

CIRAD-EMVT
Campus de Baillarguet
B.P. 5035
34032 MONTPELLIER Cedex 1

Ecole Nationale Vétérinaire
d'Alfort
7, avenue du Général de Gaulle
94704 MAISONS-ALFORT Cedex

Institut National Agronomique
Paris-Grignon
16, rue Claude Bernard
75005 PARIS

Muséum National d'Histoire Naturelle
57, rue Cuvier
75005 PARIS

**DIPLOME D'ETUDES SUPERIEURES SPECIALISEES
PRODUCTIONS ANIMALES EN REGIONS CHAUDES**

SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE

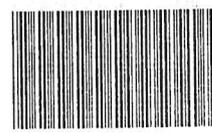
**LES STRATEGIES DE DEFENSE VEGETALE
PLANTES LIGNEUSES - HERBIVORES**

par

Audrey IPAVEC

CIRAD-Dist
UNITÉ BIBLIOTHÈQUE
Baillarguet

année universitaire 1998-1999



000001116

CIRAD-EMVT

Campus international de Baillarguet
BP 5035
34 032 MONTPELLIER Cedex 1

Ecole National vétérinaire d'Alfort

7, avenue du Général de Gaulle
94 704 MAISONS-ALFORT Cedex

Institut National Agronomique
Paris-Grignon

16, rue Claude Bernard
75 005 PARIS

Muséum d'Histoire Naturelle

57, rue Cuvier
75 005 PARIS

DIPLOME D'ETUDES SUPERIEURES SPECIALISEES
PRODUCTIONS ANIMALES EN REGIONS CHAUDES

SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE

LES STRATEGIES DE DEFENSE VEGETALE
Plantes Ligneuses- Herbivores

par

Audrey IPAVEC

Année Universitaire 1998-1999

CIRAD-Dist
UNITÉ BIBLIOTHÈQUE
Baillarguet

SOMMAIRE

RESUME ET MOTS-CLES

INTRODUCTION 1

PARTIE I : Défenses structurales 3

I. 1. EPINES ET MATURITE 3

I. 2. INFLUENCE DES EPINES SUR LE COMPORTEMENT ALIMENTAIRE DES HERBIVORES 4

I. 2. A - Différentes formes d'épines 4

I. 2. B - Densité en épines 7

I. 3. LE PRELEVEMENT PAR L'HERBIVORE INDUIT-IL LA PRODUCTION DE DEFENSES CHEZ LA
PLANTE ? 8

PARTIE II : Défenses chimiques 9

II. 1. LES TANINS : POLYMERES PHENOLIQUES 9

II. 1. A - Structure 10

II. 1. B - Modalités d'action 10

II. 2. LES COMPOSES TOXIQUES 14

II. 2. A - Les alcaloïdes 14

II. 2. B - Les terpènes 15

II. 3. ADAPTATIONS DES HERBIVORES 15

II. 3. A - Adaptations physiologiques 15

II. 3. B - Par un mécanisme d'apprentissage 16

<u>PARTIE III : Elaboration d'un système de défense</u>	20
<u>III. 1. THEORIE DE LA DISPONIBILITE EN RESSOURCES</u>	20
<u>III. 2. THEORIE DE L'APPARENCE</u>	24
<u>III. 3. UN SYSTEME DE DEFENSE, OUI, MAIS A QUEL PRIX ?</u>	24
CONCLUSION	26
BIBLIOGRAPHIE	28

RESUME

Lors des dernières années, de nombreux travaux ont été consacrés à l'étude des interactions herbivore - plante. Les recherches se concentrant sur les stratégies défensives des plantes, et spécialement des espèces ligneuses, face au comportement alimentaire des herbivores ont mis en évidence deux modalités distinctes : les défenses structurales et les défenses chimiques. Tandis que les premières diminuent essentiellement l'accès de la ressource aux herbivores, les secondes affectent à la fois l'appétibilité de la plante et les phénomènes de digestion de l'animal. Au cours de l'évolution, les herbivores se sont adaptés à ces systèmes défensifs, par des processus physiologiques ou comportementaux. La consommation intense d'espèces présentant de telles défenses remet en cause l'efficacité réelle de ces stratégies.

A l'échelle de la plante, la production d'épines ou de composés secondaires requiert des investissements en énergie. Sur ce point, deux théories s'affrontent : le type et la quantité des défenses seraient déterminés soit par la disponibilité en ressources, soit par "l'apparence" de la plante.

Dans un contexte d'augmentation des productions animales, la connaissance accrue du volet "défenses végétales" des interactions plante-herbivore devrait permettre d'optimiser l'utilisation et ainsi la conservation de la ressource ligneuse, considérable dans les savanes africaines.

Mots-clés : défense chimique, défense structurale, épine, interactions herbivore-plante, ligneux, mammifère, brouteur, métabolite secondaire, tanin, toxicité.

INTRODUCTION

Au cours des 15 dernières années, de nombreux travaux de recherche ont été consacrés à l'étude des interactions herbivore - plante (Belsky, 1986 ; Ruess & Halter, 1990 ; Coughenour, 1991 ; Perevolotsky, 1991 ; Grubb, 1992 ; Ducornez, 1994 ; Hartvigsen & Levin, 1997 ; Hirakawa, 1997 ; Van De Koppel & Prins, 1998 ; Järemo *et al.*, 1999). Un herbivore se nourrit de végétaux pour satisfaire ses besoins énergétiques ; pour cela, il doit non seulement s'adapter aux variations spatiale et temporelle de la disponibilité des différentes ressources végétales mais aussi s'accommoder des systèmes défensifs végétaux, structuraux (*i. e.* épines) ou chimiques (*i. e.* métabolites secondaires).

En raison de l'augmentation de la diversité et de la densité des herbivores sauvages et domestiques, les interactions entre les herbivores et les plantes sont en conséquence plus nombreuses (Coughenour, 1991). Les herbivores exercent alors une influence sélective forte sur les plantes. Cependant, la pression herbivore ne s'applique pas de manière égale à toutes les espèces végétales (Coley *et al.*, 1985). Ces variations révèlent les différentes appétences de la végétation, résultant principalement des défenses physiques et chimiques des plantes (Molyneux & Ralphs, 1992 ; Shipley *et al.*, 1999). D'après Belsky (1986), la consommation des plantes par les herbivores, effet négatif pour la végétation, aurait contribué à l'élaboration et l'évolution de telles défenses. Après des prélèvements par un herbivore, les changements morphologiques et chimiques observés chez la plante consommée influencent les préférences et performances ultérieures de l'herbivore (Karban & Myers, 1989 ; du Toit *et al.*, 1990) ainsi que la *fitness* (capacité reproductrice) ou la croissance de la plante (McNaughton & Tarrant, 1983 ; Belsky, 1986 ; Paige, 1992 ; Hjalten *et al.*, 1993).

Si de nombreuses études se sont intéressées aux relations des plantes et des invertébrés (Coley, 1986 ; Hochuli, 1993 ; Vicari & Bazely, 1993 ; Wold & Marquis, 1997), la synthèse qui suit se concentrera essentiellement sur le système 'grands mammifères herbivores - plantes ligneuses'.

Les deux premiers chapitres traitent des systèmes de défense, très souvent associés : les structures physiques et les métabolites secondaires. Pour certains d'entre eux, les adaptations spécifiques des herbivores seront détaillées. Plusieurs travaux récents ont complété les connaissances sur les défenses phytochimiques et leur action sur les herbivores de deux façons : une première série de recherches a permis l'identification de substances chimiques spécifiques, provoquant une réponse chez les

herbivores. Parallèlement, le comportement d'évitement ou de rejet d'une plante par un herbivore a pu être mis en relation avec une déficience nutritionnelle fondamentale de cette plante, ou avec la présence de substances phytochimiques qui la rendent inappétente et affectent la physiologie de l'herbivore (Bryant *et al.*, 1991). En complément de ces deux premières parties qui concernent les protagonistes du système herbivore - plante, la troisième se place, elle, au niveau de la plante, en déterminant les contraintes que de tels systèmes de défense imposent.

PARTIE I

DEFENSES STRUCTURALES

Comme Grubb l'a souligné en 1992, il est frappant de constater que la théorisation principale des systèmes de défense des végétaux s'est concentrée sur les défenses chimiques, sans prendre en compte simultanément "l'armement physique". Seuls quelques rares travaux se sont orientés vers les conséquences des structures physiques des espèces ligneuses (exclusivement épineuses) sur le comportement alimentaire des herbivores (Dunham, 1980 ; Cooper & Owen-Smith, 1986 ; Milewski *et al.*, 1991 ; Gowda, 1996b).

Les épines, excroissances rigides et pointues naissant du corps ligneux des plantes, proviennent de la différenciation des organes les plus divers : des rameaux, des feuilles, des pétioles voire des stipules. D'après Grubb (1992), ces épines auraient été, à l'origine, élaborées par les plantes pour se défendre contre les herbivores. Cependant, elles semblent remplir deux autres rôles. D'abord, si elles sont suffisamment proches, elles diminuent sensiblement les flux nets de radiation, et, ainsi, atténuent les effets thermiques à la surface de la plante. Chez les cactus, de tels effets sur les zones apicales sensibles peuvent être déterminants pour leur survie (Nobel, 1988). Ensuite, les épines recourbées peuvent aider la plante à grimper, *ie.* les palmes de rotin (Grubb, 1992).

Par le terme de défense structurale (Cooper *et al.*, 1988), on sous-entend uniquement les aspects morphologiques de la plante tels que son architecture (forme, hauteur, ...), la densité (Teague, 89) ou la taille des feuilles et enfin les épines qui feront l'objet de cette première partie. Toutes ces caractéristiques réduisent sensiblement l'accessibilité aux herbivores et exercent ainsi des contraintes sur leur consommation.

I. 1. EPINES ET MATURETE

Il semble que soit la densité soit la forme des épines diffère selon le stade de croissance de l'espèce ligneuse considérée. Bryant *et al.* (1983) ont établi que ces structures anti-herbivores se montrent significativement plus efficaces en terme de réduction de la consommation des herbivores lorsque la plante est jeune.

D'autres résultats plus récents soulignent que, chez les ligneux matures, les tiges à portée des herbivores brouteurs présentent des épines plus longues et plus denses que celles qui demeurent inaccessibles (Milewski *et al.*, 1991). Cependant, dans le cas d'*Acacia tortilis*, lorsque l'arbre est soumis à une même pression "d'herbivorie" forte, il n'existe aucune différence significative de production d'épines des individus jeunes par rapport aux individus matures (Brooks & Owen-Smith, 1994).

I. 2. INFLUENCE DES EPINES SUR LE COMPORTEMENT ALIMENTAIRE DES HERBIVORES

I. 2. A - Différentes formes d'épines (Tableau 1)

La nomenclature relative aux différentes formes de défenses physiques proposée dans la bibliographie reste confuse. Les termes anglais *spine*, *thorn* et *prickle* désignent respectivement une forme aiguisée et rigide, l'ensemble des structures épineuses issues de modifications de branches et, enfin les excroissances épidermiques (Grubb, 1992). Malheureusement, la langue française ne comporte pas d'équivalents.

Les adaptations structurales des ligneux limitent l'accès aux herbivores. D'après Milewski *et al.* (1991), les épines, selon leur conformation, agissent de deux façons : bien aiguisées, elles pénètrent dans les parties buccales de l'animal tandis que les plus grossières et allongées réduisent les mouvements latéraux de la bouche de l'herbivore.

Tableau 1. Exemples d'espèces épineuses africaines (Palgrave, 1995).

FORME DES EPINES		ESPECES
Droite et longue		<i>Acacia nilotica</i> (Fig. 1) <i>Acacia karroo</i> <i>Acacia sieberiana</i> <i>Dichrostachys cinerea</i> (Fig. 2)
Crochue	longue	<i>Acacia erioloba</i>
	courte	<i>Acacia nigrescens</i> (Fig. 3)
Petites épines sur les feuilles		<i>Strychnos pungens</i>
Association droite - crochue		<i>Acacia hebeclada</i> <i>Acacia tortilis</i>

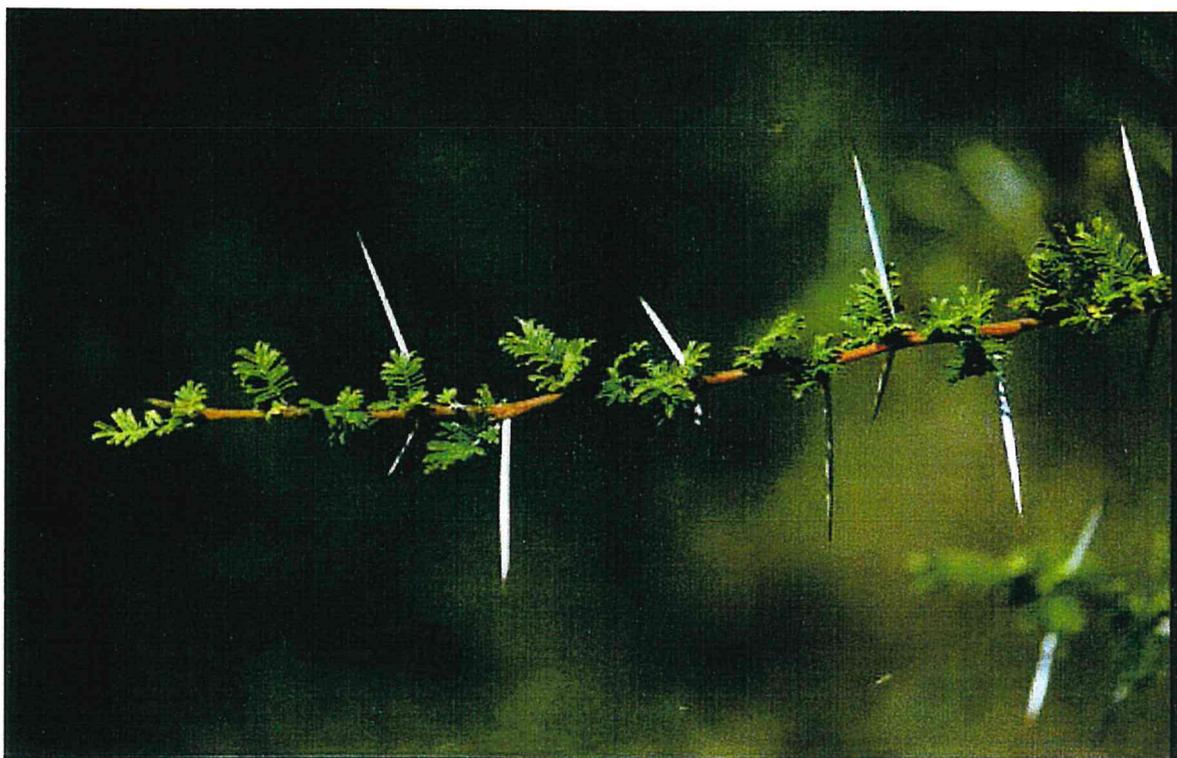


Fig. 1. Rameau d' *Acacia nilotica*, Vallée du Zambèze, Zimbabwe.



Fig. 2. Rameau de *Dichrostachys cinerea*, Mukuvisi Woodland, Zimbabwe.



Fig.3. Tronc et rameau d'*Acacia nigrescens*, Kariba, Zimbabwe.

En 1986, Cooper & Owen-Smith ont consacré une étude aux effets des diverses formes d'épines sur le comportement alimentaire de trois espèces d'ongulés dans la réserve naturelle de Nylsley, en Afrique du Sud : le koudou (*Tragelaphus strepsiceros*), l'impala (*Aepyceros melampus*) et la chèvre domestique.

🐘 En réduisant l'accessibilité du feuillage aux mammifères, les épines influent sur la qualité du prélèvement ; *i. e.* une densité élevée en épines réduit le temps d'alimentation et, confère ainsi une protection plus efficace du feuillage.

🐘 Pour les trois espèces d'herbivores, la présence d'épines n'affecte que légèrement le nombre de bouchées ; par contre, elle réduit de manière significative la taille de celles-ci. Pour compenser cette perte, les animaux augmentent le temps moyen de consommation.

🐘 Les épines de forme crochue s'avèrent particulièrement efficaces contre les chèvres et les impalas tandis que les formes droites et longues contraignent fortement le comportement alimentaire des koudous.

L'efficacité des formes variées d'épines reste avant tout corrélée avec les différences de taille corporelle des ongulés herbivores ainsi qu'avec leurs techniques d'alimentation (Cooper & Owen-Smith, 1986).

I. 2. B - Densité en épines

Les travaux de Gowda (1996b) ont évalué l'influence de densités croissantes en épines sur le taux de consommation des chèvres broutant les feuilles d'*Acacia tortilis* en Tanzanie. Cette étude a permis de confirmer que les épines agissent sur le comportement alimentaire des chèvres de façon densité-dépendante ; lorsque leur densité augmente, le temps de consommation des caprins s'affaiblit.

Une expérience similaire a été conduite par Cooper & Ginnett (1998) sur de petits mammifères herbivores, les rats des forêts. Les branches d'*Acacia rigidula*, présentant une forte densité en épines, entravaient de manière significative à la fois leur progression sur l'arbre et leur alimentation.

I. 3. LE PRELEVEMENT PAR L'HERBIVORE INDUIT-IL LA PRODUCTION DE DEFENSES CHEZ LA PLANTE?

Une augmentation de la population de mammifères herbivores implique une consommation plus élevée de feuillage, dans la limite de leur hauteur de consommation. Pour qu'une défense puisse être qualifiée d'adaptative, elle doit suivre les variations de la pression "d'herbivorie". Ainsi, il est indispensable que les périodes de forte pression soient suffisamment longues pour qu'un investissement défensif devienne utile et possible en terme de temps de production de ces défenses.

Les modifications chimiques ou physiques, observées chez une plante après le passage d'un herbivore, et réduisant les performances de "prédation" de cet herbivore sont qualifiées de défenses induites (Haukioja, 1980 ; Karban & Myers, 1989 ; Bryant* *et al.*, 1991) ; l'augmentation de la densité (Young, 1987 ; Milewski *et al.*, 1991) et/ou de la longueur des épines (Gowda, 1996a) de quelques espèces d'*Acacias* africains en réponse aux herbivores brouteurs en sont quelques exemples.

Plus précisément, Karban & Myers (1989) établissent trois critères pour qualifier une réponse végétale de défense induite :

- cette réponse est associée au comportement herbivore,
- cette réponse contraint voire réduit la pression "d'herbivorie",
- la pression "d'herbivorie", ainsi diminuée, augmente la *fitness* de la plante.

La formation ou l'entretien d'un tel type de défense impose un "coût" pour la plante. Cependant, Gowda, en 1996(b) et 1997, a observé une augmentation significative du nombre d'épines uniquement sur les branches d'*Acacia tortilis* ayant été broutées, les autres branches du même arbre ne présentant aucune modification. Cette réponse végétale localisée oriente, de manière optimale, l'allocation des défenses vers les branches exposées aux herbivores en réduisant, ainsi, le coût de production d'épines.

A l'échelle de la plante épineuse, l'avantage sélectif de présenter une telle défense structurale réside en la réduction des pertes de feuilles et de pousses dues aux herbivores brouteurs ; ce bénéfice étant particulièrement marqué pour ces espèces à feuillage hautement nutritif. Cependant, pour citer Janzen (1979), "il n'existe aucune défense végétale efficace contre n'importe quelle espèce d'herbivores".

PARTIE II

DEFENSES CHIMIQUES

La valeur nutritive des tissus végétaux est définie selon plusieurs critères : teneurs en eau, fibres, cellulose, lignine, protéines et composés secondaires. Elle augmentera avec de hautes concentrations en azote (Belovsky, 1984) et de faibles concentrations en composés secondaires, acteurs de la défense chimique (Freeland & Janzen, 1974 ; Bryant & Kuropat, 1980 ; Bryant *et al.*, 1983). Il a été démontré que l'inappétence des espèces ligneuses pour des mammifères brouteurs dépendait essentiellement de leur teneur en métabolites secondaires (Westoby, 1974), principalement en tanins (Cooper & Owen-Smith, 1985).

L'étude du métabolisme secondaire des plantes devrait permettre d'expliquer pourquoi les herbivores présentent des préférences pour certains arbres ou arbustes.

Les plantes ont en effet élaboré une gamme extraordinairement large de métabolites secondaires (Rhoades, 1985), répertoriés sous deux catégories : les défenses qualitatives et les défenses quantitatives. Ce classement fut initialement proposé par Feeny en 1976 :

~ L'efficacité de l'action défensive des substances dites 'quantitatives', telles que les tanins, repose sur leur quantité présente dans la plante. Une plante ayant déjà subi une attaque herbivore peut renforcer sa protection contre les attaques suivantes en augmentant leur concentration dans ses tissus.

~ Les substances défensives 'qualitatives' comprennent exclusivement les composés toxiques, actifs même en très faible quantité.

I. 1. LES TANINS, POLYMERES PHENOLIQUES

En accord avec les conclusions de Swain, (1979), Zucker, (1983) et Rhoades, (1985), on peut avancer que les tanins agissent comme des réducteurs de digestibilité des tissus végétaux. D'après Coley (1986), ils affectent le comportement herbivore de manière dose-dépendante ; en effet, les plantes présentant une concentration en tanins élevée ne subissent que peu d'attaques de la part des herbivores.

Ces composés phénoliques jouent un rôle important dans la protection des plantes ligneuses contre les herbivores brouteurs (Cooper et Owen-Smith, 1985 ; Styles & Skinner, 1997).

II. 1. A - Structure

Les tanins agissent principalement sur la digestibilité du prélevement végétal et des protéines ingérés par les mammifères (Palo, 1985 ; Robbins *et al.*, 1987 ; Palo *et al.*, 1992). Cependant, ils se comportent parfois plus comme des toxines que comme des inhibiteurs de digestion. Cette diversité des effets des tanins sur la digestion reflète les différences physiologiques des animaux (*eg.* adaptations) mais, également, les variations de réactivité des divers types de tanins.

Largement répandus chez les espèces ligneuses (Haslam, 1979 *in* Hagerman *et al.*, 1992), les tanins sont des phénols hydrosolubles, caractérisés par leur capacité à précipiter les protéines (Bryant *et al.*, 1991 ; Hagerman *et al.*, 1992 ; Grillet, 1999). Ils se divisent en deux classes distinctes, basées sur leur structure chimique (Owen-Smith *et al.*, 1993 ; Grillet, 1999) :

☞ les tanins condensés (proanthocyanidines) constitués de polymères d'unités flavonoliques (Fig. 4),

☞ les tanins hydrolysables formés de polyesters d'hydrates de carbone (tels que le glucose) et de noyaux phénoliques carboxylés de l'acide gallique ou de l'acide ellagique (Fig. 5). D'après McLeod (1974), ils seraient à l'origine de nécroses sévères et d'ulcérations des épithélia œsophagien, stomacal, intestinal et rénal.

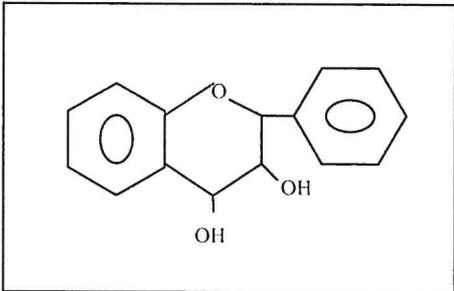
Selon Grillet & Villeneuve (1994), la nature, la localisation et la quantité de tanins varient considérablement en fonction des espèces (Fig. 6) ou des organes d'une même espèce (Fig. 7).

II. 1. B - Modalités d'action

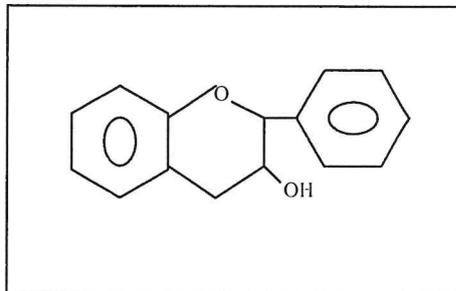
✓ EFFETS DES TANINS SUR L'INGESTION

Les fortes teneurs en tanins diminuent l'appétence et l'ingestion des fourrages ligneux par un phénomène d'astringence dans la cavité buccale (Bate-Smith, 1973 *in* Grillet & Villeneuve, 1994).

Tanins condensés



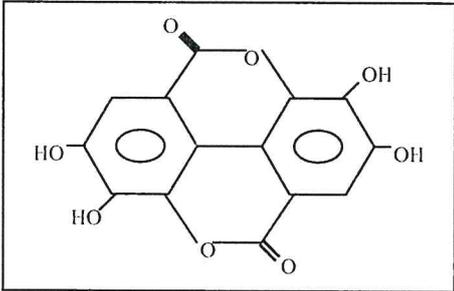
Flavan- 3,4-diol
Leucoanthocyanidine



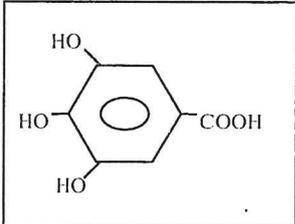
Flavan-3-ol
Catéchine

Fig. 4. Structures des tanins condensés, d 'après Hagerman *et al.*, 1992.

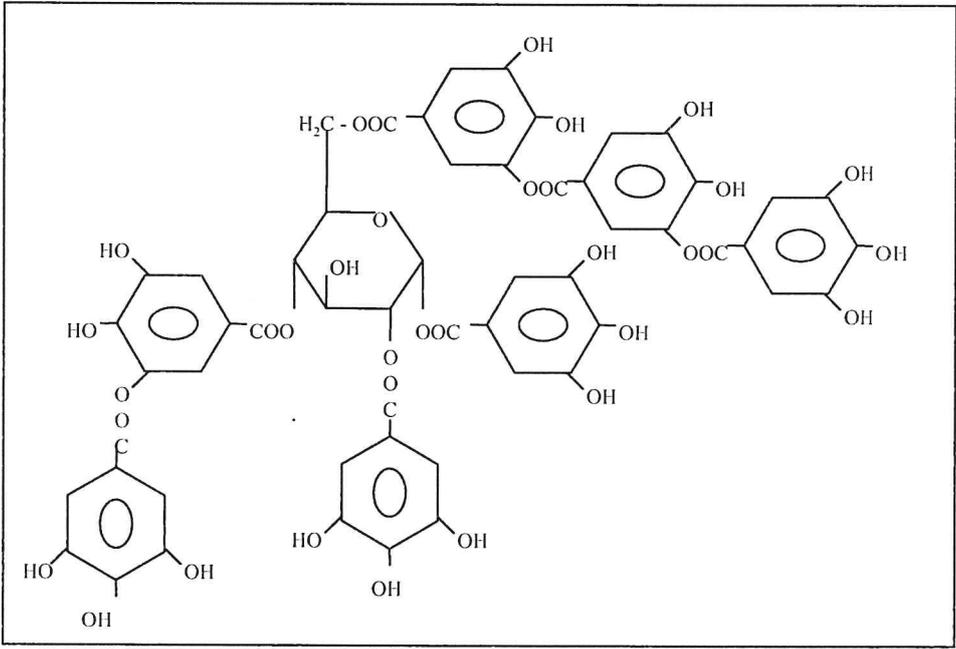
Tanins hydrolysables



Acide Ellagique



Acide Gallique



Acide Tanique
Gallotanin

Fig. 5. Structures des tanins hydrolysables, d'après Hagerman *et al.*, 1992.

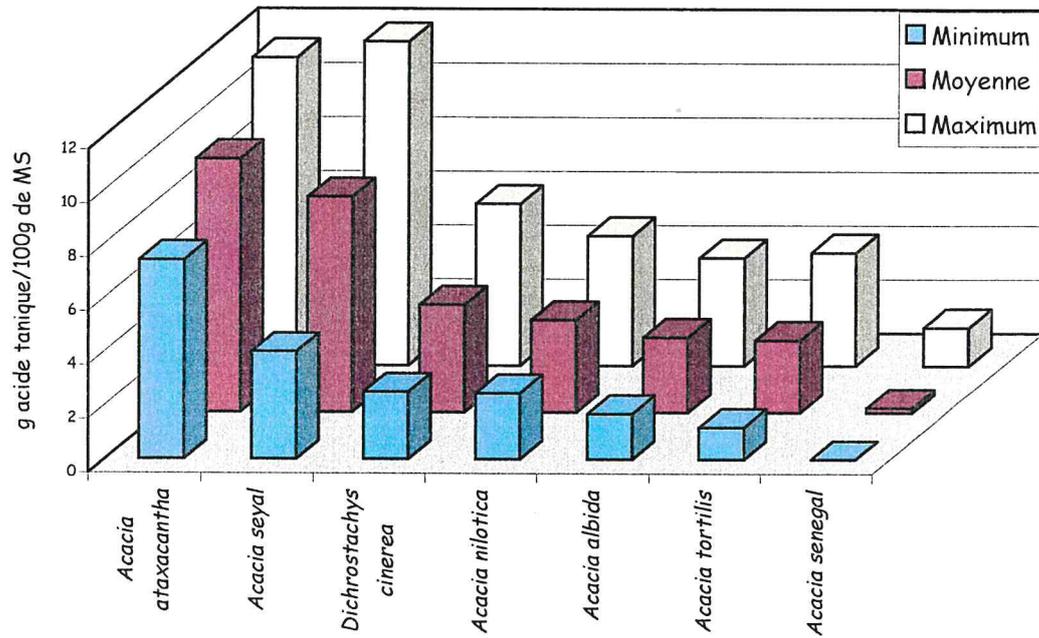


Fig.6. Variabilité de la teneur en tanins des feuilles de Mimosaceae.

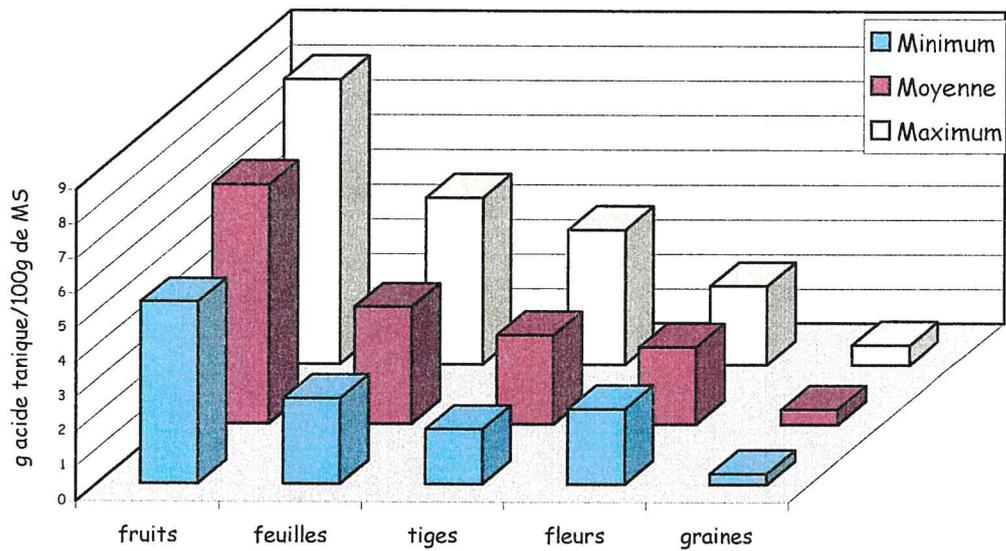


Fig.7. Variabilité de la teneur en tanins chez *Acacia nilotica* en fonction de l'organe considéré.

✓ EFFETS DES TANINS SUR LA DIGESTIBILITE DE L'AZOTE

Par formation de complexes avec les protéines, l'action des tanins se situe essentiellement au niveau du métabolisme azoté de l'animal. D'après Hagerman *et al.* (1992), seuls les complexes tanins hydrolysables-protéines, plus facilement dégradés, se dissocient sous l'action de l'acide gastrique. Par contre, la structure diphenyle des tanins condensés rendrait difficile leur hydrolyse, engendrant une diminution plus drastique de la digestibilité de l'azote (Haslam, 1966 *in* Grillet & Villeneuve, 1994).

Selon Bryant *et al.* (1991), la sélection alimentaire et l'ingestion des herbivores seraient régulées avant tout par la présence de toxines plutôt que par le blocage des protéines dû aux tanins ou à la digestion de carbohydrates (*i. e.* hémicellulose ou cellulose). Par exemple, c'est principalement la présence de toxines et non celle de tanins condensés qui explique que les chèvres refusent de consommer certaines espèces ligneuses (Distel & Provenza, 1990).

II. 2. LES COMPOSES TOXIQUES

L'étude des modalités de défense chimique végétale a précisé l'action potentielle des toxines sur les mammifères herbivores (Freeland & Janzen, 1974 ; Bryant *et al.*, 1991). Karban *et al.* (1997) affirment que des niveaux élevés de toxines réduisent l'apport énergétique des aliments absorbés par l'herbivore. De plus, la consommation de composés toxiques peut causer des dommages cellulaires et altérer, par conséquent, les mécanismes d'ingestion. Ce type de toxicité se retrouve chez le bétail consommant des plantes hépato-toxiques (Pfister *et al.*, 1992).

II. 2. A - Les alcaloïdes

Les alcaloïdes représentent un des groupes majeurs de composés chimiques toxiques (McKey, 1974 ; Rhoades, 1985). Constitués d'hétérocycles azotés, la nicotine, la caféine, la morphine, la colchicine, le LSD, la strychnine ou la quinine en sont quelques exemples. Les effets les plus connus de ces composés sur les mammifères sont :

- (i) l'inhibition ou l'activation de systèmes enzymatiques (*i. e.* alcool déshydrogénase, phosphatase). Les alcaloïdes inhibent les phosphodiesterases, détruisant normalement l'AMPc, impliquée dans le catabolisme des lipides et des carbohydrates.
- (ii) l'affaiblissement de la structure membranaire ou squelettique,

- (iii) l'altération de la transmission ou de l'induction nerveuse (Benn & Jacyno, 1983 in Pfister *et al.*, 1992).

II. 2. B - Les terpènes

Les interactions plante-herbivore impliquant ces molécules ont surtout été étudiées dans le cas du lièvre (*Lepus americanus*) et de plantes ligneuses (Bryant & Kuropat, 1980 ; Bryant *et al.*, 1983 ; Lindroth, 1988 ; Sinclair *et al.*, 1988). En hiver, les lièvres sélectionnent certains ligneux selon l'espèce, leur forme de croissance (feuilles pérennes ou décidues), leur stade de développement (juvénile ou adulte) et certaines parties des plantes. Ce choix se trouve en grande partie lié à la présence ou non de métabolites secondaires, notamment de monoterpènes (Sinclair *et al.*, 1988 ; Reichardt *et al.*, 1990) et de triterpènes (Reichardt *et al.*, 1984). Le lièvre ne s'alimente pas sur les espèces contenant des terpènes.

Reichardt *et al.* (1990) ont identifié 6 monoterpènes chez *Populus balsamifera* dont un seulement était inappétant pour les lièvres. Ainsi, ces substances phytochimiques appartenant à des classes biosynthétiques similaires n'agissent pas nécessairement de manière identique.

A ce jour, l'action exacte de ces métabolites sur la physiologie de l'animal consommateur ne semble pas précisément connue.

Les plantes produisent des substances, toxiques ou réduisant la valeur nutritionnelle. Cependant, les herbivores ont développé des adaptations, telles que des mécanismes de détoxification qui court-circuitent les effets les plus néfastes des défenses végétales. On assiste à une réelle "course aux armements" entre les plantes et leurs consommateurs.

II. 3. ADAPTATIONS DES HERBIVORES

II. 3. A - Adaptations physiologiques

CIRAD-Dist
UNITÉ BIBLIOTHÈQUE
Baillarguet

✓ AUX MÉTABOLITES SECONDAIRES EN GÉNÉRAL

De nombreux auteurs affirment que les herbivores ont élaboré, au cours de l'évolution, des mécanismes de détoxification pour contourner les effets des substances défensives des plantes (Rhoades, 1985 ; Lindroth, 1988 ; Bryant *et al.*, 1991 ; Smith, 1992). Le système adaptatif le plus répandu consiste en une conversion métabolique d'une de ces substances en un composé dérivé moins toxique, suivie de son

excrétion (Brattsten, 1979). Mais, de manière générale, les toxines alimentaires sont dégradées par la flore microbienne des animaux (Freeland & Janzen, 1974).

Selon McKey (1979), Bryant & Kuropat (1980) et du Toit *et al.* (1991), les herbivores consommeraient de préférence les espèces végétales contenant des niveaux faibles en métabolites secondaires.

Certaines espèces de plantes présentent une série de métabolites défensifs qui repoussent la plupart des herbivores. De même, certaines espèces d'herbivores ont développé, quant à elles, des adaptations contre les systèmes de défense d'un nombre limité de plantes.

Auparavant, les plantes étaient considérées comme passives dans leur relation avec les herbivores. Dorénavant, l'augmentation de connaissances sur ces défenses chimiques leur attribue un rôle actif et déterminant.

✓ AUX TANINS, EN PARTICULIER

Certains herbivores (en particulier les ruminants) se sont adaptés à une forte teneur en tanins dans leur alimentation : par une production élevée de protéines salivaires, neutralisant de manière irréversible les tanins (Austin *et al.*, 1989) ou par un processus de détoxification (Bryant *et al.*, 1991) et de dégradation des tanins par des enzymes (tanases) ou par une flore spécifique du rumen (*i. e.* *Streptococcus caprin*).

Non seulement les herbivores neutralisent les métabolites défensifs des plantes, mais la plupart d'entre eux réagissent à ces substances comme à des stimuli leur permettant de reconnaître les plantes 'à éviter' (Rhoades, 1983 *in* Rhoades, 1985).

II. 3. B - Par un mécanisme d'apprentissage

De nombreux rapports d'études confirment la capacité des mammifères herbivores à détecter, de façon innée, les métabolites secondaires et à éviter ainsi leurs effets néfastes (Bryant *et al.*, 1991 ; Molyneux & Ralphs, 1992 ; Pfister *et al.*, 1992 ; Provenza *et al.*, 1992 ; Cassini, 1994). Leurs connaissances s'accroissent et s'affinent par l'apprentissage dans la structure sociale. Cet apprentissage leur confère la flexibilité nécessaire pour s'adapter à des environnements où les contenus en nutriments et la toxicité des aliments potentiels évoluent dans le temps et dans l'espace. En effet, alors que la plupart des sources

nutritives ne contiennent pas de toxines, la quasi totalité des espèces ligneuses possède des métabolites secondaires dont la concentration varie en fonction de l'environnement, de la saison, du stade de développement ou de la partie de la plante (McKey, 1979 ; Bryant *et al.*, 1983).

Les mammifères herbivores "apprennent" selon deux modalités (Bryant *et al.*, 1991, Provenza *et al.*, 1992), représentées Fig. 8 :

✎ Le système somesthésique se base sur les effets des toxines après leur ingestion. Certains travaux sur les préférences ou aversions alimentaires ont stigmatisé une relation significative entre la prise volontaire d'un certain aliment et les effets qu'elle engendre après son ingestion (du Toit *et al.*, 1991 ; Cassini, 1994). Si les conséquences sont "positives", la consommation de l'aliment augmente. Par contre la présence de substances toxiques est ressentie comme "négative" et la consommation est restreinte.

✎ Le système cognitif fait appel au système sensoriel (goût, odorat, vue) qui joue un rôle majeur dans la sélection des aliments. Il comprend l'apprentissage par essais et erreurs, renseignant l'animal sur les plantes propres ou impropres à la consommation et la transmission par ses semblables. Dans ce dernier cas, les préférences alimentaires se trouvent fortement influencées par le comportement de la mère (Keeler, 1988) ou des congénères (Bandura, 1977 *in* Provenza *et al.*, 1992).

Remarque : Ces deux systèmes ne sont pas complètement dissociés.

Malgré l'acquisition de ces connaissances, les herbivores ingèrent des phytotoxines. Les causes de ce comportement sont nombreuses et reposent essentiellement sur des mécanismes physiologiques : les toxines peuvent être neutralisées avant d'exercer leur action, métabolisées, voire tolérées (Provenza *et al.*, 1992). Cependant, elles peuvent provoquer des troubles de la digestion et du comportement reproducteur, entraînant une baisse de la productivité du bétail (James *et al.*, 1992 ; Pfister *et al.*, 1992 ; Smith, 1992). Dans un contexte d'élevage, la compréhension de tels effets rendra possible un protocole de mesures préventives.

Selon l'hypothèse que les mammifères herbivores utilisent une grande variété d'espèces et de parties de plantes dans leurs régimes, Freeland & Janzen (1974) en concluent qu'ils absorbent une quantité de métabolites secondaires inférieure au seuil de nuisance. Cette affirmation implique que les herbivores peuvent :

- identifier les aliments sur la base de leurs propriétés toxiques,
- connaître le niveau de dosage-seuil au-delà duquel chaque composé secondaire devient toxique,
- réguler la composition de leur régime afin d'absorber chaque composé secondaire en dessous de ce seuil.

Processus somesthésiques

Processus cognitifs

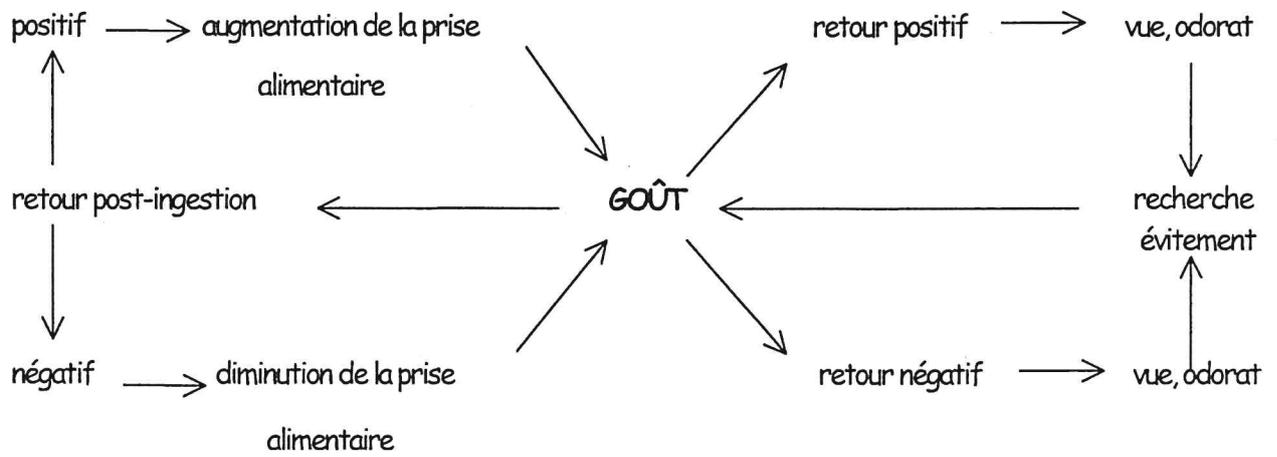


Fig. 8. Représentation schématique des processus sensitifs et cognitifs dans la sélection alimentaire des herbivores, adaptée de Provenza *et al.*, 1992.

Ces systèmes de défense chimique modulent les interactions entre l'abondance des espèces végétales et la pression herbivore (Augustine & McNaughton, 1998). Les mammifères évitent la consommation d'une espèce ligneuse lorsque son ingestion a entraîné des sensations négatives dues à la présence de composés défensifs. Les espèces végétales à défenses chimiques ne subissent de fortes intensités herbivores que si elles ne sont pas suffisamment abondantes pour constituer une large proportion du régime de l'herbivore. En d'autres termes, les défenses chimiques se révèlent inefficaces quand l'espèce végétale est rare (Bryant *et al.*, 1991). D'autre part, et ce en accord avec Vicari & Bazely (1993), il est évident que la principale fonction des composés secondaires n'est pas d'empêcher le prélèvement par l'herbivore *per se*, mais plutôt de prévenir une éventuelle surconsommation.

PARTIE III

ELABORATION D'UN SYSTEME DE DEFENSE

A l'échelle de la plante, on observe une variabilité considérable de la pression "d'herbivorie", plus particulièrement chez les espèces ligneuses. Un des objectifs importants de l'étude de l'évolution des végétaux était précisément d'élaborer une théorie susceptible de comprendre cette variation. Bryant *et al.* (1992) ont proposé la théorie de la "disponibilité en ressources". De façon moins empirique, Feeny (1976) suggère que l'état du système défensif d'une plante est en corrélation directe avec la prévisibilité de son apparition dans le temps et dans l'espace, concept qu'il nomme "apparence".

III. 1. THEORIE DE LA DISPONIBILITE EN RESSOURCES

L'efficacité des stratégies défensives végétales est très variable d'une espèce de plante à l'autre. Coley *et al.* (1985) et Bryant *et al.* (1992) ont émis l'hypothèse que le type et la quantité d'une défense végétale dépendaient de la disponibilité en ressources de l'environnement immédiat dans lequel la plante évolue.

Cette théorie se fonde sur trois prédictions :

(1) - La quantité d'une défense est directement reliée au taux de croissance de la plante (Tableau 2).

Dans des sites limités en ressources, les plantes ne peuvent supporter une croissance rapide. Une stratégie de croissance lente est donc adoptée dans ces milieux et les plantes présentent alors une capacité faible à absorber les nutriments, notamment les minéraux (Chapin, 1980) et à fixer le carbone. Un herbivore prélèvera alors une partie conséquente de leur 'capital ressources' et de leur production nette (Coley *et al.*, 1985). L'élaboration de défenses sera ainsi d'autant plus avantageuse que les ressources seront limitées. *A contrario*, dans des environnements riches en ressources, une sélection forte s'exerce sur les plantes à croissance rapide. Une perte de tissu étant potentiellement rapidement comblée,

l'investissement dans une quelconque défense chimique coûteuse en énergie reste faible (Bryant *et al.*, 1983).

Tableau 2 : Caractéristiques défensives des espèces de plantes à croissance lente et rapide, d'après Coley *et al.* 1985.

Variable	Espèces à croissance rapide	Espèces à croissance lente
Pression herbivore	forte	faible
Quantité de métabolites défensifs	faible	forte
Type de défense	qualitatif	quantitatif
Renouvellement des défenses	rapide et élevé	lent et faible
Flexibilité dans l'expression des défenses	plus flexible	moins flexible

En accord avec ce principe, les espèces ligneuses, prédominantes dans les savanes arborées, et croissant sur des sols infertiles, sont beaucoup moins appétentes et tendent à contenir des niveaux élevés en tanins dans leurs feuilles (Cooper *et al.*, 1988). Pourtant, il existe une exception : *Grewia flavescens*, un arbuste commun des savanes pauvres en nutriments, qui ne présente qu'une teneur faible en tanins et, de plus, est très appétant pour les mammifères brouteurs (Cooper & Owen-Smith, 1985). Il peut également occuper des sites riches en nutriments tels que d'anciennes termitières.

(2) - Le type de défense chimique présent dans un organe donné de la plante est déterminé par la longévité de cet organe.

Souvent associées à des habitats improductifs, les formes pérennes offrent une digestibilité et une appétance faibles pour les mammifères (Bryant & Kuropat, 1980 ; Coley *et al.*, 1985). Elles diffèrent des formes décidues par le fait qu'elles stockent plus de réserves en carbone et en nutriments dans leurs feuilles (Chapin, 1980). Les dommages subis lors d'un prélèvement par un herbivore sont d'autant plus importants. De ce fait, les feuilles matures de ces espèces offrent une quantité élevée de défenses chimiques.

Lors d'une étude sur des espèces ligneuses de Panama, Coley (1988) a pu mettre en évidence que les espèces à feuilles pérennes présentent des concentrations composés polyphénoliques supérieures. *A contrario*, les feuilles à durée de vie courte contiennent des défenses de plus petit poids moléculaire, *i. e.* les alcaloïdes ou les monoterpènes.

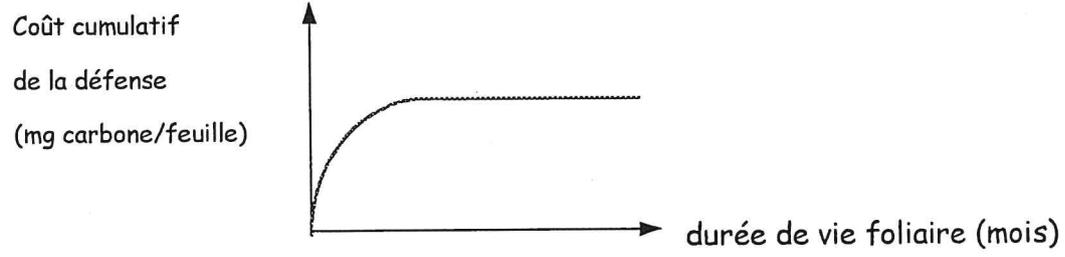


Fig. 9. Relation type de défense-durée de vie foliaire, d'après Coley *et al.*, 1985.

(3) - La nature des défenses chimiques d'une plante devrait refléter la disponibilité en carbone et en azote de son habitat. Quand la ressource en carbone est limitée, *i. e.* dans les habitats ombragés, les composés à base d'azote, tels que les alcaloïdes, seraient favorisés. Lorsque c'est la ressource en azote qui est limitée, *i. e.* dans les sols infertiles, les polymères à base de carbone, tels que les tanins, devraient prédominer (Chapin, 1980).

Les défenses telles que les tanins exigent un grand investissement initial de la part de la plante mais requièrent une dépense bien moindre pour leur entretien.

De nombreux travaux viennent confirmer l'hypothèse suivante : l'environnement dans lequel la plante se développe et son historique en terme d'herbivorie influencent fortement à la fois l'évolution et l'expression phénotypique des défenses chimiques végétales (Bryant *et al.*, 1992 ; Coley, 1993 ; Vicari & Bazely, 1993).

Cependant, la théorie de la "disponibilité en ressources" n'est pas l'unique modèle expliquant la variabilité des défenses végétales. Feeny (1976) puis Rhoades & Cates (1976) ont avancé la théorie de "l'apparence".

III. 2. THEORIE DE L'APPARENCE

Cette théorie suppose que le type de défense élaboré par une plante est déterminé par son "apparence", une espèce apparente étant une espèce dont la distribution est prévisible dans le temps et dans l'espace. En raison précisément de ce caractère prévisible, cette plante est supposée être plus facilement découverte et consommée par des herbivores spécialistes et, donc, investir largement dans des défenses efficaces (quantitatives). *A contrario*, les plantes non apparentes présentent des distributions éphémères ou imprévisibles. Ainsi, elles ne subissent qu'une pression herbivore très faible voire nulle. Seul un investissement dans des défenses chimiques peu coûteuses (qualitatives) est nécessaire pour contrer d'éventuels herbivores généralistes et non adaptés à ces défenses.

Les différences de système défensif identifiées entre les plantes apparentes et les non apparentes reflètent l'efficacité variable des défenses quantitatives et qualitatives contre des herbivores spécialistes ou généralistes et, également, les variations de pression herbivore de la part de ces consommateurs.

Peu de travaux se sont intéressés aux "fondements" de ces deux modèles. Il semble néanmoins que l'élaboration différentielle des systèmes défensifs des plantes soit mieux expliquée par la théorie de la "disponibilité en ressources" que par celle de "l'apparence" (Chapin, 1980).

III. 3. UN SYSTEME DE DEFENSE, OUI, MAIS A QUEL PRIX ?

D'après Coley *et al.* (1985), les plantes investissant dans un système défensif, qu'il soit structural ou chimique, ne présentent un avantage sélectif que dans la mesure où les coûts énergétiques engendrés par la production d'une défense sont inférieurs aux bénéfices qui en découlent, *ie.* réduction du prélèvement de l'herbivore sur ces plantes.

En 1986, Coley a évalué les coûts et les bénéfices sous-jacents à un système de défense par les tanins, chez un arbre néotropical *Cecropia peltata* L. (Moraceae). Ses résultats montrent une réduction de la croissance corrélée avec des investissements défensifs.

Les coûts potentiels engendrés par la constitution d'un système de défense chez une plante sont multiples :

(i) l'énergie et les nutriments directement impliqués dans la synthèse des défenses ne sont plus disponibles pour la croissance (Augustine & McNaughton, 1998) : des coûts apparaissent dès que les ressources sont allouées au système défensif plutôt qu'à la croissance.

(ii) plusieurs composés secondaires n'entrent pas dans les processus métaboliques des cellules (McKey, 1979),

(iii) à de fortes concentrations, certaines défenses telles que les tanins peuvent perturber la photosynthèse,

A l'échelle de la plante, l'élaboration d'un système défensif végétal relève d'un véritable 'trade-off' entre la croissance et l'investissement dans un type de défense, suffisamment efficace pour diminuer la pression "d'herbivorie" et ainsi contribuer à la pérennité de l'individu-plante en question.

A une échelle plus globale, la demande en productions animales des savanes africaines ne cesse d'augmenter, entraînant une utilisation accrue des sols fertiles réservés aux cultures. Par conséquent, le bétail et la faune sauvage se voient confinés dans les habitats improductifs. En accord avec l'hypothèse de la disponibilité en ressources, deux prédictions concernant ce changement d'utilisation des terres peuvent être établies. Premièrement, il faut s'attendre à une diminution de la biomasse des grands herbivores, ainsi

contraints à consommer une végétation ligneuse adaptée à des sols pauvres et contenant des défenses chimiques anti-herbivores efficaces. De plus, la décomposition difficile de cette végétation impropre à l'alimentation animale contribue à la diminution de la productivité de l'écosystème. Le cycle des nutriments se trouve déséquilibré et entraîne une augmentation de la production de métabolites secondaires par les plantes. Deuxièmement, parce que les espèces végétales à croissance lente ne présentent qu'une faible capacité à compenser les pertes dues aux herbivores, une consommation accrue de telles espèces devrait engendrer une dégradation sévère de la végétation. Une telle dégradation pourrait aboutir à une domination de la végétation par des espèces présentant de fortes teneurs en métabolites secondaires et à long terme, à une érosion voire une dénudation des sols.

CONCLUSION

Les plantes ligneuses disposent de toute une gamme de réponses diversifiées au comportement herbivore des mammifères brouteurs. La plupart des travaux traitant des interactions plante-herbivore mettent en exergue les effets négatifs d'un tel comportement sur ces plantes. Rares sont les études qui ont recensé les bénéfices qu'une plante peut tirer du fait d'être consommée : la pollinisation de ses fleurs (du Toit, 1990), la dispersion de ses graines (zoochorie) voire l'augmentation de sa productivité (Agrawal, 1998), de sa longévité et de sa *fitness* (Järemo *et al.*, 1999).

Les mécanismes de défense élaborés par les espèces ligneuses contre les herbivores brouteurs sont diversifiés. Pourtant, l'efficacité réelle des stratégies de défense végétale reste discutable, qu'elles soient de nature physique (épines) ou chimique (métabolites secondaires).

> Efficacité des défenses structurales

Les *Acacias* africains ont évolué en savane arborée sous la pression de plus en plus intense des herbivores mammifères (Rohner & Ward, 1997). Ces espèces végétales épineuses sont nombreuses et très largement répandues. Cependant, la majorité d'entre elles, *i. e.* *Acacia karroo* (Teague, 1989), est considérée comme étant très appétente, donc très appréciée par les herbivores tandis que certains *Acacias* australiens, dépourvus d'épines, ne subissent pas de fortes déprédations de la part des grands herbivores (Brown, 1960 *in* Chardonnet *et al.*, 1995). Cooper & Owen-Smith (1986) justifient cela par le fait que les structures épineuses restent inefficaces devant des mammifères herbivores qui se sont probablement adaptés contre cette défense.

> Efficacité des défenses chimiques

Le mopane (*Colophospermum mopane*) est un arbre commun des savanes africaines. Bien que contenant des niveaux élevés en métabolites secondaires et étant considérées comme peu appétentes, ses feuilles subissent, durant la saison sèche, une pression herbivore très intense (Owen-Smith & Cooper, 1987; Cooper *et al.*, 1988 ; Styles & Skinner, 1997).

D'autres espèces ligneuses, contenant de fortes teneurs en tanins condensés (*i. e.* *Combretum heteroense*) ou en polyphénols (*i. e.* *Acacia nilotica*), sont pourtant consommées par les mammifères brouteurs (Owen-Smith *et al.*, 1993).

D'après Fritz (1995), l'utilisation de la ressource ligneuse représente un axe primordial de la stratégie alimentaire des mammifères brouteurs. Or, l'optimisation des productions animales dans les écosystèmes de savanes africaines conduit le plus souvent à privilégier les ressources herbacées par rapport aux ressources ligneuses. En Afrique Australe par exemple, les fourrages ligneux ne jouent qu'un rôle complémentaire, et ce, malgré les nombreux avantages qu'ils présentent : teneur élevée en protéines brutes, repousse foliaire en saison sèche, ... Ainsi, une connaissance accrue des caractéristiques défensives de ces plantes et du rôle précis qu'elles jouent dans les interactions plante-herbivore devrait permettre d'établir les bases solides d'un plan d'utilisation de cette ressource.

BIBLIOGRAPHIE

1. **Agrawal, A. A.** 1998. Induced responses to herbivory and increased plant performance. *Science*; 279 : 1201-1202.
2. **Augustine, D. J. & McNaughton, S. J.** 1998. Ungulate effects on the functional species composition of plant communities : herbivore selectivity and plant tolerance. *Journal of Wildlife Management*, 62 (4) : 1165-1183.
3. **Austin, P. J., Suchar, L. A., Robbins, C. T. & Hagerman, A. E.** 1989. Tannin binding proteins in the saliva of deer and their absence in the saliva of sheep and cattle. *Journal of Chemical Ecology*, 15 : 1335-1347.
4. **Belovsky, G. E.** 1984. Herbivore optimal foraging and a comparative test of three models. *The American Naturalist*, 124 : 97-115.
5. **Belsky, A. J.** 1986. Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *The American Naturalist*, 127 : 870-892.
6. **Brattsten, L. B.** 1979. Biochemical defense mechanisms in herbivores against plant allelochemicals. In Rosenthal, G. A. & Janzen, D. H. (eds.) *Herbivores : their interaction with plant secondary metabolites*, pp. 200-270. Academic Press, New York : 718 p.
7. **Brooks, R. & Owen-Smith, N.** 1994. Plant defenses against mammalian herbivores : are juvenile *Acacia* more heavily defended than mature trees? *Bothalia*, 24 : 211-215.
8. **Bryant, J. P., Chapin, III, F. S. & Klein, D. R.** 1983. Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos*, 40 : 357-368.

9. Bryant*, J. P., Heitkonig, I., Kuropat, P. J. & Owen-Smith, N. 1991. Effects of severe defoliation on the long-term resistance to insect attack and on leaf chemistry in six woody plants of the southern African savanna. *The American Naturalist*, 137 : 50-63.
10. Bryant, J. P. & Kuropat, P. J. 1980. Selection of winter forage by subarctic browsing vertebrates : the role of plant chemistry. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11 : 261-285.
11. Bryant, J. P., Provenza, F. D., Pastor, J., Reichardt, P. B., Clausen, T. P. & du Toit, J. T. 1991. Interactions between woody plants and browsing mammals mediated by secondary metabolites. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 22 : 431-436.
12. Bryant, J. P., Reichardt, P. B. & Clausen, T. P. 1992. Chemically mediated interactions between woody plants and browsing mammals. *Journal of Range Management*, 45 (1) : 18-24.
13. Cassini, M. H. 1994. Behavioral mechanisms of selection of diet components and their ecological implications in herbivorous mammals. *Journal of Mammalogy*, 75 (3) : 733-740.
14. Chapin, III, F. S. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11 : 233-260.
15. Chardonnet, P. et al. 1995. Faune sauvage africaine : la ressource oubliée. Tomes I (416p) et II (288 p). CIRAD-EMVT, IGF.
16. Coley, P. D. 1986. Costs and benefits of defense by tannins in a neotropical tree. *Oecologia (Berlin)*, 70 : 238-241.
17. Coley, P. D. 1988. Effects of plant regrowth rate and leaf lifetime on the amount and type of anti-herbivore defense. *Oecologia (Berlin)*, 74 : 531-536.
18. Coley, P. D. 1993. Gap size and plant defenses. *Trends in Ecology and Evolution*, 8 : 1-2.
19. Coley, P. D., Bryant, J. P. & Chapin, III, F. S. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*, 230 (4728) : 895-899.

20. Cooper, S. M. & Ginnett, T. F. 1998. Spines protect plants against browsing by small climbing mammals. *Oecologia*, 113 : 219-221.
21. Cooper, S. M. & Owen-Smith, N. 1985. Condensed tannins deter feeding by browsing ruminants in a South African savanna. *Oecologia* (Berlin), 67 : 142-146.
22. Cooper, S. M. & Owen-Smith, N. 1986. Effects of plant spinescence on large mammalian herbivores. *Oecologia* (Berlin), 68 : 446-455.
23. Cooper, S. M., Owen-Smith, N. & Bryant, J. P. 1988. Foliage acceptability to browsing ruminants in relation to seasonal changes in the leaf chemistry of woody plants in a South African savanna. *Oecologia*, 75 : 336-342.
24. Coughenour, M. B. 1991. Spatial components of plant-herbivore interactions in pastoral, ranching, and native ungulate ecosystems. *Journal of Range Management*, 44 (6) : 530-542.
25. Distel, R. A. & Provenza, F. D. 1990. Experience early in life affects voluntary intake of blackbrush by goats. *Journal of Chemical Ecology*, 17 : 431-450.
26. Ducomnez, S. 1994. Etude du système herbivore- plante dans un ranch mixte du Zimbabwe. Rapport de Stage, DESS Productions Animales en Régions Chaudes, CIRAD-EMVT, Maisons-Alfort, France. 47 p.
27. Dunham, K. M. 1980. The feeding behaviour of a tame impala *Aepyceros melampus*. *African Journal of Ecology*, 18 : 253-257.
28. du Toit, J. T. 1990. Giraffe feeding on *Acacia* flowers : predation or pollination? *African Journal of Ecology*, 28 : 63-68.
29. du Toit, J. T., Bryant, J. P. & Frisby, K. 1990. Regrowth and palatability of *Acacia* shoots following pruning by African savanna browsers. *Ecology*, 71 (1) : 149-154.
30. du Toit, J. T., Provenza, F. D. & Natis, A. 1991. Conditioned taste aversions : how sick must a ruminant get before it learns about toxicity in foods? *Applied Animal Behaviour Science*, 30 : 35-46.

31. Feeny, P. 1976. Plant apparency and chemical defense. *Recent Advances in Phytochemistry*, 10 : 1-40.
32. Freeland, W. J. & Janzen, D. H. 1974. Strategies in herbivory by mammals : the role of plant secondary compounds. *The American Naturalist*, 108 (961) : 269-289.
33. Fritz, H. 1995. Etude des systèmes mixtes d'herbivores sauvages et domestiques en savane africaine : structure des peuplements et partage de la ressource. Thèse de Doctorat 'Sciences de la Vie', Université de Paris VI, France. 2 volumes, 476 p.
34. Gowda, J. H. 1996a. Plant defenses : influence on plant-animal interactions in East Africa. PhD dissertation. Swedish University of Agricultural Sciences.
35. Gowda, J. H. 1996b. Spines of *Acacia tortilis* : what do they defend and how? *Oikos*, 77 : 279-284.
36. Gowda, J. H. 1997. Physical and chemical response of juvenile *Acacia tortilis* trees to browsing. Experimental evidence. *Functional Ecology*, 11 : 106-107.
37. Grillet, C. & Villeneuve, F. 1994. Les tanins dans les fourrages ligneux. Chapitre VI. In : Valeur alimentaire des fourrages ligneux consommés par les ruminants en Afrique Centrale et Occidentale. Commission des Communautés Européennes. Programme ST2/89/215. CIRAD-EMVT, Maisons-Alfort, France. 42 p.
38. Grillet, C. 1999. Les facteurs antinutritionnels et toxiques. Cours de DESS Productions Animales en Régions Chaudes. CIRAD-EMVT, Montpellier, France.
39. Grubb, P. J. 1992. A positive distrust in simplicity - lessons from plant defences and from competition among plants and among animals. *Journal of Ecology*, 80 : 585-610.
40. Hagerman, A. E., Robbins, C. T., Weerasuriya, Y., Wilson, T. C. & MacArthur, C. 1992. Tannin chemistry in relation to digestion. *Journal of Range Management*, 45 : 57-62.
41. Hartvigsen, G. & Levin, S. A. 1997. Evolution and spatial structure interact to influence plant-herbivore population and community dynamics. *Proceedings of Research Society. London Series B* 264 : 1677-1685.

42. Hirakawa, H. 1997. Digestion-constrained optimal foraging in generalist mammalian herbivores. *Oikos*, 78 : 37-47.
43. Hjalten, J., Danell, K. & Ericson, L. 1993. Effects of simulated herbivory and intraspecific competition on the compensatory ability of birches. *Ecology*, 74 : 1136-1142.
44. Haukioja, E. 1980. On the role of plant defenses in the fluctuation of herbivore populations. *Oikos*, 35 : 202-213.
45. Hochuli, D. F. 1993. Does silica defend grasses against invertebrate herbivores? *Trends in Ecology and Evolution*, 8 : p. 418.
46. James, L. F., Nielsen, D. B. & Parter, K. E. 1992. Impact of poisonous plants on the livestock industry. *Journal of Range Management*, 45 (1) : 3-8.
47. Janzen, D. H. 1979. New horizons in the biology of plant defenses. In : Rosenthal, G. A., Janzen, D. H. (eds.) *Herbivores : their interaction with secondary plant metabolites*. pp. 331-350. Academic Press, New York : 718 p.
48. Järemo, J., Tuomi, J., Nilsson, P. & Lennartsson, T. 1999. Plant adaptations to herbivory : mutualistic versus antagonistic coevolution. *Oikos*, 84 (2) : 313-320.
49. Karban, R. & Myers, J. H. 1989. Induced plant responses to herbivory. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20 : 331-348.
50. Karban, R., Agrawal, A. A. & Mangel, M. 1997. The benefits of induced defenses against herbivores. *Ecology*, 78 (5) : 1351-1355.
51. Keeler, R. F. 1988. Livestock models of human birth defects, reviewed in relation to poisonous plants. *Journal of Animal Sciences*, 66 : 2414-2427.
52. Lindroth, R. L. 1988. Adaptations of mammalian herbivores to plant chemical defenses. In : Spencer, K. C. (ed.). *Chemical mediation of coevolution* : 415-445. New York Academic : 480 p.

53. **McKey**, D. 1974. Adaptative patterns in alkaloid physiology. *The American Naturalist*, 108 (961) : 305-320.
54. **McKey**, D. 1979. The distribution of secondary compounds within plants. In Rosenthal, G. A. & Janzen, D. H. (eds.) *Herbivores : their interaction with plant secondary metabolites*, pp. 56-133. Academic Press, New York : 718 p.
55. **McLeod**, M. N. 1974. Plant tannins - their role in forage quality. *Nutrition Abstracts Review*, 44 : 803-815.
56. **McNaughton**, S. J. & **Tarrant**, J. 1983. Grass leaf silification : natural selection for an inducible defense against herbivores. *Proceedings of Nature Academic Sciences, USA*, 80 : 790-791.
57. **Milewski**, A. V., **Young**, T. P. & **Madden**, D. 1991. Thorns as induced defenses : experimental evidence. *Oecologia*, 86 : 70-75.
58. **Molyneux**, R. J. & **Ralphs**, M. H. 1992. Plant toxins and palatability to herbivores. *Journal of Range Management*, 45 (1) : 13-18.
59. **Nobel**, P. S. 1988. *Environmental Biology of Agaves and Cacti*. Cambridge University Press. Cambridge.
60. **Owen-Smith**, N. & **Cooper**, S. M. 1987. Palatability of woody plants to browsing ruminants in a South African savanna. *Ecology*, 68 (2) : 319-331.
61. **Owen-Smith**, N., **Robbins**, C. T. & **Hagerman**, A. E. 1993. Browse and browsers : interactions between woody plants and mammalian herbivores. *Trends in Ecology and Evolution*, 8 : 158-160.
62. **Paige**, K. N. 1992. Overcompensation in response to mammalian herbivory : from mutualistic to antagonistic interactions. *Ecology*, 73 : 2076-2085.
63. **Palgrave**, K. C. 1995. *Trees of Southern Africa*. Struik Publishers, second revised edition, 959 p.
64. **Palo**, R. T. 1985. Chemical defense in birch : inhibition of digestibility in ruminants by phenolics extracts. *Oecologia* (Berlin), 68 : 10-14.

65. Palo, R. T., Bergström, R. & Danell, K. 1992. Digestibility, distribution of phenols and fiber at different twig diameters of birch in winter. Implications for browsers. *Oikos*, 65 : 450-454.
66. Perevolotsky, A. 1991. Plant-animal interactions : contemporary progress and future challenges. IVème Congrès International des Terres de Parcours, Montpellier, France : 1099-1104.
67. Pfister, J. A., Cheney, C. D. & Provenza, F. D. 1992. Behavioral toxicology in livestock ingesting plant toxins. *Journal of Range Management*, 45 (1) : 30-36.
68. Provenza, F. D., Pfister, J. A. & Cheney, C. D. 1992. Mechanisms of learning in diet selection with reference to phytotoxicosis in herbivores. *Journal of Range Management*, 45 (1) : 36-45.
69. Reichardt, P. B., Bryant, J. P., Clausen, T. P. & Wieland, G. D. III. 1984. Defense of winter-dormant Alaska paper birch against snowshoe hares. *Oecologia*, 65 : 58-69.
70. Reichardt, P. B., Bryant, J. P., Mattes, B. R., Clausen, T. P. & Chapin, III, F. S., 1990. The winter chemical defense of balsam poplar against snowshoe hares. *Journal of Chemical Ecology*, 16 : 1941-1960.
71. Rhoades, D. F. & Cates, R. G. 1976. Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. *Recent Advances in Phytochemistry*, 19 : 168-213.
72. Rhoades, D. F. 1985. Offensive-defensive interactions between herbivores and plants : their relevance in herbivore population dynamics and ecological theory. *The American Naturalist*, 125 (2) : 205-238.
73. Robbins, C. T., Mole, S., Hagerman, A. E. & Hanley, T. A. 1987. Role of tannins in defending plants against ruminants : reduction in dry matter digestion? *Ecology*, 68 : 1606-1615.
74. Rohner, C. & Ward, D. 1997. Chemical and mechanical defense against herbivory in two sympatric species of desert *Acacia*. *Journal of Vegetation Science*, 8 : 717-726.
75. Ruess, R. W. & Halter, F. L. 1990. The impact of large herbivores on the Seronera woodlands, Serengeti National Park, Tanzania. *African Journal of Ecology*, 28 : 259-275.

76. Shipley, L. A., Illius, A. W., Danell, K., Hobbs, T. & Spalinger, D. E. 1999. Predicting bite size selection of mammalian herbivores : a test of a general model of diet optimization. *Oikos*, 84 (1) : 55-68.
77. Sinclair, A. R. E., Krebs, C. J., Smith, J. N. M. & Boutin, S. 1988. Population biology of snowshoe hares. III. Nutrition, plant secondary compounds and food limitation. *Journal of Animal Ecology*, 57 : 787-806.
78. Smith, G. S. 1992. Toxicification and detoxification of plant compounds by ruminants : an overview. *Journal of Range Management*, 45 (1) : 25-30.
79. Styles, C. V. & Skinner, J. D. 1997. Seasonal variations in the quality of mopane leaves as a source of browse for mammalian herbivores. *African Journal of Ecology*, 35 : 254-265.
80. Swain, T. 1979. Tannins and lignins. In : Rosenthal, G. A. & Janzen, D. H. (eds.) *Herbivores : their interaction with plant secondary metabolites*, pp. 657-682. Academic Press, New York : 718 p.
81. Teague, W. R. 1989. The rate of consumption of bush and grass by goats in a representative *Acacia* karroo savanna community in the Eastern Cape. *Journal of the Grassland Society of Southern Africa*, 6 (1) : 8-13.
82. Van De Koppel, J. & Prins, H. H. T. 1998. The importance of herbivore interactions for the dynamics of African savanna woodlands : an hypothesis. *Journal of Tropical Ecology*, 14 : 565-576.
83. Vicari, M. & Bazely, D. R. 1993. Do grasses fight back? The case for antiherbivore defences. *Trends in Ecology and Evolution*, 8 : 137-141.
84. Westoby, M. 1974. An analysis of diet selection by large generalist herbivores. *The American Naturalist*, 108 (961) : 290-304.
85. Wold, E. N. & Marquis, R. J. 1997. Induced defense in white oak : effects on herbivores and consequences for the plant. *Ecology*, 78 : 1356-1369.

86. Young, T. P. 1987. Increased thorn length in *Acacia depreanlobium* - an induced response to browsing. *Oecologia* (Berlin), 71 : 436-438.
87. Zucker, W. F. 1983. Tannins : does structure determine function? An ecological perspective. *The American Naturalist*, 121 : 335-365.

CIRAD-Dist
UNITÉ BIBLIOTHÈQUE
Baillarguet