 4 dimensions de placettes (rayon de 5, 10, 15 et 20 m). 54
Figure I-12 : Analyse de puissance de l'IPPC pour détecter des déclins annuels de 5 à 30% selon : le nombre de couples de départ, la durée de la période d'étude (en rouge: 5 ans, en noir : 10 ans) et le nombre de placettes prospectées (trait continu : 200, pointillé large : 100, pointillé fin : 50, pointillé irrégulier : 20). 55
Figure I-13 : Graphes des relations entre les différentes méthodes de dénombrements (carré, carrébis, IPPC et battue) prise deux à deux. En abscisse, de gauche à droite, la valeur de l'indice d'abondance de carré, carrébis, IPPC et battue. En ordonnée, de haut en bas, la valeur de l'indice d'abondance de battue, IPPC, carrébis, et carré. Le rho de Spearman et sa signification, sont indiqués pour chaque couple de méthodes. 57
Figure I-14 : Valeurs moyennes des 4 méthodes de comptages sur les 3 sites de suivi. 58
Figure I-15 : Variation des indices d'abondance : rappel, battue et carrébis sur le site de Fissac de 2000 à 2003. 58
Tableau II-1a : Comparaison de la superficie total des boisements, du taux de boisement, de la taille moyenne et maximum des unités boisées, dans trois secteurs des Alpes de Haute-Provence à la fin du 18ème et 20ème siècle. 73

Tableau II-1b : Comparaison des distances moyenne et maximum entre les boisements denses et l'indice de connectivité des boisements, dans trois secteurs des Alpes de Haute-Provence à la fin du 18ème et 20ème siècle. 73
Figure II-1 : Cartographie comparée de la couverture forestière dans 3 secteurs des Alpes de Haute Provence, Ubaye, Monge et Haut-Verdon, à la fin du 18ème siècle (d'après la carte de Cassini) et à la fin du 20ème siècle (d'après l'IFN) (Les zones indiquées comme boisées au 18ème siècle le sont toujours au 20ème). 75
Tableau II-2 : Evolution du taux de boisement sur le secteur des Monges entre la fin du 18ème et la fin du 20ème siècle. 76
Tableau II-3 : Evolution de la fragmentation des boisements sur le site des Monges entre la fin du 18ème et la fin du 20ème siècle. 76
Figure II-2 : Evolution de la couverture forestière sur le site des Monges à la fin du 18ème, 19ème et 20ème siècle. 77
Figure II-3 a: Vue aérienne du col du Fanget en 1948. FA : forêts anciennes, PB : zone de pré-bois et forêts clairsemées parcourues par le bétail, C : pâtures non ou très peu boisées. 80
Figure II-3 b: Vue aérienne du col du Fanget en 2000. Etoile : position actuelle de quelques territoires de gélinotte ; 2 : zone récemment déboisée pour le pâturage 80
Figure II-4 a : Vue aérienne du secteur de Charcherie en 1948. A gauche : massif de la Peyronnière, PB, secteur de forêts clairsemées (voir discussion dans le texte) ; flèche : trajet du câble de débardage : C : Pâtures ou prairie de fauches. FA : forêts anciennes. 82
Figure II-4 b : Vue aérienne du secteur de Charcherie en 2000. A droite massif du Grand Puy (tracés des pistes de ski). PB : zone actuelles de forêts claires ou pré-bois, récents (forêts fermées en 1948). ✻ : emplacements actuels de gélinottes dans d'anciennes pâtures ou pré-bois clairs en 1948. 82
Figure II-5 a : Vue aérienne du Clos de Bouc en 1948 : C1 : recolonisation par la pinède sur lande à myrtilles., TN1 : zone d'érosion fortement revégétalisée en 2000. FA1 : hêtraie ancienne. TN2 : zone d'érosion encore active en 2000. 84
Figure II-5 b : Vue aérienne du Clos de Bouc en 2000. C : lande après incendie d'une plantation de pins noirs en 1992. TN : zones d'érosion encore actives en 2000 avec quelques petits bosquets de pins pionniers 84
Figure II-6 a : Vue aérienne de Sansenu en 1948. FA1, vielle forêt à Sansenu, FA2, vieille forêt, versant Nord du Blayeul. PB1, 2 & 3, zone de forêts clairsemées (voir texte). C1 : clairière sommitale de Sansenu, C2 zone brûlée au début des années 40. 86
Figure II-6 b : Vue aérienne de Sansenu en 2000. C : zone récemment rouverte. Exemples de site de présence de gélinotte : * 1, secteur bocager occupé par une gélinotte équipée, *2 site d'observations de nichée et *3 site d'un nid puis nichée 86
Figure II-7a : Vue du village d'Auzet en 1868. En arrière plan, les versants exposés au sud sont tous complètement nus et érodés. A gauche, le versant sud du clos de bouc. Le lit de la rivière occupe tout le fond de la vallée, sans végétation. Les seuls arbres visibles sont des feuillus isolés (frênes) en bordure de champs. 87

Figure II-9 : Scénario théorique de colonisation. A : modèle "diffusion", B : modèle "tête de pont". ■■ ■■ Ligne de crête > 2000 m alt. 97
Tableau III-1 : Comparaison des taux de survie annuels de Tétraonidés forestiers. Entre parenthèses, nombre d'études. 103
Figure III-1 : Distribution mensuelle des cas de mortalité des gélinottes équipées d'émetteurs..... 104
Tableau III-2 : Comparaison des cas de mortalité (mâles et femelles regroupés) selon le type de prédateur et la saison (été : mai à octobre, hiver : novembre à avril). 107
Tableau III-3 : Paramètres de la reproduction des poules équipées d'émetteurs. Entre parenthèses : nb. d'individus ou de nids suivis..... 111
Figure III-2 : Simulation de la courbe de survie d'une cohorte à partir du début de couvaison jusqu'au poussins âgés de 2 mois. 111
Tableau III-4 : A : variations du succès reproducteur (nb. de jeunes/poule) des gélinottes équipées et B : du % de jeunes dans la population comptée en battue en été de 1999 à 2001..... 112
Tableau III-5: Comparaison des densités et du taux de reproduction des gélinottes comptées en battue en été dans 4 forêts du massif jurassien (Risol et Risoux, Champrfomier et Haute-Joux) et le massif de Fissac (04). 113
Tableau III-6 : Synthèse des paramètres de reproduction (succès des nids, survie des poussins, taux de reproduction et taille des nichées) de l'ensemble des espèces de Tétraonidés d'Amérique du Nord et des trois espèces de gélinottes. 114
Tableau III-7 : Sensibilité, élasticité et élasticité réelle des paramètres démographiques des gélinottes femelles équipées d'émetteurs..... 115
Tableau IV-1 : Répartition des carrés-échantillons dans les 5 massifs forestiers décrits 180
Tableau IV-2 : Distribution du nombre de gélinottes-saisons et nombre de gélinottes différentes équipées (entre parenthèses) dont les localisations ou les domaines vitaux, ont été utilisés pour l'analyse..... 181
Tableau IV-3 : Résultats des analyses discriminantes PLS réalisées pour prédire la fréquentation par les gélinottes mâles ou femelles équipées d'émetteurs, des micro-sites à l'intérieur de leurs domaines vitaux saisonniers..... 185
Tableau IV-4 a : Résultats des tests de permutation de la première composante K-select. 186
Tableau IV-4 b : Résultats des tests de permutation de la marginalité des gélinottes mâles..... 186
Tableau IV-4 c : Résultats des tests de permutation de la marginalité des gélinottes femelles..... 187
Figure IV-1 : Projections des vecteurs de marginalité sur les deux premières composantes K-select après translation origine, des gélinottes mâles pour chaques saisons. ✱ Animaux dont le vecteur de marginalité est significatif..... 188
Figure IV-2 : Projections des vecteurs de marginalité sur les deux premières composantes K-select après translation des origines, des gélinottes femelles aux 4 saisons..... 189
Figure IV-3 : Analyse en Composantes Principales des relevés de végétations de la forêt de Fissac-peyronnière . Projections des relevés "nichées sur les deux premières composantes. ● Relevés de Fissac , ■ Relevés "nichées..... 190

Figure IV-4 : Distribution (fréquence relative) des relevés "nichées" et "Fissac" dans les différentes classes de recouvrement des variables de végétation. Histogrammes gris : relevés "nichées", histogrammes blancs : relevés "Fissac" 191
Tableau IV-5 : Comparaison de l'habitat des nichées observées et de la forêt de "Fissac" : Résultat de l'analyse discriminante PLS. 191
Tableau IV-6 : Moyenne des valeurs des variables de végétation mesurées dans la forêt de "Fissac" et sur les sites d'observations de nichées. 192
Figure IV-5: Distribution des relevés "nichées" dans les classes de recouvrement de la somme des variables semis résineux+feuillus (A) et perchis résineux +feuillus (B). 193
Figure IV-6 : Distribution des relevés "nichées" dans les classes de recouvrement de la somme des variables "herbacé" + "framboisier" 193
Tableau IV-7 : Sélection des micro-sites par les gélinottes équipées d'émetteurs au cours des saisons sur les massifs de Sansenu et Fissac. Résultat des Analyses Discriminantes PLS 194
Tableau VI-8 : Corrélations entre la taille des domaines vitaux de gélinottes équipées d'émetteurs à différentes saisons et les caractéristiques moyennes de la végétation de leur domaine vital, n = nombre de domaines vitaux. Les variables significatives sont représentées en gras. 196
Figure IV-7 : Distribution de la surface des domaines vitaux hivernaux de gélinottes équipées d'émetteurs en fonction des recouvrements du perchis résineux, de la futaie feuillue, du perchis feuillu et des branches feuillues entre 2 et 7 m. 197
Tableau IV-9 a : Résultat de la régression logistique : 1ère itération avec 7 variables de végétation. 198
Tableau IV-9 b : Résultat de la régression logistique : 2ème itération avec 7 variables de végétation.198
Tableau IV-9 c : Résultat de la régression logistique : comparaison des modèles à 3 et 2 variables.198
Figure IV-8 A : Distribution des probabilités de présence de gélinotte prédites dans le modèle final pour les deux classes de présence/absence observée. 199
Figure IV-8 B : Probabilité de présence prédite par le modèle final et fréquence observée de la gélinotte dans les 5 forêts étudiées. ◆ Fréquence observée (Indice abondance carrébis) à Fissac, Sansenu, Risol, Pinée et Mignovillard. 199
Figure IV-9 A : Différence de recouvrement des branches résineuses entre 2 et 7 m de hauteur entre les carrés avec et sans présence de gélinotte. 200
Figure IV-9 B : Correspondance entre le recouvrement résineux de 2 à 7 m et les indices d'abondance dans les 5 forêts. ◆ Indice d'abondance gélinotte 200
Figure IV-10 : Correspondance entre le nombre de gros arbustes feuillus 2 et les indices d'abondance dans les 5 forêts. ◆ Indice d'abondance gélinotte 200
Figure IV-11 A : Correspondance entre les petits et gros arbustes feuillus 1 et les indices d'abondance dans les 5 forêts. ◆ Indice d'abondance gélinotte 201
Figure IV-11 B : Correspondance entre le recouvrement herbacé et les indices d'abondance dans les 5 forêts. 201
Tableau V-1 : Réactions des mâles et des femelles lors du rappel, obtenues pendant les tentatives de capture entre 1998 et 2001 sur le site d'étude des Monges. 216
Tableau V-2 : Ensemble des contacts au chant obtenus entre 1998 et 2001 pour les gélinottes mâles et femelles spontanément ou suite à une stimulation à l'appeau. 217

Figure V-1 : Evolution du comportement spatial d'un mâle célibataire après la mort d'un mâle voisin. 218
Figure V-2 : Organisation spatiale des territoires au printemps de la gélinotte dans le massif de Fissac (04). Compilation des observations de 1999 à 2002. 219
Tableau V-3 : Distances entre territoires voisins de gélinottes au printemps dans le Massif de Fissac-Peyronnière (superficie prise en compte 325 ha)..... 220
Figure V-3 : Exemple d'organisation spatiale des territoires voisins de mâles de gélinottes équipées d'émetteurs le même printemps. 221
Tableau V-4 : Recouvrement (ha) des domaines printaniers de mâles cantonnés voisins mesurés par les polygones convexes. 221
Tableau V-5 : Détail des contacts de gélinottes sur les territoires avec au moins un oiseau suivi par télémétrie entre 1999 et 2002. - : non renseigné ; 0 : pas d'oiseaux présents ; oui : présence certaine de gélinottes non équipées ; M : mâle ; F : femelle de gélinotte équipée ; (ap) : apparié avec un autre individu non équipé..... 222
Figure V-4 a & b : Exemples d'occupations printanières successives de territoires par le même individu ou par des individus différents. Secteur de Fissac, voir Fig. V-1 pour la position des territoires..... 223
Tableau V-6 : Distances (mètres) entre les centres des domaines vitaux printaniers de gélinottes utilisés successivement sur un même territoire. 223
Tableau V-7 : Comparaison des moyennes des variables de végétation entre zone Nord et Sud de Fissac-Peyronnière. 224
Figure VI-1 : Modèle empirique de cinétique démographique d'une population de gélinottes dans des habitats de différentes qualité (voir texte pour explications complémentaires). 244

Annexe I : Les captures.
Techniques utilisées et caractéristiques des gélinottes capturées

I - Techniques de capture

I. 1 - Introduction

Peu d'études nécessitant la capture des oiseaux, ont été réalisées jusqu'à maintenant sur la Gélinotte des bois. Les premiers travaux basés sur le baguage ont été réalisés par Gaidar (1973) dans l'Oural. Plus récemment, des études basées sur le suivi d'oiseaux équipés d'émetteurs ont été réalisées en Suède (Swenson 1991) et en Allemagne (Kämpfer-Lauenstein 1995, Lieser 1994). En France, quelques captures de gélinottes ont été réalisées dans le Doubs (Montadert 1995) et dans les Vosges (Pfeffer & Wey 1998).

Les techniques de capture utilisées dans ces différentes études sont :
- capture à l'épuisette en hiver dans les igloos nocturnes,
- piégeage par cages tombantes sur les places de poudrage,
- capture dans des filets japonais vers lesquels sont poussés les oiseaux,
- piégeage par cages-nasses,
- capture dans des filets bas en Nylon vers lesquels sont attirés les oiseaux grâce à l'imitation de leur chant.

I. 2 - Détail des méthodes utilisées.

Les deux dernières techniques ont été utilisées dans ce travail.

I. 2.a - Techniques de capture dans les cages-nasses.

Ce mode de capture aussi anciennement appelé "jardinet" est basé sur le comportement marcheur de nombreuses espèces d'oiseaux, au premier rang desquelles figurent toutes les espèces de galliformes.
Le système de piégeage est composé de deux nasses en grillages, distantes de 50 à 100 m dans le cas de cette étude, reliées entre elles par un grillage bas de 50 cm de hauteur (type grillage à poule à maille de 3 cm) (voir détail du système, Fig. An.I-1).
Les oiseaux qui se déplacent au sol rencontrent le grillage et, au lieu de survoler l'obstacle, le longent jusqu'à la nasse. Ainsi, le système est passif et aucun appât n'est utilisé pour attirer l'oiseau.
Tout le problème réside dans le positionnement du piège qui doit être placé à un endroit régulièrement parcouru par les animaux.

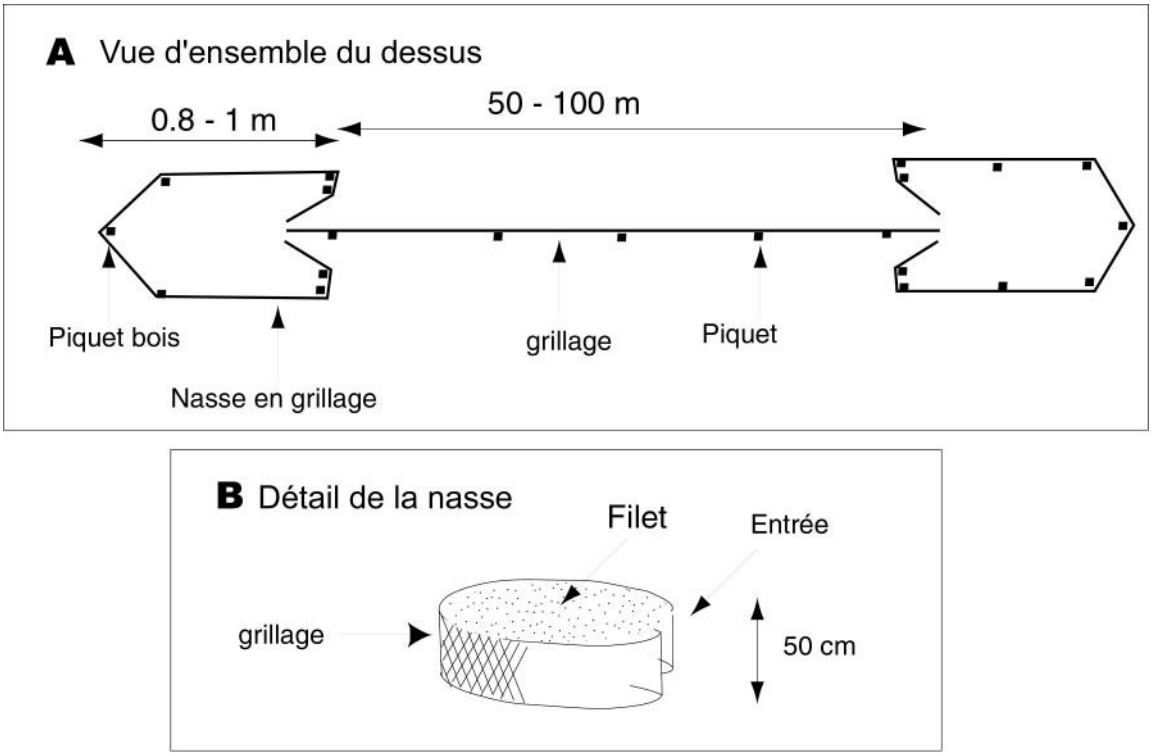


Figure An.I-1 : Représentation schématique du système de piégeage par cages-nasses. A : Vue d'ensemble, B : détail d'une nasse.

I. 2.b -Technique de capture utilisant le rappel et l'attraction des oiseaux par l'imitation de leur chant

Cette technique utilise le comportement territorial ou nuptial de la gélinotte qui réagit à l'imitation de son chant en s'approchant de l'observateur. Une fois attirée à un endroit prédéterminé, l'oiseau se prend en marchant au sol dans un filet de Nylon préalablement installé. Cette méthode a été mise au point par Swenson (1991) en Suède. Nous avons cependant dû affiner quelque peu la technique de pose du filet à la suite d'un certain nombre d'échecs de capture (oiseaux réussissant à se libérer du filet).

Le filet utilisé est de type filet de pêche en Nylon, fabriqué à cette intention par une entreprise spécialisée dans ces matériels [36]. Après quelques essais, nous avons retenu une maille de 5 cm et un diamètre de Nylon mono-filament de 18 ou 20 centièmes. La nappe fermée fait 2 m de hauteur. La longueur tendue variait de 15 à 30 m.
La figure An.I-2, montre la façon dont est tendu le filet. Par rapport à une pose simple qui s'est avérée peu efficace (filet tombant directement sous la corde de soutien et corde appuyée aux arbres, schéma A), la modification principale a été de rendre le système extrêmement souple pour que l'animal ne sente pas de résistance de la nappe et continue d'avancer en passant sous la corde de soutien. Ainsi, nous avons d'une part utilisé des cordelettes pour maintenir la corde de soutien à

[36] Entreprise Larrieux frères à Bordeaux

bonne hauteur au lieu d'appuyer la corde à des troncs se trouvant sur le passage et, d'autre part, nous avons réalisé un ourlet avec la nappe de filet ce qui a permis de maintenir une réserve de filet qui se déposait spontanément sur le dos de l'animal lors de son avancement, (voir schéma B et C, Fig. An.I-2). Ce système s'est révélé indispensable pour réussir la capture des femelles. Avant cette mise au point, les trois premières femelles qui avaient touché le filet se sont toutes libérées simplement en reculant doucement lorsqu'elles sentaient une résistance. Les mâles, contrairement aux femelles, se débattaient énergiquement lorsqu'ils se sentaient pris donc s'emmaillotaient suffisamment pour être généralement capturés avec le premier mode de pose (Fig. An.I-2 A), bien qu'un certain nombre d'entre eux se soient quand même libérés.
Deux appeaux ont été utilisés pour attirer les oiseaux : un appeau artisanal en os imitant le chant du mâle et un appeau de fabrication autrichienne, imitant le chant de la femelle. Rarement utilisé pendant la première campagne de capture, l'appeau femelle s'est avéré globalement plus efficace pour attirer les gélinottes des deux sexes aussi bien adultes que jeunes à l'automne.

Une tentative de capture type se déroulait comme suit :

- Choix d'un site de capture. Pendant les premières campagnes, nous tendions le filet dans des domaines considérés comme occupés d'après les contacts indirects ou directs obtenus avec la gélinotte dans les jours précédents la capture, sans assurance qu'un individu soit réellement présent à portée d'audition de l'appeau. Par la suite, nous avons cherché à augmenter nos chances en tentant les captures à proximité d'un contact obtenu immédiatement avant la tentative. A cette fin, le site d'étude était parcouru en rappelant régulièrement et, une fois un contact obtenu (réponse ou oiseau levé), le filet était tendu à proximité immédiate.
- Nettoyage du sous-bois sur le trajet du filet. Ce nettoyage impliquait notamment le ratissage du sol et la coupe des buissons bas indispensable à une pose correcte du filet. Afin de limiter le dérangement provoqué par ces opérations, de nombreux sites de pose du filet étaient préalablement préparés dans le site d'étude.
- Pose du filet et affût sous une toile de camouflage à proximité du filet.
- Rappel durant un minimum de 30 minutes. En cas de contact, l'attente pouvait dépasser 3 heures. Les tentatives étaient réalisées à toute heure de la journée.

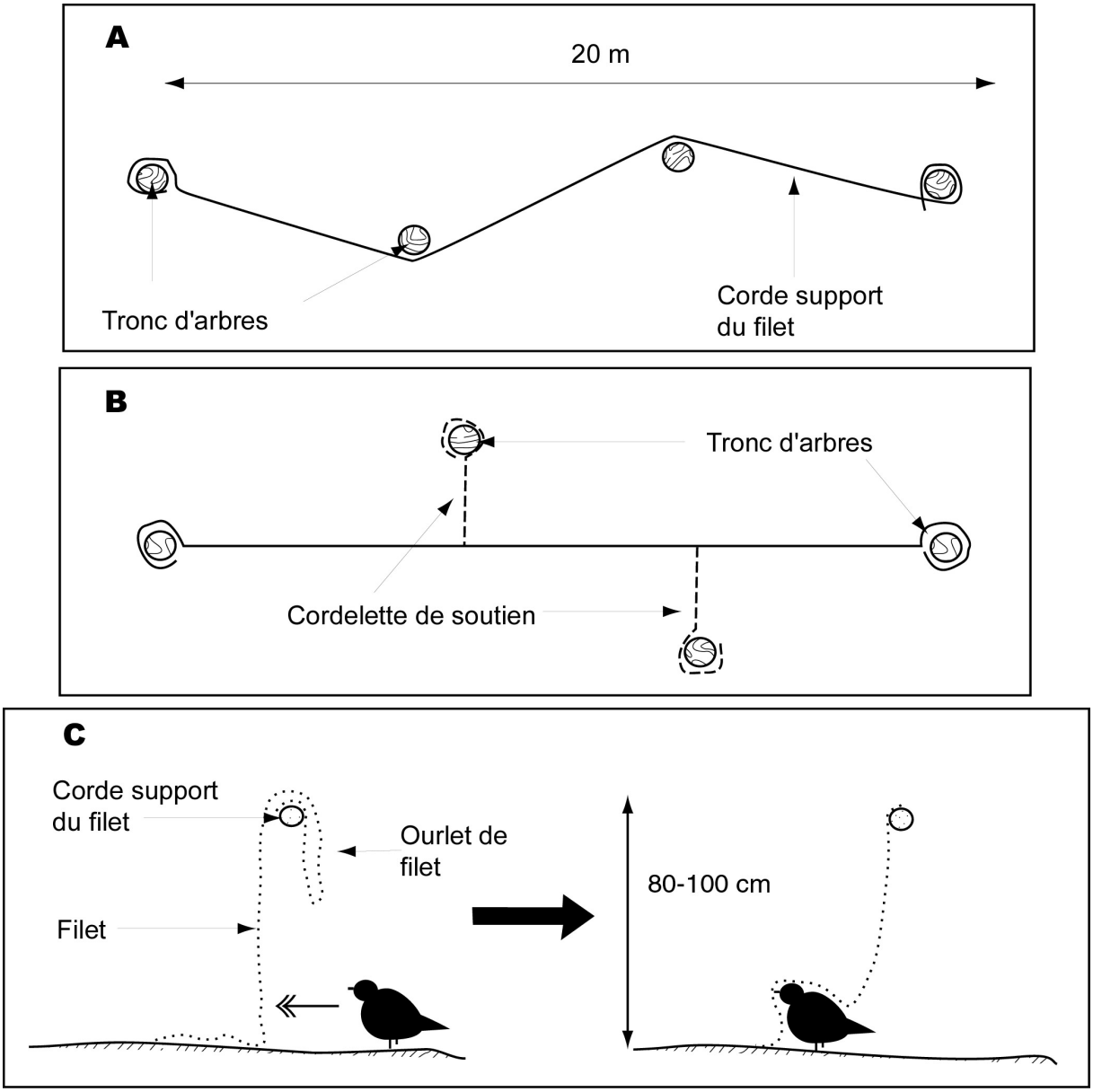


Figure An.I-2 : Schéma de pose du filet de capture. A : ancienne pose, inefficace pour capturer les femelles. B et C : modification de la pose du filet permettant une capture de tous les individus traversant le filet.

II - Résultats des captures

II. 1 - Technique des nasses

Cette technique n'a été tentée qu'en septembre 1998, 1999 et 2000, souvent dans des secteurs où des nichées tardives avaient été observées. Un total de 94 journées-pièges n'a permis de capturer et d'équiper qu'un seul mâle adulte. Un deuxième individu juvénile a été capturé à la main alors qu'il se tenait contre le grillage à l'extérieur de la nasse. Cet individu, fortement affaibli, n'a pas survécu.
Compte tenu du faible taux de réussite de ce système et des difficultés d'utilisation au printemps par temps de neige (les chutes de neige fréquentes en mars-avril empêchent le fonctionnement du piège), nous avons délaissé ce mode de capture. Toutefois, il serait sûrement apte à capturer des

nichées en août, mais les dates trop tardives des campagnes de captures nous ont empêchés de le vérifier pendant la période d'étude.

II. 2 - Technique du rappel et capture dans des filets

Durant 8 saisons de capture (mars-avril et septembre-octobre, 1998, 1999, 2000 et 2001), nous avons réalisé 526 tentatives de capture. 48% de ces tentatives (250) ont permis d'obtenir un contact avec l'espèce (généralement 1 ou 2 individus, maximum de 4) et finalement 14% (73 tentatives) ont permis la capture effective d'une ou de deux gélinottes (à 2 reprises) soit un total de 75 captures. Compte tenu de la recapture (involontaire) de 2 individus et du non-équipement de deux autres mâles, ce sont finalement 71 gélinottes qui ont été équipées : 16 femelles, dont 10 adultes, 2 subadultes (< 1 an) et 4 immatures (environ 4 mois) et 55 mâles, dont 29 adultes, 9 subadultes et 17 immatures (voir détail tableau An.I-1).

Tableau An.I-1 : Détail des gélinottes capturées et équipées d'émetteurs entre 1998 et 2001 dans le site d'étude des Monges, communes de Seyne-les-Alpes et Auzet (04).

N°	Animal	Date capture	Date de la mort	Date fin signal	Nb. jours de suivi	Sexe	Age	Cause de la mort ou de fin de signal
16	Badine	11/03/99		10/09/99	184	femelle	adulte	panne émetteur
17	Béchamel	15/03/99	19/10/99		219	femelle	adulte	accident
19	Brindille	24/03/99	28/06/99		97	femelle	adulte	prédation carnivore
22	Burette	25/03/99	23/06/99		91	femelle	adulte	prédation carnivore
28	Boulette	08/04/99		05/03/00	333	femelle	adulte	perte émetteur (ficelle coupée)
41	Décibel	19/03/00		22/06/01	461	femelle	adulte	panne émetteur
46	Dorine	19/04/00		20/08/00	124	femelle	adulte	panne (émetteur défectueux)
47	Durite	20/04/00	27/05/01		403	femelle	adulte	prédation carnivore
59	Ficelle	23/03/01		31/08/02	527	femelle	adulte	panne émetteur
66	Galipette	12/09/01	01/03/02		171	femelle	adulte	prédation rapace
12	Ahouiii	08/10/98	02/05/99		207	femelle	immature	prédation rapace
13	Ailette	12/10/98		03/07/00	631	femelle	immature	panne émetteur
20	Biscotte	24/03/99	15/07/99		114	femelle	immature	prédation rapace
52	Ecstasy	09/09/00		27/09/01	384	femelle	immature	panne émetteur
71	Gaufrette	25/09/01	09/04/03		562	femelle	immature	prédation rapace
42	Doudoune	20/03/00		28/08/00	162	femelle	subadulte	perte émetteur (ficelle coupée)
1	Atchoom	14/03/98	28/06/98		107	mâle	adulte	maladie
3	Casanova	30/03/98		01/06/98	64	mâle	adulte	panne (pas de signe annonciateur)
4	Désiré	05/04/98	03/03/99		333	mâle	adulte	accident
6	Abricot	06/09/98		18/10/00	774	mâle	adulte	panne émetteur
7	Acrobate	11/09/98	01/03/99		172	mâle	adulte	prédation rapace
8	Adam	16/09/98		15/07/00	669	mâle	adulte	panne émetteur
11	Agacant	26/09/98	25/11/98		61	mâle	adulte	prédation rapace
18	Bariot	18/03/99	06/05/99		50	mâle	adulte	accident
21	Bébert	24/03/99		06/07/00	471	mâle	adulte	panne émetteur
23	Bijou	25/03/99		08/06/00	442	mâle	adulte	panne émetteur

Tableau An.I-1 : suite.

N°	Animal	Date capture	Date de la mort	Date fin signal	Nb. jours de suivi	Sexe	Age	Cause de la mort ou de fin de signal
24	Boubou	02/04/99		21/11/00	600	mâle	adulte	panne émetteur
27	Boudha	05/04/99		29/05/00	421	mâle	adulte	panne émetteur
29	Boudu	14/04/99		08/05/00	391	mâle	adulte	panne émetteur
30	Cachou	10/09/99		29/09/00	386	mâle	adulte	panne émetteur
31	Caramel	17/09/99		14/03/00	180	mâle	adulte	panne émetteur
34	Chance	07/10/99	15/01/00		101	mâle	adulte	prédation rapace
37	Cassel	16/10/99	10/11/99		26	mâle	adulte	prédation martre
38	Cellophane	23/10/99		19/01/00	89	mâle	adulte	panne (émetteur défectueux)
40	Dudul	13/03/00	04/04/00		23	mâle	adulte	accident
44	Derzou	10/04/00	18/04/00		9	mâle	adulte	prédation rapace
50	Erogène	06/09/00		04/12/01	455	mâle	adulte	panne émetteur
56	Edredon	24/09/00		24/08/01	335	mâle	adulte	panne émetteur
58	Ellison	25/10/00		17/04/02	540	mâle	adulte	panne émetteur
60	Fifi	23/03/01		02/01/03	651	mâle	adulte	panne émetteur
61	Felix	25/03/01		24/09/02	549	mâle	adulte	panne émetteur
64	Gaspard	04/09/01	20/02/02		170	mâle	adulte	prédation carnivore
65	Gédéon	07/09/01		26/03/03	566	mâle	adulte	panne émetteur
67	Gaillard	14/09/01		28/05/03	622	mâle	adulte	panne émetteur
68	Génépi	17/09/01	20/02/02		157	mâle	adulte	prédation rapace
9	Aérosol	19/09/98		24/10/00	767	mâle	immature	panne émetteur
10	Afgan	20/09/98		27/06/00	647	mâle	immature	panne émetteur
14	Aionc	18/10/98	17/11/98		31	mâle	immature	prédation rapace
15	Akim	24/10/98		09/03/99	137	mâle	immature	panne (signe annonciateur)
32	César	18/09/99		26/12/00	466	mâle	immature	panne émetteur
33	Chabada	05/10/99		04/12/00	427	mâle	immature	panne émetteur
35	Chocolat	12/10/99	26/03/00		167	mâle	immature	prédation carnivore
36	Chablis	13/10/99		06/01/01	452	mâle	immature	panne émetteur
39	Clafouti	26/10/99		22/10/00	363	mâle	immature	perte émetteur
49	Eliot	05/09/00		06/10/01	397	mâle	immature	panne émetteur
51	Evariste	08/09/00		22/06/01	288	mâle	immature	panne émetteur
53	Epsilon	13/09/00	16/04/01		216	mâle	immature	prédation rapace
54	Erratum	14/09/00		18/09/00	5	mâle	immature	panne (pas de signe annonciateur)
55	Elvis	15/09/00		18/02/02	522	mâle	immature	panne émetteur
57	Einstein	02/10/00		22/06/01	264	mâle	immature	panne émetteur
69	Gringalet	21/09/01	15/04/02		207	mâle	immature	Prédation rapace
70	Glouglou	24/09/01	03/10/01		10	mâle	immature	Prédation rapace
2	Ballot	23/03/98	14/04/99		388	mâle	subadulte	prédation rapace
5	Eclair	07/04/98		13/05/98	37	mâle	subadulte	perte d'émetteur (nœud défait)
25	Bingo	02/04/99		01/02/00	306	mâle	subadulte	perte émetteur
26	Bravo	03/04/99	20/04/99		18	mâle	subadulte	panne (pas de signe annonciateur)
43	Dare-dare	27/03/00	13/12/00		262	mâle	subadulte	prédation carnivore
45	Diabolo	18/04/00	30/08/00		135	mâle	subadulte	prédation carnivore
48	Diapason	24/04/00	09/12/00		230	mâle	subadulte	prédation carnivore
62	Freesby	06/04/01		03/08/02	485	mâle	subadulte	panne émetteur
63	Frisquet	26/04/01		09/04/03	714	mâle	subadulte	panne émetteur

Le détail du poids des mâles et des femelles est présenté dans le tableau An.I-2 et la Figure An.I-3.

Tableau An.I-2 : Poids des gélinottes capturées lors des campagnes de captures entre 1998 et 2001 sur le site des Monges (04).

	Femelle		Mâle	
	Adulte+subadulte	Immature	Adulte+subadulte	Immature
Nombre d'ind.	10 [1]	4	40 [2]	17
Moyenne (gr.) ± (écartype)	406 ±(24.5)	365 ± (33.2)	396 ± (25.4)	379 ± (19.7)

[1] : 2 femelles capturées tardivement au printemps les 20 et 21 avril, n'ont pas été prises en compte dans le calcul du fait du poids très élevé des poules avant la ponte (respectivement 500 et 510 gr pour ces deux femelles). [2] : en incluant deux mâles capturés mais non équipés.

Il n'y a pas de différence de poids entre les mâles et les femelles (test Mann-Whitney, W = 368,5, P = 0,6617). Par contre, les immatures à l'automne, tous sexes confondus, sont plus légers que les adultes (test Mann-Whitney, W = 783, P = 0,0011)

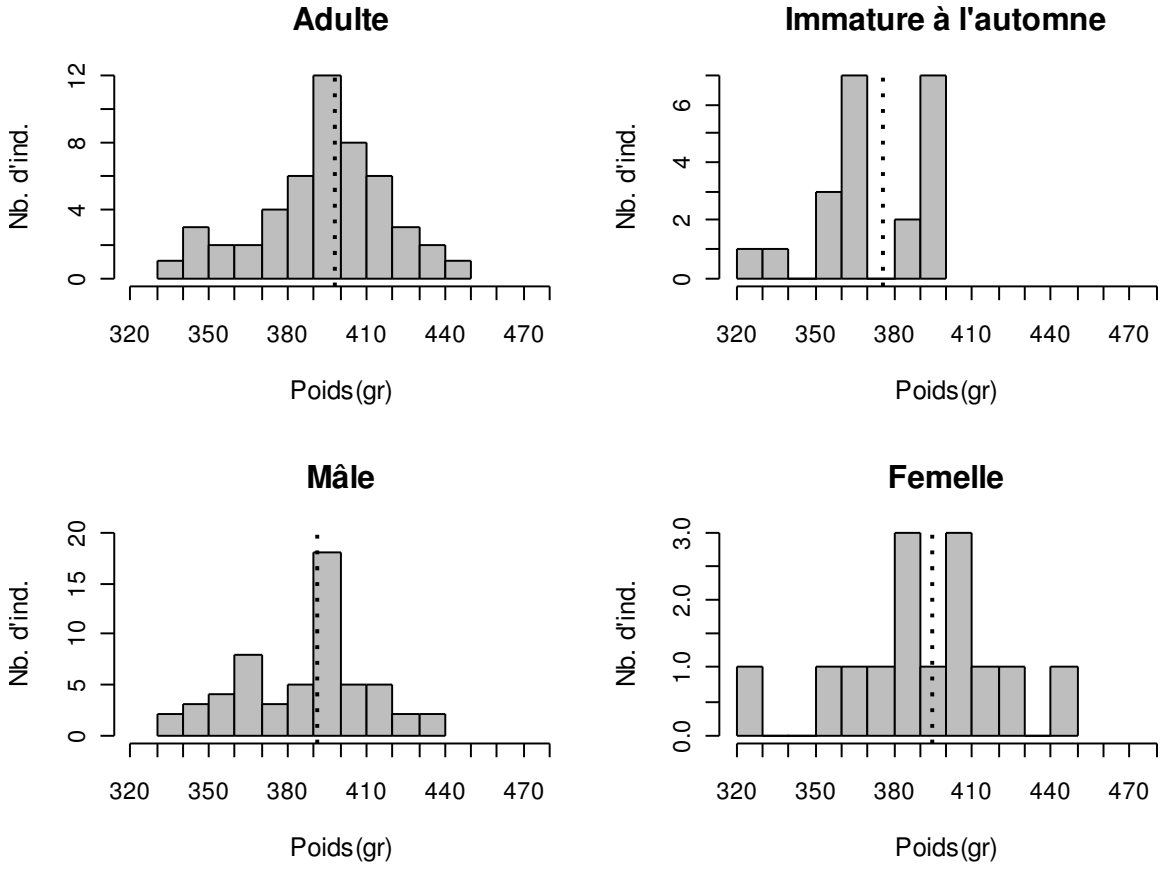


Figure An.I-3 : Répartition des poids des gélinottes capturées selon le sexe (âge > 2,5 mois) et l'âge (immature à l'automne âge ≈ 3-4 mois et adultes ou sub-adultes au printemps ≥ 10 mois), ▪ ▪ ▪ ▪ Position de la moyenne.

II. 3 - Détermination des critères d'âge de la population de Gélinotte des bois des Alpes de Haute Provence

L'âge des oiseaux a été déterminé par l'examen des rémiges. En automne et au début de printemps en mars-avril, 2 classes peuvent être distinguées, les individus de moins d'un an (soit les immatures âgés de 3-4 mois à l'automne et les subadultes âgés d'environ 10 mois au début du printemps) et les adultes (> 14 mois).
2 critères de plumage des rémiges primaires sont généralement utilisés à la suite des travaux réalisés par Stenman & Helminen (1974) sur une population de gélinottes en Finlande :

- La largeur de la bande claire à l'extrémité de la première rémige interne (P1) qui est supérieure à 2 mm (généralement 4 mm) avec une limite diffuse chez le jeune de moins de 14 mois et inférieure ou égale à 2 mm avec une limite nette chez l'adulte.
- Le nombre de bande sombre sur le vexille externe de la 9ème rémige primaire (P9) qui est de moins de 8 chez l'adulte et de 8 à 11 chez les jeunes de moins de 14 mois.

Cependant, une analyse comparée de ces critères d'âge dans 4 populations européennes, a été réalisée par Bonczar & Swenson (1992). Elle montre que le critère de la P9 permet de séparer sans erreur les populations russes en fixant un seuil inférieur ou égal à 6 pour le nombre de barres sombres des adultes. Dans les populations suédoises et finlandaises, le seuil de séparation est de 7 barres avec un taux d'individus bien classé de 92% en Finlande (100% des adultes et 89% des juvéniles) et de 96 % en Suède (97% des adultes et 92% des juvéniles). Par contre, dans le sud de la Pologne, le même critère est moins valide avec 85 % d'individus bien classé (93% pour les adultes et 69% pour les juvéniles). En particulier, les individus qui ont entre 7 et 8 barres sombres sur la P9 et qui représentent 32% de l'échantillon (n =71) ont 39% de chance d'être mal classés.
Le critère de l'aspect de la bande claire sur la PI est meilleur pour identifier l'âge des 3 populations du Nord de l'Europe. Par contre, il n'est pas valable pour la population polonaise où tous les individus ont un aspect de la PI de type juvénile. Dans le cas de cette population seul le critère de la présence de la bourse de Fabricius chez les juvéniles permet de séparer les deux classes d'âges.
Ces résultats montrent qu'il peut exister des variations géographiques des critères de plumage. Si ces critères semblent valides pour la sous-espèce *B. b. bonasia* du Nord de l'Europe, Bonczar and Swenson (1992) posent la question de leur utilisation pour la sous-espèce *rupestris* à laquelle appartient l'échantillon du sud de la Pologne ainsi que la population que nous avons étudiée dans le sud des Alpes.

Nous présentons ici les résultats obtenus pour un total de 135 ailes (68 adultes, 67 juvéniles ou subadultes) appartenant à 75 gélinottes (16 femelles, 55 mâles et 4 jeunes de sexe indéterminé) capturés sur le site d'étude des Monges (04).
La séparation des deux classes d'âges a été réalisée à partir de l'aspect de la bande claire de la P I qui s'est avéré valide en complément d'un autre critère (voir Tab. An.I-3). Pour une partie des jeunes capturés les plus précocement en septembre, l'état de la mue a aussi été utilisé. A l'âge de 3 mois, les jeunes ont généralement la P8 encore en croissance ou manquante alors que les P9 et P10 juvéniles qui seront conservées jusqu'à la mue estivale suivante, sont déjà en place. A l'opposé, les adultes ont normalement les rémiges complètement remplacées à la fin de l'été, où parfois la 10 manquante et

la 9 encore en croissance (la mue des 10 rémiges primaires s'effectuant du centre de l'aile vers l'extérieur).

Le premier critère examiné sur la bande claire de la première rémige primaire (P I) est sa largeur (Figure An.I-4). Ce critère permet à lui seul une bonne séparation des deux classes d'âges dans la population étudiée. Ainsi, 100% des ailes ayant une bande claire > 2 mm de large sont des ailes juvéniles. 100 % des ailes adultes ont une largeur de la bande claire ≤ 2 mm. Une ambiguïté subsiste pour 14% des ailes juvéniles qui ont une largeur de bande comprise entre 1 et 2 mm.

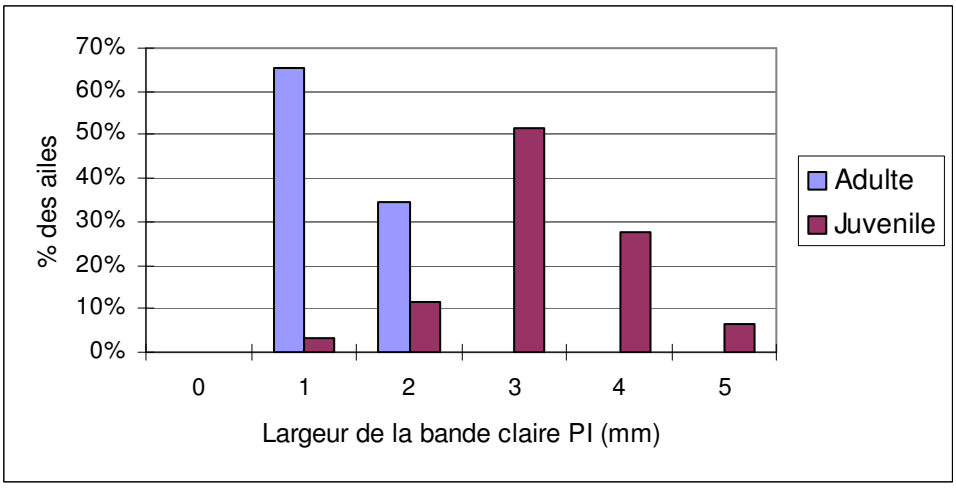


Figure An.I-4 : Distribution de la largeur de la bande claire sur la P I des ailes de gélinottes adultes et juvéniles dans les Alpes de Haute Provence.

L'examen complémentaire de la limite entre zone sombre et claire (régulière ou irrégulière), de la netteté de cette limite (nette ou diffuse) ainsi que de l'absence ou de la présence de petites taches sombres dans la bande claire, permet cependant de départager ces individus.
Si l'on ne retient que les individus où la largeur de la bande claire a été examinée sur les deux ailes avec une largeur de la bande ≥1 mm et ≤ 2 mm des deux côtés, seuls 3 juvéniles présentent ce caractère et 25 adultes (Tableau An.I-3).

Tableau An.I-3 : Nombre de gélinottes adultes et juvéniles ayant une bande claire de largeur comprise entre 1 et 2 mm sur les deux ailes et aspect de cette bande claire.

		Adulte	Juvénile
Nb. d'individus (% des individus dans la classe d'âge)		25 (86%)	3 (10%)
Limite et aspect de la bordure claire	Régulière nette sans taches	20	0
	Irrégulière sans taches	4	1
	Irrégulière diffuse avec taches	1*	2

* seulement une des deux ailes présentait quelques petites taches, l'autre était unie.

Ainsi, la combinaison de la largeur de la bande claire et de son aspect, permet de classer correctement les individus de notre population. Seules les deux ailes appartenant à un individu juvénile, dont l'âge a été diagnostiqué sans ambiguïté par son rythme de mue, ont montré un aspect

de la bande claire pouvant réellement prêter à confusion avec celui d'un adulte, soit 3% de la totalité des ailes de juvéniles examinées (2/69) et 3% des juvéniles avec les deux ailes examinées (1/31).
Par contre le critère du nombre de barres sombres sur le P9, habituellement utilisé en Scandinavie, s'est révélé beaucoup moins fiable (Tab. An.I-4 et Fig. An.I-5).

Tableau An.I-4 : Nombre de barres sombres sur le vexille externe le la 9ème rémige primaire (P 9) d'une population de Gélinotte des Alpes de Haute Provence.

Nb barres	Adulte	Juvénile	% d'adulte
0	0	0	-
1	0	2	0%
2	1	1	50%
3	8	2	80%
4	10	7	59%
5	23	6	79%
6	14	15	48%
7	9	10	47%
8	3	14	18%
9	0	5	0%
10	0	5	0%
11	0	0	-
Total des ailes	**68**	**67**	

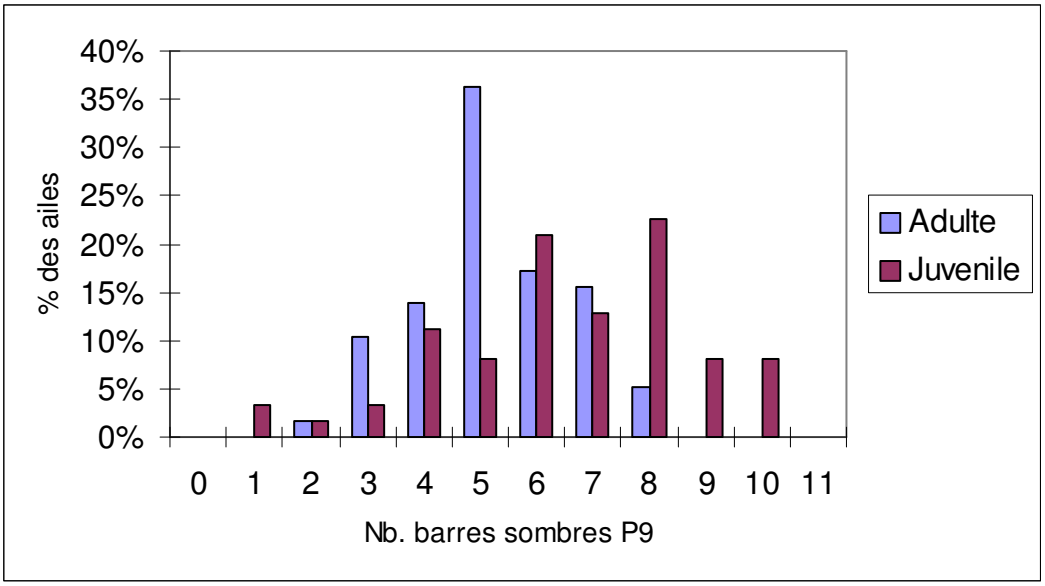


Figure An.I-5 : Distribution des ailes de Gélinottes adultes ou juvéniles selon le critère du nombre de barres sombres de la 9ème rémige primaire dans les Alpes de Haute Provence.

Ainsi, le critère de la P 9, ne permet pas de séparer correctement les jeunes des adultes dans notre population. En fixant le critère de séparation adulte/juvénile à 7 barres, seulement 66 % des ailes sont bien classées (96% des adultes et 36% des juvéniles). Les ailes ayant au moins 8 barres sombres sur la P 9 peuvent être attribuées sans trop de risques, puisque 89 % de ces ailes appartiennent à

des juvéniles. Par contre, en dessous de 8 barres, il est impossible de séparer correctement les deux classes d'âges (60% d'adulte et 40% de jeunes) alors que cette catégorie représente 80% des ailes étudiées. De plus, le nombre de barres sombres sur la P 9 peut être différent entre les deux ailes d'un même individu, que ce soit pour les adultes ou pour les jeunes (Tableau An.I-5), ce qui a déjà été remarqué par Bonczar & Swenson (1992) pour la population polonaise. Certains individus peuvent ainsi, selon le critère de l'aspect de la P 9, être classés "adulte" sur une aile et "juvénile" sur l'autre !

Tableau An.I-5 : Nombre de barres sombres sur la P 9 différentes entre les deux ailes d'une même Gélinotte adulte ou juvénile dans les Alpes de Haute Provence.

	Adulte		Juvénile	
Nb. barres différentes	Nb. d'ind.	%	Nb. d'ind.	%
0	13	45%	9	29%
1	7	24%	12	39%
2	7	24%	8	26%
3	1	3%	0	0%
4	1	3%	2	6%

Annexe II
Suivi de la communauté de prédateurs sur le site d'étude des Monges (04).

Nous présentons ici les résultats bruts concernant :

1. Les problèmes d'identification des causes de mortalité des gélinottes équipées d'émetteurs
2. Les différents suivis réalisés concernant les espèces considérées comme les prédateurs les plus réguliers de la gélinotte.

Le statut de chaque prédateur potentiel présent dans le site d'étude est présenté.

En ce qui concerne les carnivores, des suivis standardisés ont été réalisés pour :

- Le renard avec des comptages de nuit au phare dans la plaine agricole de Seyne sur un parcours de 34 km répétés à 3 reprises fin mars.
- L'ensemble des carnivores (fèces classés en renard, martre-fouine, blaireau et carnivores non identifiés) par la réalisation en avril ou mai, de comptage des fèces dans les massifs de Fissac-Peyronnière et Sansenu (le protocole est détaillé sous la figure An.II-1).

En ce qui concerne l'autour des palombes, une carte de distribution des contacts printaniers est présentée (Fig. An.II-3).

I - Identification des causes de mortalité par prédation des gélinottes équipées d'émetteurs

La distinction des espèces de prédateurs des oiseaux équipés n'est pas toujours aisée. Nous avons classiquement appuyé notre diagnostic sur l'abondance, le type et l'aspect des restes laissés par le prédateur. La séparation entre rapaces et carnivores n'a généralement pas posé de problèmes particuliers. Par contre, il a généralement été impossible d'identifier précisément l'espèce impliquée.

I. 1 - Prédation par les rapaces

Les restes attribués aux rapaces dans notre échantillon sont caractérisés par un tas important de plumes au rachis intact au milieu duquel se trouve l'émetteur avec le collier intact. Nous n'avons jamais retrouvé de carcasses, à part parfois les restes de la mandibule supérieure du bec avec un morceau de crâne. Ces indices ont toujours été retrouvés en forêt. Le scénario de capture de l'Autour des palombes a ainsi été reconstitué comme suit :

- La gélinotte est capturée au sol ou dans un arbre (au moins un cas certain où la gélinotte a été clairement capturée dans un arbre puisque le collier émetteur était resté accroché sur une branche).
- La proie est éventuellement traînée ensuite sur quelques mètres et plumée presque entièrement en 1 ou 2 emplacements, avec la consommation systématique de la tête ce qui permet au collier émetteur de se détacher. Cette consommation préalable de la tête des Tétraonidés tués par l'autour, a aussi été régulièrement constatée en Finlande (Tornberg 1997).
- La proie plumée est ensuite emportée au loin pour être dévorée.

Parmi les 3 espèces de rapaces potentiellement aptes à capturer des gélinottes sur notre zone d'étude, à savoir : l'Aigle royal, l'Epervier d'Europe et l'Autour des palombes, nous pensons que cette dernière espèce est responsable de la plupart, sinon de tous les cas de mortalité, attribués aux rapaces (1 cas certain grâce à la découverte d'une plume de l'autour à côté de la plumée).
L'aigle aurait du emporter le cadavre entier, sans consommation préalable de la tête pour aller plumer la proie en milieu découvert (falaise, grands arbres en position dominante (Bernard-Laurent 1990).
A l'opposé, l'épervier est trop faible pour emporter une proie de 400 gr. Si aucun autre prédateur n'était passé avant nous, les restes de l'animal auraient parfois dû être découvert à côté de la plumée.
Dans les cas de prédation attribués à l'autour, sa puissance lui permet sans difficulté d'emporter un animal de la taille d'une gélinotte, après l'avoir plumé. Ceci explique pourquoi nous n'avons jamais trouvé de restes de carcasses à proximité de l'émetteur. Par contre, dans les cas de proies plus lourdes comme les femelles ou jeunes grands tétras (> 1 kg), les restes des carcasses sont normalement découverts à proximité de la plumée car la proie ne peut être emportée entièrement (Ménoni *et al.* 1991).

I. 2 – Prédation par les carnivores

Dans les cas de prédation par des carnivores, les espèces les plus probables dans ce type d'habitat sont le Renard et la Martre. Généralement, très peu de restes (quelques plumes) étaient découverts à côté de l'émetteur dont le collier était assez souvent coupé.
A seulement trois reprises, nous avons pu déterminer avec une certaine fiabilité, l'espèce responsable de la mort :

- 1 cas de gélinotte conservée intact dans un nid d'écureuil au sommet d'un sapin donc à priori stockés par une martre (ou éventuellement une fouine),
- 1 cas d'émetteur posé à proximité d'un terrier de renard,
- 1 cas de gélinotte probablement tuée par un chien. Les restes de la moitié supérieure de la gélinotte coupée au niveau de l'abdomen avec encore le collier autour du cou, ont été retrouvés abandonnés dans une prairie de fauche à 50 m d'une ferme. L'importance des parties non consommées (gâchées) est considérée comme un indice typique de prédation par les chiens (Bumann 2002).

II –Synthèse des observations et des comptages de prédateurs sur le site des Monges

Tableau An.II-1 : Listes des espèces de prédateurs potentiels sur le site d'étude des Monges (04).

	Statut local	Observations personnelles	Type de suivi - nature des contacts
Renard	Présence régulière	1 nichée + qq. obs.	Indice fèces - IKA nocturne - observations
Martre	Présence régulière	1 obs. directe	Indice fèces - observations
Fouine	?	0	
Putois	rare	1 trace	Observations par traces dans la neige
Hermine	rare	2 fois des traces	Observations par traces dans la neige
Chat sauvage	absent		
Loup	Sporadique en périphérie	0	
Lynx	Présence possible	0	
Aigle royal	Présence régulière	1 nid avec 1 jeune en 2004	Observations directes
Autour	Présence régulière	Nbx obs. voir Tab. An.II-7	Cartographie des observations
Epervier	Présence régulière	Nbx obs.	Observations directes
Buse variable	Présence régulière, peu abondante	Nbx obs.	Observations directes
Faucon pélerin	exceptionnel	1	

Tableau An.II-2 : Nombre de pistes de carnivores notées après une nuit de trace sur 4 km de transect rectiligne à Fissac le 30/03/00.

	Nb. de pistes	IKA	% spécifique
Renard	6	1,5	26%
Martre	16	4	70%
Putois	1	0,25	4%

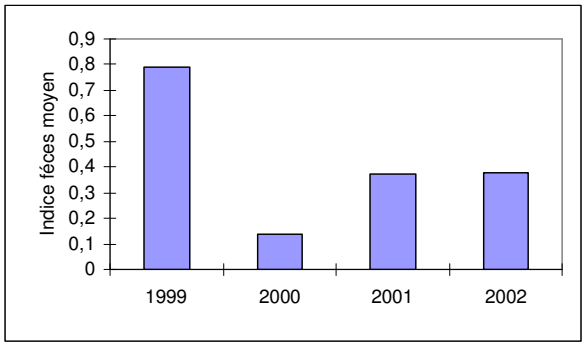


Figure An.II-1 : Variation de l'indice fèces de 1999 à 2002 sur le site des Monges.

Détail du protocole "fèces" : 5 parcours totalisant 14.1 km ont été réalisés tous les ans en juin (seulement 4 en 99) (2 dans le massif de Sansenu, 3 dans le massif de Fissac). Ces parcours sont identiques à ceux utilisés pour les comptages au rappel. Lors du premier passage tous les fèces ont été comptés et retirés. Au deuxième passage (environ 10 jours plus tard), les fèces ont été comptés à nouveau. L'indice brut est égal au nombre de fèces de carnivores (toutes espèces confondues) trouvés par km de parcours et par jour de dépôt de fèces. L'indice fèces moyen est la moyenne des indices fèces bruts de 5 parcours.

Tableau An.II-3 : Contribution brute et relative des différentes espèces de carnivores à l'indice fèces de 2000 à 2002. (En 1999, l'identification spécifique n'a pas été réalisée).

	Renard	Mustélidés	Carnivores indéterminés	Total
2000	37	45	9	91
2001	37	62	51	150
2002	26	74	10	110
Total	100	181	70	351
Fréquence relative	28%	52%	20%	100%

Tableau An.II-4 : Résultats des comptages nocturnes des renards au phare (IKA Renard) (Brochier*, et al.* 1999, Chautan 1998, Stahl & Migot 1990) dans la plaine de Seyne de 1999 à 2003. IKA = Nb. de renards observés au km (longueur du parcours 34 km).

1999		2000		2001		2002		2003		2004	
Date	IKA	Date	IKA	Date	IKA	Date	IKA	Date	IKA	Date	IKA
29/03/99	0,18	27/03/00	0,32	26/03/01	0,26	26/03/02	0,26	24/03/03	0,71	29/03/04	0,41
30/03/99	0,32	28/03/00	0,35	27/03/01	0,52	27/03/02	0,15	25/03/03	0,5	30/03/04	0,32
01/04/99	0,23	30/03/00	0,26	29/03/01	0,26	29/03/02	0,53	27/03/03	0,5	01/04/04	0,23
IKA moyen	0,24		0,31		0,35		0,31		0,57		0,32

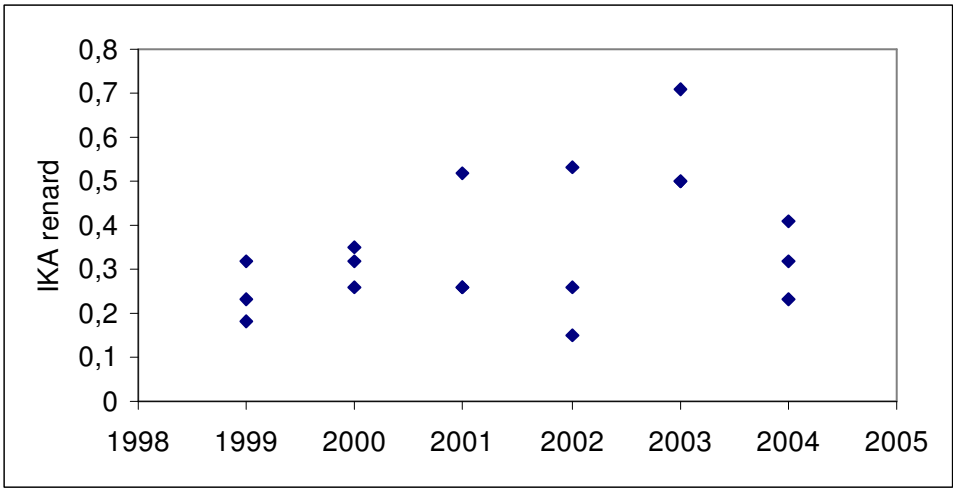


Figure An.II-2 : Variation de l'IKA Renard dans la plaine de Seyne de 1999 à 2004.

Tableau An.II-5 : Evolution de l'IKA Renard, test des tendances sur la période 1999-2004 et 1999-2003.

Période	Régression	Test de la pente
1999 - 2004	R2 = 0,15	pente = 0,03 ; t = 1,66 ; P = 0,13
1999 - 2003	R2 = 0,37	pente = 0,07 ; t = 2,7 ; P = 0,03

Le calcul de la pente est donné pour deux périodes car l'IKA supérieur à la moyenne, obtenu en 2003, provoque une augmentation significative de l'IKA sur la période 1999-2003, mais pas sur l'ensemble des années (1999-2004).

Tableau An.II-6 : Liste des observations d'Autour des palombes au printemps sur le site des Monges entre 1999 et 2001.

Date	Site	Observations
12/03/99	Fanget (sous la route)	crie
16/03/99	Sansenu (bouillone)	crie
17/03/99	Fanget (sous la route)	en vol
20/03/99	Défend du Fau	plumée de gélinotte fraîche
21/03/99	pinée (versant sud)	en vol
21/03/99	Sansenu	en vol
23/03/99	Sansenu (Fond de Pur)	en vol
08/04/99	Sansenu	en vol
10/04/99	Charche (versant est)	parade du mâle, attaque d'un 2ème individu
11/04/99	Barles (montagne de Chine)	parade du mâle, une plumée de perdrix rouge
16/04/99	Défend du Fau	en vol
20/04/99	Fissac (Méarzes)	perché au bord de la piste
20/04/99	Sansenu (Bouillone)	crie
26/04/99	Fissac (500 m avant le Clos de Fissac)	plumée de gélinotte fraîche
13/03/00	Fanget (sur le col)	en vol
14/03/00	Fissac	perché au bord de la piste
17/03/00	Pinée (versant nord)	crie
17/03/00	Sansenu (Boullione)	plumée de palombe fraîche
18/03/00	Rechouvenc	en vol
22/03/00	Défend du Fau	crie
11/04/00	Pevronnière	1 femelle épervier ou mâle Autour se perche à côté
19/04/00	Fissac	crie
21/04/00	Fissac	perché au bord de la piste
22/04/00	Défend du Fau	plumée de palombe
25/04/00	Défend du Fau	en vol
11/03/01	Clos de Bouc	parade en vol
18/03/01	Sansenu (Bouillone)	crie
21/03/01	Fissac	crie
22/03/01	Grand Puy	crie
24/03/01	Clos de Bouc (Jean Medou)	parade en vol
09/04/01	Sansenu (Verdaches)	levé au sol sur 1 pic épeiche qu'il vient de capturer

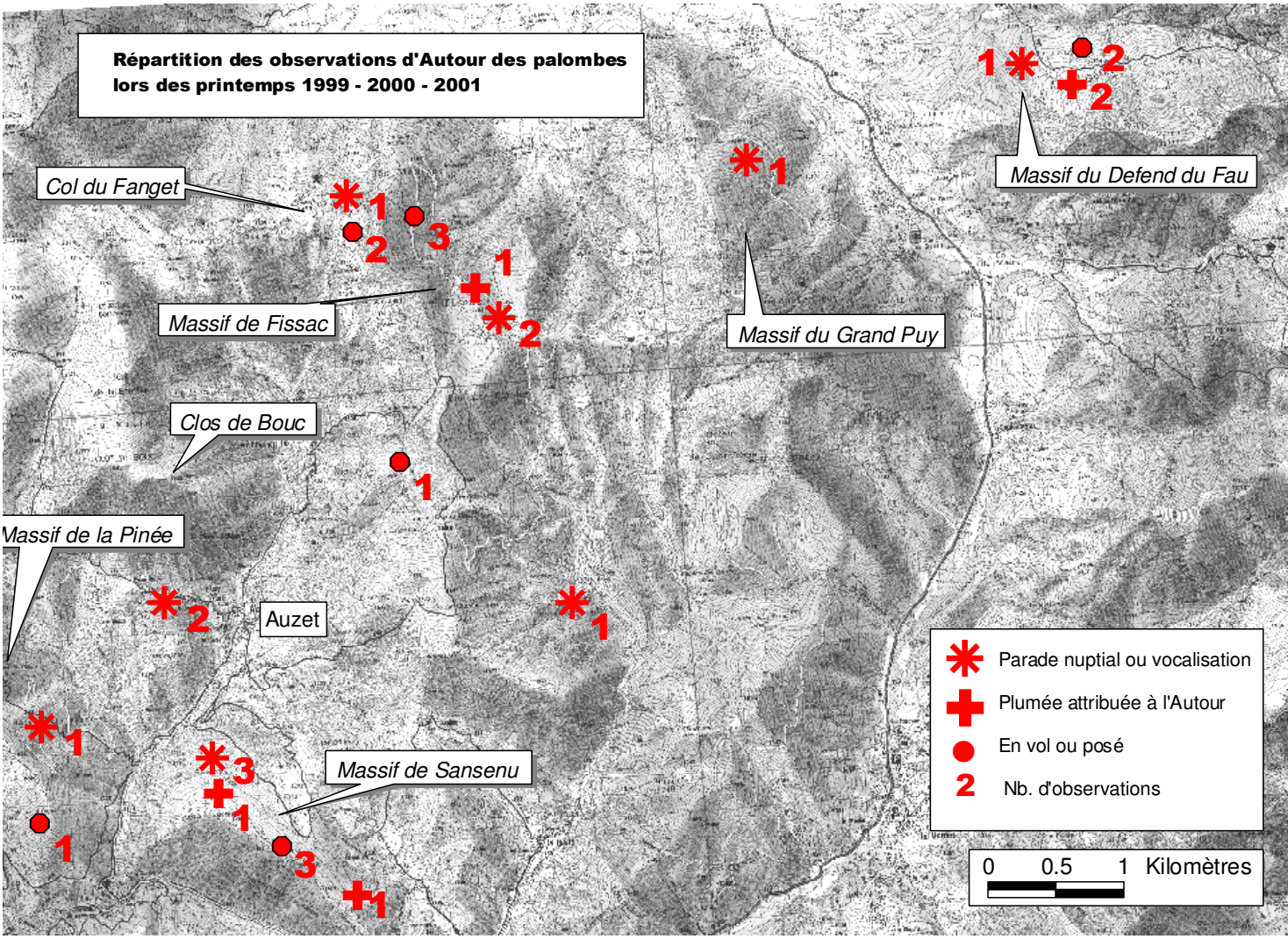


Figure An.II-3 : Répartition des contacts printaniers d'Autour des palombes sur le site d'étude des Monges de 1999 à 2001.

Annexe III : Description des zones d'études

Les travaux de terrain se sont déroulés dans deux zones géographiques : Les Alpes du Sud dans le département des Alpes de Haute Provence et le Massif jurassien dans les départements du Doubs et du Jura.

I - Site d'étude principal : Massif des Monges (04).

I. 1 – Caractéristiques paysagères

Dans les Alpes de Haute Provence, le massif des Monges a été sélectionné pour implanter la zone d'étude principale où ont été effectuées toutes les captures de gélinottes et le suivi par télémétrie. Ce site est localisé sur les communes de Seyne-les-Alpes, Auzet et Verdaches (285 000 Est, 4908 000 Nord, 32 T UTM), à environ 50 km au Nord de la limite sud actuelle de l'aire de répartition de la gélinotte dans les Alpes françaises.

Le climat est de type montagnard à influence méditerranéenne avec une température moyenne annuelle de 6°C. Le type pluviométrique (Panini & Amandier 1999) [37] est du type Embrunais ou Préalpes sèches, caractérisé par une pluviométrie annuelle comprise entre 800 et 900 mm et une répartition hétérogène des précipitations, concentrées en automne (pics en octobre - novembre) et au printemps (pics en avril - mai). Les mois de juillet et août sont les plus secs de l'année. La neige est régulière entre décembre et mars mais généralement sans cumuls très importants ces dernières années.
La zone d'étude, définie comme le territoire enveloppant l'ensemble des sites de captures des oiseaux et 98% des localisations par télémétrie, couvre 6 460 ha (Fig. An.III-1).
L'altitude est comprise entre 1100 et 1962 m (sommet du Clos de Bouc). La gélinotte est principalement présente entre 1200 et 1700 m d'altitude sur tous les versants boisés favorables, quelle que soit l'exposition.
Le taux de boisement de la zone d'étude, calculé à partir de la couverture satellite Corine Land Cover, est de 76 %. Les milieux ouverts sont représentés par des cultures et prairies en fond de vallées et, en altitude, par des pâturages ou des zones infertiles (terres noires, éboulis) .
A plus large échelle (cercle d'un rayon de 20 km centré sur la zone d'étude), les forêts couvrent des superficies plus faibles (46 %) et sont plus fragmentées, notamment par la présence de hautes montagnes de plus de 2000 m d'altitude (Fig. An.III-2).

Les photographies suivantes donnent un aperçu de différents secteurs du site d'étude. : Plaine agricole de Seyne-les Alpes, village d'Auzet, Vallon d'Auzet, Point de vue depuis Fissac sur Charcherie et Point de vue depuis Sansenu sur le massif de la Pinée et Clos de Bouc (Fig. An.III-3, 4, 5, 6 & 7).

---

[37] Panini, T. & Amandier, L. 1999. Etude des potentialités forestières des terres agricoles délaissées en Région Provence-Alpes Côte d'Azur. C.R.P.F., Marseille.

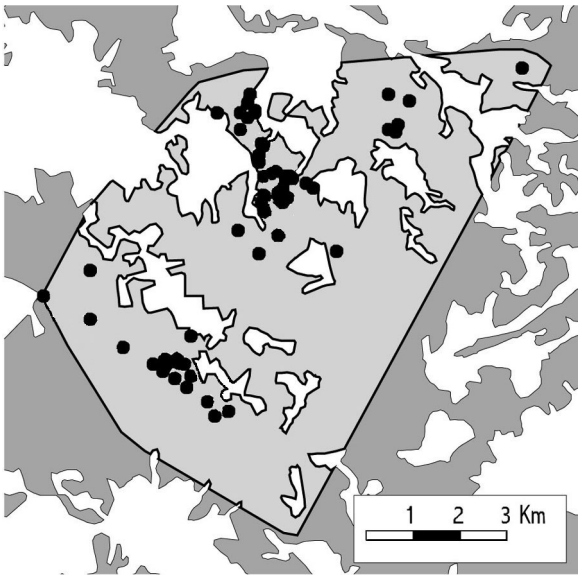


Figure An.III-1: Présentation de la zone d'étude

• Localisations des captures de gélinottes

Limite de la zone d'étude

Boisements de la zone d'étude

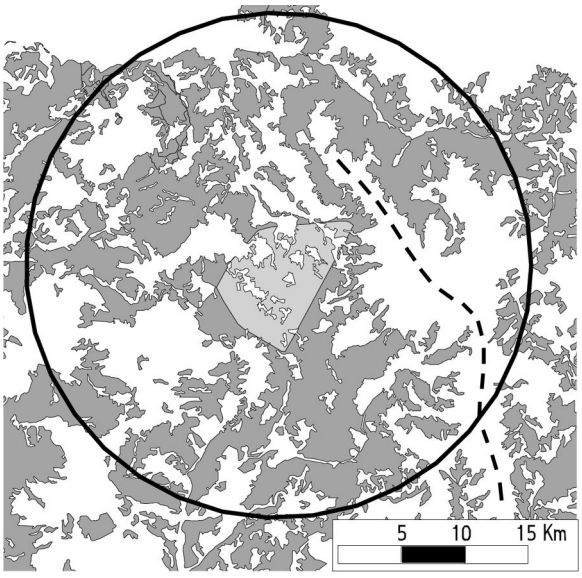


Figure An.III.-2 : Couverture forestière dans un rayon de 20 km autour de la zone d'étude

Boisements de la zone d'étude

Boisements autour de la zone d'étude

Ligne de crête > 2000 m altitude

Figure An.III-3 : Plaine agricole de Seyne-les-Alpes, vue depuis le massif de Fissac, automne 2003. En arrière plan le massif des Ecrins.

Figure An.III-4 : Village d'Auzet, hiver 2004. En arrière plan, versant sud du Clos de Bouc. La partie dénudée, résulte d'un incendie au début des années 90, d'une des rares plantations de Pin noir de la commune.

Figure An.III.-5 : Vallon d'Auzet, massif de Rechouvenc, été 2004. A gauche flanc Ouest du Fayenc. Boisements résineux spontanés. Une piste forestière a été construite pour débarder les bois, suite aux dégâts occasionnés par une neige lourde en 1994. En arrière plan, les Cloches de Barles, partiellement masquées par le massif de la Pinée. Le village d'Auzet est invisible en fond de vallée.

Figure An.III-6 : Point de vue depuis Fissac sur les pâtures de Charcherie. A droite de l'image, massif de la Peyronnière, à gauche versant Ouest du Grand Puy. Pâtures partiellement rouvertes suite à des travaux pastoraux en 2002. Au fond, massif de l'Estrop séparant la haute vallée du Verdon.

Figure An.III-7 : Point de vue depuis Sansenu sur versant Nord du Clos de Bouc (à droite) et le massif de la Pinée (en arrière plan à gauche), automne 2004. Une petite hêtraie relique est visible sur le flanc du Clos de bouc alors que les pinèdes récentes couvrent l'essentiel du versant. On distingue aussi au centre du massif essentiellement feuillu de la Pinée, une zone centrale de vieilles sapinières. Une frange de vieilles pinèdes de Pin sylvestre fait la transition avec les pelouses d'altitude. En arrière plan les pelouses dénudées de la Montagne de Chine et des Cloches de Barles.

I. 2 - Les boisements du site d'étude des Monges

Nous avons utilisé deux méthodes pour décrire les habitats forestiers :

- Les statistiques forestières issues de l'Inventaire Forestier Nationale (IFN) qui classifie la végétation forestière en fonction de la composition des essences, de l'âge, de la structure (stades de la succession, structure du peuplement) et de l'origine du peuplement (boisements artificiels ou spontanés).
- La description de la végétation à partir de relevés pris sur le terrain.

I. 2.a - Description d'après l'Inventaire IFN

Dans la zone d'étude, l'inventaire IFN permet de définir 7 types de boisements, eux-mêmes regroupés en 3 ensembles, résineux (4 types), feuillus (2 types) et mixte (1 type) (Tableau An-III. 1).

- **Les peuplements résineux.**

Ils couvent 85 % de la superficie boisée. On peut différencier 4 types :

- *Les pinèdes de Pin sylvestre Pinus sylvestris (39% des formations résineuses).*

Elles sont rencontrées dans 3 types de situations :

- anciens terrains agricoles abandonnés depuis 30-60 ans (pâturages, terrasses cultivées), recolonisés spontanément par la forêt,
- pinèdes sur sols pauvres (calcaires marneux dit 'terres noires") où le Pin sylvestre ne rencontre pas de compétition de la part des autres essences,
- futaie de pins en transformation. Ce dernier type concerne des futaies de Pin sylvestre déjà âgées (100 ans et plus) implantées sur des sols relativement productifs et qui évoluent vers des peuplements mixtes (Hêtre Fagus sylvatica, Epicéa Picea abies ou Sapin Abies alba déjà implantés en sous-étage).

D'une façon générale, la forte représentation actuelle du Pin sylvestre dans la zone d'étude représente dans la plupart des cas, un stade transitoire dans le reboisement spontané de secteurs anciennement défrichés par l'homme. En dehors de contraintes pédologiques locales ("terres noires"), tout indique que l'abondance du Pin sylvestre devrait fortement décliner dans les décennies à venir pour être remplacé par le Hêtre, le Sapin et l'Epicéa.

- *Les peuplements irréguliers mélangés de pins et d'épicéas (29 % des boisements résineux).*

Ils recouvrent la majeur partie du massif de Fissac, l'un des 3 massifs forestiers décrits dans la zone d'étude. Les boisements sont généralement jeunes du fait de coupes d'intensité variable, pratiquées ces 50 dernières années. Ils constituent généralement un stade d'évolution vers la haute futaie de sapins succédant à un stade pionnier à pin sylvestre. Les feuillus sont très rares dans la futaie.

- *Les futaies régularisées mélangées d'épicéas et de sapins (8% des boisements résineux).*

Ce type indique l'implantation de forêts plus anciennes installées sur des sols relativement fertiles et qui ont été peu exploitées ces 50 dernières années. Malgré leur ancienneté, le hêtre est extrêmement rare dans ces boisements, résultat probable d'une surexploitation passée du bois de chauffage et

d'un comportement peu dynamique de cette essence sur ce type de sol. On rencontre ce type en périphérie de la zone décrite du massif de Fissac (voir plus loin) mais surtout sur le massif du Grand Puy (commune de Seyne) qui n'a pas été décrit.

- *Les boisements de pins et d'épicéas très clairs de type pré-bois (24% des boisements)*

Ils sont représentés par de vieilles pinèdes d'altitudes (> 1600 m) notamment en limite supérieure du massif de la Pinée, de formations mixtes d'épicéas et de pins encore pâturées extensivement par des bovins sur les crêtes de la Peyronnière, Fayenc et Charche et par de jeunes pinèdes en voie de colonisation des pâturages d'altitudes.
En dehors des boisements pionniers d'altitude, ces formations semblent en voie de régression avec des pins sylvestre âgés (> 200 ans pour certains arbres du massif de la Pinée) qui se régénèrent peu et qui rentrent progressivement en compétition avec d'autres essences (épicéas ou hêtres).
A noter que les boisements artificiels de résineux sont très peu représentés dans la zone d'étude en dehors de quelques hectares replantés en Pin noir *Pinus nigra* et en Méleze *Larix decidua*. Plusieurs dizaines d'ha étaient cependant replantés en Pin noir sur le versant sud-est du Clos de Bouc, mais la plantation a brûlé presque entièrement au début des années 90. Cette faible représentation des boisements artificiels de résineux, notamment de Pin noir, tranche fortement avec la situation rencontrée dans les massifs voisins où d'intenses campagnes de reboisements ont été mise en œuvre dès la fin du 19ème siècle pour lutter contre l'érosion (cas par exemple du Haut et Moyen Verdon, de la région de Digne et, plus proche, de la forêt Domaniale de la Blanche à Seyne-les-Alpes).

- **Les peuplements feuillus (7% des boisements).**

Ils sont représentés essentiellement par une hêtraie implantée sur le massif de la Pinée et un ancien taillis de hêtres sur le versant Est du Clos de Bouc.
La présence de ces hêtraies indique la présence ancienne de la forêt (voir chapitre II) à ces emplacements. Ainsi, un aménagement forestier datant de la fin du 19ème siècle donne une description du massif de la Pinée, très semblable à son état actuel (essentiellement hêtraie mélangées de quelques pins avec une zone centrale en hêtraie-sapinière).

- **Les peuplements mixtes (8% des boisements).**

Ils sont constitués soit de la hêtraie-sapinière déjà citée, implantée sur le massif de la Pinée, soit d'une forêt très mélangée avec une dominante d'épicéas, de pins et de hêtres sur le massif de Sansenu (massif ayant fait l'objet d'une description, voir plus loin).

Tableau An.III-1 : Composition des types forestiers dans la zone d'étude (6460 ha) (à partir de l'inventaire IFN).

Types forestiers	Recouvrement relatif
Futaies irrégulières de pins et d'épicéas	25%
Pinèdes de Pin sylvestre	33%
Hautes futaies de sapins et d'épicéas	7%
Peuplements clairs de résineux	20%
Peuplements mixtes	8%
Hêtraies et taillis feuillus	7%

I. 2.b - Description par relevés de la végétation.

Dans le but d'avoir une description fine de la végétation de différents boisements colonisés par la gélinotte dans la zone d'étude et pour ensuite chercher des relations avec l'utilisation de l'espace des oiseaux équipés d'émetteurs, nous avons entrepris de décrire la végétation de 3 forêts, le massif de Fissac-Peyronnière, le massif de Sansenu et le massif de la Pinée (Fig. An-III. 8). Le protocole de description est détaillé en fin d'annexe).

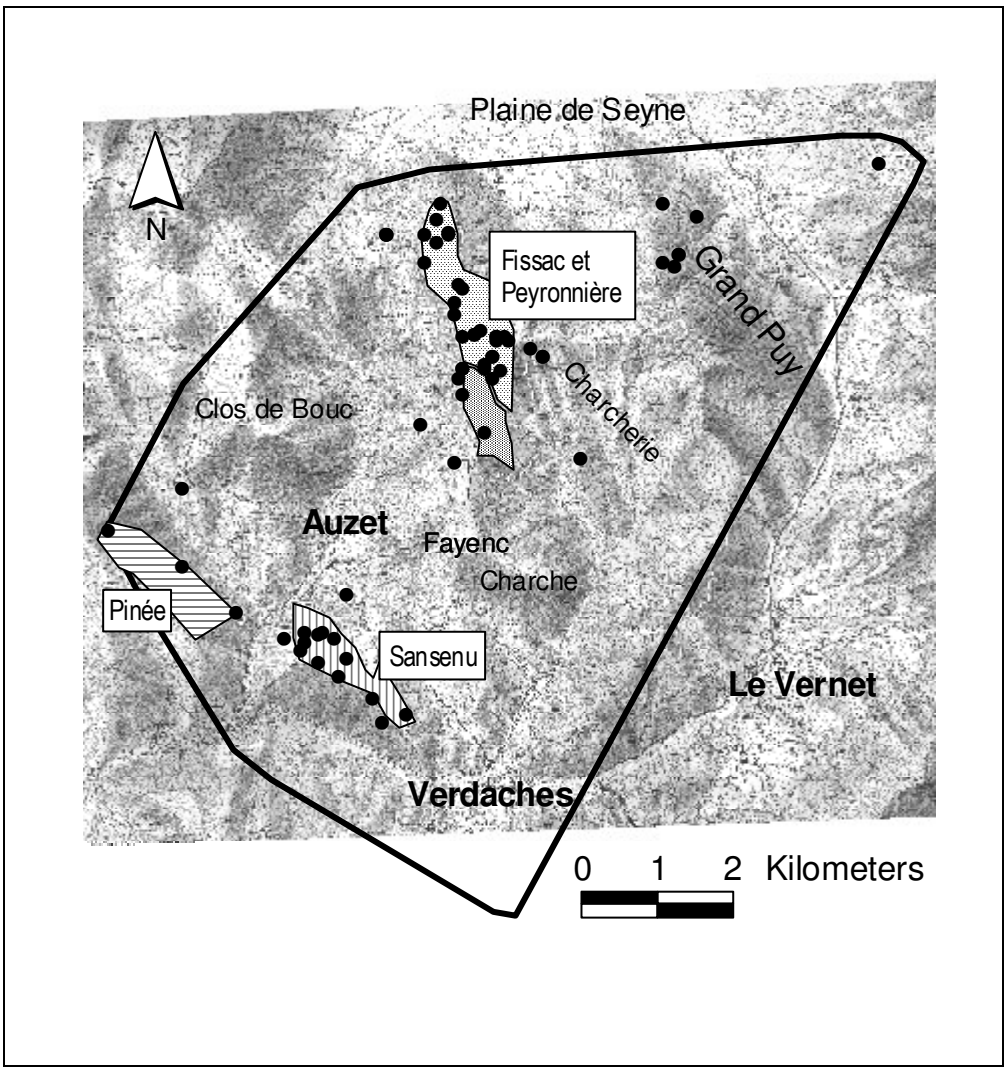


Figure An.III-8 : Site d'étude des Monges. Localisation des sites de description de la végétation. — Limite de la zone d'étude, • localisation des captures de gélinotte.

Un premier examen des types de peuplements basé sur la composition de la futaie montre une différentiation nette des 3 massifs forestiers (Fig. An.III-9a & b).

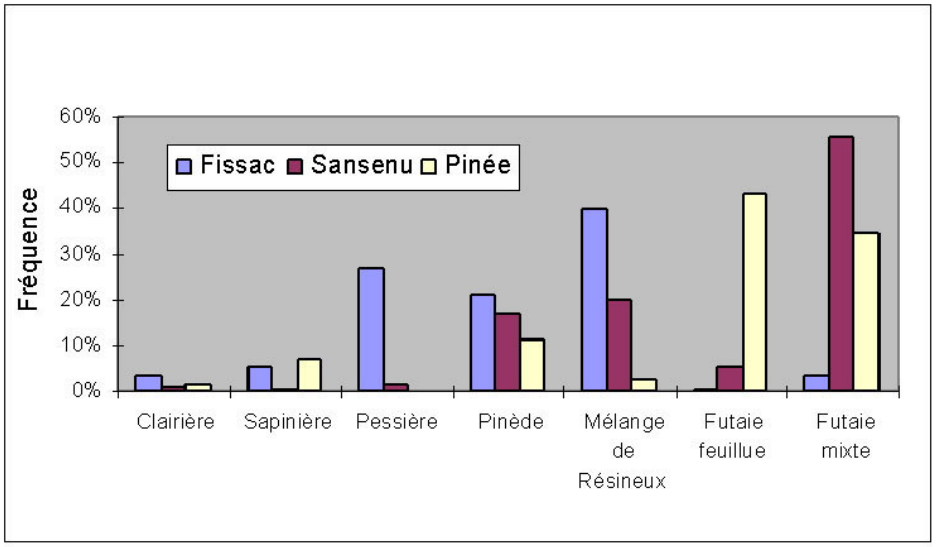


Figure An.III-9a : Répartition des types de végétation entre les 3 massifs forestiers des Monges : Fissac-Peyronnière, Sansenu et Pinée

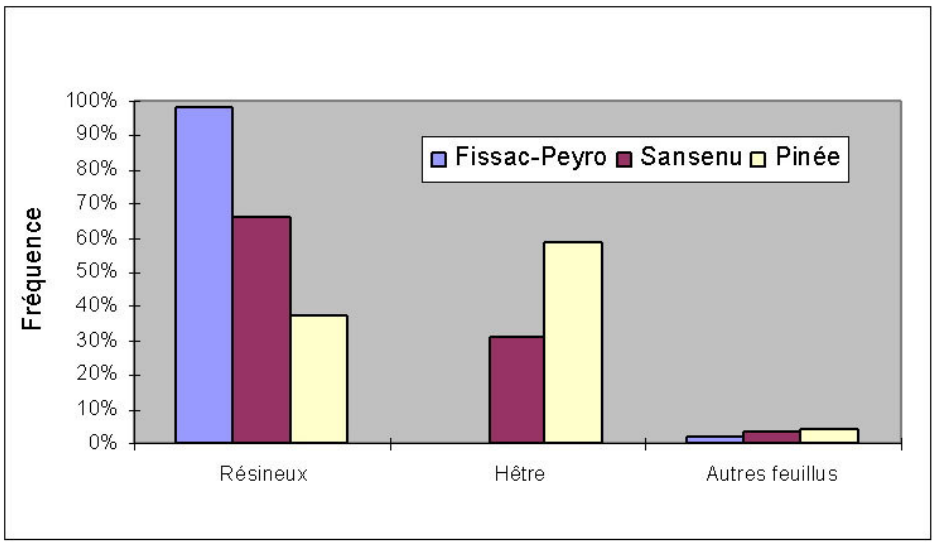


Figure An.III-9b : Répartition des essences de la futaie dans les 3 massifs forestiers des Monges: Fissac-Peyronnière, Sansenu et Pinée.

Les valeurs moyennes des différents paramètres de végétation pour les trois massifs forestiers ces sont exposées dans le tableau An.III-2.

Tableau An.III -2 : Description de la végétation des trois massifs Fissac-Peyronnière, Sansenu et Pinée. Le massif de Fissac-Peyronnière a été préalablement séparé en deux sous-unités.

	Fissac	Peyronnière	Fissac-Peyronnière	Sansenu	Pinée
Clairière	3%	4%	4%	1%	1%
Sapinière	7%	0%	5%	0%	7%
Pessière	29%	20%	27%	1%	0%
Pinède	18%	33%	21%	17%	11%
Résineux mélangés	39%	43%	40%	20%	3%
Futaie feuillue	0%	0%	0%	5%	43%
Futaie mixte	4%	0%	3%	55%	35%
Nb espèce dans la futaie	1,8	1,6	1,7	2,6	1,9
Nb espèces d'arbustes feuillus	4,9	2,1	4,2	4,0	2,3
Indice de fermeture	0,41	0,46	0,42	0,51	0,40
Indice d'hétérogénéité horizontale	0,46	0,47	0,46	0,39	0,49
Densité de la futaie	268	227	258	355	306
Recouvrement de la futaie résineuse	26 %	24 %	25 %	21 %	13 %
Recouvrement du perchis résineux	13 %	21 %	15 %	6 %	4 %
Recouvrement du semis résineux	18 %	12 %	17 %	2 %	2 %
Recouvrement de la futaie feuillue	1 %	0 %	1 %	24 %	38 %
Recouvrement du perchis feuillu	2 %	0 %	1 %	9 %	22 %
Recouvrement du semis feuillu	4 %	0 %	4 %	4 %	12 %
Recouv. branches résineuses 2-7 m	35 %	30 %	34 %	20 %	8 %
Recouv. branches feuillues 2-7 m	4 %	0 %	3 %	33 %	33 %
Effectif des petits arbustes1	13,4	1,5	10,7	8,7	2,5
Effectif des petits arbustes2	13,7	3,0	11,2	11,2	5,8
Effectif des gros arbustes 1	1,4	0,1	1,1	2,7	1,0
Effectif des gros arbustes 2	2,2	0,5	1,8	2,8	0,5
Recouvrement de la strate herbacée	37 %	52 %	41 %	29 %	30%
Recouvrement du Raisin d'Ours	4 %	2 %	4 %	0 %	4%
Recouvrement des framboisiers	6 %	4 %	6 %	3 %	11%
Nombre de chablis	4,4	1,6	3,7	0,9	1,4
Nombre de lisière	0,9	0,3	0,8	0,42	0.31

Massif de la Pinée

Le massif de la Pinée est caractérisé par une très forte représentation de la futaie de hêtre (43% des relevés), cette essence représente 59 % de la futaie en nombre de tiges. Cependant il existe une certaine hétérogénéité spatiale avec une zone de vieille pinède claire en limite supérieure de la forêts où 2 carrés ont été implantés et une zone de sapinière ou hêtraie-sapinière au milieu du massif où 3 carrés sont implantés.

Les arbustes feuillus, autre que le hêtre, sont représentés essentiellement par le Sorbier des oiseleurs *Sorbus aucuparia* présent dans 53 % des relevés, puis par l'Alisier *Sorbus aria* (fréquence 17%) et les

saules *Salix spe.* (fréquence 15%). 68 % des relevés possèdent au moins 1 pied d'une des espèces d'arbustes 1 (Figs. An.II-10 & An.II-11).

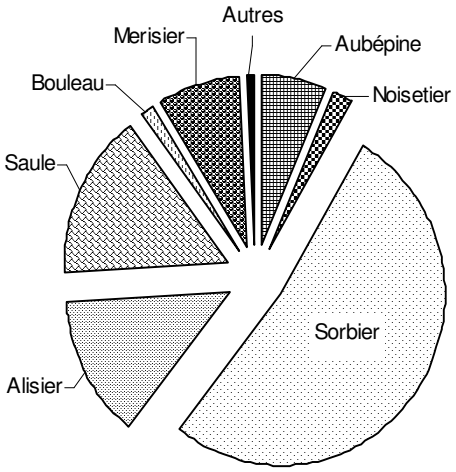


Figure An.III-10 : Distribution relative en % du nombre de pieds, des différentes espèces d'arbustes feuillus (arbustes 1) dans le massif de le Pinée.

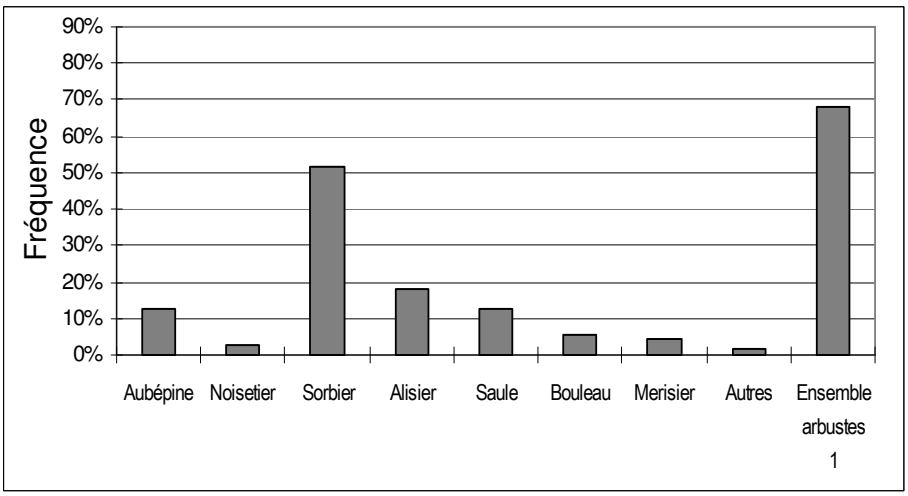


Figure An.III-11 : Fréquence d'occurrence dans les relevés de végétation des différentes espèces d'arbustes 1 du massif de la Pinée.

Massif de Sansenu

Le massif de Sansenu, est caractérisé par la prédominance des futaie mixtes (55 % des relevés). Le Hêtre est bien représenté avec 31% du nombre de tiges de la futaie. Les résineux dominent dans la partie nord-est du massif (Fig. An.III-12). Les arbustes feuillus sont régulièrement répartis avec cependant deux petits secteurs en zone centrale où ils sont peu représentés. Les arbustes feuillus sont surtout représentés par le Noisetier *Corylus avellana* présent dans 60% des relevés puis par le Bouleau verruqueux *Betula pendula* (fréquence 36%) l'Aubépine *Crataegus monogina* (fréquence 34%), l'Alisier (fréquence 30%) et le Saule (fréquence 22%) (Fig. An.III-13 & 14). La strate herbacée est relativement bien développée et répartie assez régulièrement dans le massif. Les framboisiers sont rares et concentrés dans quelques secteurs en partie supérieure (Fig. An.III-21)

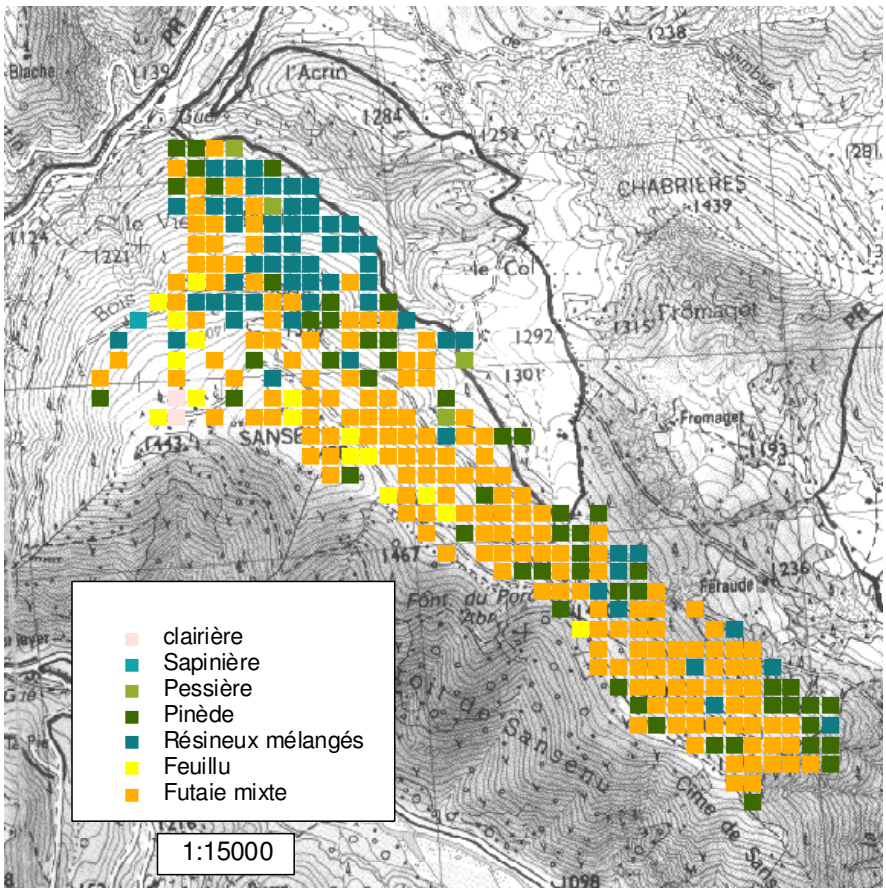


Figure An.III-12 : Répartition des types de futaie dans le massif de Sansenu.

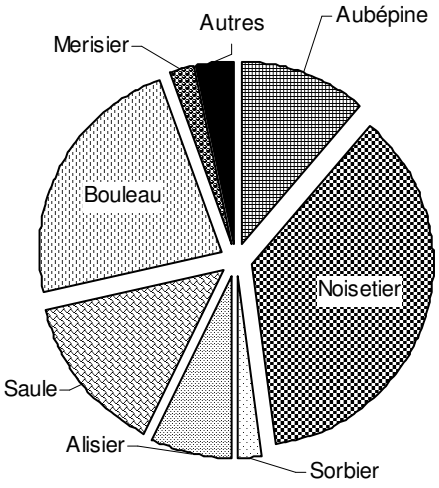


Figure An.III-13 : Distribution relative en % du nombre de pieds, des différentes espèces d'arbustes feuillus (arbustes 1) dans le massif de Sansenu.

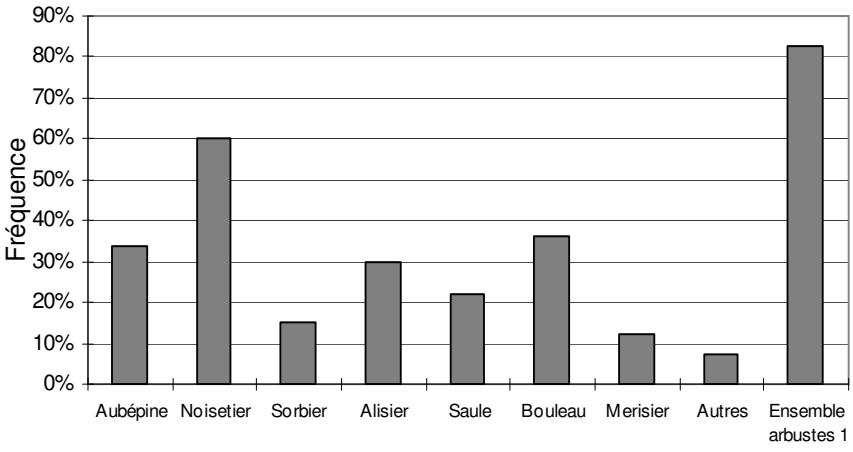


Figure An.III-14 : Fréquence d'occurrence dans les relevés de végétation, des différentes espèces d'arbustes 1 du massif de Sansenu.

Massif de Fissac-Peyronnière

Le massif de Fissac-Peyronnière est dominé par la futaie résineuse (93% des relevés) (Fig. An.III-15 a). Logiquement la part de hêtre dans la futaie est pratiquement nulle (0,3%) ce qui se traduit par une forte fermeture du sous-étage par les résineux (Fig. An.III-19) et une fermeture très faible par les feuillus. La répartition des types de peuplement révèle une stratification sensible avec outre les pessières et les futaies de résineux mélangés (essentiellement Epicéa et Pin), un secteur dominé par la sapinière au centre ouest de la forêt et quelques secteurs de pinèdes sur sols pauvres caractérisées par la présence régulière du Raisin d'ours (*Arctostaphylos uva-ursi*) (Fig. An.III-15 a).

Les arbustes feuillus sont globalement bien représentés avec 83% des relevés avec au moins 1 pied d'une des espèces d'arbustes 1 (Fig. An.III-17). Cependant la répartition est très hétérogène avec un secteur sud (massif de la Peyronnière) particulièrement pauvre (Fig. An.III-20) avec seulement 61% des relevés avec présence d'arbustes 1. Les feuillus sont essentiellement représentés par le Sorbier, présent dans 58% des relevés puis par le Bouleau, l'Alisier, le Noisetier, l'Aubépine et le Saule (fréquences entre 26 et 34%)) (Fig. An.III-16 & 17).

La strate herbacée est bien répartie alors que les framboisiers sont surtout présents sur deux secteurs en partie haute du massif (Fig. An.III-21).

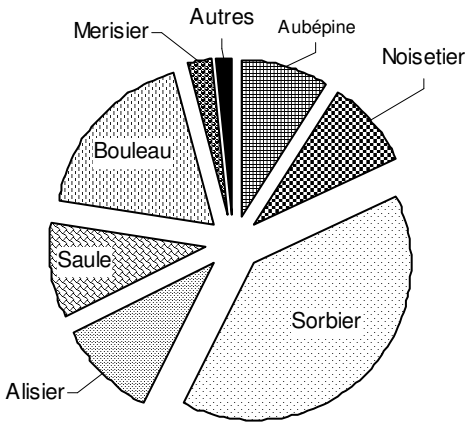


Fig. An.III-16 : Distribution relative en % du nombre de pieds, des différentes espèces d'arbustes feuillus (arbustes 1) dans le massif de Fissac-Peyronnière.

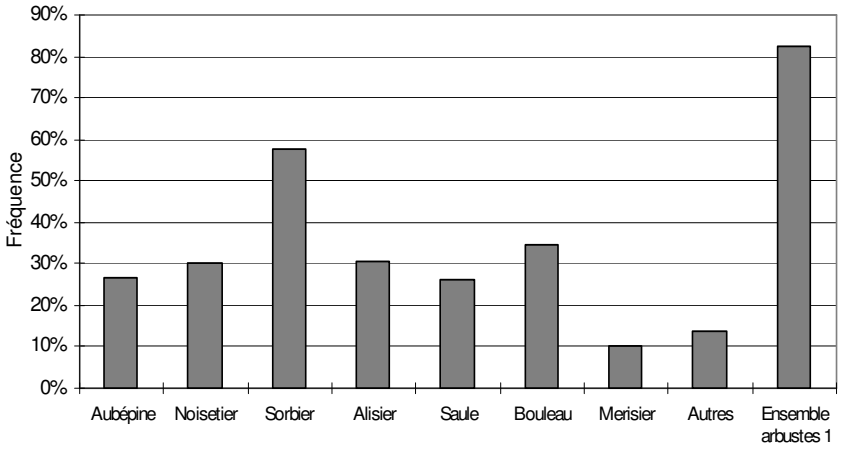


Figure An-III. 17 : Fréquence d'occurrence des différentes espèces d'arbustes 1 dans les relevés de végétation du massif de Fissac-Peyronnière.

Une classification ascendante hiérarchique sur composantes principales a été réalisée à partir des relevés de végétation du massif de Fissac-Peyronnière (logiciel SPAD). Le critère de Ward a été utilisé pour assembler les relevés. Ce critère maximise le rapport de la variance inter-classe sur la variance intra-classe.

Les variables de composition de la futaie ont été retirées du tableau pour ne retenir que les recouvrement des différentes strates ligneuses, feuillues et résineuses, l'abondances des arbustes alimentaires et le recouvrement au sol de la végétation. L'analyse permet d'identifier 4 groupes significatifs statistiquement ainsi que les variables qui contribuent à la détermination de ces groupes (Tab. An.III-3a, b, c & d).

- **Le type 1** est caractérisé par l'abondance du raisin d'ours et de la strate herbacée et la rareté des arbustes feuillus alimentaires. Le recouvrement de la futaie résineuse et le recouvrement résineux entre 2-7 m est nettement plus faible qu'ailleurs

Tableau An.III-3a : Contribution des variables de végétation à la détermination du type 1 de la classification ascendante hiérarchique.

Variables caractéristiques	Moyenne dans la classe	Moyenne générale	Ecart-type dans la classe	Ecart-type général	Valeur-Test	P
Herbacée	57,758	40,824	21,812	25,169	14,01	0,000
Raisin d'ours	8,160	3,650	11,751	8,404	11,18	0,000
Rec. semis résineux	18,847	16,732	13,853	13,645	3,23	0,001
Résineux 2-7 m	22,480	33,567	12,956	17,892	-12,91	0,000
Rec. futaie résineuse	14,534	25,260	8,997	17,355	-12,87	0,000
Petits arbustes 2	5,057	11,235	8,175	12,865	-10,00	0,000
Densité futaie	178,342	258,290	123,037	185,848	-8,96	0,000
Gros arbustes 2	0,470	1,781	1,030	3,210	-8,51	0,000
Rec. feuillu 2-7 m	0,434	2,763	1,472	5,734	-8,46	0,000
Framboisier	1,502	5,709	3,800	10,876	-8,06	0,000
Gros arbustes 1	0,196	1,126	0,579	2,545	-7,61	0,000
Rec. semis feuillus	1,520	3,524	2,294	5,486	-7,61	0,000
Petits arbustes 1	5,018	10,682	7,614	16,129	-7,31	0,000
Rec. perchis feuillu	0,238	1,459	1,568	3,751	-6,78	0,000
Rec. futaie feuillue	0,089	0,788	0,661	2,968	-4,90	0,000
Indice de fermeture	0,380	0,419	0,210	0,205	-4,01	0,000
Rec. perchis résineux	12,331	14,709	9,995	12,407	-3,99	0,000

- Le type 2 est caractérisé par la densité de la futaie résineuse et le fort recouvrement du perchis résineux associé à la rareté des arbustes feuillus alimentaires et à un faible recouvrement des herbacés (Tab. An.III-3b).

Tableau An.III-3b : Contribution des variables de végétation à la détermination du type 2 de la classification ascendante hiérarchique.

Variables caractéristiques	Moyenne dans la classe	Moyenne générale	Ecart-type dans la classe	Ecart-type général	Valeur-Test	P
Résineux 2-7 m	48,040	33,567	14,433	17,892	16,71	0,000
Rec. futaie résineuse	38,745	25,260	17,479	17,355	16,05	0,000
Densité futaie	386,611	258,290	193,584	185,848	14,26	0,000
Rec. perchis résineux	20,957	14,709	15,520	12,407	10,40	0,000
Indice de fermeture	0,488	0,419	0,208	0,205	6,95	0,000
Herbacée	28,540	40,824	21,292	25,169	-10,08	0,000
Rec. semis feuillus	1,126	3,524	1,972	5,486	-9,03	0,000
Petits arbustes 1	5,173	10,682	8,485	16,129	-7,06	0,000
Raisin d'ours	1,112	3,650	4,035	8,404	-6,24	0,000
Rec. feuillu 2-7 m	1,061	2,763	2,347	5,734	-6,13	0,000
Gros arbustes 2	0,917	1,781	1,530	3,210	-5,56	0,000
Petits arbustes 2	7,892	11,235	9,916	12,865	-5,37	0,000
Rec. perchis feuillu	0,597	1,459	1,776	3,751	-4,74	0,000
Gros arbustes 1	0,568	1,126	1,173	2,545	-4,52	0,000
Rec. semis résineux	14,140	16,732	12,873	13,645	-3,92	0,000
Framboisier	4,101	5,709	7,869	10,876	-3,05	0,001
Rec. futaie feuillue	0,399	0,788	1,884	2,968	-2,70	0,003

- Le type 3 par l'abondance des arbustes feuillus alimentaires et des framboisiers associé à une faible densité de la futaie (Tab. An.III-3c).

Tableau An.III-3c : Contribution des variables de végétation à la détermination du type 3 de la classification ascendante hiérarchique.

Variables caractéristiques	Moyenne dans la classe	Moyenne générale	Ecart-type dans la classe	Ecart-type général	Valeur-Test	P
Petits arbustes 2	23,032	11,235	12,998	12,865	14,33	0,000
Rec. semis feuillus	8,481	3,524	7,118	5,486	14,12	0,000
Framboisier	14,294	5,709	16,331	10,876	12,33	0,000
Petits arbustes 1	23,005	10,682	21,560	16,129	11,94	0,000
Gros arbustes 2	4,102	1,781	3,991	3,210	11,29	0,000
Rec. feuillu 2-7 m	4,235	2,763	4,063	5,734	4,01	0,000
Gros arbustes 1	1,572	1,126	1,773	2,545	2,74	0,003
Rec. semis résineux	18,952	16,732	13,996	13,645	2,54	0,006
Chablis	4,332	3,729	3,884	3,962	2,38	0,009

Densité futaie	168,390	258,290	114,186	185,848	-7,56	0,000
Rec. perchis résineux	10,219	14,709	6,635	12,407	-5,65	0,000
Rec. futaie résineuse	20,198	25,260	11,969	17,355	-4,56	0,000
Rec. résineux 2-7 m	28,936	33,567	14,157	17,892	-4,04	0,000
Herbacée	34,369	40,824	22,365	25,169	-4,01	0,000
Raisin d'ours	1,583	3,650	4,595	8,404	-3,84	0,000
Indice de fermeture	0,386	0,419	0,176	0,205	-2,51	0,006

- Le type 4 est caractérisé par une futaie résineuse assez dense riche en arbustes feuillus.

Tableau An.III-3d : Contribution des variables de végétation à la détermination du type 4 de la classification ascendante hiérarchique.

Variables caractéristiques	Moyenne dans la classe	Moyenne générale	Ecart-type dans la classe	Ecart-type général	Valeur-Test	P
Rec. feuillu 2-7 m	19,800	2,763	8,600	5,734	21,69	0,000
Rec. perchis feuillus	11,520	1,459	6,067	3,751	19,58	0,000
Gros arbustes 1	7,780	1,126	5,497	2,545	19,09	0,000
Rec. futaie feuillue	7,600	0,788	7,228	2,968	16,75	0,000
Rec. semis feuillus	9,580	3,524	7,443	5,486	8,06	0,000
Gros arbustes 2	5,280	1,781	6,264	3,210	7,96	0,000
Petits arbustes 1	27,060	10,682	22,172	16,129	7,41	0,000
Petits arbustes 2	20,420	11,235	14,110	12,865	5,21	0,000
Densité futaie	330,360	258,290	211,599	185,848	2,83	0,002
Rec. perchis résineux	10,120	14,709	6,333	12,407	-2,70	0,003
Raisin d'ours	0,140	3,650	0,721	8,404	-3,05	0,001
Rec. semis résineux	10,960	16,732	10,846	13,645	-3,09	0,001

La cartographie de ces 4 types de végétation est représentée dans la figure An.III-15b. Une différence nette est visible entre la partie Nord du massif avec une dominante de futaie résineuse plutôt riche en arbustes feuillus (type 3 et 4) et la partie Sud, très pauvre en arbustes feuillus avec d'un côté les peuplement denses dominés par l'Epicéa (type 2) et les peuplement moins denses dominés par le Pin sylvestre (type 1).

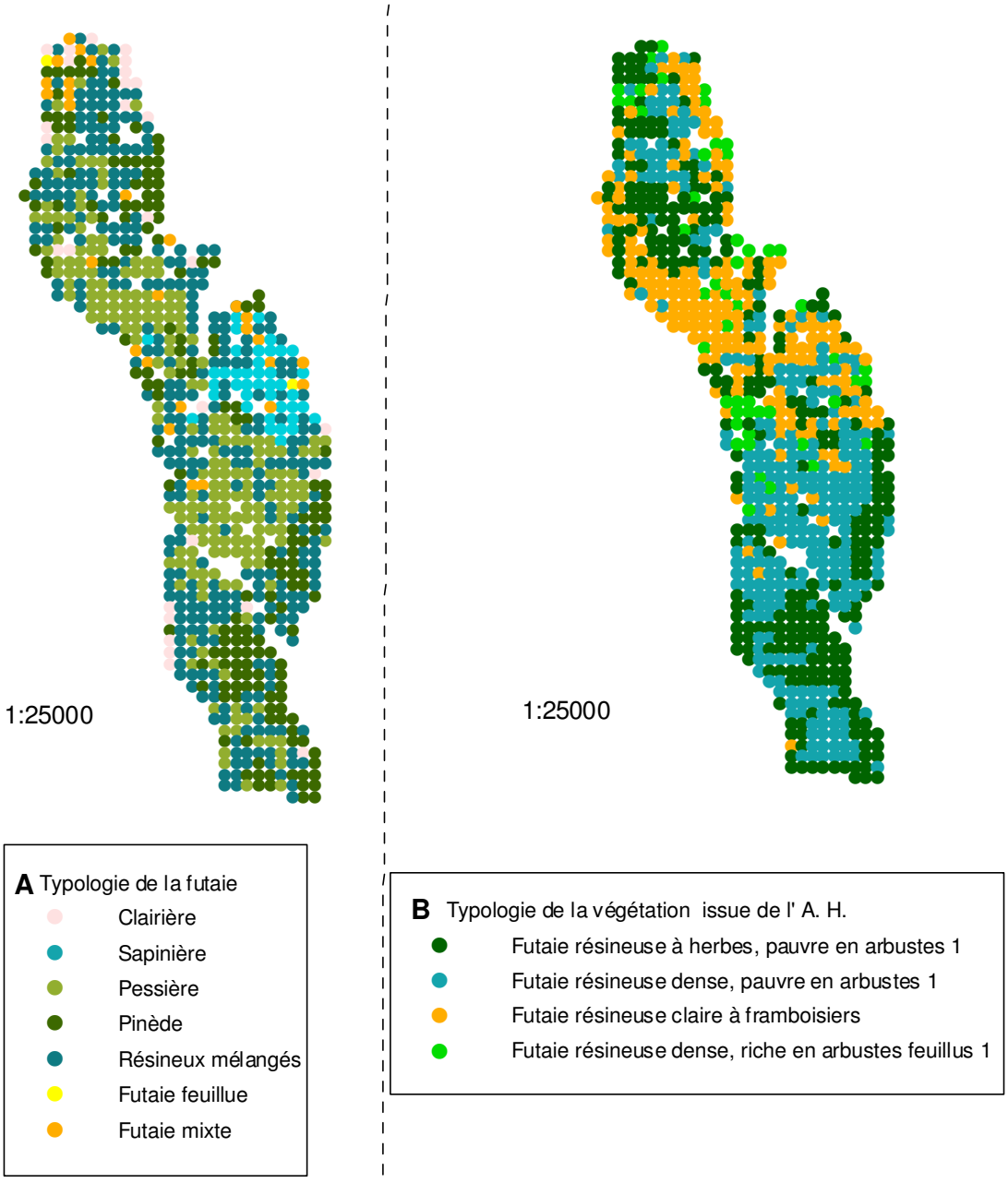


Figure An.III-15 a & b : Typologie de la végétation du massif Fissac-Peyronnière.
A : typologie basée sur la composition de la futaie , B : typologie basée sur la classification ascendante hiérarchique

Ainsi, les 3 forêts étudiées, massifs de la Pinée, Sansenu et Fissac-Peyronnière, se positionnent le long d'un gradient croissant de représentation des feuillus et particulièrement du Hêtre. Une Analyse en Composante Principale du tableau de végétation simplifié des 3 forêts a été réalisée en retenant la totalité des relevés de la Pinée (n =72) et seulement une fraction régulièrement répartie, des relevés des massifs de Sansenu et Fissac-Peyronnière afin d'équilibrer la représentation des 3 forêts, soit 113 relevés (sur 307) pour Sansenu et 149 relevés (sur 796) pour Fissac-Peyronnière. La projection des relevés sur les deux premières composantes (15 et 14% de la variance expliquée) illustre ce gradient avec les centres de gravité des 3 forêts qui se positionnent le long d'un axe d'abondance du feuillu (Fig. An.III-18). Le recouvrement total de la futaie (feuillus + résineux) suit un même gradient croissant de Fissac-Peyronnière (26 %), Sansenu (45%) à la Pinée (51 %). L'axe 2 oppose les relevés selon l'abondance des arbustes feuillus (autre que le hêtre) mais les centres de gravités des 3 massifs ne sont pas influencés par cet axe.
La faible représentation de la futaie résineuse à la Pinée est notable aussi dans les strates inférieures (perchis et semis résineux) ce qui se traduit par un très faible fermeture des strates basses par ces essences (8%) au lieu de respectivement 34% et 20% pour les massifs de Fissac-Peyronnière et Sansenu (Tableau An.III-2). L'abondance des petits arbustes feuillus couramment ou plus rarement, consommés en hiver par la gélinotte (respectivement arbustes 1 et 2) est faible à la Pinée et surtout à la Peyronnière par rapport aux massifs de Fissac et Sansenu. L'abondance des gros arbustes 1 et 2 est nettement plus grande à Sansenu que dans les autres massifs et particulièrement la Peyronnière.

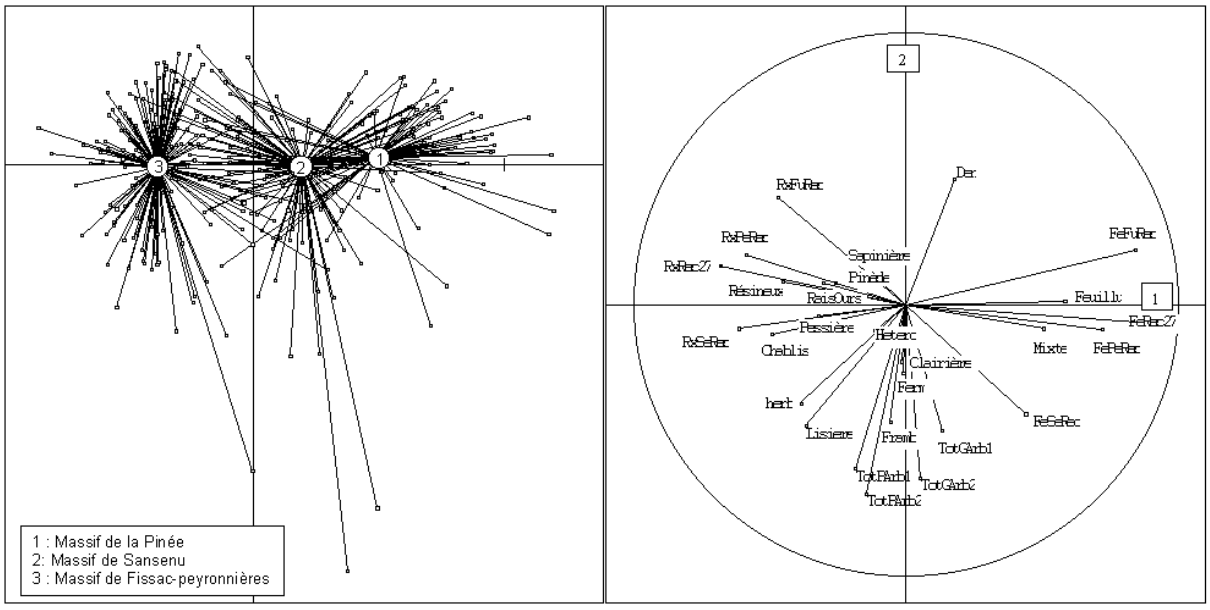


Figure An.III-18 : Analyse en Composantes Principales des 3 forêts décrites, Pinée, Sansenu, Fissac-Peyronnière. Projection des relevés et des variables sur les 2 premières composantes.

Dans les figures An.III-19 à 21, nous avons représenté, les distributions spatiales de quelques variables de végétation potentiellement importantes pour la gélinotte dans les massifs de Sansenu et Fissac-Peyronnière : Indice de fermeture et recouvrement des résineux entre 2-7 m, abondances des petits et gros arbustes feuillus couramment utilisés par l'espèce, recouvrement de la strate herbacée et framboisiers.

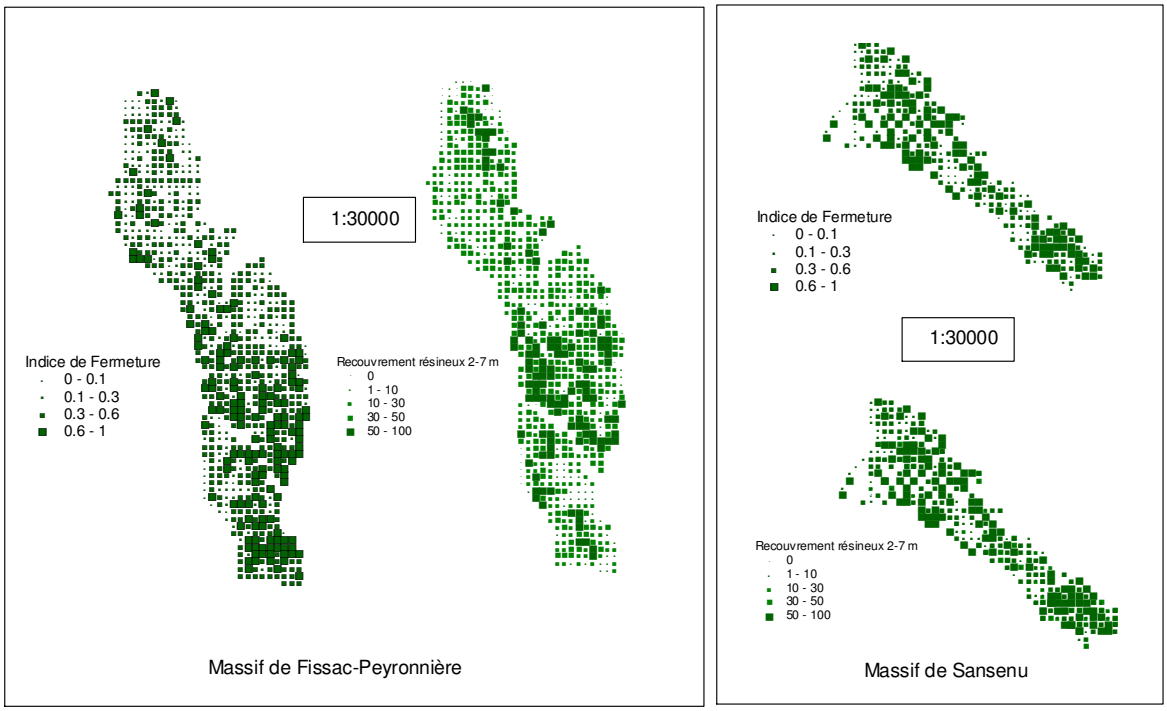


Figure An.III-19 : Massif de Fissac-Peyronnière et Sansenu. Cartographie de l'indice de fermeture et du recouvrement résineux entre 2-7m.

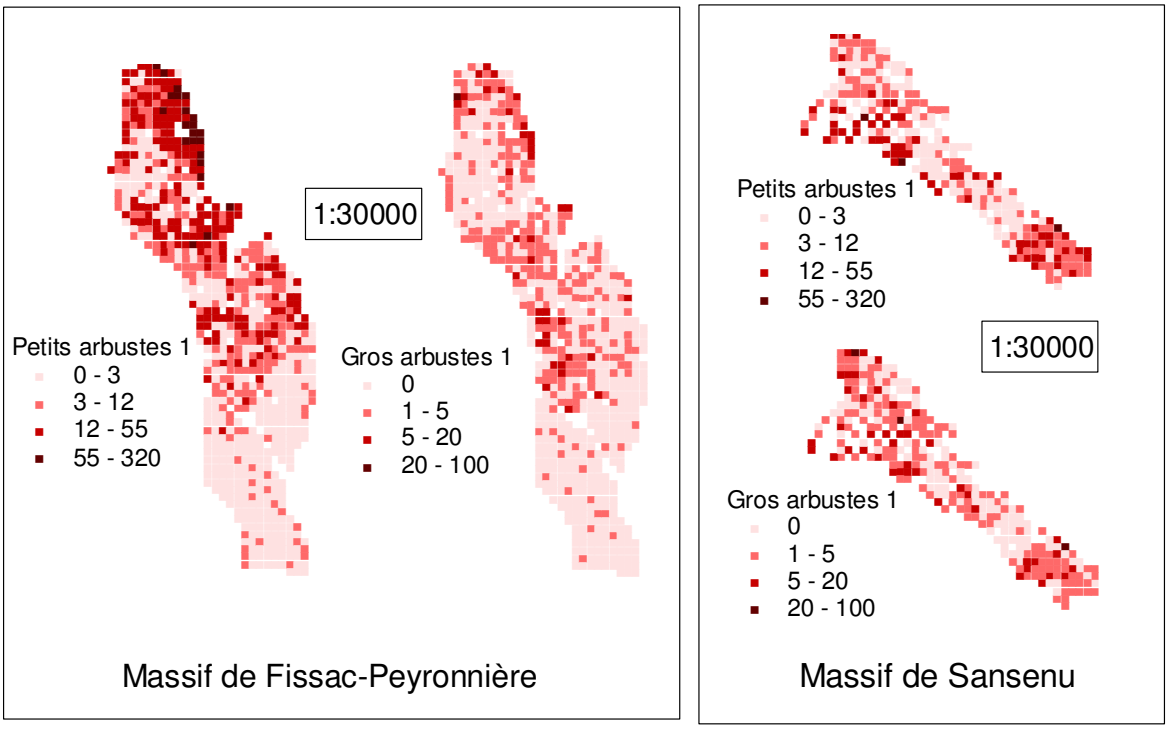


Figure An.III-20 : Massif de Fissac-Peyronnière et Sansenu. Cartographie de l'abondance des petits et gros arbustes feuillus 1.

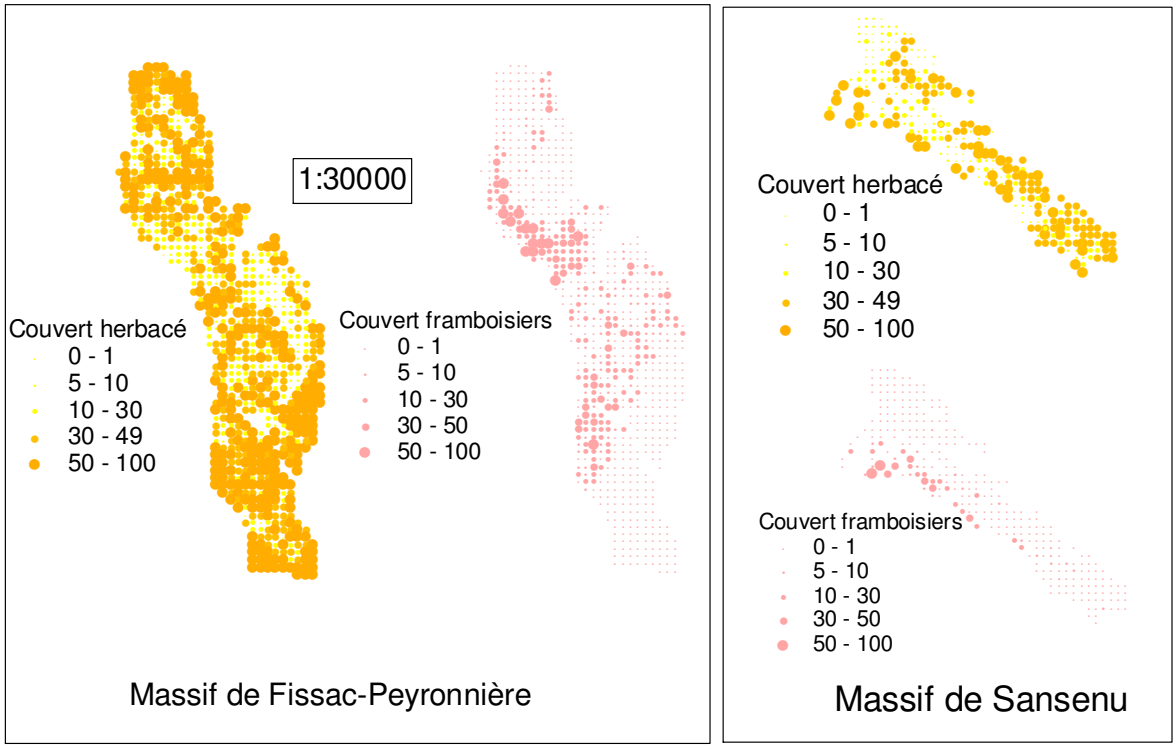


Figure An.II-21 : Massif de Fissac-Peyronnière et Sansenu. Cartographie des recouvrements herbacés et framboisiers.

Les photos suivantes illustrent différents types d'habitats rencontrés sur le massif d'étude des Monges (Fig. An.III-22 à 25).

Figure An.III-22 : Formation résineuse jeune, pauvre en arbuste feuillu, typique du secteur Sud du massif de Fissac-Peyronnière (type 2). Bien que la strate herbacée soit plus faible dans ce type, quelques clairières induites par des bris de neige lourde permettent localement son développement.

Figure An.III-23 : Pinède claire à raisin d'ours, à fort recouvrement herbacé, très pauvre en arbuste feuillus (type 1).

Figure An.III-24 : Sapinière claire, massif de Fissac, (type 2).

Figure An.III-25 : Futaie mixte. Pinède avec fort pourcentage de hêtre, typique du massif de Sansenu.

Figure An.III-26 : Hêtraie avec quelques résineux en mélange, typique du massif de la Pinée.

II - Sites d'étude du Massif jurassien

Deux massifs ont été étudiés, le massif du Risol dans le Doubs et le massif de Mignovillard dans le Jura. Aucune capture de gélinotte n'a été réalisée sur ces sites. Ils ont été choisis afin d'implanter une série de carrés-échantillons d'1 ha (voir Chapitre I) pour obtenir un Indice d'abondance et de relier la fréquence d'occurrence de la gélinotte dans ces carrés avec les caractéristiques de la végétation.
Le massif du Risol est situé sur la commune de Mouthe à proximité de la frontière Suisse. L'altitude est comprise en 1200 et 1400 m. 45 carrés-échantillons, régulièrement répartis à raison d'1 carré au 10 ha, ont été marqués sur le terrain.
Le Massif de Mignovillard est situé sur la commune de Mignovillard à une altitude comprise entre 1000 et 1100 m.
Les valeurs moyennes des différentes variables de végétation mesurées sont présentées dans le Tableau An.III-4.

Ces deux massifs sont principalement composés de futaies mixtes. A Mignovillard, les résineux représentent 56% du boisement en nombre de tiges dans la futaie. Le hêtre est l'essence dominante, suivi du Sapin et de l'Epicéa. Dans le Risol, les résineux représentent 76% du peuplement. Le Hêtre est régulièrement réparti mais nettement moins représenté que l'épicéa qui est l'essence dominante (Fig. An.III-27). Le Pin sylvestre est complètement absent de ces deux massifs comme dans l'ensemble du massif jurassien.

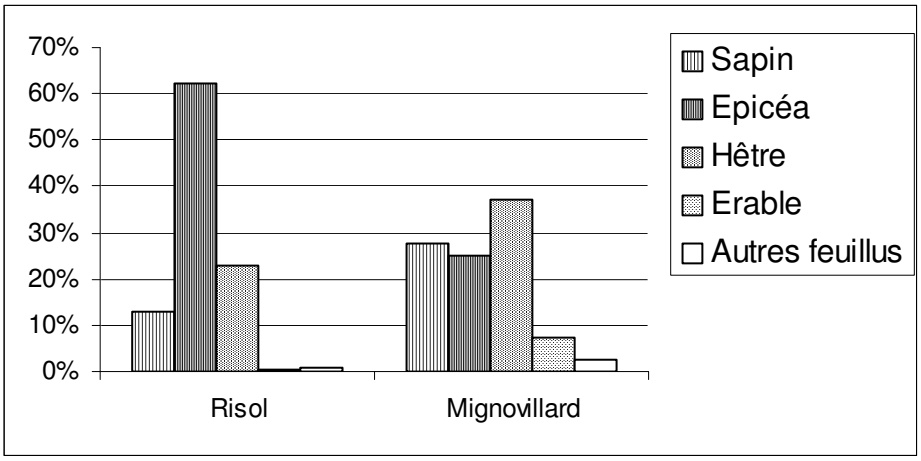


Figure An.III-27 : Distribution relative des différentes essences de la futaie (en % du nombre de tiges) dans les massifs du Risol (25) et de Mignovillard (39).

La part des différents arbustes feuillus consommés prioritairement par la gélinotte en hiver (arbustes 1) est très différente entre les deux massifs. Le Sorbier est l'espèce à la fois la plus fréquente (la mieux répartie) et la plus abondante (en fréquence relative) dans le massif du Risol, suivi du Saule. Les autres arbustes, notamment le noisetier et l'aubépine sont très peu représentés dans ce massif (Fig. An.III-28a).

Les essences arbustives sont beaucoup plus diversifiées dans le massif de Mignovillard avec le Noisetier comme espèce dominante suivi du Sorbier des oiseleurs, de l'Alisier et de l'Aubépine (Fig. An.III-28b).

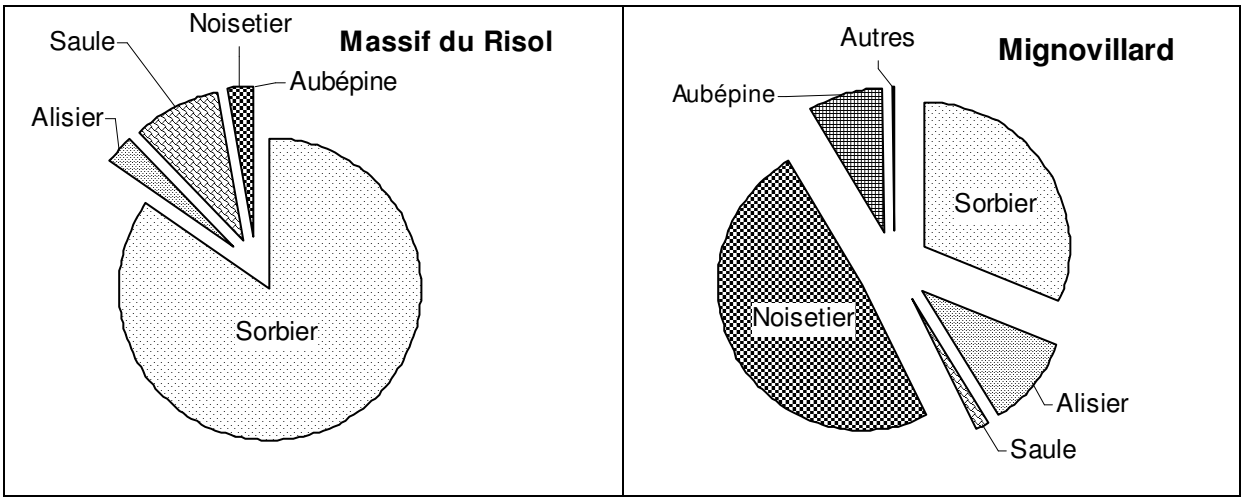


Figure An.III-28 a & b: Distribution relative en % du nombre de pieds, des différentes espèces d'arbustes feuillus (arbustes 1) dans les massifs de Risol (25) et de Mignovillard (39).

La fréquence d'occurrence des différents arbustes dans les relevés de végétation suit la même distribution et plus de 90% des relevés présentent au moins 1 pied d'une des 5 espèces d'arbustes les plus consommées (Fig. An.III-29).

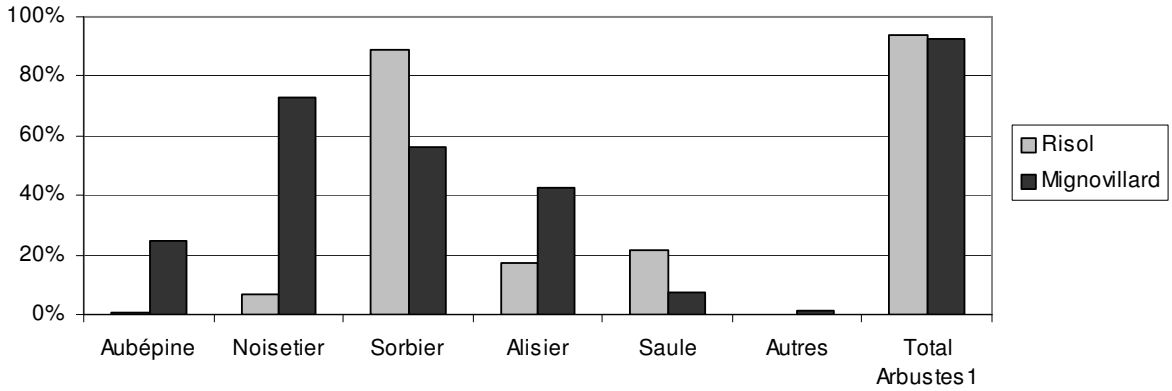


Figure An.III-29 : Fréquence d'occurrence des différentes espèces d'arbustes 1 dans les relevés de végétation dans les massifs du Risol (25). et de Mignovillard (39).

Le degré de fermeture du sous-étage par les résineux, mesuré par les variables fermeture et recouvrement entre 2-7 m, est globalement faible dans ces deux massifs, notamment à Mignovillard, en comparaison des massifs de Sansenu et Fissac-Peyronnière des Alpes de Haute Provence (Tab. An.III-4).

Le recouvrement de la strate herbacée est comparable à celui des massifs étudiés dans les Alpes du Sud. Les framboisiers sont peu présents, mais la myrtille, absente des massifs des Alpes du Sud, apporte un complément de couverture au sol.

Tableau An.III-4 : Description de la végétation des deux massifs Risol (25) et Mignovillard (39). Valeurs moyennes des différentes variables

	Risol	Mignovillard
Clairière	2%	1%
Sapinière	0%	6%
Pessière	31%	8%
Pinède	0%	0%
Résineux mélangés	9%	0%
Futaie feuillue	2%	18%
Futaie mixte	56%	67%
Indice de fermeture	0,18	0,15
Indice d' hétérogénéité horizontale	0,33	0,30
Densité de la futaie	200	284
Recouvrement de la futaie résineuse	17%	27%
Recouvrement du perchis résineux	4%	7%
Recouvrement des semis résineux	2%	2%
Recouvrement de la futaie feuillue	8%	23%
Recouvrement du perchis feuillu	4%	8%
Recouvrement des semis feuillus	5%	9%
Recouv. branches résineuses 2-7 m	15%	3%
Recouv. branches feuillues 2-7 m	12%	4%
Effectif des petits arbustes1	10,2	6,3
Effectif des gros arbustes1	0,8	1,3
Effectif des petits arbustes 2	7,4	9,2
Effectif des gros arbustes 2	0,5	0,6
Recouvrement de la strate herbacée	42%	36%
Recouvrement de la myrtille	8%	5%
Recouvrement des framboisiers	1%	3%
Nombre de chablis	0,3	1,3
Nombre de lisière	0,3	0,6

III - Protocole de Description de la végétation

Sur les massifs de Sansenu et de Fissac-Peyronnière, les relevés de végétation ont été implantés systématiquement à raison de 4 relevés à l'ha (1 relevé tous les 50 m) soit 796 relevés à Fissac-Peyronnière (199 ha) et 307 relevés à Sansenu (77 ha).
Sur le massif de la Pinée et les deux massifs jurassiens, Risol (25) et Mignovillard (39), la végétation a été décrite à l'intérieur de carrés-échantillons d'1 ha répartis régulièrement dans le massif (1 carré aux 10 ha), à raison de 4 relevés de végétation par carré. Soit, à la Pinée : 18 carrés X 4 = 72 relevés ; dans le massif du Risol : 45 carrés x 4 = 180 relevés et à Mignovillard : 24 x 4 relevés = 96 relevés de végétation.

Les variables de végétation étaient mesurées à l'intérieur d'un cercle de 10 m de rayon. Un total de 55 variables a été mesuré sur le terrain (l'indice d'hétérogénéité horizontale est déduit de la mesure de la fermeture à l'aide d'une mire). Elle ont permis d'évaluer la structure et la composition des différentes strates de la végétation.

Le détail des variables de végétation est présenté dans le tableau An.III-5.
Les astérisques renvoient aux explications suivantes :
* futaie =DBH (diamètre à hauteur de poitrine) > 17,5 cm, ** perchis = DBH 7,5 à 17,5 cm, *** Semis = DBH < 7,5 cm et hauteur > 50 cm
**** : Mire constituée d'un panneau de 60 x 60 cm positionné à 1,5 m de hauteur, recouvert d'un damier noir (n = 5) et blanc (n= 4) de 9 carrés de 20 cm de côté. L'indice de fermeture est égal au nombre de carrés blancs cachés par la végétation, pour 8 mesures réalisées aux 4 points cardinaux et à 5 et 10 m de distance. La somme de ces valeurs est divisée par 32 pour ramener l'indice maximum à 1.
*****. Calculé à partir des 8 valeurs de la mire, donne un indice de contraste de fermeture entre chacune de 6 couples de direction possible (N-S, N-E, N-W, E-W, S-E, S-W) : Le contraste maximum pour un couple de direction est de 8 (soit une valeur de fermeture de 8 dans une direction (4 carrés blancs cachés à 5 m et 4 carrés blancs cachés à 10 m) et de 0 dans l'autre.
Les effectifs des différentes essences de la futaie, comptabilisés dans chaque relevé, ont été utilisés pour classer les relevés en 7 types de végétations : clairière, sapinière, pessière, pinède, résineux mélangés, feuillu et mixte (mélange feuillu, résineux).
Les effectifs d'arbustes ont été regroupés en 4 groupes:
Les petits arbustes et les gros arbustes feuillus appartenant aux espèces potentiellement les plus importantes pour l'alimentation hivernale de la gélinotte (Aubépine *Crategus monogina*, Noisetier *Corylus avellana*, Sorbier *Sorbus aucuparia,* alisier *S. aria*, Saule *Salix spe.*, bouleau *Betula pendula* et autres espèces plus localisées comprenant l'Aulne blanc *Alnus incana* , le Poirier sauvage *Pyrus pyraster*, Pommier *Malus sylvestris*, Prunellier *Prunus spinosa*). Les effectifs de ces espèces ont été sommés en séparant les petits et les gros arbustes pour former deux variables appelées : petits arbustes 1 ("parb1") et gros arbustes 1 ("garb1").
Les petits ou gros arbustes feuillus d'espèces moins consommées en hiver (Camerisier *Lonicera xylosteum*, Cotoneasters *Cotoneaster integerrimus* et *C. tomentuosus*, amelanchier *Amelanchier ovalis*, Viorne *Viburnum lantana*, rosiers *Rosa canina, R. pimpinellifolia*) ont été regroupés en 2 variables : petits arbustes 2 ("parb2") et gros arbustes 2 ("garb2").

Tableau An.III-5 : Détail des variables de végétation mesurées dans les relevés.

Variables		Dimension
Représentation des essences de la futaie (DBH > 17,5 cm)	Sapin	En nombre de tiges
	Epicéa	"Idem"
	Pin	"Idem"
	Mélèze	"Idem"
	Hêtre	"Idem"
	Erable	"Idem"
	Bouleau	"Idem"
	Sorbier	"Idem"
	Alisier	"Idem"
	Saule	"Idem"
	Autres	"Idem"
Densité de la futaie	"den"	En nombre de tiges/ ha
Recouvrement de la futaie résineuse *	"rxfu"	En % de recouvrement (dixième)
Recouvrement du perchis résineux **	"rxpe"	"Idem"
Recouvrement du semis résineux ***	"rxse"	"Idem"
Recouvrement de la futaie feuillue *	"fefu"	"Idem"
Recouvrement du perchis feuillu **	"fepe"	"Idem"
Recouvrement du semis feuillu ***	"fese"	"Idem"
Recouvrement des branches feuillues entre 2 et 7 m	"rx27"	"Idem"
Recouvrement des branches résineuses entre 2 et 7 m	"fe27"	"Idem"
Indice de fermeture à l'aide d'une mire ****	"ferm"	varie de 0 à 1
Indice d'hétérogénéité horizontale *****	"hetero"	varie de 0 à 1
Représentation des arbustes feuillus	Aubépine	En nombre d'individus en distinguant les petits et les gros
	Noisetier	"Idem"
	Sorbier des oiseleurs	"Idem"
	Alisier blanc	"Idem"
	Saule *spe.*	"Idem"
	Bouleau	"Idem"
	Merisier	"Idem"
	Sureau rouge	"Idem"
	Rosa *spe.*	"Idem"
	Chevrefeuille spe	"Idem"
	Viorne lantam	"Idem"
	Cotonéaster *spe.* et	"Idem"
	Autres	"Idem"
Recouvrement de la végétation au sol	Sol nu ou feuilles	En % de recouvrement (dixième)
	Mousse	"Idem"
	Herbacé "her"	"Idem"
	Raisins d'ours "rai"	"Idem"
	Framboisiers "fram"	"Idem"
	Ronces	"Idem"
Présence de chablis	"chab"	En nombre d'arbres tombés dans le cercle
Nombre de lisières entre 2 relevés (espacés de 50 m)	"li"	Nb. de lisières sur le trajet

Annexe IV - Occupation de l'espace par les gélinottes équipées d'émetteurs

I - Introduction

Chaque animal utilise un certain espace pour réaliser toutes les activités nécessaires à sa survie et à sa reproduction. Cette espace peut être défini comme son domaine vital qu'il soit ou non défendu contre les individus de même sexe (Brown & Orians 1970). La mesure de la superficie utilisée par un animal pour réaliser ses activités vitales pendant une période donnée, est un problème difficile qui a fait, et fait toujours l'objet, de nombreuses recherches (Boulanger & White 1990, Burgman & Fox 2003, Burt 1943, Gallerani Lawson & Rodgers 1997, Harris *et al.* 1990, Powell 2000, Seaman & Powell 1990, Seaman & Powell 1996, Seaman *et al.* 1998, White & Garrott 1990, Worton 1987, Worton 1989, Worton 1996).

Dans le cas particulier des gélinottes équipées d'émetteurs sur le site d'étude des Monges entre 1998 et 2002, nous présentons ici une comparaison de deux techniques de calcul d'une superficie à partir d'une série de localisations : la méthode des polygones convexes minimum et celle des polygones kernel. Les superficies des domaines vitaux calculées par ces deux méthodes sont présentées pour les deux sexes et les quatre saisons.

Nous analysons ensuite l'effet de deux types de facteurs sur la taille des domaines vitaux des gélinottes équipées :

- Les facteurs internes à l'individu : le sexe, l'âge, le statut social des mâles au printemps (apparié, non apparié) et le statut reproductif des femelles en été (avec ou sans jeunes).
- Les facteurs externes : la saison et le site de suivi.

D'autres facteurs de l'environnement susceptibles d'influencer aussi le comportement spatial sont traités ailleurs :

- la compétition intra-spécifique (territorialité) est abordée dans le chapitre V
- l'abondance et/ou la disponibilité des ressources (ressources alimentaires, site de reproduction, couvert de protection contre les prédateurs) sont traités dans le chapitre IV.

Enfin, la stabilité du comportement spatial au cours de l'année est étudiée, en calculant les taux de recouvrement des domaines vitaux saisonniers.

II - Matériel et méthodes

II. 1 – Capture et télémétrie

Le bilan et les techniques de captures des gélinottes sont présentés dans l'annexe I.

Les animaux étaient localisés une fois par semaine en hiver et 2 à 3 fois par semaine le reste de l'année. Les localisations étaient relevées avec une précision de ± 25 m et positionnées à l'intérieur d'une maille de 50 m de côté.
Les saisons ont été délimitées comme suit : pour les mâles, printemps :15 mars au 31 mai, été : 1er juin au 31 août, automne : 1er septembre au 30 novembre, hiver : 1er décembre au 14 mars. Pour les femelles reproductrices, le printemps a été assimilé à la période du 15 mars jusqu'au premier jour de couvaison et l'été à la période correspondant à l'élevage de la nichée (éclosion jusqu'à la dispersion de la nichée).

II. 2 - Calcul de la superficie des domaines vitaux

La superficie des domaines vitaux a été calculée à l'aide du logiciel "Mouvement" (Hooge & Eichenlaub 1997) en utilisant deux méthodes.
1° : Méthode des polygones convexes minimums, qui calcule le plus petit polygone convexe passant par les points extérieurs (Mohr 1947). Les résultats de cette méthode sont présentés à titre indicatif pour permettre la comparaison avec d'autres études ayant utilisées cette technique. Elle présente cependant un certain nombre d'inconvénients comme l'absence d'indication sur les variations d'utilisation des différentes parties du domaine vital et une forte sensibilité à la présence des points excentrés. Ceux-ci provoquent la prise en compte de secteurs non réellement occupés par l'animal et une mauvaise représentation des domaines vitaux composés de secteurs disjoints (Harris, *et al.* 1990).
2° Méthode kernel avec 95% des pointages (Worton 1989). La largeur de bande (ou facteur de lissage) a été fixée par "least squares cross-validation" qui permet de choisir d'une façon optimale la largeur de la bande (Seaman *et al.* 1999). Cette méthode kernel est considérée comme la moins biaisée des différentes techniques disponibles d'estimation d'une surface à partir d'un semis de points (Powell 2000, Seaman & Powell 1996).

II. 3 - Analyse des données

L'effet des facteurs, sexe, âge, site et saisons sur la superficie du domaine vital 95% kernel (DV-K) a été testé par une anova avec transformation préalable de la variable DV par l'inverse de la racine carré afin de normaliser les résidus de la régression.
Dans un deuxième temps, deux anova supplémentaires ont été réalisées, d'une part sur le jeu de données des mâles au printemps afin de tester l'influence de l'âge et du statut social (apparié versus non apparié) et, d'autre part, sur le jeu de données des femelles en été afin de tester l'influence du statut reproducteur (avec ou sans nichées).

Les recouvrements entre les paires de DV saisonniers successifs des gélinottes équipées ont été mesurés (superficies calculées par la méthode kernel à 95, 75 et 50% de probabilité de présence). Nous présentons seulement le cas des mâles suivis plusieurs saisons de suite qui n'ont pas eu de comportements erratiques pendant la période prise en compte, soit, dans la plupart des cas des mâles adultes appariés.
Les recouvrements moyens sont calculés de deux façons :

- pour chaque mâle au cours de l'ensemble de sa période de suivie,

- pour l'ensemble des mâles suivis, pour chaque paire de saisons successives.

Le premier calcul évalue la stabilité du comportement spatial individuel. Le deuxième calcul met en évidence d'éventuels changements de comportement spatial au cours des saisons.

III Résultats-Discussion

L'étude porte sur 202 domaines vitaux saisonniers de gélinottes concernant 39 mâles et 16 femelles suivies par télémétrie sur tout ou partie du cycle annuel entre 1998 et 2002 [38].

III. 1 - Comparaison entre deux modes de calcul du domaine vital : polygone convexe minimum et méthode kernel

Les modes de calculs influencent fortement l'estimation de la superficie des DV. Ainsi, les DV saisonniers estimés par les polygones kernel à 95% (20 à 41 ha) apparaissent systématiquement supérieurs à ceux estimés par les polygones convexes (11 à 25 ha) (Tab. An.IV-1).

Tableau An.IV-1 : Comparaison des superficies moyennes des domaines vitaux calculés par les polygones convexes minimums (PC) et la méthode kernel 95 % (K) (nb. d'individus).

	Mâle adulte K	Femelle adulte K	Mâle adulte PC	Femelle adulte PC
Printemps	19,1 (31) *	21,9 (17)	11,2 *	13,8
Eté	22,6 (35)	55,2 (8) ** ; 20,6 (4) ***	14,3	32 ** ; 15 ***
Automne	27,1 (38)	20,3 (8)	15,7	10,6
Hiver	41 (30)	40,1 (7)	24,5	22
Annuel	32,9 (26)	30,7 (6)	41,2	44,2

* mâle apparié, ** femelle avec nichée, **** femelle sans jeunes

L'exemple de la comparaison des deux méthodes pour les DV printaniers des mâles est présentée (Fig. An.IV-1 A & B). Les DV estimés par la méthode kernel sont significativement plus grands que ceux calculés par les polygones convexes (Test de rangs de Wilcoxon pour échantillons appariés, V = 779, P = 7.3E-12). Deux grands domaines vitaux sont particulièrement surestimés par la méthode kernel (Fig. An.IV-1 A) car la présence de points excentrés en nombres relativement importants, font que la procédure "least squares cross-validation, calcul un grand facteur de lissage. Ceci provoque la construction de contours à faible rayon de courbure qui englobent de larges espaces non utilisés. Si l'on exclue de la régression les 3 domaines vitaux de plus de 100 ha, le coefficient de la pente est plus faible (intervalle de confiance de la pente à 95% : 0.96 - 1.4, Fig. An.IV-1 B), mais la différence est toujours très significative (Test de rangs de Wilcoxon pour échantillons appariés, V = 665, P = 5.8E-11).

[38] Pour l'analyse de l'influence de la végétation sur la taille des DV (voir chapitre IV), seuls les 102 domaines vitaux implantés à l'intérieur des 2 massifs forestiers décrits (Sansenu et Fissac-Peyronnière) ont pu être utilisés pour cette analyse

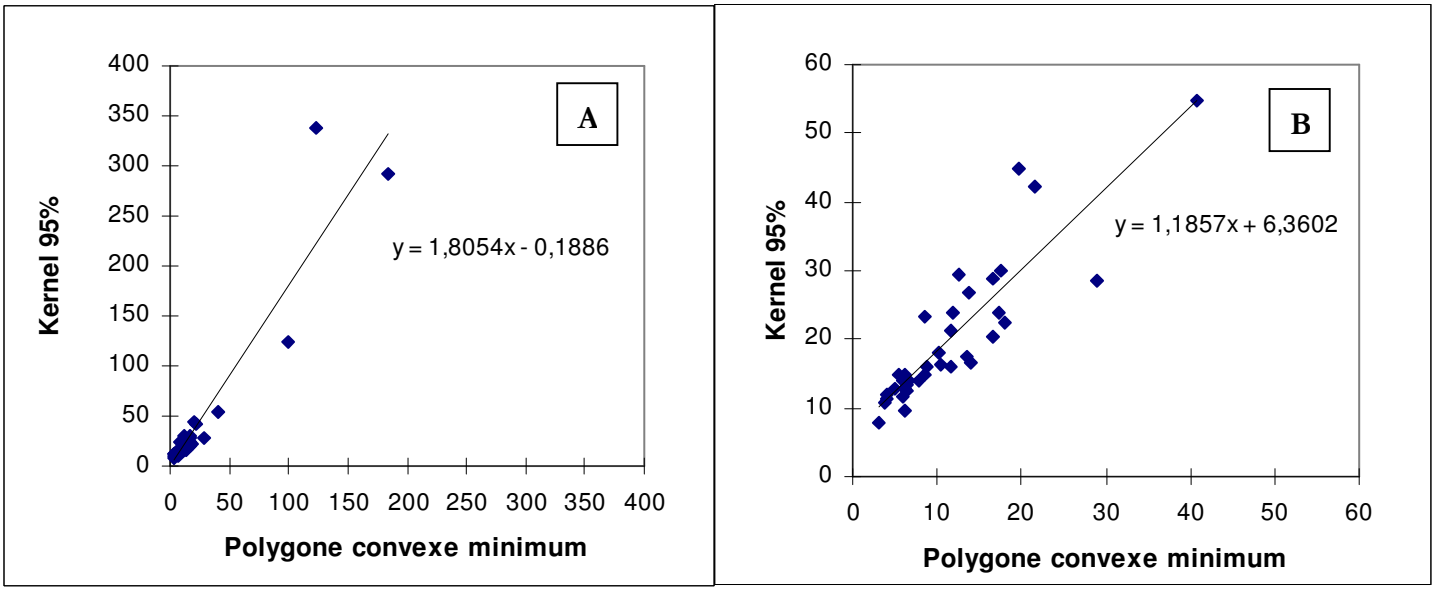


Figure An.IV-1 : Régression linéaire entre les superficies (ha) des domaines printaniers des mâles de gélinottes équipés d'émetteurs, calculées par la méthode du polygone convexe minimum et celle du polygone kernel à 95%. A : Tous les DV (n = 39), B : seulement les DV < 100 ha, n = 36.

Toutefois, les deux méthodes fournissent des estimations assez proches pour les domaines vitaux annuels. Dans ce cas, l'estimation est légèrement plus élevée par les polygones convexes minimums (pente < 1) (Fig. An.IV-2 A), car les grands domaines vitaux annuels sont surestimés par cette méthode (la différence n'est toutefois pas significative. Test de rangs de Wilcoxon pour échantillons appariés, V = 248, P = 0.06). Si l'on ne retient que les DV < 60 ha (Fig. An.IV-2 B), la pente se rapproche de 1 et les différences d'estimations des DV annuels par les deux méthodes sont négligeables (Test de rangs de Wilcoxon pour échantillons appariés, V = 147, P = 0.29).

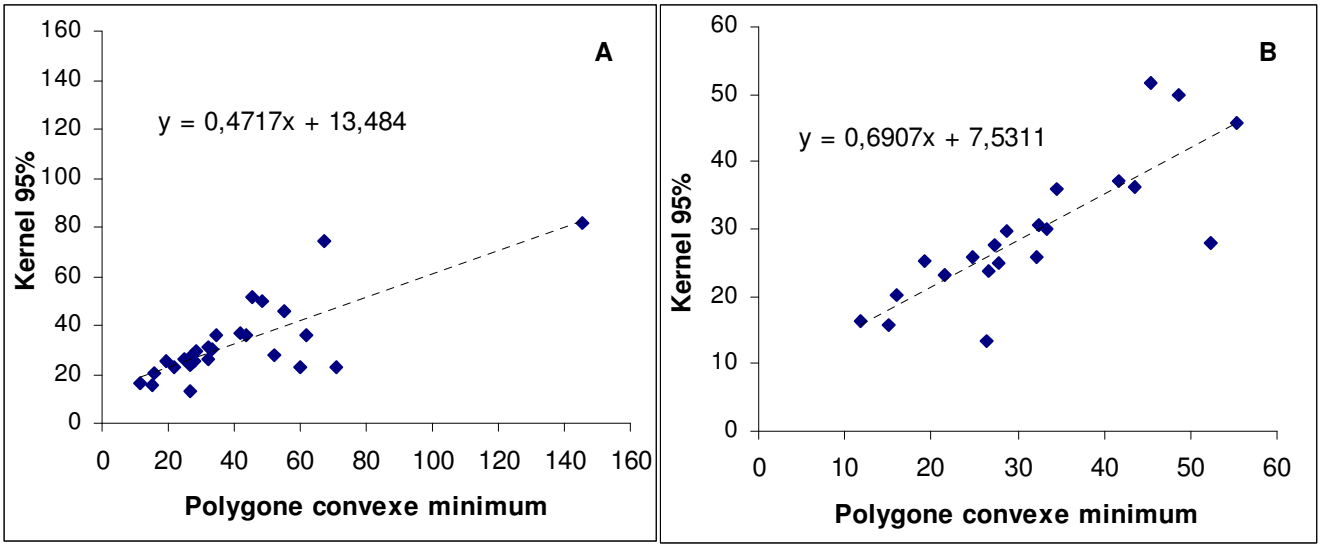


Figure An.IV-2 : Régression linéaire entre les superficies (ha) des domaines annuels des mâles de gélinottes équipés d'émetteurs calculées par la méthode du polygone convexe minimum et celle du polygone kernel à 95%. A : Tous les DV (n = 26), B : seulement les DV < 60 ha, (n = 21).

Ces différences constatées entre les estimations des domaines saisonniers ou annuels, semblent dépendre du nombre de localisations utilisées pour calculer les superficies. Dans le cas des domaines saisonniers, la médiane du nombre de localisations est de 21 (min = 13, max. = 41) alors que dans le cas des domaines annuels, la médiane est de 90 localisations (min. = 59 , max. = 119). Ainsi, le faible nombre de localisations des domaines saisonniers fait que la procédure kernel retient toutes les localisations, même les plus excentrées. Ceci provoque la délimitation par la procédure "least squares cross-validation" de contours à grands rayons de courbure (facteur de lissage élevé) qui incluent alors de larges espaces autour des pointages isolés. Dans le cas des DV annuels au contraire, la procédure kernel à 95% de probabilité de présence, ne retient pas les quelques pointages les plus excentrés, ce qui diminue le facteur de lissage et les surfaces prises en compte.

III. 2 - Taille des domaines vitaux saisonniers et annuels en fonction du sexe du statut social et reproducteur

Les superficies des domaines vitaux saisonniers 95% kernel(DV-K) pour les femelles et les mâles selon la saison et le statut social sont présentés ci-dessous (Tab An.IV-2 & 3).

Tableau An.IV-2 : Superficie moyenne (ha), ecart-type, minima et maxima des domaines vitaux saisonniers et annuels des gélinottes femelles suivies par télémétrie.

DV-K : domaine vital en ha calculé avec 95% des pointages par la méthode kernel

	Nb. ind.	Moyenne DV-K	Médiane DV-K	Ecart-type	Min.	Max.
Printemps adulte *	17	21,9	15,4	13,46	8,4	54,4
Eté avec nichée adulte *	8	55,2	32,8	69,82	17,2	226,3
Eté sans jeunes adulte *	4	20,6	21,6	6,59	13,1	26,2
Automne adulte*	8	20,3	19,0	10,98	5,8	35,5
Hiver adulte *	7	40,1	17,1	41,12	9,9	112,8
Hiver juvénile **	4	238,4	42,9	402,03	26,8	841,1
Annuel (adulte + juvéniles)	6	30,7	28,7	18,49	12,7	64,4
Annuel, femelle avec nichée	4	34,9	31,3	21,64	12,7	64,4
Annuel, femelle sans nichée	2	22,1	22,1	9,36	15,5	28,8

* individus de 10 mois et plus, ** individus de moins de 10 mois

Tableau An.IV-3 : Superficie moyenne (ha), ecart-type, minima et maxima des domaines vitaux saisonniers et annuels des gélinottes mâles suivies par télémétrie.

DV-K : domaine vital en ha, calculé avec 95% des pointages par la méthode kernel

	Nb. ind.	Moyenne DV-K	Médiane DV-K	Ecart-type	Min.	Max.
Printemps adulte *	39	37,9	17,5	68,2	7,9	338,0
Printemps adulte apparié	31	19,1	14,9	10,21	7,9	54,9
Printemps adulte solitaire	7	122,1	42,2	137,3	17,5	338,0
Eté adulte *	35	22,6	18,1	14,66	8,7	82,8
Automne adulte	38	27,1	18,3	28,28	8,8	164,0
Hiver adulte *	30	41,0	30,3	29,71	9,0	110,3
Hiver juvénile **	12	145,0	52,5	159,33	20,2	449,9
Annuel adulte *	27	38,6	27,9	30,35	13,4	165,5

* individus âgés de 10 mois et plus, ** individus de moins de 10 mois

La distribution des superficies des DV est fortement asymétrique, avec quelques individus ayant des domaines particulièrement élevés (exemples des DV printaniers, Fig. An.IV-3 & An.IV-4). Il est donc plus représentatif de retenir la médiane plutôt que la moyenne comme estimateur.
Les DV annuels médians sont d'une trentaine d'ha pour les mâles comme pour les femelles.

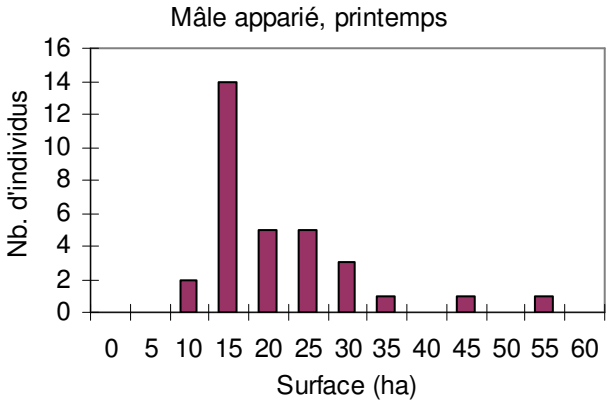


Figure An.IV-3 : Répartition de la taille des domaines vitaux printaniers des mâles équipés d'émetteurs au printemps (polygone kernel à 95%).

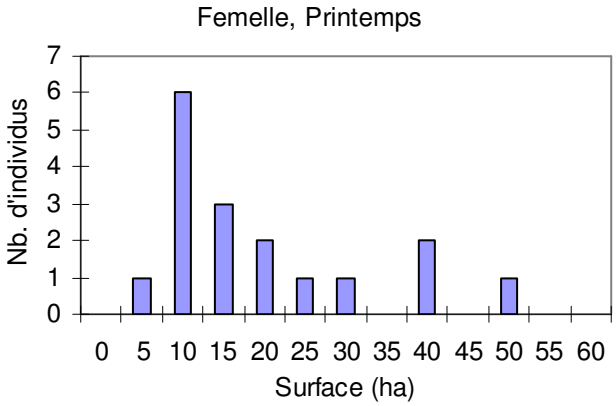


Figure An.IV-4 : Répartition de la taille des domaines vitaux printaniers des femelles équipées d'émetteurs au printemps (polygone kernel à 95%).

III. 3 - Influence des variables : site, âge, sexe et saison, sur la taille des domaines vitaux

L'anova complète avec la prise en compte des interactions entres les 4 variables, ne révèle pas d'interactions de 2ème ou 3ème ordre, significatives. Nous avons donc réalisé une anova de type III qui permet de calculer la somme des carrés ajustés de chaque variable, indépendamment des autres. Les résultats sont présentés dans le tableau An.IV-4.

Il n'y a pas de différences de tailles des domaines vitaux entre mâles et femelles (DV-K saisonnier moyen mâle : 40 ha, n = 153 ; DV-K moyen femelle : 47 ha, n = 49).

Tableau An.IV-4 : Résultats de l'anova de type III. Taille des domaines vitaux en fonction du sexe, du site, de l'âge, de la saison.

	Somme des carrés	ddl	F	P
Intercept	0.2715	1	76.50	1.22E-15
Sexe	0.0055	1	1.55	0.2148
Site	0.1052	8	3.71	**0.0005**
Saison	0.0989	3	9.29	**9.33E-06**
Age	0.0626	1	17.64	**4.11E-05**
Résidus	0.6672	188		

Trois variables contribuent fortement à la variation de la taille des domaines vitaux.

- La saison. L'hiver, les DV sont significativement plus grands que pendant les trois autres saisons pour les mâles comme pour les femelles (pour les deux sexes confondus :DV-K moyen hiver : 79 ha, n = 52; DV-K moyen printemps : 33 ha , n = 56 ; DV-K moyen été : 28 ha, n = 47 ; DV-K moyen automne : 26 ha, n = 47).
- L'âge. Les DV hivernaux des individus immatures (< 10 mois) sont significativement plus grands que ceux des adultes en hiver (DV-K moyen immature hiver: 168 ha, n = 16; DV-K moyen adulte hiver : 40 ha, n = 36).
- Le site. Un site semble avoir des DV nettement inférieurs aux autres (site du Fanget, DV moyen 20 ha, n =14 ; 8 autres sites, DV moyen : 57 ha, n = 188). Ceci s'explique peut-être par sa configuration particulière (bande de forêt limitée par des pâtures ou des zones de terrains nus). L'effet site peut aussi pour partie, résulter d'un biais lié à la distribution des différents types d'individus entre les sites. Ainsi certains sites ont eu proportionnellement plus de femelles accompagnées d'une nichée ou de mâles célibataires qui ont des domaines vitaux plus grands que ceux des autres individus (voir ci-dessous).

III. 3 - Influence du statut social des mâles sur la superficie des domaines vitaux printaniers

Nous avons comparé les domaines vitaux printaniers (variables transformées) des gélinottes mâles selon leur statut social : apparié à une femelle ou solitaire et selon leur âge et le site (Tab. An.IV-5).

Tableau An.IV-5 : Résultats de l'anova. Taille des domaines vitaux printaniers des mâles en fonction de leur statut social, indépendamment du site et de l'âge.

	ddl	Somme des carrés	F	P
Site	7	0.029301	1.4683	0.21749
Age	1	0.006004	2.1063	0.15743
Apparié / solitaire	1	0.054040	18.9566	**0.00015 ***
Résidus	29	0.082671		

Au printemps, les mâles solitaires ont un DV supérieur à celui des mâles appariés et ceci indépendamment de l'âge (mâle dans leur première année et mâle > 1 an) et du site. Ceci s'explique par le comportement exploratoire de la plupart des mâles célibataires (adulte ou sub-adulte) au printemps qui effectuent de nombreuses excursions en dehors de leur domaine vital habituel, probablement à la recherche d'une femelle (voir cas du mâle "Erogène exposé chapitre III et Fig. An.IV-5).

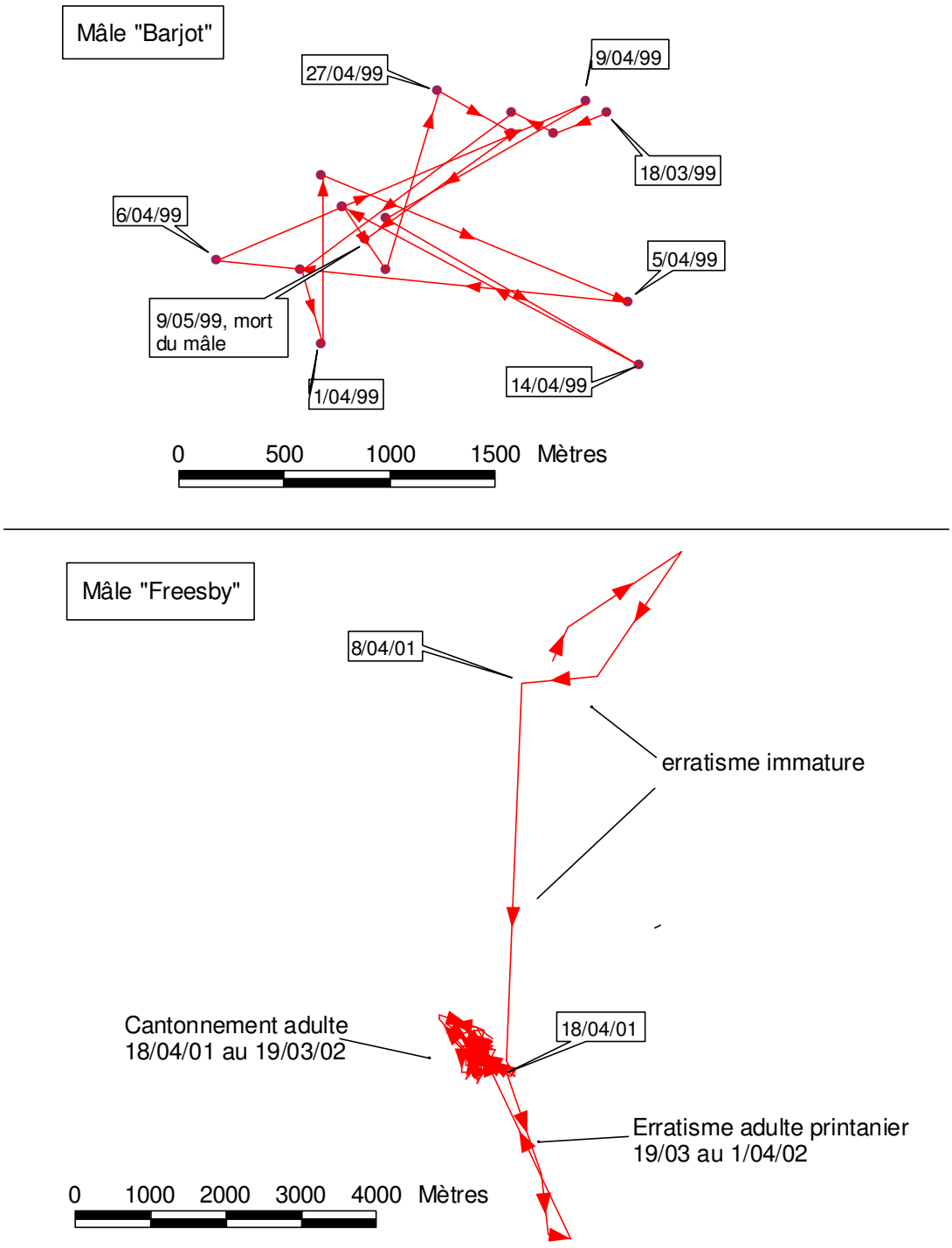


Figure An.IV-5 : Exemple d'erratisme printanier de mâles de Gélinotte célibataires suivis par télémétrie. Mâle "Barjot", adulte et mâle "Freesby", immature au printemps 2001, adulte au printemps 2002.

III. 4 - Influence du statut reproducteur des femelles sur la taille des domaines vitaux en été

Le petit nombre de femelles suivies limite les possibilités d'analyse statistique (4 domaines estivaux de femelles sans jeunes et 8 domaines de femelles avec nichées) (Fig. An.IV-6 & 7). Cependant les DV des nichées apparaissent plus grands que ceux des femelles sans jeunes (test Mann-Whitney, w = 4, P = 0.048).

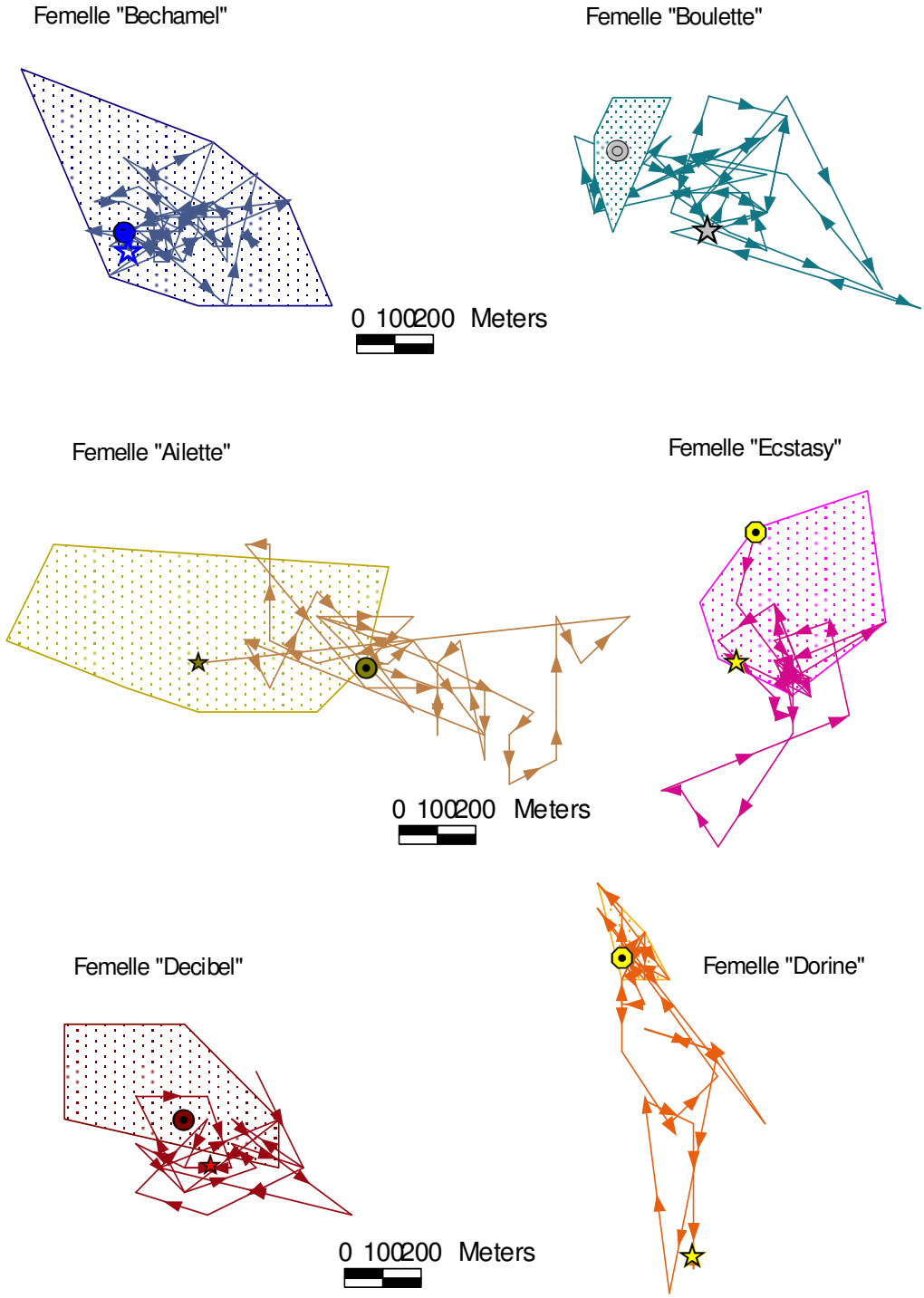


Figure An.IV-6 : Comportement spatial des femelles gélinottes accompagnées d'une nichée suivies par télémétrie. Cas des déplacements de faible amplitude. ☆ Site d'éclatement de la nichée, ◉ Emplacement du nid Domaine vital printanier → Déplacement des nichées.

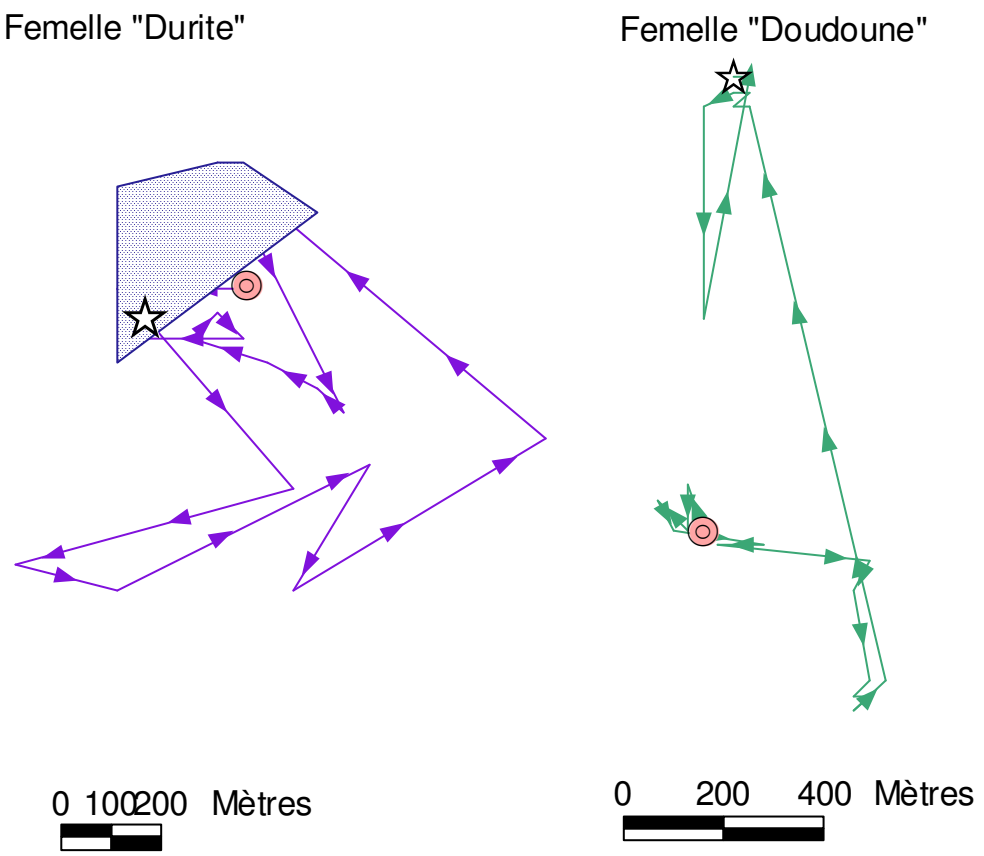


Figure An.IV-7 : Comportement spatial des femelles gélinottes accompagnées d'une nichée suivies par télémétrie. Cas des déplacements de grande amplitude. ☆ Site d'éclatement de la nichée, ◉ Emplacement du nid. Domaine vital printanier. → Déplacement des nichées.

Le comportement spatial des nichées montre une grande variabilité. Cependant, à l'exception d'une femelle (femelle "Béchamel") dont le DV printanier a englobé celui de sa nichée (Fig. An.IV-6), les DV des 7 autres nichées ne recouvraient que partiellement le DV printanier calculé sur la période du 15 mars à l'éclosion. La plupart du temps, la nichée occupe donc un DV relativement indépendant du DV occupé le reste de l'année. Deux des 8 nichées suivies se sont déplacées sur des distances importantes (max. de 2100 m et 1080 m pour les localisations les plus extrêmes des femelles "Doudoune" et "Durite") (Fig. An.IV-7). Cependant, après ces déplacements importants, certaines retournent en fin d'élevage à proximité du site de nid (femelle "Durite"). La distance de dispersion des nichées mesurées par la distance entre le site du nid et le site d'éclatement est en moyenne de 440 m (médiane = 250 m, min. = 100 m, max. = 1550 m).

Les femelles ayant raté la reproduction (n = 4) n'ont pas montré ce type de comportement. Elles sont restées cantonnées en été dans le secteur occupé au printemps avec éventuellement un léger glissement du domaine estival (Fig. An.IV-8). Dans les cas de ces femelles, la distance moyenne entre les centres de gravité des DV 50% kernel du printemps et de l'été, est de 79 m (min : 35 m, max. 130 m).

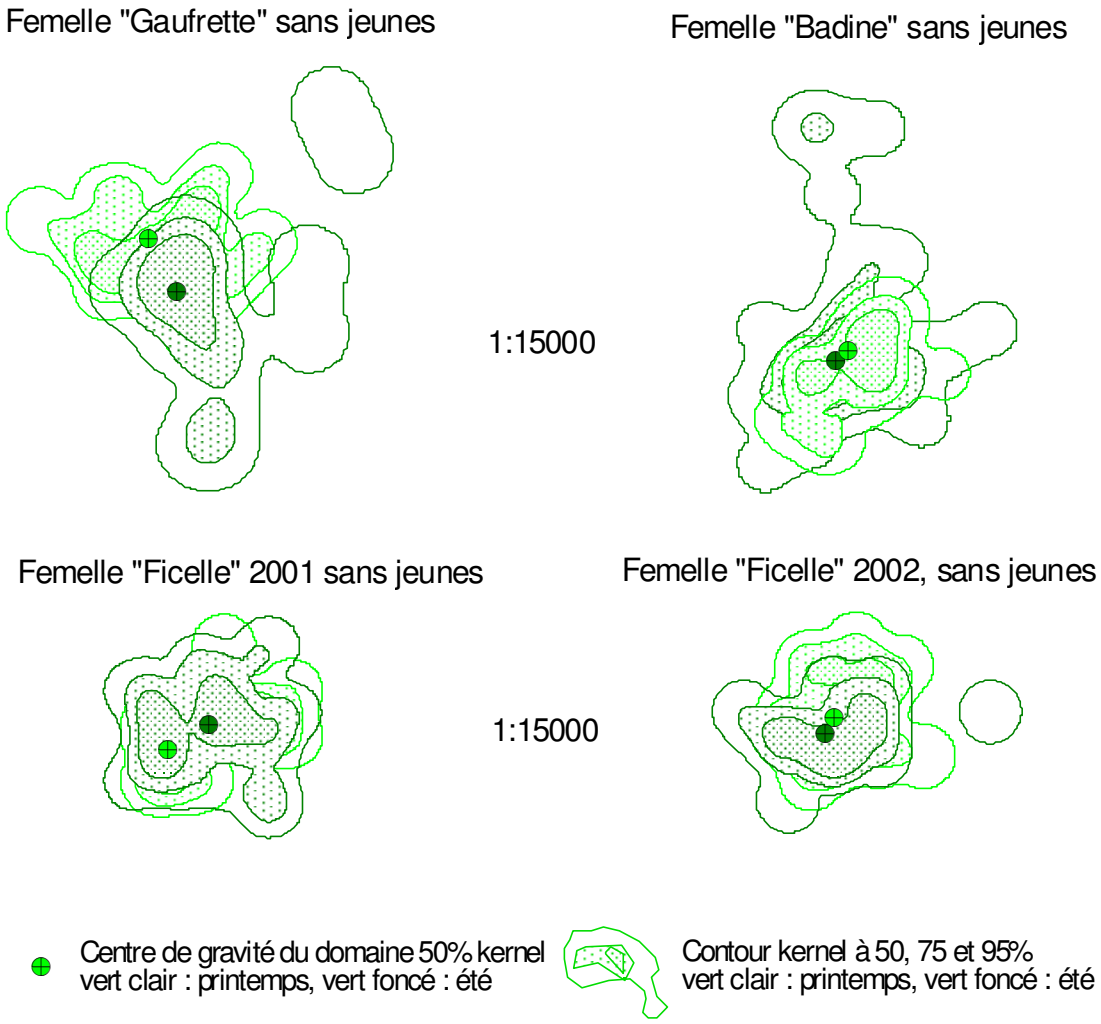


Figure An.IV-8 : Domaines vitaux printaniers et estivaux des gélinottes femelles sans jeunes, équipées d'émetteurs.

III. 5 - Variation spatiale des domaines vitaux saisonniers

Le recouvrement des DV 95%, 75% et 50% kernel pour chaque mâle (n = 22) est présenté dans le tableau An.IV-6. Pour l'ensemble des 22 mâles, le recouvrement moyen des DV de chaque paire de saisons successives est de 60 et 47% pour les DV 95 et 75% kernel. Les DV à 50% de probabilité de présence, se recouvrent moins en générale d'une saison sur l'autre (31%), ce qui indique un certain glissement saisonnier des centres d'activité au cours de l'année.

Tableau An.IV-6 : Recouvrement (en % de l'aire) des domaines vitaux saisonniers successifs de 22 mâles adultes de gélinottes équipées d'émetteurs, calculés par la méthode kernel à 95, 75 et 50% de probabilité de présence.

	Nb. de paires de saisons successives	DV kernel 95%	DV kernel 75%	DV kernel 50%
Adam	6	68%	52%	31%
Abricot	7	61%	47%	23%
Bébert	4	69%	63%	60%
Bijou	4	62%	44%	45%
Erogène	4	66%	54%	35%
Edredon	3	55%	48%	40%
Felix	5	55%	42%	30%
Balot	3	68%	60%	49%
Chabada	3	68%	60%	49%
Clafouti	3	56%	46%	28%
Boudha	4	57%	26%	10%
Eliot	3	61%	55%	40%
Gédeon	5	63%	36%	13%
César	2	70%	59%	30%
Fifi	6	70%	66%	43%
Ellison	4	62%	44%	28%
Aérosol	6	44%	36%	20%
Désiré	2	41%	25%	17%
Bouboul	6	51%	38%	25%
Boudu	4	53%	40%	34%
Frisquet	4	58%	39%	18%
Gaillard	3	68%	56%	27%
Moyenne	4	**60%**	**47%**	**31%**
Minima	2	41%	25%	10%
Maxima	7	70%	66%	60%

Le taux de recouvrement des DV, tous mâles confondus (n=22), pour chaque paire de saisons successives est présenté dans le tableau An.IV-7.

Le recouvrement moyen entre les saisons printemps/été et été/automne (95% kernel), est compris entre 58 et 61%,. Il est plus faible quand on calcule le recouvrement des DV d'automne ou de printemps sur le DV hivernal (48 et 49% respectivement), du fait de la plus grande taille des DV hivernaux qui recouvre largement les DV plus petits des autres saisons.

Tableau An.IV-7 : Recouvrement moyen (min. max.) des domaines vitaux (en % de l'aire) des mâles de gélinottes équipées d'émetteurs, calculés par la méthode kernel 95,75 et 50% pour chaque paire de saisons successives.

Saison	DVkernel 95% (Min. -Max.)		DVkernel 75% (Min. - Max.)		DVkernel 50% (Min. - Max.)	
print/été	65%	(34% - 86%)	52%	(22% - 83%)	33%	(0% - 84%)
été/print	61%	(18% - 94%)	52%	(13% - 99%)	36%	(0% - 84%)
été/aut	58%	(16% - 88%)	44%	(2% - 89%)	26%	(0% - 85%)
aut/été	58%	(36% - 87%)	44%	(3% - 83%)	28%	(0% - 69%)
aut/hiv	69%	(40% - 99%)	50%	(4% - 83%)	29%	(0% - 62%)
hiv/aut	48%	(22% - 81%)	37%	(6% - 70%)	22%	(0% - 52%)
hiv/print	49%	(15% - 86%)	39%	(16% - 75%)	28%	(5% - 60%)
print/hiv	71%	(45% - 96%)	55%	(19% - 95%)	39%	(14% -88%)

IV - Conclusion

Les domaines vitaux ne montrent pas de différences fondamentales de superficies entre mâles et femelles, si l'on exclue les DV plus importants des mâles célibataires au printemps et les DV des femelles accompagnées d'une nichée en été.

En dehors de ces deux cas de figure, le DV saisonnier est de l'ordre de 15-20 ha en général pour les saisons printanières, estivales et automnales. Les valeurs minimales mesurées pour ces trois saisons sont inférieures à 10 ha et les maximales atteignent une cinquantaine d'ha.

Les DV hivernaux sont plus grands que ceux des autres saisons, de l'ordre de 30-40 ha.

Compte tenu de cet élargissement du DV hivernal, les DV annuels sont du même ordre de grandeur.

Les DV moyens des immatures dans leur premier hiver (mâles et femelles) ou leur premier printemps (mâle uniquement) sont bien plus grands car certains individus ont un comportement erratique avant de se cantonner définitivement (seulement à la fin avril pour certains mâles, décembre dans le cas d'une femelle).

En dehors de l'élargissement du DV hivernal, l'occupation de l'espace change peu d'une saison à l'autre, les DV des saisons successives se recouvrant largement. Un certain glissement des centres d'activité d'une saison à l'autre à l'intérieur du DV annuel est cependant perceptible pour une partie des individus avec le moindre recouvrement des DV de 50% de probabilité de présence.

References :

Bernard-Laurent, A. 1990. Les sites de plumées de perdrix rochassières (*Alectoris graeca saxatilis* X *Alectoris rufa rufa*) dans les Alpes méridionales. - Alauda 58: 157-162.

Boulanger, J.G. & White, G.C. 1990. A comparison of home-range estimators using Monte Carlo simulations. - Journal of Wildlife Management 54: 310-315.

Bonczar, Z. & Swenson, J.E. 1992. Geographical variation in spotting patterns on Hazel Grouse *Bonasa bonasia* primary feathers: consequences for age determination. - Ornis Fennica 69: 193-197.

Brochier, B., Baudoin, B., Chalon, P. & Pastoret, P. 1999. Estimation de l'abondance du renard roux (*Vulpes vulpes*, L.) en Ardenne belge par relevé des mortalités, comptage nocturne et recensement des terriers de mise bas. - Cahiers d'Ethologie 19: 57-74.

Brown, J.L. & Orians, G.H. 1970. Spacing patterns in mobile animals. - Annals Revue of Ecological Systems 1: 239-262.

Burgman, M.A. & Fox, J.C. 2003. Bias in species range estimates from minimum convex polygons: implications for conservation and options for improved planning. - Animal Conservation 6: 19-28.

Bumann, G.B. 2002. Factors influencing predation on ruffed grouse in the Appalachians. MS Thesis, Virginia Tech, Blacksburg, Virginia.

Burt, W.H. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. - Journal of Mammalogy 24: 346-352.

Chautan, M. 1998. Les comptage nocturnes pour le suivi des populations de mammifères sauvages : indices kilométriques ou échantillonnage des distances (distance sampling) ? - Arvicola 29-32.

Gaidar, A.A. 1973. Ringing of *Tetrastes bonasia* L. and its results - Byulleten' Moskovskogo Obshchestva Ispytatelei Prirody, Otdel Biologichskii 78: 120-124 (In Russian with English summary).

Gallerani Lawson, E.J. & Rodgers, A.R. 1997. Differences in home-range size computed in commonly used software programs. - Wildlife Society Bulletin 25: 721-729.

Harris, S., Cresswell, W.J., Forde, F.G., Trewhella, W.J., Woollard, T. & Wray, S. 1990. Home range analysis using radio-tracking data. A review of problems and techniques particularly as applied to the study of mammals. - Mammal Review 20: 97-123.

Hooge, P.N. & Eichenlaub, B. 1997. Animal movement extension to arcview. ver.1.1. Alaska Biological Science Center, U.S. Geological Survey. Anchorage, AK, USA.

Kämpfer-Lauenstein, A. 1995. Home range, habitat selection and dispersal of radio-marked Hazel Grouse in National Park "Bayerischer Wald", Germany - Prelimary results. Proceedings of the International Symposium on Grouse 6, World Pheasant Association, Reading, UK, pp: 77-80.

Lieser, M. 1994. Untersuchung der lebensraumansprüche des Hazelhuhns (*Bonasa bonasia* L. 1758) im Schwarzwald im hinblick auf masnahmen zur arterhatung. (In German with English summary: Habitat requirements of Hazel Grouse (*Bonasa bonasia* L. 1758) in the Black Forest with regard to the species conservation). - Ökologie der Vögel-Ecology of Birds 16: 1-117.

Ménoni, E., Catusse, M. & Novoa, C. 1991. Mortalité par prédation du Grand Tétras (*Tetrao urogallus aquitanicus*) dans les Pyrénées. Résultats d'une enquête - Gibier Faune Sauvage 8: 251-269.

Mohr, C.O. 1947. Table of equivalent populations of North American small mammals. - American Midland Naturalist 37: 223-249.

Montadert, M. 1995. Occupation de l'espace par des mâles de Gélinotte des bois *(Bonasa bonasia*) dans le Doubs (France) - Gibier Faune Sauvage, Game and Wildlife 12: 197-211.

Pfeffer, M.J.J. & Wey, M.G. 1998. Etude gelinotte des bois. Bilan d'activité 1996-1997 APRÉCIAL-VFFS, Colmar, France.

Powell, R.A. 2000. Animal home ranges and territories and home range estimators. In: Boitani, L. & Fuller, T.K. (eds.), Research Techniques in Animal Ecology. Controversies and Consequences. Columbia University Press, New York, pp: 65-110.

Seaman, D.E. & Powell, R.A. 1990. Identifying patterns and intensity of home range use. International Conference on Bear Research and Management pp: 243-249.

Seaman, D.E. & Powell, R.A. 1996. An evaluation of the accuracy of kernel estimators for animal home ranges analysis. - Ecology 77: 2075-2085.

Seaman, D.E., Griffith, B. & Powell, R.A. 1998. KERNELHR: a program for estimating animal home ranges. - Wildlife Society Bulletin 26: 95-100.

Seaman, D.E., Millspaugh, J.J., Kernohan, B.J., Brundige, G.C., Raedeke, K.J. & Gitzen, R.A. 1999. Effects of sample size on kernel home range estimates. - Journal of Wildlife Management 63:

Stahl, P. & Migot, P. 1990. Variabilité et sensibilité d'un indice d'abondance obtenu par comptages nocturnes chez le renard (*Vulpes vulpes*). - Gibier Faune Sauvage 7: 311-323.

Stenman, O. & Helminen, M. 1974. Pyyn ikäluokan määritys siiven perusteela. (In Finnish with English summary: Aging method for hazel grouse (*Tetrastes bonasia*) based on wings). - Suomen Riista 25: 90-96.

Swenson, J.E. 1991. Social organization of hazel grouse and ecological factors influencing it Unpubl. PhD thesis, University of Alberta, Edmonton, Canada

Tornberg, R. 1997. Prey selection of the Goshawk *Accipiter gentilis* during the breeding season: the role of prey profitability and vulnerability. - Ornis Fennica 74: 15-28.

White, G.C. & Garrott, R.A. 1990. Analysis of wildlife radio-tracking data. Academic Press, New York.

Worton, B.J. 1987. A review of models of home range for animal movement. - Ecological Modelling 38: 277-298.

Worton, B.J. 1989. Kernel methods for estimating the utilization distribution in home range studies. - Ecology 70: 164-168.

Worton, B.J. 1996. Modelling radio-tracking data. - Environmental & Ecological Statistics 15-23.

Liste des tableaux des annexes

Le premier chiffre romain renvoie au numéro de chapitre

Tableau An.I-1 : Détail des gélinottes capturées et équipées d'émetteurs entre 1998 et 2001 dans le site d'étude des Monges, communes de Seyne-les-Alpes et Auzet (04).

Tableau An.I-2 : Poids des gélinottes capturées lors des campagnes de captures entre 1998 et 2001 sur le site des Monges (04).

Tableau An.I-3 : Nombre de gélinottes adultes et juvéniles ayant une bande claire de largeur comprise entre 1 et 2 mm sur les deux ailes et aspect de cette bande claire.

Tableau An.I-4 : Nombre de barres sombres sur le vexille externe le la 9ème rémige primaire (P 9) d'une population de Gélinotte des Alpes de Haute Provence.

Tableau An.I-5 : Nombre de barres sombres sur la P 9 différentes entre les deux ailes d'une même Gélinotte adulte ou juvénile dans les Alpes de Haute Provence.

Tableau An.II-1 : Listes des espèces de prédateurs potentiels sur le site d'étude des Monges (04).

Tableau An.II-2 : Nombre de pistes de carnivores notées après une nuit de trace sur 4 km de transect rectiligne à Fissac le 30/03/00 .

Tableau An.II-3 : Contribution brute et relative des différentes espèces de carnivores à l'indice fèces de 2000 à 2002. (En 1999, l'identification spécifique n'a pas été réalisée).

Tableau An.II-4 : Résultats des comptages nocturnes des renards au phare (IKA Renard) (Brochier*, et al.* 1999, Chautan 1998, Stahl & Migot 1990) dans la plaine de Seyne de 1999 à 2003. IKA = Nb. de renards observés au km (longueur du parcours 34 km).

Tableau An.II-5 : Evolution de l'IKA Renard, test des tendances sur la période 1999-2004 et 1999-2003

Tableau An.II-6 : liste des observations d'Autour des palombes au printemps sur le site des Monges entre 1999 et 2001.

Tableau An.III-1 : Composition des types forestiers dans la zone d'étude (6460 ha) (à partir de l'inventaire IFN).

Tableau An.III -2 : Description de la végétation des trois massifs Fissac-Peyronnière, Sansenu et Pinée. Le massif de Fissac-Peyronnière a été préalablement séparé en deux sous-unités.

Tableau An.III-3a : Contribution des variables de végétation à la détermination du type 1 de la classification ascendante hiérarchique.

Tableau An.III-3b : Contribution des variables de végétation à la détermination du type 2 de la classification ascendante hiérarchique.

Tableau An.III-3c : Contribution des variables de végétation à la détermination du type 3 de la classification ascendante hiérarchique.

Tableau An.III-3d : Contribution des variables de végétation à la détermination du type 4 de la classification ascendante hiérarchique.

Tableau An.III-4 : Description de la végétation des deux massifs Risol (25) et Mignovillard (39). Valeurs moyennes des différentes variables.

Tableau An.III-5 : Détail des variables de végétation mesurées dans les relevés.

Tableau An.IV-1 : Comparaison des superficies moyennes des domaines vitaux calculés par les polygones convexes minimums (PC) et la méthode kernel 95 % (K) (nb. d'individus).

Tableau An.IV-2 : Superficie moyenne (ha), ecart-type, minima et maxima des domaines vitaux saisonniers et annuels des gélinottes femelles suivies par télémétrie.
DV-K: domaine vital en ha, calculé avec 95% des pointages par la méthode kernel

Tableau An.IV-3 : Superficie moyenne (ha), ecart-type, minima et maxima des domaines vitaux saisonniers et annuels des gélinottes mâles suivies par télémétrie.
DV-K: domaine vital en ha, calculé avec 95% des pointages par la méthode kernel.

Tableau An.IV-4 : Résultats de l'anova de type III. Taille des domaines vitaux en fonction du sexe, du site, de l'âge, de la saison.

Tableau An.IV-5 : Résultats de l'anova. Taille des domaines vitaux printaniers des mâles en fonction de leur statut social, indépendamment du site et de l'âge.

Tableau An.IV-6 : Recouvrement (en % de l'aire) des domaines vitaux saisonniers successifs de 22 mâles adultes de gélinottes équipées d'émetteurs, calculés par la méthode kernel à 95, 75 et 50% de probabilité de présence.

Tableau An.IV-7 : Recouvrement moyen (min. max.), des domaines vitaux (en % de l'aire) des mâles de gélinottes équipées d'émetteurs, calculés par la méthode kernel 95,75 et 50%, pour chaque paire de saisons successives.

Liste des figures des annexes

Le premier chiffre romain renvoie au numéro de chapitre. Les figures des annexes sont indiquées par le préfixe An devant le numéro de chapitre.

Figure An.I-1 : Représentation schématique du système de piégeage par cages-nasses. A : Vue d'ensemble, B : Détail d'une nasse.

Figure An.I-2 : Schéma de pose du filet de capture. A : ancienne pose, inefficace pour capturer les femelles. B et C : modification de la pose du filet permettant une capture de tous les individus traversant le filet.

Figure An.I-3 : Répartition des poids des gélinottes capturées selon le sexe (âge > 2,5 mois) et l'âge (immature à l'automne âge ≈ 3-4 mois et adultes ou sub-adultes au printemps ≥ 10 mois),
▪ ▪ ▪ ▪ Position de la moyenne.

Figure An.I-4 : Distribution de la largeur de la bande claire sur la P I des ailes de gélinottes adultes et juvéniles dans les Alpes de Haute Provence.

Figure An.I-5 : Distribution des ailes de Gélinottes adultes ou juvéniles selon le critère du nombre de barres sombres de la 9ème rémige primaire dans les Alpes de Haute Provence.

Figure An.II-1 : Variation de l'indice fèces de 1999 à 2002 sur le site des Monges.

Figure An.II-2 : Variation de l'IKA Renard dans la plaine de Seyne de 1999 à 2004.

Figure An.II-3 : Répartition des contacts printaniers d'Autour des palombes sur le site d'étude des Monges de 1999 à 2001.

Figure An.III-1: Présentation de la zone d'étude. ● Localisations des captures de gélinottes
▬ Limite de la zone d'étude Boisements de la zone d'étude.

Figure An.III.-2 : Couverture forestière dans un rayon de 20 km autour de la zone d'étude.
Boisements de la zone d'étude Boisements autour de la zone d'étude

▬ ▬ ▬ Ligne de crête > 2000 m altitude.

Figure An.III-3 : Plaine agricole de Seyne-les-Alpes, vue depuis le massif de Fissac, automne 2003. En arrière plan le massif des Ecrins.

Figure An.III-4 : Village d'Auzet, hiver 2004.

Figure An.III-5 : Vallon d'Auzet, massif de Rechouvenc, été 2004.

Figure An.III-6 : Point de vue depuis Fissac sur les pâtures de Charcherie.

Figure An.III-7 : Point de vue depuis Sansenu sur versant Nord du Clos de Bouc (à droite) et le massif de la Pinée (en arrière plan à gauche), automne 2004.

Figure An.III-8 : Site d'étude des Monges. Localisation des sites de description de la végétation. ▬ Limite de la zone d'étude, ● localisation des captures de gélinotte.

Figure An.III-9a : Répartition des types de végétation dans les 3 massifs forestiers des Monges : Fissac-Peyronnière, Sansenu et Pinée.

Figure An.III-9b : Répartition des essences de la futaie dans les 3 massifs forestiers des Monges : Fissac-Peyronnière, Sansenu et Pinée.

Figure An.III-10 : Distribution relative en % du nombre de pieds, des différentes espèces d'arbustes feuillus (arbustes 1) dans le massif de le Pinée.

Figure An.III-11 :Fréquence d'occurrence dans les relevés de végétation, des différentes espèces d'arbustes 1 du massif de la Pinée.

Figure An.III-12 : Répartition des types de futaie dans le massif de Sansenu.

Figure An.III-13 : Distribution relative en % du nombre de pieds, des différentes espèces d'arbustes feuillus (arbustes 1) dans le massif de Sansenu.

Figure An.III-14 : Fréquence d'occurrence dans les relevés de végétation, des différentes espèces d'arbustes 1 du massif de Sansenu.

Figure An.III-15 a & b : Typologie de la végétation du massif Fissac-Peyronnière.
A : typologie basée sur la composition de la futaie, B : typologie basée sur la classification ascendante hiérarchique.

Fig. An.III-16 : Distribution relative en % du nombre de pieds, des différentes espèces d'arbustes feuillus (arbustes 1) dans le massif de Fissac-Peyronnière.

Figure An-III. 17 : Fréquence d'occurrence dans les relevés de végétation, des différentes espèces d'arbustes 1 du massif de Fissac-Peyronnière.

Figure An.III-18 : Analyse en Composantes Principales des 3 forêts décrites, Pinée, Sansenu, Fissac-Peyronnière. Projection des relevés et des variables sur les 2 premières composantes.

Figure An.III-19 : Massif de Fissac-Peyronnière et Sansenu. Cartographie de l'indice de fermeture et du recouvrement résineux entre 2-7m.

Figure An.III-20 : Massif de Fissac-Peyronnière et Sansenu. Cartographie de l'abondance des petits et gros arbustes feuillus 1.

Figure An.II-21 : Massif de Fissac-Peyronnière et Sansenu. Cartographie des recouvrements herbacés et framboisiers.

Figure An.III-22 : Formation résineuse jeune, pauvre en arbuste feuillu, typique du secteur Sud du massif de Fissac-Peyronnière (type 2).

Figure An.III-23 : Pinède claire à raisin d'ours, à fort recouvrement herbacé, très pauvre en arbuste feuillus (type 1).

Figure An.III-24 : Sapinière claire, massif de Fissac, type 2.

Figure An.III-25 : Futaie mixte. Pinède avec fort pourcentage de hêtre, typique du massif de Sansenu.

Figure An.III-26 : Hêtraie avec quelques résineux en mélange, typique du massif de la Pinée.

Figure An.III-27 : Distribution relative des différentes essences de la futaie (en % du nombre de tiges) dans les massifs du Risol (25) et de Mignovillard (39).

Figure An.III-28 a & b: Distribution relative en % du nombre de pieds, des différentes espèces d'arbustes feuillus (arbustes 1) dans les massifs de Risol (25) et de Mignovillard (39).

Figure An.III-29 : Fréquence d'occurrence des différentes espèces d'arbustes 1 dans les relevés de végétation dans les massifs du Risol (25). et de Mignovillard (39).

Figure An.IV-1 : Régression linéaire entre la superficie (ha) des domaines printaniers des mâles de gélinottes équipés d'émetteurs calculés par la méthode du polygone convexe minimum et celle du polygone kernel à 95%. A : Tous les DV (n = 39), B : seulement les DV < 100 ha, n = 36.

Figure An.IV-2 : Régression linéaire entre la superficie (ha) des domaines annuels des mâles de gélinottes équipés d'émetteurs calculés par la méthode du polygone convexe minimum et celle du polygone kernel à 95%. A : Tous les DV (n = 26), B : seulement les DV < 60 ha, (n = 21).

Figure An.IV-3 : Répartition de la taille des domaines vitaux printaniers des mâles équipés d'émetteurs au printemps (polygone kernel à 95%).

Figure An.IV-4 : Répartition de la taille des domaines vitaux printaniers des femelles équipées d'émetteurs au printemps (polygone kernel à 95%).

Figure An.IV-5 : Exemple d'erratisme printanier de mâles de Gélinotte célibataires suivis par télémétrie. Mâle adulte "Barjot" et mâle "Freesby", immature au printemps 2001, adulte au printemps 2002.

Figure An.IV-6 : Comportement spatial des gélinottes femelles accompagnées d'une nichée suivies par télémétrie. Cas des déplacements de faible amplitude. ☆ Site d'éclatement de la nichée, ◉ Emplacement du nid. ⬠ Domaine vital printanier. ⟶ Déplacement des nichées.

Figure An.IV-7 : Comportement spatial des gélinottes femelles accompagnées d'une nichée suivies par télémétrie. Cas des déplacements de grande amplitude. ☆ Site d'éclatement de la nichée, ◉ Emplacement du nid. ⬠ Domaine vital printanier. ⟶ Déplacement des nichées.

Figure An.IV-8 : Domaines vitaux printaniers et estivaux des gélinottes femelles sans jeunes, équipées d'émetteurs.