



Tétras lyre et dérangement touristique : Synthèse bibliographique

Par Marc Montadert

2013



Tétras lyre et dérangement touristique : Synthèse bibliographique

Rapport commandé par la Fédération Départementale des Chasseurs de l'Isère.

Réalisation Marc Montadert

Verrières de Joux (25), Le 10 avril 2013

Préambule

Le tétras-lyre est l'espèce emblématique de nos montagnes iséroises.

Dans le milieu des années 80, les chasseurs se sont investis largement pour suivre les populations locales de tétras-lyre, intégrant par la suite en 1992 l'Observatoire des Galliformes de Montagne.

Dès les années 90, la Fédération des chasseurs de l'Isère a engagé des programmes de connaissances et de gestion des habitats de reproduction de l'oiseau, soucieuse de sa conservation à long terme, en partenariat avec le Conseil Général de l'Isère.

Depuis 2009, elle contribue largement au plan d'actions régional pour la conservation du tétras-lyre et de ses habitats, porté par la DREAL et la Région Rhône-Alpes, auprès de l'Observatoire des Galliformes de Montagne. Et ce autant dans la mise en œuvre de nouvelles méthodes de diagnostic des habitats de reproduction et d'hivernage du tétras-lyre mais aussi dans des actions de sensibilisation au dérangement occasionné par les activités touristiques et récréatives hivernales essentiellement

Désirant m'engager de façon pertinente et en toute objectivité auprès des gestionnaires de domaines skiables et d'espaces naturels, il m'a semblé important de faire réaliser une synthèse bibliographique sur l'effet du dérangement sur les populations de tétras-lyre par un expert indépendant.

Jean-Louis DUFRESNE

Président de la Fédération
Départementale des Chasseurs de
l'Isère

Introduction	6
Le dérangement : définition et approches scientifiques développées pour évaluer son impact	7
Méthodologie.....	9
Historique des travaux concernant l'impact du dérangement et des infrastructures sur le Tétrás lyre, le Grand Tétrás et les lagopèdes.....	9
Résultat.....	12
<i>Première question : Le dérangement apportés par l'activité touristique porte-il une responsabilité dans la diminution des populations de tétras ? Cet impact est-il identique pour les trois espèces analysées ?.....</i>	<i>13</i>
Cas du Tétrás-lyre	13
Cas du Grand Tétrás	15
Cas du Lagopède alpin	15
<i>Deuxième question. Le dérangement apporté par l'activité touristique modifie t-il le comportement des individus et de quelle manière ?</i>	<i>16</i>
Cas du Tétrás lyre.....	16
Cas du Grand Tétrás	17
Cas du Lagopède alpin	17
<i>Troisième question : le dérangement apporté par l'activité touristique dégrade t-il la condition physiologique des individus et de quelle manière ?.....</i>	<i>19</i>
Cas du Tétrás lyre.....	19
Cas du Grand Tétrás	20
Cas du lagopède alpin	20
<i>Quatrième question - Le dérangement apporté par l'activité touristique abaisse t-il le taux de survie des oiseaux adultes et de quelle manière ?.....</i>	<i>22</i>
Cas du Tétrás lyre.....	22
Cas du Grand Tétrás	22
Cas des Lagopèdes	23
<i>Cinquième question : Le dérangement apporté par l'activité touristique abaisse t-il le taux de reproduction et de quelle manière ?.....</i>	<i>25</i>
Cas du Tétrás-lyre	25
Cas du Grand Tétrás	26
Cas du Lagopède alpin et des saules.	26
<i>Sixième question : L'impact du dérangement sur les individus et/ou les populations est il fonction de sa nature, de son intensité, de sa distribution spatio-temporelle ?.....</i>	<i>28</i>
<i>Septième question : Existent-ils des phénomènes d'accoutumance ou d'adaptation au dérangement permettant aux individus ou au population de minimiser, voir d'éliminer son impact potentiel ?.....</i>	<i>29</i>

<i>Huitième question : Peut-on identifier des seuils de dérangement afin de mettre en place des mesures de protection ? Quelles sont les mesures déjà mises en place et leur efficacité ?</i>	30
Cas du Tétrás lyre.....	30
Cas du Grand Tétrás	33
Synthèse générale sur l'impact du dérangement touristique sur les tétras	34
<i>Références citées ne concernant pas directement les tétraonidés</i>	36
<i>Références citées concernant partiellement ou totalement les Tétráonidés</i>	39

Tétras lyre et dérangement touristique :

Synthèse bibliographique

Introduction

Le Tétras lyre est une espèce emblématique de la Faune française, au même titre que les autres espèces de Tétracidés, Gelinotte des bois *Bonasa bonasia*, Lagopède alpin *Lagopus muta* et Grand Tétras *Tetrao urogallus*. Toutes ces espèces rencontrent depuis plusieurs dizaines d'années des problèmes de conservation en Europe (STORCH 2000, 2007) et, notamment, dans les Alpes où se concentrent désormais l'intégralité de la population française de Tétras lyre (un petit noyau subsistait dans les Ardennes mais il a disparu au cours des années 90 (BUFFET & DUMONT-DAYOT 2011)).

Les raisons qui expliquent le déclin de ces espèces ont toutes pour origine, directement ou indirectement, le développement des activités humaines. On distingue classiquement les facteurs suivants (STORCH 2000) : la perte, la dégradation et la fragmentation des habitats, les risques démographiques associés à la petite taille des populations isolées, l'augmentation de la prédation, la chasse, les collisions de câbles aériens et de clôtures et les dérangements liés aux activités humaines.

Avec le développement relativement récent des loisirs de plein air, la question de l'impact du dérangement sur la dynamique des populations des espèces menacées a pris une importance croissante depuis une vingtaine d'années, notamment en Europe du fait d'une forte densité humaine à haut niveau de vie et du développement des infrastructures qui permettent un accès aisé aux espaces naturels (INGOLD *et al.*, 1992, WIGHT 2002, CHRIST *et al.*, 2003). La recherche scientifique suit logiquement cet intérêt et le nombre d'articles publiés augmente régulièrement depuis les années 70. Toutefois, malgré les nombreuses références disponibles, la majorité s'appuie sur de simples observations, sans mesures précises du dérangement ce qui ne permet généralement pas, d'isoler clairement son effet. Les études qui mettent en œuvre des tests d'hypothèses en faisant appel à l'expérimentation ou, au moins, à des approches comparatives contrôlant l'effet d'autres facteurs confondants, sont bien plus rares (voir HILL *et al.*, (1997) complétant HOCKIN *et al.*, (1992)). Ces approches plus rigoureuses sont pourtant indispensables pour clairement isoler et quantifier l'impact du dérangement, sur les individus ou les populations.

L'objectif de ce travail est de faire le point de l'état des connaissances concernant l'impact du dérangement touristique sur le Tétras lyre. La question de l'impact de la chasse, et donc des prélèvements, ne sera pas abordée, ou seulement marginalement à travers l'impact de la pratique sur le comportement des oiseaux. L'accent sera mis sur les études originales (relativement peu nombreuses) qui ont réellement cherché à évaluer les impacts. Nous ne ferons pas une revue exhaustive de l'ensemble de la littérature qui mentionne simplement l'effet réel ou supposé du dérangement sur les tétras, d'une façon générale et peu étayée, sans apports de données nouvelles.

Compte-tenu de la sensibilité commune d'autres espèces de tétraonidés aux perturbations d'origine humaine, nous ferons aussi régulièrement références aux travaux originaux concernant cette thématique, réalisés chez trois autres espèces : le Grand Tétras et les Lagopèdes alpin et des saules *Lagopus lagopus*.

Le dérangement : définition et approches scientifiques développées pour évaluer son impact

Le dérangement se caractérise par sa nature et son effet.

Sa nature peut-être extrêmement variée. En premier lieu, elle n'est pas nécessairement de nature anthropique. Certaines espèces animales génèrent un dérangement sur d'autres, du simple fait de leur présence ou, plus couramment, du fait de leur comportement prédateur. Ainsi, toute espèce-proie (les tétraonidés en font typiquement partie) peut être considérée comme potentiellement dérangée par son ou ses prédateurs, ce qui peut parfois affecter sa croissance (BOONSTRA *et al.*, 1998, CLINCHY *et al.*, 2004, SHERIFF *et al.*, 2009). En fait, même si ce thème ne figure pas dans les objectifs de cette synthèse bibliographique, il est important de rappeler que la réponse d'une espèce au dérangement est le résultat d'une co-évolution entre prédateurs et proies, avec parfois l'homme comme prédateur principal. Ainsi, même si les activités de loisirs hors chasse, ne présentent pas pour l'individu dérangé un risque direct, la réponse comportementale induite par ce dérangement doit être interprétée avant tout comme un comportement anti-prédateur (FRID & DILL 2002).

Si l'on s'en tient aux dérangements de nature anthropique, il peut être intéressant de distinguer les différents modes de locomotion (à pied, à ski, en vélo, engins motorisés, parapente ..), leur intensité (taille des groupes, distribution temporelle) ainsi que les infrastructures associées aux pratiques de loisirs (routes ouvertes à la circulation, (REIJNEN & FOPPEN 1995, HELLDIN & SEILER 2003, RHEINDT 2003, FAHRIG & RYTWINSKI 2009), chemins pédestres, pistes de ski de descente ou de fond, bâtiments, installations de remontes-pentes, ...).

Ces distinctions peuvent être nécessaires pour évaluer l'impact puisque les animaux perçoivent différemment, un piéton ou une voiture, sur une trajectoire prévisible ou inhabituelle, à certains moments de l'année ou du jour, plutôt qu'à d'autres (SASTRE *et al.*, 2009).

L'effet du dérangement est lui aussi multiforme (CARNEY & SYDEMAN 1999, BLANC *et al.*, 2006). Les modalités de réponses varient selon le niveau d'organisation biologique étudié : individu, population ou communauté (GILL 2007).

L'échelle de l'individu est le premier niveau pertinent puisque c'est avant tout l'individu qui répond à un dérangement en modifiant son comportement. L'effet de cette réponse sur la population, voire la communauté, doit être analysé pour estimer en définitive les conséquences du dérangement sur l'état de conservation des espèces.

Les études menées sur l'effet du dérangement sur les individus ont montré qu'il peut :

- diminuer le temps consacré à se nourrir (BURGER & GOCHFELD 1998, FERNANDEZ-JURICIC & TELLERIA 2000, LI *et al.*, 2011)
- éviter les zones dérangées pour utiliser des zones moins favorables et donc abandonner temporairement ou totalement les sites préférés (ANDERSEN *et al.*, 1990, GANDER & INGOLD 1997, FINEY *et al.*, 2005)
- Augmenter le risque de prédation (IBANEZ-ALAMO *et al.*, 2012)
- Augmenter la dépense d'énergie (NIMON *et al.*, 1995)
- Modifier la condition physique de l'individu par l'effet du stress induit (BELANGER & BEDARD 1990, AMO *et al.*, 2006)

L'ensemble de ces phénomènes peut entraîner un coût en terme de valeur sélective (fitness ¹) (AMO *et al.*, 2006), diminuer la survie (WEST *et al.*, 2002) et très souvent le succès reproducteur (BART 1977, GIESE 1996, MILLER *et al.*, 1998, MURISON 2002, BEALE & MONAGHAN 2004, SMITH-CASTRO & RODEWALD 2010, STRASSER 2010, FRENCH *et al.*, 2011) Cette diminution de la fitness individuelle peut finalement impacter la dynamique de la population concernée et entraîner une baisse des effectifs (MILLER *et al.*, 1998, FERNANDEZ-JURICIC 2000, LILEY & CLARKE 2003, MALLORD *et al.*, 2007), et donc à terme une possible extinction.

Ces modifications de la densité relative des espèces exposées au dérangement peuvent entraîner une baisse de la richesse spécifique (FERNANDEZ-JURICIC 2000) et donc une modification du fonctionnement des communautés (MILLER *et al.*, 1998, ZHOU & CH 2012).

Toutefois, il est important d'évaluer l'effet du dérangement sur le moyen-long terme car les individus ou des populations sont susceptibles de développer une accoutumance, voire une adaptation leur permettant de contrecarrer l'effet négatif du dérangement (LEE 1981, BURGER & GOCHFELD 1991, WALKER *et al.*, 2005; 2006). Ainsi, il est important de comprendre les facteurs internes aux espèces (phylogénie, position dans la chaîne trophique, grégarisme, taille ... (BLUMSTEIN *et al.*, 2005, BLUMSTEIN 2006, BISSON *et al.*, 2011) et ceux liés à l'environnement qui influent sur cette capacité d'adaptation pour prévoir les effets à long terme du dérangement sur l'état de conservation.

Le lien entre réponse comportementale et fitness est aussi fondamental pour prévoir les conséquences démographiques du dérangement. Il est toutefois délicat de n'utiliser que le comportement de fuite comme seul indicateur du dérangement car certains individus, populations ou espèces peuvent montrer une altération physiologique en l'absence de comportement de fuite (GILL *et al.*, 2001, BEALE & MONAGHAN 2004, et voir les travaux présentés plus loin sur les lagopèdes en phase d'incubation).

Ainsi, un nombre croissant d'études cherche à évaluer la réponse physiologique parallèlement à la réponse comportementale. A cette fin, le développement récent de méthodes de dosage des hormones de stress dans les fèces permet maintenant d'évaluer le stress d'individus ou de populations dans différentes situations environnementales, sans nécessiter la capture (MILLSPAUGH & WASHBURN 2004, GOYMANN & JENNI-EIERMANN 2005, REEDER & KRAMER 2005, SHERIFF & DANTZER 2011)

Ces approches nouvelles nécessitent cependant encore d'être validées dans différentes situations environnementales et différentes espèces et populations car le lien entre abondance des hormones de stress dans les fèces et condition physiologique des individus est complexe et non linéaire. Ainsi, une population en situation de stress chronique prolongé peut avoir des taux bas d'hormones de stress alors que le contraire est attendu et constaté le plus souvent (MOSTL & PALME 2002, MILLSPAUGH & WASHBURN 2004, CYR & ROMERO 2007).

En fait, la théorie biologique du stress reconnaît plusieurs états physiologiques en fonction des circonstances instantanées vécues par un organisme (MCEWEN & WINGFIELD 2003). L'*homéostasie* est l'état d'équilibre du système physiologique qui permet la réalisation des fonctions vitales indispensables en l'absence d'évènements «stressants». L'état *allostatique* fait référence à une activité physiologique altérée (élévation du niveau de corticostéroïdes par exemple) en réponse à des facteurs environnementaux mobilisant une dépense supplémentaire d'énergie dont les effets cumulés sont appelés *charge allostatique*. Cette réponse (*allostase*) permet de faire face aux aléas habituels de l'environnement en augmentant la probabilité de survie. Quand les facteurs stressants ne sont pas trop intenses et fréquents et que les

¹ La valeur sélective ou *fitness* d'un individu se définit par le nombre de descendants viables et fertiles qu'il produit. Les deux composantes clés de la fitness sont la survie et la fécondité.

ressources disponibles dans l'environnement le permettent, la charge allostatique est temporaire et un retour à l'homéostasie est possible, par exemple, en compensant la perte d'énergie par une augmentation de la prise alimentaire, la mobilisation de réserves ou la mise en repos. Cependant, au-delà d'un certain seuil de perturbation, quand les stratégies mises en place ne sont plus suffisantes pour restaurer l'état d'équilibre homéostatique, on parle alors de surcharge allostatique qui a pour conséquence une dégradation de l'état physiologique de l'organisme et qui peut conduire, dans les cas extrêmes, à un état critique mettant en danger la vie de l'individu. On peut donc prédire que les individus répondront différemment à un événement stressant selon leur charge allostatique initiale. Ceux qui sont à faible niveau vont montrer une réponse hormonale classique (augmentation de la corticostérone), alors que ceux qui sont déjà en surcharge et qui ont donc potentiellement un taux élevé d'hormone de stress dans le sang ne pourront pas mobiliser encore plus d'énergie et auront plutôt tendance à faire baisser ce taux. Ce type de réponse hormonale opposée en face de dérangements expérimentalement provoqués vient d'être montré chez le Tétras lyre (ARLETTAZ *et al.*, à paraître). Il pourrait peut-être expliquer les résultats parfois contradictoires observés entre niveau de dérangement et taux d'hormones de stress.

Méthodologie

Comme mentionné plus haut, nous avons cherché à compiler en priorité les études originales qui traitent du Tétras lyre et des espèces voisines, sans distinction de types de publications. La recherche des références s'est faite par l'examen de la bibliographie citée à la fin des articles successivement consultés, par la recherche par mots-clefs dans les derniers bulletins bibliographiques de l'ONCFS et enfin, directement auprès de quelques personnes spécialistes des Tétraonidés (voir remerciements en fin de document).

Même si les revues scientifiques internationales à comité de lecture avaient priorité, nous avons aussi cherché à accéder à une littérature plus «grise» sous forme de rapports ou d'autres publications plus informelles tant qu'elles apportaient des éléments originaux. Toutefois, nous devons signaler une importante limite qui est notre incapacité à lire les études rédigées en allemand où seuls les résumés en anglais ont été consultés quand ils étaient disponibles. Il est sans doute possible de trouver un certain nombre d'autres articles rédigés en allemand contenant des informations originales sur cette thématique.

Pour chacune des études originales qui sont listés dans le Tableau I, nous avons identifié, la ou les espèces concernées par l'étude, le type d'approche méthodologique suivie, le ou les types de dérangement mentionnés, le type de réponse étudiée (comportementale, occupation de l'espace, physiologique, mortalité, reproduction, abondance).

Historique des travaux concernant l'impact du dérangement et des infrastructures sur le Tétrás lyre, le Grand Tétrás et les lagopèdes

Les premiers travaux concernant le Tétrás lyre ont été développés dans les Alpes suisses et françaises à la fin des années 70 et surtout les années 80. La plupart des études étaient de type « naturaliste », basées sur l'observation, notamment des comptages réalisés en période de chant ou en été, afin d'évaluer l'impact des infrastructures touristiques de ski de descente sur l'abondance de l'espèce (PAULI 1974, MEILE 1982, DELMAS 1986, MIQUET 1986). Ces études ne pouvaient que spéculer sur les mécanismes biologiques responsables de ce déclin. Cependant, quelques études pionnières ont cherché à évaluer le rôle de plusieurs mécanismes possibles : impact des câbles sur la mortalité (MIQUET 1986), impact de la fréquentation humaine sur le taux de prédation (MAGNANI 1986), conséquences du dérangement hivernal sur le bilan énergétique (MARTI 1986), ou sur le succès reproducteur (MIQUET 1986). L'usage du suivi télémétrique d'oiseaux équipés d'émetteurs débute dans les années 70. MARTI & PAULI (1985) suivent quelques femelles pendant quelques mois et supposent que certains déplacements en dehors des domaines vitaux habituels peuvent être la conséquence de dérangements. On évalue aussi l'effet de ces nouvelles techniques sur la survie et le comportement des lagopèdes (BOAG 1972, BOAG *et al.*, 1973).

En Ecosse, WATSON (1979) étudie la réponse du Lagopède alpin après la création d'une station de ski dans les Cairngorms. On cherche déjà à cette époque à évaluer l'impact possible de l'ouverture au public des « moors » sur les populations de Lagopède d'Ecosse (PICOZZI 1971).

Pendant cette période, les mêmes types d'études « naturalistes » étaient réalisées sur le Grand Tétrás, qui constataient le déclin des populations dans les domaines de ski de descente (MENONI *et al.*, 1989), l'évitement des infrastructures linéaires (routes, piste de ski de fond (LECLERCQ 1979; 1985), ou l'effet de la fréquentation humaine sur le comportement spatial de quelques individus ou le fonctionnement d'une place de chant (PFEFFER 1981, LABIGAND & MUNIER 1989).

Enfin l'impact des routes à fort trafic sur l'abondance des tétraonidés est abordé par une étude Scandinave (RÄTY 1979).

Au cours des années 90, peu d'études apportant des informations originales sont produites. Il faut citer en priorité le suivi du comportement spatial d'une population de Tétrás lyre dans une station de ski des Alpes bavaroises (ZEITLER 1995, ZEITLER & GLÄNZER 1998). D'importants travaux sont aussi engagés dans les Alpes suisses (Oberland bernois) à l'initiative de l'Office fédéral de l'environnement et des paysages (OFEPP) afin d'évaluer l'impact de différentes pratiques de plein air (notamment engins aériens et randonneurs) sur le comportement des ongulés et de la marmotte. Les tétraonidés sont peu concernés en dehors de l'étude du comportement de fuite et de réaction au stress du Lagopède alpin couvant (INGOLM 1996).

Dans le Mercantour, la réponse spatiale du Tétrás lyre en réaction au dérangement estival le long de chemins de randonnée est évaluée et quelques individus sont suivis par télémétrie (HOARD & MURE 1997). Des données sont aussi obtenues sur la mortalité des galliformes provoquée par les câbles dans les Pyrénées (NOVOA *et al.*, 1990) ou les lignes électriques en Norvège (BEVANGER 1995). L'impact de la création d'une station de ski de fond sur la densité et la répartition spatiale du Grand Tétrás est réalisée dans les Pyrénées (BRENOT *et al.*, 1996). Le dérangement apporté par les routes sur les oiseaux, dont le Tétrás lyre, est confirmé à

nouveau en Scandinavie (KUITUNEN *et al.*, 1998). Concernant les lagopèdes, des études s'intéressent à l'impact possible des chercheurs (visite des nids, pose des émetteurs) sur la reproduction ou la survie (HANNON *et al.*, 1993, COTTER & GRATTO 1995, THIRGOOD *et al.*, 1995). En Ecosse, la continuation des suivis initiés dans les années 70 dans les stations de ski des Cairngorms, révèle leur fort impact sur la dynamique des populations de Lagopède alpin (WATSON & MOSS 2004) (travaux publiés en 2004 mais travail de terrain stoppé en 1996).

Dans les années 90, la plupart des synthèses traitant des problèmes de conservation des Galliformes mentionnent le dérangement comme une cause importante du déclin du Tétrasyre et du Grand Tétrasyre (MARTI 1993, BERGMANN & KLAUS 1994, BERNARD-LAURENT 1994, BERNARD-LAURENT *et al.*, 1994, MARTI 1996, MENONI & MAGNANI 1998, SUCHANT 1998). Cette opinion s'appuie essentiellement sur les diminutions de densités généralement observées dans des zones dérangées, mais sans pour autant disposer d'études permettant de comprendre les mécanismes biologiques à l'œuvre, ni même parfois, sans pouvoir clairement écarter l'effet d'autres facteurs confondants non mesurés (qualité de l'habitat, dynamique régionale indépendante de l'échelle locale de l'étude).

Les années 2000 voient la mise en œuvre de programmes de recherche importants pour évaluer l'impact du tourisme hivernal sur le Tétrasyre, au premier rang desquels, les études menées par l'université de Berne dans les Alpes suisses, synthétisées dans ARLETTAZ *et al.*, (2012). A ce jour, elles constituent les travaux les plus aboutis pour évaluer l'importance de l'impact et pour comprendre les mécanismes biologiques à l'œuvre ; nous les détaillerons plus loin. On peut aussi citer la continuité des suivis de type « naturalistes » mais néanmoins très intéressants, amorcés dans les Alpes bavaroises dans les années 80 (ZEITLER 2000; 2006; 2007). Dans les Alpes françaises, les travaux s'intéressent surtout au rôle du parasitisme en tant que marqueur de l'état de stress des populations de Tétrasyre vivant dans les domaines skiables (BELLEAU 2001; 2005; 2006; 2012). Des études ont été menées en Angleterre sur les distances de fuite et leur liaison avec l'intensité du dérangement provoqué expérimentalement (BAINES & RICHARDSON 2007), ainsi que sur le lien entre niveau d'abondance et niveau de fréquentation du public (WARREN *et al.*, 2009).

A noter, les intéressantes études sur l'impact de l'implantation de champs éoliens sur le Tétrasyre en Autriche, en comparaison avec l'impact d'une station de ski (ZEILER & GRÜNSCHACHNER-BERGER 2009, GRÜNSCHACHNER-BERGER & KAINER 2011).

Des études comparables ont été menées sur le Grand Tétrasyre en Forêt Noire (synthèse en allemand (THIEL *et al.*, 2008), en Ecosse et dans les Pyrénées : lien entre distance de fuite et niveau de dérangement et évaluation de l'impact des voies de pénétration sur la distribution spatiale des oiseaux (THIEL *et al.*, 2007, MOSS 2008, THIEL *et al.*, 2008, MOSS 2010) ; impact du dérangement sur le stress (THIEL *et al.*, 2008, THIEL *et al.*, 2011). Une seule étude documente l'impact possible sur la reproduction (MOSS à paraître). Une étude aussi mentionne l'impact d'un champ éolien dans les Monts Cantabriques (GONZALEZ & ENA 2011).

Concernant le Lagopède des saules, des recherches scandinaves se sont intéressées à l'impact des implantations humaines de loisirs sur l'abondance des prédateurs généralistes et sur le taux de destruction des nids artificiels et le taux de reproduction (RØTTERENG & SIMONSEN 2010, STØEN *et al.*, 2010, PEDERSEN *et al.*, 2011). Dans les Alpes françaises et dans les Pyrénées, des suivis télémétriques de lagopèdes alpin dans les zones skiées et l'étude du taux de parasitisme sont toujours en cours (NOVOA *et al.*, 2005, ARVIN-BEROD *et al.*, 2010, BELLEAU 2010, 2011, 2012).

Résultat

Nous citons 124 références concernant les tétraonidés et plus particulièrement le Tétrás lyre, le Grand Tétrás et les Lagopèdes alpin et des saules. Ces travaux concernent spécifiquement la thématique du dérangement et des infrastructures ou présentent un intérêt pour documenter certains commentaires en rapport avec le sujet.

Nous avons listé dans le Tableau I en fin de document, 79 d'entre elles qui présentent des données vraiment originales sur la thématique du dérangement, les articles qui ne font que lister ou mentionner le dérangement en général, sans apporter d'éléments nouveaux, n'ont pas été retenus dans cette liste.

Malgré tout, une certaine redondance existe au sein de cette liste de 79 références, car souvent les mêmes données originales sont reprises par le même auteur traitant du même sujet, sans qu'il soit toujours facile de le mettre en évidence.

Nous avons choisi de présenter les connaissances acquises sur la thématique du dérangement et des tétras, sous la forme de réponses apportées à une série de huit questions. Ces questions sont supposées traduire les interrogations des chercheurs, utilisateurs du milieu et gestionnaires concernés par les tétras ou par les espaces qu'ils fréquentent.

- 1) Le dérangement apporté par l'activité touristique² porte-il une responsabilité dans la diminution des populations de tétras ? Cet impact est-il identique pour les trois espèces analysées ?
- 2) Le dérangement apporté par l'activité touristique modifie-t-il le comportement des individus et de quelle manière ?
- 3) Le dérangement apporté par l'activité touristique dégrade-t-il la condition physiologique des individus et de quelle manière ?
- 4) Le dérangement apporté par l'activité touristique et les infrastructures abaisse-t-il le taux de survie des oiseaux adultes et de quelle manière ?
- 5) Le dérangement apporté par l'activité touristique abaisse-t-il le taux de reproduction et de quelle manière ?
- 6) L'impact du dérangement sur les individus et/ou les populations est-il fonction de sa nature, de son intensité et de sa distribution spatio-temporelle ?
- 7) Existe-il des phénomènes d'accoutumance ou d'adaptation au dérangement permettant aux individus ou aux populations de minimiser, voire d'éliminer son impact potentiel ?
- 8) Peut-on identifier des seuils de dérangement afin d'optimiser la réalisation des mesures de protection ? Quelles sont les mesures déjà réalisées et leur efficacité ?

² L'activité touristique est comprise au sens large, à savoir aussi bien la présence humaine sous toute ses formes que les infrastructures associées à cette présence.

Première question : Le dérangement apporté par l'activité touristique porte-il une responsabilité dans la diminution des populations de tétras ? Cet impact est-il identique pour les trois espèces analysées ?

Cas du Tétrás lyre

La diminution des populations est clairement le phénomène le plus mentionné dans les publications et ce dès les années 70. Il est le corollaire du grand développement des infrastructures de ski dans les Alpes au cours des années 70 et 80. Il est constaté que les meilleurs habitats du Tétrás Lyre se superposent largement à celui recherché pour installer les stations de ski, tout particulièrement les replats au-dessus de la limite supérieure des arbres où les constructions de bâtiments ont provoqué la disparition de nombreuses place de parade (MEILE 1982, ZEITLER 1995).

Les premiers auteurs mentionnent des densités de Tétrás lyre de 4 à 5 fois inférieures dans les domaines skiables par rapport aux zones non skiées. Il est aussi mentionné que le déclin est rapide à la suite de la création d'une station pour atteindre en moins de 10 ans une valeur plancher (DELMAS 1986, MIQUET 1986). Toutefois, ces premières études ne permettent pas toujours clairement d'isoler l'effet confondant d'autres facteurs comme par exemple la qualité de l'habitat. L'étude la plus sérieuse qui a cherché à isoler clairement l'effet des domaines skiables sur la densité a été réalisée par comparaison de 15 domaines skiables avec 15 sites non skiés dans les Alpes suisse (PATTEY *et al.*, 2007). Dans ce cas, une modélisation statistique des effets conjoints de la qualité de l'habitat, de l'intensité du dérangement et de la pratique de la chasse, a permis clairement de démontrer que le seul effet du dérangement était responsable d'une baisse de 36 % de la densité moyenne dans les domaines skiables par rapport aux zones non équipées et d'une réduction de 15 % à l'échelle de l'ensemble de la région du Valais occupée par l'espèce. Une forte relation négative (une fois éliminé l'effet confondant de la qualité de l'habitat), entre intensité de la fréquentation par le ski et densité moyenne des coqs chanteurs, a pu être modélisée précisément et met en évidence l'effet particulièrement fort des domaines skiables équipés (voir figure ci-dessous reprise de ARLETTAZ *et al.*, 2012).



Une quantification des surfaces modifiées ou influencées par la création des infrastructures de ski a été réalisée sur 585 km de linéaire de versants occupés par le Tétralyre dans le Valais suisse (cartographie des infrastructures et quantification du hors-pistes par photographies aériennes). Cette étude révèle que 10% des habitats ont été directement détruits (perte d'habitats). Sur 67% de la superficie restante, la probabilité de superposition entre présence du Tétralyre et pratiques de skis hors-pistes était de 10%. Finalement, seulement 23% de la surface d'habitat potentielle était totalement vierge de dérangement (BRAUNISCH *et al.*, 2011). Cette emprise de la fréquentation du ski sur pistes ou hors-pistes, a aussi été quantifiée dans les Alpes bavaroises où existe 4000 ha de pistes damées, 15-25000 ha de zones skiées soit l'intégralité de l'aire de présence actuelle du Tétralyre de cette région (ZEITLER 2006). Des études en cours dans les Alpes françaises (OGM, non publiées) vont aussi dans le même sens. La pratique du ski est maintenant généralisée dans les Alpes, au point qu'il n'est plus possible de trouver des populations de Tétralyre complètement épargnées par le dérangement.

En ce qui concerne le Tétralyre, on peut donc conclure à un effet négatif démontré du développement du tourisme ski sur les densités moyennes de Tétralyre. Toutefois, il n'a pas été montré à ce jour une disparition complète d'une population locale suite à la création des infrastructures.

A ce stade de l'analyse, il est difficile d'isoler la responsabilité respective, de la création des infrastructures ou du dérangement induit, dans l'effet constaté.

Il semble cependant que la perte directe d'habitat causée par la création des infrastructures (emprise des routes, pistes de descente et constructions diverses) n'explique qu'une partie du déclin des effectifs constatés.

De plus, comme nous le verrons plus loin dans la question relative à l'éventuelle accoutumance des oiseaux, le cas bavarois semble indiquer que, sous certaines conditions, des populations assez importantes peuvent exister à l'intérieur de domaines skiables. Dans les Alpes bavaroises cependant, l'absence de monitoring à large échelle des populations de Tétrasyre ne permet pas de documenter précisément la tendance des effectifs depuis 30 ou 40 ans et donc de suivre la réponse numérique des populations suite aux implantations successives des stations (ZEITLER 2003).

Cas du Grand Tétrasyre

L'impact du dérangement touristique sur la densité du Grand Tétrasyre est souvent cité dès les années 70-80, comme une des causes probables de la diminution des populations (LEFRANC 1987, LECLERCQ 1988, LABIGAND & MUNIER 1989, MENONI 1994, CAS 2008, LECLERCQ 2008, MOLLET *et al.*, 2008). Toutefois, il n'est pas toujours évident de discerner dans ces travaux, la part qui revient à l'effet seul du dérangement, et celle qui revient à d'éventuelles autres causes non mesurées. Ainsi, dans le cadre de l'étude de trois stations de ski de descente dans les Pyrénées, MENONI *et al.*, (1989) ont montré que les populations de Grand Tétrasyre concernées, avaient très fortement régressé, avec une sous occupation durable des zones d'hivernage et, pour une des stations, une disparition complète. Toutefois, un réexamen de la situation actuelle de ces mêmes sites, montre que le Grand Tétrasyre n'a en fait pas disparu, voire même, a retrouvé des effectifs conséquents (Ménoni & Novoa, com. pers.). L'existence de zones refuges suffisamment vastes en hiver dans, ou à proximité immédiate, du domaine, associée à une très bonne qualité générale des habitats, semble pouvoir expliquer le maintien ou le retour de l'espèce dans ces cas.

En fait la démonstration la plus probante vient du suivi de deux populations de Grand Tétrasyre en Ariège, l'une concernée par la création d'une station de ski de fond, l'autre, voisine, restée à l'écart du dérangement, servant ainsi de témoin (BRENOT *et al.*, 1996). L'absence d'exploitation forestière et la haute altitude de ces sites permettent d'accepter l'hypothèse de stabilité des habitats pendant la période de suivi. Dans ce cas, il a été constaté une diminution annuelle de 15 à 30 % sur le domaine skiable en relation avec la densité du réseau de pistes damées. Six ou sept ans après la création de la station, la population touchée avait perdu environ 50% de ses effectifs alors que la population témoin était restée stable. Actuellement 15 ans après sa création, la population impactée n'a pas disparu mais est apparemment stabilisée à environ 30% de sa valeur initiale (Ménoni, com. pers.).

Enfin, un possible effet du dérangement touristique sur la densité de Grand Tétrasyre dans différentes forêts écossaises semble suggérer une plus faible densité de poules dans les secteurs les plus fréquentés (MOSS à paraître et voir commentaires plus loin).

Cas du Lagopède alpin

L'impact du dérangement sur la densité du lagopède alpin, n'a pas été spécifiquement étudié dans les Alpes et les Pyrénées. On peut cependant mentionner que mêmes dans les grandes stations anciennes, on ne signale pas de disparition du lagopède qui a réussi à se maintenir malgré d'importants dérangements et une faible reproduction (voir plus loin). Il est toutefois possible qu'il ne survive que grâce à l'immigration régulière d'individus nés en dehors des zones aménagées (phénomène de puits démographique).

Cette question a été abordée par un suivi à long terme suite à l'implantation de station de ski de descente en Ecosse (WATSON & MOSS 2004). Dans ce cas, outre un déclin, voire une quasi disparition dans les domaines skiables, on constate aussi une altération de la dynamique démographique de ces populations, avec la disparition des cycles d'abondance décennaux. Il est aussi intéressant de signaler qu'une première étude publiée par le même auteur (WATSON 1979) en début de période de suivi, ne concluait pas à un impact sur la densité, même si des

inquiétudes étaient formulées. Ceci révèle l'importance des suivis de longue durée qui sont nécessaires pour détecter des phénomènes démographiques s'exerçant sur le long terme.

Deuxième question : Le dérangement apporté par l'activité touristique modifie-t-il le comportement des individus et de quelle manière ?

Cas du Tétrasyre

Cet aspect a été un des plus traités du fait de la relative facilité de son étude.

Dans les Alpes françaises, cette question a été abordée dans des stations de ski de Tarentaise (MIQUET 1986, 1988). L'analyse de la distribution spatiale des oiseaux pendant la période de ski aux Arcs montre que les oiseaux sous-utilisent les zones d'hivernage skiées. A l'intérieur du domaine, les zones exploitées par les tétrasyres sont dans ce cas extrêmement réduites, sans qu'il soit possible de savoir si cette réduction des habitats utilisables en hiver est en soi, le facteur explicatif de la baisse des densités. De plus, quelques tétrasyres ont été équipés d'émetteurs par cet auteur, mais le petit nombre d'individus suivis et l'effet d'autres facteurs intrinsèques (comme l'âge des oiseaux) ne permettent pas de savoir si les variations de taille des domaines vitaux pouvaient être directement reliées à l'intensité du dérangement.

Une des études les plus intéressantes sur le comportement a été réalisée dans une station de ski bavaroise pendant plus d'une décennie grâce à l'observation directe des tétrasyres (ZEITLER 2000; 2006). Cet auteur analyse le comportement d'évitement des tétrasyres vis à vis des infrastructures et des humains. La distance de fuite s'avère dépendante du contexte spatial et temporaire. Quand le dérangement humain s'exerce sur un site prévisible (piste de ski damée), elle est réduite entre 5 et 30 m, notamment si l'oiseau est à proximité immédiate d'un couvert adéquat. Par contre, si le dérangement s'exerce en dehors de pistes ou en dehors des heures d'ouverture des pistes, la distance de fuite peut être supérieure à 150 m. En ce qui concerne l'activité de chant, il montre que la création de nouvelles pistes à proximité d'une place collective perturbe le comportement d'agrégation des coqs qui se mettent à chanter d'une façon dispersée. Toutefois, sur le moyen terme et à conditions que des zones-refuges existent dans le domaine skiable, une place de chant collective de plus de 10 coqs s'est reformée à l'emplacement d'une buvette, les oiseaux paradant sur la terrasse à l'aube avant l'arrivée des skieurs³. A notre connaissance, ce phénomène n'a pas (encore ?) été observé dans les Alpes françaises.

Une étude très intéressante a été menée en réalisant des dérangements expérimentaux en hiver sur des tétrasyres équipés d'émetteurs (SCHRANZ 2009, ARLETTAZ *et al.*, à paraître). Cette étude montre que les mâles semblent diminuer leur distance de fuite dans les zones dérangées mais cet effet n'apparaît pas chez les poules. Les coqs dérangés augmentent le temps passé à se nourrir de + 29 %, surtout pendant la phase de prise de nourriture du soir. Ceci indique que le dérangement implique une perte d'énergie conséquente (augmentation du temps passé hors de igloos diurnes, dépense énergétique liée à l'envol et au stress), qui doit être compensée par une prise alimentaire supplémentaire.

Dans les Pennines (Angleterre) BAINES & RICHARDSON (2007) ont testé sur des tétrasyres équipés, l'effet de plusieurs niveaux expérimentaux de dérangement sur la distance de fuite. Il ressort que pour ces populations très peu soumises au dérangement⁴, une augmentation de la

³ Voir l'article de Arlettaz *et al* 2012, qui reproduit la photo du site avec 11 coqs en train de chanter sur la terrasse du refuge !

⁴ Pas de ski, seulement quelques promeneurs provoquant au plus une probabilité de dérangement de 0,4 par semaine.

fréquence des rencontres avec l'homme (passant d'une rencontre par quinzaine à deux rencontres par semaine) provoque une augmentation de la distance de fuite de 34 m à 55 m en moyenne. Par contre, ces dérangements provoqués n'induisent pas de différences d'utilisation de l'espace, ni d'augmentation de la taille des domaines vitaux.

En période estivale, moins d'études sont disponibles concernant l'effet du dérangement sur le comportement du Tétrás lyre. Dans le Mercantour, HOUARD & MURE (1997) montrent que la présence d'un chemin de randonnée induit une diminution de 40-50% de la fréquentation par les tétras lyres d'une bande de 50 m de part et d'autre du chemin. Dans les Alpes suisses, le suivi par télémétrie de 15 poules et 15 coqs montre un évitement des chemins par les femelles (30 m) mais pas d'effet évident sur les mâles (PATTEY *et al.*, 2012).

Pour le Tétrás lyre, l'effet du dérangement sur le comportement se manifeste de deux manières : un évitement ou sous occupation des zones potentiellement favorables fortement dérangées, et/ou (?) une modification des distances de fuite. Toutefois, le lien entre distance de fuite et niveau de dérangement apparaît complexe et non linéaire. Ainsi, la distance de fuite augmente avec la fréquence des dérangements dans les zones peu dérangées. Par contre, dans les zones très perturbées, elle semble plus faible que dans les zones tranquilles. Un phénomène d'accoutumance est sans doute responsable de cette réponse (voir plus loin).

Cas du Grand Tétrás

L'effet du dérangement sur le comportement du Grand Tétrás a été bien étudié, pour l'essentiel, les conclusions sont les mêmes que pour le Tétrás lyre :

- La distance de fuite augmente avec le niveau de perturbation qu'il soit lié au tourisme ou à la chasse (THIEL *et al.*, 2007).
- Le dérangement dû aux infrastructures (pistes de ski ou de randonnée) induit un évitement des zones proches (LECLERCQ 1985, SUMMERS *et al.*, 2007, THIEL 2007, THIEL 2008, MOSS 2008, MOSS 2010, MOSS *à paraître*). L'effet varie selon le type d'habitat (forêts claires ou denses, d'accès aisé ou difficile), il est d'environ 60 à 120 m selon les circonstances. La présence de points de fixation très fortement dérangés (zone d'entrée dans la forêt avec parkings et bâtiments d'accueil touristique) provoque un effet d'évitement plus important de 200 à 300 m.
- A noter que chez le Grand Tétrás, il est constaté une différence de réponse entre les deux sexes, avec des distances de fuite et d'évitement des zones dérangées, plus faibles chez les poules que chez les mâles. Cette différence n'apparaît pas aussi systématique chez le Tétrás lyre.
- Selon les sites, la perte d'habitat induite par l'évitement des zones dérangées peut être importante, de 20 à 40% de l'habitat occupé.
- A ce jour, une possible réduction des distances de fuite dans les zones les plus dérangées ne semble pas avoir été observée aussi nettement que pour le Tétrás lyre. Cependant dans l'étude de Thiel (2007) en forêt Noire, contrairement aux autres oiseaux équipés d'émetteurs, deux poules n'ont pas modifié leur distribution spatiale dans leur domaine vital après l'ouverture de la station de ski de fond et ont donc souvent été observées à proximité des pistes (moins de 50 m).

Cas du Lagopède alpin

Les études menées dans les Alpes françaises et dans les Pyrénées, ne renseignent pas d'effet précis du dérangement sur le comportement de fuite. Dans les Alpes suisses, une étude menée au début des années 90 donne les distances d'alerte (15-80 m), de fuite à pied (7 - 35 m) et

d'envol (15 - 23 m). Cependant, l'influence éventuelle de l'intensité du dérangement, sur ces distances, n'est pas abordée. L'existence de zones d'exclusion à proximité des chemins, est suggérée sans être quantifiée (INGOLD *et al.*, 1996).

D'une façon générale, cette espèce est plus confiante que le Tétrás lyre et le Grand Tétrás, ses distances de fuite sont donc en moyenne plus faibles et sa tendance à éviter les zones dérangées plus réduite, voire nulle.

La réponse comportementale la plus manifeste concerne la fuite des individus exposés à des tirs d'explosifs de prévention des avalanches. Ces perturbations brutales entraînent la fuite des oiseaux et la recherche de zones refuges parfois distantes de plusieurs km (ARVIN-BEROD *et al.*, 2010).

Les études les plus précises portent sur le comportement des poules pendant l'incubation (mesures automatiques de température qui permet de connaître les périodes de sorties du nid) (NOVOA *et al.*, 2003, NOVOA *et al.*, 2005). Les auteurs ont cherché à relier l'éventuelle différence de comportement d'incubation (nombre et heures de sorties du nid) avec le dérangement estimé par la distance aux chemins de randonnée. Toutefois, le petit nombre de nids suivis, associé à l'existence d'autres facteurs confondants (état physiologique des poules) ne permet pas de conclure que la fréquentation touristique modifie en soi le comportement de couvain. A noter que l'effet du dérangement par les troupeaux domestiques a aussi été suggéré comme possible cause d'échec, mais là encore d'une façon anecdotique (MIQUET & DEANA 2002). En tout cas, il apparaît certain que la présence d'une très forte fréquentation touristique des secteurs de nidification n'entraîne pas une désertion de ces sites par les poules reproductrices. Certaines femelles équipées d'émetteurs ont ainsi tenté de se reproduire sans succès, plusieurs années et plusieurs fois par saison à proximité immédiate des sentiers très fréquentés (MIQUET & DEANA 2007).

Il faut toutefois souligner que le comportement de fuite n'est probablement pas le paramètre le plus pertinent pour rendre compte du dérangement sur des espèces aussi confiantes que les lagopèdes et plus généralement, pour toutes les femelles de galliformes pendant l'incubation. En effet, l'absence de comportement de fuite dans le cas des poules couveuses ne signifie pas l'absence de stress car le fait de rester immobile peut être considéré comme une réponse passive caractérisée par des modifications de l'état physiologique (abaissement du rythme cardiaque et respiratoire, de la température corporelle, du taux de sucre dans le sang, du flux sanguin dans le cerveau et le squelette, GABRIELSEN *et al.*, 1995) (voir la question suivante concernant la réponse physiologique au dérangement chez les lagopèdes).

Enfin, il est intéressant de mentionner une étude récente sur l'impact du dérangement par la chasse sur le comportement du Lagopède des saules en Norvège (BROSETH & PEDERSEN 2010). En comparant le comportement spatial d'oiseaux équipés d'émetteurs en zone chassée et non chassée, ces auteurs montrent que les oiseaux ne quittent pas les zones chassées et n'augmentent pas leurs déplacements pendant la chasse, mais au contraire, se cantonnent dans les zones de végétation dense où ils sont plus difficiles à lever ⁵.

⁵ Finalement assez malins ces lagopèdes !

Troisième question : le dérangement apporté par l'activité touristique dégrade-t-il la condition physiologique des individus et de quelle manière ?

Cas du Tétrasyre

Cet aspect fait l'objet d'études récentes grâce au développement de nouvelles techniques biochimiques. La condition physiologique des individus peut maintenant être évaluée indirectement, sans manipuler les oiseaux, en dosant dans les crottes, les métabolites des hormones de stress (corticostéroïdes) émises lors d'événements perturbateurs (dérangement humain par exemple).

La condition physiologique peut aussi être indirectement abordée en mesurant le taux de parasitisme (prévalence et charge parasitaire) d'une population, en considérant que le taux de parasitisme est en partie lié à l'état physiologique moyen de la population.

Ainsi, dans les Alpes suisses cette thématique a été abordée à la fois d'une façon comparative (en comparant le taux des métabolites des hormones de stress dans les zones skiées et non skiées) et expérimentale (en provoquant des dérangements intentionnels sur des oiseaux équipés d'émetteurs) (BALTIC 2005, BALTIC *et al.*, 2005, ARLETTAZ *et al.*, 2007, ARLETTAZ *et al.*, à paraître). Il ressort de ces études, que le niveau de stress apparent des tétras lyres est plus élevé dans les zones skiées, par rapport aux zones tranquilles et qu'une succession de dérangements provoqués pendant quatre jours provoque une augmentation progressive de la sécrétion des hormones de stress. De plus, l'analyse du rythme d'activité des oiseaux équipés d'émetteurs, levés expérimentalement, montre que ce dérangement doit être compensé par une augmentation de l'activité de prise alimentaire. En outre, les analyses de bilan énergétique suggèrent que selon la durée d'exposition (temps passé hors de l'igloo suite au dérangement) et selon la température extérieure, la dépense énergétique supplémentaire pourrait être en moyenne de l'ordre de 10%. Les dernières études montrent que la réponse physiologique des individus soumis au dérangement expérimental dépend de leur état initial. Les individus peu stressés en début d'expérience voient leur taux d'hormone de stress augmenter, alors que les individus déjà stressés montrent au contraire un abaissement des teneurs en hormone de stress. Ceci suggère que certains individus sont déjà soumis à des niveaux de stress tels, qu'ils doivent pour retrouver un état physiologique favorable (état homéostatique), annuler la réponse hormonale. Ces études sont les premières à montrer que le dérangement «per se» sont susceptibles d'altérer durablement l'état physiologique du Tétrasyre. Toutefois, ces effets n'ont été évalués que chez les mâles, il n'est pas certain que la réponse des femelles soit de même nature et de même intensité. Enfin, il reste maintenant à relier directement ces constats à la valeur sélective individuelle (*fitness*), c'est à dire à la probabilité pour un individu donné de produire des descendants viables. Cet aspect sera abordé plus loin.

En ce qui concerne le lien entre taux de parasitisme et dérangement, des études sont conduites depuis les années 90 dans les Alpes françaises pour comparer ce taux entre des zones skiées et non skiées (BELLEAU 2001, 2005 2006, 2012). Il apparaît que la prévalence des capillaires (parasites intestinaux nématodes helminthe) est bien plus élevée dans les domaines skiés. Il est suggéré que le stress induit par le dérangement en abaissant leur condition physique, limite la capacité des individus à se défendre contre les parasites ce qui favoriserait une plus forte excrétion des œufs (ce sont ces œufs qui sont recherchés dans les crottes). Ces résultats doivent être cependant précisés en réalisant des analyses statistiques complètes qui modélisent l'effet concomitant d'autres facteurs confondants (effets site et climatique). Le programme conduit dans les Alpes suisses a aussi évalué cet aspect. Toutefois dans ce cas, le taux de parasitisme est plutôt inférieur dans les zones skiées et la condition physique des coqs

meilleure dans le domaine skiable ! (LINGG 2008). L'hypothèse proposée pour expliquer ce résultat contradictoire est que la moindre densité dans les zones skiabiles diminuerait les interactions compétitives (effet de densité dépendance) et que les zones perturbées sélectionneraient les individus au fitness le plus élevé, ce pourrait compenser dans ce cas l'effet du dérangement.

Pour le Tétrás lyre, l'effet du dérangement sur l'état physiologique se manifeste par une réponse complexe du système hormonale impliquant selon l'intensité des dérangements des conséquences en matière d'équilibre énergétique pouvant conduire à une moindre défense immunitaire. Toutefois, les conséquences directes de cet état physiologique altéré sur les performances démographiques individuelles restent à quantifier.

Cas du Grand Tétrás

Des études similaires concernant le taux d'hormones de stress en liaison avec le dérangement en période hivernale, ont été réalisées en forêt Noire et dans les Alpes suisses (THIEL 2007, THIEL *et al.*, 2008, THIEL *et al.*, 2011). Il ressort que la réponse est liée, d'une part au dérangement, mais aussi aux types d'habitats. Les grands tétras qui occupent les milieux de pessières montrent une forte augmentation des hormones de stress avec la proximité des zones dérangées qui se fait sentir jusqu'à une distance de 500 m (soit bien supérieure à la distance de 50 m correspondant à la distance de fuite maximale moyenne). Par contre, les populations occupant des habitats de pinèdes et de mélézins ne montrent pas de réponse nette. Cette différence est interprétée à la fois comme le résultat possible de l'effet d'une alimentation différente (épicéas versus pins), de causes non mesurées (pression de prédation ?), et d'artéfacts d'échantillonnages (moindre occurrence des sites fortement dérangés dans les stations de pinèdes-mélézins étudiées).

Cas du Lagopède alpin

Des analyses du taux de parasitisme entre zones skiées et non skiées ont aussi été conduites dans les Alpes françaises, notamment en ramassant les crottes d'oiseaux suivis par télémétrie (BELLEAU 2011, 2012). Les résultats laissent penser qu'un lagopède soumis à un dérangement hivernal prolongé s'infeste plus au printemps, élimine moins de parasites adultes et est moins capable de freiner les excrétions d'œufs de ces parasites, qu'un lagopède passant l'hiver en secteur tranquille. Comme pour les autres études de ce type, il reste à faire le lien entre la charge parasitaire des individus et leur performance démographique.

Plusieurs études se sont intéressées à la réponse physiologique de poules en train de couver, grâce à l'installation de dispositifs mesurant certains paramètres physiologiques, essentiellement le rythme cardiaque (GABRIELSEN *et al.*, 1977, INGOLD 1996) mais aussi le rythme respiratoire (STEEN *et al.* 1988). Ces études ont montré que les poules de Lagopède des saules et alpin abaissent d'une façon considérable leur rythme cardiaque à l'arrivée d'un promeneur, il passe d'environ 120-200 pulsations/minute à 75, voir 20-30 pulsations/minute. Le rythme normal se rétablit rapidement suite au départ du promeneur. Toutefois, les femelles de lagopèdes couveuses suivies dans les Alpes suisse, abaissaient leur rythme cardiaque en réponse à la perception sonore d'un dérangement (bruits de pas, de voix) et rétablissaient en une minute leur rythme normal une fois la source visuellement identifiée (le promeneur). Dans les études menées sur le Lagopède des saules en Scandinavie, le rythme restait bas pendant toute la durée de présence de l'observateur. On peut se demander si la plus grande fréquence de dérangement dans les Alpes suisses n'avait pas induit une certaine accoutumance des poules couveuses. Cette diminution de la réaction physiologique a aussi

été constatée chez des poules confrontées à de multiples dérangements successifs (STEEN *et al.* 1988). Il est vraisemblable que l'abaissement du rythme cardiaque ne peut pas être maintenu très longtemps, notamment par temps froid, car la baisse du flux sanguin amenuise le pouvoir calorique de la poule et donc sa capacité à maintenir une température adéquate de la ponte. Ainsi, après une période d'absence, les poules de retour sur le nid maintiennent un rythme cardiaque de 300 battements/mn pour accélérer le réchauffement de la ponte (INGOLD 1996).

Quatrième question : Le dérangement apporté par l'activité touristique et les infrastructures abaisse-t-il le taux de survie des oiseaux adultes et de quelle manière ?

Cas du Tétrás lyre

Cet effet souvent évoqué est, avec la question suivante (impact sur la reproduction), un des plus difficiles à mesurer.

Les premières études ont consisté à identifier les nouvelles sources de mortalités apportées par les infrastructures créées dans le cadre du développement touristique, ou autres.

Ainsi, la mortalité due aux chocs contre les câbles ou les clôtures est bien connue. (MIQUET 1986, BEVANGER 1990, MIQUET 1990, NOVOA *et al.*, 1990, BEVANGER 1995). Des analyses ont été conduites pour caractériser le type d'installation et le type d'environnement les plus dangereux. Il ressort qu'au sein des installations de remonte-pentes, les téléskis sont les plus à risques. Il apparaît aussi que les coqs sont plus exposés que les poules (plus grande taille et plus grande mobilité) et qu'aucune habituation des oiseaux ne semble possible.

Toutefois à ce jour, bien que le nombre d'oiseaux trouvés soit conséquent et forcément largement sous-évalué (disparition par prédation, détection parfois faible, éloignement des oiseaux à l'écart de l'axe du remonte-pente) aucune étude ne permet d'évaluer l'impact de cette mortalité additionnelle dans la démographie des populations exposées (voir aussi plus bas le commentaire sur l'impact des lignes électriques en Norvège).

Un autre facteur de mortalité plusieurs fois mentionné concerne la mortalité directement provoquée par le passage des skieurs (ou snow-boarders) sur les tétras lyres se trouvant dans les igloos (ZEITLER 2006, voir aussi MIQUET (1988) qui constate une mortalité de ce type pour un des quatre coqs suivis par émetteurs). Là encore, la quantification de ce facteur de mortalité manque.

Plus difficile encore, la question de l'effet du dérangement comme éventuelle cause directe de l'augmentation de la mortalité (épuisement physique, augmentation de la vulnérabilité à la prédation) n'a pas été à ce jour élucidée. L'étude conduite dans les Alpes suisses sera sans doute la plus informative et probablement la première à véritablement quantifier l'impact direct ou indirect du dérangement et des infrastructures sur le taux de mortalité, cependant les données sont encore en cours d'analyse (ARLETTAZ *et al.*, 2012).

Pour le Tétrás lyre, l'impact direct du dérangement sur l'augmentation de la mortalité des adultes, bien que réel n'a cependant pas, à ce jour, été quantifié suffisamment pour évaluer le poids de cette mortalité additionnelle. Il n'est donc pas encore possible de modéliser le rôle spécifique qu'elle joue dans la baisse de densité observée dans les domaines skiables.

Cas du Grand Tétrás

Ce lien direct entre infrastructures et mortalité des adultes a, de la même façon, été révélé par le constat de mortalités de Grand Tétrás frappant des câbles de remonte-pentes (NOVOA *et al.*, 1990) et surtout les clôtures métalliques mises en place pour protéger les parcelles forestières contre l'abrutissement des cervidés (CATT *et al.*, 1994, PENY 1995, BAINES & SUMMERS 1997, BAINES & ANDREW 2003). Bien qu'aucune étude de démographie n'ait permis de quantifier la part relative de cette mortalité additionnelle par rapport à la mortalité totale, le nombre de cas relevés qui est directement lié au développement du linéaire de câbles ou clôtures, semble suffisamment important pour pouvoir impacter la dynamique locale des populations les plus exposées.

Afin de tenter d'évaluer cet impact, une modélisation démographique de l'effectif de Grand Tétrás dans les Pyrénées a été réalisée en posant différents scénarii de niveaux de mortalité par chocs dans les câbles et les clôtures et par la chasse. Cette modélisation prédit que le scénario cumulant une mortalité liée aux infrastructures et à une chasse mal régulée, conduit à une baisse de 60% des effectifs au bout de 20 ans par rapport à un scénario sans mortalités additionnelles liées à la chasse et aux clôtures. Mais même le scénario sans chasse avec uniquement la mortalité additionnelle liée aux clôtures, prédit une baisse de 45% des effectifs estimées au bout de 20 ans (MENONI & DEFOS DU RAU 2003).

Concernant l'effet possible du dérangement sur l'augmentation de la vulnérabilité aux prédateurs, il n'y a pas, non plus, de données disponibles permettant de le quantifier chez le Grand Tétrás. D'une façon anecdotique, on peut citer THIEL *et al.*, (2008) qui relate que parmi les sept coqs suivis par télémétrie dans un domaine de ski de fond de Forêt Noire, le seul qui a été tué au cours de l'hiver par un renard, était aussi le seul qui s'était véritablement décantonné, suite à l'ouverture de la saison de ski. Cet évènement apporte un certain crédit à l'hypothèse que le dérangement pourrait indirectement augmenter la mortalité en augmentant les risques d'être détecté par un prédateur. Une hypothèse envisageable est que les oiseaux dérangés seraient amenés à fréquenter des emplacements inhabituels et donc inconnus, où leur vulnérabilité serait plus grande. En effet, la connaissance fine du domaine vital est un élément important de la survie chez les espèces sédentaires. Ainsi, il a été montré chez des jeunes galliformes en phase de dispersion post-natale, que la mortalité par prédation était d'autant plus forte qu'ils fréquentaient des sites inconnus (voir les études sur la Gélinoite huppée (YODER *et al.*, 2004) ou la Gélinoite des bois (MONTADERT & LEONARD 2011).

Cas des Lagopèdes

Les mêmes constats ont été faits quant à la réalité des faits de collisions dans les câbles dans les massifs alpin et pyrénéen. Toutefois, dans ces massifs, aucun cas avéré de mortalité induite par les câbles n'a été noté parmi 42 oiseaux équipés d'émetteurs (NOVOA *et al.*, 2005). Cependant, seule une partie de ces oiseaux étaient en contact avec des domaines skiables et, de plus, l'identification de la cause première de mortalité des oiseaux équipés peut être délicate. Ainsi, un oiseau apparemment tué par un prédateur, a pu, en fait, être auparavant blessé ou tué après avoir percuté un câble. Par ailleurs, il a été montré que des oiseaux blessés par des câbles pouvaient se déplacer encore pendant plusieurs centaines de mètres (600 m dans un cas (BECH *et al.*, 2012). Ceci souligne le risque de sous-estimation systématique de l'importance de la mortalité quand les cadavres sont recherchés à proximité immédiate des infrastructures.

En Ecosse, WATSON & MOSS (2004) considère que la disparition en période de reproduction, d'une population de Lagopèdes alpin se trouvant dans un domaine skiable, s'explique pour partie par la mortalité induite par les câbles (ainsi que par la réduction du succès reproducteur dû à l'augmentation de l'abondance des corneilles).

La quantification du nombre de tétraonidés tués par des lignes électriques a fait l'objet de plusieurs études en Norvège (BEVANGER 1995, BEVANGER & BROSETH 2000). Ces travaux ne permettent cependant pas de quantifier la contribution de cette mortalité apportée par ces infrastructures. Par contre, ils proposent des estimations du nombre absolu de Grand Tétrás, Tétrás lyre et Lagopède tués annuellement par les lignes électriques pour l'ensemble de la Norvège, soit respectivement pour ces trois espèces : 20000, 26000 et 50000 individus, ce qui représente respectivement 90 %, 46% et 9 % du tableau de chasse récolté sur la même aire géographique. Ces données suggèrent qu'au moins pour le Grand Tétrás et le Tétrás lyre, cette mortalité, si elle est additive (ce qui est probable), pourrait impacter durablement la démographie de ces espèces. Dans une étude d'un secteur de toundra subalpine de 50 km²

occupée principalement par le Lagopède des saules, BEVANGER & BROSETH (2004) estiment à plus de 5 individus tués annuellement par km de lignes électriques, soit une mortalité totale 2,4 fois plus élevée que le prélèvement cynégétique annuel du secteur. Ces résultats suggèrent, sans le quantifier, un impact sur la dynamique de la population locale. A noter que sur ce site d'étude, la mortalité par collision s'exerçant assez tard, en hiver et au printemps, a très peu de chance d'être compensée par une augmentation concomitante de la survie des oiseaux survivants ou une diminution de l'émigration des jeunes. A l'inverse, ces mécanismes (au moins la dispersion juvénile) ont plus de possibilité d'intervenir pour compenser partiellement les pertes induites par la chasse qui s'exercent plus tôt en automne.

Cinquième question : Le dérangement apporté par l'activité touristique abaisse-t-il le taux de reproduction et de quelle manière ?

Cas du Tétrasyre

L'éventuel impact sur le succès reproducteur a été traité de différentes façons.

On a cherché à savoir si le succès reproducteur, exprimé en nombre de jeunes par poule, était plus faible dans les zones dérangées ou non.

Cet aspect a été abordé dans les Alpes françaises par MIQUET (1986, 1988) qui n'a pas constaté de différences de succès reproducteur entre des zones dérangées ou non. Il faut rappeler que des études comparatives de ce type peuvent être biaisées par des facteurs confondants non mesurés (qualité de l'habitat pour les nichées par exemple) ou par une faible précision des estimations liée à la petite taille des échantillons. Il faut relever cependant, que dans cette étude, deux poules radio-équipées, installées dans les secteurs très dérangés, ne se sont pas reproduites.

Dans le cas de l'étude conduite dans les Alpes suisses, il semble qu'une certaine réduction du succès reproducteur, soit observée à proximité des infrastructures touristiques, mais les données ne sont pas encore complètement analysées (WITTEW 2007).

Un des mécanismes biologiques évidents qui pourrait expliquer la baisse du succès reproducteur est lié à la dégradation des habitats favorables aux nichées par les travaux de nivellement des pistes de descente. Quand ces travaux éliminent la végétation caractéristique des habitats de reproduction, (couvert dense d'Ericacées et d'herbacés), pour la remplacer par des pelouses semées de graminées, l'élevage des nichées devient impossible. L'effet de ces travaux sur l'altération de l'habitat de reproduction et de la densité de passereaux nicheurs subalpins a été bien montré (CAPRIO *et al.*, 2011), mais assez curieusement, cet effet a été peu mesuré pour le Tétrasyre.

L'impact sur le succès reproducteur a aussi été abordé en cherchant à savoir si les installations touristiques ne favorisaient pas les prédateurs généralistes (corvidés et renard essentiellement) en leur offrant des ressources alimentaires supplémentaires, ce qui pourrait entraîner une baisse du succès reproducteur des tétrasyres exposés à une plus forte pression de prédation. Pour ce faire, le taux de prédation de nids artificiels, placés dans différentes situations de dérangement a été mesuré (MAGNANI 1986, WITTEW 2007). Ces études suggèrent que le taux de perte des nids pourrait être effectivement plus élevé à proximité des zones dérangées. D'une façon générale, l'augmentation de la présence des prédateurs généralistes à proximité des installations humaines est un phénomène avéré (LUGINBUHL *et al.*, 2001, STORCH & LEIDENBERGER 2003, MARZLUFF & NEATHERLIN 2006), notamment à proximité des régions agricoles par opposition aux régions où la forêt représente l'essentiel de la matrice paysagère (ANDREN 1992, KURKI *et al.*, 1998). Ainsi, en Finlande, ce lien négatif entre, d'une part, la fragmentation des boisements par l'agriculture favorisant de fortes densités de renard et de corvidés et, d'autre part, le succès reproducteur du Tétrasyre, est bien démontré (KURKI & LINDEN 1995). Dans les Alpes bavaroises, le taux de prédation des faux nids était fonction de la proximité des pâtures enclavées en forêt, avec un effet qui était encore sensible jusqu'à 4 km (STORCH *et al.*, 2005). Il est donc vraisemblable qu'une baisse du succès reproducteur du Tétrasyre, si elle était effectivement constatée dans les zones exposées à l'activité touristique, trouverait une partie de son explication dans ce phénomène.

Un autre mécanisme, non exclusif, peut aussi être proposé pour expliquer une éventuelle baisse du succès reproducteur des poules soumises au dérangement. Les stress répétés vécus par les poules dans les semaines précédents la ponte, en affaiblissant leur condition physique et leur capacité de défense contre les parasites, pourraient altérer leur comportement de couvaision, augmenter leur vulnérabilité à la prédation sur le nid et abaisser la qualité des œufs. Ces effets n'ont pas été à ce jour démontré chez le Tétraz lyre, mais une étude montre l'effet du parasitisme sur le risque de prédation des poules couvant de Lagopède des saules (voir plus bas). Le fait que des galliformes parasités soient plus facilement détectables par des prédateurs chassant à l'odorat, est aussi suggéré par une étude récente qui montre que les tétraonidés (Grand Tétraz, Tétraz lyre et Gélinoite) tués lors d'une chasse au chien d'arrêt, sont plus parasités que ceux tués lors d'une chasse sans chien (ISOMURSU *et al.*, 2008).

Chez le Tétraz lyre, l'impact des implantations touristiques sur le succès reproducteur, reste un volet encore peu exploré qui demande des recherches complémentaires. Il est toutefois vraisemblable que l'action combinée de l'augmentation de la pression de prédation, de la dégradation de la condition physiologique des poules et de l'altération de l'habitat, contribue à abaisser le succès reproducteur des femelles de Tétraz lyre vivant dans les zones aménagées.

Cas du Grand Tétraz.

Peu d'études ont été publiées sur cet aspect.

La forte sensibilité des poules couveuses de Grand Tétraz au dérangement humain est un phénomène bien connu. Leur distance de fuite est probablement légèrement supérieure à celle du Tétraz lyre (voir les avis d'expert concernant ces distances d'alerte et d'envol (WHITFIELD *et al.*, 2008) et très fortement supérieure à celui du Lagopède et de la Gélinoite (MONTADERT & LEONARD 2011). Ces deux dernières espèces pouvant être touchées sur le nid, sans provoquer l'envol de la poule.

Une poule de Grand Tétraz levée sur les œufs a des risques d'abandonner définitivement sa ponte. Cependant, sa distance de fuite varie beaucoup selon les sites, les années, les individus et le temps restant avant l'éclosion. Cette distance de fuite peut varier de 2 m à plus de 20 m et, une fois, dérangée, ces mêmes facteurs interviennent sur la probabilité que la poule revienne ou non couvrir ses œufs.

La présence de chien augmente encore le risque d'échec de reproduction, puisqu'il fait courir un risque supplémentaire aux jeunes non volants qui sont détectés à plus de 30 m par un chien (STORAAS *et al.*, 1999). Cependant, aucune étude ne permet à ce jour, de connaître l'importance de ce facteur, dans le succès reproducteur du Grand Tétraz.

L'effet du dérangement sur le succès reproducteur moyen d'une population exposée à différents niveaux de fréquentation humaine, a été abordé dans deux études.

Dans les Pyrénées, l'implantation d'une station de ski de fond, n'a pas provoqué une baisse du succès reproducteur, en comparaison d'un massif proche non aménagé (BRENOT *et al.*, 1996). Dans ce cas, il faut mentionner que les habitats de reproduction n'ont pas été touchés par les aménagements et que la fréquentation touristique était faible pendant la période de couvaision et d'élevage des jeunes.

En Ecosse, la comparaison du succès reproducteur entre des zones ayant différents niveaux de dérangement, ne montre pas non plus d'effet probant (MOSS *à paraître*) ;

Cas du Lagopède alpin et des saules.

Dans les Alpes françaises, il a été constaté un succès reproducteur anormalement faible d'une population de Lagopède alpin vivant dans un domaine skiable (17% de réussite des nids, contre 50 à 67% dans différents autres sites (NOVOA *et al.*, 2005)), et ce, malgré l'existence de

pontes de remplacement régulières (MIQUET & DEANA 2007). Dans les Pyrénées, il a été constaté une taille des nichées significativement plus réduite dans les zones dérangées ou non (NOVOA *et al.*, 2005).

Les mécanismes biologiques responsables restent à élucider dans ces cas. Les suivis du rythme d'activité sur les nids et les heures de prédation (voir chapitre sur comportement) ne semble pas indiquer une responsabilité directe du dérangement par les promeneurs qui lèvent rarement les poules couveuses, mais plus, par les renards qui sont abondants sur ce site et qui sont responsables de la majeure partie des échecs constatés.

Il est possible cependant que le dérangement soit responsable de la faible taille des nichées, en fragilisant l'état de santé des poussins des nichées trop souvent levées et /ou en augmentant le risque d'être abandonné par la poule ou d'être repéré par un prédateur (NOVOA, *com. pers.*)

Cette augmentation de la pression de prédation à proximité des installations humaines a été bien étudiée en Scandinavie. Ainsi, une baisse du succès reproducteur du Lagopède des saules à proximité des installations de loisirs, a été montré en lien avec l'augmentation des effectifs de corneilles noires (RØTTERENG & SIMONSEN 2010, STØEN *et al.*, 2010, PEDERSEN *et al.*, 2011). En Ecosse, l'apparition des corneilles dans les domaines de ski des Cairn Gorms, habitat auparavant dépourvu de ce prédateur, a provoqué une baisse très forte du succès reproducteur (WATSON & MOSS 2004).

Enfin, une étude documente le lien qui semble exister entre état physiologique des poules (lui même potentiellement impacté par le dérangement) et la probabilité d'être détecté par un prédateur. Ainsi, les poules couveuses de Lagopède d'Ecosse parasitées par un ver intestinal sont plus facilement détectées par un chien d'arrêt que des poules expérimentalement déparasitées. Les poules de Tétrionidés possèdent la capacité d'obturer leurs cæcums pendant l'incubation ce qui constitue une adaptation aux risques de prédation, cette aptitude est fortement altérée chez les femelles parasitée ce qui expliquent leur plus grande détectabilité (HUDSON 1992).

Sixième question : L'impact du dérangement sur les individus et/ou les populations, est-il fonction de sa nature, de son intensité, de sa distribution spatio-temporelle ?

Cette question est importante car la connaissance fine de la réponse des individus et des populations aux différentes modalités de dérangement est nécessaire pour détecter d'éventuels effets seuils, pour décider du nombre et de la taille minimale des réserves ou du choix d'autres types de mesures conservatoires, et pour classer les différents types d'activités humaines en fonction du niveau d'impact.

En ce qui concerne les type d'activités, un aspect bien connu est la différence de perception du risque vis à vis d'un véhicule ou d'une personne à pied (GABRIELSEN & SMITH 1995). Les tétras lyres comme les grands tétras, ne perçoivent pas un véhicule comme un danger et montrent classiquement des distances de fuite extrêmement réduites à leur approche. A fortiori, les infrastructures qui ne présentent pas d'humains détectables (pylônes, bâtiments fermés) ne sont pas perçues comme un danger, même celles générant un certain bruit (canons à neige, treuils de câble de débardage (Ménoni, *com. pers.*). Il semble aussi que les personnes sur les télésièges ne soient pas perçues de la même façon que les personnes au sol (observations occasionnelles d'oiseaux se nourrissant sous les remontées).

Un des points les plus documentés concerne l'importance du caractère prévisible du dérangement dans le temps ou dans l'espace. Les observations détaillées de ZEITLER (2000, 2006) dans les Alpes bavaroises, montrent clairement que les distances de fuite varient selon que les humains développent des comportements connus (descente à skis plutôt que montée), sur des emplacements connus (les pistes damées) et à des moments prévisibles (heures d'ouverture de la station). Ainsi, les distances de fuite des tétras lyres en contact avec des skieurs descendants des pistes damées aux heures habituelles, étaient comprises entre 5 et 30 m. Ces distances dépassaient 100 m lors d'une rencontre avec un randonneur hors pistes à la tombée de la nuit.

Ainsi, on peut dire que la perception du risque par le Tétrás lyre quand il est fréquemment exposé à la présence humaine, est largement dépendante de la prévisibilité du comportement des hommes. L'effet perturbateur sur les individus sera donc inversement proportionnel à la prévisibilité spatio-temporelle du dérangement.

La relation entre fréquence/intensité des dérangements et niveau de perturbation des oiseaux jouera essentiellement un rôle dans les situations où le niveau de dérangement est faible, car dans ce cas, les événements de dérangement ponctuels s'additionnent. Ainsi, en Ecosse, la largeur de la zone évitée par les grands tétras à proximité des chemins est fonction de l'intensité de leur utilisation par les randonneurs (SUMMERS *et al.*, 2007).

Ce phénomène d'accumulation ne jouerait plus sur les sites prévisibles où les niveaux de dérangement sont déjà très élevés.

Septième question : *Existent-ils des phénomènes d'accoutumance ou d'adaptation au dérangement permettant aux individus ou aux populations de minimiser, voire d'éliminer son impact potentiel ?*

Il est nécessaire de préciser en préambule ce qu'on entend par phénomène d'accoutumance (*habituation*) ou d'adaptation ?

L'accoutumance peut être comprise, dans le cas qui nous préoccupe, comme une atténuation/disparition de la réponse comportementale et/ou physiologique, habituellement développée par des individus exposés à un dérangement. Il peut s'agir, par exemple d'une diminution de la distance de fuite. L'accoutumance ne signifie pas forcément qu'il y a adaptation car l'absence de réponse n'exclue pas des effets négatifs cachés sur le fitness des individus.

L'adaptation peut se définir comme une propriété acquise des individus ou des populations qui, malgré le dérangement, retrouvent des performances démographique, partiellement ou totalement semblables à celles qui prévalaient avant le dérangement.

A l'échelle des individus, des adaptations comportementales éventuellement transmises par tradition, peuvent se mettre en place, qui atténue durablement l'effet négatif du dérangement sur leur fitness.

A l'échelle de la population, cette adaptation peut aussi se manifester par un phénomène micro-évolutif où les caractéristiques génétiques des individus composant cette population, sont modifiées au cours des générations sous l'action de pressions sélectives particulières (par exemple un niveau de dérangement, une sur-mortalité induite par les infrastructures, etc.).

Il apparaît assez évident à la lecture des travaux menés dans les Alpes bavaroises évoqués à plusieurs reprises dans cette synthèse, que des phénomènes d'accoutumance chez le Tétrás lyre sont observés depuis 10-20 ans dans les stations les plus fréquentées, pour peu que le couvert soit présent et les conditions de prévisibilité soit respectées (ZEITLER 2007). Cet auteur suggère aussi que les tétras lyres pourraient tirer avantage de vivre dans les domaines skiables où ils seraient moins exposés à la prédation de l'Aigle royal, peu présent dans les secteurs les plus dérangés (hypothèse qui reste cependant à être évaluée).

Dans les Alpes suisses, on constate aussi une réduction des distances de fuite des coqs de Tétrás lyre dans les domaines skiables (SCHRANZ 2009). Chez les poules, bien qu'en moyenne leur distance de fuite soit plus réduite, la réponse à l'intensité du dérangement apparaît moins évidente, avec une diminution de la distance de fuite aux deux extrémités du gradient et une distance plus importante pour un niveau moyen de dérangement. En été, par contre, les distances de fuite ne sont pas influencées par l'intensité du dérangement.

Pour autant, observe-t-on ce phénomène d'accoutumance dans tous les domaines skiables ?

Aucune étude de ce type n'a été conduite en France. Des observations occasionnelles de tétras lyres ne s'enfuyant pas à proximité des pistes de descente, sont signalées aussi, sans qu'on ait encore pris la mesure du phénomène (E. Belleau, *com. pers.*).

Ces études montrent qu'un phénomène d'accoutumance par la diminution des distances de fuite, existe chez le Tétrás lyre. Toutefois, cela n'exclue pas l'existence d'un stress ayant des répercussions sur la valeur sélective des individus. Le fait que dans les régions skiées étudiées en Suisse, cette réduction de la distance de fuite soit concomitante de niveaux élevés d'hormones de stress indiquerait qu'il ne s'agit pas d'une stratégie optimale mais plutôt de l'absence d'alternatives comportementales dans les conditions de dérangements extrêmes des domaines skiables.

Un autre point important souligné par Zeitler mais non véritablement évalué par l'étude suisse⁶, est que la chasse au Tétrasyre est prohibée depuis 35 ans dans les Alpes bavaroises. Cet auteur, considère que le comportement d'accoutumance observé n'a pu se développer qu'à cette condition. Dans les Alpes suisses, bien que l'espèce soit chassée, les tableaux sont faibles et une grande proportion de l'habitat du Tétrasyre est en réserve de chasse. Cette question de l'impact possible du dérangement cynégétique sur le comportement d'habituation nécessite des investigations complémentaires.

Il peut être intéressant de mentionner le cas assez exceptionnel de la sous-espèce de Lagopède alpin du Japon *L. m. japonicus* qui ne développe aucun comportement de fuite vis à vis de l'homme. Après avoir constaté qu'ailleurs dans le monde, le Lagopède alpin montre une certaine peur de l'homme, NAKAMURA (2010) arrive à la conclusion que c'est son statut culturel particulier d'oiseau-dieu qui, en empêchant de tout temps sa chasse, a permis le développement de ce comportement confiant. Les autres espèces de galliformes sauvages vivant au Japon (gélinotte et faisan) qui ne jouissent pas de ce statut culturel protecteur et sont donc chassées, développent eux un comportement de fuite plus conforme à ce qui est observé ailleurs.

En ce qui concerne l'existence d'une véritable adaptation micro-évolutive des populations locales soumises à la pression sélective du dérangement, aucune étude actuellement ne permet de savoir si ce phénomène est déjà à l'œuvre. Il faut signaler que cette pression de dérangement touristique n'a, au plus, qu'une quarantaine d'années localement, et sa généralisation à l'ensemble de l'aire occupée due à la pratique du hors pistes, n'a qu'une dizaine d'années. Il n'est pas certain que ces durées soient suffisantes pour permettre à des mécanismes micro-évolutifs de se mettre en place. De plus, en présence de chasse, la sélection pour des oiseaux peu farouches a peu de chance d'apparaître s'ils sont plus facilement prélevés.

Toutefois, des travaux récents sur les tétras de prairies américains, suggèrent fortement, qu'en moins d'une cinquantaine d'années, des populations soumises à de très fortes pressions sélectives (surmortalité des adultes induite par l'augmentation de la prédation ou par les clôtures) développent une réponse adaptative sous la forme d'une sélection d'individus à plus forte fécondité (PATTEN *et al.*, 2005, MCNEW *et al.*, 2011). Il faut noter cependant que dans ces cas, la compensation est insuffisante et les populations continuent de décliner.

Huitième question : Peut-on identifier des seuils de dérangement afin d'optimiser les mesures de protection ? Quelles sont les mesures déjà réalisées et leur efficacité ?

Cas du Tétrasyre

Ces questions sont importantes dans un objectif de mise en œuvre de mesures de protection efficaces et acceptables socialement.

A partir du moment où la mise en place de zones refuges se heurte au développement des activités de loisirs, il apparaît fondamental de :

⁶ La chasse a été pris en compte dans les modèles statistiques mais seulement sous la forme d'une variable binaire (réserve de chasse ou hors réserve) ce qui est probablement insuffisamment précis pour rendre compte de la variation spatiale de la pression de chasse.

- Déterminer les seuils de dérangement à partir desquels il apparaît nécessaire de prendre des mesures d'atténuation/compensation sous peine de voir les probabilités d'extinction augmenter ou, à minima, de transformer les domaines skiables en puits démographiques qui «siphonnent» le surplus produit dans les zones épargnées.
- Démontrer un véritable effet positif des mesures sur les individus et, mieux, sur la population
- Optimiser le niveau de contrainte imposé par l'application des mesures pour une recherche du meilleur rapport coût/bénéfice.

L'ensemble des travaux présentés plus haut, a déjà conduit certains auteurs à mettre en application ces connaissances dans la formulation de propositions concrètes de gestion conservatoire.

Ce sont avant tout les constats réalisés sur la réponse comportementale des individus face au dérangement qui ont conduit aux propositions décrites plus loin (comportement de fuite en réponse aux spécificités du dérangement, phénomènes d'accoutumance). Toutefois, les mécanismes démographiques responsables des déclinés observés dans les zones dérangées, restent encore peu compris, ou, tout au moins peu hiérarchisés (surmortalité des adultes due aux infrastructures et/ou à la baisse de la condition physique, prédation additionnelle en période de reproduction, dégradation/disparition des habitats abaissant la capacité d'accueil des sites, défaut de recrutement etc...). Dans ces conditions, il est probablement encore trop tôt pour être capable, dans des conditions environnementales données, de proposer des mesures de limitation du dérangement parfaitement optimisées et surtout, qui garantissent à terme la restauration d'un état de conservation favorable.

En Suisse, l'équipe de l'Université de Berne a proposé à l'administration cantonale du Valais, un réseau de 31 zones-refuges d'au moins 40 ha chacune, dont la moitié d'entre elles sont déjà incluses dans des réserves de chasse (ARLETTAZ *et al.*, 2012). La définition des zones s'est appuyée sur une modélisation des potentialités d'accueil de l'habitat, couplée à celle du dérangement (modèle de conflit) ce qui a permis d'identifier les secteurs prioritaires (forte potentialité d'accueil de l'habitat, associée à une forte pression de dérangement). Puis, dans un deuxième temps, les contours précis des zones refuges seront affinés définitivement grâce à la consultation des gestionnaires locaux qui prendront en charge leur gestion. La réalisation concrète de ce programme est en cours.

Dans les Alpes bavaroises, un programme similaire de mise en place de zones-refuges dans les domaines skiables est en cours sur l'ensemble de l'aire occupée par l'espèce (ZEITLER 2006). Ce programme est réalisé en partenariat avec le ministère de l'environnement et des organisations de promotion touristique (Club alpin notamment). La démarche de modélisation est moins élaborée qu'en Suisse mais elle passe aussi par une cartographie des zones prioritaires, notamment des zones d'hivernages sur l'ensemble des Alpes bavaroises.

En France, des opérations pilotes d'implantation de zones-refuges ont été conduites dès les années 80 en Tarentaise (MIQUET 1988). Cependant, ces zones de superficies réduites (4 et 6 ha) étaient peu respectées à moins que des barrières physiques ne soient posées. Il n'y a pas eu d'études publiées par la suite qui permettent de savoir ce que sont devenues ces mesures et si elles ont eu un effet sensible sur la population locale de Tétrasyre.

D'autres actions de ce type ont été réalisées dans les Alpes françaises depuis, mais il n'existe pas de bilan publié recensant l'ensemble de ces actions.

Toutefois, il est intéressant de mentionner une expérience en cours dans le Queyras (Hautes-Alpes). Cette action a conduit à protéger par une signalétique claire, l'accès à une zone d'hivernage du Tétrás lyre d'une cinquantaine d'ha, suite au constat du déclin local de l'espèce en lien supposé avec l'accroissement considérable de l'activité de ski hors pistes (THIOLIERE & CHARRIER 2010). Après un premier hiver de mise en place du dispositif, une réoccupation très nette de la zone protégée par le Tétrás lyre a pu être constatée ainsi qu'un bon respect par les skieurs de l'interdiction, grâce à une bonne appropriation du projet par les acteurs locaux du tourisme (CHARRIER & THIOLIERE 2012).

Le plan régional d'actions pour le Tétrás lyre actuellement en cours dans les Alpes du nord françaises permettra probablement de réaliser cette mise au point des actions passées ou en cours et d'engager de nouvelles mesures de limitation du dérangement.

La mise en place de mesures de limitation du dérangement pour le Tétrás lyre est encore à ce jour dans une phase de mise en place. Devant le manque de connaissances précises sur l'impact présent et futur du dérangement sur le fonctionnement démographique de l'espèce, le choix de la localisation, du nombre et de la superficie de ces zones refuges, ainsi que d'autres mesures annexes (visualisation des câbles, limitation de la chasse dans les domaines skiables ?) nécessitera l'acceptation par tous les parties de compromis difficiles et la mobilisation du principe de précaution.

Cas du Grand Tétras

Des mesures de limitation du dérangement ont été mises en place dans différents massifs occupés par l'espèce.

En France, dans le département du Jura, des arrêtés préfectoraux de protection de biotope (APPB) ont été créés en 1992 dans trois massifs, au titre de mesures compensatoires suite à la réalisation d'unités touristiques nouvelles. Les mesures prises dans ces espaces sont essentiellement de nature réglementaire. Elles interdisent la randonnée hivernale en dehors des pistes et chemins autorisés, et réglemente l'observation de l'espèce en période de reproduction.

Des mesures similaires, sont appliquées dans des zones de quiétude au sein de la Réserve Naturelle de la Haute Chaîne du Jura.

Jusqu'à ce jour, aucune étude n'a été conduite pour tenter d'évaluer l'efficacité de ces mesures aussi bien en ce qui concerne la situation locale du Grand Tétras, que de la limitation effective du dérangement. Les populations de Grand Tétras sont cependant suivies par comptage au chant ou en battue. Elles ont montré des tendances variables selon les sites et la période (Groupe Tétras Jura et Montadert, non publié) sans qu'il soit possible de relier ces variations avec l'importance du dérangement. L'efficacité des mesures de régulation de la fréquentation (et donc le respect de la réglementation) sont en cours d'étude actuellement sur un des trois massifs en APPB (Groupe Tétras Jura, *com. pers.*).

Dans les Pyrénées, quelques stations de ski alpin ont été équipées de barrières afin d'interdire l'accès des skieurs à certains secteurs. Les premiers résultats, non publiés, montrent une rapide réutilisation de zones d'hivernage après la mise en protection (Ménoni, *com. pers.*)

En Ariège, sur la station de ski de fond déjà mentionnée plus haut, un APPB a été créé après l'implantation de la station. Non respecté dans les premières années, il semble qu'une surveillance accrue et une meilleure visualisation des zones interdites, permettent maintenant une certaine réutilisation de ces zones d'hivernage par le Grand Tétras (Ménoni, *com. pers.*).

Pour le Tétras lyre comme pour le Grand Tétras ou le Lagopède, la question de l'évaluation des mesures de protection prises, reste un problème récurrent. D'une façon générale, il faut déplorer que les faibles moyens disponibles permettent, au mieux, de réaliser un certain nombre d'actions, mais ils ne prévoient pas ou peu, le suivi des effets des mesures, encore moins la réalisation d'études poussées afin de comprendre les mécanismes biologiques à l'œuvre dans les éventuelles réponses observées.

Synthèse générale sur l'impact du dérangement touristique sur les tétras

Les éléments présentés ici montrent que ces questions constituent un champ de recherche important en écologie de la conservation, en relation avec la pression croissante exercée par le développement des loisirs de plein air, sur les milieux naturels et les espèces. De ce point de vue, les tétraonidés constituent des modèles biologiques intéressants qui permettent déjà de mieux cerner l'importance du phénomène et de mieux comprendre les mécanismes biologiques responsables des effets observés.

Il semble maintenant acquis que le développement des activités touristiques en montagne a un effet négatif sur l'état de conservation du Tétrás lyre, et d'autres tétraonidés, qui se manifeste généralement par une diminution de la densité dans les zones fortement dérangées.

Cet effet résulte de l'action combinée de différents facteurs d'importances variables selon les caractéristiques de chaque site.

On peut lister, sans leur attribuer à priori un ordre d'importance, les facteurs suivants :

- La perte directe d'habitat liée à la création des infrastructures (bâtiments, pistes, retenues d'eau pour l'enneigement artificiel) qui, en supprimant la végétation originelle, diminue la capacité d'accueil des sites.
- L'augmentation de la mortalité causée par les collisions dans les infrastructures (câbles, clôtures).
- L'augmentation des prédateurs généralistes, liée à l'apparition de nouvelles ressources alimentaires, entraînant une augmentation de la mortalité des adultes, des nids et/ou des poussins.
- La sous-utilisation des habitats favorables mais dérangés, assimilable, à l'extrême, à une perte d'habitat et donc à une baisse de la capacité d'accueil. Ce phénomène étant souvent associé à une sur-utilisation d'habitats tranquilles, mais de moindre qualité.
- Une altération du comportement spatial et de la mobilité des oiseaux dérangés pouvant entraîner une augmentation de leur vulnérabilité à la prédation.
- Une dégradation de la condition physique des animaux dérangés ayant des conséquences éventuelles sur :
 - leur survie (dégradation de leur bilan énergétique),
 - leur succès reproducteur (dégradation de l'état corporel des poules impactant leur comportement reproducteur, la qualité des œufs et donc la viabilité des poussins).
- Une diminution du rapport immigration/émigration se traduisant par une diminution du recrutement de nouveaux individus. Ce phénomène pourrait s'expliquer si les jeunes oiseaux pendant leur phase de dispersion post-natale (classiquement de l'automne au printemps suivant) ont tendance à éviter les zones dérangées.

A noter, que nous n'avons pas abordé ce dernier phénomène dans les différentes questions posées. A notre connaissance, l'impact éventuel du dérangement sur la dispersion juvénile, et plus précisément, sur le choix des sites de cantonnements par les jeunes oiseaux, n'a jamais été étudié. Cependant, ce mécanisme est évoqué comme possible explication des baisses de densités observées dans deux études : En Ariège, le déclin d'une population de Grand Tétrás dans une station de ski de fond, est supposé résulter de l'absence de cantonnement des jeunes oiseaux dans les sites perturbés (BRENOT *et al.* 1996). En Ecosse, le déficit de poules de Grand Tétrás dans des secteurs les plus dérangés, pourrait résulter du comportement plus

dispersant de ce sexe qui conduirait plus facilement les jeunes poules que les jeunes coqs (généralement philopatriques), à ne pas s'installer dans les sites dérangés (MOSS, à *paraître*). Il faut cependant relever que cette dernière hypothèse est en contradiction avec ce qui a été observé en Ariège où ce sont les coqs qui ont proportionnellement les plus diminués dans les secteurs dérangés.

La synthèse bibliographique réalisée permet de lister parmi tous ces facteurs et mécanismes, ceux pour lesquels l'influence du dérangement semble la plus avérée :

- L'impact du dérangement sur le comportement de fuite, l'occupation de l'espace et le budget temps des individus dérangés.
- L'impact sur l'état physiologique (niveau de stress et charge parasitaire). A noter cependant que concernant le parasitisme, des résultats contradictoires ont été obtenus en Suisse et en France
- La mortalité dans les infrastructures. Toutefois, sa part dans la mortalité des populations exposées n'a pas été quantifiée.
- Une probable baisse du succès reproducteur dont le déterminisme reste à clarifier (augmentation des prédateurs, dégradation de la qualité de l'habitat, dégradation de la condition physique des poules ?)

Ainsi, force est de constater que les connaissances manquent encore pour expliciter et quantifier les liens existants entre les réponses comportementales et physiologique relevées au niveau des individus, et les réponses constatées au niveau des populations. Ainsi, il apparaît encore difficile d'utiliser les connaissances acquises sur la réponse des individus pour formuler des recommandations concrètes en matière d'aménagement qui auraient de très fortes probabilités d'influencer positivement les populations.

Un certain nombre de champs de recherche complémentaires nous semblent indispensables à développer pour combler ce hiatus et améliorer ainsi l'efficacité des futurs dispositifs d'atténuation -compensation qu'il faudra mettre en place à l'avenir :

- Evaluer les conséquences en matière de fitness, des réponses comportementales et physiologiques observées. Ce lien nous manque pour être capable de modéliser l'impact des réponses individuelles sur la dynamique des populations dérangées.
- Mieux identifier, et hiérarchiser, la contribution relative des différents phénomènes associés au développement touristique dans la dégradation de l'état de conservation des populations dérangées.
- Etudier les mécanismes biologiques en jeu (comportementaux, physiologique, micro-évolutif ?) dans les phénomènes d'accoutumance ou d'adaptation éventuellement observés, et tenter de modéliser les conséquences de ces phénomènes sur la dynamique des populations. Etudier les conditions environnementales susceptibles de favoriser l'apparition de ces phénomènes.
- Evaluer l'efficacité des mesures de protection mise en œuvre (par exemple création de zones-refuges) aussi bien d'un point de vue des individus que de la population. La mise en œuvre de dispositifs expérimentaux apporterait sans doute de précieuses informations permettant d'améliorer les dispositifs.

Références citées ne concernant pas directement les tétraonidés

- . AMO L., LOPEZ P. & MARTIN J. 2006.- Nature-based tourism as a form of predation risk affects body condition and health state of *Podarcis muralis* lizards. *Biological Conservation*, 131: 402-406.
- . ANDERSEN D.E., RONGSTAF O.J. & MYTTON W.R. 1990.- Home range changes of raptors exposed to increased human activity. *Wildlife Society Bulletin*, 18: 134-142.
- . BART J. 1977.- Impact of human visitations on avian nesting success. *The Living Bird*, 16: 186-192.
- . BEALE C.M. & MONAGHAN P. 2004.- Human disturbance: people as predation-free predators? *Journal of Applied Ecology*, 41: 335-343.
- . BÉLANGER L. & BÉDARD J. 1990.- Energetic cost of man-induced disturbance to staging Snow Geese. *Journal of Wildlife Management*, 54: 36-41.
- . BISSON I.-A., BUTLER L.K., HAYDEN T.J., KELLEY P., ADELMAN J.S., ROMERO L.M. & WILKELSKI M.C. 2011.- Energetic response to human disturbance in an endangered songbird. *Animal Conservation*, 14: 484-491.
- . BLANC R., GUILLEMAIN M., MOURONVAL J.-B., DESMONTS D. & FRITZ H. 2006.- Effects of non-consumptive leisure disturbance to wildlife. *Revue d'Ecologie, (Terre et Vie)*, 61: 117-133.
- . BLUMSTEIN D.T. 2006.- Developing an evolutionary ecology of fear: how life history and natural history traits affect disturbance tolerance in birds. *Animal Behaviour*, 71: 389-399.
- . BLUMSTEIN D.T., FERNANDEZ-JURICIC E., ZOLLNER P.A. & GARITY S.C. 2005.- Inter-specific variation in avian responses to human disturbance: a review and synthesis. *Journal of Applied Ecology*, 42: 943-953.
- . BOONSTRA R., HIK D., SINGLETON G.R. & TINNIKOV A. 1998.- The impact of predator induced stress on the snowshoe hare cycle. *Ecological Monographs*, 68: 371-394.
- . BURGER J. & GOCHFELD M. 1991.- Human distance and birds: tolerance and response distances of resident and migrant species in India. *Environmental Conservation*, 18: 158-165.
- . BURGER J. & GOCHFELD M. 1998.- Effects of ecotourists on bird behaviour at Loxahatchee National Wildlife Refuge, Florida. *Environmental Conservation*, 25: 13-21.
- . CAPRIO E., CHAMBERLAIN D.E., ISAIA M. & ROLANDO A. 2011.- Landscape changes caused by high altitude ski-pistes affect bird species richness and distribution in the Alps. *Biological Conservation*, 144: 2958-2967.
- . CARNEY J.M. & SYDEMAN W.J. 1999.- A review of human disturbance effects on nesting colonial waterbirds. *Waterbirds*, 22: 68-79.
- . CHRIST C., HILLEL O., MATUS S. & SWEETING J. 2003.- Tourism and biodiversity: mapping tourism's global footprint. *Conservation International*, Washington, DC., p.
- . CLINCHY M., ZANETTE L., BOONSTRA R., WINGFIELD J.C. & SMITH J.N.M. 2004.- Balancing food and predator pressure induces chronic stress in songbirds. *Proceedings of the Royal Society B*, 271: 2473-2479.
- . CYR N.E. & ROMERO L.M. 2007.- Chronic stress in free-living European starlings reduces corticosterone concentrations and reproductive success. *General and Comparative Endocrinology*, 151: 82-89.
- . FAHRIG L. & RYTWINSKI T. 2009.- Effects of roads on animal abundance: an empirical review and synthesis. *Ecology and Society*, 14: 21. [online] URL: <http://www.ecologyandsociety.org/vol14/iss1/art21/>.
- . FERNÁNDEZ-JURICIC E. 2000.- Local and regional effects of pedestrians on forest birds in a fragmented landscape. *Condor*, 102: 247-255.

- . FERNANDEZ-JURICIC E. & TELLERIA J.L. 2000.- Effects of human disturbance on blackbird (*Turdus merula*) spatial and temporal feeding patterns in urban parks of Madrid (Spain). *Bird Study*, 47: 13-21.
- . FINEY S.K., PEARCE-HIGINS J.W. & YALDEN D.W. 2005.- The effect of recreational disturbance on an upland breeding bird, the golden plover *Pluvialis apricaria*. *Biological Conservation*, 121: 53-63.
- . FRENCH S.S., GONZÁLEZ-SUÁREZ M., YOUNG J.K., DURHAM S. & GERBER L.R. 2011.- Human disturbance influences reproductive success and growth rate in California sea lions (*Zalophus californianus*). *PLoS ONE*, 6: doi: 10.1371/journal.pone.0017686.
- . FRID A. & DILL L.M. 2002.- Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conservation Ecology*, 6: 11. [online] URL:<http://www.consecol.org/vol6/iss1/art11>.
- . GANDER H. & INGOLD P. 1997.- Reactions of male chamois *Rupicapra r. rupicappa* to hikers, joggers and mountainbikers. *Biological Conservation*, 79: 107-109.
- . GIESE M. 1996.- Effects of human activity on Adélie penguin *Pygoscelis adeliae* breeding success. *Biological Conservation*, 75: 157-164.
- . GILL J.A. 2007.- Approaches to measuring the effects of human disturbance on birds. *Ibis*, 149, suppl.1: 9-14.
- . GILL J.A., NORRIS K. & SUTHERLAND W.J. 2001.- Why behavioural responses may not reflect the population consequences of human disturbance. *Biological Conservation*, 97: 265-268.
- . GOYMANN W. & JENNI-EIERMANN S. 2005.- Introduction of the European Science Foundation. Technical meeting: Analysis of hormones in droppings and egg yolk of birds. *Annals of New-York Academy of Sciences*, 1046: 1-4.
- . HELLDIN J.O. & SEILER A. 2003.- Effects of roads on the abundance of birds in Swedish forest and farmland. *IENE Conference 2003 Proceedings, INFRA ECO NETWORK EUROPE B., BELGIUM*:
- . HILL D., HOCKIN D., PRICE D., TUCKER G., MORRIS R. & TREWEEK J. 1997.- Bird disturbance: improving the quality and utility of disturbance research. *Journal of Applied Ecology*, 34: 275-288.
- . HOCKIN D., OUNSTED M., GORMAN M., HILL D., KELLER L.F. & BARKER M.A. 1992.- Examination of the effects of disturbance on birds with reference to its importance in ecological assessments *Journal of Environmental Management*, 36: 253-286.
- . IBANEZ-ALAMO J.D., SANLLORENTE O. & SOLER M. 2012.- The impact of researcher disturbance on nest predation rates: a meta-analysis. *Ibis*, 154: 5-14.
- . LEE J.A. 1981.- Habituation to human disturbance in nesting accipiters. *Raptor Research*, 15: 48-52.
- . LI C., RAQUEL M., L.M. T., ZHIGANG J. & BLUMSTEIN D.T. 2011.- Quantifying human disturbance on antipredator behavior and flush initiation distance in yellow-bellied marmots. *Applied Animal Behaviour Science*, 129: 146-152.
- . LILEY D. & CLARKE R.T. 2003.- The impact of urban development and human disturbance on the numbers of nightjar *Caprimulgus europaeus* on heathlands in Dorset, England. *Biological Conservation*, 114: 219-230.
- . LUGINBUHL J.M., MARZLUFF J.M., BRADLEY J.E., RAPHAEL M.G. & VARLAND D.E. 2001.- Corvid survey techniques and the relationship between corvid relative abundance and nest predation. *Journal of Field Ornithology*, 72: 556-572.
- . MALLORD J.W., DOLMAN P.M., BROWN A.F. & SUTHERLAND W.J. 2007.- Linking recreational disturbance to population size in a ground-nesting passerine. *Journal of Applied Ecology*, 44: 185-195.

- . MARZLUFF J.M. & NEATHERLIN E. 2006.- Corvids response to human settlements and campgrounds: Causes, consequences, and challenges for conservation. *Biological Conservation*, 130: 301-314.
- . MCEWEN B.S. & WINGFIELD J.C. 2003.- The concept of allostasis in biology and biomedicine. *Hormones and Behavior*, 43: 2-15.
- . MILLER S.G., KNIGHT R.L. & MILLER C.K. 1998.- Influence of recreational trails on breeding bird communities. *Ecological Applications*, 8: 162-169.
- . MILLSPAUGH J.J. & WASHBURN B.E. 2004.- Use of fecal glucocorticoid metabolite measures in conservation biology research: considerations for application and interpretation. *General and Comparative Endocrinology*, 138: 189-199.
- . MOSTL E. & PALME R. 2002.- Hormones as indicators of stress. *Domestic Animal Endocrinology*, 23: 67-74.
- . MURISON G. 2002.- The impact of human disturbance on the breeding success of nightjar *Caprimulgus europaeus* on heathlands in south Dorset, England. *English Nature Research Reports*, No. 483., p.
- . NIMON A.J., SCHROTER R.C. & STONEHOUSE B. 1995.- Heart rate of disturbed penguins. *Nature*, 374: 415.
- . REEDER D.M. & KRAMER K.M. 2005.- Stress in free-ranging mammals: Integrating physiology, ecology, and natural history. *Journal of Mammalogy*, 86: 225-235.
- . REIJNEN R. & FOPPEN R. 1995.- The effects of car traffic on breeding bird populations in woodland. IV. Influence of population size on the reduction of density of woodland breeding birds. *Journal of Applied Ecology*, 32: 481-491.
- . RHEINDT F.E. 2003.- The impact of roads on birds: Does song frequency play a role in determining susceptibility to noise pollution? *Journal for Ornithology*, 144: 295-306.
- . SASTRE P., PONCE C., PALACIN C., MARTIN C.A. & ALONSO J.C. 2009.- Disturbances to great bustards (*Otis tarda*) in central Spain: human activities, bird responses and management implications. *European Journal of Wildlife Research*, 55: 425-432.
- . SHERIFF M.J. & DANTZER B. 2011.- Measuring stress in wildlife: techniques for quantifying glucocorticoids. *Oecologia*, 166: 869-887.
- . SHERIFF M.J., KREBS C.J. & BOONSTRA R. 2009.- The sensitive hare: sublethal effects of predator stress on reproduction in snowshoe hares. *Journal of Animal Ecology*, 78: 1249-125.
- . SMITH-CASTRO J.R. & RODEWALD A.D. 2010.- Behavioural responses of nesting birds to human disturbance along recreational trails. *Journal of Field Ornithology*, 81: 130-138.
- . WALKER B.G., BOERSMA P.D. & WINGFIELD J.C. 2005.- Physiological and behavioral differences in Magellanic penguin chicks in undisturbed and tourist-visited locations of a colony. *Conservation Biology*, 19: 1571-1577.
- . WALKER B.G., BOERSMA P.D. & WINGFIELD J.C. 2006.- Habituation of adult Magellanic penguins to human visitation as expressed through behavior and corticosterone secretion. *Conservation Biology*, 20: 146-154.
- . WEST A.D., GOSS-CUSTARD J.D., STILLMAN R.A., CALDOW R.W.G., DURRELL S.E.A.L.V.D. & MCGRORTY S. 2002.- Predicting the impacts of disturbance on shorebird mortality using a behaviour-based model. *Biological Conservation*, 106: 319-328.
- . WIGHT P. 2002.- Supporting the principles of sustainable development in tourism and ecotourism: governments' potential role. *Current Issues in Tourism*, 5: 222-243.
- . ZHOU D. & CH L.M. 2012.- How would size, age, human disturbance, and vegetation structure affect bird communities of urban parks in different seasons. *Journal of Ornithology*, 153: 1101-1112.

Références citées concernant partiellement ou totalement les Tétréonidés

- 1) . Andren H. 1992.- Corvid density and nest predation in relation to forest fragmentation: a landscape perspective. *Ecology*, 73: 794-804.
- 2) . Arlettaz R., Genoud M., Nusslé S., Baltic M., Signorell N., Vogel P., Palme R., Jenni-Eiermann S. & Patthey P. à paraître.- Disturbance of wildlife by outdoor winter recreation: allostatic stress response and altered activity-energy budgets. *Ecology*:
- 3) . Arlettaz R., Patthey P., Baltic M., Leu T., Schaub M., Palme R. & Jenni-Eiermann S. 2007.- Spreading free-riding snow sports represent a novel serious threat for wildlife. *Proceedings of the Royal Society B*: 1-6.
- 4) . Arlettaz R., Patthey P. & Braunisch V. 2012.- Impacts of outdoor winter recreation on alpine wildlife and mitigation approach: A case study of the black grouse. In (eds): *The impact of skiing on mountain environments*. 137-154.
- 5) . Arvin-Bérod M., Muffat-Joly B. & Desmet J.-F. 2010.- Dérangement hivernal à Flaine. ONCFS, p.
- 6) . Baines D. & Andrew M. 2003.- Marking of deer fences to reduce frequency of collisions by woodland grouse. *Biological Conservation*, 110: 169-176.
- 7) . Baines D. & Richardson M. 2007.- An experimental assessment of the potential effects of human disturbance on Black grouse *Tetrao tetrix* in the North Pennines, England. *Ibis*, 149 (Suppl.1): 56-64.
- 8) . Baines D. & Summers R.W. 1997.- Assessment of bird collisions with deer fences in Scottish forests. *Journal of Applied Ecology*, 34: 941-948.
- 9) . Baltic M. 2005.- Impact of human disturbance on Alpine wildlife in winter: stress, activity and energetics in the endangered Black grouse *Tetrao tetrix*. University of Bern.
- 10) . Baltic M., Jenni-Eiermann S., Arlettaz R. & Palme R. 2005.- A noninvasive technique to evaluate human-generated stress in the Black Grouse. *Annales of New York Academy of Sciences*, 1046: 1-15.
- 11) . Bech N., Beltran S., Boissier J., Allienne J.F., Resseguier J. & Novoa C. 2012.- Bird mortality related to collisions with ski-lift cables: do we estimate just the tip of the iceberg? *Animal Biodiversity and Conservation*, 35: 95-98.
- 12) . Belleau E. 2001.- Suivi sanitaire des galliformes de Vanoise. Bozel, Parc National de la Vanoise, 12 p.
- 13) . Belleau E. 2005.- Parasitologie du Tétréon-Lyre: Apports dans la mesure du stress lié aux activités humaines. ONCFS, 10 p.
- 14) . Belleau E. 2006.- Parasitology as a contribution towards measuring human-generated stress in black grouse. *Grouse News*, 32: 11-12.
- 15) . Belleau E. 2010.- Suivi sanitaire du Lagopède alpin en Haute-Savoie: Effets du dérangement hivernal sur le parasitisme digestif et données pathologiques 2009. ONCFS, p.
- 16) . Belleau E. 2011.- Suivi sanitaire du Lagopède alpin en Haute-Savoie: Effets du dérangement hivernal sur le parasitisme digestif et données 2010. ONCFS, 5 p.
- 17) . Belleau E. 2012.- Suivi sanitaire des galliformes de montagne dans les alpes françaises; Résultats des travaux effectués dans le cadre du programme alcotra 2009-2012. ONCFS, 8 p.
- 18) . Bergmann H.H. & Klaus F.-M. 1994.- Distribution, status and limiting factors of black grouse (*Tetrao Tetrix*) in central Europe, particularly in Germany, including an evaluation of reintroductions. *Gibier Faune Sauvage, Game and Wildlife*, 11 (Special number, part 2): 99-122.

- 19) . Bernard-Laurent A. 1994.- Statut, évolution et facteurs limitants les populations de tetras-lyre (*Tetrao tetrix*) en France: synthèse bibliographique. Gibier Faune Sauvage, Game and Wildlife, 11: 205-239.
- 20) . Bernard-Laurent A., Magnani Y. & Ellison L. 1994.- Plan de restauration pour le tetras-lyre (*Tetrao tetrix*) en France. Gibier Faune Sauvage, Game and Wildlife, 11: 241-263.
- 21) . Bevanger K. 1990.- Topographic aspects of transmission wire collision hazards to game birds in the Central Norwegian coniferous forest. Fauna norv. Ser. C, Cinclus, 13: 11-18.
- 22) . Bevanger K. 1995.- Estimates and population consequences of tetraonid mortality caused by collisions with high tension power lines in Norway. Journal of Applied Ecology, 32: 745-753.
- 23) . Bevanger K. & Broseth H. 2000.- Reinder *Rangifer tarandus* fences as a mortality factor ptarmigan *Lagopus spp.* Wildlife Biology, 6: 121-127.
- 24) . Bevanger K. & Broseth H. 2004.- Impact of power lines on bird mortality in a subalpine area. Animal Biodiversity and Conservation, 27: 67-77.
- 25) . Boag D.A. 1972.- Effect of radio packages on behavior of Red Grouse. Journal of Wildlife Management, 36: 511-518.
- 26) . Boag D.A., Watson A. & Parr R. 1973.- Radio-marking versus back-tabling red grouse. Journal of Wildlife Management, 37: 410-412.
- 27) . Braunisch V., Patthey P. & Arlettaz R. 2011.- Spatially explicit modelling of conflict zones between wildlife and snow sports: prioritizing areas for winter refuges. Ecological Applications, 21: 955-967.
- 28) . Brenot J.F., Catusse M. & Ménoni E. 1996.- Effets de la station de ski de fond du plateau de Beille (Ariège) sur une importante population de Grand Tétras. Alauda, 64: 247-258.
- 29) . Broseth H. & Pedersen H.C. 2010.- Disturbance effects of hunting activity in a willow ptarmigan *Lagopus lagopus* population. Wildlife Biology, 16: 241-248.
- 30) . Buffet N. & Dumont-Dayot E. 2011.- Evolution de la répartition communale du petit gibier de montagne en France. Décennie 2000-2009. Faune Sauvage, 290, (Supplément): 1-16.
- 31) . Cas M. 2008.- Disturbance at endangered capercaillie leks in Slovenia caused by predation and other reasons in the period between 1984-2000. Acrocephalus, 29: 6.
- 32) . Catt D.C., Dugan D., Green R.E., Moncrieff R., Moss R., Picozzi N., Summers R.W. & Tyler G.A. 1994.- Collisions against fences by woodland grouse in scotland. Forestry, 67: 105-118.
- 33) . Charrier, J. & Thiolière, D. 2012. - Evaluation du dispositif de protection hivernale du Tétras lyre expérimenté sur le bois de Ségure à Ristolas (05) pendant l'hiver 2011-2012. Réserve de Chasse et de Faune Sauvage de Ristolas, 15 p.
- 34) . Cotter R.C. & Gratto C.J. 1995.- Effects of nest and brood visits and radio transmitters on rock ptarmigan. Journal of Wildlife Management, 59: 93-98.
- 35) . Delmas M. 1986.- Tetras-Lyre et stations de ski. I. Résultats de six années de dénombrements de Tetras-lyre au chant en Haute-Tarentaise (Savoie) Bulletin Mensuel de l'O.N.C., 99: 17-21.
- 36) . Gabrielsen G., Kanwisher J. & Steen J.B. 1977.- Emotional brachycardia: a telemetry study on incubating willow grouse (*Lagopus lagopus*). Acta Physiologica Scandinavica, 100: 255-257.
- 37) . Gabrielsen G.W. & Smith E.N. 1995.- Physiological responses of wildlife to disturbance. In Knight R.L. & Gutzwiller K.J. (Eds): Wildlife and Recreationists.

Coexistence through management and research. Island Press, Washington, D.C., Covelo, California: 95-107.

38) . Gonzalez M.A. & Ena V. 2011.- Cantabrian capercaillie signs disappeared after a wind farm construction. *Chioglossa*, 3: 65-74.

39) .. Grünschachner-Berger V. & Kainer M. 2011.- Black Grouse *Tetrao tetrix* (Linnaeus 1758): How to live between Skiing Areas and Windparks. *Egretta*, 52: 46-54.

40) . Hannon S.J., Martin K. & al e. 1993.- Investigator disturbance and clutch predation in willow ptarmigan: methods for evaluating impact. *Journal of Field Ornithology*, 64: 575-586.

41) . Houard T. & Mure M. 1997.- Les tetras-lyres des vallons de Salèse et Mollières. Parc National du Mercantour. Domaine vital et influence du tourisme. *Revue d'Ecologie, (Terre et Vie), Suppl. 4*: 165-197.

42) . Hudson P.J. 1992.- Grouse in Space and Time: The population biology of a managed gamebird. Game Conservancy Trust, 224 p.

43) . Ingold P. 1996.- Tourisme/sports de loisir et faune sauvage dans la région alpine suisse. *Cahiers de l'Environnement, n°262, OFEFP*, 51 p.

44) . Isomursu M., Rätti O., Helle E. & Hollmen T. 2008.- Parasitized grouse are more vulnerable to predation as revealed by dog-assisted hunting study. *Annales of Zoology Fennici*, 45: 496-502.

45) . Kuitunen M., Rossi E. & Stenroos A. 1998.- Do highways influence density of land birds. *Environmental Management*, 22: 297-302.

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

47) . Kurki S., Nikula A., Helle P. & Lindén H. 1998.- Abundances of red fox and pine marten in relation to the composition of boreal forest landscapes. *Journal of Animal Ecology*, 67: 874-886.

48) . Labigand G. & Munier M. 1989.- Grand tétras et tourisme hivernal, historique d'une place de chant dans les Hautes-Vosges. *Ciconia*, 13: 19-31.

49) . Leclercq B. 1979.- Recommandations pour la protection active du Grand Tétrás dans le massif du Jura. *Bulletin Mensuel de l'O.N.C.*, 26: 22-23.

50) . Leclercq B. 1985.- Influence des routes et voies de pénétration humaine sur les comportements de grands tétras et de gélinottes dans le Haut-Jura français. *Actes du colloque "Routes et faune sauvage"*: 197-203.

51) . Leclercq B. 1988.- Ecologie et dynamique de population du Grand Tétrás (*Tetrao urogallus major* L.) dans le Jura français. Université de Bourgogne.

52) . Leclercq B. 2008.- Le Grand Tétrás *Tetrao urogallus* dans le Jura français: historique et statut actuel. *Ornithos*, 15: 256-265.

53) . Lefranc N. 1987.- Situation du Grand tétras (*Tetrao urogallus*) dans le massif vosgien. *Bulletin Mensuel de l'O.N.C.*, 112: 5-18.

54) . Lingg M. 2008.- Is Wildlife inhabiting snow sport areas less fear than in undisturbed areas? A case study of the Alpine Black grouse. Bern University.

55) . Magnani Y. 1986.- Influence directe des infrastructures touristiques sur la prédation des nids de Tetras-lyre (*Lyrurus tetrix* L.). *Bulletin Mensuel de l'O.N.C.*, 99: 7-11.

56) . Marti C. 1986.- Situation énergétique du Tetras-lyre en période d'hivernage. *Bulletin Mensuel de l'O.N.C.*, 99: 12-15.

57) . Marti C. 1993.- Aide mémoire sylviculture et Grand tétras 17 p.

58) . Marti C. 1996.- Le projet de protection du Grand tétras en Suisse *Mémoires de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles*, 19: 247-255.

- 59) . Marti C. & Pauli H.-R. 1985.- Wintergewicht, masse und altersbestimmung in einer alpinen population des Birkhuhns (*Tetrao tetrix* L.). Ornithologische Beobachter, 82:
- 60) . McNew L.B., Gregory A.J., Wisely S.M. & Sandercock B.K. 2011.- Human-mediated selection on life- history traits of Greater Prairie-Chickens. In Sandercock B.K., Martin K.& Segelbacher G. (Eds): Ecology, conservation, and management of grouse. Studies in Avian Biology University of California Press: 255-266.
- 61) . Meile P. 1982.- Skiing facilities in alpine habitat of black grouse and capercaillie. Proceedings of the International Grouse Symposium: 87-92.
- 62) . Ménoni E. 1994.- Statut, évolution et facteurs limitants des populations françaises de grand tétras (*Tetrao urogallus*): synthèse bibliographique. Gibier Faune Sauvage, Game and Wildlife, 11 (Hors série, 1): 97-158.
- 63) . Ménoni E. & Defos du Rau P. 2003.- Démographie pyrénéenne du Grand Tétrás *Tetrao urogallus*: quel impact de la chasse et des infrastructures. Actes des Premières Rencontres Naturalistes de Midi-Pyrénées. Cahors : 113-119.
- 64) . Ménoni E. & Magnani Y. 1998.- Human disturbance of grouse in France. Grouse News, 15: 4-8.
- 65) . Ménoni E., Novoa C. & Hansen E. 1989.- Impact de stations de ski alpin sur des populations de Grand Tetras dans les Pyrénées. Proceedings of the Cinquième Colloque National de l'Association Française des Ingénieurs Ecologues: 427-449.
- 66) . Miquet A. 1986.- Contribution à l'étude des relations entre Tetras-Lyre *Tetrao tetrix* L. Tetraonidae et tourisme hivernal en Haute-Tarentaise. Acta Oecologica, Oecol. Appl., 7: 325-355.
- 67) . Miquet A. 1986.- Impact de la pratique du ski sur une population de Tétrás lyre en période d'hivernage. Bulletin Mensuel de l'O.N.C., 99: 22-25.
- 68) . Miquet A. 1986.- Impacts des aménagements des stations de ski sur une population de Tetras-lyre en période de reproduction. Bulletin Mensuel de l'O.N.C., 99: 26-32.
- 69) . Miquet A. 1986.- Premiers résultats d'une enquête sur la mortalité du Tétrás lyre par percussion dans les cables. Bulletin Mensuel de l'O.N.C., 99: 33-36.
- 70) . Miquet A. 1988.- Effets du dérangement hivernal sur les déplacements et la reproduction du Tetras-lyre *Tetrao tetrix*. Gibier Faune Sauvage, 5: 321-330.
- 71) . Miquet A. 1990.- Mortality in black grouse *Tetrao tetrix* due to elevated cables. Biological Conservation, 54: 349-355.
- 72) . Miquet A. & Deana T. 2002.- Sur des destructions de nids de lagopède alpin *Lagopus mutus* dues aux onglés domestiques. Alauda, 70: 345-346.
- 73) . Miquet A. & Deana T. 2007.- Breeding behaviour of a double-renesting female rock ptarmigan *Lagopus muta helvetica* L. Grouse News, 34: 7-13.
- 74) . Mollet P., Stradler B. & Bollmann K. 2008.- Plan d'action Grand Tétrás Suisse. Programme de conservation des oiseaux en Suisse. OFEV, Station ornithologique de Sempach, Association Suisse pour le Portection des Oiseaux ASPOBirdLife Suisse., 104 p.
- 75) . Montadert M. & Leonard P. 2011.- Biologie de la reproduction de la Gélinotte des bois *Bonasa bonasia* dans les Alpes-de-Haute-Provence (FRANCE). Alauda, 79: 1-16; 89-98.
- 76) . Montadert M. & Leonard P. 2011.- Natal dispersal affects population dynamics of Hazel Grouse in heterogeneous landscapes. In Sandercock B.K., Martin K.& Segelbacher G. (Eds): Ecology, conservation, and management of grouse. Studies in Avian Biology University of California Press: 89-103.
- 77) . Moss R. 2008.- The distribution of capercaillie droppings in relation to sources of disturbance: A pilot study at Anagach Woods. Station House, Kincardneshire, 15 p.
- 78) . Moss R. 2010.- The distribution of capercaillie droppings in relation to sources of disturbance: Part II. RSPB, Station House, Kincardneshire.

- 79) . Moss R. à paraître.- Impacts of human disturbance on capercaillie *Tetrao urogallus* distribution and demography in Scottish woodland. *Wildlife Biology*:
- 80) Nakamura H. 2010. - Why Japanese Rock Ptarmigan never fear humans? *Grouse News* 40: 32-35.
- 81) . Novoa C., Brenot J.F., Thillet D., Sentilles J. & Ellison L. 2003.- Are temperature loggers useful for studying nest disturbance in Rock ptarmigan *Lagopus lagopus*? *Avocetta*, 27: 187-192.
- 82) . Novoa C., Ellison L.N., Desmet J.-F., Miquet A., Sentilles J. & Sarrazin F. 2005.- Lagopède alpin: Démographie et impact des activités humaines. *O.N.C.F.S.*, 53 p.
- 83) . Novoa C., Hansen E. & Ménoni E. 1990.- La mortalité de trois espèces de galliformes par collision dans les câbles: résultats d'une enquête pyrénéenne. *Bulletin Mensuel de l'O.N.C.*, 151: 17-22.
- 84) . Patten M.A., Wolfe D.H., Shochat E. & Sherrod S.K. 2005.- Habitat fragmentation, rapid evolution and population persistence. *Evolutionary Ecology Research*, 7: 235-249.
- 85) . Pattey P., Signorelli N., Rotelli L. & Arlettaz R. 2012.- Vegetation structural and compositional heterogeneity as a key feature in Alpine Black Grouse microhabitat selection: conservation management implications. *European Journal of Wildlife Research*, 58: 59-70.
- 86) . Pattey P., Wirthner S., Signorelli N. & Arlettaz R. 2007.- Impact of outdoor winter sports on the abundance of a key indicator species of alpine ecosystems. *Journal of Applied Ecology*, 45: 1704-1711.
- 87) . Pauli H.-R. 1974.- Zur winterökologie des Birkhuhns *Tetrao tetrix* in den Schweizer Alpen. *Ornithologische Beobachter*, 71: 247-278.
- 88) . Pedersen A.O., Asmyhr L., Pedersen H.C. & Eide N.E. 2011.- Nest-predator prevalence along a mountain birch-alpine tundra ecotone. *Wildlife Research*, 38: 525-536.
- 89) . Peny S.J. 1995.- Assessment of fence collisions by grouse species in Scotland. *Research information of the Research Division of the Forestry Commission*, 264: 1-9.
- 90) . Pfeffer J.J. 1981.- Modifications territoriales et comportementales du grand coq liées à l'impact humain. *Actes du Colloque International sur le grand tétras*, Colmar: 112-119.
- 91) . Picozzi N. 1971.- Breeding performance and shooting bags of red grouse in relation to public access in the peak district national park, England. *Biological Conservation*, 3: 211-215.
- 92) . Rätty M. 1979.- Effect of highway traffic on tetraonid densities. *Ornis Fennica*, 56: 169-17.
- 93) . Røttereng L.C.M. & Simonsen M. 2010.- Predation on artificial nests in relation to human activity and willow ptarmigan density along landscape gradients in a boreal ecosystem. *Norwegian University of life sciences*.
- 94) . Schranz R. 2009.- Effects of recreation disturbance on foraging patterns and habituation potential of Alpine wildlife: a case study of black grouse, an endangered species of timberline ecosystems. *Doct.Thesis*. Bern University.
- 95) . Steen J.B., Gabrielsen G.W. & Kanwisher J. 1988.- Physiological aspects of freezing behavior in willow ptarmigan hens. *Acta Physiologica Scandinavica*, 134: 299-304.
- 96) . Støen O.G., Wegge P., Heid S., Hjeljord O. & Nellemann C. 2010.- The effect of recreational homes on willow ptarmigan (*Lagopus lagopus*) in a mountain area of Norway. *European Journal of Wildlife Research*, 56: 789-795.
- 97) . Storaas T., Kastdalen L. & Wegge P. 1999.- Detection of forest grouse by mammalian predators: a possible explanation for high brood losses in fragmented landscapes. *Wildlife Biology*, 5: 187-192.
- 98) . Storch I. 2000.- Conservation status and threats to grouse worldwide: an overview. *Wildlife Biology*, 6: 195-204.

- 99) . Storch I. 2000.- An overview to population status and conservation of black grouse worldwide. Cahiers d'Ethologie Appliquée: 153-164.
- 100) . Storch I. 2007.- Grouse Status Survey and Conservation Action Plan 2006–2010. WPA/BirdLife/SSC Grouse Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK and World Pheasant Association, Reading, UK. Online (URL: <http://www.wildlife.uni-freiburg.de/downloads/Grouse%20AP-en/view>), p.
- 101) . Storch I. & Leidenberger C. 2003.- Tourism, mountain huts and distribution of corvids in the Bavarian alps, Germany. Wildlife Biology, 9: 301-308.
- 102) . Storch I., Woitke E. & Krieger S. 2005.- Landscape-scale edge effect in predation risk in forest-farmland mosaics of central Europe. Landscape Ecology, 20: 927–940.
- 103) Suchant R. 1998.- Tourism in the Black Forest. Grouse News, 15: 13-17.
- 104) . Summers R.W., McFarlane J. & Pearce-Higgins J.W. 2007.- Measuring avoidance by capercaillie *Tetrao urogallus* of woodland close to tracks. Wildlife Biology, 13: 19-27.
- 105) . Thiel D. 2007.- Behavioral and physiological effects in capercaillie (*Tetrao urogallus*) caused by human disturbance. University of Zürich.
- 106) . Thiel D., Jenni-Eiermann S., Braunisch V., Palme R. & Jenni L. 2008.- Ski tourism affects habitat use and evokes a physiological stress response in capercaillie *Tetrao urogallus*: a new methodological approach. Journal of Applied Ecology, 45: 845-853.
- 107) . Thiel D., Jenni-Eiermann S. & Jenni L. 2008.- Der einfluss von freizeitaktivitäten auf das fluchtverhalten, die raumnutzung und die stressphysiologie des Auerhuhns *Tetrao urogallus*. [Effects of recreation activities on flushing behaviour, habitat use and stress physiology of Western Capercaillie]. In German with English summary. Ornithologische Beobachter, 105: 85-96.
- 108) . Thiel D., Jenni-Eiermann S., Palme R. & Jenni L. 2011.- Winter tourism increases stress hormone levels in the Capercaillie *Tetrao urogallus*. Ibis, 153: 122–133.
- 109) . Thiel D., Ménoni E., Brenot J.F. & Jenni L. 2007.- Effects of recreation and hunting on flushing distance of capercaillie. Journal of Wildlife Management, 71: 1784–1792.
- 110) . Thiolière, D. & Charrier, J. 2010. - Déclin du Tétrás lyre dans le bois de Ségure : analyse des causes possibles de régression à partir d'un suivi de la population. Réserve de Chasse et de Faune Sauvage de Ristolas, ONCFS, 14 p.
- 111) . Thirgood S.J., Redpath S.M., Hudson P.J., Hurley M.M. & Aebischer N.J. 1995.- Effects of necklace radio transmitters on survival and breeding success of red grouse *Lagopus lagopus scoticus*. Wildlife Biology, 1: 121-126.
- 112) . Warren P., Baines D. & Richardson M. 2009.- Mitigating against the impacts of human disturbance on black grouse *Tetrao tetrix* in northern England. Folia Zoologica, 58: 183-189.
- 113) . Watson A. 1979.- Bird and mammal numbers in relation to human impact at ski lifts on scottish hills. Journal of Applied Ecology, 16: 753-764.
- 114) . Watson A. & Moss R. 2004.- Impacts of ski-development on ptarmigan (*Lagopus mutus*) at Cairn Gorm, Scotland. Biological Conservation, 116: 267-275.
- 115) . Whitfield D.P., Ruddock M. & Bullman R. 2008.- Expert opinion as a tool for quantifying bird tolerance to human disturbance. Biological Conservation, 141: 2708-2717.
- 116) . Wittwer G. 2007.- Negative impact of tourist resort settlement on reproductive success of Alpine wildlife: a case study of the Black grouse (*Tetrao tetrix*). Bern University.
- 117) . Yoder J.M., Marschall E.A. & Swanson D.A. 2004.- The cost of dispersal: predation as a function of movement and site familiarity in ruffed grouse. Behaviour Ecology, 15: 469-476.
- 118) . Zeiler H. & Grünsachner-Berger V. 2009.- Impact of wind power plants on black grouse, *Lyrurus tetrix* in Alpine regions. Folia Zoologica, 58: 173-182.

- 119) . Zeitler A. 1995.- Skilauf und Raufusshühner. Ornithologische Beobachter, 92: 227-230.
- 120) . Zeitler A. 2000.- Human disturbance, behaviour and spatial distribution of black grouse in skiing areas in the Bavarian Alps. Cahiers d'Ethologie, 20: 381-402.
- 121) . Zeitler A. 2003.- Maintaining Black Grouse wintering habitats by Alpine pasture management plans. Sylvia, 9 : 97-102.
- 122) . Zeitler A. 2006.- Grouse in the Bavarian Alps: status, threats and conservation. Example: Black grouse in the Bavarian Alps. Proceedings "Alpine grouses, conservation management experiences across Europe", Regione Piemonte T.: 33-42.
- 123) . Zeitler A. 2007.- Habituation of Black Grouse to humans in the Bavarian Alps? Abstracts at: <http://www.boku.ac.at/conference/material/abstracts.pdf> International Black Grouse Conference:
- 124) . Zeitler A. & Glänzer U. 1998.- Skiing and grouse in the Bavarian Alps. Grouse News, 15: 8-12.

Tableau I : Liste des publications consultées présentant des données originales sur l'effet du dérangement et des infrastructures sur le Tétraz lyre (TL), le Grand Tétraz (GT) et les lagopèdes alpin ou des saules (LAG)

Auteur	Espèce	Site	Type d'analyse	Type de réponse	Type de dérangement /perturbation
(ARLETTAZ <i>et al.</i> , à paraître)	TL	Alpes suisse	Modélisation statistique, expérimentale	Comportementale, énergétique, physiologique	Dérangement ski
(ARLETTAZ <i>et al.</i> , 2007)	TL	Alpes suisse	Modélisation statistique, expérimentale	Comportementale, physiologique	Dérangement ski
(ARVIN-BEROD <i>et al.</i> , 2010)	LAG	Alpes françaises, Pyrénées	Descriptive, factuelle	Comportementale, reproduction	Ski, déclenchement avalanche
(BAINES & ANDREW 2003)	TL, GT, LAG	Ecosse	Expérimentale	mortalité	Clôtures
(BAINES & RICHARDSON 2007)	TL	Ecosse	Expérimentale	Comportementale, reproduction	Dérangement promeneurs
(BAINES & SUMMERS 1997)	TL, GT, LAG	Ecosse	Descriptive, factuelle	Mortalité	Clôtures
(BALTIC 2005)	TL	Alpes suisse	Modélisation statistique, expérimentale	Comportementale, énergétique physiologique	Dérangement ski
(BALTIC <i>et al.</i> , 2005)	TL	Alpes suisse	expérimentale	Physiologique	Dérangement ski
(BECH <i>et al.</i> , 2012)	LAG	Pyrénées	Factuelle	Mortalité	Câbles
(BELLEAU 2005)	TL	Alpes françaises	Descriptive, factuelle	Physiologique, parasitaire	Dérangement ski
(BELLEAU 2001)	TL, LAG	Alpes françaises	Descriptive, factuelle	Physiologique, parasitaire	Dérangement ski
(BELLEAU 2006)	TL	Alpes françaises	Descriptive, factuelle	Physiologique, parasitaire	Dérangement ski
(BELLEAU 2010)	LAG	Alpes françaises	Descriptive, factuelle	Physiologique, parasitaire	Dérangement ski
(BELLEAU 2011)	LAG, TL	Alpes françaises	Descriptive, factuelle	Physiologique, parasitaire	Dérangement ski
(BELLEAU 2012)	TL, LAG	Alpes françaises	Descriptive, factuelle	Physiologique, parasitaire	Dérangement ski
(BEVANGER 1995)	TL, LAG, GT	Scandinavie	Quantitative	Mortalité	Câbles
(BEVANGER & BROSETH 2000)	LAG	Scandinavie	Quantitative	Mortalité	Clôtures
(BEVANGER & BROSETH 2004)	LAG	Scandinavie	Quantitative	Mortalité	Câbles
(BOAG <i>et al.</i> , 1973)	LAG	Ecosse	Expérimentale	Mortalité	Télémétrie
(BOAG 1972)	LAG	Ecosse	Expérimentale	Mortalité	Télémétrie
(BRAUNISCH <i>et al.</i> , 2011)	TL	Alpes suisse	Modélisation statistique	Distribution, occupation de l'espace, Abondance	Dérangement ski
(BRENOT <i>et al.</i> , 1996)	GT	Pyrénées	Descriptive, comparative	Distribution, occupation de l'espace, reproduction	Dérangement ski

Auteur	Espèce	Site	Type d'analyse	Type de réponse	Type de dérangement /perturbation
(BROSETH & PEDERSEN 2010)	LAG	Scandinavie	Comparative	Distribution, occupation de l'espace	Dérangement chasse
(CAS 2008)	GT	Slovénie	Descriptive, factuelle	Abondance	Dérangement touristique, forestier, prédation
(CATT <i>et al.</i> , 1994)	GT, TL, LAG	Ecosse	Descriptive	Mortalité	Clôtures
(COTTER & GRATTO 1995)	LAG	Canada	Expérimentale	Mortalité, reproduction	Télémétrie
(DELMAS 1986)	TL	Alpes françaises	Comparative	Abondance	Dérangement ski
(GABRIELSEN <i>et al.</i> , 1977)	LAG	Scandinavie	Expérimentale	Physiologique	Dérangement
(GONZALEZ & ENA 2011)	GT	Monts Cantabriques	Descriptive, comparative avant-après	Abondance, occupation de l'espace	Installation éolienne, dérangement humain
(GRÜNSCHACHNER-BERGER & KAINER 2011)	TL	Alpes autrichiennes	Modélisation statistique, comparative avant-après	Abondance, occupation de l'espace	Installation éolienne, dérangement ski
(HANNON <i>et al.</i> , 1993)	LAG	Canada	Expérimentale	Reproduction	Dérangement au nid
(HOUARD & MURE 1997)	TL	Alpes françaises	Descriptive	Occupation de l'espace	Dérangement promeneur
(INGOLD <i>et al.</i> , 1992)	TL, LAG	Alpes suisse			
(KUITUNEN <i>et al.</i> , 1998)	TL et passereaux	Scandinavie	Descriptive	Occupation de l'espace	Route
(LABIGAND & MUNIER 1989)	GT	Vosges	Descriptive, factuelle	Occupation de l'espace, abondance	Dérangement ski
(LECLERCQ 1985)	GT	Jura	Descriptive	Occupation de l'espace	Dérangement ski
(LINGG 2008)	TL	Alpes suisse	Modélisation statistique, comparative	Physiologique, parasitaire	Dérangement ski
(MAGNANI 1986)	TL	Alpes françaises	Expérimentale	reproduction	Dérangement ski
(MEILE 1982)	TL, GT	Alpes suisse	Descriptive	Abondance	Dérangement ski
(MENONI & DEFOS DU RAU 2003)	GT	Pyrénées	Modélisation démographique	Abondance, mortalité	Chasse, clôtures
(MENONI <i>et al.</i> , 1989)	GT	Pyrénées	Descriptive	Abondance	Dérangement ski
(MIQUET 1986)	TL	Alpes françaises	Descriptive	Abondance, Occupation de l'espace, mortalité	Dérangement ski
(MIQUET 1986)	TL	Alpes françaises	Descriptive	Reproduction, abondance	Dérangement ski
(MIQUET 1986)	TL	Alpes françaises	Descriptive	Mortalité	Infrastructures ski
(MIQUET 1988)	TL	Alpes françaises	Descriptive	Reproduction, occupation de l'espace, mortalité	Dérangement ski
(MIQUET 1990)	TL	Alpes françaises	Descriptive	Mortalité	Dérangement ski
(MIQUET & DEANA 2002)	LAG	Alpes françaises	Descriptive	Reproduction	Dérangement ski
(MIQUET & DEANA 2007)	LAG	Alpes françaises	Descriptive	Reproduction	Dérangement ski

Auteur	Espèce	Site	Type d'analyse	Type de réponse	Type de dérangement /perturbation
(MOSS 2008)	GT	Ecosse	Modélisation statistique	Comportementale, occupation de l'espace	Dérangement promeneur
(MOSS 2010)	GT	Ecosse	Modélisation statistique	Comportementale, occupation de l'espace	Dérangement promeneur
(MOSS à paraître)	GT	Ecosse	Modélisation statistique	Comportementale, occupation de l'espace, reproduction	Dérangement promeneur
(NOVOA <i>et al.</i> , 1990)	GT, LAG	Pyrénées	Descriptive	Mortalité	Infrastructures ski
(NOVOA <i>et al.</i> , 2003)	LAG	Pyrénées	Descriptive	Reproduction	Dérangement promeneur
(NOVOA <i>et al.</i> , 2005)	LAG	Pyrénées, Alpes françaises	Descriptive	Reproduction	Dérangement promeneur
(PATTEY <i>et al.</i> , 2012)	TL	Alpes suisse	Modélisation statistique	Occupation espace nichée	Dérangement promeneur
(PATTEY <i>et al.</i> , 2007)	TL	Alpes suisse	Modélisation statistique	Abondance	Dérangement ski
(PEDERSEN <i>et al.</i> , 2011)	LAG	Scandinavie	Modélisation statistique	Reproduction	Dérangement promeneur, infrastructures
(PENY 1995)	TL, GT, LAG	Ecosse	Quantitative	Mortalité	Clôture
(PFEFFER 1981)	GT	Vosges	Descriptive, factuelle	Comportement, occupation de l'espace	Dérangement ski
(PICOZZI 1971)	LAG	Ecosse	Descriptive	Abondance	Dérangement promeneur
(RÄTY 1979)	GT, TL, LAG	Scandinavie	Descriptive	Occupation de l'espace	Route
(RØTTERENG & SIMONSEN 2010)	LAG	Scandinavie	Expérimentale	Reproduction	Dérangement promeneur, infrastructures
(SCHRANZ 2009)	TL	Alpes suisse	Modélisation statistique	Comportementale	Dérangement ski
(STØEN <i>et al.</i> , 2010)	LAG	Scandinavie	Expérimentale	Reproduction, abondance	Dérangement promeneur, infrastructures
(SUMMERS <i>et al.</i> , 2007)	GT	Ecosse	Modélisation statistique	Comportementale	Dérangement promeneur
(THIEL 2007)	GT	Forêt Noire	Descriptive, quantitative, expérimentale	Physiologique	Dérangement ski
(THIEL <i>et al.</i> , 2008)	GT	Forêt Noire	Descriptive, Modélisation statistique, expérimentale	Physiologique, comportementale	Dérangement ski
(THIEL <i>et al.</i> , 2007)	GT	Forêt Noire, Pyrénées	Modélisation statistique, comparative	Comportementale	Dérangement ski, chasse
(THIEL <i>et al.</i> , 2011)	GT	Forêt Noire, Alpes suisse	Modélisation statistique, comparative	Physiologique	Dérangement ski
(THIRGOOD <i>et al.</i> , 1995)	LAG	Ecosse	Modélisation statistique, expérimentale	Mortalité, reproduction	Dérangement lié à la capture et pose émetteur
(WARREN <i>et al.</i> , 2009)	TL	Ecosse	Descriptive	Abondance	Dérangement promeneur
(WATSON 1979)	LAG	Ecosse	Descriptive, quantitative	Abondance, reproduction, mortalité	Dérangement ski, infrastructures
(WATSON & MOSS 2004)	LAG	Ecosse	Descriptive, quantitative	Abondance, reproduction, mortalité	Dérangement ski, infrastructures
(WITWER 2007)	TL	Alpes suisse	Modélisation statistique, expérimentale	Reproduction	Dérangement promeneur

Auteur	Espèce	Site	Type d'analyse	Type de réponse	Type de dérangement /perturbation
(ZEILER & GRÜNSCHACHNER-BERGER 2009)	TL, LAG	Alpes autrichiennes	Descriptive, comparative avant-après	Abondance, mortalité	Installation éolienne
(ZEITLER 2000)	TL	Alpes bavaroises	Descriptive	Comportementale, occupation de l'espace, abondance	Dérangement ski
(ZEITLER 2006)	TL	Alpes bavaroises	Descriptive	Comportementale, occupation de l'espace, abondance	Dérangement ski
(ZEITLER 2007)	TL	Alpes bavaroises	Descriptive	Comportementale, occupation de l'espace	Dérangement ski