

> 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

LAINÉUX 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 actifs 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 rafflesiana*, 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 passeurs 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

