

Première évaluation de la viabilité des populations de Grand tétras (*Tetrao urogallus*) dans le massif du Jura

Autor(en): **Neet, Cornelis**

Objektyp: **Article**

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

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

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

PDF erstellt am: **20.06.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-260089>

Nutzungsbedingungen

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

Haftungsausschluss

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

Première évaluation de la viabilité des populations de Grand tétras (*Tetrao urogallus*) dans le massif du Jura

par

Cornelis NEET¹

TABLE DES MATIÈRES

Summary	237
Résumé	238
1. Introduction	238
2. Méthodes d'évaluation de la viabilité d'une population	239
2.1. Effectif viable minimum	239
2.2. Application du modèle démographique de Lande	241
3. Discussion	243
Bibliographie	244

Summary.—NEET C., 1996. First assessment of capercaillie (*Tetrao urogallus*) population viability in the Jura mountains. In: C. NEET, ed. The capercaillie *Tetrao urogallus*: status and conservation of the populations of the Jura vaudois. *Mém. Soc. vaud. Sc. nat.* 19.2: 237-245.

Using an estimation of the capercaillie population size in the Jura mountains and LANDE's (1987) demographic model, a first viability assessment of this species is presented. With 1365 individuals, the Jura population is considered as «endangered» according to the criteria of MACE and LANDE (1991), with an extinction risk of 20 % within twenty years. Applying LANDE's model, which integrates the area of available habitat as a parameter, leads to the assessment that the capercaillie is close to a minimal threshold value of viability. These results underline the necessity and urgency of conservation programmes for this specie.

Keywords: Minimum viable population, extinction risk analysis, conservation biology, *Tetrao urogallus*, Switzerland.

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

Résumé.—NEET C., 1996. Première évaluation de la viabilité des populations de Grand tétras (*Tetrao urogallus*) dans le massif du Jura. In: C. NEET, édité. Le Grand tétras *Tetrao urogallus*: statut et conservation des populations du Jura vaudois. *Mém. Soc. vaud. Sc. nat.* 19.2: 237-245.

Sur la base d'une estimation de l'effectif total du Grand tétras dans le massif du Jura et de l'application du modèle démographique de LANDE (1987), une première évaluation de la viabilité de cette espèce est présentée. Avec quelque 1365 individus, l'effectif du Jura est classé comme «en danger» selon les critères de MACE et LANDE (1991), avec un risque d'extinction de l'ordre de 20 % dans les vingt prochaines années. L'application du modèle de LANDE, qui intègre la dimension de la surface de l'habitat disponible, permet d'estimer que le Grand tétras est proche d'un seuil minimal de viabilité. Ces résultats soulignent l'utilité et l'urgence des plans de protection mis en place pour cette espèce.

1. INTRODUCTION

Le Grand tétras est une espèce en régression en Europe centrale. Cette affirmation repose sur le fait que l'espèce a, actuellement dans cette région du continent, une distribution très fragmentée (GLUTZ VON BLOTZHEIM *et al.* 1973, ROLSTAD 1991, KLAUS 1994) et que dans la plupart des zones bien surveillées des diminutions d'effectifs ont pu être constatées au cours de ces dernières années (GLUTZ VON BLOTZHEIM *et al.* 1973, CRAMP *et al.* 1980, MARTI 1986, DÄNDLIKER *et al.* 1996). Cette situation a conduit des pays comme la France et la Suisse à entreprendre des programmes de conservation (DRAE 1991, MARTI 1996).

Le canton de Vaud a une responsabilité particulière du point de vue de la protection du Coq de bruyère en Suisse. En effet, près de 40 % des Grands tétras présents dans le massif du Jura et entre un tiers et la moitié des individus de Suisse se trouvent sur territoire vaudois, tout en constituant l'une des seules grandes populations peu fragmentées (DÄNDLIKER *et al.* 1996). Par ailleurs, les effectifs ont récemment évolué de manière très préoccupante: une diminution de moitié de l'effectif suisse a été constatée sur une période de 15 ans (MARTI 1986) et des signes de déclin rapide ont été notés dans plusieurs populations européennes (KLAUS 1994). On est donc en droit de se demander s'il est encore possible de sauver ce tétraonidé, ou si les risques d'extinction sont devenus tels que la viabilité du Coq de bruyère ne peut plus être garantie à long terme dans les régions évoquées ici. Dans cet article, ces deux questions sont abordées de manière générale pour le massif du Jura, sur la base des connaissances actuellement disponibles sur *Tetrao urogallus*. L'approche repose sur l'application de deux méthodes d'évaluation de la viabilité d'une population. Cette approche se justifie bien entendu par la nécessité de déterminer les chances de succès d'un plan de protection. Elle se justifie cependant aussi par le fait que les densités qui ont pu être mesurées dans le massif du Risoux, côté français par LECLERCQ (1987) et côté suisse par DÄNDLIKER *et al.* (1996), ne permettent actuellement pas de discerner une tendance très claire de l'évolution des effectifs (fig. 1).

Pour connaître les risques d'extinction du Grand tétras dans le massif du Jura, des investigations approfondies doivent en principe être entreprises, afin d'effectuer une analyse de viabilité (GILPIN 1987, BURGMAN *et al.* 1993). Quand il n'est pas possible d'effectuer des analyses détaillées, on peut néan-

moins répondre de manière qualitative à cette question, sur la base d'estimations. Pour ce faire, il sera ici fait usage de deux approches, celle de l'effectif viable minimal et celle de l'estimation du risque d'extinction d'une population par recours à un modèle démographique. Il sera ainsi possible, à partir d'informations différentes, d'apprécier en termes très généraux le risque d'extinction. Si les résultats des deux approches sont cohérents entre eux, on pourra en déduire une première évaluation de la viabilité du Grand tétras dans le Jura.

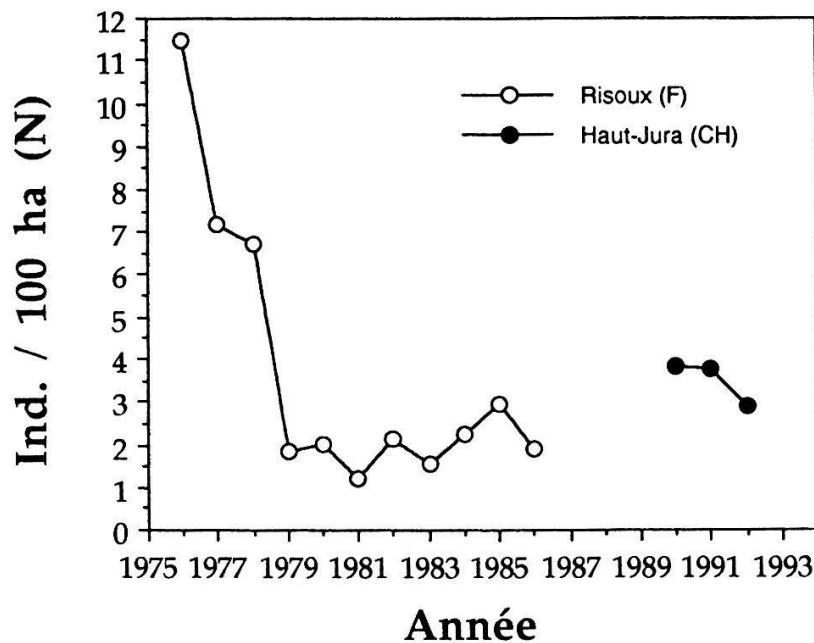


Figure 1.—Evolution des densités de *Tetrao urogallus* dans les massifs du Risoux et du Haut-Jura de 1976 à 1992. Les densités moyennes en nombre total d'individus par 100 ha ont été estimées par la même méthode de battues estivales (ONC 1983), en France (LECLERCQ 1987) et en Suisse (ECOTEC 1993).

2. MÉTHODES D'ÉVALUATION DE LA VIABILITÉ D'UNE POPULATION

2.1. Effectif viable minimum

L'effectif viable minimum est un effectif suffisant pour garantir la viabilité d'une population à long terme. De nombreux auteurs ont tenté de définir une valeur de référence, principalement sur la base de considérations liées à la génétique des populations: consanguinité et perte de variabilité génétique (LANDE et BARROWCLOUGH 1987, pour une revue de la littérature sur ce sujet voir aussi SIMBERLOFF 1988, MACE et LANDE 1991, NUNNEY et CAMPBELL 1993).

La consanguinité est souvent évoquée comme l'un des principaux facteurs menaçant des espèces dont l'effectif est restreint. En réalité, il n'y a de danger lié à la consanguinité que si des allèles létaux ou délétères sont présents dans le pool génétique de la population et qu'ils s'expriment (car ils peuvent également être éliminés par le même phénomène de consanguinité; SIMBERLOFF

1988). Il est néanmoins certain qu'un effectif restreint augmente la probabilité d'extinction en raison des effets essentiellement négatifs de la consanguinité. Ainsi, un effectif efficace N_e (effectif d'individus qui se reproduisent) de 50 individus a été estimé comme suffisant pour limiter les effets de la consanguinité.

En ce qui concerne la perte de variation génétique, celle-ci peut intervenir durablement en dessous d'un effectif critique évalué à $N_e = 500$. En effet, sans apport extérieur, le pool génétique d'une population restreinte s'appauvrit par dérive génétique. Un modèle simple de la diminution de l'hétérozygotie par dérive, qui est une des mesures possibles de la variabilité génétique, valable dans des conditions bien précises décrites par LANDE et BARROWCLOUGH (1987), a été développé par WRIGHT (1931):

$$H_t = H_0 e^{-\frac{t}{2N}}$$

Selon ce modèle, en $2N$ générations, l'hétérozygotie H_t n'est plus que de $0.37 H_0$ (H_0 est l'hétérozygotie initiale de la population et N est l'effectif). De telles considérations, basées sur des approches purement théoriques, sont à l'origine de la règle dite des «50/500 individus», soit la première approche de la notion d'effectif viable minimum. Cette approche est controversée (SIMBERLOFF 1988; NUNNEY et CAMPBELL 1993). Toutefois, dans la pratique, cette règle des 50/500 reste aujourd'hui toujours admise comme première approximation de l'effectif viable minimum d'une population, et se traduit par un intervalle de 1000 à 2500 individus sachant que le rapport entre l'effectif efficace et l'effectif réel d'une population varie généralement entre 0.2 et 0.5 (MACE et LANDE 1991).

Le risque d'extinction d'une population dépend toutefois de bien d'autres facteurs que les seuls paramètres de génétique des populations. La variabilité démographique et environnementale, les catastrophes naturelles, la fragmentation de l'habitat, les parasitoses ou les prélèvements par la chasse par exemple, ainsi que leurs effets additionnés ou synergiques, peuvent influencer le risque d'extinction (voir notamment BURGMAN et NEET 1989, MACE et LANDE 1991, BURGMAN *et al.* 1993). Cette situation fait de l'évaluation des risques d'extinction et de la détermination d'un effectif viable minimum des problèmes d'une grande complexité. Malgré cette difficulté et en raison de la nécessité de définir des catégories objectives pour les listes rouges, MACE et LANDE (1991) ont proposé que le statut d'une espèce ne soit pas simplement défini en fonction de sa proximité avec un effectif viable minimum, mais aussi en fonction de critères tels que le degré de subdivision spatiale des effectifs et le comportement qualitatif général de la dynamique de la population. Les critères de MACE et LANDE (1991) conduisent à distinguer les catégories suivantes :

CRITIQUE: 50 % de probabilité d'extinction dans les cinq prochaines années ou sur deux générations.

EN DANGER: 20 % de probabilité d'extinction dans les 20 prochaines années ou sur dix générations.

VULNÉRABLE: 10 % de probabilité d'extinction dans les 100 prochaines années.

L'attribution d'une catégorie à une espèce se fait en fonction de plusieurs critères que nous renonçons à détailler ici (voir MACE et LANDE 1991). Cependant, en nous basant notamment sur les données de DÄNDLIKER *et al.* (1996), les populations du Grand tétras du massif du Jura peuvent être classées sans ambiguïté dans la catégorie EN DANGER, en particulier en raison de l'effectif total de l'espèce dans le massif du Jura, estimé à environ 1365 individus (tableau 1). On notera que cet effectif se situe à la limite inférieure de l'intervalle des 1000 à 2500 individus, intervalle considéré par certains comme effectif viable minimum. Selon l'évaluation découlant de l'approche de MACE et LANDE (1991), avec un risque d'extinction de l'ordre de 20 % dans les 20 prochaines années, le Grand tétras est donc dans une situation préoccupante, mais pas encore critique. Ceci est une estimation très générale qui ne tient pas compte de l'évolution de l'effectif au cours du temps mais uniquement de sa valeur actuelle.

Tableau 1.—Estimation de l'effectif du Grand tétras dans le massif du Jura (d'après les données citées in LECLERCQ 1987, ECOTEC 1993, DÄNDLIKER *et al.* 1996). Le sex-ratio est donné en proportion de femelles par rapport au total des adultes, l'âge-ratio est donné en proportion de juvéniles par rapport au total des individus.

	Mâles	Sex-ratio	Age-ratio	Total calculé
Jura suisse	160	0.42	0.26	373
Jura français	250	0.58	0.40	992
Total	410			1365

2.2. Application du modèle démographique de Lande

L'approche qui vient d'être décrite a le défaut de ne tenir compte que très superficiellement de la notion de fragmentation de l'habitat qui est essentielle dans le cas du Grand tétras, puisque la fragmentation de la couverture des forêts favorables à cette espèce est fortement influencée par des phénomènes comme l'extension du réseau de chemins forestiers et toutes ses conséquences en matière de dérangement (voir pour un examen plus approfondi DÄNDLIKER *et al.* 1996). Or, dans le cas du Grand tétras, la dynamique de morcellement des populations avec extinction périphérique dans les populations isolées a été signalée comme étant le processus dominant (MARTI 1996, DÄNDLIKER *et al.* 1996) et des auteurs comme ROLSTAD et WEGGE (1987) ont souligné que la structure spatiale de l'habitat est déterminante pour la survie de cette espèce. Afin de tenir compte de ces paramètres, nous tentons ici une autre estimation du risque d'extinction sur la base du modèle démographique de LANDE (1987, 1988 a, 1988 b), qui permet une évaluation de la viabilité de populations territoriales. Ce modèle se fonde sur trois paramètres principaux: k , le potentiel démographique de l'espèce; h , la proportion d'habitats favorables à l'espèce (par rapport à une surface de référence) et p , la proportion d'habitats favorables occupée par l'espèce. Le modèle prévoit que :

$$p = 1 - (1 - k) / h \quad \text{lorsque } h > 1 - k$$

$$p = 0 \quad \text{lorsque } h \leq 1 - k$$

En d'autres termes, la population n'est viable que si h est supérieur à $1 - k$. Le potentiel démographique k est défini en fonction de R'_o (production de femelles pour chaque femelle au cours de son existence), de e (probabilité qu'un individu juvénile hérite du territoire parental) et de m (nombre de territoires visités par un jeune individu lors de la dispersion):

$$k = ((1 - 1/R'_o) / (1 - e))^{1/m}$$

Il faut donc déterminer les trois paramètres de k et connaître les surfaces occupées par le Grand tétras pour évaluer la viabilité de la population modélisée. L'estimation de tels paramètres est loin d'être simple. Nous avons pu cependant la faire en utilisant les travaux réalisés dans le Jura ainsi que les données de la littérature. Nous avons ainsi estimé les valeurs maximales et minimales les plus vraisemblables des trois paramètres du modèle (tableau 2). Pour l'estimation de h , nous avons mesuré la surface occupée par les zones dites du «périmètre à Grand tétras» relevée par ECOTEC (1993) pour le Jura suisse et français, soit 527 km² et l'avons rapportée à la surface totale dans laquelle sont incluses les zones à Grand tétras, soit 1462 km². Ainsi, h vaut 0.36. Sachant que cette valeur est peut-être surestimée car toutes les zones à Grand tétras ne sont pas nécessairement occupées, nous avons également utilisé, pour le modèle, une valeur h de 0.18 qui correspond à la moitié de la valeur précédente. En effet, les zones dites de «sanctuaire à Grand tétras» (ECOTEC 1993, DÄNDLIKER *et al.* 1996) et qui comprennent les meilleurs effectifs, correspondent en Suisse à 115 km² sur les 227 km² occupés par l'espèce, soit près de la moitié.

Tableau 2.—Valeurs minimales et maximales pour les paramètres du modèle de LANDE (1987), estimées à partir de données de la littérature.

Paramètres	Minimum	Maximum	Sources
R'_o	1.21	3.1	ECOTEC 1993; LECLERCQ 1987
e	0.2	0.333	WEGGE <i>et al.</i> 1982
m	1	4	WEGGE <i>et al.</i> 1982

En utilisant ces valeurs, nous avons calculé un k minimum, un k maximum, ainsi qu'une valeur médiane. Ces résultats figurent dans le tableau 3 et indiquent que dans le cas des valeurs médianes et avec $h = 0.18$, la population du Grand tétras n'est pas loin de la limite de la viabilité. Ces résultats sont à prendre avec précaution. En effet, le modèle de LANDE (1987) est valable pour des populations à l'équilibre, dont l'habitat est distribué aléatoirement, dont les territoires sont soit favorables soit défavorables et où une seule femelle occupe chaque territoire. Ces conditions ne sont pas toutes strictement respectées dans le cas du Grand tétras mais trois d'entre elles ne sont pas non plus violées. En effet, dans la réalité les populations sont rarement à l'équilibre, ce dernier étant sans cesse modifié par les fluctuations de l'environnement. De plus, la population jurassienne est en déclin. Quant à l'habitat, il tend effectivement à être séparé de manière apparemment aléatoire en zones encore favorables et en zones défavorables du fait de l'influence négative des perturbations diverses liées aux activités humaines. Enfin, si les femelles ne sont pas

strictement territoriales, elles présentent ce comportement juste avant la nidification. En tous les cas, comme le précise l'auteur du modèle, ses prévisions sont optimistes car le modèle est déterministe et ne tient donc pas compte de la variabilité naturelle des paramètres démographiques (LANDE 1987).

Tableau 3.—Résultats des estimations de viabilité par le modèle de LANDE (1987), en appliquant les valeurs minimales, médianes et maximales des paramètres du modèle.

Estimation	k	(1 - k)	Viabilité avec	
			h = 0.36	h = 0.18
minimale	0.22	0.78	non	non
médiane	0.88	0.12	oui	oui
maximale	1.00	0	oui	oui

3. DISCUSSION

L'estimation de la viabilité du Grand tétras dans le massif du Jura présentée ici est un premier résultat et il est approximatif. Le but n'est pas ici de démontrer que l'espèce est viable ou en voie d'extinction, mais de tenter une première quantification du risque d'extinction en proposant un résultat qui devra être amélioré par des investigations plus précises. Il est intéressant de constater que les deux méthodes qui ont été appliquées ici produisent un résultat qualitativement semblable, à savoir que le Grand tétras est actuellement dans une situation limite, proche d'un seuil critique au-dessous duquel le risque d'extinction doit être considéré comme important à terme. Ce résultat est à la fois inquiétant et encourageant. Il est inquiétant car il confirme ce que beaucoup ont déjà affirmé, c'est-à-dire qu'il est urgent d'entreprendre un programme de protection si l'on souhaite conserver cette espèce. A l'évidence, les programmes proposés jusqu'à aujourd'hui prennent de ce fait tout leur sens (DRAE 1991, DÄNDLIKER *et al* 1996, MARTI 1996). L'aspect encourageant est de constater que le risque d'extinction n'est en fait pas plus important et qu'en se trouvant proche d'une valeur limite, le Grand tétras pourrait, si ses effectifs devaient progresser, se trouver ultérieurement en relative sécurité. Un tel espoir n'est pas totalement infondé, puisque dans l'une des rares zones où le Coq de bruyère a été régulièrement compté et où, simultanément, le biotope a été géré de manière favorable à ce tétraonidé, les effectifs ont connu, sur une période de trente ans, une progression marquée (KLAUS, 1994).

Il est cependant nécessaire de conclure sur un ton moins optimiste. En effet, les deux approches présentées ici ne tiennent pas compte du fait que la population évolue au cours du temps en se réduisant et qu'une multitude de facteurs de dérangement, de modification de l'habitat forestier et de prédation mettent cette population sous des pressions qui varient au cours du temps et qui ont tendance à augmenter. Il ne fait donc pas de doute que le Grand tétras est menacé d'extinction dans le Jura vaudois dans un horizon de quelques dizaines d'années. L'apport de la présente analyse est simplement de confirmer que la situation n'est pas encore désespérée et qu'un effort de conservation peut encore avoir des effets positifs. Tout indique cependant que cet effort de conservation devra être considérable.

BIBLIOGRAPHIE

- BURGMAN M.-A., FERSON S. et AKCAKAYA H.-R. 1993. Risk assessment in Conservation biology. Chapman and Hall, London.
- BURGMAN M.-A. et NEET C. R., 1989. Analyse des risques d'extinction des populations naturelles. *Acta Oecol./Oecol. Gener.* 10: 233-243.
- CRAMP S. et collaborateurs, 1980. Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa: Volume II Hawks to Bustards. Oxford University Press, Oxford, UK.
- DÄNDLIKER G., DURAND P., NACEUR N. et NEET C. 1996. Contribution à l'étude et à la protection des Grand tétras du Jura vaudois. *In: C. NEET, édit. Le Grand tétras *Tetrao urogallus*: statut et conservation des populations du Jura vaudois. *Mém. Soc. vaud. Sc. nat.* 19.2: 175-236.*
- DRAE, 1991. Programme d'action en faveur des tétraonidés dans le massif jurassien. D.R.A.E. Franche-Comté. Rapport.
- ECOTEC ENVIRONNEMENT SA, 1993. Statut et conservation du Grand tétras dans le canton de Vaud. Conservation de la faune, Saint-Sulpice. 106 p.
- GILPIN M. E. 1987. Spatial structure and population vulnerability. *In: M.E. SOULE ed. Viable populations for conservation*, Cambridge University Press, Cambridge: 125-139.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM U.-N., BAUER K.-M. et BEZZEL E., 1973. Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Band 5 Galliformes und Gruiformes. Akademische Verlagsgesellschaft. Frankfurt am Main. 699 p.
- KLAUS S., 1994. To survive or to become extinct: small populations of tetraonids in Central Europe. *In: H. REMMERT ed. Minimum animal populations. Ecological Studies* 106, Springer, Berlin: 137-152.
- LANDE R., 1987. Extinction thresholds in demographic models of territorial populations. *Am. Nat.* 130: 624-635.
- LANDE R., 1988a. Genetics and demography in biological conservation. *Science* 241: 1455-1460.
- LANDE R., 1988b. Demographic models of the northern spotted owl (*Strix occidentalis caurina*). *Oecologia* 75: 601-607.
- LANDE R. et BARROWCLOUGH G.F., 1987. Effective population size, genetic variation, and their use in population management. *In: M.E. SOULE, ed. Viable populations for conservation*, Cambridge University Press, Cambridge: 87-123.
- LECLERCQ B., 1987. Premières données sur la comparaison de la dynamique des populations de Grand Tétras (*Tetrao urogallus*) et de Gélinoxes des bois (*Bonasa bonasia*) d'un même massif forestier du Haut-Jura. *Act. Coll. Gall. Grenoble 14-15 décembre 1987*: 21-36.
- MACE G. M. et LANDE R., 1991. Assessing extinction threats: towards a reevaluation of IUCN threatened species categories. *Cons. Biol.* 5: 148-157.
- MARTI C., 1986. Verbreitung und Bestand des Auerhuhnes *Tetrao urogallus* in der Schweiz. *Orn. Beob.* 83: 67-70.
- MARTI C., 1996. Le projet de protection du Grand tétras en Suisse. *In: C. NEET, édit. Le Grand tétras *Tetrao urogallus*: statut et conservation des populations du Jura vaudois. *Mém. Soc. vaud. Sc. nat.* 19.2: 247-255.*
- NUNNEY L. et CAMPBELL K.-A., 1993. Assessing minimal viable population size: demography meets population genetics. *Tree* 8: 234-239.
- ONC, 1983. Méthodes de dénombrement des Grand tétras. Supplément au Bull. mens. ONC, 74, fiche technique n° 15.
- ROLSTAD J., 1991. Consequences of forest fragmentation for the dynamics of bird populations: conceptual issues and the evidence. *Biol. J. Linn. Soc.* 42: 149-163.
- ROLSTAD J. et WEGGE P., 1987. Distribution and size of capercaillie leks in relation to old forest fragmentation. *Oecologia* 72: 389-394.
- SIMBERLOFF D., 1988. The contribution of population and community biology to conservation science. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 19: 473-511.

- WEGGE P., LARSEN B. et STORAAS T., 1982. Dispersion printanière d'une population de coqs de bruyère dans le sud-est de la Norvège. Act. Coll. Int. Grand tétras (*Tetrao urogallus major*). Colmar 5-7 octobre 1981: 138-153.
- WRIGHT S., 1931. Evolution in mendelian populations. *Genetics* 16: 97-159.

