

# Structure génétique des populations de tétras-lyre (*Tetrao tetrix*) et de lagopède alpin (*Lagopus mutus*).

Alain Caizergues, Ariane Bernard-Laurent, Jean-François Brenot, Yann Magnani et Laurent Ellison

## Contexte de l'étude

Appréhender la manière dont les populations naturelles sont structurées dans l'espace est essentiel dans une perspective de gestion/conservation. Le Tétrás-lyre et le Lagopède alpin (*Tetraoninae*, *Phasianidae*) sont des oiseaux gibiers de première importance dans les zones de montagne en France. L'aire de distribution mondiale de ces deux espèces est encore étendue (paléarctique pour le premier et holarctique pour le second), mais elle accuse une régression préoccupante dans la plupart des régions à fortes densités humaines. C'est le cas par exemple des populations de l'ouest de l'Europe pour la plupart soumises au développement des activités touristiques et aux transformations de leur habitat.

Dans le cadre d'un programme de recherches sur l'écologie et la dynamique des populations des galliformes de montagne mené par l'ONCFS nous avons étudié la structuration génétique de populations naturelles de Tétrás-lyre et de Lagopède alpin de l'Europe de l'Ouest au moyen de *locus microsatellites* (1) à deux échelles emboîtées : l'échelle continentale (inter-massif) et l'échelle régionale (intra-massif).

(1) Les locus microsatellites sont des portions d'ADN constituées de motifs répétés de 2, 3 ou 4 paires de bases par exemple AT AT AT AT AT AT ou GC GC GC GC GC GC ou ATT ATT ATT ATT ATT ATT ATT ATT. Ces portions d'ADN subissent très souvent des mutations par ajout ou suppression d'une répétition. Elles sont donc extrêmement polymorphes (nombreux **allèles** au sein d'une population). Ce polymorphisme élevé est mis à profit pour étudier la structuration géographique des populations. Les propriétés des microsatellites sont aussi utilisées pour l'identification individuelle (études de paternité, criminologie, etc.). Lorsque l'on parle de **locus**, on fait référence à des portions d'ADN (ici microsatellites) localisées à différents endroits de la molécule d'ADN (parfois sur des chromosomes différents).

## Méthode d'études

Quatorze locus microsatellites ont été utilisés pour caractériser quelque 520 tétras-lyres provenant de 14 localités des Alpes et de 9 localités de Finlande. En Finlande, la structuration génétique entre mâles (N = 55) et femelles (N = 55) a pu être comparée à 12 des 14 locus. Chez le lagopède alpin, 6 locus microsatellites ont été utilisés pour caractériser 320 individus provenant des Pyrénées, de Norvège et de trois localités des Alpes. Dans les Alpes, massif pour lequel nous disposons du plus grand nombre d'échantillons, la structuration génétique entre mâles (N = 50) et femelles (N = 50) a été comparée.

## Principaux résultats

De l'analyse réalisée à l'échelle continentale, il ressort principalement que les populations situées à l'extrême limite sud-ouest de l'aire de distribution de l'espèce présentent une diversité génétique

moindre (**tétras-lyre** : Alpes : 4,8-6,0 allèles/locus,  $He$  (2) = 0,71-0,78 ; Finlande : 6,0-6,5 allèles/locus,  $He$  = 0,75-0,80 - **lagopède alpin** : Pyrénées : 6,0 allèles/locus,  $He$  = 0,64 ; Alpes : 9,7-11,0 allèles/locus,  $He$  = 0,83-0,88 ; Norvège : 9,1 allèles/locus,  $He$  = 0,81). Cet « appauvrissement » génétique est particulièrement marqué chez le lagopède alpin dans les Pyrénées. Il pourrait s'expliquer par le fait : 1) que les populations des Pyrénées ont toujours formé la limite sud-ouest de l'aire de distribution de l'espèce, 2) que leur isolement est plus ancien et/ou, 3) qu'elles abritent des populations de taille restreinte comparativement aux Alpes et à la Norvège (10 000 couples contre au moins 100 000 dans les Alpes et en Norvège).

Les divergences entre populations observées à l'échelle continentale sont hautement significatives. Les valeurs de  $\theta_{st}$ (3) s'échelonnent de 0,03 à 0,16 chez le lagopède alpin et avoisinent 0,10 chez le tétras-lyre. Chez le Lagopède alpin, la différenciation entre la population des Alpes et celle de Norvège n'excède pas 5%. Elle paraît donc faible compte tenu du fait que ces entités sont séparées géographiquement par des habitats impropres à l'espèce depuis probablement plus de 10 000 ans (Hewitt, 1996). Cela pourrait signifier que la rupture des flux génétiques entre les Alpes et la Norvège est plus récente que ce qu'on pouvait supposer et/ou imparfaite.

A l'échelle régionale (intra-massif), les divergences observées s'avèrent extrêmement faibles chez le lagopède alpin (de l'ordre de 1%) pour des distances entre localités comprises entre 70 et plus de 200 km. Des valeurs comparables ont été observées pour le tétras-lyre entre des localités de Finlande où les habitats sont peu fragmentés ( $\theta_{st}$  moyen = 0,017, distance maximale entre localités  $\approx$  700 km). En revanche, dans les Alpes, la différenciation entre des populations de tétras-lyre pourtant séparées d'au plus 400 km s'avère plus de trois fois plus élevée ( $\theta_{st}$  moyen = 0,056). Ce degré élevé de divergence s'explique vraisemblablement par une fragmentation plus élevée et/ou, comme le montrent les données de suivi télémétrique, par le fait que les crêtes rocheuses dépassant 2 500 m constituent des barrières à la dispersion pour le tétras-lyre. Le lagopède alpin ne réagirait pas de la même manière car les crêtes rocheuses font partie intégrante de son habitat.

A l'échelle régionale, la divergence génétique entre les populations de tétras-lyre augmente avec la distance géographique y compris dans les Alpes. Cela signifie d'une part que les populations sont interconnectées et que les échanges entre localités se font de proche en proche, ce qui confirme la distribution « leptokurtique » des distances de dispersion observée par radiopistage (Caizergues & Ellison, 2002). Si dans les Alpes, les crêtes rocheuses représentent des contraintes à la dispersion pour le tétras-lyre, elles ne suffisent cependant pas à rompre complètement les flux de gènes.

(2)  $He$  est une estimation non biaisée de la proportion moyenne d'individus qui présentent deux allèles différents à un locus donné (ou proportion d'hétérozygotes) sous l'hypothèse de croisements au hasard. Cette valeur est prise en compte conjointement avec le nombre moyen d'allèles dans la population pour en estimer la diversité génétique. On considère qu'une population présente une forte variabilité génétique lorsque  $He$  et le nombre d'allèles sont tous deux élevés.

(3) Ce terme fait référence à une métrique inventée par les généticiens des populations pour mesurer le niveau de différenciation entre populations. Sa valeur peut varier entre 0 (aucune différenciation entre les deux populations considérées) et 1 (100 % de différenciation, autrement dit les populations considérées n'ont aucun gène en commun à aucun des locus). C'est en réalité l'équivalent non biaisé du  $F_{st}$  de Wright. Chez le lagopède, les populations étudiées expriment des divergences allant de 1 à 16 %.

(4) Ce terme propre au langage statistique est utilisé pour signifier que la majorité des individus se dispersent à faible distance et que quelque uns se dispersent à longue distance. En d'autres termes, la majorité des juvéniles s'installent près de leur site de naissance. On dit alors qu'ils sont philopatrics.

Chez le lagopède alpin, l'isolement par la distance s'avère significatif pour les mâles et non significatif pour les femelles. Ce résultat est compatible avec une dispersion post-natale plus importante chez les femelles telle qu'on l'observe par exemple chez le lagopède à queue blanche (Giesen & Braun, 1993 ; Martin *et al.*, 2000). La tendance inverse a pu être mise en évidence chez le tétras-lyre en Finlande où nous disposons des échantillons pour les 2 sexes, à savoir un isolement par la distance hautement significatif pour les femelles et non significatif pour les mâles. Pourtant la dispersion post-natale est également plus importante chez les femelles (Caizergues & Ellison, 2002). Sans pouvoir totalement exclure un artéfact lié à un biais d'échantillonnage, ce résultat surprenant de prime abord pourrait en réalité s'expliquer par le fait que les femelles de tétras-lyre sont susceptibles de se faire féconder loin de leur site de nidification (Caizergues, 1997) et donc traduire une différence fondamentale entre le système de reproduction du tétras-lyre (polygynie) et celui du lagopède alpin, à savoir la monogamie. Chez le tétras-lyre il pourrait donc ne pas exister de lien direct entre la dispersion écologique (déplacement des individus entre leur site de naissance et leur site de reproduction) et la dispersion génétique (flux de gènes entre entités spatiales). Ce résultat aurait des implications extrêmement importantes au plan fondamental, car il remettrait en question l'idée communément acceptée dans la littérature selon laquelle la dispersion différentielle des sexes aurait évolué principalement afin d'éviter la consanguinité (voir Greenwood, 1980 ; Wolff, 1998).

### **Applications à la gestion**

En matière de gestion, les faibles différenciations observées à l'échelle régionale chez le lagopède alpin et chez le tétras-lyre en zone boréale impliquent que tout déséquilibre démographique, aussi localisé soit-il, est susceptible d'avoir des répercussions à une échelle géographique beaucoup plus vaste (fonctionnement en source-puits). Par précaution, il est donc nécessaire de considérer un massif dans son ensemble comme une unité de gestion et de tendre si possible vers une harmonisation transfrontalière des mesures de gestion et des pratiques cynégétiques.

En revanche, pour le tétras-lyre dans les Alpes, les flux de gènes entre bassins versants sont limités et il est donc possible d'envisager la gestion à cette échelle géographique, à condition de veiller à ce que les échanges entre différents bassins versants puissent continuer à avoir lieu. En effet, la modélisation mathématique réalisée sur la population de tétras des Alpes françaises (Magnani & OGM, 2000) a montré qu'aucun bassin versant n'abrite suffisamment d'individus pour que cette population soit viable à long terme sans apport extérieur.

### **Bibliographie**

Caizergues A. (1997) - Fonctionnement démographique des populations de Tétrasyre (*Tetrao tetrix*) dans les Alpes Françaises. Thèse de Doctorat Université Montpellier II.

Caizergues A. & L.N. Ellison (2002) - Natal dispersal and its consequences in black grouse. *Ibis*, 144, 478-487.

Giesen K.M. & C.E. Braun (1993) - Natal dispersal and recruitment of juvenile white-tailed ptarmigan in Colorado. *Journal of Wildlife Management*, 57, 72-77.

Greenwood P.J. (1980) - Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour*, 28, 1140-1162.

Hewitt G.M. (1996) - Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society*, London, 58, 247-276.

Martin K., Hannon S.J. & C.E. Braun (2000) - Dispersal and demographic rescue in spatially structured White-Tailed Ptarmigan populations. *Condor*, 102, 503-516.

Magnani Y. & OGM (2000) - Horizon XXIème siècle ; éléments pour la conservation et la gestion du tétras-lyre dans les Alpes françaises. 1<sup>ère</sup> partie : statut de l'espèce. Rapport d'étude, direction de la nature et des Paysages, M.A.T.E, Observatoire des Galliformes de Montagne, Sévrier.

Wolff J.O. (1998) - Sex biases in avian dispersal: an extension of the mammalian model. *Oikos*, 83, 328-330.

*Source : Rapport scientifique 2002 ONCFS, juillet 2003*

Contact : [a.caizergues@oncfs.gouv.fr](mailto:a.caizergues@oncfs.gouv.fr)

## **Les études sur le tétras-lyre en France ou l'exemple d'une approche pluridisciplinaire fructueuse**

Les études réalisées par le CNERA Faune de Montagne de l'ONCFS illustrent bien l'intérêt de l'approche pluridisciplinaire combinant les méthodes directes et indirectes dans les problématiques de gestion de la faune sauvage et de ses habitats. Cette démarche a été adoptée dès l'origine de l'étude puisque le suivi démographique des populations par comptages initié à la fin des années 70 s'accompagna presque simultanément d'études des communautés végétales sélectionnées par l'espèce pour la reproduction.

Plus tard, le suivi individuel par radio-pistage fut utilisé afin d'estimer les paramètres démographiques. Il permit d'estimer les survies adultes et juvéniles, de quantifier de manière fine les paramètres de reproduction et d'étudier les modalités de la dispersion. La modélisation montra que le taux de croissance des populations de tétras-lyre est plus sensible à des variations de la survie après l'envol qu'à des variations du succès de la reproduction. Les données sur la dispersion furent précieuses pour formuler des hypothèses non seulement sur la structuration des populations de tétras-lyre mais également sur l'organisation spatiale des populations d'autres espèces telles que le lagopède alpin. Dans les grandes lignes, ces hypothèses furent confirmées par l'approche indirecte au moyen de l'outil moléculaire. L'approche moléculaire permet également d'orienter les efforts de gestion. Pour le lagopède alpin par exemple, l'outil moléculaire met en évidence la vulnérabilité des populations pyrénéennes et montre que la gestion de cette espèce devrait être conduite à une échelle très vaste.

En complément de cette étude, fut mise en place, dans le cadre de l'Observatoire des Galliformes de Montagne, une base de données spatialisées combinant des informations relatives à la démographie du tétras-lyre et du lagopède dans les Alpes françaises et à leurs habitats critiques. L'analyse de ces données pour le tétras-lyre a permis de formuler l'hypothèse selon laquelle la plupart des massifs où l'espèce est présente sont interconnectés. Des analyses ultérieures sont prévues pour modéliser l'influence des composantes du paysage sur les flux de gènes et donc sur la dispersion.

## **Des collaborations étroites en France et à l'étranger**

Les études génétiques réalisées par le CNERA Faune de Montagne n'auraient pu être menées à bien sans les collaborations établies avec d'autres équipes spécialisées sur les Tétrionidés ni même sans le concours de laboratoires de génétique des populations.

Profitant de l'expérience du CNERA Faune de Montagne, Luca Rotelli, thésard à l'Université de Bern a initié une étude sur la dynamique des populations de Tétrion-lyre dans les Alpes italiennes. Cette étude réalisée dans un contexte différent de celui des études du CNERA devrait s'avérer très instructive. Luca Rotelli a largement contribué au succès de l'étude génétique puisqu'il a recueilli près de 150 échantillons de tétras-lyre et 20 échantillons de lagopède alpin.

Osmo Ratti, de l'Université du Lapland en Finlande qui étudie la dynamique des populations des Tétrionidés et Pekka Helle, son collègue responsable du suivi national de la faune forestière finlandaise, ont participé activement au programme génétique en collectant plus de 200 échantillons de Tétrion-lyre sur l'ensemble du territoire finlandais.

Enfin, l'équipe « Interactions-Individus-Populations-Environnement » du CEFÉ-CNRS et les équipes « Biosystématique et Ecologie » et « Génétique des Populations en Déséquilibre » du CBGP-INRA (Jean-Yves Rasplus) nous ont largement fait profiter de leur expérience de l'outil moléculaire et de son utilisation dans des problématiques de gestion/conservation.

Grâce à la mise en commun des connaissances et de l'expérience de chacun nous aurons eu le privilège d'être parmi les pionniers dans le développement et l'utilisation des marqueurs microsatellites sur les Tétrionidés.

## Abstract

# Population genetic structure of black grouse (*Tetrao tetrix*) and rock ptarmigan (*Lagopus mutus*)

**Alain Caizergues, Ariane Bernard-Laurent, Jean-François Brenot, Yann Magnani and Laurent Ellison**

We investigated the population genetic structure of Black Grouse and Rock Ptarmigan using highly polymorphic microsatellite loci. At the continental scale, we found that Rock Ptarmigan populations in the Pyrenees were genetically impoverished compared with populations in the Alps and Norway. The lower genetic variation in the Pyrenees is probably due to the past history of these populations and/or to lower effective sizes than in the Alps or Norway. Similarly, Black Grouse in the Alps, where populations were recently isolated from the main range of the species in Eurasia, have less genetic variation than populations in Finland, which are still in contact with the main range of the species.

The divergence between localities 70 to 200 km apart was found to be very weak for Rock Ptarmigan (average  $\theta_{st} = 0.01$ ), suggesting that some individuals can disperse long distances. In Black Grouse, the divergence between localities was almost five times higher in the fragmented context of the Alps (average  $\theta_{st} = 0.054$ ) than in Finland (average  $\theta_{st} = 0.017$ ) where habitats are much less fragmented.

Finally, a stronger genetic structure among males than among females was detected in Rock Ptarmigan, suggesting that like in most other bird species, dispersal is biased toward females. Unexpectedly, the reverse trend was found in Black Grouse despite natal dispersal being strongly biased toward females. This unexpected pattern of genetic structure may reflect the fact that some hens mate far from their nesting site.

Source : *Rapport scientifique 2002 ONCFS, juillet 2003*

Contact : [a.caizergues@oncfs.gouv.fr](mailto:a.caizergues@oncfs.gouv.fr)