

Quel potentiel des outils génétiques pour étudier le rétablissement de la connectivité des habitats piscicoles ?

Environ quatre-vingt-douze mille obstacles à l'écoulement sont répertoriés sur le réseau hydrographique français. En fragmentant les habitats, ces obstacles peuvent isoler les populations de poissons et entraîner à long terme un risque d'extinction liée à une perte de diversité génétique. L'objet de cet article est de présenter le potentiel des outils de biologie moléculaire pour traiter des problématiques de fragmentation des habitats. Deux études de cas menées sur la truite fario illustrent comment les données génétiques peuvent être valorisées comme outil d'aide à la décision et de diagnostic dans le cadre de la mise en place de programmes de rétablissement de la connectivité.

Contexte

La franchissabilité d'un ouvrage est généralement prise comme métrique d'évaluation de son impact sur la mobilité des populations piscicoles. Différentes approches peuvent être envisagées afin d'identifier l'effet des barrières présentes sur un bassin versant mais généralement, les diagnostics sont basés sur la confrontation des caractéristiques physiques et hydrauliques des ouvrages (hauteur de chute, vitesse de courant, pente, fosse...) aux capacités de déplacement des espèces (vitesse de nage, capacité de saut). Cette approche théorique a l'avantage d'offrir un cadre standardisé, applicable à large échelle, mais elle requière toutefois une très bonne connaissance des capacités biologiques des espèces, ainsi qu'une appréciation de la franchissabilité des obstacles dans différentes conditions hydrologiques. L'évaluation des ouvrages peut également être réalisée plus localement *via* des méthodes de suivi directes comme la télémétrie (radio ou RFID – *radio frequency identification*) qui permettent de quantifier avec précision les succès de franchissement. Cependant ces suivis sont généralement restreints à des périodes d'étude assez limitées, partiellement représentatives des conditions auxquelles les espèces sont confrontées et il est assez difficile d'interpréter l'effet biologique des déplacements observés sur la dynamique des populations étudiées. Par ailleurs, ces études s'adressent prioritairement aux individus pouvant

être marqués, excluant généralement les stades juvéniles. Elles ne fournissent donc qu'une vision partielle de la dynamique des populations étudiées et donc de l'impact réel des barrières potentielles à la migration.

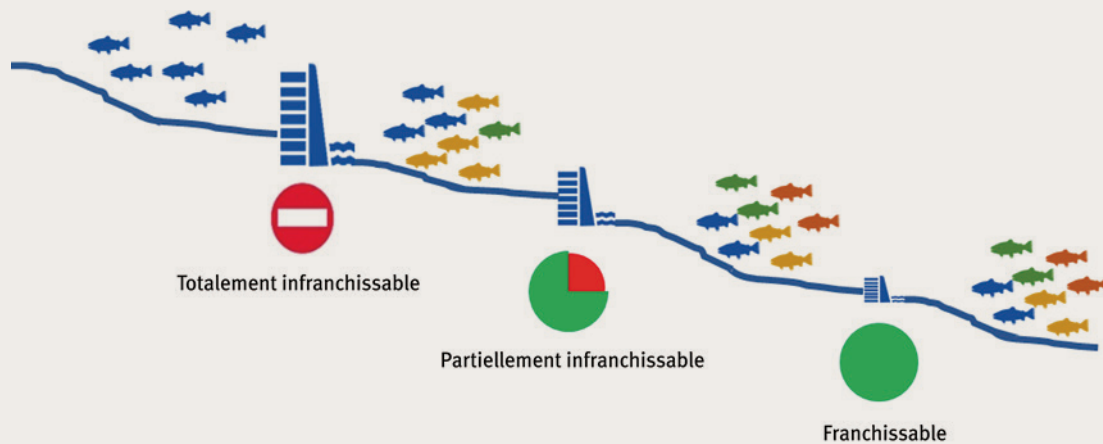
Contrairement à ces approches dont la résolution spatiale et temporelle peut être limitée, nous verrons que les données génétiques offrent l'avantage de fournir une information intégratrice, représentative des générations qui se sont succédé au cours du temps. Elles constituent donc des métriques à part entière pouvant faciliter la compréhension des mécanismes de connectivité.

Conséquences de la fragmentation des habitats

Comme l'ont montré de nombreuses études, les ruptures de connectivité au sein d'un réseau hydrographique peuvent avoir des effets sur la structure et la diversité génétique de différentes espèces piscicoles (Raeymaekers *et al.*, 2009 ; Neville *et al.*, 2014).

Les deux principales conséquences de la fragmentation des habitats sont l'isolement géographique de populations de petite taille et la réduction des échanges d'individus entre les populations. La réduction du nombre de migrants entre populations se traduit par une diminution des flux de gènes entre les populations pouvant résulter, au fil du temps, en une différenciation

❶ Illustration des conséquences de la fragmentation des habitats sur la distribution de la diversité génétique ici représentée par les couleurs.



génétique de ces dernières. Par ailleurs, les effets des phénomènes de consanguinité et de dérive génétique sont exacerbés dans les populations de petite taille. Les populations isolées sont, par conséquent, sujettes à une perte de diversité génétique, entraînant à long terme un risque d'extinction dû à la réduction de leur potentiel adaptatif et à une sensibilité accrue à un environnement stochastique (dont les paramètres évoluent de manière aléatoire).

L'influence des obstacles sur la génétique des populations piscicoles se manifeste notamment chez les espèces effectuant des migrations vers l'amont puisque dans ce cas, les obstacles infranchissables empêchent la transmission de l'information génétique vers les secteurs situés en amont (figure ❶).

Grâce aux récents progrès réalisés dans le domaine de la biologie moléculaire et face à l'accroissement de la problématique de fragmentation des habitats, la dernière décennie a connu une augmentation importante

du nombre d'études portant sur les conséquences génétiques de ce phénomène, aboutissant à l'émergence d'une nouvelle discipline : la génétique du paysage. Située à l'interface entre l'écologie du paysage et la génétique des populations, cette discipline vise à décrire et à analyser l'influence des structures éco-paysagères sur la structuration spatiale de la variabilité génétique des populations. En identifiant les populations existantes sur un territoire donné, l'approche génétique offre ainsi la possibilité d'évaluer les questions de migrations et de flux de gènes, facilitant l'identification d'éventuelles discontinuités génétiques existantes. L'approche génétique constitue donc une méthode d'évaluation complémentaire aux approches classiques, permettant de mieux appréhender les problématiques de connectivité. Notamment, elle permet de dresser des diagnostics à des échelles spatiales et temporelles plus pertinentes et d'obtenir des résultats plus intégrateurs du fonctionnement biologique des populations.

❶ QUELQUES NOTIONS DE BASE SUR LES INDICATEURS UTILISÉS

Diversité génétique

La « diversité génétique » d'une population désigne le degré de variation des gènes qu'elle contient. Elle peut être évaluée via diverses métriques (richesse allélique, allèles privés, etc..) permettant d'apprécier la « richesse » génétique des populations en termes de nombre et de type d'allèles présents (version variable des gènes). Les indices de diversité génétique sont utilisés comme indicateurs de la fragmentation de l'habitat. En effet, dans le cas d'un ouvrage infranchissable qui impacte les flux de gènes, la richesse allélique sera plus faible dans les populations situées en amont de l'ouvrage que dans celles situées en aval.

Différenciation génétique

Au sein d'une espèce la diversité génétique présente généralement une variation géographique. Une population est ainsi caractérisée par la collection et la fréquence des allèles qu'elle possède. Les échanges d'individus entre groupes d'individus homogénéisent les fréquences alléliques : des populations échangeant des gènes auront tendance à « se ressembler » sur le plan génétique. En revanche, en l'absence de flux de gènes, chaque population évoluera indépendamment, accumulant des spécificités génétiques propres résultant, au fil des générations, en une divergence ou différenciation génétique. L'étude de la différenciation des populations vise donc à mesurer le « degré de similitude génétique » entre groupes d'individus. Cette différenciation est généralement mesurée par l'indice de fixation variant de 0 à 1 (FST) (plus il est élevé, plus la différenciation génétique entre les deux échantillons est importante).

Structure génétique

L'analyse de la structure génétique vise quant à elle à identifier des populations distinctes présentes sur un territoire donné sur la base des ressemblances génétiques entre les individus échantillonnés. Elle consiste à estimer dans une population le nombre de groupes génétiques ou clusters différents qui la compose. Lorsqu'une population est peu ou pas impactée par la présence d'obstacles structurants, les différents échantillons étudiés auront alors tendance à se regrouper au sein du même cluster. Au contraire, la présence d'obstacles impactant sera révélée par l'obtention de clusters génétiques différents de part et d'autre de ces ouvrages.

Exemples d'application : conséquences de la fragmentation des habitats sur le fonctionnement génétique de la truite fario

L'apport de la génétique comme outil de diagnostic et d'aide à la réflexion concernant le rétablissement de la continuité piscicole est illustré à travers deux exemples d'études réalisées sur la truite fario.

Le premier exemple présente l'utilisation de l'outil génétique lors d'un diagnostic préalable à l'exécution de travaux de restauration de la continuité écologique. Cette étude visait à identifier les obstacles à la mobilité de la truite fario en vue de compléter les diagnostics préalables reposant sur une appréciation directe basée sur la confrontation des caractéristiques des obstacles aux capacités de franchissement de l'espèce étudiée. Une dizaine d'obstacles (seuils, chutes...) ont été répertoriés, parmi lesquels figurent notamment une cascade naturelle et un seuil artificiel, tous deux considérés comme infranchissables, et un seuil dont la franchissabilité reste présumée (photos de la figure 2).

Des prélèvements ont été entrepris en vue de dresser un diagnostic génétique des populations de truite fario à l'échelle du bassin versant étudié. Ce diagnostic a permis d'évaluer les effets réels de la fragmentation par les obstacles sur les flux de gènes et d'obtenir un état initial avant les actions de rétablissement de la continuité écologique.

Les secteurs échantillonnés par pêche électrique ont été répartis sur la totalité du linéaire afin d'être représentatifs de tronçons situés entre les ouvrages. Chaque individu échantillonné a été caractérisé au niveau de quinze

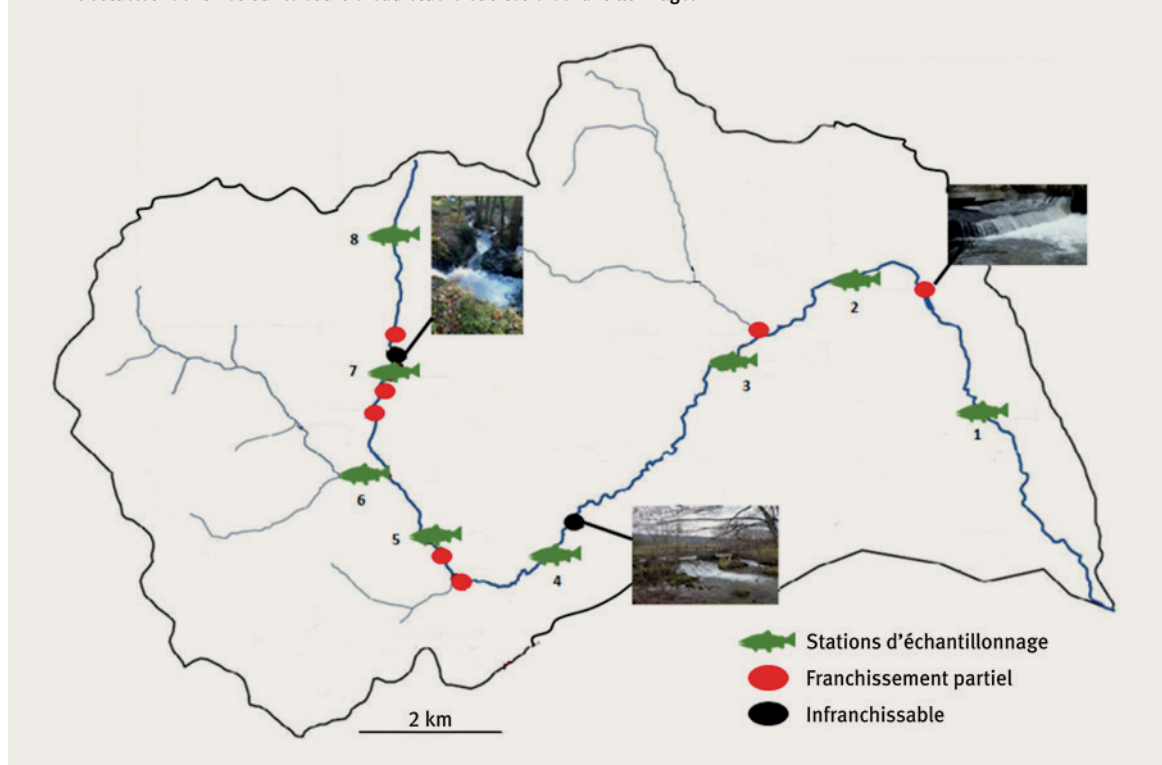
marqueurs microsatellites (génotypage). Les analyses visaient notamment à évaluer la diversité génétique sur chaque tronçon échantillonné, le degré de différenciation génétique entre tronçons, et la structuration génétique existante.

La figure 3 donne un aperçu des principaux résultats obtenus.

La diversité allélique la plus faible a été observée sur le secteur situé en amont de la chute naturelle considérée comme infranchissable (haut de la figure 3) avec un nombre total d'allèles de 61 et un nombre moyen d'allèle par locus de 4,2. Les secteurs situés en aval montrent une diversité allélique relativement semblable avec un total de 82 à 110 allèles et un nombre moyen d'allèles par locus de 5,6 à 7,5. Les analyses ont par ailleurs révélé que ces deux tronçons sont différenciés de tous les autres secteurs situés en aval avec un FST moyen supérieur à 0,10 (voir la définition de FST dans l'encadré 1) alors que les tronçons situés en aval sont très peu différenciés (FST moyen < 0,01) (non représenté ici).

La structure génétique est étudiée par une méthode dite de « clustering » qui regroupe les individus en différents groupes génétiques homogènes. La structuration génétique la plus probable proposée par le logiciel STRUCTURE est composée de deux clusters montrant une cohérence géographique (bas de la figure 3). La majorité des individus des six secteurs aval sont assignés au sein d'un même cluster (couleur rouge). La totalité des individus du secteur 8, isolés en amont de la chute naturelle, se regroupent dans un autre cluster (vert). En position intermédiaire, le secteur 7 est composé d'individus assignés aux deux clusters.

2 Obstacles identifiés sur le cours d'eau étudié et sites d'échantillonnage.



Ces analyses témoignent d'une structuration génétique entre les secteurs échantillonnés à l'amont et à l'aval de la chute naturelle. On observe donc une absence totale de flux génique de l'aval vers l'amont traduisant un obstacle à la circulation piscicole résultant de la présence de cet obstacle naturel qui est le principal élément structurant sur le linéaire étudié.

Le tronçon 7 se trouve en position intermédiaire entre la population aval et celle identifiée en amont de la chute puisque l'échantillon analysé montre des individus provenant des deux populations. Le secteur échantillonné étant localisé en aval immédiat de la chute d'eau naturelle, les résultats indiquent donc que des individus dévalent cette chute avec succès.

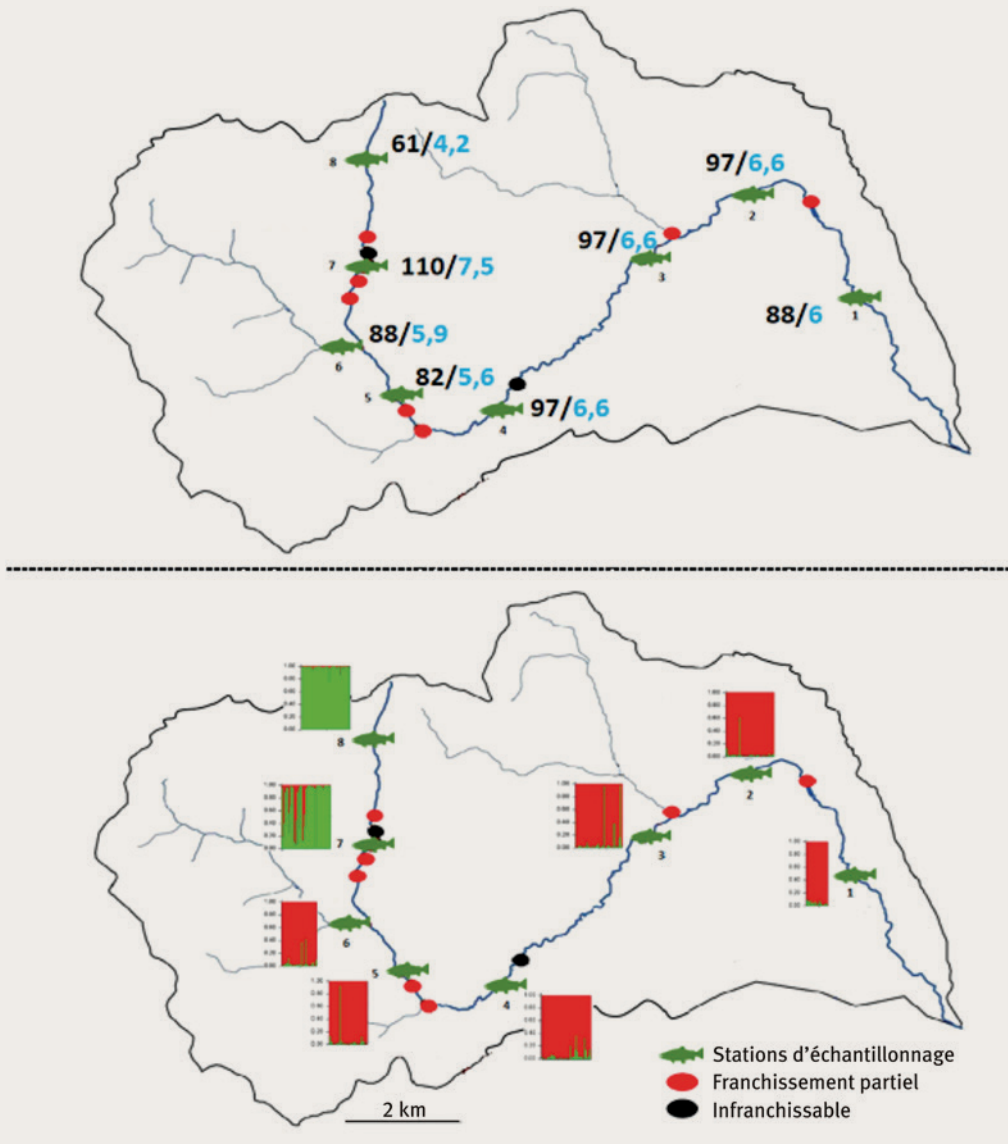
Enfin les résultats obtenus sur les secteurs 1 à 6, suggèrent l'existence d'un flux de gènes conséquent entre les tronçons analysés. Les seuils préalablement identifiés

et classés comme infranchissables et partiellement franchissables par jugement d'expert, ne semblent donc pas constituer des obstacles majeurs à la circulation des truites fario.

Dans le cas présent, les données génétiques ont permis de confirmer la franchissabilité d'obstacles considérés, a priori, comme peu ou pas franchissables, illustrant l'intérêt de combiner différentes méthodes de diagnostic en vue de prioriser les actions de restauration à mener.

Le deuxième exemple illustre l'utilisation de la génétique dans le cadre d'un suivi avant-après de suppression d'ouvrages (arasement de plusieurs seuils) sur un réseau hydrographique. Cette étude a permis d'une part de préciser les effets réels de la fragmentation sur la population et d'identifier les ouvrages structurants, et d'autre part d'évaluer les gains biologiques (flux de gènes) après suppression des ouvrages.

③ Nombre total d'allèles (noir) et nombre moyen d'allèles par locus (bleu) pour chaque tronçon échantillonné (haut). Répartition des 2 groupes génétiques obtenus par « clustering » avec le logiciel STRUCTURE (bas).



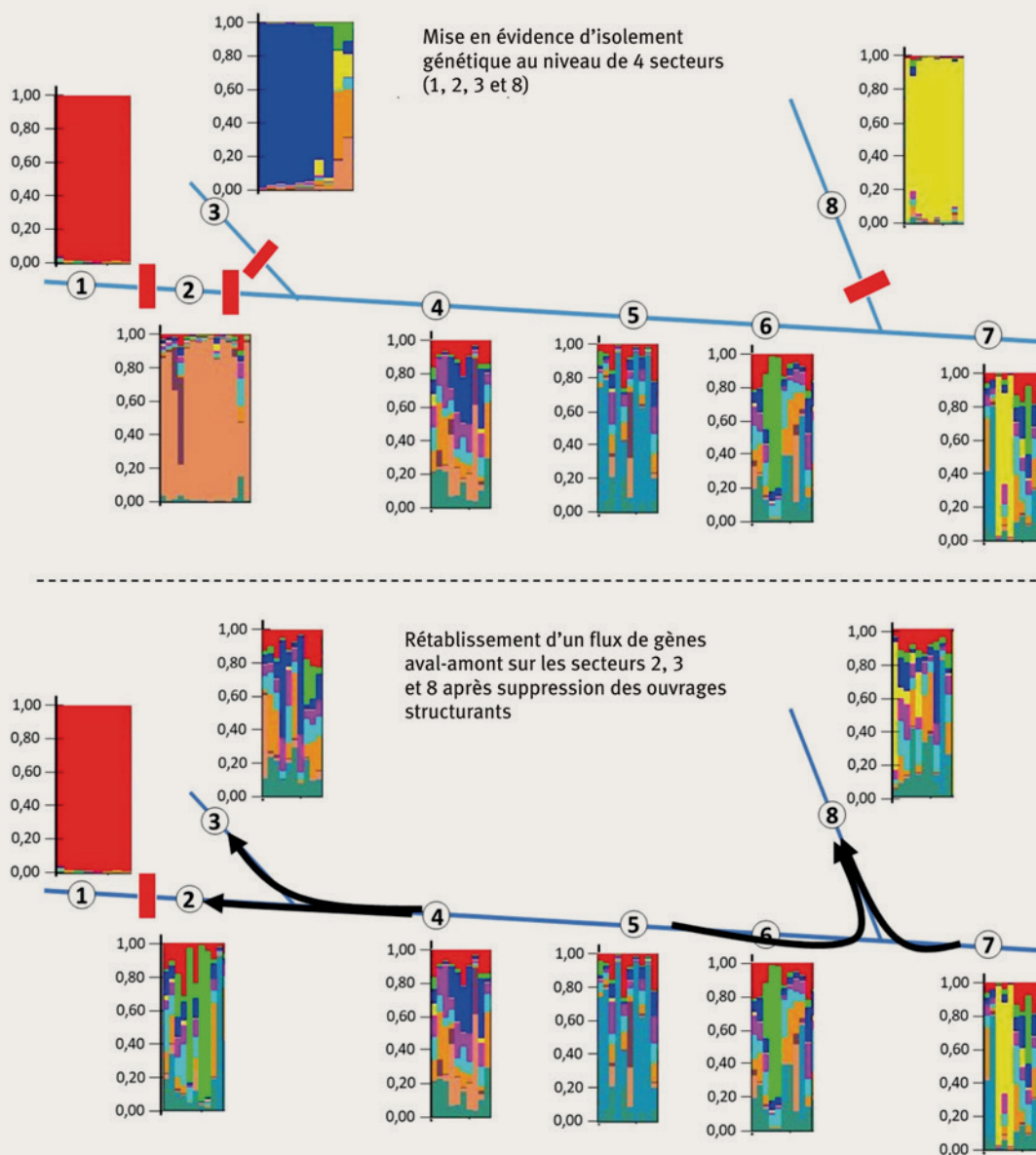
▶ Avant travaux (figure 4, en haut), la structure génétique de la population montre des clusters génétiques (couleurs) spécifiques sur les secteurs 1, 2, 3 et 8, preuve d'un isolement des individus et d'une absence de flux de gènes depuis les secteurs aval 4 à 7.

Les résultats obtenus suite à différentes campagnes d'échantillonnage réalisées deux à quatre ans après l'effacement des ouvrages illustrent clairement le rétablissement des flux de gènes sur les secteurs 2, 3 et 8 et ainsi les gains biologiques obtenus en termes de fonctionnement de la population (figure 4, en bas). Seuls les individus situés sur le secteur 1, toujours isolés par un obstacle, continuent à se différencier du reste de la population.

Conclusion : intérêts et limites des outils génétiques

Contrairement aux approches traditionnelles généralement basées sur l'évaluation ponctuelle des franchissements au niveau d'un ouvrage, les données génétiques offrent la possibilité d'apprécier l'incidence réelle des obstacles sur le long terme. Elles constituent donc une métrique intégratrice de la dynamique des populations au fil du temps, reflétant le fonctionnement biologique des populations et permettant l'identification précise des barrières à la mobilité piscicole. Par ailleurs, si les capacités de franchissement des salmonidés sont désormais bien documentés (photo 1), les capacités de certaines

4 Structure génétique des populations de truite fario avant travaux (haut) et après travaux (bas).





① Saut de truite commune (*Salmo trutta fario*).

espèces moins étudiées (goujon, chabot, chevesne...) demeurent relativement moins connues, rendant toute approche théorique difficile. Appliquée à différentes espèces et à l'échelle d'un bassin versant, l'utilisation des outils de biologie moléculaire permet donc une compréhension globale, mais également multi-spécifique des mécanismes de connectivité, favorisant la gestion cohérente et durable des populations (Kim *et al.*, 2016; Timm *et al.*, 2016) ainsi que la connaissance des espèces. Malgré l'intérêt de cette approche relativement peu onéreuse (25 à 40 euros/individu), elle offre toutefois l'inconvénient de s'adresser exclusivement à des ouvrages ayant été implantés depuis un laps de temps suffisamment important pour avoir entraîné d'éventuelles répercussions génétiques sur les populations. Les études génétiques ne doivent donc pas être priorisées à tout prix sur les approches plus « classiques », mais doivent être appréhendées comme outil complémentaire d'aide à la compréhension des problématiques de connectivité des habitats. ■

Les auteurs

Jean-Baptiste TORTEROTOT
et Arnaud CAUDRON

SCIMABIO Interface,
5 B rue des Quatre Vents,
F-74200 Thonon-les-Bains, France.

✉ jeanbaptiste.torterotot@scimabio-interface.fr
✉ arnaud.caudron@scimabio-interface.fr

EN SAVOIR PLUS...

📖 KIM, T., SCRIBNER, WINSOR, H., LOWE, LANDGUTH, E., LUIKART, G., INFANTE, D.M., WHELAN, G., MUHLFELD, C.C., 2016, Applications of Genetic Data to Improve Management and Conservation of River Fishes and Their Habitats, *Fisheries*, n° 41:4, p. 174-188, [doi: 10.1080/03632415.2016.1150838](https://doi.org/10.1080/03632415.2016.1150838).

📖 NEVILLE, H.M., PETERSON, D.P., 2014, Genetic monitoring of trout movement after culvert remediation: family matters, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, n° 71, p. 1-15
dx.doi.org/10.1139/cjfas-2014-0138.

📖 RAEYMAEKERS, J.A.M., RAEYMAEKERS, D., KOIZUMI, I., GELDOF, S., VOLCKAERT, F.A.M., 2009, Guidelines for restoring connectivity around water mills: a population genetic approach to the management of riverine fish, *J. Appl. Ecol.*, n° 46, p. 562-571, [doi:10.1111/j.1365-2664.2009.01652.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01652.x).

📖 TIMM, A., HALLERMAN, E., DOLLOFF, C.A., HUDY, M., KOLKA, R., 2016, Identification of a barrier height threshold where brook trout population genetic diversity, differentiation, and relatedness are affected. *Environ Biol Fish*, n° 99, p. 195-208, [doi 10.1007/s10641-015-0467-4](https://doi.org/10.1007/s10641-015-0467-4).