

L'ÉVOLUTION ASSISTÉE POUR FAVORISER LA RÉSILIENCE ET LA RÉSISTANCE DES RÉCIFS
CORALLIENS FACE AUX CHANGEMENTS CLIMATIQUES

Par

Maude Thériault-Gauthier

Essai présenté au Département de biologie

en vue de l'obtention du grade de maître en écologie internationale (M.E.I.)

Sous la direction de Monsieur Dany Garant

FACULTÉ DES SCIENCES

UNIVERSITÉ DE SHERBROOKE

Sherbrooke, Québec, Canada, mai 2017

Sommaire

Les récifs coralliens sont parmi les écosystèmes les plus diversifiés et les plus productifs de la planète, ce qui leur confère une importance biologique capitale. Effectivement, ils sont essentiels au maintien de la vie humaine puisqu'ils participent, entre autres, à la régulation des cycles biogéochimiques des océans, à la production de nourriture et à la protection contre l'érosion des berges. Toutefois, l'entrée de l'humanité dans l'ère de l'Anthropocène s'est accompagnée d'un déséquilibre des processus écologiques causés par l'humain, engendrant des impacts négatifs grandissants sur les écosystèmes. L'augmentation de la quantité de dioxyde de carbone atmosphérique a induit un réchauffement climatique, ainsi que l'acidification des océans, entre autres, ce qui a des conséquences dévastatrices sur les récifs coralliens. Effectivement, ils sont confrontés à des niveaux de stress jamais encourus auparavant, causés par la synergie des pressions locales et globales. Actuellement, ils sont parmi les écosystèmes les plus menacés de la planète. Leur résilience est gravement altérée, ce qui risque de compromettre leur pérennité.

L'évolution assistée est la facilitation des processus évolutifs par l'action de l'homme et elle est vue comme une alternative aux méthodes de conservation et restauration, car elle s'adresse aux menaces posées par les changements globaux. Cet essai évalue la possibilité d'utiliser l'évolution assistée afin d'augmenter la résistance et la résilience des récifs coralliens face aux changements climatiques. Le premier objectif de cet essai est d'exposer les principes de formation et les processus biologiques des récifs coralliens, ainsi que l'effet des changements climatiques sur ceux-ci et de décrire pourquoi les méthodes actuelles échouent à contrer leur dégradation. Le deuxième objectif est de présenter les mécanismes adaptatifs et évolutifs des populations naturelles par les changements de la variation génétique et les changements dans la plasticité des phénotypes, ainsi que d'exposer ce qui a déjà été accompli en évolution assistée, dans le domaine de la conservation et de la restauration. Le troisième objectif de cet essai est de proposer quatre approches empruntant les principes de l'évolution assistée afin de favoriser la résistance et la résilience des coraux aux menaces anthropiques globales. Le quatrième et dernier objectif évalue la faisabilité de ces quatre approches en tenant compte des contraintes, des risques, des bénéfices et de la rentabilité de celles-ci.

L'évolution assistée peut être perçue comme une alternative prometteuse pour contrer la dégradation et la perte progressive des écosystèmes récifaux là où les méthodes conventionnelles ont échoué face aux menaces des changements environnementaux globaux. Toutefois, les quatre approches présentées s'inscrivent dans une perspective temporelle étendue et nécessitent des efforts techniques, financiers et organisationnels soutenus. De plus, malgré la gamme d'avantages qu'elles apportent, elles possèdent aussi leurs lots de risques. Il est donc primordial que les menaces locales soient prises en charge avant même de mettre en application les quatre approches présentées. Leur incorporation à des stratégies de gestion intégrée, en combinaison avec les méthodes actuelles de conservation et de restauration, accentuerait les bénéfices des initiatives de protection des écosystèmes récifaux. Cet essai montre que l'évolution assistée est une approche à considérer dans le but d'accroître la résistance et la résilience des récifs coralliens dans le contexte actuel de crise environnementale.

Remerciements

«The most valuable thing we extract from the ocean is our existence.

No water, no life. No blue, no green»

-Sylvia Earle

Je tiens tout d'abord à remercier sincèrement mon directeur d'essai, le Dr Dany Garant, pour ses conseils précieux, ses commentaires de qualité, ses articles pertinents, sa patience, ainsi que pour m'avoir guidée dans le développement de mes idées. Ma gratitude va aussi à la direction de la Maîtrise en Écologie Internationale, et tout spécialement à la coordinatrice du programme, Mme Caroline Cloutier, pour sa disponibilité hors du commun, ses conseils et son admirable dévouement envers les étudiants du programme.

Ma reconnaissance va aussi à tous ceux et celles qui ont gravité dans l'univers de la MEI, sans qui cette merveilleuse aventure, qui prend fin ici, n'aurait été que futile. Vous m'avez permis de grandir et de m'épanouir au travers la diversité et le partage. Votre présence même de loin m'a inspirée et encouragée. Une pensée particulière va aussi au LNL pour les petits bonheurs et les fous rires incoercibles qui remettent les choses en perspective, un peu partout entre Montréal et Sainte-Anne-de-Beaupré.

Je souhaite remercier tout spécialement mes parents Renée et Michel pour leurs précieux conseils et leur patience sans borne. Merci pour vos encouragements constants et votre dévouement à ma réussite. Merci à toute ma famille, proche et éloignée, de sang ou non, pour votre appui, votre intérêt ainsi que pour votre amour, même à distance.

Un merci spécial à *copain*. Thank you for opening me your home and making available to me this wonderful and inspiring place. But most of all, thank you for your constant support and unconditional love throughout this entire process.

Finalement, j'aimerais remercier chacun des biologistes, des écologistes et des explorateurs passionnés et dévoués à la cause environnementale, dont j'ai eu l'immense privilège de croiser la route. Vous êtes une source inépuisable d'inspiration à laquelle je m'abreuve continuellement.

Table des matières

Sommaire	i
Remerciements	iii
Table des matières	iv
Table des figures	vi
Liste des symboles, sigles et acronymes	vii
Lexique	viii
Introduction	1
Chapitre 1 Les récifs coralliens	4
1.1.L'écologie des coraux	4
1.1.1.Modes de reproduction	5
1.1.2.Symbiose et zooxanthelles	6
1.1.3.Calcification	10
1.1.4.Blanchissement	12
1.2.Impacts des changements climatiques sur les récifs coralliens	14
1.2.1.Augmentation des températures de la surface océanique	14
1.2.2.Augmentation du régime des tempêtes tropicales	16
1.2.3.Acidification des océans	16
1.3.Conservation et restauration actuelles des récifs coralliens	18
1.3.1.Aires marines protégées	19
1.3.2.Récifs artificiels	20
1.3.3.Culture et transplantation corallienne	22
1.3.4.Colonisation assistée	24
Chapitre 2 Potentiel d'adaptation : forces évolutives et plasticité phénotypique	27
2.1.Forces évolutives	28
2.1.1.Le flux génétique	29
2.1.2.La dérive génétique	30
2.1.3.Les mutations	31
2.1.4.La sélection naturelle	32

2.1.5. Interaction entre les forces évolutives.....	35
2.2. La plasticité phénotypique	37
2.2.1. L'acclimatation	40
2.3. La sélection artificielle.....	42
2.4. L'hybridation	43
2.5. L'évolution assistée en conservation et en restauration	46
Chapitre 3 L'évolution assistée chez les coraux.....	49
3.1. La sélection artificielle.....	49
3.1.1. Marche à suivre.....	52
3.2. L'acclimatation	55
3.2.1. Marche à suivre.....	56
3.3. L'hybridation	58
3.3.1. Marche à suivre.....	59
3.4. L'évolution de <i>Symbiodinium</i> par des mutations.....	62
3.4.1. Marche à suivre.....	64
Chapitre 4 L'analyse de faisabilité.....	72
4.1. Les contraintes	73
4.2. Les avantages	74
4.3. L'évaluation des coûts et de la rentabilité	75
4.4. La disponibilité des ressources financières et le financement	78
4.5. Les risques	79
4.5.1. Sélection artificielle	79
4.5.2. Acclimatation	80
4.5.3. Hybridation.....	80
4.5.4. Mutations	82
Conclusion	84
Liste des références.....	87
Annexe I Modèle d'étude de faisabilité financière par Guest <i>et al.</i> (2010).....	100

Table des figures

FIGURE 1.1 REPRÉSENTATION SCHÉMATIQUE DES CORAUX SCLÉRACTINIENS	8
FIGURE 1.2 L'ENDOSYMBIOSE DES CORAUX SCLÉRACTINIENS.....	14
FIGURE 1.3 PROCESSUS CHIMIQUE DE L'ACIDIFICATION DES OCÉANS ET LA RÉPERCUSSION SUR LES RÉCIFS.	18
FIGURE 1.4 DIFFÉRENTS TYPES DE RÉCIFS ARTIFICIELS.....	21
FIGURE 1.5 DIFFÉRENTS TYPES DE POUPONNIÈRE ET MÉTHODES DE FIXATION DES FRAGMENTS CORALLIENS	24
FIGURE 2.1 REPRÉSENTATION DES FONCTIONS DE VALEUR ADAPTATIVE ET FRÉQUENCE DU PHÉNOTYPE	35
FIGURE 2.2 NORMES DE RÉACTION DES SITUATIONS POSSIBLES DE LA PLASTICITÉ PHÉNOTYPIQUE	38
FIGURE 2.3 RELATIONS ENTRE VALEUR ADAPTATIVE ET COEFFICIENT DE SÉLECTION	45
FIGURE 3.1 CADRE LOGIQUE DE LA SÉLECTION ARTIFICIELLE	53
FIGURE 3.2 INSTALLATION ET MÉTHODES.....	54
FIGURE 3.3 CADRE LOGIQUE DE L'ACCLIMATATION EN LABORATOIRE.....	57
FIGURE 3.4 CADRE LOGIQUE DE L'HYBRIDATION.....	60
FIGURE 3.5 CADRE LOGIQUE DES MUTATIONS DE SYMBIODINIUM.....	67
FIGURE 3.6 REPRÉSENTATION SCHÉMATIQUE DU PROTOCOLE «RATCHET»	68
TABLEAU 4.1	75

Liste des symboles, sigles et acronymes

ADN	Acide désoxyribonucléique
ADNr	Acide désoxyribonucléique ribosomale
AMP	Aires marines protégées
ARN	Acide ribonucléique
ATP	Adénosine triphosphate
CDB	Convention sur la Diversité Biologique
DRO	Dérivés réactifs de l'Oxygène
IPCC	Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (Intergovernmental Panel on Climate Change)
ITS ADNr	Espaceurs internes transcrits de l'ADNr
IUCN	Union Internationale pour la Conservation de la Nature (International Union for Conservation of Nature)
LPS	Lipopolysaccharides
MCC	Mécanismes de concentration du carbone
MCE	Milieu calcifiant extracellulaire
NOAA	National Oceanic and Atmospheric Administration
ONU	Organisation des Nations Unies
TAN	Test d'amplification des acides nucléiques (PCR :polymerase chain reaction)

Lexique

<i>El Niño</i>	Phénomène environnemental mondial. Il se produit lorsqu'il y a une diminution de la pression dans l'ouest de l'océan Pacifique. Ceci induit une diminution du régime des vents permettant une inversion des alizées. Les courants de surface perdent alors leur moteur et se modifient, engendrant l'apparition de courants chauds le long de la côte ouest sud-américaine. Ce phénomène a une implication mondiale, car il induit un changement dans les patrons des températures de la surface océanique autour du globe (NOAA, 2017).
<i>Brooding</i>	Mode de reproduction sexuel des coraux à fertilisation interne. Les gamètes mâles fertilisent les gamètes femelles à l'intérieur de la colonie et celle-ci expulse les larves planules fécondées dans le milieu environnant.
<i>Spawning</i>	Mode de reproduction sexuel des coraux à fertilisation externe. Les colonies, ou polypes, mâles et femelles relâchent leurs gamètes dans le milieu environnant et la fertilisation et le développement de la larve planule se fait à l'extérieur de la colonie mère.
<i>Hot spot</i>	Point chaud où il y a beaucoup d'activité
<i>In situ</i>	À l'intérieur du site, dans l'environnement
<i>Ex situ</i>	À l'extérieur du site, de l'environnement
Symbiose	Association constante, obligatoire et spécifique entre deux organismes ne pouvant vivre l'un sans l'autre, chacun d'eux tirant un bénéfice de cette association (Larousse, 2017)
Hôte	Le membre dominant, habituellement avec la plus grande taille, d'une relation symbiotique
Symbionte	Organisme vivant en symbiose, habituellement l'organisme le plus petit de la relation symbiotique
Endosymbiose	Symbiose dans laquelle le symbionte est à l'intérieur de son partenaire symbiotique

Holobionte	Assemblage de différentes espèces symbiotique formant des unités écologiques
<i>In hospite</i>	À l'intérieur de l'hôte.
Microbiote	Ensemble de micro-organismes (bactéries, levures, champignons, virus) vivant dans un environnement spécifique chez un hôte
ADNr 28S	Transcrit du principal ARN ribosomique constituant la grande sous-unité 60S des ribosomes d'eucaryotes
ADNr 18S	Transcrit du principal ARN ribosomique constituant la petite sous-unité 40S des ribosomes d'eucaryotes

Introduction

Les récifs coralliens représentent l'écosystème le plus diversifié du monde marin. Malgré le fait que ce type d'environnement couvre à peine 0,1% de la superficie totale des océans, il abrite plus de 25% des macro-organismes marins (Santos *et al.*, 2014). En 2003, Wilkinson (2008) affirmait que plus de 20% des récifs à l'échelle du globe montraient d'importants signes de dépérissement, et 35% des récifs restants seraient à risque de disparaître rapidement. En 2016, le National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA) déclarait l'effet *El Niño* le plus fort jamais enregistré, engendrant le plus long et le plus destructeur événement de blanchissement au niveau mondial (NOAA, 2017). Effectivement, plus de 95% de la Grande Barrière de corail montrait des signes de blanchissement au pic de l'événement en 2016, et 80% des coraux touchés ont été ultérieurement déclarés morts (NOAA, 2017). Cette crise affligeant les récifs coralliens est attribuée aux activités anthropiques responsables des changements environnementaux globaux (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007; Santos *et al.*, 2014). De plus, ceux-ci ne risquent pas de s'atténuer dans les prochaines années. Le Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (IPCC) (2014a) prévoit qu'il y ait une augmentation de température moyenne de 4°C et que la concentration de CO₂ atmosphérique devrait doubler ou tripler au cours des cent prochaines années (van Vuuren *et al.*, 2011). Ceci aura des conséquences sans précédent sur les récifs coralliens en favorisant la raréfaction des organismes constructeurs de récifs (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007; Riegl *et al.*, 2009). Plusieurs causes locales sont aussi responsables de la précarité des récifs coralliens, que ce soit la surpêche, l'apport de sédiments par le ruissellement et l'érosion des côtes, le développement urbain côtier, le tourisme marin et le piétinement, de même que l'eutrophisation (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007; Riegl *et al.*, 2009). L'action conjointe de ces menaces globales et locales exacerbe leurs impacts et augmente le stress subi par les écosystèmes récifaux à un stade probablement jamais atteint auparavant (Wilkinson, 2008). Ceci aboutit à une diminution de la qualité et de la diversité de l'écosystème récifal, engendrant une résilience précaire (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007). La résilience d'un écosystème est sa capacité à se remettre d'une perturbation d'origine naturelle, ou anthropique, et donc, de résister à un changement d'état (Bellwood *et al.*, 2004). Pour résister à un changement d'état, un écosystème doit être diversifié et composé de plusieurs groupes fonctionnels qui répondent différemment aux perturbations (Bellwood *et al.*, 2004). Certains groupes doivent donc rester

inertes face à ces dernières pour empêcher le système de changer d'état. Comme les pressions anthropiques sont de plus en plus fréquentes et accablantes, le temps de récupération des récifs diminue constamment (Riegl *et al.*, 2009). Lorsque les perturbations sont trop intenses et dépassent le seuil de résilience d'un écosystème, celui-ci change d'état. Un changement d'état s'accompagne d'une diminution ou d'une disparition complète des services écosystémiques sur lesquels les populations humaines se basent (Cheal *et al.*, 2010).

Les récifs coralliens sont considérés comme l'écosystème le plus important de la planète au niveau économique en raison de l'ampleur des services écosystémiques qu'ils offrent (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007; Santos *et al.*, 2014). Ceux-ci assurent le renouvellement des ressources pour l'industrie de la pêche, protègent les côtes de l'érosion, génèrent un revenu non négligeable dans la sphère touristique, en plus d'avoir un rôle majeur dans les processus biogéochimiques des cycles du carbone, de l'azote et du phosphore (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007; Santos *et al.*, 2014). Si ceux-ci venaient à décliner, plus de 500 millions de personnes seraient affectées et plusieurs dizaines de milliards de dollars seraient perdus annuellement (Cesar *et al.*, 2003; Wilkinson, 2008).

La menace entourant la perte des biens et des services écosystémiques dispensés par les récifs coralliens a favorisé le développement d'une gamme de méthodes et de stratégie de gestion de ces écosystèmes (Chauvenet *et al.*, 2013; Edwards et Gomez, 2007; Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007; Margis *et al.*, 2015; Spieler *et al.*, 2001; Weinberg, 2016). Toutefois, malgré le déploiement d'actions à grandes échelles, les efforts de conservation n'ont pas été suffisants pour renverser le déclin global des récifs coralliens (Bellwood *et al.*, 2004). Effectivement, les méthodes de conservation et de restauration actuelles échouent à mitiger les impacts des changements globaux sur ces écosystèmes, en ne contrant que les menaces anthropiques locales. L'objectif général de cet essai est de déterminer dans quelle mesure l'évolution assistée est un moyen adéquat afin de favoriser la résistance et la résilience des récifs coralliens face aux changements climatiques globaux.

Quatre chapitres alimentent la réflexion soulevée dans le cadre de cet essai. Le premier chapitre s'articule autour de l'écologie des récifs coralliens, des modifications anthropiques de cet écosystème ainsi que des limitations des actions de restauration et de conservation actuellement mises en œuvre. Le second chapitre expose les principes de base de l'adaptation des populations à travers les changements naturels de la variation génétique et la plasticité des phénotypes, ainsi que le renforcement de celles-ci par des actions anthropiques. Ces deux premiers chapitres mettent en

contexte les grandes lignes des concepts de base qui seront employés subséquemment. Le troisième chapitre propose quatre approches basées sur les principes clés de la biologie évolutive qui ont le potentiel de favoriser, par l'évolution assistée, la résilience et la résistance des récifs coralliens. Une marche à suivre est proposée pour chacune des approches. Le dernier chapitre explore la faisabilité de la mise en place de ces approches au travers les contraintes, les avantages, la rentabilité et les risques encourus par celles-ci. Ce survol permet de déterminer si ces approches possèdent véritablement un potentiel visant l'amélioration de la résilience des récifs dans le contexte de la crise environnementale actuelle.

Chapitre 1

Les récifs coralliens

Les récifs coralliens sont des structures biogéniques complexes, tridimensionnelles et surélevées des fonds marins. Il s'agit de dépôts organiques *in situ* formés par l'activité d'organismes sessiles (Dullo, 2016). Ils sont retrouvés entre les latitudes 30° Nord et 30° Sud, en eaux tropicales et subtropicales, claires et chaudes, et où l'état de saturation de l'aragonite est supérieure à deux (Dullo, 2016; Riegl *et al.*, 2009). Les récifs coralliens existent depuis plus de 215 millions d'années, toutefois, ils existent sous leur forme actuelle, c'est-à-dire dominées par les coraux hermatypiques, depuis seulement vingt millions d'années (Dullo, 2016; Riegl *et al.*, 2009). La configuration des continents et la circulation des océans se sont stabilisées à cette époque, mettant en place un patron de communautés coralliennes semblable à celui présent jusque dans les années 1980 (Riegl *et al.*, 2009). Récemment, les changements dramatiques du climat ainsi que la chimie des océans ont eu des conséquences énormes sur les récifs (Riegl *et al.*, 2009). En particulier, l'acidification des océans et l'augmentation de leurs températures, ainsi que l'amplification du régime des tempêtes ont des impacts sur la calcification et la stabilité des récifs (Dullo, 2016). Ce chapitre aborde l'écologie des coraux hermatypiques, l'impact des changements climatiques sur les récifs ainsi que les principales méthodes de restauration et de conservation de cet écosystème.

1.1. L'écologie des coraux

Les récifs coralliens sont des écosystèmes diversifiés et complexes, constitués d'un assemblage d'organismes pourtant simples: les coraux hermatypiques. Ceux-ci correspondent aux coraux constructeurs de récifs, c'est-à-dire à l'ordre des scléactiniaires et à la famille des Milleporidea (Dullo, 2016). Leur structure calcaire tridimensionnelle produit un environnement complexe à la base de l'architecture des récifs (Harrisson, 2011). Les coraux possèdent deux formes au cours de leur vie, soit une larve planule et ensuite, un polype adulte à symétrie octoradiale ou hexaradiale (Daly *et al.*, 2007). Le polype possède des tentacules autour de la zone orale et il a la capacité de vivre seul ou en colonies. La forme coloniale correspond à un agglutinement de polypes indépendants, associés à des dinoflagellés unicellulaires et en mesure de former un exosquelette calcaire (Laborel, 1969; Spalding *et al.*, 2001). Pour des raisons de simplification, les termes *corail* et

coraux, dans ce travail, réfèrent aux coraux hermatypiques Cette section expose les processus de formation des récifs au niveau de l'unité base que sont les coraux. Les modes de reproduction, l'endosymbiose avec les zooxanthelles, la calcification et le blanchissement seront abordés puisque ces éléments jouent tous un rôle essentiel dans le développement des récifs coralliens.

1.1.1. Modes de reproduction

Les coraux ont deux modes de reproduction : la reproduction asexuée et la reproduction sexuée (Spalding *et al.*, 2001). La reproduction asexuée produit des colonies génétiquement identiques, ce qui permet de prolonger la survie du génotype (Harrisson, 2011). La fragmentation est le procédé par lequel une partie de la colonie est séparée physiquement du reste de cette dernière et en forme une nouvelle, lorsque le fragment se retrouve sur un substrat adéquat (van Oppen *et al.*, 2011). La majorité des coraux ont la capacité de se reproduire de cette façon (Harrisson, 2011). D'autres processus de reproduction asexuée existent, mais ceux-ci sont des évolutions propres et uniques à certaines familles (Harrisson, 2011; van Oppen, 2011). La reproduction sexuée, quant à elle contribue à la production de nouveaux génotypes par méiose et favorise la variation génétique via la recombinaison des allèles (Harrisson, 2011). Celle-ci se fait, soit par fertilisation externe (*spawning*) lorsque les gamètes mâles et femelles sont relâchés et fécondés dans l'environnement externe, soit par fertilisation interne (*brooding*) lorsque les polypes relâchent des larves planules bien formées (Spalding *et al.*, 2001; van Oppen *et al.*, 2009; van Oppen *et al.*, 2011). Toutefois, il existe quatre patrons de reproduction sexuée chez les coraux, soient l'hermaphrodisme avec fertilisation externe, l'hermaphrodisme avec fertilisation interne, le gonochorisme avec fertilisation externe et le gonochorisme avec fertilisation interne (Harrisson, 2011). Le mode de reproduction sexuée le plus répandu chez les coraux est l'hermaphrodisme à reproduction externe qui se retrouve chez près de 65% des espèces coralliennes, tandis que le gonochorisme à reproduction externe se retrouve chez 20% d'entre elles (Harrisson, 2011). L'hermaphrodisme et le gonochorisme à fertilisation interne, ensemble, représentent près de 15% du mode de reproduction des espèces coralliennes (Harrisson, 2011). Chez les espèces à fertilisation externe, le frai des gamètes peut avoir lieu rapidement, par exemple en quelques heures, ou il peut être plus long et avoir lieu sur plusieurs mois, selon les espèces (Harrisson, 2011). Chez la majorité des espèces à fertilisation interne, le relâchement des larves planules, se produit une seule fois par année (Harrisson, 2011; Spalding *et*

al., 2001). Ces différents modes de reproduction reflètent la grande diversité retrouvée au sein des espèces coralliennes.

1.1.2. Symbiose et zooxanthelles

Les coraux, les scléactiniaires et les octocoraux, forment une symbiose mutualiste avec des algues unicellulaires dinoflagellés du genre *Symbiodinium*, communément connues sous le nom de zooxanthelles. Dans la majorité des cas, cette association est obligatoire, apportant un large éventail de bénéfices aux deux organismes, les algues offrant jusqu'à 90% du budget énergétique chez les scléactiniaires par la photosynthèse (Roberty, 2007; Tremblay *et al.*, 2014).

À l'heure actuelle, neuf clades (A-I) du genre *Symbiodinium* ont été identifiés phylogénétiquement par l'acide désoxyribonucléique (ADN) nucléaire et ribosomal (ADNr), regroupant plus d'une centaine d'espèces (Blackall *et al.*, 2015; Pochon & Gates, 2010). Les coraux ont la capacité de s'associer avec six des neuf clades de *Symbiodinium* (A-D, F, G). Chacun des clades comprend plusieurs «types», et chaque type englobe plusieurs «clones» ou «génotypes» (van Oppen *et al.*, 2009). En ce qui concerne les récifs peu profonds (<7m) de l'Atlantique Ouest et des Caraïbes, les scléactiniaires sont principalement associés avec l'un des membres de *Symbiodinium* des clades A à D. Pour le même type de récifs du bassin Indo-Pacifique, ce sont les clades C et D qui sont principalement retrouvés comme symbionte (van Oppen *et al.*, 2009).

Une espèce de corail peut facilement abriter plus d'un type de *Symbiodinium* afin de produire une symbiose avec des propriétés écologiques distinctes (Rowan *et al.*, 1997). Effectivement, un changement dans le type de symbionte dominant est accompagné de changements de la réponse physiologique de l'holobionte, tels que le taux de croissance et le rendement photosynthétique (Goulet *et al.*, 2005 ; Wooldridge, 2010). Certaines espèces coralliennes peuvent établir et maintenir une symbiose stable avec une gamme de *Symbiodinium* distinct, simultanément dans une même colonie ou au sein de colonies différentes (van Oppen *et al.*, 2009). Toutefois, la majorité des symbioses semble montrer une certaine spécificité entre une espèce corallienne et un, ou peu de types de *Symbiodinium*, selon la région géographique (van Oppen *et al.*, 2009). Le maintien de plusieurs types de symbiontes au cours de la vie du corail permet à ce dernier de s'adapter aux perturbations environnementales en modifiant la réponse phénotypique de l'holobionte, grâce à un changement dans l'abondance relative des types de *Symbiodinium* (van Oppen *et al.*, 2011).

L'acquisition des zooxanthelles est différente selon le mode de reproduction sexuée de l'espèce corallienne (Vimal, 2007; van Oppen *et al.*, 2009). Chez les espèces dont le mode de fécondation est interne, les polypes relâchent des larves planules bien formées pouvant déjà posséder des zooxanthelles qui proviennent du corail géniteur (van Oppen *et al.*, 2009). Les espèces dont la fécondation est externe produisent des gamètes dépourvus de zooxanthelles, impliquant que la larve planule ou le corail juvénile doive les acquérir horizontalement par l'environnement à chaque génération (van Oppen *et al.*, 2009). La fenêtre d'acquisition de nouveaux symbiotes est restreinte aux deux premiers mois de vie du corail juvénile. Cette acquisition, au début de l'ontogenèse, est non sélective, ce qui permet à une gamme de symbiotes différents d'établir une symbiose avec le nouveau corail (van Oppen *et al.*, 2011). Par la suite, un type devient majoritairement abondant (van Oppen *et al.*, 2009).

Une fois absorbés par le corail, les symbiotes s'établissent à l'intérieur des cellules de l'endoderme pour devenir une endosymbiose et se retrouvent majoritairement au niveau des parties superficielles de l'animal (Figure 1.1) (Litte *et al.*, 2004). De façon générale, il y a une cellule végétale par cellule animale. Chez les coraux en santé, la densité de zooxanthelles peut atteindre plus de 10^6 cellules/cm² de tissu corallien (van Oppen *et al.*, 2011). La densité de zooxanthelles et leur répartition varient en fonction de la géométrie du polype, de son comportement et de sa physiologie. De même que du milieu environnant. En effet, la lumière et la chaleur sont les principaux facteurs déterminant l'arrangement des zooxanthelles au sein du polype (van Oppen *et al.*, 2011). Plus la luminosité est forte, moins la densité de zooxanthelles est élevée au sein de la colonie (Vimal, 2007; van Oppen *et al.*, 2009; Wooldridge, 2010).

Les coraux sont hétérotrophes et acquièrent leurs nutriments de deux façons. Tout d'abord, via l'alimentation d'une grande gamme de particules et l'absorption de carbone organique dissout. Deuxièmement, par le carbone fixé photosynthétiquement et les autres nutriments de la photosynthèse provenant du symbiote, comme c'est le cas chez les plantes terrestres (Muscatine *et al.*, 1981).

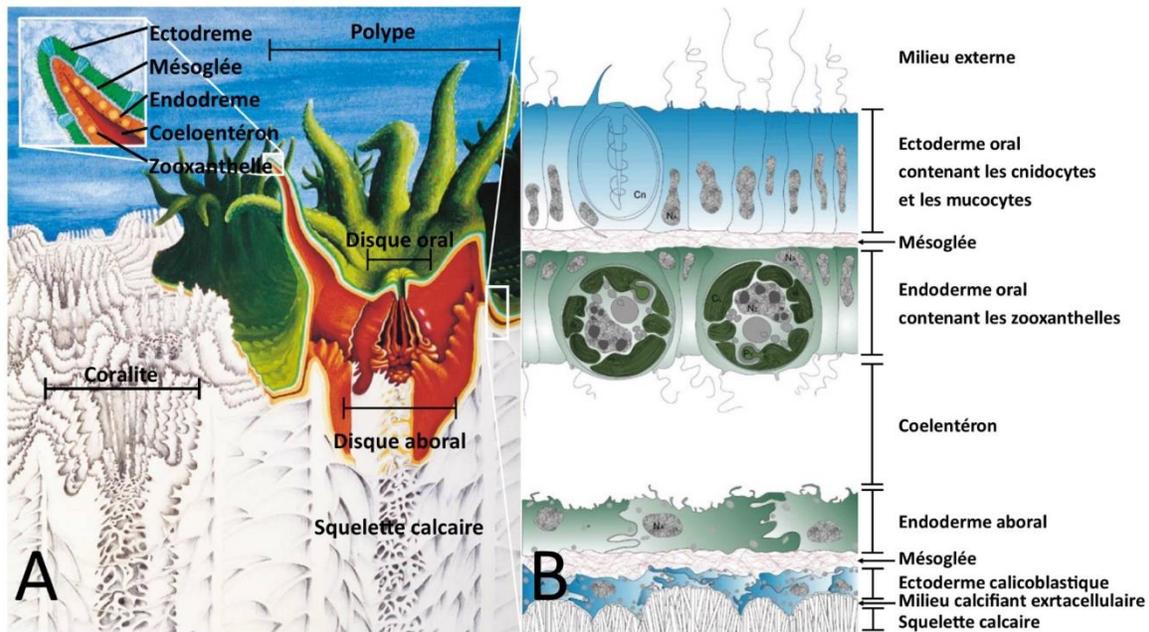


Figure 1.1 Représentation schématique des coraux scléactiniaires

A) Principales composantes anatomiques de base des scléactiniaires; B) Coupe tissulaire du coenosarc. Les coraux coloniaux sont constitués de polypes, liés les uns aux autres par le coenosarc, qui recouvre le squelette extracellulaire. Les polypes de même que le coenosarc sont constitués de 2 couches épithéliales, soient l'ectoderme et l'endoderme. Celles-ci sont séparées par une couche connective de la matrice extracellulaire qui se nomme la mésoglée. Cette dernière est principalement composée de fibres de collagène. Les zooxanthelles se retrouvent au niveau de l'endoderme oral qui comprend aussi des cnidocytes, des mucocytes et des cellules épithelio-musculaires. L'ectoderme aboral en contact avec le squelette se nomme ectoderme calcicoblastique puisqu'il est constitué de cellules calcicoblastiques et de desmocytes (servant à attacher le squelette à la couche calcicoblastique grâce à un système de mortaise et tenon) (Tambutté *et al.*, 2011). Cl = Chloroplastes, Cn = Cnidocytes, Na = Noyau de la cellule animale, Nz = Noyau de la zooxanthelle, Py = Pyrénoïde. Modifié de Veron, 1986 et Tambutté *et al.*, 2011.

Traduction libre

En ce qui concerne les récifs peu profonds, les produits de la photosynthèse constituent la principale source d'énergie pour le maintien de la demande métabolique de l'hôte (Tremblay *et al.*, 2014). Le symbiote utilise l'énergie photochimique pour fixer le carbone afin de produire des composés carbonés de faible poids moléculaire, tels que du glycérol et des triglycérides, dont une grande quantité est transférée à l'hôte sous forme de lipides. Les lipides sont utilisés comme réserve d'énergie pour des processus tels que la croissance tissulaire, la croissance du squelette et la reproduction (Jones & Berkelmans, 2011). Le taux de croissance des juvéniles, de même que celui des coraux adultes, varie selon le type de symbiote dominant puisque chacun d'eux montre des rendements variables de l'activité photosynthétique. En effet, chez les plantes terrestres qui possèdent les mêmes mécanismes de photosynthèse que *Symbiodinium*, une augmentation de la polysaturation des membranes des thylakoïdes diminue le rendement de la photosynthèse, de

même que la quantité d'énergie disponible pour la croissance et la reproduction (Jones & Berkelmans, 2011). Cependant, la tolérance thermique du symbionte est aussi déterminée par la saturation des lipides des membranes des thylakoïdes. Une augmentation de la polysaturation permet aux photosystèmes de rester stable malgré une température plus élevée. L'accroissement de la tolérance thermique du symbionte représente un bénéfice quant à la survie de l'holobionte, mais il représente aussi un inconvénient puisqu'il réduit la valeur adaptative de ce dernier. Effectivement, les processus de régénération des récifs par les coraux, tels que la reproduction, la dispersion des larves et leur établissement dépendent de la disponibilité des lipides (Jones & Berkelmans, 2011).

Comme mentionné précédemment, la tolérance thermique d'un corail est principalement déterminée par le symbionte (Jones *et al.*, 2008). Les études de Berkelmans et van Oppen (2006) montrent que, suite à un événement de blanchissement au niveau de la Grande Barrière de Corail en Australie, les coraux les moins affectés arborent majoritairement *Symbiodinium* clade D. En effet, chez *Acropora millepora*, un changement de dominance de *Symbiodinium* clade C2 vers *Symbiodinium* clade D augmente la tolérance thermique de 1°C à 1,5°C (Berkelmans & van Oppen, 2006). De plus, des populations de *Acropora palifera*, au sud de Taiwan, montrent des variations annuelles dans l'abondance de *Symbiodinium* clade C et clade D, suggérant que l'alternance de symbiontes se produit en réponse à des changements saisonniers de l'environnement (Chen *et al.*, 2005). En Guam, les colonies de *Pocillopora ssp* situées en eaux chaudes, c'est-à-dire plus de 31°C, arborent seulement *Symbiodinium* clade D, alors que celles situées en eaux tempérées arborent principalement *Symbiodinium* clade C (Rowan, 2004). Toutefois, l'alternance du clade C au clade D engendre des coûts pour l'holobionte tels qu'un taux de croissance réduit, ainsi qu'une diminution possible de la fécondité et de la compétitivité. (Little *et al.*, 2004). En effet, l'apport quotidien en carbone est réduit de 6% à 10%, engendrant une diminution du ratio Photosynthèse/Respiration de près de 31% (Rowan, 2004). Suite à un épisode de blanchissement, certaines espèces coralliennes gardent le symbionte thermotolérant majoritairement abondant alors que d'autres reviennent à arborer, en majorité, le symbionte préblanchissement afin de retrouver l'efficacité photosynthétique (Jones *et al.*, 2008). Il semblerait que le changement vers *Symbiodinium* clade D persiste seulement suite à des changements constants dans l'environnement, tels que des étés chauds et répétés. (Jones *et al.*, 2008).

1.1.3. Calcification

La calcification ou la «minéralisation biologiquement contrôlée» est un processus permettant aux scléactiniaires de produire un squelette calcaire. Ce dernier est composé de 90% à 99% de carbonate de calcium sous forme de cristaux d'aragonite (Vimal, 2007). La calcification, soit l'association d'ions CO_3^{2-} et Ca^{2+} en cristaux d'aragonite (Équation 1), a lieu lorsque le niveau de saturation de l'aragonite (Équation 2) est supérieur à un (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007).



$$(2) \quad \Omega_{arg} = \left(\frac{[\text{Ca}^{2+}][\text{CO}_3^{2-}]}{K_{sp \text{ aragonite}}} \right)$$

La calcification prend place dans le milieu calcifiant extracellulaire (MCE), ne mesurant que quelques nanomètres d'épaisseur, entre le squelette et la couche calcicoblastique (Vimal, 2007). Le calcium (Ca^{2+}) provient de l'environnement et se retrouve au niveau du MCE par diffusion et par des transporteurs allant à l'encontre du gradient de concentration (Allemand *et al.*, 2011; Vimal, 2007; Wooldridge, 2010). Le carbonate (CO_3^{2-}) provient, dans un premier cas, de l'eau de mer sous la forme de bicarbonate (HCO_3^-) et est diffusé vers le MCE où il est converti en carbonate (Allemand *et al.*, 2011; Wooldridge, 2010). Dans un deuxième cas, le carbonate provient du dioxyde de carbone (CO_2) issu de la respiration cellulaire de l'hôte (Tambutté *et al.*, 2011). L'anhydrase carbonique catalyse la production de bicarbonate puis il suit le même chemin que le bicarbonate et est diffusé dans le MCE (Allemand *et al.*, 2011).

La concentration en calcium dans le MCE est supérieure à celle de l'eau de mer, ce qui favorise la précipitation de l'aragonite. La formation des cristaux d'aragonite est amorcée à l'extrémité du squelette déjà existant (Allemand *et al.*, 2011; Tambutté *et al.*, 2011). Une fois entamée, la cristallisation continue jusqu'à ce que les composés de base de l'aragonite soient épuisés. À la fin de ce mécanisme, une nouvelle strate cristallisée a été ajoutée aux composantes du squelette déjà en place (Tambutté *et al.*, 2011). La croissance du squelette de la plupart des scléactiniaires montre une alternance de bandes claires et foncées due au cycle journalier de cristallisation (Tambutté *et al.*, 2011).

La calcification et la morphologie du squelette sont caractéristiques de chaque espèce et attribuables au contrôle génétique. Celles-ci peuvent grandement varier selon les paramètres

environnementaux chez certaines espèces. Effectivement, la luminosité, la température, les nutriments, la pression partielle du CO₂, la salinité et la turbidité peuvent influencer le taux de calcification (Allemand *et al.*, 2011). Ce phénomène nommé plasticité peut changer la structure des coralites, d'un point de vue microscopique, jusqu'à l'ensemble de la configuration de la colonie (Tambutté *et al.*, 2011).

En effet, plus l'intensité lumineuse est importante, plus le taux de calcification est important (Allemand *et al.*, 2011 ; Tambutté *et al.*, 2011). L'interaction de ces deux paramètres suit une hyperbole où lorsque l'intensité lumineuse est multipliée par dix, le taux de calcification est trois fois plus élevé (Tambutté *et al.*, 2011). De plus, la densité du squelette augmente avec la profondeur, impliquant une diminution du taux de calcification avec une diminution de la luminosité (Tambutté *et al.*, 2011). Ce phénomène semble être expliqué par la transformation du bicarbonate en dioxyde de carbone pour la photosynthèse. Une partie du dioxyde de carbone produit serait diffusé et utilisé, en plus de celui produit par la respiration cellulaire de l'hôte, pour la calcification, induisant un taux de calcification nettement plus élevé le jour que la nuit (Allemand *et al.*, 2011 ; Tremblay *et al.*, 2014). Toutefois, lorsque l'intensité lumineuse est trop forte, la calcification est inhibée (Allemand *et al.*, 2011).

Il a aussi été montré que le taux de calcification sur la Grande Barrière de Corail, en Australie, est significativement corrélé à la température de l'eau. Une augmentation de la température annuelle moyenne de l'eau de 1°C augmente la calcification annuelle moyenne de 3,1% (Tambutté *et al.*, 2011). Le taux de calcification suit une courbe normale dont l'optimum se situe entre 25°C et 27°C (Allemand *et al.*, 2011 ; Tambutté *et al.*, 2011). Ceci est dû au flux de calcium qui est maximal à 26°C, mais devient impossible à 32°C (Allemand *et al.*, 2011). De plus, l'augmentation de la température de l'environnement des coraux peut affecter l'activité enzymatique, la solubilité du dioxyde de carbone, ainsi que la relation symbiotique avec le genre *Symbiodinium* (Allemand *et al.*, 2011). Effectivement, au cours des dernières décennies, une diminution globale du taux de calcification est observée due à l'élévation de la température de la surface des océans. D'ailleurs, le 20^{ième} siècle a été témoin de la seconde plus grande période sous le taux de calcification moyen depuis près de 250 ans (Tambutté *et al.*, 2011). Le blanchissement cause aussi une diminution du taux de calcification attribuable à une diminution des réserves d'énergie et une réduction dans la biomasse des tissus de l'hôte (Tambutté *et al.*, 2011).

1.1.4. Blanchissement

Le blanchissement des coraux résulte de l'expulsion partielle ou totale des zooxanthelles ou de la réduction de la concentration de pigments photosynthétiques dans les zooxanthelles situées dans l'endoderme de l'hôte (Glynn, 1993). Ceci a comme effet de laisser le corail vivant, mais blanc, ou plus pâle. Le blanchissement peut être permanent ou réversible, si l'hôte est ultérieurement recolonisé par des zooxanthelles. Ce phénomène peut atteindre l'entièreté d'une colonie ou seulement une partie (Vimal, 2007). Le blanchissement n'a pas d'étiologie spécifique parce qu'il s'agit d'un état de stress pouvant être engendré par une grande diversité de facteurs, dont une baisse de la salinité, une baisse des températures de la surface océanique, une forte sédimentation, l'exposition à l'air et l'exposition au cyanure (Wooldridge, 2009). Il a amplement été observé que le blanchissement est un phénomène faisant partie du cycle de vie des coraux et que ceux-ci récupèrent relativement rapidement suite à un épisode de blanchissement (West & Slam, 2003). Toutefois, c'est l'action conjointe de l'exposition à une forte radiation et à une augmentation des températures de la surface océanique de 1°C à 2°C au-dessus de la limite thermique des coraux pour quelques semaines, qui rend ce phénomène fatal (West & Slam, 2003; Wooldridge, 2009). La conjonction de ces facteurs de stress est la principale cause du déclenchement des événements de blanchissement de masse (Wooldridge, 2009). En effet, depuis les années 1970, les événements de blanchissement de masse ont augmentés en fréquences et en sévérité (West & Slam, 2003). Ceci est corrélé avec une augmentation de 0,4°C à 1°C des températures de la surface océanique depuis les quarante dernières années, induites par l'effet de serre (Miller & Richardson, 2015). Il a été observé, au niveau mondial, que les événements majeurs de blanchissement sont corrélés avec les forts épisodes d'*El Niño*, soient en 1982-83, 1997-98 et 2014-2017 (NOAA, 2017). De plus, l'intensité des événements *El Niño* est accentuée par le réchauffement des températures de la surface des océans (Kang & Elsner, 2015). Les derniers événements de blanchissement de masse au niveau de la Grande Barrière de corail se sont produits au cours des étés austraux, moment où les radiations solaires sont maximales et que les températures sont au-dessus des normales saisonnières (van Oppen *et al.*, 2009).

Les mécanismes sous-jacents au blanchissement prennent place au niveau cellulaire et moléculaire. Les conditions environnementales associées à de fortes radiations solaires, engendrant une demande élevée de CO₂ de la part des zooxanthelles et une faible respiration cellulaire de l'hôte,

induisent une faible production de CO₂ (Wooldridge, 2010). Ceci engendre une limitation de CO₂ pour la population de zooxanthelle puisque la demande par le symbionte est plus élevée que l'offre de l'hôte (Wooldridge, 2010). De plus, ce phénomène est amplifié par la croissance de la population de zooxanthelles due à des conditions environnementales favorables, telles qu'une température élevée (>32°C), une forte irradiation et un apport en nutriments essentiels (Wooldridge, 2012). L'hôte expulse donc partiellement les zooxanthelles jusqu'à ce l'équilibre du CO₂ soit rétabli. En expulsant une partie de la population symbiotique, l'hôte diminue par le fait même la pression de la demande en CO₂. La grande proportion de zooxanthelles expulsée et produite quotidiennement, due aux conditions environnementales favorables, augmente le coût respiratoire de l'hôte. Ceci, combiné à la diminution du carbone provenant de la photosynthèse, mène à une balance négative du carbone de l'holobionte. (Wooldridge, 2009). En effet, lorsque le ratio Photosynthèse/Respiration est inférieur à un, les réserves d'adénosine triphosphate (ATP) de l'hôte tendent à diminuer. Ces réserves sont nécessaires au fonctionnement des mécanismes de concentration du carbone (MCC). L'inactivation des MCC diminue encore plus la quantité de CO₂ entrant dans les tissus, ce qui augmente la demande en CO₂ de la part des zooxanthelles (Figure 1.2) (Wooldridge, 2012). La boucle de rétroaction négative s'installe, augmentant ainsi l'expulsion des zooxanthelles. En parallèle, le manque de CO₂ nécessaire à la photosynthèse génère une production excessive de dérivés réactifs de l'oxygène (DRO) (Wooldridge, 2012). La production excessive de DRO, au-delà du seuil de défense des antioxydants de l'hôte, engendre la nécrose des tissus de l'hôte qui soutient l'expulsion des zooxanthelles (Strychar *et al*, 2004; Wooldridge, 2012). Dépourvu de symbiontes, le corail ne peut survivre que quelques mois par hétérotrophie (Little *et al.*, 2004).

Les seuils de tolérance aux différents stress environnementaux responsables de ce processus de blanchissement varient énormément d'une espèce à l'autre (van Oppen *et al.*, 2011). La diversité génétique des symbiontes et des hôtes est à l'origine de l'hétérogénéité de ces différents seuils de tolérance (van Oppen *et al.*, 2011; Vimal, 2007). Les changements climatiques d'origine anthropique ont d'importants impacts sur les récifs et le blanchissement n'en est qu'un parmi beaucoup d'autres.

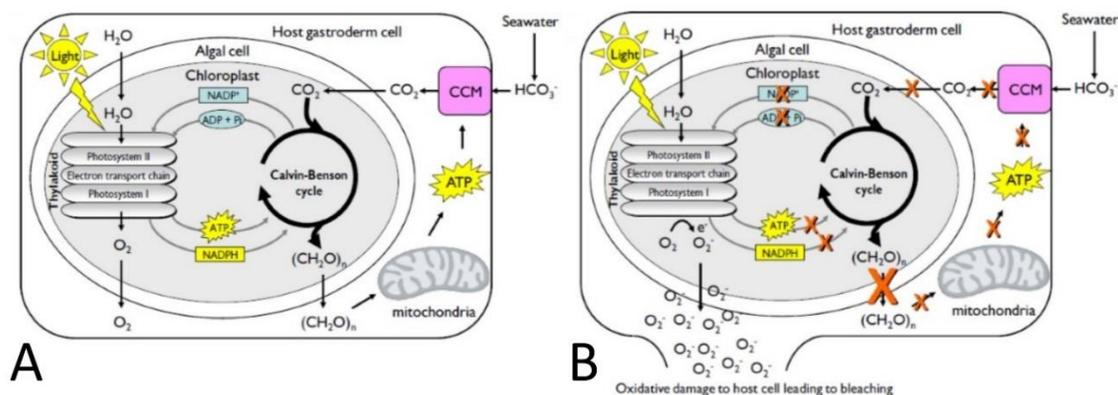


Figure 1.2 L'endosymbiose des coraux scléactiniaires

A) Mécanisme interne du cycle du carbone qui est maintenu par l'endosymbiose; B) Mécanisme de blanchissement du corail.

Source : Woldridge 2012.

1.2. Impacts des changements climatiques sur les récifs coralliens

Les changements climatiques, induits par l'augmentation des activités anthropiques depuis la période préindustrielle, modifient les cycles physicochimiques de l'environnement. Ceux-ci affectent la majorité des écosystèmes de la planète, dont les plus touchés sont les récifs coralliens (Riegl *et al.*, 2009). Ces changements surviennent à une vitesse telle que les récifs coralliens et les organismes les constituant ne peuvent s'y adapter, résultant en un fort taux de mortalité et une diminution du couvert corallien (Margis *et al.*, 2015). Le blanchissement, l'accroissement de la prévalence de maladies coralliennes et l'amplification des régimes des tempêtes, liés à l'augmentation des températures d'une part, et la diminution de la calcification, causée par l'acidification des océans due à l'importante quantité de CO₂ atmosphérique d'autre part, sont parmi les menaces les plus néfastes pesant sur les récifs coralliens (Margis *et al.*, 2015). Celles-ci sont détaillées ci-dessous.

1.2.1. Augmentation des températures de la surface océanique

L'augmentation des températures de la surface océanique est directement associée à l'augmentation globale de la température atmosphérique, induite par les activités anthropiques relâchant des gaz à effet de serre dans l'atmosphère. Les températures atmosphériques ont augmenté de 0,9°C depuis 1850, dont 0,65°C seulement depuis 1965 (IPCC, 2014b; Miller & Richardson, 2015). Les océans sont le principal réservoir thermique de la planète étant donné leur

grande capacité de stockage thermique (CD, 2014). Depuis les quarante dernières années, les températures de la surface océanique montrent un réchauffement significatif de 0,4°C à 1 °C dans les régions tropicales et subtropicales (Miller & Richardson, 2015). Cette augmentation est la plus rapide enregistrée au cours du dernier millénaire (CD, 2014).

Cette augmentation des températures océaniques affecte grandement les écosystèmes marins, et particulièrement les récifs coralliens. Comme mentionné dans la section relative au blanchissement, un réchauffement de l'eau, atteignant 32°C pendant plusieurs jours, favorise la croissance de la population de zooxanthelles au sein du corail (Wooldridge, 2012). La demande en CO₂ afin de subvenir aux besoins métaboliques des zooxanthelles devient supérieure à la production de CO₂ de l'hôte, amenant ainsi un blocage des chaînes de transfert d'électrons alimentant les photosystèmes. Ceci mène ultérieurement à la libération de DRO par le symbiote, ce qui oblige donc le corail à expulser les zooxanthelles menant ultimement au blanchissement (Wooldridge, 2009)

L'augmentation des températures océaniques favorise ainsi une gamme de circonstances et de conditions dommageables aux récifs coralliens. Par exemple, la hausse des températures des océans contribue grandement au déclenchement de maladies coralliennes (Miller & Richardson, 2015). Dans les Caraïbes, 80% de la perte de couvert corallien depuis les quatre dernières décennies est due aux maladies coralliennes (Miller & Richardson, 2015). Le réchauffement de l'eau est le facteur le plus associé à la propagation, à l'infection et à l'augmentation de la virulence de 21 espèces de pathogènes directement associés à ces maladies (Miller *et al.*, 2006; Miller & Richardson, 2015). En effet, l'augmentation de la température de l'environnement immédiat du corail a pour effet d'affaiblir la population bactérienne bénéfique associée au microbiote du corail, qui produit des composés antimicrobiens inhibant la croissance de pathogènes. De plus, la croissance de bactéries pathogènes et nocives est favorisée (Gates & Ainsworth, 2011; Miller & Richardson, 2015). Les bactéries pathogènes, favorisées par le changement des conditions environnementales, entrent alors en compétition avec celles qui sont bénéfiques, menant au remplacement du microbiote par un réservoir bactérien nocif. La domination de la communauté du microbiote par un pathogène initie la formation d'un biofilm et la régulation génétique associée à la pathogénicité. S'en suivent des symptômes tels que la lyse des tissus de l'hôte et la migration du biofilm pathogène. Cette pathologie mène à la mort éventuelle du corail si les températures ne redescendent pas, induisant un ralentissement des fonctions métaboliques des pathogènes bactériens (Miller *et al.*, 2006).

Même une courte augmentation des températures de l'environnement immédiat du corail peut changer la communauté de son microbiote et favoriser les pathogènes à long terme (Miller *et al.*, 2006).

1.2.2. Augmentation du régime des tempêtes tropicales

La plupart des zones d'établissement des coraux chevauchent celles associées à la formation des tempêtes tropicales, qui se situent entre les latitudes 20° Nord et 20° Sud (GC, 2013; Spalding *et al.*, 2001). Les ouragans, les typhons et les cyclones sont des systèmes de basse pression qui, lorsqu'ils atteignent les rives, rasant les récifs et recouvrent ceux-ci de débris côtiers (Parry *et al.*, 2007). Ces tempêtes ont pour conséquences de réduire considérablement l'abondance de coraux et de changer la composition de la communauté des espèces coralliennes au sein des récifs (Parry *et al.*, 2007). Dans les Caraïbes, le passage d'un ouragan diminue, en moyenne, de 17% le couvert corallien des sites affectés. (Gardner *et al.*, 2005). Un récif perturbé par une tempête tropicale nécessite en moyenne huit ans afin de retrouver un couvert corallien comparable à celui avant le passage de cette dernière (Gardner *et al.*, 2005). De plus, la perte du couvert corallien est positivement corrélée avec l'intensité des ouragans, donc plus un ouragan est intense et plus les dommages aux récifs sont importants (Gardner *et al.*, 2005). Il a été montré que l'intensité et la fréquence des tempêtes tropicales sont dues à l'augmentation des températures océaniques de surface (Kang & Elsner, 2015; Parry *et al.*, 2007). Effectivement pour qu'une tempête tropicale prenne forme, l'un des éléments essentiels est une température des eaux de surface égale ou supérieure à 26,5°C (GC, 2013). L'augmentation des températures de surface de l'océan a pour effet de créer un environnement plus instable avec plus d'humidité dans la basse troposphère et une haute pression dans la haute troposphère, localement, mais aussi à plusieurs endroits sur la planète (Parry *et al.*, 2007). Cela a pour conséquence d'augmenter l'intensité des tempêtes tropicales, sans pour autant changer l'occurrence de celles-ci, de manière globale (Kang & Elsner, 2015).

1.2.3. Acidification des océans

Les coraux sont grandement affectés par l'acidification récente des océans. Effectivement, depuis la période préindustrielle, le pH a diminué de 0,1 unité au niveau des eaux de surface océaniques. Toutefois, contrairement à ce que l'on pourrait croire, ce n'est pas le pH qui a un effet direct sur les coraux, mais plutôt la disponibilité du carbone en état de saturation de l'aragonite (Équation 1-2)

pour la calcification. Près de 25% du CO₂ engendré par les activités anthropiques est absorbé par les océans. Une fois combiné à l'eau, le CO₂ est transformé en acide carbonique (HCO₃⁻) libérant du même coup un proton (Figure 1.3) (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007). Ce proton s'associe avec un ion carbonate (CO₃²⁻), produisant de l'acide carbonique, diminuant ainsi la proportion d'ions carbonate en état de saturation (Ω_{arag}) disponible pour le processus de calcification des coraux (Jokiel, 2016). De manière naturelle, l'eau de mer est saturée en aragonite, ce qui favorise le taux de calcification chez les coraux. Cependant, l'acidification des océans a pour conséquence de diminuer ce taux ainsi que la densité du squelette calcaire des coraux constructeurs de récifs. Effectivement, si la valeur de la concentration préindustrielle de CO₂ atmosphérique est doublée, c'est-à-dire si elle atteint 560 ppm, la calcification et la croissance des coraux pourraient être réduites jusqu'à 40% (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007). Des signes de diminution de croissance sont déjà visibles au niveau de la Grande Barrière de Corail, là où la croissance du genre *Proites* a diminué de 1% annuellement au cours de 16 dernières années (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007). De plus, une diminution de la densité du squelette rend les récifs plus à risque face aux dommages engendrés par les tempêtes tropicales (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007). Par ailleurs, la calcification peut être affectée via des changements dans l'activité enzymatique de la couche calcicoblastique, due à une diminution du pH intracellulaire. En effet, l'anhydrase carbonique, responsable de l'hydratation du dioxyde de carbone (CO₂) pour former le bicarbonate (HCO₃⁻) nécessaire à la création du carbonate de calcium (CaCO₃), est très sensible au pH. Une diminution de 0,2 unité de pH provoque 50% de changement du pouvoir catalytique de l'enzyme, ce qui diminue la biominéralisation (Tambutté *et al.*, 2011).

Pour qu'il y ait concrétion du carbonate de calcium sur un récif, la valeur de la saturation de l'aragonite doit être supérieure à 3,3 (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007). Ceci implique donc que la concentration de CO₂ atmosphérique ne doit pas dépasser 480 ppm et que la concentration d'ions carbonate soit supérieure à 200 $\mu\text{mol kg}^{-1}$ (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007). Il est envisagé pour 2065, si les tendances se maintiennent, qu'il y ait une diminution de 60% \pm 20% de l'état de saturation de l'aragonite en comparaison avec la période préindustrielle, due à l'augmentation du CO₂ atmosphérique, ce qui induira une bioérosion des récifs (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007).

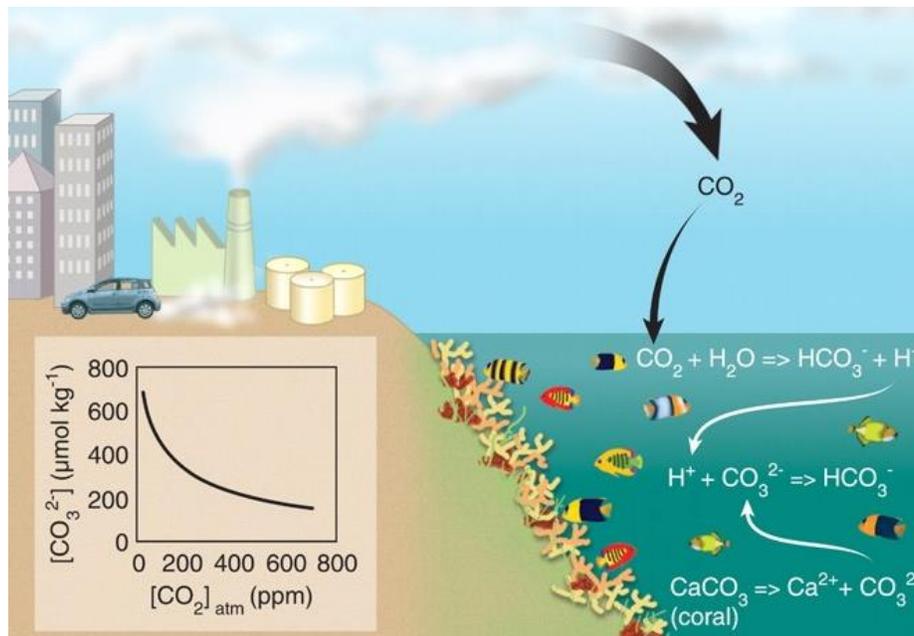


Figure 1.3 Processus chimique de l'acidification des océans et la répercussion sur les récifs.

L'océan absorbe 25% du dioxyde de carbone (CO_2) émis dans l'atmosphère. Le CO_2 se combine à l'eau et produit de l'acide carbonique ($\text{H}_2\text{CO}_3 \leftrightarrow \text{HCO}_3^- + \text{H}^+$). Ce H^+ se lie au carbonate (CO_3^{2-}), réduisant sa disponibilité pour la biominéralisation des coraux hermatypiques (CaCO_3). L'encadré à droite montre la diminution de la concentration de carbonate (CO_3^{2-}) disponible en fonction de l'accroissement de la concentration du dioxyde de carbone (CO_2) atmosphérique.

Source : Hoegh-Guldberg, *et al.*, 2007.

1.3. Conservation et restauration actuelles des récifs coralliens

La communauté scientifique s'accorde sur le besoin et l'importance de maintenir une grande diversité génétique, ainsi qu'une intégrité structurelle et biologique, afin d'augmenter la résistance et la résilience des récifs coralliens face aux changements climatiques (Edwards & Gomez, 2007; Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007; van Oppen *et al.*, 2015; West & Slam, 2003). Toutefois, les moyens pour atteindre ces objectifs, et pour assurer la pérennité des services écosystémiques de cet écosystème à long terme, sont grandement débattus (Edwards & Gomez, 2007; Gallagher *et al.*, 2015; van Oppen *et al.*, 2015). À l'heure actuelle, les différentes actions de restauration, qu'elles soient passives ou actives, permettent d'atteindre partiellement certaines de ces cibles. Les méthodes de restauration passive impliquent l'abolition des pressions anthropiques locales dans le but de régénérer un récif par le minimum d'implication humaine (Rinkevich, 2014). La restauration passive s'effectue principalement au travers l'implantation d'Aires Marines Protégées (RR, 2016). La restauration active, quant à elle, supporte des actions humaines plus directes, incluant la manipulation physique du substrat et du biote récifal (RR, 2016). La restauration active se réalise via

la formation de récifs artificiels, la culture et la transplantation de coraux ainsi que par la colonisation assistée, entre autres. Cette sous-section survole brièvement les actions de conservation et de restauration les plus communes à l'heure actuelle, ainsi que les avantages et les inconvénients de celles-ci.

1.3.1. Aires marines protégées

Une aire marine protégée (AMP) est une aire régie par des réglementations ainsi que des lois fédérales, provinciales ou étatiques, territoriales, tribales ou locales, afin d'offrir une protection durable à une partie ou à la totalité des ressources naturelles et culturelles de cette zone (Weinberg, 2016). Les AMP sont créées afin de contrer la dégradation générale des océans. Celles-ci varient énormément quant à leurs buts, leurs niveaux de protection, leurs restrictions d'utilisation anthropique, ainsi que les différentes approches nécessaires à leur gestion, ce qui rend leur classification difficile. De plus, chaque niveau de gestion que ce soit national, provincial ou autre, gère celles-ci comme il l'entend, rendant une classification internationale impossible (Weinberg, 2016).

Les AMP ne sont pas exclusivement associées aux récifs coralliens. Effectivement, le but et les objectifs d'une AMP peuvent être par exemple, la protection de l'habitat contre la surpêche, la conservation de la biodiversité et la protection due à sa contribution pour les écosystèmes avoisinants (Weinberg, 2016). Les niveaux de protection sont également différents, de sites ouverts à l'exploitation de certaines ressources, jusqu'à une protection intégrale où les activités humaines sont réduites au minimum et où l'exploitation, de quelque façon, y est strictement interdite (Weinberg, 2016). La protection d'une AMP peut varier dans le temps. Elle peut être saisonnière, temporaire ou permanente, selon le but et les objectifs de protection (Weinberg, 2016). Par exemple, l'interdiction de la pêche aux *Scaridae* dans une AMP pour une période de deux à cinq ans permet de rétablir un faible niveau du couvert algal et de retourner à un état de dominance du benthos par les coraux (Mumby, 2006).

Les AMP ont plusieurs avantages en tant qu'outil de protection des récifs coralliens. Elles peuvent aider à soulager le poids des impacts des changements climatiques sur les récifs en enlevant les pressions associées à des facteurs de stress locaux (Margis *et al.*, 2015). En effet, grâce à des législations, les AMP peuvent diminuer les pressions associées à la surpêche, la pêche destructrice et abusive, l'exploitation corallienne, l'enrichissement en nutriments, la sédimentation,

l'introduction d'espèces invasives et le tourisme non responsable, entre autres (Abelson *et al.*, 2016). Elles permettent aussi de faciliter, par la protection de sites, l'établissement de populations reconnues comme vulnérables sur d'autres récifs. De plus, les AMP permettent d'accélérer le rétablissement de leurs récifs suite à des perturbations environnementales incontrôlables (Margis *et al.*, 2015). Lorsque plusieurs AMP sont mises en place au sein d'un réseau d'AMP, la connectivité entre les récifs protégés est augmentée, favorisant une plus grande résilience de ces derniers (Abelson *et al.*, 2016).

Toutefois, les AMP montrent plusieurs limitations. Tout d'abord, lorsque leur gestion ou localisation sont inappropriées, elles perdent leur capacité à mitiger le dépérissement des coraux en lien avec les changements climatiques (Margis *et al.*, 2015). Effectivement, un récif a la capacité d'être résilient, dans une certaine mesure, s'il est diversifié et s'il n'est pas dérangé par des facteurs de dégradation locaux tels que la pollution, la sédimentation terrigène et la surpêche (Abelson *et al.*, 2016; West & Salm, 2003). Si ceux-ci ne sont pas traités alors le rétablissement du récif par une AMP n'est pas susceptible de prendre place (Abelson *et al.*, 2016). De plus, les AMP ne sont pas une contre-mesure aux facteurs de stress exogènes engendrés par les changements climatiques. En effet, le pH ne peut être rééquilibré et les températures de la surface océaniques ne peuvent pas être diminuées dans l'enceinte spécifique de l'AMP. Finalement, la dégradation rapide des récifs coralliens et les effets imprévisibles des changements climatiques amènent des situations inattendues nécessitant une intégration traditionnelle des AMP avec de nouveaux outils de gestion, de conservation et de restauration (Abelson *et al.*, 2016). En effet, l'augmentation de la complexité de la structure du récif, la réintroduction de poissons brouteurs ainsi que la transplantation de fragments coralliens peuvent être nécessaires afin de favoriser le rétablissement d'un récif dans une AMP (Abelson *et al.*, 2016).

1.3.2. Récifs artificiels

Les récifs artificiels sont une technique de restauration active amplement utilisée (Jaap, 2000). Ce sont des structures de différentes formes, envergures et matériaux qui ont pour but de servir de substrat à l'établissement de nouveaux coraux ou à la transplantation de fragments de colonies (Spieler *et al.*, 2001). Ces structures tridimensionnelles doivent être minimalement complexes, afin de favoriser l'établissement de larves planules (Figure 1.4) (Spieler *et al.*, 2001). Elles peuvent être

construites de différents matériaux durables et non-toxiques tels que du ciment, du gabbro, du grès de plage, des pierres calcaires ou de la céramique (Edward & Gomez, 2007; Jaap, 2000).

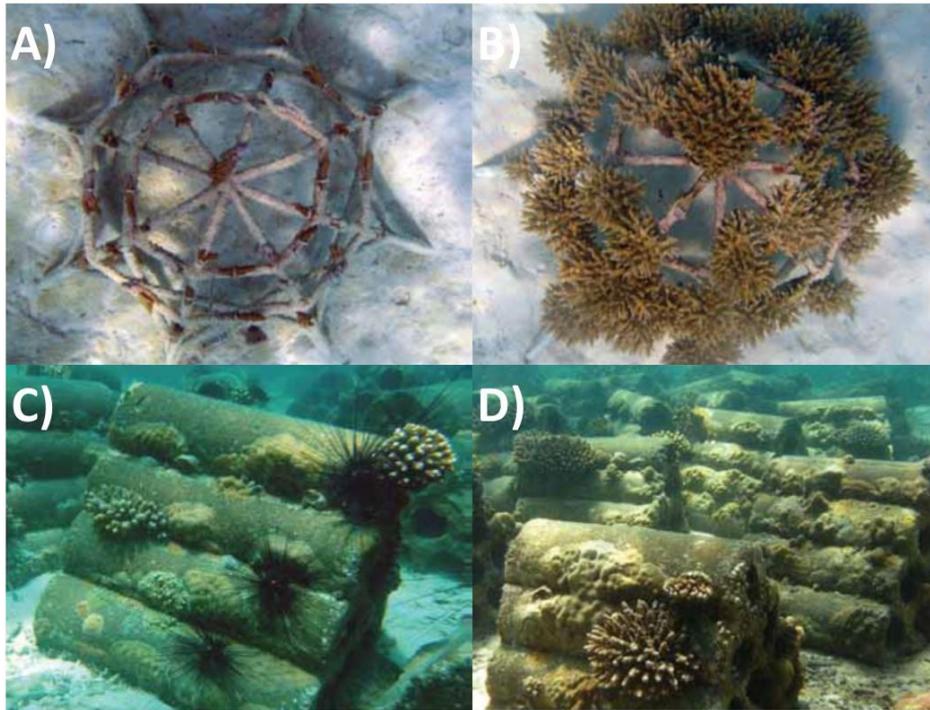


Figure 1.4 Différents types de récifs artificiels

A) Dôme en acier d'armature recouvert de résine de polyester pour éviter la corrosion; B) Même dôme 15 mois plus tard colonisé par *Acropora nasuta*; C) Modules de béton complexes quatre ans après leur installation; D) Même module sept ans après leur installation

Source : Edwards *et al.*, 2010b

Les récifs artificiels permettent de développer et d'enrichir les communautés benthiques en augmentant la complexité topographique et en favorisant l'établissement de larves (Burt *et al.*, 2009; Edward & Gomez, 2007). Au final, ceci a pour conséquence d'augmenter la production de larves et ainsi, la diversité génétique. (Burt *et al.*, 2009). De plus, les récifs artificiels permettent de protéger certaines espèces endémiques ou spécifiquement à risques (Burt *et al.*, 2009). La mise en place de ce type de récifs favorise le tourisme sous-marin à cet endroit, diminuant ainsi la pression touristique sur les récifs naturels (Edward & Gomez, 2007). Également, ce type de récifs, en ayant des formes inhabituelles, n'encourage pas la pêche au filet qui est très dommageable pour les coraux (Edward & Gomez, 2007).

Toutefois, les récifs artificiels peuvent générer des communautés différentes de celles désirées en raison de la préférence de certains organismes pour certains substrats (Burt *et al.*, 2009). En effet, le type de substrat utilisé pour la création de récifs artificiels affecte le recrutement des différentes espèces coralliennes, car les larves planules utilisent la signature géochimique du substrat afin de sélectionner celui qui est le plus adéquat à sa croissance (Burt *et al.*, 2009). Notamment, il a été montré que les coraux hermatypiques préfèrent s'établir sur un substrat alcalin afin de favoriser l'absorption de l'hydroxyde de calcium (Burt *et al.*, 2009). De plus, les larves planules s'installent préférentiellement sur un substrat dont le grain est gros (Burt *et al.*, 2009). Toutefois, peu importe la morphologie ou le substrat utilisé, les récifs artificiels doivent être bien fixés afin d'éviter qu'ils bougent lors de tempêtes tropicales (Edward & Gomez, 2007).

De plus, ce type d'action cible seulement les causes de dégradation locale. Effectivement, les récifs artificiels ne sont pas une réponse à la pérennité des écosystèmes récifaux, car ils n'empêchent pas l'acidification d'affecter la squelettogenèse des coraux (Burt *et al.*, 2009). Ils n'empêchent pas non plus l'augmentation des températures d'engendrer le blanchissement et la propagation de maladies coralliennes (Burt *et al.*, 2009).

1.3.3. Culture et transplantation corallienne

La transplantation de coraux est une méthode de restauration active qui consiste à restaurer partiellement ou totalement les composantes structurelles ou fonctionnelles d'un écosystème récifal (Edwards & Gomez, 2007). L'avantage principal de cette méthode est la création de plusieurs colonies avec un seul fragment, permettant d'augmenter facilement et rapidement l'abondance de coraux sur un récif (Shafir *et al.*, 2010). Ce processus de restauration s'effectue en deux étapes. La première consiste à cultiver des fragments coralliens dans une pouponnière sous-marine. La seconde étape consiste à réintroduire une grande quantité de ces fragments en santé au sein du récif endommagé (Rinkevish, 2014; Shafir *et al.*, 2010). Cette méthode est possible en raison du mode de reproduction asexuée des coraux par fractionnement (van Oppen *et al.*, 2011). Lors d'un incident physique brisant le corail, le morceau soustrait à la colonie mère possède la capacité de survivre s'il se pose sur un substrat adéquat à son établissement (Spalding *et al.*, 2001). Ceci produit des colonies clones ayant le même matériel génétique que la colonie mère de laquelle elles proviennent.

Les fragments utilisés sont tout d'abord cultivés pendant près d'un an afin qu'ils atteignent une taille optimale de transplantation, soit entre 5 cm et 10cm, ce qui augmente leur taux de survie (Edward & Gomez, 2007; Garrison & Ward, 2012; Rinkevish, 2014; Shafir *et al.*, 2010). La structure des pouponnières sous-marines peut grandement varier (Figure 1.5 A-B). Elles sont principalement situées dans des sites protégés, loin des activités récréatives, des organismes corallivores et légèrement à l'écart des importants récifs naturels (Rinkevish, 2014). Cette méthode a permis de cultiver, sous la surface de la mer, 86 espèces coralliennes et créer plus de 100 000 nouvelles colonies au niveau mondial (Rinkevish, 2014). Les fragments peuvent provenir de colonies saines, mais il est toutefois recommandé d'utiliser moins de 10% d'une colonie donneuse afin de diminuer le stress sur celle-ci (Edward & Gomez, 2007). Les fragments peuvent aussi être rapidement récupérés sur le site d'origine suite au passage d'une tempête tropicale, ce qui a comme avantage de ne pas augmenter les dommages faits aux colonies (Edward & Gomez, 2007; Garrison & Ward, 2012). Une fois que les fragments sont rattachés au substrat récifal, selon différentes méthodes dépendamment de la morphologie du récif et l'arrangement désiré, l'abondance des organismes coralliens augmente ce qui permet l'accélération de la restauration du récif (Figure 1.5 C-D) (Edward & Gomez, 2007; Garrison & Ward, 2012; Rinkevish, 2014). Cette méthode peu coûteuse et facilement applicable permet aussi de conserver les espèces les plus vulnérables (Garrison & Ward, 2012; Rinkevish, 2014). Si la dégradation d'un récif et la mortalité corallienne sont dues à des facteurs anthropiques locaux, la transplantation peut aider à conserver certaines espèces, à condition que cette méthode soit conjuguée à d'autres actions de restauration, telles que la gestion des activités anthropiques via la mise en place d'AMP et l'éducation des utilisateurs, par exemple (Garrison & Ward, 2012).

Cette méthode a toutefois comme conséquence de diminuer la diversité génétique des récifs restaurés (Edward & Gomez, 2007). Effectivement, la transplantation de fragments augmente la densité de colonies sur le récif, cependant, la diversité génétique diminue puisque les nouvelles colonies sont des clones. Toutefois, l'utilisation d'un grand bassin de colonies donneuses permet d'assurer la maintien d'une bonne diversité génétique au travers des transplants (Edward & Gomez, 2007). Effectivement, il a été montré que 50% de la diversité génétique est conservée avec sept à dix donneurs, tandis que 30 à 35 colonies donneuses permettraient de conserver jusqu'à 90% de la diversité génétique (Shearer *et al.*, 2009).

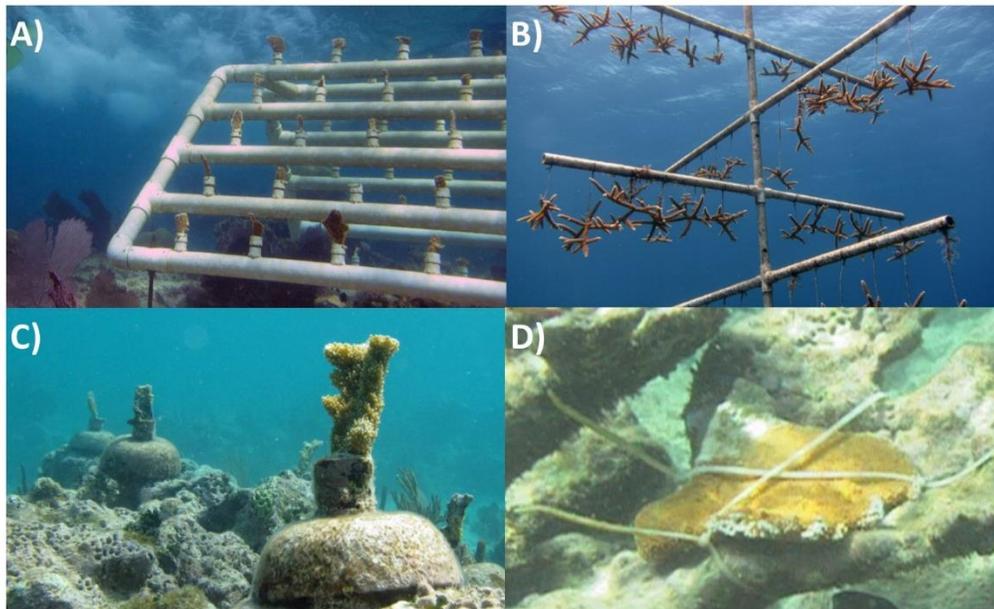


Figure 1.5 Types de pouponnières et méthodes de fixation des fragments coralliens

A) Pouponnière en polychlorure de vinyle (PVC) avec embouts d'installation mâle à la base des fragments; B) Pouponnière en PVC permettant la croissance multidirectionnelle des fragments; C) Base de béton marin avec l'embout femelle du dispositif d'installation; D) Fixation du fragment avec des attaches en nylon ou en plastique

Source :A) Photo personnelle d'Alejandro Vega-Zepeda, Xcalak, Mexique, 2016; B) Lirman & Schopmeyer, 2016; C) Photo personnelle d'Alejandro Vega-Zepeda, Xcalak, Mexique, 2016; D) Garrison & Ward, 2012.

La culture et la transplantation de coraux ne permettent pas la restauration récifale et la conservation d'espèces coralliennes à long terme puisque les principaux facteurs de la mortalité et de la dégradation ne sont pas abordés (Garrison & Ward, 2012). Effectivement, cette méthode n'aide pas à diminuer les impacts des changements globaux, tels que l'acidification et de l'augmentation des températures des océans, sur les récifs (Garrison & Ward, 2012). Donc, pour que cette méthode soit efficace au niveau de l'écosystème, les activités de transplantation doivent être maintenues au fil du temps et être de grande envergure, c'est-à-dire sur plusieurs hectares et avec des milliers de transplants (Garrison & Ward, 2012). De plus, si la diversité génétique du récif est faible, attribuable à un petit nombre de colonies donneuses, la résistance de ce dernier à certaines maladies coralliennes est aussi affaiblie, causant d'importantes pertes du couvert corallien (Garrison & Ward, 2012).

1.3.4. Colonisation assistée

L'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (IUCN) (2013) définit la colonisation assistée comme le mouvement intentionnel et l'introduction planifiée d'une espèce, hors de son

aire de répartition historique, afin d'éviter l'extinction de ses populations locales. Pour ce faire, un site receveur doit être identifié et préparé, des modèles prédictifs climatiques globaux et de distribution des espèces doivent être étudiés, un niveau adéquat de diversité génétique doit être déterminé et la biologie des espèces introduites doit être connue (Gallagher *et al.*, 2015). Cette méthode incorpore, en partie, celle de la transplantation précédemment abordée, puisqu'elle nécessite le transfert de fragments coralliens sur un récif. La colonisation assistée, chez les coraux, permettrait de déplacer des colonies à des latitudes où la température océanique ne dépasse pas leur limite thermique, comme c'est actuellement le cas dans une grande partie de leur aire de répartition (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007).

Toutefois, malgré la connaissance approfondie des facteurs précédemment énoncés, la colonisation assistée n'a pas encore été tentée pour les organismes associés aux récifs coralliens. En effet, cette méthode est coûteuse et son efficacité est incertaine (Chauvenet *et al.*, 2013). La colonisation assistée comporte plusieurs risques, dont l'incapacité de trouver un site receveur qui aura les caractéristiques climatiques optimales dans les prochaines décennies (Gllagher *et al.*, 2015). De plus, si la diversité génétique n'est pas suffisante, un mélange génétique inapproprié peut mener à une dépression endogamique induite par l'effet fondateur, de la pollution génétique de la part de l'espèce introduite ou des hybridations entre différentes espèces (Gallagher *et al.*, 2015). Mais le plus grand risque d'ordre écologique associé à la colonisation assistée est assurément l'introduction d'espèces qui pourraient devenir envahissantes (Chauvenet *et al.*, 2013; Gallagher *et al.*, 2015). Présentement, malgré une étude approfondie des facteurs à prendre en compte pour la colonisation assistée, il est difficile de prévoir quelles espèces ont le potentiel de devenir invasives en raison de la synergie des paramètres de l'habitat receveur (Chauvenet *et al.*, 2013). De plus, il est difficile de détecter un comportement invasif au début de l'introduction c'est-à-dire quand le nombre d'individus introduit est faible (Chauvenet *et al.*, 2013).

En somme, aucune des méthodes présentées précédemment ne permet d'augmenter la résistance et la résilience des récifs coralliens relativement aux changements climatiques ni de maintenir une grande diversité génétique et une intégrité structurelle et biologique au sein de cet écosystème. La mise en place de méthodes bien connues dans d'autres domaines pourrait cependant venir en aide à celui de la restauration et de la protection des récifs coralliens. En particulier, l'évolution assistée pourrait être un outil potentiel pour assurer la pérennité des récifs coralliens face aux changements

climatiques. Le chapitre suivant détaille les notions de base de la biologie évolutive via les processus évolutifs naturels et les forces évolutives, permettant le développement du potentiel adaptatif des organismes vivants.

Chapitre 2

Potentiel d'adaptation : forces évolutives et plasticité phénotypique

L'être humain est maintenant reconnu comme étant la force prédominante responsable des changements globaux (Norström *et al.*, 2016). Tous les écosystèmes de la planète s'en trouvent altérés, de même que les services écosystémiques qu'ils rendent, et ce, à une vitesse et à une envergure sans précédent (Norström *et al.*, 2016). Ces changements rapides de l'environnement creusent un écart grandissant entre le phénotype observé et celui qui serait optimal au sein d'une population naturelle pour un environnement donné (Carroll *et al.*, 2014). Ceci engendre d'importantes conséquences pour ces populations, dont un taux de survie et de reproduction diminué, laissant certains organismes vulnérables au déclin et ultimement, à l'extinction (Carroll *et al.*, 2014; Hoffmann & Sgrò, 2011). Plus ledit écart grandit et plus il y a de fortes pressions de sélections pour l'adaptation sur les individus des populations (Carroll *et al.*, 2014; Hoffmann & Sgrò, 2011). L'adaptation est habituellement le résultat d'un processus évolutif relativement long permettant, au fil des générations, aux individus de combler les écarts entre leur environnement et leur phénotype afin de survivre à la rigueur de ce dernier et en définitive, d'avoir une meilleure valeur adaptative. (Conner & Hartl, 2004; Paul, 2015; Rashkovetsky *et al.*, 2015; Thomas *et al.*, 2010). L'adaptation survient par l'apparition de transformations au niveau des structures spécialisées, des processus physiologiques, des phénotypes et des caractères corrélés qui assurent une augmentation du succès reproducteur des individus d'une population dans un environnement donné (Brandon, 1996; Paul, 2015; Thomas *et al.*, 2010). L'extinction peut donc être évitée par une adaptation rapide de la population, soit par le déplacement de celle-ci vers un habitat plus favorable, soit par le fait de surmonter fructueusement une condition stressante grâce à des changements plastiques ou soit par un changement des variations génétiques menant à une adaptation évolutive (Carroll *et al.*, 2014; Hoffmann & Sgrò, 2011; Thomas *et al.*, 2010). Toutefois, la réponse de plusieurs populations risque d'être inadéquate, par exemple trop lente, en raison de la vitesse et de la magnitude des modifications anthropiques actuelles de l'environnement (Hoffmann & Sgrò, 2011).

Pour atteindre les objectifs internationaux de développement durable instaurés par les Nations Unies, tels que les objectifs d'Aichi pour la biodiversité, il est primordial d'intégrer davantage de principes de biologie évolutive dans les politiques gouvernementales et internationales (Carroll *et*

al., 2014). Plusieurs auteurs suggèrent d'utiliser l'évolution assistée afin de favoriser l'adaptation d'une population, d'augmenter l'habileté des organismes à tolérer des conditions environnementales stressantes et changeantes, ainsi que d'accélérer le rétablissement de celle-ci suite à un impact environnemental important (Jones & Monaco, 2009; Van Oppen *et al.*, 2014). L'évolution assistée est l'inclusion d'interventions humaines dans les processus évolutifs naturels afin de les accélérer (Jones & Monaco, 2009). Ceci a comme conséquence de hâter les changements dans les caractéristiques des organismes pour leur donner une chance de rivaliser avec la vitesse des changements climatiques, donc de mener à l'adaptation plutôt qu'à l'extinction (van Oppen *et al.*, 2014). Cette méthode inclut, mais ne se limite pas à, l'augmentation des variations génétiques dans les populations locales sous l'influence de la sélection naturelle, la sélection artificielle d'organismes indigènes pour augmenter la valeur adaptative dans la population, ainsi que l'hybridation d'individus indigènes avec des individus exotiques tolérants et résistants aux stress biotiques et abiotiques de l'environnement (Jones & Monaco, 2009).

Ce chapitre explore deux des trois différentes alternatives à l'adaptation qui s'offrent aux organismes et qui pourraient être appuyées par l'intervention humaine. Il s'agit de l'adaptation par le changement des variations génétiques engendré par les quatre forces évolutives et leurs concepts associés, ainsi que par le changement de la plasticité du phénotype. Le thème de la sélection artificielle sera abordé, suivi de celui de l'hybridation. La dernière section de ce chapitre se concentre sur une étude de cas de la mise en application de l'évolution assistée par l'entremise de certaines forces évolutives. Le thème de la migration et de la migration assistée a toutefois été volontairement omis puisqu'il s'agit d'une méthode amplement discutée dans la littérature associée à la restauration des récifs coralliens.

2.1. Forces évolutives

L'évolution est définie comme le changement du génotype d'une population au cours de plusieurs générations successives (Carroll *et al.*, 2014). La variation au niveau des fréquences alléliques, c'est-à-dire la proportion d'un allèle particulier parmi tous les allèles possibles à un locus donné dans la population, peut engendrer un changement dans la fréquence des phénotypes des individus de cette population (Conner & Hartl, 2004). Cette variation dans les phénotypes mène à l'amélioration de l'habileté de certains individus à survivre et se reproduire dans les conditions biotiques et

abiotiques de leur environnement. C'est ce que l'on nomme la valeur adaptative (Conner & Hartl, 2004). La valeur adaptative est l'habileté d'un organisme à survivre et se reproduire en laissant ses gamètes à la génération suivante, donc d'avoir une descendance viable (Campbell & Reece, 2007; Rosenberg & Bouchard, 2015; Sæther & Engen, 2015). Il est cependant très difficile de mesurer la valeur adaptative des individus des populations naturelles. Selon les études, la valeur adaptative absolue peut être mesurée par le nombre total de descendants au cours de la vie de l'organisme, le taux de survie, le succès reproducteur, ou la production de descendants sur un intervalle de temps défini (Conner & Hartl, 2004). Toutefois, la valeur adaptative relative est plus souvent utilisée. Il s'agit de la valeur adaptative absolue divisée par la plus grande valeur adaptative de tous les génotypes (Conner & Hartl, 2004)

Pour que les phénotypes persistent au cours des générations et soient adaptatifs, les changements sous-jacents de la fréquence des différents allèles doivent être héréditaires (Conner & Hartl, 2004). L'hérédité se définit comme la proportion de la variance totale du phénotype qui est due à des causes génétiques additives, c'est-à-dire qu'elle mesure l'importance relative de la variance génétique à déterminer la variance phénotypique (Conner & Hartl, 2004; Freeman & Herron, 2007).

Les quatre forces évolutives, permettant un changement de la fréquence des allèles au cours des générations, décrites dans les prochaines sous-sections sont: le flux génétique, la dérive génétique, les mutations et la sélection naturelle.

2.1.1. Le flux génétique

Le flux génétique est défini comme le mouvement d'allèles entre différentes populations (Conner & Hartl, 2004). Celui-ci est possible grâce à la migration, soit le mouvement d'individus féconds ou l'échange de gamètes, entre populations (Campbell & Reece, 2007; Freeman & Herron, 2007). Toutefois, si un migrant ne se reproduit pas avec succès, la migration se produit sans que de nouveaux allèles se soient établis dans la population (Freeman & Herron, 2007). Le niveau de variation génétique, c'est-à-dire les différences dans les fréquences alléliques entre les populations, se nomme différenciation (Conner & Hartl, 2004; Thomas *et al.*, 2010). Le flux génétique, induit par la migration des individus, est une force puissante qui tend à réduire le niveau de différenciation au sein d'une métapopulation (De La Torre, 2015). Effectivement, lorsqu'il y a migration entre différentes sous-populations, les fréquences alléliques de ces dernières tendent à converger vers

les mêmes fréquences, dues au nouvel apport en matériel génétique (Freeman & Herron, 2007). Peu importe les fréquences alléliques initiales de chacune des sous-populations, elles vont tendre vers la moyenne des fréquences alléliques de la métapopulation (Conner et Hartl, 2004). À long terme, le flux génétique tend donc à atténuer la différenciation génétique entre les sous-populations d'une métapopulation et à maintenir la variation génétique à l'intérieur même de chacune des sous-populations (Campbell & Reece, 2007; Conner & Hartl, 2004).

2.1.2. La dérive génétique

La dérive génétique est la fluctuation aléatoire et imprévisible de la fréquence des allèles, dans de petites sous-populations, d'une génération à la suivante (Campbell & Reece, 2007; Conner & Hartl, 2004; Gillespie, 2004;). Dans une petite population, sur l'infinité de gamètes mâles et femelles produits, seuls quelques-uns seront fructueux et produiront la génération suivante. Ceci a comme effet potentiel, dans la nouvelle génération, de faire diverger les fréquences alléliques comparativement à celles de la génération parentale (Conner & Hartl, 2004). Avec le temps, la perte d'allèles qui se produit avec la dérive génétique tend à diminuer la variation génétique et augmenter l'homozygotie à certains loci (Campbell & Reece, 2007; Freeman & Herron, 2007). Le résultat de la dérive génétique est la disparition ou fixation aléatoire d'allèles qui a pour effet, ultimement, de mener à une différenciation génétique des sous-populations (Conner & Hartl, 2004; Gillespie, 2004). La dérive génétique peut donc aussi augmenter par hasard la fréquence d'un allèle délétère (Conner & Hartl, 2004). Lorsqu'un allèle est fixé dans une population alors celui-ci ne varie plus pour ce locus, et ce, jusqu'à ce qu'une mutation apparaisse ou que le phénomène de migration introduise un nouvel allèle pour ce locus (Conner & Hartl, 2004; Freeman & Herron, 2007; Gillespie, 2004).

L'ampleur de la dérive génétique est aléatoire et dépend uniquement du nombre d'individus dans une population (Gillespie, 2004). En effet, plus une population est petite et plus la fréquence de fixation d'un certain allèle augmente (Campbell & Reece, 2007; Freeman & Herron, 2007).

Deux situations de réduction du nombre d'individus favorisent la dérive génétique, soient l'effet de goulot d'étranglement et l'effet fondateur (Freeman & Herron, 2007). Dans le premier cas, il s'agit d'une condition environnementale externe, par exemple une perturbation ou un manque de ressources, réduisant le nombre d'individus d'une population (Campbell & Reece, 2007; Höglund, 2009). La composition génétique des individus restants n'est pas représentative de celle de la

population initiale et certains allèles seront surreprésentés tandis que d'autres seront sous-représentés. Ceci mène à une plus faible variation génétique au cours du temps (Campbell & Reece, 2007; Freeman & Herron, 2007; Höglund, 2009). Dans le second cas, celui de l'effet fondateur, il s'agit de quelques individus qui deviennent isolés géographiquement de leur population d'origine et en forment une nouvelle, par exemple lors de la colonisation d'îles (Freeman & Herron, 2007; Höglund, 2009). Encore une fois, le matériel génétique des individus fondateurs n'est pas nécessairement représentatif de celui de la population d'origine, engendrant ultimement la fixation et la disparition de certains allèles (Campbell & Reece, 2007; Höglund, 2009). Ceci est à la base du processus de la différenciation entre les sous-populations, ce qui peut prendre place en peu de générations (Conner & Hartl, 2004; Freeman & Herron, 2007).

2.1.3. Les mutations

Les mutations apparaissent principalement dans les cellules somatiques d'un organisme et celles-ci disparaissent à la mort de l'individu (Campbell & Reece, 2007; Höglund, 2009). Toutefois, lorsqu'elles prennent place au niveau de l'ADN, elles sont l'une des forces fondamentales de l'évolution, car elles alimentent la variabilité dans la population et favorisent les changements évolutifs (Freeman & Herron, 2007; Höglund, 2009; Loewe & Hill, 2010; Sequeira *et al*, 2015). Elles introduisent des variations dans la population et permettent de restaurer une certaine variation génétique perdue au cours de la dérive génétique (Gillespie, 2004). Les mutations peuvent être de trois types, soient les mutations avantageuses qui augmentent la valeur adaptative, les mutations délétères qui diminuent cette dernière et les mutations dites indifférentes ou neutres qui ne sont pas affectées par la sélection, car leur effet est minimal (Höglund, 2009; Loewe & Hill, 2010; Sequeira *et al.*, 2015). Lorsque les mutations favorisent la valeur adaptative des individus, alors elles conduisent à l'évolution adaptative (Freeman & Herron, 2007; Loewe & Hill, 2010).

La plus simple mutation est la substitution de bases, soit lorsqu'une base nucléique est substituée pour une autre dans l'ADN. Ce type de substitution a peu ou pas d'impact sur le phénotype (Campbell & Reece, 2007; Höglund, 2009). De plus, un changement dans la troisième position d'un codon ne change pas l'acide aminé synthétisé par le ribosome dû à une redondance des codons. (Freeman & Herron, 2007; Höglund, 2009; Loewe & Hill, 2010).

Des insertions ou délétions prennent place lorsqu'une portion de l'ADN est ajoutée ou enlevée d'une séquence. Ceci peut avoir un impact important sur le phénotype de l'organisme, spécialement lorsque le fragment ajouté ou enlevé n'est pas divisible par trois (Conner & Hartl, 2004; Freeman & Herron, 2007; Höglund, 2009). Ceci peut mener à un changement du cadre de lecture où tous les codons suivant cette mutation, au niveau du locus de ce gène, sont lus incorrectement (Conner & Hartl, 2004; Höglund, 2009). La principale cause de ces délétions et insertion est les transposons ou éléments transposables. (Loewe & Hill, 2010). Lorsque l'ajout de petits segments n'est pas nuisible, ces derniers peuvent persister au cours de générations et ajouteront éventuellement des loci au génome (Campbell & Reece, 2007). Ces nouveaux loci acquerront de nouvelles fonctions principalement associées à la modification de la régulation de l'expression génique (Campbell & Reece, 2007).

Les derniers types de mutation sont les réarrangements chromosomiques qui incluent les translocations et les inversions. Ce type de mutation a habituellement un impact négatif sur le développement des individus (Campbell & Reece, 2007). Cependant, ces mutations peuvent avoir ou non, un grand impact sur le phénotype d'un organisme, selon si les gènes ou les complexes génétiques sont perturbés par ce réarrangement. (Freeman & Herron, 2007; Höglund, 2009; Loewe & Hill, 2010).

Contrairement à la dérive génétique, les mutations changent la fréquence allélique et favorisent une diversité génétique au sein d'une population, mais ces changements sont habituellement très lents (Conner & Hartl, 2004; Freeman & Herron, 2007). Le taux de mutation chez les animaux et les végétaux est d'environ une mutation pour 100 000 à 1 000 000 de gènes, à chaque génération (Campbell & Reece, 2007). Cependant, chez les microorganismes à temps de génération très court, les mutations causent des variations génétiques très rapidement, d'un point de vue anthropique (Campbell & Reece, 2007). Le taux de mutation n'est pas constant au travers les loci, toutefois il y a des *hot spots* de mutations dans le génome de chaque espèce, c'est-à-dire des endroits où les taux sont plus élevés, en plus de varier d'une espèce à l'autre (Loewe & Hill, 2010).

2.1.4. La sélection naturelle

La sélection naturelle agit sur les individus, mais les conséquences associées aux traits phénotypiques quantitatifs sont visibles au niveau de la population (Brandon, 1996; Campbell &

Reece, 2007; Freeman & Herron, 2007). La diversité des phénotypes dans une population engendre des différences dans l'habileté des organismes à survivre et se reproduire dans un environnement donné, en raison de la pression des agents sélectifs biotiques et abiotiques (Wade, 2016). La sélection naturelle favorise certains traits héritable par l'entremise de l'inégalité du succès reproducteur, ce qui engendre une variation dans la fréquence allélique (Campbell & Reece, 2007; Wollstein & Stephan, 2014). Ceci dirige le phénotype moyen des individus d'une population vers la valeur adaptative optimale pour les conditions environnementales données (Brandon, 1996; Conner & Hartl, 2004). Lorsque l'environnement se transforme, alors le phénotype optimal change, ce qui engendre aussi un changement au niveau de la sélection dans la population (Conner & Hartl, 2004; Höglund, 2009). La relation entre la valeur adaptative et le phénotype détermine la forme et la force de la sélection naturelle (Campbell & Reece, 2007; Freeman & Herron, 2007). Les différentes formes de sélection sont présentées ici-bas.

La première forme de sélection est la sélection directionnelle. Ce type de sélection est caractérisé par une relation linéaire entre le phénotype et la valeur adaptative (Figure 2.1 A). Ceci signifie que la valeur adaptative augmente ou diminue linéairement en fonction de la valeur phénotypique et la force de sélection est donc représentée par la pente de la droite liant les deux valeurs (Conner & Hartl, 2004). La sélection directionnelle favorise les individus possédant l'un ou l'autre des phénotypes extrêmes déviants de la moyenne (Figure 2.1B) (Conner & Hartl, 2004; Campbell & Reece, 2007; Gillespie, 2004). Si le trait est héritable, la sélection directionnelle changera la moyenne dudit trait et diminuera la variance de ce dernier dans la population (Conner & Hartl, 2004; Gillespie, 2004).

Le second type de sélection correspond à la sélection stabilisatrice. Ce type de sélection est caractérisé par une fonction de la valeur adaptative de type quadratique négative, c'est-à-dire que la valeur adaptative des individus est optimale à un phénotype intermédiaire et est minimale au niveau des deux phénotypes extrêmes (Figure 2.1C) (Campbell & Reece, 2007; Conner & Hartl, 2004). Ce type de sélection réduit la variance d'un phénotype dans la population en réduisant la fréquence des phénotypes extrêmes (Figure 2.1D) (Conner & Hartl, 2004).

Une autre forme de sélection est la sélection diversifiante. Dans ce cas, la valeur adaptative des individus est optimale pour les deux phénotypes extrêmes tandis qu'elle est minimale au niveau du phénotype intermédiaire (Campbell & Reece, 2007; Rueffler *et al.*, 2006). La fonction de la valeur

adaptative associée est donc aussi quadratique, toutefois, à la différence de la sélection stabilisatrice, elle est positive (Figure 2.1E) (Conner & Hartl, 2004). La sélection diversifiante permet d'augmenter la variance d'un trait dans la population, en opposition à la sélection stabilisatrice (Figure 2.1F) (Conner & Hartl, 2004). La sélection diversifiante permet aussi de maintenir la variation phénotypique et génétique à court terme et peut éventuellement mener à une différenciation au sein d'une même population (Conner & Hartl, 2004; Rueffler *et al.*, 2006).

Il y a cependant une distinction à faire entre la sélection directe et la sélection indirecte. La sélection directe prend place lorsqu'il y a relation causale entre un trait phénotypique et la valeur adaptative de l'organisme (Conner & Hartl, 2004). Seule la sélection directe mène à l'évolution adaptative puisque le trait ciblé par celle-ci aide l'organisme à contrer l'agent sélectif et augmente la valeur adaptative (Conner & Hartl, 2004; Freeman & Herron, 2007). La sélection indirecte quant à elle, prend place lorsqu'un trait sous sélection directe est corrélé à un autre trait, qui lui, est lié à la valeur adaptative (Conner & Hartl, 2004).

Finalement, la sélection corrélationnelle survient lorsque certaines combinaisons de traits ont une meilleure valeur adaptative que d'autres combinaisons (Conner & Hartl, 2004). Lorsque ces traits sont héréditaires, ce type de sélection a la possibilité de causer des changements évolutifs dans la corrélation de ces traits (Conner & Hartl, 2004; Höglund, 2009). La valeur adaptative d'un individu avec un phénotype donné pour un trait dépend de ce dernier pour les autres traits. La sélection dans ce cas n'agit pas sur un trait de façon individuelle, mais sur la combinaison de traits qui sont fonctionnellement intégrés, c'est-à-dire qu'ils interagissent pour affecter la valeur adaptative de l'organisme (Conner & Hartl, 2004).

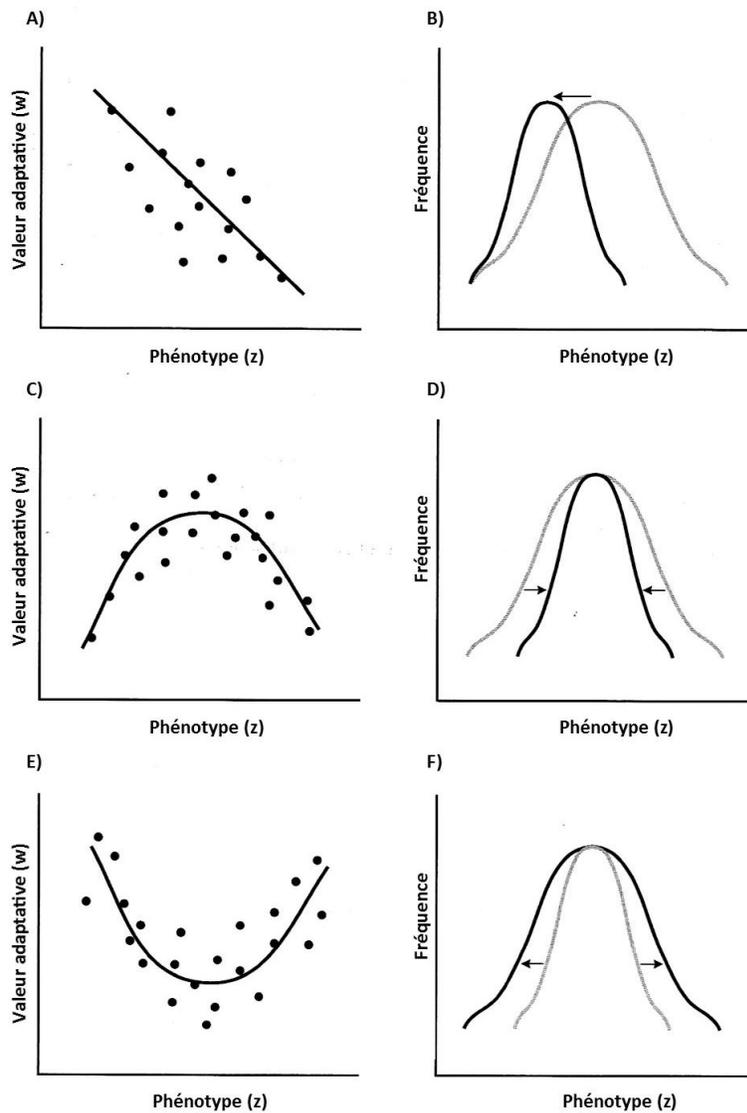


Figure 2.1 Représentations graphiques de la valeur adaptative en fonction de la fréquence du phénotype

Fonctions hypothétiques de la valeur adaptative (A,C,E) et les effets de chacun des types de sélection sur la distribution de la fréquence du trait au travers la population (B,D,F). A) et B) sélection directionnelle; C) et D) sélection stabilisatrice; E) et F) sélection diversifiante. Les courbes grises montrent la distribution de la population avant la sélection et les courbes noires montrent la distribution de la population après la sélection.

Modifié de : Conner & Hartl (2004), p.193

Traduction libre

2.1.5. Interaction entre les forces évolutives

Les quatre forces évolutives interagissent et changent les fréquences alléliques, soit à l'intérieur d'une sous-population et mesurée par l'hétérozygotie, ou soit parmi les sous-populations et mesurée par la différenciation (Conner & Hartl, 2004). Tout d'abord, les mutations sont l'ultime

source de variation génétique (Freeman & Herron, 2007; Gillespie, 2004). Celles-ci favorisent la variation à l'intérieur d'une population, ainsi que la différenciation, qui est la variation entre les différentes populations (Conner & Hartl, 2004). Effectivement, la chance d'avoir la même mutation aléatoire dans des populations différentes est minime puisque celles-ci ne sont pas susceptibles d'apparaître également à tous les loci (Conner & Hartl, 2004). Deuxièmement, le flux génétique et la dérive génétique sont deux forces opposées. Effectivement, comme mentionnée précédemment, la migration diminue la variation génétique entre les sous-populations et augmente la variation au sein même de celles-ci (Freeman & Herron, 2007). La dérive génétique, quant à elle, augmente la différenciation entre les sous-populations et diminue la variation génétique au sein d'une même sous-population (Conner & Hartl, 2004; Freeman & Herron, 2007; Gillespie, 2004). Cependant, la fréquence allélique moyenne de l'entièreté de la métapopulation ne change pas s'il y a suffisamment de sous-populations et aucune sélection (Conner & Hartl, 2004). Effectivement, la fréquence allélique à un loci augmentera ou diminuera aléatoirement dans chaque sous-population, laissant la moyenne de la métapopulation inchangée. Selon un point de vue global de la métapopulation, la dérive génétique augmente l'homozygotie et diminue l'hétérozygotie sans changer les fréquences alléliques (Conner & Hartl, 2004). Troisièmement, la sélection naturelle est unique puisqu'elle peut avoir les deux effets aux deux niveaux (Campbell & Reece, 2007). À l'intérieur d'une population, la sélection peut diminuer la variation génétique si un homozygote est favorisé via une sélection directionnelle (Conner & Hartl, 2004; Freeman & Herron, 2007). Toutefois, cette force évolutive permet aussi de favoriser ou maintenir la variation génétique de la population, soit l'hétérozygotie, s'il y a un avantage hétérozygote ou une sélection diversifiante (Conner & Hartl, 2004). Par exemple, au sein de plusieurs populations faisant face à des conditions environnementales différentes quant à la luminosité, la température, la prédation, la salinité ou l'acidité, la sélection favorisera l'adaptation locale et donc la différenciation (Brandon, 1996; Conner & Hartl, 2004). À l'inverse, si les pressions de sélection sont semblables, dues à une similarité des environnements, pour différentes populations ayant des caractéristiques fondamentales similaires, la différenciation diminuera (Conner & Hartl, 2004). La sélection agit cependant sur le phénotype et n'affecte que les loci qui ont un effet sur le trait phénotypique sous la pression de sélection, de même que sur les gènes associés à ces loci. La sélection n'agit donc pas sur l'entièreté du génome (Campbell & Reece, 2007).

2.2. La plasticité phénotypique

La plasticité phénotypique correspond à l'habileté d'un organisme à produire un éventail de phénotypes différents pour un génotype donné sous l'effet de différentes conditions environnementales (Stearns, 1989; Sun *et al.*, 2015). La plasticité phénotypique provient des changements dans l'expression des processus physiologiques tels que les voies de signalisation cellulaires et moléculaires sensibles aux changements de l'environnement. Ceux-ci provoquent des modifications au niveau de la structure ou de l'allocation de différents traits phénotypiques au cours de la vie d'un organisme (Thomas *et al.*, 2010). Le phénotype concerné peut être d'ordre morphologique, physiologique, comportemental, ou relatif à un trait démographique (Thomas *et al.*, 2010).

Les normes de réaction sont l'outil idéal pour dépeindre le phénotype produit par un ou plusieurs génotypes en réponse à différents environnements (Conner & Hartl, 2004, Stearns, 1989). Pour qu'il y ait plasticité phénotypique, la pente de la norme de réaction doit être différente de zéro (Thomas *et al.*, 2010). Effectivement, la plasticité phénotypique est absente lorsque le phénotype d'une population ne varie pas dans différents macro-environnements (Figure 2.2A) (Conner & Hartl, 2004; Stearns, 1989). L'effet de l'environnement sur le phénotype est alors inexistant et ce dernier est uniquement déterminé par le génotype (Thomas *et al.*, 2010). Toutefois, lorsque les phénotypes de deux génotypes différents répondent exactement de la même manière à un changement environnemental, c'est-à-dire qu'ils ont la même pente et qu'elle est différente de zéro, il y a alors plasticité (Figure 2.2B) (Conner & Hartl, 2004). Toutefois, il n'y a pas de variation génétique dans la plasticité puisqu'il n'y a pas d'interaction entre cette dernière et l'environnement. Les phénotypes sont uniquement associés aux conditions environnementales (Thomas *et al.*, 2010). Deux génotypes distincts peuvent répondre différemment à un gradient environnemental (Stearns, 1989; Thomas *et al.*, 2010). Il y a alors une variation génétique pour la plasticité, ce qui signifie qu'il y a interactions entre les différents génotypes et les différents environnements (Figure 2.2C et D) (Conner & Hartl, 2004; Stearns, 1989).

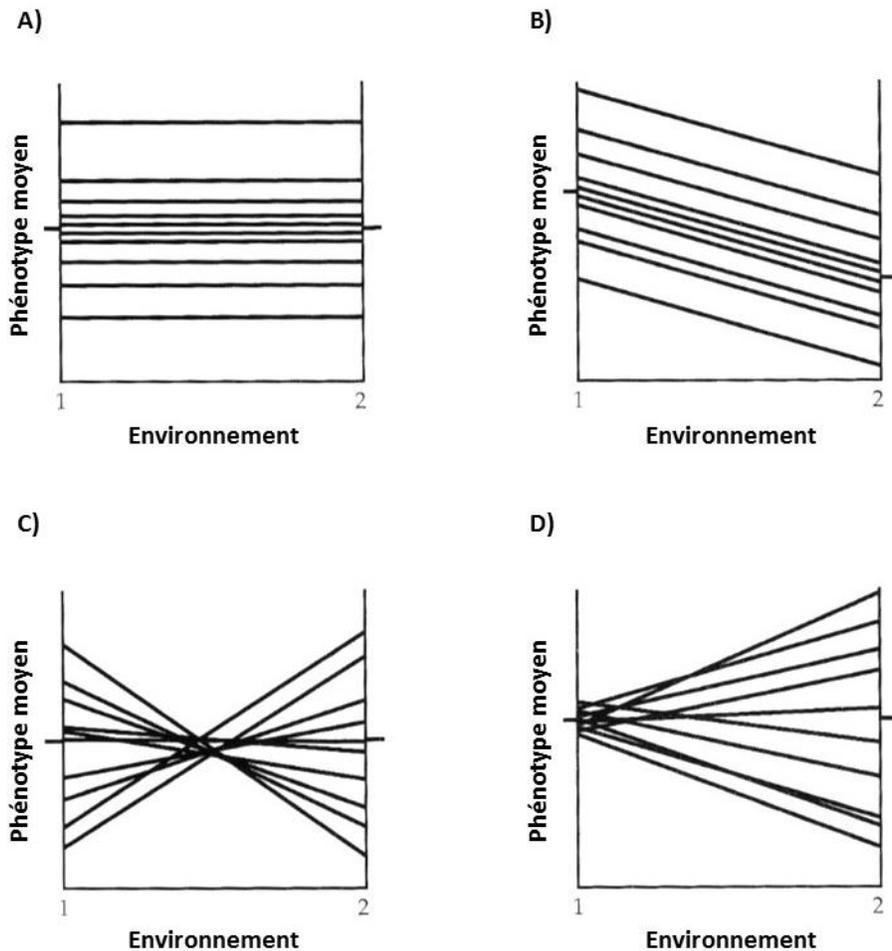


Figure 2.2 Normes de réaction des situations possibles de la plasticité phénotypique

A) Présence de variance génétique, sans plasticité; B) Présence de variance génétique, de plasticité, sans variation induite par l'interaction de l'environnement et du génotype; C) Présence de variation génétique et plasticité au niveau individuel, mais sans variance génétique et sans plasticité totale, présence de variation induite par l'interaction de l'environnement et du génotype; D) Présence de variation génétique, présence de plasticité au niveau individuel, mais sans plasticité totale, présence de variation induite par l'interaction de l'environnement et du génotype.

Modifié de : Conner & Hartl (2004), p.139

Traduction libre

Il existe plusieurs types de plasticité phénotypique. Tout d'abord, la plasticité phénotypique peut être irréversible (Stearns, 1989). C'est le cas lorsqu'elle prend place au moment de l'ontogenèse du phénotype produit par l'environnement. La valeur que peut prendre un trait est alors fixée pour le reste de l'existence de l'organisme (Thomas *et al.*, 2010). Un exemple bien connu de ce type de plasticité est la détermination du sexe chez plusieurs vertébrés, dont les insectes, les reptiles et les poissons. Le sexe de la progéniture n'est pas déterminé lors de la rencontre des deux gamètes, mais il est plutôt influencé par les conditions environnementales à un stade critique du développement,

principalement l'embryogenèse (Donelson & Munday, 2015). La température est le facteur ayant l'impact le plus important sur la détermination du sexe. À l'heure actuelle, le réchauffement climatique menace la survie des espèces à détermination thermodépendante du sexe en induisant un sex-ratio biaisé (Donelson & Munday, 2015).

La plasticité phénotypique peut aussi être réversible (Stearns, 1989). Effectivement, un organisme peut exprimer deux phénotypes, selon la présence ou l'absence d'un stress environnemental, c'est-à-dire un changement de l'environnement (Pfab *et al.*, 2016). Le phénotype à la naissance est déterminé par les conditions environnementales à cet instant, toutefois, au cours de la vie de l'organisme, selon l'occurrence de stress, l'expression du phénotype peut être modifiée instantanément (Pfab *et al.*, 2016). Le trait en question ne se fixe donc jamais, oscillant entre deux formes (Thomas *et al.*, 2010). La variation de la taille de l'iguane marin des Galapagos (*Amblyrhynchus cristatus*) illustre bien la plasticité phénotypique réversible. Puisque les individus de cette espèce peuvent vivre jusqu'à 28 ans, ils font donc face à plusieurs événements *El Niño* au cours de leur vie (Wikelski & Thom, 2000). Ce phénomène climatique a pour conséquence une réduction dramatique des stocks d'algues vertes et rouges constituant la diète des iguanes. Afin de survivre, les iguanes ont la capacité de réduire leur longueur jusqu'à 20% en diminuant le volume de leurs tissus connectifs, leurs cartilages et leurs os (Wikelski & Thom, 2000). Lorsque l'effet *La Niña* prend place et restaure les ressources alimentaires, les individus reprennent leur taille normale (Wikelski & Thom, 2000).

Les variations phénotypiques dues à la plasticité d'un trait ont la possibilité de favoriser la valeur adaptative d'un organisme (Brandon, 1996; Gabriel, 2005). La présence de variations génétiques associées aux variations plastiques est nécessaire à la sélection naturelle et celle-ci agit sur les gènes produisant la réponse plastique et non seulement sur les gènes déterminant directement le phénotype plastique (Freeman & Herron, 2007; Thomas *et al.*, 2010). Afin qu'il y ait évolution de la plasticité phénotypique et qu'elle devienne une adaptation évolutive, il est nécessaire qu'il y ait une interaction entre la variation génétique et les variations environnementales (Conner & Hartl, 2004; Freeman & Herron, 2007). Si l'environnement est statique et que la variation génétique est faible, alors le phénotype optimal ne nécessite pas une plasticité et l'adaptation locale se fait via la différenciation génétique de la population (Conner & Hartl, 2004). Toutefois, si le phénotype est optimal dans un environnement donné et que celui-ci varie de concert avec les changements de

l'environnement, alors l'habileté d'un individu à exprimer différents phénotypes devrait être avantageuse et donc sélectionnée. (Brandon, 1996; Gabriel, 2005; Pfab *et al.*, 2016). Effectivement, s'il y a un changement important dans la variation génétique de la population et que l'environnement est grandement variable, temporellement ou spatialement, la plasticité phénotypique sera favorisée comme méthode adaptative au sein de cette population (Brandon, 1996; Conner & Hartl, 2004; Freeman & Herron, 2007; Pfab *et al.*, 2016). De plus, si les changements environnementaux sont assez courts pour intervenir au cours de la durée de vie d'un organisme, alors la plasticité phénotypique réversible risque d'être plus sélectionnée que la plasticité phénotypique irréversible (Brandon, 1996; Gabriel, 2005).

Prenant en considération la vitesse à laquelle les changements climatiques d'origine anthropique surviennent, la plasticité phénotypique est considérée comme un mécanisme clé grâce auquel les organismes peuvent faire face aux stress environnementaux en permettant à ceux-ci de répondre à l'intérieur de la durée de leur vie (Gabriel, 2005; Hoffmann & Sgrò, 2011; Pfab *et al.*, 2016; Sun *et al.*, 2015). Cette adaptation est particulièrement importante pour les espèces avec un temps de génération long puisque les réponses évolutives via la sélection naturelle risquent de ne pas produire de changements assez rapides pour mitiger les effets du réchauffement climatique (Gabriel, 2005; Hoffmann & Sgrò, 2011).

L'adaptation des organismes par les processus de modification du phénotype peut être mise en place de différentes manières (Freeman & Herron, 2007). L'acclimatation est l'un de ces processus engendrant un phénotype plastique afin de contrer les pressions de sélection d'un environnement changeant.

2.2.1. L'acclimatation

L'acclimatation est une forme de plasticité phénotypique. Effectivement, il s'agit d'une adaptation phénotypique, chez un individu, en réponse à un signal environnemental favorisant la valeur adaptative de ce dernier, mais n'impliquant aucun changement génétique (Brown & Cossins, 2011; Stearns, 1989; van Oppen *et al.*, 2015). L'acclimatation est l'expression phénotypique variable d'un génotype unique, selon l'environnement de l'organisme (Brandon, 1996; Freeman & Herron, 2007). L'acclimatation implique des changements phénotypiques d'ordre chimiques, biochimiques ou anatomiques qui peuvent être réversibles au cours de la vie d'un individu, afin de maximiser la

valeur adaptative de ce dernier (Brandon, 1996; Brown & Cossins, 2011). Toutefois, il est maintenant évident que ces changements éphémères, mais stables, impliqués dans la régulation de l'expression des gènes aient la possibilité d'être transmissibles entre les générations (Mirouze & Paszkowski, 2011). Ces changements transgénérationnels prennent forme par l'intermédiaire des mécanismes épigénétiques sans changer la séquence de l'ADN, mais influencent l'expression des gènes (Brown & Cossins, 2011; Mirouze & Paszkowski, 2011). Les trois principaux mécanismes épigénétiques sont la méthylation de l'ADN, le remaniement de la chromatine et les petits fragments non codants de l'acide ribonucléique (ARN).

Tout d'abord, la méthylation de l'ADN est le processus le plus documenté et le mieux compris des trois. Il s'agit de l'ajout d'un groupement méthyle (CH_3) sur les bases cytosines (Campbell & Reece, 2007). La méthylation prend principalement place au niveau des séquences palindromiques de type CnG , où n représente n'importe quelle base (Pál & Hurst, 2004). La méthylation permet d'inhiber l'initiation de la transcription de l'ADN (Pál & Hurst, 2004). Le mécanisme de réplication des patrons de méthylation a la capacité de générer des phénotypes différents et de les perpétuer via la transmission de la méthylation au cours des générations (Pál & Hurst, 2004). Suite à la réplication du brin d'ADN, le brin mère est toujours méthylé, toutefois le brin fille ne l'est pas (Campbell & Reece, 2007; Pál & Hurst, 2004). Le complexe enzymatique contenant la méthyltransférase reconnaît l'état hémiméthylé et ajoute un groupement CH_3 sur le brin fille (Campbell & Reece, 2007; Pál & Hurst, 2004). L'élimination des groupements méthyles réactive la transcription des gènes préalablement touchés (Campbell & Reece, 2007).

Deuxièmement, l'acétylation des histones permet le remaniement de la chromatine. Il s'agit de l'ajout d'un groupement acétyle (COCH_3) à la lysine de charge positive au niveau de la queue N-Terminale des histones (Campbell & Reece, 2007; Pál & Herst, 2004). Ceci a pour conséquence de diminuer l'affinité de l'histone H4 pour l'ADN, menant à un relâchement de la structure de la chromatine et permettant la transcription (Pál & Herst, 2004). Sans acétylation, la transcription est impossible puisque la chromatine est trop serrée (Campbell & Reece, 2007; Pál & Herst, 2004). De plus, les enzymes responsables de l'acétylation favorisent la transcription en recrutant et en se liant aux composantes du mécanisme de transcription (Campbell & Reece, 2007).

Finalement, l'inactivation transcriptionnelle des gènes par l'ARN est un mécanisme par lequel de petits dérivés d'ARN, issus du clivage de la double bande d'ARN, inhibent la transcription (Pal & Hurst, 2004).

La vernalisation est un exemple intéressant d'adaptation phénotypique aux changements de température via des processus épigénétiques. Chez l'espèce *Arabidopsis*, la floraison dépend d'une cascade enzymatique et génétique associée à la méthylation causée par un changement de température (Campbell & Reece, 2007). Effectivement, le gène *FLC*, qui est un répresseur de la floraison, est transcrit et exprimé lorsqu'il fait chaud. Ceci code pour la transcription d'une boîte *MAD*, qui elle réprime l'activation du groupe de gènes nécessaire à la transition du méristème apical en structure sexuée (Bastow *et al.*, 2004). Lorsque l'hiver arrive, les températures froides induisent la méthylation du gène *FLC*, ce qui empêche sa transcription et induit une inactivation stable du gène (Bastow *et al.*, 2004). Au printemps, lorsque l'environnement se réchauffe et que la plante sort du stade végétatif, l'inactivation de *FLC* perdure et permet la différenciation des cellules du méristème apical vers le développement floral, via l'absence de la boîte *MAD* (Bastow *et al.*, 2004).

2.3. La sélection artificielle

La sélection artificielle est le processus par lequel plantes et animaux sont sélectionnés volontairement, puis croisés au fil de nombreuses générations, afin de produire une population dont la majorité des individus possèdent les traits souhaités (Campbell & Reece, 2007; Conner & Hartl, 2004). Tous les animaux d'élevage, de même que les plantes cultivées, sont différents des individus retrouvés dans la nature puisqu'ils sont le résultat d'une sélection et de la reproduction sélective afin d'augmenter leur rendement (Conner & Hartl, 2004; Lamberson & Manning, 2015). Pour que la sélection artificielle puisse prendre place, il doit y avoir une variation génétique additive dans la population et le trait choisi doit être héritable (Brandon, 1996; Freeman & Herron, 2007). Lors de la sélection artificielle, le trait phénotypique choisi est mesuré dans une population et seulement les individus possédant ce phénotype extrême seront choisis afin d'engendrer la génération suivante. Ceci se nomme la sélection tronquée, qui est un type de sélection directionnelle (Conner & Hartl, 2004, Freeman & Herron, 2007). La réponse à la sélection, c'est-à-dire le changement dans la moyenne d'un trait entre deux générations d'une population, augmente en fonction de l'héritabilité du trait sélectionné et de la force de sélection, soit la différence entre la moyenne d'un trait dans la

population et la moyenne du trait dans la population sélectionnée pour la lignée parentale (Conner & Hartl, 2004; Freeman & Herron, 2007). La sélection artificielle est analogue à la sélection naturelle. Effectivement, en sélectionnant certains traits, l'homme a engendré une multitude de changements phénotypiques au sein d'une population dans un laps de temps relativement court. La sélection naturelle, quant à elle, engendre des modifications considérables, mais sur une période nécessitant plusieurs générations (Campbell & Reece, 2007). Dans les deux cas, les bénéfices de certains traits héréditaires sont délicats et les variations avantageuses augmenteront en proportion dans la population tandis que celles qui sont défavorables diminueront (Campbell & Reece, 2007).

La réponse à la sélection artificielle pour un trait peut cependant engendrer un changement du phénotype d'un autre trait. Effectivement, si le locus associé au trait désiré est pléiotropique, alors le second trait associé au même locus varie aussi, causant une réponse corrélée (Conner & Hartl, 2004; Freeman & Herron, 2007). Ceci peut être nuisible dans certains cas puisqu'une variation désirable d'un trait peut induire une variation néfaste ou indésirable d'un second trait (Conner & Hartl, 2004; Freeman & Herron, 2007). La sélection artificielle est aussi néfaste dans le cas où elle engendre une dépression endogamique, causée par une faible proportion de la population utilisée pour constituer les lignées uniformes et productives. Ces dernières ne sont pas nécessairement adaptées à l'environnement comme le sont les lignées endémiques, ce qui les rend vulnérables aux maladies locales (Conner & Hartl, 2004; Lamberson & Manning, 2015). Il y a alors une augmentation de la productivité, au détriment de la variabilité génétique, qui contient potentiellement la source d'adaptation à de futurs changements (Lamberson & Manning, 2015).

2.4. L'hybridation

L'introgression, ou hybridation introgressive, est définie comme un transfert de matériel génétique entre deux espèces génétiquement différentes, mais assez rapprochées pour qu'il puisse y avoir fécondation (De La Torre, 2015). Ceci est suivi par des rétrocroisements avec l'espèce hôte, ou l'une des espèces parentales (Arnold, 2004; Willis *et al.*, 2006). La première génération montre généralement une augmentation de la valeur adaptative, comparativement aux lignées parentales, due à la vigueur hybride (Freeman & Herron, 2007). Effectivement, les traits récessifs et délétères d'une espèce sont masqués par les allèles dominants associés aux mêmes loci de l'autre espèce, ce qui augmente la valeur adaptative de la nouvelle génération (Conner & Hartl, 2004; E.B., 2014).

Dans certains cas, ce flux génétique permet l'apparition de nouveaux traits et de la vigueur hybride, ainsi que l'augmentation de la diversité génétique, menant à une spéciation (Freeman & Herron, 2007; Willis *et al.*, 2006). La valeur adaptative des nouveaux hybrides stables, qui varie considérablement selon l'environnement, est parfois supérieure à celle des parents (Arnold, 2004; Freeman & Herron, 2007; Willis *et al.*, 2006). Ceci est dû, en partie, au mode d'action des gènes, c'est-à-dire la relation de dominance entre deux allèles à un même locus, qui dicte la façon dont le génotype affecte le phénotype de l'organisme (Conner & Hartl, 2004; Gillespie, 2004; Wollstein & Stephan, 2014). Le plus simple mode d'action entre deux allèles est la dominance complète (Figure 2.3A). Celle-ci prend place lorsque l'effet d'un allèle sur le phénotype masque complètement la contribution de l'autre allèle (Miko, 2008). Le degré de dominance de l'allèle récessif est donc de zéro (Conner & Hartl, 2004). C'est-à-dire que l'hétérozygote (Aa) a le même phénotype que l'homozygote (AA), car l'allèle dominant masque complètement le phénotype de l'allèle récessif (Conner & Hartl, 2004; Miko, 2008). Dans le cas de la dominance incomplète, aucun allèle ne démontre de dominance par rapport à l'autre. L'allèle récessif (a) possède donc une dominance de 1/2 pour le trait phénotypique et il en est de même pour l'allèle dominant (A) (Figure 2.3B) (Conner & Hartl, 2004). Le phénotype favorisant la valeur adaptative de l'hétérozygote (Aa) est donc totalement intermédiaire aux phénotypes des deux homozygotes. (Conner & Hartl, 2004; Miko, 2008). Une autre forme de dominance est la dominance partielle, où le phénotype de l'hétérozygote (Aa) n'est pas nécessairement intermédiaire (Figure 2.3C) (Conner & Hartl, 2004). Le phénotype de l'hétérozygote peut prendre une variété de phénotypes différents, le long du continuum créé par les deux phénotypes homozygotes (AA et aa) (Miko, 2008). Effectivement, le degré de dominance de l'allèle (a) varie entre zéro et un (Conner & Hartl, 2004). Toutefois, l'apparition d'espèces hybrides peut mener à une perte de la diversité biologique via l'extinction des deux espèces parentales par l'homogénéisation du matériel génétique et la perte de leurs caractéristiques distinctives (Willis *et al.*, 2006).

L'hybridation permet aussi l'émergence de nouvelles espèces sans pour autant induire la perte des lignées parentales (Willis *et al.*, 2006). Tout d'abord, la spéciation homoploïde prend place lorsqu'une espèce hybride, pleinement reproductrice, a le même nombre de chromosomes que les espèces parentales, mais il y a présence d'isolement reproducteur entre ceux-ci et l'hybride (Abbott *et al.*, 2010; Willis *et al.*, 2006). L'isolement reproducteur implique une combinaison des différentes

barrières reproductives pré- et post-zygotiques (Abbott *et al.*, 2010). Dans certains cas, la variation phénotypique de l'hybride peut être meilleure que celle des populations parentales, ce qui représente un avantage face aux changements anthropiques globaux (Willis *et al.*, 2006). Un second cas où l'hybridation n'induit pas la perte de la lignée parentale est la spéciation par polyploïdie. Ici, l'hybride possède un génome d'au moins trois ensembles de chromosomes de deux différentes espèces (Abbott *et al.*, 2010). L'hybride est donc explicitement isolé reproductivement de la lignée parentale (Willis *et al.*, 2006). Ce type d'hybridation est très commun chez les plantes, affectant entre 2% et 4% des angiospermes et 7% des espèces de fougères (Willis *et al.*, 2006). Toutefois, chez les animaux, la spéciation par polyploïdie est excessivement rare et principalement parthénogénétique, sauf chez les organismes dont la reproduction est asexuée (Willis *et al.*, 2006).

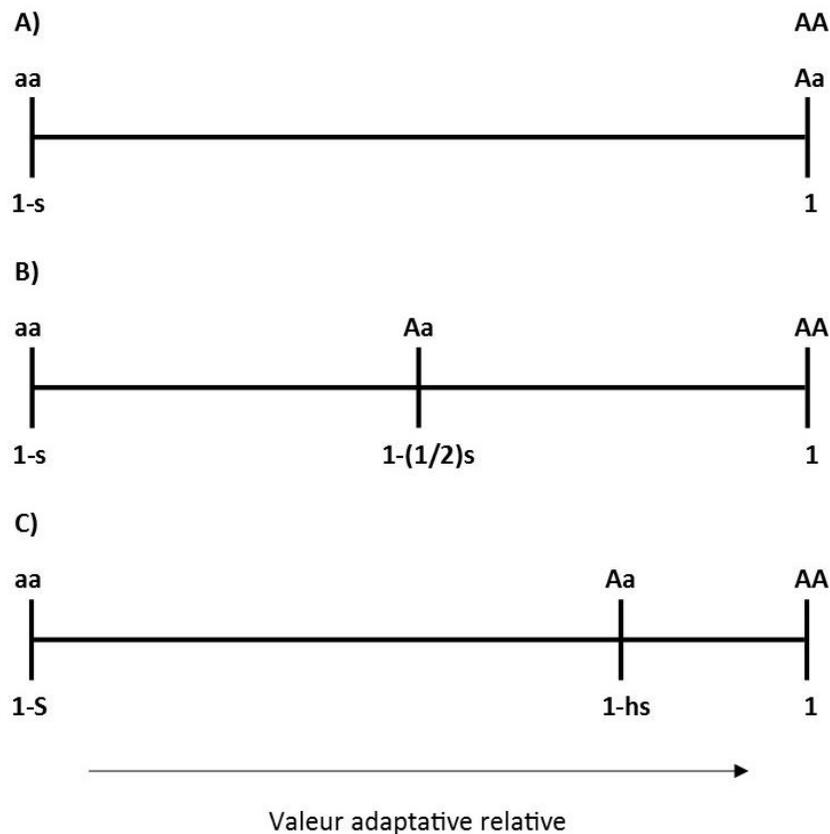


Figure 2.3 Relations entre valeur adaptative et coefficient de sélection

Les différents degrés de la valeur adaptative en relation avec le coefficient de sélection contre le génotype aa (s) et le degré de dominance de l'allèle a (h). A) dominance complète $h=0$; B) dominance incomplète $h=0.5$; C) dominance partielle $h=0.25$

Modifié de : Conner & Hartl (2004), p.68-72

Traduction libre

2.5. L'évolution assistée en conservation et en restauration

La biologie évolutive a la possibilité de répondre à l'écart rapidement grandissant entre la valeur adaptative optimale des populations et leur environnement, que sous-tendent les changements globaux d'origine anthropique (Carroll *et al.*, 2014). La mise en application des principes de cette branche de la biologie serait grandement bénéfique dans la sphère de la conservation et de la restauration de la biodiversité. À ce jour, la mise en application de ces principes sert principalement au contrôle des parasites dans les populations naturelles (Carroll *et al.*, 2014). Toutefois, peu d'actions ont été entreprises pour favoriser directement les populations vulnérables aux changements environnementaux d'origine anthropique. Néanmoins, un exemple intéressant de restauration génétique permet de voir comment la mise en application des principes théoriques de la biologie évolutive, tels que le changement des variations génétiques par l'hybridation, peut avoir un impact important sur la conservation d'espèces, de sous-espèces ou de populations en péril, en évitant leur extinction.

Avant le 19^{ième} siècle, l'aire de répartition du *Puma concolor* couvrait la majorité du sud-est des États-Unis (FWS, s.d.). En raison de la fragmentation de son habitat par l'augmentation démographique de la population humaine entre 1900 et 1980, une seule sous-population a pu survivre, isolée au sud de la Floride (FWS, s.d.; Hostetler *et al.*, 2013). Au début des années 1990, la taille de la population de *Puma concolor coryi* était évaluée entre 20 et 25 individus (Johnson *et al.*, 2010). Cette population montrait d'importants signes de dérive génétique, via la dépression endogamique, en raison de la reproduction entre individus apparentés. Ceci a pour conséquence l'augmentation de la fréquence des allèles délétères récessifs et la perte d'hétérozygotie, engendrant une baisse du taux de survie, donc du taux de reproduction et ultimement de la valeur adaptative (Hostetler *et al.*, 2013). Effectivement, la population de *Puma concolor coryi* montrait d'importantes anomalies congénitales dont un sérieux taux de cryptorchidie de même qu'une mauvaise qualité du sperme chez les mâles, un faible taux de fécondité chez les femelles, une communication interauriculaire au niveau du cœur, des nœuds à la queue ainsi qu'une faible capacité à combattre d'abondants parasites et infections pathogènes (Johnson *et al.*, 2010). En 1995, un plan de restauration génétique fut mis sur pied afin d'augmenter le nombre d'individus et leur viabilité, ainsi que la variabilité génétique dans la population, sans toutefois perdre les adaptations locales du *Puma concolor coryi* acquises au cours du temps (Johnson *et al.*, 2010). Huit

femelles de l'espèce *Puma concolor stanleyana*, une sous-population apparentée du Texas, furent introduites au sein de cette population afin d'imiter le flux génétique qui avait historiquement lieu entre ces deux sous-espèces avant la fragmentation de leur habitat (Hostetler *et al.*, 2013). Ceci a eu pour conséquence de faire augmenter le niveau d'hétérozygotie de 18,4%, en 1995, à 25% en 2007, ainsi que de quadrupler le nombre d'individus pour cette même période en atteignant un total de 102, en 2007 (Johnson *et al.*, 2010; Thomas *et al.*, 2013). Les individus hybrides des générations subséquentes montrent une réduction significative des phénotypes associés à une dépression endogamique et une meilleure valeur adaptative que les individus purs de l'espèce *Puma concolor coryi* (Johnson *et al.*, 2010). Hostetler *et al.* (2013) ont montrés que si la restauration génétique par l'imitation d'un flux génétique n'avait pas eu lieu, la population initiale de *Puma concolor coryi* aurait présenté une diminution annuelle de 5% et la population aurait comptée moins de dix individus en 2010. Il est certain qu'une gestion et un contrôle de la population, afin de vérifier qu'elle ne retombe pas dans un épisode de dépression endogamique, sont nécessaires puisque la population reste isolée génétiquement et géographiquement (Hostetler *et al.*, 2013). L'instauration d'un flux génétique facilité par l'homme montre ici que l'application des théories de la biologie évolutive peut largement contribuer au domaine de la conservation de la biodiversité dans l'ère de l'Anthropocène afin de contrebalancer les changements anthropiques globaux. La biologie évolutive devrait prendre une plus grande importance dans la prise de décisions lors de la mise en place de politiques de conservation ou de restauration.

En définitive, les deux principes d'adaptation évolutive, soient le changement de la variation génétique par les forces évolutives et la plasticité phénotypique, ainsi que la sélection artificielle et l'hybridation ont déjà été amplement utilisés au cours des dernières décennies. Ils sont notamment utilisés dans le domaine de l'agriculture, de l'élevage et de la médecine, afin de surmonter différents problèmes, dont principalement l'augmentation du rendement (Carroll *et al.*, 2014). Il serait donc possible d'utiliser ces principes et les mettre en application afin de conserver et restaurer les écosystèmes actuellement dégradés et vulnérables, tel que montré dans le cas de la rescousse génétique du *Puma concolor coryi*. Le transfert des connaissances et la mise en application de ces principes d'évolution assistée pourraient permettre aux récifs coralliens de résister et d'éviter l'extinction face à la menace grandissante que représentent les changements environnementaux d'origine anthropique. Le chapitre subséquent expose quatre approches, basées sur les forces

évolutives et les principes d'évolution assistée, qui permettraient de favoriser leur adaptation face à ces menaces.

Chapitre 3

L'évolution assistée chez les coraux

Les principes de la biologie évolutive sont depuis longtemps utilisés dans le domaine de la médecine et de l'élevage. Les avancées en biologie évolutive et en génétique permettent maintenant de mettre de l'avant des initiatives dans les champs de la restauration et de la conservation. Effectivement, l'application de certains principes pourrait venir en aide aux récifs coralliens, et plus spécifiquement aux unités de bases de ces derniers, les scléactiniaires. L'emphase est mise sur les scléactiniaires, car ils sont essentiels à la formation des récifs. Ce chapitre justifie comment les principes de biologie évolutive, appliqués aux scléactiniaires, pourraient accélérer leurs processus évolutifs et adaptatifs afin d'augmenter la résilience et la résistance des récifs face changements climatiques. Quatre approches sont proposées, soient la sélection artificielle, l'acclimatation, l'hybridation et l'induction de mutations dans les zooxanthelles. Celles-ci sont décrites et elles expliquent comment elles peuvent contribuer à l'amélioration de la valeur adaptative des scléactiniaires de chacune. Les avantages associés à ces quatre approches sont aussi développés. Finalement, une marche à suivre est proposée pour chacune des approches, basée sur des protocoles scientifiques déjà existants.

3.1. La sélection artificielle

La sélection artificielle permet, depuis des milliers d'années, de produire des animaux et des végétaux possédant des traits avantageux pour les éleveurs ou agriculteurs (Campbell & Reece, 2007; Conner & Hartl, 2004). Ce principe, appliqué aux coraux, permettrait de cultiver des espèces ou des organismes ayant des avantages sélectifs face aux changements environnementaux anthropiques. Effectivement, certains traits héréditaires tels que la résistance au blanchissement, la résistance aux maladies, un taux de calcification normal en milieux acides, ainsi qu'un taux de croissance et une morphologie permettant de récupérer rapidement après une tempête tropicale, permettraient aux coraux de faire face aux changements climatiques (Margis *et al.*, 2015). Une restauration écologique avec de tels individus permettrait probablement de freiner la détérioration des récifs coralliens.

Pour des raisons pratiques quant à la détermination des phénotypes, seulement la résistance aux maladies ainsi que la résistance au blanchissement seront prises en compte ici. Effectivement, il est difficile de déterminer rapidement, visuellement, à faibles coûts, de manière non-invasive et dans l'environnement récifal quels organismes d'une population ont une meilleure calcification ou possèdent un taux de croissance et une morphologie permettant de survivre et récupérer rapidement suite à une tempête tropicale (Cohen & Fines, 2012; Gattuso, 2005; Kuffner *et al.*, 2013). L'approche élaborée ici se base uniquement sur le phénotype visuel, sans tenir compte de la base génétique, pour la sélection de parents.

La résistance est définie comme étant l'habileté naturelle ou acquise d'un organisme à maintenir son immunité ou à résister aux effets d'un agent antagoniste, par exemple un microorganisme pathogène, une toxine ou une drogue (Stedman, 1995). Chez les coraux, la capacité de résistance aux maladies serait constituée de deux systèmes sous-jacents; soient une immunité innée et une immunité adaptative semblable à celle des vertébrés (Reed *et al.*, 2010). Tout d'abord, la réponse immunitaire innée est une réponse généralisée et non spécifique permettant de supprimer ou de retarder l'infection par les pathogènes (Reed *et al.*, 2010). Il s'agit d'un mécanisme de défense immédiat et déterminé génétiquement (Reed *et al.*, 2010). Ce système de base, chez les coraux, inclut des barrières anatomiques comme le mucus sécrété par les cellules ciliées de l'ectoderme contenant une flore bactérienne commensale (Mullen *et al.*, 2004; Reed *et al.*, 2010). Ce mucus acide permet d'éloigner ou de piéger les microorganismes pathogènes puis les cellules ciliées créent un mouvement permettant de faire glisser le mucus vers la base de l'organisme pour se débarrasser des pathogènes (Mullen *et al.*, 2004). Les barrières internes telles que la réponse inflammatoire et la production de cellules de protection interne font aussi parties du système immunitaire acquis (Reed *et al.*, 2010). Les scléactiniaires possèdent des amibocytes, c'est-à-dire des phagocytes mobiles contenant ou non des granules servant de lysosome ou de peroxyosome, qui s'attaquent à tout ce qui n'est pas reconnu comme faisant partie de l'animal (Mullen *et al.*, 2004; Reed *et al.*, 2010). Deuxièmement, la réponse immunitaire adaptative, quant à elle, est une réponse précise contre des pathogènes, qui peut se modifier au cours de la vie de l'organisme et reste inscrite dans le système de ce dernier (Mulle *et al.*, 2004). Il s'agit d'une réponse immunologique codée génétiquement permettant la reconnaissance des structures spécifiques de chaque antigène. Cette réponse inclut aussi un système de reconnaissance du soi prévenant les réactions fatales, ainsi

qu'une mémoire immunologique permettant une forte réponse immunitaire lors de réinfections par les mêmes antigènes (Reed, *et al.*, 2010). La production de substances antibiotiques et antifongiques inhibant la croissance des microorganismes pathogènes par la faune bactérienne ectodermique des scléactiniaires est considérée comme faisant partie de la réponse immunitaire adaptative des coraux (Reed *et al.*, 2010). Effectivement, ces substances seraient directement dirigées contre des pathogènes spécifiques et protégeraient l'hôte (Mullen *et al.*, 2004; Reed *et al.*, 2010). De plus, malgré l'absence de lymphocyte T chez les coraux, il y a une forme de reconnaissance cellulaire chez ces organismes qui se ferait via les récepteurs lectines des cellules de l'hôte (Reede *et al.*, 2010). Il a été montré que la réinfection par le même pathogène induit une réaction intensifiée et deux fois plus rapide de l'hôte *Montipora verrucosa*, dénotant une spécificité et une mémoire immunitaire (Hildemann, 1977; Reed *et al.*, 2010). Les différences génétiques entre les composantes de l'immunité peuvent permettre à certains individus, ou espèces, d'avoir une résistance accrue à l'invasion pathogène, et donc une diminution de la susceptibilité aux maladies (Mullen *et al.*, 2004). Par exemple, la résistance à plusieurs maladies, chez les scléactiniaires, a été reconnue comme une modification de l'expression des gènes. C'est le cas de la maladie de la bande blanche qui est associée aux pathogènes bactériens *Vibrio charchariae* et *Rickettsia CAR1* (Libro & Vollmer, 2016). Cette maladie sévit dans les Caraïbes depuis plus de trente ans, affectant particulièrement l'espèce *Acropora cervicornis* (Vollmer & Kline, 2008). Une faible proportion de la population de *A. cervicornis* (entre 3% et 5%) est résistante à la maladie de la bande blanche. Les colonies résistantes induisent une réponse immunitaire forte, médiée par les récepteurs de la reconnaissance du pathogène, l'apoptose, la production de DOS et la synthèse d'eicoésanoïdes impliqués dans la réaction inflammatoire (Libro & Vollmer, 2016). L'analyse du transcriptome montre que les colonies résistantes activent les gènes impliqués dans les ARN interférant, en plus de réprimer la transcription des protéines de choc thermique (Libro & Vollmer, 2016). Toutefois, cette réponse est indépendante de l'exposition à la maladie, signifiant que les individus résistants produisent cette réponse même lorsqu'ils ne sont pas infectés. Ceci indique que la résistance de *A. cervicornis* possède une base constitutive (Libro & Vollmer, 2016). Effectivement, la résistance est codée génétiquement au niveau de l'hôte, mais les gènes associés à celle-ci sont toujours inconnus (Vollmer & Kline, 2008). Ceci procure un avantage sélectif aux colonies résistantes en milieu naturel et augmente la résistance générale d'un récif à cette maladie via le fractionnement et la dispersion (Vollmer & Kline, 2008).

Le blanchissement serait un trait quantitatif associé à plusieurs allèles différents sur différents loci (Bay & Palumbi, 2014). Le blanchissement implique une grande quantité de voies de signalisation en lien avec la réponse immunitaire et l'apoptose (Seneca & Palumbi, 2015). Ceci dénote l'importance de l'implication de l'immunité corallienne dans l'évolution de la symbiose avec *Symbiodinium* (Seneca & Palumbi, 2015). Effectivement les mécanismes d'expulsion du symbiote peuvent emprunter les mêmes voies de signalisation cellulaire que celles impliquées dans la réponse immunitaire menant à l'apoptose, suggérant un contrôle partiellement génétique du blanchissement (Seneca & Palumbi, 2015). Les processus d'expulsion des zooxanthelles sont aussi médiés par la voie de signalisation et l'expression des gènes impliqués dans la régulation des antioxydants de la réponse immunitaire (Csaszar *et al.*, 2010; Ruban *et al.*, 2007). La résistance au blanchissement aurait donc une base génétique chez l'hôte.

3.1.1. Marche à suivre

Les deux avenues possibles de cette approche sont pratiquement les mêmes. La différenciation prend place au moment de déterminer la résistance des individus (Figure 3.1).

Pour effectuer une sélection artificielle de la résistance à une maladie quelconque, le mode de propagation de celle-ci doit être déterminé. Afin de limiter la propagation de la maladie dans l'environnement, les manipulations devraient se faire *ex situ*, c'est-à-dire en laboratoire, dans un système à flux ouvert, qui peut varier grandement selon les spécificités nécessaires de ce dernier (Figure 3.2 A) (Guest *et al.*, 2010, Hagedorn *et al.*, 2009; Leal *et al.*, 2016, Putnam & Gates, 2015; Toh, *et al.*, 2014). Il en est de même pour la sélection artificielle pour la résistance au blanchissement, puisqu'il est facile de contrôler les conditions abiotiques dans ce milieu. Les individus utilisés pour tester la résistance à une maladie sont choisis aléatoirement sur le récif, parmi les individus sains. Quatre fragments du plus grand nombre de colonies, provenant de différents endroits sur le récif, sont transférés en laboratoire, suivant le protocole de collecte et de transport de Guest *et al.* (2010). Il a été montré qu'entre 3% et 5% des colonies de l'espèce *Acropora cervicornis* sont naturellement résistantes à la maladie de la bande blanche (Libro & Vollmer, 2016; Vollmer & Kline, 2008), et que pour conserver 90% de la diversité génétique, de 30 à 35 colonies donneuses sont nécessaires (Edwards & Gomez, 2007). Ainsi, un total d'au moins mille colonies devrait donc être prélevé afin de constituer une génération parentale d'au moins 30 individus

résistants à cette maladie, tout en conservant 90% de la diversité génétique de la population. Le pourcentage de colonies résistantes à une maladie est grandement variable en fonction de cette dernière. Toutefois, plus il y a de colonies collectées, plus efficace est la sélection artificielle. Afin de déterminer quelles colonies sont résistantes à la maladie prédéterminée, trois des quatre fragments de chaque colonie seront inoculés avec la maladie, tandis que le quatrième servira de contrôle (Libro & Vollmer, 2016; Vollmer & Kline, 2008). La présence ou l'absence de maladie est ensuite déterminée trois à cinq jours après l'inoculation (Libro & Vollmer, 2016; Vollmer & Kline, 2008). Pour ce qui est de la sélection sur la résistance au blanchissement, les fragments sont premièrement déterminés au sein même du récif suite à un événement de blanchissement de masse. Les fragments sont récoltés sur les colonies ne montrant pas ou peu de blanchissement. Par la suite, ceux-ci sont transportés au laboratoire, suivant le même protocole (Guest *et al.*, 2010).

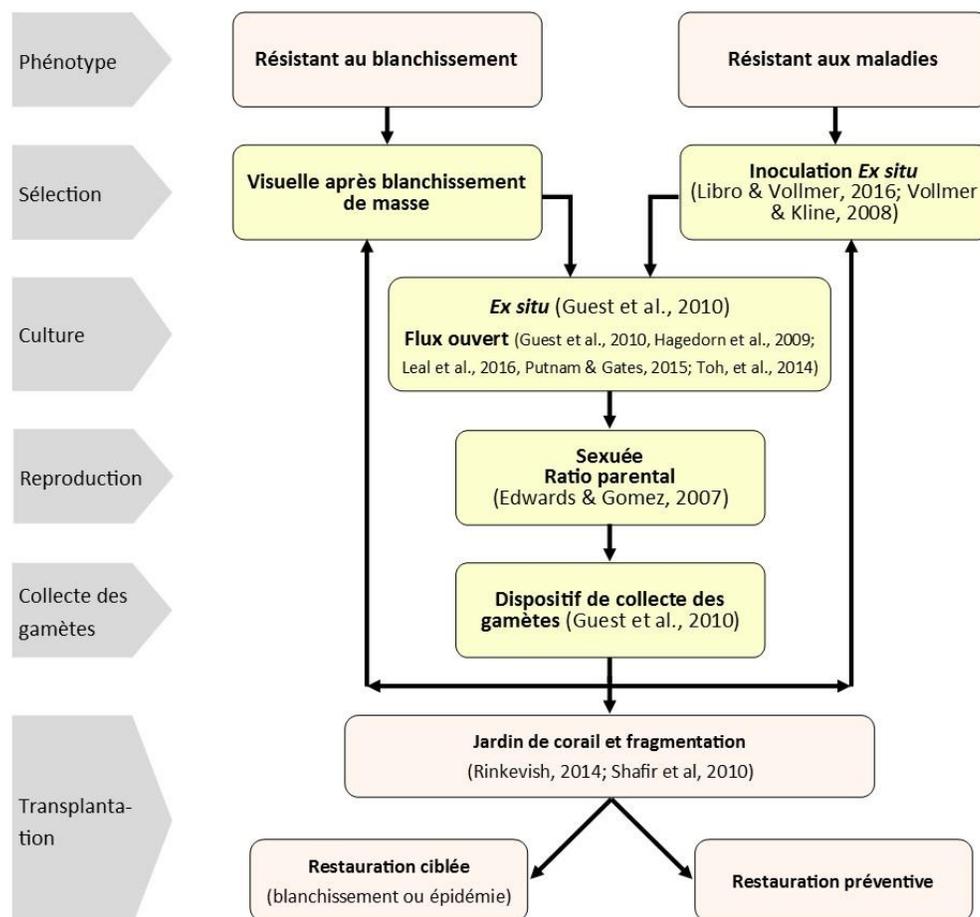


Figure 3.1 Cadre logique de la sélection artificielle

La sélection artificielle appliquée aux traits de résistance aux maladies et au blanchissement. Les encadrés jaunes concernent l'holobionte et les roses concernent l'écosystème.

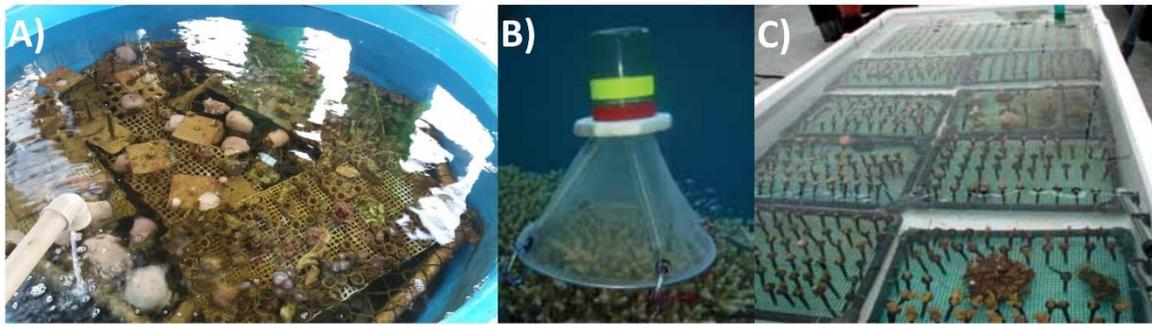


Figure 3.2 Installation et méthodes

A) Système à flux ouvert, c'est-à-dire un bassin connecté au milieu naturel marin dont la une pompe permet le roulement de l'eau; B) Dispositif de collecte des gamètes pouvant être utilisé *ex situ* ou *in situ*; C) Culture de coraux juvéniles
 Source : A) Maude Thériault-Gauthier, Photo personnelle, Coral vivo, Brésil; B) Edwards, 2010; C) Guest *et al.*, 2010

Les colonies résistantes sont conservées, tandis que les autres sont éliminées. Les fragments restants sont ensuite cultivés jusqu'à ce qu'ils soient matures et puissent se reproduire sexuellement. Il est cependant nécessaire de s'assurer d'avoir assez de fragments afin d'éviter un épuisement génétique (Edwards et Gomez, 2007). Au moment de la reproduction, des dispositifs de collecte de gamètes sont installés sur chacune des colonies afin de les collecter, les nettoyer et favoriser la fertilisation, en suivant le protocole de Guest *et al.* (2010) (Figure 3.2 B). Les embryons sont ensuite cultivés afin de pouvoir enclencher le second cycle de sélection (Figure 3.2 C). Ceci se poursuit jusqu'au cycle où la majorité des fragments de cette génération sont résistants. Suite à cela, ils peuvent être fractionnés afin d'accroître le nombre de fragments disponibles pour le transfert au niveau de la pouponnière en milieu naturel (Rinkevish, 2014; Shafir *et al.*, 2010). Ici, les fragments résistants peuvent être transplantés au sein d'un récif sain afin de prévenir une épidémie ou un épisode de blanchissement de masse. L'autre option est de les transplanter au niveau d'un récif faisant présentement face à une épidémie ou un blanchissement de masse.

La sélection artificielle des traits associés à la résistance aux maladies et au blanchissement permettrait l'augmentation de la résistance de plusieurs espèces coralliennes contre deux des plus importantes menaces pesant sur les écosystèmes coralliens (Margis *et al.*, 2015). Effectivement, la transplantation de tels individus au sein du récif permettrait l'augmentation de la résilience du récif, via la résistance à ces deux menaces (Vollmer & Kline, 2008). La reproduction asexuée par le processus de fractionnement permettrait aussi une répartition rapide de tels organismes dans le

récif. De plus, ceci favoriserait une transmission de ces traits dans la population récifale par la reproduction sexuée.

3.2. L'acclimatation

La plasticité phénotypique s'exprime par le changement de différents processus physiologiques modifiant certains phénotypes (Thomas *et al.*, 2010) L'acclimatation est l'un d'entre eux. Il s'agit de l'adaptation phénotypique d'un individu qui favorise la valeur adaptative de ce dernier, par rapport à un environnement changeant, mais n'impliquant aucune modification de la séquence d'ADN (Brown & Cossins, 2011; van Oppen *et al.*, 2015). L'acclimatation est souvent associée à une modification de l'expression des gènes, engendrée par des modifications épigénétiques de l'ADN (Mirouze & Paszkowski, 2011). Ces changements stables, mais éphémères, ont la possibilité d'être transférés à la génération suivante (Putnam & Gates, 2015). Dans 50% des cas, la thermotolérance est due à l'acclimatation (Bay & Palumbi, 2014; Seneca & Palumbi, 2015). Les coraux peuvent s'acclimater par une exposition à des températures anormalement élevées, près de leur limite thermique, sur de longues périodes (Putnam & Gates, 2015). De plus, les coraux ayant déjà subi un épisode de blanchissement montrent une plus grande résistance à l'augmentation des températures (Putnam & Gates, 2015).

Plusieurs études ont démontré que l'acclimatation peut prendre place soit par un changement dans les proportions des différents symbiotes d'un organisme, soit par des changements dans l'expression des gènes de l'hôte (Bay & Palumbi, 2014; Berckelmans & van Oppen, 2006; Brown & Cossins, 2011; Jones & Berckelmans, 2011; Kenkel & Matz, 2016; Palumbi *et al.*, 2014; Putnam & Gates, 2015; Seneca & Palumbi, 2015). Effectivement, le changement au sein d'une communauté symbiotique, principalement composée de *Symbiodinium* clade C au départ, vers une communauté où *Symbiodinium* clade D est majoritaire, peut augmenter la thermotolérance de 1 à 1,5°C (Berckelmans & van Oppen, 2006). Palumbi *et al.* (2014), quant à eux, ont montré que la transplantation d'organismes de la même espèce provenant d'un lagon avec de faibles variations de température vers un lagon avec de fortes variations, favorise l'acclimatation par une régulation de l'expression des gènes. De plus, aucun changement significatif ne fut observé dans la communauté symbiotique ni dans l'expression des gènes du symbiote. Kenkel et Matz (2016) ont montré que la différence de thermotolérance entre des organismes d'un récif avec peu de variation

environnementale et un récif avec d'importants changements environnementaux est due à la variabilité de la plasticité de l'expression des gènes, plutôt qu'une modification stable de l'expression génique. Finalement, Putnam & Gates (2015) ont montré, pour leur part, que les larves provenant d'adultes à fécondation interne ayant été exposés à des températures élevées et un faible pH, montrent une meilleure acclimatation dans un environnement changeant. Toutes ces adaptations phénotypiques aux variations de l'environnement montrent l'immense potentiel d'acclimatation présent au sein des différentes espèces coralliennes, par une multitude de mécanismes hétérogènes.

L'acclimatation, peu importe les mécanismes sous-jacents, permettrait donc aux récifs de s'adapter rapidement aux changements environnementaux anthropiques. Effectivement, elle permettrait aux coraux d'acquérir une certaine résistance plus rapidement que par la sélection naturelle qui demande un temps de génération important (Palumbi *et al.*, 2014). Il s'agit d'un mécanisme permettant de rivaliser avec la vitesse de progression des changements climatiques.

3.2.1. Marche à suivre

Les espèces sélectionnées pour l'acclimatation dépendent du récif et du but de la restauration qui sera effectuée. Effectivement, s'il s'agit d'une restauration écologique, c'est-à-dire qui met l'accent sur la restauration des fonctions de l'écosystème au travers le cycle de l'énergie et des nutriments au sein des différents niveaux trophiques, les espèces déjà thermotolérantes sont choisies dans un groupe d'espèces montrant une redondance de leurs fonctions dans l'écosystème, afin de favoriser la plus grande résistance au blanchissement possible (Palmer *et al.*, 1997). D'un autre côté, si le but de la restauration est biologique, c'est-à-dire qui met l'emphasis sur la pérennité de chacune des espèces de l'écosystème, les espèces les moins thermotolérantes devraient être choisies afin qu'elles aient une chance de résister aux changements climatiques (Palmer *et al.*, 1997).

La marche à suivre commence donc par la collecte des colonies (Figure 3.3). Celles-ci sont alors transportées dans un système à flux ouvert (Figure 3.2 A) (Guest *et al.*, 2010; Putnam & Gates, 2015). Plusieurs espèces peuvent être regroupées dans un même aquarium afin d'imiter un récif. Les conditions environnementales sont ensuite définies et contrôlées, puis elles changent lentement afin d'imiter les conditions futures (Putnam & Gates, 2015). Lorsque les colonies sont prêtes à se reproduire, qu'elles aient un mode de fertilisation interne ou externe, le tout est fait de façon

naturelle sans intervention humaine. Les larves sont toutefois collectées et transférées dans un autre environnement. En effet, ceci facilite leur établissement sur des dispositifs faciles à transférer sur le récif (Guest *et al.*, 2010). Toutefois, le milieu doit être changé deux fois par jour avec celui de l'aquarium des colonies parentales afin que les larves subissent les mêmes conditions environnementales (Putnam & Gates, 2015). Une fois qu'elles sont établies, elles retournent dans le même aquarium que les colonies parentales, jusqu'à ce qu'elles atteignent une thermotolérance et une taille suffisante pour être réintroduites au niveau du récif (Putnam & Gates, 2015). Les colonies thermotolérantes peuvent aussi être fragmentées afin d'augmenter le nombre de fragments à transplanter au sein du récif (Guest *et al.*, 2010).

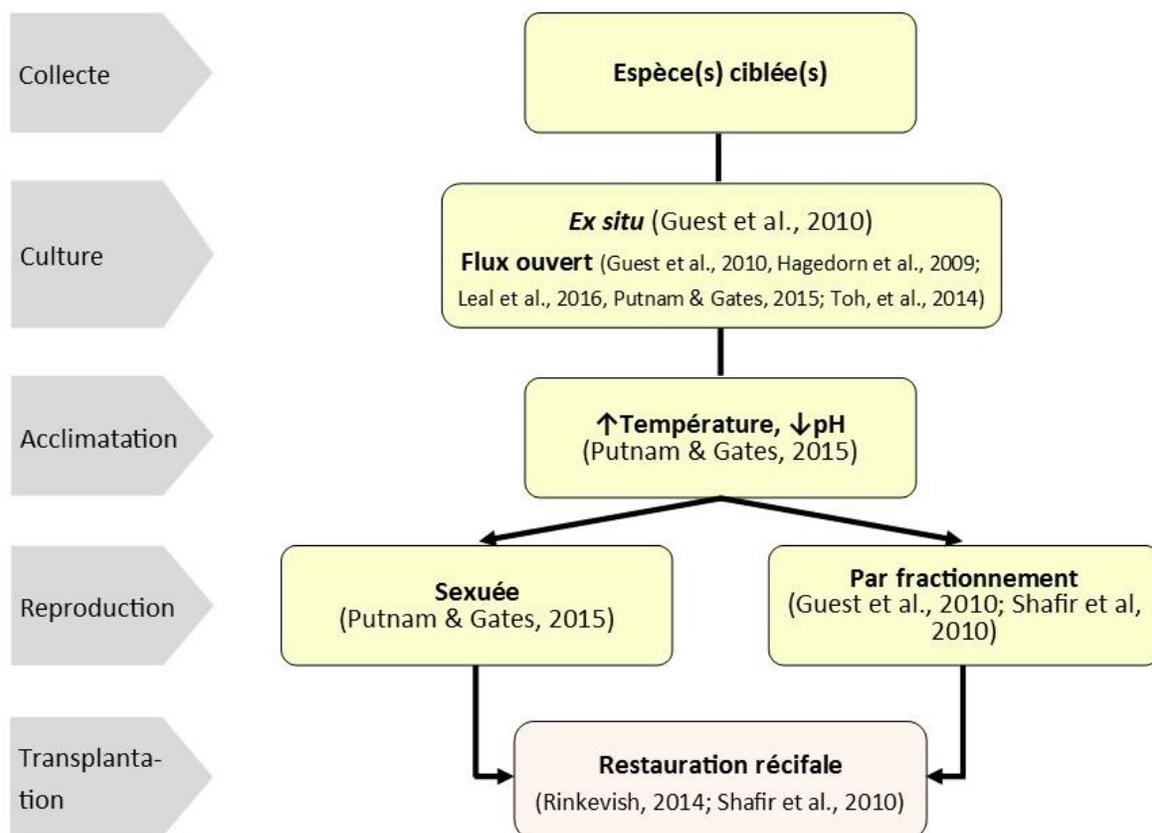


Figure 3.3 Cadre logique de l'acclimatation en laboratoire

L'acclimatation en laboratoire consiste à contrôler les variables environnementales afin qu'elles s'approchent de celles prévues dans le futur. Les encadrés jaunes concernent l'holobionte et les roses concernent l'écosystème.

3.3. L'hybridation

Très peu d'attention a été portée sur l'hybridation des différentes espèces de coraux dans le domaine de la conservation ou de la restauration (van Oppen *et al.*, 2014; Willis *et al.*, 2006). Pourtant l'hybridation est considérée comme une force majeure de l'évolution adaptative puisqu'elle est le résultat d'un apport en nouveaux gènes par un important flux génétique, ainsi que de la variation phénotypique de certains traits par les différents types de dominance au niveau des allèles (Conner & Hartl, 2004; Richards *et al.*, 2008; Willis *et al.*, 2006). Il est maintenant connu, grâce aux avancées dans le domaine de la génétique, de la biologie cellulaire et moléculaire, que l'hybridation survient naturellement chez les coraux (Richards *et al.*, 2008; Vollmer & Palumbi, 2002; Willis *et al.*, 2006). L'absence de barrières pré-zygotiques, tels que des périodes du frai simultanées et une compatibilité des gamètes, favorise ces événements (Willis *et al.*, 2006). Sur certains récifs, plus de 35 espèces du genre *Acropora* frayent dans un intervalle de moins de deux heures, permettant hypothétiquement aux différents gamètes d'interagir (Willis *et al.*, 2006). Effectivement, au niveau du bassin Indo-Pacifique, sur 22 espèces du genre *Acropora*, habituellement diploïdes, trois espèces sont cependant polyploïdes, suggérant la présence d'hybridation (Willis *et al.*, 2006). Toutefois, le meilleur exemple est l'espèce *Acropora prolifera* dans les Caraïbes, qui est un hybride possédant un phénotype intermédiaire à ceux des deux espèces parentales endémiques, soient *A. cervicornis* et *A. palmata* (Vollmer & Palumbi, 2002; Willis *et al.*, 2006). *A. prolifera* est autofertile et peut faire des rétrocroisements avec *A. cervicornis* en laboratoire (Willis *et al.*, 2006). Cette espèce semble avoir une meilleure valeur adaptative que ses parents, suggérant un effet de vigueur hybride (van Oppen *et al.*, 2014; van Oppen *et al.*, 2015). Sa différenciation phénotypique lui permet de proliférer dans une niche écologique distincte de celle de ses parents et de coloniser de nouveaux habitats plutôt perturbés (Vollmer & Palumbi, 2002; Willis *et al.*, 2006). Les données suggèrent que *A. prolifera* est la première génération de ce croisement hybride, suggérant que la fréquence de reproduction de cette espèce est faible ou que cet hybride a une origine récente (Vollmer & Palumbi, 2002). Toutefois, elle a la capacité de se reproduire asexuellement, ce qui lui donne la capacité de persister au niveau local pour de longues périodes. (Richards *et al.*, 2008; Vollmer & Palumbi, 2002). L'hybridation naturelle a donc une importance significative dans la diversification des espèces coralliennes (Richards *et al.*, 2008).

L'hybridation en laboratoire reste donc une source non négligeable de nouveau matériel génétique qui peut permettre l'évolution rapide et accélérer l'adaptation des espèces coralliennes face aux pressions de sélection anthropiques et diminuer leur vulnérabilité à l'extinction (Richards *et al.*, 2008; Willis *et al.*, 2006). De plus, elle a le potentiel d'augmenter significativement la résilience des écosystèmes récifaux dans le futur (Willis *et al.*, 2006).

3.3.1. Marche à suivre

Les deux avenues possibles, au niveau de la marche à suivre pour l'hybridation, sont pratiquement les mêmes (Figure 3.4). La différence réside dans le fait que l'hybridation est soit intraspécifique ou interspécifique.

Premièrement, l'hybridation intraspécifique consiste à croiser des individus de populations différentes de la même espèce, mais physiquement éloignées au sein d'une même aire de distribution naturelle (van Oppen *et al.*, 2014). Celle-ci peut aussi être réalisée entre la même espèce corallienne dans deux aires de distributions différentes, par exemple, une espèce retrouvée dans le bassin Indo-Pacifique et dans le golfe Persique pourrait être hybridée. La totalité des espèces coralliennes du golfe Persique est présente dans le bassin Indo-Pacifique et représente environ 10% de la faune corallienne de ce dernier (Owfi *et al.*, 2015; Riegl *et al.*, 2011). Les familles les plus abondantes du golfe Persique sont Acroporidae et Faviidae (Owfi *et al.*, 2015). De plus, il est reconnu que le golfe Persique est l'environnement le plus chaud, où les coraux ont réussi à s'établir et prospérer (Riegl *et al.*, 2011). La température moyenne, en été, varie entre 32,8°C et 33,7°C, ce qui excède de 1 à 2°C le seuil auquel les événements de blanchissement de masse prennent forme dans le bassin Indo-Pacifique et les Caraïbes (Riegl *et al.*, 2011). Les coraux du golfe Persique pourraient donc être une source de matériel génétique afin d'accroître la thermotolérance de ces mêmes espèces dans le bassin Indo-Pacifique. Deuxièmement, l'hybridation interspécifique, quant à elle, consiste à croiser des individus de différentes espèces d'une même aire de distribution ou géographiquement éloignées (van Oppen *et al.*, 2014). Différentes espèces, réparties dans différentes régions océaniques et qui possèdent des caractéristiques avantageuses sur le plan de la thermotolérance, pourraient être hybridées.

Malgré les forts débats que suscite ce sujet, par rapport à la faisabilité biologique et l'implication des barrières pré- et post-zygotiques, ainsi que les conséquences associées à un hybride invasif, il serait tout de même intéressant d'y jeter un œil (van Oppen *et al.*, 2014; Willis *et al.*, 2006).

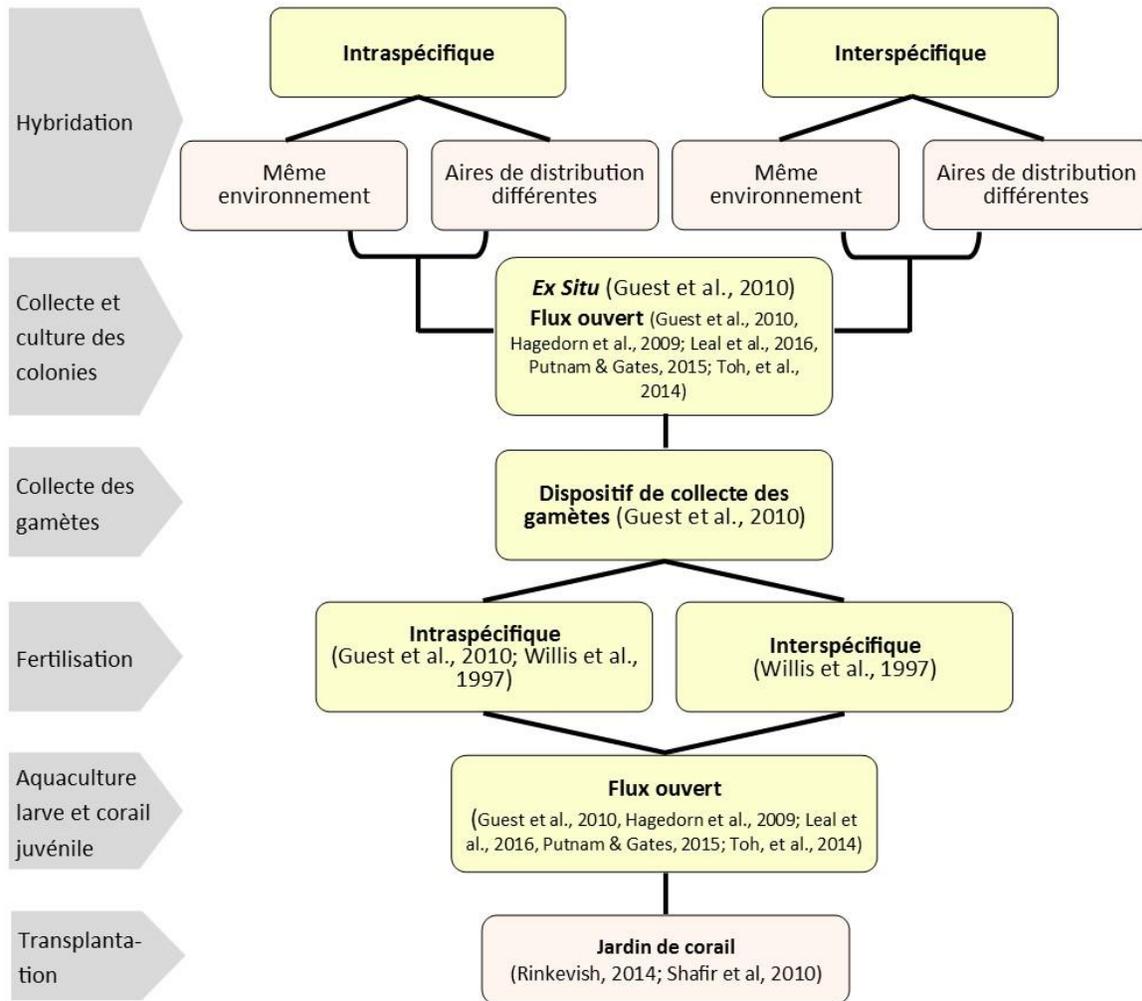


Figure 3.4 Cadre logique de l'hybridation

Les deux avenues possibles pour l'approche de l'hybridation en laboratoire consiste à croiser deux individus d'espèces différentes et/ou de populations différentes. Les encadrés jaunes concernent l'holobionte et les roses concernent l'écosystème.

L'hybridation en laboratoire doit être faite sur des espèces possédant un mode de reproduction externe afin de pouvoir séparer les gamètes mâles et femelles (Guest *et al.*, 2010; Harrison, 2011). Le genre *Acropora* et la famille des Faviidae sont les plus souvent utilisés pour la reproduction en laboratoire, car leurs larves possèdent des caractéristiques facilitant celle-ci, telles que leur taille,

leur flottabilité et leur taux de croissance par exemple (Guest *et al.*, 2010). Les espèces choisies pour l'hybridation doivent cependant avoir une période du frai synchronisée, puisque l'efficacité de la fertilisation des gamètes diminue significativement six heures après le frai (Willis *et al.*, 1997). C'est pour cette raison que, dans cette approche, la collecte de gamètes se fait de manière *ex situ* (Figure 3.2 B). Celle-ci consiste à retirer des colonies matures de leurs milieux naturels et les transférer dans un aquarium avec un système de circulation à flux ouvert, conçu selon différents modèles (Figure 3.2 A) (Guest *et al.*, 2010, Hagedorn *et al.*, 2009; Leal *et al.*, 2016, Putnam & Gates, 2015; Toh, *et al.*, 2014). Guest *et al.* (2010) ont mis sur pied un protocole pour ce type de collecte, expliquant tous les aspects à prendre en compte pour le retrait des colonies de leur milieu naturel. Cette méthode permet aussi de transporter les espèces de régions océaniques distantes pour l'hybridation interspécifique et intraspécifique. Les conditions environnementales des espèces provenant de régions océaniques éloignées sont mises dans des aquariums simulant les conditions de leur habitat d'origine. Chacune des colonies doit ensuite être recouverte par un dispositif de collecte des gamètes (Figure 3.2 B) (Guest *et al.*, 2010).

Une fois que le frai a eu lieu, les gamètes sont nettoyés, comptés et préparés pour les expériences d'hybridations (Willis *et al.*, 1997). Afin de favoriser la fertilisation, cent gamètes femelles sont incubés avec une concentration d'environ 10^6 gamètes mâles/ml (Guest *et al.*, 2010; Willis *et al.*, 1997). Un à deux jours après la fertilisation, les embryons doivent être transférés dans un milieu contenant une surface d'établissement, pour éventuellement intégrer une pouponnière en milieu naturel (Figure 3.2 C) (Guest *et al.*, 2010; Rinkevish, 2014). Toutefois, garder les hybrides dans un aquarium à flux ouvert est une bonne idée pour les premières années afin de déterminer si ceux-ci sont interféconds ou féconds avec l'une des lignées parentales, ou s'ils sont complètement isolés de ces derniers. De plus, il serait aussi intéressant de vérifier si les hybrides sont tolérants aux pressions de sélection environnementales associées aux changements environnementaux. Éventuellement, les hybrides pourront être transférés au sein du récif.

L'hybridation permettrait d'augmenter le brassage génétique, ainsi que de favoriser le potentiel adaptatif et la résilience de certaines espèces (van Oppen *et al.*, 2014; Willis *et al.*, 2006). Effectivement, ceci diminue l'expression des allèles délétères, la surdominance ou l'épistasie (Edmands, 2007). De plus, un phénomène de vigueur hybride est souvent observé au niveau de la première génération d'hybrides, ce qui favorise la valeur adaptative de ces derniers (Conner & Hartl,

2004). Il est souvent remarqué que les hybrides possédant cet avantage colonisent de nouveaux habitats et deviennent donc très abondants, car ils sont les seuls à disposer de cette nouvelle niche écologique (Campbell & Reece, 2007; van Oppen *et al.*, 2014; Willis *et al.*, 2006).

Van Oppen *et al.* (2014) ont hybridé en laboratoire les individus de deux populations de *A. millepora*, séparées originalement de plusieurs centaines de kilomètres. Ils ont hybridé une population provenant d'un récif où la moyenne de la température est bien supérieure à celle de la seconde population. Les hybrides ont par la suite été introduits sur le récif plus tempéré. Après quelques mois, le taux de survie de l'hybride était entre celui des deux lignées parentales (van Oppen *et al.*, 2014). Malgré le fait qu'aucun bénéfice ne semble favoriser la lignée hybride, celle-ci pourrait éventuellement montrer une vigueur hybride pour la thermotolérance (van Oppen *et al.*, 2014). En général, la valeur adaptative de l'hybride sera moindre si la divergence entre les populations à hybrider est importante (Edmands, 2007; van Oppen *et al.*, 2014). Effectivement, des espèces éloignées deviennent isolées reproductivement l'une de l'autre par des barrières prézygotiques, telles que l'incompatibilité des gamètes, rendant l'hybridation impossible. Cette dernière est aussi inhibée par des barrières postzygotiques, telles qu'un faible taux de survie du corail juvénile après quelques années due à des recombinaisons alléliques néfastes (Abbott *et al.*, 2010; Willis *et al.*, 2006). Toutefois, comme la ségrégation et la recombinaison sont des processus complètement aléatoires, il est aussi possible que ce phénomène n'apparaisse jamais et il y ait une chance que l'hybridation soit fructueuse, même entre des populations sexuellement isolées (Campbell & Reece, 2007).

3.4. L'évolution de *Symbiodinium* par des mutations

Il a été montré, chez les coraux, que la thermotolérance est pratiquement et exclusivement associée aux zooxanthelles endosymbiotiques et qu'elle varie selon le clade de *Symbiodinium* (Berkelmans & van Oppen, 2006; Chen *et al.*, 2005; Jones *et al.*, 2008; Rowan, 2004). Les zooxanthelles montrent un plus grand potentiel adaptatif pour l'adaptation au stress thermique que l'animal hôte pour plusieurs raisons.

Tout d'abord, les temps de renouvellement de *Symbiodinium* est entre une et deux semaines *in hospite*, et moins de trois jours lorsque solitaire et en milieu de culture en laboratoire, comparativement à l'hôte, qui possède un temps de génération d'environ quatre ans pour le genre

Acropora, et d'en moyenne vingt ans pour les scléactiniaires (Csaszar *et al.*, 2010; van Oppen *et al.*, 2011). De plus, *Symbiodinium* se reproduit asexuellement et possède un génome haploïde qui varie grandement entre les clades, ce qui favorise la transmission de mutations si celles-ci se produisent (Beaudry, 1985; Santos & Crofford, 2003). Comme mentionné dans le premier chapitre, le blanchissement des coraux est causé par une production excessive de DRO qui endommage le photosystème II dans les zooxanthelles suite à une période de forte irradiation solaire et une température anormalement élevée (Wooldridge, 2010; Wooldridge, 2012). Ce phénomène se nomme photoinhibition et induit une réponse de photoprotection chez *Symbiodinium*, ce qui se trouve à être la première ligne de défense contre les facteurs environnementaux, et la plus efficace, de l'holobionte (Csaszar *et al.*, 2010). La synthèse de superoxyde dismutases, des enzymes de type métalloprotéines, permet de neutraliser les DRO (Csaszar *et al.*, 2010). En même temps, le cycle des xanthophylles permet la dissipation thermique de l'énergie lumineuse via l'antenne du photosystème II en réprimant les dommages oxydatifs de l'appareil photosynthétique (Ruban *et al.*, 2007). Ces mécanismes sont héréditaires et les séquences codant pour ces protéines ont récemment été identifiées dans le génome (Csaszar *et al.*, 2010; Lin *et al.*, 2015). De plus, les régions codantes pour la biosynthèse des glycoprotéines de la surface de *Symbiodinium*, nécessaires au processus d'endosymbiose via leur reconnaissance par les récepteurs lectines du corail, ont aussi été identifiées et déterminées comme héréditaires (Alberts *et al.*, 2004; Csaszar *et al.*, 2010; Lin *et al.*, 2015). Toutes ces caractéristiques font en sorte que *Symbiodinium* possède un potentiel adaptatif génétique beaucoup plus grand que le corail (Csaszar *et al.*, 2010; Lin *et al.*, 2015).

De petites mutations génétiques dans le génome du symbionte pourraient tout d'abord favoriser le potentiel adaptatif via l'amélioration de la première ligne de défense face aux températures de plus en plus élevées de la surface des océans. Effectivement, des mutations au niveau des processus de régulation génique des protéines superoxyde dismutases ou du cycle des xanthophylles ont hypothétiquement le potentiel de permettre l'augmentation de la thermotolérance des différents clades de *Symbiodinium*. Dans un deuxième temps, des mutations ponctuelles, au niveau des séquences codant les glycoprotéines de surface, pourraient permettre, de manière hypothétique, l'endosymbiose des types de *Symbiodinium* ne s'associant habituellement pas avec les scléactiniaires. Effectivement, ceci pourrait permettre la reconnaissance des clades E, H et I par les récepteurs lectines sur les cellules de l'hôte. Ces clades pourraient, suite à des mutations, mettre en

valeur un système de défense de première ligne aussi, sinon plus efficace que celui des clades s'associant déjà avec les sclérotiniens.

Plusieurs procédures ont déjà été testées en laboratoire (Beaudry, 1985), ou pourraient être mises en place, dépendamment de la nature des mutations qui sont soit induites par des mutagènes, soit naturelles. Les mutagènes sont d'origine physique ou chimique (L'Héritier & Leblon, s.d.). Les rayons X sont des mutagènes physiques ionisants, c'est-à-dire qu'ils ont la propriété d'augmenter la fréquence des variations génétiques au niveau des bases azotées. De plus, ils induisent des variations structurales des chromosomes via des mutations ponctuelles, des insertions et délétions, ainsi que des cassures chromosomiques (Beaudry, 1985; L'Héritier & Leblon, s.d.). Le taux de mutations directes produites par les radiations ionisantes est directement proportionnel à la quantité d'ADN contenue dans le génome haploïde d'une cellule (Beaudry, 1985). Les radiations ultraviolettes sont aussi utilisées comme mutagène physique. Elles sont moins pénétrantes que les rayons X et ne produisent pas l'ionisation de l'ADN (Beaudry, 1985; L'Héritier & Leblon, s.d.). Elles ont cependant la capacité d'exciter les atomes causant des mutations génétiques et des variations structurales des bases. Les mutagènes chimiques, quant à eux, ont comme conséquences soit la substitution des paires de bases via les agents alkylants, l'acide nitreux et les analogues de paires de bases, soit des mutations par décalage du cadre de lecture via les acridines (Beaudry, 1985).

L'évolution de *Symbiodinium* par modification du matériel génétique lui permettrait donc d'engendrer une nouvelle réponse adaptative à l'augmentation de la température. Ceci peut permettre l'apparition d'un nouveau phénotype de l'holobionte en favorisant la thermotolérance de ce dernier. Ces coraux peuvent par la suite être sélectionnés pour la restauration de récifs (van Oppen *et al.*, 2015).

3.4.1. Marche à suivre

Deux avenues sont proposées (Figure 3.5) afin de provoquer les mutations chez *Symbiodinium* et favoriser éventuellement sa thermotolérance, ceci afin de permettre aux coraux en symbiose avec ce dinoflagellé d'être plus résistants ou résilients à l'augmentation des températures de la surface des océans. La première se concentre sur les clades de *Symbiodinium* connus comme étant en association avec les coraux, tandis que la seconde met l'accent sur les clades qui ne s'associent habituellement pas avec l'hôte.

Dans le premier cas, pour que les mutations apparaissent sur les dinoflagellés en association avec le corail, il est nécessaire de les extraire. Les coraux choisis pour ceci devraient, afin de favoriser les chances de mutations augmentant la thermotolérance des zooxanthelles, provenir d'organismes déjà minimalement thermotolérants. Les coraux du golfe Persique sont reconnus comme vivant dans des conditions de températures anormalement élevées (Riegl *et al.*, 2011; Owfi *et al.*, 2015). Cet avantage devrait privilégier leur utilisation, sachant aussi que la totalité de ces espèces est commune à la région Indo-Pacifique (Riegl *et al.*, 2011; Owfi *et al.*, 2015). Dans le golfe Persique, les genres les plus communs sont *Porites* et *Acropora*, tandis que la famille des Faviidae est la plus diverse (Owfi *et al.*, 2015). Il serait préférable que les espèces échantillonnées aient un temps générationnel court pour pouvoir les cultiver dans un laboratoire et les amener au stade sexué avant de prélever les zooxanthelles, dans le but de pouvoir réaliser la dernière étape cette méthode. L'extraction des zooxanthelles en laboratoire peut se faire de différentes façons. La méthode la plus utilisée est celle mise en place par Johannes et Wiebe (1970), consistant à utiliser un jet d'eau salé pour décoller les cellules animales ectodermiques suivies de plusieurs centrifugations à faible vitesse et de séparations (Yamashita & Koike, 2013). Toutefois, une méthode plus rapide et efficace a été mise sur pied par Zamoum et Furla (2012), via l'incubation des morceaux de coraux dans du NaOH. Des populations de *Symbiodinium* sont ensuite cultivées par l'application des différents protocoles disponibles, afin de produire des lignées souches qui seront utilisées ultérieurement (Iglesias-Prieto *et al.*, 1992; Santos, 2016; Yamashita & Koike, 2013).

L'application du protocole « Ratchet » permettrait l'exposition des différentes populations de *Symbiodinium* extraites à une sélection intense, tout en favorisant les mutations rapides et permettant de déterminer leur capacité maximale d'adaptation à l'augmentation des températures (Huertas *et al.*, 2011). Il s'agit d'avoir trois répliques et un contrôle pour chaque population souche de *Symbiodinium* et d'appliquer une pression de sélection par l'augmentation des températures pour une période de 15 à 20 jours (Figure 3.6) (Huertas *et al.*, 2011). Ensuite, si la concentration cellulaire des différentes populations est similaire ou supérieure à celle des contrôles, le second cycle « Ratchet » est enclenché, en appliquant le prochain niveau de pression de sélection sur ces populations (Huertas *et al.*, 2011). Si certaines populations n'ont pas atteint une concentration cellulaire semblable à celle du contrôle, elles sont laissées dans les mêmes conditions. Le protocole prend fin lorsqu'il n'y a plus de croissance cellulaire observée dans une réplique après cent jours

(Huertas *et al.*, 2011). Le nombre de cycles est dépendant du clade et la croissance est le résultat de la différence dans la capacité d'adaptation à l'augmentation de température (Huertas *et al.*, 2011). La résistance maximale de chacun des clades est estimée par la température la plus élevée qui permet la croissance du génotype résistant (Huertas *et al.*, 2011).

La figure 3.5 montre que pour les zooxanthelles extraites de coraux, les mutations peuvent apparaître naturellement comme mentionné précédemment, ou être induites par des mutagènes. Dans ce dernier cas, le protocole « Ratchet » est appliqué sur les mêmes populations souches (Figure 3.6). Cependant, les traitements seront ici une augmentation de température couplée à un traitement mutagène, soit chimique, soit physique. Les populations de *Symbiodinium* contenant un génotype mutant sont ensuite cultivées et maintenues en laboratoire, dans des conditions associées à leur nouvelle tolérance thermique.

Afin de vérifier si les populations mutantes de *Symbiodinium* sont encore reconnues par leur hôte original, une inoculation de la larve planule ou du corail juvénile est nécessaire. Près de 85% des espèces coralliennes acquièrent leur symbionte de l'environnement durant les deux premiers mois de leur vie (Richmond, 1997; van Oppen, 2011). Les larves produites par les spécimens collectés préalablement devraient être transférées dans des environnements clos séparés par espèces. Chaque espèce de larves dont le symbionte associé a développé une thermotolérance devrait être inoculée par ce dernier, avec une concentration semblable à celle en milieu naturel qui est plus de 10^3 cellules/cm³ dans les sédiments et environ 10^2 cellule/cm³ dans la colonne d'eau (Littman *et al.*, 2008; van Oppen, 2011). Dans un cas d'inoculation fructueux, la culture de cette espèce corallienne partiellement mutante doit être faite en laboratoire afin d'étudier sa biologie. Par la suite, elle pourrait être introduite dans un bassin à flux ouvert, construit selon différentes méthodes (Guest *et al.*, 2010, Hagedorn *et al.*, 2009; Leal *et al.*, 2016, Putnam & Gates, 2015; Toh, *et al.*, 2014), afin d'évaluer comment elle réagit à un environnement qui n'est pas contrôlé. Finalement, l'ultime étape serait d'en faire la culture dans une pouponnière en milieu naturel et d'en faire la transplantation selon les procédés actuellement utilisés (Edward & Gomez, 2007; Rinkevish, 2014).

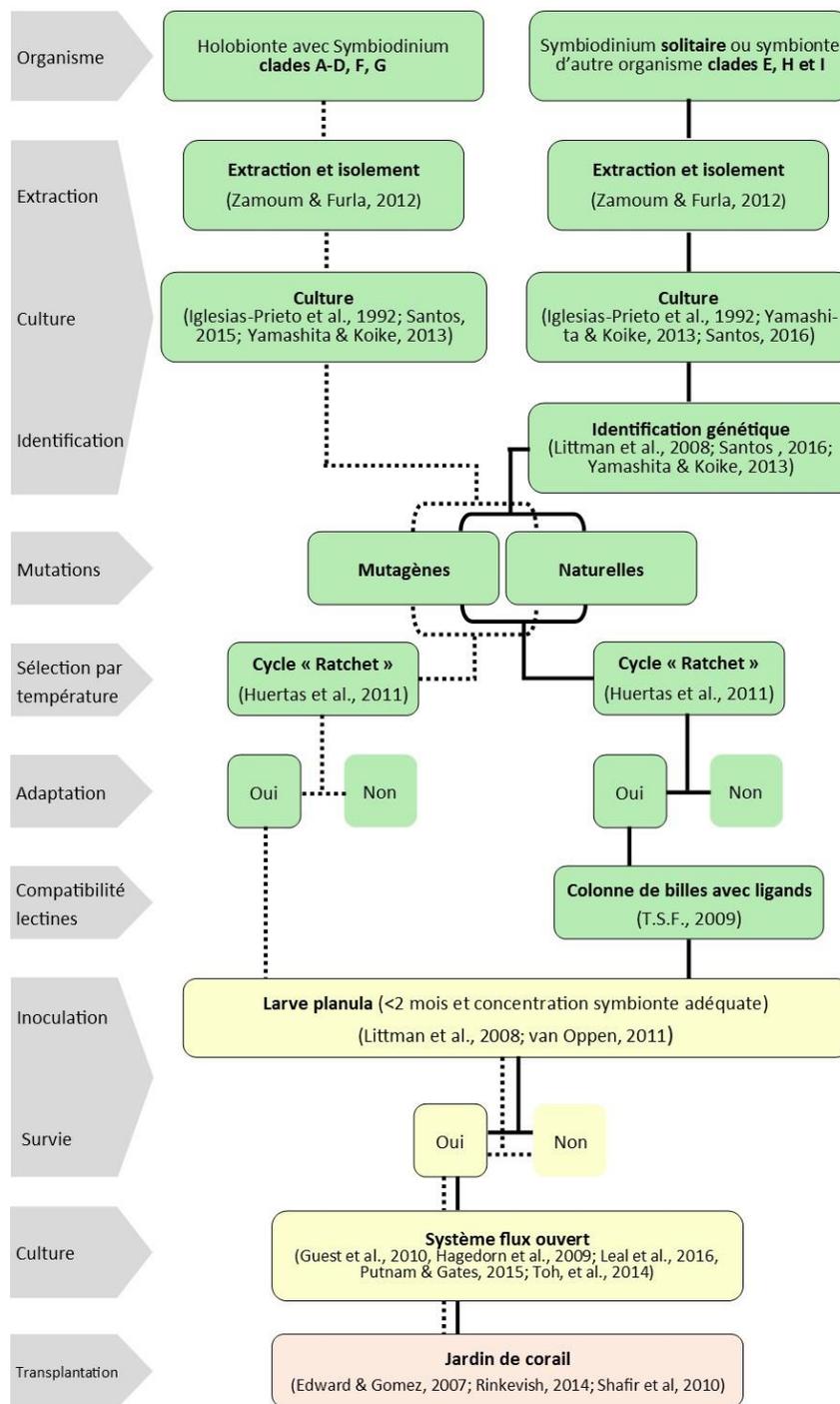


Figure 3.5 Cadre logique des mutations de *Symbiodinium*

Les des deux avenues possibles pour cette approche consiste à modifier génétiquement *Symbiodinium* pour rendre le symbiote plus thermorésistant. Les encadrés en vert concernent uniquement le symbiote, les encadrés en jaune concernent l'holobionte et celui en rose concerne l'écosystème. Les lignes pointillées sont spécifiquement associées aux zooxanthelles provenant des coraux tandis que les lignes pleines sont associées aux zooxanthelles solitaires ou symbiotiques avec d'autres hôtes que le corail.

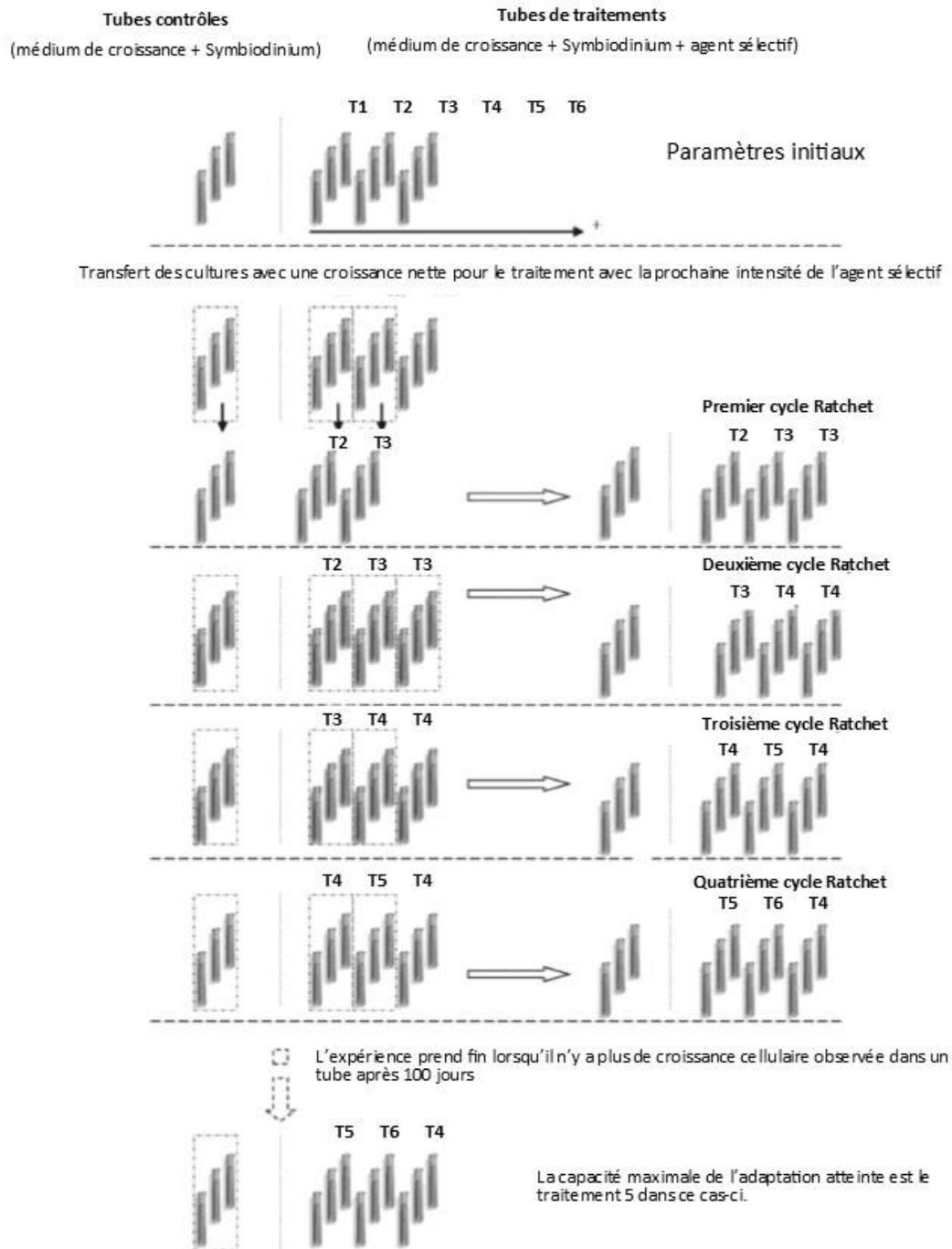


Figure 3.6 Représentation schématique du protocole «Ratchet»

Chaque réplique correspond à une population de zooxanthelles. T1-T6 sont les différents traitements augmentant la température, la durée de l'exposition aux rayons X ou la concentration de mutagènes chimiques, par exemple.

Source : Srivastva *et al.* (2013) p.312

Traduction libre

La seconde avenue de cette approche met l'emphasis sur les clades qui ne s'associent habituellement pas avec les espèces coralliennes, soient les clades E, H et I (Blackall *et al.*, 2015; Pouchon & Gates, 2010). Différentes lignées souches de *Symbiodinium* doivent donc être créées via la collecte de spécimens solitaires dans la colonne d'eau et les sédiments, ainsi que l'extraction à partir d'organismes hôtes, autres que les coraux. Encore une fois, pour maximiser les chances d'amplification de la thermotolérance, les collectes devraient être faites dans un milieu où les températures sont anormalement élevées. Plusieurs protocoles sont disponibles pour la collecte de *Symbiodinium*, dont entre autres ceux de Littman *et al.* (2008) et de Yamashita et Koike (2013). Comme précédemment énoncée, l'isolation des zooxanthelles peut se faire rapidement et avec grande efficacité en suivant le protocole d'extraction par NaOH de Zamoum et Furla (2012). Les différentes souches peuvent ensuite être cultivées selon différents protocoles (Iglesias-Prieto *et al.*, 1992; Santos, 2016; Yamashita & Koike, 2013). Par la suite, l'identification génétique devrait être essentielle afin de s'assurer qu'il s'agit bien de clades qui ne sont habituellement pas en symbiose avec les coraux. Divers tests d'amplification des acides nucléiques (TAN; PCR en anglais) des espaceurs internes transcrits de l'ADNr (ITS ADNr), de l'ADNr 28S et de l'ADNr 18S, suivi d'une comparaison dans les différentes bases de données, comme en outre le GenBank, avec différents paramètres, permettraient d'identifier les clades récoltés (Littman *et al.*, 2008; Santos, 2016; Yamashita & Koike, 2013). Subséquemment, le protocole « Ratchet » avec et sans mutagènes peut être appliqué afin de déterminer l'adaptation maximale à l'augmentation de température, tel qu'expliqué précédemment (Figure 3.6) (Huertas *et al.*, 2011).

Le fait que les larves planules ou les coraux juvéniles acquièrent leur symbionte de manière non sélective (van Oppen *et al.*, 2009) permet de supposer que leurs récepteurs lectines sont non spécifiques. Effectivement, Zhou *et al.* (2017), ont montré que les récepteurs lectines rPdRBL-1 chez *Pocillopora damicornis*, pouvaient se lier avec les lipopolysaccharides (LPS) de la membrane des bactéries Gram négatif en présence de zooxanthelles. Ils ont aussi démontré que la concentration cellulaire des LPS ou des zooxanthelles était la seule variable déterminant quel organisme se lie à la membrane (Zhou *et al.*, 2017). De plus, les lectines de l'octocorail *Sinularia lochmodes* (SLL-2) se lient avec le D-galactose des protéines transmembranaires de *Symbiodinium* et celles du scléactiniaire *Acropora millepora* (Millectin) se lient aux glycoprotéines de surface riches en mannose (Jimbo *et al.*, 2013; Kvennefors *et al.*, 2008). Puisqu'il est nécessaire de récupérer les

individus *Symbiodinium* qui peuvent contenir des mutations sur leurs glycoprotéines membranaires, il est envisageable de procéder à une purification dans une colonne de billes couplée à un ligand, qui serait dans ce cas-ci les différents récepteurs lectines ayant déjà été synthétisés par d'autres laboratoires tels que SLL-2, Millectin et sPdRBL-1. Ceci est préférable à un Western blot ou une fluorescence par biotin et conjugaison FIT qui ne font que montrer s'il y a eu liaison ou non (Jimbo *et al.*, 2013; Kvennefors *et al.*, 2008; TSF, 2009). Chacune des souches thermotolérantes mutantes peuvent être purifiées par les trois récepteurs lectines, selon des protocoles déjà établis (TSF, 2009). S'il y a liaison, les billes seront nettoyées afin de récupérer les zooxanthelles mutantes, qui seront remises en culture, de la même façon qu'au début de cette approche. L'inoculation et les étapes subséquentes sont réalisées de la même façon qu'expliquée dans la première approche, ce qui peut mener à la transplantation de corail avec un symbionte mutant.

Il serait aussi envisageable de procéder de façon à ce que les mutations de *Symbiodinium* prennent place lorsque ce dernier est toujours en symbiose avec le corail. Effectivement, le mode de reproduction asexué du symbionte ainsi que son temps de doublement, qui est entre une et deux semaines lorsqu'il est au sein de l'hôte, suggère que des mutations lui seraient favorables comme une source importante de nouvelles variations génétiques (van Oppen *et al.*, 2011). Si les mutations ne sont pas neutres, elles sont alors sujettes à la sélection et si elles sont favorables, les individus mutants ont théoriquement la capacité de remplacer une grande partie de la population de *Symbiodinium* (van Oppen *et al.*, 2011). Toutefois, cette avenue n'a pas été développée dans cet essai.

En somme, les quatre approches présentées précédemment sont des exemples de l'application pratique de la biologie évolutive à des fins de conservation et de restauration des écosystèmes récifaux. La sélection artificielle donnerait lieu à la culture d'espèces résistantes au blanchissement et à certaines maladies. L'acclimatation favoriserait la plasticité phénotypique de la tolérance thermique et de la calcification en milieu acide chez certaines colonies, ou espèces coralliennes. L'hybridation intraspécifique ou interspécifique permettrait d'augmenter la limite thermique de certaines populations ou espèces coralliennes. Les mutations du symbionte permettraient à l'hôte d'être plus tolérant aux variations de température et d'inhiber les processus d'expulsion des zooxanthelles. De plus, des mutations à la surface des zooxanthelles pourraient permettre l'association de l'hôte avec des clades qui ne lui sont habituellement pas associés et développer

certains avantages par rapport aux changements climatiques. Ces quatre approches, qu'elles soient combinées ou non, permettraient d'augmenter la résilience et la résistance des scléactiniaires face aux changements climatiques. Effectivement, ceci donnerait aux récifs coralliens une chance de s'adapter à ces nouvelles conditions environnementales et de ne pas disparaître, par l'adaptation des organismes de base de ces derniers. Ces quatre approches sont techniquement réalisables puisque les protocoles sur lesquels elles sont basées sont actuellement utilisés pour différentes fins. Toutefois, ils mériteraient d'être examinés plus sérieusement afin de s'assurer de leur efficacité dans ce contexte spécifique. De plus, une analyse plus approfondie de la faisabilité de chacune de ces approches, ainsi que des risques associés, est nécessaire. Ces aspects seront brièvement survolés dans le prochain chapitre.

Chapitre 4

L'analyse de faisabilité

Actuellement, plus de 39% de la population mondiale habite à moins de cent kilomètres des côtes et la majorité de celle-ci dépend directement des récifs (Cesar *et al.*, 2003), ce qui nécessite impérativement la mise en place d'actions de protection et de conservation de cet écosystème marin. Comme mentionné dans le premier chapitre, les méthodes passives et actives échouent à contrer les effets des changements globaux et agissent uniquement au niveau local. Les approches basées sur la biologie évolutive présentées au troisième chapitre, telles que la sélection artificielle de colonies coralliennes résistantes aux maladies et au blanchissement, l'acclimatation de populations à des conditions environnementales futures, l'hybridation interspécifique ou intraspécifique, ainsi que des mutations favorisant la thermotolérance des zooxanthelles, permettraient, à long terme et à grande échelle, d'éviter la disparition des récifs coralliens.

À l'heure actuelle, les actions de conservation et de restauration sont menées et dirigées par des organismes gouvernementaux, des instituts de recherches universitaires ou non, des organismes sans but lucratif tels que des organismes non gouvernementaux, ainsi que des populations locales (Edwards *et al.*, 2010a). Ceux-ci seraient plus que qualifiés pour mettre en place ces quatre approches puisqu'ils connaissent et mettent déjà en application les méthodes actuelles de conservation et de restauration (Edwards & Gomez, 2007; Edwards, 2010).

Les bénéficiaires de la pérennité des écosystèmes récifaux incluent, mais ne se limitent pas à, toute personne liée de près ou de loin à l'économie associée au tourisme et aux pêcheries récifales, que ce soit les fournisseurs, les opérateurs ou les consommateurs. Les bénéficiaires incluent aussi les populations vivant à proximité des côtes qui sont protégées de l'érosion par les récifs. De plus, les instituts de recherches et leurs chercheurs focalisés sur le développement de molécules provenant de certains coraux pour les traitements contre le cancer et le virus d'immunodéficience humaine, ainsi que les éventuels patients, entre autres, sont aussi des bénéficiaires d'un tel projet.

Le chapitre précédent s'est penché sur l'individualité des approches exposées, expliquant les avantages et la marche à suivre de chacune séparément. Les quatre marches à suivre, basées sur des protocoles actuellement utilisés, montrent qu'un accroissement de la résistance et de la

résilience des récifs coralliens est techniquement possible par la mise en application des procédés de la biologie évolutive. Ce chapitre-ci focalise sur la réalisation et la mise en place d'un seul projet intégrant les quatre approches et se limite uniquement à la portée de celui-ci. Ce chapitre expose donc les contraintes, les avantages, l'évaluation des coûts, la rentabilité et la disponibilité des ressources financières pour l'ensemble des quatre approches, ainsi que les risques spécifiques associés à chacune de ces dernières.

4.1. Les contraintes

La mise sur pied d'un projet de cette envergure se consacrant à la biologie évolutive implique une quantité de contraintes dont les principales sont d'ordre budgétaire, organisationnel et de temps. Cette section dresse un portrait généralisé de ces contraintes.

La principale contrainte de la réalisation et de la mise en application d'un projet regroupant les quatre approches est d'ordre budgétaire. Les installations et le matériel nécessaires à la mise en place d'aquariums, de bassins à flux ouverts, de pouponnières et de laboratoires sont excessivement coûteux (Edwards *et al.*, 2010a). De plus, le personnel nécessaire au maintien de telles installations est aussi coûteux (Edwards *et al.*, 2010a). L'analyse de faisabilité financière présentée un peu plus loin dans cette section présente l'ampleur financière de la mise en place des approches développées dans le chapitre précédent. La réalisation de ce type de projet dépend grandement du financement extérieur puisque l'extrait, soit l'accroissement de la résilience et de la résistance des récifs, ne génère aucun profit.

Comme il existe déjà des laboratoires munis de telles installations, il serait toutefois possible de louer ces espaces. Dans ce cas, des contraintes organisationnelles entrent en jeu pour l'utilisation des installations. Des ententes entre les acteurs impliqués sont nécessaires afin de régler toutes questions logistiques et organisationnelles qui entrent en ligne de compte afin de coordonner une collaboration de cette envergure. Il est actuellement possible que certains centres de recherches parrainent des projets rejoignant l'axe de leurs recherches (AIMS, 2017). Il est probable que les installations d'instituts de recherches, tel que le National Sea Simulator localisé au Australian Institute of Marine Sciences, présentent un délai pour son utilisation due à la demande grandissante de son emploi (AIMS, 2017). Cette installation a été conçue pour favoriser les collaborations scientifiques grâce à des partenariats nationaux et internationaux afin d'explorer les impacts des

changements climatiques sur les écosystèmes marins (AIMS, 2017). L'Hawaii Institute of Marine Biology possède aussi des installations permettant l'aquaculture des coraux en flux ouverts (SOEST, 2017).

La dernière contrainte associée avec la mise en application d'un projet regroupant les quatre approches est le temps. Effectivement, compte tenu de la vitesse à laquelle les changements climatiques prennent de l'ampleur, il est nécessaire que les approches puissent favoriser la résistance et la résilience des récifs avant que ceux-ci n'entrent dans une phase alternative irréversible, dominée par d'autres organismes que les coraux hermatypiques (Hoegh-Guldberg, 2007; Hughes *et al.*, 2013). En effet, les projections environnementales estiment qu'au cours de cent prochaines années il y aura une augmentation de la température d'au moins 4°C et que la concentration de dioxyde de carbone atmosphérique devrait doubler ou même tripler (IPCC, 2014a; van Vuuren *et al.*, 2011). L'aggravation des impacts anthropiques a déjà détruit près de 20% des récifs à l'échelle du globe et 35% des récifs restants risquent d'atteindre d'importants seuils de dégradation d'ici les quarante prochaines années (Wilkinson, 2008). Il est donc impératif de mettre en place ces actions afin d'éviter la perte complète de la résilience des récifs avant qu'il ne soit trop tard.

4.2. Les avantages

Les avantages de l'accroissement de la résistance et la résilience récifs coralliens aux changements climatiques sont non-monétaires. Effectivement, les promoteurs d'un projet favorisant la résistance et la résilience des récifs ne feront aucun profit monétaire. Toutefois, les bénéfices associés à un projet semblable, à une échelle mondiale, sont la pérennité des services écosystémiques, desquels le bien-être d'une grande proportion de la population humaine dépend. Les services écosystémiques correspondent à l'entièreté des bénéfices que la population obtient des écosystèmes (MEA, 2005). Les récifs coralliens supportent une impressionnante gamme de besoins anthropiques, qui eux peuvent être estimés monétairement. Effectivement, ils soutiennent l'approvisionnement alimentaire via la pêche de subsistance et les pêcheries commerciales, la régulation de la protection des plages et des écosystèmes côtiers de l'érosion par les tempêtes tropicales et les vagues, la séquestration du carbone, la production d'oxygène, le tourisme et la recherche sur de nouvelles molécules qui pourraient servir dans le développement de traitements contre le cancer (Cesar *et*

al., 2003). Au niveau mondial, la valeur globale des services écosystémiques rendus par les récifs coralliens avoisine les 9,9 billions \$US annuellement (Costanza *et al.*, 2014). Les bénéfices nets engendrés par des écosystèmes coralliens sains approchent les 30 milliards de \$US annuellement (Tableau 4.1) (Cesar *et al.*, 2003). Les pêcheries correspondent, à elles seules, à un bénéfice net de 5,7 milliards \$US annuellement, tandis que le tourisme représente 9,6 milliards \$US annuellement (Tableau 4.1) (Cesar *et al.*, 2003). La perte ou la dégradation de ces écosystèmes engendrerait donc une perte annuelle mondiale de près de 30 milliards \$US (Cesar *et al.*, 2003). Les avantages de l'augmentation de la résistance et la résilience des récifs coralliens n'engendre alors aucun profit, mais permet d'éviter des pertes financières considérables à l'échelle de la planète.

Tableau 4.1 Bénéfices nets potentiels des récifs coralliens par région (en millions de \$US) par année

	Asie du Sud-Est	Mer des Caraïbes	Océan Indien	Océan Pacifique	Japon	États-Unis	Australie	Monde
Aires des récifs (km²)	89 000	19 000	54 000	67 000	3 000	3 000	49 000	284 000
Pêcheries	2 281	391	969	1 060	89	70	858	5 718
Protection des côtes	5 047	720	1 595	579	268	172	629	9 009
Tourisme/activités récréatives	4 872	663	1 408	269	779	483	1 147	9 621
Valeur de la biodiversité	458	79	199	172	529	401	3 645	5 483
Total	12 658	1 853	4 171	2 079	1 665	1 126	6 278	29 830

Modifié de : Cesar *et al.* (2003), p.10

Traduction libre

4.3. L'évaluation des coûts et de la rentabilité

L'évaluation des coûts permet de voir si ce projet est réalisable ou non et s'il peut être rentable, malgré le fait que les extrants sont non-monétaires. Il s'agit de comparer les coûts de ce projet aux avantages non financiers escomptés.

Les coûts de la mise en place des quatre approches proposées sont divisés en coûts initiaux et en coûts récurrents. Les coûts initiaux sont ceux encourus pour la production d'organismes coralliens résistants et résilients aux changements climatiques, ainsi que la mise en place des quatre approches (Genest *et al.*, 2015). Ceux-ci incluent, mais ne se limitent pas au matériel de plongée sous-marine, au matériel de laboratoire (incluant les produits chimiques, les produits d'extraction des zooxanthelles, les incubateurs pour les zooxanthelles, les ensembles pour PCR et identification

génétique, les ensembles de billes pour les colonnes de purifications avec antigènes, les centrifugeuses, les microscopes, les rayons X, etc.), au matériel de construction de la pouponnière, aux dispositifs de collecte des gamètes, aux bassins et aquariums à flux ouvert, aux pompes et filtreurs et au transport de colonies parentales provenant d'aires de distribution éloignées. Les coûts récurrents correspondent, quant à eux, aux dépenses qui doivent être engendrées périodiquement pour maintenir le fonctionnement du projet (Genest *et al.*, 2015). Ceux-ci incluent, mais ne se limitent pas, à la maintenance des pièces et du matériel de laboratoire, aux coûts de l'électricité et du loyer du laboratoire, à la location d'un bateau, au remplissage quotidien des bombones d'oxygène, au salaire des employés lors des tâches de nettoyage des pouponnières, de la maintenance du matériel et du suivi post-transplantation, ainsi que l'entraînement du nouveau personnel (Edwards *et al.*, 2010a; Guest *et al.*, 2010).

Afin d'approximer le coût de la mise en place des approches de l'hybridation, de la sélection artificielle et de l'acclimatation, une comparaison est effectuée avec l'étude financière faite par Edwards *et al.* (2010a).

La première partie analyse les coûts pour la production de 1000 larves juvénile via la reproduction sexuée, en laboratoire, et l'établissement de celles-ci sur des dispositifs faciles à transférer sur le récif (Annexe I, Tableau 1) (Edwards *et al.*, 2010a), tel qu'énoncé dans l'approche de la sélection artificielle, de l'acclimatation et de l'hybridation. Toutefois, comparativement aux approches détaillées dans le chapitre précédent, l'analyse d'Edwards *et al.* (2010a) sur la culture des coraux sur un an est *in situ*, donc faite dans un environnement isolé en milieu naturel. Les méthodes *ex situ* proposées dans le chapitre précédent engendreraient donc une augmentation substantielle des frais récurrents. Edwards *et al.* (2010a) ont évalué les coûts initiaux à 5 880 \$US et les coûts récurrents à 5 673 \$US par année. Comme l'hybridation demande un minimum de trois générations afin de déterminer s'il y a dépression hybride, le projet peut s'éterniser sur une dizaine d'années, de même pour la sélection artificielle, due au temps de génération relativement long des scléactiniaires. Ceci engendrerait des coûts totaux approximatifs de 62 610 \$US pour une période de dix ans. L'acclimatation nécessite cependant moins de temps en laboratoire, soit deux ans pour la production de larve et leur acclimatation d'une durée d'un an. Ceci engendrerait des coûts approximatifs de 17 226 \$US pour deux ans et la production de mille fragments de coraux juvéniles.

Dans la seconde analyse financière (Annexe I, Tableau 2), Edwards *et al.* (2010a) ont évalué les coûts d'un projet de restauration, correspondant à un jardin de corail. Ceci inclut la collecte des coraux à partir des colonies, la construction d'une pouponnière *in situ*, l'établissement des fragments dans la pouponnière, le maintien des fragments pour un an dans la pouponnière, le transfert des fragments dans l'environnement et leur fixation, ainsi que le maintien et le suivi des transplants sur le récif pour un an. Cet exemple simule une pouponnière produisant environ 10 000 colonies par fragmentation, mesurant entre 7cm et 10cm, situé à 8km en bateau et à 4km du récif, là où les fragments seront transférés. La durée de ce projet est de trois ans. Cette méthode peut s'ajouter à celles produisant des coraux juvéniles via la reproduction sexuée, afin d'augmenter le nombre de transplants au niveau du récif. Les coûts initiaux, sans le matériel de plongée sous-marine, qui a été inclus dans le calcul précédent, sont de 1 380 \$US. Les coûts récurrents correspondent à 27 616 \$US par année pour une durée de trois ans. Un total approximatif de 84 228 \$US est donc espéré pour les trois ans du projet. Toutefois, ceux-ci peuvent être grandement diminués selon la disponibilité d'un bassin de bénévoles et une amélioration des techniques, par exemple. Effectivement, Edwards *et al.* (2010a) ont calculé que le perçage de trous dans le récif pour y introduire les fragments, au lieu d'utiliser de l'époxy ou du ciment sous-marin, est une méthode permettant de tripler ou quadrupler le nombre de transplants par unité de temps. Dans cet exemple, les coûts récurrents diminuent grandement pour atteindre un total de 16 519 \$US par année. Ajouté aux coûts initiaux, le projet coûte maintenant 50 937 \$US pour trois ans, comparativement à 84 228 \$US calculé précédemment.

L'extrait de ce type de projet est non-monnaire, puisqu'il s'agit de l'augmentation de la résistance et la résilience des récifs coralliens, mais il est cependant possible de mettre un prix sur les services écosystémiques qui ne sont pas perdus. Les deux analyses financières précédentes ont été menées aux Philippines, utilisant des ressources locales et se basant sur les salaires horaires de ce pays (Edwards *et al.*, 2010a). Seulement en Asie du Sud-Est, le bénéfice annuel net engendré par les services écosystémiques offerts par les récifs coralliens, tous secteurs confondus, est de 12,66 milliards \$US (Tableau 4.1) (Cesar *et al.*, 2003). Hypothétiquement, si les coûts de la fécondation *ex situ* et du suivi sur dix ans, additionnés aux coûts d'une pouponnière pour une durée de trois ans, ne sont pas améliorés par des méthodes plus efficaces ou par un taux horaire très faible par l'utilisation de bénévoles, un projet de la sorte coûterait 146 489 \$US. S'il y a 12 projets de la sorte,

un total de 1,8 million \$US serait nécessaire. Il est donc possible de voir que le maintien des services écosystémiques, évalués à 12,66 milliards \$US sur un an, via les approches d'amélioration de la résistance et la résilience de récifs coralliens, estimés à 1,8 million de \$US, est rentable, du moins en Asie du Sud-Est. Effectivement, les ressources matérielles et le salaire horaire varient grandement d'un pays à l'autre (Edwards *et al.*, 2010a).

Toutefois, malgré la «rentabilité», les coûts de mise en place de tels projets sont astronomiques et des ressources financières sont indispensables.

4.4. La disponibilité des ressources financières et le financement

Ce projet nécessite un investissement externe et des subventions continues, car les flux négatifs récurrents seront plus importants que les flux positifs. Dans ce cas, la faisabilité dépend intégralement des sources de financement. Effectivement, les approches présentées dans le chapitre précédent sont des projets à long terme, particulièrement pour l'hybridation et la sélection artificielle. De plus, ces approches sont effectuées *ex situ*, ce qui est plus coûteux qu'*in situ*, et limite donc la durée du projet (Toh *et al.*, 2014). Afin de permettre la réalisation de ces quatre approches, une source de financement constante est nécessaire pour couvrir les frais récurrents. Une solution proposée par Edwards *et al.* (2010a) est la culture d'espèces coralliennes ornementales dans les bassins du laboratoire. Effectivement, la culture et la vente de celles-ci peuvent permettre d'absorber une partie des coûts récurrents. Toutefois, il serait important de vérifier les normes pour la vente et l'exportation internationale de telles espèces. De plus, des visites guidées payantes du laboratoire et de la pouponnière *in situ*, en appelée, pourraient être offertes. Ceci permettrait d'éduquer et de sensibiliser le grand public à l'importance des récifs. Également, lancer un programme d'écovolontariat permettrait de diminuer les coûts associés à la main d'œuvre. Certains centres de recherches marins, tels que le Bimini Shark Lab dans les Bahamas, demandent une généreuse contribution de la part des volontaires pour venir participer aux activités de volontariat (BBFSF, 2017). Finalement, ce type de projet permettrait l'atteinte de plusieurs des objectifs d'Aichi inscrits dans le cadre de la Convention sur la Diversité Biologique (CDB). Effectivement, l'amélioration de l'adaptation des espèces coralliennes locales, par l'entremise des quatre approches proposées antérieurement, à des fins de restauration, permettrait d'atteindre les

objectifs 12¹, 14² et 15³ (CDB, s.d.). L'Organisation des Nations Unies (ONU), par l'intermédiaire de la CDB, offre différents programmes de financement et divers types d'appuis financiers substantiels aux 168 pays ayant ratifié la convention, afin qu'ils atteignent les cibles et les objectifs visés (CDB, s.d.). Il serait donc possible que ce projet acquière certaines subventions provenant de la CDB puisqu'il permet l'atteinte de certains objectifs. Il serait intéressant d'approfondir ce sujet afin de déterminer quel type de financement ce projet pourrait bénéficier.

4.5. Les risques

Les risques correspondent aux événements ou aux conditions possibles dont la concrétion aurait un impact important sur la réussite d'un projet (Genest *et al.*, 2015). Dans le cas présent, les risques sont associés à la mise en œuvre de chacune des approches suggérées dans le troisième chapitre.

4.5.1. Sélection artificielle

L'un des risques de la sélection artificielle reste la dérive génétique via le phénomène de la dépression endogamique (Conner & Hartl, 2004). Le nombre de parents nécessaires afin de créer la première génération doit être suffisamment important afin d'éviter la dépression endogamique et la fixation d'allèles délétères (Conner et Hartl, 2004; Edwards & Gomez, 2007).

De plus, il est important de déterminer si les traits sélectionnés sont associés à des loci pléiotropiques, causant une corrélation génétique (Conner & Hartl, 2004). Effectivement, la sélection de certains traits, s'il y a présence de pléiotropie, peut aussi favoriser l'apparition de traits indésirables pour l'accroissement de la valeur adaptative des organismes (Conner & Hartl, 2004). Par exemple, dans la situation hypothétique où le trait associé à la résistance à la maladie de la bande blanche est aussi associé à une diminution de la production de gamètes, la sélection sélectionnera aussi les organismes produisant moins de gamètes. Au niveau d'un récif, ceci peut avoir une importance capitale pour la propagation de la résistance à la maladie de la bande blanche.

¹ D'ici à 2020, l'extinction d'espèces menacées connues est évitée et leur état de conservation, en particulier de celles qui tombent le plus en déclin, est amélioré et maintenu.

² D'ici à 2020, les écosystèmes qui fournissent des services essentiels et contribuent aux moyens de subsistance sont restaurés et sauvegardés.

³ D'ici à 2020, la résilience des écosystèmes et la contribution de la diversité biologique au stock de carbone sont améliorées, grâce aux mesures de conservation et restauration, y compris la restauration d'au moins 15% des écosystèmes dégradés, contribuant ainsi à l'atténuation des changements climatiques et l'adaptation à ceux-ci.

D'ailleurs, puisque la base de cette approche réside sur la reproduction sexuée, les bénéfices de celle-ci peuvent demander beaucoup de temps, de ressources et de patience, car le temps de génération des scléactiniaires est d'en moyenne vingt ans (Csaszar *et al.*, 2010). Donc, à fonctions systémiques égales, les espèces avec un temps de génération plus court devraient être favorisées pour cette approche. De plus, le temps nécessaire à la propagation de la résistance dépend de l'héritabilité du trait (Conner & Hartl, 2004). Effectivement, l'héritabilité d'un trait détermine la magnitude de la réponse directe à une certaine force de sélection sur ce même trait (Conner & Hartl, 2004). S'il y a une réponse positive à la sélection, cela signifie qu'il y a assez de variance génétique additive dans la population pour le trait quantitatif sélectionné varie. La sélection agit uniquement sur la portion génétique additive de cette variation phénotypique. Si la sélection artificielle est effectuée sur un nombre important de générations, une perte de la variance génétique additive peut se produire, due à la fixation des allèles, et la sélection artificielle atteint un plateau nommé la limite de sélection (Conner & Hartl, 2004). La sélection artificielle n'a plus d'effet, car il n'y a plus de variation génétique additive dans la population.

4.5.2. Acclimatation

À l'heure actuelle, aucun risque n'a été documenté pour l'acclimatation de colonies coralliennes, toutefois elle est limitée. Effectivement, même s'il n'est pas connu, les coraux ont un potentiel d'acclimatation thermique limite dû aux processus biologiques de dénaturation des protéines à une certaine température. Cependant, deux genres de coraux relativement sensibles à la chaleur ont été retrouvés aux environs de sources thermales, dans la mer de Banda en Indonésie, à des températures avoisinant les 34°C (Brown & Cossins, 2011).

4.5.3. Hybridation

L'un des risques de l'hybridation est la dépression hybride. Il s'agit d'une diminution de la valeur adaptative de la première génération hybride due à un ensemble génétique haploïde de chacun des parents (Edmands, 2007). Ceci peut être attribué à une perturbation de l'adaptation de chacune des populations, une sous-dominance, ou aux bris des relations épistatiques au sein d'un complexe de gènes coadaptés (Edmands, 2007). L'adaptation de populations isolées, via l'épistasie dominante, met en place des complexes uniques de gènes coadaptés favorisant la valeur adaptative de cette population (Edmands, 2007). Lorsqu'il y a reproduction entre deux populations isolées, la

ségrégation et la recombinaison peuvent briser ces complexes et amener des changements au niveau génétique qui ne sont pas nécessairement avantageux pour les hybrides (Edmands, 2007). La dépression hybride a la possibilité de n'apparaître qu'à la troisième génération, ayant des conséquences catastrophiques sur cette génération (Edmands, 2007). Les tests servant à vérifier s'il y a dépression hybride peuvent donc être de longue haleine, étant donné le temps de génération moyen des scléactiniaires, qui est d'environ vingt ans (Csaszar *et al.*, 2010).

La dépression endogamique est un autre risque associé à cette approche et elle peut apparaître rapidement dans une population hybride (Conner et Hartl, 2004). Effectivement, si la première génération d'hybride possède un faible nombre d'individus et qu'elle est sexuellement isolée des deux lignées parentales, la fixation d'allèles risque d'être rapide (Conner & Hartl, 2004). Il est donc nécessaire d'avoir un nombre suffisant d'individus hybrides avec un matériel génétique différent afin de garder une certaine diversité génétique (Edwards & Gomez, 2007). Une autre alternative pour éviter la dépression endogamique est que la génération hybride puisse se reproduire avec l'une des lignées parentales.

Un autre risque associé à l'hybridation entre différentes espèces provenant d'aires de distributions éloignées est l'apport de nouvelles maladies (Willis *et al.*, 2006). L'avantage d'effectuer l'hybridation *ex situ* est associé à la filtration de l'eau sortant des bassins et donc la diminution de la propagation de maladies qui pourraient décimer des récifs complets. Le fait de placer les nouvelles espèces en quarantaine dans les bassins et les aquariums, avec des espèces locales, permet de tester la propagation de maladies. Si les nouvelles espèces sont contagieuses, la maladie est restreinte aux bassins. S'il n'y a pas de contamination dans les bassins contenant plusieurs espèces sur une période de plusieurs années, le risque de contamination de l'environnement récifal naturel est alors probablement très bas. Une fois transplantées, s'il y a des infections, les colonies affectées devraient être retirées de l'environnement et placées en quarantaine dans les bassins et les aquariums afin d'identifier le pathogène et déterminer comment l'éliminer de l'environnement.

Finalement, l'hybridation peut engendrer des espèces invasives ayant un avantage compétitif sur les espèces endémiques (van Oppen *et al.*, 2015; Willis *et al.*, 2006). Les hybrides peuvent même, jusqu'à un certain point, mener à l'extinction des espèces endémiques par une appropriation des ressources (van Oppen *et al.*, 2015; Willis, *et al.*, 2006). Effectivement, un hybride n'est pas considéré comme une espèce indigène, mais comme une espèce exotique. La vigueur hybride

caractérisant la première génération d'hybride peut favoriser la propagation de l'espèce et engendrer une compétition avec les espèces natives pour les ressources telles que la lumière, par exemple (Willis *et al.*, 2006). Si l'hybride a un taux de croissance plus rapide alors il peut facilement devenir compétitif et croître au détriment des espèces endémiques.

Avant de transférer un hybride dans un environnement naturel, il est nécessaire de connaître sa biologie et les caractéristiques de celui-ci. C'est l'une des raisons pour lesquelles l'approche de l'hybridation est de longue durée. Une fois transféré sur le récif, les sites de transplantation devraient être cartographiés à l'aide d'un appareil de géolocalisation afin de faciliter le suivi des transplants et noter les nouvelles colonies. L'analyse de l'accroissement de la population devrait être détaillée et effectuée deux fois par année pour une acquisition constante de données sur les modes de reproductions asexuées et sexuées. De plus, les interactions avec les différents organismes de l'écosystème devraient aussi être identifiées et répertoriées. Si l'espèce devient envahissante, des mesures d'exclusion devraient être mises en place afin de contrôler et limiter les ravages résultant de l'introduction de l'hybride. Ce suivi peut aussi permettre de déterminer s'il y a un faible recrutement dû à un cas de dépression hybride ou endogamique.

4.5.4. Mutations

Il est connu que les mutations, qu'elles soient naturelles ou induites, soient habituellement neutres ou létales (Beaudry, 1985). Il est donc probable que le temps nécessaire à l'apparition des mutations avantageuses avec de tels procédés soit très long. Le risque principal de cette approche est qu'il n'y ait aucune mutation avantageuse apparaissant au sein d'une population symbiotique au cours de l'expérimentation. De plus, les chances qu'une mutation apparaisse chez des symbiotes non associés aux coraux, permettant la symbiose de ceux-ci, tout en favorisant l'hôte par rapport aux changements climatiques, sont aussi extrêmement minces.

Par conséquent, cette analyse de faisabilité montre qu'il est techniquement possible de mettre en place les quatre marches à suivre basées sur des protocoles actuellement utilisés, afin d'augmenter la résistance et la résilience des récifs face aux changements climatiques. La sélection artificielle, l'acclimatation, l'hybridation et les mutations des zooxanthelles ont le potentiel d'améliorer la valeur adaptative des coraux. Effectivement, les avantages de l'augmentation de la résistance et la résilience des récifs coralliens dépassent largement les coûts inhérents à un tel projet. L'analyse

financière effectuée ici n'est que très sommaire et ce projet demanderait une analyse financière plus approfondie effectuée par des spécialistes de la réhabilitation et restauration des récifs coralliens. Cette analyse donnerait l'heure juste pour un emplacement donné et pour le matériel disponible via des emprunts ou des consortiums avec des laboratoires déjà en place. De plus, elle permettrait de déterminer le prix exact du financement nécessaire et vers quelle option de financement, publique ou privée, le projet devrait se diriger. Finalement, les risques les plus importants pouvant être encourus par chacune des méthodes sont adressés et les actions nécessaires à la contingence de ces risques sont établies. Dans l'ensemble, l'application des principes de biologie évolutive via quatre différentes approches pour l'augmentation de la résistance et de la résilience des écosystèmes récifaux semble être faisable, si une aide financière substantielle appuie ce projet, si le matériel et les installations sont à disposition, et si les actions anthropiques n'exacerbent pas à la vitesse et l'intensité des changements globaux, au-delà des prédictions actuelles.

Conclusion

Le déclin de l'état de santé des récifs coralliens et la perte considérable de cet écosystème à l'échelle mondiale entraîne de lourdes conséquences écologiques et des changements importants pour toute personne liée de près ou de loin aux récifs. Effectivement, les services écosystémiques que les récifs coralliens offrent, que ce soit par les pêcheries, la protection côtière ou le tourisme, entre autres, touchent quotidiennement plus de 500 millions de personnes.

Les processus biologiques caractéristiques des coraux, tels que la diversification de leurs modes de reproduction, leur symbiose avec des dinoflagellés unicellulaires, la formation de leur squelette calcaire et le processus menant au blanchissement, permettent de comprendre comment les récifs coralliens se sont formés au cours des millénaires et ont pu s'étendre dans les eaux tropicales et subtropicales. Ceci permet aussi de comprendre comment les changements climatiques globaux (l'acidification et l'augmentation de la température des océans, ainsi que l'intensification du régime des tempêtes) impactent ces écosystèmes. De plus, il est maintenant possible de comprendre les liens entre les différentes méthodes de conservation et de protection actuelles des récifs (les aires marines protégées, les récifs artificiels, la culture et transplantation corallienne, ainsi que la colonisation assistée) et les limitations de leurs emplois, engendrées par les changements climatiques globaux. Il est donc plus facile de saisir l'importance du défi que représente la pérennité des écosystèmes récifaux.

Le processus d'adaptation permet de favoriser la valeur adaptative d'un individu et donc de favoriser sa survie en tenant compte des pressions de sélection. L'évolution quant à elle, s'applique à l'échelle de la population et dirige la valeur adaptative moyenne de cette dernière vers un optimum. Ces deux processus sont guidés tout d'abord par des changements dans la variation génétique des populations survenant par l'interaction des quatre forces évolutives (le flux génétique, la dérive génétique, les mutations et la sélection naturelle). Ceci entraîne une modification des fréquences alléliques permettant l'apparition de traits adaptatifs. Dans un second temps, ces processus sont aussi dirigés par la variation dans la plasticité des phénotypes, qui prend place via des modifications épigénétiques, et permet de contrer les pressions de sélection d'un environnement changeant. Le transfert générationnel de ces changements, génétiques ou plastiques, est essentiel pour qu'il y ait évolution. La compréhension de ces mécanismes a permis à

l'être humain de favoriser la transmission de ces changements, résultant en des procédés tels que l'hybridation et la sélection artificielle. Ceux-ci ont été amplement utilisés dans l'histoire de l'humanité pour servir les besoins de l'homme. Toutefois, ces mécanismes peuvent aussi être employés pour contrer les effets négatifs d'origine anthropique sur les écosystèmes et favoriser leur adaptation aux nouvelles conditions environnementales. Effectivement, l'exemple bien connu de la rescousse génétique du *Puma concolor coryi* montre que l'homme a la possibilité d'utiliser les forces évolutives dans un cadre de restauration et de conservation. Cela indique que le transfert de connaissances à ce sujet pourrait être un pas en avant dans la protection des écosystèmes fragilisés.

La biologie évolutive, au travers les forces et les principes discutés précédemment, pourrait être une nouvelle alternative aux limites des méthodes de conservation et de restauration actuelles des récifs. Effectivement, ceci permettrait de favoriser la résistance et la résilience de ces écosystèmes marins en contrant les menaces anthropiques grandissantes. Quatre méthodes ont été présentées, incluant les bénéfices de celles-ci. La sélection artificielle de coraux résistants au blanchissement et aux maladies, le changement de la plasticité de la tolérance thermique par l'acclimatation des coraux et des larves, l'apparition d'espèces nouvelles possédant de nouveaux traits par un jeu de dominance des allèles des deux lignées parentales suite à l'hybridation interspécifique ou intraspécifique, ainsi que l'accélération de l'émergence de mutations chez le symbiote permettant une médiation des processus d'expulsion et de thermotolérance de ce dernier, montrent qu'il est techniquement possible de favoriser la résilience et la résistance des récifs coralliens par l'utilisation des forces évolutives dans un cadre de restauration et de conservation. De plus, les cadres logiques résumant les marches à suivre pourraient servir de base à la conception de modèles plus élaborés et plus efficaces.

La faisabilité des quatre approches, soutenue par l'analyse des contraintes budgétaires, organisationnelles et temporelles, l'étude des avantages non financiers, l'examen de la rentabilité, la considération des besoins financiers, ainsi que l'évaluation des risques, montre qu'il est possible d'aider à la pérennité des écosystèmes récifaux grâce à la biologie évolutive.

Somme toute, le défi que représentent la conservation et la restauration des récifs est énorme et ne peut être effectué sans l'accroissement de la résilience des coraux. De plus, il est crucial d'agir rapidement, car les changements climatiques, si la tendance se maintient, risquent de s'intensifier et donc d'exacerber les pressions sur les récifs. De plus, il est important de comprendre que même

si la résilience aux changements globaux est favorisée, les causes de dépérissement locales doivent aussi être adressées. D'où l'importance de mettre en place une gestion intégrée, incluant les méthodes de protections actuelles telles que les aires marines protégées, les récifs artificiels ainsi que la culture et transplantation corallienne, par exemple, afin de réellement maximiser les retombées de ces approches. De plus, il serait primordial que les approches basées sur la biologie évolutive, même si elles nécessitent de plus amples analyses, soient testées et amenées à l'intention des décideurs rapidement. Finalement, il est indispensable que les populations dépendant directement de la santé des récifs deviennent une partie prenante de tels projets afin d'en assurer la pérennité. En espérant que cet essai ait permis de voir sous un nouvel angle les possibilités qui s'offrent à la problématique de la dégradation des écosystèmes récifaux en mettant en parallèle des domaines pourtant distants de la biologie, soit la conservation et la biologie évolutive.

Liste des références

- Abbott, R. J., Hegarty, M. J., Hiscock, S. J., & Brennan, A. C. (2010). Homoploid hybrid speciation in action. *Taxon*, vol.59, no5, p.1375-1386.
- Abelson, A., Nelson, P., Edgar, G., Shashar, N., Reed, D., Belmaker, J., Krause, G., Beck, M.W., Brokovich, E., France, R., & Gaines, S. (2016). Expanding marine protected areas to include degraded coral reefs. *Conservation Biology*, vol.30, no6, p.1182-1191.
- Aichi Biodiversity Targets. In United Nations Environment Programme, *Convention on Biological Diversity*. <https://www.cbd.int/sp/targets/default.shtml> (Page consultée le 14 mars 2017).
- AIMS (Australian Institute of Marine Sciences) (2017). National Sea Simulator. In Australian Institute of Marine Sciences, *Australian Institute of Marine Sciences* <http://www.aims.gov.au/seasim> (Page consultée le 22 avril 2017).
- Alberts, B., Bray, D., Hopkin, K., Johnson, A., Lewis, J., Raff, M., Roberts, K. & Walter, P. (2004). *L'essentiel de la biologie cellulaire, 2e éd.* Paris, Médecine-Science Flammarion, 739 p.
- Allemand, D., Tambutté, É., Zoccola, D., & Tambutté, S. (2011). Coral calcification, cells to reefs. In Dubinsky, Z & Stambler, N., *Coral reefs: an ecosystem in transition* (p.119-150). Netherlands, Springer.
- Arnold, M. L. (2004). Transfer and origin of adaptations through natural hybridization: were Anderson and Stebbins right? *The Plant Cell*, vol. 16, no3, p.562-570.
- Bastow, R., Mylne, J. S., Lister, C., Lippman, Z., Martienssen, R. A., & Dean, C. (2004). Vernalization requires epigenetic silencing of FLC by histone methylation. *Nature*, vol. 427, no6970, p. 164-167.
- Bay, R. A., & Palumbi, S., R. (2014) Multilocus adaptation associated with heat resistance in reef-building corals. *Current Biology*, vol. 24, no24, p 2952–2956.
- BBFSF (Bimini Biological Field Station Foundation) (2017). Volunteer. In Bimini Biological Field station Foundation, *Bimini SharkLab*. <http://www.biminisharklab.com/opportunities/volunteer> (Page consultée le 22 avril 2017)
- Beaudry, J.-R., (1985). *Génétique Générale*. Montréal, Décarie, 504 p.
- Bellwood, D. R., Hughes, T. P., Folke, C. & Nyström, M. (2004). Confronting the coral reef crisis. *Nature*, vol.429, p. 827-833.
- Berkelmans, R., & Van Oppen, M. J. (2006). The role of zooxanthellae in the thermal tolerance of corals: a 'nugget of hope' for coral reefs in an era of climate change. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, vol.273, no 1599, p.2305-2312.
- Blackall, L. L., Wilson, B., & Oppen, M. J. (2015). Coral—the world's most diverse symbiotic ecosystem. *Molecular Ecology*, vol.24, no21, p.5330-5347.

- Brandon, R. N. (1996). *Concepts and methods in evolutionary biology*. New York, USA, Cambridge University Press, 221p.
- Brown, B. E., & Cossins, A. R. (2011). The potential for temperature acclimatisation of reef corals in the face of climate change. *In* Dubinsky, Z. & Stambler, N, *Coral Reefs: An Ecosystem in Transition* (p. 421-433). Netherlands, Springer.
- Burt, J., Bartholomew, A., Bauman, A., Saif, A., & Sale, P. F. (2009). Coral recruitment and early benthic community development on several materials used in the construction of artificial reefs and breakwaters. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, vol.373, no1, p.72-78.
- Campbell, N.A. & Reece, J.B. (2007). *Biologie, 3ième édition*. Québec, Édition du Renouveau Pédagogique inc., 1334 p.
- Carroll, S. P., Jørgensen, P. S., Kinnison, M. T., Bergstrom, C. T., Denison, R. F., Gluckman, P., Smith, T. B., Strauss, S. Y., & Tabashnik, B. E. (2014). Applying evolutionary biology to address global challenges. *Science*, vol.346, no6207, DOI: 10.1126/science.1245993.
- CD (Congressional Digest) (2014). Ocean and Environment: Impact of Climate Change on Ocean Health and Marine Ressources vol.93 no7. Washington, DC, *Congressional Digest*, 4p. <https://eds-a-ebsohost-com.ezproxy.usherbrooke.ca/eds/pdfviewer/pdfviewer?sid=722e71b3-6cea-413e-b8a3-9696e8c98287%40sessionmgr4009&vid=9&hid=4108> (Page consultée le 12 janvier 2017)
- Cesar, H., Burke, L., & Pet-Soede, L. (2003). *The economics of worldwide coral reef degradation*, Cesar environmental economics consulting, 24 p. https://www.wwf.or.jp/activities/lib/pdf_marine/coral-reef/cesardegradationreport100203.pdf (Page consultée le 24 mars 2017).
- Chauvenet, A. L. M., Ewen, J. G., Armstrong, D. P., Blackburn, T. M., & Pettorelli, N. (2013). Maximizing the success of assisted colonizations. *Animal Conservation*, vol.16, no2, p.161-169.
- Cheal, A., Aaron, M. A., MacNeil, Cripps, E., Emslie, M. J., Jonker, M., Schaffelke, B. & Sweatman, H. (2010). Coral–macroalgal phase shifts or reef resilience: links with diversity and functional roles of herbivorous fishes on the Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, vol.29, p.1005– 1015.
- Chen, C. A., Wang, J. T., Fang, L. S., & Yang, Y. W. (2005). Fluctuating algal symbiont communities in *Acropora palifera* (Scleractinia: Acroporidae) from Taiwan. *Marine Ecology Progress Series*, vol.295, p.113-121.
- Cohen, S., & Fine, M. (2012). Measuring gross and net calcification of a reef coral under ocean acidification conditions: methodological considerations. *Biogeosciences Discussions*, vol.9, no7, p.8241-8272.
- Conner, J. K., & Hartl, D. L. (2004). *A primer of ecological genetics*. Sunderland, MA, Sinauer Associates Inc., 304p.
- Costanza, R., de Groot, R., Sutton, P., van der Ploeg, S., Anderson, S. J., Kubiszewski, I., Faber, S., & Turner, R. K. (2014). *Changes in the global value of ecosystem services: Global Environmental Change*, vol.26, p.152-158.

- Csaszar, N. B., Ralph, P. J., Frankham, R., Berkelmans, R., & van Oppen, M. J. (2010). Estimating the potential for adaptation of corals to climate warming. *PloS One*, vol.5, no.3, e9751.
- Daly, M., Brugler, M. R., Cartwright, P., Collins, A. G., Dawson, M. N., Fautin, D. G., France, S. C., McFadden, C. S., Opresko, D. M., Rodriguez, E., Romano, S. L., & Stake, J. L. (2007). The phylum Cnidaria: a review of phylogenetic patterns and diversity 300 years after Linnaeus. *Zootaxa*, vol.1668, p.127-182.
- De La Torre, A. (2015) Genomic Admixture and Species Delimitation in Forest Trees. In Pontarotti, P., *Evolutionary Biology: Biodiversification from genotype to phenotype* (p.287-303). Marseille, France, Springer.
- Donelson, J. M., & Munday, P. L. (2015). Transgenerational plasticity mitigates the impact of global warming to offspring sex ratios. *Global change biology*, vol.21, no8, p.2954-2962.
- Dullo, C. (2016) Reefs (Biogenic). In Harff, J., Meschede, M., Petersen, S., Thiede, J., *Encyclopedia of Marine Geosciences* (p.718-721). Springer Netherlands.
- EB (Encyclopaedia Britannica) (2014). Hybrid genetics. In *Encyclopaedia Britannica, Encyclopaedia Britannica*. <https://www.britannica.com/science/hybrid> (Page consultée la 11 mars 2017)
- Edmands, S. (2007). Between a rock and a hard place: evaluating the relative risks of inbreeding and outbreeding for conservation and management. *Molecular Ecology*, vol.16, no3, p.463-475.
- Edwards, A. J., & Gomez, E. D. (2007). *Reef restoration concepts and guidelines: making sensible management choices in the face of uncertainty*. St Lucia, Australia, The coral reef targeted research & Capacity Building for management program, 44 p.
- Edwards, A.J. (2010). *Reef Rehabilitation Manual*. St Lucia, Australia, Coral Reef Targeted Research & Capacity Building for Management Program, 166 p.
- Edwards, A.J., Guest, J., Rinkevish, B., Omori, M., Iwao, K., Levy, G., & Shaish, L. (2010a) Evaluating costs of restoration. In Edwards, A.J., *Coral Reef Rehabilitation Manual* (p.113-128) St Lucia, Australia, Coral Reef Targeted Research & Capacity Building for Management Program.
- Edwards, A.J., Job, S., & Wells, S. (2010b) Learning lessons from past reef-rehabilitation projects. In Edwards, A.J., *Coral Reef Rehabilitation Manual* (p.129-167) St Lucia, Australia, Coral Reef Targeted Research & Capacity Building for Management Program.
- Freeman, S. & Herron, J.C. (2007) *Evolutionary Analysis, 4^e ed.*, San Francisco, USA, Pearson Benjamin Cummings, 834p.
- FWS (U.S. Fish and Wildlife Service) (s.d.). *Florida Panther and the Genetic Restoration Program*. Florida, USA, U.S. Fish and Wildlife Service, 1p. <https://www.fws.gov/verobeach/MammalsPDFs/FloridaPantherandtheGeneticRestorationProgram.pdf> (Page consultée le 10 avril 2017).
- Gabriel, W. (2005). How stress selects for reversible phenotypic plasticity. *Journal of Evolutionary Biology*, vol.18, no4, p.873-883.

- Gallagher, R. V., Makinson, R. O., Hogbin, P. M., & Hancock, N. (2015). Assisted colonization as a climate change adaptation tool. *Austral Ecology*, vol.40, no1, p.12-20.
- Gardner, T. A., Cote, I. M., Gill, J. A., Grant, A., & Watkinson, A. R. (2005). Hurricanes and Caribbean coral reefs: impacts, recovery patterns, and role in long-term decline. *Ecology*, vol.86, no1, p.174-184.
- Garrison, V. H., & Ward, G. (2012). Transplantation of storm-generated coral fragments to enhance Caribbean coral reefs: A successful method but not a solution. *Revista de Biología Tropical*, vol.60, p.59-70.
- Gates, R. D., & Ainsworth, T. D. (2011). The nature and taxonomic composition of coral symbiomes as drivers of performance limits in scleractinian corals. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, vol.408, no1, p.94-101.
- Gattuso, J.-P. (2005). *Methods for measuring calcification rates in different systems*, Laboratoire d'Océanographie de Villefranche-Sur-Mer, Villefranche-Sur-Mer, France, 30 p.
- GC (Gouvernement du Canada) (2013). How and Where Hurricanes Form. In Gouvernement of Canada, *Environment and Climate Change*. <http://www.ec.gc.ca/ouragans-hurricanes/default.asp?lang=En&n=9FDFBF2C-1> (Page consultée le 19 janvier 2017).
- Genest B., Nguyen, T.H., Babineau, L., & Genest, P. (2015). *Principes et techniques de la gestion de projets, 5e ed.* Laval, Les Éditions Sigma Delta, 555p.
- Gillespie, J. (2004). *Population Genetics: A Concise Guide, Second Edition*. Baltimore, Maryland. Johns Hopkins University Press, 217 p.
- Glynn, P. W. (1993). Coral reef bleaching: ecological perspectives. *Coral reefs*, vol.12, no1, p.1-17.
- Goulet, T. L., Cook, C. B., & Goulet, D. (2005). Effect of short-term exposure to elevated temperatures and light levels on photosynthesis of different host-symbiont combinations in the *Aiptasia pallida*/Symbiodinium symbiosis. *Limnology and Oceanography*, vol.50, no5, p.1490-1498.
- Guest, J., Heyward, A., Omori, M., Iwao, K., Morse, A., & Boch, C. (2010). Rearing coral larvae for reef rehabilitation. In Edwards, A.J., *Coral Reef Rehabilitation Manual* (p. 73-98). St Lucia, Australia, *Coral Reef Targeted Research & Capacity Building for Management Program*.
- Hagedorn, M., Carter, V. L., Hollingsworth, L., Leong, J. C., Kanno, R., Borneman, E. H., Petersen, D., Laterveer, M., Brittsan, M., & Schick, M. (2009). Ex Situ Culture of Caribbean and Pacific Coral Larvae Comparing Various Flow-Through Chambers. *Smithsonian Contributions to the Marine Sciences*, vol.38, p.259-267.
- Harrison, P. L. (2011). Sexual Reproduction of Scleractinian Corals. In Dubinsky, Z., & Stamber, N., *Coral reefs: an ecosystem in transition* (p. 59-85). Springer Netherlands.
- Hendry, A. P. (2016). *Eco-evolutionary dynamics*. Princeton, Princeton University Press, 416p.

- Hildemann, W. H., Raison, R. L., Cheung, G., Hull, C. J., Akaka, L., & Okamoto, J. (1977). Immunological specificity and memory in a scleractinian coral. *Nature*, vol.270, no5634, p.219-223.
- Hoegh-Guldberg, O., Mumby, P. J., Hooten, A. J., Steneck, R. S., Greenfield, P., Gomez, E., Harvell, C. d., Sale, P. F., Edwards, A. J., Caldeira, K., Knowlton, N., Eakin, C. M., Iglesias-Prieto, R., Muthiga, N., Bradbury, R. H., Dubi, A. & Hatziolos, M. E. (2007). Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science*, vol.318, no5857, p.1737-1742.
- Hoffmann, A. A., & Sgrò, C. M. (2011). Climate change and evolutionary adaptation. *Nature*, vol.470, no7335, p.479-485.
- Höglund, J. (2009). *Evolutionary conservation genetics*. Oxford, New York, Oxford University Press, 198p.
- Hostetler, J. A., Onorato, D. P., Jansen, D., & Oli, M. K. (2013). A cat's tale: the impact of genetic restoration on Florida panther population dynamics and persistence. *Journal of Animal Ecology*, vol.82, no3, p.608-620.
- Huertas, I. E., Rouco, M., López-Rodas, V., & Costas, E. (2011). Warming will affect phytoplankton differently: evidence through a mechanistic approach. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences*, vol.278, no1724, p. 3534-3543.
- Hughes, T. P., Carpenter, S., Rockström, J., Scheffer, M., & Walker, B. (2013). Multiscale regime shifts and planetary boundaries. *Trends in Ecology & Evolution*, vol.28, no7, p.389-395.
- Iglesias-Prieto, R., Matta, J. L., Robins, W. A., & Trench, R. K. (1992). Photosynthetic response to elevated temperature in the symbiotic dinoflagellate *Symbiodinium microadriaticum* in culture. *Proceedings of the national Academy of Sciences*, vol.89, no21, p.10302-10305.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) (2014a) *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part B: Regional Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge, United Kingdom and New York, USA, Cambridge University Press, 688 p. http://www.ipcc.ch/pdf/assessment-report/ar5/wg2/WGIIAR5-FrontMatterB_FINAL.pdf (Page consultée le 8 janvier 2017)
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) (2014b). *Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Geneva, Switzerland, IPCC, 151p. http://www.ipcc.ch/pdf/assessment-report/ar5/syr/SYR_AR5_FINAL_full_wcover.pdf (Page consultée le 2 mars 2017).
- IUCN/SSC (International Union for Conservation of Nature/Species Survival Commission) (2013). *Guidelines for Reintroductions and Other Conservation Translocations. Version 1.0*. Gland, Switzerland, IUCN Species Survival Commission, 72 p. <https://portals.iucn.org/library/efiles/documents/2013-009.pdf>
- Jaap, W. C. (2000). Coral reef restoration. *Ecological Engineering*, vol.15, no3, p.345-364.

- Jimbo, M., Suda, Y., Koike, K., Nakamura-Tsuruta, S., Kominami, J., Kamei, M., Hirabayashi, J., Sakai, R., & Kamiya, H. (2013). Possible involvement of glycolipids in lectin-mediated cellular transformation of symbiotic microalgae in corals. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, vol.439, p.129-135.
- Johannes, R. E., & Wiebe, W. J. (1970). Method for determination of coral tissue biomass and composition. *Limnology and Oceanography*, vol.15, no5, p.822-824.
- Johnson, W. E., Onorato, D. P., Roelke, M. E., Land, E. D., Cunningham, M., Belden, R. C., McBride, R., Jansen, D., Lotz, M., Shindle, D., Howard, J., Wildt, D. E., Penfold, L. M., Hostetler, J. A., Oli, M. K., & O'Brien, S. J. (2010). Genetic restoration of the Florida panther. *Science*, vol.329, no5999, p.1641-1645.
- Jokiel, P. L. (2016). Predicting the impact of ocean acidification on coral reefs: evaluating the assumptions involved. *ICES Journal Of Marine Science / Journal Du Conseil*, vol.73, no3, p.550-557.
- Jones, A. M., & Berkelmans, R. (2011). Tradeoffs to thermal acclimation: energetics and reproduction of a reef coral with heat tolerant Symbiodinium type-D. *Journal of Marine Biology*, 2011, 12p.
- Jones, A. M., Berkelmans, R., van Oppen, M. J., Mieog, J. C., & Sinclair, W. (2008). A community change in the algal endosymbionts of a scleractinian coral following a natural bleaching event: field evidence of acclimatization. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, vol.275, no1641, p.1359-1365.
- Jones, T. A., & Monaco, T. A. (2009). A role for assisted evolution in designing native plant materials for domesticated landscapes. *Frontiers in Ecology and the Environment*, vol.7, no10, p.541-547.
- Kang, N. Y., & Elsner, J. B. (2015). Trade-off between intensity and frequency of global tropical cyclones. *Nature Climate Change*, vol.5, no7, p.661-664.
- Kenkel, C. D., & Matz, M. V. (2016). Gene expression plasticity as a mechanism of coral adaptation to a variable environment. *Nature Ecology & Evolution*, vol.1, no.14, doi:10.1038/s41559-016-0014
- Kitano, H., & Oda, K. (2006). Self-extending symbiosis: A mechanism for increasing robustness through evolution. *Biological Theory*, vol.1, no1, p.61-66.
- Kuffner, I. B., Hickey, T. D., & Morrison, J. M. (2013). Calcification rates of the massive coral *Siderastrea siderea* and crustose coralline algae along the Florida Keys (USA) outer-reef tract. *Coral Reefs*, vol.32, no4, p.987-997.
- Kvennefors, E. C. E., Leggat, W., Hoegh-Guldberg, O., Degnan, B. M., & Barnes, A. C. (2008). An ancient and variable mannose-binding lectin from the coral *Acropora millepora* binds both pathogens and symbionts. *Developmental & Comparative Immunology*, vol.32, no12, p.1582-1592.
- L'Héritier, P. & Leblon, G. (s.d.) Mutations *In Universalis* éducation en ligne, Encyclopaedia Universalis. *Encyclopædia Universalis*, <http://www.universalis-edu.com/encyclopedie/mutations/> (Page consultée le 12 mars 2017)

- Laborel, J.L. (1969). *Les peuplements de madreporaires des côtes tropicales du Brésil*. France, Annales Universitaires d'Abidjan, 260p.
- Lamberson, W. P., & Manning, E. P. (2015). *Artificial selection*. En ligne, Salem Press Encyclopedia of Health, 3p.
- Leal, M. C., Ferrier-Pagès, C., Peterson, & Osinga, R. (2016). Coral aquaculture: applying scientific knowledge to ex situ production. *Reviews in Aquaculture*, vol.31, no10, p. 555-561.
- Libro, S., & Vollmer, S. V. (2016). Genetic signature of resistance to white band disease in the Caribbean staghorn coral *Acropora cervicornis*. *PLoS One*, vol.11, no1, e0146636.
- Lin, S., Cheng, S., Song, B., Zhong, X., Lin, X., Li, W., Li, L., Zhang, Y., Zhang, H., Ji, Z., Cai, M., Zhuang, Y., Shi, X., Lin, L., Wang, L., Wang, Z., Lui, X., Yu, S., Zeng, P., Hao, H., Zou, Q., Chen, C., Li, Y., Wang, Y., Xu, C., Meng, S., Xu, X., Wanf, J., Yang, H., Campbell, D.A., Sturm, N.R., Dagenais-Bellefeuille, S. & Morse, D. (2015). The *Symbiodinium kawagutii* genome illuminates dinoflagellate gene expression and coral symbiosis. *Science*, vol.350, no6261, p.691-694.
- Little, A. F., Van Oppen, M. J., & Willis, B. L. (2004). Flexibility in algal endosymbioses shapes growth in reef corals. *Science*, vol.304, no5676, p.1492-1494.
- Littman, R. A., van Oppen, M. J., & Willis, B. L. (2008). Methods for sampling free-living *Symbiodinium* (zooxanthellae) and their distribution and abundance at Lizard Island (Great Barrier Reef). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, vol.364, no1, p.48-53.
- Loewe, L., & Hill, W. G. (2010). The population genetics of mutations: good, bad and indifferent. *The Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, vol.365, no1544, p.1153-1167.
- Magris, R. A., Heron, S. F., & Pressey, R. L. (2015). Conservation planning for coral reefs accounting for climate warming disturbances. *PLoS One*, vol.10, no11, e0140828.
- McGuigan, K., Rowe, L., & Blows, M. W. (2011). Pleiotropy, apparent stabilizing selection and uncovering fitness optima. *Trends in Ecology & Evolution*, vol.26, no1, p.22-29.
- MEA (Millennium Ecosystem Assessment) (2005). *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*. Washington, DC, Island Press, 137 p. <http://www.millenniumassessment.org/documents/document.356.aspx.pdf> (page consultée le 29 avril 2017)
- Miko, I. (2008) Genetic dominance: genotype-phenotype relationships. *Nature Education*, vol.1, no1, p.140.
- Miller, A. W., & Richardson, L. L. (2015). Emerging coral diseases: a temperature-driven process? *Marine Ecology*, vol.36, no3, p.278-291.
- Miller, J., Waara, R., Muller, E., & Rogers, C. (2006). Coral bleaching and disease combine to cause extensive mortality on reefs in US Virgin Islands. *Coral Reefs*, vol.25, no3, p.418-418.
- Mirouze, M., & Paszkowski, J. (2011). Epigenetic contribution to stress adaptation in plants. *Current Opinion in Plant Biology*, vol.14, no3, p.267-274.

- Mullen, K.M., Peters, E.C. & Harvell, C.D. (2004). Coral Resistance to Disease. In Rosenberg, E. & Loya, Y., *Coral Health and Disease* (P.377-399). Berlin, Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Mumby, P. J. (2006). The impact of exploiting grazers (Scaridae) on the dynamics of Caribbean coral reefs. *Ecological Applications*, vol.16, no2, p.747-769.
- Muscatine, L., McCloskey, L. R., & Marian, R. E. (1981). Estimating the daily contribution of carbon from zooxanthellae to coral animal respiration. *Oceanography*, vol.26, no4, p.601-611.
- NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration (2017). Global Coral Bleaching 2014-2017: Status and Appeal for Observations. In NOAA Satellite and Information Service, *National Oceanic and Atmospheric Administration*. https://coralreefwatch.noaa.gov/satellite/analyses_guidance/global_coral_bleaching_2014-17_status.php (Page consultée le 22 avril 2017)
- Norström, A. V., Nyström, M., Jouffray, J. B., Folke, C., Graham, N. A., Moberg, F., Olsson, P., & Williams, G. J. (2016). Guiding coral reef futures in the Anthropocene. *Frontiers in Ecology and the Environment*, vol.14, no9, p.490-498.
- ONU (Organisation des Nations Unies) (s.d.). Objectif 14 : Conserver et exploiter de manière durable les océans, les mers et les ressources marines aux fins du développement durable. In Organisation des Nations Unies, *Les Objectifs du développement Durables*. <http://www.un.org/sustainabledevelopment/fr/oceans/> (Page consultée le 11 mars 2017)
- Owfi, F., Rabbaniha, M., Al-Obeid Mehana, S., & Mahichi, F. (2015). Biodiversity and distribution patterns of coral reef ecosystems in ROPME Sea Area (Inner part: Persian Gulf-Iranian waters). *Journal of Survey in Fisheries Sciences*, vol.1, no2, p.21-26.
- Pál, C., & Hurst, L.D. (2004). Epigenetic Inheritance and Evolutionary Adaptation. In Hirt, R. P., & Horner, D., *Organelles, genomes and eukaryote phylogeny: an evolutionary synthesis in the age of genomics* (p. 404-423). Washington, D.C., CRC Press.
- Palmer, M. A., Ambrose, R. F., & Poff, N. L. (1997). Ecological theory and community restoration ecology. *Restoration ecology*, vol.5, no4, p.291-300.
- Palumbi, S. R., Barshis, D. J., Traylor-Knowles, N., & Bay, R. A. (2014). Mechanisms of reef coral resistance to future climate change. *Science*, vol.344, no6186, p.895-898.
- Parry, M. L., Canziani, O. F., Palutikof, J. P., van der Linden, P. J., & Hanson, C. E. (2007). *IPCC 2007: climate change 2007: impacts, adaptation and vulnerability*. Cambridge, UK, Cambridge University Press, 976p. https://www.ipcc.ch/pdf/assessment-report/ar4/wg2/ar4_wg2_full_report.pdf
- Paul, R. W. (2015). *Animal adaptation*. En ligne, Salem Press Encyclopedia of Science, 4p.
- Pfab, F., Gabriel, W., & Utz, M. (2016). Reversible phenotypic plasticity with continuous adaptation. *Journal of Mathematical Biology*, vol.72, no1-2, p.435-466.
- Pochon, X., & Gates, R. D. (2010). A new Symbiodinium clade (Dinophyceae) from soritid foraminifera in Hawai'i. *Molecular phylogenetics and evolution*, vol.56, no1, p.492-497.

- Putnam, H. M., & Gates, R. D. (2015). Preconditioning in the reef-building coral *Pocillopora damicornis* and the potential for trans-generational acclimatization in coral larvae under future climate change conditions. *Journal of Experimental Biology*, vol.218, no15, p.2365-2372.
- Rashkovetsky, E., Frenkel, Z., Michalack, P. & Korol, A. (2015) Sympatric Differentiation and Speciation: Insights from *Drosophila* Studies. In Pontarotti, P., *Evolutionary Biology: Biodiversification from genotype to phenotype* (p.107-140). Marseille, France, Springer.
- Reed, K. C., Muller, E. M., & van Woesik, R. (2010). Coral immunology and resistance to disease. *Diseases of Aquatic Organisms*, vol.90, no2, p. 85-92.
- Richards, Z. T., van Oppen, M. J., Wallace, C. C., Willis, B. L., & Miller, D. J. (2008). Some rare Indo-Pacific coral species are probable hybrids. *PLoS One*, vol.3, no9, e3240.
- Richmond, R.H. (1997) Reproduction and recruitment in corals: critical links in the persistence of reefs. In Birkeland, C., *Life and Death of Coral Reefs 1e ed.*, (P.175-197), New York, Springer Science & Business Media.
- Riegl, B. M., Bruckner, A., Coles, S. L., Renaud, P., & Dodge, R. E. (2009). Coral reefs. *Annals of the New York Academy of Sciences*, vol.1162, no1, p.136-186.
- Riegl, B. M., Purkis, S. J., Al-Cibahy, A. S., Abdel-Moati, M. A., & Hoegh-Guldberg, O. (2011). Present limits to heat-adaptability in corals and population-level responses to climate extremes. *PLoS One*, vol.6, n09, e24802.
- Rinkevich, B. (2014). Rebuilding coral reefs: does active reef restoration lead to sustainable reefs? *Current Opinion in Environmental Sustainability*, vol.7, p.28-36.
- Roberty, S. (2007). *L'anémone hermatypique Aiptasia pallida Verrill (1864): photophysiology en rapport avec le phénomène de blanchiment*. Mémoire de maîtrise, Université de Liège, Liège, Belgique, 73 p.
- Rosenberg, A. & Bouchard, F. (2015) Fitness. In *The Stanford Encyclopedia of Philosophy, The Stanford Encyclopedia of Philosophy*. <https://plato.stanford.edu/archives/fall2015/entries/fitness/> (Page consultée le 18 février 2017).
- Rowan, R. (2004). Coral bleaching: thermal adaptation in reef coral symbionts. *Nature*, vol.430, no7001, p.742-742.
- Rowan, R., Knowlton, N., Baker, A., & Jara, J. (1997). Landscape ecology of algal symbionts creates variation in episodes of coral bleaching. *Nature*, vol.388, no6639, p.265-269.
- RR (Reef Resilience) (2016). Ecological Restoration. In Reef Resilience, *Reef Resilience*. <http://www.reefresilience.org/coral-reefs/management-strategies/ecological-restoration/> (Page consultée la 7 janvier 2017).
- Ruban, A. V., Berera, R., Iliaia, C., Van Stokkum, I. H., Kennis, J. T., Pascal, A. A., van Amerongen, H., Robert, B., Horton, P., & Van Grondelle, R. (2007). Identification of a mechanism of photoprotective energy dissipation in higher plants. *Nature*, vol.450, no7169, p.575-578.

- Rueffler, C., Van Dooren, T. J., Leimar, O., & Abrams, P. A. (2006). Disruptive selection and then what? *Trends in Ecology & Evolution*, vol.21, no5, p.238-245.
- Sæther, B. E., & Engen, S. (2015). The concept of fitness in fluctuating environments. *Trends in Ecology & Evolution*, vol.30, no5, p.273-281.
- Santos, S. R. (2016). Laboratory Protocols. In The Santos Lab, *The Santos Lab*. <https://www.auburn.edu/~santosr/protocols.htm> (Page consultée le 1 avril 2017)
- Santos, S. R., & Coffroth, M. A. (2003). Molecular genetic evidence that dinoflagellates belonging to the genus *Symbiodinium* Freudenthal are haploid. *The Biological Bulletin*, vol.204, no1, p.10-20.
- Seneca, F. O., & Palumbi, S. R. (2015). The role of transcriptome resilience in resistance of corals to bleaching. *Molecular Ecology*, vol.24, no7, p.1467-1484.
- Sequeira, P., Chen, Y.S., & Weiss, M.A. (2015) Mutation-Driven Evolution: Microsatellite Instability Drives Speciation in a Mammalian Taxon. In Pontarotti, P., *Evolutionary Biology: Biodiversification from genotype to phenotype* (p.141-164). Marseille, France, Springer.
- Shafir, S., Edwards, A., Rinkevich, B., Bongiorno, L., Levy, G., & Shaish, L. (2010). Constructing and managing nurseries for asexual rearing of corals. In Edwards, A.J., *Reef Rehabilitation Manual* (p. 49-72). St Lucia, Australia, Coral Reef Targeted Research & Capacity Building for Management Program.
- Shearer, T. L., Porto, I., & Zubillaga, A. L. (2009). Restoration of coral populations in light of genetic diversity estimates. *Coral Reefs*, vol.28, no3, p.727-733.
- SOEST (School of Ocean and Earth Sciences and Technology) (2017). Field & Research Stations. In School of Ocean and Earth Sciences and Technology, *University of Hawai'i at Manoa*. <https://www.soest.hawaii.edu/soestwp/tech/stations/> (Page consultée le 22 avril 2017)
- Spalding, M., Ravilious, C., & Green, E. P. (2001). *World atlas of coral reefs*. California, USA, UNEP World Conservation Monitoring Centre, UNEP world conservation monitoring centre, 424p.
- Spieler, R. E., Gilliam, D. S., & Sherman, R. L. (2001). Artificial substrate and coral reef restoration: what do we need to know to know what we need. *Bulletin of Marine Science*, vol.69, no2, p.1013-1030.
- Srivastava, A. K., Rai, A. N., & Neilan, B. A. (2013). *Stress biology of cyanobacteria: molecular mechanisms to cellular responses*. Boca Raton, Florida, CRC Press, 394p.
- Stearns, S. C. (1989). The evolutionary significance of phenotypic plasticity. *Bioscience*, vol.39, no7, p.436-445.
- Stedman, T.L. (1995) *Stedman's medical dictionary, 26e ed*. Baltimore, Williams and Wilkins, 1784p.
- Strychar, K. B., Coates, M., Sammarco, P. W., & Piva, T. J. (2004). Bleaching as a pathogenic response in scleractinian corals, evidenced by high concentrations of apoptotic and necrotic zooxanthellae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, vol.304, no1, p.99-121.

- Sun, L., Jiang, L., Ye, M., Zhu, X., Wang, J., Gosik, K., & Wu, R. (2015) Functional Mapping: How to map genes for phenotypic plasticity of development. *In* Pontarotti, P., *Evolutionary Biology: Biodiversification from genotype to phenotype* (p.3-17). Marseille, France, Springer.
- Tambutté, S., Holcomb, M., Ferrier-Pagès, C., Reynaud, S., Tambuté, É., Zoccola, D., & Allemand, D. (2011). Coral biomineralization: from the gene to the environment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, vol.408, no1, p.58-78.
- TFS (Thermo Fisher Scientific) (2009). Dynabeads Antibody Coupling Kit. *In* Thermo Fisher Scientific, *Thermo Fisher Scientific*. <https://www.thermofisher.com/ca/en/home/references/protocols/proteins-expression-isolation-and-analysis/antibody-protocol/antibody-coupling-kit.html> (Page consultée le 1 avril 2017)
- Thomas, F., Lefevre, T., & Raymond, M. (2010). *Biologie évolutive*. Bruxelles, De Boeck Université, 1000p.
- Thomas, M. A., Roemer, G. W., Donlan, C. J., Dickson, B. G., Matocq, M., & Malaney, J. (2013). Ecology: Gene tweaking for conservation. *Nature*, vol.501, no7468, p.485-486.
- Todd, P. A. (2008). Morphological plasticity in scleractinian corals. *Biological Reviews*, vol.83, no3, p.315-337.
- Toh, T. C., Ng, C. S. L., Peh, J. W. K., Toh, K. B., & Chou, L. M. (2014). Augmenting the post-transplantation growth and survivorship of juvenile scleractinian corals via nutritional enhancement. *PloS One*, vol.9, no6, e98529.
- Tremblay, P., Grover, R., Maguer, J. F., Hoogenboom, M., & Ferrier-Pagès, C. (2014). Carbon translocation from symbiont to host depends on irradiance and food availability in the tropical coral *Stylophora pistillata*. *Coral Reefs*, vol.33, no1, p.1-13.
- van Oppen, M. J. H., Puill-Stephan, E., Lundgren, P., De'ath, G., & Bay, L. K. (2014). First-generation fitness consequences of interpopulational hybridisation in a Great Barrier Reef coral and its implications for assisted migration management. *Coral Reefs*, vol.33, no3, p.607-611.
- van Oppen, M. J., Baker, A. C., Coffroth, M. A., & Willis, B. L. (2009). Bleaching resistance and the role of algal endosymbionts. *In* van Oppen, M. J., & Lough, J.M., *Coral bleaching* (p. 83-102). Berlin, Springer Berlin Heidelberg.
- van Oppen, M. J., Oliver, J. K., Putnam, H. M., & Gates, R. D. (2015). Building coral reef resilience through assisted evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol.112, no8, p.2307-2313.
- van Oppen, M. J., Souter, P., Howells, E. J., Heyward, A., & Berkelmans, R. (2011). Novel genetic diversity through somatic mutations: fuel for adaptation of reef corals? *Diversity*, vol.3, no3, p.405-423.
- Van Vuuren, D. P., Edmonds, J., Kainuma, M., Riahi, K., Thomson, A., Hibbard, K., Hurtt, G., Kram, T., Krey, V., Lamarque, J.F., Masui, T., Meinshausen, M., Nakicenovic, N., Smith, S.J., & Rose, S.K. (2011). The representative concentration pathways: an overview. *Climatic Change*, vol.109, p.5-31.

- Veron, J. E. N. (1986). *Corals of Australia and the Indo-Pacific*. North Ryde, Australia, Angus and Robertson, 644 p.
- Vimal, J. (2007). *Physiopathologie des coraux*. Thèse de Doctorat, Université Claude-Bernard, Lyon, Paris, 122p.
- Vollmer, S. V., & Kline, D. I. (2008). Natural disease resistance in threatened staghorn corals. *Plos One*, vol.3, no11, e3718.
- Vollmer, S. V., & Palumbi, S. R. (2002). Hybridization and the evolution of reef coral diversity. *Science*, vol.296, no5575, p.2023-2025.
- Wade, M.J. (2016). *Adaptation in Metapopulations*. Chicago, USA, University of Chicago Press, 260 p.
- Wang, L. H., Chen, H. K., Jhu, C. S., Cheng, J. O., Fang, L. S., & Chen, C. S. (2015). Different strategies of energy storage in cultured and freshly isolated Symbiodinium sp. *Journal of Phycology*, vol.51, no6, p.1127-1136.
- Weinberg, D. M. (2016). *Marine Protected Areas*. En ligne, Salem Press Encyclopedia of Science, 2p.
- West, J. M., & Salm, R. V. (2003). Resistance and resilience to coral bleaching: implications for coral reef conservation and management. *Conservation Biology*, vol.17, no4, p.956-967.
- Wikelski, M., & Thom, C. (2000). Marine iguanas shrink to survive El Niño. *Nature*, vol.403, no6765, p.37.
- Wilkinson, C. (2008). *Status of coral reefs of the world: 2008*. Townsville, Australia, Global Coral Reef Monitoring Network and Reef and Rainforest Research Centre, 296 p. http://www.icriforum.org/sites/default/files/GCRMN_Status_Coral_Reefs_2008.pdf (Page consultée le 3 mai 2017).
- Willis, B. L., Babcock, R. C., Harrison, P. L., & Wallace, C. C. (1997). Experimental hybridization and breeding incompatibilities within the mating systems of mass spawning reef corals. *Coral Reefs*, vol.16, no5, p.S53-S65.
- Willis, B. L., van Oppen, M. J., Miller, D. J., Vollmer, S. V., & Ayre, D. J. (2006). The role of hybridization in the evolution of reef corals. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, vol.37, p.489-517.
- Wollstein, A., & Stephan, W. (2014). Adaptive fixation in two-locus models of stabilizing selection and genetic drift. *Genetics*, vol.198, no2, p.685-697.
- Wooldridge, S. A. (2009). Water quality and coral bleaching thresholds: Formalising the linkage for the inshore reefs of the Great Barrier Reef, Australia. *Marine Pollution Bulletin*, vol.58, no5, p.745-751.
- Wooldridge, S. A. (2010). Is the coral-algae symbiosis really 'mutually beneficial' for the partners? *BioEssays*, vol.32, no7, p.615-625.

- Wooldridge, S. A. (2012). Breakdown of the coral-algae symbiosis: towards formalising a linkage between warm-water bleaching thresholds and the growth rate of the intracellular zooxanthellae. *Biogeosciences*, vol.10, p.1647-1658.
- Yamashita, H., & Koike, K. (2013). Genetic identity of free-living Symbiodinium obtained over a broad latitudinal range in the Japanese coast. *Phycological Research*, vol.61, no1, p.68-80.
- Zamoum, T., & Furla, P. (2012). Symbiodinium isolation by NaOH treatment. *Journal of Experimental Biology*, vol.215, no22, p.3875-3880.
- Zhou, Z., Yu, X., Tang, J., Zhu, Y., Chen, G., Guo, L., & Huang, B. (2017). Dual recognition activity of a rhamnose-binding lectin to pathogenic bacteria and zooxanthellae in stony coral *Pocillopora damicornis*. *Developmental & Comparative Immunology*, vol.70, p.88-93.

Annexe I

Modèle d'étude de faisabilité financière par Guest *et al.* (2010)

Tableau 1 Analyse des coûts pour la production de 1000 larves juvénile établies sur dispositifs d’insertion par reproduction sexuée en laboratoire par Edwards *et al.*, (2010a)

Larval rearing (<i>in situ</i> culture to produce 1000 coral plug-ins with juvenile corals)										
Monthly/160										
Local wage rates		Monthly	Hourly							
Skill level 1 (highest) salary - e.g. scientific adviser/expert		\$900	\$5,63							
Skill level 2 (medium) salary - e.g. trained educated local		\$560	\$3,50							
Skill level 3 (lowest) salary - e.g. trained manual labour		\$210	\$1,31							
				Local rates (air fills and boat hire)						
				air per tank	\$2	boat per day	\$30			
Equipment/consumables										
Time input by personnel										
Item	USD	Person-hours	Rate	USD	# air-tanks	USD	Boat time (days)	USD	Total cost/yr USD	% total cost/yr
1.1. Surveys to predict dates of spawning	\$14	32	\$4,56	\$146	8	\$16	2	\$60	\$236	4%
1.2. Collection of portions of up to 24 gravid colonies	\$240	16	\$4,56	\$73	4	\$8	1	\$30	\$351	6%
2. Construction of <i>in situ</i> nursery for 1000 plug-ins	\$65	80	\$2,41	\$193	2	\$4	0,5	\$15	\$277	5%
3. Establishing material in <i>in situ</i> semi-caged culture	\$2 962	212	\$4,56	\$967	8	\$16	1	\$30	\$2 189	39%
4. Maintenance of material in <i>in situ</i> culture (1 year)	\$24	96	\$1,31	\$126	24	\$48	6	\$180	\$378	7%
5. Transfer of juveniles to restoration site	\$268	320	\$3,48	\$1 113	80	\$160	10	\$300	\$1 841	32%
6. Monitoring and maintenance (monthly for 1 year)	\$0	96	\$1,31	\$126	48	\$96	6	\$180	\$402	7%
Annualised total (land-based hatchery costs split over 3 years)	\$1 786	852		\$2 744	174	\$348	26,5	\$795	\$5 673	100%
Capital equipment - costs split over 3 years	\$2 680									
Diving equipment - costs split over 3 years	\$1 500									
				Diving gear		Per set	Rate	Persons	Total	
				2-yr cycle		Daily hire	\$20	2 or 4	\$1 500	
						Purchase	\$800	4	\$3 200	
						Boat days with 2 divers		15,5		
						Boat days with 4 divers		11		

Source : Edwards *et al.* (2010a), p.127

Tableau 2 Analyse des coûts pour la production de 10 000 larves fragments coralliens par année grâce à une pouponnière *in situ*, ainsi que la transplantation par Edwards *et al.*, (2010a)

Asexual rearing to produce 10,000 coral fragments/year using <i>in-situ</i> modular tray nurseries										
Monthly/160										
Local Wage Rates		Monthly	Hourly							
Skill Level 1 (highest) salary-e.g. scientific adviser/expert		\$900	\$5,63							
Skill Level 2 (medium) salary-e.g. trained educated local		\$560	\$3,50							
Skill Level 3 (lowest) salary-e.g. trained manual labour		\$210	\$1,31							
				Local rates (air fills and boat hire)						
				air per tank	\$2	boat per day	\$30			
Equipment/consumables										
Time Input by Personnel										
Task	USD	Person-hours	Rate	USD	# air tanks	USD	Boat time (days)	USD	Total cost/yr USD	% total cost/yr
1. Collection of source material for 10,000 fragments	\$30	20	\$3,48	\$70	20	\$40	3	\$90	\$230	1%
2. Setting up 10,000 fragment tray nursery	\$1 650	378	\$2,73	\$1 031	54	\$180	6	\$180	\$2 049	7%
3. Establishing 10,000 fragments in nursery-culture	\$142	1764	\$2,41	\$4 245	504	\$1 009	63	\$1 890	\$7 285	26%
4. Maintenance of material in <i>in-situ</i> culture (1 year)	\$109	720	\$1,31	\$945	240	\$480	60	\$1 800	\$3 334	12%
5. Transfer to and attachment of 10,000 juveniles at restoration site	\$815	3200	\$2,41	\$7 700	1200	\$2 400	100	\$3 000	\$13 915	50%
6. Monitoring and maintenance at restoration site (1 year)	\$0	192	\$1,31	\$252	96	\$192	12	\$360	\$804	3%
Annualised total (nursery construction cost split over 3 years)	\$1 826	6274		\$14 242	2114	\$4 228	244	\$7 320	\$27 616	100%
Capital equipment - costs split over 3 years	\$1 380									
Diving equipment - costs split over 3 years	\$3 200									
				Diving gear		Per set	Rate	Persons	Total	
				Daily hire		\$20	2 or 4	\$16 520		
				Purchase		\$800	4	\$3 200		
						Boat days with 2 divers		75		
						Boat days with 4 divers		169		

Source : Edwards *et al.* (2010a), p.121