

Fragmentation des habitats et diversité génétique

Ce que nous apprend l'étude des insectes aquatiques alpins

La fragmentation des habitats naturels se répercute fortement sur la distribution des organismes et la structure génétique des populations. Au cours des quatre dernières années, nous avons étudié les effets de la fragmentation des cours d'eau alpins par les lacs et réservoirs sur la capacité de dispersion et la structure génétique des insectes peuplant les rivières. Des populations séparées de *Baetis alpinus* présentait des différences génétiques. Curieusement, ces différences n'étaient observables qu'entre fragments séparés par des lacs géologiquement anciens, la fragmentation des habitats par la main de l'homme étant probablement trop récente pour se refléter au niveau génétique.

Les habitats de nombreuses espèces se sont trouvés fragmentés pour des raisons naturelles ou anthropiques en îlots plus petits. Ce processus de fragmentation des habitats peut diviser une grande population en plusieurs populations plus petites. Cette réduction de la taille des populations correspond à un effet de «goulot d'étranglement» et peut entraîner une perte considérable de diversité génétique au sein de chacune des petites populations et donc une augmentation locale de la probabilité d'extinction [1]. La diversité génétique peut être augmentée grâce au flux génétique, défini comme l'apport de nouvelles variantes génétiques à partir d'autres populations. Mais l'isolation des populations limite très souvent ce flux, ce qui aggrave le problème.

La fragmentation des habitats influe-t-elle sur la diversité génétique des insectes des cours d'eau?

La présence de nombreux insectes aquatiques est limitée aux milieux d'eaux courantes. Ces habitats peuvent être fragmentés en plusieurs tronçons par des masses d'eau stagnante telles que les lacs naturels et les réservoirs (Fig. 1). Les insectes aquatiques qui peuplent les eaux courantes peuvent être incapables de traverser les lacs, auquel cas se produit un isolement des populations et d'éventuels changements au niveau de la diversité génétique. Au cours des quatre dernières années, nous avons tenté de savoir dans quelle mesure la

fragmentation naturelle ou anthropique des cours d'eau alpins avait influencé la génétique des populations d'insectes d'eau courante des Alpes suisses. L'étude de l'impact de la fragmentation sur les organismes revêt une importance toute particulière dans les Alpes étant donné la grande quantité d'espèces végétales et animales endémiques que cette région comporte.

Sites d'étude

Notre étude a porté sur plusieurs cours d'eau de la partie supérieure du Rhin, de

l'Inn et du Tessin (Fig. 2). Six rivières étaient fragmentées par des lacs, deux par des réservoirs et trois ne l'étaient pas, servant donc de témoins. Des prélèvements d'organismes ont été effectués en amont et en aval de chaque lac et de chaque réservoir ainsi que dans deux stations des rivières témoins (Fig. 2). Le but de ce procédé expérimental était de comparer les cours d'eau fragmentés de façon naturelle (lacs) et ceux divisés par la main de l'homme (réservoirs), une des grandes différences résidant dans le caractère beaucoup plus récent des interventions anthropiques. Les barrages ont été pour la plupart construits au cours des 100 dernières années alors que les lacs étudiés résultent du retrait des glaciers alpins.

Animaux étudiés

Notre étude a porté sur deux espèces d'éphéméroptères présentant différentes aptitudes à la dispersion, *Baetis alpinus* et *Rhithrogena loyolaea*. Ces animaux passent la majeure partie de leur vie sous forme larvaire sur le fond des rivières. *Baetis* passe

P. Spaak, EAWAG



Fig. 1: Deux exemples de fragmentation de cours d'eau alpins: fragmentation naturelle due aux Lacs de Jöri...

6 à 9 mois dans l'eau et *Rhithrogena* 1 à 2 ans avant d'émerger sous leur forme adulte. A ce stade, elles ne vivent que quelques heures, une journée tout au plus, d'où leur nom d'«éphémères». *Baetis alpinus* est une espèce alpine répandue et abondante [2]. Les adultes volent assez mal et le font en général vers l'amont. *Rhithrogena loyolaea* est également fréquente mais sa présence est plus localisée. On lui attribue de meilleures qualités de vol qu'à *B. alpinus* et d'autres études indiquent que cette espèce se déplace dans toutes les directions et non pas uniquement vers l'amont.

Analyses génétiques

Nous avons fait appel à deux types d'analyses génétiques pour traiter la question des effets de la fragmentation des habitats. La première technique employée est l'analyse des allozymes par électrophorèse, dans laquelle les différentes formes génétiques d'une même enzyme, les «allozymes», parcourent différentes distances dans un champ électrique (Fig. 3). Cette technique permet de savoir combien il existe de

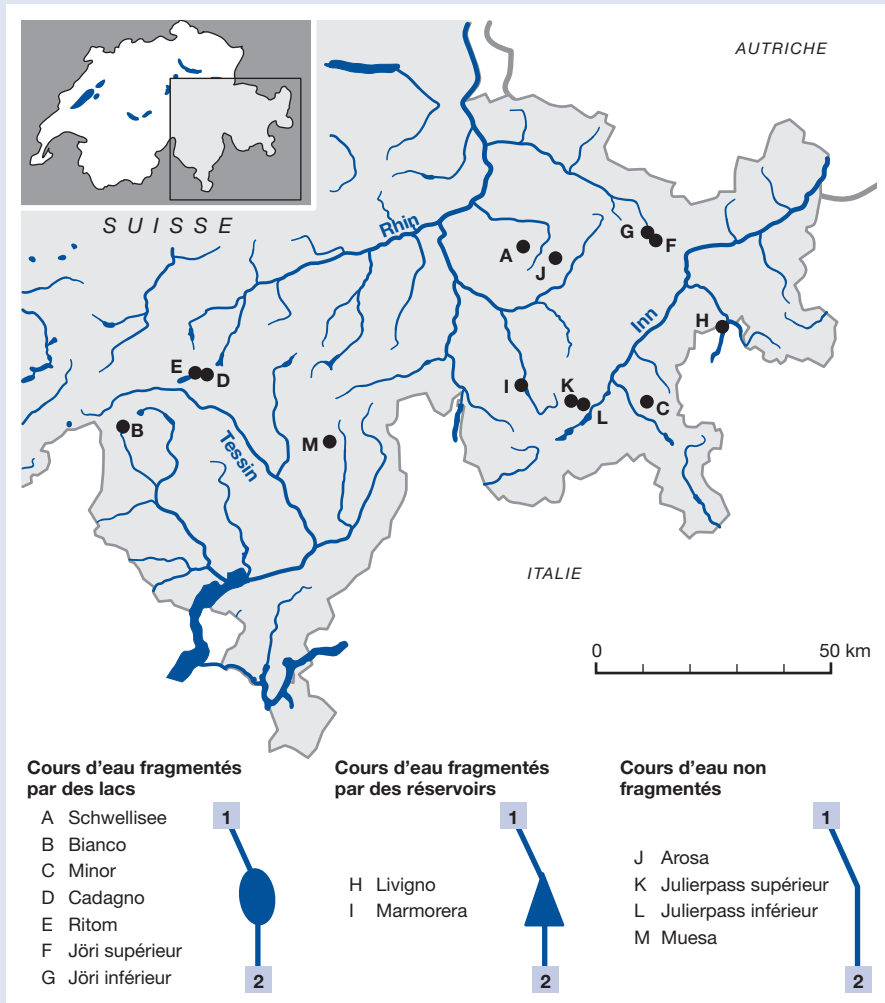


Fig. 2: Localisation des cours d'eau étudiés. Rivières A-G fragmentées par des lacs naturels, rivières H-I fragmentées par des réservoirs, et rivières témoins J-M sans fragmentation. Les numéros 1 et 2 indiquent les stations de prélèvements.

formes différentes d'une enzyme dans une population, c'est à dire de déterminer la **diversité génétique**, et d'évaluer les diffé-

rences existant entre deux populations, appelées **différences génétiques** (θ). A partir de cette seconde mesure, il est possible



... et fragmentation anthropique par le Lago di Livigno.

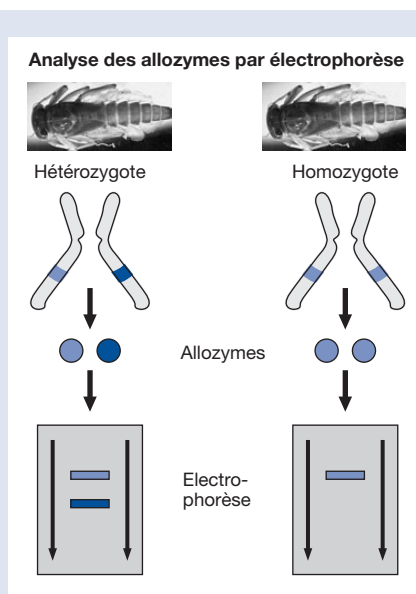
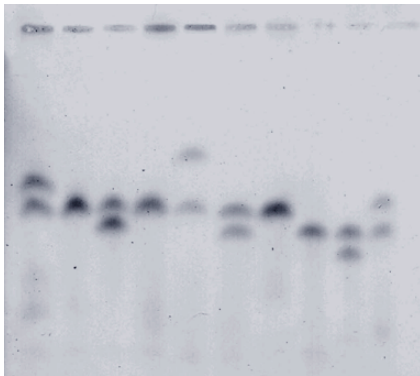


Fig. 3: Principe de l'analyse des allozymes par électrophorèse.



Le locus polymorphe *Pep-B* analysé pour 10 individus de *Baetis alpinus*. Les différences entre les distances parcourues par les allozymes (bandes sombres) (à partir du haut de la photo) révèlent 5 formes génétiquement différentes de l'enzyme.

d'estimer l'importance du flux génétique passant dans les populations fragmentées. De faibles différences génétiques entre sous-populations ($\theta < 0,05$) indiquent une dispersion fréquente, alors que des différences génétiques importantes ($\theta > 0,05$) indiquent une dispersion limitée et un faible taux de mélange des populations dus au fait que les adultes ne traversent pas les habitats d'eau stagnante. La seconde technique employée est celle de l'AFLP («amplified fragment length polymorphisms»), une méthode de «traçage» de l'ADN qui permet une analyse plus fine des différences génétiques au sein des populations. L'analyse des données est effectuée à l'aide de programmes spécialisés destinés à la génétique des populations tels que FSTAT [3] et ARLEQUIN [4].

Une dispersion limitée entre les fragments d'habitats

Les données sur les allozymes n'indiquent aucune baisse de la diversité génétique dans les fragments d'habitats, que ce soit pour *B. alpinus* ou pour *R. loyolaea*. Par

contre, on observe de grandes différences génétiques entre les sous-populations de *B. alpinus* des cours d'eau fragmentés par des lacs, à l'exception des lacs de Jöri (Fig. 4) [5]. Ces données sur les allozymes ont été confirmées par les analyses plus sensibles des AFLP (résultats non présentés). Contrairement au cas de *B. alpinus*, les populations de *R. loyolaea* ne présentaient pas de différences génétiques détectables, quels que soient les cours d'eau étudiés.

A notre sens, les différences entre les deux espèces s'expliquent par des différences de comportement de vol et de ponte des adultes. *B. alpinus* vole en général vers l'amont en restant près du cours d'eau. Si les adultes atteignent les eaux stagnantes sans avoir trouvé de rochers exposés où déposer leurs œufs, ils interrompent probablement leur vol et pondent dans le courant. *R. loyolaea*, par contre, vole dans plusieurs directions en pouvant s'éloigner du cours d'eau. Il nous semble donc que *R. loyolaea* est capable de traverser des habitats inhospitaliers comme les lacs pour se disséminer dans d'autres fragments d'habitats [6].

L'absence de différences génétiques entre les populations de *B. alpinus* de part et d'autre des deux lacs de Jöri et des réservoirs (Fig. 4) est par contre plus difficile à expliquer. On peut supposer que l'histoire des vallées joue un rôle déterminant pour la structure des populations et que les différences génétiques de part et d'autre de lacs géologiquement récents ne sont pas détectables pendant les 100 à 1000 années qui suivent une fragmentation. En effet, le glacier de Jöri est resté actif tout le long de l'Holocène et atteignait l'un des lacs de l'étude pendant le Petit âge glaciaire, il y a environ 150 ans. Le caractère récent des modifications de l'écoulement peut impliquer que les populations fragmentées n'ont

pas eu le temps de se différencier génétiquement. Les réservoirs sont encore plus récents et datent du XX^e siècle.

Conclusions et perspectives

Notre étude a livré les deux principaux résultats suivants: (1) la fragmentation des habitats peut limiter la dispersion des insectes des cours d'eau alpins, conduisant à des différences génétiques au sein des populations; (2) la fragmentation anthropique des habitats est probablement trop récente pour que des effets génétiques soient détectables. Un des principaux buts de nos recherches à venir sera de distinguer effets génétiques historiques et actuels pour mieux comprendre comment les organismes réagissent aux modifications de l'environnement (d'origine naturelle ou anthropique).



Michael T. Monaghan a récemment terminé une thèse à la division de Limnologie sur les effets de la fragmentation des habitats sur la diversité génétique et spécifique des insectes des cours d'eau alpins.

Coauteurs:
P. Spaak, C.T. Robinson

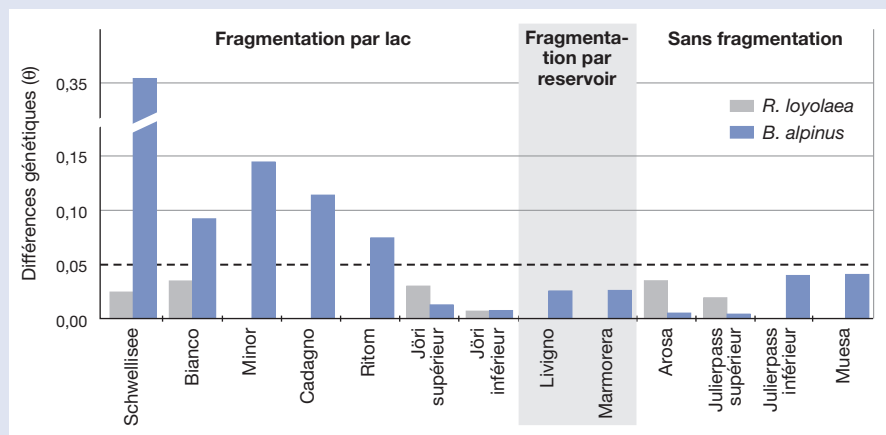


Fig. 4: Différences génétiques (θ) entre sous-populations séparées de deux éphémères (*Baetis alpinus* et *Rhithrogena loyolaea*), les valeurs $> 0,05$ indiquant un flux génétique limité.

- [1] Saccheri I., Kuussaari M., Kankare M., Vikman P., Fortelius W., Hanski I. (1998): Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation. *Nature* 392, 491-494.
- [2] Sartori M., Landolt P. (1999): Atlas de distribution des éphémères de Suisse (Insecta, Ephemeroptera). In: Burckhardt D. (ed.) Fauna Helvetica. Centre Suisse de Cartographie de la Faune, Neuchâtel, Vol. 3, p. 214.
- [3] FSTAT-Software: Goudet J., University of Lausanne, <http://www.unil.ch/izea/software/fstat.html>
- [4] ARLEQUIN-Software: Schneider S., Roessli D., Excoffier L., University of Geneva, <http://anthropologie.unige.ch/arlequin>
- [5] Monaghan M.T., Spaak P., Robinson C.T., Ward J.V. (2001): Genetic differentiation of *Baetis alpinus* Pictet (Ephemeroptera: Baetidae) in fragmented alpine streams. *Heredity* 86, 395-403.
- [6] Monaghan M.T., Spaak P., Robinson C.T., Ward J.V. (2002): Population genetic structure of 3 Alpine stream insects: influences of gene flow, demographics, and habitat fragmentation. *Journal of the North American Benthological Society* 21, 114-131.