

## LA PLASTICITÉ PHÉNOTYPIQUE :

### UNE ALTERNATIVE ÉVOLUTIVE DANS UN ENVIRONNEMENT EN CHANGEMENT CONTINUEL

par Roberto Quezada García

#### Le concept de la plasticité phénotypique

Les écosystèmes sont des milieux hétérogènes, car la structure de certaines de leurs composantes change continuellement au fil du temps : le climat, la composition forestière, la diversité biologique, etc. Ainsi, les insectes doivent trouver des mécanismes adaptatifs leur permettant de faire face à ce type de contraintes environnementales. La plasticité phénotypique est l'une des issues possibles. West-Eberhard (1989) la définit comme la capacité d'un génotype à produire plusieurs formes (ex. comportementale, morphologique, physiologique etc.). C'est grâce à la plasticité phénotypique que les individus peuvent exister et persister dans un écosystème en perpétuel changement, la variété phénotypique permet l'existence de la sélection naturelle, car elle choisit quelques individus avec certaines caractéristiques. L'interaction entre le génotype et l'environnement facilite l'adaptation et assure la survie et la reproduction dans un environnement donné (Stearns 1989).

Quant à l'origine de la plasticité phénotypique, il existe deux théories. La première, l'« épistasie », signifie qu'il existe un ensemble de gènes, dont certains sont responsables de la formation d'un caractère, alors que les autres gènes concomitants répondent aux stimuli environnementaux, c'est-à-dire que c'est l'interaction entre les gènes qui détermine le phénotype. La seconde théorie, la « pléiotropie », considère qu'il existe une sensibilité allélique aux divers facteurs du milieu, lesquels induisent la production des différentes formes de l'espèce. Dans les deux cas, la plasticité phénotypique est une réaction à un stimulus externe, dont la réponse varie dépendamment des changements observés dans l'environnement.

La plasticité phénotypique peut être active (ex. lorsque les individus sont en présence de prédateurs), c'est-à-dire qu'elle s'active lorsque des conditions catastrophiques menacent la population.

Chez le puceron *Acyrtosiphon pisum*, la plupart des individus sont aptères en conditions normales. Cependant, lorsqu'il y a un risque accru de prédation, ils produisent une hormone qui stimule la procréation d'individus ailés leur permettant ainsi d'échapper à leurs prédateurs (Podjasek *et al.* 2005). Quand l'écosystème change progressivement, comme dans le cas

des variations saisonnières, la plasticité phénotypique est dite passive. Quand deux ou plusieurs phénotypes proviennent d'un seul génotype, on l'appelle polyphénisme (Moran 1992; Simpson *et al.* 2011). Ces formes peuvent être discrètes ou tout à fait différentes.

*Araschnia levana* (Lepidoptera : Nymphalidae) est une espèce multivoltine, c'est-à-dire qu'elle produit plusieurs générations au cours de la même année. Cet insecte montre un changement graduel de la couleur des individus au cours de la saison, ainsi les individus qui naissent au printemps peuvent se rendre semblables à leur environnement et éviter leurs ennemis naturels (Fig. 1).

#### Pourquoi la plasticité phénotypique est-elle importante ?

La plasticité phénotypique présente des possibilités de survie dans un écosystème où les conditions environnementales altèrent l'homéostasie de la population. Les espèces qui produisent plusieurs générations par an doivent s'adapter à une combinaison de facteurs, tels que la photopériode, la température, la nutrition et la densité de la population, qui varient tout au long de la saison. Ainsi, les individus sont exposés à des environnements intermédiaires (Nijhout 2003). Si une espèce possède plusieurs formes, chaque phénotype peut donner une performance optimale dans un habitat présentant des conditions précises; de cette manière, les espèces évitent l'extinction de la population locale et favorisent l'adaptation. Les insectes habitant des milieux où les conditions météorologiques représentent une contrainte importante (ex. hiver ou sécheresse), la plasticité leur permet d'utiliser d'autres solutions de rechange, soit en entrant en diapause ou



Fig. 1. *Araschnia levana* est une espèce polyphénique, laquelle présente plusieurs générations dans un an. Elle montre une variation discrète de la couleur. Photo de Nijhout (2003)

en effectuant une migration afin d'échapper aux conditions difficiles. De plus, la plasticité à utiliser plusieurs hôtes peut être avantageuse chez les insectes, principalement lorsque la composition forestière varie d'une région à l'autre. Cela leur permet d'ajuster leur phénologie à celle de leurs hôtes, pour ainsi profiter des meilleures ressources disponibles (Asch et Visser 2007). La connaissance des processus de la plasticité phénotypique permet de mieux comprendre les normes évolutives qui jouent un rôle essentiel au sein d'une population. La diversité phénotypique chez une espèce illustre l'éventail des possibilités qu'un génotype peut posséder sur une gamme d'environnements distants (Gotthard et Nylin 1995).

### Quels sont les bénéfices d'une grande plasticité phénotypique?

Un des grands bénéfices de la plasticité phénotypique, c'est la possibilité d'échapper à la sélection naturelle. En effet, si les conditions restent les mêmes et/ou changent, la plasticité phénotypique peut avoir un potentiel adaptatif ou réversible. Il existe plusieurs exemples illustrant la particularité adaptative de la plasticité phénotypique, tels qu'une réponse contre les déprédateurs, l'acclimatation, la diapause, les modes d'histoire de vie, la dispersion, etc. (Whitman et Agrawal 2009).

Chez l'espèce *Malacosoma pluviale* (Lepidoptera : Lasiocampidae), lorsque les populations sont élevées, les papillons se font attaquer facilement par les prédateurs. Ainsi, ils commencent à produire des individus plus actifs lesquels échappent à la sélection naturelle (Thomson *et al.* 1981). Chez l'espèce *Ips paraconfusus* (Coleoptera : Scolytidae), les individus qui ont une tendance à la dispersion se font attaquer plus facilement par les nématodes que les individus se dispersant moins (Hagen et Atkins 1975). Si les conditions environnementales persèverent, la sélection naturelle peut favoriser la présence d'un phénotype par rapport à un autre et, en conséquence, entraîner une adaptation de l'espèce. Certains phénotypes possèdent une réponse différente. Les caractères comportementaux et physiologiques sont facilement réversibles, alors que les caractères morphologiques et d'histoire de vie sont souvent permanents (Nylin *et al.* 2005).

### Exemples de plasticité phénotypique

La livrée des forêts, *Malacosoma disstria* (Lepidoptera : Lasiocampidae), montre une variation phénotypique dans son comportement. Lorsque l'insecte est en conditions optimales, les individus présentent un comportement passif et grégaire. Cependant, quand les populations deviennent saturées, la proportion de larves plus actives augmente et celles-ci ont tendance à chercher de nouvelles ressources

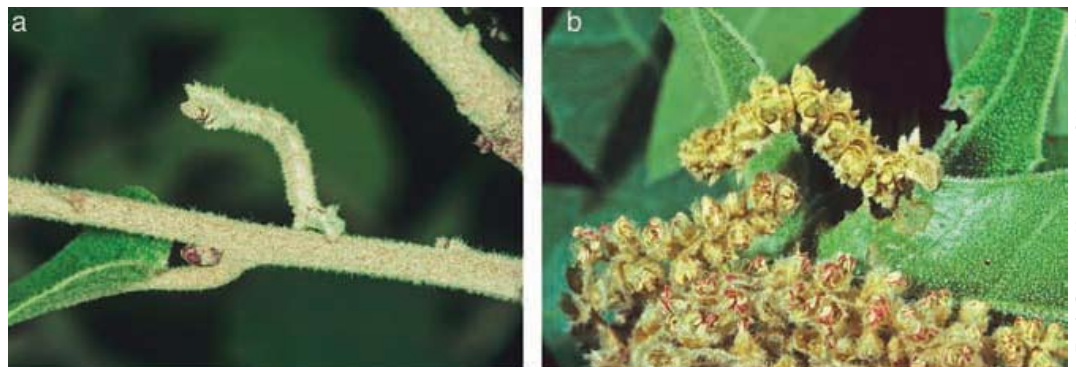


Fig. 2. *Nemoria arizonaria* (Lepidoptera : Geometridae) est une espèce bivoltine, sa variation morphologique est le résultat de sa ressource alimentaire. Photo de Greene (1989)

Tableau 1. Temps de développement de deux phénotypes de *Melittobi chalybii*, extrait de Schmieder (1933)

Stade	Temps de développement (jours)	
	1 <sup>re</sup> forme	2 <sup>e</sup> forme
Oeufs	4	4
Larve	7	71
Chrysalide	3	15
Total	14	90
Longévité	2-30	60-75

(Wellington 1957). Ce mécanisme leur permet d'éviter la compétition pour la ressource, les maladies et la prédation.

*Melittobi chalybii* (Hymenoptera: Chalcidoidea, Eulophidae) est une guêpe parasitoïde des larves d'abeilles et de guêpes. Cette espèce possède deux formes, dont la première prend environ 30 jours à se développer. Tout de suite après, une deuxième génération se développe dans le même hôte, mais après une période de 60 à 75 jours (Tableau 1). La présence de ces deux phénotypes permet une utilisation maximale de la nourriture et une meilleure production de la progéniture (Schmieder 1933; Matthews *et al.* 2009)

*Nemoria arizonaria* (Lepidoptera : Geometridae) est une espèce bivoltine, elle possède deux phénotypes. Le premier phénotype permet à l'insecte de ressembler aux fleurs et caractérise la génération du printemps. Le phénotype caractérisant la génération d'été simule plutôt la couleur du feuillage (Fig. 2). C'est la concentration de tanins présents dans le feuillage qui provoque ce polymorphisme. Le phénotype du printemps possède également une fécondité plus élevée, afin de compenser pour la forte prédation exercée sur celui d'été.

### Les insectes ravageurs et la plasticité phénotypique

Les épidémies d'insectes forestiers sont souvent comparées aux processus évolutifs à court terme (Stenseth 1988; Barbosa et Baltensweiler 1988; Carroll *et al.* 2007). En effet, une défoliation excessive provoque un important stress environnemental pour la performance biologique des insectes, pouvant

stimuler la plasticité phénotypique. *Mnampela privata* (Lepidoptera : Geometridae) est un ravageur forestier univoltin, lequel se développe principalement l'automne. Cependant, il a été observé que certains individus n'entrent pas en diapause et produisent une deuxième génération. Le pourcentage de ce deuxième phénotype est possiblement responsable de l'augmentation de la population à un niveau épidémique si les conditions environnementales sont adéquates (Steinbauer *et al.* 2004). La connaissance des processus évolutifs et écologiques impliqués dans ces conditions pourrait donner des pistes sur l'adaptation des insectes ravageurs (ex. une dispersion vers les endroits où les ressources sont plus disponibles, où les conditions climatiques sont plus favorables). Malgré les nombreux travaux de recherche sur la plasticité phénotypique, son rôle chez les ravageurs forestiers est peu encore documenté et il reste beaucoup de recherche à faire sur ce sujet.

## Conclusion

La plasticité phénotypique peut se manifester par des changements biochimiques, physiologiques, morphologiques, du comportement ou d'histoire de vie. Elle peut être passive, active, anticipatoire, instantanée, retardée, continue, discrète, permanente, réversible, bénéfique, mortelle, adaptative, non adaptative, etc. L'identification des caractères qui possèdent le plus de plasticité et le type de réponses possibles à une situation particulière permettra de connaître la capacité d'une espèce à s'adapter à son environnement. Les perturbations causées par les épidémies, la progression des variations climatiques et la présence de nouvelles espèces envahissantes représentent des sujets d'importance primordiale dans les recherches à venir. Cette information pourrait être indispensable afin de prédire l'adaptation et la répartition futures des insectes.

## Références

Asch, V.M. et M.E. Visser. 2007. Phenology of forest caterpillars and their host trees : The importance of synchrony. *Annu. Rev. Entomol.* 52 : 37-55.

Barbosa, P. et W. Baltensweiler. 1988. Phenotypic plasticity and herbivore outbreaks. Pages 469-487 dans P. Barbosa et J.C. Schultz (éds), *Insects Outbreaks*. Academic Press, London.

Carroll, S.P., A.P. Hendry, D.N. Reznick et C.W. Fox. 2007. Evolution on ecological time-scales. *Funct. Ecol.* 21 : 387-393. doi: 10.1111/j.1365-2435.2007.01289.x

Gotthard, K. et S. Nylin. 1995. Adaptive plasticity as an adaptation: A selective review of plasticity in animal morphology and life history. *Oikos* 74 : 3-17.

Greene, E. 1989. A diet-induced developmental polymorphism in a caterpillar. *Science* 243 : 643-646.

Hagen, B.W. et M.D. Atkins. 1975. Between generation variability in the fat content and behavior of *Ips paraconfusus* Lanier. *Z. Angew. Entomol.* 79 : 169-172.

Matthews, R.W., J.M. González, J.R. Matthews et L.D. Deyrup. 2008. Biology of the parasitoid *Melittobia* (Hymenoptera: Eulophidae). *Annu. Rev. Entomol.* 54 : 251-266. doi: 10.1146/annurev.ento.54.110807.090440

Moran, N.A. 1992. The evolutionary maintenance of alternative phenotypes. *Am. Nat.* 5 : 971-989.

Nijhout, H.F. 2003. Development and evolution of adaptive polyphenism. *Evol. Develop.* 5 : 9-18. doi: 10.1046/j.1525-142X.2003.03003.x

Nylin, S., K. Gotthard et G.H. Nygren. 2005. Seasonal plasticity, host plants, and the origin of butterfly biodiversity. Pages 111-138 dans G. Fellowes, J. Holloway et D. Rolff (éds), *Insect Evolutionary Ecology*. CABI Publishing, Wallingford, UK.

Podjasek, J., L.M. Bosnjak, D.J. Brooker et E.B. Mondor. 2005. Alarm pheromone induces a transgenerational wing polyphenism in the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. *Can. J. Zool.* 83 : 1138-1141.

Schmieder, R.G. 1933. The polymorphic forms of *Melittobia chalybii* Ashmead and the determining factors involved in their production (Hymenoptera: Chalcidoidea, Eulophidae). *Biol. Bull.* 65 : 338-52.

Simpson, S.J., G.A. Sword et N. Lo. 2011. Polyphenism in insects. *Curr. Biol.* 21 : 738-749. doi: 10.1016/j.cub.2011.06.006

Stearns, S.C. 1989. The evolutionary significance of phenotypic plasticity. *BioScience* 39 : 436-445.

Steinbauer, M.J., D.J. Kriticos, Z. Lukacs et A.R. Clarke. 2004. Modelling a forest lepidopteran: phenological plasticity determines voltinism which influences population dynamics. *Forest Ecol. Manag.* 198 : 117-131. doi: 10.1016/j.foreco.2004.03.041

Stenseth, N.C. 1988. Evolutionary processes and insects outbreaks. Pages 533-563 dans P. Barbosa et J.C. Schultz (éds), *Insects Outbreaks*. Academic Press, London.

Thompson, W.A., I.B. Vertinsky et W.G. Wellington. 1981. Intervening in pest outbreaks: simulation studies with the western tent caterpillar. *Res. Popul. Ecol.* 23 : 27-38.

Wellington, G.W. 1957. Individual differences as a factor in population dynamics: the development of a problem. *Can. J. Zool.* 35 : 293-323.

West-Eberhard, M. 1989. Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 20 : 249-278.

Whitman, D.W. et A. Agrawal. 2009. What is phenotypic plasticity and why is it important? Pages 1-63 dans D.W. Whitman et T.N. Ananthakrishnan (éds), *Phenotypic Plasticity of Insects: Mechanisms and Consequences*. Science Publishers, Enfield, New Hampshire.

Roberto Quezada García est étudiant au doctorat au Laboratoire d'entomologie forestière de l'Université Laval. Ses travaux de recherche sont effectués sous la direction d'Éric Bauce et portent sur les processus adaptatifs de la tordeuse des bourgeons de l'épinière en conditions de stress nutritionnel.

