



Jukka Jokela est membre de l'état-major de l'Eawag et professeur d'écologie aquatique à l'EPF de Zurich.
Co-auteur : Kirstin Kopp

Penser globalement, agir localement

Les sciences environnementales aquatiques doivent aujourd'hui relever le défi de la restauration des habitats des eaux continentales pour assurer la pérennité des services écosystémiques pour les générations futures. Le rôle des populations locales est alors déterminant puisqu'elles constituent la base du fonctionnement de tout écosystème.

Les milieux aquatiques continentaux sont les écosystèmes les plus fortement menacés de la planète. C'est également le cas en Suisse où les corrections fluviales, l'agriculture intensive et la pollution ont si fortement modifié le caractère des systèmes d'eau douce que l'état naturel n'existe pratiquement plus. Aujourd'hui, le changement climatique et l'augmentation probable des températures moyennes, les pénuries d'eau saisonnières et la multiplication des extrêmes climatiques qui l'accompagnent créent de nouveaux problèmes.

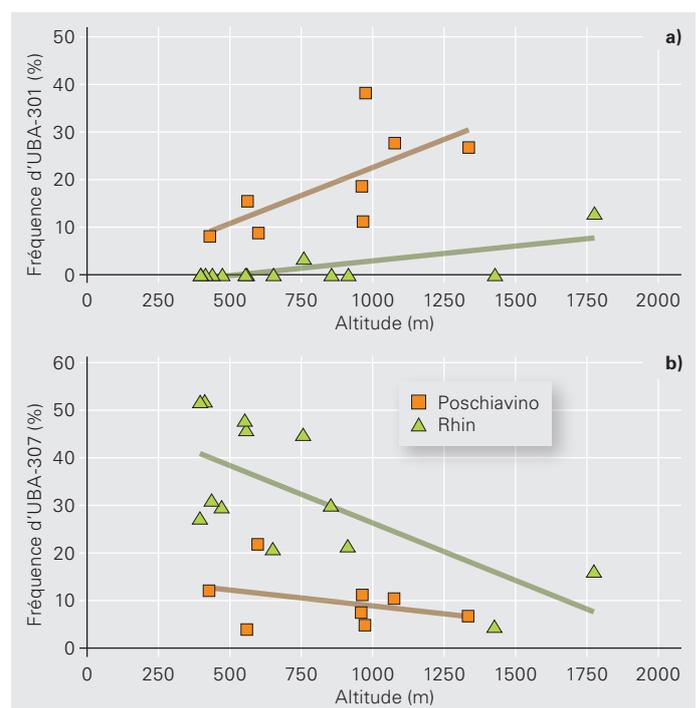
Quand diversité rime avec adaptabilité. Concernant la protection et la valorisation des habitats et paysages aquatiques, l'écologie des eaux se trouve confrontée aux questions suivantes : Quelle est la capacité d'adaptation et de compensation des écosystèmes face aux changements actuels et futurs de l'environnement ? Dans quelle mesure l'effet des renaturations locales peut-il s'étendre aux milieux voisins ? En combien de temps un état quasiment naturel peut-il être atteint après une renaturation ? Comment fixer des priorités d'action étant donné le caractère limité des ressources disponibles ? Pour pouvoir répondre à ces questions, nous devons nous pencher tout particulièrement sur les processus qui se déroulent à l'échelle des populations locales. Elles constituent en effet la base du fonctionnement des écosystèmes, tous les processus importants d'un point de vue écologique et évolutif se déroulant en leur sein. Même si une population est par définition un groupe d'individus capables de se reproduire entre eux, il est souvent difficile de faire la distinction entre deux groupes différents. La génétique écologique livre aujourd'hui des méthodes permettant d'identifier et d'analyser les différences.

La diversité écologique et génétique des populations locales leur permet, dans une certaine limite, de s'adapter aux modifications des conditions environnementales et de compenser les effets des facteurs de stress. Elles participent ainsi à la stabilité du milieu et à la pérennité des services rendus par les écosystèmes. Le maintien de la biodiversité locale doit donc être l'une des missions centrales de la biologie de la conservation d'aujourd'hui. Cette approche s'oppose toutefois au principe selon lequel la protection des écosystèmes consisterait en une conservation sta-

tique du passé. Elle vise au contraire un soutien de la dynamique évolutive, seule garante d'une bonne adaptabilité à des conditions environnementales en mutation.

Des poissons adaptés aux différentes altitudes. Lors de la détermination de la structure génétique des populations de plusieurs groupes d'organismes dulçaquicoles de Suisse, les scientifiques de l'Eawag ont découvert que les populations pouvaient présenter de très grandes différences génétiques même sur de courtes distances. En d'autres termes : La Suisse abrite pour de nombreuses

Fig. 1 : Adaptations locales de la truite de rivière (*Salmo trutta*) à l'altitude dans deux bassins fluviaux suisses. Dans les populations du Rhin et du Poschiavino, la fréquence de la variante génique UBA-301 augmente avec l'altitude (a) tandis que celle de la variante UBA-307 diminue (b).





Le Val Roseg dans les Grisons constitue un espace de vie typique du trichoptère alpin (*Allogamus uncatius*). Les populations occupent aussi bien les milieux permanents que temporaires du cours supérieur des cours d'eau alpins.

espèces clés toute une variété de races locales – une observation surprenante et en partie inédite.

La dérive génétique et la sélection naturelle (cf. glossaire) sont deux mécanismes évolutifs à l'origine de différences génétiques entre les populations. Des adaptations génétiques locales peuvent se surimprimer sur ces effets suite à des variations localisées des conditions environnementales et à des interactions écologiques. Les chercheurs de l'Eawag Irene Keller, Andreas Taverna et Ole Seehausen ont observé un exemple remarquable d'adaptation locale à l'occasion de leurs études sur la truite de rivière (*Salmo trutta*) en Suisse [1]. Ils découvrirent en effet que les populations

vivant aux altitudes les plus élevées possédaient des variantes géniques leur conférant apparemment un avantage pour la vie en altitude et dont les populations de basse altitude étaient dépourvues. Ce phénomène a ensuite pu être observé dans d'autres bassins fluviaux en Suisse. Ces observations semblent indiquer que la truite de rivière s'est adaptée à des paramètres environnementaux évoluant avec l'altitude (Fig. 1).

Cet exemple montre que l'environnement immédiat peut induire des variations génétiques nouvelles de façon localisée. Il est donc primordial que les efforts de renaturation visent également à préserver cette diversité génétique étant donné que celle-ci constitue la matière première à partir de laquelle les adaptations à de nouvelles conditions environnementales vont pouvoir s'effectuer. La différenciation génétique des populations locales devrait également être prise en compte dans les mesures d'alevinage.

Grâce aux techniques de génétique modernes, il est maintenant possible de visualiser cette biodiversité cachée. Nous pouvons supposer que les études menées dans ce domaine sur diverses autres espèces révéleront également l'existence d'adaptations locales du même type. Ces informations devraient servir à améliorer les protocoles de gestion dans les programmes de protection de la nature.

Recolonisation des milieux grâce aux populations locales.

Chaque espèce est constituée d'une multitude de populations locales qui, en contact les unes avec les autres, forment des réseaux dans lesquels des échanges plus ou moins actifs se produisent. Ainsi, les différentes populations de poissons d'un même bassin fluvial ont tendance à appartenir à un même réseau dont les populations d'un autre bassin versant seraient plutôt exclues. Ces réseaux sont appelés métapopulations.

Lisa Shama, Karen Kubow et Chris Robinson de l'Eawag ont étudié les métapopulations du trichoptère alpin *Allogamus uncatius* [2, 3]. Ces trichoptères vivent dans les zones de faible courant des têtes de bassin, alpines, des cours d'eau. L'espèce étudiée

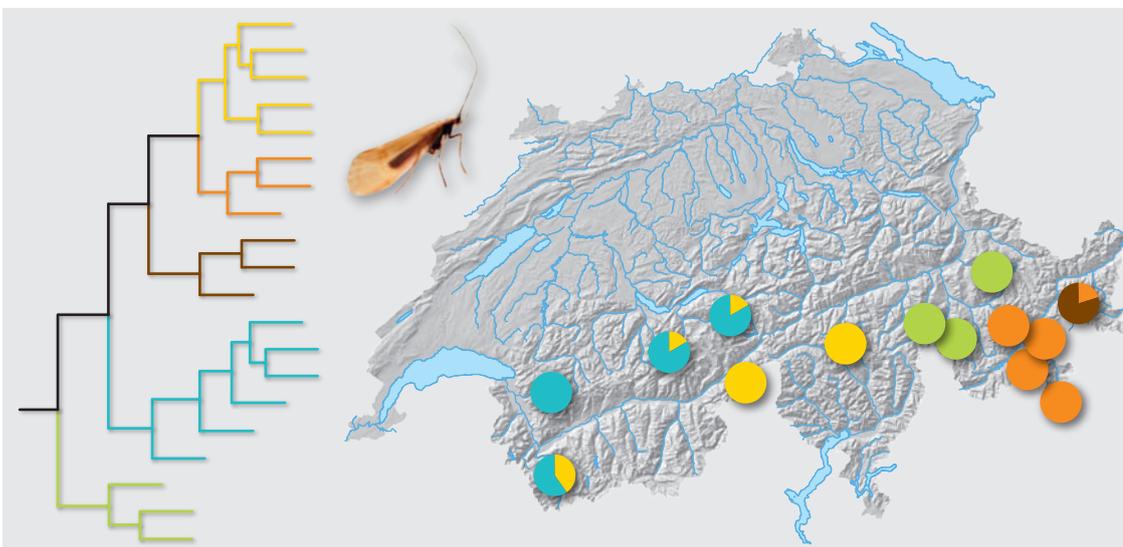


Fig.2: Différenciation génétique du trichoptère alpin (*Allogamus uncatius*) révélée par une séquence génétique à évolution lente. La répartition géographique des cinq groupes suggère qu'après les dernières glaciations, les vallées alpines ont été recolonisées à partir de refuges glaciaires distincts. L'arbre dichotomique indique les relations de parenté génétique entre les populations; les diagrammes en secteurs indiquent la fréquence relative des variantes génétiques rencontrées dans le groupe correspondant.

passé l'hiver sous la forme de larves et traverse plusieurs stades larvaires au cours de la première année jusqu'à l'émergence à l'automne des adultes ailés capables de coloniser activement de nouveaux espaces. Chaque vallée alpine peut ainsi abriter des dizaines de populations plus ou moins isolées dans des zones temporaires ou permanentes du cours des ruisseaux. A partir d'analyses génétiques, l'équipe de scientifiques a étudié l'histoire récente et lointaine de diverses métapopulations venant de différentes vallées grisonnes et valaisannes dans le but de comprendre les effets génétiques de l'été caniculaire de 2003 au cours duquel même des cours d'eau permanents s'assèchent.

L'étude d'une séquence génétique ayant la particularité de s'être très peu modifiée au cours de l'évolution (séquence conservée) a montré que les vallées abritaient cinq groupes d'*Allogamus* nettement distincts. La répartition géographique et les caractéristiques génétiques de ces métapopulations laissent à penser qu'après les dernières glaciations, les vallées ont été recolonisées par des populations isolées venant de différents refuges glaciaires, ce qui aurait conduit à une forte individualité génétique des différentes vallées (Fig. 2).

Pour retracer l'évolution démographique plus récente, les scientifiques ont utilisé ce que l'on appelle des marqueurs génétiques neutres étant donné que, contrairement aux séquences conservées, ils livrent pour ainsi dire une image de plus grande résolution. Cette étude a révélé qu'avant l'été exceptionnel de 2003 les différentes métapopulations avaient connu des échanges génétiques alors que certaines des vallées étudiées étaient espacées de 165 kilomètres.

La sécheresse de 2003 mit fin à cette situation. Les effectifs de nombreuses métapopulations furent décimés et seul un

faible nombre d'individus parvint à survivre. Une telle réduction, massive, de la population induit ce que l'on appelle un goulot d'étranglement génétique : suite à la perte de la plupart des individus, une grande partie de la diversité génétique de la population disparaît. Sous l'effet amplificateur de la dérive génétique, les populations résultant du goulot d'étranglement se distinguent fortement les unes des autres. Les données recueillies par l'équipe de l'Eawag après la canicule de 2003 reflètent parfaitement cette situation. Les différentes métapopulations se distinguaient alors plus fortement entre elles tout en présentant une moindre variabilité génétique en leur sein [3].

Les scientifiques ont ensuite comparé au sein d'une même vallée les populations locales vivant dans les zones permanentes et les zones temporaires du lit du cours d'eau et ont constaté que la sécheresse n'avait pas altéré leur proximité génétique. Cette observation indique qu'après un assèchement qui bien souvent cause leur destruction, les habitats temporaires et leurs populations sont réalimentés par des individus provenant des populations voisines [3]. L'effondrement ponctuel d'une partie des populations locales fait donc partie du cours normal de la dynamique des écosystèmes naturels. Suite aux perturbations d'origine anthropique, ces crises voient cependant leur fréquence et leur gravité souvent s'accroître.

Le maintien de taches d'habitats intacts ne suffit pas. La viabilité d'une métapopulation dépend toutefois de façon décisive de ses populations locales, lesquelles assurent la recolonisation des habitats temporaires ou détruits à l'occasion d'un événement catastrophique. Si ces événements dévastateurs se multiplient suite par exemple au changement climatique, les populations locales sont amenées à faire l'objet d'effondrements plus fréquents et à subir un appauvrissement régulier de leur diversité génétique. Cette érosion conduit à une réduction du potentiel génétique permettant aux populations et donc aux métapopulations de s'adapter aux modifications des conditions environnementales.

La dégénération des populations locales entraîne à plus ou moins longue échéance le collapse de la métapopulation. Des mesures de conservation doivent donc être mises en œuvre dès qu'une disparition et une fragmentation des habitats adaptés aux populations locales se produisent. L'objectif ne doit pas alors consister à protéger un petit nombre d'habitats adéquats mais bien davantage d'assurer le maintien d'un réseau suffisamment étendu d'habitats reliés entre eux puisque seule la présence en nombre et en taille suffisante de populations locales connectées entre elles peut assurer la stabilité et la résistance des métapopulations. Les programmes de conservation doivent donc se concentrer sur les métapopulations saines de certaines espèces clés. Cette stratégie constitue probablement la solution la plus économique permettant de garantir le maintien durable des services rendus par les écosystèmes.

Connecter les populations – une arme à double tranchant. L'intensité des échanges entre populations dépend de la distance et de la perméabilité des barrières éventuelles qui les séparent. Les populations rapprochées et bien connectées échangent

Glossaire

<i>Adaptation locale</i>	Evolution de caractères par sélection naturelle aboutissant à une meilleure capacité de survie et de reproduction dans des conditions environnementales spécifiques (biotiques et abiotiques).
<i>Dérive génétique</i>	Processus causant de façon aléatoire une modification des fréquences alléliques se manifestant principalement dans les petites populations non influencées par la sélection naturelle.
<i>Espèces clés</i>	Espèces ayant une influence particulièrement importante sur leur environnement (comparée à leur biomasse) et jouant un rôle déterminant dans la conservation et la définition des écosystèmes.
<i>Flux génique</i>	Diffusion de gènes d'une population à une autre.
<i>Goulot d'étranglement génétique</i>	Appauvrissement massif de la diversité génétique suite à une forte réduction du nombre d'individus dans une population.
<i>Processus écologiques</i>	Interactions des organismes entre eux et avec leur environnement.
<i>Processus évolutifs</i>	Au sens du processus micro-évolutif : Modifications de la fréquence allélique à l'échelle de la population provoquées par flux génique, dérive génétique, mutation ou sélection naturelle.
<i>Refuges glaciaires</i>	Régions retirées dans lesquelles des espèces autrefois très répandues se sont réfugiées pendant les dernières glaciations.

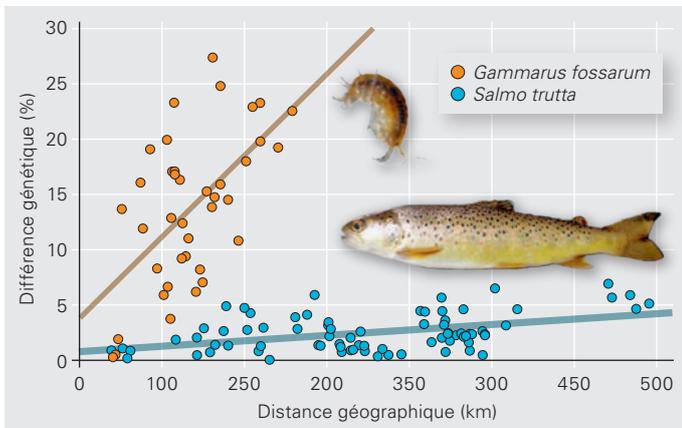


Fig. 3: Relations entre connectivité et différences génétiques locales présentées à titre d'exemple chez la truite de rivière (*Salmo trutta*) et le gammare (*Gammarus fossarum*). Chaque point correspond au couple différence génétique–distance géographique pour une paire de populations. Les différences génétiques sont plus marquées chez le gammare car les échanges de gènes entre ses populations sont moins importants.

davantage d'individus et partagent un flux génique plus important que celles qui sont très éloignées ou séparées par des barrières infranchissables telles que des ouvrages hydrauliques ou des chutes d'eau. Les populations retirées ou inaccessibles peuvent donc présenter une identité génétique très marquée qui peut par exemple comporter des variantes nouvelles et très intéressantes. Lors de la planification des projets de revitalisation fluviale, il sera donc très important de ne pas établir de connexions entre ces populations isolées et les autres. La connexion des populations peut certes soutenir les populations affaiblies par une intensification du flux génique mais elle peut aussi ouvrir grand les portes à la dissémination d'espèces invasives ou de maladies.

La relation entre le degré de connexion des populations et la différenciation génétique est particulièrement bien illustrée par l'étude des populations de la truite de rivière (*Salmo trutta*) et du gammare (*Gammarus fossarum*) dans le bassin rhénan. Les populations de l'animal très mobile qu'est la truite sont fortement connectées entre elles. Elles présentent donc des différences génétiques assez faibles. Une nette corrélation peut toutefois être observée entre distance géographique et différences génétiques. Les échanges génétiques sont donc limités malgré les connexions existantes, ce qui permet à des différences locales entre populations de persister [1]. Chez le gammare nettement moins mobile, la relation entre distance géographique et distance génétique est toutefois beaucoup plus forte [4]. Les populations présentent des différences génétiques très marquées malgré un moindre éloignement, ce qui trahit un flux génique très limité favorable au développement des adaptations locales (Fig. 3).

Ces phénomènes doivent être pris en compte dans la planification des mesures de protection des milieux et des espèces. Ainsi, si l'objectif poursuivi est le maintien de populations vitales de truites et que les effectifs soient soutenus par le biais d'alevinages, l'introduction de poissons peut, selon leur origine,

accroître le flux génique et conduire à une homogénéisation des populations locales. Dans le cas du gammare, l'objectif prioritaire est la conservation des races locales. Il conviendra alors d'empêcher le déplacement actif des populations. Les mesures viseront donc en priorité à consolider la métapopulation régionale par la restauration des habitats. De telles renaturations seront à leur tour profitables aux prédateurs du gammare, les truites de rivière, et rendront éventuellement les alevinages inutiles.

Vers une planification plus précise des restaurations. Dans l'idéal, les projets régionaux de renaturation doivent être conçus de façon à assurer un maintien maximal de la diversité génétique locale. Une telle approche exige toutefois une cartographie préalable de la structure génétique des populations locales. Celle-ci permettrait alors d'identifier les populations à soutenir ou les habitats à restaurer ou à recréer. Il serait ainsi possible d'éviter que des populations isolées présentant des variantes génétiques uniques soient diluées par un flux génique involontaire. De ce point de vue, la renaturation des milieux est un numéro d'équilibre entre valorisation des métapopulations existantes et préservation des différences génétiques entre populations.

Dans les eaux continentales, l'écologie de la restauration se concentre traditionnellement sur le retour à une hétérogénéité naturelle des habitats, la renaturation hydrologique du paysage fluvial et le rétablissement de la connectivité dans les milieux fragmentés. La nouvelle priorité accordée à la valeur des populations locales n'est pas incompatible avec cette conception classique. Elle demande toutefois une plus grande précision dans la planification du lieu et de la nature des interventions. Les objectifs d'une renaturation doivent avoir une justification biologique et se concentrer sur des espèces clés porteuses d'une nouvelle variabilité génétique et jouant un rôle fonctionnel prédominant dans l'écosystème. Cette nouvelle approche exige toutefois aussi de nouvelles compétences de la part des spécialistes chargés des projets. ○○○

- [1] Keller I., Taverna A., Seehausen O. (2011): Evidence of neutral and adaptive genetic divergence between European trout populations sampled along altitudinal gradients. *Molecular Ecology* 20, 1888–1904, doi: 10.1111/j.1365-294X.2011.05067.x.
- [2] Kubow K.B., Robinson C.T., Shama L.N.S., Jokela J. (2010): Spatial scaling in the phylogeography of an alpine caddisfly, *Allogamus uncutus*, within the central European Alps. *Journal of the North American Benthological Society* 29 (3), 1089–1099.
- [3] Shama L.N.S., Kubow K.B., Jokela J., Robinson C.T. (2011): Bottlenecks drive temporal and spatial genetic changes in metapopulations of alpine caddisfly metapopulations, (eingereicht).
- [4] Westram A.M. (2011): Evolutionary Ecology of cryptic amphipod species. PhD-Dissertation 19650, ETH Zürich, Switzerland.