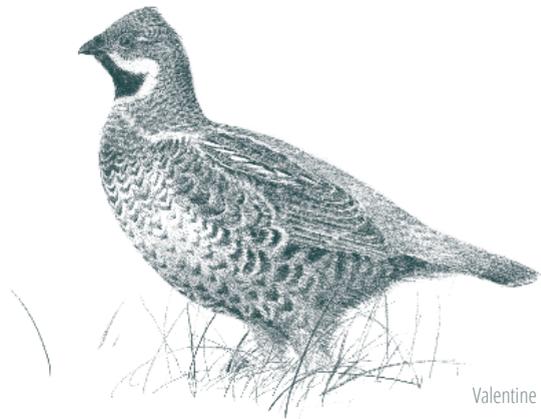


Identification taxonomique de la Gélinothe des bois *Tetrastes bonasia* dans le nord-est de la France

Aves 58/1 – 2021 – 25-49

Arnd Schreiber

Greifstrasse 9/10
D-69123 Heidelberg
Allemagne
arnd.schreiber@web.de



Valentine Plessy

RÉSUMÉ

La taxonomie des populations de Gélinothe des bois du nord-est de la France est révisée sur la base des caractères différenciés au niveau de la morphométrie et de la coloration du plumage des deux sous-espèces *T. b. rhenana* (n = 127) et *T. b. styriaca* (n = 102). En France, *T. b. styriaca* est présente dans les Alpes (ou une partie de ce massif ?) et *T. b. rhenana* dans le massif des Vosges et leurs environs (au moins avant un projet de réintroduction récent qui a libéré des Gélinothes des bois allochtones dans les Vosges). Historiquement, *T. b. rhenana* a vraisemblablement occupé une aire beaucoup plus grande, couvrant les plaines et les collines de plus basse altitude du nord-est de la France, avant l'extermination anthropogénique. Une analyse des fonctions discriminantes sur les deux sous-espèces a été menée sur la base de la longueur ailaire, le plumage des tarse, la morphologie du bec, les mouchetures du plumage ventral et la pigmentation de fond de la poitrine et du ventre : elle révèle la possibilité d'attribuer 87 % des individus à une des deux sous-espèces. La capacité de diagnostic, également évidente à partir de l'analyse en composantes principales, est sous-estimée puisqu'elle n'intègre pas le plumage dorsal, lui aussi différencié. Mais ce critère ne peut être utilisé dans les

tests statistiques, au vu de sa complexité, et de l'importante variation individuelle, ainsi qu'une gradation micro- et macrogéographique. Il n'y a pas de preuve d'une subdivision morphologique au sein de la population des Vosges (bien que le matériel échantillonné à partir de *T. b. rhenana* en France soit si réduit qu'une structuration microgéographique mineure aurait pu passer inaperçue). À la différence de la très variable *T. b. rhenana*, *T. b. styriaca* est l'une des sous-espèces de Gélinotte géographiquement la plus uniforme au monde. Néanmoins, l'échantillon très restreint issu des Alpes occidentales françaises s'écarte quelque peu de celui du centre et de l'est du massif alpin au niveau des caractéristiques du plumage ventral. Cette différence pourrait indiquer, au (nord)ouest des Alpes, une influence génétique des populations adjacentes de plus basse altitude. La population alpine française mérite une étude plus fine, lorsque davantage de spécimens seront disponibles, notamment afin de déterminer si le morphotype issu du Jura est confiné à ce niveau montagnard ou s'il s'étend dans l'extrême nord-ouest des Alpes. Les populations du Jura sont intermédiaires entre les deux sous-espèces et plus variables ; on présume ainsi qu'elles sont issues de l'hybridation des deux taxons adjacents. Cependant, leur phénotype brut tend à être légèrement plus similaire à celui de *T. b. styriaca* plutôt qu'à celui de *T. b. rhenana*. Alors que la zone de contact entre les deux sous-espèces est localisée au sud au-delà des Vosges, le matériel que nous avons étudié provient principalement du Jura suisse ; les Gélinottes du Jura français, sous-étudiées, devraient faire l'objet d'une étude plus approfondie afin de localiser plus précisément la zone de contact. Un résultat d'un intérêt scientifique plus large, issu de cette étude, est la preuve statistique d'une différenciation géographique régionalisée du degré de dimorphisme sexuel dans les motifs de la pigmentation de la partie basse du ventre des mâles et des femelles : alors que les populations alpines ne présentent pas ce dimorphisme, il apparaît de façon significative chez *T. b. rhenana*. Ce phénomène mérite d'être davantage étudié en intégrant également d'autres sous-espèces venant d'ailleurs, afin de comprendre les différences probables dans les systèmes sociaux d'accouplement des sous-espèces de Gélinotte des bois, que l'on peut suspecter d'être corrélés à un dimorphisme sexuel plus ou moins prononcé dans les signaux du plumage.

INTRODUCTION

La Gélinotte des bois de l'ouest *Tetrastes bonasia rhenana* (aussi nommée Gélinotte des bois occidentale) a bénéficié d'une attention récente considérable puisque deux colloques ont accru la publicité autour du statut de conservation de cette sous-espèce en danger critique d'extinction. Un colloque dédié aux participants allemands s'est ainsi déroulé à Burbach (Nordrhein-Westfalen) en 2016 et un autre, ouvert à une audience internationale provenant de Belgique, du Luxembourg, de France et d'Allemagne, a eu lieu à Bad Dürkheim en 2017. Les comptes-rendus du premier ont été publiés dans un numéro spécial de la revue ornithologique régionale *Charadrius*

(*Charadrius* 54(2-3), 2018), tandis que ceux du second ont fait l'objet d'une publication sous forme de monographie qui résume toutes les informations disponibles sur cet oiseau rare (SCHREIBER & MONTADERT, 2018). Dans ce contexte, un groupe de travail international rassemblant pouvoirs politiques en charge de la conservation, scientifiques et ornithologues impliqués issus des quatre pays, Belgique, Luxembourg, Allemagne et France, s'est formé afin d'empêcher l'extinction imminente de ce taxon endémique.

En bref, *T. b. rhenana* est la sous-espèce la plus occidentale de Gélinotte des bois, espèce dont l'aire vaste s'étend à travers tout le Paléarctique. Parmi d'autres auteurs, KLEINSCHMIDT (1944a ; 1944b ; 1949), BAUER (1960), GLUTZ *et al.* (1973) et

SCHREIBER (2018 ; 2019) ont expliqué la spécificité morphologique du taxon, dont la validité ne fait l'objet d'aucune controverse dans le monde académique (voir la revue exhaustive de la littérature réalisée par SCHREIBER, 2018) ; la sous-espèce est universellement reconnue dans les listes officielles des espèces (par exemple, BARTHEL *et al.*, 2018). Les données moléculaires se limitent encore à de très courtes séquences de marqueurs d'ADN mitochondrial (NOWAK *et al.*, 2012) et à des conclusions indirectes tirées d'une analyse de l'ADN de microsatellites dans le Jura (RÓZSA, 2011), mais ces connaissances moléculaires initiales ont permis de soutenir davantage le concept de sous-espèce. Elles ont également suggéré une sous-structure génétique propre à l'échelle microgéographique de l'Allemagne. Historiquement, la sous-espèce a eu une aire de répartition plus large dans les plaines et les basses collines de France, de Belgique, des Pays-Bas et vers le nord-est jusqu'au Rhin, en Allemagne, mais dans le Westerwald, l'est du Nordrhein-Westfalen et en Niedersachsen, ce fleuve a été franchi vers l'est jusqu'au massif du Harz (SCHREIBER, 2018). Au cours du siècle dernier, cet oiseau a été exterminé par l'homme dans de nombreux pays. Il est possible que la Gélinotte éteinte prématurément dans le nord de l'Espagne, les Pyrénées et le Massif Central français se référait aussi à *T. b. rhenana*, bien que cette hypothèse soit spéculative car le matériel d'étude préservé, très rare, n'a pas été étudié. Depuis le début de l'ornithologie moderne au 19^e siècle, la sous-espèce était largement devenue endémique dans l'extrême ouest de l'Allemagne, l'est des Pays-Bas, les Ardennes belges et le nord-est de la France (principalement les Ardennes et les Vosges), ainsi que dans quelques zones dispersées dans le centre de la France. Aujourd'hui, la sous-espèce est quasiment éteinte, bien que la plupart des Listes rouges nationales et régionales continuent de mentionner de présumés effectifs résiduels, sur des bases spéculatives et sans véritables enquêtes appropriées (HERKENRATH *et al.*, 2017 ; PAQUET & RYELANDT, 2019 ; FELTEN & BASTIAN, 2019 ; DIETZEN & HANDSCHUH, 2019). Depuis les réunions d'experts susmentionnées, des recherches de terrain afin de trouver la Gélinotte de l'ouest

se sont intensifiées au Luxembourg et en Allemagne ; elles n'ont permis de retrouver aucune population subsistante. Par ailleurs, les ornithologues belges n'ont signalé aucune observation dans leur pays depuis cinq ans. Apparemment, les auteurs des Listes rouges ont été induits en erreur par le flot continu d'observations signalées, dont la quasi-totalité s'avère, à l'issue d'une recherche plus approfondie, être le fruit de confusion avec d'autres espèces, comme par exemple la Bécasse des bois *Scolopax rusticola* (PAQUET & RYELANDT, 2019 ; DIETZEN & HANDSCHUH, 2019).

La seule partie de l'aire anciennement occupée par la sous-espèce qui compte encore quelques oiseaux est constituée des Vosges méridionales en France, bien qu'on ne puisse exclure qu'un individu isolé puisse également persister dans un ou deux îlots forestiers des zones de basse altitude de Lorraine. Les estimations récentes pour les Vosges méridionales étaient de 16 territoires occupés en 2016 (PFEFFER, 2017) et 5-20 en 2019 (J.-J. Pfeffer, *com. pers.*). Cependant, une recherche ciblée dans cette zone au printemps 2020 n'a permis de trouver que des traces d'un seul oiseau et a mené, également pour cette population relictuelle, à la conclusion d'une « extinction fonctionnelle » (HANDSCHUH, 2020). Dans ce contexte, le groupe international d'experts et les autorités allemandes et luxembourgeoises ont demandé au gouvernement français d'autoriser le sauvetage en dernier recours de la sous-espèce par la collecte des œufs dans des couvées individuelles trouvées dans les Vosges, l'élevage des poussins en captivité et le développement d'un projet de reproduction en captivité sous surveillance scientifique (European Endangered Species Breeding Programme, EEP), avec l'assentiment et le soutien de l'Association Européenne des Zoos et Aquariums (EAZA) ainsi que l'aide d'éleveurs expérimentés de la Gélinotte des bois. Cette demande a été présentée deux fois au gouvernement français, la première par le Ministre de l'Environnement du Luxembourg et la seconde par les autorités allemandes compétentes pour la conservation des oiseaux inclus dans l'aire de répartition de cette sous-espèce. Malgré le fait que le projet ait été développé

avec un soutien unanime des biologistes les plus expérimentés sur la question de la Gélinoite, par celui des autorités les plus compétentes du Luxembourg et d'Allemagne et bien que soutenu par les experts du réputé groupe des spécialistes des galliformes de l'IUCN, cette demande a été refusée par les autorités françaises, suite à un débat entre les groupes français concurrents pour la conservation des oiseaux concernant les mérites du principe d'une gestion *ex situ*, ainsi qu'à propos de l'urgence et de la pertinence d'investir dans le sauvetage d'une sous-espèce. Dans ce débat, une question était de savoir si la population présente dans les Vosges correspond réellement au taxon *T. b. rhenana*.

La validité de la sous-espèce *rhenana* n'est pas contestée en tant que telle dans la littérature et a été acceptée par tous les auteurs qui ont travaillé sur du matériel provenant de musées (examiné par SCHREIBER, 2018). Cependant, la question de savoir si ce taxon fait également référence à la population des Vosges méridionales était moins claire à partir des sources publiées. BAUER (1960) et GLUTZ *et al.* (1973) ont inclus les Vosges dans l'aire de répartition de *T. b. rhenana*, mais K. Bauer pourrait n'avoir vu que deux spécimens issus des Vosges. SCHREIBER (2019) avait prudemment adopté la même position que BAUER (1960), mais le matériel d'étude disponible était toujours assez limité. Néanmoins, il était certain que les oiseaux issus des Vosges étaient morphologiquement différents de ceux des populations alpines (dont la sous-espèce est *T. b. styriaca*, qui est présente dans les Alpes et le massif des Carpates et qui s'étend à l'ouest jusque dans les Alpes françaises). SCHREIBER (2019), en consensus apparent avec seulement de maigres indices de BAUER (1960) et GLUTZ *et al.* (1973), considérait la population du massif du Jura comme une zone de contact secondaire et d'hybridation entre ces deux sous-espèces. Cela situerait la région de contact taxonomique dans le Jura et dans la zone au sud des Vosges. Cependant, SCHREIBER (2019) disposait également de trop peu de spécimens pour exclure que cette limite de l'aire de répartition puisse être située plus au nord, par exemple quelque part au cœur des Vosges.

Entre-temps, d'autres spécimens de musées ont été repérés au cours d'une révision de la morphologie de la Gélinoite par l'auteur et les populations du nord-est de la France ont ainsi pu être étudiées plus finement. Bien que le matériel étudié demeure peu important et n'est pas entièrement satisfaisant à toutes les fins statistiques, des conclusions plus sûres sont désormais accessibles. Le présent article démontre que la population entière présente dans le massif des Vosges tombe effectivement dans l'aire géographique de *T. b. rhenana*.

Nous présentons ces données comme une contribution au débat concernant la pertinence ou non d'un sauvetage de la Gélinoite dans les Vosges par des mesures fortes, telle que la reproduction en captivité des derniers survivants. Afin de comparer les profils morphologiques des Gélinoites présentes dans les Vosges avec ceux d'un groupe externe, l'analyse se concentre sur tous les spécimens de musées collectés partout en France ; avec un important échantillon d'incontestables *T. b. rhenana* d'Allemagne, de Belgique et du Luxembourg, et de *T. b. styriaca* en provenance des Alpes.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Échantillons

Des Gélinoites dont la provenance du massif des Vosges et de leurs alentours a été établie ont été étudiées dans les musées d'histoire naturelle de Tring (Angleterre), Bonn, Berlin et Bad Dürkheim (Allemagne) ; des photographies et mesures d'autres spécimens ont été reçues de Nancy (France). Pour quelques Gélinoites additionnelles des musées français de Strasbourg, Colmar, Metz et Nancy, l'origine était non mentionnée ou imprécise (« Alsace », « Lorraine ») ou n'étaient pas associées à une origine géographique. Cependant, au vu du contexte, elles devraient provenir également de la région du Grand Est ; ces spécimens vaguement datés ont été utilisés comme

matériel supplémentaire et provisoire. Une Gélinotte trouvée morte dans la forêt proche de Dabo (Département de la Moselle) après 2000 a pu également être incluse. Cet oiseau a par la suite été déposé au musée de Strasbourg.

Des échantillons de *T. b. rhenana* provenant d'ailleurs que de France et de *T. b. styriaca* ont été étudiés dans les musées de Bruxelles, Leiden (Pays-Bas), Bonn, Francfort, Bad Dürkheim, Berlin, Dresden, Stuttgart, Munich (Allemagne), Salzburg, Linz, Vienne (Autriche), Tring (Royaume-Uni), Bâle, Bern, Neuchâtel, Chaux-de-Fonds (Suisse) et Lyon (France). Plusieurs échantillons supplémentaires appartenant à des particuliers en Allemagne ont pu être étudiés. L'échantillonnage a enfin été enrichi de nombreuses photographies d'oiseaux dont l'origine est connue, obtenues auprès de chasseurs et d'ornithologues, mais celles-ci n'ont pas été prises en compte dans les statistiques.

Mesures

La longueur alaire a été mesurée au mm à l'aide d'une règle ; le plumage des tarses, la longueur et la hauteur du bec avec un pied à coulisse d'une précision au dixième de mm, conformément à Eck *et al.* (2011). L'étendue du plumage des tarses (« culotte de plumes ») correspond au pourcentage de la longueur du tarse protégé par les plumes, considérant le recouvrement et non l'implantation des plumes.

Le degré et l'étendue des mouchetures noires de la poitrine et du ventre ont été caractérisés en référant chaque peau à l'un des quatre types de plumage suivants et en acceptant aussi des types intermédiaires (Figure 4) :

- Type 1 : très peu de taches, phénotype à faible contraste ; parties inférieures partiellement non marquées ; les quelques taches espacées très largement ; taches délimitées par des marges diffuses et toujours assez faiblement contrastées dans des couleurs brun rougeâtre ou brun clair, sur un fond de plumage souvent teinté de chamois plus foncé ou de grisâtre, ce

qui réduit encore plus le contraste de couleur par rapport aux taches brunâtres.

- Type 2 : densité intermédiaire de taches, mais celles-ci encore très espacées, mouchetures plus sombres (brun moyen) et plus riches en contraste que celles du Type 1.
- Type 3 : phénotype très contrasté, avec de très nombreuses taches densément disposées et nettement délimitées, qui sont très visibles par leur couleur brun foncé (noirâtre) sur le fond blanchâtre généralement très clair. Il s'agit du phénotype le plus contrasté de toutes les sous-espèces de Gélinotte des bois dans le monde (à l'exception de certaines populations de la zone climatique subarctique de Scandinavie et de Russie).
- Type 4 : parties inférieures extraordinairement sombres, en raison de taches brunes noirâtres très grandes et densément disposées, qui ont tendance à surpasser les couleurs de fond claires et à rendre les parties inférieures principalement ternes.

Les couleurs des plumages ont été référencées par rapport aux nuanciers de Ridgway (RIDGWAY, 1912). Conscient de la mauvaise qualité des diverses ré-impressions modernes et des versions Internet de cette compilation largement utilisée de cartes de référence pour les couleurs aviaires, nous avons utilisé un exemplaire original de ce livre, obtenu auprès du Forschungsinstitut und Naturmuseum Senckenberg (Francfort). Pour les comparaisons statistiques de la pigmentation de la couleur de fond du ventre, des valeurs numériques arbitraires ont été attachées aux couleurs telles que définies dans la Figure 6 ; les couleurs intermédiaires entre deux couleurs ont reçu des valeurs numériques intermédiaires. Un grand nombre de pigments supplémentaires et de combinaisons de couleurs inhabituelles, parfois observés chez un seul ou chez très peu d'individus, n'ont pas pu être classés comme une cohorte distinctive à part entière ; afin de ne pas gonfler les statistiques avec trop de types différents ; ces variantes rares ont été regroupées dans une cohorte résiduelle hétérogène pour chaque échantillon régional.

Analyses statistiques

Tous les tests statistiques ont été réalisés à l'aide du progiciel IBM SPSS Statistics, version 23 (International Business Machines Corporation, Armonk, New York, U.S.A.). La différenciation phénétique (méthode de classification du vivant reposant sur le nombre de caractères communs à deux ou plusieurs espèces) entre les sous-espèces ont été évaluées par des statistiques multivariées, en utilisant l'analyse des fonctions discriminantes pour calculer les pourcentages d'individus correctement identifiés à l'une des deux sous-espèces pour les caractères choisis, en additionnant la probabilité d'adhésion de tous les individus à l'un des groupes comparés

au cas par cas. Une analyse factorielle, extrayant les composantes principales, a permis de confirmer les résultats précédents et de visualiser graphiquement la séparation des sous-espèces. L'analyse factorielle a été réalisée sans rotation mathématique des données.

Statistiques univariées : les tests t de Student ont été utilisés comme tests de localisation à deux échantillons de l'hypothèse nulle selon laquelle les moyennes de deux populations sont égales. Les longueurs biométriques à échelle continue ont été comparées avec de tels tests t, après contrôle de la correspondance des distributions normales, pour vérifier si un échantillon de population locale s'écartait de la distribution

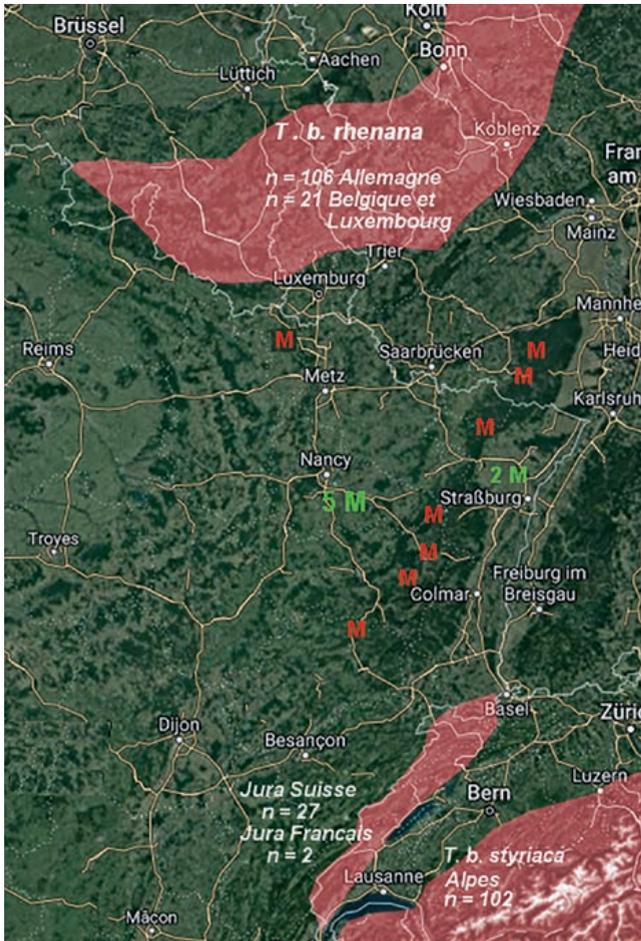


FIGURE 1 | Origine des spécimens étudiés dans les musées. Les aires de répartition actuelles (ou récentes) des sous-espèces *T. b. rhenana* et *T. b. styriaca*, ainsi que l'aire de répartition de la population du Jura, sont teintées en rouge. Les lettres « M » de couleur rouge indiquent des échantillons de musée définis par site dans la région des Vosges au sens large. Le « M » vert se réfère aux origines moins précises, étiquetées « Alsace » ou « Lorraine », ou même sans données d'origine, mais qui néanmoins d'après le contexte semblent provenir de la région du Grand Est / Population samples of studied museum specimens of hazel grouse. The extant (or recent) ranges of the subspecies *T. b. rhenana* and *T. b. styriaca*, and the range of the Jura population, are shaded in red. The letters "M" in red colour indicate site-defined museum samples from the wider Vosges area. The green "M" refers to specimens with only generalized, vaguely indicated origins in Alsace or Lorraine, or even specimens without origin data, but which nevertheless from the context seem to originate from the Région Grand Est.

statistique de l'une ou l'autre des deux sous-espèces régionales. Les sommes des rangs des qualités de couleur et les scores numériques attribués aux types de plumage ont été comparés et testés avec des u-tests non paramétriques des ordres de rang de Mann-Whitney.

RÉSULTATS

Une étude des peaux de Gélinottes des bois, issues de 25 musées européens (n = 650) et provenant de toute l'aire de répartition transpalaïarctique de l'espèce, n'a révélé que huit spécimens définis comme ceux du massif des Vosges et leurs environs (Figure 1). Ces derniers correspondent à deux peaux provenant du Pfälzlerwald, qui est l'extension septentrionale des Vosges en Allemagne (et qui est pratiquement identique au nord des Vosges françaises en termes d'écologie du paysage et de la végétation). Ils incluent également un spécimen du département du Bas-Rhin (Ingwiller), un autre du département de la Moselle (Dabo), trois du département des Vosges (Rambevillers, Docelle, Thiéfosse) et le dernier de Meurthe-et-Moselle à l'ouest des Vosges (Forêt de Buré Nord, Buré d'Orval, Longuyon). Malgré la taille limitée de cet échantillon, les spécimens sont bien répartis sur toute la longueur de la chaîne de montagnes, ce qui réduit le biais lié à l'échantillonnage d'une seule ou de quelques zones géographiques locales. En outre, sept spécimens provenant de musées régionaux, c'est-à-dire Strasbourg, Colmar, Nancy et Metz, avaient des données d'origine généralisées (« Alsace », « Lorraine ») et un seul spécimen n'avait pas d'origine définie sur son étiquette, mais d'après le contexte, même ceux-ci proviendraient vraisemblablement de la Région Grand Est. L'ensemble de l'échantillon régional ne contenait aucun phénotype manifestement déviant, et chaque analyse a été effectuée deux fois, avec et sans l'inclusion des spécimens vaguement définis. Les conclusions de cette étude ne dépendent pas de l'exclusion ou de l'inclusion des spécimens insuffisamment étiquetés des anciennes collections régionales.

Diagnostic morphologique de la sous-espèce

Avant d'assigner les Gélinottes des bois provenant des Vosges et du Jura à l'une des deux sous-espèces ouest-européennes *T. b. rhenana* ou *T. b. styriaca*, il est intéressant d'aborder la question de la possibilité de différencier ces deux sous-espèces. L'analyse de la fonction discriminante basée sur l'estimation multivariée de la longueur des ailes, de la longueur et de la hauteur du bec, du plumage des tarses, ainsi que de la coloration et des mouchetures du plumage ventral, a permis d'attribuer correctement 87 % de tous les spécimens, soit à *T. b. rhenana* d'Allemagne, du Luxembourg et de Belgique (n = 121), soit à *T. b. styriaca* des Alpes (n = 102). L'échantillon de *rhenana* est numériquement dominé par de larges séries de populations de l'Ardenne belge, ainsi que de l'Eifel et du Westerwald en Allemagne ; il est complété par des échantillons mineurs de Pfalz, Sauerland et Westfalen (Allemagne) et des oiseaux uniques du Luxembourg et des Pays-Bas. L'échantillon de *styriaca* est dominé par des oiseaux des Alpes autrichiennes et suisses, avec des échantillons moindres des Alpes françaises et italiennes. Les spécimens des Vosges et du Jura n'ont pas été inclus dans cette première analyse car leur attribution subsppécifique ne peut être clarifiée que par la suite.

Comme expliqué dans la partie Discussion, la possibilité réelle de poser un diagnostic de nos sous-espèces est en fait bien supérieure à 87 %, car pour des raisons méthodologiques, le plumage dorsal a dû être écarté de cette statistique quantitative, bien qu'il soit différencié entre les deux.

L'analyse en composantes principales de la longueur des ailes et du bec, de la longueur des « culottes des plumes », de la hauteur du bec et des types de mouchetures du plumage ventral (voir ci-dessous) permet une visualisation graphique montrant la séparation des individus des deux sous-espèces (Figure 2). Cette analyse factorielle nécessite un traitement séparé pour les échantillons de femelles et de mâles, puisque

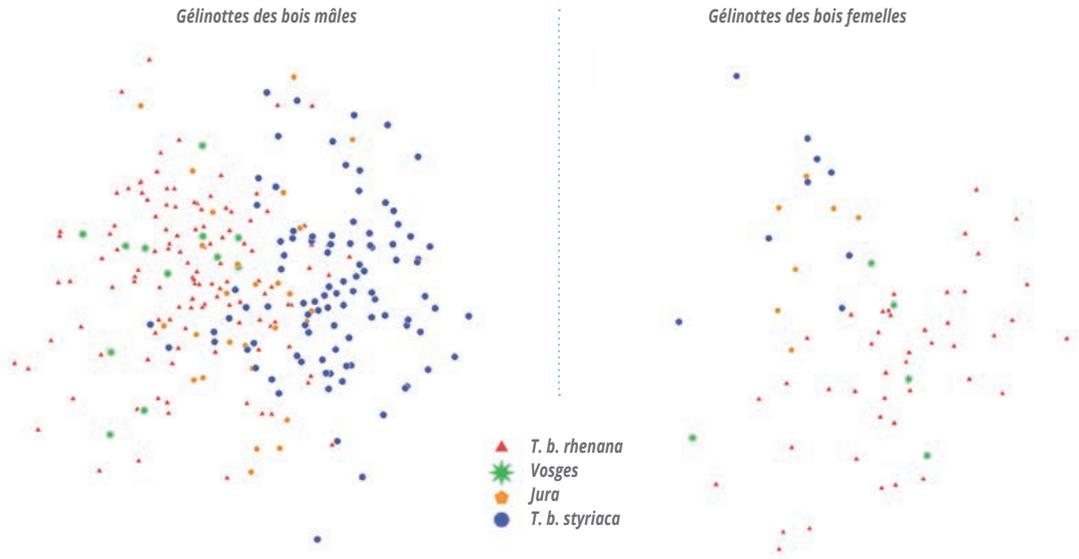


FIGURE 2 | Séparation multivariée (analyse en composantes principales) des individus de populations géographiques de Gélinottes des bois mâles (à gauche) et femelles (à droite), comprenant les deux sous-espèces *T. b. rhenana* et *T. b. styriaca*. La statistique est basée sur les caractères morphologiques de la longueur ailaire, de la hauteur et la longueur du bec, de la longueur des culottes et des types de mouchetures du plumage ventral. Dans les deux diagrammes, l'axe des x (horizontal) indique la première composante principale et l'axe des y (vertical) la seconde / Multivariate separation of individuals from four geographical population groups of male (left plot) and female (right plot) hazel grouse, including the two subspecies *T. b. rhenana* and *T. b. styriaca*, by principal component analysis: The statistics is based on the morphological characters of wing length, bill height, bill length, feather pant length, and ventral plumage mottling types. In both diagrams the horizontal x-axis indicates the first, and the vertical y-axis the second principal component, respectively.

certaines caractères sont sexuellement dimorphiques. Trois composantes principales ont été extraites chez les mâles, expliquant respectivement 30,6 %, 21 % et 20 % de la variance totale ; celles-ci ont été déterminées principalement par la longueur des ailes et le type de moucheture ventrale (facteur 1), la longueur du bec (facteur 2) et la longueur des « culottes » (facteur 3). Chez les femelles, deux composantes principales représentent 27,8 % et 26,3 % de la variance totale, il s'agit principalement de la hauteur du bec et la longueur des « culottes » (facteur 1), ainsi que la longueur de l'aile et le type de moucheture ventrale (facteur 2). La séparation entre *T. b. rhenana* et *T. b. styriaca*, malgré un chevauchement

mineur, est bien illustrée à la Figure 2 et paraît visuellement similaire pour les deux sexes.

Cependant, ce degré de séparation est une sous-estimation de la véritable différenciation entre les deux sous-espèces, car en raison de la variabilité de couleurs du plumage dorsal, ces caractères supplémentaires de pigmentation ont dû être écartés des analyses multivariées.

Attributions de caractères différenciés

Les analyses suivantes assignent statistiquement les populations des Vosges et du Jura à l'une de

ces deux entités subsécifiques ; chaque caractère morphologique est d'abord traité individuellement, une assignation synthétique basée sur l'ensemble des caractères vient ensuite. La longueur et la hauteur du bec n'ont pas été prises en compte dans ce qui suit car elles sont trop peu informatives dans les comparaisons univariées (même si elles ajoutent des informations au diagnostic des sous-espèces dans l'analyse multivariée). Cependant, dans le cas de la longueur du bec, la différence univariée est presque significative entre les sous-espèces, avec $p = 0,084$ pour un test t comparant les moyennes arithmétiques de ce caractère chez tous les *T. b. rhenana* et chez *T. b. styriaca* ; on pourrait parler d'une tendance de la Gélinoite des bois alpine à avoir un bec très légèrement plus long (moyenne : 21,11 mm ; $n = 94$) que celui de *T. b. rhenana* (moyenne : 20,87 mm ; $n = 114$), bien que cette différence soit minimale.

Longueur ailaire

La longueur de l'aile est un marqueur approprié pour les populations géographiquement distinctes de Gélinoite des bois car les individus d'une population locale diffèrent moins entre eux pour ce caractère que les groupes régionaux et les sous-espèces (Figure 3). *T. b. rhenana*

($n = 121$; valeur moyenne : 168,6 mm) et *T. b. styriaca* ($n = 105$; moyenne : 174,0 mm) diffèrent très significativement (t-test, $p < 0,0001$).

Dix spécimens des Vosges (moyenne : 167,8 mm) ne diffèrent pas statistiquement des 121 spécimens de *rhenana* d'Allemagne et de Belgique ($p = 0,52$). Ces deux échantillons diffèrent chacun de manière très significative de la série alpine ($p < 0,0001$; moyenne : 174,03 mm) et de celle du Jura ($n = 26$ oiseaux, moyenne : 171,2 mm ; $p = 0,01$ et $p = 0,002$) ; la différenciation entre les échantillons du Jura et des Alpes est quasi significative ($p = 0,06$).

Nous ne pouvons pas définir si la longueur ailaire reflète exclusivement la forme de l'aile ou si cette mesure fournit un indicateur de la taille du corps ou, en d'autres termes, si *T. b. styriaca* pourrait être plus grande que *T. b. rhenana* en longueur linéaire du corps, une possibilité déjà mentionnée par BAUER (1960). Cependant, les peaux des musées rétrécissent lorsque les oiseaux sont séchés pour être conservés, de sorte que la taille totale du corps, qui dépend largement des tissus mous, est déformée et ne peut plus être mesurée de manière fiable. Contrairement à la taille du corps, la longueur ailaire est une mesure

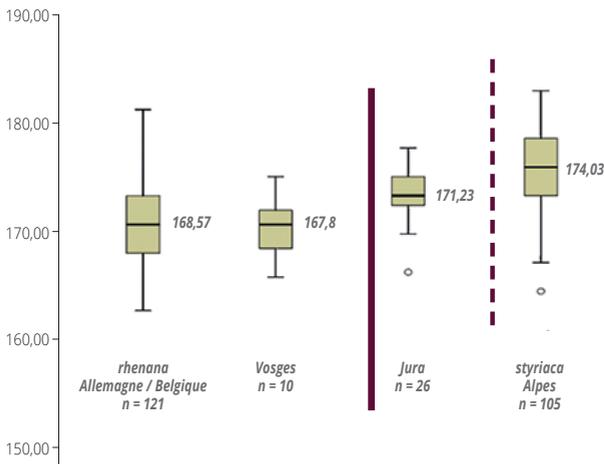


FIGURE 3 | Longueurs alaires (mm) dans quatre populations de Gélinoite des bois. La barre rouge sépare deux groupes qui diffèrent de manière statistiquement significative (test t), tandis que la distinction entre les deux populations séparées par la ligne rouge pointillée n'est pas significative, bien qu'elle en soit proche (voir texte) / Wing lengths in mm in four geographical populations of hazel grouse. The red bar separates two groupings which differ statistically significantly (t-test), while the two populations separated by the dashed thin red line miss the significant differentiation but marginally (for explanation, see text).

intrinsèquement stable, basée sur les os d'ailes et l'axe basal des plumes qui ne rétrécissent pas et ne sont pas affectés par la taxidermie. Cette mesure peut donc être ou non un indicateur de la taille du corps en tant que telle.

Moucheture du plumage de la poitrine et du ventre

Les différences dans la coloration des parties ventrales, essentiellement des taches foncées intégrées à un fond homogène clair, sont davantage liées à la localisation géographique qu'à une simple variation interindividuelle. Les images du bas de la Figure 4 montrent deux phénotypes extrêmes, à gauche un exemple faiblement moucheté du Westerwald (Allemagne) et, à droite, une

Gélinotte des bois provenant des Alpes françaises ; la plupart des individus présentent des motifs intermédiaires dans ce gradient (Figure 4, au-dessus), avec de fortes corrélations subsppécifiques.

La sous-espèce *T. b. rhenana* est celle au monde dont les taches ventrales sont les plus réduites : celles-ci sont peu nombreuses et très espacées, laissant de plus grandes zones dépourvues de toute moucheture ; leurs bordures sont diffuses et se détachent avec peu de contraste de la couleur ventrale de fond. Les mouchetures sont assez claires, généralement brun rougeâtre clair ou brun clair, et ressortent peu de la coloration de fond, qui relève fréquemment de la catégorie *pale olive buff* (beige clair), mais peut aussi apparaître teintée de *olive buff* (beige plus foncé) ou

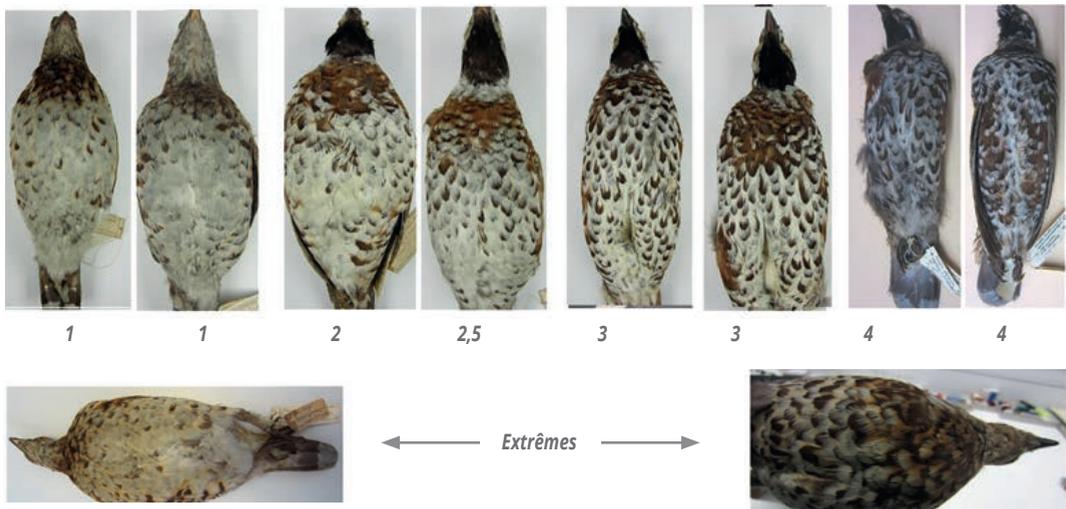


FIGURE 4 | Morphotypes du plumage ventral des sous-espèces *T. b. rhenana* et *T. b. styriaca*. Au-dessus : exemples de plusieurs morphotypes séparés selon les critères expliqués dans la section Méthodes. Quatre types de plumage sont reconnus et numérotés de 1 à 4, les autres types sont intermédiaires. En dessous : deux Gélinottes présentant une différenciation extrême du plumage ventral, à gauche un spécimen du Westerwald en Allemagne, à droite un autre issu des Alpes occidentales en France / Ventral plumage morphotypes in hazel grouse of the subspecies *T. b. rhenana* and *T. b. styriaca*. Upper row: Examples of several morphotypes distinguished according to the criteria explained in the Methods Section. Four plumage types are recognized, numbered 1-4, as well as intermediate ones. Lower row: Two hazel grouse representing extreme ventral plumage differentiation, on the left a specimen from Westerwald in Germany, on the right one from the western Alps in France.

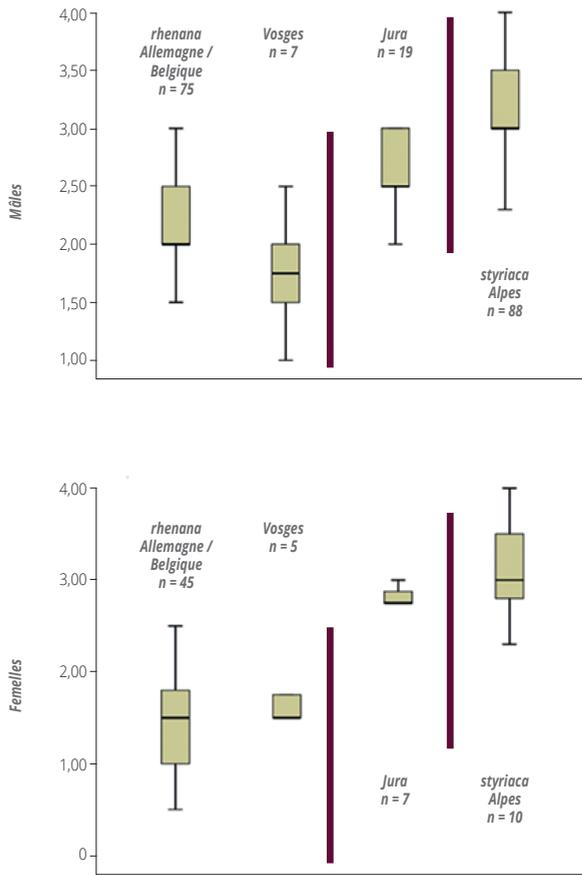


FIGURE 5 | Morphotypes de moucheture ventrale de quatre populations, comme distingués dans la section Méthodes et dans la Figure 4, chez les mâles (diagramme ci-dessus) et les femelles (diagramme ci-dessous). Les barres rouges séparent les groupes qui sont statistiquement distincts (test u de Mann-Whitney) / Morphotypes of ventral mottling, as explained in the Methods Section and in Fig. 4, in males (diagram above) and females (diagram below) of four geographical populations of hazel grouse. The red bars separate groups which are differentiated with statistical significance (Mann-Whitney u-test). For explanation, see text.

même de teintes de gris ou olive et, dans ces cas, le contraste entre les taches et la couleur de fond est même plus réduit. Par rapport à ce phénotype ventral « *rhenana* », la coloration ventrale de *T. b. styriaca* prend le pôle diamétralement opposé parmi toutes les Gélinittes européennes, avec des taches brunes denses et très foncées (noirâtres), délimitées par des contours nets et se détachant avec contraste du fond beige généralement très clair. En comparant ces motifs, on pourrait parler d'un plumage ventral quelque peu cryptique ou camouflé chez *T. b. rhenana* contre un motif bien visible et peut-être même un signal chez *T. b. styriaca*. Cette différence globale est brouillée, bien que de façon très légère chez *T. b. styriaca*, par une certaine variation individuelle chez les deux sous-espèces.

Le dimorphisme sexuel du plumage ventral s'exprime à différents degrés selon les sous-espèces ; les mâles et les femelles doivent donc être comparés séparément (Figure 5). Un total de 75 mâles de *T. b. rhenana* issus de Belgique et d'Allemagne, avec une moucheture ventrale en moyenne de type 2,1 dans notre système de classification selon quatre types (voir section Méthodes), n'ont pas présenté de différence statistiquement significative (u-test, $p = 0,07$) avec les sept spécimens analysés en provenance des Vosges (type moyen 1,76). Par contre, 19 mâles provenant du Jura (note moyenne de type : 2,62) sont significativement plus densément tachetés que l'échantillon de *rhenana* (u-test, $p < 0,0001$) et que l'échantillon vosgien (u-test, $p = 0,001$) ; ils diffèrent également (u-test, $p < 0,001$) de la population

alpine, encore plus densément tachetée (note moyenne de type : 3,1 pour 88 spécimens). Les *T. b. styriaca* alpines sont significativement différenciées de toutes les autres populations.

Un total de 45 femelles de *rhenana*, au type de moucheture moyen de 1,52, sont très similaires à cinq femelles des Vosges (type : 1,65), mais les deux lots ne sont pas statistiquement distincts (u-test, $p = 0,754$). Les deux groupes diffèrent nettement (u-test ; $p = 0,001$ et $p = 0,03$) de sept femelles du Jura (note de type moyenne : 2,57) et de dix femelles (u-test, $p < 0,0001$; $0 = 0,03$) des Alpes (note de type moyenne : 3,1). Les populations de femelles du Jura et des Alpes ne diffèrent pas entre elles (u-test, $p = 0,11$).

Ces différences géographiques de types de plumage ventral sont frappantes chez les deux sexes et sont facilement visibles lorsqu'on compare visuellement quelques peaux seulement.

Dimorphisme sexuel du plumage ventral

Les mâles de toutes les populations de Gélinoxes des bois ont la poitrine et le ventre plus densément tachetés et plus contrastés que ceux des femelles. La différence entre les sexes n'est cependant pas la même dans les deux sous-espèces, puisqu'un net dimorphisme sexuel sur ce caractère est limité à *T. b. rhenana*, chez qui 75 coqs (type de moucheture moyen : 2,11) surpassent nettement les 45 femelles (type de moucheture moyen : 1,51) (u-test, $p < 0,0001$). Lorsqu'il est subdivisé selon les sexes, le matériel d'étude des Vosges est trop réduit pour permettre des analyses statistiques. Par contre, tant dans le Jura que dans les Alpes, *T. b. styriaca* ne révèle pas de dimorphisme sexuel statistiquement significatif, ni chez les 19 coqs et les sept poules du Jura (u-test, $p = 0,534$) ni chez les 92 coqs et les dix poules des Alpes ($p = 0,387$). Chez 19 mâles du Jura, la note moyenne de type pour le plumage ventral de 2,61 dépasse la valeur de 2,57 chez sept femelles seulement très légèrement ; dans les Alpes, 92 mâles sont identiques à dix femelles avec une note de 3,1 dans les deux

sexes, ce qui dénote l'absence totale de différence entre les sexes pour le détail du plumage ventral.

Bien sûr, dans l'ensemble le plumage de la Gélinoxote des bois présente un dimorphisme sexuel chez toutes les sous-espèces du monde, y compris *T. b. styriaca*, le mâle ayant toujours une courte crête de plumes érectiles sur la tête et une gorge noire bordée de blanc, tandis que la femelle a une crête plus courte et n'a pas la tache noire sur la gorge. Néanmoins, nos données révèlent un dimorphisme sexuel différencié dans des détails supplémentaires et plutôt voyants du plumage de la partie basse du ventre chez deux sous-espèces adjacentes. Cette distinction indique une différence plus profonde, non seulement au niveau de la morphologie, mais probablement aussi au niveau de l'écologie comportementale : le dimorphisme sexuel chez les oiseaux est généralement corrélé au degré de polygamie (et généralement de polygynie), à la compétition sexuelle entre les mâles et à la sélection sexuelle de certains types des mâles par les femelles. Les espèces polygames (polygynes), qui font l'objet d'une sélection sexuelle, ont tendance à présenter des phénotypes sexuellement dimorphiques plus marqués, tandis que les espèces monogames, où la probabilité de reproduction pour les mâles est presque égale, ont tendance à présenter des phénotypes monomorphes jusqu'au point où les deux sexes peuvent ne pas être distingués visuellement. Il est rare de trouver différents degrés de dimorphisme sexuel dans des sous-espèces adjacentes d'une même espèce chez les oiseaux. La famille des tétraonidés est connue pour la grande diversité de ses systèmes sociaux de reproduction, qui vont d'une certaine monogamie (accompagnée d'un faible dimorphisme sexuel) chez la Gélinoxote des bois (*Tetrastes*), la Gélinoxote huppée (*Bonasa*) et les lagopèdes (*Lagopus*) à des genres toujours plus polygames et de plus en plus sexuellement dimorphes comme le Grand tétras (*Tetrao*), le Tétras lyre (*Lyrurus*) et le Tétras des prairies (*Tympanuchus*). Cette série de polygamie croissante se traduit également par différents niveaux de variabilité génétique moléculaire, car les niveaux de consanguinité

diffèrent selon les systèmes sociaux (SCHREIBER *et al.*, 1998). Tous les tétraonidés présentent un certain dimorphisme sexuel, mais le degré de celui-ci est très différent selon les genres et les données actuelles semblent indiquer qu'une telle diversité se retrouve, dans une certaine mesure, également au niveau intraspécifique chez la Gélinothe des bois. Traditionnellement, la Gélinothe des bois est considérée comme monogame par la plupart des zoologistes, bien que plus récemment des doutes aient été soulevés par SWENSON & BOAG (1993). Ces auteurs ont observé par radiopistage que, bien que le couple soit l'unité sociale de base, les liens sociaux entre les compagnons étaient faibles, les membres d'un couple étant observés moins souvent à proximité les uns des autres que chez d'autres espèces strictement monogames. En outre, les femelles avaient tendance à avoir des contacts sociaux avec des mâles voisins attentifs, autres que leur compagnon ; elles étaient souvent accompagnées de deux mâles au lieu d'un seul et elles s'accouplaient avec eux de manière polyandre. Sur la base de ces observations, BERGMANN *et al.* (1996) ont parlé de « monogamie restreinte » pour désigner cette situation particulière. Il ne semble pas exister d'études plus approfondies, qui auraient permis de déterminer si les poussins élevés par un couple « monogame » sont effectivement engendrés par le mâle du couple ou par des mâles différents. Il est clair que le système social de la Gélinothe des bois nécessiterait une analyse sociobiologique plus approfondie et quantitative, y compris des tests de paternité sur la véritable ascendance génétique des poussins. Nos données sur le dimorphisme sexuel suggèrent d'effectuer de telles études dans plusieurs populations géographiques distinctes pour saisir une probable diversité intraspécifique de la sociologie de l'accouplement. Nos données sur le dimorphisme sexuel chez différentes sous-espèces de Gélinothe des bois semblent fournir le premier indice de la probabilité de l'existence de telles différences intraspécifiques chez notre espèce, voire chez tous les tétraonidés. Ce premier indice que les deux sous-espèces pourraient bien différer dans leur système sexuel

social est indirectement déduite de la seule morphologie et devrait être testée et confirmée par une analyse plus directe et empirique des systèmes d'accouplement avec des méthodes d'éthologie et de génétique du pédigrée. Il est très regrettable que *T. b. rhenana* soit devenu si rare qu'un tel travail éthologique soit devenu impossible, mais il faudrait vérifier si la sous-espèce étroitement apparentée, *T. b. rupestris*, qui est présente dans les plaines et collines d'Europe de l'Est, où de plus grandes populations seraient disponibles pour l'étude, révèle également un plus grand dimorphisme sexuel que les populations alpines. Ces résultats ouvrent la voie à des études intéressantes sur l'écologie comportementale.

Couleurs de fond des parties inférieures

La couleur de fond du plumage ventral fournit des marqueurs de sous-espèces chez la Gélinothe des bois (BAUER, 1960). Elle est composée chez chaque individu d'une (parfois deux et exceptionnellement trois) sélection de plusieurs qualités de pigments du système de couleurs de Ridgway (RIDGWAY, 1912) : *pale olive buff* (beige pâle), *olive buff* (beige plus foncé), *pale smoke gray* (gris fumée pâle), *smoke gray* (gris fumée), *light grayish olive* (gris olive clair) et *deep grayish olive* (gris olive foncé) ; parfois, une couleur intermédiaire entre ces tons peut également être observée. Les parties inférieures des spécimens les plus clairs sont colorées de façon assez homogène en *pale olive buff* (beige pâle), qui est un ton blanchâtre presque pur baigné d'un peu de beige. Les spécimens les plus foncés ont au moins certaines parties teintées de *smoke gray* (gris fumée) (leur ventre apparaît donc assez gris) ou au moins partiellement de tons dégradés d'olive. Comme pour la moucheture, il existe un dimorphisme sexuel pour ce trait, de sorte que les mâles et les femelles ont besoin d'analyses statistiques séparées.

La Figure 6a compare les couleurs de 78 mâles de *T. b. rhenana* et la Figure 6c de 100 mâles de *T. b. styriaca*. La grande majorité des mâles issus

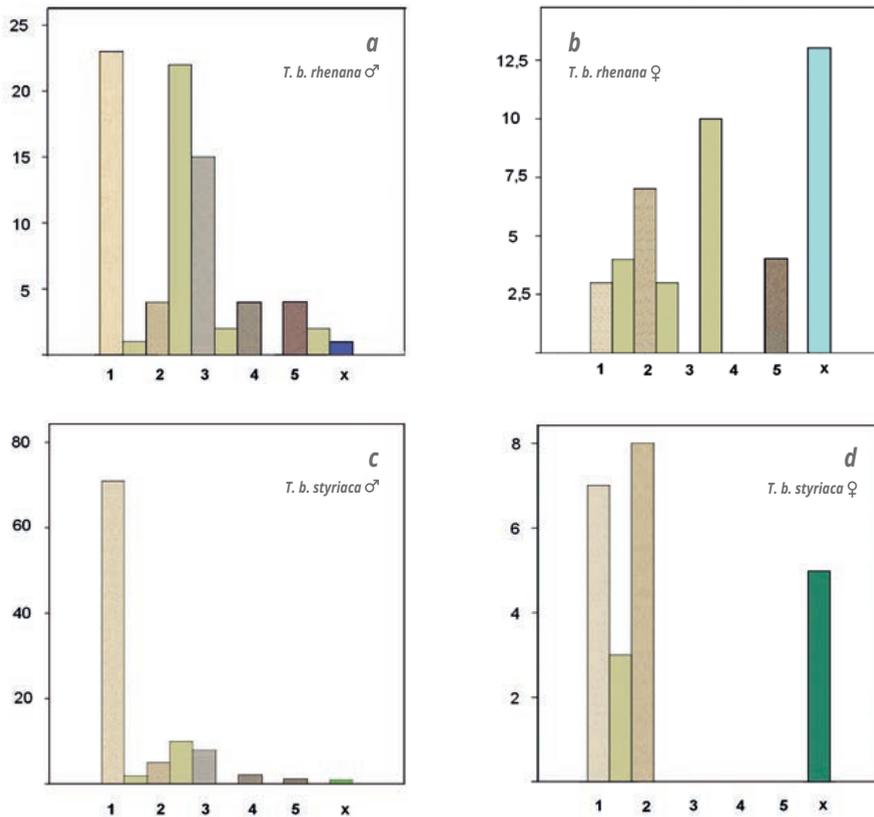


FIGURE 6 | Couleurs de fond du plumage du bas de la poitrine et du ventre. Les chiffres indiquent les nombres de spécimens. 6a Mâles et 6b femelles de *T. b. rhenana* d'Allemagne et de Belgique. 6c Mâles et 6d femelles de *T. b. styriaca* des Alpes. Les numéros sous les colonnes indiquent les différentes couleurs, suivant la définition des couleurs du catalogue des pigments animaux de Robert Ridgway (RIDGWAY, 1912), comme suit : 1 beige olive pâle, 2 beige olive, 3 gris fumée pâle, 4 gris fumée, 5 gris olive clair. Les pigments représentant des tons intermédiaires sont notés par des scores intermédiaires. Les colonnes représentant les couleurs Ridgway sont teintées dans un dégradé correspondant à peu près à ces teintes, même si la précision des couleurs ne peut être assurée pour des raisons techniques ; les pigments intermédiaires ne sont pas donnés dans les teintes naturelles. Les colonnes « x » sont des groupes résiduels hétérogènes, chacun comprenant de nombreuses variantes rares, parfois observées chez un seul individu et donc trop rares pour justifier un morphotype supplémentaire ; les compositions de ces variantes ne sont pas identiques parmi les quatre populations, c'est pourquoi les quatre colonnes « x » sont colorées dans des couleurs différentes dans chaque cas / Background colours of the lower breast and the belly plumages. The numerals denote the numbers of specimens. 6a Males and 6b females of *T. b. rhenana* from Germany and Belgium. 6c Males and 6d females of *T. b. styriaca* from the Alps. The numbers under the columns denote the various colours, following the definition of avian standard colours in the catalogue of animal pigments by Robert Ridgway (RIDGWAY, 1912), as follows: 1 pale olive buff, 2 olive buff, 3 pale smoke gray, 4 smoke gray, 5 light grayish olive. Pigments representing intermediate tones are recognized by intermediate number scores, and they intercalate the main categories. The columns representing the Ridgway colours are stained in a shading roughly matching these colour tones, even though colour identity cannot be ensured for technical reasons; intermediate pigments are not given in natural colour tones. The columns "x" are heterogeneous residual groupings, each embracing many rare variants, sometimes observed in but single hazel grouse, and therefore too sporadic to justify for them an additional morphotype; the compositions of these rare variants, and their identities, are non-identical among the four populations, wherefore the four x-columns are stained in different colours in every case.

des Alpes ont une couleur de fond ventrale *pale olive buff* (beige pâle), qui en combinaison avec les taches foncées (voir ci-dessus) crée l'impression d'un ventre assez voyant et très contrasté. Les coqs de *T. b. rhenana* ont aussi souvent des parties inférieures *pale olive buff* (beige pâle), mais beaucoup ont plutôt un ton intermédiaire entre ce ton et *pale smoke gray* (gris fumée pâle) ou sont entièrement *smoke gray* (gris fumée). Un certain nombre ont le ventre encore plus foncé, influencé par des couleurs olive, qui par contraste sont presque absentes chez *T. b. styriaca* (tout comme les tons gris). *T. b. rhenana* présente donc une variabilité de couleur de loin supérieure et une tendance à présenter des parties inférieures nettement plus sombres, teintées de tons gris ou olive, ou des deux.

Les femelles se distinguent, chez les deux sous-espèces, par des parties inférieures nettement plus sombres et moins brillantes que les mâles (Figures 6b et 6d). Elles ont également beaucoup plus de variantes de couleurs rares (colonne 6 de la Figure 6) que les mâles, des couleurs trop rares pour justifier la définition d'un groupe de couleurs à part entière pour chacune d'entre elles dans nos statistiques ; celles-ci ont, par conséquent, été rassemblées dans un groupe hétérogène de motifs résiduels. Il faut noter que ce groupe de variants déviants est différent entre *T. b. rhenana* et *T. b. styriaca* (et aussi entre les mâles et les femelles de la même sous-espèce), ce qui est indiqué sur la Figure 6 en présentant les colonnes 6 dans une couleur différente pour chaque cohorte. La tendance des différences subsppécifiques chez les mâles se retrouve également chez les femelles, dans la mesure où les poules de *T. b. rhenana* présentent plus fréquemment des parties inférieures teintées de gris et de couleurs olive, plus encore que de couleurs claires (comme le *pale olive buff* (beige pâle)), mais les femelles de *T. b. styriaca* ont la poitrine et le ventre beaucoup plus clairs et lumineux, même si chez elles, la couleur *pale olive buff* (beige foncé) plus foncée est plus fréquente que le *pale olive buff* (beige pâle) plus clair, comme c'est plutôt le cas chez les mâles de cette même sous-espèce.

Le dimorphisme sexuel dans la pigmentation ventrale peut éventuellement être interprété dans le sens où les femelles ont des couleurs plus cryptiques pour le camouflage, ce qui les rendrait moins facilement visibles par exemple lorsqu'elles couvent sur les nids, qui sont construits en milieu forestier au sol et bien exposés aux prédateurs. Il n'existe cependant aucune donnée validant cette interprétation. Contrairement à ce camouflage, les parties inférieures des mâles, plus brillantes, seraient plus facilement visibles et auraient peut-être aussi une fonction de signal dans les parades sexuelles. Une fois encore, il n'existe pas de preuve empirique de cette hypothèse.

Malheureusement, ni les quelques oiseaux issus des Vosges, ni même l'échantillon plus important du Jura, ne peuvent être comparés statistiquement pour leurs couleurs ventrales, car les effectifs disponibles pour chaque sexe sont tout à fait insuffisants pour tester un tel caractère polymorphe, ne comportant pas moins de 10 variables (y compris les stades de couleur intermédiaires). Par conséquent, les échantillons des Vosges et du Jura ne peuvent pas être assignés à l'une des deux sous-espèces sur la base de la couleur de fond des parties ventrales.

Étendue de la couverture du plumage des tarses

Le tarse de la Gélinotte des bois est plus ou moins recouvert de plumes protectrices (Figure 7). Ces « culottes de plumes » sont particulièrement bien développées chez les populations nordiques de Scandinavie et du nord de la Russie (sous-espèce *T. b. griseonota*), où les plumes couvrent l'ensemble des membres, protégeant aussi complètement les doigts. En Europe centrale, les différences sont beaucoup moins prononcées. Cependant, les plumes du tarse des 107 spécimens de *T. b. rhenana* sont moins développées, couvrant 79,1 % de la longueur tarsale, en comparaison de celui des 79 spécimens de *T. b. styriaca* des Alpes, dont les plumes couvrent 82,5 % de la longueur

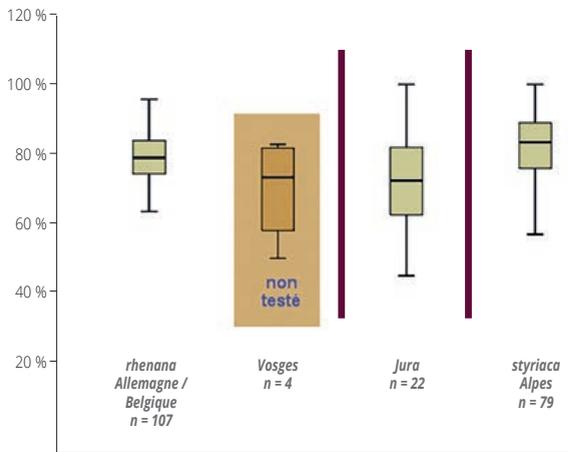


FIGURE 7 | Extension du plumage des culottes des plumes tarsales dans quatre populations de Gélinotte des bois. L'ordonnée indique le pourcentage du tarse couvert de plumes. Le champ de couleur ocre pour la colonne vosgienne indique que cet échantillon était statistiquement insignifiant ; la différence significative entre *T. b. rhenana* et le groupe *T. b. styriaca* (des Alpes et du Jura) (indiquée par les barres rouges verticales) ne concerne pas les données issues de la population vosgienne / Extension of tarsal feathering in four population groups of hazel grouse. The ordinate indicates the percentage of the tarsus covered by feathers. The shaded colour field for the Vosges cohort field denotes that the small sample from Vosges was insufficient for statistics, and thus the vertical red bar indicating the significant differentiation of the *rhenana*-group from the Jura and Alpine *styriaca* populations does not also refer to the data provided in the column for the Vosges population.

tarsale (t-test, $p = 0,018$). Cette différence pourrait indiquer une meilleure isolation thermique chez la sous-espèce de haute altitude des Alpes, qui est exposée à des températures hivernales plus basses.

En données brutes, parmi les 107 *rhenana* issus d'Allemagne et de Belgique, les plumes couvrent le tarse sur une distance légèrement plus longue (79,1 %) que dans l'échantillon minuscule de quatre individus des Vosges (69,8 %), mais cet échantillon est insignifiant statistiquement et, de toute façon, la différence numérique n'est que très légère. Les quelques données issues des Vosges coïncident cependant parfaitement avec la valeur de 71,2 % obtenue pour la population du Jura ($n = 22$). Ce groupe du Jura diffère significativement de la sous-espèce de haute altitude *T. b. styriaca* ($n = 79$; t-test, $p < 0,0001$), dont les 82,5 % présentent le plumage des pattes le plus étendu de tous les groupes d'Europe centrale, et de *T. b. rhenana* (t-test, $p = 0,003$). Cependant, même chez la sous-espèce alpine, le plumage

des pattes est beaucoup plus restreint que chez la Gélinotte des bois scandinave (données non montrées), où ces plumes dépassent la longueur de la patte (> 100 %), même un peu au-delà de l'extrémité des doigts.

Le caractère emplumé des tarsi a été interprété comme étant une adaptation aux hivers froids chez une espèce cousine de la Gélinotte des bois, la Gélinotte huppée *Bonasa umbellus*. En effet, sa présence et la variation de sa couverture parmi les diverses sous-espèces de ce parent néarctique de notre espèce sont corrélées au climat hivernal dominant (UTTAL, 1941) ; il est fort possible qu'il en soit de même chez la Gélinotte des bois, bien que les données en faveur de cette hypothèse soient manquantes. Au moins, les plumes longues et très épaisses présentes sur les pattes (et même les doigts) de la Gélinotte des bois nordique *T. b. griseonota* de Scandinavie et d'autres populations de la zone boréale, et la couverture de plumes légèrement plus longue chez

T. b. styriaca (présente dans les Alpes) que chez les populations des plaines et des basses collines d'Europe centrale, sont également compatibles avec cette interprétation. Dans ce contexte, on observe que la sous-espèce *rhenana*, qui occupe la zone de climat océanique et atlantique la plus douce de toutes les Gélinittes des bois, a le plumage tarsien le moins développé, indiquant probablement une adaptation thermophile. Si les petits échantillons sont informatifs, *T. b. rhenana* des Vosges et du Jura, plus méridionale, pourrait avoir les culottes les plus courtes de notre échantillon et peut-être même de toutes les Gélinittes des bois du monde.

Affectation taxonomique d'échantillons régionaux du nord-est de la France

En guise d'analyse récapitulative des diverses comparaisons de caractères uniques, une analyse de la fonction discriminante a été réalisée afin de déterminer les possibilités d'identifier correctement les individus provenant des Vosges. Pour cette analyse, la longueur et la hauteur du bec ont été incluses en plus de la longueur alaire, la couverture du plumage des tarses et les différents aspects de la coloration du plumage ventral. L'analyse discriminante a permis de différencier 89,7 % des douze oiseaux des Vosges de ceux provenant du Jura ($n = 27$) et une fraction similaire de 85,1 % de ceux provenant des Alpes ($n = 102$), mais seulement 71,4 % des *T. b. rhenana* allemandes et belges. La différenciation de la population du Jura ($n = 27$) par rapport à *T. b. styriaca* issue des Alpes ($n = 102$) est faible, avec seulement 76,0 % d'individus correctement identifiés.

L'analyse en composantes principales confirme également cette affiliation et permet de visualiser graphiquement l'adhésion des spécimens vosgiens au nuage de données multivarié de *T. b. rhenana* (Figure 2). Cette analyse démontre que les oiseaux vosgiens se regroupent bien au milieu de *T. b. rhenana*, plutôt que d'adopter une position périphérique se rapprochant de *T. b. styriaca* (Figure 2).

Par conséquent, les statistiques de diagnostic confirment une frontière de différenciation entre les Vosges et le Jura (Suisse), avec le groupe *rhenana* au nord et le groupe *styriaca* au sud-est, ce qui est également démontré par tous les tests t et u univariés, dans la mesure où ceux-ci étaient possibles. Il convient d'ajouter que chaque sous-espèce de Gélinitte des bois n'est pas entièrement homogène, mais que certains traits, tels que la pigmentation du plumage, suggèrent une structure supplémentaire, microgéographique, infra-subspécifique, avec des groupes spatiaux locaux de certains phénotypes. Plusieurs de ces lignées locales doivent être échantillonnées, en nombre suffisant de spécimens, avant que le phénotype des populations macrogéographiques (sous-espèces) n'apparaisse clairement. Pour cette raison, quelques Gélinittes des bois en provenance d'une localité ne sont guère suffisantes pour une inférence taxonomique, et de petits échantillons locaux peuvent toujours révéler une certaine possibilité de les différencier entre eux dans les statistiques discriminantes, comme dans notre cas l'échantillon vosgien par rapport au reste de la sous-espèce *rhenana* ; cependant, cette possibilité de diagnostiquer de tels ensembles locaux tombe bien en dessous du seuil de 75 % des critères de sous-espèces taxonomiques (voir ci-dessous). *T. b. rhenana* est une sous-espèce particulièrement variable (au moins dans la pigmentation) et il est possible que les couleurs de son plumage puissent permettre une faible distinction entre plusieurs sous-populations. Cependant, celles-ci ne peuvent être vérifiées statistiquement que si l'on dispose de suffisamment de spécimens provenant de nombreux sites locaux. Il est possible qu'un tel groupe comprenne les Ardennes belges et peut-être la Rhénanie-Palatinat d'Allemagne (ou même les Vosges du Nord ?), avec beaucoup de Gélinittes des bois de couleur rougeâtre particulièrement intense, tandis que le groupe de l'Eifel et du Westerwald et aussi des Vosges (plus au sud ?) peut abriter moins de spécimens aux pigments rouges intenses ; au moins ceux des Vosges du sud semblent présenter plus de taches ventrales davantage contrastées.

Cependant, pour vérifier une variation spatiale aussi subtile, il faudrait beaucoup plus de spécimens que ceux qui sont disponibles. Contrairement à la Gélinotte des bois de l'ouest, *T. b. styriaca* est assez homogène morphologiquement dans toute l'aire de répartition alpine, à l'exception probable des Alpes les plus occidentales en France (voir discussion).

DISCUSSION

Une révision taxonomique des populations françaises de Gélinotte des bois est limitée par la grave pénurie de spécimens disponibles dans les musées d'histoire naturelle. Bien que 25 musées aient été consultés dans sept pays, dont cinq en France, les Gélinottes des bois de France se sont avérées être sérieusement sous-représentées par rapport aux Gélinottes des pays voisins. Compte tenu de la rareté des matériaux dans les collections françaises, de leur documentation généralement incomplète et de leur état de conservation parfois médiocre, une telle révision ne serait pas du tout possible sans les collections issues des pays étrangers. Entre la fin du 19^e et le milieu du 20^e siècle, lorsque les études sur la variation géographique des oiseaux de musées ont commencé à se développer et que la plupart des musées ont constitué de grandes séries de collections d'oiseaux à cette fin, la Gélinotte des bois était encore commune dans de nombreuses régions de France, y compris dans les Vosges, comme elle l'avait été ailleurs. Cependant, il semble que les musées scientifiques français aient eu moins d'intérêt que les autres pays à les collecter en nombre suffisant et à les conserver avec des données d'origine appropriées. Ce manque de matériel de recherche peut expliquer pourquoi les zoologistes français n'ont jamais publié sur la systématique et la zoogéographie de la Gélinotte des bois dans leur pays, même si la présence de deux sous-espèces et de leur ceinture hybride présumée représente un cas scientifiquement intéressant. C'est aussi la raison pour laquelle les sous-espèces n'ont

jamais été prises en compte par les protecteurs de la nature français et que *T. b. rhenana* est en voie de disparition sans susciter de l'intérêt. Heureusement, des spécimens provenant de France sont arrivés dans les collections de musées d'Angleterre, d'Allemagne, de Suisse et des Pays-Bas, permettant au moins une révision approximative, bien qu'incomplète, également pour la France. Les collections riches et bien préservées issues du Jura suisse, et conservées en Suisse, pourraient être directement pertinentes pour comprendre également la population du Jura français.

Validité des sous-espèces

Cette étude confirme l'existence d'une différenciation subspécifique entre *T. b. rhenana* et *T. b. styriaca*, en accord avec ce qui a été constaté précédemment par divers auteurs (revue en profondeur par SCHREIBER, 2018 ; 2019). Le concept de sous-espèce a été établi en zoologie par le biais de l'ornithologie ; en effet, les taxonomistes qui travaillaient sur les oiseaux ont été les premiers à accepter et à introduire la notion de sous-espèces géographiques à la fin du 19^e siècle. Dans les décennies qui ont suivi, tous les oiseaux ont été progressivement étudiés pour déterminer la microtaxonomie et au milieu du 20^e siècle, il est apparu qu'une limite commode de différenciation phénotypique des sous-espèces était la « règle des 75 % » (AMADON, 1949 ; PATTEN, 2015). Selon cette convention, une sous-espèce A est reconnue taxonomiquement si, et seulement si, 75 % des individus de ce groupe se situent en dehors du domaine de variation du groupe B pour le caractère ou l'ensemble de caractères considérés ; la reconnaissance taxonomique de la sous-espèce B nécessite de satisfaire au critère inverse, c'est-à-dire 75 % de ses individus en dehors de la variation du groupe A. Cette règle largement appliquée exige que trois spécimens sur quatre soient identifiables par des caractères héréditaires suffisamment différents pour justifier une reconnaissance taxonomique. Notre diagnostic empirique de 87 % de tous les individus pouvant être rattachés soit à *T. b. rhenana* soit à *T. b. styriaca* dépasse ce seuil. En fait, *T. b. rhenana* et *T. b. sty-*

riaca sont différenciables bien au-delà de 87 % car notre comparaison a dû occulter (voir plus haut) les couleurs du plumage dorsal, bien que celles-ci contribuent au diagnostic des sous-espèces. Cependant, la pigmentation dorsale forme un ensemble de caractères très complexe et variable, et à ce jour, aucune méthode statistique n'est disponible pour évaluer quantitativement cette complexité et cette variabilité. Les plumes dorsales sont barrées horizontalement de nombreuses fines bandes teintées d'environ une demi-douzaine de qualités pigmentaires de brun, de gris et d'olive, et la présence de certains ou de plusieurs de ces tons chez un même individu, ainsi que la largeur de chacune de ces bandes dans une plume, sont très variables. Il en résulte un nombre impressionnant de combinaisons phénotypiques et il est rare que deux individus de Gélinottes des bois soient identiques dans tous ces détails de couleur. Cette variation complexe est observée au niveau des individus d'une population locale, comme variabilité microgéographique de différents groupes locaux au sein des sous-espèces, et à l'échelle macrogéographique en tant que sous-espèces. Jusqu'à présent, il n'a pas été possible de traiter statistiquement ce complexe de caractères de manière satisfaisante et de démêler les niveaux de variabilité spatiale qui y contribuent. Néanmoins, *T. b. rhenana* et *T. b. styriaca* diffèrent dans la coloration dorsale, au-delà de la variation de ce complexe de caractères propres à chaque sous-espèce. L'ancienne affirmation selon laquelle *T. b. rhenana* serait « rouge-brun », déjà signalée dans la première mention de cette sous-espèce (KLEINSCHMIDT, 1917 ; pour plus de détails, voir SCHREIBER, 2018), a une certaine justification, si elle est interprétée comme une caractérisation grossière du phénotype global, plutôt qu'une description des détails, qui sont très variés. Contrairement à l'aspect général de *T. b. rhenana* fréquemment brun rougeâtre, *T. b. styriaca* présente typiquement un plumage dorsal brun foncé (grisâtre) dépourvu de pigments rougeâtres. Le chevauchement entre les deux sous-espèces est difficile à quantifier en raison de la multiplicité des phénotypes et il est actuellement impossible d'indiquer dans quelle mesure la

distinction morphologique de *T. b. rhenana* et *T. b. styriaca* augmenterait si l'on pouvait également inclure la pigmentation dorsale dans la comparaison ; néanmoins, on peut s'attendre à ce que cette valeur s'élèverait bien au-dessus de 90 %.

Il est également intéressant de noter que ces sous-espèces sont différenciées par de multiples complexes de caractères répartis sur la plupart des parties du corps. Certaines de ces différences sont assez complexes en elles-mêmes, comme les couleurs du plumage ou plusieurs qualités de pigments, les taches, le contraste des ornements des plumes, ainsi que la largeur et les couleurs de nombreuses bandes transversales des plumes ; l'expérience acquise dans le cadre de la héréditaire de la reproduction mendélienne de caractères similaires chez les espèces d'oiseaux domestiques d'ornement et de basse-cour suggère qu'un nombre assez élevé de gènes pourrait être à l'origine de ces seules différences de plumage. Par conséquent, et parce que les organes différenciés représentent divers systèmes fonctionnels, les sous-espèces ont une base assez large. Cette conclusion est en accord avec les études de la morphologie de la Gélinotte des bois publiées précédemment (revues en détail par SCHREIBER, 2018 ; 2019).

Dimorphisme sexuel

La présente découverte de différents degrés de dimorphisme sexuel dans le plumage ventral est potentiellement du plus grand intérêt pour les biologistes travaillant sur les tétraonidés, bien au-delà de l'intérêt des spécialistes pour la Gélinotte des bois uniquement. Il est important de noter que notre hypothèse selon laquelle une telle différenciation indique des systèmes d'accouplement social géographiquement différents chez la Gélinotte des bois (différant par le degré de monogamie par rapport à d'autres types de choix d'accouplement) nécessite une attention supplémentaire et une confirmation. Nous avons l'intention d'évaluer les données supplémentaires issues des musées en notre possession concernant la morphologie d'autres

sous-espèces (d'Europe orientale et septentrionale, de Russie et d'Extrême-Orient), afin de vérifier si des différences régionales de dimorphisme sexuel peuvent également être observées ailleurs. Nous préférons reporter une discussion plus poussée de ce phénomène jusqu'à ce qu'une telle analyse approfondie ait été effectuée. Un délai semble également justifié parce que la relation entre la polyandrie (et éventuellement ses différents degrés ?) et le dimorphisme sexuel morphologique n'est pas bien connue chez les oiseaux en général, la polyandrie étant plutôt rare parmi ceux-ci. Mais c'est un degré de polyandrie, plutôt que de monogamie pure, qui a été discuté à propos de la Gélinothe des bois (SWENSON & BOAG, 1993 ; BERGMANN *et al.*, 1996) et ses conséquences sur l'évolution morphologique restent mal comprises en général. Des données supplémentaires sont nécessaires à ce sujet avant de pouvoir tirer des conclusions.

Trois populations morphologiquement différenciées en France

La présente étude morphologique, basée sur des peaux de musée, révèle trois groupes de phénotypes de Gélinothes des bois dans le nord-est de la France, c'est-à-dire dans les Alpes, le Jura et les Vosges. La population vosgienne ne peut être séparée morphologiquement des populations classées comme sous-espèce *T. b. rhenana* des régions adjacentes en Allemagne, au Luxembourg et en Belgique. Notre échantillon issu de la grande région des Vosges est encore limité et est insuffisant pour réaliser plusieurs tests statistiques, en particulier pour tester les caractères sexuellement dimorphiques qui ne peuvent être comparés qu'après avoir subdivisé l'échantillon en sous-échantillons de mâles et de femelles. Néanmoins, la conclusion générale que la Gélinothe des bois des Vosges coïncide morphologiquement avec *T. b. rhenana* est évidente. Nos spécimens sont spatialement répartis sur toute la longueur nord-sud des Vosges (environ 200 km) et pourtant aucune sous-structure génétique interne n'est évidente d'après la morphologie.

En ce qui concerne la population issue du Jura, notre matériel d'étude provient principalement de la partie suisse de ce massif, c'est pourquoi la Gélinothe des bois occupant le Jura français devra faire l'objet d'une analyse séparée à l'avenir, lorsque davantage de matériel aura été trouvé. Les spécimens actuels indiquent une frontière morphologique entre les Vosges et le Jura (suisse), comme cela avait déjà été observé auparavant (BAUER, 1960 ; GLUTZ *et al.*, 1973 ; SCHREIBER, 2019). La carte de répartition de BAUER (1960) laissait entendre que le Jura était une zone de mélange, avec un apport génétique des deux sous-espèces. SCHREIBER (2019) accepte ce principe et propose également un statut hybride pour la Gélinothe des bois du Jura, non seulement en raison de la morphologie plutôt intermédiaire dans le Jura, mais aussi en raison de la variance des données biométriques de cette population, souvent élevée ; cette conclusion semble également compatible avec les données ADN-microsatellites qui montrent une hétérozygotie élevée dans le Jura et dans les populations nord-alpines adjacentes (RÓZSA, 2011 ; RÓZSA *et al.*, 2016). L'analyse actuelle, basée sur un plus grand nombre de caractères, confirme ces interprétations précédentes. Puisque la nomenclature zoologique ne permet pas de distinguer les zones étroites de contact et d'hybridation des populations comme un taxon distinct avec un nom propre, toute affiliation taxonomique doit référer une telle population de contact à l'une ou l'autre des sous-espèces contributrices. Dans l'ensemble, le phénotype propre au Jura semble ressembler un peu plus à *T. b. styriaca* qu'à *T. b. rhenana*, ce qui correspond au jugement taxonomique de BAUER (1960) et de GLUTZ *et al.* (1973), qui avaient associé la souche du Jura à *T. b. styriaca*. La présente étude va dans ce sens en général, mais cette nomenclature ne doit pas occulter le fait biologique intéressant d'un chaînon intermédiaire dans le Jura, qui ne correspond certainement pas à l'ensemble de la population alpine.

Cette interprétation semble impliquer que *T. b. rhenana* et *T. b. styriaca* ont évolué pendant un certain temps en vicariance, c'est-à-dire dans un isolement allopatrique (séparé l'un de l'autre),

avant de se rencontrer et de s'hybrider dans le Jura par la suite. Il est clair que des échantillons supplémentaires du Jura français seraient intéressants pour localiser plus précisément ce contact génétique inféré entre populations.

T. b. styriaca est morphologiquement uniforme sur de grandes parties des Alpes et des Carpates et pourrait être la sous-espèce géographique la moins différenciée de Gélinotte des bois (avec la nordique *T. b. griseonota* de Scandinavie). Les seules exceptions à cette règle d'uniformité générale transalpine ont été fournies par les quelques spécimens issus des Alpes françaises analysés dans la présente étude. Tout en correspondant à *T. b. styriaca*, les cinq seules peaux de musée que nous avons trouvées en provenance des Alpes les plus occidentales de France (Savoie, Chartreuse) divergent de la plupart des Gélinottes des bois présentes ailleurs dans l'aire de répartition alpine, par une tendance à présenter des taches plus grandes et de forme quelque peu irrégulière dans le plumage ventral, ce qui rend les parties inférieures assez ternes, moins brillantes et contrastées que ce qui est typiquement noté ailleurs dans les Alpes. La rareté du matériel de musée provenant des Alpes françaises empêche une analyse plus approfondie car la grande majorité de nos *T. b. styriaca* sont originaires de Suisse et d'Autriche. Il est plausible que la population, du moins dans certaines parties des Alpes françaises, ait subi une introgression génétique soit à partir du Jura, soit à partir des populations historiques éteintes des plaines et collines du centre-sud de la France. Des documents historiques et des trophées et spécimens de chasse épars conservés dans les musées régionaux du sud-ouest de la France indiquent la présence ancienne de la Gélinotte des bois dans les Pyrénées françaises (et espagnoles), les piémonts pyrénéens, le Massif central et dans certaines régions des plaines du centre-nord, au moins jusqu'aux premières (et parfois même aux dernières) décennies du 20^e siècle, de sorte qu'à l'origine, la Gélinotte des bois occupait des territoires beaucoup plus vastes dans presque toute la France (du moins en dehors de la zone climatique méditerranéenne). Cependant, il y a

très peu de spécimens de ces populations du centre et du sud de la France exterminées depuis longtemps dans les collections de musées (et aucun dans les grandes collections de recherche consultées pour cette étude) et l'auteur n'en a vu aucun lui-même. SCHREIBER (2018) avait émis l'hypothèse que ces parties extra-alpines plus occidentales du sud de la France pouvaient avoir été peuplées par des populations équivalentes ou similaires à *T. b. rhenana*, mais cette spéculation ne peut être vérifiée pour le moment par manque d'échantillons. En tout cas, *T. b. styriaca* est partout confiné aux hautes chaînes de montagnes. Par conséquent, il est fort probable que les populations historiques de la vallée du Rhône et de ses environs ressemblaient davantage à la sous-espèce de plaines qu'au phénotype alpin d'altitude, avec son affinité écologique pour les forêts riches en conifères. En tout cas, *T. b. styriaca* présente dans les Alpes françaises les plus occidentales a probablement toujours occupé la limite occidentale de l'aire de répartition de cette sous-espèce. Elle a vécu historiquement à côté de populations de plaines et aura reçu un certain flux génétique de celles-ci. Il est même possible que la population de l'extrême nord-ouest des Alpes soit très similaire, voire identique, à la souche jurassienne ; notre matériel est insuffisant pour entrer dans les détails dans ce contexte. Même dans ce cas, il s'agirait de *T. b. styriaca*, mais avec une différenciation mineure par rapport aux populations des Alpes centrales et orientales.

Aspects de conservation

L'état de conservation des deux sous-espèces présentes en France montre des tendances opposées. La *T. b. styriaca* présente dans les Alpes n'est pas considérée comme menacée, avec une estimation récente de la population de 5.000-6.000 couples et même une expansion récente de l'aire de répartition vers le sud dans certaines zones des Alpes françaises méridionales (MONTADERT, 2015 ; 2019). De même, la population du Jura conserve une taille importante, peut-être autour de 1.500-2.000 couples (MONTADERT, 2015), malgré quelques oscillations d'effectifs (MONTADERT

& KLAUS, 2019). Par contre, les quelques Gélinoxes des bois qui survivent dans le sud des Vosges sont d'un intérêt et d'une importance extrême pour la conservation, puisque la taille de leur population a chuté de façon dramatique jusqu'à des nombres très faibles et puisqu'elles semblent être les derniers spécimens survivants de *T. b. rhenana* à l'échelle mondiale. En fait, cette sous-espèce fait partie des taxons d'oiseaux les plus gravement menacés en Europe (HERKENRATH *et al.*, 2017 ; SCHREIBER & MONTADERT, 2019). Les populations existantes qui leur ressemblent le plus sur le plan morphologique sont celles qui vivent dans le massif frontalier de la Bavière et de la République tchèque. Ces dernières sont associées à la sous-espèce est-européenne *T. b. rupestris*, qui ressemble davantage à *T. b. rhenana*, dont elle diffère principalement par la couleur du plumage, qu'à la forme alpine (SCHREIBER, 2019). En ce qui concerne la prévention de l'extinction de taxons entiers, la sous-espèce *rhenana* pourrait facilement constituer la plus haute priorité de la conservation des taxons d'oiseaux en Europe continentale. En l'état actuel, les résolutions rédigées lors du symposium sur la Gélinox des bois à Bad Dürkheim en 2018 (voir SCHREIBER & MONTADERT, 2019) pour favoriser la survie de *T. b. rhenana* ont toute leur pertinence pour la population relique des Vosges et il serait plus que temps que les autorités françaises, jusqu'ici hésitantes, entament sans tarder un travail sérieux de conservation. Cette dernière population est dans un état de conservation extrêmement critique et même les mesures prises immédiatement pourraient s'avérer trop tardives.

Cependant, nos résultats taxonomiques se réfèrent à des spécimens de musées, collectés principalement il y a 80-100 ans, de sorte qu'ils spécifient la situation biologique d'origine, mais ne prennent pas en compte les effets d'un récent projet de réintroduction dans les Vosges : à la toute fin du 20^e siècle, pour tenter de soutenir la population de Gélinoxes des bois en voie de disparition dans les Vosges, les défenseurs de la nature avaient relâché un bon nombre de gélinoxes élevées en captivité (J.-J. Pfeffer *in litt.*, 2020). Il n'existe pas de publication décrivant

ce projet, mais des informations orales peuvent être obtenues auprès de militants ayant une connaissance du projet (J.-J. Pfeffer, *com. pers.*). D'après ces informations, un grand nombre de Gélinoxes des bois, issues d'individus achetés à des éleveurs privés allemands, ont été libérées près de Linthal (département du Haut-Rhin), c'est-à-dire à proximité (15-20 km) de la zone dans laquelle l'espèce survit aujourd'hui. L'affiliation taxonomique exacte des oiseaux libérés reste inconnue, mais ils ne correspondent pas avec certitude à l'indigène *T. b. rhenana*. Selon les ouï-dire, les ancêtres de ces oiseaux étaient probablement originaires de l'est ou du nord-est de l'Europe et pourraient être des hybrides de plus d'une sous-espèce étrangère. Il faut donc envisager la possibilité que la population relique survivante dans les environs de Gérardmer (Département des Vosges) puisse conserver une valeur de conservation assez faible en raison de l'introgression génétique avec la (les) sous-espèce(s) étrangère(s) relâchée(s). Cependant, cette conclusion est difficile à évaluer et elle n'est pas nécessairement correcte : tous les projets de réintroduction de tétraonidés ont abouti à une très forte mortalité des oiseaux libérés, en particulier si des spécimens élevés en captivité avaient été utilisés. La mortalité des Gélinoxes lâchées dans les Vosges était énorme (J.-J. Pfeffer, *com. pers.*) et il est possible que tous les individus aient succombé avant d'avoir pu se reproduire. Il est impossible d'estimer combien d'entre eux ont effectivement survécu et ont pu impliquer des introgressions dans la lignée indigène car les conséquences démographiques et génétiques des lâchers n'ont pas été suivies. Cette situation d'incertitude est regrettable, mais étant donné le statut extrêmement critique des quelques Gélinoxes des bois survivantes dans les Vosges, qui sont peut-être les seules *T. b. rhenana* restant dans le monde, il n'y a pas de temps à perdre et, selon l'auteur, il faut appliquer des mesures de conservation strictes et immédiates pour la population relictuelle des Vosges. Une étude génétique approfondie des individus de cette zone est évidemment nécessaire. Malheureusement, les études de génétique moléculaire publiées

jusqu'au moment sur la Gélinothe des bois ne sont que préliminaires et, jusqu'à présent, elles se sont limitées à des portions extrêmement réduites du génome, généralement un seul locus partiel de l'ADN mitochondrial ; les très rares études menées sur l'ADN nucléaire se réfèrent uniquement à quelques marqueurs microsatellites qui n'ont aucune fonction codante connue en tant qu'information génétique utilisée chez les oiseaux. De plus, la plupart des études menées jusqu'à présent ont été réalisées par des écologistes intéressés par la Gélinothe des bois et sans expérience approfondie de la phylogénétique. Par conséquent, toute étude pertinente visant à résoudre la question d'une éventuelle introgression génétique dans la population relictuelle dans les Vosges de *T. b. rhenana* doit partir pratiquement de zéro. Tout d'abord, il faudrait clarifier le profil génétique de *T. b. rhenana*, en utilisant des échantillons de musées historiques comme seul matériel accessible, et en particulier en utilisant tous les échantillons de musée définis par site dans les Vosges, aussi peu nombreux qu'ils soient. De plus, des profils génétiques seraient nécessaires pour la comparaison de toutes les sous-espèces qui ont pu contribuer à la population captive relâchée dans les Vosges (éventuellement *T. b. rupestris* et *T. b. bonasia*, mais peut-être aussi *T. b. griseonota* ou même le mal caractérisé *T. b. volgensis* ; ces deux dernières sont peu connues et nécessitent d'une meilleure caractérisation). Dans tous les cas, il y a le grave problème méthodologique de la très petite taille des échantillons, puisque seuls des échantillons uniques seront disponibles parmi les quelques survivants dans les Vosges, ce qui implique le risque de distorsion des effets du hasard sur les données du profil génétique polymorphe chez une espèce d'oiseau qui contient une énorme variabilité génétique aux niveaux individuel, local et régional. Ce problème restreint toute étude moléculaire significative aux gènes qui ont un niveau de variabilité approprié par rapport au nombre d'échantillons disponibles, n'étant ni trop variables pour souffrir des effets de la taille de l'échantillon, ni trop monomorphes pour produire des marqueurs. En fait, il s'agit de la précision d'une analyse médico-légale plutôt que d'une analyse taxonomique, avec une approche à la fois large et profonde. La tâche

de répondre à toutes ces exigences est immense et peut-être trop exigeante pour être réalisée de manière réaliste dans un avenir proche. En raison de la très grande variabilité génétique de la Gélinothe des bois, il faut de toute façon analyser de très longues séquences d'ADN pour exclure les distorsions des résultats liées à des locus spécifiques, car les gènes du génome mitochondrial, plus faciles à analyser, sont tellement polymorphes chez notre espèce qu'il faudrait des échantillons de population d'une taille irréaliste pour vérifier statistiquement tout profil génétique. La technique récente du séquençage génomique de l'ensemble de l'ADN nucléaire est peut-être à conseiller dans ce cas. Il faut espérer que les activistes régionaux de l'avifaune, qui influencent les décisions des autorités françaises en charge de la conservation de la nature, reconnaissent la complexité de ce défi scientifique et ne fondent pas les options de gestion sur des études de laboratoire méthodologiquement insuffisantes qui ne sont pas à la hauteur de cette tâche. Même dans le meilleur des scénarios, une analyse génétique suffisamment approfondie nécessite plus de temps qu'il ne reste pour sauver la population en voie de disparition rapide dans le sud des Vosges. C'est pourquoi la recherche et les mesures de conservation doivent être menées en parallèle.

REMERCIEMENTS

Les conservateurs ou les responsables des collections des nombreux musées d'histoire naturelle visités pour cette étude, et mentionnés dans « Matériel et Méthodes », ont permis cette étude en accordant à l'auteur un accès au matériel d'étude dont ils ont la charge. M. Christophe Parrenin, de Sarraltroff (Département Moselle, France), a aimablement fourni des photographies d'une carcasse de Gélinothe des bois trouvée dans les forêts près de Dabo et a épargné à l'auteur une visite des collections des musées de Nancy et de Metz en évaluant leurs spécimens et en fournissant ses notes et ses photos. Dr Jean-Jacques Pfeffer (Linthal, Département Haut-Rhin, France) a aidé à améliorer le style français de cet article.

BIBLIOGRAPHIE

- AMADON, D. (1949): The seventy-five percent rule for subspecies. *Condor* 51 : 250-258 • BARTHEL, P. H., BEZZEL, E., KRÜGER, T. PÄCKERT, M. & STEINHEIMER, F. D. (2018): Artenliste der Vögel Deutschlands 2018: Aktualisierung und Änderungen. Checklist of the birds of Germany 2018: updates and changes. *Vogelwarte* 56 : 205-224 • BAUER, K. 1960. Variabilität und Rassengliederung des Haselhuhnes (*Tetrastes bonasia*) in Mitteleuropa. *Bonner Zoologische Beiträge* 11 : 1-18 • BERGMANN, H.H., KLAUS, S., MÜLLER, F., SCHERZINGER, W., SWENSON, J.E. & WIESNER, J. (1996): *Die Haselhühner*. 4^e édition. Westarp, Magdeburg • DIETZEN, C. & HANDSCHUH, M. (2019): Status und Schutzbedarf des Westlichen Haselhuhns in Deutschland. Pages 123 – 152 in SCHREIBER, A. & MONTADERT, M. (Éds) (2019): *Westliches Haselhuhn. Biologie, Status und Perspektiven einer Erhaltungszucht. La sous-espèce rhenana de la gélinothe des bois. Biologie, statut et perspectives pour un élevage conservatoire*. Pollichia, Neustadt (Weinstrasse) • DRONNEAU, C. (2019): Évolution de la répartition de la gélinothe des bois de l'Ouest dans le nord-est de la France de 1935 à 2017. Pages 73 – 100 in SCHREIBER, A. & MONTADERT, M. (Éds) (2019): *Westliches Haselhuhn. Biologie, Status und Perspektiven einer Erhaltungszucht. La sous-espèce rhenana de la gélinothe des bois. Biologie, statut et perspectives pour un élevage conservatoire*. Pollichia, Neustadt (Weinstrasse) • ECK, S., FIEBIG, J., FIEDLER, W., HEYEN, I., NICOLAI, B., TÖPFER, T., VAN DEN ELZEN, R., WINKLER, R. & WOOG F. (2011): *Measuring Birds – Vögel vermessen*. Deutsche Ornithologen-Gesellschaft, Wilhelmshaven • FELTEN, C. & BASTIAN, M. (2019): Das Westliche Haselhuhn in Luxemburg: Bestand, Gefährdung und Schutz. Pages 115 – 122 in SCHREIBER, A. & MONTADERT, M. (Éds) (2019): *Westliches Haselhuhn. Biologie, Status und Perspektiven einer Erhaltungszucht. La sous-espèce rhenana de la gélinothe des bois. Biologie, statut et perspectives pour un élevage conservatoire*. Pollichia, Neustadt (Weinstrasse) • GLUTZ VON BLOTZHEIM, U., BAUER, K.M. & BEZZEL, E. (1973) (2ème édition 1994): *Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Band 5: Galliformes und Gruiformes*. Akademische Verlagsgesellschaft, Frankfurt am Main • HANDSCHUH, M. (2020): *One-week, ten observers' systematic search for Western hazel grouse Tetrastes bonasia rhenana in the southern Vosges Mountains*. Unpubl. report to the Zoo Landau in der Pfalz • HERKENRATH, P., BAUSCHMANN, G., JOEBGES, M. M. & WEISS, J. (2017): Das Westliche Haselhuhn *Tetrastes bonasia rhenana* – ein vom Aussterben bedrohtes Taxon in Deutschland. *Berichte zum Vogelschutz* 53/54 : 115-120 • KLEINSCHMIDT, O. (1917): *Ornis Germanica. Falco* (Beilage Mai 1917) : 1-10 • KLEINSCHMIDT, O. (1944a) : Weiteres über Haselhühner. *Falco* 40 : 3-4 • KLEINSCHMIDT, O. (1944b) : Weiteres über Haselhühner. *Falco* 40 : 5-8 • KLEINSCHMIDT, O. (1949) : Die Haselhühner der Sowjetunion. *Beiträge taxonomische Forschung* 1 : 101-121 • MONTADERT, M. 2015. Gélinothe des bois, *Bonasa bonasia*. Pages 192-195 in Issa, N. & Muller, Y. (Éds) : *Atlas des oiseaux de France métropolitaine. Volume 1 : des Anatidés aux Alcédés*. Delachaux et Niestlé, Paris • MONTADERT, M. & KLAUS, S. (2019) : Dynamique des populations menacées de gélinothe des bois en Europe de l'ouest. Qu'est ce qui détermine ce déclin ? Pages 3 – 28 in SCHREIBER, A. & MONTADERT, M. (Éds) (2019) : *Westliches Haselhuhn. Biologie, Status und Perspektiven einer Erhaltungszucht. La sous-espèce rhenana de la gélinothe des bois. Biologie, statut et perspectives pour un élevage conservatoire*. Pollichia, Neustadt (Weinstrasse) • NOWAK, C., COCCHIARARO, B., HARMS, V. & THORN, S. (2012) : *Genetische Abgrenzung des letzten sicheren hessischen Haselhuhnbestandes (Bonasa bonasia rhenana) in den Haubergern*. Staatliche Vogelschutzwarte, Frankfurt • PAQUET, J.-Y. & RYELANDT, P. (2019) : Le statut récent de la gélinothe des bois en Belgique : une espèce-fantôme ou un joyau encore à sauver ? Pages 101 – 114 in SCHREIBER, A. & MONTADERT, M. (Éds) (2019) : *Westliches Haselhuhn. Biologie, Status und Perspektiven einer Erhaltungszucht. La sous-espèce rhenana de la gélinothe des bois. Biologie, statut et perspectives pour un élevage conservatoire*. Pollichia, Neustadt (Weinstrasse) • PATTEN, M. (2015) : Subspecies and the philosophy of science. *The Auk* 132 : 481-485 • PFEFFER, J.-J. (2017) : [La sous-espèce rhenana de la gélinothe des bois Bonasa bonasia : un taxon en voie de disparition](#). *Aves* 54 : 67-80 • RIDGWAY, R. (1912) : *Color standards and color nomenclature*. Washington • RÓZSA, J. (2011) : *Genetic diversity and differentiation in hazel grouse (Bonasa bonasia). A comparison between populations at an expanding range in the French Alps and long-term stable populations in northern Sweden*. Université Uppsala, Thèse • RÓZSA, J., STRAND, T., MONTADERT, M., KOZMA, R. & HÖGLUND J. (2016) : Effects of a range expansion on adaptive and neutral genetic diversity in dispersal limited Hazel grouse (*Bonasa bonasia*) in the French Alps. *Conservation Genetics* 17 : 401-412 • SCHREIBER A., WEITZEL T. & E. STRAUSS (1998) : Allozyme variability in black grouse (*Tetrao tetrix*), a tetraonid with lek behaviour. *Journal of Ornithology* 139 : 55-66 • SCHREIBER, A. (2018) : Die Unterart *rhenana* des Haselhuhns *Tetrastes bonasia*: Taxonomie und Schutzbedarf. *Charadrius* 54 : 66-94 • SCHREIBER, A. & MONTADERT, M. (Éds) (2019) : *Westliches Haselhuhn. Biologie, Status und Perspektiven einer Erhaltungszucht. La sous-espèce rhenana de la gélinothe des bois. Biologie,*

statut et perspectives pour un élevage conservatoire. Pollichia, Neustadt (Weinstrasse) • SCHREIBER, A. (2019) : Taxonomie und Evolution des Haselhuhns: die aussterbende Unterart *Tetrastes bonasia rhenana*. Pages 29 – 69 in SCHREIBER, A. & MONTADERT, M. (Éds) (2019) : *Westliches Haselhuhn. Biologie, Status und Perspektiven einer Erhal-*

tungszucht. La sous-espèce rhenana de la gélinotte des bois. Biologie, statut et perspectives pour un élevage conservatoire. Pollichia, Neustadt (Weinstrasse) • SWENSON, J. E. & BOAG, D.A. 1993. Are hazel grouse *Bonasa bonasia* monogamous? *Ibis* 135 : 463-467 • UTTAL, L. J. (1941) : Tarsal feathering of ruffed grouse. *The Auk* 58 : 74-79

SUMMARY

Taxonomic identification of hazel grouse *Tetrastes bonasia* in north-east France

The hazel grouse populations in north-eastern France and adjacent regions are revised taxonomically on the basis of differentiated characters in morphometrics and plumage colouration of the two subspecies *T. b. rhenana* (n = 127) and *T. b. styriaca* (n = 102). In France, *T. b. styriaca* occurs in (parts of?) the Alps and *T. b. rhenana* in the Vosges mountains and their surroundings. Presumably, *T. b. rhenana* had occupied a much larger historical range in the plains and lower hills of north-east France before anthropogenic extermination. In discriminant function analysis both subspecies reveal diagnosability of 87% of their individuals, based on wing length, tarsal feathering, bill morphology, mottling of the ventral plumage, and the background pigmentation of breasts and bellies. This diagnosability, also evident from principal component analysis, is an underestimate, since the dorsal plumage is also differentiated, but remains unamenable to statistical tests due to its character complexity and a high individual and a graded micro- and macrogeographical variation. There is no evidence for internal morphological subdivision within the population in the Vosges (although the material sampled from *T. b. rhenana* in France is so small that a minor micro-geographical structure could have been overlooked). Other than the more variable *T. b. rhenana*, the Alpine *T. b. styriaca* is one of the geographically most uniform subspecies of hazel grouse worldwide. Nevertheless, the very small study sample from the French western Alps deviated from the central and eastern Alpine stocks by certain ventral plumage traits, and this

deviation may indicate a genetic influence by the adjacent (now extinct) lowland populations to the (north)west. The French Alpine population deserves a closer study once more specimens become available, also to see if the morphotype from the Jura is confined to this mountain range or extends into the northwesternmost Alps. The populations from the Jura are intermediate between the two subspecies, and more variable, and thus of presumed hybridogenetic descent from both adjacent stocks. However, their gross phenotype tends to be more similar to *T. b. styriaca* than to *T. b. rhenana*. While the contact zone between both subspecies is located to the south of the Vosges, the study material originated predominantly in the Swiss Jura only, and the underexplored hazel grouse from the Jura in France require deeper study to localize the contact zone more precisely. A caveat of the present taxonomic findings is that they relate to the original situation, evidenced by historical museum specimens; the possible effects of a recent release project of hazel grouse in the Vosges, using birds bred from one or more (not well documented) (north)eastern European subspecies on the taxonomic purity of the autochthonous *T. b. rhenana* cannot be recognised from these museum data. A result of this study of wider scientific interest is the statistical evidence for a regionalized, geographical differentiation of the degree of sexual dimorphism in ventral pigmentation patterns of hens and cocks: Such a sex dimorphism in the portions below the throat is absent from the Alpine subspecies, but significantly displayed by *T. b. rhenana*. This phenomenon deserves further study in additional subspecies elsewhere, in order to understand likely differences in the social mating systems of the hazel grouse subspecies, which are plausibly correlated with a stronger or weaker sex dimorphism of the plumage signals.