

Le Grand Tétrás *Tetrao urogallus* en France : biologie, écologie et systématique

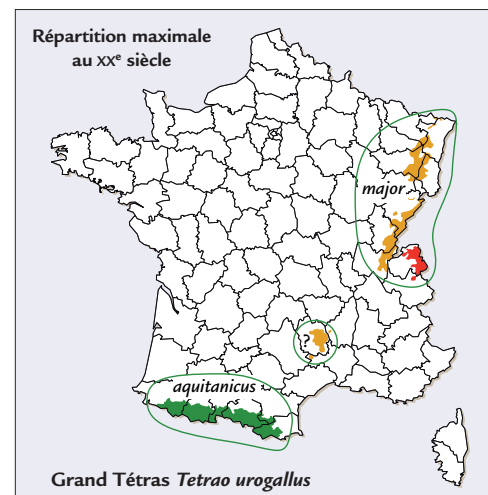
Olivier Duriez & Emmanuel Ménoni

Le Grand Tétrás *Tetrao urogallus* est un galliforme d'affinité boréale, dont l'aire de répartition s'étend entre 50° et 66° de latitude Nord, de façon largement continue, de la Norvège jusqu'à l'est de la Sibérie centrale, à la longitude de 130° E (de Juana 1994). Cependant, des populations disjointes occupent des massifs forestiers jusqu'à 40° Nord – Écosse, Forêt Noire, Vosges, Jura, Alpes, Carpates, Balkans, Pyrénées, Sierra Cantabrique... –, et ces populations sont d'autant plus liées aux reliefs que l'on s'éloigne vers le sud. Parmi les douze sous-espèces décrites dans la littérature (V. plus loin), deux sont présentes en France : *T. u. major* qui occupe les Vosges et le Jura, et *T. u. aquitanicus*, propre aux Pyrénées.

Avec une population estimée à 4 000 adultes, les Pyrénées françaises abritent près de 90 % de la population nationale. Il ne reste plus que 200 adultes dans les Vosges, 300 dans le Jura français, entre 30 et 50 oiseaux en Lozère (suite à une réintroduction conduite par le Parc national des Cévennes), tandis que l'espèce a disparu des Alpes françaises autour de l'an 2000 (OGM 2004). Les populations françaises de Grand Tétrás représentent entre 7,5 et 10 % des effectifs de l'Union

Européenne hors Scandinavie, mais moins de 1 % de la population mondiale de l'espèce (Storch 2000). La France abrite en revanche environ 60 % des effectifs de la sous-espèce *aquitanicus* (Ménoni *et al.* 2004). Dans cet article, pour ne pas simplement répéter les informations facilement trouvées dans les encyclopédies généralistes (Cramp & Simmons 1982, del Hoyo *et al.* 1994), nous allons nous intéresser plus particulièrement à la situation et au statut du Grand Tétrás dans les Pyrénées, les Vosges et le Jura, qui constituent un important enjeu dans la conservation de la biodiversité locale. Après une revue des connaissances sur l'écologie de l'espèce dans les Pyrénées en comparaison des autres populations de l'est de la France, nous détaillerons les résultats d'une étude récente concernant la biogéographie et la génétique des populations de tétras pyrénéens et eurasiatiques, qui auront sans doute prochainement

fig. 1. Répartition maximale du Grand Tétrás *Tetrao urogallus* en France au XX^e siècle (d'après OGM 2005). L'aire de présence du Grand Tétrás est à peu près stable dans les Pyrénées ; l'espèce a disparu des Alpes françaises et régresse dans le Jura et surtout les Vosges, tandis qu'elle demeure très localisée dans les Cévennes. *Maximum breeding range of Capercaillie in France in the 20th century. Note that the range of the species is considered just about stable in the Pyrénées, is recently extinct in the French Alps, in decline until 1990 and now stable in the Jura, in continuous decline for 30 years in the Vosges, especially around the margins of the range which are increasingly becoming fragmented, and very limited in the southern Massif central.*



une forte influence sur la systématique et le statut de conservation de l'espèce. Enfin, dans ce même numéro d'*Ornithos*, divers auteurs vont analyser l'évolution, les menaces et les mesures de gestion et de conservation pour chaque population : les Vosges, le Jura français, les Alpes françaises (d'où l'espèce a disparu), les Pyrénées et les Cévennes (population réintroduite).

MORPHOLOGIE ET PLUMAGE

Le Grand Tétrás est le plus gros galliforme sauvage européen, au dimorphisme sexuel très marqué. Les oiseaux des Pyrénées (*aquitanicus*) sont plus petits que la plupart des autres sous-espèces : les coqs mesurent entre 81 et 94 cm pour un poids de 2,6 à 4,2 kg, et les poules entre 58 et 62 cm pour 1,2 à 2,0 kg. Chez la sous-espèce *major* (Vosges, Jura et Alpes), les coqs atteignent entre 86 et 110 cm (2,5-6 kg), et les poules entre 55 et 70 cm (1,5-2,2 kg). Le plumage du mâle de la sous-espèce *aquitanicus* est nettement plus sombre et plus contrasté que celui de la sous-espèce *major* (Glutz von Blotzheim *et al.* 1973, Couturier &

Couturier 1980), et les ponctuations blanches de la queue sont en général beaucoup plus développées. La teinte de la femelle *aquitanicus* est plus sombre et la dominante rousse moins accusée que chez celle de *major*. C'est notamment le cas du plastron, uniformément roux chez *major* et toujours ponctué de raies bleu-noir chez les poules des Pyrénées (Castroviejo 1975). Une autre différence morphologique réside dans la forme des œufs, plus pointus et plus allongés dans les Pyrénées, ce qui les rend moins enclins à rouler hors des nids et pourrait constituer une adaptation aux fortes pentes (Ménoni 1991).

ÉCOLOGIE ET COMPORTEMENT

Habitat et régime alimentaire

Dans les Pyrénées françaises, la tranche d'altitude potentiellement favorable à l'espèce se situe de 900 à 2400 m. Les habitats utilisés sont très variés – sapinières et hêtraies pures, hêtraies-sapinières, pinèdes (de pins à crochets sur sol acide mais aussi calcaire, de pins sylvestres sur ravin d'ours ou sur



1. Grand Tétrás
Tetrao urogallus major,
mâle, Jura, janvier 2004
(Didier Pépin). Male
Capercaillie of the central
European race *major*.

2. Grand Tétrás
Tetrao urogallus aquitanicus,
mâle, Pyrénées, mai 2008
(Olivier Brousseau).
Male Capercaillie of the
Pyrenean race *aquitanicus*.



sol acides), chênaies à chêne sessile –, à partir du moment où ces forêts présentent un couvert assez clair pour qu'une végétation de sous-bois s'y développe (Ménoni 1991). Les formations pionnières proches de la lisière supérieure des forêts, ainsi que les landes subalpines à rhododendrons ferrugineux, myrtilles et genévriers, sont également de très bons habitats dans la chaîne des Pyrénées et rappellent fortement les habitats occupés par le Tétrás lyre *Tetrao tetrix* dans les Alpes. Ce dernier étant absent des Pyrénées depuis la dernière glaciation, tout se passe comme si le Grand Tétrás pyrénéen avait élargi sa niche écologique à celle laissée vacante par le Tétrás lyre (Ménoni *et al.* 2005a), un phénomène classique dans les situations insulaires (Newton 2003).

Dans les Vosges, le Grand Tétrás vit entre 400 et 1200 mètres d'altitude. L'espèce fréquente les vieilles futaies claires de conifères (50 à 70 % de sapins ou de pins) avec un tapis dense de myrtilles. À la lisière supérieure de ces peuplements, les landes montagnardes et subalpines constituent aussi un habitat recherché.

Dans le Jura (et, jusqu'à récemment, en Haute-Savoie), le Grand Tétrás fréquente majoritairement les prés-bois d'altitude, largement dominés par l'épicéa, les forêts sur lapiaz, les renversées de chablis, et quelques boisements subalpins du département de l'Ain. On le trouve entre 800 et 1600 mètres d'altitude.

Ses exigences vis-à-vis de l'habitat sont particulièrement marquées en hiver, et pendant la période d'élevage des nichées (Devau & Catusse 1988, Ménoni 1991, Storch 1993a, 1993b). En hiver, le Grand Tétrás limite au maximum ses déplacements. Il recherche alors des peuplements clairs, comprenant au moins quelques pins (sylvestres ou à crochet), ou des sapins, souvent situés en position dominante (haut de versant, rupture de pentes, etc.). De novembre à avril, l'alimentation de l'espèce est presque uniquement constituée d'aiguilles de conifères (pin sylvestre, pin à crochets, sapin, genévrier...) que l'oiseau peut assimiler grâce au développement remarquable de ses caeca gastriques, des ramifications du tube digestif abritant une flore bactérienne capable de trans-

former la cellulose. Il est intéressant de noter que la population cantabrique, génétiquement proche des oiseaux pyrénéens (V. plus loin), a un régime alimentaire hivernal unique, constitué principalement de feuilles de houx, les conifères étant pratiquement absents de son habitat (Rodriguez & Obeso 2000).

Au printemps, les nichées recherchent des faciès de végétation qui présentent une strate basse plutôt fermée (entre 25 et 80 cm de haut), comprenant souvent beaucoup d'éricacées (rhododendrons, raisin-d'ours, bruyères, callunes, myrtilles, airelles...) et toujours riches en insectes. Ces habitats se trouvent dans des parties très ouvertes des forêts, dans des couloirs d'avalanches, des landes proches de la lisière supérieure de la forêt, ou dans des trouées naturelles ou provoquées par des travaux sylvicoles. En avril-mai, l'augmentation des besoins énergétiques due aux activités reproductrices conduit le Grand Tétrás à rechercher des aliments riches en protéines. Il consomme alors des bourgeons de hêtre, de sorbier des oiseleurs et de myrtille, des chatons de saules et de bouleaux, et des pousses de plantes herbacées. Son régime alimentaire se diversifie de juin à septembre, avec la consommation d'environ 150 plantes herbacées différentes, puis de baies - myrtilles, framboises, sorbes. Les poussins se nourrissent d'arthropodes durant les quatre premières semaines de leur vie, puis adoptent progressivement le régime alimentaire des adultes.

Reproduction

Le Grand Tétrás est une espèce polygame, dont l'âge de maturité sexuelle et sociale des coqs est de 2 à 4 ans, tandis que les poules se reproduisent dès l'âge d'un an (Cramp & Simmons 1982). L'activité de reproduction est centrée autour de places de chant (appelées leks ou arènes). En saison de reproduction, les mâles commencent à chanter une heure avant le lever du soleil et peuvent demeurer sur l'arène pendant 1 à 8 heures, selon les conditions atmosphériques, le nombre de congénères et la présence de poules. Chaque mâle occupe une position précise sur la place de chant et défend, parfois violemment, un micro-territoire de quelques dizaines de mètres carrés. La compé-

tition s'effectue principalement par le chant et la posture du mâle, qui sont, pour les femelles qui visitent les arènes, des indicateurs de « qualité » du mâle. En fonction de sa « performance », les poules choisissent ainsi le géniteur susceptible de porter les meilleurs gènes, qui garantiront les meilleures chances de survie pour leurs poussins. Le rôle du mâle dans la reproduction se limite à l'accouplement. En général, un ou deux vieux mâles expérimentés assurent la grande majorité des accouplements sur une place de chant, qui peut regrouper jusqu'à une dizaine de coqs. Les jeunes mâles, d'abord cantonnés à la périphérie du lek, gagnent de l'expérience d'année en année, et se rapprochent du centre de l'arène en acquérant une position dominante dans la hiérarchie. Les poules couvent et élèvent seules les poussins. On trouvera plus d'informations sur le fonctionnement des leks dans des ouvrages spécialisés d'écologie comportementale (Danchin *et al.* 2005).

Dans les Vosges et le Jura, ainsi que dans la majeure partie de l'aire de distribution boréale, les places de chant se trouvent typiquement dans des clairières, au sein de vieilles forêts de conifères, à moyenne altitude. Dans les Pyrénées, l'habitat de reproduction est tout à fait original, car les places de chant sont situées en milieu relativement ouvert à l'étage subalpin, comme c'est le cas pour le Tétrás lyre dans les Alpes. La ponte comporte en moyenne 6,5 œufs dans les Pyrénées contre 7,5 œufs pour la sous-espèce *major*. À la fin du mois d'août, environ 30 % des poules mènent une nichée comptant en moyenne 2,3 jeunes, soit un indice de reproduction moyen de 0,7 jeune élevé par poule (Ménoni 1991).

BIOGÉOGRAPHIE ET SYSTÉMATIQUE

Douze sous-espèces étaient traditionnellement reconnues chez le Grand Tétrás depuis que l'espèce avait été décrite par Linné en 1758 (de Juana 1994).

En Europe occidentale et méridionale, en plus de la sous-espèce dominante *major* dans les Alpes et l'Europe centrale et d'*aquitanicus* dans les Pyrénées, on rencontre *cantabricus* dans les monts Cantabriques, nord de l'Espagne, et *rudolfi* dans les Carpates et la péninsule balkanique.

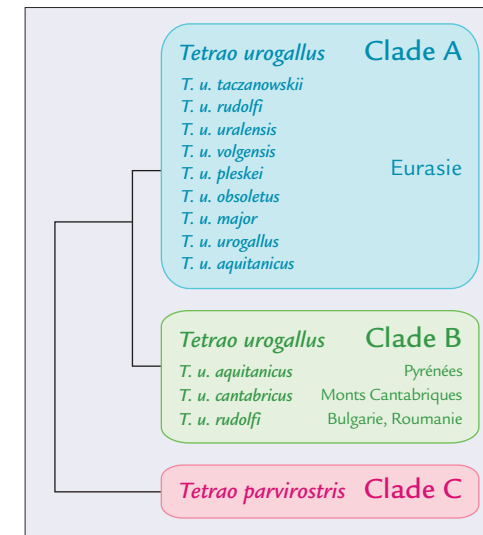


fig. 2. Arbre phylogénétique simplifié (V. Duriez *et al.* 2007, pour les détails) issu du séquençage d'ADN mitochondrial de 103 échantillons de Grand Tétrás *Tetrao urogallus*, provenant de 27 populations, et de 8 échantillons de Tétrás à bec noir *T. parvirostris*, provenant de 6 populations. Noter qu'il s'agit de l'arbre des gènes issu de Duriez *et al.* (2007), et non pas de l'arbre systématique des sous-espèces. Simplified phylogenetic tree obtained with mitochondrial DNA sequencing from 103 samples of Eurasian Capercaillie, issued from 27 populations, and from 8 samples of Black-billed Capercaillie, issued from 6 populations (see Duriez *et al.* 2007 for details). Note that it is the gene tree from Duriez *et al.* (2007) and not a systematic tree of subspecies.

En Europe septentrionale, trois sous-espèces sont décrites : *urogallus* dans la péninsule Fennoscandinave, *karelicus* en Finlande et *T. u. lonnbergi* dans la péninsule de Kola, Russie.

Enfin, en Europe de l'Est et en Asie centrale, on trouve cinq autres sous-espèces : *pleskei* en Biélorussie et en Russie européenne, *obsoletus* dans le nord de la Sibérie, *volgensis* en Russie centrale, *uralensis* dans l'Oural et le sud-ouest de la Sibérie, et *taczanowskii* de la Sibérie centrale jusqu'à l'Altai (de Juana 1994).

Ces descriptions ont été réalisées principalement en fonction de critères morphologiques (variations du plumage, morphométrie), essentiellement à partir de spécimens de musées. Toutefois, sur la base d'études génétiques, cette classification a été récemment remise en question, à petite échelle tout au moins en Finlande. En effet dans ce pays,

trois sous-espèces sont décrites, mais pourtant aucune différence génétique n'a été trouvée au sein de ces populations (Liukkonen-Anttila *et al.* 2004). D'autres études génétiques ont montré que certaines populations (notamment celles des Vosges, de la Forêt Noire, du Jura, et des Alpes) étaient, encore récemment au moins, connectées, alors que les populations des Pyrénées étaient plus isolées (Segelbacher & Storch 2002, Segelbacher *et al.* 2003, Régnaud 2004).

Quel est donc le statut phylogénétique réel de la population pyrénéenne par rapport aux autres populations européennes ? Des échantillons (provenant essentiellement de crottes, mais aussi de plumes) de Grand Tétrás, ainsi que de Tétrás à bec noir *Tetrao parvirostris*, espèce proche vivant dans l'est de la Sibérie et la Mongolie, ont été récoltés dans toute l'aire de répartition pour une étude phylogéographique à large échelle (Duriez *et al.* 2007). Grâce aux techniques moléculaires modernes, il est possible d'extraire de l'ADN de ces échantillons, puis de l'amplifier (méthodes de PCR) et enfin de le séquencer. En choisissant certaines séquences de gènes évoluant rapidement (comme l'ADN mitochondrial dans ce cas) et en comparant ces séquences entre elles, il est possible de déterminer le degré de parenté des différentes sous-espèces à partir d'arbres phylogénétiques, voire dans certains cas de mesurer le temps de divergence entre les lignées. Les résultats obtenus sont surprenants (Duriez *et al.* 2007). Selon l'arbre phylogénétique simplifié (fig. 2), les tétras pyrénéens sont très proches génétiquement des tétras cantabriques, au point de pouvoir être regroupés en un même clade B. En revanche, ils sont relativement éloignés des autres sous-espèces eurasiatiques, toutes regroupées dans un clade A, indiquant qu'il n'y aurait que très peu de différences génétiques entre toutes les autres sous-espèces eurasiatiques, des Alpes à la Sibérie en passant par la Scandinavie ! Enfin, encore plus surprenante a été la découverte que 20 % des séquences roumaines et 100 % des séquences bulgares se trouvent placées dans le clade B, avec les séquences pyrénéennes et cantabriques. Une analyse détaillée permet d'aller plus loin dans l'interprétation. Le fait que deux échantillons

pyrénéens soient placés dans le clade A et que des échantillons roumains et bulgares soient dans le clade B pyrénéen suggère que les échanges entre les Pyrénées et le reste de l'Eurasie sont, ou étaient, possibles. Les Pyrénées sont séparées des plus proches populations des Cévennes et des Alpes par une distance de 300 et 500 km respectivement, rendant la dispersion naturelle entre ces régions improbable, étant donnée la distance de dispersion moyenne des femelles, qui est de 10 km (Nappée & Douhéret 2004). La réintroduction ou le lâcher (légal ou illégal) d'oiseaux de la sous-espèce *major* dans les Pyrénées ou d'oiseaux de la sous-espèce *aquitanicus* en Roumanie n'est pas documenté et s'avère très improbable. Finalement, l'analyse fine des séquences montre que les séquences roumaines ou bulgares ne sont pas strictement identiques aux séquences pyrénéennes, mais dériveraient plutôt d'une évolution indépendante à partir d'ancêtres communs. Deux autres études indépendantes, réalisées à partir d'autres séquences d'ADN mitochondrial, confirment cette divergence entre les populations cantabro-pyrénéennes et les autres, avec toutefois un plus fort taux de séquences de type « eurasiatique » dans les Pyrénées, suggérant une plus forte hybridation passée entre les deux lignées (Rodríguez-Muñoz *et al.* 2007, Segelbacher & Piertney 2007).

Il devient alors possible de proposer un scénario pour l'évolution des populations de Grand Tétrás en Eurasie. La divergence entre le Tétrás à bec noir (clade C) et le Grand Tétrás est ancienne, et des fossiles permettent de la situer autour de -0,78 et -0,47 million d'années (Ma), ce qui correspond à la glaciation du Mindel estimée entre -0,65 et -0,35 Ma (Drovetski 2003). Le Tétrás à bec noir est bien une espèce différente du Grand Tétrás. La divergence entre les deux lignées de Grands Tétrás est sans doute également liée aux glaciations du Pléistocène. Il est possible qu'avant la dernière glaciation (Würm), la lignée méridionale (clade B) se soit répandue à travers toute l'Europe, et au moins jusqu'aux Balkans, alors que la lignée boréale (clade A) se serait répandue plutôt en Europe du Nord et en Asie. Lors de la dernière glaciation (-0,2 Ma), les deux lignées se seraient retirées dans des refuges séparés, où les conditions

climatiques autorisaient la survie de l'espèce. Ces refuges étaient situés dans la péninsule Ibérique et les Balkans pour la lignée méridionale, et vraisemblablement en Asie du Sud pour la lignée boréale. Ensuite les oiseaux de lignée boréale semblent avoir reconquis rapidement l'Europe de l'Ouest et du Nord et l'Asie, en repoussant les oiseaux de la lignée méridionale vers l'ouest et le sud de l'Europe et en les remplaçant. Ce remplacement pourrait être dû à des avantages compétitifs de la lignée boréale dans les grandes forêts nordiques (oiseaux plus lourds, donc plus résistants et aussi mieux adaptés aux très basses températures), alors que les adaptations écologiques des oiseaux de la lignée méridionale les avantageraient dans les montagnes du sud de l'Europe. De nos jours, la faible proportion d'oiseaux pyrénéens trouvés dans le clade A serait un indice de l'arrivée de la lignée boréale près des Pyrénées. Inversement, les oiseaux de lignée méridionale parmi d'autres oiseaux de lignée boréale en Roumanie témoigneraient de la cohabitation des deux lignées dans les Carpates. La présence exclusive d'oiseaux de lignée méridionale plus au sud en Bulgarie, ou plus à l'ouest dans les monts Cantabriques, indiquerait que les oiseaux de lignée boréale n'ont jamais atteint ces régions. L'écologie et le comportement des Grands Tétrás n'ont été que peu étudiés dans les Balkans. Cependant, il est connu que les individus balkaniques de la sous-espèce *rudolfi* sont sensiblement plus petits que ceux de la sous-espèce *major* (Glutz von Blotzheim *et al.* 1973, Couturier & Couturier 1980), et des observations sur le terrain montrent qu'à l'instar des oiseaux pyrénéo-cantabriques, ils utilisent également des places de chant dans des milieux ouverts de l'étage subalpin, en lisière et au dessus des forêts (S. Nikolov, obs. pers.). Cette particularité écologique ne correspond pas du tout à l'écologie nordique de l'espèce, caractérisée par son lien très fort aux stades matures des forêts, et les Grand Tétrás nordiques ne sont pas considérés comme des oiseaux de lisière, encore moins de milieux extra-forestiers (Storch 1993a). Il semblerait donc que les tétras balkaniques soient assez proches morphologiquement et écologiquement des tétras pyrénéens et cantabriques. Toutefois,

3. Tétrás à bec noir
Tetrao parvorstris, mâle,
nord-est de la Sibérie,
mai 2000 (Siegfried Klaus).
Male Black-billed Capercaillie,
north-eastern Siberia.



4. Grand Tétrás *Tetrao urogallus aquitanicus*, mâle,
Pyrénées, avril 1998
(Emmanuel Ménoni).
Male Capercaillie of the
Pyrenean race aquitanicus.





5. Grand Tétrás
Tetrao urogallus major,
femelle, Finlande,
mai 2008 (Marc Duquet).
Female Capercaillie of the
Scandinavian race *urogallus*.



6. Tétrás à bec noir
Tetrao parvoristris, femelle,
nord-est de la Sibérie,
mai 2004 (Siegfried Klaus).
Female Black-billed Capercaillie,
north-eastern Siberia.

des études approfondies sur l'écologie des tétras dans les Balkans sont maintenant nécessaires pour confirmer ces hypothèses.

Sur le plan de la systématique, il semble que la validité des douze sous-espèces soit à présent remise en question. En attendant une éventuelle modification taxonomique par les systématiciens, il faudrait plutôt considérer deux lignées évolutives différentes (*Evolutionary Significant Unit* abrégé ESU¹) séparant une lignée boréale et une lignée méridionale. Il est intéressant de noter que l'on retrouve une différenciation similaire entre les populations pyrénéo-ibériques et boréo-alpines chez d'autres espèces de galliformes de montagne, notamment le Lagopède alpin *Lagopus muta* et la Perdrix grise *Perdix perdix* (Liukkonen-Anttila *et al.* 2002, Caizergue *et al.* 2003, Martin *et al.* 2003).

CONSERVATION ET AVENIR DE L'ESPÈCE

Le Grand Tétrás est considéré comme une espèce patrimoniale des forêts dans les écosystèmes qu'il occupe. Sa forte association aux vieilles forêts matures lui donne également le statut d'« espèce parapluie », c'est-à-dire que sa présence est indicatrice d'une relative bonne santé de l'habitat et d'une riche biodiversité (Pakkala *et al.* 2003 pour les forêts boréales, Suter *et al.* 2002 pour les forêts de montagne, Ménoni *et al.* 2005b pour les forêts pyrénéennes). Ainsi, les mesures de conservation dédiées au Grand Tétrás et à la protection de son habitat sont fortement susceptibles de bénéficier indirectement à de nombreuses autres espèces d'animaux et de plantes. D'autre part, de par sa dépendance à la forêt boréale, le Grand Tétrás, sera certainement affecté par les changements climatiques à venir. En effet, le réchauffement global ainsi que les éventuelles modifications du régime des pluies, pourraient altérer les milieux forestiers et notamment réduire l'étendue des forêts de conifères d'altitude, morcelant davantage encore l'aire de l'espèce en Europe de l'Ouest.

Les études récentes montrent un fort degré de divergence entre les populations pyrénéo-cantabriques (et celles des Balkans) et les autres populations eurasiatiques (Duriez *et al.* 2007). Les populations pyrénéenne et cantabrique sont isolées géographiquement et génétiquement, et

possèdent des caractéristiques écologiques particulières (Castroviejo 1975, Ménoni 1991, Rodriguez & Obeso 2000, Segelbacher *et al.* 2003, Bañuelos *et al.* 2004). Ainsi les populations pyrénéenne et cantabrique peuvent être définies comme une même ESU, unité évolutive indépendante (Moritz 2002), séparable en deux unités de conservation (en séparant cette fois les Pyrénées et les monts Cantabriques), qui nécessiteraient des mesures de conservation particulières. Avant tout, cela implique que ces populations vulnérables (Pyrénées) ou en danger (Cantabriques) ne peuvent pas être échangées ou renforcées avec des oiseaux provenant de populations bien portantes d'autres régions d'Eurasie. De ce fait, les mesures de conservation de ces populations doivent être entreprises localement avec les oiseaux existants. La spécificité génétique des Grands Tétrás pyrénéens s'ajoute à leur valeur en tant qu'espèce patrimoniale et « espèce parapluie » pour définir des zones importantes pour la conservation de la nature dans ces régions.

REMERCIEMENTS

Ce travail est une synthèse de travaux sur le Grand Tétrás financés par l'ONCFS depuis 1979. Pour les analyses génétiques et phylogéographiques, nous tenons à remercier Pierre Taberlet, Jean-Marie Sachet, Christian Miquel et Nathalie Pidancier, chercheurs et techniciens au Laboratoire d'écologie alpine de l'Université de Grenoble-1, ainsi que les très nombreuses personnes qui ont fourni les échantillons, notamment Stoyan Nikolov, Patrick Longchamp, Sébastien Régnaut et tant d'autres qu'il n'est pas possible de tous les citer ici. Pour le suivi des populations, nous remercions nos collègues de l'ONCFS, du CNERA Faune de Montagne, notamment Claude Novoa, Laurence Ellison et Pierre Defos du Rau, l'Observatoire des Galliformes de Montagne, et tous nos informateurs, en particulier les membres de l'Association des Chasseurs de Montagne et du Club des Galliformes de Montagne, le Groupe Tétrás Jura et le Groupe Tétrás Vosges pour leurs informations sur les populations de ces massifs, Christian Nappée et le parc national des Cévennes.

¹ Une ESU est définie comme une lignée ou population ayant divergé génétiquement et/ou écologiquement d'autres lignées ou populations et qui serait évolutivement indépendante, c'est-à-dire susceptible de former un nouveau taxon (sous-espèce ou espèce) dans le futur (Moritz 2002).

BIBLIOGRAPHIE

- BAÑUELOS M.J., QUEVEDO M. & OBESO J.R. (2004). Conservation of the Cantabrian capercaillie (*Tetrao urogallus cantabricus*): A challenge at the edge of the species distribution. *Grouse News* 28 : 20-23.
- CAIZERGUE A., BERNARD-LAURENT A., BRENOT J.-F., ELLISON L. & RASPLUS J.-Y. (2003). Population genetic structure of Rock Ptarmigan *Lagopus mutus* in Northern and Western Europe. *Molecular Ecology* 12 : 2267-2274.
- CASTROVIEJO J.B. (1975). *El urogallo en España*. Monografías de la Estación Biológica de Doñana, Sevilla.
- COUTURIER M. & COUTURIER A. (1980). *Les coqs de bruyère. Tome 1 : le grand coq de bruyère*. F. Dubusc, Boulogne.
- CRAMP S. & SIMMONS K.E.L. (1982). *The Birds of the Western Palearctic*. Vol. II. Oxford University Press, Oxford.
- DANCHIN E., GIRALDEAU L.-A. & CEZILLY F. (2005). *Écologie comportementale*. Dunod, Paris.
- DE JUANA E. (1994). Family Tetraonidae. In DEL HOYO J., ELLIOTT A. & SARGATAL J., *Handbook of the Birds of the World*, Vol. 2. Barcelona, Lynx Edicions : 376-410.
- DEL HOYO J., ELLIOTT A. & SARGATAL J. (1994). *Handbook of the Birds of the World*. Vol. 2. Lynx Edicions, Barcelona.
- DEVAU B. & CATUSSE M. (1988). *Habitats utilisés par le Grand Tétrás (Tetrao urogallus aquitanicus) dans la forêt pyrénéenne française en hiver et au printemps*. Colloque Galliformes de Montagne, Grenoble, Office National de la Chasse : 69-84.
- DROVETSKI S.V. (2003). Plio-Pleistocene climatic oscillations, Holarctic biogeography and speciation in an avian subfamily. *Journal of Biogeography* 30 : 1173-1181.
- DURIEZ O., SACHET J.-M., MÉNONI E., PIDANCIER N., MIQUEL C. & TABERLET P. (2007). Phylogeography of the capercaillie in Eurasia: what is the conservation status in the Pyrenees and Cantabrian Mountains? *Conservation Genetics* 8 : 513-526.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM U., BAUER K.M. & BEZZEL E. (1973). *Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Band 5 : Galliformes und Gruiformes*. Akademische Verlagsgesellschaft, Frankfurt.
- LIUKKONEN-ANTTILA T., RÄTTI O., KIVIST L., HELLE P. & ORELL M. (2004). Lack of genetic structuring and subspecies differentiation in the Capercaillie (*Tetrao urogallus*) in Finland. *Annual Zoologica Fennici* 41 : 619-633.
- LIUKKONEN-ANTTILA T., UIMANIEMI L., ORELL M. & LUMME J. (2002). Mitochondrial DNA variation and the phylogeography of the grey partridge (*Perdix perdix*) in Europe: from Pleistocene history to present day populations. *Journal of Evolutionary Biology* 15 : 971-982.
- MARTIN J.-F., NOVOA C., BLANC-MANÉL S. & TABERLET P. (2003). Les populations de Perdrix grises des Pyrénées (*Perdix perdix hispaniensis*) ont-elles subi une introgression génétique à partir d'individus d'élevage ? Analyse du polymorphisme de l'ADN mitochondrial. *Les actes du BRG, Bureau des Ressources Génétiques* : 115-126.
- MÉNONI E. (1991). *Écologie et dynamique des populations du Grand Tétrás dans les Pyrénées, avec des références spéciales à la biologie de la reproduction chez les poules – quelques applications à sa conservation*. Thèse, Univ. Paul Sabatier, Toulouse.
- MÉNONI E., APOLLINAIRE J. & CRAMPE M. (2005a). *The Pyrenean capercaillie is occupying also the ecological niche of the black grouse*. 10th International Grouse Symposium, Luchon, Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage : 42.
- MÉNONI E., DEFOS DU RAU P., BRUSTEL H., BRIN A., VALLADARES L., CORIOL L., DE HARVENC L. & CASTEL J.-L. (2005b). *Amélioration des habitats en faveur du Grand Tétrás et bénéfice escomptés sur la biodiversité*. Faune Sauvage, hors série « Rapport Scientifique 2004 » : 65-68.
- MÉNONI E., NOVOA C., BERDUCOU C., CANUT J., MOSSOL-TORRES M., MONTA M., MARIN S., PIQUÉ J., CAMPION D. & GIL GALLUS J.A. (2004). Évaluation transfrontalière de la population de Grand Tétrás des Pyrénées. *Faune Sauvage* 263 : 19-24.
- MORITZ C. (2002). Strategies to protect biological diversity and the evolutionary processes that sustain it. *Systematic Biology* 51 : 238-254.
- NAPPÉE C. & DOUHÉRET G. (2004). Development of the reintroduced Capercaillie population in the Parc National des Cévennes. *Grouse News* 28 : 9-11.
- NEWTON I. (2003). *The Speciation and Biogeography of Birds*. Academic Press, London.
- OGM (2004). *Rapport Annuel 2003*. Observatoire des Galliformes de Montagne, Sevrier.
- PAKKALA T., PELLUKKA J. & LINDÉN H. (2003). Capercaillie *Tetrao urogallus* - a good candidate for an umbrella species in taiga forests. *Wildlife Biology* 9 : 309-316.
- RÉGNAUT S. (2004). *Population genetics of Capercaillie (Tetrao urogallus) in the Jura and the Pyrenees: a non-invasive approach to avian conservation genetics*. PhD thesis, University of Lausanne, Lausanne.
- RODRIGUEZ A.E. & OBESO J.R. (2000). Diet of the Cantabrian capercaillie: Geographic variation and energetic content. *Ardeola* 47 : 77-83.
- RODRÍGUEZ-MUÑOZ R., MIROL P.M., SEGELBACHER G., FERNÁNDEZ A. & TREGENZA T. (2007). Genetic differentiation of an endangered Capercaillie (*Tetrao urogallus*) population at the southern edge of the species range. *Conservation Genetics* 8 : 659-670.
- SEGELBACHER G. & PIERTNEY S. (2007). Phylogeography of the European Capercaillie (*Tetrao urogallus*) and its implications for conservation. *Journal of Ornithology* 148 : 269-274.
- SEGELBACHER G. & STORCH I. (2002). Capercaillie in the Alps: genetic evidence of metapopulation structure and population decline. *Molecular Ecology* 11 : 1669-1677.
- SEGELBACHER G., HÖGLUND J. & STORCH I. (2003). From connectivity to isolation: genetic consequences of population fragmentation in capercaillies across Europe. *Molecular Ecology* 12 : 1773-1780.
- STORCH I. (1993a). *Habitat requirements of Capercaillie*. Proceedings of the 6th International Grouse Symposium, Udine, Italy, World Pheasant Association, Instituto Nazionale per la Fauna Selvatica : 151-154.
- STORCH I. (1993b). Habitat selection by Capercaillie in summer and autumn: is bilberry important? *Oecologia* 95 : 257-265.

7. Grand Tétrás
Tetrao urogallus major,
mâle, Jura, janvier 2004
(Didier Pépin). Male
Capercaillie of the central
European race major.



- STORCH I. (2000). *Grouse status survey and conservation action plan 2000-2004*. IUCN, Switzerland.
- SUTER W., GRAF R.F. & HESS R. (2002). Capercaillie (*Tetrao urogallus*) and avian biodiversity: testing the umbrella-species concept. *Conservation Biology* 16 : 778-788.

SUMMARY

The Capercaillie in France : biology, ecology and taxonomy. The western Capercaillie is a keystone species of Palearctic boreal and montane coniferous forests. With the increase of mountain leisure activities and habitat loss, populations are declining in most mountain ranges in western Europe. In France, Capercaillie populations are divided between the mountain ranges in the Pyrénées (4000 males: 90% of the French population), the Jura (300 males), the Vosges (200 males), and a reintroduced population in the Cévennes (maximum 50 individuals). Twelve subspecies of Capercaillie have been described over the vast geographic range of the species. Capercaillies from the Pyrénées belong to the subspecies *aquitanicus* while other French populations belong to the subspecies *major*. In this paper we first describe the morphology, plumage, ecology and behaviour of the French Capercaillie. In the Vosges and Jura, these aspects are very similar to what is observed in the well studied population from central, northern and eastern Europe. However in the Pyrénées, Capercaillies are smaller, lighter, darker, with a reduced clutch-size. In particular Pyrenean birds live at higher elevation close to the upper tree line, where leks are located in subalpine forests, and females regularly frequent alpine scrubland with their nestlings. We also present an extensive phylogeographic study based on mitochondrial DNA sequence extracted non-invasively from faeces

collected throughout the species range. Populations from the Pyrénées and Cantabrians are closely related but are different from all other Capercaillie populations that form a homogenous clade. Surprisingly samples from the Balkans show high similarity to the Pyrenean and Cantabrian samples. Such distribution of lineages may result from glacial refugia and subsequent colonisation routes in Eurasia, with a western 'aquitanicus' lineage from Iberia and the Balkans, and an eastern 'urogallus' lineage from southern Asia. Therefore, we consider that these south-western populations should be considered as forming an Evolutionary Significant Unit that needs an appropriate management at a local scale. This work might have important implications for Capercaillie conservation strategies to define important areas for conservation, and to prevent possible exchange or introductions of individuals originating from other lineages.

Olivier Duriez, MNHN
UMR 5173 MNHN-CNRS-UPMC
Conservation des espèces, restauration et suivi
des populations, 61 rue Buffon, 75005 Paris
(duriez@mnhn.fr)

Emmanuel Ménoni, ONCFS
CNERA Faune de montagne, Station des Pyrénées,
117 route nationale, 31800 Villeneuve-de-Rivière
(e.menoni@oncfs.gouv.fr)