

Contribution à l'étude et à la protection des Grands tétras du Jura vaudois

Autor(en): **Dändliker, Gottlieb / Durand, Patrick / Naceur, Najla**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Mémoires de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles**

Band (Jahr): **19 (1991-1999)**

Heft 2: **Le Grand tétras *Tetrao urogallus* : statut et conservation des populations du Jura vaudois**

PDF erstellt am: **05.08.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-260088>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern. Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Contribution à l'étude et à la protection des Grands tétras du Jura vaudois

par

*Gottlieb DÄNDLIKER¹, Patrick DURAND¹, Najla NACEUR²
et Cornelis NEET²*

TABLE DES MATIÈRES

Summary	176
Résumé	176
1. Introduction	177
2. Biologie et écologie du Grand tétras dans le Jura	178
2.1. Généralités sur l'espèce	178
2.1.1. Taille et poids	178
2.1.2. Polygamie et dimorphisme sexuel	178
2.1.3. Démographie	179
2.1.4. Les coqs fous	179
2.1.5. Observation du Grand tétras	180
2.2. Habitats et nourriture	181
2.2.1. Habitats	181
2.2.2. Nourriture	182
2.3. Cycle annuel	182
2.3.1. Parades	182
2.3.2. Nidification	183
2.3.3. Elevage des poussins	183
2.3.4. Estivage-automne	184
2.3.5. Hivernage	184
3. Statut actuel du Grand tétras dans le Jura vaudois	184
3.1. Etude sur le terrain d'un secteur particulier du Jura vaudois	184
3.1.1. Présentation de la zone d'étude	184
3.1.2. Méthodes	186
3.1.3. Résultats et comparaisons avec d'autres études	188
3.1.4. Discussion	191
3.1.5. Conclusions sur la zone d'étude	193

¹ECOTEC Environnement S.A., 5 rue Liotard, CH-1202 Genève.

²Centre de conservation de la faune et de la nature de l'Etat de Vaud. 1, chemin du Marquisat, CH-1025 Saint-Sulpice.

3.2. Synthèse des études sur le Grand tétras dans le Jura vaudois	194
3.2.1. Méthodes	194
3.2.2. Effectifs et distribution actuels dans le Jura vaudois	196
3.2.3. Distribution actuelle du Grand tétras	197
3.2.4. Potentiel de survie à long terme des populations jurassiennes de Grands tétras	200
4. Analyse du déclin	201
4.1. Origines du déclin	201
4.1.1. Evolution historique des populations	201
4.1.2. Modalités du déclin	203
4.2. Causes possibles du déclin	204
4.2.1. Problématique du climat	205
4.2.2. Problématique du milieu	206
4.2.3. Problématique de la prédation	215
4.2.4. Problématique du dérangement	220
4.2.5. Synthèse sur les causes du déclin	227
5. Vers une stratégie de protection de l'espèce	227
5.1. Bilan de la situation actuelle	227
5.2. Délimitation et hiérarchisation des zones de protection	228
5.3. Aperçu du plan d'action proposé	230
5.4. Compatibilité avec la protection d'autres espèces	231
6. Et pour finir	231
Remerciements	232
Bibliographie	232

Summary.—DÄNDLIKER G., DURAND P., NACEUR N. et NEET C., 1996. Contribution to the study and conservation of the capercaillie in the Jura vaudois. *In*: C. NEET, ed. The capercaillie *Tetrao urogallus*: status and conservation of the populations of the Jura vaudois. *Mém. Soc. vaud. Sc. nat.* 19.2: 175-236.

This paper presents the results of a three year study and synthesizes the knowledge on the capercaillie in the Jura vaudois. Some demographic parameters have been evaluated. The observed densities (between 2.2 and 3.5 adults per km²) are comparable to the highest densities in the French Jura. In 1992, 31 to 36 leks and around 150 males were active in the Jura vaudois, which represents almost all the populations of the Swiss Jura and the largest population in Switzerland. With some 400 males and limited gaps between sub-populations, the capercaillie metapopulation of the French and Swiss Jura mountains is likely to be viable. The declines observed since the beginning of the century mainly occurred in peripheral regions and under 1350 m of altitude. Decline is mainly due to the modifications of the habitat and to human disturbance. The conservation of the capercaillie in the Jura vaudois implies that measures shall be taken over a surface of 227 km² and that a strict protection should be effective over 115 km², i.e. about one tenth of the forests of the canton de Vaud.

Keywords: Wildlife management, Conservation, Forestry, Demography, *Tetrao urogallus*, Switzerland.

Résumé.—DÄNDLIKER G., DURAND P., NACEUR N. et NEET C., 1996. Contribution à l'étude et à la protection des Grands tétras du Jura vaudois. *In*: C. NEET, éd. Le Grand tétras *Tetrao urogallus*: statut et conservation des populations du Jura vaudois. *Mém. Soc. vaud. Sc. nat.* 19.2: 175-236.

Cet article présente les résultats d'une étude de trois ans et fait la synthèse des connaissances sur les Grands tétras du Jura vaudois. Quelques caractéristiques démographiques d'une population ont été déterminées. Les densités observées (entre 2.2 et 3.5 adultes par km²) sont comparables aux meilleures densités connues du Jura français. Sur l'ensemble du Jura vaudois, il restait en 1992 31 à 36 places de chant actives avec environ 150 mâles adultes, ce qui représente la quasi totalité des effectifs du Jura suisse et

probablement la principale population du pays. Avec un effectif total d'environ 400 mâles et un espacement relativement faible entre sous-populations, les Grand tétras du Jura franco-suisse forment une métapopulation probablement assez grande pour être considérée comme viable. Les zones les plus affectées par le déclin enregistré depuis le début du siècle sont les régions périphériques et celles d'altitude inférieure à 1350 m. Ce déclin est lié à l'évolution du milieu et à l'augmentation du dérangement. La conservation de la population du Jura vaudois nécessite la mise en action de mesures dans un périmètre d'environ 227 km² et une protection stricte sur environ 115 km² de forêt, soit sur près d'un dixième de la surface forestière du canton.

1. INTRODUCTION

Symbole d'une forêt naturelle, sauvage et mystérieuse, le Grand tétras a de tout temps captivé l'imagination des gens de la montagne. Avant d'être la plus grande espèce d'oiseau terrestre de notre pays ou un bio-indicateur très sensible, le Grand tétras est surtout, pour beaucoup d'amoureux de la nature, le symbole des forces originelles d'un monde sauvage qui a précédé le nôtre...

De toutes les espèces forestières, le Grand tétras est l'une de celles qui a connu le déclin le plus important dans toute son aire de répartition européenne. La problématique de cette espèce n'est pas nouvelle et a fait déjà l'objet de nombreux travaux. Depuis une vingtaine d'années, les études sur la biologie du Grand tétras se sont multipliées partout en Europe et aboutissent maintenant à la mise en place de programmes de protection: Vosges, Jura français, Cévennes (réintroduction), Pyrénées, Forêt-Noire, Bade-Würtemberg, Bavière...

En Suisse, plusieurs recensements nationaux ont été réalisés (GLUTZ VON BLOTZHEIM 1985, MARTI 1986). Les résultats de ces recensements laissent déjà entrevoir, en même temps qu'un recul alarmant, l'importance prioritaire du Jura vaudois pour cette espèce au niveau national. Des contacts ultérieurs entre spécialistes ont confirmé ces données. Alors que l'espèce périssait dans toutes ses aires de distribution marginales, l'urgence d'une étude sur le Jura vaudois s'imposait, d'autant que les projets de développement menaçant les milieux de l'espèce se multiplient.

Cet article présente les résultats d'un mandat confié par le Centre de conservation de la faune et de la nature de l'Etat de Vaud au bureau ECOTEC ENVIRONNEMENT S.A. au printemps 1990. Les objectifs de ce mandat ont été les suivants:

- étude approfondie d'une population de Grands tétras dans un secteur d'étude choisi parmi les meilleures zones du canton;
- compilation des données disponibles et recherches sur l'ensemble du Jura vaudois afin de définir le statut et la distribution actuelle du Grand tétras;
- identification des causes de régression;
- délimitation des zones à Grand tétras avec plusieurs niveaux de sensibilité;
- proposition d'un plan d'action pour la sauvegarde de l'espèce.

L'étude a duré trois ans et a bénéficié de la collaboration de plusieurs dizaines de spécialistes (forestiers, surveillants de faune, chasseurs, observateurs et amateurs), suisses et français, qui ont partagé leurs expériences, leurs observations et souvent aussi leur temps pour participer aux travaux de terrain effectués durant l'étude (relevés de traces, battues, observations sur les places de chant, relevés forestiers, etc.)

En 1993, un rapport détaillé et confidentiel (ECOTEC 1993), comprenant tous les résultats de l'étude et un plan d'action pour la sauvegarde de l'espèce a été remis à la Conservation de la faune et aux responsables nationaux de l'Office Fédéral de l'Environnement, des Forêts et du paysage et de la Station ornithologique suisse de Sempach. La mise en pratique de ce plan d'action a depuis commencé.

Afin de rendre publics les résultats scientifiques de l'étude tout en respectant la confidentialité nécessaire à la sauvegarde de l'espèce et promise aux observateurs ayant accepté de partager leurs connaissances, il a été décidé de publier une version épurée de ce rapport (sans les détails du plan d'action et sans indications géographiques précises) sous la forme du présent article.

2. BIOLOGIE ET ÉCOLOGIE DU GRAND TÉTRAS DANS LE JURA

L'espèce est bien connue et cette brève description ne s'étendra que sur quelques points spécifiques aux populations jurassiennes ou dans la perspective de la protection de l'espèce. Elle se base sur une compilation de la littérature et sur des observations occasionnelles de nombreux observateurs interrogés au cours de l'enquête.

2.1. Généralités sur l'espèce

La population jurassienne du Grand tétras appartient à la sous-espèce *Tetrao urogallus major* Brehm 1831, qui s'étend de l'Europe centrale au sud de la Scandinavie. Elle ne se différencie que faiblement de la sous-espèce type (dos marron un peu plus roux, plus de blanc au ventre, pattes moins emplumées) du nord de la Scandinavie.

2.1.1. Taille et poids

Les mâles pèsent de 3.5 à 5 kg (pour une envergure de 1 m), les femelles de 1.5 à 2 kg (envergure de 80 cm). Les poussins pèsent environ 40 g à la naissance. La variation du poids au cours de l'année est relativement faible. Le poids atteint un maximum en novembre et, si l'hivernage se passe bien, un deuxième pic avant les parades. Durant celles-ci, les mâles perdent environ 250 g de poids corporel.

La taille imposante du Grand tétras en fait la principale espèce d'oiseau du point de vue biomasse dans les forêts du Jura, lorsque l'espèce présente des densités normales (FROCHOT 1970 *in* LECLERCQ 1987a).

2.1.2. Polygamie et dimorphisme sexuel

Le dimorphisme sexuel du Grand tétras est l'un des plus marqué de tous les tétraonidés, voire de tous les oiseaux. Il est étroitement lié au mode de reproduction polygame de l'espèce. La femelle assume seule la nidification et l'élevage des jeunes, alors que les mâles investissent leur effort reproductif dans des parades complexes où ils cherchent à dominer les autres mâles et à

s'accoupler avec autant de femelles que possible. Ces parades prennent place, année après année, sur les mêmes emplacements, appelés ici place de chant.

2.1.3. Démographie¹

Comme la plupart des gallinacés, le Grand tétras est une espèce potentiellement très prolifique:

–les femelles sont sexuellement matures à un an;

–les mâles ne paradedent et ne fécondent des femelles qu'à l'âge de 4 ans. Les observations en captivité ont montré qu'un mâle d'un an pouvait théoriquement féconder une femelle, mais que le comportement de parade était absent (SAUER *in* WEISS 1990);

–les pontes sont de 7.5 œufs en moyenne dans le Jura (Risoux français: LECLERCQ 1987a). Les quelques données disponibles pour la Suisse sont du même ordre de grandeur.

Les échecs de reproduction et la mortalité juvénile sont toutefois très importants et la production de jeunes est faible. Seul environ un quart des poules conduira une nichée, et celle-ci sera progressivement décimée par le mauvais temps et les prédateurs. A la mi-été, les nichées de plus de 3-4 poussins sont rares. La première année de vie, le taux de survie des poussins ne dépasse pas 15-25%, celui des mâles étant plus faible que celui des femelles.

L'espèce ne survit donc que grâce à sa longévité, son taux de survie une fois adulte étant très élevé (dans un milieu favorable). Les observations de coqs sur les places de chant dans le Risoux indiquent un taux de survie de l'ordre de 90% (on connaît des cas de mâles ayant atteint l'âge de 15 ans!). Celui des poules semble un peu moins élevé, de l'ordre de 80% (LECLERCQ 1987a). Cette différence entre sexes contribue à rétablir un sex-ratio équilibré.

La démographie des populations du Jura français se distingue par une faible production de jeunes et un taux de survie élevé des adultes, c'est-à-dire un «turn-over» lent. Ailleurs, la production des jeunes est en général plus importante. Dans les meilleurs cas, en Finlande, la moitié des poules conduisent des nichées, qui sont bien plus grandes en moyenne que dans le Jura. Mais, dans ces régions, la mortalité des adultes est aussi plus élevée: environ 30% chez les mâles adultes (résultats de Norvège, Pyrénées) et la mortalité des femelles est plutôt supérieure.

Ce faible taux de renouvellement doit inciter à la prudence: il ne faut pas attendre que le déclin devienne manifeste dans la population d'adultes pour entreprendre des mesures de protection. En effet, du fait de la longévité des adultes, des individus peuvent se maintenir dans un secteur plusieurs années après que les conditions nécessaires à la reproduction et au maintien de l'espèce aient disparu.

2.1.4. Les coqs fous

On appelle «coqs fous», des mâles de Grand tétras au comportement territorial et paradeur hypertrophié, qui ont perdu toute crainte et vont jusqu'à attaquer

¹Ces données sont basées surtout sur les études réalisées dans le Jura français pendant une douzaine d'années (LECLERCQ 1987a, 1987c, 1988).

les êtres humains passant à proximité (CHAPPATTE *et al.* 1991 décrivent en détail le comportement d'un tel coq du Jura gessien). C'est un phénomène bien connu et des cas ont été signalés régulièrement, aussi dans le Jura vaudois. La cause de cette aberration comportementale n'est pas bien comprise (blessures, maladies ou manque de femelles semblent exclus), mais il est généralement admis que le phénomène est plus fréquent dans une population en déclin. LINDEN et PASANEN (1987) l'attribuent à la fragmentation des milieux favorables et à la réduction des effectifs de mâles qui en résulte sur les places de chant. Peut-être que l'absence d'adversaires conspécifiques amène un mâle dominant à élargir l'image du concurrent potentiel et à rediriger son énergie combative contre tout ce qui bouge.

Il est en tout cas remarquable de constater que si toute une série de cas sont connus dans le nord vaudois, où les populations sont déclinantes (le plus récent étant signalé depuis janvier 1993 au Mont Aubert), des cas similaires dans les secteurs riches et stables du Jura semblent inexistantes ou rarissimes.

2.1.5. Observation du Grand tétras

Le Grand tétras est à la fois rare et discret, ce qui rend son observation directe difficile et complique singulièrement son étude. Le taux de rencontre, pour un observateur très attentif dans un habitat optimal, est de l'ordre de 14.5 individus/100 km à ski de fond tout terrain, de 0.7 individu/100 km en voiture sur les routes forestières (ONC 1981). A pied en tout terrain, un observateur rencontre environ 10-20 individus/100 km, soit une observation toutes les quelques heures (données extrapolées à partir de nos résultats de battues). Dans les milieux où les populations sont plus faibles, ces taux diminuent en conséquence.

En fait, les seules observations directes qu'il est possible de collecter systématiquement se font sur les places de chant: plumes, traces, crottes, coquilles d'œufs, poudrée, traces d'abrouissement. Ces indices de terrain sont bien décrits dans la littérature (par ex. ONC 1981) et nous ne les reprendrons que brièvement ici (Tableau 1).

Tableau 1.—Tableau résumant les principales mensurations du Grand tétras et de la Gelinotte (d'après ONC 1981).

	Grand tétras mâle	Grand tétras femelle	Gelinotte
Longueur de la trace	11-12 cm	7 cm	5 cm
Longueur du pas (en terrain plat)	20 cm	14 cm	10.5 cm
Diamètre des crottes	10-12 mm	7-8 mm	<7 mm
Longueur des crottes d'hiver	50 mm	40 mm	25 mm

2.2. Habitats et nourriture

2.2.1. Habitats

Domaine vital et territorialité

En Norvège, le radio-tracking indique que le domaine vital d'un mâle varie de 10 à 80 ha au printemps, celui de la femelle de 30 à 120 ha (WEGGE et ROLSTAD 1986). Sur l'ensemble de l'année, ce domaine vital est un peu plus grand. La variation dépend de l'homogénéité du milieu et de la présence contiguë de zones d'hivernage (sapins), de zones d'élevage des jeunes (pelouses) et de zones d'estivage (myrtilles). Dans les Pyrénées, où la ségrégation entre l'habitat hivernal (pinèdes) et les habitats à nichées (pelouses subalpines) est très nette, il faut en moyenne 57 ha de forêt (exceptionnellement 34) et au moins 15 ha d'habitat à nichées pour avoir une place de chant, c'est-à-dire la présence régulière d'individus des deux sexes susceptibles de se reproduire (MÉNONI 1991b). Dans le Jura, on estime que le domaine vital varie de 50 à 150 ha par individu. Le comportement territorial de l'espèce se limite à certaines périodes de l'année. Le reste du temps, les domaines vitaux de différents individus se recourent largement.

La plus grande partie de l'année les poules ne sont pas territoriales et montrent même une certaine tendance grégaire (quoique ce fait ait rarement été confirmé dans le Jura). Elles montrent toutefois un comportement territorial marqué juste avant la nidification, ce qui contribue à l'espacement des nids (MÉNONI 1991 a). La majorité des femelles ne visitent qu'une place de chant; elles n'y viennent que brièvement à la période des accouplements. Pour le faire, elles peuvent s'écarter passablement (plus de 2 km) de leur territoire habituel, où elles retourneront nicher (WEGGE et ROLSTAD 1986).

Les mâles sont surtout territoriaux durant les parades, dans le périmètre de la place de chant (les territoires sont alors en général disposés comme des «parts de gâteau», rayonnant à partir du centre de la place de chant). Si les jeunes mâles peuvent visiter plusieurs places au cours de la saison sans pouvoir y parader, les mâles plus âgés se fixent sur une place sur laquelle ils reviendront parader, année après année, avec une obstination remarquable. Durant l'hiver, on observe un certain espacement entre les mâles, ce qui est également un signe de territorialité. Toutefois, des voisins (surtout si ce sont de jeunes mâles) peuvent être tolérés à faible distance (Montadert, comm. pers.).

Dans un milieu homogène, les places de chant sont espacées régulièrement tous les 2 km environ. Il n'est pas clairement défini que la portée du chant soit en relation avec cet espacement. En effet, le chant est difficile à entendre à plus de quelques centaines de mètres pour l'oreille humaine, mais on sait qu'il comporte d'importantes composantes dans les infrasons qui sont peut-être perçus par les Grand tétras sur des distances beaucoup plus longues (MOSS et LOCKIE 1979).

Possibilités migratrices/colonisatrices

Bien que les Grands tétras soient des oiseaux très sédentaires sous nos latitudes, ils sont capables de mouvements non négligeables, en particulier durant

les premières années (dispersion juvénile). Dans le canton de Vaud, on note de temps à autre des observations d'oiseaux loin du Jura. On connaît le cas de femelles observées à Aubonne (Reymond comm. pers.) et à Vevey (GILLIÉRON *in litt.*), de mâles à Morges (COUTURIER et COUTURIER 1980) et à L'Isle (aujourd'hui naturalisé à la Conservation de la faune). Ce sont surtout les femelles qui sont actives dans la colonisation de nouveaux territoires et les échanges génétiques entre les sous-populations, car elles se déplacent beaucoup plus (GLUTZ VON BLOTZHEIM 1985).

Des études norvégiennes (WEGGE et ROLSTAD 1986) ont montré que les mâles ne s'éloignent en moyenne que de 1.4 km de leur lieu de naissance. Les femelles bougent beaucoup plus et vont pondre jusqu'à 12 km de leur lieu de naissance. Elles peuvent parcourir plusieurs km entre les lieux d'hivernage et la place de chant, puis s'éloignent de 0.6 à 6.6 km de la place de chant pour pondre. Si la première nichée échoue et qu'elles font une seconde tentative, celle-ci peut se faire à plusieurs km de la première.

Le radio-tracking indique que les oiseaux sont capables de voler 8 km d'une traite (SCHROTH 1990). Des vols directs de 2 km à travers un vallon ont été observés dans le Jura (DRAGESCO 1990).

2.2.2 Nourriture²

L'hiver, le Grand tétras se nourrit surtout d'aiguilles de sapin, qu'il prélève sur des arbres de toutes tailles. Il est à cette période essentiellement arboricole. Le hêtre et parfois l'épicéa sont aussi consommés.

Au printemps, il consomme des bourgeons de feuillus (en particulier de hêtres) et des jeunes pousses de nombreuses espèces (les aïrelles, au débourrage très précoce, puis les myrtilles, etc.). Il retourne alors progressivement à un mode de vie au sol qu'il va garder toute la belle saison, ne se branchant que pour dormir ou fuir un prédateur.

L'été, la nourriture se fait plus variée et comprend divers végétaux (laïches, épervières, bleuets des montagnes, etc.) et les premières baies (fraises, framboises, myrtilles, etc.). Les poussins nécessitent une part importante de nourriture animale (insectes) pour leur croissance. Les poules emmènent alors volontiers leurs nichées dans les pelouses à graminées. La consommation de fourmis par les oiseaux de tout âge durant la mue estivale a été rapportée dans d'autres massifs.

L'automne, les baies (myrtilles surtout) forment l'essentiel du régime alimentaire. Les graines de mélampyres des bois sont très recherchées à l'arrière-saison.

2.3. Cycle annuel

2.3.1 Parades

A la fin de l'hiver, les mâles se mettent à visiter de plus en plus régulièrement leurs places de chant traditionnelles (appelées aussi places de danse ou de

²Cette brève description s'applique spécifiquement à la situation jurassienne, en se basant essentiellement sur les travaux de SCHATT (1982) et LECLERCQ (1987a, 1988).

parade). L'activité sur ces places commence fin mars - début avril, mais le chant et les parades deviennent vraiment importants durant la deuxième moitié d'avril. Au début, les activités de parade semblent surtout servir à mettre au point une certaine hiérarchie entre les mâles, puis elles attirent les femelles. Celles-ci ne visitent en général ces places que durant une période assez brève, fin avril - première semaine de mai, pendant laquelle ont lieu les accouplements. Après, l'activité diminue fortement. Il semble toutefois que certains mâles restent dans les alentours pour assurer la fécondation d'éventuelles pontes de remplacement (SPIDSØ *et al.* 1985).

2.3.2 Nidification

La femelle commence à pondre quelques jours après les accouplements. L'intervalle entre chaque œuf est d'environ 36 heures en moyenne. La ponte compte 4 à 9 œufs et s'étend sur une quinzaine de jours au maximum. L'incubation dure environ 26-28 jours et commence avec l'avant-dernier œuf.

La nidification commence donc au plus tôt fin avril, mais la plupart des pontes se font en mai. La couvaison commence la deuxième semaine de mai, les premières éclosions ont lieu début juin et se poursuivent jusqu'à la mi-juin. En cas d'échec de la première ponte (suite à des dérangements ou à une prédation), surtout au début de l'incubation, la femelle peut entreprendre une ponte de remplacement, ce qui explique des éclosions encore plus tardives (constatées jusqu'à fin juin).

En Norvège, certaines années, c'est près de la moitié des nichées qui proviennent de pontes de remplacement (SPIDSØ *et al.* 1985).

2.3.3 Elevage des poussins

Les poussins gardent leur duvet les deux premières semaines. A environ 10 jours, ils commencent à voler. Ils atteignent la taille Perdrix-Gélinotte à l'âge de 3 à 5 semaines, celle d'un Tétras-lyre à l'âge de 6 à 9 semaines et ont presque la taille adulte dès la 9^{ème} semaine (fin août-septembre).

La mère conduit les jeunes tout l'été, mais ceux-ci se nourrissent eux-mêmes. Les poussins sont très sensibles aux baisses de température et doivent être souvent réchauffés et/ou protégés des précipitations par leur mère, surtout les deux premières semaines (MARCSTRÖM 1960 *in* GLUTZ VON BLOTZHEIM *et al.* 1973). A 12°C un poussin meurt s'il est éloigné de sa mère plus de 12 min. Le taux d'activité des poussins (mesuré par radio-tracking) varie de 95% par beau temps à 30% en cas de pluie (MENONI 1991c). Une diminution du taux d'activité limite directement la prise de nourriture et donc la croissance.

Au début, la nichée passe la nuit au sol, sous la poule. A l'âge de 5-7 semaines, les jeunes sont thermiquement indépendants et volent suffisamment bien pour passer la nuit sur les arbres (WEISS 1990).

Les insectes jouent un rôle important dans la nourriture des poussins, mais la part végétale domine la part animale de la nourriture dès le premier mois (GLUTZ VON BLOTZHEIM *et al.* 1973).

2.3.4 Estivage-automne

Pour tous les oiseaux, l'été est la période de la mue annuelle, qui diminue provisoirement leur capacité de vol et accroît leurs besoins métaboliques. La mue des mâles s'achève à l'automne et ce n'est qu'en octobre que les mâles retrouvent tout à fait leur capacité de vol (MENONI 1991b).

Les nichées se dispersent à partir du début de l'automne.

On constate parfois un bref retour des activités de parade (appelées alors «chants d'automne») à cette période de l'année. Ce phénomène, caractéristique de plusieurs espèces de tétraonidés (et aussi d'autres oiseaux), est mal connu dans le Jura, où il est signalé occasionnellement (GLAYRE et MAGNENAT 1984, REYMOND 1996).

2.3.5 Hivernage

A la fin de l'automne, les Grand tétras (les poules surtout) retournent à un comportement arboricole. L'espèce entre alors dans une période d'activité très réduite car la nourriture hivernale (basée sur le sapin) n'a qu'une très faible valeur nutritive.

3. STATUT ACTUEL DU GRAND TÉTRAS DANS LE JURA VAUDOIS

3.1 Etude sur le terrain d'un secteur particulier du Jura vaudois

3.1.1 Présentation de la zone d'étude

Pour mieux cerner la problématique du Grand tétras dans le Jura vaudois, un secteur très favorable du canton a été étudié en détail. Il s'agit d'une zone de 40 km², comprise entre les cols de la Givrine et du Mollendruz qui inclut environ 35 km² de biotopes à Grand tétras (à l'exclusion des grands pâturages), à une altitude comprise entre 1250 et plus de 1400 m. La zone d'étude est partiellement limitée par de grands pâturages, mais il existe d'autres sous-populations de Grand tétras à proximité.

Cette zone a fait, par ailleurs, l'objet d'une étude forestière détaillée en collaboration avec les inspecteurs forestiers responsables du massif. Les résultats sont publiés ailleurs (COLEMAN 1993) et sont partiellement résumés ici.

Climat, géologie et phytosociologie

Les forêts de la zone d'étude appartiennent aux étages de végétation montagnard et subalpin. La température moyenne annuelle est comprise entre 2 et 5°C et la période de végétation va de 100 à 135 jours pour les parties les plus élevées et de 135 à 150 jours pour les parties les plus basses. Les précipitations annuelles sont comprises entre 1400 et 1800 mm. Le sous-sol est constitué de calcaires jurassiques (Portlandien, Kimmeridgien, Séquanien) souvent assez durs et de bandes marno-calcaires. Ces roches dures affleurent souvent et les sols sont en général très superficiels (formation de lapiaz). Seules les combes et les bandes marneuses ont des sols plus profonds et plus nutritifs.

Les associations végétales de ces altitudes ont été définies comme se situant à la limite supérieure de la hêtraie à sapin (*Abieti-fagetum*) et dans la hêtraie à érable (*Acero-fagetum*); la pessière (= forêt d'épicéas) naturelle se trouvant confinée aux zones à lapiaz (*Asplenio-picetum*). Suite aux pâturages prolongés qu'elles ont subis historiquement, ces forêts sont actuellement des pessières, avec une petite proportion de sapins, de hêtres (les deux espèces se raréfiant avec l'altitude) et d'érables sycomores. Le sorbier des oiseleurs est l'espèce arbustive principale, avec localement le cytise. Les strates basses des sols superficiels sont en général à caractère acidophile (myrtilles, airelles, mélampyres) alors que dans les sols plus profonds on trouve de la mégaphorbiée (pétasites, adénostyles et cicorbites). Dans les endroits plus ouverts, on trouve la prénanthe pourpre, voire des tapis herbacés.

Structure de la forêt

Les forêts de la zone d'étude du Grand tétras sont des forêts claires, avec des feuillus, surtout dans le sous-bois, et une importante végétation herbacée et éricacée (myrtille) au sol. Le sapin est présent en petit nombre dans les parties climatiquement moins rudes. Ces forêts, tant par leur structure (dégagée, mais avec une structuration favorable du sous-bois) que par leur offre en nourriture (myrtilles, végétation herbacée, insectes dans cette végétation pour l'élevage des jeunes, sapins pour l'hiver) répondent au besoin du Grand tétras tout au long de l'année et constituent un milieu quasi optimal pour l'espèce.

Le recouvrement moyen de diverses strates arborescentes est faible, environ 20% pour la strate arborescente (plus de 7 m de haut), 10-20% pour la strate arbustive supérieure (entre 3 et 7 m de haut) et environ 15% pour la strate arbustive inférieure.

L'essentiel des feuillus est constitué de hêtres dans les forêts du bas de la zone d'étude alors que dans les forêts du haut de la zone, les espèces sont plus équilibrées avec une dominance de l'érable. Les feuillus représentent environ 10 % du recouvrement des strates arborescentes, mais leur importance dans les strates plus basses est nettement plus grande (30% de la strate arbustive supérieure, voire 55% de la strate arbustive inférieure). La régénération de feuillus dans la strate herbeuse est importante. L'importance des feuillus est variable et liée à l'absence de pâturage.

Le sapin est relativement peu commun dans les différentes strates. On compte environ 16 grands sapins à l'hectare. La présence de jeunes pousses de sapin (de moins de 1 m de haut) est extrêmement variable et, comme pour les feuillus, liée à l'absence de pâturage et limitée par l'altitude. L'abroustissement des sapins est omniprésent. Il est spécialement important dans les secteurs où le pâturage des bovins s'ajoute à celui du gibier.

La couverture herbacée au sol est importante et la myrtille est répandue, quoique généralement limitée à des taches de quelques m². La framboise est répandue mais peu abondante.

Les forêts de la zone d'étude ont donc toutes les caractéristiques des excellents milieux à Grand tétras tels qu'ils ont pu être définis dans la littérature (voir par ex. LECLERCQ 1987a et b). L'analyse d'une centaine de placettes dans la zone d'étude selon les critères de la cartographie des milieux à Grand tétras proposée par SCHROTH (1990), reprise par la Station ornithologique de Sempach et régulièrement utilisée en Suisse (MARTI 1992 et comm. pers.)

montre que presque toutes les placettes de la zone d'étude appartiennent à la catégorie 1 optimale (>50% de myrtilles), 2 bonne (>20% de myrtilles) ou 3 suffisante (myrtilles, herbacées).

Gestion forestière

D'une manière générale, à cause de leur situation climatique extrême, la croissance de ces forêts est lente et les grands arbres sont particulièrement âgés (lors du passage du cyclone Viviane en 1991, la plupart des épicéas renversés avaient plus de 250 ans). Le volume sur pied de ces forêts est estimé à 150-300 m³/ha, avec un accroissement de l'ordre de 1-2% par an (2-4 m³/ha).

La gestion sylvicole pratiquée est du type jardinage pied par pied. Toutefois, suite aux perturbations anciennes (pâturage, incendies, chablis), la forêt a encore localement un caractère de futaie régulière (c'est-à-dire d'âge trop uniforme) et la transformation de la forêt en futaie équilibrée n'est pas achevée.

L'exploitation se fait par des interventions (coupes) répétées tous les 10-15 ans sur un secteur donné (voire 20 ans dans les forêts sommitales parcourues). L'objectif de la gestion sylvicole est le maintien de la pessière pour une production d'épicéas de qualité. Les autres espèces (sapin, hêtre, érable, sorbier) sont toutefois conservées voire stimulées pour leur rôle accompagnateur (localement les objectifs sont de 70% d'épicéas, 15% de sapins, 15% de feuillus). L'aménagement sylvo-pastoral, qui a déjà soustrait au parcours du bétail de larges secteurs de forêt, sera poursuivi dans la mesure du possible, car les forêts parcourues ont un rajeunissement insuffisant.

La situation catastrophique du marché du bois fait que la plus grande partie de l'exploitation se fait actuellement à perte. L'exploitation se poursuit afin de maintenir une forêt de qualité dans l'attente d'une amélioration de la situation économique.

Les dessertes forestières, localement assez denses, sont encore jugées insuffisantes dans certains secteurs pour permettre une exploitation optimale, mais leur amélioration n'est pas envisagée dans les conditions économiques actuelles.

3.1.2 Méthodes

Afin de caractériser la population de Grands tétras de la zone d'étude deux méthodes indépendantes ont été utilisées en parallèle:

- les observations sur les places de chant (qui permettent une couverture globale de la zone mais ne donnent des résultats que pour les mâles adultes);
- les battues de comptage (qui ne permettent de procéder que par échantillonnage mais donnent des indications sur la structure de la population estivale).

Une troisième méthode, celle des recensements hivernaux, a dû être abandonnée faute d'un enneigement hivernal suffisant durant la période d'étude.

Observations sur les places de chant

Durant les trois ans d'étude, la plupart des places de chant de la zone d'étude ont été suivies plus ou moins régulièrement par divers observateurs. Les

observations sur les places de chant ont été orientées systématiquement vers le comptage des mâles et les résultats ont été collectés par les surveillants de la faune et le responsable de l'étude. Un effort intensif de prospection a permis de vérifier l'existence d'autres places. Enfin, au printemps 1991, toutes les vieilles places de chant connues, mais considérées comme probablement abandonnées et qui n'avaient plus été observées depuis, ont été à nouveau prospectées afin d'obtenir un recensement intégral.

Les observations ont été faites de manière classique (tente d'affût installée l'après-midi, bivouac, observation matinale). Le nombre de mâles actifs sur une place de chant a été évalué sur la base des observations (visuelles ou auditives, traces) d'une ou de plusieurs matinées de chant. L'expérience montre que ce genre d'estimation, surtout quand elle est conduite depuis un seul point d'observation, ce qui était le cas pour la plupart des places conduit à une estimation minimale du nombre de mâles fréquentant régulièrement la place (Montadert comm. pers.)

Battues de comptage

Il s'agit d'une technique de battue en ligne dont la méthodologie a été mise au point par B. Leclercq et son équipe de spécialistes français de l'Office National de la Chasse (ONC) et de l'Université de Dijon, qui ont adapté aux massifs d'Europe centrale les techniques finlandaises (ONC 1983). Ces battues sont désormais pratiquées annuellement sur certains secteurs français, en particulier dans le massif du Risoux limitrophe. Quinze ans de pratique ont permis de confirmer que les dérangements pour l'espèce sont minimes et les résultats obtenus du plus grand intérêt.

Ces battues sont réalisées en été, vers la mi-juillet, afin de minimiser les perturbations pour les nichées. A cette date, la nourriture est abondante et les Grands tétras ne souffrent alors d'aucun déficit énergétique. De plus, les jeunes sont en général suffisamment grands pour que la nichée ne soit pas désorganisée par la battue (les jeunes sont toutefois encore distinguables des femelles adultes).

Une battue est réalisée par une équipe de 5 à 8 batteurs, espacés de 25 m, qui parcourent méthodiquement une surface de 60 à 130 ha par des allers et retours parallèles, en notant et cartographiant systématiquement tous les tétraonidés rencontrés. La progression des battues se fait de manière irrégulière, avec des interruptions répétées, ce qui favorise les envols et évite que les oiseaux ne piètent hors du secteur de battues sans être remarqués.

La taille de la zone d'étude (plus de 4000 ha) ne permettant pas d'envisager un recensement intégral par battue, nous avons donc échantillonné une dizaine de secteurs dont la surface variait entre 60 et 130 ha. Certaines contraintes topographiques (nécessité de points de repères) et le désir d'avoir une certaine uniformité de gestion (forestière et agricole) à l'intérieur de chaque secteur n'ont pas permis de les choisir de manière complètement aléatoire. Toutefois, ils représentent un échantillonnage significatif de la zone d'étude.

Les battues de comptage ont été répétées annuellement sur les mêmes surfaces. Elles ont été organisées par M. Patrick Deleury, surveillant de faune de la circonscription 1 et M. Bernard Reymond, surveillant de faune de la circonscription 2. Le bureau ECOTEC ENVIRONNEMENT S.A. a collaboré à leur réalisation.

Elles se sont déroulées les 13-15 et 20 juillet 1990, les 12-13 et 19-20 juillet 1991 et les 17-19 et 24 juillet 1992. La météo était ensoleillée tous ces jours, à l'exception de deux jours en 1991 où le temps était couvert (avec une fois 10 minutes de pluie fine). Les jours de mauvais temps, les battues étaient reportées. Jusqu'à trente batteurs par matinée se sont réunis, ce qui permettait d'exécuter jusqu'à 4 battues en parallèle. Les participants ont été sélectionnés parmi des connaisseurs à la compétence reconnue: surveillants de la faune (permanents et auxiliaires), chasseurs, forestiers (ingénieurs, gardes et bûcherons), ornithologues, biologistes et fonctionnaires de l'Office Fédéral de l'Environnement, des Forêts et du Paysage (OFEFP).

Les 10 battues annuelles ont ainsi permis de parcourir entre 900 et 1000 ha de milieux à Grand tétras chaque année. En cumulant les efforts de l'ensemble des participants, cela représente près de 840 heures pour parcourir plus de 1130 km. Ces battues demandent donc un effort et un investissement en hommes et en temps considérables. Toutefois, les faibles densités des Grands tétras nécessitent l'étude de telles surfaces pour obtenir des résultats représentatifs.

3.1.3. Résultats et comparaisons avec d'autres études

Observations sur les places de chant

Pendant la période d'étude (1990-1992), 11 places de chant ont été fréquentées par des mâles durant les parades, mais 3 d'entre elles n'ont été utilisées qu'occasionnellement par des mâles isolés. 8 places sont donc réellement actives, abritant la parade de plusieurs mâles et visitées chaque année par les poules.

La répartition des places de chant est extrêmement régulière. L'espacement moyen entre deux places est d'environ 2.2 km: la place voisine la plus proche est comprise entre 1.7 et 1.9 km (exceptionnellement 1.3 km), la seconde entre 1.9 et 3.0 km. Un tel espacement est caractéristique de l'espèce quand elle bénéficie d'un milieu étendu, favorable et homogène. En Norvège, une étude réalisée sur 46 places indique que la distance moyenne entre deux places voisines est de 2 km, mais les zones comportant une proportion importante de milieux défavorables voient cette distance augmenter (WEGGE et ROLSTAD 1986).

La répartition spatiale des places de chant (fig. 1) montre une disposition plus ou moins linéaire qui ne se dédouble que lorsque le massif forestier dépasse 1.5 km de large. D'autre part, elle indique que tous les emplacements prévisibles sont occupés, à l'exception d'un seul. L'étude de cette exception est intéressante: le seul site inoccupé est situé à proximité de la route du Marchairuz (une importante route de transit) et d'une grande place de pique-nique et de stationnement. Ce biotope ne se distingue pas des sites voisins et est très favorable au Grand tétras. Le dérangement paraît donc la seule explication pour expliquer l'absence de place de chant (constatation confirmée par les battues de comptage, voir ci-dessous).

On compte au total un minimum de 43 mâles réguliers sur les places de chant, chacune d'elles abritant régulièrement 4 à 6 mâles. Sur au moins deux des places, des observations approfondies ont permis de constater la présence

occasionnelle de mâles en nombre supérieur (jusqu'à 10). Ces mâles surnuméraires sont en fait des immatures qui ne se sont pas encore clairement établis sur une place.

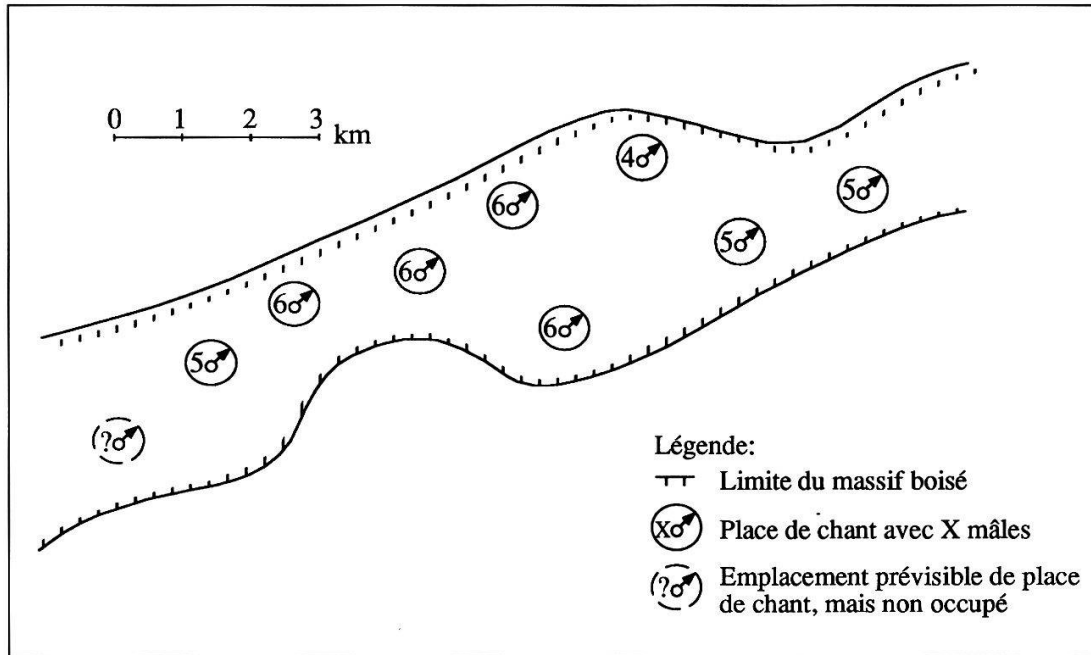


Figure 1.—Répartition spatiale des places de chant dans le secteur d'étude. Total: 8 places et 43 mâles.

Battues de comptage

a.—Adultes et sex-ratio

En 1990, les battues ont permis de dénombrer 32 Grand tétras adultes, dont 16 mâles, 15 femelles et un adulte non-sexé. Cela représente une densité de 3.5 Grand tétras adultes/100 ha, ce qui correspond à une excellente densité, caractéristique des meilleurs secteurs à Grand tétras d'Europe où les valeurs les plus élevées atteignent 5 à 7 individus/100 ha (Leclercq, comm. pers.).

De plus, le sex-ratio était équilibré ($m/f=0.94$). Selon Leclercq (comm. pers.), cela indique une relative stabilité de la population dans les années précédentes. Un surplus de femelles indiquerait une mauvaise reproduction et un déclin de la population tandis qu'un surplus de mâles refléterait le contraire.

Pour comparaison, de 1976 à 1983, les populations du Risoux français déclinaient et le sex-ratio était favorable aux femelles (valeurs de 0.7 à 0.8), alors que par la suite, la population, à nouveau en expansion, avait un surplus de mâles (sex-ratio de 1.5). Ce phénomène s'expliquerait par la plus grande sensibilité des jeunes mâles à de mauvaises conditions météorologiques durant l'été. Les jeunes poussins mâles doivent en effet atteindre une plus grosse taille et nécessitent donc plus de nourriture (27% d'énergie en plus la deuxième semaine de vie, 37% la quatrième semaine selon GLUTZ VON BLOTZHEIM 1985).

Les années suivantes, la situation a évolué défavorablement (tableau 2). Le déclin est entièrement dû à une diminution des femelles: de 20% en 1991, de 42% en 1992. Si la légère diminution de 1991 a pu être mise sur le compte d'une course d'orientation qui a perturbé certains secteurs peu avant les battues, l'évolution constatée en 1992 est inquiétante. Le sex-ratio est devenu largement favorable au mâle, par une disparition apparente des femelles.

Tableau 2.—Adultes de Grand tétras recensés durant les battues de comptage de juillet

Année	Mâles adultes	Femelles adultes	Total adultes (avec non-sexés)	Densité (adultes/100ha)
1990	16	15	32	3.5
1991	14	12	28	2.9
1992	15	7	23	2.3

Plusieurs observateurs ont relevé la faible présence de femelles sur les places de chant en 1992, mais ces observations qui donnent une image assez fiable de l'évolution du nombre de mâles dans la zone d'étude, devraient être beaucoup plus systématiques pour pouvoir donner une indication fiable sur l'évolution des populations de femelles. Les observations fortuites loin des places sont également aléatoires, même si elles semblent confirmer cette diminution des femelles (par ex. PIOTET 1991).

Des battues de comptage de Grands tétras ont également été réalisées dans le Risoux français durant les années 1990-1992. Ce massif est considéré comme l'un des meilleurs secteurs à Grand tétras du Jura français. On constate des densités d'adultes très similaires à celles observées dans la zone d'étude, avec également une régression marquée entre 1990 et 1992. Toutefois le nombre de mâles fluctue beaucoup plus et la diminution du nombre de femelles, dont la densité était déjà nettement inférieure au Risoux en 1990, est moins marquée.

b.—Jeunes

Au total, 20 jeunes provenant de 9 nichées ont été observés en trois ans (taille moyenne des nichées: 2.2 jeunes).

La taille des poussins rencontrés lors des battues est variable. La plupart des jeunes étaient déjà grands (au moins de la taille de la gélinotte, c'est-à-dire âgés d'environ 4-5 semaines, voire plus) et volaient déjà. En 1991, des jeunes de grande taille ont été observés, probablement nés fin-mai ou début juin, ce qui est précoce. Exceptionnellement (1 seule fois), nous avons eu des jeunes de très petite taille, nés probablement vers la fin du mois de juin, ce qui indique une ponte de remplacement très tardive.

Sur les trois ans, nous avons constaté une densité moyenne de 0.7 jeune/100 ha/année. Ces données se basent sur un nombre d'observations très réduit (2 à 4 nichées, totalisant 3 à 9 jeunes, ont été observées par année).

Aussi, une comparaison entre les années serait quelque peu aléatoire. Il n'est par ailleurs pas possible d'établir des corrélations avec les conditions météorologiques ou les populations du Risoux.

Par contre, en cumulant les résultats des différentes années, les chiffres deviennent plus éloquents (tableau 3).

Tableau 3.—Données démographiques obtenues par les battues de comptage 1990-1992.

	Secteur d'étude dans le Jura vaudois	Risoux français (Leclercq comm. pers.)
Densité de jeunes	0.7 jeunes/100ha	
% de femelles avec une nichée	26% (n=34)	16% (n=43)
Taille moyenne des nichées	2.2 jeunes (n=9)	2.4 jeunes (n=7)
Jeunes par femelle observée	0.6 jeunes par femelle	0.4 jeune/femelle

Les taux de reproduction observés en 1990-1992 sont faibles et inférieurs aux résultats de la plupart des autres études similaires. Ainsi, entre 1979 et 1986, le rapport jeune/femelle était de l'ordre de 1 dans le Risoux français, avec 26% de femelles suitées (LECLERCQ 1987a). Dans les Pyrénées, le rapport est de 1, avec jusqu'à 32% des femelles suitées (MENONI 1991b). En Scandinavie, ces valeurs sont encore plus élevées, surtout en Finlande (jusqu'à 1.5 jeunes par poule) qui bénéficie d'un climat plus continental, avec des étés secs favorables au Grand tétras. En Ecosse, la reproduction est très importante (jusqu'à 67% des femelles suitées), ce qui est attribué là-bas aux faibles densités de prédateurs suite à leur persécution systématique par les gardes-chasses (MOSS *in litt.*, Montadert comm. pers.).

3.1.4. Discussion

Démographie

Durant la période 1976-1986, LECLERCQ enregistrait une reproduction nettement meilleure dans le Risoux français (1987a, voir ci-dessus). Pourtant, il était arrivé à la conclusion, sur la base des taux de mortalité observés et calculés, que l'évolution des populations du Risoux français ne pouvait guère s'expliquer que par des immigrations. Les taux de mortalité utilisés dans ses calculs sont de l'ordre de 80% pour les jeunes la première année, de 20% pour les femelles (et les mâles subadultes) et de 10% pour les mâles sur les places de chant.

Les taux de mortalité dans la zone d'étude sont probablement similaires à ceux du Risoux et les faibles taux de reproduction observés de 1990 à 1992 ne suffisent donc probablement pas à assurer le maintien de la population.

Il faut toutefois relever que le succès de la reproduction et les taux de mortalité sont extrêmement variables d'une année à l'autre chez les tétraonidés. Aussi, la période de trois ans est-elle trop courte pour être représentative de cette variabilité, compte-tenu des variations des facteurs météorologiques. La démographie caractéristique des populations des Grand tétras, avec son «turn-over» très lent, permet en effet à ces dernières de subir plusieurs années de

mauvaise reproduction (conditions météorologiques défavorables) qu'elles compenseront les années favorables, qui peuvent être espacées de 3 à 5 ans (LECLERCQ 1987a).

A l'âge adulte, la femelle de Grand tétras est plus vulnérable que le mâle (lors de la couvaison et de l'élevage des jeunes en particulier). Une mortalité accrue des nichées qui affecterait de la même manière jeunes mâles et femelles (par exemple par prédation sur les pontes) se refléterait plus rapidement sur la population femelle. Le recul du nombre de femelles pourrait donc s'expliquer par une mauvaise reproduction entraînant une diminution de la production de poussins.

Les facteurs météorologiques ont un impact considérable sur la survie du Grand tétras, en particulier les précipitations de juin, qui affectent les premières semaines de vie des poussins, quand ils sont le plus fragiles. Les mesures de précipitations effectuées à la station de la Dôle, située à quelques km, et aimablement transmises par l'Institut Suisse de Météorologie montrent que:

–la moyenne des précipitations (sur les 6 dernières années) pour le mois de juin est d'environ 165 mm;

–les deux années précédant le début des battues (1988 et 1989, où les précipitations de juin ne représentaient que 34-41% de la moyenne) ont été très favorables;

–les trois années d'étude (1990-1992) ont été très pluvieuses en juin (138 à 177% de la moyenne).

Les conditions météorologiques ont donc été très défavorables durant les trois années de battues, avec des précipitations en juin particulièrement élevées. Les faibles taux de reproduction enregistrés tant dans le Risoux que dans la zone d'étude durant ces années sont certainement dus en partie à ces précipitations importantes.

Les conditions météorologiques défavorables ne sont toutefois pas une explication satisfaisante pour expliquer la diminution du nombre de femelles de 1991 à 1993, car elles affectent plus fortement les poussins mâles que les poussins femelles. Le sanglier, qui a eu une expansion massive dans la zone d'étude ces dernières années et dont l'effet néfaste sur les pontes a été démontré dans la littérature (voir chapitre 4.2.3), pourrait aussi être responsable de cette évolution. Celle-ci pourrait toutefois également s'expliquer par une mortalité accrue des femelles adultes, ou encore correspondre à des variations aléatoires dues aux méthodes de recensement.

Répartition dans et entre les secteurs: influence du milieu et du dérangement

La comparaison entre secteurs est rendue difficile par le manque de données et nécessite de cumuler les résultats sur trois ans.

Deux des dix secteurs sont particulièrement peu fréquentés. L'un est une forêt de pente sombre et fortement pâturée jusqu'à récemment. Le biotope défavorable peut donc expliquer en partie la faible densité d'oiseaux. L'autre secteur est plus intéressant. Malgré un milieu à priori très favorable, ce secteur est curieusement dépourvu de place de chant (cf. résultats des observations sur les places de chant) et les Grands tétras y sont rares. Cette faible fréquentation ne peut guère s'expliquer que par la proximité d'une route très fréquentée et du fort dérangement qui en résulte. Par ailleurs, on constate que les rares Grand tétras qui ont été observés se situent dans les secteurs les plus élevés et

les plus éloignés du parking (toujours à plus d'un km), ce qui confirme l'influence du dérangement humain dans le secteur.

A l'opposé, les meilleurs secteurs sont ceux du haut du massif, qui sont aussi les moins dérangés.

La superposition des résultats obtenus sur les trois années permet aussi de mettre en évidence certaines préférences des Grand tétras quant à leur milieu:

—dans l'un des secteurs, les chablis d'il y a quelques années ont provoqué une forte repousse du hêtre en sous-bois. Les Grand tétras sont complètement absents de ces secteurs. Ce constat confirme l'effet négatif de cette évolution de la végétation. Cette évolution a également été constatée à beaucoup plus grande échelle dans les forêts du Risoux où elle est considérée comme un des principaux facteurs responsables du recul du Grand tétras de ces forêts (REYMOND 1996, Groupe Tétras, comm. pers.);

—dans deux autres secteurs, on note que la majorité des observations, en particulier l'observation quasi annuelle de nichées, sont faites dans les secteurs les plus ensoleillés, les plus ouverts et les plus reculés de la forêt. Une des zones ouvertes abritait une nichée deux années sur trois. Ces caractéristiques des milieux à nichée sont d'ailleurs bien connues et se sont vérifiées pour toutes les autres nichées observées dans le secteur;

—dans deux secteurs pâturés avec des intensités variables, on constate une tendance très nette des Grand tétras à éviter les forêts ou pré-bois trop pâturés, avec concentration dans le massif à ban et dans les secteurs les plus accidentés (et donc les moins fréquentés par le bétail).

Enfin, la comparaison des résultats entre les différentes années permet de relever un autre fait intéressant. En 1991, un championnat de course d'orientation s'est déroulé partiellement dans notre zone d'étude, à notre insu, quelques jours avant les battues. Bien que les nombres ne soient pas statistiquement significatifs, il convient de relever que les trois secteurs parcourus par la course sont ceux où le nombre de Grand tétras observés était le plus faible par rapport à 1990 et 1992, ce qui illustre l'impact de telles manifestations.

Estimation de la population de la zone d'étude

L'ensemble du massif étudié comprend environ 35 km² de biotopes à Grand tétras. Par extrapolation des résultats de battues, on obtient un effectif relativement stable d'environ 50 mâles pour cette zone, alors que les femelles auraient fluctué entre une soixantaine en 1990 et environ 25 deux ans après. La zone produirait au moins une dizaine de nichées par an, dont environ 25 jeunes survivraient jusqu'à la mi-juillet.

Les observations sur les places de chant permettent de confirmer cette extrapolation pour les estimations de mâles: on trouve 8 places de chant sur la zone d'étude, sur lesquelles la présence régulière d'au moins 43 mâles a été constatée pour ces dernières années (somme qui ne comprend pas les jeunes mâles non fixés, ne paradant pas régulièrement).

Evaluation de l'intérêt des battues

Grâce à un engagement considérable des surveillants permanents et auxiliaires de la Conservation de la faune et de nombreux volontaires, notre important

programme de battues a pu se dérouler sans heurts et dans son intégralité pendant les trois années d'étude. Il a permis de récolter pour la première fois en Suisse des données démographiques sur une population de Grand tétras autrement que par les traditionnelles observations sur les places de chant. Si trois ans de suivi ne permettent pas de se prononcer sur l'évolution de la population, ils donnent un bon aperçu de son état actuel.

Les résultats obtenus confirment un certain nombre d'influences négatives sur la distribution du Grand tétras, en particulier l'effet du dérangement du public et de la fermeture du sous-bois par le hêtre. Ces influences devront être prises en compte dans le cadre de la gestion de l'espèce sur l'ensemble du Jura.

Il serait intéressant à terme de répéter ces battues afin de continuer à suivre l'évolution de cette population et, en particulier, de compléter les indications sur les taux de reproduction et vérifier l'évolution du sex-ratio.

3.1.5 Conclusions sur la zone d'étude

Les résultats des deux techniques de recensement (observations sur les places de chant et battues estivales) confirment la présence d'une population exceptionnelle de Grands tétras dans le Jura vaudois. La zone d'étude abrite à elle seule le tiers des effectifs vaudois. Toutefois, même si les densités actuelles, qui sont probablement proches de l'optimum, se maintiennent dans la zone étudiée, la population totale reste relativement peu importante (moins de 100 adultes), ce qui est insuffisant pour garantir une survie à long terme (NEET 1996). Cette survie dans le Jura nécessite la présence de bonnes populations également dans les massifs voisins. L'ensemble des massifs concernés, qui s'étendent bien au-delà du secteur d'étude, est actuellement le bastion de l'espèce dans le canton et mérite d'être placé en tête de liste des priorités au niveau de la protection.

Les premières indications démographiques indiquent que la situation n'est pas optimale au niveau de la reproduction. Les taux observés n'assureront probablement que difficilement le maintien de l'espèce à long terme. Hormis les variations des conditions météorologiques, le dérangement est probablement le principal facteur négatif dans le secteur. C'est donc particulièrement au niveau du dérangement qu'il faudra agir dans cette zone dont l'analyse du milieu montre qu'elle correspond très bien aux besoins de l'espèce.

3.2. Synthèse des études sur le Grand tétras dans le Jura vaudois

3.2.1. Méthodes

Notre étude s'est efforcée:

- de réunir, compiler et synthétiser toutes les données disponibles disséminées chez les observateurs;

- de les compléter par une série d'investigations ciblées sur les questions auxquelles les observations occasionnelles ne permettent pas de répondre.

Une très grande partie de la littérature disponible sur le Grand tétras a été consultée, à la fois pour essayer de retracer l'histoire de l'évolution des populations et les causes du déclin.

Recherche et compilation des données

La collaboration avec les observateurs amateurs, qui se pratique pour de nombreuses espèces à protéger, rencontre un problème particulier dans le cas du Grand tétras. De nombreux observateurs gardent jalousement leurs connaissances. Plusieurs autres inventaires à grande échelle se sont heurtés à cet obstacle et n'ont pu être aussi complets que souhaité. Cette prudence est compréhensible si on considère qu'actuellement, le nombre d'admirateurs de grands coqs a largement dépassé celui des coqs eux-mêmes...

Au cours de l'étude, nous avons multiplié les discussions avec les ornithologues, les chasseurs et les surveillants de faune, les forestiers et les bûcherons, les biologistes spécialisés (avec en particulier de nombreux contacts avec des collègues français), etc. La collaboration avec le corps forestier a été renforcée par le suivi commun d'un travail de recherche d'une stagiaire ingénieur-forestier qui a analysé des biotopes à Grand tétras (COLEMAN 1993).

Les informations obtenues sont de deux types:

–des observations ponctuelles ou des indices de présence (crottes, plumes). Ces éléments renseignent essentiellement sur la distribution de l'espèce et son maintien dans certaines zones;

–des observations sur les places de chant. Ces informations, bien plus difficiles à obtenir, permettent en général une appréciation quantitative. Elles donnent souvent aussi des éléments sur l'évolution temporelle de la population locale et ont donc fait l'objet d'une attention toute particulière.

Les données sur les places de chant sont particulièrement affectées par le phénomène de discrétion et de confidentialité décrit plus haut. Mais une collaboration étroite et efficace s'est mise en place et nous avons pu analyser la masse de données accumulées depuis près de 15 ans par le «Groupe Tétras» animé par M. Bernard Reymond, surveillant de la faune de la circonscription 2. Ce travail a été complété par une recherche systématique de places de chant dans des massifs moins bien suivis.

En cours d'étude, la collaboration d'autres observateurs (mais pas de tous!) a été obtenue progressivement. D'une manière générale, les observateurs étaient d'autant plus disposés à communiquer leurs résultats qu'ils étaient convaincus que les résultats de notre étude étaient déjà très complets. Actuellement, nos connaissances concernent la quasi-totalité des places encore actives sur le canton.

Les données obtenues sur les places de chant concernent essentiellement les mâles adultes qui y paradent. Le nombre de mâles présents sur les places de chant reflète les événements (mortalité, perturbation, succès de reproduction) subis les années précédentes par la population. L'analyse de ces observations ne peut être corrélée à la valeur actuelle du milieu aussi directement que pour les battues de comptage (les mâles peuvent survivre de nombreuses années à une dégradation du milieu), mais elle donne une bonne idée de l'état de la population et, parfois, de son évolution récente.

L'interprétation des informations obtenues comporte plusieurs difficultés, liées au mode de récolte de ces données:

–de nombreux observateurs recherchent surtout à avoir de bonnes vues (ou de bons clichés) d'un ou de deux mâles sur les places de chant, tandis que l'intérêt principal de l'étude réside dans l'évaluation du nombre total de mâles participant aux parades. Si la place est seulement observée depuis un seul

poste (comme c'est généralement le cas), cette évaluation est alors certainement sous-évaluée, en particulier dans les grandes places (Montadert, comm. pers.). Idéalement, l'observation directe doit être complétée par une observation attentive des traces sur la neige. Malheureusement, si la neige était régulière et abondante jusqu'en 1988, une série d'hivers peu enneigés ont été enregistrés après;

–toutes les places de chant ne sont pas bien localisées géographiquement. Il existe plusieurs localités où des mâles chanteurs sont présents, mais changent continuellement de place. Des observations ponctuelles tendent alors à sous-estimer le nombre de mâles présents. Ce phénomène est signalé ailleurs, comme dans le Risoux français où actuellement une proportion importante des mâles adultes n'apparaissent pas régulièrement sur les places de chant bien localisées;

–en plus des mâles réguliers, les places de chant sont visitées occasionnellement par des mâles immatures (souvent bien reconnaissables à leur silhouette plus fine), qui sont comptés seulement à certaines occasions par les observateurs.

Ces aléas méthodologiques limitent la précision des résultats obtenus. Toutefois, la prospection quasi exhaustive des places de chant d'un massif permet une bonne évaluation de sa population de Grands Tétrás, comme nous l'avons vérifié pour le secteur d'étude intensive (voir chapitre 3.1). Cette compilation des résultats des observations sur les places de chant a servi de base à l'estimation des populations actuelles (exprimées en mâles adultes), en corrigeant autant que possible les aléas méthodologiques décrits ci-dessus avec les observations effectuées durant le reste de l'année.

Cartographie et analyse des massifs forestiers à Grand tétras

L'analyse des photos aériennes des forêts du Jura vaudois et les informations récoltées auprès des observateurs ont permis de distinguer les massifs forestiers susceptibles d'abriter encore des populations de Grands tétras. Tous ces massifs ont été visités durant les mois d'août et de septembre 1992.

Les visites sur le terrain ont pour objectif d'émettre un diagnostic sur la valeur d'un massif en termes de capacité d'accueil pour le Grand tétras. Les critères de structure de la végétation sont primordiaux dans ce diagnostic : ouverture du milieu, recouvrement des herbacées-myrtilles-framboises, présence de sapins. Ces critères sont utilisés tant à l'échelle d'une parcelle (quelques ha) qu'à l'échelle du massif forestier (quelques centaines à plusieurs milliers d'hectares). Ceci permet d'aborder le problème de la capacité d'accueil à l'échelle de la sous-population:

–compte tenu de la superficie totale et de la distribution des milieux favorables, combien d'individus cette forêt peut-elle abriter?

–l'espèce peut-elle boucler toutes les étapes de son cycle biologique: hivernage, estivage, reproduction?

Les différents types d'utilisation humaine du milieu sont également notés: pâturage, sylviculture, tourisme. Enfin, le massif forestier est replacé dans un ensemble plus vaste, pour rendre compte de son degré d'isolement par rapport aux autres secteurs habités par l'espèce.

Cette approche a permis de cerner les potentialités des milieux et les problèmes de protection (gestion forestière et dérangement) qui se posent pour

chaque secteur. Elle sert de base à la délimitation des secteurs de protection (périmètres et sanctuaires à Grand tétras, voir chapitre 5). Pour les massifs moins suivis, elle a aussi permis de compléter les connaissances sur la distribution du Grand tétras par l'observation d'indices de présence de l'espèce.

3.2.2. Effectifs et distribution actuels dans le Jura vaudois

Effectifs

L'enquête a permis de réunir des données sur plus de 60 places de chant, dont 31 à 36 étaient encore utilisées en 1992. Ces informations ont été complétées par des observations dans des secteurs où des places ne sont plus fréquentées mais où des mâles sont encore observés. Sur cette base, une estimation des effectifs a pu être faite pour chaque massif du Jura vaudois. Au total, on compte au moins 111 mâles sur les places de chant connues et les effectifs du Jura vaudois sont estimés à près de 150 mâles. Le nombre moyen de mâles par place de chant est d'environ 3 et il existe au moins 11 places abritant plus de 5 mâles.

L'enquête et les recherches de terrain ont permis de cartographier les zones intensément fréquentées par les Grands tétras, pour lesquelles un statut de sanctuaire est proposé. Dans ces sanctuaires, la densité moyenne varie entre 0.9 et 2.4 mâles/km², avec une moyenne de 1.3 mâles/km².

Distribution

La population du Jura vaudois se répartit en trois grands noyaux de population (voir fig. 3, p. 230):

–les massifs entre la Givrine et le Mollendruz, qui abritent environ la moitié des effectifs vaudois;

–le Risoux, en particulier le Grand Risoux, qui prolonge une importante population française allant du Risoux français au Mont d'Or (effectif total franco-suisse comparable au secteur Givrine-Mollendruz);

–la région Chasseron-Mont Aubert qui constitue le noyau de population le plus nordique du Jura (après l'effondrement des populations du canton de Neuchâtel, du Doubs, du Jura bernois, etc.).

Le reste de la population se répartit dans des secteurs moins importants, n'abritant que quelques mâles:

–la Dôle, qui forme une petite extrémité suisse à une importante population française du département de l'Ain;

–le Suchet et ses environs;

–la région des Aiguilles de Baulmes (prolongé par la forêt de Jougnes en France).

Enfin, quelques secteurs, comme la Dent-de-Vaulion et les tourbières de la Vraconnaz, ont encore des possibilités d'accueil mais ne semblent plus abriter de populations résidentes.

La quasi-totalité de l'aire de répartition se situe aujourd'hui au-dessus de 1200 m. Elle se limite donc à la partie supérieure de la végétation montagnarde et de l'étage de végétation subalpine. Sa répartition se superpose bien aux zones «rude» et «très rude» (de l'étage montagnard) et «assez froid et très

froid» (de l'étage subalpin), au sens des cartes climatologiques (par exemple carte des niveaux thermiques du canton de Vaud de SCHREIBER 1964).

Les altitudes plus basses ne sont fréquentées que dans des zones pentues à proximité immédiate de zones à Grand tétras plus élevées. Presque toutes les zones densément peuplées proposées comme sanctuaire se trouvent au-dessus de 1300 m d'altitude; c'est dans le Risoux et dans le secteur du Mont Aubert-Chasseron que se trouvent les zones les plus basses régulièrement fréquentées.

3.2.3. Distribution actuelle du Grand tétras

Distribution vaudoise

Dans le passé, les Préalpes vaudoises (Pays d'Enhaut en particulier) abritaient des populations non négligeables, mais elles ont subi un déclin rapide et total. Aujourd'hui, l'espèce y est très rare (MORIER-GENOUD *in litt.* et comm. pers.). Dans les Préalpes fribourgeoises, la situation est similaire et là aussi la menace d'extinction totale est sérieuse (ECONAT 1994). Comme ailleurs, cette évolution est due à une combinaison de facteurs défavorables, mais l'évolution des forêts et des pratiques sylviculturales a joué un rôle déterminant (MORIER-GENOUD *et al.* 1990). Des mesures sylvicoles visant à rétablir des milieux favorables et à favoriser le retour du Grand tétras dans les Préalpes vaudoises sont toutefois en préparation (Morier-Genoud comm. pers.).

Aujourd'hui, les Grands tétras du canton de Vaud ne survivent donc quasiment que dans la chaîne jurassienne.

Distribution en France voisine

Grâce aux efforts importants entrepris en France voisine (départements de l'Ain, du Jura et du Doubs) pour la sauvegarde de l'espèce, la répartition du Grand tétras y est assez bien connue. Il s'agit de populations adjacentes aux populations vaudoises, avec lesquelles de nombreux échanges ont sûrement lieu.

Dans plusieurs cas, il s'agit des mêmes massifs qui sont divisés par la frontière:

- Mont Jura français-La Dôle,
- Risoux français-Grand et Petit Risoux suisse-Mont d'Or français,
- Forêt de Jougues (France)-secteur des Aiguilles de Baulmes

Plus généralement, toutes les populations jurassiennes forment encore une *métapopulation* au sein de laquelle ont lieu des échanges génétiques. L'importance de ces échanges a été mise en évidence dans le Risoux français, lorsqu'après une série de mauvaises années pour la reproduction, le maintien des effectifs ne pouvait s'expliquer que par une immigration venant des populations suisses voisines (LECLERCQ 1987a).

L'espèce a fortement régressé, en particulier dans les massifs moins élevés à l'ouest et au nord, où elle a souvent complètement disparu. Selon COUTURIER et COUTURIER (1980), l'aire de distribution (plus exactement la surface des communes où le Grand tétras est présent) couvrait encore près de 5000 km² dans le Jura français en 1960. Elle a régressé de plus de 60% et ne couvre plus guère que 1900 km² en 1991 (CATUSSE *et al.* 1992). L'essentiel des populations se cantonne maintenant dans le Haut-Jura (sur les plis les plus élevés) et

la population peut être estimée à environ 200-250 mâles (450 adultes selon CATUSSE *et al.* 1992).

Distribution dans le reste du Jura suisse

Il ne reste actuellement que de toutes petites populations échelonnées vers le nord. La fonction de relais de chacune d'elles est très importante pour la suivante, car du côté français l'espèce a quasiment disparu à ces latitudes.

La situation du Grand tétras dans le canton de Neuchâtel est bien plus mauvaise que dans le canton de Vaud. Le déclin s'est fait de manière très régulière: près de 60 mâles en 1970, environ 50 en 1975, 35 en 1980, 20 en 1987, moins de 10 mâles en 1992 (Gehring comm. pers.). Sur les 12 places de chant connues en 1975, une seule est encore utilisée et sa fréquentation a fortement baissé (il ne reste que 4-5 mâles, Gehring comm. pers. et LSPN *in litt.*). Il reste quelques populations résiduelles, au sud et à l'ouest de la Brévine ainsi qu'à la montagne de Boudry (Montadert comm. pers., Rapin comm. pers.), alors que l'est du canton semble totalement déserté. Face à cette situation alarmante, le canton de Neuchâtel a mandaté la station de Sempach pour une expertise sur la situation afin d'établir des mesures pour enrayer ce déclin.

Plus au nord, la situation n'est pas meilleure. Au Chasseral (Jura bernois) par exemple, la quasi-totalité des places de chant est abandonnée et il reste tout au plus quelques mâles isolés. Il en est de même dans tous les autres massifs du Jura (où il ne semble rester plus qu'un coq fou, Ioset comm. pers.) et du Jura bernois (quelques individus, Ioset et Fallot comm. pers.).

En résumé, on constate donc qu'au nord du canton de Vaud, le recul de l'espèce, entamé depuis plus de vingt ans avec le recul puis la disparition de l'espèce du Jura bâlois et soleurois, se poursuit avec une fragmentation, une diminution et une extinction progressives des populations du Jura, du Jura bernois et de Neuchâtel. Comme le même phénomène a eu lieu en France voisine, les populations du nord vaudois constituent aujourd'hui le bastion le plus avancé de l'espèce en direction du nord de son aire de distribution.

Sans le maintien d'une population importante dans le nord vaudois, il apparaîtrait improbable que les populations des cantons situés plus au nord puissent se reconstituer, ou même se maintenir, quels que soient les efforts de sauvegarde entrepris sur place.

Distribution dans le reste de la Suisse

Le Grand tétras se maintient dans une longue bande du nord des Alpes allant de la Gruyère fribourgeoise à l'Oberland bernois, aux Alpes schwytzoises puis saint-galloises et appenzelloises, ainsi que dans quelques vallées alpines des Grisons. Partout ces populations ont subi une diminution importante et se retrouvent morcelées, appauvries et souvent proches de l'extinction. Du fait de cette régression, les populations subsistantes sont souvent mal connues et les spécialistes hésitent à se prononcer sur leurs effectifs (Marti comm. pers.). La population des Alpes est très certainement inférieure à 300 individus, voire inférieure à 200. Les Grisons constituent, avec le canton de Vaud, le dernier refuge de l'espèce en Suisse. La population de la vallée de l'Engadine, qui est la plus importante du canton, est estimée à une centaine de mâles (BADILATTI 1992). Ailleurs, les effectifs cantonaux de Grands tétras ne dépassent pas quelques dizaines d'individus.

Distribution dans le reste de l'Europe centrale

L'espèce connaît des problèmes importants dans toute l'Europe centrale. Les populations vosgiennes ne sont plus que résiduelles. En Allemagne, les Grands tétras ont quasiment disparu de la Forêt-Noire et les populations de Bavière sont en déclin. En Autriche, la situation paraît meilleure (LECLERCQ *et al.* 1992).

Synthèse

Sur la base des résultats réunis dans cette étude, la population totale du Jura (France et Suisse) peut être estimée à quelques 400 mâles (dont 160 en Suisse) et celle du reste de la Suisse à moins, voire nettement moins de 300 mâles. Le canton de Vaud abrite donc la quasi-totalité des effectifs de Grands tétras du Jura suisse, 40% de la population de tout le Jura et au moins le tiers, peut-être la moitié des effectifs suisses de l'espèce.

Le nombre moyen de mâles observés sur les places de chant dans le Jura vaudois (3 mâles par place) et le maintien de grandes places de chant doivent également être considérés comme exceptionnels pour la Suisse. Durant la période 1968-71, alors que le Grand tétras se portait nettement mieux que maintenant en Suisse, GLUTZ VON BLOTZHEIM *et al.* (1973) ne trouvait qu'une moyenne de 1.6 coqs par place de chant ! Même si ce résultat est certainement sous-estimé et incomplet, il reste intéressant. En 1985, avec des résultats plus complets, MARTI (1986) estime la moyenne suisse à 1.8-2.6 mâles par place. En Engadine, qui abrite actuellement la meilleure population de Grand tétras des Alpes suisses, on ne connaît pas actuellement de places de chant de plus de 3 mâles (BADILATTI 1992).

En Forêt-Noire, en Allemagne, on comptait une moyenne de 3.6 coqs par place sur 134 places, avec la moitié des places occupées seulement par 1-2 coqs vers 1970; en 1988, il restait moins de 3 mâles par place (SUCHANT *in* WEISS 1990, GLUTZ VON BLOTZHEIM 1985).

Toutefois l'enquête a aussi montré que la population du Jura vaudois présente des signes de déclin dans la plupart des secteurs. Si la population du Jura vaudois est donc à l'heure actuelle d'une importance exceptionnelle dans le contexte régional supranational, elle est néanmoins aussi menacée.

3.2.4. Potentiel de survie à long terme des populations jurassiennes de Grands tétras

Etat de la métapopulation

Les populations de Grand tétras résidant dans différents massifs montagneux d'Europe centrale sont vraisemblablement plus ou moins isolées les unes des autres. Par contre, à l'échelle de la chaîne montagneuse du Jura, il existe une structure en métapopulation (au sens de ROLSTAD 1991), constituée de sous-populations locales, séparées par des vallées et des zones d'importante activité humaine, mais avec des échanges plus ou moins réguliers entre elles. Les effectifs de cette métapopulation jurassienne, estimée à environ 400 mâles adultes, peuvent être considérés comme suffisamment grands pour limiter les risques génétiques à long terme pour la population (NEET 1996).

Le maintien des échanges entre ces sous-populations est toutefois essentiel pour la survie de la métapopulation. Une fragmentation de celle-ci en petites populations isolées condamnerait l'espèce à long terme. Au hasard des fluctuations de population, on assisterait alors à des extinctions locales qui ne seraient plus compensées par des immigrations de populations voisines les années de bonne reproduction. Le Grand tétras, en raison de ses mœurs sédentaires et de sa reproduction relativement irrégulière, est sensible à ce phénomène.

Sur la base des expériences faites en Europe centrale, les espacements maximaux entre les sous-populations permettant de former une métapopulation fonctionnelle peuvent être estimés à 10-20 km.

LECLERCQ (1987 a) considère en effet des populations espacées de 2-3 km comme partiellement disjointes et fortement espacées dès 6 km. Une population située à 8-10 km de la suivante doit être considérée comme très isolée. Cet ordre de grandeur est confirmé par le rayon de dispersion observée chez les immatures: régulièrement de 2 à 5 km, plus rarement de 5 à 20 km (LECLERCQ 1987 a).

D'après son expérience du canton de Schwytz, MEILE (*in* OFF 1983) estime que seules des sous-populations d'au moins 20 individus et distantes de moins de 7 km peuvent survivre à long terme.

Sur la base de la régression observée en Allemagne, MÜLLER (1982, 1987) estime qu'un territoire situé à plus de 10-15 km du suivant peut être considéré comme isolé et qu'une population de 10 Grands tétras distante de 15 km de la suivante a peu de chances de survie. Pour favoriser les mouvements entre populations isolées, il propose un concept de connexion des habitats de Grands tétras en Allemagne, avec la protection ou l'aménagement de grands secteurs d'habitats favorables au moins tous les 20 km.

Actuellement, les espacements entre les différents secteurs encore habités par le Grand tétras du Jura vaudois ne dépassent pas 5-6 km et la continuité avec les populations françaises est assurée (fig. 3, p. 230). Toutefois, si on ne prend en compte que les noyaux de population qui comptent plus de 6 mâles, on constate que la population du nord vaudois est aujourd'hui assez isolée (à respectivement 20 km et 30 km des deux grandes populations les plus proches). Or, le maintien de cette population est capital dans la mesure où elle constitue le seul noyau susceptible de renforcer les populations neuchâteloises (et jurassiennes) au bord de l'extinction.

Conséquences pour la protection

Dans la mesure où les effectifs et la distribution actuels peuvent être maintenus, les Grands tétras du Jura vaudois et français forment une métapopulation qui est en principe viable (voir également NEET 1996).

Il est essentiel que la protection du Grand tétras intègre dans sa conception une connexion suffisante des zones protégées. Un concept de protection du Grand tétras doit inclure dans ses zones protégées les petites populations qui peuvent servir d'îlots-relais («stepping-stones» *sensu* MÜLLER 1987) entre les principaux noyaux de population.

Concrètement pour la population du Jura vaudois, le risque d'isolement et de fragmentation justifie le maintien de milieux favorables (et non dérangés) pour les petites populations dans les secteurs de la Dent-de-Vaulion, du

Suchet, des Aiguilles de Baulmes et de Jougnes. S'ils peuvent paraître négligeables du point de vue quantitatif, ces îlots jouent un rôle de relais important.

Au niveau de l'aménagement du territoire, une fragmentation accrue des forêts à Grand tétras doit être évitée. L'installation de lotissements, de routes, de pistes de ski (alpin en particulier) a un effet de coupure qui limite les échanges possibles au sein des massifs.

4. ANALYSE DU DÉCLIN

Les données récoltées au cours des investigations dans le secteur d'étude et sur le statut de l'espèce dans l'ensemble de la chaîne jurassienne (voir chapitres précédents) permettent de retracer sommairement l'évolution des populations et d'élucider en partie les mécanismes responsables de cette évolution.

4.1. Origines du déclin

4.1.1. Evolution historique des populations

Les données historiques sur les Grands tétras ne sont que très fragmentaires ou alors trop générales pour pouvoir bien reconstituer l'histoire de l'espèce dans le Jura vaudois.

Il est probable que dans les temps préhistoriques le Grand tétras occupait toutes les hêtraies-sapinières du Jura, même celles très pauvres en sapins, et descendait donc jusqu'à 500 m d'altitude (LECLERCQ 1987b). L'espèce occupait alors les Préalpes et devait aussi se trouver localement sur le Plateau. Cette aire de répartition étendue s'est maintenue longtemps, avec des fluctuations importantes dues au déboisement.

Vers la fin du siècle passé, l'aire de répartition du Grand tétras était très vaste, allant jusqu'au Jura soleurois, voire bâlois et argovien, et comportait également de nombreuses collines du Plateau (FISCHER-SIGWART non daté).

Au début du siècle, VON BURG (1926) signale que l'espèce se « rencontre fréquemment sur les collines de la plaine suisse », qu'elle apparaît régulièrement dans les forêts du Jorat (où les braconniers « lui font une chasse serrée ») et que dans le Jura les Grands tétras « sont fixés (...) aussi bien sur les hauteurs de 1500 mètres que sur celles de 700 mètres seulement ». VON BURG signale toutefois qu'il s'agit là d'une expansion récente et qu'autrefois, il était rare de le trouver sédentaire en dessous de 1000 m dans le Jura. Cette expansion liée à une période de climat très favorable avec des étés chauds et secs de type continental a été constaté dans toute l'Europe centrale (GLUTZ VON BLOTZHEIM *et al.* 1973).

Les statistiques de chasse des années 1933 à 1970 (DE GOUMOENS 1983) montrent une grande stabilité; avec un maximum dans les années 40. Cette stabilité se retrouve également dans les statistiques de chasse fribourgeoises (population des Préalpes) où elle est attribuée au prélèvement de bois plus important durant la guerre, qui a provoqué une ouverture du milieu favorable à l'espèce.

En 1966, KUSTER (*in* COUTURIER et COUTURIER 1980) signale qu'en Suisse l'espèce se rencontre davantage dans le Jura que dans les Alpes, surtout dans le Jura vaudois, neuchâtelois et bernois.

Dans les années 1968-1971, GLUTZ VON BLOTZHEIM *et al.* (1973) réalise le premier inventaire de Grand tétras pour la Suisse. Il avait connaissance de 314 places de chant abritant 516 mâles au total. A partir de ces données incomplètes, il a estimé la population minimale de Suisse à 1100 coqs. Il est remarquable de constater que GLUTZ VON BLOTZHEIM estimait alors que le Jura était moins densément peuplé que les Alpes. Toutefois il reconnaît n'avoir que peu d'informations sur les populations jurassiennes, ce que le détail de ses données confirme.

Les données vaudoises de cette époque indiquent que les grandes places de chant actuelles du Jura vaudois étaient déjà bien fréquentées et que, dans plusieurs secteurs aujourd'hui peu ou faiblement peuplés, le Grand tétras était nettement plus commun. Parmi les régions prospères vers 1970, on note le Grand et le Petit Risoux (qui abrite alors 4 places de chant et est un point d'observations favori de plusieurs spécialistes). L'espèce était aussi présente au nord du Mollendruz et vers la Dent-de-Vaulion et le nord du Jura vaudois était considéré comme très riche en Grand tétras (Rapin, comm. pers.).

Les résultats obtenus pour l'atlas des oiseaux nicheurs de Suisse (SCHIFFERLI *et al.* 1980) pour la période 1972-1976 montrent que les grandes populations à forte densité se maintiennent de manière stable mais que les populations périphériques, à densité plus faible sont en déclin continu (MARTI 1986).

Au début des années 80, GLAYRE et MAGNENAT (1984) ont bien recensé l'aire de répartition du Grand tétras de part et d'autre de la haute-vallée de l'Orbe (= vallée de Joux). L'espèce était alors encore régulière dans le Petit Risoux, les basses altitudes du Grand Risoux, la région de la Dent-de-Vaulion et le nord du Mont Tendre (de part et d'autre du Mollendruz), régions où elle est aujourd'hui rare ou absente. La présence du Grand tétras était alors notée sur environ 105 carrés de 1 km². Aujourd'hui environ 75 de ces carrés sont au moins partiellement classés en sanctuaires selon nos propositions, c'est-à-dire encore bien fréquentés. Cela représente une diminution d'environ 30% de l'aire de répartition pour les régions mentionnées (c'est une approximation car les méthodes ne sont pas tout à fait comparables).

MARTI (1986) a refait l'inventaire suisse des Grands tétras pour l'année 1985. Plus exhaustif, bien que toujours très incomplet, cet inventaire estime la population suisse à environ 550-650 coqs, ce qui représente une diminution de 41-50% en quinze ans. Il a connaissance d'environ 171 places de chant et estime un total de 260-310 places de chant pour la Suisse, avec une moyenne de 1.8-2.5 mâles par place. La diminution de l'aire de distribution est considérée comme encore plus inquiétante que la chute des effectifs. Dans le Jura, le déclin se poursuit au nord de la chaîne. Les populations du canton de Jura et de l'est du Jura bernois sont au bord de l'extinction, mais, bien que déjà très morcelées, de bonnes populations subsistent à Neuchâtel et dans l'ouest du Jura bernois. Dans le canton de Vaud, la population des Préalpes n'est plus que résiduelle, mais les effectifs jurassiens semblent bien se maintenir. Toutefois les données quantitatives disponibles se basent sur des extrapolations d'une précision incertaine.

Dans le nord du canton de Vaud, on constate à cette époque des diminutions dans le secteur des Aiguilles de Baulmes et du Suchet (mais peu de détails sont disponibles), ainsi que dans le secteur du Mont Aubert-Chasseron, où plusieurs places périphériques sont abandonnées (Rapin, comm. pers.).

Depuis, cette évolution s'est poursuivie. Les secteurs situés au sud du Creux-du-Van (pointe nord-est du canton), la Dent-de-Vaulion et le nord du Mollendruz sont abandonnés. La fréquentation des massifs du Suchet, des Aiguilles de Baulmes, du Petit Risoux n'est plus que marginale. Les grands secteurs du Grand Risoux et du Mont Tendre enregistrent une diminution de la fréquentation de leurs places de chant et les zones marginales (basses altitudes du Risoux, nord du Mont Tendre) sont abandonnées (la situation est probablement comparable dans les secteurs du Crêt de la Neige, en France, et peut-être de la Dôle, mais les données précises font défaut). Seul le noyau de population le plus central, entre Givrine et Mollendruz semble se maintenir depuis très longtemps.

4.1.2. Modalités du déclin

La régression du Grand tétras dans le Jura, reconstituée ci-dessus, suit des modalités caractéristiques.

Ce sont les zones les moins élevées, souvent en limite de répartition, qui sont abandonnées en premier, ce qui conduit à un morcellement et à une réduction des sous-populations, qui s'éteignent les unes après les autres. Cette évolution se retrouve pour d'autres populations de Grands tétras (par exemple en Hesse, MÜLLER 1982) et elle est caractéristique pour tout le Jura. Dans le nord de la chaîne, moins élevé et à la topographie plus accidentée, cette fragmentation est beaucoup plus marquée, et on a assisté à la raréfaction, voire l'extinction successive des populations bâloises, soleuroises, jurassiennes, jurasso-bernoises et neuchâteloises. Dans le sud du Jura vaudois, on trouve des hauts plateaux avec les milieux favorables les plus étendus où des populations plus importantes se maintiennent mieux.

Deux facteurs géographiques ont également eu un rôle dans cette évolution différenciée: les altitudes plus élevées qui jouent un rôle crucial sur l'ouverture du milieu forestier et l'éloignement plus grand des centres urbains qui préserve dans une certaine mesure du dérangement.

Dans le Jura français, on constate une évolution similaire. L'espèce s'est bien maintenue jusque dans les années 1950-70, selon les massifs (SCHATT 1982). Le début du déclin est souvent corrélé à la construction d'un réseau de dessertes pour l'exploitation forestière (SCHATT 1982). L'aire de distribution se rétrécit de l'ouest vers l'est et surtout du nord vers le sud (l'espèce atteignait encore presque l'Ajoie en 1964), des régions les plus basses vers les plus hautes. Aujourd'hui elle se limite presque exclusivement aux deux premiers grands plis de l'arc jurassien (ONC 1977, GINDRE 1982, CATUSSE *et al.* 1992, Montadert comm. pers.)

Ce décalage dans le temps du déclin des différentes sous-populations jurassiennes du Grand tétras est remarquable, mais le maintien de densités élevées vers le centre de la distribution d'une espèce en régression, alors même que les populations périphériques déclinent et disparaissent, n'est pas un phénomène exceptionnel. Il a été constaté sur d'autres espèces en Suisse, notamment le Petit Duc au Valais (Arlettaz, comm. pers. et *in litt.*)

Pour le Grand tétras vaudois, ce déclin semble arriver dans une phase finale, puisque ce sont des régions appartenant aux derniers noyaux de population (par exemple nord et est du Mont Tendre, Crêt de la Neuve, bas du Risoux) qui sont maintenant affectées par le déclin.

4.2. Causes possibles du déclin

La littérature (en particulier LECLERCQ 1984b, 1987a, 1987c) et les données que nous avons récoltées dans l'étude d'un secteur caractéristique indiquent que la dynamique de population du Grand tétras dans le Jura se caractérise par une densité relativement faible, un taux de reproduction bas, mais très fluctuant, et une mortalité des adultes très réduite.

L'analyse de l'évolution des populations de Grands tétras passe par l'examen de trois paramètres démographiques essentiels:

- les capacités d'accueil du milieu, c'est-à-dire le nombre d'individus que l'habitat peut accueillir sans que la compétition entre les individus conduise à des émigrations ou à une mortalité accrue;
- le taux de survie des individus adultes;
- le taux de reproduction (y compris le taux de survie des jeunes les premiers mois);

Les causes du déclin du Grand tétras ont été amplement discutées dans la littérature, d'où il ressort que ces causes sont le plus souvent multi-factorielles, que leurs effets sont cumulatifs et qu'il est difficile de distinguer leur degré d'importance. Parmi les causes les plus souvent évoquées figurent les changements climatiques, la dégradation du milieu, l'augmentation des prédateurs et l'impact du dérangement par les activités de loisirs dans les massifs forestiers.

Leurs impacts sont les suivants:

- le climat affecte particulièrement le succès de la reproduction. Il affecte également les capacités d'accueil du milieu à court et à long terme (ressources alimentaires);
- la prédation agit essentiellement sur le taux de reproduction et la mortalité juvénile et dans une bien moindre mesure sur le taux de mortalité des adultes;
- le dérangement a une action triple :
 - estival ou hivernal, il limite artificiellement la capacité d'accueil en causant l'abandon de certains secteurs soumis à des dérangements répétés;
 - le dérangement hivernal affecte la survie des adultes, au bilan énergétique limité;
 - le dérangement à la belle saison limite le succès de la reproduction.
- les modifications du milieu influencent la capacité d'accueil. Certaines évolutions affectent particulièrement la reproduction (disparition des milieux à nichées) ou la mortalité des adultes (vulnérabilité accrue aux prédateurs due à la fermeture du milieu par exemple).

La suite de ce chapitre est consacrée à l'analyse de ces différentes causes possibles du déclin des populations de Grands tétras du Jura vaudois.

4.2.1. Problématique du climat

Impacts à court terme

L'effet négatif de mauvaises conditions météorologiques entre mai et juillet sur la production et la survie des nichées de Grands tétras a été discuté et mis en évidence dans la littérature. Le Grand tétras est favorisé par des conditions climatiques de type continental (hivers froids et étés secs) plutôt qu'atlantique

(hivers doux et étés humides). Le mauvais temps affecte particulièrement la survie des jeunes poussins (période la plus sensible: juste après l'éclosion, c'est-à-dire en juin dans le Jura).

Le Jura est exposé aux précipitations et son climat est plutôt atlantique. Il en résulte une sensibilité accrue du Grand tétras au climat durant la reproduction, climat qui joue certainement un rôle de facteur limitant non négligeable. A titre d'exemple, dans le Risoux français, des printemps exceptionnellement favorables comme celui de 1976, avec moins de 20 mm de pluie et une température moyenne de 19.8°C en juin (alors que la moyenne est de l'ordre de 150 mm et 10°C) se traduisent par de très bonnes reproductions (LECLERCQ 1984b). Des bonnes reproductions peuvent toutefois aussi survenir dans des années ordinaires.

L'évolution du climat de ces dernières dizaines d'années est difficile à résumer en quelques lignes. D'une manière générale, il semble que les printemps secs et chauds se sont raréfiés et qu'on assiste à une évolution du climat où la tendance atlantique supplante la tendance continentale (GLUTZ VON BLOTZHEIM 1985, SCHERZINGER 1987).

Toutefois, les effets à court terme du climat ne peuvent expliquer à eux seuls la chute des effectifs de Grands tétras dans le Jura. En effet, ceux-ci ne subsistent aujourd'hui justement que dans les zones aux climats les plus rigoureux. Les meilleures populations survivent dans les zones les plus élevées et les plus pluvieuses de l'arc jurassien. Mais on constate aussi des évolutions très différentes des effectifs de Grands tétras dans des massifs aux climats semblables. Les travaux d'autres auteurs confirment la difficulté de distinguer l'effet des facteurs climatiques d'autres facteurs sur la base de données ne couvrant que de courtes périodes (EIBERLE *in* OFF 1983, LECLERCQ 1984a, MENONI 1991b, EIBERLE et MATTER 1984...)

Impacts à long terme

L'analyse des milieux occupés par le Grand tétras dans le Jura met clairement en évidence la concentration des bonnes populations dans les secteurs les plus élevés et les plus froids du canton. Une analyse plus fine montre que cette distribution s'explique par des conditions climatiques plus rigoureuses, et en particulier par le gel plus important, qui limite la vigueur des feuillus et empêche ainsi la fermeture du sous-bois par le hêtre (COLEMAN 1993). Ces conditions climatiques dépendent de plusieurs facteurs: altitude (entre 1300 et 1400 m), exposition et topographie (phénomène des combes à gel, où le hêtre disparaît du fond des combes).

Quelles que soient les variations climatiques futures, ce seront ces zones qui resteront naturellement les plus favorables au Grand tétras.

Synthèse

Le déclin du Grand tétras, tel qu'il s'est produit dans le canton de Vaud ne peut pas être attribué uniquement à l'impact du climat sur les conditions de reproduction (et ne découle donc pas d'une fatalité irréversible...) Le climat est toutefois un facteur fragilisant qui rend nécessaire l'existence d'effectifs importants pour la survie à long terme de l'espèce.

Les massifs les plus élevés du canton, y compris les combes à gel qui y sont associées, présentent les meilleures conditions climatiques pour le maintien à long terme d'une forêt ouverte formant un biotope favorable au Grand tétras. Ils doivent bénéficier d'une priorité pour la protection.

4.2.2. Problématique du milieu

Besoins des Grands tétras du point de vue des milieux

Le Grand tétras exige un grand domaine vital (50-150 ha sur l'année). Ses faibles densités naturelles (au plus 3-4 adultes par 100 ha dans nos régions) nécessitent l'existence de grandes surfaces de milieux favorables pour assurer sa survie. Des interventions ciblées en faveur de l'espèce sur quelques dizaines d'hectares seulement ne peuvent favoriser qu'un ou deux oiseaux et ne seront réellement efficaces qu'avec des actions menées sur les centaines d'hectares encore colonisés par l'espèce. C'est donc à l'échelle des massifs forestiers, voire même sur l'ensemble du Jura vaudois que la gestion du milieu d'une population de Grands tétras doit être abordée.

On peut discerner deux composantes qualitatives essentielles des biotopes favorables au Grand tétras (voir aussi LECLERCQ 1987a, ROLSTAD et WEGGE 1987a, etc.): la présence de l'essence indispensable à l'alimentation hivernale et une ouverture du milieu forestier suffisante pour permettre le développement d'une strate basse répondant au besoin de l'espèce à la belle saison. D'autres éléments favorisent son existence ou peuvent influencer sa distribution, en particulier, la répartition des myrtilles, un de ses aliments favoris et la présence de gastrolithes, nécessaires à sa digestion (STORCH 1993a).

En hiver, le Grand tétras est essentiellement arboricole, son alimentation est basée sur quelques espèces de résineux. Dans le Jura, c'est le sapin qui est sélectionné. L'épicéa (généralement bien plus abondant) n'est quasiment pas consommé.

Quelques sapins par km², bien situés (les mâles en particulier aiment des sapins dans des secteurs ouverts leur permettant de surveiller les alentours) suffisent à assurer l'hivernage (LECLERCQ 1987b). Donc même si le sapin n'est nulle part l'espèce dominante, son absence est rarement un facteur limitant dans le Jura suisse, à l'exception peut-être de certains secteurs de pâturages boisés. A la fin de l'hiver, l'alimentation du Grand tétras se reporte sur les feuillus et leurs bourgeons. Le hêtre joue alors un rôle important. Dans le Jura suisse, il est présent en quantité suffisante pour les besoins du Grand tétras.

Le Grand tétras recherche des forêts avec un faible recouvrement de la strate arborescente et arbustive (<60%) pour deux raisons:

–le faible recouvrement permet le développement de la strate herbacée (notamment framboisiers et myrtilles) dans laquelle le Grand tétras recherche l'essentiel de sa nourriture à la belle saison. Pour l'élevage des jeunes, cette exigence est encore plus forte car les poussins ont une alimentation composée uniquement d'insectes (criquets, fourmis, larves diverses...) pendant le premier mois de vie;

–le comportement anti-prédateur du Grand tétras est axé sur le fait de «voir avant d'être vu». Il évitera donc les formations denses qui gênent le vol et l'empêchent de repérer les prédateurs. Ce lien entre la taille de l'oiseau et l'ouverture du milieu s'exprime aussi entre les mâles et les femelles de Grands

tétras qui n'ont pas exactement les mêmes exigences: les coqs (2 fois plus lourds que les femelles et moins agiles en vol) sélectionnent, en moyenne, des milieux plus ouverts que les poules.

Selon LECLERCQ (1987a, 1987b), la composition optimale des recouvrements pour un milieu à Grand tétras varie ainsi: 25-50% pour la strate arborescente dominante, 25-50% pour la strate arborescente dominée, moins de 33% pour la strate arbustive, 33% au moins pour la myrtille et 50% au moins pour la strate herbacée. Selon STORCH (1993a), l'optimum de couverture sélectionné par l'espèce se situe autour de 50 % pour la strate arbustive et de 80 à 100 % pour la strate herbacée.

La myrtille joue un rôle essentiel dans l'alimentation du Grand tétras tout au long de la belle saison, au point qu'il serait plus justifié de l'appeler «Grand coq des Myrtilles» plutôt que «Grand coq de Bruyère» (LECLERCQ 1988) ! Les récents travaux de STORCH (1993b et c) tendent même à montrer que la présence de myrtilles est un facteur déterminant de sélection de l'habitat chez *Tetrao urogallus*. Les bourgeons sont consommés toute l'année (tant que la neige le permet), dès leur débourrage au printemps. Plus tard, les fruits qui commencent à être mangés avant d'être mûrs constituent l'essentiel de la nourriture de fin d'été. Les études scandinaves (par exemple KASTDALEN et WEGGE 1987) soulignent de plus l'intérêt de l'entomofaune liée aux myrtilles (en particulier des chenilles de papillons nocturnes: Geometridae, etc.) pour l'alimentation des poussins.

Pour améliorer la mastication de la nourriture dans le gésier, les Grands tétras ingurgitent régulièrement des petits cailloux appelés gastrolithes. Un gésier de Grand tétras peut en contenir plusieurs centaines (maximum 2500!) pesant 20-30 g au total. Le diamètre des gastrolithes varie entre 1-2 mm chez les jeunes (qui commencent à en absorber dès leur plus jeune âge), 3-4 mm chez les femelles et 4-5 mm chez les mâles. La présence de cailloux adéquats (dureté minimum de 4-5) est donc une composante importante du milieu. Dans certaines régions, les routes forestières sont recherchées pour la présence de gravillons (même si ces gravillons ne sont pas toujours favorables). Dans le Jura, les gastrolithes ne sont pas un facteur limitant, car les fragments de calcaires omniprésents sont adéquats.

Evolution historique des forêts à Grand tétras

Le Grand tétras est un oiseau des forêts boréales. Ses adaptations et ses besoins écologiques sont liés à la forêt claire de conifères de la taïga. Après les glaciations, quand les forêts ont recouvert l'Europe centrale, le Grand tétras, réfugié dans des zones plus clémentes de Sibérie centrale, a étendu sa répartition vers l'ouest, partout où il trouvait des conifères, des myrtilles et des clairières ensoleillées. Les forêts d'Europe centrale sont plus fermées que la taïga, mais au stade du climax, elles offrent une mosaïque de microhabitats avec des milieux adéquats pour l'espèce (SCHERZINGER 1987, ROLSTAD et WEGGE 1987a et b). La présence de hautes densités d'herbivores sauvages était un important facteur d'ouverture de la forêt (LECLERCQ 1987a).

Les interventions humaines ont modifié la structure des forêts européennes de manière importante, avec des résultats très variables sur les Grands tétras. Une certaine ouverture des forêts (par l'exploitation et le pâturage), l'enrésine-

ment en plaine avec des pins (etc.), ont été des facteurs favorables, alors que la disparition complète des forêts et plus récemment la sylviculture localement intensive ont été défavorables. Actuellement, l'espèce est en déclin partout en Europe et elle ne trouve des biotopes adéquats que dans des zones très particulières: réserves forestières, forêts pâturées, forêts de haute montagne naturellement claires, forêts de tourbières (y compris les plantations de pins).

LECLERCQ (1987b) a décrit en détail cette évolution pour le Jura français. A moindre altitude, le pâturage intensif en forêt au cours des siècles passés a fait disparaître le sapin, ce qui a causé l'extinction du Grand tétras sur de vastes régions. En altitude, les forêts moins parcourues ont vu le sapin se maintenir. Le peuplement a évolué en faveur de l'épicéa et pris une structure de pâturage boisé (appelé «pré-bois» en France) généralement favorable au Grand tétras. Au début du XX^e siècle, l'abandon du pâturage intra-forestier, la reconversion des pré-bois appauvris et des taillis en futaie jardinée ont donné des milieux exceptionnels durant un certain temps. Puis l'intensification progressive de la sylviculture (diminution du diamètre d'exploitabilité, report de la productivité dans les petits bois, traitement en futaie régulière) et l'absence de dépressage ont entraîné la fermeture du sous-bois (avec disparition des myrtilles et des herbacées), et un déclin marqué du Grand tétras. Seules les forêts les plus élevées ont résisté à cette évolution, les contraintes du climat tenant en échec cette évolution sylvicole.

L'évolution des forêts du Jura suisse est semblable (ROBERT 1992). Jusqu'à la fin du siècle dernier, les défrichements, le pâturage extensif et la récolte intensive de bois de feu (qui touche particulièrement le hêtre), s'ils ont réduit localement la surface forestière, ont dans l'ensemble produit des forêts très ouvertes favorables au Grand tétras. La loi fédérale sur les forêts de 1902 va marquer un tournant. Dans un premier temps, comme en France, l'abandon du pâturage intra-forestier a été positif, mais la capitalisation générale (augmentation du volume sur pieds) a amené une dégradation progressive du milieu pour l'espèce. Seule l'exploitation forestière accrue durant la deuxième guerre mondiale s'est passagèrement opposée à cette tendance. Plus récemment, le rajeunissement intensif de certaines forêts a modifié leur dynamique et les a fait passer par un stade de régénération défavorable au Grand tétras sur de grandes surfaces. Finalement, comme en France, les forêts les plus élevées ont le mieux résisté à cette évolution. La pratique de la forêt jardinée conserve toutefois en général des milieux plus favorables que ceux obtenus par les traitements en futaie régulière répandus en France (SCHATT 1982).

Aujourd'hui, en France comme en Suisse, les dernières populations de Grands tétras disparaissent suite à la mise en valeur touristique de ces massifs et aux dérangements qui en résultent, processus qui se trouve fortement facilité par la présence d'un important réseau de dessertes mis en place pour l'exploitation forestière.

Milieux actuellement favorables dans le Jura

On peut distinguer 4 grands types forestiers ayant des caractéristiques d'habitat favorable. Ils sont basés sur les 4 principaux facteurs qui peuvent limiter la fermeture du sous-bois par les feuillus:

- a.–les (très) gros arbres,
- b.–l'altitude (et les rigueurs climatiques),
- c.–le sous-sol,
- d.–le pâturage.

Ces 4 facteurs ne sont bien sûr pas exclusifs et leur effet se combine souvent pour former des milieux favorables au Grand tétras. A ces facteurs se superpose le phénomène des cyclones (et des chablis en général), qui offre des conditions de bons milieux estivaux pendant une période de transition, et bien sur l'action de la sylviculture (dont l'impact peut-être tout à fait favorable, en favorisant les conifères lors des dépressages, par exemple).

a.–*La présence de très gros arbres*

Dans les forêts avec une forte représentation de très gros (et vieux) arbres (fût de l'ordre de 1 m de diamètre), on constate que ceux-ci ralentissent localement la régénération naturelle et donc l'envahissement des strates basses (phénomènes d'ombrage, compétition racinaire, limite à l'extension de la couronne) et permettent le maintien sur de très longues périodes d'un milieu clair avec une strate herbacée développée (tendance renforcée par les chablis occasionnels).

Ce type forestier ressemble sans doute à une partie importante des milieux fréquentés par le Grand tétras autrefois, lorsque la répartition de l'espèce s'étendait à des altitudes bien plus basses qu'aujourd'hui (LECLERCQ 1987b). Actuellement, la quasi-totalité des forêts du Jura vaudois porte l'empreinte d'une gestion sylvicole. Avec le rajeunissement généralisé des massifs forestiers consécutif à leur exploitation sylvicole, les forêts avec de très vieux arbres sont devenues rares.

b.–*La forêt «d'altitude»*

A partir d'une certaine altitude, les rigueurs climatiques (le gel en particulier, qui a raison des jeunes arbres) limitent fortement le rajeunissement et la vitalité des feuillus, celle du hêtre en particulier, et le problème de la fermeture du milieu se pose de manière beaucoup moins aigüe (voir par exemple COLEMAN 1993). Ce milieu est caractérisé par une pessière claire avec peu de feuillus (principalement l'érable) et de sapins. Les conditions climatiques rigoureuses constituent un frein au développement des arbres qui se régénèrent parcimonieusement. La forêt est ouverte et le sous-bois est bas et colonisé par les herbacées ou les éricacées. On trouve ainsi un milieu favorable au Grand tétras, évoluant lentement, d'où la valeur particulière des zones de haute altitude pour la conservation de l'espèce.

Dans le Jura vaudois ce type de forêt couvre de grandes zones se situant en général au-dessus de 1300-1400 m (suivant l'exposition et les autres particularités microclimatiques de chaque site), dans les secteurs subalpins froids ou très froids des climatologues (voir par exemple SCHREIBER 1964). Le phénomène des combes à gel (accumulation d'air froid dans les dépressions topologiques) peut toutefois créer ces conditions à des altitudes nettement plus basses (par exemple dans le Grand Risoux suisse).

Dans les zones à fort enneigement du Jura, on trouve un écotype de l'épicéa appelé épicéa colonnaire, en raison de la longueur réduite de ses branches

(adaptation contre le poids de la neige). Les formations d'épicéas columnaires, du fait du faible espace occupé par leurs branches et de l'espacement entre les arbres assurent une forêt très ouverte avec une importante arrivée de lumière au sol. Les conditions climatiques rudes et le sous-sol favorisent alors le développement d'un sous-bois riche en éricacées et en herbacées très favorable au Grand tétras. Un des intérêts de ces épicéas est le port des branches allant jusqu'au sol, ce qui assure des possibilités de couvert importantes pour le Grand tétras.

Il faut toutefois remarquer que de 1300 à 1500 m (environ) on se trouve dans la zone naturelle de la hêtraie à érable. En de nombreux endroits, la présence de pessière est liée à des facteurs historiques. La rareté des porte-graines de feuillus et les rigueurs climatiques expliquent la lenteur de l'évolution des forêts. Mais, à terme et en l'absence de mesures contraires, un retour des feuillus doit être envisagé dans de nombreux secteurs, en particulier sur les versants sud.

c.—*La pessière sur lapiaz*

Dans ce type forestier, les conditions géologiques (calcaire compact) et climatiques (forte pluviométrie et froid) résultent en une pédologie particulière (humus de type moor acide). L'ensemble conditionne un peuplement forestier espacé, dominé par les résineux (épicéas columnaires en particulier, voir paragraphe précédent), avec une régénération naturelle assez faible (pied par pied). La strate basse est dominée par les éricacées (myrtilles) qui trouvent dans l'acidité de l'humus les conditions idéales pour leur développement. Cette association végétale, l'*Asplenio-picetum*, est en fait la pessière naturelle du Jura (les autres pessières résultant largement des activités humaines: pâturage et sylviculture).

Ce type forestier constitue un milieu de prédilection pour le Grand tétras dans le Jura (il explique par exemple les bonnes densités observées dans le Risoux français, (Leclercq comm. pers.). On le trouve jusqu'à des altitudes assez basses (1200 m dans le Grand Risoux), mais en Suisse ces zones ont souvent une surface limitée et ne se trouvent qu'en mosaïque éparpillée parmi d'autres types forestiers.

La sylviculture couramment pratiquée (forêt jardinée) maintient sa structure ouverte et ne pose pas de problèmes particuliers.

d.—*Les pâturages boisés et forêts pâturées*

Le pâturage en forêt limite le développement des strates basses et empêche en particulier la fermeture par les jeunes feuillus. L'impact du pâturage dépend fortement de son intensité. Pour le Grand tétras, une pression de pâturage optimale est une pression modérée qui permet le développement de la strate herbacée (et des myrtilles) tout en freinant la régénération des feuillus.

A haute altitude ou dans les pessières sur lapiaz, le pâturage est plutôt défavorable. Il attaque une régénération naturellement faible, il diminue la couverture herbacée (trop rase, elle n'offre plus le couvert suffisant) et dégrade les tapis de myrtilles. Par contre, à plus basse altitude, dans le domaine de la

hêtraie-sapinière, le pâturage est favorable au Grand tétras car il maintient une mosaïque de clairières et de bois et empêche le sous-étage de se fermer.

La grande majorité des forêts jurassiennes ont été, à différents degrés, pâturées dans le passé (ROBERT 1992) et les populations de Grands tétras se sont bien adaptées à ce type de forêts, dans la mesure où la pression de pâturage n'était pas excessive. Ainsi, les zones où ce type d'exploitation se maintient encore (à une pression modérée) ou a été récemment abandonné (car l'évolution de ces milieux est relativement lente et passe dans un premier temps par un stade encore plus favorable au Grand tétras, voir ci-dessus), sont en général encore favorables au Grand tétras.

Ces zones deviennent toutefois de plus en plus rares car le principe de l'aménagement sylvo-pastoral tend depuis une trentaine d'années (voire plus), à fermer au bétail les forêts incluses dans les pâturages («faux pâturages boisés»). On y observe alors souvent une fermeture très rapide du sous-bois alors que les prés-bois subissent une pression de pâturage très forte. Les deux types de milieux ne conviennent plus au Grand tétras, étant soit trop ouverts, soit trop fermés.

Les cyclonées et autres chablis

Les chablis (chutes d'arbres) provoqués par les tempêtes et en particulier par le passage de certains cyclones, contribuent à ouvrir fortement le milieu durant une certaine période. La dynamique forestière sur les secteurs dévastés produit les premières années des milieux très favorables au Grand tétras, en particulier pour les milieux à nichées et à estivage: milieux ouverts, fructifications importantes (framboises en particulier). L'intérêt de ces renversées a été signalé dans le Jura français (SCHATT 1982, LECLERCQ 1987a) et a été confirmé en Suisse. Ces milieux forestiers ne restent toutefois favorables que pendant une durée limitée (10-50 ans suivant l'altitude). Le gaulis puis le perchis qui s'installent après ne conviennent plus du tout au Grand tétras. La plantation d'épicéas qui est parfois pratiquée contribue aussi à diminuer l'intérêt des chablis en accélérant la fermeture des secteurs concernés.

Le cas du Mont Tendre est exemplaire et a été suivi intensivement par le «Groupe Tétras». En 1971, le passage d'un cyclone a balayé environ 540 ha au nord et à l'est du Mont Tendre (150'000 m³ de bois à terre). Les zones à chablis sont devenues d'excellents milieux et la population de Grands tétras a réagi très favorablement. Alors que les meilleures places du secteur ne dépassaient pas 4-5 mâles avant le cyclone, 2 grandes places de chant se sont installées en bordure du secteur. Au début des années 80, elles abritaient chacune plus de 10 mâles! Par ailleurs, des nichées ont été observées régulièrement. A partir de 1986, on a observé une régression brutale et ces places ne sont aujourd'hui fréquentées que par quelques mâles, quand elles ne sont pas complètement abandonnées. Certes, d'autres facteurs (dérangements) ont contribué à ce déclin, mais l'essentiel est dû à cette évolution du milieu.

Des chablis de moindre envergure ont des effets positifs similaires. Quand ils surviennent, les populations de Grands tétras s'y adaptent ce qui peut résulter d'une évolution rapide des surfaces favorables à l'espèce.

Causes de dégradation des milieux à Grands tétras

L'analyse historique, l'examen site par site des zones potentiellement occupées par le Grand tétras dans le canton de Vaud et la comparaison avec des milieux favorables font apparaître l'ampleur des transformations subies par les milieux à Grand tétras (ECOTEC 1993). Ces transformations sont essentiellement négatives pour l'espèce. De manière simplifiée, elles peuvent être caractérisées par une fermeture rapide du sous-bois par la montée du hêtre. Elles ont deux causes principales:

- le rajeunissement rapide des forêts;
- l'aménagement sylvo-pastoral.

Le hêtre et le rajeunissement rapide des forêts

Le hêtre est un élément important des milieux à Grand tétras. Les vieux hêtres sont souvent des perchoirs très appréciés par les oiseaux. De plus, leurs bourgeons forment une alimentation très recherchée à la fin de l'hiver (LECLERCQ 1987a, GEHRINGER 1979).

Les ouvertures résultant d'une exploitation plus intensive des forêts et l'abandon du pâturage forestier font que le hêtre domine aujourd'hui les sous-bois de nombreuses forêts du Jura vaudois, en particulier dans la hêtraie à sapin (*Abieti-fagetum*) et la hêtraie à érable (*Acero-fagetum*). Il s'agit là d'un retour vers l'association climatique, mais la rapidité du phénomène crée une situation extrêmement défavorable pour le Grand tétras: le sous-bois, envahi de «brosses de foyards» devient physiquement impénétrable, la concurrence et l'ombre des jeunes foyards font disparaître les herbacées et les myrtilles qui lui sont essentiels.

Historiquement le hêtre a été fortement exploité (souvent en taillis) pour la production d'énergie: charbon, bois de feu, fabrication de chaux ou de potasse, mais avec la généralisation d'autres combustibles (charbon, mazout), cet usage a été quasiment abandonné (LECLERCQ 1987b, ROBERT 1992), d'où une forte diminution de son attrait économique et de son exploitation. Par ailleurs, le hêtre à l'étage subalpin (>1200 m) a un intérêt économique bien inférieur à l'épicéa. Or ce développement massif du hêtre, s'il n'est pas contrecarré, empêche la régénération des conifères.

Toutes les zones du Jura situées en dessous de 1300-1400 m sont confrontées peu ou prou à ce problème (LECLERCQ 1987a). Le cas du Grand Risoux est typique. Il était couvert autrefois d'une forêt vieillie (et enrichie en épicéas suite à une longue histoire de pâturage en forêt), celle-ci a été fortement rajeunie ces vingt dernières années (afin de réaliser le capital avant de la voir dépérir sur pied) (COLEMAN 1993). Le Risoux est aujourd'hui devenu très peu favorable au Grand tétras suite à la densité du rajeunissement en hêtre qui ferme le sous-bois.

L'aménagement sylvo-pastoral et la gestion du pâturage

L'aménagement sylvo-pastoral cherche à séparer complètement les surfaces de pâturages et celles à vocation forestière (RIEBEN 1957 et *in litt.*). Les combes fertiles et les plus résistantes au piétinement ont généralement été attribuées aux pâturages et les pentes aux forêts. Les pâturages ont été clôturés et le parcours en forêt supprimé. Cette gestion a été mise en place progressivement sur l'ensemble du Jura vaudois, avec des avancées importantes ces 30

dernières années. Elle affecte actuellement la plus grande partie du massif.

Cette pratique a amené un changement radical des deux milieux. Utilisés de manière beaucoup plus intensive (avec engrais et fumier), les pâturages sont débarrassés des structures buissonnantes et le couvert de la strate herbacée est très réduit. Les forêts se régénèrent rapidement. Les hêtres et les sapins réapparaissent dans les strates basses et envahissent le sous-bois. Cette évolution est d'autant plus rapide que le climat est moins rigoureux et qu'il reste des semenciers (porte-graines) des espèces désavantagées par le parcours (sapin, hêtre).

Pour le Grand tétras, cette évolution est souvent très désavantageuse. Les pâturages trop exposés et les effets de lisières complexes du pâturage boisé qui disparaissent entraînant une perte de couverts.

Par ailleurs, la forêt se ferme, entraînant notamment la disparition des éricacées du sous-bois. On retrouve cette évolution dans le massif du Petit Risoux, qui a vu ses populations de Grands tétras s'effondrer au cours de ces 30 dernières années. Cette disparition du pâturage en forêt est également un élément très important dans la disparition du Grand tétras dans de grands secteurs de l'ouest du Jura français (Montadert comm. pers.).

L'impact évolue toutefois dans le temps. En effet, à court terme, la fermeture au parcours de pâturages boisés ouverts crée des milieux très favorables, en particulier pour les nichées. A altitude élevée, cette période favorable peut s'étendre sur une dizaine d'années, voire plus, avant le développement plus ou moins rapide (suivant les conditions de station et la présence de porte-graines) de la strate arbustive. Cette constatation a amené différents spécialistes à proposer localement l'introduction d'une rotation du pacage en forêt (avec par exemple une périodicité de 5 ans). L'impact sylvicole de telles mesures reste toutefois à évaluer.

Mesures d'amélioration de l'habitat

La combinaison des effets de l'aménagement sylvo-pastoral et d'une régénération intensive de certaines forêts vieilles a suscité des dynamiques forestières qui modifient de manière importante le biotope forestier. L'impact de ces modifications sur le Grand tétras est généralement défavorable. La sylviculture est également affectée et assiste à une transformation de la pessière vers la hêtraie alors que l'épicéa est économiquement bien plus intéressant. Les possibilités de réaction des forestiers sont toutefois limitées par la crise du marché du bois.

La recherche et l'analyse des mesures à prendre pour enrayer cette évolution défavorable des milieux se heurte à des difficultés considérables. Ces mesures font l'objet d'un rapport séparé destiné aux responsables de la gestion forestière (ECOTEC 1994). Nous nous contenterons ici de citer les options envisagées:

- soins culturaux intensifs au niveau du sous-bois;
- élimination des portes-graines de hêtre au-dessus de 1250 m;
- production de plus de gros bois;
- diminution du volume sur pied;
- traitement de la futaie jardinée par bouquets (de 2 à 10 ares) au lieu du pied par pied;
- gestion des clairières;

–réintroduction du pâturage en forêt, avec des intensités et des cycles de rotation variables.

La sylviculture est une science complexe et soumise à d'importantes contraintes économiques. La définition précise de mesures favorables au Grand tétras ne pourra être effectuée qu'avec la bienveillance des responsables locaux de la gestion forestière. Les grandes directives générales ont déjà fait la preuve de leur inefficacité dans d'autres programmes d'action. Pour arriver à des résultats qui satisfassent tous les intéressés, les interventions proposées devront être adaptées de cas en cas, de forêt en forêt, par les gestionnaires forestiers, les gestionnaires de la faune étant à leur disposition pour construire une collaboration efficace.

Un problème particulier: les câbles

Les remontes-pentes mécaniques utilisés pour le ski alpin (téléski, télésiège, etc.) et certains types d'exploitations forestières (très peu utilisés dans le Jura suisse) nécessitent des câbles aériens. Leur pose crée des dérangements qui provoquent les envols très rapides des oiseaux surpris et les chocs avec les câbles leur sont souvent fatals.

En Suisse, ce problème est surtout aigu pour les tétras-lyres et les lagopèdes dans les Alpes. Dans les Pyrénées, où l'habitat des Grands tétras coïncide avec les altitudes où se pratique le ski alpin, les câbles représentent une cause de mortalité importante (NOVOA *et al.* 1990). Dans le cadre d'une enquête, au moins 42 cas ont été rapportés sur une période de 15 ans et concernant 23 stations. 85% de la mortalité est observée en hiver, mais les victimes sont alors mieux détectables. Les installations dont le câble est à 6-10 m de hauteur (à la hauteur de la frondaison) et en particulier les téléskis, au câble «nu», se sont révélés particulièrement meurtriers. La comparaison entre vieilles et nouvelles stations montre qu'il n'y a aucun phénomène d'accoutumance. En Norvège on a constaté une mortalité sur les câbles atteignant 2 Grands tétras par km de ligne électrique (BEVANGER 1988 *in* NOVOA *et al.* 1990).

Dans les habitats à Grands tétras du Jura vaudois, ce problème est pour l'instant limité à certains secteurs, ceux de la Dôle et du Chasseron (aux Rasses) en particulier. Néanmoins, durant la période d'étude, une poule s'est tuée sur un câble dans le secteur de la Dôle, alors qu'un coq périssait de la même manière en France à quelques km (à Lelex, Montadert comm. pers.). Sur de petites populations comme celle de la Dôle, cette mortalité n'est donc pas négligeable. L'impact des câbles constitue donc une raison supplémentaire (avec le dérangement) pour éviter l'installation de remontées mécaniques dans les secteurs importants pour les Grands tétras.

Dans les Pyrénées, des essais de signalisation des câbles (banderoles de plastique) ont été entrepris. S'ils devaient s'avérer efficaces, il faudrait aussi envisager leur application dans le Jura vaudois (Ménoni et Montadert comm. pers.)

4.2.3. Problématique de la prédation

Impact de la prédation sur les populations de Grands tétras

Les principaux prédateurs du Grand tétras dans le Jura sont l'autour, le renard et la martre. Au niveau des pontes, il faut ajouter les corvidés (grand corbeau, corneille, geai) et le sanglier. L'aigle, le lynx et le blaireau sont des prédateurs accessoires, leurs effectifs jurassiens étant bien moins importants que ceux des espèces précédentes. A cette prédation naturelle, il faut rajouter les chiens errants et le braconnage. Les quelques études disponibles indiquent que la prédation due aux oiseaux et celle due aux prédateurs terrestres varient dans une proportion de 45% et 55% en Norvège (WEGGE *et al.* 1987) et de 1/3 contre 2/3 dans les Pyrénées (MÉNONI *et al.* 1991).

Les prédateurs sont une cause importante de mortalité chez les tétraonidés et ont un impact particulièrement important sur la production des jeunes. En Scandinavie, dans une expérimentation à grande échelle, on a comparé les populations de Grands tétras de deux îles, dont l'une puis l'autre, a été systématiquement débarrassée de ses prédateurs terrestres (renard et martre). La productivité chez les tétraonidés (y compris le Grand tétras) était 2.2 fois supérieure sur l'île sans prédateur (4.25 jeunes par femelle contre 1.94) (MARCSTRÖM *et al.* 1988). Toujours en Scandinavie, près de 80% de la mortalité de poussins suivie par radio-tracking est due aux prédateurs (KASTDALEN et WEGGE 1987). Les populations d'Ecosse qui habitent des milieux où les prédateurs sont sévèrement contrôlés ont une production de jeunes importante (MOSS *in litt.*)

Les études menées dans les Pyrénées (MÉNONI *et al.* 1991) montrent que la prédation est particulièrement importante à la belle saison (83% des cas constatés), ce qui s'explique non seulement par la forte prédation sur les jeunes mais aussi par une plus grande vulnérabilité des adultes: 75% des cas de prédation d'adultes constatés ont eu lieu entre mars et octobre, les mâles étant surtout vulnérables durant les parades, les femelles durant l'été.

Toutefois, en raison des mécanismes de mortalité compensatoire l'impact sur les effectifs de l'espèce n'est pas démontré aussi clairement (MARCSTRÖM *et al.* 1988). Dans des biotopes où la densité des Grands tétras est proche de la capacité d'accueil du milieu, la territorialité entraîne une mortalité par le biais de l'émigration forcée (MOSS *in litt.*), ce qui amortit considérablement l'impact de la prédation sur les jeunes. Ces phénomènes compensatoires sont toutefois nettement moins sensibles à basse densité, comme c'est le cas aujourd'hui dans de nombreuses régions du Jura.

Quoiqu'il en soit, les analyses démographiques ont démontré que les variations de densité de Grands tétras dépendent davantage du taux de survie des adultes que de celui des jeunes et à fortiori de la mortalité des poussins, et cela particulièrement dans le Jura où la longévité des adultes est particulièrement importante (LECLERCQ 1987a, 1987c).

Prédateurs dans le Jura

Autour

L'autour est un prédateur important du Grand tétras, avec un impact particulier sur les poules et les poussins.

Au sud de la Norvège, la prédation constitue jusqu'à 60% de la mortalité des poules et 30% de la mortalité des mâles (WEGGE *et al.* 1987). Toutefois, GLUTZ VON BLOTZHEIM *et al.* (1973) indiquent qu'en Europe centrale cette prédation est beaucoup moins importante. Il est intéressant de relever aussi que l'autour n'est pas capable de transporter un Grand tétras adulte.

Ce rapace se porte bien actuellement et occupe son milieu avec de bonnes densités dans le Jura (P. Henrioux comm. pers.). La prédation de l'espèce sur le Grand tétras dans le Jura est confirmée jusqu'aux plus hautes altitudes par les plumées découvertes occasionnellement par les observateurs, mais elle est impossible à quantifier.

Mustélidés

La martre agit en particulier sur les nichées du Grand tétras. En Scandinavie, c'est le principal prédateur des poussins (KASTDALEN et WEGGE 1987). La prédation d'un coq adulte, pris alors qu'il était branché, a toutefois aussi été constatée (MÉNONI *et al.* 1991). Dans le Jura, la martre, qui s'était considérablement raréfiée au début du siècle suite à une intense chasse pour sa fourrure (Vandel comm. pers.), présente à nouveau de bonnes densités. Il est également possible que la fouine joue un rôle similaire dans certaines régions du Jura où elle est commune.

Renard

Le renard est un prédateur régulier du Grand tétras, en particulier sur les pontes et les nichées, mais la prédation occasionnelle sur les coqs des places de chant a aussi été notée, dans les Pyrénées (MÉNONI *et al.* 1991) et dans le Jura bernois (GEHRINGER 1979). Certaines études scandinaves montrent que son impact sur le Grand tétras peut dépendre des variations de population de micromammifères (campagnols en particulier). On constate un net report de prédation sur les tétras (entre autres) après des effondrements de population des micromammifères. Ce phénomène n'est toutefois pas confirmé partout (voir MARCSTRÖM *et al.* 1988); il est possible au Jura. Par ailleurs, KLAUS (1994) attribue au renard et à d'autres carnivores jusqu'à 44 % des cas de destruction de nids. Depuis la disparition de la rage, le renard est à nouveau présent avec de fortes densités dans le Jura, même aux hautes altitudes.

Lynx

Après plusieurs décennies d'absence, le lynx est à nouveau présent dans le massif jurassien. La prédation du lynx sur le Grand tétras est établie en Europe de l'Est ou en Scandinavie, mais dans le Jura, il n'existe pas de preuves, malgré le suivi intensif (et sur de longues périodes) par radio-tracking de la plupart des individus dont le domaine vital incluait les milieux à Grand tétras et l'analyse de nombreuses proies et actions de chasse (données du Groupe Lynx, Lieberek comm. pers.). On connaît quelques cas de lynx ayant attaqué des mâles de Grands tétras sur des places de chant du Jura français (Montadert et Longchamp comm. pers.), mais ces attaques ont été sans succès, l'oiseau y laissant tout au plus quelques plumes. Si on prend en compte les faibles densités du lynx, la prédation de celui-ci sur le Grand tétras apparaît donc négligeable dans l'état actuel de nos connaissances.

Sanglier

La présence du sanglier dans le Jura constitue un problème nouveau pour le Grand tétras, car il y a encore quelques années l'espèce était peu fréquente dans le Haut-Jura. Depuis, les sangliers ont pris pied dans le massif jurassien, grâce au nourrissage (pratiqué pour des raisons cynégétiques dans le Jura français et pour protéger les cultures en Suisse) et à des hivers doux. Aujourd'hui, l'espèce est commune et régulière, même dans les régions les plus élevées (et les plus favorables au Grand tétras).

L'impact du sanglier sur le Grand tétras est diversement évalué. Les auteurs allemands considèrent que son impact est très négatif sur les pontes, ce qui est certainement vrai quand les sangliers sont présents à haute densité (prédation sur les œufs, parfois sur les poussins, mais pas sur les poules). Dans les travaux mentionnés par KLAUS (1994), 31% des cas de destruction de nids observés sont dus au sanglier.

Dans une expérience de simulation (faux nids de Grand tétras), les sangliers ont trouvé et prédaté chaque année 50 à 90% des nids (MÜLLER 1985). A basse densité de sangliers, cette prédation devient négligeable (MÜLLER 1985, SCHROTH 1990).

Les données manquent pour le Jura vaudois, mais étant donné l'importance des populations de sangliers dans certains secteurs, cette prédation au nid pourrait bien avoir un impact significatif. Par ailleurs, la réalisation de traques au sanglier par les chasseurs en hiver constitue une source de dérangement supplémentaire à une période particulièrement sensible. Par conséquent, il ne faudrait pas favoriser la présence du sanglier dans les massifs à Grand tétras. Les nourrissages dans ces massifs devraient être totalement évités, à l'instar de ce qui a été fait dans les Vosges.

Corvidés

Les corvidés sont des prédateurs chassant à vue, peu dangereux pour les Grands tétras adultes. Ce sont surtout les nids délaissés par les poules, suite à un dérangement par exemple, qui sont vulnérables. Les corvidés renforcent donc l'impact du dérangement. En l'absence de sangliers, les geais ont été les principaux prédateurs (jusqu'à 50% des nids prédatés) lors de l'expérience des nids simulés (MÜLLER 1985).

Dans le Jura, les corvidés sont partout présents, quoique à des densités assez variables. Nous ne disposons pas d'éléments pour estimer leur impact. Le contrôle de leurs effectifs n'est pas envisageable.

Chiens «errants»

LECLERCQ (1987a) considère les chiens errants (ce qui inclut des chiens mal contrôlés par des promeneurs) comme un prédateur potentiellement important dans le Jura français et cite plusieurs cas d'attaques sur des places de chant et de prédatons estivales ou automnales, affectant particulièrement des jeunes oiseaux (qui tendent à rester immobiles). Plus diurnes que les renards, leurs chances de rencontre avec les Grands tétras sont plus importantes. Les relevés de traces sur la neige indiquent que leur densité peut dépasser celles des renards (LECLERCQ 1984b). KLAUS (1994) relève aussi des destructions de nids par des chiens.

Nous ne disposons pas d'observations de prédation directe de chiens sur les

Grands tétras dans le Jura suisse. Toutefois, la fréquentation importante des massifs par le public s'accompagne d'une importante contrepartie canine, et le problème est certainement aussi aigu, sinon plus que dans le Jura français.

Chasse

La chasse au Grand tétras a été autorisée dans le canton de Vaud jusqu'en 1970 (elle est interdite depuis dans toute la Suisse). Il faut relever que seule la chasse au mâle était autorisée, la poule étant protégée depuis le début du siècle. L'Arrêté du Conseil d'Etat du Canton de Vaud du 24 août 1897 stipulait déjà: «*Les femelles du grand et du petit tétras à queue fourchue doivent être épargnées*». La chasse s'effectuait «devant soi», en automne. La chasse au «Balz» (durant les parades), de tradition germanique, n'a jamais été autorisée.

Les statistiques de chasse du canton pour la période 1933-1983 ont été compilées par DE GOUMOENS (1983), d'où sont extraites les données suivantes concernant le Grand tétras (fig. 2).

On constate qu'au moins 480 Grands tétras ont été tirés de 1933 à 1970 (voire même 650). Sur ces 48 ans, cela représente une moyenne de 13 Grand tétras/an, avec relativement peu de variations, le maximum étant atteint en 1943 avec 43 individus (pour les valeurs extrapolées, on a respectivement 17 Grands tétras/an en moyenne et un maximum de 54). En complément, on peut signaler que VON BURG (1926) estime le prélèvement annuel par la chasse vers 1920 à 25 individus pour le canton de Vaud (dont 20% sont des femelles tuées par erreur).

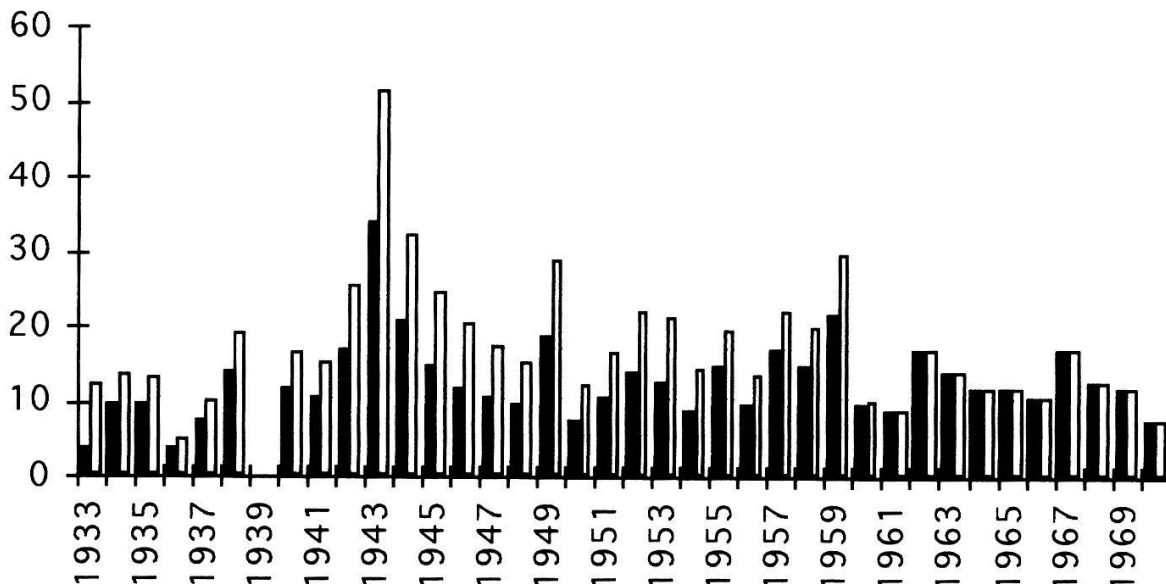


Figure 2.—Grands tétras tirés à la chasse dans le canton de Vaud.

En noir, le nombre déclaré; en blanc les valeurs extrapolées en tenant compte du pourcentage de feuilles statistiques rentrées. Le renvoi des feuilles de statistiques n'est obligatoire que depuis 1960; d'autre part ces statistiques comprennent aussi un certain nombre de Grands tétras tirés dans les Préalpes.

Il s'agit là bien sûr de valeurs minimales, en particulier pour les anciennes années, et qui ne tiennent pas compte du braconnage. La stabilité des tirs jusqu'à la fin des années 60 indique que la chasse a été peu affectée par d'éventuelles fluctuations de population.

L'impact de cette chasse est difficile à évaluer. D'une part, l'impact a probablement été limité du fait que les tirs étaient effectués hors parade, seulement sur les mâles, et à un niveau relativement faible (si on tient compte des effectifs d'alors nettement plus élevés). D'autre part, la grande sensibilité des populations à la mortalité des adultes fait que les années de chasse ont vraisemblablement eu un effet très négatif sur le potentiel démographique de l'espèce dont l'effectif est aujourd'hui à peine suffisant pour garantir sa survie (NEET 1996).

Braconnage

Le braconnage a probablement eu un impact non négligeable sur les populations jurassiennes de Grands tétras. Au début du siècle par exemple, les braconniers français de Morez et des Rousses étaient connus pour leurs destructions dans le Jura suisse (VON BURG 1926).

En France voisine, la chasse au Grand tétras est interdite comme en Suisse, mais des cas de braconnage sont encore régulièrement signalés (LECLERCQ 1988). En Suisse, le braconnage paraît actuellement rare.

Les prélèvements par braconnage ont un impact d'autant plus négatif qu'ils touchent le plus souvent les mâles adultes (qui sont particulièrement vulnérables pendant les parades) et que la population est déjà réduite. En ce sens, la présence d'observateurs sur de nombreuses places de chant permet une surveillance complémentaire aux efforts de la Conservation de la faune.

Conclusions

Les principaux prédateurs du Grand tétras sont présents en bonnes densités dans les biotopes vaudois de l'espèce et leur impact sur les populations de Grands tétras n'est vraisemblablement pas négligeable, en particulier dans les conditions de basses densités que l'on rencontre actuellement dans de nombreux secteurs.

Toutefois, dans la plupart des cas, des mesures de réduction ne sont pas réalisables, soit parce que le prédateur est lui-même une espèce protégée (autour, lynx), soit parce que ces mesures nécessiteraient des moyens gigantesques pour avoir un effet significatif sur les densités de prédateurs, au vu des surfaces concernées (mustélidés, corvidés). Ces efforts seraient disproportionnés par rapport aux gains espérés pour les Grand tétras. De plus, ils entraîneraient inmanquablement une augmentation des dérangements.

Plus fondamentalement, la destruction intensive et systématique de prédateurs ne correspond pas aux objectifs de gestion d'un écosystème équilibré. En l'absence d'autres facteurs négatifs (dérangement, dégradation du milieu), le dynamisme de la reproduction du Grand tétras est d'ailleurs tout à fait capable de compenser l'impact de la prédation.

Les sangliers, renards et chiens et un éventuel braconnage constituent par contre des cas particuliers qui nécessitent des mesures de gestion appropriées.

4.2.4. Problématique du dérangement

Besoins des Grands tétras du point de vue de la tranquillité

Leur nature farouche rend les Grands tétras sensibles à toute présence humaine. Les oiseaux y réagissent par le stress, l'arrêt de leur activité (nourrissage en particulier) et bien souvent par la fuite à pied ou l'envol. Ce dérangement cause donc perturbation physiologique, perte énergétique, exposition accrue aux prédateurs et, s'il est répété, abandon d'une partie du territoire favorable à l'espèce.

Sensibilité durant les parades

Le comportement polygame des Grands tétras les rend particulièrement vulnérables durant les parades, qui impliquent le déroulement complet d'un rituel social complexe. La période des accouplements, durant laquelle les poules viennent visiter la place de parade est courte (environ une semaine), et des perturbations à cette période sont particulièrement sensibles. Des dérangements répétés peuvent mener à l'abandon de la place et à l'échec de la reproduction. Une étude dans les Pyrénées (MÉNONI *et al.* 1989) a montré que les dérangements liés à l'implantation de stations de sport d'hiver avaient provoqué plusieurs cas de disparition totale de places de chant.

Sensibilité durant la nidification

L'attachement de la femelle au nid varie fortement durant l'incubation. Au début, la femelle est très sensible au dérangement et peut abandonner son nid très facilement. Son attachement au nid s'accroît progressivement. En fin de nidification, l'attachement devient spectaculaire. On a vu des femelles se laisser soulever hors de leur nid, piétinées par du bétail ou rester à couvrir alors que les travaux d'une tronçonneuse les couvraient de copeaux (cas signalé au Mont Sâla)!

Sensibilité durant l'élevage des jeunes

Les poussins viennent au monde avec des réserves énergétiques (subcutanées et vitellines) qui assurent leur survie les deux premiers jours. Ensuite, ils doivent trouver leur nourriture eux-mêmes, la femelle ne les nourrissant pas (GLUTZ VON BLOTZHEIM *et al.* 1973).

Le dérangement augmente la vulnérabilité des poussins à la prédation et peut faire éclater les couvées, ce qui condamne les poussins qui ne retrouvent pas leur mère. Dans les Pyrénées, lors du suivi au radio-tracking de poussins, on a même constaté deux cas de décès de poussins piétinés par des randonneurs (MÉNONI 1991b).

Sensibilité durant l'hivernage

Si les dérangements à la belle saison affectent en premier lieu le succès de la reproduction, les dérangements hivernaux ont des conséquences plus graves encore en mettant en péril la survie des oiseaux. En effet, le très faible pouvoir nutritif de leur nourriture hivernale les soumet à une balance énergétique très limitée.

La nourriture hivernale du Grand tétras est constituée d'aiguilles de conifères, un aliment particulièrement pauvre. Le système digestif du Grand tétras se distingue par une série d'adaptations marquées qui lui permettent de survivre à ce régime spartiate (HOPPE 1973, ANDREEV 1973):

- le bec est particulièrement puissant afin de pouvoir bien brouter les aiguilles de conifères. Les plaques du bec muent chaque printemps;

- le jabot est très volumineux (300-600 cm³) afin d'accumuler des réserves importantes de nourriture;

- la présence de gastrolithes (petits cailloux absorbés par l'oiseau) dans un gésier très musclé, qui, ensemble, favorisent le broyage des aliments;

- un intestin très long (plus de 2 m de long chez le mâle);

- l'existence de deux longs appendices (caecum) où s'effectue la digestion bactérienne de la cellulose et de la lignine (ces appendices sont fonctionnellement analogues à la panse des ruminants). Ils sont vidés une fois par jour (environ 1 dl), le matin, et couvrent les crottes d'un fiel verdâtre bien connu des naturalistes;

- une digestion en continu, produisant environ 120 crottes/24 heures (1 toutes les 12 minutes!), selon ANDREEV (1973).

Ces adaptations permettent une efficacité de la digestion de l'ordre de 33%. Les besoins énergétiques d'un mâle étant estimés à environ 500 Kcal/24 h, il doit donc consommer une nourriture ayant l'équivalent de 1550 Kcal/24 h (ANDREEV 1973). Cela correspond à une quantité de nourriture importante: un grand mâle de 4.5 kg requiert ainsi près d'une livre de nourriture quotidienne alors que la capacité maximale de son gésier est de l'ordre de 150-200 g (SEMENOV TJAN SCHANSKIJ 1959 *in* GLUTZ VON BLOTZHEIM *et al.* 1973). Le gésier doit donc être rempli plusieurs fois par jour et la digestion procède quasiment en continu. Tout ceci limite donc de manière très stricte l'énergie maximale absorbable par les oiseaux en hiver. Selon ANDREEV (1973), en cas de conditions météorologiques extrêmes, les Grands tétras d'URSS peuvent rester 2-3 jours enfouis dans la neige sans absorber de nourriture. La fonction des appendices devient alors cruciale et seul leur fonctionnement maximum (qui ne semble pas atteint en temps normal) permet d'extraire suffisamment d'énergie de la nourriture en réserve dans le jabot.

Les Grands tétras réagissent à ces restrictions en limitant strictement leurs dépenses énergétiques. Le suivi au radio-tracking a montré l'extraordinaire économie de moyens de l'espèce. Un mâle n'est actif que trois heures par jour (pour 2-3 repas) et reste complètement immobile le reste du temps (jusqu'à 4 heures d'inactivité totale, sans un mouvement de tête) (MÉNONI 1991b). Le domaine vital peut se réduire à quelques dizaines d'arbres pour plusieurs mois.

Grâce à ces adaptations, les mâles, s'ils ne sont pas dérangés, sont capables d'accumuler des réserves même pendant l'hiver. Ces réserves sont vitales pour le mâle, qui les utilisera pendant les parades. La perte de poids des mâles durant la parade est de l'ordre de 250 g (GLUTZ VON BLOTZHEIM *et al.* 1973). Pour la femelle, la situation est similaire, mais c'est surtout pour la ponte qu'elle a besoin de réserves. Selon les estimations de LECLERCQ (1988), ce gain n'est toutefois souvent pas possible dans le Jura, du fait notamment de la valeur calorifique limitée des aiguilles de sapin disponibles. L'oiseau doit compenser avec les réserves de la belle saison le déficit résultant de la dépense calorifique journalière de 450-500 Kcal alors que l'énergie assimilée est de seulement 150-200 Kcal.

Si les dérangements sont fréquents, ce délicat équilibre énergétique s'effondre (en vol, un oiseau consomme 7 fois plus d'énergie qu'au repos!), ce qui conduit progressivement à l'inanition.

Zone d'influence du dérangement

Des dérangements inhabituels peuvent provoquer des départs ou des envols dans un rayon de 100-200 m. Les lieux régulièrement dérangés ne sont en général pas approchés à moins de 150-200 m, même avec les phénomènes d'accoutumance. LECLERCQ (1988) et MÉNONI *et al.* (1989) estiment qu'en hiver, quand les promeneurs sont bien canalisés, comme c'est le cas sur les pistes de ski de fond damées, cette distance peut être abaissée à 100 m. Dans le Jura, on a également observé des Grands tétras branchés à 100 m d'un télé-ski en activité (GLAYRE et MAGNENAT 1984).

Analyse des sources de dérangement et des mesures à prendre

La proximité de grandes villes (Genève, Lausanne, Yverdon, etc.), la dégradation et la banalisation croissante des paysages de plaine, les conditions météorologiques (ensoleillement hivernal nettement supérieur à celui du bassin lémanique soumis à l'inversion), l'augmentation des temps de loisirs, l'amélioration des voies de circulation sont autant de facteurs qui ont amené une fréquentation croissante en toute saison des biotopes à Grand tétras vaudois par le public (constatée par tous les observateurs contactés durant l'enquête). Alors que longtemps, l'inaccessibilité des forêts de montagne a limité les interventions humaines qu'elles soient sylvicoles ou touristiques, seules les stations les plus pentues sont encore aujourd'hui relativement peu dérangées ou exploitées.

Une analyse complète des sources de dérangement et des mesures à prendre a été effectuée mais sa description dépasse le cadre de cette publication. Seuls les faits les plus importants ou particuliers au Jura ont été retenus ici.

Voies d'accès

L'importance de la proximité de routes carrossables apparaît comme une constante dans l'étude des formes d'activité humaine dans les milieux à Grand tétras du Jura vaudois. La nécessité de parcourir de longues distances à pied représente le meilleur élément dissuasif et caractérise toutes les zones les plus tranquilles.

Balisage

Que ce soit pour les randonneurs, les cyclistes ou les fondeurs, le balisage a un effet canalisateur important sur le grand public qui recherche cet encadrement sécurisant.

Son efficacité a été démontrée dans le Département du Jura (France). Les limitations de la fréquentation dans le Risoux (fermeture des routes forestières, damage des pistes de ski de fond limité aux axes routiers, absence de ski «hors-piste» et de compétitions sportives, etc.) ont permis une remontée spectaculaire des effectifs depuis 1984. Inversement, le massif du Massacre qui n'a bénéficié d'aucune de ces mesures a vu ses effectifs diminuer régulièrement depuis la même époque (DRAE 1991).

Le ski de fond se pratique à une période où les Grands tétras sont particulièrement sensibles aux dérangements. Le choix de l'itinéraire des pistes de ski de fond est crucial. Il doit à tout prix éviter de passer à travers les zones d'hivernage, qui se trouvent souvent le long des crêtes. Dans la forêt du Massacre, la piste de ski de fond longe la crête. Elle a amené l'effondrement et la quasi-disparition locale de l'espèce, alors même que la forêt lui est restée extrêmement favorable. Localement, plusieurs secteurs de la Vallée de Joux, régulièrement fréquentés par le Grand tétras en hiver, ont été abandonnés après l'ouverture de pistes de ski de fond (GLAYRE et MAGNENAT 1984).

Toutefois, un bon balisage, s'il est respecté par les utilisateurs, permet au Grand tétras de rester à 200 m (voire moins) des pistes sans être dérangé.

Vélos et véhicules tout terrain

La pratique du vélo tout terrain (VTT) connaît une vogue grandissante et devient un facteur de dérangement important dans les secteurs à Grand tétras. Le dérangement est dû au bruit (surtout les cris!), et se trouve accentué par la vitesse de déplacement élevée.

Quant à la mode actuelle des véhicules 4x4 (tout terrain), elle a entraîné une multiplication de la pénétration des milieux à Grand tétras par des véhicules, y compris en hiver. Les voitures actuelles sont capables d'emprunter les mauvaises pistes forestières ou les routes enneigées. Les interdictions de circuler (hors piste et sur piste) ne sont pas respectées. Des problèmes similaires existent localement avec les adeptes de moto tout terrain.

«Morilleurs»

La recherche des morilles est une activité étonnamment répandue. Elle débute tôt dans la saison, ce qui la fait coïncider avec les parades et la nidification. Elle conduit également ses adeptes dans des sites éloignés, loin des chemine-ments habituels. Le ratissage systématique devient particulièrement néfaste pour le Grand tétras quand le morilleur est accompagné par un chien non tenu en laisse.

Course d'orientation

La course d'orientation nécessite pour sa pratique l'utilisation de cartes particulières au 1/15'000. Il existe actuellement 5 cartes (315 Petit Risoux, 564 Marchairuz, 790 La Thomasette, 855 Mont Tendre et 1000 Crêt de la Neuve-Pré de Rolle-St.Georges) touchant des périmètres à Grand tétras dans le Jura vaudois et c'est là que se concentrent les impacts (OEKOGEO AG 1991). Durant la période d'étude, des courses d'orientation ont été effectuées à plusieurs reprises dans des secteurs à Grand tétras, souvent à la fin du printemps/début de l'été, une période particulièrement sensible. L'organisation d'un championnat de course d'orientation dans le secteur d'étude quelques jours avant les battues de comptage de 1991 a permis de montrer l'importance d'un tel dérangement.

Entre-temps, ces cartes et les règlements liés à ce type de manifestation ont fort heureusement été adaptés aux exigences de la conservation du Grand tétras (MARTI 1996).

Chasse

La chasse a lieu pendant une période un peu moins sensible puisqu'elle se déroule principalement en automne: les couvées se sont émancipées et la nourriture est abondante. Toutefois, la chasse au sanglier pose un problème particulier. La difficulté que les chasseurs rencontrent pour atteindre les objectifs de régulation du sanglier a conduit les autorités cantonales à les autoriser à circuler librement sur tout le réseau de routes forestières durant l'ouverture de la chasse au sanglier (qui s'étend sur une bonne partie de l'hiver). Il en résulte un accroissement non négligeable des dérangements dans certains massifs à Grand tétras.

Chiens

L'effet de dérangement du aux diverses activités humaines est souvent amplifié par les chiens. S'il n'est pas tenu en laisse, le chien a un impact souvent bien plus négatif que le promeneur. Sa présence peut causer l'abandon des nids par les couveuses, l'éclatement des nichées, à quoi s'ajoute l'impact possible de la prédation directe. Leclercq (comm. pers.) estime que la présence de chiens accompagnant les promeneurs est une des principales raisons des faibles taux de reproduction observés dans le Risoux français. L'interdiction de laisser courir les chiens existe, mais elle est très peu respectée, et son application (qui doit passer inévitablement par l'information) est très difficile.

Observateurs du Grand tétras

Une bonne partie des places de chant du canton de Vaud sont suivies régulièrement par un ou plusieurs observateurs (comme pour la plupart des autres activités de loisirs, il s'agit en général des places les plus accessibles en voiture...). Sur les places les plus connues, on peut compter jusqu'à 5-6 affûts certains jours! Le Grand tétras est même devenu une sorte de spécialité pour certains naturalistes ou chasseurs, qui reviennent chaque année sur «leurs» places. Bon nombre d'entre eux sont des photographes ou des cinéastes animaliers amateurs, plutôt que des ornithologues au sens habituel du terme. L'impact des observations sur les places de chant est très variable. En général, il est de deux ordres:

- les allers et venues et la pose d'un affût attirent l'attention sur la place de chant;
- les arrivées ou départs à des heures indues ou des perturbations durant l'affût dérangent la parade.

Cet impact peut être minimalisé à condition de respecter une série de précautions:

- arrivée le soir avant les oiseaux;
- silence parfait durant les affûts;
- départ le matin une heure après la dernière manifestation de chant ou de parade;
- pas d'affût fixe laissé sur place plusieurs jours;
- discrétion dans l'approche;
- pas d'utilisation de magnétophone pour repasser le chant et exciter les oiseaux.

La présence d'observateurs sur les places de chant a aussi des aspects positifs car elle assure un suivi et une surveillance.

Armée

L'armée dispose de nombreuses places d'entraînement et de tir dans les massifs à Grand tétras. A titre d'exemple, le commandement de la Place d'Arme de Bière gère 13 places de tir dans le Haut-Jura, dont 11 se situent dans l'aire de distribution actuelle du Grand tétras. Les tirs sont strictement délimités géographiquement et temporellement.

Les périodes où les tirs sont possibles sur ces places sont relativement limitées, d'une part par l'enneigement, d'autre part par l'arrivée du bétail sur les alpages. Les tirs se concentrent donc surtout au printemps et en automne (jusqu'à fin novembre). Les semaines du printemps coïncident malheureusement en général avec la période de parade des Grands tétras.

Ces exercices, les tirs en particulier, constituent un dérangement non négligeable pour l'espèce. La distance joue un rôle très important. Les tirs au canon effectués à 4-5 km d'une place de chant ne semblent pas déranger les coqs qui paradent; il en est de même pour les impacts d'obus sur le sommet du Mont Tendre. Par contre, à moins d'un km de distance, le dérangement semble important. Celui-ci dépend également du type d'arme utilisée (l'utilisation de grenades semble particulièrement perturbante).

Les observateurs rapportent de nombreux cas de parades interrompues suite au déclenchement de tirs le matin. Les tirs du soir et de la nuit précédente sont également néfastes car ils empêchent les coqs de venir se brancher le soir. Même si certains mâles viennent sur les places le matin, on constate une diminution des parades le lendemain. Enfin, les visites de poules sont nettement plus rares pendant ou après les tirs. Des tirs répétés à proximité d'une place de chant durant les parades peuvent compromettre sérieusement la réussite de la reproduction. Dans le secteur d'étude, une place de chant s'est déplacée progressivement au cours des années, passant derrière une crête suite à l'utilisation plus intensive d'une place de tir par les militaires. Une autre place de chant a disparu suite à l'ouverture plus précoce d'une route d'accès permettant des tirs durant la parade. Cette place s'est reconstituée partiellement l'année suivante, 600 m plus loin.

L'effet du dérangement par les tirs avant le début des parades est plus difficile à vérifier, mais au vu des faibles réserves énergétiques des Grand tétras à la fin de l'hiver, il est probablement très défavorable.

Au dérangement causé par les tirs, s'ajoutent les mouvements de troupes, qui s'entraînent et bivouaquent aux environs des places de tirs.

Les contacts positifs noués avec le responsable de l'organisation des tirs de la Place d'Arme de Bière ont toutefois abouti ces dernières années à des compromis encourageants (tirs printaniers déplacés sur des places moins vulnérables, bivouacs évités dans les secteurs sensibles).

Enfin, l'armée déneige certaines routes pour accéder à ses places de tirs. Cela rend malheureusement les massifs à Grand tétras plus accessibles, plus tôt dans l'année, souvent déjà durant la parade et accentue par conséquent la pression de dérangement par le public.

Exploitation forestière

Dans le Haut-Jura, les travaux forestiers se réalisent surtout au printemps ou à l'automne. L'intervention se fait en général en continu: martelages, coupes puis soins culturaux. Toutefois, il arrive que les soins culturaux soient remis à l'année suivante. Les interventions sur un secteur donné ne surviennent que

tous les 10 à 20 ans, à moins que des chablis nécessitent des interventions supplémentaires (COLEMAN 1993).

Routes forestières

D'une manière générale, l'impact direct des routes forestières sur le milieu peut être fortement limité en adaptant son tracé de manière à éviter les zones particulièrement sensibles (place de chant en particulier) et en limitant les infrastructures (routes non goudronnées, etc.). Dans certains cas (forêts très fermées), un nouveau chemin peut même amener une ouverture de la forêt qui se révèle favorable au Grand tétras.

L'impact indirect de la route sur la gestion forestière est variable: elle rend possible une gestion et une exploitation plus intensive de la forêt, ce qui se traduit en général par un accroissement des dérangements, mais aussi parfois par un milieu plus ouvert et plus favorable. Cette évolution du milieu dépend évidemment du type de traitement forestier appliqué.

Toutefois, le principal effet négatif des routes forestières est la facilité d'accès au massif qu'elles offrent au grand public. Les diverses études et tous les observateurs consultés au cours de l'enquête sont unanimes à reconnaître l'effet prépondérant des chemins carrossables sur l'intensité des dérangements dans les forêts avoisinantes. Le déclin catastrophique des Grands tétras dans le canton de Neuchâtel a suivi de près l'extension de routes forestières et de leur fréquentation, alors même que les capacités d'accueil du milieu lui-même s'amélioreraient, suite aux interventions contre le dépérissement des forêts (Gehringer, comm. pers.). L'effet du dérangement des routes forestières fréquentées a été clairement mis en évidence par LECLERCQ (1985) qui a analysé statistiquement la répartition spatiale du Grand tétras (basée sur des centaines d'observations) dans le Haut-Jura français.

Les interdictions, qui sont seulement signalisées, ne sont en général pas respectées, comme le montre l'abondance de véhicules circulant illégalement sur les routes «fermées» (par exemple au Mont Tendre, au-dessus d'Arzier ou au-dessus de Bonmont). Il est vrai que l'absence de sanctions pour les contrevenants n'est pas de nature à les décourager. Enfin, la pose d'obstacles physiques (chaînes, barrières) se heurte malheureusement à l'opposition des utilisateurs professionnels de la route (forestiers, éventuellement exploitants d'alpages) qui y voient une gêne dans leurs activités. En l'absence de mesures efficaces limitant l'utilisation de ces routes forestières, ces routes gardent donc un effet très négatif au point de vue du dérangement des Grands tétras.

4.2.5. Synthèse sur les causes du déclin

Nous ne disposons pas de données suffisantes sur la structure démographique des populations de Grand tétras pour en déduire les causes et les mécanismes exacts de leur déclin. Par contre, l'examen site par site des milieux à Grand tétras et l'analyse de l'évolution de leurs effectifs font apparaître les caractéristiques suivantes pour le Jura vaudois:

–certains secteurs abandonnés n'ont plus une structure forestière favorable au Grand tétras;

–la raréfaction de l'espèce dans des milieux restés favorables coïncide presque toujours avec l'existence de dérangements importants;

–les zones au climat le plus rigoureux ont souvent gardé de bonnes densités de Grands tétras;

–les densités de prédateurs sont variables (dans le temps et l'espace) et relativement mal connues ce qui en rend l'analyse difficile. Ces densités semblent actuellement élevées;

L'analyse des différentes problématiques permet de préciser et de confirmer ces observations:

–l'évolution du milieu et l'augmentation du dérangement sont les principales causes de régression de l'espèce dans le Jura vaudois. Dans de nombreux cas, l'un de ces deux facteurs suffit à expliquer la raréfaction de l'espèce, et il y a souvent des cas de synergie. Les mécanismes de ces impacts négatifs sont relativement bien identifiés;

–quant au climat et aux prédateurs, s'ils ont pu contribuer à l'évolution constatée, ils ne paraissent pas en être les facteurs déterminants, mais doivent être considérés comme des facteurs aggravants.

5. VERS UNE STRATÉGIE DE PROTECTION DE L'ESPÈCE

5.1. Bilan de la situation actuelle

Les informations réunies dans le cadre de cette étude ont mis en évidence l'importance exceptionnelle de la population vaudoise pour la survie de l'espèce dans le Jura. Toutefois, comme les autres populations, son déclin est sérieusement amorcé et un effort de sauvegarde important sera nécessaire pour assurer sa conservation. Du point de vue de la conservation du patrimoine naturel, sa disparition du canton représenterait un échec majeur. Le constat de déclin établi dans ce rapport n'est pas une nouveauté. Différentes initiatives ont déjà été prises par des administrations, des associations de protection et par des particuliers pour essayer d'y remédier, surtout au niveau de la limitation des dérangements. Si ces mesures se sont avérées le plus souvent positives localement, elles ont été largement insuffisantes pour enrayer le processus de régression.

Actuellement, la protection du Grand tétras dans le Jura fait l'objet d'un important effort de recherche et de protection dans les départements français voisins, financé notamment par la Communauté Européenne. D'autre part, le canton de Neuchâtel a manifesté sa volonté de devenir plus actif dans la protection de l'espèce, afin de prévenir une extinction totale dans le canton. Le contexte intercantonal et transnational paraît donc favorable à la réussite d'un programme d'envergure en faveur des populations vaudoises de Grands tétras et viendrait compléter les efforts déployés pour les populations voisines.

5.2. Délimitation et hiérarchisation des zones de protection

Les zones prioritaires pour la protection du Grand tétras au niveau cantonal ont été délimitées sur la base:

–de l'analyse de la végétation et la cartographie des secteurs favorables au Grand tétras (décrite au chapitre 3);

–des informations réunies sur les différentes populations de Grands tétras

(en particulier la compilation des résultats sur la répartition et les effectifs des places de chant).

Cette zonation se répartit en deux catégories:

a.–*Sanctuaires pour Grand tétras:*

Il s'agit de zones présentant au moins deux des caractéristiques suivantes:

- milieu très favorable au Grand tétras;
- présence de places de chant dans un périmètre d'environ 1 km;
- présence régulière et importante de Grands tétras, au moins à certaines périodes de l'année;

Il s'agit là des parties du canton les plus riches et les plus favorables pour le Grand tétras. Ces sanctuaires doivent bénéficier d'une priorité absolue en matière de protection. Ce sont des zones «rouges» où le maximum d'effort devrait être mis en œuvre pour favoriser le maintien ou l'augmentation des effectifs de l'espèce. Le tracé de ces sanctuaires a été fait de manière restrictive: des secteurs encore fort bien fréquentés il y a quelques années, mais abandonnés depuis, n'ont pas été retenus.

b.–*Périmètres à Grand tétras:*

Les périmètres à Grands tétras englobent et complètent les secteurs comprenant des zones favorables à l'espèce mais qui n'ont pas la même valeur prioritaire, car une évolution défavorable du milieu et/ou une pression de dérangement trop importante ont entraîné une diminution considérable des effectifs. Leur potentiel reste cependant important.

Ce sont souvent des ensembles vastes de plusieurs centaines ou milliers d'hectares, qui recouvrent une mosaïque d'habitats de valeur inégale pour le Grand tétras. Ces périmètres doivent être considérés comme des zones globalement sensibles. C'est à cette échelle que tous les projets d'aménagement doivent prendre en compte les impératifs de protection de l'espèce.

Dans une telle démarche de zonage un certain arbitraire est inévitable quant aux limites exactes des frontières de chaque zone. Si la délimitation des sanctuaires est souvent précise grâce à la présence de places de chant, celle des périmètres laisse la part à une certaine interprétation. Ainsi, des zones à priori favorables au Grand tétras ont été écartées, les pressions de loisirs étant telles que des mesures de protection paraissent inapplicables. Il n'est pas exclu que des Grands tétras soient observés occasionnellement à l'extérieur des périmètres. En effet, des modifications importantes du milieu (suite par exemple à des coupes ou des chablis) peuvent se répercuter sur la distribution des Grands tétras. Il est donc possible que ces tracés subissent des adaptations mineures dans le futur.

Les périmètres à Grand tétras renferment l'habitat de la quasi-totalité des Grands tétras du canton de Vaud. Ils sont au nombre de 8 et couvrent 227 km², dans lesquels la protection du Grand tétras devrait être prise en compte avec toutes les activités humaines et intégrée à tous les projets d'aménagement.

Ces périmètres ont été cartographiés sur un jeu de cartes au 1:25'000 comportant les limites des parcellaires forestiers et déposé à la Conservation de la faune. Des extraits peuvent être mis à la disposition des professionnels concernés.

Les sanctuaires à Grand tétras couvrent les meilleurs secteurs de chaque périmètre. Ces sanctuaires couvrent une surface de 115 km², soit environ 3.5% de la surface cantonale (3200 km²) ou 12% de sa surface forestière (900 km², ROBERT 1992). Ces sanctuaires abritent l'ensemble des places de chant connues et la grande majorité de la population de Grands tétras. Dans ces surfaces, la problématique Grand tétras mérite une priorité particulière sur le plan de la gestion. Dans les Vosges (France), la surface des zones d'actions prioritaires Grand tétras (à caractère de réserve), soumise à des directives sylvicoles et d'utilisation pour les loisirs très strictes, est du même ordre de grandeur, soit environ 120 km².

En raison des engagements de confidentialité pris auprès des fournisseurs d'observations et de la forte pression des curieux et photographes, il n'est pas prévu de diffuser l'emplacement de ces sanctuaires. Ils ont toutefois été cartographiés sur un jeu de cartes confidentielles à la disposition des autorités cantonales chargées de la conservation de la faune.

Dans le contexte de la chaîne jurassienne, l'étude fonctionnelle des différents sanctuaires et périmètres à Grand tétras définis par notre analyse permet de compléter leur qualification en distinguant (voir figure 3):

–trois *noyaux de population*, composés d'un ou plusieurs sanctuaires entourés ou bordés de périmètres qui doivent servir de zones tampons. Ces noyaux abritent des populations de plusieurs dizaines d'individus avec un réseau de places de chant et sont encore parfaitement fonctionnels. Ils constituent les bastions de l'espèce dans le Jura vaudois. Il n'existe plus actuellement, dans le reste du Jura suisse, de noyaux de population comparables.

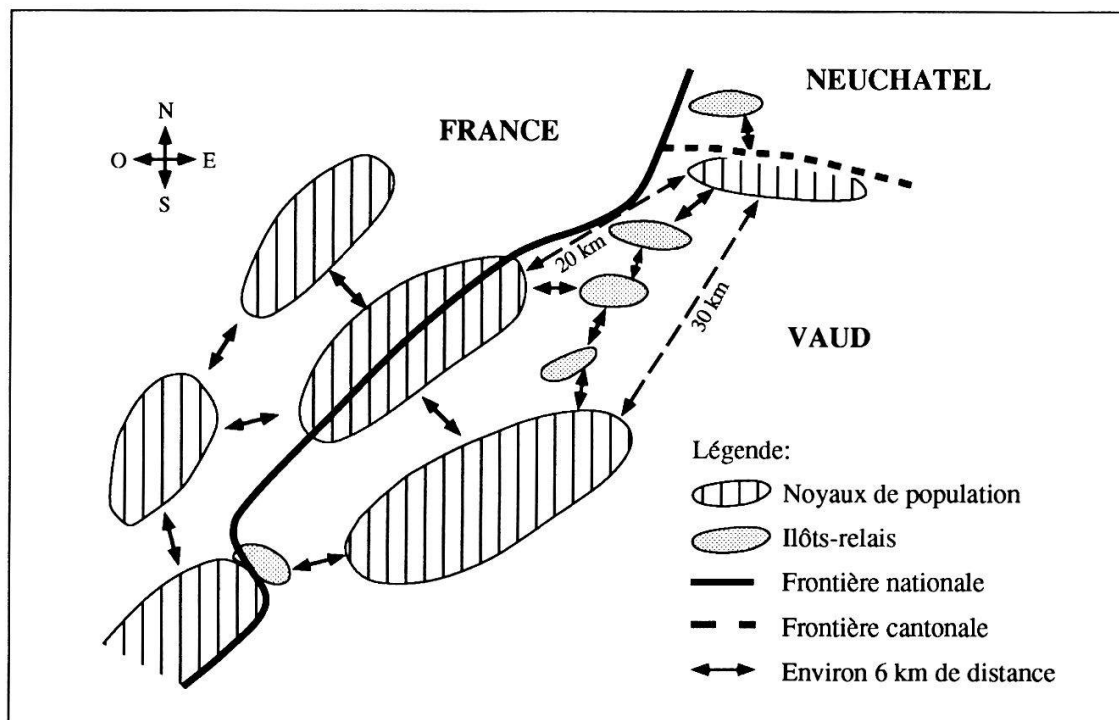


Figure 3.—Répartition spatiale de la métapopulation jurassienne de Grand tétras (partielle et schématique). Noter l'isolement de la population nord-vaudoise en l'absence d'îlots-relais.

–trois îlots-relais, composés de périmètres à Grand tétras, avec un ou plusieurs petits sanctuaires n'abritant que quelques individus. Ces îlots ne peuvent se maintenir de manière autonome. Ils ne subsistent sans doute que par l'immigration depuis des noyaux de population. Leur maintien est important pour le rôle de relais qu'ils jouent entre les différents noyaux, en empêchant leur isolation.

–une *extension* suisse d'un important noyau de population français qui joue le même rôle que les îlots-relais.

5.3. Aperçu du le plan d'action proposé

La description du plan d'action dépasse le cadre de cet article et nous nous limiterons à citer les principaux thèmes abordés.

Les mesures de protection proposées concernent essentiellement la gestion sylvicole et la limitation du dérangement.

Les mesures de gestion sylvicole, qui doivent être confiées à l'appréciation et à la compétence du corps forestier, doivent surtout permettre de combattre l'évolution actuelle de fermeture du sous-bois par le hêtre qui a été constatée dans de nombreux secteurs.

Le dérangement doit être canalisé hors des secteurs sensibles par deux approches qui doivent être menées par la Conservation de la faune:

–concertation avec les principaux organisateurs d'activités humaines (armée, offices du tourisme, organisateurs de manifestations, etc.) afin de canaliser ces activités dans les secteurs et durant les périodes les moins sensibles. Cette concertation devrait devenir incontournable pour toute activité entreprise dans les périmètres à Grand tétras;

–fermeture d'une partie du réseau de routes forestières au public, afin de diminuer l'accessibilité des sanctuaires à Grand tétras et mise en place d'un contrôle plus strict des interdictions de circuler sur les routes forestières sans barrière afin d'enrayer l'augmentation de ce type de dérangement.

Ces restrictions devraient permettre de concentrer les dérangements dans les zones peu favorables au Grand tétras, en particulier les prés-bois très ouverts, les massifs de plus basse altitude et les secteurs déjà dérangés et abandonnés par les Grands tétras.

La concrétisation de ces actions implique la poursuite et l'intensification de la collaboration ébauchée avec les autres acteurs importants des paysages du Haut-Jura, à savoir les propriétaires et les autorités communales concernées, les forestiers, les surveillants de faune, les organisateurs d'activités de loisirs, l'armée, les naturalistes, les photographes amateurs et le grand public dans son ensemble.

5.4. Compatibilité avec la protection d'autres espèces

La mise sur pied d'un projet de protection pour la sauvegarde d'une espèce pose immédiatement la question de son impact sur les autres espèces.

La priorité donnée au Grand tétras s'explique par son statut précaire et par l'importance particulière des populations vaudoises au niveau suisse et transnational. Toutes les mesures visant à créer des zones relativement préservées du dérangement devraient s'avérer favorables pour de nombreuses espèces, y

compris celles qui sont plus ou moins menacées (MARTI 1993, MORIER-GENOUD 1994). L'autre gallinacé forestier par exemple, la Gelinotte, a une niche écologique différente du Grand tétras. En effet la Gelinotte est une espèce des milieux pionniers denses, alors que le Grand tétras est caractéristique des vieilles forêts ouvertes (avec des milieux pionniers ouverts). Toutefois, cette contradiction dans les besoins n'est qu'apparente. En effet, la taille des domaines vitaux est très différente (30-50 ha pour un mâle de Grand tétras, 5 ha pour une Gelinotte). Il est donc fréquent d'avoir une forêt favorable au Grand tétras sur 50 ha mais parsemée de milieux favorables à la Gelinotte. En fait, les mesures proposées dans ce rapport sont pour la plupart fortement favorables aussi à cette deuxième espèce ainsi qu'à d'autres espèces appréciant les forêts ouvertes. Les seuls aménagements particuliers où la problématique de cette espèce devra être prise en compte relèvent du traitement forestier du sous-bois, où des mesures spécifiques pourraient être souhaitables.

6. ET POUR FINIR...

Le Grand tétras se trouve aujourd'hui à un tournant dans le canton de Vaud. D'une part, l'espèce a fortement décliné dans toute l'Europe centrale et se retrouve affaiblie par de nombreuses menaces; d'autre part, le Jura vaudois abrite encore une population importante. Si elle pouvait être correctement protégée et maintenue, cette population vaudoise formerait, avec les populations des trois départements français voisins, une population viable à long terme et d'intérêt international. D'importants efforts de protection sont également mis en œuvre du côté français.

La protection d'une espèce comme le Grand tétras constitue un défi difficile à relever face aux intérêts souvent contradictoires entre les activités de délasserment, les utilisations monétarisées de l'espace montagnard et la protection de la faune. Il n'y a pas de contradiction de principe entre l'exploitation sylvicole et le maintien de l'espèce. Au contraire, des interventions sont même nécessaires pour modifier certaines évolutions du milieu qui ne se font pas toujours dans un sens favorable à l'espèce. Quant à la préservation d'espaces suffisamment tranquilles, si elle constitue une contrainte difficile à faire passer dans le contexte de la «société des loisirs», une gestion rigoureuse et précise de l'espace devrait permettre de trouver des compromis acceptables.

Un programme de protection nécessite la mise en œuvre de mesures dans de nombreux domaines. Les mesures de gestion forestière agissant sur la qualité du milieu sont souvent des mesures qui ne développent tous leurs effets qu'à long terme. L'effort demandé aux responsables de la gestion forestière n'a pas de sens si ces mesures de gestion ne sont pas complétées par des mesures de protection efficaces contre le dérangement.

L'histoire du Grand tétras et de sa protection est jalonnée de rapports d'étude, avec des bilans alarmants et des catalogues de mesures à prendre. A eux seuls, ces rapports n'ont jamais permis de redresser la situation. Notre souhait est que cette étude puisse contribuer à la mise en place de mesures concrètes qui puissent aider à conserver dans le canton de Vaud l'oiseau qui est, pour beaucoup, la plus impressionnante incarnation de la forêt sauvage et primitive.

REMERCIEMENTS

Cette étude n'aurait pas été possible sans le concours des nombreuses personnes qui ont bien voulu partager leurs connaissances et le fruit de leurs observations. Il est impossible de les citer toutes, mais nous tenons à adresser nos plus vifs remerciements à:

Jacques Berlie, biologiste et naturaliste; Jean-Louis Berney, inspecteur forestier des forêts du XIème Arrondissement; Evelyn Coleman, ingénieur-forestier stagiaire; Patrick Deleury, surveillant de la faune de la circonscription 1; Philippe Dufour, naturaliste et membre du Groupe Tétras; Philippe Fallot, écologue; Frédéric Gehringer, conservateur du Musée d'histoire naturelle de Neuchâtel; Jean-Daniel Gallandat, maître-assistant au Laboratoire d'écologie botanique de l'Université de Neuchâtel et responsable du projet PATUBOIS; Jacques Ioset, naturaliste; Bernard Leclercq, chercheur contractuel à l'ONC et spécialiste du Grand tétras du Jura français; Patrick Longchamp, technicien de l'ONC; Christian Marti, responsable du projet Grand tétras de l'OFEFP et de la Station Ornithologique de Sempach; Pascal Marti, naturaliste; Gilbert Matthey, ancien Conservateur de la faune; Marc Montadert, spécialiste du Grand tétras du Jura français; Frédéric Rapin, naturaliste; Vital Rebsamen, naturaliste et membre du Groupe Tétras; Jacques Renaud, garde-faune auxiliaire, chasseur et membre du Groupe Tétras; Bernard Reymond, surveillant de la faune de la circonscription 2 et organisateur du Groupe Tétras; Charles-Louis Rochat, chasseur et membre du Groupe Tétras; Michel Strobino, naturaliste; Jean-Michel Vandiel, technicien de l'ONC; Eric Treboux, inspecteur forestier des forêts du XIVème Arrondissement; Fritz Vogt, adjudant, responsable de tirs de la Place d'Armes de Bière et garde-auxiliaire; Pierre Walder, naturaliste; Pierre Wegmüller, naturaliste et membre du Groupe Tétras

Ainsi qu'à l'Institut Suisse de Météorologie.

Il nous tient aussi à cœur de remercier tous les participants aux battues de comptage pour leur précieuse contribution.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDREEV A.-V., 1973. Über die Energiebalance und Besonderheiten der Verdauung bei einigen Tetraoniden in Winter. *Biolog. Fragen des Nordens* 2: 146-155.
- BADILATTI B., 1992. Das Auerhuhn in einem Hochgebirgstal (1981-1991). *Orn. Beob.* 89: 50-55.
- BURG VON G., 1926. Les Oiseaux de la Suisse - XVème livraison: Acanthinae, Pyrrhulinae, Columbiformes et Gallinacei. Berne et Genève, Suisse.
- CATUSSE M., NOVOA C., MÉNONI E., POIROT J., LECLERCQ B., 1992. Statut des populations de Grand tétras en France –Recommandations pour la gestion de l'espèce et de ses habitats. *Bull. mens. ONC* 171: 14-19.
- CHAPPATTE B., LÜCKER L. et ROY O., 1991. A propos du comportement aberrant d'un Grand tétras (*Tetrao urogallus*) dans le Jura gessien (Ain/France). *Nos Oiseaux* 41: 81-87.
- COLEMAN E., 1993. Evaluation de milieux à Grand tétras du point de vue forestier. Travail de stage au Service des forêts et de la faune du Canton de Vaud. 17 p.+ annexes.
- COUTURIER M. et A., 1980. Les coqs de Bruyère (2 volumes). Ed. Dubusc Boulogne. 656 et 1529 p.
- DRAE, 1991. Programme d'action en faveur des tétraonidés dans le massif jurassien. D.R.A.E. Franche-Comté. Rapport.
- DRAGESCO A., 1990. Les combats des Grands tétras. *Diana* 2: 16-19 et 3: 12-14.
- ECONAT, 1994. Faune et chasse dans le canton de Fribourg. Rapport réalisé pour l'Etat de Fribourg.
- ECOTEC ENVIRONNEMENT SA, 1993. Statut et conservation du Grand tétras dans le canton de Vaud. Conservation de la faune, Saint-Sulpice. 106 p.

- ECOTEC ENVIRONNEMENT SA, 1994. Conservation du Grand tétras dans le Jura vaudois: Information pour les responsables de la gestion forestière. Conservation de la faune, Saint-Sulpice. 55 p.
- EIBERLE K. et MATTER J.-F., 1984. Witterungsverlauf und Auerhuhnbestand. *Schweizerjäger* 16: 776-782.
- FISCHER-SIGWART H. (non-daté, du début du siècle). Das Auerhuhn und seine Verbreitung in der Schweiz. Tiré à part de l'imprimerie Studer, Genève.
- GEHRINGER F., 1979. Etude sur le régime alimentaire hivernal et les fluctuations d'une population de Grands tétras dans le Jura. Bibliothèque et Musées 1979 (Neuchâtel): 105-117.
- GINDRE R., 1982. Rappel du statut du Grand tétras en France. *Act. Coll. Int. Grand tétras. Colmar 5-7 oct. 1981*: 4-10.
- GLAYRE D. et MAGNENAT D., 1984. Oiseaux nicheurs de la haute vallée de l'Orbe. Fascicule spécial en supplément à *Nos Oiseaux* 37, n° 398, 143 p.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM U.-N., BAUER K.-M. et BEZZEL E., 1973. Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Band 5 Galliformes und Gruiformes. Akademische Verlagsgesellschaft. Frankfurt am Main. 699 p.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM U.-N. et collaborateurs, 1985. Rauhfußhühner. Schweizerische Vogelwarte Sempach, Suisse. 32 p.
- DE GOUMOENS A., 1983. 1883-1983 Centenaire de la section de la Diana de Morges: Bref historique et quelques réflexions sur l'évolution de la chasse. Polycopié. 34 p.
- HOPPE P., 1973. Wovon lebt der Auerhahn im Winter? *Die Pirsch* 23 (5): 120-124.
- KLAUS S., 1994. To survive or to become extinct: small populations of tetraonids in Central Europe. In: H. Remmert Ed. Minimum Animal Populations. Springer Verlag: 137-152.
- KASTDALEN L. et WEGGE P., 1987. Why and when do capercaillie chicks die? Preliminary results based on radio-instrumented broods in south-east Norway. *Proc. Int. Grouse Symp.* 4: 65-72.
- LECLERCQ B., 1984a. Le climat et la régression des populations de Grand tétras. *Bull. mens. ONC* 79: 15-21.
- LECLERCQ B., 1984b. Dynamique des populations de Grand tétras (*Tetrao urogallus*) dans le Haut-Jura. *Gibier Faune sauvage* 3: 21-35.
- LECLERCQ B., 1985. Influence des routes et voies de pénétration humaine sur les comportements de Grands tétras et de gelinottes dans le Haut-Jura français. *Act. Coll. «Routes et faune sauvage». Strasbourg*: 197-203.
- LECLERCQ B., 1987a. Ecologie et dynamique des populations du Grand tétras (*Tetrao urogallus major* L.) dans le Jura français. Thèse Doctorat de l'Université de Bourgogne, Dijon, 465 p.
- LECLERCQ B., 1987b. Influences des modes de gestion forestière passés sur la gestion actuelle et la structure des forêts de montagne ainsi que sur les peuplements en Grand tétras. *Act. Coll. Gall. Grenoble*: 265-282.
- LECLERCQ B., 1987c. 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. *Act. Coll. Gall. Grenoble*: 21-36.
- LECLERCQ B., 1988. Le grand coq de bruyère ou Grand tétras. Ed. Sang de la terre, Paris. 196 p.
- LECLERCQ B., ROCHE J. et collaborateurs, 1992. Des forêts pour le Grand tétras. Ed. P.N.R. Haut Jura et P.N.R. Ballon des Vosges. 49 p.
- LINDEN H. et PASANEN J., 1987. Capercaillie leks in fragmented forests. *Proc. Int. Grouse Symp.* 4: 183-190.
- MARCSTRÖM V., KENWARD N.-E et ENGREN C., 1988. The impact of predation on boreal tetraonids during vole cycles: an experimental study. *Journal of Animal Ecology* 57: 859-872.

- MARTI C., 1986. Verbreitung und Bestand des Auerhuhnes *Tetrao urogallus* in der Schweiz. *Orn. Beob.* 83: 67-70.
- MARTI C., 1992. Das Auerhuhn-Schutzprojekt des Schweizerischen Vogelwarte Sempach. *Z. Ökologie u. Naturschutz* 1: 75.
- MARTI C., 1993. Aide-mémoire Sylviculture et Grand tétras. Office Fédéral de l'Environnement, des Forêts et du Paysage, Berne, et Station ornithologique suisse, Sempach. 17 p.
- MARTI C., 1996. Le Projet de Protection du Grand tétras en Suisse. In: C. NEET, édité. Le Grand tétras *Tetrao urogallus* : statut et conservation des populations du Jura vaudois. *Mém. Soc. vaud. Sc. nat.* 19.2: 247-255.
- MÉNONI E., 1991a. Caquètement et territorialité des poules de Grand tétras au printemps dans les Pyrénées. *Acta Biol. Montana* 10: 63-62.
- MÉNONI E., 1991b. Ecologie et dynamique des populations du Grand tétras dans les Pyrénées, avec des références spéciales à la biologie de la reproduction chez les poules - Quelques applications à sa conservation. Thèse de l'Université Paul Sabatier, Toulouse, 401 p.
- MÉNONI E., 1991c. Ethologie des nichées de Grand tétras –Influence de l'environnement sur le comportement et relations avec la démographie. 22 p. In E. MÉNONI (1991b).
- MÉNONI E., CATUSSE M. et 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.
- MÉNONI E., NOVOA C. et HANSSSEN E., 1989. Impact de stations de ski alpin sur des populations de Grand tétras dans les Pyrénées. In «L'écologie en France: De la recherche aux applications –Nouvelles perspectives», Actes du 5^e Colloque national de l'Association française des Ingénieurs Ecologues (en collaboration avec la Société d'Ecologie). Lyon 23-25 nov. 1989: 427-449.
- MORIER-GENOUD P., 1994. Chemin forestier La Linda-Gîte de Treyvaux (commune de La Roche): Etude de l'impact prévisible du projet de route forestière sur la population de Grand tétras. Station ornithologique suisse de Sempach. Rapport.
- MORIER-GENOUD P., BURRI A. et collaborateurs, 1990. Etude et protection du Grand tétras (*Tetrao urogallus*) dans le canton de Fribourg. Rapport. 44 p.
- MOSS R. et LOCKIE I., 1979. Infrasonic components in the song of the capercaillie *Tetrao urogallus*. *Ibis* 121: 95-97.
- MÜLLER F., 1982. Causes de régression du Grand tétras en Europe centrale et les mesures conservatoires à envisager. *Act. Coll. Int. Grand tétras*. Colmar 5-7 oct. 1981: 90-111.
- MÜLLER F., 1985. The loss of capercaillie clutches - an evaluation of a ten year study on simulated nests in the western Rhön mountains (West Germany). *Proc. Int. Grouse Symp.* 3: 347-350.
- MÜLLER F., 1987. Habitat linking - A mean of saving remnant Grouse populations in Central Europe. *Proc. Int. Grouse Symp.* 4: 32-35.
- NEET C., 1996. Première évaluation de la viabilité des populations de Grand tétras (*Tetrao urogallus*) dans le massif du Jura. In: C. NEET, édité. Le Grand tétras *Tetrao urogallus* : statut et conservation des populations du Jura vaudois. *Mém. Soc. vaud. Sc. nat.* 19.2: 237-245.
- NOVOA C., HANSSSEN E. et MÉNONI E., 1990. La mortalité de trois espèces de galliformes par collision dans les câbles: résultats d'une enquête pyrénéenne. *Bull. mens. ONC* 151: 17-22.
- OEKOGEO AG., 1991. Einfluss des Orientierungslaufes auf Fauna und Flora. Rapport privé de OEKOGEO AG pour le Schweizer Orientierungslauf Verband (SOLV) et le Schweizerischer Landesverband für Sport (SLS).
- OFF, 1983. Conservation et protection du Grand tétras en milieu aménagé. Rapport sur une réunion d'information sur la biologie de la faune sauvage du 11 novembre 1983, Office Fédéral des Forêts, Berne.

- ONC, 1977. Enquête nationale sur la situation du Grand tétras. Supplément au Bull. mens. ONC, n° 4, 24 p.
- ONC, 1981. Principaux indices permettant de détecter la présence de Grand tétras en forêt. Supplément au Bull. mens. ONC, 47, fiche technique n° 4.
- ONC, 1983. Méthodes de dénombrement des Grand tétras. Supplément au *Bull. mens. ONC*, 74, fiche technique n° 15.
- PIOTET C., 1991. A propos du Grand tétras. *Diana* 3: 26-27.
- REYMOND B., 1996. Un surveillant de la faune du Jura vaudois à la découverte du Grand tétras: résultats de vingt années d'observation. In: C. NEET, édit. *Le Grand tétras Tetrao urogallus : statut et conservation des populations du Jura vaudois. Mém. Soc. vaud. Sc. nat.* 19.2: 157-174.
- RIEBEN E., 1957. La forêt et l'économie pastorale dans le Jura. Thèse, Ecole Polytechnique Fédérale de Zürich (EPFZ).
- ROBERT J.-F., 1992. Nos forêts vaudoises - Force et mystère. Editions Ketty & Alexandre, Chapelle-Vaudanne (sur Moudon), Vaud, Suisse. 143 p.
- 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.
- ROLSTAD J. et WEGGE P., 1987a. Capercaillie Habitat: a critical assessment of the role of old forest. *Proc. Int. Grouse Symp.* 4: 235-249.
- ROLSTAD J. et WEGGE P., 1987b. Distribution and size of capercaillie leks in relation to old forest fragmentation. *Oecologia* 72: 389-394.
- SCHATT J., 1982. La régression des populations de Grand tétras dans le massif du Jura géographique: Influence de la sylviculture sur le biotope. *Chasse Alsace-Lorraine* 5: 2-10.
- SCHERZINGER W., 1987. Woodland grouse in Bavarian forest - No future? *Proc. Int. Grouse Symp.* 4.
- SCHIFFERLI A, GÉROUDET P. et WINKLER R., 1980. Atlas des oiseaux nicheurs de Suisse. Station ornithologique suisse de Sempach. 462 p.
- SCHREIBER K.-F., 1964. Niveaux thermiques du canton de Vaud. Département cantonal vaudois des Travaux publics. 1 carte.
- SCHROTH K.-E., 1990. Kartierung von Auerhuhnhabitaten im Nordschwarzwald. In . Arbeitsgruppe Auerwild. Auerwild in Baden-Württemberg –Rettung oder Untergang? *Schriftenreihe Landesforstverwaltung Baden-Württemberg Stuttgart* 70: 90-107.
- SPIDSØ T.-K., WEGGE P. et STORAAS T., 1985. Renesting in capercaillie in southern Norway. *Proc. Int. Grouse Symp.* 3: 278-288.
- STORCH I., 1993a. Forest structure, landscape mosaic, and capercaillie conservation: a central European perspective. *Proc. Int. Congr. Union Game Biol.* 21: 120-125.
- STORCH I., 1993b. Habitat selection by capercaillie in summer and autumn: is bilberry important? *Oecologia* 95: 257-265.
- STORCH I., 1993c. Patterns and strategies of winter habitat selection in alpine capercaillie. *Ecography* 16: 351-359.
- WEGGE P. et ROLSTAD J., 1986. Size and spacing of capercaillie leks in relation to social behavior and habitat. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 19: 401-408.
- WEGGE P., LARSEN B.-B., GJERDE I., KASTDALEN L., ROLSTAD J. et STORAAS T., 1987. Natural mortality and predation of adult capercaillie in southeast Norway. *Proc. Int. Grouse Symp.* 4: 49-56.
- WEISS H., 1990. Massnahmen zur Erhaltung des Auerwilds. In Arbeitsgruppe Auerwild in Baden-Württemberg –Rettung oder Untergang? *Schriftenreihe Landesforstverwaltung Baden-Württemberg Stuttgart*. 70: 149-166.
- ZINGG R , 1983. Protection du Grand tétras: Expériences au Toggenbourg. In OFF (1983).