

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/336305352>

Etude génétique de la population de Grand tétras (*Tetrao urogallus major*) des Vosges

Technical Report · October 2019

DOI: 10.13140/RG.2.2.18379.34083

CITATIONS

0

READS

67

2 authors:



Arnaud Hurstel

Observatoire des Carnivores Sauvages - Wild Carnivores Observatory

19 PUBLICATIONS 141 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



Gwenaël Jacob

Université de Fribourg

21 PUBLICATIONS 165 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)

Some of the authors of this publication are also working on these related projects:



Lynx and wolf monitoring in North-East France [View project](#)



Genetic monitoring of Eurasian beaver (*Castor fiber*) in Switzerland [View project](#)



Etude génétique de la population de Grand tétras (*Tetrao urogallus major*) des Vosges

Rapport 2010-2012

Arnaud HURSTEL (Groupe Tétràs Vosges) & Gwenaël JACOB (Université de Fribourg)

Contexte du projet

L'action en faveur du grand tétras dans le massif vosgien se déroule en différentes étapes, dont fait partie intégrante la mise au point d'outils permettant de définir et suivre la fragmentation des populations et des habitats. Cette étape nécessite le suivi de la population dans le but d'identifier les sous-populations sources et puits, de localiser les flux géniques et d'estimer la dispersion des individus. Ces outils permettront ainsi de mesurer la connectivité entre les habitats utilisés par l'espèce, de mettre en évidence le fonctionnement de la population de grand tétras dans les Vosges et d'identifier les corridors entre sous-populations afin d'y programmer des mesures de gestion adaptées.

La capture des individus afin de mettre en place un suivi individuel par des techniques conventionnelles comme la télémétrie ou le marquage n'est en effet pas envisageable du fait de la faible taille de la population et de son statut de conservation défavorable.

Le récent développement de techniques moléculaires permet aujourd'hui d'utiliser des échantillons de plumes et fèces collectés de façon non-invasive (sans interaction directe avec les individus) comme source d'ADN pour identifier les individus. Ces méthodes s'avèrent particulièrement utiles dans le cadre du suivi d'espèces sensibles, comme le grand tétras, et permettent le même niveau de précision que les techniques de suivi conventionnelles.

Ce rapport décrit les différentes étapes mises en œuvre dans le suivi génétique de la population de grand tétras du massif des Vosges ainsi que les principaux résultats obtenus entre 2010 et 2012.

1. Génotypage

1.1. Matériel et méthodes

Cette étude est basée sur l'analyse de 654 échantillons collectés en 2010 (n = 256), 2011 (n = 177) et 2012 (n = 221).

L'extraction de l'ADN a été réalisée avec un kit commercial (QIAmpStool Mini Kit, QIAGEN) selon un protocole optimisé pour l'analyse d'échantillons de grand tétras (Jacob et al. 2009). Le génotype des échantillons collectés a été déterminé à 12 marqueurs génétiques, incluant 11 loci microsatellites nucléaires et un fragment permettant de déterminer le sexe des individus (voir détails techniques). Chaque locus est amplifié au minimum dans quatre réactions indépendantes afin de déterminer un génotype consensus et ainsi limiter le risque d'erreur (Taberlet & Luikart 1999).

1.2. Résultats du génotypage

- **Echantillonnage 2010** : Sur les 256 échantillons collectés en 2010, 237 ont été génotypés à 9 marqueurs ou plus, soit un succès de génotypage de 89.1 %. L'indice de qualité des génotypes (Miquel et al. 2006) est supérieur à 0.750 pour 64 % des individus (voir détails techniques).
- **Echantillonnage 2011** : Sur les 177 échantillons collectés en 2010, 141 ont été génotypés à 9 marqueurs ou plus, soit un succès de génotypage de 79.7 %. L'indice de qualité des génotypes (Miquel et al. 2006) est supérieur à 0.750 pour 64 % des individus (voir détails techniques).
- **Echantillonnage 2012** : Sur les 221 échantillons collectés en 2010, 162 ont été génotypés à 9 marqueurs ou plus, soit un succès de génotypage de 73.3 %. L'indice de qualité des génotypes (Miquel et al. 2006) est supérieur à 0.750 pour 60 % des individus (voir détails techniques).

Les pourcentages observés d'échantillons génotypés avec succès dans cette étude sont plutôt plus élevés que les autres études menées chez le Grand tétras à partir d'échantillons non-invasifs (Tableau 1).

Espèce	Type	Nb _{éch}	Nb _{gen}	% _{succès}	ADO	FA	Référence
Grand tétras	Fèces	256	237	89.1	0.02	0.05	Etude 2010
Grand tétras	Fèces	177	141	79.7	0.02	0.03	Etude 2011
Grand tétras	Fèces	221	162	73.3	0.01	0.03	Etude 2012
Grand tétras	Plumes	619	357	57.7			Segelbacher et al. (2008)
Grand tétras	Fèces	57			0.03	0.21	Regnaut et al. (2005)
Grand tétras	Fèces	304	238	78.3			Regnaut (2006)

Tableau 1 : Comparaison des taux d'erreur de génotypage (ADO et FA) entre des études similaires, utilisant des échantillons non-invasifs pour identifier des individus. Pour chaque étude est indiquée l'espèce étudiée, le type d'échantillon utilisé, le pourcentage d'échantillons pour lesquels un génotype fiable a pu être établi, le taux de perte d'allèles et de faux allèles. ADO : non-détection d'un des deux allèles chez un individu hétérozygote (l'individu est faussement détecté comme homozygote à ce locus). FA : détection d'un allèle non-présent chez l'individu, résultant d'une erreur lors de la PCR (voir détails techniques).

La répartition des échantillons ayant ou n'ayant pas donné de génotype exploitable est relativement homogène, ce qui semble indiquer que le site ou la personne ayant collecté les échantillons n'ont pas influencé le succès de génotypage (Figure 1).

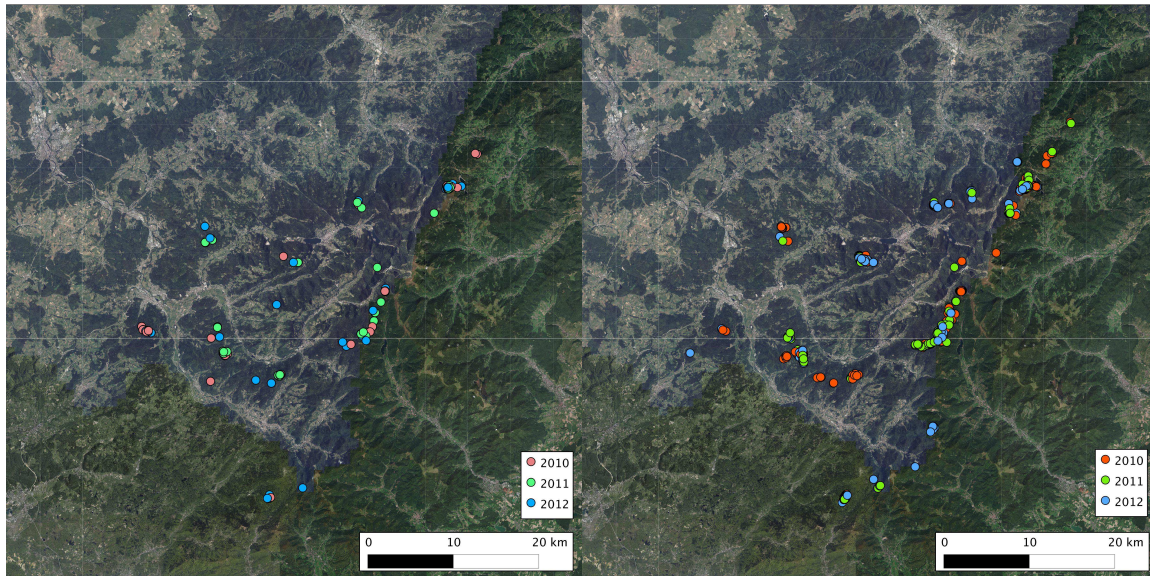


Figure 1 : Localisation des échantillons n'ayant pas donné de génotype exploitable (gauche) ou ayant donné un génotype exploitable (droite).

1.3. Remarque sur les méthodes de conservation de l'ADN

Les taux de succès de génotypage sont élevés, ce qui indique les échantillons collectés étaient de très bonne qualité (collectés quelques heures après le passage de l'oiseau) et que l'utilisation du désiccant et la congélation des échantillons après collecte sont des mesures efficaces pour prévenir la dégradation de l'ADN.

Il n'y a pas de corrélation entre l'échec du génotypage et la décoloration du désiccant (indicateur du taux d'humidité résiduel dans l'échantillon). Des échantillons paraissant de bonne qualité n'ont donné aucun résultat, ce qui pourrait indiquer que les cellules épithéliales présentes dans ces échantillons ont été dégradées avant la collecte par des micro-organismes ou une exposition à des rayons UV (collecte des échantillons dans des endroits dégagés exposés à la lumière solaire).

2. Estimation du nombre d'individus

2.1. Nombre minimum d'individus

On définit comme nombre minimum d'individus vivants durant la période d'échantillonnage (MNA), le nombre de génotypes uniques observés après analyses génétiques. Cette valeur est un dénombrement et n'est pas fiable comme estimateur du nombre d'individus présents dans la population. Le MNA pour chaque année d'échantillonnage est reporté dans le Tableau 2.

2.2. Description du modèle utilisé

L'estimation de la taille de la population de grand tétras dans le massif vosgien a été réalisée avec le modèle CAPWIRE (Miller et al. 2005). Ce modèle utilise la distribution des fréquences d'observation de chaque individu pour estimer le nombre total d'individus (méthode du maximum de vraisemblance) et l'intervalle de confiance associé. L'hypothèse faite par le modèle est que la population est close durant la période considérée. Les échantillons utilisés ont été échantillonnés entre début février et fin mai, soit avant la période à laquelle les jeunes de l'année

pourraient être détectés avec les méthodes utilisées (collecte de fèces). Il est donc certain qu'aucun jeune n'ait été "capturé" durant cette période. Aucun indice de mortalité n'a été trouvé durant les prospections, ce qui suggère que le taux de mortalité était faible et pouvait donc être négligé. L'échantillonnage a été conduit sur toute la zone de présence connue de l'espèce dans la région considérée (noyau Sud), on peut donc considérer que la population n'a connu ni émigration, ni immigration durant la période d'échantillonnage.

Deux options sont possibles, dont l'une fait l'hypothèse d'une probabilité de capture égale entre les individus (option ECM) et l'autre fait l'hypothèse que la population étudiée peut être scindée en deux groupes d'individus ayant des probabilités de capture différentes (TIRM). Un test de maximum de vraisemblance est ensuite utilisé pour sélectionner l'option la plus adaptée pour la population étudiée. Dans cette étude, c'est toujours l'option de deux groupes d'individus différant par leur probabilité de capture qui a été retenue (option TIRM).

2.3. Nombre d'individus présents dans les zones d'étude

2.3.1. Sous-populations satellites

Le nombre d'individus détectés dans ces sous-populations est faible et ne permet pas d'estimation des effectifs (Tableau 2).

Brézouard : Un individu mâle (Tu_129) est présent en mars 2010 puis au **Gazon du Faing** à la mi-avril et au début du mois de mai de la même année. On le retrouve sur site en février 2011 puis à la **Tête des Faux** au début du mois de mars de la même année. Cet individu assigné à la sous-population du Gazon du Faing (et hivernant vraisemblablement au Brézouard) est probablement mort quelques jours plus tard par collision avec les câbles de la ligne électrique THT qui passe au Col du Calvaire (confirmation attendue par analyse génétique des plumes prélevées sur le cadavre).

Champy : Un individu (sexe non-déterminé) est présent fin avril 2011.

Petit Fossard : Un individu mâle est présent en 2010 et retrouvé en 2011, puis en 2012. Deux nouveaux individus femelles sont présents en 2012. Une femelle contactée sur site fin mars 2010 est retrouvée début mai de la même année au **Gazon du Faing**, et assignée à cette sous-population.

Bers/Neuf-Bois : Trois individus mâles sont présents au début du mois de mars 2012 dont deux sont recontactés en avril 2012 sur **Ventron**, et assignés à cette sous-population.

Tête des Faux : L'individu mâle Tu_046 assigné à la sous-population du **Gazon du Faing** et un individu non sexé sont présents en février 2010 (hivernage). L'individu mâle Tu_129, assigné à la sous-population du **Gazon du Faing**, est présent sur site en mars 2011, en provenance du **Brézouard**.

Remiremont : Un individu mâle est présent en 2010, un individu mâle assigné à la sous-population de **Petit-Fossard** et un individu femelle assigné à la sous-population de **Ventron** sont présents en 2012.

Ref_ind	Sexe	#Obs	2010		2011			2012		
			Première	Dernière	#Obs	Première	Dernière	#Obs	Première	Dernière
Brézouard										
Tu_129*	M	2	04.03.10*	04.03.10*	2	04.02.11*	04.02.11*			
MNA_tot					1 Mâle					
Champy										
Tu_421	?				1	24.04.11	24.04.11			
MNA_tot					1 individu non-sexé					
Petit Fossard										
Tu_039	M	4	25.03.10	20.05.10	1	14.04.11	14.04.11	1	23.04.12	23.04.12
Tu_046*	F	3	25.03.10*	25.03.10*						
12-212	F							1	23.04.12	23.04.12
Tu_410	F							1	23.04.12	23.04.12
MNA_tot		1 Mâle			1 Mâle			1 Mâle, 2 Femelles		
Bers/Neuf-Bois										
12-054*	M							3	02.03.12*	02.03.12*
12-055*	M							2	02.03.12*	02.03.12*
Tu_681	M							2	02.03.12	02.03.12
Tu_410*	F							1	07.03.12*	07.03.12*
MNA_tot								1Mâle		
Tête des Faux										
Tu_017*	M	3	10.02.10*	09.04.10*						
Tu_129	M				1	04.03.11	04.03.11			Mort ?
Tu_013	?	1	10.02.10	10.02.10						
MNA_tot			1Individu non-sexé							
Remiremont										
Tu_152	M	1	06.04.10	06.04.10						
Tu_039*	M							1	02.04.12*	02.04.12*
Tu_187*	F							1	02.04.12*	02.04.12*
MNA_tot		1Mâle								

Tableau 2 : Liste des individus trouvés dans les différentes sous-populations. Pour chaque individu, sont indiqués le sexe (Mâle, Femelle ou non-sexé), le nombre d'observations et les première et dernière date d'observation de cet individu pour les trois années d'échantillonnage. Les individus assignés à une autre sous-population sont notés avec un astérisque (voir texte ci-dessus)

Ainsi, sur ces six sites "périphériques", seul Petit-Fossard accueille une sous-population effectivement constituée, même si celle-ci demeure très fragile par la taille de ses effectifs.

2.3.2. Gazon du Faing

En 2010, on observe dix individus mâles, dont l'individu Tu_129 en provenance de Brézouard, 13 individus femelles et deux individus non-sexés (MNA = 25). Parmi ces individus, quatre

individus mâles et six individus femelles sont retrouvés en 2011. A cela s'ajoute deux nouveaux individus mâles, une femelle et deux individus non-sexés pour un total de six mâles, sept femelles et deux individus non-sexés (MNA = 15). Trois des mâles et quatre des femelles observés en 2010 sont retrouvés en 2012 auxquels s'ajoutent un mâle et une femelle en 2011 puis quatre nouveaux individus mâles et six nouveaux individus femelles pour un total de huit mâles et onze femelles (MNA = 19). L'individu mâle Tu_683 observé sur site début février 2012 (hivernage) est recontacté à la mi-avril de la même année sur **Longegoutte**, et assignée à cette sous-population.

On observe de grandes variations dans le nombre d'individus détectés. Des analyses complémentaires prenant en compte l'effort d'échantillonnage et la probabilité de détection durant les trois années de suivi sont nécessaires avant de tirer des conclusions sur la dynamique de la sous-population (Tableau 3).

Ref_ind	Sexe	#Obs	2010		#Obs	2011		#Obs	2012	
			Première	Dernière		Première	Dernière		Première	Dernière
Tu_017	M	6	18.04.10	05.05.10	3	31.03.11	31.03.11			
Tu_116	M	3	18.04.10	05.05.10				4	15.03.12	29.03.12
Tu_129	M	3	18.04.10	05.05.10						
Tu_258	M	2	12.03.10	12.03.10						
Tu_264	M	1	03.05.10	03.05.10	1	31.03.11	31.03.11	6	29.03.12	29.03.12
Tu_277	M	1	05.05.10	05.05.10						
Tu_311	M	6	18.04.10	05.05.10	1	31.03.11	31.03.11			
Tu_314	M	6	05.05.10	05.05.10						
Tu_349	M	1	05.05.10	05.05.10						
Tu_466	M	3	18.04.10	05.05.10	4	31.03.11	31.03.11	5	29.03.12	27.04.12
Tu_227	M				4	31.03.11	03.04.11			
Tu_603	M				6	31.03.11	21.05.11	2	29.03.12	27.04.12
12-076	M							4	15.03.12	29.03.12
12-190	M							7	29.03.12	27.04.12
12-217	M							1	29.03.12	29.03.12
Tu_674	M							1	15.03.12	15.03.12
Tu_008	F	1	05.05.10	05.05.10						
Tu_012	F	8	12.03.10	05.05.10	2	13.02.11	31.03.11			
Tu_018	F	1	12.03.10	12.03.10	4	16.02.11	17.04.11			
Tu_019	F	2	12.03.10	12.03.10				1	15.03.12	15.03.12
Tu_022	F	2	02.03.10	02.03.10	1	04.02.11	04.02.11	3	07.02.12	26.04.12
Tu_025	F	2	02.03.10	01.04.10				3	07.02.12	15.03.12
Tu_046	F	1	05.05.10	05.05.10	2	19.02.11	19.02.11			
Tu_111	F	5	18.04.10	05.05.10						
Tu_112	F	1	05.05.10	05.05.10	1	31.03.11	31.03.11	1	29.03.12	29.03.12
Tu_148	F	1	21.04.10	21.04.10						
Tu_279	F	1	05.05.10	05.05.10	4	31.03.11	23.04.11			
Tu_323	F	1	18.04.10	18.04.10						
Tu_454	F	1	18.04.10	18.04.10						
Tu_602	F				1	31.03.11	31.03.11	1	23.04.12	23.04.12
12-001	F							2	15.03.12	29.03.12
12-031	F							1	15.03.12	15.03.12
12-033	F							1	15.03.12	15.03.12
12-109	F							1	29.03.12	29.03.12

12-151	F					1	27.04.12	27.04.12	
12-232	F					1	29.03.12	29.03.12	
Tu_271	?	1	18.04.10	18.04.10					
Tu_462	?	1	18.04.10	18.04.10					
Tu_725	?				1	31.03.11	31.03.11		
Tu_770	?				4	19.02.11	08.04.11		
MNA_tot		25	39 (26-50)		15	20 (15-27)		19	30 (19-39)
MNA_M		10	11 (10-15)		6	6 (6-6)		8	9 (8-11)
MNA_F		13	22 (13-35)		7	8 (7-10)		11	27 (11-50)

Tableau 3: Liste des individus trouvés dans la sous-population de Gazon du Faing. Pour chaque individu, sont notés le sexe (Mâle, Femelle ou non-sexé), le nombre d'observations et la première et dernière date d'observation de cet individu pour les trois années d'échantillonnage.

2.3.3. Haute-Meurthe

On observe un mâle, Tu_004, et quatre femelles en 2010 (MNA = 5), la femelle Tu_008 observée sur site à la mi-mars étant recontactée au début du mois de mai sur **Gazon du Faing** et assignée à cette sous-population, malgré une nouvelle observation sur site début mars 2012. Le mâle Tu_004 et une nouvelle femelle sont observés en 2011 (MNA = 2). En 2012, le mâle Tu_004, un nouveau mâle et femelles, dont deux assignées aux sous-populations de Gazon du Faing (Tu_008) et de Ventron (12-128) sont observés sur site (MNA = 4 ; Tableau 4).

Ref_ind	Sexe	2010			2011			2012		
		#Obs	Première	Dernière	#Obs	Première	Dernière	#Obs	Première	Dernière
Tu_004	M	5	18.03.10	18.03.10	3	31.01.11	19.04.11	5	06.03.12	08.04.12
Tu_702	M							1	06.03.12	06.03.12
Tu_006	F	3	18.03.10	18.03.10				2	06.03.12	06.03.12
Tu_026	F	2	18.03.10	18.03.10						
Tu_033	F	1	18.03.10	18.03.10						
Tu_036	F	1	18.03.10	18.03.10						
Tu_423	F				1	21.04.11	21.04.11	3	07.02.12	07.02.12
MNA_tot		5	6 (5-11)		2	2 (2-2)		4	4 (4-4)	
MNA_M		1	1 (1-1)		1	1 (1-1)		2	2 (2-2)	
MNA_F		4	5 (4-8)		1	-		2	2 (2-2)	

Tableau 4: Liste des individus trouvés dans la sous-population de Haute-Meurthe. Pour chaque individu, sont notés le sexe (Mâle, Femelle ou non-sexé), le nombre d'observations et la première et dernière date d'observation de cet individu pour les trois années d'échantillonnage.

2.3.4. Housseramont

On observe cinq mâles, une femelle et un individu non-sexé en 2010 (MNA = 7). Parmi les cinq mâles, trois sont retrouvés en 2011, auxquels s'ajoutent une femelle déjà observée en 2010 et trois nouvelles femelles (MNA = 7). Les trois mâles et les deux femelles observés en 2012 (MNA = 5) avaient déjà été détectés en 2011 (Tableau 5).

Ref_ind	Sexe	2010			2011			2012		
		#Obs	Première	Dernière	#Obs	Première	Dernière	#Obs	Première	Dernière
Tu_001_1	M	1	15.03.10	15.03.10	1	02.02.11	02.02.11	3	28.02.12	08.04.12
Tu_002_1	M	4	15.03.10	03.05.10	3	21.04.11	05.07.11	4	28.02.12	20.04.12
Tu_003_1	M	4	15.03.10	03.05.10	2	02.02.11	02.05.11	5	28.02.12	27.04.12
Tu_035	M	3	22.04.10	29.04.10						
Tu_042	M	1	03.05.10	03.05.10						
Tu_037	F	1	22.04.10	22.04.10	1	02.02.11	02.02.11	2	28.02.12	28.02.12
Tu_108	F				1	02.02.11	02.02.11	3	28.02.12	28.02.12
Tu_110	F				1	02.02.11	02.02.11			
Tu_422	F				1	28.04.11	28.04.11			
Tu_044	?	1	22.04.10	22.04.10						
MNA_tot		7	11 (7-19)		7	12 (7-42)		5	5 (5-5)	
MNA_M		5	5 (5-5)		3	3 (3-3)		3	3 (3-3)	
MNA_F		1	-		4	-		2	2 (2-2)	

Tableau 5 : Liste des individus trouvés dans la sous-population de Housseramont. Pour chaque individu, sont notés le sexe (Mâle, Femelle ou non-sexé), le nombre d'observations et la première et dernière date d'observation de cet individu pour les trois années d'échantillonnage.

2.3.5. Longegoutte

On observe onze individus mâles et cinq femelles (MNA = 16) en 2010. Six mâles observés en 2010 sont retrouvés en 2011, ainsi que deux nouveaux mâles et un individu non-sexé ; aucune femelle n'est détectée cette année là (MNA = 9). En 2012, on observe quatre mâles détectés en 2010 et un nouvel individu mâle, deux femelles observées en 2010, une nouvelle femelle et l'individu non-sexé (MNA = 9 ; Tableau 6).

Ref_ind	Sexe	2010			2011			2012		
		#Obs	Première	Dernière	#Obs	Première	Dernière	#Obs	Première	Dernière
Tu_161	M	2	24.03.10	03.04.10						
Tu_168	M	11	24.03.10	11.05.10	1	21.03.11	21.03.11	4	21.03.12	06.04.12
Tu_170	M	2	24.03.10	30.03.10	3	19.02.11	09.04.11	1	13.04.12	13.04.12
Tu_260	M	8	30.03.10	11.05.10	4	16.03.11	28.04.11	4	06.04.12	16.04.12
Tu_281	M	1	04.05.10	04.05.10						
Tu_283	M	1	29.04.10	29.04.10	5	03.01.11	09.04.11			
Tu_406	M	2	04.05.10	12.05.10	2	21.03.11	21.03.11			
Tu_503	M	1	11.05.10	11.05.10						
Tu_506	M	2	03.04.10	11.05.10	2	02.04.11	11.04.11	3	17.03.12	16.04.12
Tu_534	M	1	30.03.10	30.03.10						
Tu_535	M	1	30.03.10	30.03.10						
Tu_252	M				1	01.06.11	01.06.11			
Tu_371	M				1	19.02.11	19.02.11			
Tu_683	M							1	16.04.12	16.04.12
Tu_046	F	1	30.03.10	30.03.10						
Tu_173	F	1	24.03.10	24.03.10						
Tu_255	F	3	24.02.10	24.03.10				1	05.04.12	05.04.12

Tu_526	F	1	30.03.10	30.03.10						
Tu_536	F	1	30.03.10	30.03.10				1	15.04.12	15.04.12
12-204	F							2	16.04.12	18.04.12
Tu_760	?				2	21.03.11	21.03.11	1	30.04.12	30.04.12
MNA_tot		16	24 (16-36)		9	10 (9-11)		9	14 (9-24)	
MNA_M		11	15 (11-22)		8	11 (8-18)		5	5 (5-5)	
MNA_F		5	13 (5-50)		0	-		4	5 (3-5)	

Tableau 6 : Liste des individus trouvés dans la sous-population de Longegoutte. Pour chaque individu, sont notés le sexe (Mâle, Femelle ou non-sexé), le nombre d'observations et la première et dernière date d'observation de cet individu pour les trois années d'échantillonnage.

2.3.6. Rainkopf

On observe un mâle, cinq femelles et un individu non-sexé en 2010 (MNA = 7), puis un seul individu mâle en 2011 (MNA = 1) et une femelle en 2012 (MNA = 1 ; Tableau 7).

Ref_ind	Sexe	2010			2011			2012		
		#Obs	Première	Dernière	#Obs	Première	Dernière	#Obs	Première	Dernière
Tu_215	M	1	23.04.10	23.04.10						
Tu_186	M				1	18.03.11	18.03.11			
Tu_223	F	3	01.03.10	14.04.10				1	14.03.12	14.03.12
Tu_299	F	1	14.04.10	14.04.10						
Tu_399	F	2	23.04.10	23.04.10						
Tu_548	F	2	14.04.10	23.04.10						
Tu_550	F	1	14.04.10	14.04.10						
Tu_300	?	1	14.04.10	14.04.10						
MNA_tot		7	10 (7-24)		1	-		1	-	
MNA_M		1	-		1	-		0	-	
MNA_F		5	6 (5-9)		0	-		1	-	

Tableau 7: Liste des individus trouvés dans la sous-population de Rainkopf. Pour chaque individu, sont notés le sexe (Mâle, Femelle ou non-sexé), le nombre d'observations et la première et dernière date d'observation de cet individu pour les trois années d'échantillonnage.

2.3.7. Saint-Antoine

On observe un mâle et trois femelles en 2010 (MNA = 4). Un nouvel individu mâle est trouvé en 2011 ainsi qu'une nouvelle femelle et un individu non-sexé en 2011. Seule une femelle parmi les trois observées en 2010 est retrouvée cette année-là (MNA = 4). Un mâle et une femelle observés en 2010 sont retrouvés en 2012, ainsi qu'un nouveau mâle et une nouvelle femelle (MNA = 4 ; Tableau 8).

Ref_ind	Sexe	2010			2011			2012		
		#Obs	Première	Dernière	#Obs	Première	Dernière	#Obs	Première	Dernière
Tu_053	M	10	21.03.10	27.04.10	3	29.03.11	29.03.11	3	25.04.12	26.04.12
Tu_621	M				1	29.03.11	29.03.11			
Tu_650	M							2	25.03.12	30.03.12

Tu_054	F	6	21.03.10	27.04.10				2	20.04.12	26.04.12
Tu_072	F	1	19.04.10	19.04.10						
Tu_326	F	2	27.04.10	27.04.10	1	29.03.11	29.03.11			
12-166	F							1	25.04.12	25.04.12
Tu_275	?				4	24.03.11	24.03.11			
MNA_tot		4	4 (4-6)		4	4 (4-4)		4	4 (4-4)	
MNA_M		1	1 (1-1)		2	2 (2-2)		2	2 (2-2)	
MNA_F		3	3 (3-5)		1	-		2	2 (2-2)	

Tableau 8: Liste des individus trouvés dans la sous-population de Saint-Antoine. Pour chaque individu, sont notés le sexe (Mâle, Femelle ou non-sexé), le nombre d'observations et la première et dernière date d'observation de cet individu pour les trois années d'échantillonnage.

2.3.8. Ventron

On observe dix mâles, quatre femelles et un individu non-sexé en 2010 (MNA = 15). Le mâle Tu_215 observé sur site le 11 avril 2010 est recontacté le 23 avril de la même année dans la sous-population du Rainkopf et assignée à celle-ci. Cinq mâles et deux femelles sont à nouveau observés en 2011, ainsi que sept nouveaux individus, dont quatre mâles, deux femelles et un individu non-sexé (MNA = 14). En 2012, on observe six mâles, dont deux trouvés en 2010, deux en 2011 et deux nouveaux individus, et deux femelles, une trouvée en 2010 et un nouvel individu (MNA = 8 ; Tableau 9).

Ref_ind	Sexe	2010			2011			2012		
		#Obs	Première	Dernière	#Obs	Première	Dernière	#Obs	Première	Dernière
Tu_130	M	5	25.02.10	18.03.10	8	19.02.11	22.04.11	3	15.03.12	15.03.12
Tu_176	M	8	18.03.10	28.04.10	6	20.03.11	19.04.11			
Tu_179	M	2	18.03.10	18.03.10						
Tu_186	M	2	04.03.10	04.03.10	4	17.03.11	19.04.11			
Tu_213	M	2	11.04.10	28.04.10						
Tu_216	M	1	04.03.10	04.03.10						
Tu_218	M	4	2010?	21.04.10	9	16.03.11	19.04.11			
Tu_222	M	4	18.03.10	28.04.10	4	16.03.11	06.04.11	3	19.02.12	13.04.12
Tu_249	M	2	05.04.10	05.04.10						
Tu_459	M	1	21.04.10	21.04.10						
Tu_365	M							3	04.04.12	13.04.12
Tu_754	M				1	13.03.11	13.03.11			
Tu_795	M				3	15.03.11	13.04.11	5	15.03.12	25.04.12
12-054	M							1	15.04.12	15.04.12
12-055	M							3	04.04.12	13.04.12
Tu_187	F	2	09.04.10	09.04.10	3	16.03.11	13.04.11	4	13.04.12	15.04.12
Tu_214	F	1	25.02.10	25.02.10	2	19.02.11	19.02.11			
Tu_225	F	3	18.03.10	05.04.10						
Tu_479	F	1	21.04.10	21.04.10						
Tu_272	F				4	17.03.11	26.04.11			
Tu_758	F				3	16.02.11	14.03.11			
12-128	F							3	24.04.12	25.04.12
Tu_210	?	1	09.04.10	09.04.10						

Tu_751	?		2	16.02.11	14.03.11		
MNA_tot	15	19 (15-27)	12	12 (12-12)		8	8 (8-8)
MNA_M	10	11 (10-16)	7	7 (7-7)		6	6 (6-6)
MNA_F	4	5 (4-8)	4	4 (4-4)		2	2 (2-2)

Tableau 9: Liste des individus trouvés dans la sous-population de Ventron. Pour chaque individu, sont notés le sexe (Mâle, Femelle ou non-sexé), le nombre d'observations et la première et dernière date d'observation de cet individu pour les trois années d'échantillonnage.

2.4. Estimation globale de la taille de la population vosgienne

En 2010, les 85 génotypes uniques ont été observés 1 à 12 fois (nombre moyen d'observations = 2.8). Le sexage a échoué pour 6 individus, les autres génotypes sont attribués à 44 mâles et 35 femelles. L'estimation globale du nombre d'individus est de 126 (intervalle de confiance 95 % = 97-140). Les estimations par sexe donnent des chiffres de 54 (44-62) mâles et 56 (41-77) femelles, soit un sexe ratio équilibré (Tableau 10).

En 2011, les 54 génotypes uniques ont été observés 1 à 9 fois (nombre moyen d'observations = 2.6). Le sexage a échoué pour 6 individus, les autres génotypes sont attribués à 31 mâles et 17 femelles. L'estimation globale du nombre d'individus est de 76 (intervalle de confiance 59-90). Les estimations par sexe donnent des chiffres de 36 (31-46) mâles et 29 (17-42) femelles, soit un sexe ratio plutôt en faveur des mâles (Tableau 10).

En 2012, les 63 génotypes uniques ont été observés 1 à 6 fois (nombre moyen d'observations = 2.5). Le sexage a échoué pour 1 individu, les autres génotypes sont attribués à 35 mâles et 27 femelles. L'estimation globale du nombre d'individus est de 89 (intervalle de confiance 72-104). Les estimations par sexe donnent des chiffres de 45 (35-55) mâles et 42 (30-63) femelles, soit un sexe ratio équilibré (Tableau 10).

Année	Ind.	N_{ech}	MNA	N_{est}	95 % CI	Modèle	Obs/Ind
2010	Total	237	85	126	97-140	TIRM	2.8
	M	157	44	54	44-62	TIRM	3.6
	F	74	35	56	41-77	TIRM	2.1
2011	Total	141	54	76	59-90	TIRM	2.6
	M	94	31	36	31-46	TIRM	3.0
	F	33	17	29	17-42	TIRM	1.9
2012	Total	159	63	89	72-104	TIRM	2.5
	M	103	35	45	35-55	TIRM	2.9
	F	55	27	42	30-63	TIRM	2.0

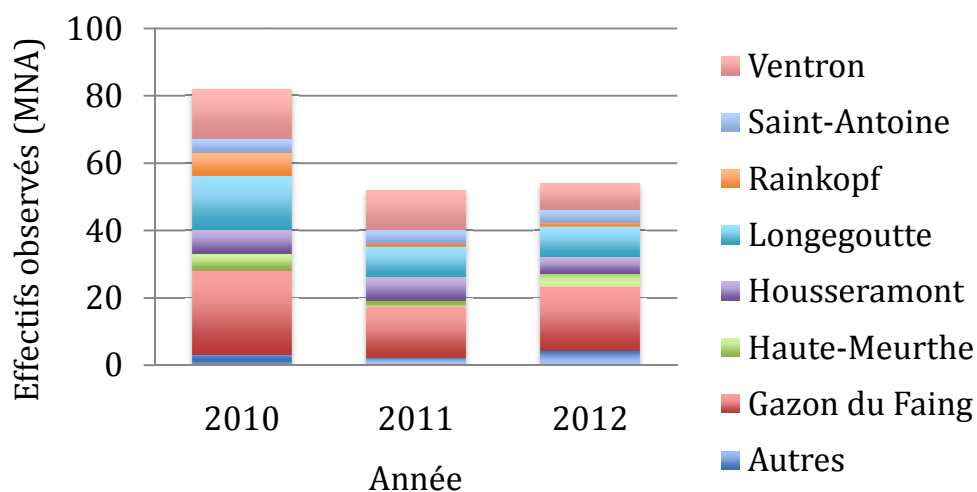
Tableau 10 : Résultats des estimations de taille de population pour les années 2010, 2011 et 2012. Sont indiqués l'année de l'échantillonnage, les individus pris en compte (Total = tous les individus, M = seulement les individus identifiés comme mâle, idem pour les femelles, F), le nombre total d'échantillons, N_{ech} , le nombre minimum d'individu vivants, MNA, le nombre d'individus estimés, N_{est} , l'intervalle de confiance de l'estimation, le modèle choisi (voir description du modèle) et le nombre moyen d'observations par individu, Obs/Ind .

2.5. Discussion sur la méthode, la stratégie d'échantillonnage et problèmes éventuels

Les étapes de collecte et de conservation des échantillons ont permis d'atteindre un succès de génotypage relativement haut, ce qui indique que la méthode utilisée ne nécessite plus de mise au point. Les échantillons collectés sont repartis sur toute la zone concernée et durant un intervalle de temps précédant la période de reproduction, pendant laquelle les oiseaux tendent à se rassembler aux alentours des places de chants (=leks). La stratégie d'échantillonnage semblait donc adaptée pour la détection d'un maximum d'individus. On observe généralement moins de femelles que de mâles, ce qui semble résulter d'une plus faible probabilité de détection (sex-ratio équilibré sur l'estimation globale des effectifs), et qui conduit à des estimations du nombre de femelles très imprécises avec le modèle utilisé.

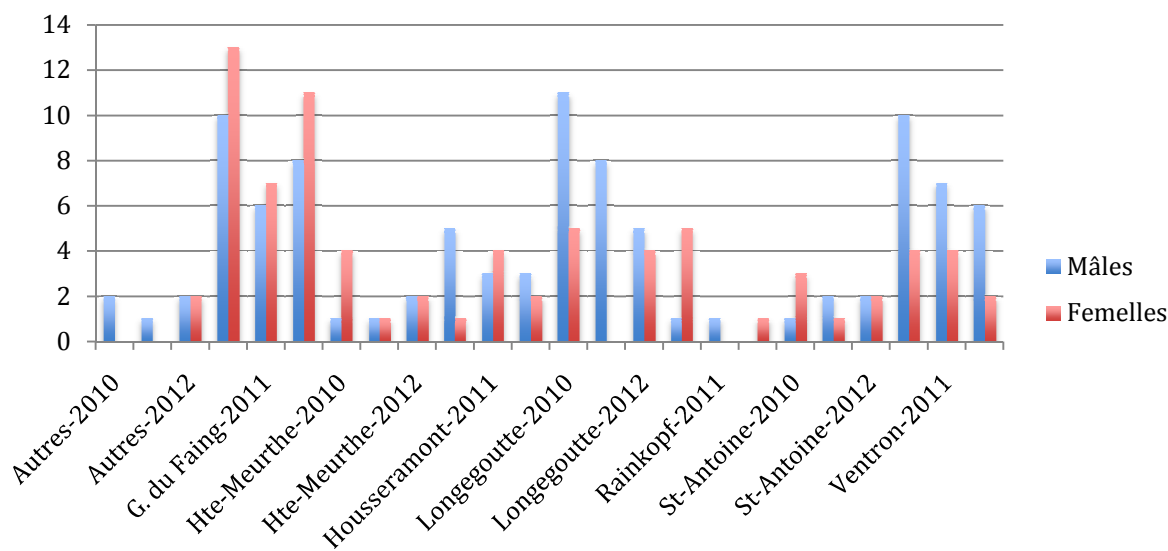
Trois facteurs principaux sont susceptibles d'influer sur la détection des individus et sur l'estimation de la taille des sous-populations. Tout d'abord, l'effort d'échantillonnage (nombre de personnes x jours) détermine la zone potentielle de présence de l'espèce couverte lors des prospections et le nombre d'échantillons collectés. Par cela, l'effort d'échantillonnage a un effet direct sur le nombre d'individus détectés dans la sous-population (MNA) et sur la précision des estimateurs de la taille des populations. Il faut prendre en compte des éventuelles différences dans l'effort d'échantillonnage si l'on veut comparer les effectifs (MNA ou effectifs estimés) entre les trois années de suivi. Cela peut-être fait en comparant l'aire prospectée dans chaque sous-populations ou en se basant sur le nombre de personnes x jours sur chaque sous-populations. Le deuxième facteur à prendre en compte est le taux de succès de génotypage, duquel dépend le nombre final de génotypes analysables (nombre d'échantillons analysés x taux de succès de génotypage). Le taux de succès de génotypage décroît entre 2010 (89.1 %), 2011 (79.7 %) et 2012 (73.3 %), ce qui réduit d'autant la probabilité de détection des individus et pourrait expliquer la baisse observée des effectifs dans certaines sous-populations (Graphique 1 et 2). Enfin, le troisième facteur, non contrôlable celui-là, est la différence de phénologie entre les trois années d'échantillonnage. En effet, on peut supposer que la présence et le temps passé à proximité des places de chants varie en fonction des conditions climatiques et coïncide plus ou moins en fonction des années avec les fenêtres de temps disponibles pour organiser les prospections.

Des analyses complémentaires prenant en compte les trois facteurs mentionnés ci-dessus sont nécessaires avant de pouvoir se prononcer sur la dynamique démographique des sous-populations et de la population vosgienne.



Graphique 1 : Effectifs totaux observés (MNA) dans les différentes sous-populations du Massif Vosgien entre 2010 et 2012.

Certains individus ne diffèrent que par un allèle à un locus et la probabilité que deux individus dans la population partagent le même génotype est trop élevée ($PI_{sib} = 6.0 \times 10^{-3}$) pour ignorer cette éventualité. Il est donc possible que les onze marqueurs microsatellites utilisés actuellement ne nous permettent pas d'identifier tous les individus, ce qui conduirait à la sous-estimation de la population de Grand tétras dans les Vosges. L'analyse d'une soixantaine d'individus parmi les 128 observés dans cette étude avec 10 nouveaux marqueurs suggère cependant que les onze marqueurs utilisés suffisent pour identifier tous les individus. Des tests supplémentaires sont en cours pour s'en assurer.



Graphique 2 : Nombre minimum (MNA) de mâles et de femelles dans les sous-populations étudiées.

2.6. Remarque concernant la détermination du sexe des individus

Sur un total de 280 échantillons pour lesquels le sexe a été déterminé sur le terrain, nous avons observés 10 erreurs, soit un taux de succès de 96.4 % (taux d'erreur de 3.6 %). Ces 280 échantillons provenaient de 42 mâles et 31 femelles. Pour 37 mâles, tous les échantillons collectés étaient identifiés comme provenant d'un mâle. Pour quatre individus, au moins un échantillon était assigné à une femelle et pour un individu, le seul échantillon collecté était assigné à une femelle. Pour 27 femelles, tous les échantillons collectés étaient identifiés comme provenant d'une femelle. Pour trois individus, au moins un échantillon était assigné à un mâle et pour un individu, le seul échantillon collecté était assigné à un mâle.

La détermination du sexe sur le terrain était correcte pour 64 individus (87.7 %), incertaine pour sept individus (9.6 %) et erronée pour deux individus (2.7 %). L'analyse visuelle des fèces s'avère donc une méthode rapide, peu coûteuse et relativement fiable pour la détermination du sexe des individus de Grand tétras. Cependant, dans le cas d'analyse de la dispersion ou du succès reproducteur, la détermination du sexe par la génétique s'avère indispensable.

2.7. Renouveau

Sur 118 oiseaux identifiés au cours de la période 2010-2012 (57 mâles, 51 femelles et 10 individus non sexés) dans 8 sous-populations, seuls 26 (21,5%) ont été contactés du début à la fin de cette période, c'est-à-dire en 2010, 2011 et 2012, ou en 2010 et 2012. 19 oiseaux (15,7%) n'ont été contactés consécutivement que deux années (2010 et 2011, ou 2011 et 2012), et 74 oiseaux (61,2%) n'ont été contactés qu'une seule année au cours de la période d'étude.

Près de 38% des oiseaux identifiés en 2010 (50% pour les mâles et 29% pour les femelles) ont été recapturés en 2011 alors que 44% des oiseaux identifiés en 2011 (52% pour les mâles et 41% pour les femelles) ont été recapturés en 2012. Par rapport à 2010, 24 nouveaux individus ont été identifiés en 2011 et 21 en 2012.

Le sexe ratio des oiseaux capturés sur toute la période (3 ans) est nettement en faveur des mâles (1,36) alors que celui des oiseaux capturés seulement deux années consécutives est équilibré (1) tout comme celui des oiseaux n'ayant été capturés qu'une année au cours de la période (1,03). Ceci suggère un taux de survie supérieur des mâles par rapport aux femelles.

Le tableau 11 présente les résultats globaux de capture-recapture pour chacune des 8 sous-populations concernées.

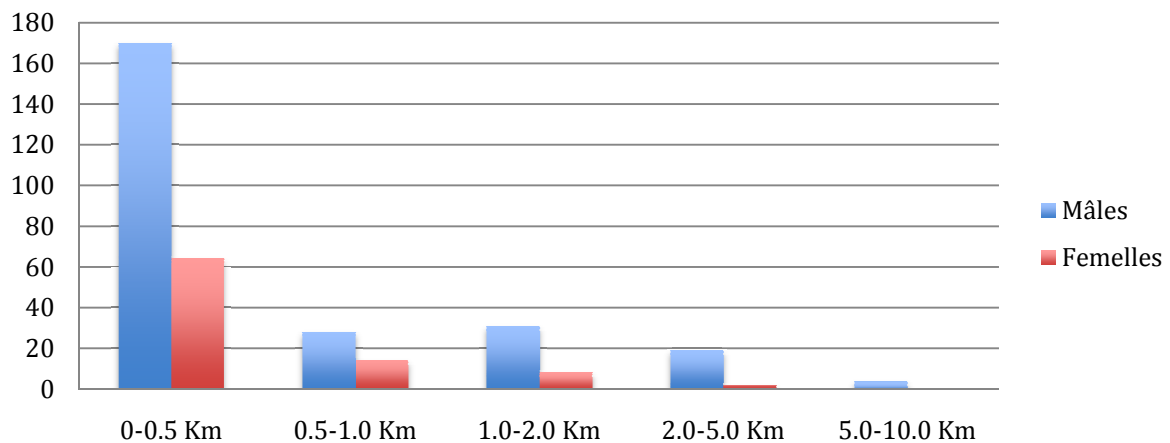
	TGF	Housseramont	Haute-Meurthe	Ventron	Rainkopf	Saint-Antoine	Longegoutte	Petit Fossard	Vosges
N Oiseaux	40	10	7	24	8	8	21	3	121
N Mâles	16	5	2	15	2	3	14	1	58
%	40,00	50,00	28,57	62,50	25,00	37,50	66,67	33,33	47,93
N Femelles	20	4	5	7	5	4	6	2	53
%	50,00	40,00	71,43	29,17	62,50	50,00	28,57	66,67	43,80
N Non sexés	4	1	0	2	1	1	1	0	10
%	10,00	10,00	0,00	8,33	12,50	12,50	4,76	0,00	8,26
Sexe ratio (M/F)	0,80	1,25	0,40	2,14	0,40	0,75	2,33	0,50	1,09
CR 3 ans									
Mâles	3	3	1	2	0	1	4	1	15
%	18,75	60,00	50,00	13,33	0,00	33,33	28,57	100,00	25,86
Femelles	4	1	1	1	1	1	2	0	11
%	20,00	25,00	20,00	14,29	20,00	25,00	33,33	0,00	20,75
Non sexés	0	0	0	0	0	0	0	0	0
%	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Total	7	4	2	3	1	2	6	1	26
%	17,50	40,00	28,60	12,50	12,50	25,00	28,60	33,33	21,49
Sexe ratio (M/F)	0,75	3	1	2	0	1	2	0	1,36
CR 2 ans									
Mâles	3	0	0	4	0	0	2	0	9
%	18,75	0,00	0,00	26,67	0,00	0,00	14,29	0,00	15,52
Femelles	5	1	1	1	0	1	0	0	9
%	25,00	25,00	20,00	14,29	0,00	25,00	0,00	0,00	16,98
Non sexés	0	0	0	0	0	0	1	0	1
%	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	100,00	0,00	10,00
Total	8	1	1	5	0	1	3	0	19
%	20,00	10,00	14,30	20,80	0,00	12,50	14,30	0,00	15,70
Sexe ratio (M/F)	0,6	0	0	4	0	0	0	0	1
CR 1 an									
Mâles	10	2	1	9	2	2	8	0	34
%	62,50	40,00	50,00	60,00	100,00	66,67	57,14	0,00	58,62
Femelles	11	2	3	5	4	2	4	2	33
%	55,00	50,00	60,00	71,43	80,00	50,00	66,67	66,67	62,26
Non sexés	4	1	0	2	1	1	0	0	9
%	100,00	100,00	0,00	100,00	100,00	100,00	0,00	0,00	90,00
Total	25	5	4	16	7	5	12	2	74
%	62,50	50,00	57,10	66,70	87,50	62,50	57,10	66,67	61,16
Sexe ratio (M/F)	0,91	1	0,33	1,8	0,5	1	2	0	1,03

Tableau 11: résultats des captures-recaptures (CR) d'oiseaux sur la période d'étude (2010-2012)

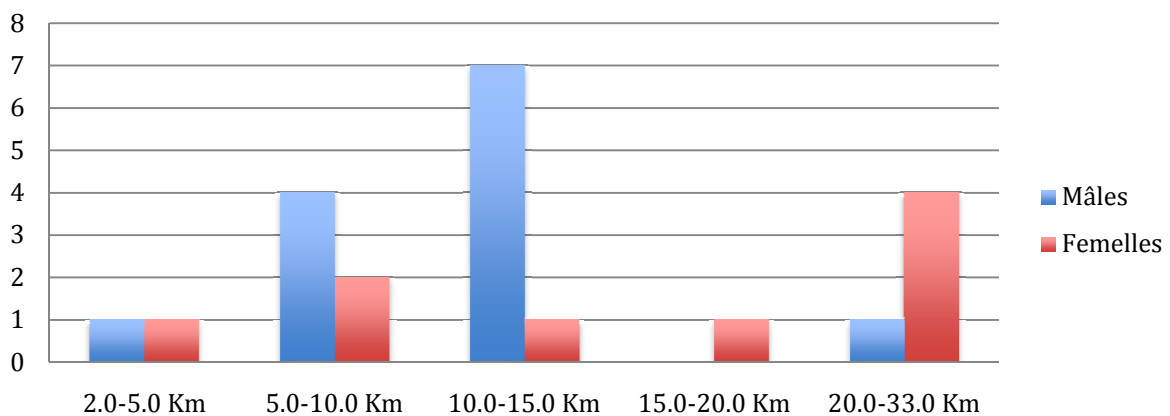
3. Mouvements des individus durant la période considérée

3.1. Description des mouvements observés

Sur les trois années de suivi, 77 individus (42 mâles, 31 femelles et 4 individus non sexés) ont été trouvés deux fois ou plus, à des distances allant de quelques mètres à plus de 31 km (soit un total de 324 déplacements, dont 228 pour des mâles, 89 pour des femelles, et 7 pour des individus non sexés). Le déplacement maximal moyen par mâle est de 4,2 km (0,2 à 26,9) et celui par femelle de 15,65 km (0,1 à 31,2). Les femelles se déplacent donc sur des distances plus importantes que les mâles. Cependant, tous sexes confondus, 80% des déplacements sont inférieurs à 2 km. On remarque que la majorité des déplacements observés à l'intérieur des sous-populations sont le fait d'individus mâles, ce qui peut s'expliquer par une plus faible détectabilité des femelles ou par le fait que les individus mâles se déplacent plus autour des places de chant ou entre places de chants à l'intérieur d'une sous-population durant cette période (Graphique 3). On détecte principalement des déplacements par des individus mâles entre les sous-populations dans les classe de distances entre 2.0 et 10.0 km, puis la tendance s'inverse et l'on observe plus de déplacements par des femelles que par des mâles dans les classes de distance supérieures à 15.0 km (Graphique 4).



Graphique 3 : Nombre de déplacements à l'intérieur des sous-populations par des individus mâles et femelles pour différentes classes de distances de 0.5 à 9.2 km.



Graphique 4 : Nombre de déplacements entre des sous-populations par des individus mâles et femelles pour différentes classes de distances de 2.0 à 31.2 km.

3.2. Routes suivies et points remarquables concernant les mouvements des individus

Au total, 75 individus (41 mâles, 30 femelles et 4 individus non-sexés) ont été observés à plus d'une localisation, soit 354 déplacements dont 82 sur des distances comprises entre 500 m et 2 km à l'intérieur d'une sous-population et correspondent aux déplacements liés aux activités journalières telles que la recherche de nourriture ou la prospections du territoire vital (Carte 3). On observe aussi 30 déplacements par 16 mâles et 6 femelles sur des distances de 2 à 9.2 km à l'intérieur d'une même sous-population (Longegoutte, Ventron et Gazon-du-Faing), qui indiquent que ces individus ont visité plusieurs places de chants durant la période de l'étude (Figure 2).

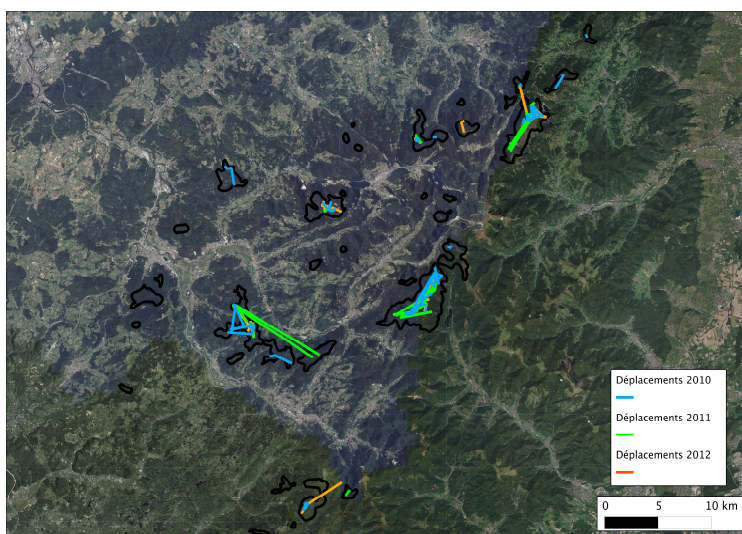


Figure 2 : Illustration des déplacements des individus à l'intérieur des sous-populations pendant les trois années de suivi (2010-2012).

Enfin, on observe 22 déplacements (9 mâles et 6 femelles) entre deux sous-populations sur des distances de 4.0 à 31.2 km (Figure 3). Ces déplacements correspondent à la fois à des déplacements d'individus pendant la période de reproduction, c'est-à-dire des individus visitant plusieurs places de chants situées dans des sous-populations différentes, mais aussi des déplacements entre des zones d'hivernage et les zones de reproduction.

Les données obtenues dans le cadre de cette étude permettent d'affirmer que mâles et femelles visitent plusieurs sous-populations (et donc plusieurs places de chant) au cours d'une même saison de reproduction. Ce phénomène a concerné 14 oiseaux (9 mâles et 5 femelles) pour 16 déplacements entre sous-populations "théoriques" (telles que définies empiriquement par le GTV) et 9 déplacements entre sous-populations fonctionnelles (6 sur les 8 actuellement connues). L'observation des déplacements de ces 14 oiseaux ne permet malheureusement pas actuellement d'identifier de corridor écologique spécifique emprunté par les oiseaux. En effet, les distances et parcours identifiés et représentés entre deux localisations du même oiseau ne traduisent pas un déplacement unique et direct mais correspondent au trajet le plus court entre deux localisations (capture/recapture) du même oiseau à deux dates différentes. Par contre, on remarque que la sous-population de Ventron semble jouer le rôle de carrefour et constitue une sorte de plaque tournante pour les oiseaux en transit.

Toutefois, les déplacements observés entre sous-populations permettent de formuler des hypothèses quant aux routes utilisées et aux corridors empruntés. Les trois sous-populations les plus importantes du massif vosgien (Gazon du Faing, Longegoutte, et Ventron) échangent

chacune des individus entre elles et avec trois autres sous-populations de moindre importance (Remiremont, Petit-Fossard, et Haute-Meurthe), et probablement aussi avec les sous-populations de Housseramont et de Saint-Antoine, même si aucun échange n'a été mis en évidence pour l'instant pour ces dernières. Si les grands massifs forestiers encore occupés par l'espèce constituent de facto des corridors, d'autres massifs forestiers anciennement occupés doivent impérativement être restaurés sur de vastes surfaces pour permettre des échanges durables d'oiseaux entre certaines sous-populations: il s'agit principalement des forêts domaniales de Noiregoutte, de Fossard, de Saint-Maurice-et-Bussang et de Gérardmer ainsi que de la forêt communale de La Bresse. De plus, les massifs au nord de la sous-population de Gazon du Faing doivent également faire l'objet de travaux de restauration afin de permettre une recolonisation durable du Grand Tétrás vers le nord.

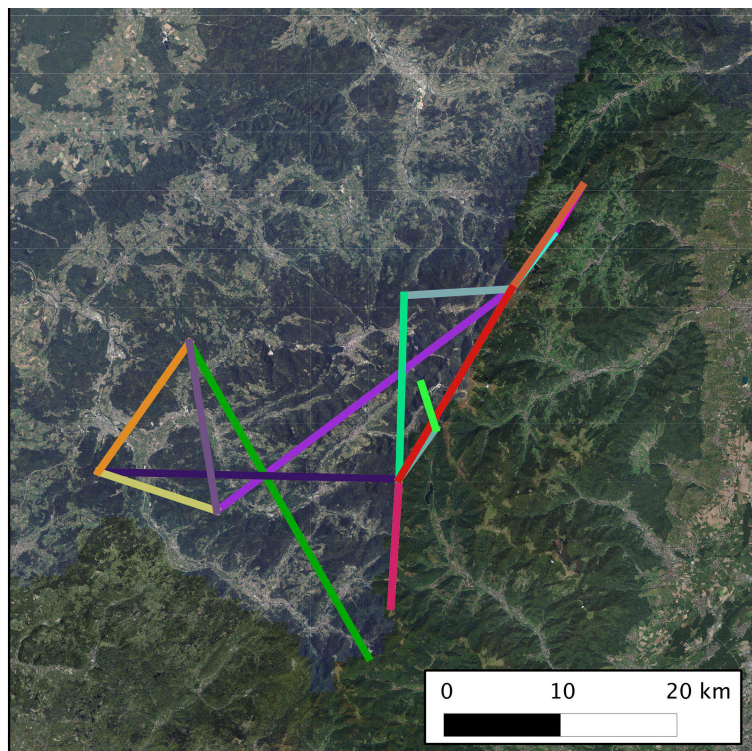


Figure 3 : Illustration des déplacements des individus entre les sous-populations pendant les trois années de suivi (2010-2012).

3.3. Comparaison avec la littérature

Toutes les distances parcourues à l'intérieur du domaine vital ainsi que les aires des domaines vitaux mesurés dans cette étude sont dans l'ordre de grandeur des valeurs rapportées dans la littérature (voir Tableau 12, *Rapport technique*). Les dispersions sur des distances de 10–30 km sont régulièrement reportées par des observations, mais passent souvent inaperçues lors de suivis avec des méthodes classiques (radio-tracking) du fait de la relative faible portée des signaux utilisés. Les oiseaux qui sortent de la zone étudiée sont donc généralement considérés comme disparus et ne sont généralement pas recherchés, ce qui conduit à la sous-estimation des distances de dispersion.

4. Caractéristiques génétiques des populations de Grand tétras dans les Vosges.

4.1. Diversité génétique, nombre d'allèles et hétérozygotie

Lors de l'étude de la population vosgienne de Grand tétras, nous avons génotypé 17 marqueurs microsatellites, dont six sont communs avec l'étude du Grand tétras dans les Alpes suisses (Tableau 12). On observe une réduction de 37 % du nombre d'allèles observés à ces six loci dans les Vosges par rapport aux Alpes suisses. La réduction de la fréquence d'individus hétérozygotes est de 40 % par rapport aux Alpes suisses. De telles observations peuvent résulter de deux mécanismes distincts. Chez le Grand tétras, comme chez de nombreuses espèces, on observe une diversité génétique plus élevée dans les régions ayant servi de refuge lors de dernières glaciations que dans les régions colonisées lors de l'expansion de l'espèce après les glaciations (Segelbacher et al. 2003). Ensuite, la fragmentation de l'habitat induit une réduction de la taille des populations, ce qui accélère la perte d'allèles par dérive génétique.

Locus	A ₀ -Alps	A ₀ -Vosges	H ₀ -Alps	H ₀ -Vosges
TuD1	6	5	0.60	0.46
TuT4	6	3	0.64	0.06
BG15	4	3	0.65	0.12
TuT3	7	3	0.54	0.55
TuT2	6	2	0.75	0.50
BG18	6	6	0.75	0.68

Tableau 12 : Comparaison de la diversité génétique entre la population des Alpes suisses et celle des Vosges. Le nombre d'allèle à chaque locus est reporté (A₀) ainsi que la fréquence d'individus hétérozygotes (H₀)

4.2. Analyse de variance génétique

L'analyse de la variance génétique totale, basée sur les 128 génotypes de cette étude, apporte des informations sur le degré de consanguinité à l'intérieur des sous-populations (F_{IS} , variant entre -1 si les couples sont constitués d'individus non-apparentés, et 1 si les couples sont constitués d'individus apparentés) et sur le nombre moyen d'individus migrants par génération, soit une estimation des échanges entre les sept sous-populations (F_{ST} , variant entre 0 pour des sous-populations connectées et 1 si les sous-populations sont complètement isolées). Les mâles et femelles Grand tétras ont des comportements de dispersion différents et nous avons donc calculé des valeurs de F_{ST} pour chaque sexe.

Le degré de consanguinité moyen dans les sept sous-populations indique que les accouplements entre individus apparentés ne sont ni évités ni favorisés ($F_{IS}=0.12$). L'estimation du flux génétique entre les sous-populations reflète une très forte philopatrie chez les mâles ($F_{ST} = 0.13$) et des échanges réguliers entre sous-populations chez les femelles ($F_{ST} = 0.06$).

On observe donc qu'à l'intérieur d'une sous-population, les femelles tendent à se déplacer plus que les mâles entre les sous-populations et qu'elles sont moins apparentées entre elles que ne le sont les mâles. Ces résultats suggèrent que les sous-populations de Grand tétras des Vosges sont connectées génétiquement par les déplacements de femelles, et confirment les observations faites sur l'espèce (Regnaut et al. 2006, Segelbacher et al. 2006). Ces résultats sont à mettre en relation avec les déplacements observés chez les individus, qui indiquent que les deux sexes utilisent des sites d'hivernage et de places de chant parfois éloignés. On peut donc conclure que

les mâles sont recrutés principalement sur les places de chant qui les ont vu naître, ce qui est moins le cas pour les femelles.

4.3. Conclusion

Il est difficile de quantifier les conséquences d'une telle réduction de la diversité génétique pour la survie de la population vosgienne. En effet, cette réduction de diversité génétique a été mesurée à partir de marqueurs microsatellites supposés neutres, c'est-à-dire sans influence sur le phénotype des individus. Cependant, le suivi d'une population de Tétrras des prairies (*Tympanuchus cupido*) a montré que la diversité génétique mesurée à des marqueurs neutres est corrélée avec des traits d'histoire de vie des individus. Dans cet exemple, la fragmentation de l'habitat et la réduction des effectifs ont entraîné une perte rapide de la diversité génétique. La population étudiée montrait un nombre d'allèles inférieur d'un tiers et un taux d'hétérozygotie plus faible que des grandes populations voisines. Cette perte de diversité est associée avec la réduction du taux d'éclosion des œufs et donc le recrutement de jeunes dans la population (Westemeier et al. 1998). Ces processus ont entraîné la population dans un vortex d'extinction, stoppé dans cet exemple par la translocation d'individus de populations voisines.

Vu la réduction du nombre d'allèles et du taux d'hétérozygotie observés dans la population vosgienne par rapport aux Alpes suisses, on ne peut écarter l'hypothèse d'un impact négatif de la diversité génétique sur la survie de la population vosgienne. Dans le cadre du suivi génétique du Grand tétras dans les Vosges, nous recherchons des éventuels signes de dépression de consanguinité, résultant de la perte rapide de diversité génétique dans la population vosgienne.

III. Conclusion générale sur l'étude

Le suivi génétique non-invasif de la population de Grand tétras des Vosges dure depuis trois ans et a permis de mettre en évidence de nombreux déplacements d'individus, tant à l'intérieur des sous-populations qu'entre des sous-populations ou depuis des lieux d'hivernage. La fréquence des déplacements, comme révélée par les analyses génétiques, n'était pas soupçonnée par le suivi classique de terrain. En conséquence, la notion de sous-population, utilisée pour définir des zones homogènes où le grand tétras est présent prend ici tout son sens. Les sous-populations sont des sous-unités d'une population (métapopulation) étendue sur tout le massif vosgien, et connectées par des déplacements réguliers d'individus, parfois sur des distances de plusieurs dizaines de kilomètres, ce qui a rarement été reporté dans la littérature. Cette étude démontre ainsi l'importance des déplacements d'individus et plus spécifiquement des femelles, dans la dynamique de l'espèce tant au niveau des sous-populations que de la population vosgienne.

Les déplacements observés entre sous-populations permettent de formuler des hypothèses quant aux routes utilisées et aux corridors empruntés. Les trois sous-populations les plus importantes du massif vosgien (Gazon du Faing, Longegoutte, et Ventron) échangent chacune des individus entre elles et avec trois autres sous-populations de moindre importance (Remiremont, Petit-Fossard, et Haute-Meurthe). Aucun échange n'a été mis en évidence pour l'instant pour les sous-populations de Housseramont et de Saint-Antoine. Si les massifs déjà occupés par l'espèce peuvent constituer des corridors, d'autres massifs forestiers anciennement occupés doivent impérativement être restaurés sur de vastes surfaces pour permettre des échanges durables d'oiseaux entre certaines sous-populations: il s'agit principalement des forêts domaniales de Noiregoutte, de Fossard, de Saint-Maurice-et-Bussang et de Gérardmer ainsi que de la forêt communale de La Bresse. De plus, les massifs au nord de la sous-population de Gazon du Faing doivent également faire l'objet de travaux de restauration afin de permettre une recolonisation durable du Grand tétras vers le nord.

Le suivi régulier de la population tel qu'il est effectué depuis le début de cette étude offre une opportunité unique d'estimer des paramètres démographiques qui sont particulièrement importants dans le cas de petites populations. Il est en effet possible d'estimer la taille de la population, mais aussi le recrutement et la survie des individus, par sexe et par classe d'âge. Malgré les nombreuses études menées sur le Grand tétras dans tous les pays où cette espèce est présente, il n'existe aucune estimation de ces paramètres. La continuation de cette étude permettrait donc d'approfondir nos connaissances sur l'espèce et ainsi de mettre en place des stratégies de conservation adaptées.

IV. Rapport technique

1. Conservation des échantillons et succès de génotypage

Les études non-invasives sont une alternative très intéressante à la capture des individus pour l'étude des populations sauvages. Ces techniques sont particulièrement recommandées pour l'étude des espèces discrètes, dont les observations directes sont trop rares pour permettre un suivi fiable. Cependant, ces techniques ont des inconvénients, principalement liés à la problématique de la conservation de l'ADN. Lors de cette étude, seules les fèces les plus fraîches ont été récoltées. Les échantillons sont récoltés dans des tubes étanches remplis de dessiccant afin de diminuer leur teneur en humidité et ainsi limiter la dégradation de l'ADN. Une fois récoltés, les échantillons ont été placés à -20°C, ce qui permet de limiter la dégradation de l'ADN liée au développement de microorganismes, de l'action des UV et de la présence d'eau.

Cette étude est basée sur l'analyse de 664 échantillons collectés en 2010 (n = 256), 2011 (n = 177) et 2012 (n = 221). L'extraction d'ADN a été effectuée avec un kit commercial (QIAGEN DNA Mini Stool Kit) selon le protocole fourni par le fabricant et avec des modifications (Jacob et al. 2010). Une fois extraits, nous avons amplifié 19 marqueurs génétiques, 18 microsatellites [Lei098, ADL142, ADL230 et ADL 184 (Cheng et al. 1995), BG6, BG10, BG12, BG15, BG16, BG18 et BG20 (Piertney & Höglund 2001), TuD1, TuD6, TuD7, TuT1, TuT2, TuT3 et TuT4 (Segelbacher et al. 2000)] et un marqueur, P2/P8, qui permet la détermination du sexe des individus (Griffiths et al. 1998). Les marqueurs sont amplifiés selon le protocole suivant : 5 minutes à 95°C, puis 37 cycles [30 secondes à 94°C, 30 secondes à 52°C (46°C pour P2/P8) et 30 secondes à 72°C], 15 minutes à 72°C et une période terminale d'élongation de 5 minutes à 72°C.

Toutes les amorces sont marquées avec des molécules fluorescentes, ce qui permet la détection des fragments et la détermination de la taille des fragments (marqueur de taille LIZ500, Applied Biosystems) avec un séquenceur semi-automatique (ABI3130, Applied Biosystems).

Du fait de la faible qualité et quantité d'ADN, le risque d'erreur de génotypage est élevé dans les études basées sur des échantillons non-invasifs. Deux risques d'erreur de génotypage sont reconnus, à savoir la non-amplification d'un allèle, qui n'est pas détectable chez les individus homozygotes mais entraîne la détection d'un individu hétérozygote comme un homozygote. L'autre risque d'erreur est la détection d'un fragment non ciblé (microorganisme ou autre) ou d'un artéfact lors de l'amplification de l'ADN (faux allèle), ce qui se traduit par l'identification d'un individu homozygote comme un individu hétérozygote. Ces erreurs de génotypage ont comme conséquence principale de créer des génotypes fantômes. Ce terme décrit le fait que suite à une erreur de génotypage, un échantillon provenant d'un individu déjà capturé produit un nouveau génotype. Il en résulte un accroissement du nombre de génotypes uniques détectés et une diminution du nombre d'observations par génotypes, ce qui se traduit par une estimation biaisée de la taille de la population et de l'accroissement de l'intervalle de confiance associé.

Afin de réduire la probabilité d'erreur de génotypage, Taberlet et al. (1996) ont proposé de répliquer les amplifications pour chaque locus, ce qui permet de déduire un génotype consensus

et de détecter de possibles erreurs de génotypage. Dans cette étude, chaque échantillon a été amplifié quatre fois pour chaque locus et le génotype consensus déterminé uniquement si le même génotype était observé trois fois sur les quatre répétitions. Dans le cas contraire, l'individu était amplifié à nouveau. Ainsi, les échantillons de cette étude ont été amplifiés entre quatre et 12 fois. Les réplications ont permis de déterminer le génotype consensus et d'estimer le taux d'erreur de génotypage (non-amplification d'allèles et détection de faux-allèles) par individu et par génotype (Tableau 11).

2. Diversité génétique et probabilité d'identité

La probabilité que deux individus dans la population partagent le même génotype (PI) est fonction du nombre d'allèles observés dans la population et de leurs fréquences respectives. Cette probabilité est maximale s'il n'y a qu'un allèle dans la population (tous les individus partagent le même génotype) et minimale lorsque tous les allèles observés à un locus ont la même fréquence. Cette formule fait l'hypothèse que les individus dans la population ne sont pas apparentés. Or, il est courant de collecter des individus apparentés. Taberlet et al. (1999) ont défini une probabilité d'identité entre génotypes prenant en compte la présence de fratries (PI_{sib}). Les résultats sont présentés dans le Tableau 13.

Locus	Nb allèles	PI	PI_{sib}	QI	ADO	FA
ADL142	3	1.9×10^{-1}	4.7×10^{-1}	0.71	0.04	0.13
ADL184	2	3.8×10^{-1}	6.0×10^{-1}	0.87	0.02	0.08
ADL230	2	5.2×10^{-1}	7.2×10^{-1}	0.90	0.01	0.02
BG6	2	3.8×10^{-1}	5.9×10^{-1}	0.83	0.03	0.05
BG10	3	3.4×10^{-1}	5.7×10^{-1}	0.84	0.03	0.08
BG12	4	1.3×10^{-1}	4.3×10^{-1}	0.89	0.02	0.04
BG15	3	8.2×10^{-1}	9.1×10^{-1}	0.91	>0.01	0.01
BG16	4	1.6×10^{-1}	4.6×10^{-1}	0.78	0.04	0.03
BG18	6	9.2×10^{-2}	3.9×10^{-1}	0.85	0.02	0.05
BG20	3	5.9×10^{-1}	5.9×10^{-1}	0.87	0.04	0.04
Lei098	5	3.7×10^{-1}	6.1×10^{-1}	0.83	0.02	0.04
TuD1	4	3.0×10^{-1}	5.8×10^{-1}	0.91	0.01	0.04
TuD6	3	3.7×10^{-1}	6.0×10^{-1}	0.70	0.01	0.07
TuD7	3	4.1×10^{-1}	6.6×10^{-1}	0.77	0.06	0.09
TuT1	4	3.5×10^{-1}	6.0×10^{-1}	0.87	0.02	0.05
TuT2	2	4.0×10^{-1}	6.2×10^{-1}	0.90	0.01	0.03
TuT3	3	2.2×10^{-1}	5.0×10^{-1}	0.87	0.02	0.04
TuT4	3	8.1×10^{-1}	9.0×10^{-1}	0.76	>0.01	0.01
CHD1/P8	2	4.8×10^{-1}	6.9×10^{-1}	0.68	>0.01	0.02
Total	61	5.6×10^{-10}	4.5×10^{-5}	0.83	0.02	0.05

Tableau 13 : Description des loci utilisés pour le génotypage des 128 individus identifiés entre 2010 et 2012. Pour chaque locus est reporté le nombre d'allèles observés, la probabilité que deux individus partagent le même génotype (en ignorant, PI , ou en prenant en compte, PI_{sib} , la présence de fratries dans la population), l'indice de qualité des génotypes obtenus à ce locus, QI , et les taux de perte d'allèle, ADO , ou de faux allèles, FA , observés à ce locus.

On observe un nombre faible d'allèles par locus et par conséquent une probabilité relativement élevée que deux individus dans la population partagent le même génotype à un locus donné. Ce phénomène résulte de l'érosion de la diversité génétique au cours des générations (seule une partie de la diversité génétique est transmise à la génération suivante). Cette baisse de la diversité génétique n'est pas balancée par l'immigration d'individus depuis des populations voisines (Jura ou Forêt Noire). En effet, ces populations sont séparées par des distances supérieures aux capacités de dispersion de l'espèce, ce qui entraîne l'isolement génétique de la population vosgienne.

3. Mouvements et territoires

Les mesures de distances parcourues ont été effectuées chez tous les individus observés plus d'une fois. Chez les individus observés à deux localisations, seule la distance séparant ces deux points est reportée. Pour les individus observés à plus de deux localisations dans la même zone forestière, l'aire utilisée par les individus est estimée par la méthode des polygones convexes minimaux qui permettent d'englober tous les points de localisations de ces individus. La distance de dispersion entre deux zones forestières est estimée par la distance euclidienne entre la dernière localisation connue pour cet individu et la zone d'arrivée.

Ces données sont à mettre en relation avec les études publiées sur le grand tétras dans différentes populations de son aire de répartition. Le tableau ci-dessous (Tableau 14) fait la synthèse des informations connues sur les distances de déplacement à l'intérieur des domaines vitaux (utilisation de l'habitat), sur l'aire des domaines vitaux et les distances de dispersion chez cette espèce (Storch 2000).

4. Estimation de la taille des populations

Dans cette population, nous avons déterminé le nombre minimum d'individus vivants lors de l'échantillonnage (= nombre de génotypes uniques), ainsi que le sex-ratio dans la population.

L'estimation de la taille des populations est faite en utilisant un algorithme dérivé des modèles d'urne. La taille de la population est estimée selon la méthode de maximum de vraisemblance d'après la fréquence de capture de chaque individu. Cette méthode fait l'hypothèse d'une population close (pas d'émigration, immigration, mort ou naissance d'individus) durant la période d'échantillonnage. On peut considérer que cette hypothèse est valide, du fait que (i) toute la zone de présence de l'espèce a été échantillonnée et la probabilité que des individus aient émigré ou immigré est donc très faible, (ii) la période d'échantillonnage a eu lieu avant la période de reproduction (pas de natalité). Ainsi, seule une forte mortalité pendant cette période pourrait avoir un impact sur l'estimation de la taille de la population. Cependant, la période considérée est relativement courte (100 jours) et aucun indice de prédation ou de mortalité n'a été reporté lors de la collecte des échantillons. Cette information, bien que partielle, suggère que la mortalité peut être négligée.

Un nombre moyen de 3.18 captures par individu est observé dans la présente étude, ce qui en principe est suffisant pour s'assurer de la validité du modèle et fournir une estimation fiable de la taille de la population et de l'intervalle de confiance associé (minimum de trois captures par individu en moyenne recommandé).

Variable mesurée	Age/sex	Distance/Surface	Populations	Méthode	Référence
Domaine vital (utilisation de l'habitat)					
	Adultes	Centaines d'ha	Norvège Pyrénées Alpes bavaroises	Téléométrie	Rolstad (1989b), Gjerde (1991) Ménoni (1991) Storch (1995)
	7 femelles adultes 19 mâles adultes Adultes	550 (132-1207) ha	Ecosse Alpes bavaroises	Téléométrie	Summers & Proctor (1996) Storch (1995)
	Juveniles		Ecosse Norvège Alpes bavaroises		Picozzi et al. (1996), Summers & Proctor (1996) Wegge & Larsen (1987) Storch (1993)
	Adultes		Ecosse Norvège	Téléométrie	Moss, unpublished Wegge & Rolstad (1986), Gjerde (1991), Gjerde & Wegge (1989)
	6 couvées	150 (75-343) ha	Alpes bavaroises Alpes bavaroises	Téléométrie Téléométrie	Storch (1995) Storch (1994)
Mouvements et déplacements saisonniers					
	Adultes	1-2 km (moyenne)	Norvège Russie Alpes bavaroises	Téléométrie	Rolstad (1989) Beshkarev et al. (1995) Storch (1995), Storch & Segelbacher (2000)
	Adultes	Max 10 km Max 28 km Max 29 km Max 18 km	Norvège Pyrénées Alpes bavaroises Ecosse Oural	Téléométrie Observations	Rolstad et al. (1988), Rolstad & Wegge (1989) Ménoni (1991) Storch (1995) Summers & Proctor (1996) Dementiev & Gladkov (1952), Klaus et al. (1989)

Déplacements				
Mâles adultes	Dans un rayon d'1 km autour du lek (hiver et printemps) Dans un rayon de 3-4 km (été)			Rolstad & Wegge(1989), Gjerde (1991) Storch (1995; 1997), Beshkarev et al. (1995) Wegge & Larsen (1987) Storch (1997), Moss, unpublished
Mâles adultes	Fidélité des mâles au site de naissance			
Mâles juvéniles et subadultes	Peut visiter plusieurs leks			
Femelles adultes	Peut visiter plusieurs leks au printemps Déplacements de plusieurs km entre leks et site de ponte			Wegge (1985), Storch (1995; 1997) Summers & Proctor (1996) Moss, unpublished
8 couvées	115 (30-270) m du nid	Alpes bavaoises	Télémétrie	Storch (1994)
Couvées	> 1.5 km/24 heures	Varaldskogen, Norvège Pinega, Russie	Télémétrie	Wegge et al. (1982) Wegge, unpublished
Couvées	1.2 (0.8-1.8) km	Alpes bavaoises	Télémétrie	Storch (1994)
Couvées	> 6 km			Wegge, unpublished
Dispersion				
Juveniles	Les mâles s'établissent près du lek de naissance Les femelles tendent à disperser 5-10 km		Marquage	Klaus et al. (1989)
Juveniles	Moy. 2 (max 75) km	Fennoscandie		Myrberget (1978)
Juveniles	Moy. 3 (max 38) km			Swenson (1991)
Mâles juvéniles	Maximum 4 km			Koivisto (1956)
Femelles juvéniles	Maximum 25 km			
Juveniles	Max 30 km	Ecosse		Moss, unpublished
6 mâles juvéniles	1.2 km			Beshkarev et al. (1995)
18 fem. juvéniles	5.2 km			
1 mâle juvénile	4 leks visités sur 25 km ² avant de s'établir à 0.6 km du lieu de naissance			
1 femelle juvénile	> 5 km			

Tableau 14 : Tableau de synthèse des distances de déplacement, surface de territoire, utilisation de l'habitat et distances de dispersion chez le grand tétras en fonction de l'âge et du sexe des individus.

V. Remerciements

Ce travail est financé dans le cadre du projet LIFE+ « Des Forêts pour le Grand Tétras » coordonné par la Région Lorraine. Ce travail n'aurait pas été possible sans la contribution des volontaires du Groupe Tétras Vosges qui ont collecté les échantillons analysés dans la présente étude.

VI. Bibliographie

- Beshkarev, A., Blagovidov, A., Teplov, V. & Hjeljord, O. (1995). Spatial distribution and habitat preferences of male Capercaillie in the Pechora-Illych Nature Reserve in 1991-92. *Proceedings of the International Symposium on Grouse, Vol. 6.* (ed D. Jenkins), pp. 48-53. World Pheasant Association, Reading.
- Cheng, H., Levin, I., Vallejo, R., Khatib, H., Dodgson, J., Crittenden, L. & Hillel, J. (1995). Development of a genetic map of the chicken with high-utility markers. *Poultry Science*, **74**, 1855-1874.
- Dementiev, G.P. & Gladkov, N.A. (1952). *The Birds of the Soviet Union*. Soviet Science State Publishers, Moscow.
- Gjerde, I. (1991) Winter ecology of a dimorphic herbivore: temporal and spatial relationships and habitat selection of male and female Capercaillie. Thesis, University of Bergen, Norway.
- Gjerde, I. & Wegge, P. (1989). Spacing pattern, habitat use and survival of Capercaillie in a fragmented winter habitat. *Ornis Scandinavica*, **20**, 219-225.
- Griffiths, R., Double, M.C., Orr, K. & Dawson, R.J.G. (1998). A DNA test to sex most birds. *Molecular Ecology*, **7**, 1071-1075.
- Jacob, G., Debrunner, R., Gugerli, F., Schmid, B. & Bollmann, K. (2010). Field surveys of capercaillie (*Tetrao urogallus*) in the Swiss Alps underestimated local abundance of the species as revealed by genetic analyses of non-invasive samples. *Conservation Genetics*, **11**, 33-44.
- Klaus, S., Andreev, A.V., Bergmann, H.-H., Müller, F., Porkert, J. & Wiesner, J. (1989). *Die Auerhühner*. Die Neue Brehm-Bucherei.
- Koivisto, I. (1956). Local movements in capercaillie populations. *Suomen Riista*, **10**, 178-84.
- Miller, C.R., Joyce, P. & Waits, L.P. (2005). A new method for estimating the size of small populations from genetic mark-recapture data. *Molecular Ecology*, **14**, 1991-2005.
- Miquel, C., Bellemain, E., Poillot, C., Bessière, J., Durand, A & Taberlet, P. (2006). Quality indexes to assess the reliability of genotypes in studies using non invasive sampling and multiple-tube approach. *Molecular Ecology Notes*, **6**, 985-988.
- Myrberget, S. (1978). Vandringerogaldersfordeling hos rødtvæt-fuglogstorfugl i Skandinavia. *Var Fuglfauna*, **1**, 69-75.

- Ménoni, E. (1991). Ecologie et dynamique des populations du Grand Tétrás dans les Pyrénées, avec des références spatiales à la biologie de la reproduction chez les poules. Quelques applications à sa conservation. PhD Thesis, University of Toulouse, France.
- Picozzi, N., Moss, R. & Catt, D.C. (1996). Capercaillie habitat, diet and management in a Sitka spruce plantation in central Scotland. *Forestry*, **69**, 373-388.
- Piertney, S.B. & Höglund, J. (2001). Polymorphic microsatellite DNA markers in black grouse (*Tetrao tetrix*). *Molecular Ecology Notes*, **1**, 303-304.
- Regnaut, S., Christe, P., Chapuisat, M. & Fumagalli, L. (2006). Genotyping faeces reveals facultative kin association on capercaillie's leks. *Conservation Genetics*, **7**, 665-674.
- Regnaut, S., Lucas, F.S. & Fumagalli, L. (2005). DNA degradation in avian faecal samples and feasibility of non-invasive genetic studies of threatened capercaillie populations. *Conservation Genetics*, **7**, 449-453.
- Rolstad, J. (1989a). Autumn movement and spacing of adult and subadult common Capercaillie in relation to social behaviour and habitat. In *Habitat and range use of Capercaillie in southcentral Scandinavian boreal forests*. PhD. thesis, Agricultural University of Norway.
- Rolstad, J. (1989b). Habitat and range use of Capercaillie in southcentral scandinavian boreal forests. Ph.D. thesis, Agricultural University of Norway.
- Rolstad, J. & Wegge, P. (1989). Capercaillie populations and modern forestry—a case for landscape ecological studies. *Finnish Game Research*, **46**, 43-52.
- Rolstad, J., Wegge, P. & Larsen, B.B. (1988). Spacing and habitat use of Capercaillie during summer. *Canadian Journal of Zoology*, **66**, 670-679.
- Segelbacher, G., Manel, S. & Tomiuk, J. (2008). Temporal and spatial disclose consequences of habitat fragmentation on the genetic diversity in capercaillie (*Tetrao urogallus*). *Molecular Ecology*, **17**, 2356-2367.
- Segelbacher, G., Paxton, R.J., Steinbrück, G., Trontelj, P. & Storch, I. (2000). Characterization of microsatellites in capercaillie *Tetrao urogallus*. *Molecular Ecology*, **9**, 1934-1935.
- Storch, I. (1995). Annual home ranges and spacing patterns of Capercaillie in Central Europe. *Journal of Wildlife Management*, **59**, 392-400.
- Storch, I. (2000). Grouse Status Survey and Conservation Action Plan 2000-2004. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK and the World Pheasant Association, Reading, UK.
- Storch, I. (1994). Habitat and survival of capercaillie *Tetrao urogallus* nests and broods in the Bavarian Alps. *Biological Conservation*, **70**, 237-243.
- Storch, I. (1993). Habitat use and spacing of Capercaillie in relation to forest fragmentation patterns. Thesis, University of Munich.
- Storch, I. (1997). The role of the metapopulation concept in conservation of European woodland grouse. *Wildlife Biology*, **3**, 272.

- Storch, I. & Segelbacher, G. (2000). Genetic correlates of spatial population structure in central European Capercaillie and Black Grouse: a project in progress. *Wildlife Biology*, **6**, 239-243.
- Summers, R. & Proctor, R. (1996). *Movements by Capercaillie tagged at Abernethy forest*. Internal report, RSPB, North Scotland Office, Inverness.
- Swenson, J.E. (1991). Is the hazel grouse a poor disperser? *Transactions of the Congress of the International Union of Game Biologists*. pp. 347-52.
- Taberlet, P., Griffin, S., Goosens, B., Questiau, S., Manceau, V., Escaravage, N., Waits, L.P. & Bouvet, J. (1996). Reliable genotyping of samples with very low DNA quantity using PCR. *Nucleic Acids Research*, **24**, 3189-3194.
- Taberlet, P. & Luikart, G. (1999). Non-invasive genetic sampling and individual identification. *Biological Journal of The Linnean Society*, **68**, 41-55.
- Wegge, P. & Larsen, B.B. (1987). Spacing of adult and subadult male common Capercaillie during the breeding season. *Auk*, **104**, 481-490.
- Wegge, P. (1985). Spacing pattern and habitat use of capercaillie hens in spring. pp. 261-273. *Proceedings of the International Symposium on Grouse*, Vol. 3, (ed. T. Lovel & P. Hudson), pp.261-73. World Pheasant Association, Reading.
- Wegge, P. & Rolstad, J. (1986). Size and spacing of Capercaillie leks in relation to social behaviour and habitat. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **19**, 401-408.
- Wegge, P., Storaas, T., Larsen, B.B., Bo, T. & Kolstad, M. (1982). Woodland grouse and modern forestry in Norway. A short presentation of a new telemetry project and some preliminary results on brood movements and habitat preferences of Capercaillie and Black Grouse. *Proceedings of the International Symposium on Grouse*, Vol. 2. (ed T. Lovel), pp. 117-23. World Pheasant Association, Reading.
- Westemeier R.L., Brawn, J.D., Simpson, S.A., Esker, T.L., Jansen, R.W., Walk, J.W., Kershner, E.L., Bouzat, J.L., & Paige, K.N. (1998). Tracking the long-term decline and recovery of an isolated population. *Science*, **282**, 1695-1698.