



**UNE AQUARELLE DE
MARIE LAURENCIN**

À l'automne, le feuillage du
copalme d'Amérique
Liquidambar styraciflua,
se pare de mille couleurs,
qui persistent longtemps.



LE DÉSESPOIR DES SINGES

Les feuilles de l'araucaria du Chili *Araucaria araucana* forment des écailles coriaces disposées en spirale le long des branches. Cette anatomie lui a valu le surnom de « désespoir des singes » : il n'y a pourtant aucun singe dans les régions andines d'où cet arbre est originaire !

SI LOIN CYPRÈS

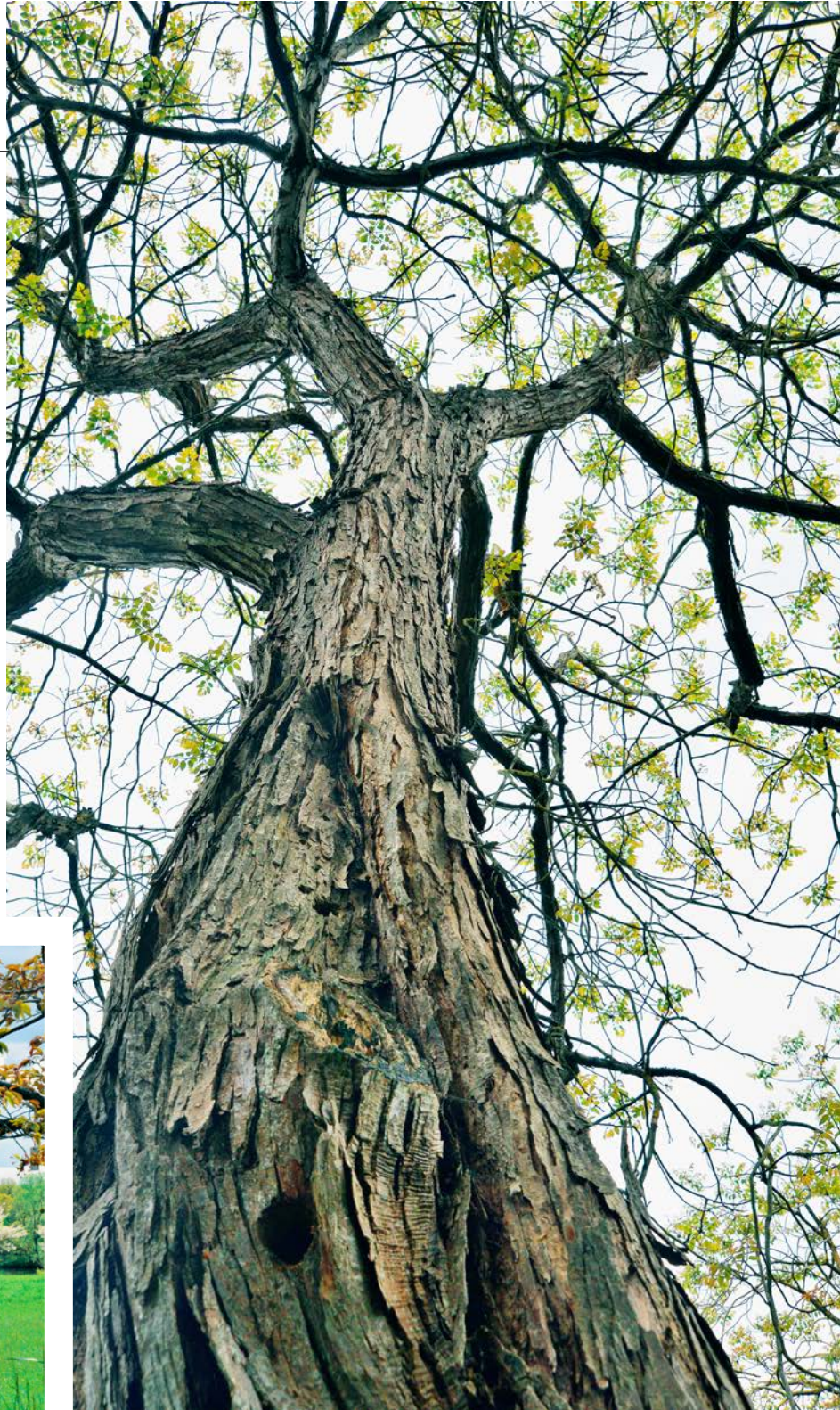
Un groupe de trois pins sylvestres à l'écorce rousse se détachent sur fond d'une collection de cyprès de Provence.





TARDIFS BOURGEONS...

Chez l'acajou de Chine *Toona sinensis*, le débourrement (l'ouverture des bourgeons) a lieu en mai, bien après celui de la plupart des espèces. Avec le temps, le tronc de cet arbre se crevasse et l'écorce part en lambeaux.



LE TEMPS DES CERISES

La prairie des cerisiers japonais explose de couleurs au printemps. Les Japonais de la région peuvent y célébrer l'ancienne tradition du *hanami* (« regarder les fleurs »).



LE PLEUREUR CRISPÉ

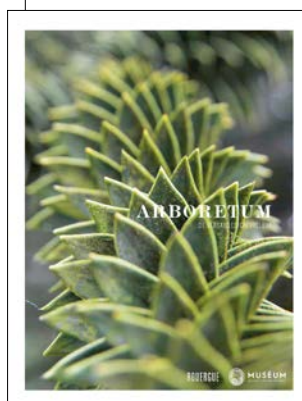
Certains cultivars du saule pleureur, ou saule de Babylone *Salix Babylonica*, un arbre originaire de Chine, ont des feuilles crispées, c'est-à-dire enroulées.

RÉSINE OU GIVRE ?

Les cônes de l'épicéa d'Orient *Picea orientalis* (originaire des montagnes à l'est de la mer Noire) exsudent une résine blanchâtre qui évoque un voile de givre. On suppose que cette substance joue un rôle dans la protection de la plante contre les parasites.



F. Achille et S. Gerbault,
Arboretum de Versailles-Chèvreloup,
Éditions du Rouergue et MNHN, 2017.



**L'ÉRABLE
À PEAU DE SERPENT**

L'écorce d'*Acer capillipes*,
endémique du centre du Japon,
est ornée de zébrures vert clair
et jaune qui se détachent d'un
fond plus foncé.



L'ESSENTIEL

- Les plantes, autotrophes et sessiles, se distinguent des animaux, hétérotrophes et mobiles.
- Dans les interactions entre plantes et animaux, les signaux émis par une plante peuvent être «honnêtes» et bénéfiques à l'animal, ou «malhonnêtes» quand la plante le «trompe».
- Grâce à ces signaux, les plantes utilisent, et parfois exploitent les animaux pour se protéger, se nourrir, se reproduire...
- Plus encore, par ces interactions, les plantes, sessiles, peuvent accéder par procuration à certaines formes de mobilité.

L'AUTEUR



BRUNO CORBARA
est enseignant-chercheur
à l'université
Clermont-Auvergne,
à Clermont-Ferrand.

Les reines de la manipulation

Dans les interactions multiples qu'entretiennent végétaux et animaux, certaines plantes émettent des signaux qui piègent les animaux afin de les exploiter, parfois à leur détriment.

C

onnaissiez-vous l'arbre à adultère? Il s'agit de *Barteria fistulosa*, un petit arbre d'Afrique centrale dont les branches, très renflées et creuses, hébergent *Tetraponera aethiops*. Cette grosse fourmi, d'environ un centimètre de longueur, à la piqure redoutable, est très agressive: tout contact avec l'arbre déclenche immédiatement

un assaut des insectes. Dès qu'un intrus s'approche à quelques dizaines de centimètres, elles se laissent tomber du haut des feuilles, les mandibules ouvertes, prêtes à en découdre. Les populations locales connaissent depuis longtemps ces insectes: elles punissaient les femmes adultères en les attachant au tronc de l'arbre...

Cette histoire est un des nombreux cas où les plantes profitent de bienfaits, ici une protection, procurés par le monde animal. Ces liens sont de toute nature et parfois renversent les idées que l'on peut se faire sur une prétendue supériorité de l'animal sur le végétal: dans bien des situations, des plantes communiquent avec les animaux pour les «tromper» ou les «manipuler». Plantons le décor.

Les êtres vivants interagissent constamment, de façon positive dans le cas d'un mutualisme, ou négative quand l'un des protagonistes y perd. Ces liens peuvent être lâches ou étroits selon les espèces en présence. Ces interactions peuvent concerner des êtres >



L'orchidée *Ophrys apifera*,
par son aspect et son odeur,
attire des abeilles mâles qui pensent
avoir à faire à une femelle...

➤ proches sur le plan de leur histoire évolutive, ou «fort éloignés les uns les autres dans l'échelle de la nature», ainsi que l'écrivait Charles Darwin à propos des plantes et des animaux. Si les interactions entre ces deux groupes d'organismes n'illustrent qu'une petite partie des interdépendances du vivant (les plus importantes mettent en scène des microorganismes), ce sont sans doute les plus étudiées. Ce sont aussi celles qui nous sont les plus familières surtout lorsqu'elles concernent des plantes à fleurs (les Angiospermes) et les animaux pluricellulaires (les Métazoaires), les seuls acteurs qui nous intéresseront ici.

Sur le plan phylogénétique, plantes et animaux sont séparés depuis plus d'un milliard et demi d'années, soit bien avant l'apparition de leurs premiers ancêtres pluricellulaires respectifs. Sur le plan fonctionnel, les deux lignées se distinguent fondamentalement par le fait que les plantes sont autotrophes pour le carbone et les animaux hétérotrophes. En effet, grâce à la photosynthèse, les plantes produisent les bases des molécules carbonées du vivant, en utilisant l'eau du sol et le dioxyde de carbone (CO₂) de l'atmosphère. Pour se nourrir, les animaux dépendent en revanche entièrement des plantes, soit directement chez les herbivores, soit indirectement, *via* d'autres animaux par exemple chez les carnivores.

Ainsi, la relation fondamentale qui associe plantes et animaux est l'herbivorie. Dans les écosystèmes, cette interaction trophique oppose (et relie) producteurs chlorophylliens et consommateurs. À l'échelle de notre planète, il s'agit d'une des interactions majeures en termes de flux de matière et d'énergie.

Les plantes sont par ailleurs sessiles, à savoir incapables de se déplacer, sinon par des mécanismes lents de croissance et de production de tissus. Elles doivent donc capter, avec leurs feuilles et leurs racines, toutes les ressources dont elles ont besoin sur place, là où elles demeurent «plantées». A *contrario*, la plupart des animaux sont capables de se déplacer, leur mobilité leur permettant notamment d'accéder plus aisément à des ressources alimentaires végétales ou animales souvent dispersées.

La double opposition, autotrophe *versus* hétérotrophe et sessile *versus* mobile, qui caractérise plantes et animaux, implique des différences très marquées sur tous les aspects de leurs vies respectives. Ainsi, grâce à des organes des sens (pour détecter la menace), des muscles (pour se déplacer) et un système nerveux (pour traiter l'information et actionner les muscles), beaucoup d'animaux peuvent fuir des prédateurs pour leur échapper.

Dans la même situation, les plantes, immobiles, utilisent de nombreux systèmes de défense fixes: les épines, les substances

toxiques... Le mode de défense le plus élémentaire d'une plante consiste d'ailleurs en ce qu'elle peut être consommée en très grande partie sans craindre pour sa survie. C'est impossible pour la plupart des animaux dont l'intégrité est indispensable.

L'opposition entre, d'une part, plantes autotrophes et sessiles et, d'autre part, animaux hétérotrophes et mobiles est sans doute la clé des complémentarités écologiques et fonctionnelles qui ont grandement orienté leurs processus coévolutifs. Il en découle la foisonnante diversité de leurs interactions.

L'« HONNÊTETÉ » DES PLANTES

Une plante apparaît plus active que ne le laissent supposer son immobilité et son absence de vrais comportements quand, par les signaux qu'elle produit, elle communique avec un animal ou une autre plante. C'est ainsi que les végétaux peuvent parfois pallier les inconvénients liés à leur statut d'organismes sessiles en sollicitant, à l'aide de signaux appropriés, certains animaux, que ce soit à l'avantage ou au détriment de ces derniers.

Les scientifiques eux-mêmes ne s'accordent pas sur une définition consensuelle de la communication. Celle que je privilégierai, fonctionnelle et évolutive, stipule que tous les êtres vivants sont capables d'émettre des signaux et d'en percevoir et que, potentiellement, ils peuvent donc communiquer. Il y a communication lorsqu'un émetteur produit un signal qui modifie le comportement, au sens large, d'un récepteur, cette réponse bénéficiant à l'émetteur. Dans certaines situations, la réponse du récepteur aura des conséquences positives pour lui-même, le

—
**AVEC SES LONGS
 POILS, LE CARTHAME
 LAINEUX SEMBLE
 RECOUVERT D'UNE
 TOILE D'ARAIGNÉE
 TRÈS DENSE, PROPRE
 À DISSUADER DES
 INSECTES**
 —

plus souvent une récompense: le signal est alors «honnête». Mais ce n'est pas toujours le cas.

Les substances ou les couleurs qu'émettent les feuilles d'un arbre peuvent attirer des insectes folivores. La réponse des insectes à ces stimuli ayant des conséquences défavorables à la plante, par définition, il ne s'agit pas de communication. *A priori*, la sélection naturelle n'a pas favorisé chez la plante des tels caractères qui attirent des insectes nuisibles réduisant ses chances de survie. En revanche, les aptitudes sensorielles des insectes à localiser une plante ont pu améliorées par la sélection naturelle.

Pourtant, dans de nombreux cas, une plante communique sa présence à des herbivores. Par exemple, lorsqu'ils sont attirés olfactivement ou visuellement par une structure reproductrice (une fleur, un fruit...) sur laquelle ils trouvent des liquides ou des tissus nutritifs. Ces aliments sont alors une récompense reçue en échange d'un service rendu à la plante: le transport de pollen ou de graines. Il y a bien relation trophique (une interaction animal-plante négative), mais elle est intimement associée à une interaction d'une tout autre nature, positive cette fois, respectivement, la pollinisation ou la dissémination.

Dans le cadre des relations trophiques, il existe un cas très particulier où une plante peut communiquer sa présence à un animal: c'est lorsque le rapport entre les deux protagonistes est «inversé» au bénéfice de la plante. Dans cette situation d'importance écologique

très marginale par rapport à l'herbivorie, c'est la plante, carnivore, qui consomme l'animal.

Pour croître, les végétaux ont besoin d'éléments comme l'azote qu'ils absorbent généralement par les racines. Les plantes carnivores, inféodées à des sols souvent très pauvres en azote, se le procurent en capturant des proies. Dotées de feuilles normales, elles sont aussi pourvues de structures spécialisées, formées à partir de feuilles modifiées: des pièges adhésifs qui se referment chez la dionée ou les droséras, des urnes contenant un liquide digestif chez les sarracénies ou les népenthès...

Dans de nombreux cas, ces pièges diffusent des signaux chimiques ou visuels qui leurrent certains arthropodes. Ainsi chez *Nepenthes raflesiana*, une liane du Brunei, les urnes situées le plus haut dans la canopée émettent des odeurs similaires à celles produites par des fleurs. C'est toute une guildes d'insectes normalement pollinivores ou nectarivores qui peuvent ainsi être trompés et digérés dans le liquide des urnes-pièges.

De même, une étude récente a montré que la dionée, des népenthès et des sarracénies produisent, à divers niveaux de leurs pièges, d'étonnants motifs bleus fluorescents, visibles par les insectes et sans doute aussi attractifs.

ATTENTION DANGER... OU PAS

Soumises en permanence à l'action des herbivores, qu'il s'agisse de vertébrés ou d'arthropodes, les plantes sont pourvues de moyens de défense «autonomes», qu'il s'agisse de structures anatomiques répulsives ou dissuasives (épines, poils...) ou de substances toxiques. De nombreux animaux dangereux, à la peau toxique comme des grenouilles dendrobates, ou venimeux comme des serpents, se signalent par des couleurs vives; on parle de signaux aposématifs. Selon certains, les plantes pourraient aussi émettre des signaux visuels informant «honnêtement» de leur dangerosité: c'est ainsi qu'ils interprètent les zébrures blanches des feuilles épineuses du chardon-marie, *Silybum marianum*, les couleurs contrastées des épines de certains cactus et celles de fruits toxiques.

Chez les animaux, une autre façon de se défendre consiste, chez une espèce inoffensive, à se faire passer pour dangereuse: de fait, de nombreux insectes arborent la livrée rayée jaune et noire de guêpes agressives. Ce mimétisme, où le signal est cette fois «malhonnête», limite les risques de prédation, tout en faisant l'économie de la production de venins toxiques. Un mécanisme similaire pourrait exister chez des plantes qui produisent en abondance des poils (des trichomes) très longs ressemblant à de la soie d'araignée. Ainsi, le carthame laineux, *Carthamus lanatus*, semble recouvert d'une

Le haricot *Phaseolus lunatus* se défend de l'acarien suceur de sève *Tetranychus urticae* en appelant à l'aide, grâce à des composés organiques, *Phytoseiulus persimilis*, un autre acarien prédateur du précédent.



► toile d'araignée très dense, propre à dissuader des insectes herbivores.

Si les plantes sont à même de se prémunir de façon autonome contre les herbivores, de nombreux travaux ont montré que leur défense peut aussi reposer sur une « alliance » avec des animaux, qu'il s'agisse de prédateurs ou de parasites. Les végétaux sont en effet capables d'émettre des signaux qui attirent de tels défenseurs. Dans certaines circonstances, elles savent aussi les retenir sur le très long terme en les « récompensant » avec de la nourriture, voir un logement.

DÉFENSE PAR PROCURATION

Lorsqu'elle est attaquée par un herbivore au niveau d'une feuille, une plante active d'abord des défenses internes, par exemple la production de tanins qui rendent les feuilles moins digestes et attractives. Elle peut aussi émettre des composés organiques volatils (COV) qui, en se diffusant dans l'air, informent les parties éloignées de la même plante, voir d'autres plantes : celles-ci peuvent donc anticiper leur réponse antiherbivore. Mais, surtout, les COV peuvent attirer des animaux « au secours » de l'herbivore.

Ainsi, lorsque ses feuilles sont attaquées par l'acarien suceur de sève *Tetranychus urticae*, le haricot *Phaseolus lunatus* émet des COV qui font venir *Phytoseiulus persimilis*, un autre acarien prédateur du premier. De même, on a montré récemment que les feuilles d'un pommier attaquées par des chenilles émettent des COV attractifs pour des mésanges charbonnières, *Parus major*. Or, ces passereaux sont des prédateurs de chenilles.

La communication interplantes n'est pas le seul processus qui permet de prévenir une attaque d'herbivores. La galéruque de l'orme, *Xanthogaleruca luteola*, est un ravageur de l'orme champêtre, *Ulmus minor*. La simple présence d'une ponte de cette chrysomèle sur une feuille d'orme déclenche, sans que les tissus foliaires ne soient endommagés, la production de COV. Ceci peut provoquer la venue d'une guêpe parasitoïde spécifique, *Oomyzus gallerucae*, qui pond ses œufs dans ceux de la galéruque, ses jeunes larves éliminant ainsi le risque d'herbivorie.

De nombreux arbres des forêts tropicales sont protégés de l'action des insectes herbivores par des fourmis arboricoles dont le régime alimentaire inclut à la fois des substances d'origine végétale et des proies et qui patrouillent leur feuillage en permanence. La présence des fourmis sur l'intégralité de la plante est encouragée par celle d'organes produisant du nectar (des nectaires extrafloraux) situés sur toutes les feuilles.

D'autres plantes tropicales, souvent des arbres ou arbustes, dites myrmécophytes, ont des relations encore plus étroites, mutualistes, avec des fourmis ; c'est le cas des fourmis des arbres à adultes. Une espèce de myrmécophyte n'est en général associée qu'à une ou quelques rares espèces de fourmis à plantes. L'arbre récompense

« ses » fourmis qui lui assurent une protection contre les herbivores non seulement avec du nectar, mais aussi avec des « corps nourriciers », produits par des structures spécifiques. En outre, les myrmécophytes se caractérisent par le fait qu'ils procurent un logement aux fourmis dans des structures préformées, des domaties.

Chez le myrmécophyte de sous-bois *Hirtella physophora*, associé en Guyane française à la fourmi *Allomerus decemarticulatus*, les jeunes reines récemment fécondées, fondatrices de nouvelles sociétés, sont attirées spécifiquement par des COV émis par une jeune plante. Ainsi, un jeune myrmécophyte émet des composés qui attirent quelques individus et s'assure de la présence d'une société de fourmi protectrice pour des années. De plus, très souvent, les fourmis à plante, via leurs excréments et déchets, fournissent des nutriments (en particulier de l'azote) à la plante. Une nouvelle version de relation trophique inversée entre plantes et animaux.

Les plantes à fleurs sont également capables par le biais de signaux adéquats de faire venir à elles des animaux qui vont les aider à se reproduire. Pour un Angiosperme, la reproduction passe par le transport du pollen d'une fleur mâle jusqu'au pistil d'une fleur femelle. Chez la grande majorité des plantes à fleur, ce transport est assuré par des animaux pollinisateurs. Au-delà de leurs parties strictement reproductrices, les fleurs sont des structures qui ont aussi pour fonction d'attirer les pollinisateurs par des signaux visuels et olfactifs, et de les retenir suffisamment longtemps, grâce à des récompenses alimentaires, tel du nectar. Dans ce scénario type, les signaux émis par la fleur sont honnêtes...

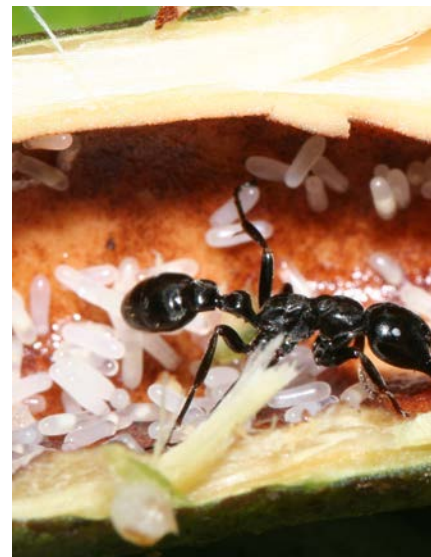
Mais les fleurs de certaines plantes sont exclusivement fécondées par des pollinisateurs leurrés par des signaux particuliers. Les exemples les plus spectaculaires de tromperie se rencontrent chez les orchidées.

DES ORCHIDÉES LEURRES

Chez les orchidées, où le pollen est disposé sous forme de petites massues nommées pollinies, les fleurs de certaines espèces produisent des signaux originaux qui attirent un pollinisateur bien spécifique, sans le récompenser. Ainsi chez l'Ophrys abeille, *Ophrys apifera*, la pollinisation est assurée notamment par des mâles de l'abeille solitaire, *Eucera longicornis*. La fleur, dont la morphologie ressemble au corps d'une abeille (voir la photo page 67), émet une odeur proche de celle de la femelle du pollinisateur.

En réponse à ces signaux visuels et olfactifs, les mâles d'*Eucera* viennent au niveau de la fleur, « copulent » avec elle et, à cette occasion, posent leur tête au contact d'une pollinie qu'ils transporteront et déposeront sur une autre fleur lors d'une nouvelle pseudocopulation.

Chez l'*Epipactis* à feuilles de verrat, *Epipactis veratrifolia*, la fleur émet une odeur





L'arbre *Barteria fistulosa* (à droite) héberge des fourmis *Tetraponera aethiops* (à gauche, à l'intérieur d'une domatie), qui le défendent avec ardeur. En Afrique centrale, les femmes adultères étaient attachées à l'arbre et subissaient les assauts des insectes.

BIBLIOGRAPHIE

K. YAMAZAKI ET S. LEV-YADUN, Dense white trichome production by plants as possible mimicry of arthropod silk or fungal hyphae that deter herbivory, *Journal of Theoretical Biology*, vol. 364, pp. 1-6, 2015.

J. BRODMANN ET COLL., Orchid mimics honey bee alarm pheromone in order to attract hornets for pollination, *Current Biology*, vol. 19, pp. 1368-1372, 2010.

M. PFEIFFER ET COLL., Myrmecochorous plants use chemical mimicry to cheat seed-dispersing ants, *Functional Ecology*, vol. 24, pp. 545-555, 2010.

J. GRANGIER ET COLL., Mechanisms driving the specificity of a myrmecophyte-ant association, *Biological Journal of the Linnean Society*, vol. 97, pp. 90-97, 2009.

M. HILKER ET T. MEINERS, Early herbivore alert: insect eggs induce plant defense, *Journal of Chemical Ecology*, vol. 32, pp. 1379-1397, 2006.

de pucerons et attire plusieurs espèces de syrphes prédateurs de ces insectes qui la pollinisent. Sur le même principe, la fleur de *Dendrobium sinense*, endémique de l'île de Hainan, en Chine, mime l'apparence et les phéromones d'alarme de l'abeille mellifère : le petit frelon prédateur d'abeilles *Vespa bicolor*, trompé, assurera la pollinisation.

Une fois la pollinisation réalisée et les ovules fécondés, les fleurs se transforment en fruits renfermant des graines. La dispersion des graines à distance de leur plante mère est un autre problème chez les végétaux et la solution passe très souvent par la zoochorie : le transport par les animaux. Chez les Angiospermes, la diversité des fruits est comparable à celle des fleurs et bien souvent ceux-ci émettent également des signaux visuels et olfactifs attractifs. Un des scénarios les plus courants est celui de l'endozoochorie : l'animal, par exemple un singe hurleur, attiré par l'odeur d'un fruit mûr le cueille, le mange en entier et rejette les graines dans ses excréments à plusieurs dizaines de mètres de là.

Parfois les graines sont elles-mêmes attractives. Chez de nombreuses plantes herbacées, telle la violette odorante, *Viola odorata*, elles sont pourvues d'un appendice, un élaïosome, très attirant pour les fourmis. Comme l'indique l'étymologie du mot (*elaïos*, huile, et *soma*, corps), les élaïosomes sont souvent riches en composés lipidiques. Les fourmis qui récoltent les graines à la source les transportent jusqu'à leur nid, y

consomment les élaïosomes puis rejettent les graines à l'extérieur. Mais certaines plantes produisent des graines à faux élaïosomes qui ne fournissent aucune récompense aux fourmis. Ces élaïosomes factices que l'on rencontre sur les graines d'anémone sylvie, *Anemone nemorosa*, et d'ail des ours, *Allium ursinum*, sont des structures annexes beaucoup plus discrètes et moins coûteuses à produire pour la plante que les vrais élaïosomes. Ils sont néanmoins attractifs en raison de composés chimiques similaires à ceux que l'on trouve à la surface de ces derniers.

AU SERVICE DE LA PLANTE

Au-delà de cette interaction trophique négative qu'est l'herbivorie, qui les oppose et les relie au sein des écosystèmes terrestres, plantes et animaux entretiennent des relations positives où leurs fonctions sont complémentaires. Lors de ces interactions, lorsque la plante communique avec l'animal, le message transmis reste excessivement simple. Si à de rares occasions le signal vis-à-vis de l'animal est répulsif (aposematisme, mimétisme agressif), il s'agit la plupart du temps d'un « appel » à l'animal. C'est grâce cette proximité entre les deux protagonistes, parfois entretenue (quand le signal est honnête) par des récompenses disponibles sur place, que l'animal pourra rendre un service à la plante. En d'autres termes, lorsqu'une plante communique avec un animal, elle requiert avant tout de ce dernier ce qui lui manque fondamentalement : la capacité de se déplacer. ■

L'ESSENTIEL

● Chez les plantes à fleurs, le modèle de sexualité fondé sur des plants mâles et des plants femelles est rare.

● On trouve plutôt une large diversité de modèles, où l'hermaphrodisme est fréquent et l'autofécondation une solution souvent retenue.

● Pour comprendre l'apparition et le maintien de cette pluralité des sexes, on doit se tourner vers la théorie du gène égoïste.

● Elle révèle que la clé est la transmission des gènes d'une génération à l'autre.

L'AUTEUR



PIERRE-OLIVIER CHEPTOU
Directeur de recherche
(CNRS) au Centre d'écologie
fonctionnelle et évolutive
à Montpellier

La très riche sexualité des plantes

Le schéma mâle et femelle des humains est d'une simplicité confondante à côté de la diversité des modes de reproduction des plantes à fleurs. Elle ne se comprend qu'à l'aune de la théorie du gène égoïste.



Chez le thym, on trouve des plants femelles et des plants hermaphrodites. Est-ce viable ?