

i

En complément, découvrez le reportage
réalisé par les auteurs sur
www.aves.be/gelinotte512

CONTRIBUTION DE LA BIOACOUSTIQUE AU MONITORING À LONG TERME D'UNE POPULATION DE GÉLINOTTES DES BOIS *TETRASTES BONASIA*

Blaise Mulhauser & Jean-Lou Zimmermann



Valentine Plessy

Résumé – Les douze premières années de suivi bioacoustique de la population de Gélinites des bois dans le Communal de La Sagne (canton de Neuchâtel, Suisse) ont permis de déterminer plusieurs aspects méconnus de la biologie de l'espèce : démographie, taux de survie, cohésion sociale. À l'évidence, les effectifs sur le site sont fortement influencés par les taux de réussite de la reproduction de l'espèce dans la région mais aussi par l'existence d'un groupe social bien établi. Sur le Communal de La Sagne, l'espérance de vie minimale moyenne atteint 4,63 ans. Trois oiseaux au moins ont dépassé 8 ans, l'un d'eux ayant atteint 10 ans. La superficie des domaines vitaux est située entre 7,8 et 62,6 ha pour l'ensemble de la vie de chaque individu à l'exception des premiers mois qui suivent la naissance. Un mâle apparié vivant au centre d'un groupe sera beaucoup plus sédentaire qu'un oiseau célibataire étant en périphérie ou à l'intersection de deux groupes distincts. Cette constatation suggère que, plus la cohésion est forte au sein du groupe, meilleures sont les chances de survie de chaque individu. Cependant, une trop forte densité d'oiseaux attire les prédateurs. Le « meilleur » taux d'occupation se situe entre 6 et 8 individus au km².

Introduction

La Gélinitte des bois est un oiseau assez peu étudié en Europe centrale du fait de son comportement discret. Plusieurs auteurs ont pu suivre des oiseaux durant quelques années grâce à la pose d'émetteurs sur le dos des individus capturés mais cette méthode invasive montre les limites de la recherche, lorsque celle-ci est dépendante de la capacité énergétique des appareils utilisés (SWENSON, 1991 ; MONTADERT,

2005). Le procédé que nous préconisons depuis une douzaine d'années, à savoir l'individualisation des mâles par l'enregistrement de leur chant, se révèle beaucoup plus efficace pour un suivi à long terme d'une population (MULHAUSER & ZIMMERMANN, 2003 ; TERRY *et al.*, 2005 ; MULHAUSER & ZIMMERMANN, 2010). Le travail présenté dans cet article est sans doute unique. Jamais une population de Gélinitte des bois n'aura été suivie aussi longtemps. Grâce à ces douze ans de recherche, nous pouvons clairement préciser le fonctionnement social des Gélinites et surtout, connaître leur espérance de vie.



Terrain d'étude

Depuis 1962, il est interdit de chasser la Gélinotte des bois dans le canton de Neuchâtel. Cette interdiction est intervenue dix ans avant les mesures prises pour la protection du Grand tétras *Tetrao urogallus*. Un recensement cantonal de la population de Gélinottes a été réalisé entre 1999 et 2002, aboutissant à l'estimation de 165 à 183 territoires (SANTIAGO *et al.*, 2003). Avec une moyenne d'une quinzaine de territoires, le Communal de La Sagne s'est révélé être l'un des bastions de l'espèce. Une étude plus approfondie sur la population de Gélinottes des bois du Communal de La Sagne (47°03'15"N, 6°48'30"E) a ainsi débuté en 2002, année durant laquelle les premiers enregistrements sonores ont été réalisés.

Le terrain est un grand pâturage boisé (ou pré-bois) neuchâtelois d'un seul tenant (400 ha), propriété de la commune de La Sagne (canton de Neuchâtel, Suisse) depuis plus de 600 ans ! Il est situé au nord de la vallée de La Sagne, au centre du canton de Neuchâtel. Le sommet, situé au centre du pâturage, culmine à 1.263 m. C'est dans la partie sud que se trouve le point le plus bas, à 1.060 m d'altitude.



Fig. 1 – Le Communal de La Sagne (canton de Neuchâtel, Suisse) et son parcellaire forestier / The Communal de La Sagne (Canton of Neuchâtel, Switzerland) showing the subdivisions.

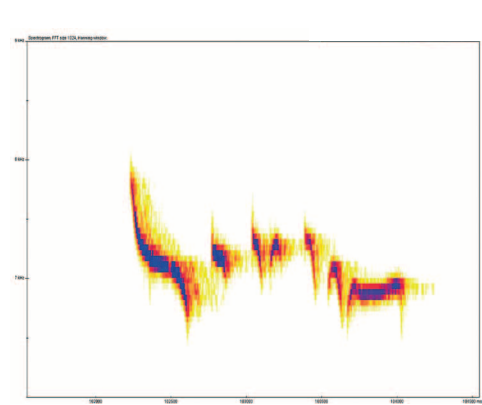
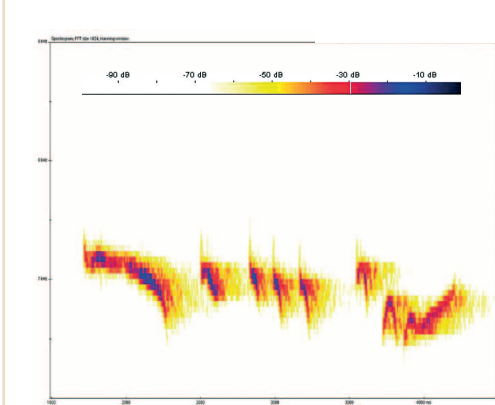
Le Communal est composé de 20 unités d'aménagement d'une vingtaine d'hectares chacune, réparties en deux séries, A et B (Fig. 1). La première comprend toute la partie haute plus ou moins plate du pâturage peu boisé, ainsi que la part supérieure de la forêt sur la pente exposée au sud-est. La seconde série s'étend en direction de la vallée et comprend des zones de forêt pâturées (BARBEZAT & BOQUET, 2008). La structure du pâturage est une mosaïque de milieux herbeux et boisés avec une strate buissonnante développée en collectifs de noisetiers *Corylus avellana*, d'aubépines *Crataegus monogyna* et *C. oxyacantha* et d'églantiers *Rosa canina* très attractifs pour la Gélinotte, ainsi que de quelques épines-vinettes *Berberis vulgaris*, des sureaux rouges *Sambucus racemosa* et des chèvrefeuilles *Lonicera xylosteum*. Sans l'intervention du bétail, le milieu se fermerait rapidement pour aboutir au stade climacique de la hêtraie à sapin (*Abieti-Fagetum*) dont la strate arborescente est composée pour l'essentiel du hêtre *Fagus sylvatica*, de l'épicéa *Picea abies* (80 % des tiges) et du sapin blanc *Abies alba* (8 % des tiges ; MULHAUSER *et al.*, 2003). Dans les secteurs plus ouverts, le sorbier des oiseleurs *Sorbus aucuparia*, l'alisier blanc *S. aria*, l'alisier de Mougeot *S. mougeotii*, le frêne *Fraxinus excelsior*, l'érable plane *Acer platanoides*, l'érable sycomore *Acer pseudoplatanus* et le saule marsault *Salix caprea* complètent la structure du peuplement. Un ou deux pommiers sauvages *Malus sylvestris* sont aussi présents.

Méthode

Prises de son et prises de vue

La population de Gélinottes du Communal de La Sagne est suivie depuis le printemps 2002. Toutes les vocalises des Gélinottes, mâle ou femelle, sont enregistrées sur un appareil numérique Nagra ARES-M couplé à un microphone super-cardioidale Sennheiser ME66 et un préamplificateur Sonosax SX-BD1 (MULHAUSER & ZIMMERMANN, 2003). D'autre part, des séquences vidéo ont permis de mettre en évidence l'émission de chants atypiques (MULHAUSER & ZIMMERMANN, 2007). Aux sons s'ajoutent les images prises à l'aide d'un appareil photographique numérique ou de la vidéo. Les clichés servent à remarquer les différences individuelles de coloration du plumage. Ces informations se révèlent précieuses lorsque les oiseaux sont silencieux.

Fig. 2 et Photo 1 – Observation des Gélinottes Sanglier (à gauche devant) et Déracinée (en arrière-plan) le 4 mars 2008 et sonagrammes du chant de Sanglier (en bas à gauche) et de Déracinée (en bas à droite) / Observation of the Hazel Grouse nick-named Sanglier (in front on the left) and Déracinée (in the background) 4 March 2008 ; and sonograms of their songs ; Sanglier (lower left) and Déracinée (lower right) (Photo : Jean-Lou Zimmermann)



Analyse des sons

Les émissions sonores sont analysées à l'aide du logiciel Batsound 3.0. L'individualisation des mâles est réalisée par comparaison visuelle directe des sonagrammes du chant. Ce chant est une mélodie sonore composée de 6 à 11 éléments aigus servant aux contacts sociaux et territoriaux entre les mâles. Ce procédé par superposition en transparence des traces graphiques des chants est très simple à effectuer. La signature graphique individuelle du chant est une approche similaire à celle des empreintes digitales chez l'homme (Fig. 2).

Les mâles de Gélinotte commencent à chanter environ dès le 3^e mois de leur vie. Dans la littérature, on signale l'observation d'un jeune âgé de 61 jours qui possède déjà son chant entier (BERGMANN *et al.*, 1996). En général, le chant se structure en quelques semaines et sera stable dès le premier automne de la vie d'un individu, au moins dès le mois d'octobre (MULHAUSER &

ZIMMERMANN, 2003). Dans le calcul des effectifs, nous comptabilisons donc les jeunes individus dès que leur chant est complet.

À titre d'exemple, la Figure 3 présente une série de 4 sonagrammes enregistrés à intervalles réguliers (3 ans) et à différentes saisons de la vie d'un oiseau (*Alisier*). En 8 ans, les caractéristiques du chant n'ont pas changé, à peine remarque-t-on une petite baisse de tonalité. Ce type de résultat pourrait être présenté pour toutes les Gélinottes étudiées. Ainsi, le chant d'un individu est constant et identique à chaque émission, durant toutes les saisons et sur l'ensemble de la vie de l'animal. Il existe toutefois des exceptions. Certains oiseaux peuvent présenter une dysphonie « chronique » (MULHAUSER & ZIMMERMANN, 2007). Nous avons pu constater en Scandinavie que certains oiseaux possèdent deux mélodies différentes qu'ils utilisent en fonction des circonstances. Cette particularité n'a jamais été observée sur notre site d'étude.

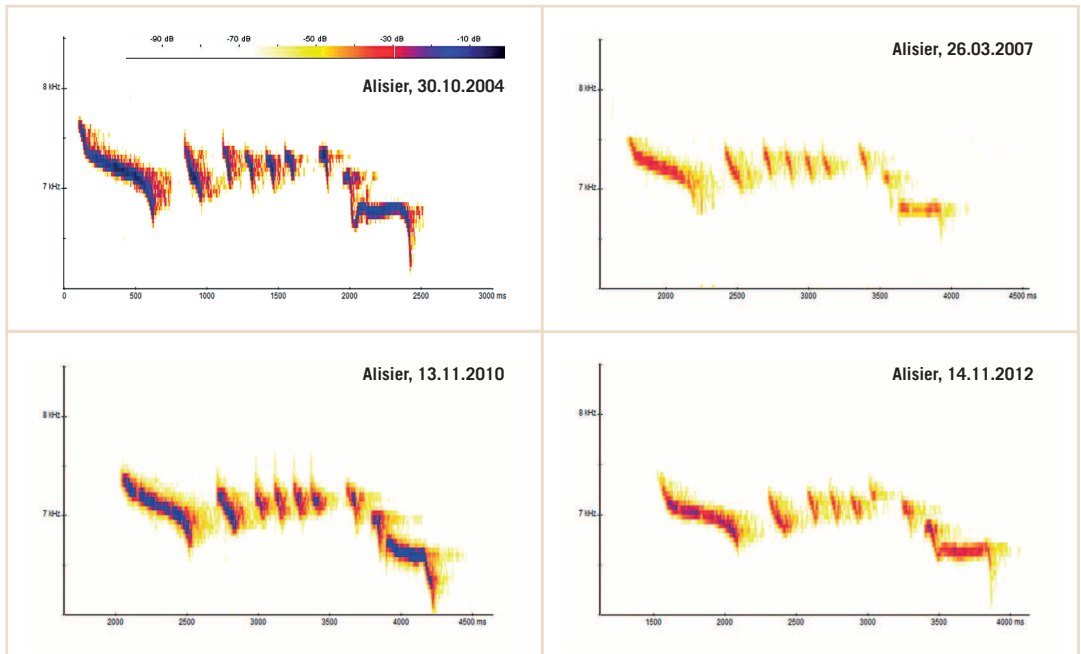


Fig. 3 – Présentation des sonagrammes de quatre chants du mâle Alisier enregistrés en octobre 2004 (en haut à gauche), mars 2007 (en haut à droite), novembre 2010 (en bas à gauche) et novembre 2012 (en bas à droite) / Sonograms of four songs of the male bird Alisier recorded in October 2004 (top left), March 2007 (top right), November 2010 (bottom left) and November 2012 (bottom right)

Démographie de la population

Grâce à l'enregistrement régulier des émissions sonores des Gélinites, nous avons pu déterminer, d'année en année, les effectifs des mâles de la population résidente et présenter une courbe de son évolution semestrielle. Le comptage des femelles a été établi grâce aux observations des couples appariés sur le terrain. Le suivi à long terme a été réalisé en toute saison, les Gélinites chantant toute l'année.

Cela a permis de réaliser plusieurs analyses démographiques concernant les mâles telles que :

- le calcul des taux de survie annuelle : $Ts = x_{t+1} / x_t$ où x_t est le nombre d'individus au temps t et x_{t+1} est le nombre de survivants l'année d'après
- le calcul des taux de renouvellement annuel : $Tr = x_{newt} / x_t$ où x_t est le nombre d'individus au temps t et x_{newt} est le nombre de nouveaux arrivants au temps t (soit durant l'année)
- le calcul des taux de disparition annuel : $Td = x_{dist} / x_{t-1}$ où x_{t-1} est le nombre d'individus au temps $t-1$

(soit en fin d'année précédente) et x_{dist} est le nombre d'individus disparus au temps t , soit durant l'année). Si $x_{dist} / x_{newt} = 1$, la population reste stable.

- la pyramide et l'évolution des âges minimaux (rajeunissement ou vieillissement de la population) : exprimée par des graphiques présentant, par année d'étude, le pourcentage des tranches d'âge minimal en fonction de l'effectif annuel. Il faut toutefois noter que la date de naissance des individus n'est pas connue. Nous ne donnons donc pas l'âge réel mais exprimons l'« Âge minimal de l'individu » [Amin_i]. En revanche, nous connaissons la date de mort de plusieurs oiseaux et l'utilisation permanente du milieu nous montre que, sur notre site d'étude, les individus sont cantonnés pour la vie. Seuls les mâles fixés plus d'un semestre sur le site sont considérés comme résidents et sont pris en compte dans les calculs. Par convention, un mâle chanteur nouvellement présent dès la fin de l'été est au minimum né dans l'année (tranche d'âge 0 – 1 ; Amin_i = 0) et un mâle chanteur nouvellement présent au printemps est âgé d'une année au minimum (tranche d'âge 1 – 2 ; Amin_i = 1).



Domaines vitaux et interactions sociales

Le domaine vital des individus a été déterminé selon la méthode classique du polygone convexe minimum (PCmin) définie par MOHR (1947). Cette approche consiste à calculer une superficie en reliant les localisations les plus externes de manière à dessiner un polygone convexe (aucun angle concave dans la forme du polygone) englobant tous les autres points de localisation. Dans le cas de notre étude, les points de localisation se basent uniquement sur les émissions sonores des individus. On peut exprimer le calcul de cette aire par la formule :

$$A = [x_1(y_n - y_2) + \dots + x_{n-1}(y_p - y_{p+1}) + x_n(y_{n-1} - y_1)] / 2$$

L'inconvénient de cette méthode est dû au fait qu'un point marginal (localisation éloignée, excentrée, utilisée à une seule occasion) augmente le risque de surévaluation du domaine vital en intégrant des portions de terrain qui ne sont pas utilisées par l'individu (WHITE & GARROT, 1990). On peut pallier

ce problème en évitant d'inclure des aires non utilisées, grâce à la méthode des polygones de probabilité (PP). Dans ce cas, seul un certain pourcentage des données de localisation périphérique est éliminé (5 % dans notre cas). Ainsi, pour construire un polygone 95 %, 5 % des données sont éliminées en comparant tous les polygones possibles formés par les 95 % des données restantes. Le polygone ayant la plus petite aire correspond donc au PP (KENWARD, 1987). De manière plus explicite, sur un lot de 100 données de localisation, il s'agit de trouver les 5 données périphériques les plus éloignées des autres points pour calculer le PP. Il y a peut-être alors risque de sous-évaluation dû à un défaut de prospection (dans notre cas, cela peut être dû à une saison où les Gélinittes chantent peu).

Comme les deux méthodes ont des avantages et des inconvénients, nous avons choisi de présenter les 2 types de calcul et de commenter les différences.

Enfin, il faut distinguer les domaines vitaux annuels (DV_a) du domaine vital total de l'adulte (DV_t) c'est-à-dire l'espace utilisé par un oiseau durant sa vie entière d'adulte.



Photo 2 – Le couple Souches brûlées / The pair known as Souches brûlées (01.12.2003, Communal de La Sagne, Suisse, photo : Jean-Lou Zimmermann)



Photo 3 – Plumes de mue / Mouflated feathers (Photo : Jean-Lou Zimmermann)



Photo 4 – 50 % des prédateurs connus sont le fait de l'Autour des palombes / Of the known loss to predators, 50 % is due to the Northern Goshawk *Accipiter gentilis* (Photo : Jean-Lou Zimmermann)

Photo 5 – La ponte est souvent déposée contre un élément protecteur (amas, tronc). Elle se compose de 7-10 œufs, parfois 14. En moyenne 2-4 jeunes survivent jusqu'à la dispersion / The eggs are often laid close to a protective structure (heap, tree-trunk). The clutch comprises 7-10 eggs, sometimes up to 14. On average, 2-4 young survive until dispersion (Photo : Jean-Lou Zimmermann)



Photo 6 – Pour mieux résister aux conditions hivernales, chaque plume de duvet est doublée d'une plumule / To better withstand winter conditions, each of the down feathers comprises a plumula (Photo : Jean-Lou Zimmermann)



Photo 7 – La cuvette de poudrage est souvent située à l'abri d'un tronc ou d'une souche. Seule la présence de plumes aux alentours permettra de certifier cet indice / The dusting areal is frequently located in the shelter of a tree trunk or stem. The presence of feathers round about is the only way to confirm identification (Photo : Jean-Lou Zimmermann)

Photo 8 – Le début du printemps est favorable à l'observation de traces / Early spring is a good time to look for clues (Photo : Jean-Lou Zimmermann)

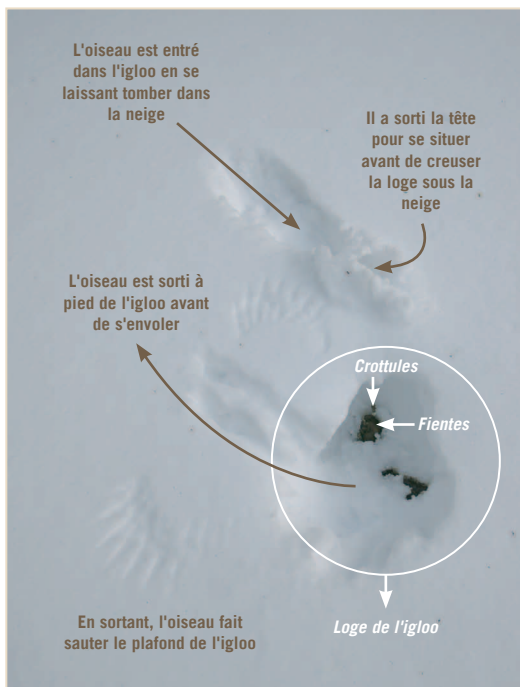


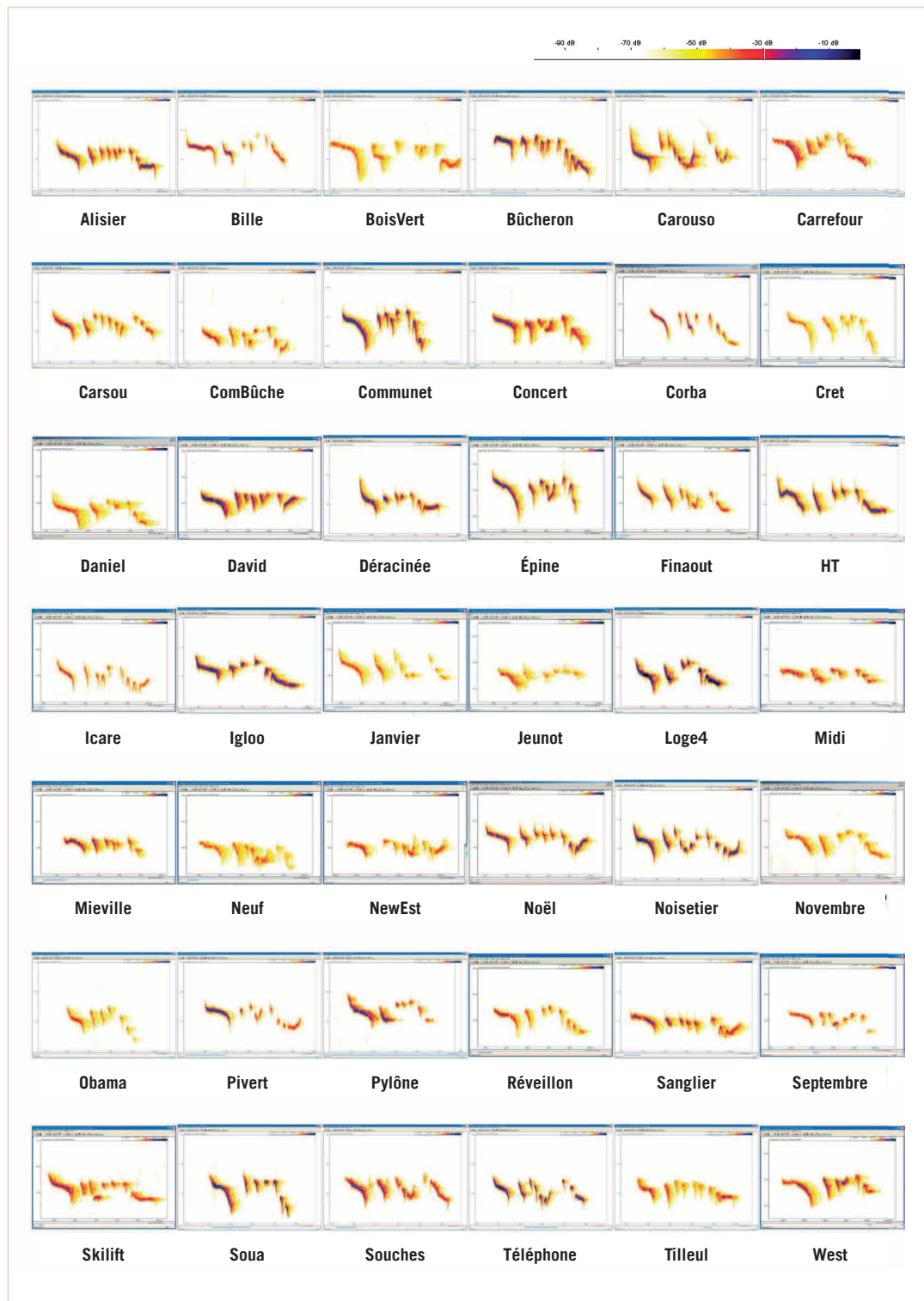
Photo 9 – La neige est favorable à la survie de la Gélinotte en hiver. L'oiseau creuse des igloos formés d'un couloir, parfois coudé, et d'une logette. Chaque igloo n'est utilisé qu'une seule fois / Snow increases survival in winter. The bird fashions igloos, comprising an approach tunnel, often with a bend, and a living space. Each igloo is used just once. (Photo : Jean-Lou Zimmermann)



Photo 10 – Crottes. Leur nombre indique si l'oiseau était sur un lieu de gagnage, un reposoir, un perchoir ou un dortoir / Droppings. The number indicates whether the bird was on a foraging site, a rest site, a perch or a dormitory (Photo : Jean-Lou Zimmermann)



Photo 11 – Crottes et fiente caecale. Celle-ci est issue de la digestion de cellulose et de lignine, la Gélinotte étant capable de digérer ces composés coriaces de la végétation hivernale / Droppings and caecal faeces which results of the digestion of cellulose and of lignin. The Hazel Grouse has the ability to digest both these though compounds of winter vegetation (Photo : Jean-Lou Zimmermann)





Résultats

En 12 ans (2002-2013), plus de 1.500 enregistrements sonores ont enrichi notre base de données. Un enregistrement peut comporter de une à trente émissions sonores, certaines avec un mélange de différents chants de mâles (souvent deux) et des appels de femelles. Au total, plus de 10.000 traces sonores ont ainsi été analysées. Quelques dizaines à peine correspondent à des sons émis par des femelles. Au total, 44 mâles se sont signalés dans le Communal de La Sagne. Certains ne sont restés que quelques jours, d'autres plusieurs années (Tableau 1). La Figure 4 présente 42 sonagrammes ; nous n'avons pas pu obtenir la trace sonore de l'oiseau surnommé *Beutchin* au début de l'étude et celui du mâle *Montand*, enregistré en 2012, n'est pas présenté.

L'évolution des effectifs et de la sex-ratio

Le graphique de la Figure 5 montre deux courbes d'évolution des effectifs des Gélinottes (mâles et femelles) sur le site d'étude, au printemps et à l'automne. Sur les 12 ans de suivi, la population a connu un premier maxima à l'automne 2004, puis une régression constante jusqu'au printemps 2009. Par la suite, plusieurs années avec un taux de reproduction élevé dans le Jura ont permis de retrouver en 2013 le niveau maximal de la population de 2004, soit plus de vingt individus.

La superposition des deux histogrammes permet de faire ressortir les années de bonne reproduction qui voient apparaître de nombreux jeunes individus en automne, saison de début des chants des oiseaux âgés de plus de 3 mois. Les bonnes années

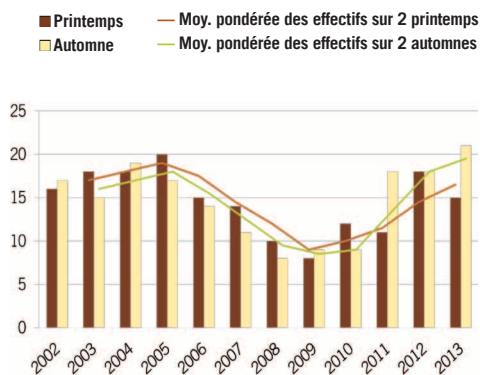


Fig. 5 – Évolution des effectifs par semestre de Gélinotte des bois (mâles et femelles) dans le Communal de La Sagne entre le printemps 2002 et l'automne 2013 / Changes in the population (males plus females) of Hazel Grouse in the Communal de La Sagne between Spring 2002 and Autumn 2013

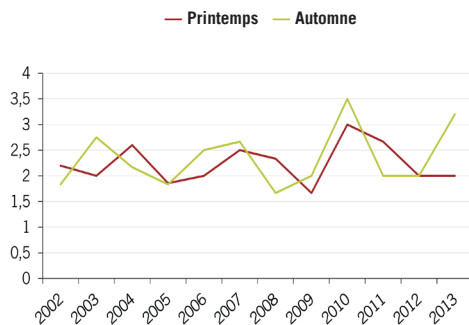


Fig. 6 – Variation de la sex-ratio au printemps et à l'automne sur une période de 12 ans (2002-2013) / Changes in the Spring-time and Autumn sex ratios of Hazel Grouse over the 12 year period 2002 - 2013

Fig. 4 (ci-contre) – Sonagrammes de 42 mâles enregistrés dans le Communal de La Sagne, entre 2002 et 2013. Le sonagramme d'un 43^e oiseau (Montand), enregistré en 2012, n'est pas représenté. Un 44^e oiseau, Beutchin, n'a pas pu être enregistré en début d'étude mais son cantonnement dans un secteur précis ne laissait aucune équivoque concernant son existence / Sonograms of 42 male birds recorded in the Communal de La Sagne between 2002 and 2013. The sonogram of a 43rd bird (Montand) recorded in 2012 is not shown. There is a 44th bird, Beutchin, which could not be recorded at the start of the study - but the fact that it was established in a precise territory leaves no doubt as to its existence.



ont été 2004, 2009, 2011 et 2013. La comparaison entre les moyennes mobiles sur deux saisons (deux printemps ou deux automnes) complète la vision d'une population souvent plus forte à l'automne qu'à la sortie de l'hiver durant les années de bonne reproduction.

La *sex-ratio* subit aussi des variations annuelles et saisonnières (Fig. 6). Le rapport entre mâles et femelles est significativement plus élevé à l'automne ($\text{moy}_A = 2,56$) qu'au printemps ($\text{moy}_P = 2,11$). Cela pourrait signifier une plus forte production d'embryons mâles à la ponte mais cela reste une hypothèse. Sur l'ensemble de l'étude, cette *sex-ratio* est en moyenne de 2 à 2,5 mâles pour une femelle.

Malgré une forte chute des effectifs entre 2006 et 2008, la population de Gélinittes peut être considérée comme stable sur les 12 ans de suivi. En effet, la courbe d'évolution moyenne des effectifs aboutit à une tendance très légèrement régressive mais non significative (Fig. 7).

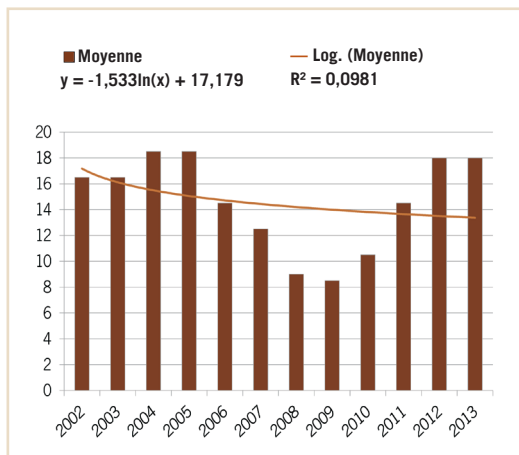


Fig. 7 – Évolution des effectifs moyens annuels de la Gélinitte des bois (mâles et femelles) dans le Communal de La Sagne entre 2002 et 2013 / Changes in the mean annual population (males plus females) of Hazel Grouse in the Communal de La Sagne between 2002 and 2013

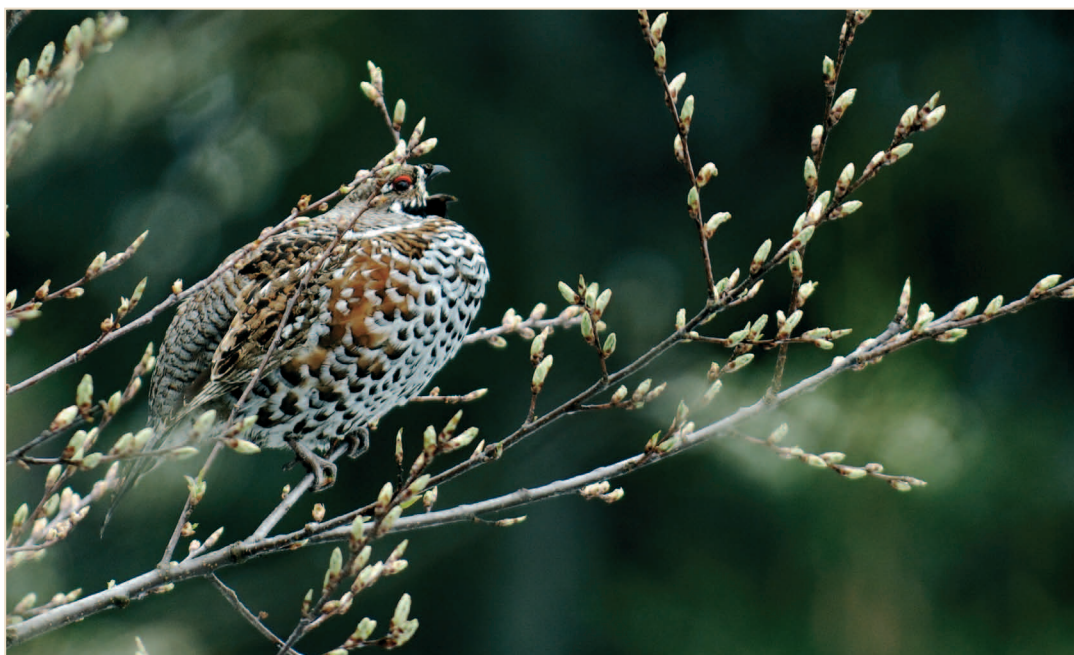


Photo 12 – L'espèce est monogame. Au début de la reproduction, les mâles célibataires tentent leur chance auprès des femelles appariées. Le mâle signale sa présence par une courte strophe grêle et suraigüe (plus rare, le cri de la femelle est moins aigü). L'intrus est le plus souvent coursé, l'interaction mène rarement au combat / The species is monogamous. At the start of the season, single males try their luck with paired females. The song is a short shrill cry (the female's cry is rare and less shrill). Intruders are usually chased away ; the interaction only rarely ends in a fight (Photo : Jean-Lou Zimmermann)



Tableau 1 – Durée de présence des différents mâles de Gélinotte des bois sur le Communal de La Sagne, entre 2002 et 2013. P signifie printemps (en réalité, période du 1^{er} janvier au 30 juin) et A automne (en réalité, période du 1^{er} juillet au 31 décembre) / Duration of presence of various male Hazel Grouse in the Communal de La Sagne between 2002 and 2013. P – the period 1 January to 30 June (« printemps »), A – the period from 1 July to 31 December (« automne »)

	2002		2003		2004		2005		2006		2007		2008		2009		2010		2011		2012		2013	
Nom Mâle	P	A	P	A	P	A	P	A	P	A	P	A	P	A	P	A	P	A	P	A	P	A	P	A
Beutchins																								
Carrefour																								
Carouso																								
Pylône																								
Loge 4																								
Téléphone																								
Souches																								
Déracinée																								
Noisetier																								
Sanglier																								
Bûcheron																								
Alisier																								
Igloo																								
Soua																								
Carsou																								
Bille																								
Concert																								
Pivert																								
Tilleul																								
BoisVert																								
Obama																								
HT																								
ComBûche																								
Communet																								
NewEst																								
Icare																								
Épine																								
Janvier																								
Midi																								
Septembre																								
Novembre																								
David																								
Corba																								
Noël																								
Daniel																								
Montand																								
Miéville																								
West																								
Finaout																								
Skilift																								
Jeunot																								
Neuf																								
Crêt																								
Réveillon																								

- Adulte supposé déjà présent
- Présent au printemps
- Présent à l'automne
- Juvenile vivant hors du site
- Disparu
- Supposé disparu
- Supposé vivant



Photo 13 – À 10 jours, les poussins peuvent voler pour se brancher. Durant les trois premières semaines, ils se nourrissent d'invertébrés. Leur survie est liée à la qualité des herbages / At 10 days the chicks can flutter and perch. For the first three weeks of life they feed on invertebrates. Their survival depends on the quality of herbaceous vegetation (Photo : Jean-Lou Zimmermann)

Photo 14 – La Gélinothe se branche rarement à découvert pour se protéger des rapaces. Selon le degré d'émotion, l'oiseau hérisse plus ou moins la huppe / The Hazel Grouse perches in the open only rarely, so as to avoid birds of prey. The bird raises or lowers its crest as a function of its emotional state (Photo : Jean-Lou Zimmermann)



Photo 15 – Mimétisme du plumage aux couleurs d'écorces et de feuilles mortes / Mimicry ; the plumage has the colours of bark and of dead leaves (Photo : Jean-Lou Zimmermann)



Photo 16 et 17 – Le pied porte des excroissances cornées qui facilitent la portance à la façon de raquettes / The foot has horny outgrowths that help walking in snow, like snowshoes (Photo : Jean-Lou Zimmermann)



Photo 18 – Bonne marcheuse, la Gélinotte vient souvent au sol, ce qui la rend très sensible au dérangement. Végétarienne opportuniste, elle exploite la ressource la plus riche et la plus abondante du moment / The Hazel Grouse is a good walker. It often comes down to the ground. This renders it very sensitive to disturbance. It is an opportunistic vegetarian, exploiting whatever is the richest and most abundant resource of the moment (Photo : Jean-Lou Zimmermann)



Les taux de survie, de renouvellement et de disparition

L'âge des individus suivis par la bioacoustique dans le Communal de La Sagne bouleverse toutes les connaissances que nous avons sur l'espérance de vie de cette espèce (Tableau 1). Dans la première cohorte née avant 2008 (échantillon de 19 individus), 8 individus ont au moins dépassé 6 ans (soit 42 % des individus), vraisemblablement plus si l'on tient compte du fait que la plupart des individus présents en 2002 étaient sans doute plus vieux que l'âge minimal d'un an que nous leur avons donné ! Trois oiseaux au moins ont dépassé 8 ans, l'un d'eux ayant atteint 10 ans. L'espérance de vie minimale moyenne calculée sur ces 19 individus correspond à 4,63 ans. L'espérance moyenne réelle est évidemment plus élevée, toujours pour la même raison que nous ne connaissons pas l'âge réel des oiseaux présents sur le site en 2002.

Puisque l'oiseau le plus âgé a atteint 10 ans, il faut logiquement une décennie pour renouveler l'ensemble des individus d'une population présente sur le site. Toutefois, en 2013, si l'on fait exception du mâle *Alisier*, seuls ne subsistent que des oiseaux nés en 2008 ou après (Tableau 1). Nous pouvons donc schématiser en parlant d'une nouvelle cohorte apparue sur le site dès 2008 (24 individus nés entre 2008 et 2013). S'ils sont encore trop jeunes pour que l'on puisse faire une analyse sur leur espérance de vie, leur suivi reste d'autant plus précieux que nous connaissons cette fois leur apparition sur le site, supposée s'être réalisée quelques mois après leur naissance.

Le taux de survie annuel (T_s) est toujours plus élevé que 70 %, à l'exception de l'année 2009 durant laquelle la moitié des résidents ont disparu (T_d : 50 %), fort heureusement remplacés à l'automne par de nouveaux venus (T_r = 50 % ; Tableau 2). Du reste, cette année 2009 est une année charnière qui confirme ce qui a été écrit dans le paragraphe précédent, soit l'installation d'une nouvelle cohorte.



Photo 19 – Les juvéniles restent en famille jusqu'à la fin de l'été. La dispersion commence vers fin août pour les individus les plus précoces mais se réalise surtout en septembre, voire début octobre pour les nichées tardives / Juveniles stay with the family until the end of summer. Older individuals begin to disperse in late August and those from later broods in September or early October (Photo prise hors du site d'étude : Jean-Lou Zimmermann)



Tableau 2 – Variation des taux de survie, de disparition et de renouvellement annuels de la population de mâles de Gélinotte des bois entre 2004 et 2013 / Annual rates of survival, disappearance and renewal of the male population of Hazel Grouse in the Communal de La Sagne between 2004 and 2013

	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013
Taux de survie annuel TS / Annual rate of survival TS	0,857	0,867	0,786	0,818	0,7	0,5	0,9	0,8	0,867	0,769
Taux de disparition annuelle Td / Annual rate of disappearance Td	0,143	0,133	0,214	0,182	0,3	0,5	0,1	0,2	0,133	0,231
Taux de renouvellement annuel Tr / Annual renewal rate Tr	0,266	0,071	0	0,1	0,222	0,5	0,1	0,466	0,07	0,44

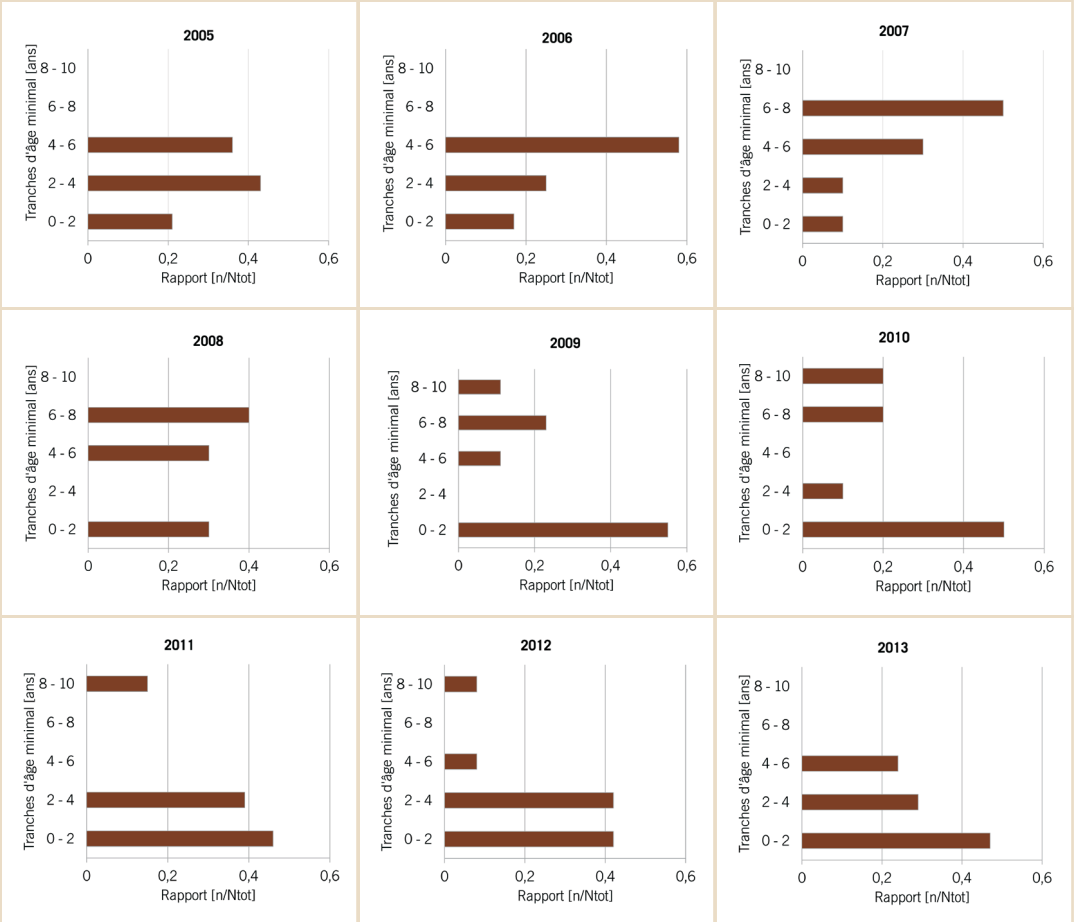
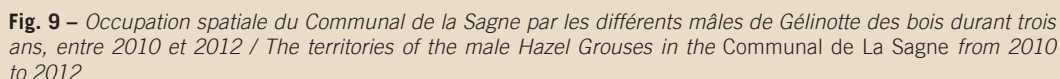


Fig. 8 – Évolution de la pyramide des âges des mâles de Gélinotte des bois, entre 2005 et 2013 / The age structure of male Hazel Grouse in the Communal de La Sagne between 2005 and 2013



plus âgés disparaissent les uns après les autres. De ce fait, une nouvelle génération vient s'implanter dès 2009, année de très bonne reproduction. Durant 5 ans, la proportion des jeunes dépasse 40 % dans la population des mâles. En 2013, la pyramide est presque semblable à celle connue en 2005. La proportion de jeunes est plus importante mais beaucoup d'entre eux n'ont pas encore passé leur premier hiver (8 nouveaux individus signalés à l'automne 2013 !).





Domaines vitaux et interactions sociales

Les résultats de superficie des domaines vitaux ont été présentés dans un article précédent (MULHAUSER & ZIMMERMANN, 2010). Les informations récoltées depuis n'ont fait que confirmer les chiffres déjà exprimés, soit des domaines de vie des adultes (DV_T calculé selon les polygones de probabilité à 95 % ; voir méthodes) fixés durant plus de 6 ans dans le Communal de La Sagne se situant entre 7,8 ha pour l'individu le plus sédentaire et 62,6 hectares pour

l'oiseau qui bouge le plus. L'écart entre ces deux extrêmes paraît très important mais il s'explique aisément à l'aide des Figures 9 et 10.

La Figure 9 montre tout d'abord l'occupation des différents mâles de Gélinotte des bois durant trois années, entre 2010 et 2012. On y remarque clairement des agrégations de trois à quatre mâles dans des secteurs privilégiés et des zones plus vastes occupées par un seul mâle (*Commune* et *Newest*). Le mâle *HT* cantonné à l'ouest fait, quant à lui, une incursion ponctuelle plus à l'est, recherchant sans doute le contact du voisin le plus proche.

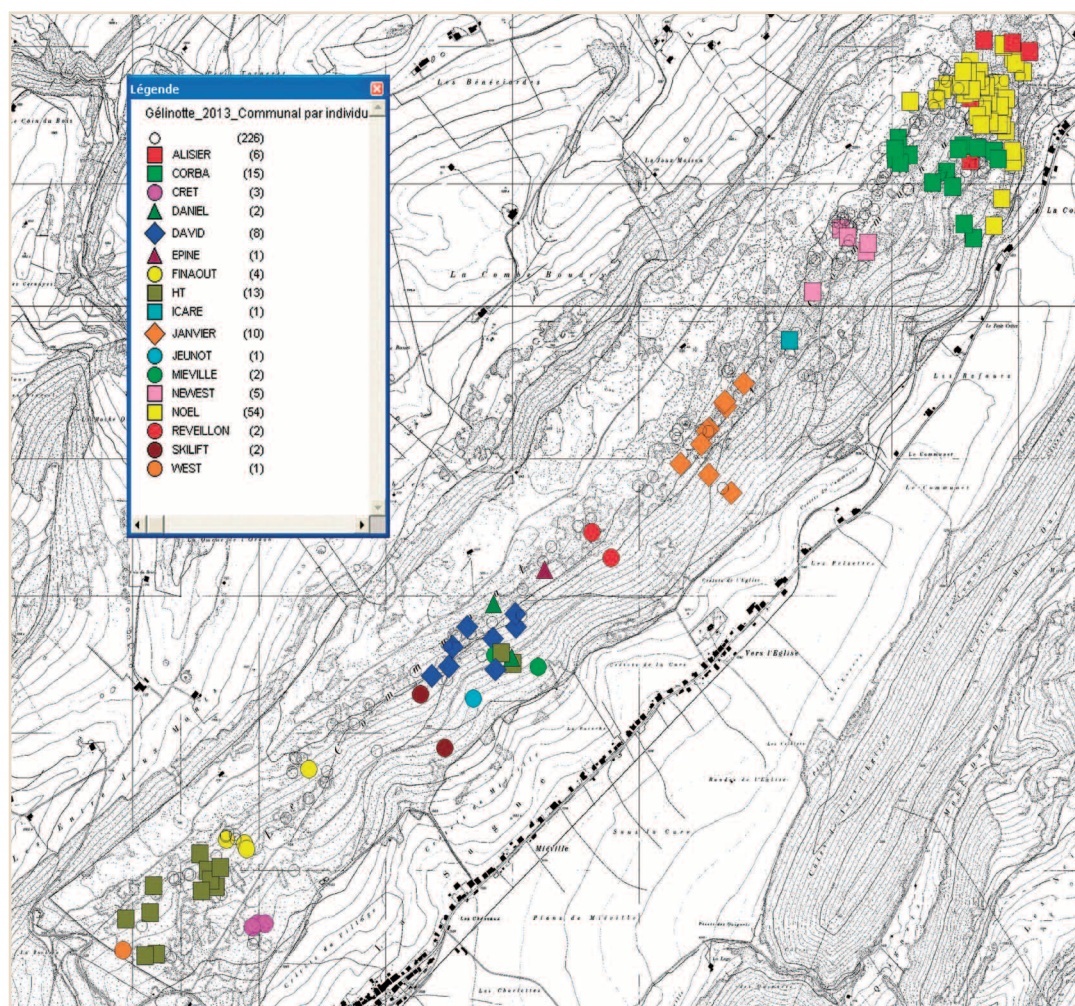


Fig. 10 – Occupation spatiale du Communal de la Sagne par les différents mâles de Gélinotte des bois en 2013 / The territories of the male Hazel Grouse in the Communal de La Sagne in 2013



En 2013 (Fig. 10), *Communet* a disparu et un nouveau mâle, surnommé *Réveillon*, essaie d'occuper le terrain. Les autres jeunes mâles de l'automne 2013 (symbolisés par des ronds) se placent en satellite des mâles plus âgés et sédentarisés. La disparition probable d'*Icare* à l'automne 2013

isole *Janvier* et *Newest* des autres mâles. Ces deux mâles restent dans un territoire relativement restreint parce qu'ils sont appariés avec une femelle (dont la présence n'est pas signalée dans la Figure 10). Les autres mâles appariés en 2013 sont *HT*, *David*, *Corba* et *Noël*, tous âgés de plus de 2 ans.



Photo 20 – Les juvéniles se reconnaissent facilement à leur tête plus petite que celle des adultes / Juvenile birds are easily recognized - their head is noticeably smaller than that of an adult bird (Communal de La Sagne, Suisse, photo : Jean-Lou Zimmermann)

Discussion

Les vocalisations de la Gélinotte des bois comportent des éléments caractéristiques permettant de distinguer les individus, comme chez d'autres oiseaux territoriaux (LAMBRECHTS & DHONDT, 1995).

Le suivi à long terme de Gélinottes des bois individualisées par la bioacoustique livre des résultats contrastés mais complémentaires par rapport aux recherches à court terme menées sur des oiseaux munis de radio-émetteurs (SWENSON, 1991 ;

MONTADERT, 2005). Si l'on sait, grâce aux recherches de MONTADERT & LÉONARD (2007), que la dispersion des jeunes peut les mener loin de leur lieu de naissance, on était loin de soupçonner le caractère très sédentaire des adultes durant toute leur vie et plus particulièrement lorsqu'ils sont appariés. Le taux de survie est plus élevé chez les mâles adultes expérimentés que chez les jeunes. Il dépasse régulièrement 80 % par année sur l'ensemble de la population de mâles (voir Tableau 2). Au Communal de la Sagne, site exempt de chasse, l'espérance de vie est plus grande que les 3,4 ans calculés par DESBROSSES (1997) dans une région du Jura français où la population peut subir des prélèvements cynégétiques.



Sur notre site d'étude, cette espérance de vie atteint au minimum 4,63 ans (mais d'après un calcul se basant sur l'âge minimal des individus ; certains, présents dès le début de l'étude, étant plus vieux que l'âge minimal que nous leur avons donné et qui a été utilisé pour les calculs).

Poursuivant cette constatation, les pyramides des âges établies sur plus de 9 années montrent, en toute logique, une proportion d'individus âgés plus importante que celle connue par des études antérieures. En effet, GADJAR (1974) a présenté des populations constituées en majorité par des individus de première année (76 % des effectifs). Dans une étude portant sur la Gélinotte huppée d'Amérique *Bonasa umbellus*, GULLION & MARSHALL (1968) ont montré que 58 % des individus étaient des jeunes de première année. Dans les deux cas, les oiseaux âgés de plus de 4 ans étaient des exceptions. Au contraire, dans notre recherche, la proportion de mâles de plus de 4 ans oscille entre 35 et 80 % entre 2005 et 2010, s'abaissant entre 15 et 24 % de 2011 à 2013.

Comment expliquer ces nombreuses différences entre notre étude et les recherches menées dans différents sites en Europe ? De nombreux facteurs entrent en ligne de compte : densité de la population, succès de reproduction, pression des prédateurs et méthode de suivi (soit capture et mise en place d'émetteurs dans la plupart des études citées ci-dessus). Nous remarquons cependant que la durée du suivi est primordiale. Les pyramides des âges ainsi que les taux de survie et de renouvellement varient fortement d'une année à l'autre. Dans notre site d'étude, plusieurs années de reproductions calamiteuses ont mené à une régression importante des effectifs des oiseaux vieillissants, sans renouvellement des jeunes. Mais le fait le plus étonnant a été un meilleur taux de survie des oiseaux de plus de 5 ans que de ceux âgés entre 2 et 4 ans durant cette mauvaise période de 2005 à 2008.

Cette capacité des oiseaux âgés à mieux survivre suggère que l'expérience et la parfaite connaissance du milieu dans lequel vivent les individus constituent un avantage. Cela explique l'extrême sédentarité des Gélinottes. Les oiseaux les plus expérimentés rechignent à explorer les limites de leur territoire pour entrer en contact avec d'autres oiseaux. Si un mâle vit avec une femelle, cette dernière sera protégée dans un petit territoire, ce

qui ne manquera pas d'attirer d'autres individus plus jeunes. Ainsi, les contacts sociaux rapprochés sont l'une des conditions clé pour la survie d'une population de Gélinotte des bois. Toutefois, les oiseaux doivent conserver une distance les uns vis-à-vis des autres afin d'éviter ce que nous nommons « l'effet poulailler » (attraction des prédateurs). Sur notre site d'étude, la densité idéale est de 6 à 8 individus au km². Lorsqu'il y a plus d'oiseaux, ils attirent les prédateurs ; lorsqu'il y en a moins, certains individus doivent agrandir leur rayon d'action pour rester en contact avec les autres. Les domaines vitaux des mâles varient ainsi entre 7,8 et 62,6 ha et se recouvrent partiellement. Nous savons aussi que chaque mâle apparié joue le rôle de vigie pour sa femelle (BERGMANN *et al.*, 1996 ; MULHAUSER, 2003). Nous supposons que la présence de plusieurs mâles autour d'une femelle renforce cet effet de protection, expliquant en partie des valeurs de *sex-ratio* avec un plus grand nombre de coqs que de poules. La cohésion sociale est clairement établie par les émissions sonores, le chant de contact n'étant que la partie la plus audible du phénomène. Une dizaine d'autres types de sons plus doux sont émis. L'homme ne les entend qu'à une vingtaine de mètres à peine. Ces gloussements sont clairement sociaux ou familiaux mais dans de nombreux cas leur signification exacte nous échappe encore.

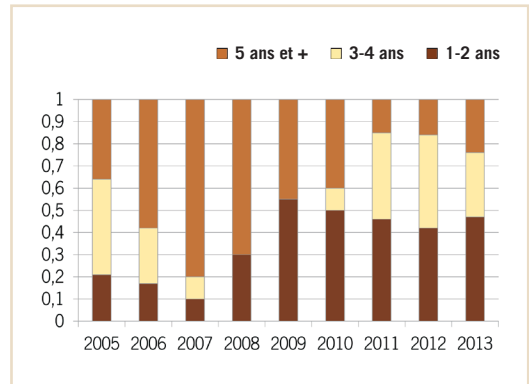


Fig. 11 – Évolution des proportions d'individus mâles jeunes (jusqu'à 2 ans), adultes (de 3 à 4 ans) et âgés (5 ans et plus) dans la population de Gélinotte des bois du Communal de La Sagne, entre 2005 et 2013 / The percentages of young (up to 2 years), adult (3 to 4 years), and older (5 years and upwards) male Hazel Grouses in the Communal de La Sagne over the period 2005 to 2013



Photo 21 – Le mâle Bûcheron (perché à droite) joue la vigie pour sa femelle / The male bird Bûcheron (perched on the right) keeping watch for its mate (14.05.2006, Communal de La Sagne, Suisse, photo : Jean-Lou Zimmermann)



Photo 22 – Le mâle Sanglier surveille les alentours alors que la femelle se gave de jeunes pousses d'herbes et de crocus / The male bird Sanglier keeps watch, while the female gorges on young shoots of grass and crocus (02.04.2003, Communal de La Sagne, Suisse, photo : Jean-Lou Zimmermann)



Photo 23 – Le bain de pou-
drage facilite l'élimination
des parasites et la chute
des plumes mortes à la
mue / Dusting helps get
rid of parasites and, during
the moult, the removal of
old feathers (Photo : Jean-
Lou Zimmermann)



Bibliographie

- EARBEZAT, V. & BOQUET, J.-F. (2008) : *Gestion intégrée des paysages sylvo-pastoraux de l'arc jurassien*. Manuel. Conférence transjurassienne.
- BERGMANN, H.-H., KLAUS, S., MÜLLER, F., SCHERZINGER, W., SWENSON, J. E. & WIESNER, J. (1996) : *Die Haselhühner: Bonasa bonasia und B. sewerzowi (Haselhuhn und Chinahaselhuhn)*. 4 Auflage. Die Neue Brehm-Bücherei 77, Westarp Wissenschaften, Magdeburg : 278 Seite.
- DESBROSSES, R. (1997) : *Habitats et fluctuations des populations de Gélinoite des bois (Bonasa bonasia) dans l'est de la France*. Thèse de doctorat, Université de Dijon.
- GAJDAR, A. (1974) : Zur Methodik der Altersbestimmung beim Haselhuhn. *Ekologija*, 3: 102-103 (en russe) in BERGMANN H.-H., S. KLAUS, F. MÜLLER, W. SCHERZINGER, J.E. SWENSON & J. WIESNER (1996) : *Die Haselhühner: Bonasa bonasia und B. sewerzowi (Haselhuhn und Chinahaselhuhn)*. 4 Auflage. Die Neue Brehm-Bücherei 77, Westarp Wissenschaften, Magdeburg.
- GULLION, G.W. & MARSHALL, W.H. (1968) : Survival of Ruffed Grouse in a boreal forest. *Living Birds*, 7 : 117-168.
- KENWARD, R. (1987) : *Wildlife Radio Tagging*. Academic Press, San Diego.
- LAMBRECHTS, M. M., & DHONDT, A. A. (1995) : Individual voice discrimination in birds. In *Current ornithology* (pp. 115-139). Springer US.
- MOHR, C.O. (1947) : Table of equivalent populations of North American small mammals. *American Midland Naturalist*, 37 : 223-249.
- MONTADERT, M. (2005) : *Fonctionnement démographique et sélection de l'habitat d'une population en phase d'expansion géographique. Cas de la Gélinoite des bois dans les Alpes du Sud, France*. Thèse de doctorat, Université de Franche-Comté : 353 pages.
- MONTADERT, M. & LÉONARD, P. (2007) : *La Gélinoite des bois dans les Alpes de Haute-Provence. Histoire d'une reconquête*. ONCFS : 72 pages.
- MULHAUSER, B. (2003) : Survival of the Hazel grouse *Bonasa bonasia rupestris* in the Jura mountains. Between board and lodging. *Bull. Soc. Neuchât. Sci. Nat.*, 126 (2) : 55-70.
- MULHAUSER, B., BARBEZAT, V. & FEGHHI, J. (2003) : La diversité des structures forestières, élément essentiel de l'habitat de la Gélinoite des bois *Bonasa bonasia* en pâturage boisé. Cas modèle du Communal de La Sagne (canton de Neuchâtel, Suisse). *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat.*, 126 (2) : 135-150.
- MULHAUSER, B. & ZIMMERMANN, J.-L. (2003) : Recognition of male hazel grouse *Bonasa bonasia* by their song. *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat.*, 126 (2) : 107-119.
- MULHAUSER, B. & ZIMMERMANN, J.-L. (2007) : Dysphonia in a male hazel grouse *Bonasa bonasia*. *Grouse News*, 33 : 9-13.
- MULHAUSER, B. & ZIMMERMANN, J.-L. (2010) : Monitoraggio a lungo termine di una popolazione di Francolino di monte *Bonasa bonasia* mediante la bioacustica. *Ficedula*, 44 : 2-13.
- MULHAUSER, B. & ZIMMERMANN, J.-L. (2013) : *La Gélinoite des bois. Vie d'un oiseau qui ne migre pas*. Reportage DVD, 15 minutes. Ed. Sorbus, Neuchâtel (Suisse).



SANTIAGO, S., MULHAUSER, B. & KAISER, N. (2003) : Effectifs et statut de la population de Gélinites des bois *Bonasa bonasia* dans le canton de Neuchâtel (Suisse). *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat.*, 126 (2) : 121-134.

SWENSON, J.E. (1991) : *Social organization of hazel grouse and ecological factors influencing it*. Ph D Thesis, University of Alberta, Edmonton, Canada.

TERRY, A. M., PEAKE, T. M., & MCGREGOR, P. K. (2005) : The role of vocal individuality in conservation. *Frontiers in Zoology*, 2(1), 10.

WHITE, G.C. & GARROT, R. A. (1990) : *Analysis of wild-life radio-tracking data*. Academic Press, New-York.

BLAISE MULHAUSER
SORBUS, Association pour la sauvegarde des
oiseaux rares et des boisements utiles à leur survie
Av. des Cadolles 4a, 2000 Neuchâtel, Suisse
Jardin botanique de Neuchâtel, Pertuis-du-Sault
58, 2000 Neuchâtel
blaise.mulhauser@unine.ch

JEAN-LOU ZIMMERMANN
jean-lou.zimmermann@net2000.ch



Photo 24 – Photo : Jean-Lou Zimmermann

SUMMARY – Contribution of bioacoustics to the long-term monitoring of a population of Hazel Grouse *Tetrastes bonasia*

The first twelve years of bioacoustic monitoring of the population of Hazel Grouse in the *Communal de La Sagne* (Neuchâtel canton, Switzerland) have clarified several aspects previously poorly understood of the biology of this species : demography, survival rates, social cohesion. It is shown that the numbers at this site depend not only on the general reproduction rate of the species in the region, but also on the presence of well-established social groups. In the Communal de La Sagne the average minimum life expectancy of Hazel Grouse is 4.63 years. At least three birds lived for more than 8 years and one of them reached 10 years. The area of each individual's territory, over the whole adult life, is between 7.8 and 62.6 ha. A mate male living in the center of a group is much more sedentary than are single birds on the periphery or at the intersection of two different groups. This suggests that the stronger is the cohesion within a group, the better are the chances of survival of each of its individual. However, too dense a population will attract predators. The « optimum » density is between 6 and 8 individuals per sq. km.