

La diversité génétique des daphnies dans les lacs alpins

Il y a déjà plus de 100 ans que la recherche scientifique s'intéresse de près à la diversité du zooplancton et du phytoplancton des lacs alpins. Il est aujourd'hui unanimement admis que la richesse spécifique des communautés planctoniques diminue avec l'altitude. Nous avons voulu savoir si ce phénomène se manifestait également au niveau des populations et nous avons pour cela mené une étude sur un organisme zooplanctonique bien typique, la daphnie ou puce d'eau. Nous avons étudié la diversité génétique de 11 populations de daphnies évoluant dans des lacs de montagne de différentes altitudes. La diversité génétique s'est avérée fort disparate.

Les conditions environnementales extrêmes qui règnent dans les régions alpines font que rares sont les espèces végétales et animales qui ont pu s'adapter pour y vivre. C'est la raison pour laquelle la biodiversité, ou plus exactement la richesse spécifique, diminue avec l'altitude. Ce que l'on ne sait pas exactement par contre, c'est si la diversité génétique, qui est une partie de la biodiversité, est également concernée par ce phénomène. Nous avons cherché à répondre à cette question en étudiant les populations de daphnies de différents lacs des montagnes suisses. Ces organismes planctoniques sont particulièrement intéressants pour une telle étude car ils ont la particularité de pouvoir se reproduire aussi bien de manière sexuée qu'asexuée (parthénogenèse) [1].

Reproduction asexuée et œufs de résistance

Si les conditions environnementales sont clémentes, la parthénogenèse est la forme de reproduction habituelle des daphnies. Dans cette forme de reproduction, les femelles parthénogénétiques donnent naissance à des organismes-filles génétiquement identiques (des clones). Les daphnies sont ainsi en mesure de se reproduire de manière exponentielle en un rien de temps. Cette propriété leur permet de profiter au mieux de la période de croissance relativement courte qui caractérise les lacs alpins. Quand les conditions environnementales se détériorent, s'il se produit p. ex. une chute de température ou une pénurie alimentaire,

les daphnies produisent des mâles et forment des femelles capables de reproduction sexuée. Dans la poche incubatrice de ces femelles, les œufs fécondés de manière sexuée sont entourés d'une coque protectrice très résistante, formant ce que l'on appelle un éphippium, et libérés lors de la prochaine mue. Les éphippias peuvent subsister pendant des années au sein des sédiments dans lesquels ils se sont déposés. Quand les conditions sont favorables, ces œufs donnent naissance à des femelles parthénogénétiques et le cycle vital reprend. Si les conditions restent favorables tout au long de l'année, il n'y a pas production d'œufs de résistance et les générations parthénogénétiques se succèdent les unes aux autres.

Environnement, reproduction et diversité génétique

Dans notre projet, nous avons cherché à savoir comment les conditions environnementales, la forme de reproduction et la diversité génétique dépendaient les unes des autres dans les lacs alpins. Pour ce faire, nous avons étudié 11 lacs situés à différentes altitudes dans les montagnes suisses et présentant des conditions environnementales de plus en plus rudes avec l'altitude. Des prélèvements ont été effectués pendant quatre années de suite (de 1997 à 2000) en fin d'été ou en début d'automne dans les populations de daphnies de ces lacs.

Nos essais étaient basés sur les hypothèses suivantes:

- Les lacs alpins doivent présenter une forte proportion d'individus sexués (issus de reproduction sexuée) étant donné que les daphnies ne peuvent survivre aux hivers froids et pauvres en nourriture que sous la forme d'œufs de résistance.
- Chez les daphnies, la diversité génétique dépend principalement de l'échange sexué de matériel génétique. Nous sommes donc partis du principe que les populations de lacs dans lesquels les daphnies se reproduisent majoritairement de façon sexuée présentaient une diversité génétique plus élevée que les autres.
- Étant donné que les conditions environnementales deviennent de plus en plus rudes avec l'altitude, il nous semble donc que la diversité génétique des populations de daphnies doit augmenter avec l'altitude et non pas diminuer comme le fait la richesse spécifique. Il faut s'attendre à ce que la diversité génétique des lacs de haute montagne soit plus élevée que celle des lacs de basse altitude.

Des populations généralement dominées par les individus sexués

La part relative des daphnies sexuées et asexuées dans les lacs alpins étudiés s'est avérée être très variable, allant de 2 à 90 % (Fig. 1 en bas). Dans 8 des 11 lacs de montagne étudiés se trouvaient davantage d'individus sexués qu'asexués. Dans les deux lacs alpins de plus basse altitude, le lac inférieur et le lac supérieur d'Arosa, nous n'avons pu mettre en évidence que des femelles asexuées. À l'inverse, les prélèvements effectués dans le Riffelsee II, le lac le plus élevé de l'étude, ne comprenaient pratiquement que des individus sexués. Entre ces deux extrêmes, la distribution des daphnies sexuées et asexuées était cependant très hétérogène, ce qui fait qu'il est impossible de dégager une tendance particulière. Nous avons d'autre part constaté avec surprise que contrairement aux lacs de basse altitude dans lesquels les mâles représentent souvent moins d'1% des populations, les lacs de montagne que nous avons étudiés présentaient jusqu'à 30 à 40% de mâles. La part des mâles sexués y était de plus toujours supérieure à celle des femelles sexuées.

La diversité génétique

Pour déterminer la diversité génétique des différentes populations de daphnies, nous avons étudié jusqu'à 80 daphnies par lac à l'aide de la méthode des allozymes (voir encadré). La diversité clonale livre un premier indice. Elle correspond au nombre de

La méthode d'étude génétique

L'analyse des allozymes par électrophorèse est une méthode qui a fait ses preuves pour déterminer la diversité génétique au niveau des populations [2]. Elle est basée sur le principe suivant: L'information génétique d'une enzyme peut se trouver une seule fois ou plusieurs fois dans le génome d'un organisme. Si plusieurs gènes codent pour cette enzyme, ces différents gènes peuvent avoir été modifiés au cours de l'évolution, en général suite à des mutations. La conséquence en est que les cellules synthétisent plusieurs enzymes, dites des allozymes, différant légèrement par leurs séquences d'acides aminés mais assumant la même fonction que l'enzyme d'origine. Dans le cas le plus simple, il n'existe que deux allozymes qui ne se distinguent que par un seul acide aminé. Si le nouvel acide aminé a une charge électrique différente de celui d'origine, les deux allozymes présentent des vitesses de migration différentes dans un champ électrique et peuvent donc être séparés par électrophorèse puis mises en évidence à l'aide d'une réaction spécifique avec un substrat adéquat. Si l'on couple cette dernière réaction avec une réaction colorée, l'enzyme peut être directement mise en évidence sur le gel d'électrophorèse sous la forme d'une bande. Cette méthode indique le nombre de variantes d'une enzyme qui existe dans une population et permet donc de mesurer sa diversité génétique.

clones différents contenus dans une population. Nous avons trouvé entre 2 et 42 clones différents dans les 11 lacs de montagne étudiés (Fig. 1 en haut). C'est dans le Melchsee et le Lago Cadagno que la diversité clonale était la plus élevée.

Il est possible de décrire la diversité génétique de manière plus détaillée si l'on considère la fréquence de chacun des clones en plus de la diversité clonale. En effet, une population comprenant 10 clones de même fréquence est plus diversifiée qu'une population dans laquelle un des 10 clones est dominant et représente 99% des individus. Nous avons donc calculé pour chacune des 11 populations étudiées l'indice de diversité de Simpson ($D_{Sim} = 1 - \sum p_i^2$, p_i = proportion d'un clone i dans la population) (Fig.1 en haut). Cet indice donne la probabilité que deux individus choisis au hasard ont une structure génétique distincte. Des valeurs élevées du D_{Sim} (près de 1) indiquent que la

population est composée de nombreux clones présentant à peu près la même fréquence et présente donc une grande diversité. Une valeur faible du D_{Sim} (près de 0) indique qu'un clone est dominant dans la population et traduit donc une faible diversité. Nos résultats montrent que la diversité des populations de daphnies était élevée dans nombreux lacs et assez basse dans le lac de Arosa supérieur ainsi que dans le Leisee et le Riffelsee II.

La structure génétique spatiale des daphnies est complexe

La forte proportion d'individus sexués constatée dans les lacs alpins constitue un élément étonnant et indique que les daphnies ne sont à même de résister aux conditions hivernales difficiles de nombre d'entre eux que sous la forme d'œufs de résistance. Il faut cependant noter que la part d'individus sexués n'était pas en relation avec la

diversité génétique qu'elle soit exprimée sous la forme de diversité clonale ou d'indice de diversité de Simpson. Nous n'avons d'autre part pas pu mettre en évidence de corrélation entre la diversité génétique des daphnies et l'altitude des lacs alpins étudiés. Nous avons comparé nos résultats avec la diversité génétique de populations de daphnies de deux lacs de plaine, le Greifensee ($D_{Sim} = 0,96$) et le Lac des Quatre-Cantons ($D_{Sim} = 0,48$). Il s'est avéré que la diversité génétique de certains lacs de montagne peut être tout aussi faible que celle du Lac des Quatre-Cantons ou bien tout aussi élevée que celle du Greifensee.

Nos travaux [3] constituent une première contribution à l'étude de la diversité génétique d'une espèce zooplanctonique particulièrement importante dans les lacs alpins ainsi qu'à la détermination des facteurs susceptibles de l'influencer. Il semble cependant que la reproduction sexuée des daphnies ne s'accompagne pas nécessairement d'une augmentation de la diversité génétique. Force est donc de supposer que d'autres facteurs tels que la présence de certaines espèces ou de certains hybrides de daphnies jouent un rôle plus important que la forme de reproduction ou bien que seul un nombre limité de clones est adapté aux conditions extrêmes des lacs d'altitude. Il semble d'autre part qu'une grande diversité génétique ne soit pas nécessairement garante de survie pour les daphnies dans les lacs alpins. Celle-ci est plus probablement assurée par d'autres stratégies comme une grande plasticité au niveau du comportement ou du cycle vital.

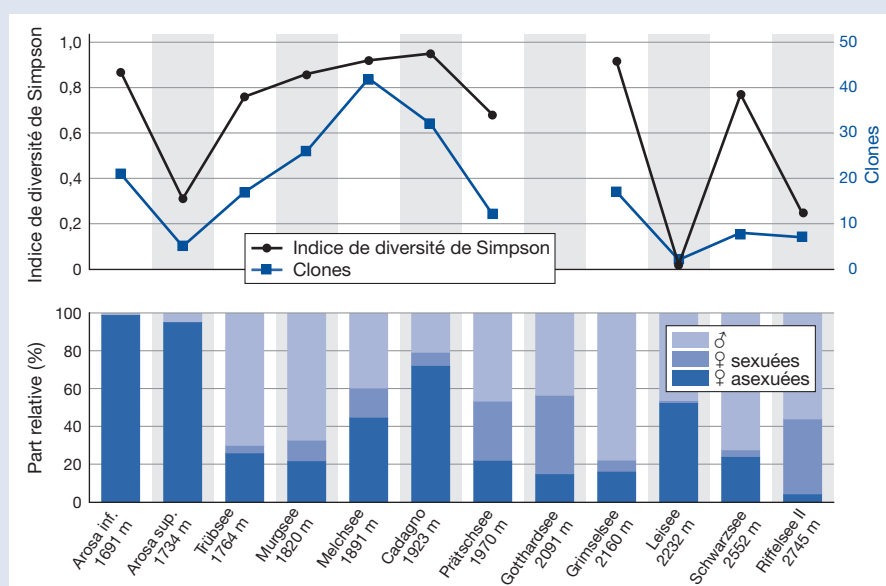


Fig. 1: Étude des populations de daphnies de 11 lacs des montagnes suisses situés à différentes altitudes. En bas: Part relative des individus sexués et asexués; En haut: Diversité génétique exprimée par le nombre de clones ou par l'indice de diversité de Simpson.



Monika Winder a récemment soutenu une thèse de doctorat à la division «Limnologie» de l'EAWAG sur le thème de «L'écologie du zooplancton dans les lacs alpins». Elle effectue depuis un stage post-doctoral à l'Université de Washington, Seattle, USA.



Piet Spaak, biologiste et chef du groupe «Écologie du développement» à la division «Limnologie». Il enseigne l'écologie du développement à l'EPF Zurich. Domaines de recherche principales: Diversité génétique chez les daphnies, lacs alpins et relations prédateur-proie.

- [1] De Meester L. (1996): Local genetic differentiation and adaptation in freshwater zooplankton populations: patterns and processes. *Ecoscience* 3, 385–399.
- [2] Monaghan M. (2003): Fragmentation des habitats et diversité génétique. *EAWAG news* 54, 28–30.
- [3] Winder M., Monaghan M.T., Spaak P. (2001): Have human impacts changed alpine zooplankton diversity over the past 100 years? *Arctic Antarctic and Alpine Research* 33, 467–475.