

Les décisions et les capacités de dispersion des animaux sont liées à l'espèce mais aussi à des caractéristiques de la population où ils vivent et à des caractéristiques individuelles. C'est pourquoi définir des réseaux écologiques sans tenir compte de ces éléments limite la pertinence fonctionnelle des connexions proposées. La génétique offre des outils qui permettent de mieux prendre en compte la dispersion en observant son résultat dans les modifications du patrimoine génétique des populations.

Analyse de l'article « Individual dispersal, landscape connectivity and ecological networks »

M. BAGUETTE, S. BLANCHET, D. LEGRAND, V.M. STEVENS, C. TURLURE

Biological Reviews, 2013, 88(2):310-326.

lien : <http://simon.blanchet1.free.fr/pub/Baguette%20et%20al%20Biol%20Rev%202012.pdf>

Intérêt de cet article pour la Trame Verte et Bleue :

La survie à long terme des métapopulations est assurée par des habitats de qualité et par des flux de gènes entre taches d'habitat. Ces apports de gènes dans une population locale se produisent quand un individu décide de quitter sa population d'origine, qu'il traverse le paysage jusqu'à un nouvel habitat où il se reproduit avec un membre de la population en place. Cet article montre la forte variabilité interindividuelle de la dispersion des espèces dans le paysage et en tire des conséquences pour la définition d'un réseau écologique fonctionnel. Il analyse les effets du paysage sur la dispersion dans le milieu terrestre, marin et aquatique.

Il rappelle que trop de méthodes d'identification de réseau écologique (donc de la Trame Verte et Bleue) sont basées sur des données d'occupation de l'espace (connectivité structurelle). Même les méthodes qui se disent fonctionnelles présentent trop d'incertitude et ne prennent pas assez en compte la réalité de la dispersion pour assurer que les liens identifiés seront fonctionnels. Les auteurs proposent donc les outils de génétique pour permettre l'estimation efficace de la dispersion, c'est-à-dire de mesurer la réalité des flux de gènes.

Une méthode en 5 étapes est proposée pour identifier un réseau écologique multi-spécifique fonctionnel.

Synthèse de l'article :

L'extinction d'espèces est généralement précédée par la fragmentation et la diminution de son aire de distribution liée à la disparition progressive des populations locales. La perte d'habitat en réduisant les ressources disponibles diminue la capacité de charge d'une zone et donc sa capacité à accueillir des populations de grande taille. Les populations de petite taille sont plus vulnérables en raison de la diminution de leur variabilité génétique et donc de leur plus faible capacité d'adaptation aux changements environnementaux.

De nombreuses études empiriques ont mis en évidence que la probabilité d'extinction d'une population locale est corrélée de manière positive à son isolement et de manière négative à sa taille. En effet, la perte d'habitat et la fragmentation augmentent la distance entre les taches d'habitat favorables ce qui diminue la probabilité d'installation d'immigrants. Cet isolement réduit la possibilité de sauvetage d'une population en danger et diminue le taux de recolonisation d'habitats vacants et peut occasionner une extinction de l'espèce à plus large échelle. Des études confirment que les mouvements d'individus entre populations locales augmentent la persistance des métapopulations (ensemble de populations structurées spatialement où les populations locales occupent des taches d'habitats plus ou moins isolés les uns des autres au sein d'une matrice composée de milieux variés plus ou moins favorables).

La meilleure façon de limiter les extinctions est d'augmenter la capacité de charge des populations locales en augmentant à la fois la surface et la qualité de l'habitat, ce qui peut être coûteux et adapté à une seule espèce. Une solution alternative et complémentaire est d'augmenter les échanges d'individus entre populations locales pour réduire leur isolement fonctionnel. Ces échanges peuvent faciliter le maintien de larges métapopulations.



Construire un réseau écologique fonctionnel nécessite d'augmenter simultanément les taches d'habitat de bonne qualité et des liens efficaces permettant les déplacements d'individus entre ces habitats. Ces deux éléments dépendent de la sélection de l'habitat (préférence des individus pour certains habitats) et de la dispersion par les individus.

Certaines recherches se concentrent sur les modalités de sélection d'habitats notamment en identifiant les caractéristiques des individus pour préférer tel ou tel habitats pour s'installer alors que d'autres individus de la même espèce en choisissent d'autres.

Cet article se concentre sur la dispersion et la stratégie de mise en lien.

L'échelle la plus appropriée pour étudier un réseau écologique fonctionnel est celle du paysage. Le paysage, défini sur des critères géomorphologiques et climatiques, est composé d'une mosaïque d'habitats organisés selon des gradients environnementaux. Dans un paysage, les individus sélectionnent des habitats en fonction de leurs besoins écologiques. Des populations locales vont s'établir dans des taches d'habitats et permettre l'émergence d'une métapopulation fonctionnant à l'échelle du paysage. Cette échelle prend en compte aussi les activités humaines.

Mettre en place des liens entre populations locales devrait être basé sur des connaissances précises des processus de dispersion pour une espèce cible mais ces données manquent souvent. Les variations individuelles dans les performances et les décisions, notamment pour les espèces mobiles, influent à la fois la dispersion et la sélection d'habitats. Il est donc nécessaire de mener des études avec des échantillons de grande taille pour pouvoir prendre en compte la variabilité individuelle au sein d'une espèce (il faut en estimer avec précision la moyenne et la variance).

Dispersion individuelle et stratégie de mise en lien

La dispersion est un processus complexe à causes multiples qui est lié aux coûts et bénéfices en termes de survie/reproduction pour les individus dispersants. La dispersion peut être décrite en 3 phases successives mais interdépendantes : départ hors de l'habitat d'origine, trajet dans le paysage, installation et reproduction dans le nouvel habitat.

- Coûts et bénéfices de la dispersion

Parmi les différents bénéfices de la dispersion, éviter les individus de la même espèce et éviter les variations du succès de la reproduction en cas de perturbations de l'environnement ont une grande importance. La densité d'individus de la lignée (parents) ou de la même espèce est une cause de prise de décision de départ d'un habitat avant que la compétition pour les ressources n'atteigne un niveau critique.

La fragmentation du paysage en augmentant les distances entre taches favorables, accroît les distances à parcourir par les individus dispersants ce qui consomme du temps et de l'énergie et augmente le risque d'une dispersion inefficace. Ces coûts de dispersion peuvent engendrer des réponses phénotypiques¹ des individus les décourageant à partir ou leur donnant de meilleures chances de succès (par changement morphologique, physiologique ou comportemental).

- Variabilité individuelle face à la dispersion

Chez les espèces mobiles, les tendances à la dispersion sont en lien avec des traits de comportements comme l'audace, la sociabilité ou l'agressivité. La variabilité interindividuelle de ces traits de comportement a une importance forte sur la distribution spatiale des individus.

La dispersion est un processus qui intervient dans le cycle de vie de nombreux organismes à des périodes ou fréquences qui dépendent des stratégies individuelles d'occupation de l'espace. Des stratégies contrastées d'occupation de l'espace sont présentes entre espèces mais aussi entre individus d'une même espèce qui peuvent, aux deux extrêmes, être sédentaires ou nomades.

Un individu sédentaire effectuera son cycle de vie, y compris sa reproduction, dans la même zone. Pour ces individus, la dispersion est un événement très rare qui ne se produira éventuellement qu'à certains moments de son cycle de vie.

Un individu nomade change constamment de milieux en prospectant toujours de nouveaux habitats. Pour lui la dispersion intervient à n'importe quel moment de son cycle de vie.

Les stratégies individuelles d'utilisation de l'espace ont des conséquences fondamentales pour définir les connexions dans le paysage qui doivent être pertinentes aussi bien pour les individus sédentaires que nomades.

¹Le phénotype est l'ensemble des caractères observables d'un individu selon des conditions environnementales sans que le patrimoine de gènes ne soit différent d'un autre individu : ex l'Hortensia a une fleur de couleur rose en sol basique et bleue en sol acide. Si on transplante un hortensia bleu dans un sol basique, sa fleur prendra une couleur rose.

- Variation dans la dispersion et les connexions dans le paysage

La dispersion varie d'un individu à l'autre mais aussi au cours de sa vie, ces éléments sont à prendre en compte pour appréhender la connectivité fonctionnelle d'un paysage. Certains individus d'espèces mobiles peuvent soit quitter un habitat d'excellente qualité, soit rester dans un habitat de moindre qualité en raison de facteurs liés à la compétition entre parents ou de coûts excessifs de dispersion. La qualité de l'habitat n'est donc pas un facteur prédictif pertinent de la dispersion.

La théorie prédit que l'évolution de la dispersion dépend de la fraction disponible d'habitat dans le paysage : la stratégie de dispersion est choisie quand la fraction dépasse 75 % alors que la stratégie sédentaire l'est quand cette fraction descend à 15 %.

De la dispersion individuelle à la connectivité du paysage

La connectivité fonctionnelle du paysage mesure comment le paysage facilite ou freine les mouvements des individus entre les taches d'habitat. Elle estime le flux net d'individus qui bougent d'une tache à l'autre.

Cependant, la dynamique des perturbations qui crée une pression sélective sur la dispersion est très peu étudiée. Les études théoriques montrent que l'évolution de la dispersion dépend à la fois de la variation spatio-temporelle de la capacité de charge de la population locale et du nombre d'habitats dans le paysage lui-même résultant de la dynamique des perturbations.

La connectivité dépend du médium physique (terre, air, eau) que les individus doivent traverser.

- Connectivité des paysages terrestres :

Le monde terrestre est fragmenté en taches à différentes échelles en lien avec les ruptures naturelles et anthropiques de continuités. La présence de barrières aux déplacements ou d'éléments du paysage plus ou moins faciles à traverser induit des dispersions anisotropiques (orientées dans un sens particulier) qui sont mal prises en compte par l'estimation de connectivité structurale. La résistance du paysage traduit le coût de déplacement au sein du paysage. Elle permet de représenter le paysage comme une carte de résistance ou de friction pour une espèce donnée.

Les espèces se déplaçant dans l'air (oiseau mais aussi pollen et graines) sont moins dépendantes de la matrice du paysage mais sont aussi confrontés à l'hétérogénéité de l'environnement. La force et la direction du vent, la topographie et la température canalisent les flux des individus dans des « chemins d'air » analogues à des corridors terrestres.

- Connectivité des paysages marins :

La plupart des systèmes marins sont naturellement fragmentés et en mosaïque mais ils sont immergés dans un système tridimensionnel et dynamique (les courants sous-marins et les phénomènes de remontée d'eau (upwelling)). Les conditions de salinité, température, charge en sédiment et lumière sont hétérogènes. La dispersion dans le milieu marin est très souvent réalisée par les stades de vie très précoces (larves), par les juvéniles ou par les adultes. La connectivité marine doit être abordée espèce par espèce.

La notion de connectivité marine est la base de la conception de réseau d'aires marines protégées pour lutter contre la surpêche et permettre la conservation durable de la ressource marine.

- Connectivité des paysages des mares et de rivières :

L'eau douce est diverse dans sa structure physique (lac, mare, rivière) et abrite des organismes aquatiques ou semi-aquatiques.

La connectivité dans un lac est semblable à celle décrite pour la mer ; celle des mares est comparable à la connectivité terrestre. Les mares peuvent être considérées pour les espèces aquatiques comme des habitats favorables reliés par des corridors (chenaux permanents ou non). Les organismes semi-aquatiques peuvent rejoindre deux mares par d'autres milieux (habitats terrestres ou milieu aérien).

La connectivité des rivières est très spécifique car elle est majoritairement contrainte dans un axe unidirectionnel et par le courant qui orientent une partie des déplacements des espèces dans une seule direction. Ce réseau semble donc très asymétrique : les flux d'individus et de gènes sont majoritairement orientés amont-aval. Les têtes de bassin ont souvent des populations qui ont évolué génétiquement séparément alors que les populations des confluences ont des populations composées d'un mélange des populations de tête de bassin. Celles-ci sont donc la source de diversité pour tout le cours d'eau et ont donc une importance forte pour la conservation. La connectivité du paysage fluvial est fortement dépendante des capacités de dispersion des espèces. Des études montrent l'importance des corridors de dispersion non aquatiques pour comprendre la dynamique des métapopulations à large échelle notamment entre bassins versants.

- Estimation de la connectivité structurale :

La connectivité structurale est estimée de la manière la plus simple par la distance euclidienne (à vol d'oiseau) entre taches d'habitats ou entre populations (calculée de bord à bord ou de centre à centre). D'autres méthodes sont utilisées afin de mieux prendre en compte la capacité de dispersion des individus (théorie des graphes², index de connectivité de Hanski³, chemin de moindre coût) cependant l'efficacité relative de ces estimateurs a rarement été testée⁴. Les biais suivants ont été identifiés dans les études de connectivité structurale publiées sur des animaux :

- Les modèles les plus courants de chemin de moindre coût ignorent comment les animaux utilisent actuellement le paysage ;
- L'approche est souvent biaisée par le grain de perception du paysage qui est plus souvent celui auquel le chercheur perçoit la connectivité ce qui peut négliger des aspects importants de la biologie de l'espèce.
- Le grain retenu est souvent celui des données disponibles (notamment par télédétection) et non celui qui serait plus pertinent pour la perception du paysage par les espèces.

Les processus de dispersion semblent en outre être trop complexes pour être traduits par un modèle de connectivité structurale : la dispersion est variable dans l'espace et le temps, est variable au sein des métapopulations et des variations peuvent être observées en fonction des changements de la densité des populations et de l'environnement. Elle est de plus susceptible d'ajustement évolutifs rapides.

- Estimation de la connectivité fonctionnelle :

Les méthodes pour estimer la dispersion sont multiples depuis le suivi direct de l'émigration et de l'immigration jusqu'à des méthodes indirectes et notamment l'estimation des flux de gènes par modélisation des noyaux de dispersion (dispersal kernels⁵). Ceci a été testé avec succès sur l'étude la dispersion de papillons d'Europe. Une autre méthode est l'utilisation de modèles individus-centrés (s'ils sont paramétrés soigneusement). Cependant tous ces modèles pour être appliqués à des situations réelles, nécessitent des données extrêmement précises sur l'histoire de vie des organismes cibles (dont sa variabilité, ce qui est rarement disponible).

La proposition de cet article est de quantifier les flux de gènes et les barrières à ces flux en utilisant des outils génétiques. La génétique du paysage est l'un des outils les plus performants pour étudier la connectivité fonctionnelle du paysage et ses variations. La comparaison entre ses résultats et les mouvements réels d'individus peut donner des informations complémentaires sur les effets de la structure du paysage sur le succès reproductif des immigrants. En effet, si l'investissement des individus est trop fort pendant la phase de dispersion, cela peut diminuer leur chance de se reproduire dans le nouvel habitat. Donc une population locale connectée par des événements de dispersion fréquents peut ne pas avoir de modification de son patrimoine génétique si les immigrants ne se reproduisent pas avec les individus locaux. L'estimation des flux de gènes dans un paysage est une mesure de la connectivité fonctionnelle de celui-ci. Par contre, tenter de faire l'estimation inverse (estimer les flux de gènes à partir de la connectivité du paysage), est beaucoup plus difficile.

La richesse des différents outils génétiques permet de travailler à plusieurs échelles spatiales et temporelles. Les processus contemporains sont évalués par des méthodes de génétique des populations alors que des processus historiques sont abordés par la phylogéographie⁶. Différents marqueurs génétiques peuvent être utilisés :

Des marqueurs à faible taux de mutation (les nucléotides)

Des marqueurs à fort taux de mutation (les microsatellites)

L'emploi de ces deux marqueurs sur la même population de mouches dans l'archipel des Seychelles a permis de montrer qu'une distinction nette existe entre les effets du paysage passé et actuel sur l'espèce.

Les marqueurs moléculaires peuvent être utilisés pour étudier la dispersion de manière indirecte via la distribution des allèles⁷ entre populations ou de manière directe en identifiant les parents ou la population d'origine de chaque individu.

² Pour une présentation détaillée de la théorie des graphes voir sur le site www.tramevertetbleue.fr, la synthèse des articles sur la modélisation : <http://www.trameverteetbleue.fr/documentation/cote-recherche/analyses-articles/modelisation-cartographie>

³ Cet indice est calculé entre une tache et toutes les autres taches du paysage. Il prend en compte le taux de survie des individus dispersants, la distance entre deux taches et la taille de la tache d'arrivée.

⁴ Pour un article analysant la sensibilité des choix des variables pour les chemins de moindre coût, voir sur le site www.tramevertetbleue.fr, la synthèse des articles sur la modélisation : <http://www.trameverteetbleue.fr/documentation/cote-recherche/analyses-articles/modelisation-cartographie>

⁵ Décrit comment la fréquence d'événements de dispersion diminue avec la distance.

⁶ Discipline qui étudie les processus historiques qui affectent les patrons de variation génétique.

⁷ Les allèles sont les différentes versions d'un même gène.

Un article⁸ décrit toutes les informations requises pour faire le meilleur choix dans les données génétiques disponibles pour mesurer la dispersion.

Afin de réduire les incertitudes dans les estimations de flux de gènes, les auteurs conseillent de choisir, selon la démographie de l'espèce étudiée, une combinaison des différentes méthodes de génétique des populations disponibles. Certaines méthodes ont en effet pour hypothèse une dispersion semblable dans toutes les directions et ce n'est pas toujours le cas.

De nombreuses études montrent l'intérêt des études génétiques pour la mise en œuvre de décisions de gestion du paysage et qu'elles peuvent notamment révéler des caractéristiques contre intuitives qui facilitent les flux de gènes.

La future étape des études sur la génétique sera d'aborder la génomique du paysage en utilisant un nombre plus élevé de parties des gènes étudiés. Elle permettra d'étudier la variation des gènes adaptatifs en réponse aux changements d'environnement notamment en étudiant la variation des gènes impliqués dans l'adaptation aux changements rapides du paysage.

- Exemples pratiques de mesure de connectivité :

Le frein à l'utilisation des outils de génétique est leur coût. Ainsi dans le cadre de la mise en place de la Trame Verte et Bleue, le coût d'un suivi génétique pour une espèce (échantillon de 20 populations avec 30 individus par population et 12 microsatellites identifiés⁹) a été estimé à 26000 € par an. Il est donc recommandé de suivre des espèces parapluie, représentatives de l'écosystème où elles vivent, et de définir la périodicité pertinente de suivi en fonction du temps de génération de l'espèce et de la fréquence des perturbations du paysage. Il faut noter cependant que des suivis de déplacement d'individus peuvent être encore plus onéreux que des études génétiques.

De la connectivité du paysage aux réseaux écologiques

L'idée que la conservation des espèces devait être pensée régionalement plutôt que localement a développé l'intérêt pour les stratégies de connectivité passant du paysage au niveau régional. Mais cette approche est majoritairement basée sur la connectivité structurelle et pas sur les dispersions individuelles alors qu'elles sont au centre du fonctionnement des métapopulations.

Un certain nombre d'outils de planification des réseaux écologiques existent (Marxan, Zonation). Ils utilisent soit des règles de maximisation de la diversité en espèces soit l'existence d'un seuil des populations par espèce dans le réseau. Cependant ces modélisations sont imprécises et statiques alors que les processus de dispersion sont complexes et avec une variation spatio-temporelle. De ce fait, un certain nombre d'opérations parfois coûteuses ont été mises en place pour connecter des écosystèmes similaires sans prendre en compte la fonctionnalité de ces mises en réseaux en termes de sélection d'habitat et de dispersion.

Afin d'essayer d'améliorer cela, les auteurs suggèrent que les outils de génétique à partir d'espèces parapluie servent de base à la mise en œuvre d'un réseau fonctionnel.

- D'un réseau mono-spécifique à pluri-spécifique : Comment concilier les besoins écologiques de différents organismes ?

Utiliser des outils génétiques couplés avec des données sur les mouvements des individus permet de définir un réseau fonctionnel pour des populations locales d'une espèce donnée. Mais passer à un réseau multi-spécifique est plus compliqué. La méthode proposée, sans être la solution idéale, permet de produire un réseau écologique qui peut être plus fonctionnel que ceux basés sur la connectivité structurelle du paysage.

L'idée de départ est d'identifier des groupes larges d'écosystèmes dans le paysage étudié (tourbières, forêts feuillues, prairies sèches, pelouses calcaires...) et de sélectionner dans chacun de ces écosystèmes des espèces parapluie représentatives de l'écosystème.

Une phase terrain permet de cartographier les habitats et leur qualité ainsi que les populations locales de chacune de ces espèces parapluie (par comptage direct, transect, méthode de capture-recapture...).

Ensuite on teste le lien entre ces populations par des outils génétiques. Leurs résultats tels les flux de gènes et l'estimation de la taille effective des populations permettent de proposer des mesures de gestion du paysage visant à augmenter sa fonctionnalité.

Le réseau écologique dans la zone d'étude va alors émerger de l'empilement des réseaux identifiés pour les espèces parapluie.

⁸ Broquet T. et Petit E.J. (2009) Molecular estimation of dispersal for ecology and population genetics, *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **40**, 193-216.

⁹ En considérant que les microsatellites avaient été isolés au préalable.

Ces étapes sont celles utilisées pour la définition du réseau écologique national suisse et proposées pour la mise en place de la Trame verte et bleue en France mais sans la validation essentielle de la fonctionnalité du réseau par les outils génétiques.

En cas de conflits entre besoins des espèces, des méthodes complémentaires doivent être utilisées pour comparer des scénarios alternatifs de gestion du paysage (méthodes d'analyse de la viabilité des populations, analyses multicritères, modèle multi-agents...).

- **Sélection des espèces parapluie :**

Il est malgré tout difficile de généraliser les données obtenues par les espèces parapluie à l'ensemble des espèces de leur écosystème car les besoins écologiques et la sélection des habitats peuvent être très différents même au sein d'un écosystème. Une étude montre que deux papillons vivant sur la même plante hôte et dans le même habitat utilisent en fait des habitats fonctionnels différents. La définition d'un habitat et de sa qualité ne sont pas transférables d'une espèce à l'autre. D'autres études montrent que 3 espèces de papillons spécialistes des pelouses calcaires ont des structures de population et des schémas de dispersion profondément différents. Dans les cours d'eau des études ont montré que 2 espèces de poissons étaient très sensibles à la présence de seuils et deux autres beaucoup moins. Les auteurs recommandent pour des programmes de restauration de continuité de cours d'eau, de prendre en compte les besoins des espèces les plus sensibles à la fragmentation.

Le point le plus critique de l'approche proposée est le choix des espèces parapluie. Les recommandations sont de prendre en compte les espèces à plus forte exigence en termes de qualité d'habitat (espèces spécialistes), de dispersion (à plus faible capacité de dispersion) et non pas des espèces généralistes ou très mobiles. En effet les espèces à cycle de vie complexe et faibles capacités de dispersion sont sensées avoir plus de besoins en termes de connectivité du paysage. Ceci nécessite donc d'avoir des données sur l'histoire de vie des espèces notamment la spécialisation, repères pour la sélection d'habitat, le mode et la distance de dispersion et sa fréquence.

Conclusion

Les fonctionnements des métapopulations dépendent de la dispersion qui est un processus variable dans le temps et l'espace. C'est pourquoi les modèles de connectivité structurelle, qui se basent pourtant sur le fonctionnement en métapopulation, ne sont pas adaptés car ils ne prennent pas en compte cette variabilité. Seule la prise en compte, pour une espèce donnée, de sa dispersion et de sa sélection d'habitat permet l'identification d'un réseau fonctionnel.

L'article propose une approche pour définir un réseau écologique plus fonctionnel :

- Identifier un groupe d'écosystèmes dans le paysage et y sélectionner des espèces parapluie ;
- Cartographier les taches d'habitat et leur qualité ainsi que les populations ;
- Mesurer les liens dans le paysage par des outils de génétique ;
- Proposer des mesures de gestion qui améliorent la fonctionnalité en se basant sur les flux de gènes et les estimations de taille de population ;
- Empiler les réseaux individuels définis par les espèces parapluie pour identifier le réseau écologique.

Commentaire :

Article très intéressant par sa description de la variabilité de la dispersion et qui remet en question des présupposés notamment sur la qualité d'habitat : un individu peut quitter un habitat de bonne qualité comme rester dans un habitat médiocre en évaluant les coûts/bénéfices de la dispersion.

Même si les outils proposés sont peut être difficilement utilisables de manière courante et sur des territoires vastes, ils peuvent apporter des informations importantes dans des situations très contraintes ainsi que dans les mesures de remise en transparence du paysage pour mesurer l'efficacité fonctionnelle de la reconnexion réalisée.