

## 1. Introduction

Aussi loin que nous pouvons reculer dans l'histoire des sciences naturelles, les différentes disciplines ont presque toujours été considérées séparément et de façon très hermétique. En particulier dans les sciences biologiques : d'un côté la botanique et de l'autre la zoologie.

Cette dichotomie se perpétua jusqu'au 19<sup>e</sup> siècle, qui correspond aux premiers balbutiements de l'écologie. Avec l'écologie, l'étude et la prise en considération des relations entre organismes et avec leur environnement prirent de l'importance. Néanmoins, la plante et l'animal furent souvent sujets d'études bien délimitées à l'un ou l'autre.

Les plantes et les animaux sont différents, sans aucun doute. Les plantes sont fixes, fabriquent leur propre nourriture (autotrophes) et font preuve d'une étonnante plasticité qui leur permet de faire face aux contraintes plutôt que de les fuir. Les animaux sont mobiles, doivent ingurgiter leur nourriture pour produire leur énergie (hétérotrophes) et possèdent des comportements variés qui leur permettent de répondre rapidement à un stimulus extérieur. On pourrait facilement ajouter une quantité phénoménale d'autres différences. Et c'est justement à cause de ces différences que, depuis des millions d'années, ces deux règnes partageant les ressources et l'espace de notre planète, ont noué d'innombrables relations. Ces relations se rapportent à l'alimentation, la reproduction, le déplacement, la défense, etc. Elles peuvent être considérées comme étant de la prédation, de la compétition ou une symbiose. Pour illustrer rapidement l'importance de toutes ces relations,

Imaginons, qu'il est possible de faire disparaître d'un coup tous les végétaux de la Terre. En quelques heures ce serait l'hécatombe. N'ayant plus de nourriture, le règne animal (nous humains compris) serait pratiquement rayé de la carte. De quoi nous donner une bonne dose d'humilité, nous qui sommes supposément l'espèce dominante de la planète. Inversement, faisons disparaître les animaux. À première vue, on n'assisterait pas au désastre précédent. Les individus existants continueraient de vivre sans problème et la plupart des espèces pourraient encore se reproduire. La plasticité phénotypique, i.e. la « réponse » du phénotype (les traits d'un individu) aux conditions de l'environnement, pourrait également sauver des espèces qui nous semblent dépendre étroitement des animaux pour leur reproduction. Le règne n'est pas menacé, mais des espèces, genres et même des familles seraient voués à l'extinction. La composition spécifique et la structure des communautés seraient modifiées et des espèces et écosystèmes entiers disparaîtraient. Par exemple, sans les troupeaux de grands mammifères de la savane africaine, ce ne serait tout simplement pas la savane africaine.

Malgré leur abondance, les relations plantes-animaux sont relativement peu connues. Leur importance est souvent sous-estimée par une vision trop simpliste des écosystèmes. De plus, leur immense diversité est déroutante lorsqu'on commence à l'explorer.

## 2. L'origine des relations plantes-animaux

Les relations plantes-animaux ont une longue histoire évolutive et se sont vraiment développées lorsque les animaux ont rejoint les plantes sur la terre ferme, il y a de cela quelques 440 millions d'années, dans la période du Silurien (Hickman et al., 2001). Les angiospermes ont plusieurs associations « historiques » avec les animaux. Les vertébrés pollinisateurs et disperseurs ont été le facteur crucial permettant aux angiospermes de devenir le taxon végétal dominant des habitats terrestres. Les insectes leur ont permis un mode de reproduction supérieur à celui des gymnospermes (plantes à graines nues) et un taux de spéciation et de radiation adaptative plus élevé. Les oiseaux et mammifères ont permis les

mouvements du pollen et des graines sur de longues distances permettant la diversification des angiospermes qui à leur tour ont influencé l'évolution des animaux (Regal, 1977; Mulcahy, 1979).

Les multiples adaptations affichées par les deux groupes parmi les associations connues et étudiées sont parfois si bien assorties et finement ajustées qu'il est difficile de comprendre comment il peut en être ainsi. Aucun des deux acteurs n'a choisi l'autre comme partenaire et personne n'a décidé que deux espèces (ou plus) « iraient bien ensemble ». On doit plutôt chercher la réponse du côté de la théorie de l'évolution.

L'évolution est un processus long et graduel et évidemment, les adaptations des espèces ne sont pas le résultat d'un effort conscient et prémédité. Elles apparaissent comme conséquences de la recherche et de l'acquisition de nourriture, de partenaires sexuels ou de sécurité. Encore plus, la plupart sont probablement dérivées d'une relation d'exploitation (prédation et parasitisme) ou de commensalisme (Smith et Smith, 2001). C'est la sélection naturelle qui mène à l'apparition d'adaptations dans une espèce. L'adaptation peut aussi être vue comme un processus : c'est la façon par laquelle la sélection naturelle ajuste la fréquence des gènes qui codent pour les traits affectant le fitness.

Les adaptations physiologiques, physiques, biochimiques ou comportementales sont ce qui nous est observable et qui jouent un rôle dans le « succès » de l'espèce, le fitness. Il s'agit de la contribution génétique d'un individu à la génération suivante, presumant bien entendu qu'il s'agisse de caractères héréditaires. Meilleur est le fitness d'un individu, meilleure sera sa capacité à transmettre ses gènes et plus fréquents seront ses gènes dans la génération subséquente.

Maintenant, comment expliquer que des espèces soient portées à interagir, soit de façon innée ou acquise, avec d'autres organismes si différents d'eux-mêmes? S'agit-il à tout coup de coévolution? Ce terme mis de l'avant par Ehrlich et Raven (1964) ne se définit pas simplement. Voici tout d'abord la définition de Daniel H. Janzen :

« La coévolution peut être définie comme un changement évolutif dans un trait de vie des individus d'une population en réponse à un trait de vie des individus d'une seconde population. » (Janzen, 1980, p.611)

Ce même auteur souligne que plusieurs interactions plantes-animaux sont mal interprétées comme étant le fruit d'une coévolution. Toute symbiose n'est pas coévolution, l'adaptation pouvant s'être développée chez un acteur seulement en réponse à un ensemble de traits déjà présents chez l'autre. Ainsi, pour qu'il y ait coévolution, il faut que la pression exercée par un trait d'une espèce (une adaptation) soit suffisamment forte sur la population d'une autre espèce, pour que cette dernière subisse une modification de sa génétique (la contreadaptation).

Pour affirmer sans se tromper que l'on fait face à un cas de coévolution, il faut être capable de prouver que des adaptations chez les deux parties concernés se sont alternées, l'une en réponse à l'autre et vice versa (un jeu d'adaptations et de contre-adaptations). Cet état de fait est très difficile à prouver. Les relations plantes-animaux sont particulièrement difficiles à classer comme coévolution car l'échelle de temps est très différente entre végétaux et animaux : les taxons d'angiospermes ont des durées de vie généralement 30 fois supérieures à celles des animaux! Cela suggère que l'animal est plus enclin à s'ajuster à son environnement végétal que la plante à son environnement animal (Herrera, 1985). Pour brouiller davantage les cartes, il y a aussi les cas où un même caractère est avantageux face à une espèce et désavantageux face à une autre. Par exemple, des fruits charnus seront mangés par des disperseurs mais aussi par des prédateurs de graines.

À ce moment, deux forces de sélection contraires influencent le caractère d'attractivité des fruits. Plusieurs sortes de coévolution ont été « reconnues ». Tout d'abord, la coévolution

gène-pour-gène, où la présence d'un gène chez une espèce favorise la sélection d'un gène d'une autre espèce, principalement dans les cas de virulence ou des défenses biochimiques (Thompson, 1989; 1994). Il y a également la coévolution spécifique, celle venant naturellement en tête en abordant ce sujet. Un trait ou un ensemble de traits (qui peuvent être contrôlés par plusieurs gènes) favorisent la sélection de traits chez l'espèce associée (Thompson, 1989; 1994). En pensant à relation plante-animal on peut facilement faire l'erreur de penser à des relations bilatérales directes, alors qu'en réalité il s'agit plus souvent de relations multi-espèces, les plantes interagissant rarement avec une seule espèce animale antagoniste ou mutualiste (Strauss et Irwin, 2004).

Ces animaux sont taxonomiquement divers, utilisent différentes parties de la plante et varient dans leur impact sur le fitness de la plante. Dans ces cas, où c'est l'interaction avec la communauté qui influence le fitness plutôt qu'une relation en duo, déterminer s'il y a coévolution est encore plus difficile. Le terme de « coévolution diffuse » a été inventé par Janzen (1980). Thompson (1989; 1994) la nomme coévolution par guildes, où une guildes (ex : les oiseaux frugivores) sont liés à d'autres espèces (ex : les angiospermes).

Les vertébrés sont plus enclins à faire partie d'un processus de coévolution diffuse car ce sont en grande partie des généralistes (en matière de nourriture et d'habitat par exemple) contrairement aux insectes qui sont spécialistes. Des critères ont été identifiés par Strauss et Irwin (2004) pour déterminer si l'évolution est diffuse ou si elle n'implique que deux acteurs

#### **- Coévolution en duo**

1. Les traits issus de la coévolution sont indépendants des traits impliqués dans d'autres interactions.
2. La dynamique du duo est indépendante de la présence ou de l'action d'autres membres de la communauté.

#### **- Coévolution diffuse**

1. La sélection d'un trait influence des traits importants pour d'autres interactions (corrélations génétiques).
2. La présence ou l'absence d'un membre de la communauté influence l'interaction avec les autres.
3. Les effets des multiples acteurs ne sont pas additifs (il ne s'agit pas d'une somme d'effets mais d'un effet englobant tous les acteurs)

Inspiré de : Straus, S.Y. and Irwin, R.E. (2004).

Thompson (1989; 1994) a classé les deux phénomènes suivants également comme types de coévolution, qui sont plutôt comme des conséquences à la coévolution.

- Premièrement, la « coévolution diversifiante » résulte d'interactions tellement étroites qu'elles entraînent un isolement reproductif des acteurs et éventuellement à de la spéciation. Cela mène à l'apparition de taxons entiers possédant des espèces fortement liées. Par exemple, toutes les larves des papillons de la sous-famille Heliconiinae se nourrissent uniquement sur des plantes de la famille des Passifloraceae (Benson et al., 1975).
- Deuxièmement, la coévolution « fuite-et-radiation » se produit quand un des acteurs développe une mutation qui lui permet d'exploiter négativement l'autre, ce dernier subit ensuite une mutation lui permettant de « s'échapper » jusqu'à ce que le premier puisse de nouveau l'exploiter, etc.

### 3. La diversité des relations plantes-animaux

Dans son fameux ouvrage, *On the Origin of Species* (1859), le naturaliste anglais Charles Darwin était lui-même ébloui par les réseaux complexes qui lient plantes et animaux qui sont pourtant si distants de nature, c'est l'illustration de la diversité de formes et de l'ampleur que peuvent prendre les relations entre les végétaux et les animaux. Dans les exemples suivants, il peut s'agir d'une relation exclusive entre deux espèces ou impliquant plusieurs acteurs des deux côtés (relation diffuse).

#### 3.1. La reproduction assistée

La pollinisation est le dépôt de pollen sur le stigmate d'une fleur. C'est l'étape précédant la fusion du gamète mâle (grain de pollen) avec l'oosphère, ce que l'on qualifie de reproduction sexuée chez la plante. Elle peut s'accomplir sans assistance animale que ce soit par l'autopollinisation (sur le même individu) ou par le vent. Mais dans bien des cas, le pollen est transporté par des animaux : c'est le cas chez environ 90% des espèces d'angiospermes (plantes à fleurs) (Buchmann et Nabhan, 1996).

De l'autre côté, le nombre d'espèces animales visiteuses des fleurs s'élève à 300 000 (Nabhan et Buchmann, 1997). Celles qui peuvent agir comme pollinisateurs sont les insectes, les oiseaux, les chauves-souris et quelques autres petits mammifères. Il s'agit d'une relation de mutualisme, c'est-à-dire qui profite aux deux acteurs. Il est relativement rare que ces interactions soient absolument obligatoires, c'est-à-dire qu'elles soient vitales à la survie des acteurs (Kearns et al., 1998). Mais les bénéfices qu'en retirent les plantes sont grands. La pollinisation peut se faire en des endroits peu exposés au vent. Elle permet aussi aux plantes de survivre à plus faible densité et d'allouer moins de ressources à la production de pollen car l'animal recherche activement les fleurs : le pollen a donc une probabilité beaucoup plus grande d'atteindre sa cible. Le bénéfice qu'en retirent les animaux est la nourriture (pollen, nectar, huiles) ou l'eau qui sont facilement repérables puisque associés aux fleurs (Pellmyr, 2002).

La classe des insectes est le groupe de pollinisateur le plus large et le plus diversifié. Les abeilles, symbole par excellence de la pollinisation, représentent en fait entre 25 000 et 30 000 espèces, toutes des visiteuses obligatoires des fleurs (Buchmann et Nabhan, 1996). À celles-ci doivent s'ajouter les fourmis, mouches, papillons de nuit et de jour, coléoptères, guêpes, etc. (Bawa, 1990).

Chez les oiseaux, six groupes phylogénétiquement indépendants se sont diversifiés comme visiteurs des fleurs et parfois comme pollinisateurs (Sibley et Ahlquist, 1990). Les colibris en particulier sont adaptés pour se nourrir du nectar des fleurs : longs becs, langues extensibles, vol sur place. Les caractéristiques des fleurs permettent d'attirer l'oiseau mais aussi d'y déposer du pollen qui sera transféré au stigmate d'une autre fleur (Grant et Grant, 1968).

Seulement en Amérique, plus de 500 espèces de plantes sont pollinisées par les chauves-souris (Vogel (1969) cité dans Hutson et al. (2001)). Les plantes visées possèdent généralement des fleurs blanches, beiges ou verdâtre, une odeur prononcée et produisent de grandes quantités de nectar. Elles ne s'ouvrent que la nuit et parfois même peu de temps après le crépuscule. Les fleurs sont souvent bien dégagées du reste du feuillage. De leur côté, les membres de la sous-famille des glossophagins (flower bats) possèdent de longs museaux, des dents réduites et une longue langue qui se termine par un regroupement de papilles en forme de brosse qui permet de collecter plus de nectar et de pollen.

Cependant, il est plutôt rare que l'association soit exclusive entre une espèce de plante et une espèce de chauve-souris (Altringham, 1999). Les chauves-souris peuvent transférer du pollen sur plusieurs kilomètres, ce qui s'avère très important pour les plantes ayant une distribution éparse (Heithaus, 1982). En forêt tropicale, la phénologie (chronologie saisonnière de la floraison et feuillaison) des arbres serait en partie liée à l'abondance et au comportement des pollinisateurs et des disperseurs (Frankie, 1975; Herrera et al., 1998). Les adaptations entre plusieurs espèces de plantes et de pollinisateurs a ici des composantes spatiales, temporelles de même que comportementales.

### **3..2. Le cerf de Virginie, paysagiste de la forêt québécoise**

Les relations plante-animal sont loin de toujours être des symbioses. L'herbivorie est la consommation de biomasse végétale par un animal dans un but d'alimentation. Elle prend plusieurs formes : broutage, paissage, folivorie (feuilles), granivorie (graines), frugivorie (fruits), xylophagie (bois), etc. En fait, tous les tissus végétaux peuvent être consommés, soit indifféremment en quelques bouchées ou séparément par des herbivores spécialistes. Sauf exception, cette activité se fait au détriment de l'individu qui se fait manger, sans pour autant mettre sa survie en danger. Au niveau de l'espèce, être la nourriture d'un herbivore n'est habituellement pas un handicap. À moins que les herbivores soient en nombre excessif durant une épidémie ou dans le cas d'espèces exotiques introduites dans un nouveau milieu. Les plantes ont une capacité de croissance et de régénération qui suffit habituellement à maintenir les populations malgré la consommation d'une partie ou d'individus entiers. Néanmoins, il ne fait aucun doute que l'herbivorie affecte la structure et la dynamique des communautés et des écosystèmes.

Le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) est un herbivore ayant connu une croissance d'effectif phénoménale au cours des dernières décennies dans le sud du Québec. L'élimination des prédateurs naturels, l'introduction de mesures législatives de protection et le changement des mentalités ont permis cette progression (Richer et al., 2003). En forêt, les cerfs consomment principalement des feuilles d'arbres et d'arbustes ainsi que des plantes herbacées durant l'été (McCaffery et al., 1974). En hiver, ils se regroupent dans des territoires appelés « ravages » et y consomment des ramilles d'arbres et d'arbustes (Dumont et al., 1998). À partir d'une certaine densité de chevreuils, la régénération en sous-bois peut être compromise et certaines espèces végétales sont menacées (Tilghman, 1989; Balgooyen et Waller, 1995).

Sur l'île d'Anticosti, dans le golfe du Saint-Laurent, la densité de cerfs de Virginie est immense. Des expériences d'exclusion ont montré qu'à cette densité, les cerfs éliminent presque complètement la strate arbustive ainsi que le sapin baumier (*Abies balsamea*) (Potvin et Breton, 1992).

Dans les régions où des boisés côtoient des terres agricoles, les cerfs broutent le trèfle, la luzerne, les graminées (blé, orge, etc.) et les grains de maïs (Rouleau et al., 2002). Parce qu'ils s'attaquant aux cultures, les cerfs en surabondance sont maintenant vus comme un désagrément. « Le broutement du cerf de Virginie peut entraîner une perte de rendement annuel de l'ordre de 12 à 14 % dans de jeunes prairies de légumineuses [...] » résultant en pertes économiques (Richer et al., 2003).

On ne peut dire autrement que la relation qu'entretient le cerf de Virginie avec la flore est un mécanisme puissant dans la dynamique des forêts tempérées et boréales du Québec. Son impact est tel que l'on peut accoler au cerf le titre d'ingénieur écologique. Ce terme qui s'applique aux herbivores qui affectent leur environnement d'une telle façon que s'ensuit une

cascade d'effets dans l'écosystème résultant en une modification de la disponibilité des ressources biotiques ou abiotiques pour d'autres organismes (Jones et al., 1997). Malgré l'exemple du cerf de Virginie, il est intéressant de noter que la classe d'herbivores la plus importante en termes de biomasse consommée dans le monde, est de loin celle des insectes (Gilbert et Raven, 1975). Les insectes sont aussi plus spécialisés (le nombre d'espèces végétales consommées est beaucoup plus restreint pour chaque espèce d'insecte). Autant les insectes herbivores affectent les plantes, autant les plantes affectent les insectes avec leurs mécanismes de défense (physiques ou chimiques). Les insectes contournent ces défenses et les plantes en développent de nouvelles (par mutations). De cette relation s'apparentant à une course à l'armement que se livrent insectes et plantes résulterait une grande part de la biodiversité de la planète (Strauss et Zangerl, 2002).

Figure 1.1. Diversité des relations plantes-animaux. (a) Fleur d'orchidée, (b) Abeille, (c) Jeune forêt mixte tempérée, (d) Cerf de Virginie, (e) Acacia, (f) Fourmi et corps nourriciers, (g) Fruits de palmier, (h) Pécari à collier, (i) Herbier marin, (j) Dugong

### 3.3. Logement végétal, gardiens animaux

Un exemple frappant d'une symbiose est l'association entre les fourmis et les plantes myrmécophytes, ou encore « arbre à fourmis ». Parmi celles-ci on compte les *Cecropia* des néotropiques, les *Macaranga* d'Asie du Sud-Est, les acacias de certaines régions arides d'Amérique et d'Afrique, de même que certaines épiphytes (plante poussant sur une autre comme support) (McKey et al., 1999). La plupart de ces relations sont mutualistes facultatives. Parfois les relations basculent vers le parasitisme, au détriment de la plante (Letourneau, 1991).

La plupart des myrmécophytes possèdent des structures creuses nommées domaties pour abriter les fourmis. Elles se situent dans les tiges, les entre-noeuds ou les stipules. Les stipules des acacias forment de très longues épines où logent les fourmis. Le logement et la protection correspondent donc à un premier bénéfice que tirent les fourmis de cette association (Passera et Aron, 2005). Le deuxième bénéfice sont les structures alimentaires. Les plantes peuvent héberger, en plus des fourmis, des colonies d'homoptères (pucerons) producteurs d'un miellat sucré consommé par les fourmis. Une autre voie, est la production de structures alimentaires par la plante destinées aux fourmis. Les nectaires extrafloraux. sont des glandes productrices d'exsudations sucrées, qui comme le nom l'indique, ne se situent pas au niveau des fleurs et n'ont pas de rôle dans la pollinisation. Leur localisation est variable d'une espèce à l'autre (Passera et Aron, 2005). De tels organes sont connus dans au moins 66 familles d'angiospermes (Elias, 1983). Les corps nourriciers sont d'autres petites structures riches en protéines et lipides qui servent également à nourrir les fourmis. Les corps nourriciers sont

entièrement récolté et consommés par les fourmis. Un *Cecropia* privé des ses fourmis arrêtera d'en produire alors qu'un *Macaranga* en produira huit fois moins (Passera et Aron, 2005). Cela prouve l'association étroite qui lie les deux acteurs.

Quels sont les avantages pour la plante à être habitée par une colonie de fourmis? Le principal bénéfice est la protection contre les herbivores. Peu d'insectes, et même de vertébrés, se risquent à se nourrir d'une plante hébergeant des fourmis prêtes à tout pour protéger leur territoire. Plusieurs études montrent l'efficacité de ce système de défense (McKey, 1974; Madden et Young, 1992; Heil et McKey, 2003). Les fourmis peuvent également agir sur d'autres plantes en attaquant les plantes grimpantes sur le tronc (Janzen, 1969) ou en éliminant toutes plantes dans un rayon pouvant atteindre trois mètres autour de l'arbre hôte (Davidson et al., 1988; Morawetz et al., 1992).

Trois autres bénéfices potentiels sont l'apport alimentaire via les rejets métaboliques, la pollinisation et la dispersion des graines. Il existe un autre type d'association plante-fourmis nommé les jardins de fourmis, qui n'implique pas une dimension défensive. Les fourmis débutent en construisant un nid de pulpe de bois et de terre à la fourche d'une branche d'arbre. Ensuite, les ouvrières et parfois la reine récoltent et déposent des graines de plantes épiphytes dans le nid. Après germination, le feuillage de la plante recouvre le nid. Les racines de l'épiphyte font maintenant partie du nid et profitent des éléments minéraux et organiques provenant de la matière du nid, des déjections des fourmis et des fourmis mortes elles-mêmes. Ces dernières se nourrissent des nectaires extrafloraux que produit la plante (Corbara et al., 1999).