

les animaux sauvages captifs peuvent-ils rester « naturels » ?

par Alain Zecchini

10 rue Rubens, 75013 Paris
a.zecchini@worldnet.fr

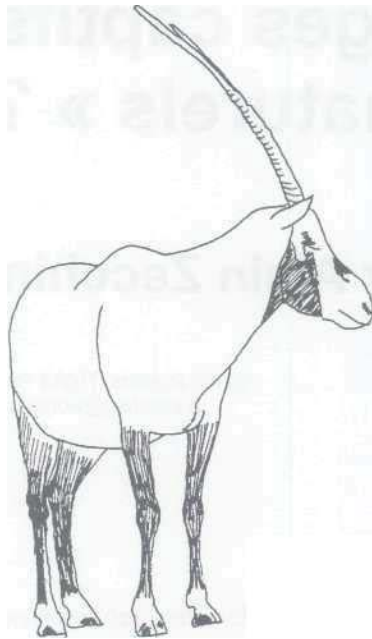
Entre sélection artificielle et sélection naturelle, les espèces animales captives dans les établissements zoologiques subissent les pressions d'un environnement largement anthropisé. La petitesse de leurs populations les rendent plus sensibles aux perturbations génétiques, leur biologie et leur éthologie peuvent subir des changements. Des variations sont-elles à attendre dans les rythmes et les modes de leur évolution ? Ces questions sont particulièrement importantes pour les espèces qui font l'objet de programmes de conservation.

La faune sauvage captive est présente dans les zoos et les parcs animaliers, les laboratoires, les établissements d'élevage et chez les particuliers. Il s'agit généralement d'espèces communes, mais aussi d'espèces menacées. La gestion de ces dernières, dans les établissements zoologiques, et le maintien de leurs caractères propres sont suivis avec attention, car les risques de leur disparition s'accroissent et des probabilités d'extinctions massives ont été avancées.

Il a notamment été souligné que si toutes les espèces de mammifères et d'oiseaux actuellement menacées disparaissaient dans le siècle en cours, et si le rythme d'extinction se maintenait, la moitié de la plupart des représentants des ordres de mammifères et d'oiseaux seraient éliminés dans les siècles suivants. Les mammifères seraient davantage touchés, car leurs ordres sont représentés par moins d'espèces et les rythmes d'extinction plus rapides que chez les oiseaux (1)¹. Ainsi, il faudrait attendre de 500 à 1 000 ans, avec une stabilisation de la population humaine mondiale, pour que les conditions de restauration des habitats de la faune sauvage soient réunies ; dans l'intervalle, la planète pourrait perdre de 3 à 16 millions d'espèces ; les établissements zoologiques auraient donc un rôle d'« arches » (de Noé) pour recueillir un nombre variable d'individus d'environ 2 000 espèces de vertébrés terrestres (2).

Les établissements zoologiques, depuis longtemps, ont commencé ce travail de préservation. 25 espèces proches de l'extinction ont pu ainsi être sauvées. Parmi les mammifères, le cheval de Przewalski (*Equus przewalskii*), le cerf du Père David (*Elaphurus davidensis*), le bison d'Europe (*Bison bonatus*), l'oryx d'Arabie (*Oryx leucoryx*). Et, actuellement, de nombreuses autres espèces de différentes classes, vulnérables ou en danger dans la nature, sont concernées aussi par des programmes de conservation en captivité.

¹Les nombres entre parenthèses renvoient aux références bibliographiques, en fin d'article.



Mais le bilan global reste faible. Il n'y a pas assez d'établissements, dans le monde, ni assez de place dans chacun d'entre eux, ni assez de financements, pour toutes les espèces menacées. Et puis, l'option de la captivité n'est pas la seule. Maintenir les animaux dans leurs habitats naturels, en dépit de l'ampleur des problèmes, reste une tâche indispensable et considérée comme prioritaire.

Mais, dès lors que des espèces sont représentées en captivité, se pose la question de leur évolution dans un tel cadre, des changements qui peuvent les affecter. Surtout si l'objectif final est de procéder à des réintroductions ou des renforcements de ces espèces dans leur habitat naturel.

L'ontogenèse perturbée

Comment évaluer ces changements ? Une première approche est de comparer, pour une même espèce, des individus captifs et des individus dans la nature. Cela ne va pas sans incertitudes. Outre

l'insuffisance des données concernant les individus dans la nature, ceux-ci sont considérés à une certaine époque, ce qui signifie qu'il y a eu une évolution depuis l'état ancestral. La référence est donc relative. Une deuxième méthode est d'enregistrer les changements affectant une population captive sur plusieurs générations. Elle est en principe plus facile, mais à condition de connaître l'histoire de cette population. Les deux méthodes peuvent se combiner.

En captivité, l'environnement global présente des différences plus ou moins importantes avec celui de la nature. Environnement physique, d'abord : avec la contraction et l'artificialisation de l'habitat (voire du climat). Environnement biologique : la boisson et la nourriture sont fournies en permanence ; les animaux sont à l'abri des prédateurs, et aussi des agents infectieux, des maladies et des parasites naturels (ils peuvent contracter d'autres affections en captivité). Environnement social : la densité et la composition des populations, ainsi que leur reproduction, sont largement déterminées par les gestionnaires des établissements ; l'homme, qui apparaît comme une espèce à laquelle les animaux doivent s'habituer, conditionne une part certaine de leur comportement.

Tous ces facteurs peuvent influencer sur la morphologie des espèces, leur physiologie et leur éthologie.

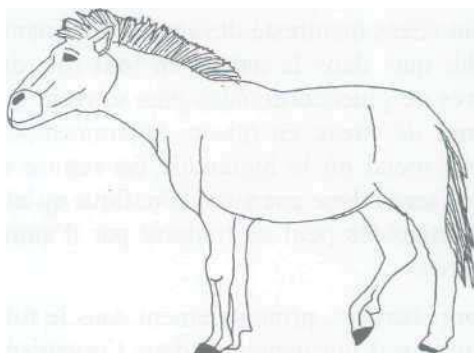
On peut tout d'abord le constater au niveau de l'ontogenèse, en particulier pour le développement du système nerveux et du système musculaire. L'embryon est sensible aux perturbations nutritionnelles et environnementales, qui peuvent influencer sur la croissance de ces deux systèmes. D'autant plus que les capacités de régénération de leurs cellules sont réduites, ce qui exposera l'adulte à des handicaps de coordination neuromusculaire, par rapport à la « règle » en vigueur chez son espèce (3). Ainsi, lorsque des œufs de tortues happeuses (*Chelydra serpentina*) sont mis à incuber sur des surfaces sèches, au lieu des surfaces humides habituelles pour cette espèce (l'absorption d'eau est nécessaire au bon développement embryologique), les animaux, à leur naissance, présentent une hypertrophie du cœur, qui pourrait être causée par une hypovolémie circulatoire (diminution du volume sanguin circulant) (4).

Lors de la mise en œuvre de processus d'enrichissement (l'introduction de stimuli dans l'environnement d'un animal, de façon à renforcer ses capacités cognitives et instrumentales), on peut également relever plusieurs effets neuroanatomiques et neurochimiques : un accroissement de poids des régions corticales et un épaississement du cortex ; une augmentation de la cholinestérase (enzyme

activant l'acétylcholine, laquelle transmet l'influx nerveux d'une excitation au niveau des synapses) ; une élévation des niveaux de TARN comparés à ceux de l'ADN (5).

La nutrition à elle seule peut être un facteur de changement morphologique. Ce changement affecte en priorité la boîte crânienne avec, généralement, un raccourcissement et un élargissement de celle-ci (6). Des rhinocéros indiens (*Rhinoceros unicornis*) et de Java (*Rhinoceros sondaicus*) captifs avaient un crâne moins long et plus large, et une taille corporelle plus petite, comparativement aux normes de leurs congénères dans la nature ; chez deux rhinocéros de Sumatra (*Dicerorhinus sumatrensis*), la taille corporelle était au contraire plus importante, le crâne nettement plus long. Toutes ces modifications ont été attribuées au régime alimentaire (7). Les crânes de lions captifs («*Felis leo massaica*», i.e. *Panthera leo massaicus*) étaient beaucoup plus courts et plus larges, reflétant des changements semblables dans la structure de la mâchoire (en sus d'un assombrissement marqué de la couleur de la peau et d'une crinière plus abondante) (8). Plusieurs cas comparables ont été observés chez d'autres espèces, d'équidés en particulier.

Tous ces exemples représentent des variations non héréditaires, qui sont dues à des changements dans l'environnement des animaux et qui sont théoriquement réversibles.



Les variations héréditaires ont des implications plus importantes. Éteinte dans la nature, l'espèce du cheval de Przewalski s'est reproduite en captivité, mais avec une anomalie dans la couleur de la robe. Le cheval captif ne possède pas la pigmentation noire caractéristique de l'espèce aux extrémités distales des membres, à la crinière et à la queue, mais une pigmentation rousse/alezane. Cette anomalie tient au fait que les chevaux de Przewalski actuels descendent d'un croisement des rares survivants avec une jument porteuse de ce « gène roux. »

Quand il s'agit d'une « tare » reconnue chez un individu seul, plusieurs options sont possibles. Si le caractère concerné n'a pas d'incidence majeure sur le comportement de l'animal et donc sur la vie du groupe, et si l'animal n'est pas reproducteur, il pourra être maintenu parmi ses congénères. Mais, dans le cas contraire, il pourra être isolé et, lorsque le bilan est critique, euthanasie. Dans la nature, aussi bien, les espèces sont loin d'être rares dont certains individus présentent des défauts morphologiques. En 1980, un mâle reproducteur rhinocéros noir (*Diceros bicornis minor*) introduit dans le parc national des éléphants d'Addo (Afrique du Sud) a été castré, pour éviter que le gène de sa malformation, l'absence du pavillon auriculaire droit, ne passe dans le pool génétique de sa population d'accueil (plusieurs autres cas sont connus de rhinocéros sans pavillons auriculaires). L'un des enseignements de cette stérilisation, pour la captivité, est le changement de comportement de l'animal, désormais dépourvu de l'« agressivité » et de la crainte des humains qu'on attribue généralement aux rhinocéros noirs (9).

Stress et bien-être

Dans le domaine du comportement, les observations sont souvent rapportées au stress, la réponse biologique et psychologique à une situation nouvelle ou menaçante, l'inadaptation physiologique et éthologique d'un animal à des stimulus de son environnement qui prennent la forme d'une agression. Cet état réactionnel affecte les systèmes nerveux et endocrinien et il peut être mesuré par des

augmentations des taux d'adrénaline et de noradrénaline, une activation des corticosurrénales, des sécrétions de neuropeptides. Les facteurs occasionnant le stress ne manquent pas en captivité. Dans un tel environnement, l'animal voit sa capacité de contrôle réduite. Soumis à un confinement spatial, dont la qualité n'est pas toujours celle qui lui conviendrait (si l'habituation est couramment constatée en captivité, on ignore véritablement à quel prix l'animal s'y résout), il est confronté à une promiscuité permanente quand, dans la nature, il pourrait avoir la ressource de s'écarter, au moins temporairement. Les bruits extérieurs non naturels, parfois des infrasons, peuvent le déstabiliser. De mauvais indices de photopériodicité, des écarts thermiques importants, une nourriture inadéquate, des maladies ou des traumatismes, sont autant de causes de stress.

Les conséquences de ce phénomène peuvent être significatives. Les cas d'analgésie et d'ulcères ne sont pas rares. Les capacités de reproduction peuvent être altérées. Pour les mâles, cela se traduit par une baisse de la spermatogénèse. Pour les femelles, par une perturbation du cycle reproducteur pouvant aller jusqu'à l'avortement. Des troubles de comportement ont été constatés chez les petits de femelles stressées. Des mères peuvent repousser leur progéniture après la mise bas, et il faut alors entreprendre un élevage à la main, ce qui n'est pas toujours aisé. Les systèmes de dominance/subordination peuvent aussi être concernés. En captivité, il a été montré que les animaux de rang inférieur d'espèces sociales, les subordonnés, ceux dont le succès de reproduction est moindre, voire nul, sécrètent des niveaux élevés de glucocorticoïdes (11-oxycorticostéroïdes) qui ont, notamment, pour effet d'inhiber la reproduction en réponse au stress manifesté devant les dominants. Tel est le schéma habituel. Or, de récentes études ont établi que, dans la nature en tout cas, des dominants d'espèces sociales peuvent avoir des niveaux élevés de glucocorticoïdes plus souvent que des subordonnés. Donc manifester davantage des phénomènes de stress, en raison, notamment, de l'obligation de réaffirmer leur statut, dans un environnement social où la hiérarchie est remise en question avec une certaine régularité. Au total, la dominance ne serait donc pas aussi bénéfique qu'elle le semble, puisque l'augmentation des sécrétions de glucocorticoïdes peut se traduire par d'autres effets néfastes, sur le métabolisme et le système immunitaire (10).

Le stress a aussi une action réductrice sur les enzymes qui sont chargées, principalement dans le foie, d'éliminer les produits toxiques non biologiques (les xénobiotiques) qui pénètrent dans l'organisme (11).

Il est, par ailleurs, probablement l'une des causes des stéréotypies des animaux captifs. Les stéréotypies sont des répétitions des mêmes actes, sans grandes variations et sans fonctions ni buts apparents. La base fonctionnelle de ces comportements est l'incapacité de l'animal à exécuter une fonction habituelle, ce qui occasionne une frustration et le déclenchement d'un comportement de substitution. Chez beaucoup d'espèces, des stéréotypies surviennent quand l'animal est en attente de nourriture, voire quand son régime alimentaire est modifié. Les carnivores, par exemple, sont assez coutumiers des déambulations le long des cages ou des enclos. La stéréotypie peut s'expliquer aussi par l'impossibilité de l'animal de se rapprocher d'un espace, d'un objet, d'engager une relation particulière avec un congénère. Ainsi deux ours à lunettes (*Tremarctos ornatus*) du zoo de Zurich (Suisse) ont-ils été affectés d'un ballonnement répété de la tête. Pour la femelle, Tolima, cela exprimait la frustration de ne pouvoir utiliser, à cause des écarts de température, son aire favorite de repos dans les arbres de l'enclos ; quant au mâle, Sangay, ses avances sexuelles étaient repoussées par Tolima (12).

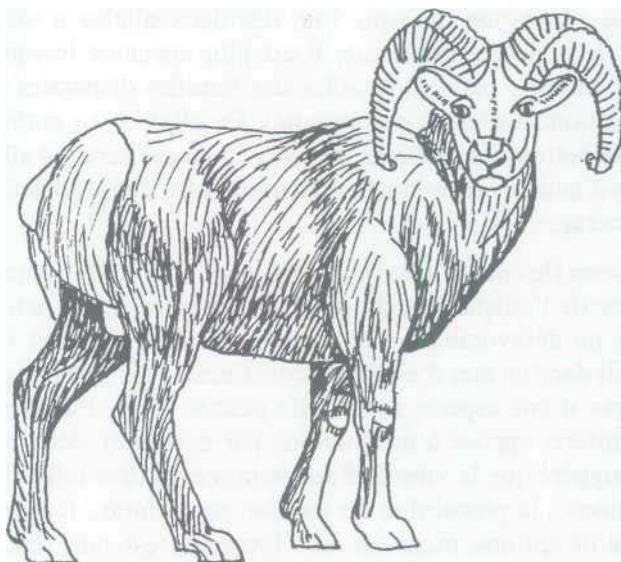
Si les stéréotypies peuvent s'expliquer par des interactions de stimulus, certains auteurs les comprennent davantage comme les expressions d'un mal-être de l'animal, et de sa subjectivité. Elles impliquent l'apparition d'un processus de fixation, avec une rigidité et une répétition, donc une perte de contrôle de l'animal et de sa subjectivité. Ainsi F. Wemelsfelder estime-t-il que « le comportement stéréotypé est le signe manifeste d'une souffrance chronique de l'animal et d'une diminution de son bien-être » (13).

Ce concept de bien-être est maintenant largement accepté dans les établissements zoologiques. Lorsque des individus captifs sont confrontés à des situations non stimulantes (limitation ou impossibilité des explorations, des rencontres, des jeux, des accouplements, etc.), ils peuvent devenir léthargiques, ne pas répondre à de nouvelles situations, développer des stéréotypies ou bien manifester des comportements d'autostimulation, dont l'automutilation est une forme grave. Ou encore prendre des postures apparemment naturelles, mais éloignées de leur contexte, comme le léchage des barreaux, la demande de nourriture aux visiteurs, le lancer d'objets (14).

En résumé, ce qui s'apparente à un mal-être de l'animal peut affecter tout son registre comportemental, qu'on décrit par son éthogramme : l'exploration, la nutrition, les interactions sociales, le toilettage, la reproduction, donc les rythmes d'activité comme les rythmes de repos.

Le concept d'enrichissement a été développé pour répondre à cette problématique. Il s'agit d'améliorer l'environnement physique, social et psychologique de l'animal. Sur le plan matériel, avec des enclos ou des cages convenant aux espèces, un régime alimentaire adapté et une nourriture moins facile d'accès pour obliger l'animal à passer plus de temps à la rechercher, une complexification de l'espace disponible et la disposition éventuelle d'objets différents dans le périmètre pour éviter l'uniformité spatiale et promouvoir la découverte. Dans la nature, les animaux, les mammifères en tout cas, consacrent la moitié, voire les trois quarts ou davantage, de leur période quotidienne active à la recherche de nourriture. Captifs, ils reçoivent à heure fixe une ration qu'ils avalent rapidement. Chez les ours bruns sauvages, par exemple, cette recherche représente 95% du temps actif; mais chez leurs congénères captifs, seulement 10 à 20%. La cage des orangs-outans (*Pongo pygmaeus*) de la ménagerie du Jardin des plantes, à Paris, a été repensée, il y a quelques années, dans le sens d'un essai de récréation d'une portion de forêt tropicale, avec beaucoup de structures (troncs, filets) et d'objets, une lumière du jour atténuée, la dispersion dans tout l'espace de la nourriture.

Toutefois l'enrichissement matériel n'est pas une panacée. L'amélioration significative de l'enclos et de l'alimentation des ours du zoo de Zurich, en particulier, est restée sans effet sur leurs stéréotypies (12).



Des populations réduites

Car il s'agit aussi de respecter des critères fonctionnels pour la constitution des groupes, critères concernant le taux sexuel, l'effectif, le degré de parenté des individus. Ce qui est moins facile, puisque les espèces captives sont généralement représentées par de petites, voire très petites, populations. Et puis, il faut compter aussi sur l'apprentissage de la docilité, à l'occasion de la mise à disposition de nourriture, du nettoyage de l'espace, des soins, des manipulations diverses, qui est utile pour la gestion des

animaux, mais qui interfère avec leur comportement naturel. Ce comportement ne doit pas être inhibé, notamment pour la transmission par les adultes, aux jeunes, des patrons en matière de relations sociales, de nutrition, de sexualité. À cet égard, depuis quelques années, l'importance de l'effet Allée a été soulignée. Cet effet a été étudié chez des espèces dans la nature, mais ses incidences sur les espèces captives semblent également plausibles. Il stipule une relation positive entre les composants

de la vigueur d'une espèce et la taille de la population. En pratique, les individus peuvent bénéficier de la présence de congénères, par l'exemple qu'ils donnent, pour exprimer de façon satisfaisante les composants de leur propre vigueur : surveillance et agression des prédateurs, modifications de l'environnement, facilitation de la reproduction, etc. L'important est cette socialité, cette coopération entre individus, qui permet à chacun d'illustrer les modes comportementaux de son espèce. Or, lorsque la population est très réduite, il arrive qu'il n'existe plus assez de références vivantes pour que cette transmission puisse se faire. En conséquence, la vigueur individuelle et collective diminue, et les risques d'extinction de la population s'accroissent, toutes choses égales par ailleurs (15).

La petitesse des populations captives représente bien un problème essentiel pour la poursuite de leur évolution, qui se traduit sur le plan génétique.

Quatre facteurs sont en effet impliqués dans l'évolution naturelle : les mutations (sources de la variabilité génétique, laquelle conditionne l'évolution) ; la sélection ; la dérive génétique ; les migrations.

On peut déjà, pour la captivité, supprimer le facteur migrations, en considérant simplement que le brassage démographique et génétique (le flux génique), en captivité, ne s'opère que par le moyen des échanges d'individus, ou par le renforcement des populations (ce qui peut être déterminant pour la survie d'une population captive).

De même, la sélection naturelle est en grande partie artificialisée, en raison de l'anthropisation de l'environnement et du relâchement des pressions qui s'exercent habituellement sur les espèces dans la nature. Ce qui implique surtout, en pratique, que des individus qui seraient éliminés dans la nature peuvent généralement vivre en captivité.

Le facteur essentiel à prendre en compte est la variabilité génétique (le polymorphisme, l'existence de phénotypes différents) d'une population. Celle-ci se caractérise aussi par le nombre moyen d'allèles (les formes d'un gène) par locus (la position d'un gène sur un chromosome) et par l'hétérozygotie (la présence de deux allèles différents à un locus). C'est l'hétérozygotie qui représente le brassage entre les individus et la diversité génétique entre les populations. La fréquence des allèles, en référence au stock parental, est toujours aléatoire à chaque génération, puisque l'un des deux allèles n'est pas transmis par le géniteur. C'est le phénomène de la dérive génétique. Il est plus accentué lorsque la population est réduite, le taux sexuel des reproducteurs biaisé, les tailles des familles disparates et le nombre des reproducteurs fluctuant (toutes situations présentes en captivité). En effet, il y a moins de compensations entre les variations dans la distribution des gamètes. En conséquence, certains allèles peuvent devenir très rares, voire disparaître, et d'autres, au contraire, notamment les allèles délétères, être surreprésentés, ce qui appauvrit le pool génétique.

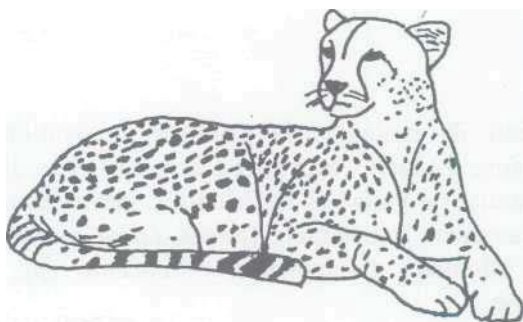
Il faut compter aussi, et surtout, avec les mutations (les modifications de structure de l'ADN, donc des gènes). Ce sont elles qui peuvent être à la base de l'adaptation, d'où leur importance. Elles peuvent être neutres (les plus nombreuses), favorables ou défavorables. Les gènes favorables qui sont fixés sont rares, parce que les organismes vivants sont dans un état d'équilibre constitutif. Plus une mutation favorable se rapproche de l'optimum de vigueur d'une espèce, moins elle peut se fixer. Et, pour un organisme complexe (comme un grand mammifère, opposé à un microbe, par exemple), cette règle joue avec davantage de rigueur. Il a donc été suggéré que la vitesse d'adaptation évolutive ralentissait chez les organismes complexes, pour trois raisons : la probabilité de fixation est réduite ; le gain de vigueur ne peut qu'être limité ; et la probabilité qu'une mutation soit favorable est une fonction décroissante, puisqu'elle est liée au niveau de complexité de l'organisme (16). En revanche, les mutations nuisibles ont bien davantage de chances d'être fixées, parce qu'il est nettement plus facile de déstructurer un organisme que de le structurer. Plus les gènes délétères sont concentrés dans une population, plus ils représentent un fardeau génétique. En théorie, la population ne peut donc que décliner. Jusqu'à un stade final, une fusion de mutation, avec un taux d'accroissement démographique négatif (17).

Dans cette même problématique, il faut prendre en compte le stress, considéré dans sa fonction de force évolutive. Ses effets à ce titre ont été constatés en laboratoire, mais comme pour l'effet Allée, des implications pourraient exister pour les espèces en captivité. Un environnement stressant peut faire augmenter le taux de mutation, ce qui augmente la variation phénotypique, notamment pour les caractères morphologiques (18).

En captivité, l'accumulation des mutations délétères peut aussi rester cachée, l'érosion de la vigueur ne pas s'exprimer complètement, puisque la sélection naturelle a un faible impact. Mais si une population captive est réintroduite dans la nature, alors ces mutations peuvent prendre effet. Moins fortement, si l'environnement se caractérise par une compétition intraspécifique minimale ; mais la capacité de la population à survivre n'en reste pas moins compromise (19).

90% de la variation génétique sur 200 ans

Il est un autre phénomène qui affecte grandement la survie des populations, celui dit du goulet d'étranglement, qui se produit en nature. Il peut toutefois s'exercer sur des populations captives, si les générations qui les ont précédées en ont été victimes. Ce phénomène se caractérise par la baisse d'effectif brutale due à des catastrophes naturelles, des épizooties, des déficits alimentaires, la prédation animale ou humaine, etc. Les suites d'un goulet d'étranglement varient en fonction de son importance et aussi du taux de fécondité de la population. Si ce taux reste élevé après l'événement, les pertes d'hétérozygotie pourront être limitées. Mais s'il est faible, l'hétérozygotie ne pourra remonter que très lentement (20). Des espèces très diminuées ont pu, dans la nature, montrer un rétablissement satisfaisant, en raison de leur vigueur démographique, et aussi, peut-être, d'une réduction de la compétition intraspécifique et d'une moindre prévalence des maladies et des parasites. Mais ces rétablissements sont très aléatoires. Quantité d'exemples existent de populations animales ayant subi des goulets d'étranglement, dont les descendants présentent des malformations génétiques. Chez des carnivores comme les guépards, des anomalies spermatiques existent. En laboratoire, il est facile de faire la démonstration de la perte de vigueur. Des populations de mouches drosophiles (*Drosophila melanogaster*), par exemple, qui passent par un tel goulet, succombent à des concentrations de chlorure de sodium plus faibles que celles auxquelles sont exposées des populations non réduites ; les premières montrent donc moins de résistance devant l'introduction d'un facteur létal (21).



Hors goulet d'étranglement, les mutations défavorables réduisent de toutes façons la vigueur d'une population. Mais dans une population de taille importante, ces mutations sont habituellement éliminées par le différentiel mortalité/fécondité.

Et, même pour les petites populations, des mutations défavorables peuvent être contenues. Certains allèles peuvent être néfastes pour la vigueur (qu'on peut qualifier aussi de valeur adaptative ou de succès reproductif, et qui traduit la viabilité et/ou la fécondité) d'un individu, mais ne pas affecter le succès reproducteur d'une population. Des allèles, en particulier, qui concernent la reproduction des mâles : les femelles peuvent se détourner des mâles considérés comme insuffisamment performants pour la transmission des gènes et ne choisir que les meilleurs partenaires, ceux qui manifestent justement une vigueur plus forte. Ainsi, par la sélection sexuelle notamment, les effets de mutations défavorables peuvent rester circonscrits au sein d'une population et *a contrario* des mutations favorables peuvent être bénéficiaires. Il a été récemment évalué une taille critique de population, au-delà de laquelle des mutations favorables pourraient

permettre à une population de persister et qui est de quelques centaines d'individus de population efficace (la fraction d'une population qui participe effectivement à la reproduction) (22). D'autres auteurs, auparavant, avaient suggéré une taille de population efficace de 500 individus (23), voire de 5 000 individus (24), pour assurer une viabilité à long terme. Ce qui, dans toutes les estimations, suppose une population de référence importante, cinq à dix fois supérieure en nombre, peut-être, à la population efficace.

Qu'en est-il, alors, des populations captives, qui sont, pour l'essentiel, très réduites en effectif?

La variabilité génétique n'est que peu affectée pour des populations démographiquement stables, non perturbées, car, dans ce cas, elle ne peut baisser de façon significative qu'après plusieurs centaines, voire plusieurs milliers de générations. Un mammifère avec un temps de génération de 10 années, réduit à une population efficace de 50 en 1900, conserverait 90% de son hétérozygotie aujourd'hui ; une étude conduite sur 80 populations mammaliennes a ainsi montré que 90% des espèces n'avaient perdu que 10% de leur hétérozygotie initiale (25). D'une manière générale, il a été suggéré que l'un des critères essentiels de l'élevage en captivité devrait être de maintenir sur une période de 200 ans 90% de la variation génétique des populations fondatrices (sauvages), ces populations devant comprendre chacune, dans la plupart des cas, 25 individus efficaces ou davantage (2). Ces chiffres sont également à moduler, puisque certaines espèces, de carnivores en particulier, ont naturellement une faible variabilité.

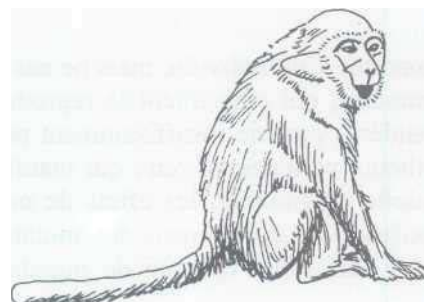
Mais il faut souligner qu'en captivité, la variabilité peut diminuer parfois rapidement, à cause des biais existant dans la structure des populations et à cause de la consanguinité.

Le phénomène que les gestionnaires des établissements zoologiques surveillent donc en priorité est celui de la consanguinité, qui s'exprime par l'augmentation de l'homozygotie (la présence des deux mêmes allèles pour les deux exemplaires du gène, le cas d'un individu dont les deux parents sont apparentés). Car ses effets sont rapides. Ils peuvent se manifester dès la génération qui suit l'appariement.

Ils incluent une diminution des capacités de reproduction, de la fécondité, une augmentation de la mortalité juvénile, un ralentissement de la croissance, des déséquilibres du développement, une sensibilité accrue au stress et aux maladies, un affaiblissement de la compétition intra- et interspécifique. Tous ces effets sont regroupés sous le terme général de dépression de consanguinité.

Défauts héréditaires et congénitaux

La consanguinité peut notamment faciliter l'apparition de maladies héréditaires et peut-être congénitales (acquises *in utero*). Pour les premières, la cause est bien l'expression de gènes récessifs délétères, jusque-là « contenus » par l'hétérozygotie. Quantité de maladies héréditaires, certifiées ou non, ont été constatées chez des animaux captifs. Notamment la cataracte (lamas, *Lama glama* ; vigognes, *Vicugna vicugna* ; loups, *Canis lupus*) et l'albinisme (mangabeys, *Cercocebus spp.* ; gorilles, *Gorilla gorilla* ; ours bruns, *Ursus arctos*). Une proportion importante d'ours bruns de zoos de pays nordiques sont ainsi albinos et ils appartiennent tous à des familles consanguines ; la transmission du gène albinos a été facilitée par l'inexistence, jusqu'à l'époque récente, de plans de gestion génétique de l'espèce (80% de la population actuelle concernée provient de fondateurs dont l'origine géographique est inconnue) (26). Le cas des « tigres blancs » (*Panthera tigris*), par contre, représente



bien un phénomène d'erreur chromosomique volontairement exploité pour la captivité, et l'on peut s'interroger sur l'élevage de tels animaux, à une époque où l'on insiste sur le respect de l'intégrité de la biodiversité. Les maladies congénitales, elles, sont largement amenées par les problèmes qui peuvent se poser dans l'environnement captif : problèmes d'infections, de nutrition, d'exposition à des agents toxiques, d'affaiblissement des défenses immunitaires dû au stress. Défauts héréditaires et défauts congénitaux peuvent aussi se combiner.

Un coût de la dépression de consanguinité a été estimé pour 40 populations captives de mammifères représentant 38 espèces. La mortalité des juvéniles nés de relations parents-enfants ou bien enfants-enfants était supérieure de 33% à celle des juvéniles nés de parents non apparentés (27). S'agissant d'espèces dans la nature, il est parfois avancé que la consanguinité ne les affecterait pas réellement. Elles auraient des stratégies pour en limiter les effets : les individus reconnaissent leur parenté commune et ne s'accouplent pas entre eux, s'ils restent dans le groupe natal ; ou bien les jeunes se dispersent aux alentours de la maturité sexuelle. Toutefois, ces règles sont plus difficiles à respecter dans les petites populations isolées. De fait, la consanguinité et la dépression de consanguinité sont souvent constatées chez elles et représentent l'une des plus graves menaces pour leur survie (28). Des niveaux de consanguinité même supérieurs à ceux de populations captives ont été relevés pour des populations de 20 espèces sauvages d'animaux et 15 de plantes (29). Mais, bien sûr, les espèces dans la nature peuvent compenser ces handicaps quand la taille de leurs populations est importante, ce qui permet de « diluer » la consanguinité.

Il n'en reste pas moins qu'un problème peut se poser lorsque des individus consanguins dans la nature sont introduits en captivité : ils apportent avec eux leur homozygotie. Une telle perspective est malgré tout réduite de nos jours, d'abord parce que les contrôles sont plus efficaces que par le passé, et ensuite parce que les captures d'animaux sont plus rares. Toutefois la question reste ouverte pour les individus homozygotes anciennement capturés (qu'ils soient encore vivants ou que leurs gènes leur aient survécu, chez leurs descendants).

Le coefficient de consanguinité au niveau de la population est établi par la formule $f = 1/2N_e$ par génération, N_e étant la population efficace. Ainsi, pour une population de 100 individus dont 20 de population efficace, $f = 1/40 = 0,025$. Un taux similaire de 2 à 3% est souvent retenu pour les races d'animaux domestiques, dont le génotype a été modifié par plusieurs siècles de sélection artificielle. Pour les espèces sauvages captives, un taux plus faible, de 1%, a été proposé, de façon à conserver le maximum d'hétérozygotie ; ce taux correspond à une population efficace de 50 individus (30). On constate une fois encore que ce dernier chiffre est loin d'être la norme dans les établissements zoologiques, surtout pour les grands mammifères. Naturellement, il est nécessaire de pondérer, car le taux de consanguinité est variable suivant les espèces et il est fonction aussi du temps de génération : chez les espèces à génération longue (grands mammifères), la consanguinité mettra plus de temps à se manifester que chez les espèces à génération courte (rongeurs, par exemple).

Au niveau des individus captifs, l'examen du pedigree peut permettre d'évaluer la consanguinité et la dépression de consanguinité : tout individu dont les parents possèdent des ancêtres communs est considéré comme consanguin, avec un coefficient de consanguinité qui s'établit en fonction de la proximité parentale entre les générations précédentes.

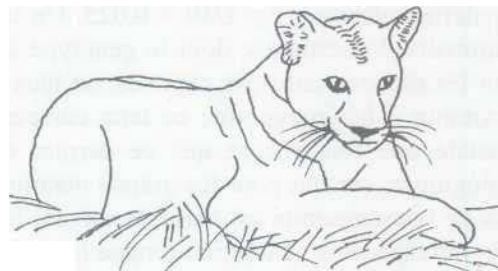
Pour les individus sauvages, le pedigree peut aussi être utilisé, en parallèle avec d'autres méthodes, essentiellement des analyses génétiques. Elles ont leurs points forts et leurs points faibles, et s'appuient chacune sur des facteurs particuliers : ainsi la corrélation entre la vigueur individuelle et l'hétérozygotie (puisque l'augmentation de la première est en principe liée à celle de la seconde) ; la similarité d'allèles propres à deux individus, ou bien, entre eux, d'allèles hérités du père et de la mère ; les probabilités de descendance de certains individus (28).

La détermination du niveau de consanguinité est certes une première étape. Mais le problème se complique en raison du statut, de la pertinence des allèles qui expriment la consanguinité. Car les

effets d'un gène ne sont pas univoques. Ils dépendent de l'environnement qui les reçoit. Un allèle peut avoir un effet néfaste à une certaine époque dans un environnement, mais être sans conséquence nuisible à une autre ; pour un caractère néfaste observé, plusieurs autres pourraient exister à l'état latent ; en conséquence, même si l'on était sûr de la permanence temporelle d'un environnement, pourrait-on prendre le risque de se baser sur le seul caractère observé? (31). Dans la nature, la sélection naturelle se charge de faire disparaître les individus trop déviants par rapport aux normes des espèces. En captivité, ces individus (qu'ils soient laissés dans le groupe si la déviance n'est pas considérée comme gênante, ou bien retirés) représentent une perte proportionnellement plus importante pour le pool génétique, puisque les effectifs sont réduits. De plus, une difficulté supplémentaire réside dans le fait que la différenciation entre gènes neutres, favorables ou défavorables, est, dans l'état actuel des connaissances, encore très insuffisante en pratique. On peut toutefois mesurer l'impact d'une adaptation qui s'est produite en analysant la variation de l'ADN sur plusieurs générations ; de même, les séquençages récents du génome de plusieurs espèces (dont celui de l'espèce humaine presque intégralement) devraient permettre, dans un proche avenir, de sérier notamment les gènes néfastes, par homologie, chez des espèces menacées (certains, comme ceux de maladies ou de défauts héréditaires, sont déjà connus) (32).

La purge des allèles délétères

Mais quand les effets de la consanguinité sont patents, constatés chez un grand nombre d'individus d'un groupe, alors une décision devient nécessaire. Parmi les mesures envisageables, figure la « purge » des allèles délétères. La théorie prédit que ce résultat pourrait être atteint en appariant dans un groupe des animaux dont la consanguinité est bien établie mais qui manifestent individuellement une vigueur satisfaisante. Ces animaux seraient moins susceptibles d'être porteurs d'allèles délétères que des animaux allosanguins, puisque s'ils ont pu parvenir à l'âge adulte, c'est que ces allèles, par définition, ont peu ou prou été éliminés. Cet accouplement de partenaires consanguins fonctionnerait comme celui d'animaux allosanguins, dont le génotype est différent, ce qui représente toujours une hybridation. Chez plusieurs espèces de plantes, notamment domestiquées, l'hybridation entre populations est habituelle, et certaines peuvent, de ce fait, être purgées d'allèles délétères.



Mais pour les animaux, cette purge est nettement plus problématique. Elle pourrait dépendre de la base génétique de la dépression de consanguinité. Selon un modèle (simulant le cas des premières générations d'une espèce en danger en captivité), cette dépression pourrait être purgée lorsque le fardeau génétique est lié à des allèles létaux ; mais quand ce fardeau implique des allèles néfastes aux effets relativement limités, la purge aurait des effets négatifs, car ces allèles deviendraient fixés, la vigueur diminuerait et la probabilité de l'extinction de la population augmenterait (33). Les résultats d'une étude menée sur 25 populations captives d'autant d'espèces de mammifères ont montré qu'une purge resterait largement inefficace : une légère baisse de la dépression de consanguinité pour la survie néo-natale, mais aucune amélioration pour la survie jusqu'au sevrage et pour la taille des portées. Il serait donc préférable de ne pas entreprendre de telles purges chez des populations captives, parce qu'elles auraient pour conséquences de fixer à nouveau des allèles délétères et d'altérer davantage le pool génétique, tout en renforçant, en revanche, l'adaptation à l'environnement captif (34) (voir encadré ci-dessous).

La consanguinité chez le bighorn, le guépard et la gazelle de Speke

Trois cas peuvent illustrer le problème de la consanguinité chez des espèces captives. Dans chacun d'entre eux, il apparaît notamment qu'une amélioration de l'environnement global (par la réduction du stress et/ou l'adéquation des soins vétérinaires) joue certainement un grand rôle pour limiter la dépression de consanguinité.

Bighorn (*Ovis canadensis*). Aux États-Unis, la réduction importante des effectifs de cette espèce dans la nature, au XX^e siècle, a été attribuée, entre autres causes, à la consanguinité. Une première étude avait conclu à son importance dans les zoos américains, pour des animaux nés dans les années 1970 et au début des années 1980 : un taux de survie de 78% des individus non consanguins et de 46% des individus consanguins⁽¹⁾. Une seconde étude, plus récente, a donné des résultats davantage modulés : globalement, une dépression de consanguinité peu significative pour l'ensemble de la population captive ; pour les quatre premières années examinées (1976-1979), un taux de survie des animaux consanguins bien plus réduit (38%) que celui des animaux non consanguins (67%) ; mais pour les années suivantes (1980-1995), une viabilité presque équivalente (77% contre 73%) entre les deux catégories. Selon les auteurs, ce bilan plus positif pourrait s'expliquer par les mesures prises en faveur des animaux, prophylaxies notamment, depuis l'époque de la première étude ; toutefois ils soulignent que la mortalité juvénile n'est pas le seul facteur à prendre en compte pour évaluer la consanguinité et que celle-ci pourrait être présente à travers d'autres facteurs⁽²⁾.

Guépard (*Acinonyx jubatus*). Le cas de cet animal est souvent cité comme celui d'une espèce génétiquement condamnée. Que faut-il en penser ? Parmi les points négatifs, on peut relever que la variation génétique est faible. L'hétérozygotie est bien plus réduite que celle d'autres félidés, et des **allèles** délétères sont davantage fixés : des greffes de peau entre guépards sont communément acceptées, ce qui prouve la similitude de leur complexe majeur d'histocompatibilité (déterminant l'identité du système immunitaire, ce complexe chromosomique abrite des gènes qui défendent l'organisme contre les agressions extérieures, comme, à ce titre, les greffes, et contre les mutations) ; de même, ces animaux sont souvent exposés à des pathologies et des taux élevés de mortalité juvénile sont enregistrés en captivité. Toutefois, quelques aspects de la variation génétique sont satisfaisants, comme celui qui concerne les microsatellites (courtes séquences d'ADN avec un motif répété). Et puis, la mortalité juvénile, dans la nature, est certainement due davantage à la prédation des lions et des hyènes plutôt qu'à des défauts génétiques. Le bilan démographique souvent défavorable en captivité (en tout cas dans les zoos d'Amérique du Nord) s'expliquerait par des pratiques d'élevage non optimales et par un environnement insatisfaisant (plusieurs cas de petits délaissés par leur mère ont été enregistrés), et non par des handicaps anatomiques ou physiologiques de la fonction reproductrice⁽³⁾. Une autre hypothèse n'est pas non plus à écarter, celle d'un goulet d'étranglement qui se serait produit en Afrique pour les guépards à une certaine époque, goulet suivi d'une perte importante de la variabilité génétique.

Gazelle de Speke (*Gazella spekei*). La « purge » des allèles délétères d'animaux consanguins a été expérimentée chez cette gazelle, aux États-Unis, entre 1979 et 1983. C'était une première, d'où son importance. Dans un premier temps, les résultats du programme ont été considérés comme satisfaisants : une dépression de consanguinité réduite sur trois générations, en choisissant comme géniteurs des animaux consanguins mais en pleine possession de leurs capacités reproductrices. L'utilisation de cette technique a donc été recommandée⁽⁴⁾.

Ultérieurement, plusieurs auteurs ont mis en question la pertinence des résultats. Les méthodes d'analyse statistique utilisées, notamment, auraient pu créer des biais faussant les estimations. De fait, le réexamen du bilan du programme a produit plusieurs constats divergents : une diminution de la dépression de consanguinité s'est bien produite, mais seulement pour la première génération, et cette dépression concernait essentiellement des portées consanguines nées de parents non consanguins ; la viabilité accrue de ces portées n'est pas due à la purge opérée, mais sans doute à l'amélioration des conditions d'élevage dans les établissements concernés. En conséquence, il vaudrait mieux s'en tenir à la pratique, plus prudente, de sélectionner des couples reproducteurs dans une population pour maximiser la variation génétique⁽⁵⁾.

Références

- (1) SANSMAN K.A., 1984. Survival of Captive-born *Ovis canadensis* in North American Zoos. *Zoo Biology*, 3, 111-121.
 (2) KALINOWSKI S.T., HEDRICK P. W., 2001. Inbreeding depression in captive bighorn sheep. *Animal Conservation*, 4, 319-324.
 (3) CARO T. M., LAURENSEN M.K., 1994. Ecological and Genetic Factors in Conservation : A Cautionary Tale. *Science*, 263, 485-486.
 (4) TEMPLETON A.R., READ B., 1984. Factors Eliminating Inbreeding Depression in a Captive Herd of Speke's Gazelle. *Zoo Biology*, 3, 177-199.
 (5) KALINOWSKI S.T., HEDRICK P.W., MILLER P.S., 2000. Inbreeding Depression in the Speke's Gazelle Captive Breeding Program. *Conservation Biology*, 14(5), 1375-1384

En pratique, le recours à une purge ne peut être, de toutes façons, que limité. Les populations captives ont de faibles effectifs et une purge ne pourrait être statistiquement probante que si elle portait sur un échantillonnage important.

Une autre méthode pour contrer les effets de la consanguinité à un niveau plus restreint, celui de l'individu, est l'introduction de congénères provenant d'une autre population, dont le bilan génétique est satisfaisant. C'est la restauration génétique. Elle se pratique entre zoos, en particulier pour les programmes d'échanges européens de l'EEP. Cela suppose de bien connaître, encore une fois, les pedigrees, afin d'éviter le phénomène de la dépression de croisement (qui s'analyse davantage au niveau des populations) : la sélection naturelle fait se créer des populations adaptées à leur

environnement local ; si on introduit l'une d'entre elles dans un nouvel environnement, elle peut ne pas s'y adapter, ce qui veut dire que des gènes néfastes pourront se manifester (fléchissement des défenses immunitaires, par exemple, ou, au contraire, propagation de maladies jusque-là inconnues de la population d'accueil). Parmi les exemples d'introductions réussies dans la nature, celui concernant la panthère de Floride (*Felis concolor coryi*) est significatif. Cette sous-espèce était réduite à quelques dizaines d'individus affligés de caractères déviants : cryptochordisme (testicules unilatéralement descendus), queue en forme de crosse sur les cinq dernières vertèbres, bosse sur le dos, qualité spermatique très pauvre. Le relâcher d'individus d'une autre sous-espèce de puma, du Texas (*F.c. stanleyana*) a déjà permis de corriger largement ces défauts, puisque aucune queue en forme de crosse, notamment, n'est signalée parmi les représentants des deux nouvelles générations issues des croisements des deux sous-espèces (32).

Parmi les populations captives, les techniques de reproduction assistée sont aussi de plus en plus utilisées pour redresser un bilan démographique insuffisant : insémination artificielle et fécondation/» *in vitro*. Même pour des grands mammifères comme les rhinocéros ou les éléphants, l'insémination artificielle devrait être davantage applicable dans un proche avenir. Et la récolte de sperme de ces deux ongulés est déjà en cours dans la nature, dans le but de suppléer aux carences éventuelles de leurs

Le chemin de la domestication

La domestication d'espèces sauvages, une forme de sélection artificielle, se traduit par l'adaptation fixée à un environnement anthropisé. Elle est générée par une association de changements génétiques et environnementaux. Un phénotype « domestique » résulte de ces processus.

La propension à la domestication d'une espèce est facilitée, ou au contraire limitée, par un ensemble de patrons de comportement naturel : la structure du groupe, le système de reproduction, les interactions parents-enfants, les attitudes envers l'homme, et d'autres traits. La préadaptation à la domestication se signale ainsi par des groupes importants et hiérarchisés ; une reproduction dans une ambiance communautaire ; une éducation sociale par imprégnation ; une réactivité modérée à la présence de l'homme ; une alimentation omnivore ; la capacité de s'adapter à des environnements variés⁽¹⁾.

La domestication induit des changements morphologiques très divers, mais certains sont communs à beaucoup d'espèces : des variétés d'espèces naines ou géantes ; l'état pie (dépigmentation) du pelage ; des poils ondulés ou frisés ; une queue enroulée ; une queue raccourcie et moins de vertèbres ; un changement du cycle reproducteur⁽²⁾.

Un chien adulte, comparé à un loup adulte de même poids, a une tête et un cerveau de 20% plus petits. Une chienne peut être en chaleur deux fois par an, mais une louve, une seule fois. Et un chien adulte peut manifester des caractères morphologiques (comme les oreilles tombantes) ou éthologiques (mendicité de nourriture) qui sont ceux des louveteaux. Il a été suggéré que la rétention à l'âge adulte de caractères immatures (néoténie), chez le chien, reproduit celle qui a concerné les premiers loups domestiqués : afin de manifester leur soumission à l'homme (comme le louveteau est soumis au loup adulte), ces loups ont dû conserver ces caractères, d'abord en tant que louveteaux (après avoir été, sans doute, capturés), et ensuite, en tant qu'adultes⁽³⁾.

Cette soumission, cet apprivoisement, ont été considérés par Dimitri Belyaev comme les facteurs essentiels menant à la domestication. Pionnier de l'expérimentation génétique, ce chercheur a entrepris, à partir de 1959, de domestiquer les renards « argentés » (renard roux, *Vulpes vulpes*) d'un élevage. Afin de maintenir l'homozygotie due à la consanguinité inévitable à des niveaux acceptables, la population a été croisée régulièrement avec des congénères provenant d'autres établissements. Les renards autorisés à se reproduire étaient ceux qui manifestaient naturellement un comportement non agressif envers l'homme (soit 10 à 15% de la population). Le programme, qui s'est déroulé sur plus de 40 ans, a livré une moisson d'enseignements. Plusieurs changements morphologiques sont ainsi apparus, l'état pie du pelage, les oreilles tombantes, la queue enroulée, le crâne plus petit à l'exception du museau plus large. Également des changements physiologiques, avec une reproduction saisonnière prolongée, doublée d'une reproduction extra-saisonnière, ainsi qu'une époque de mue également allongée et décalée. Sur le plan du comportement, le plus notable est l'habituation à l'homme et même la recherche du contact avec lui. Comment expliquer ces changements ? selon Belyaev, le point-clé est la sélection des animaux pour un certain type de comportement, celui, justement, de l'apprivoisement. C'est une sélection « déstabilisante. » Car elle induit des modifications hormonales, lesquelles influent sur l'ontogenèse. Les gènes qui gouvernent principalement l'ontogenèse sont ceux qui contrôlent le fonctionnement des systèmes neurologique et endocrinien - et aussi le registre éthologique de l'animal. Les renards domestiqués montraient en particulier des niveaux de glucocorticoïdes bien moins élevés que ceux d'une population-contrôle d'autres renards argentés, ce qui correspondait, chez les premiers, à une réduction du stress. Les changements morphologiques seraient aussi dus à des inflexions du rythme de développement embryonnaire, avec l'expression de gènes jusque-là contenus^(2,4).

Références

⁽¹⁾ HALE E. B., 1969. Domestication and the evolution of behavior. In E.S.E. HAFEZ : *The Behaviour of Domestic Animals*, Bailliere, Tindall & Cass London, 22-42.

⁽²⁾ TRUT L. N., 1999. Early Canid Domestication : The Farm-Fox Experiment. *American Scientist*, 87, 160-169.

⁽³⁾ COHN J., 1997. How wild wolves became domestic dogs. *BioScience*, 47(11), 725-728.

⁽⁴⁾ BELYAEV D.K. 1979. Destabilizing selection as a factor in domestication. *The Journal of Heredity*, 70(5), 301-308.

congénères captifs. C'est une orientation importante, dont tous les effets restent à évaluer.

Naturellement, la stratégie générale de conservation en captivité varie en fonction du degré de vulnérabilité des espèces. Pour celles qui sont à la fois communes dans la nature et en captivité, la préoccupation principale est d'avoir des populations viables, facilement adaptées à l'environnement des établissements, en n'oubliant pas qu'au rythme de la déplétion de la faune sauvage dans le monde, elles pourraient un jour acquérir le statut d'espèces menacées ; pour les espèces captives en danger dans la nature, la viabilité est aussi un impératif, et la préservation de leur variation génétique tout autant, notamment dans l'hypothèse de réintroductions (ce qui suppose une adaptation réduite à la captivité) ; et, quant aux espèces qui font précisément l'objet de programmes de réintroduction, il s'agit de garantir en particulier que leur physiologie, leur système immunitaire, leur comportement, n'aient pas été altérés, afin qu'elles puissent, le moment venu, s'adapter facilement à leur nouvel environnement (35). Lorsque ce dernier cas se présente, peut se poser le problème du fractionnement de la variabilité génétique (on pourrait faire le même constat dans le cas d'animaux captifs échangés entre des établissements) : c'est l'effet de fondation. Les animaux réintroduits empruntent une partie

de cette variabilité à la population dont ils sont issus ; et les animaux qui restent captifs, à cet égard, en sont appauvris. Or, il est évidemment nécessaire que les uns et les autres possèdent une diversité génétique suffisante. En pratique, la tâche n'est pas aisée, qui consiste à faire des dosages, à définir des critères de sélection,



à définir des critères de sélection, pour respecter les équilibres des populations (36).

Toutefois, en pratique, les réintroductions sont peu nombreuses : elles demandent de très importants moyens financiers, elles demandent aussi, et avant tout, qu'un habitat d'accueil soit disponible, c'est-à-dire préservé. Ces deux paramètres sont rarement respectés.

Quels changements évolutifs ?

Lorsqu'elles sont confrontées à des modifications importantes de leur environnement, des populations ou des espèces ont le « choix » entre trois solutions : migrer, s'éteindre ou s'adapter. La réintroduction peut se comprendre comme une forme de migration- mais elle est donc limitée. La justification des programmes de conservation est d'éviter l'extinction— celle-ci est alors théoriquement exclue. Reste l'adaptation, qui concerne l'essentiel des animaux qui sont, et seront, maintenus en captivité. Peut-on évaluer les changements évolutifs qui les affecteront à long terme, sans renforcement de population avec des individus pris dans la nature ?

Il faudrait pour cela se placer dans une perspective historique, insaisissable par définition. Néanmoins, quelques directions peuvent être esquissées.

Sur le plan comportemental, certaines fonctions indispensables aux animaux dans la nature pourraient disparaître en captivité : la compétition interspécifique, la fuite devant les prédateurs, la capacité de capturer des proies vivantes. D'autres pourraient évoluer : la compétition intraspécifique, la recherche de nourriture. Dans le cas des espèces domestiquées, la fourniture de nourriture et la maîtrise de la reproduction, qui sont du ressort de l'homme, réduisent et, parfois, éliminent la compétition intraspécifique et permettent la rétention de traits juvéniles chez les individus adultes (néoténie). De plus, ces espèces témoignent d'une capacité limitée à répondre aux changements de leurs environnements biologique et physique car, dans ces environnements, leurs stimulations sont réduites, leur isolement par rapport aux congénères est difficile et l'homme reste omniprésent, qui privilégie de toutes façons la docilité des animaux (37). Ces mêmes pressions de sélection affectent les espèces en captivité.

L'exemple de la domestication de canidés, à l'époque contemporaine, montre les adaptations nécessaires à ce processus (voir encadré ci-dessus, p. 32). Et, par analogie, on pourrait reconstituer celles qui se sont produites pour le chien (*Canis familiaris*), dont la divergence d'avec son ancêtre, le loup, est la plus ancienne parmi les animaux domestiques. Le cas du chien soulève une autre question d'évolution non négligeable. L'analyse de l'ADN des deux espèces montre que cette divergence se serait produite il y a 135 000 ans, contredisant les données fossiles qui attribuent au chien une datation de 14 000 ans seulement ; pour expliquer cet écart, il a été suggéré que la différenciation morphologique ne serait apparue qu'après la différenciation génétique, à la suite de nouveaux modes de sélection correspondant au passage des sociétés de chasseurs-cueilleurs en sociétés d'agriculteurs, soit précisément à l'époque (10 000 - 15 000 ans) indiquée par la paléontologie (38). Cette interprétation semble cohérente, si l'on considère notamment que l'absence d'un changement morphologique n'implique pas nécessairement l'absence d'évolution, parce qu'une adaptation physiologique peut survenir indépendamment de la morphologie, donc ne laisser aucune trace sur un fossile (18). Les animaux captifs pourraient-ils être aussi bien concernés par cette dichotomie entre évolution moléculaire et évolution morphologique ?

En laboratoire, l'étude des phénomènes évolutifs est évidemment plus facile - et la sélection artificielle s'exerce sur des espèces dont les temps de génération très courts permettent justement d'obtenir des résultats. Des sélections de caractères morphologiques sur des drosophiles ont montré que des mutations déclenchées de ce type pouvaient se révéler robustes sur plusieurs dizaines ou plusieurs centaines de générations ; et pareillement, des sélections concernant en particulier le taux de croissance, sur des dizaines de milliers de générations de bactéries. De plus, la possibilité de plusieurs formes d'évolution inversée, à rebours (la réacquisition par des populations dérivées de mêmes caractères que ceux de leurs populations-ancêtres) a été démontrée, surtout pour des cas de consanguinité, mais pas uniquement, sur des populations de drosophiles et de microbes (cette évolution inversée a aussi été constatée, mais plus rarement, sur des populations sauvages, le cas le plus connu étant celui de la phalène du bouleau, *Biston betularia*, un Lépidoptère, pour son polymorphisme mélanique) (39).

Si l'on se projette encore plus loin, comment évaluer le phénomène de la spéciation, la création de nouvelles espèces, pour les animaux captifs ?

Plusieurs types de spéciation existent et pourraient être invoqués. La spéciation allopatrique (la différenciation en tant qu'espèces de deux populations séparées par une barrière géographique), puisque les populations captives sont bien isolées de leurs consœurs dans la nature et n'ont plus de flux génique avec elles. La spéciation sympatrique (différenciation de populations partageant le même habitat), car si l'on considère que populations captives et populations sauvages appartiennent au même

milieu d'origine, leurs contraintes écologiques ne sont pas les mêmes et il existe entre elles une barrière reproductive. Cette dernière peut se traduire au niveau moléculaire par des remaniements chromosomiques (justifiant l'appellation particulière de spéciation stasipatrique), lesquels sont favorisés par la dérive génétique et la consanguinité.

Tant pour la spéciation allopatrique que pour la spéciation sympatrique, l'isolement reproductif est déterminant. Il présente deux facettes, l'isolement prézygotique (précopulatoire) et l'isolement postzygotique (postcopulatoire), qui tous deux renforcent les divergences menant à la spéciation. Le premier prévient la formation des hybrides. Le second se traduit par la stérilité ou l'inviabilité des hybrides. L'isolement prézygotique est amené par des causes diverses, écologiques, sexuelles, temporelles, mécaniques (incompatibilité des structures génitales) ou gamétiques (incompatibilité des gamètes).

L'isolement postzygotique est encore mal connu. Il pourrait être dû, notamment, à des « gènes de la spéciation » exprimant des incompatibilités géniques. Ainsi, d'une part, des gènes de la reproduction peuvent se différencier rapidement, surtout chez les mâles, entre des populations ou des espèces sous l'effet de la sélection sexuelle. Mis en contact chez des hybrides, ils ne pourraient se combiner. Et d'autre part, un phénomène normalement masqué chez une espèce ou une population pourrait apparaître lors de l'hybridation : la surreprésentation de chromosomes par rapport à d'autres, survenant lors de la méiose (division cellulaire), qui se traduit par la suppression de gamètes, et. Ce phénomène est appelé distorsion de ségrégation (40).

La copie du vivant

Ces deux facteurs de l'isolement postzygotique illustrent le fait que la sélection sexuelle peut exister sans lien direct avec des conditions environnementales. Et, plus largement, un tel phénomène peut se constater tant en situation de sympatrie qu'en situation d'allopatrie.

Mais l'isolement prézygotique, avec toutes ses causes potentielles, serait davantage prononcé en sympatrie qu'en allopatrie. C'est ce qui a été notamment démontré chez des mouches drosophiles. L'isolement prézygotique (sexuel, dans cet exemple) était plus de trois fois supérieur en sympatrie qu'en allopatrie (pour des paires d'espèces de la même classe d'âge) (41, 42). C'est le mécanisme du renforcement, l'intensification de l'isolement prézygotique par la sélection naturelle (se traduisant par la restriction du flux génique entre des taxons), de façon à éviter l'hybridation, qui est délétère.

Si des phénomènes de spéciation devaient affecter les espèces captives, quelles seraient les perspectives temporelles à envisager ? À nouveau, aucune certitude n'est possible. Mais il n'est pas inutile de rappeler quelques éléments. Dans l'histoire fossile, les changements morphologiques ont généralement été très lents, reflétant, peut-être, un manque de variabilité génétique appropriée ; les radiations adaptatives n'auraient pu se produire qu'à la suite de modifications importantes de l'environnement, associés ou non à des séquences de mutations (43). On constate, de toutes façons, que nombre de ces radiations adaptatives sont apparues brusquement, à l'exclusion ou presque de stades transitionnels. Pour expliquer les sauts évolutifs de la spéciation, il a été notamment suggéré (sur le modèle de la théorie des équilibres ponctués de N. Eldredge et S.J. Gould) que la plupart des mutations non létales restent à l'état récessif, tant qu'il n'existe pas un nombre d'hétérozygotes suffisant dans une population pour produire des homozygotes exprimant les mutations. Après un certain nombre de générations, donc, ces mutations pourraient surgir dans le phénotype de la population, et la spéciation survenir (44).

En laboratoire, des expérimentations ont permis d'estimer par modélisation le temps nécessaire à des populations de drosophiles pour se différencier comme espèces. En situation de sympatrie, il faudrait

environ 200 000 ans ; en situation d'allopatricité, 2,7 millions d'années. Ces périodes ont été calculées en fonction de la distance génétique (entre les gènes) séparant les populations ; et calibrées par horloge moléculaire (représentant le taux d'évolution moléculaire, supposé être constant dans le temps). Les résultats montrent que la spéciation sympatrique serait plus de dix fois plus rapide que la spéciation allopatricité (42).

Dans la nature, on a pu observer des rythmes de spéciation bien plus rapides. Ainsi, au large du Panama, des populations de paresseux tridactyles (*Bradypodidae*, ordre des Xénarthres), séparées récemment du continent par des insularisations, sont-elles en voie de spéciation. L'une d'entre elles vient d'être élevée au rang spécifique (*Bradypus pygmaeus*) et sa divergence d'avec les populations continentales n'est que de 8 900 ans environ (45).

On voit que les temps de spéciation de ces drosophiles et de ces paresseux diffèrent par un, ou deux, ordres de grandeur. Mais les phénomènes ne sont pas exactement comparables. Les spéciations des drosophiles se rapportent à des populations d'effectifs importants, celles des paresseux, et en tout cas pour la nouvelle espèce, ne pourraient avoir eu qu'un nombre réduit de fondateurs, d'où un effet démographique accentué et une divergence accélérée, après l'instauration d'une barrière reproductive.

Bien sûr, pour les animaux en captivité, de telles hypothèses de spéciation restent aléatoires et lointaines. Mais les conditions préliminaires de leur mise en œuvre semblent être réunies et, à cet égard, l'exemple des paresseux pourrait davantage être invoqué, puisque les populations captives sont effectivement à la fois très réduites en effectif et insularisées.

Dans les temps qui s'ouvrent, il est un autre élément qui pourrait déjà influencer fortement sur l'évolution des espèces menacées : l'utilisation d'une technique de transgénèse, le clonage, pour obtenir des copies d'organismes vivants. Pourquoi ne pas multiplier les chances d'éviter à ces espèces de disparaître, en augmentant leurs effectifs, tant en captivité que dans la nature, grâce à cette technique ? Depuis le premier clonage d'un mammifère, avec la brebis Dolly (1997), les expérimentations se poursuivent. Le clone d'un individu d'une sous-espèce menacée dans la nature, celle d'un mouflon sauvage (*Ovis orientalis musimon*) s'est révélé viable, jusqu'à présent (46). Des banques d'ADN d'espèces en danger ou vulnérables sont actuellement constituées dans le monde. L'arche de Noé se réduira-t-elle à des armoires remplies d'éprouvettes ? Des projets de « reconstituer » des espèces disparues, comme le mammouth ou le thylacine, existent aussi. Ces directions n'en sont pas moins très discutées, même si l'on ignore l'ampleur qu'elles pourront prendre dans les décennies à venir. Elles se placent dans la problématique d'une évolution arrêtée, fixée, elles représentent une forme de sélection artificielle, quand l'évolution naturelle est dynamique.



Références bibliographiques

- | | |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <p>(1) MCKINNEY M.L., 1998. Branching models predict loss of many bird and mammal orders within centuries. <i>Animal Conservation</i>, 1, 159-164.</p> <p>(2) SOULÉ M. <i>et al.</i>, 1986. The Millenium Ark : How Long a Voyage, How Many Staterooms, How Many Passengers ? <i>Zoo Biology</i>, 5, 101-113.</p> <p>(3) GRAND T.I., 1992. Altricial and Precocial Mammals : A Model of Neural and Muscular Development. <i>Zoo Biology</i>, 11, 3-15.</p> | <p>(4) PACKARD G.C., PACKARD M.J., BIRCHARD G.F., 2000. Availability of water affects organ growth in prenatal and neonatal snapping turtles (<i>Chelydra serpentina</i>). <i>Journal of Comparative Physiology B</i>, 170(1), 69-74.</p> <p>(5) WIDMAN D.R. <i>et al.</i>, 1992. Environmental Enrichment : The Influences of Restricted Daily Exposure and Subsequent Exposure to Uncontrollable Stress. <i>Physiology & Behavior</i>, 51, 309-318.</p> |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|

- (6) STARCK D., 1967. Le crâne des mammifères. In P.P. GRASSE : *Traité de Zoologie. Anatomie, Systématique, Biologie. Tome XVI. Mammifères. Téguments et Squelette. (Fascicule I)*. Masson et C^{ie}, Paris, 405-549.
- (7) GROVES C.P. 1982. The Skulls of Asian Rhinoceroses : Wild and Captive. *Zoo Biology*, 1, 251-261.
- (8) HOLLISTER N., 1917. Some effects of environment and habit on captive lions. *Proceedings of the U.S. National Museum*, 53, 177-193.
- (9) VOS V. DE, 1980. Castration of a Black Rhinoceros *Diceros bicornis minor*. *Koedoe*, 23, 185-187.
- (10) CREEL S., 2001. Social dominance and stress hormones. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(9), 491-497.
- (11) STOSKOPF M.K., 1983. The physiological Effects of Psychological Stress. *Zoo Biology*, 2, 179-190.
- (12) FISCHBACHER M., SCHMID H., 1999. Feeding Enrichment and Stereotypic Behavior in Spectacled Bears. *Zoo Biology*, 18, 363-371.
- (13) CHANFRAY M., 1999. *Le bien-être des animaux sauvages en captivité (étude bibliographique)*. Thèse de doctorat vétérinaire, École nationale vétérinaire de Lyon, Lyon.
- (14) CARLSTEAD K., 1996. Effects of Captivity on the Behavior of Wild Mammals. In D.G. Kleiman *et al.* : *Wild Mammals in Captivity*. The University of Chicago Press, Chicago, 317-333.
- (15) COURCHAMP F., CLUTTON-BROCK T., GRENFELL B., 1999. Inverse density dependence and the Allee Effect. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(10), 405-410.
- (16) ORR H.A., 2000. Adaptation and The Cost of Complexity. *Evolution*, 54(1), 13-20.
- (17) LANDE R., 1994. Risk of Population Extinction from Fixation of New Deleterious Mutations. *Evolution*, 48(5), 1460-1469.
- (18) HOFFMANN A.A., ERCUS M.J., 2000. Environmental Stress as an Evolutionary Force. *BioScience*, 50(3), 217-226.
- (19) BRYANT E.H., REED D.H., 1999. Fitness Decline under Relaxed Selection in Captive Populations. *Conservation Biology*, 13(3), 665-669.
- (20) NEI M. *et al.*, 1975. The Bottleneck Effect and Genetic Variability in Populations. *Evolution*, 29(1), 1-10.
- (21) FRANKHAM R. *et al.*, 1999. Do population size bottlenecks reduce evolutionary potential ? *Animal Conservation*, 2, 255-260.
- (22) WHITLOCK M.C., 2000. Fixation of New Alleles and The Extinction of Small Populations : Drift Load, Beneficial Alleles, and Sexual Selection. *Evolution*, 54(6), 1855-1861.
- (23) FRANKLIN I. R., 1980. Evolutionary Changes in Small Populations. In M.E. SOULÉ & B.A. WILCOX : *Conservation Biology. An Evolutionary-Ecological Perspective*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, 135-149.
- (24) LANDE R., 1995. Mutation and Conservation. *Conservation Biology*, 9(4), 782-791.
- (25) AMOS W., BALMFORD A., 2001. When does conservation genetics matter ? *Heredity*, 87, 257-265.
- (26) LAIKRE L., 1999. Hereditary Defects and Conservation Genetic Management of Captive Populations. *Zoo Biology*, 18, 81-99.
- (27) RALLS K., BALLOU J.D., TEMPLETON A., 1988. Estimates of Lethal Equivalents and The Cost of Inbreeding in Mammals. *Conservation Biology*, 2(2), 185-193.
- (28) KELLER L.F., WALLER D.M., 2002. Inbreeding effects in wild populations. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(5), 230-241.
- (29) CRNOKRAK P., ROFF D.A., 1999. Inbreeding depression in the wild. *Heredity*, 83, 260-270.
- (30) SOULÉ M., 1980. Thresholds for Survival : Maintaining Fitness and Evolutionary Potential. In M.E. SOULÉ & B.A. WILCOX : *Conservation Biology. An Evolutionary-Ecological Perspective*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, 151-169.
- (31) LACY R. C., 2000. Should We Select Genetic Alleles in Our Conservation Breeding Programs ? *Zoo Biology*, 19, 279-282.
- (32) HEDRICK P.W., 2001. Conservation genetics : where are we now ? *Trends in Ecology & Evolution*, 16(11), 629-636.
- (33) HEDRICK P.W., 1994. Purging inbreeding depression and the probability of extinction : full-sib mating. *Heredity*, 73, 363-372.
- (34) BALLOU J.D., 1997. Ancestral Inbreeding Only Minimally Affects Inbreeding Depression in Mammalian Populations. *Journal of Heredity*, 88, 169-178.
- (35) FRANKHAM R. *et al.*, 1986. Selection in Captive Populations. *Zoo Biology*, 5, 127-138.
- (36) EARNHARDT J.M., 1999. Reintroduction programmes : genetic trade-offs for populations. *Animal conservation*, 2, 279-286.
- (37) PRICE E.O., 1984. Behavioral Aspects of Animal Domestication. *The Quarterly Review of Biology*, 59(1), 1-32.
- (38) VILA C. *et al.*, 1986. Multiple and Ancient Origins of Domestic Dog. *Science*, 276, 1687-1689.
- (39) H. TEOTONIO ET M.R. ROSE, 2001. Perspective : Reverse Evolution. *Evolution*, 55(4), 653-660.
- (40) ORR H.A., PRESGRAVES D.C., 2000. Speciation by postzygotic isolation : forces, genes and molecules. *BioEssays*, 22(12), 1085-1094.
- (41) COYNE J.A., ORR H.A., 1989. Patterns of Speciation in *Drosophila*. *Evolution*, 43(2), 362-381.
- (42) COYNE J.A., ORR H.A., 1997. « Patterns of Speciation in *Drosophila* » revisited. *Evolution*, 51(1), 295-303.
- (43) BARTON N., PARTRIDGE L., 2000. Limits to natural selection. *BioEssays*, 22(12), 1075-1084.
- (44) SCHWARTZ J.H., 1999. Homeobox Genes, Fossils, and the Origin of Species. *The Anatomical Record (New Anat.)*, 257, 15-31.
- (45) ANDERSON R.P., HANDLEY C.O. JR., 2001. A new species of three-toed sloth (Mammalia : Xenarthra) from Panama, with a review of the genus *Bradypus*. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 114(1), 1-33.
- (46) LOI P. *et al.*, 2001. Genetic rescue of an endangered mammal by cross-species nuclear transfer using post-mortem somatic cells. *Nature Biotechnology*, 19, 962-964.