EN DEUX MOTS Face aux incessantes attaques des insectes herbivores, les plantes sont loin d'être désarmées. En plus de défenses directes (comme des épines ou des composés toxiques), elles disposent aussi de défenses indirectes : attaquées, elles libèrent des substances volatiles qui attirent des ennemis de leurs agresseurs. Nombre de ces substances sont aujourd'hui identifiées, de même que certains des composés impliqués dans leur production. De ce point de vue, l'objectif d'en faire des outils de lutte biologique utilisables en plein champ, et pas seulement en serre, se rapproche. Reste à estimer leurs effets à moyen et à long terme : face aux « intérêts » parfois divergents des plantes et de leurs gardes du corps, face aux capacités d'adaptation des herbivores, le défi est considérable !

Des insectes gardiens de plantes

C'est un combat permanent : les 300 000 espèces de plantes de notre planète ne cessent de subir l'assaut des 400 000 espèces d'insectes herbivores. Mais pour se défendre, les agressées ne manquent pas d'atouts. Leur arme la plus subtile ? Attirer les prédateurs de leurs assaillants. L'homme peut-il mettre à profit ce phénomène dans la lutte contre les ravageurs ?

Anne-Marie Cortesero,
maître de conférences, dirige l'équipe « Écobiologie des insectes parasitoïdes » de l'université de Rennes-I.
Anne-Marie.Cortesero@univ-rennes1.fr

Éric Thibout,
directeur de recherche au CNRS, effectue ses travaux de recherche au sein de l'équipe « Relations multitrophiques » à l'Institut de recherche sur la biologie de l'insecte (IRBI), à Tours.
eric.thibout@univ-tours.fr

Voici bientôt quinze ans, la revue *Science* se faisait l'écho d'un étrange ballet : attaqués par les chenilles du papillon nocturne *Spodoptera exigua,* des plants de maïs libèrent d'importantes quantités de substances volatiles qui attirent les guêpes parasites *Cotesia marginiventris* [1]. Or, ces guêpes ont pour particularité de pondre leurs œufs… dans les chenilles de *Spodoptera !* Celles-ci servent alors de garde-manger aux larves des guêpes, et finissent par y laisser la vie.

La nouveauté de cette étude, très remarquée à l'époque, n'était pas que les plantes réagissent activement à une agression. On les en savait capables depuis longtemps. En 1972, en effet, une équipe américaine avait montré que la consommation des feuilles de tomate ou de pomme de terre par le doryphore induisait dans la plante l'accumulation d'une molécule qui retarde la croissance du ravageur [2]. L'exemple type d'une défense directe, par laquelle la plante repousse son agresseur, l'intoxique, ou encore inhibe sa prise de nourriture. En 1990, en revanche, il s'agissait d'une défense indirecte : les plantes attirent les ennemis du ravageur, des arthropodes dits « entomophages », qui les débarrassent du vorace herbivore.

Ces résultats de Ted Turlings et deJames Tumlinson, alors à l'USDA* de Gainesville, en Floride, et Joe Lewis, de l'USDA de Tifton, en Géorgie, rejoignaient ceux publiés deux ans plus tôt par une équipe néerlandaise, dans une revue beaucoup plus confidentielle. Marcel Dicke, de l'université de Wageningen, et Maurice Sabelis, de l'université d'Amsterdam, avaient montré qu'après infestation par l'acarien herbivore *Tetranychus urticae,* les plants de haricots et de concombres émettent de grandes quantités de substances volatiles qui attirent l'acarien prédateur *Phytoseiulus persimilis,* lequel extermine alors la population de *Tetranychus* [3]. Alors que l'étude américaine s'intéressait à des entomophages parasitoïdes (ceux qui pondent dans d'autres insectes), l'étude néerlandaise, elle, se penchait sur des entomophages prédateurs (ceux qui se nourrissent d'autres insectes).

Les deux équipes s'engagèrent alors dans une course-poursuite, en même temps que leurs travaux stimulaient bon nombre d'autres recherches dans la communauté scientifique s'intéressant aux relations entre les plantes et les insectes. L'objectif pratique de ces travaux était clairement affiché : contribuer au développement des méthodes de lutte biologique contre les insectes ravageurs.

LA SORTIE À L'AIR LIBRE DES LARVES de la guêpe parasite *Cotesia glomerata* signe l'arrêt de mort de la chenille de la piéride du chou. Mais à quel point *Cotesia* protège-t-elle la plante? La question reste posée car, avant l'issue fatale, la présence des larves a plutôt tendance à augmenter la consommation du chou par la chenille !

© ANNE ET JACQUES SIX

Certes, on n'avait pas attendu ces résultats pour utiliser les entomophages dans des programmes de protection des cultures. Mais la configuration choisie était assez particulière, puisqu'il s'agissait essentiellement de cultures sous serre (c'est d'ailleurs toujours le cas aujourd'hui). Dans ce cas de figure, les entomophages sont lâchés par l'homme, et ne peuvent se diriger que vers les végétaux à protéger. Peu importe en l'occurrence que l'on ne maîtrise pas toutes les subtilités qui régissent les interactions entre la plante et les insectes. Mais ce qui n'est pas indispensable quand on travaille sous serre, le devient quand on travaille en plein champ : il faut absolument éviter que les entomophages s'égaient au-delà des zones cibles, sous peine, d'une part, que leur efficacité diminue et, d'autre part, qu'ils perturbent par trop l'équilibre du biotope. D'où l'idée d'identifier les composés volatils que libèrent les plantes en réponse à une agression, pour tenter de s'en servir afin d'attirer et de retenir les entomophages à l'endroit choisi.

Un parfum pour chacun

Rien de tel qu'une pelouse fraîchement tondue pour sentir pleinement l'« odeur verte » des végétaux : tout un ensemble de molécules volatiles présentes en permanence dans la plante (elles sont dites « constitutives ») sont libérées sous la lame de la tondeuse. Les mêmes causes produisant souvent les mêmes effets, ces molécules sont également libérées sous les crocs d'un herbivore. Sont-elles pour autant responsables de l'arrivée ciblée des entomophages ? Non, de fait, comme le soulignaient les deux articles fondateurs, et comme l'ont définitivement confirmé des études récentes sur le tabac, le cotonnier, la tomate, l'avoine, le chou ou le pommier [4], les composés volatils qui attirent les entomophages ne sont pas présents en permanence dans la plante : ils sont synthétisés suite à l'attaque par l'herbivore. Le temps nécessaire à leur synthèse fait par ailleurs que ces composés induits sont émis des heures, voire des jours après les composés constitutifs.

Ces fameux composés, quels sont-ils ? Leur nature diffère selon la plante émettrice. Par exemple, le cotonnier et le maïs émettent plutôt des terpénoïdes, alors que le chou ou le poireau émettent plutôt des composés soufrés. On pourrait donc penser qu'à toute plante correspond un « bouquet » volatil donné. C'est le cas, mais le système est bien plus subtil encore ! En effet, pour une même plante, le type de réponse diffère selon l'herbivore ravageur, voire le stade de développement de ce dernier.

L'éventualité d'une telle spécificité avait été évoquée dès le début des années quatre-vingt-dix. Elle n'a été démontrée ⇨

*** USDA (US Department of Agriculture) :** ministère de l'Agriculture des États-Unis, dont toute une branche, l'Agricultural Research Service, est dédiée à la recherche.

[1] T.C. Turlings *et al.*, *Science, 250,* 1251, 1990.

[2] T.R. Green et C.A. Ryan, *Science, 175,* 776, 1972.

[3] M. Dicke et M.W. Sabelis, *Neth. J. Zool., 38,* 148, 1988.

© RONALD SMITH/AUBURN UNIVERSITY/WWW.INSECTIMAGES.ORG

CE COTON DE CULTURE, ravagé par la chenille du papillon ***Helicoverpa zea,*** a perdu une partie de la capacité des variétés sauvages à libérer des substances volatiles attractives pour les ennemis du ravageur. C'est le cas de nombreuses autres espèces domestiques.

⇨ que dans la seconde moitié de la décennie. Ainsi, les attaques de plants de tabac par deux espèces de chenille proches, *Heliothis virescens* et *Helicoverpa zea,* provoquent l'émission d'un « bouquet » volatil composé des mêmes substances, mais à des concentrations différentes. Une différence que perçoit la guêpe parasitoïde *Chardiochiles nigriceps,* qui ne pond que dans *Heliothis virescens* [5] ! Autre exemple : l'agression de plants de tabac par de jeunes chenilles de *Pseudaletia separata* entraîne une émission de composés différents de ceux libérés par des chenilles plus âgées. La guêpe *Cotesia kariyai* ne s'y trompe pas, elle qui ne s'attaque qu'aux jeunes chenilles [6] – sans que l'on sache encore comment elle parvient si bien à faire la distinction entre les différents « bouquets » odorants. Autant dire que l'identification par l'homme des « bouquets volatils » correspondant à chaque association plante-herbivore est une entreprise au long cours.

Plus en amont, une autre étape du processus est également scrutée à la loupe : l'induction de la synthèse des composés volatils. L'étude de T. Turlings, J. Tumlinson et J. Lewis sur le maïs avait montré qu'il suffit d'appliquer la salive de la chenille de *S. exigua* sur des blessures mécaniques (ou de plonger les racines de la plante dans une solution contenant cette salive) pour provoquer l'émission de terpènes. Autrement dit, les composés volatils sont synthétisés et émis lorsque des molécules présentes dans la salive des ravageurs entrent en contact avec les tissus endommagés de la plante. Ces molécules (dont on ignore toujours quel intérêt elles présentent pour les ravageurs) reçurent le nom d'« éliciteurs ». La détermination de leur nature chimique s'est révélée ardue : à ce jour, on en connaît seulement deux, isolés dans deux complexes plante-insecte différents. Le premier est une enzyme, la glucosidase, présente dans la salive de la piéride du chou [7]. Le second est un dérivé d'acide gras, la volicitine, découverte en 1997 dans la salive de la chenille de *Spodoptera exigua,* et présente chez plus d'une dizaine d'autres espèces de lépidoptères [8].

Intérêts divergents

Mais ce n'est pas tout. Il existe, en plus des éliciteurs externes, des éliciteurs dits « internes », qui sont synthétisés par la plante au niveau de la blessure, passent dans les vaisseaux conducteurs de sève, et sont conduits jusqu'aux feuilles intactes. Résultat : les feuilles abîmées, qui sont pourtant les seules en contact avec la salive, ne sont pas les seules à synthétiser et à libérer des composés volatils. Les feuilles intactes le font aussi [9], et le bouquet qu'elles dégagent, bien que chimiquement un peu différent de celui des feuilles dévorées, est tout aussi efficace pour attirer les entomophages [10].

D'un point de vue pratique, il est évidemment tout aussi intéressant de connaître ces éliciteurs internes que les éliciteurs salivaires. Parmi ceux identifiés, deux sont l'objet d'une attention soutenue : l'acide salicylique (le précurseur de l'aspirine) et, surtout, l'acide jasmonique. Cette molécule semble dotée de bien des pouvoirs : elle est en effet située à la croisée de plusieurs modes de défense, puisqu'elle est également impliquée dans l'induction des mécanismes directs (par exemple, une synthèse accrue de nicotine – toxique pour les insectes – dans les plants de tabac) [11].

Du coup, elle a déjà été expérimentalement utilisée comme outil de protection. Deux études ont démontré que son application sur des plantes stimulait fortement le parasitisme des herbivores ou réduisait sensiblement leurs dégâts. Par exemple, une pulvérisation sur un champ de tomates entraîne un doublement du parasitisme des chenilles de *Spodoptera exigua* par la guêpe parasite *Hyposoter exiguae* [12].

L'acide jasmonique pourrait-il donc être un produit « miracle » susceptible de révolutionner la lutte contre les ravageurs ? Quelques considérations appellent à la prudence.

Car pour utiliser au mieux ces molécules, encore faut-il connaître leurs effets à moyen ou à plus long terme. Gagne-t-on toujours à envoyer des entomophages vers une plante

[4] P.W. Paré et J.H. Tumlinson, *Nature, 385,* 30, 1997.

[5] C.M. De Moraes *et al., Nature, 393,* 570, 1998.

[6] J. Takabayashi *et al., J. Chem. Ecol., 21,* 273, 1995.

[7] L. Mattiacci *et al., PNAS, 92,* 2036, 1995.

[8] H.T. Alborn *et al., Science, 276,* 945, 1997 ; R. Halitschke *et al., Plant Physiol., 125,* 711, 2001.

[9] T.C. Turlings et J.H. Tumlinson, *PNAS, 89,* 8399, 1992

[10] A.M. Cortesero *et al., J. Chem. Ecol., 23,* 1589, 1997.

[11] P. Reymond et E.E. Farner, *Curr. Opin. Plant Biol., 1,*404, 1998.

[12] J.S. Thaler, *Nature, 399,* 686, 1999.

[13] E. Van Der Meijden et P.G.L. Klinkhamer, *Oikos, 89,* 202, 2000.

agressée par un herbivore ? Spontanément, on aurait tendance à répondre oui. Mais, en 2000, Ed van der Meijden et Peter Klinkhamer, de l'université de Leyde, aux Pays-Bas, ont souligné qu'il pouvait y avoir un conflit d'intérêt entre les plantes et les entomophages [13]. En particulier, l'intérêt des plantes (réduire la phytophagie) n'est pas nécessairement celui des entomophages, qui auraient plutôt intérêt à trouver beaucoup d'hôtes, ou de proies, bien nourris.

Cette remise en question semblait d'autant plus justifiée que certains insectes parasitoïdes ne tuent pas leur hôte immédiatement, mais les laissent consommer la plante pendant une grande partie de leur développement [14]. Pire encore : le parasitoïde *Cotesia glomerata* a tendance à stimuler, et non réduire, la consommation du chou par les chenilles de la piéride du chou [15] ! Par conséquent, même si, dans bon nombre de cas, les entomophages préservent effectivement les plantes de la destruction, toute généralisation est à éviter.

Par ailleurs, à chaque attaque de ravageur, c'est une énorme machinerie de synthèse moléculaire qui se déclenche dans la plante. Or, ces défenses ont un coût métabolique – certes moindre que le coût de défenses constitutives, mais pas négligeable pour autant : les molécules qui y sont employées pourraient l'être à d'autres fins. Ce coût pourrait-il, par exemple, peser sur un paramètre aussi important que la capacité à produire des graines, et donc la vigueur reproductive ? La question est actuellement très discutée. Mais il existe au moins un exemple clairement documenté qui montre l'effet bénéfique de l'arrivée des entomophages sur la vigueur reproductive des plantes : chez l'arabette des dames *(Arabidopsis thaliana)*, la production de graines des plantes attaquées par la piéride du chou et défendues par l'hyménoptère *Cotesia rubecula* est plus importante que celle des plantes attaquées et non défendues, et rejoint celle des plantes n'ayant subi aucune attaque [16].

Stratégies d'évitement

Dernier problème, et pas des moindres : si l'interaction est favorable aux plantes et aux entomophages, les pressions de sélection qui en découlent doivent avoir favorisé chez les herbivores un certain nombre de stratégies d'évitement. Par exemple, un changement de la quantité ou de la qualité des sécrétions, changement qui diminuerait l'induction des signaux volatils chez les plantes, un peu à l'image de celui récemment mis en évidence dans le cadre de défenses induites directes. En 2002, des chercheurs des universités de l'Arkansas et de Pennsylvanie ont en effet découvert que la chenille du lépidoptère *Helicoverpa zea* sécrète, par la filière*, une enzyme qui diminue la synthèse de nicotine induite par ses sécrétions salivaires chez la plante consommée, en l'occurrence du céleri [17].

Si ce type de mécanisme n'a pas encore été relevé dans le cas de défenses induites indirectes, Consuelo de Moraes et Mark Mescher, de l'université de Pennsylvanie, ont en revanche montré, en juin dernier, une adaptation très particulière de la larve du papillon *Heliothis subflexa* [18]. Cette larve se nourrit normalement des feuilles de sa plante-hôte, *Physalis angulata*. Or, elle est devenue capable de se nourrir du fruit, bien que ce dernier soit dépourvu d'acide linolénique, pourtant nécessaire au développement de la plupart des insectes. Première conséquence de cette adaptation : *Heliothis subflexa* est affranchie de la concurrence des chenilles d'autres espèces. Deuxième conséquence : elle est moins exposée aux insectes entomophages. En effet, l'acide linolénique lui est nécessaire pour synthétiser la volicitine. Quand elle se nourrit des fruits, elle ne fabrique pas cet éliciteur, et les substances volatiles dont elle induit la libération attirent beaucoup moins le parasitoïde *Cardiochiles nigriceps* que celles produites quand elle mange les feuilles. Enfin, quand bien même *Cardiochiles* viendrait tout de même pondre, ses larves ne pourraient se développer : elles aussi ont besoin d'acide linolénique.

Au vu de toutes ces interactions, on devine que l'utilisation des composés volatils ou des éliciteurs en lutte biologique est loin d'être évidente. D'autant plus que considérer seulement trois partenaires est peut-être trop réducteur… En effet, d'autres intervenants participent à l'équation, comme les plantes compétitrices qui peuvent bénéficier de l'émission par leurs voisines de signaux de défense sans rien dépenser pour en produire, ou les hyperparasitoïdes qui utilisent à leur profit les signaux émis par les plantes et les débarrassent… de leurs gardes du corps !

L'un des gros problèmes qui se posent concerne le mode d'utilisation des composés volatils ou des éliciteurs. Le plus pratique serait évidemment de les appliquer de façon préventive, de façon à ce que les entomophages arrivent avant les ravageurs. Mais une telle tromperie ne marcherait probablement pas très longtemps, et les entomophages risqueraient de ne plus faire le lien entre la perception du signal volatil et la présence de proies. Par ailleurs, il faudrait utiliser un bouquet de substances. Car considérons, par exemple, l'acide jasmonique. Cette substance, sur laquelle on fonde beaucoup d'espoirs, est rarement l'unique facteur impliqué dans l'induction des ⇨

*** La filière** est l'organe grâce auquel les chenilles et les araignées produisent leur fil de soie.

© DAVID JONES/THE UNIVERSITY OF GEORGIA/WWW.INSECTIMAGES.ORG

LES FEUILLES DÉVORÉES PAR LES CHENILLES (comme ce soja par *Helicoverpa zea*) ne sont pas les seules à émettre des substances attractives pour les entomophages : les feuilles intactes de la plante agressée le font également, ce qui augmente l'efficacité de l'appel.

[14] D.L.J. Quicke, *Parasitic Wasps*, éd. Chapman & Hall, 1997.

[15] R.A. Coleman *et al.*, *J. Appl. Entomol., 123,* 171, 1999.

[16] J.J. Van Loon *et al.*, *Ent. Expl. Appl., 97,* 219, 2000.

[17] R.O. Musser *et al.*, *Nature, 416,* 599, 2002.

[18] C.M. De Moraes et M.C. Mescher, *PNAS, 101,* 8993, 2004.

TERRAIN Quelle protection dans la nature ?

LES PLANTES BÉNÉFICIENT-ELLES RÉELLEMENT DE L'ACTION DES ENTOMOPHAGES DANS LA NATURE ? Les premières données allant dans ce sens n'ont été publiées qu'en 2001 (tous les résultats précédents avaient été obtenus soit au laboratoire, soit avec des plantes cultivées et donc peu soumises à la sélection naturelle) [1]. André Kessler et Ian Baldwin, de l'institut Max Planck d'écologie chimique, à Iéna, en Allemagne, ont étudié une population naturelle de tabac sauvage, *Nicotiana attenuata,* dans son biotope attitré, le désert de l'Utah. Ce tabac y subit l'attaque de différents herbivores : les chenilles du papillon *Manduca quinquemaculata,* la punaise *Dicyphus minimus* et le coléoptère *Epitrix hirtipennis.* En réponse, il libère un « bouquet » volatil dont les chercheurs allemands ont caractérisé les composants, avant d'étudier leur effet. Conclusion : les substances libérées réduisent les attaques ultérieures de plus de 90 %, à la fois en attirant des prédateurs des herbivores et en dissuadant les papillons de revenir pondre. Bien sûr, ce type d'expérience devra être repris sur d'autres systèmes tritrophiques, mais le résultat de l'Utah n'en est pas moins essentiel : la protection indirecte des plantes existe bel et bien dans la nature.

Munie de cette information, la même équipe étudie maintenant, toujours en terrain naturel, l'impact de la suppression de certains gènes impliqués dans les défenses directes et indirectes de *Nicotiana attenuata.* Cette approche d'écogénomique vient de fournir un premier résultat marquant [2]. Des plants dépourvus de l'une des enzymes synthétisant le jasmonate ont libéré moins de composés volatils et ont beaucoup plus souffert de leurs herbivores habituels que les plantes non modifiées. Pire : elles ont même été la cible de nouveaux herbivores ! Autrement dit, c'est toute la dynamique écologique des populations d'herbivores qui s'est retrouvée perturbée par cet unique changement. Les auteurs n'ont pas encore poussé leurs observations jusqu'à étudier les populations d'entomophages, mais il est fort probable que leur dynamique soit elle aussi modifiée.

[1] A. Kessler et I.T. Baldwin, *Science, 291,* 2141, 2001.
[2] A. Kessler *et al., Science, 305,* 665, 2004.

© DENNY & ANDRÉ KESSLER/MAX PLANCK INSTITUTE FOR CHEMICAL ECOLOGY

DANS LE DÉSERT DE L'UTAH, le tabac sauvage ***Nicotiana attenuata*** **(ci-dessus) est l'hôte que choisit le papillon *Manduca quinquemaculata* (en haut) pour déposer ses œufs. Lorsque les chenilles de *Manduca* commencent à le dévorer (au centre), le tabac libère un bouquet volatil qui agit de deux façons : il attire un prédateur des chenilles, *Geocoris pallens* (en bas), et dissuade le papillon de revenir pondre.**

⇨ défenses des plantes attaquées. Utilisé seul, il ne permettrait pas aux entomophages d'identifier l'espèce ou le stade de l'herbivore attaquant la plante.

Il paraît donc préférable de privilégier une approche permettant la stimulation rapide, après une attaque d'herbivore, de la synthèse des composés volatils chez la plante. Cependant, on se heurte ici à un autre problème : chez les plantes cultivées, le lien avec la sélection naturelle est généralement perdu. En effet, la sélection des semences par l'homme a été effectuée sur des critères bien différents. En l'occurrence, ce sont les défenses directes (épines, pilosité, faible appétence, voire toxicité) qui ont généralement été prises en compte. C'est sur cette base qu'un certain nombre de variétés résistantes aux ravageurs ont été mises au point. La prise en compte des armes induites indirectes liées à l'attraction d'entomophages est en revanche beaucoup plus rare, voire carrément inexistante. De ce fait, les plantes cultivées ont souvent perdu une grande partie de leur capacité à se défendre *via* l'émission de composés volatils attractifs pour les entomophages – par exemple, les variétés de cotonnier de culture émettent près de dix fois moins de composés volatils attractifs que les variétés sauvages [19].

Heureusement, d'autres plantes cultivées telles que le chou, le haricot, le riz ou le maïs présentent encore une variabilité importante de leur attractivité vis-à-vis des entomophages. Il est donc concevable, sans devoir systématiquement faire appel aux variétés sauvages, d'intégrer ce critère d'attractivité dans de nouveaux programmes de sélection. C'est ce que tente de faire l'équipe de Marcel Dicke. Avec des industriels impliqués dans la création variétale, elle tente de mettre au point des variétés de Gerbera (une plante ornementale) à la fois plus résistantes aux attaques des acariens phytophages et plus attractives pour leurs prédateurs. La connaissance des voies de biosynthèse impliquées dans la production des composés volatils permet également d'envisager de sélectionner ou de modifier génétiquement certaines plantes afin d'accroître l'action des entomophages. Mais tout cela n'aura de valeur que dans un environnement où les entomophages trouveront les ressources nécessaires à leur survie et à leur reproduction. Il faudra donc impérativement, parallèlement aux recherches pluridisciplinaires mêlant chimie, génétique, physiologie des plantes et écologie, aménager les cultures de façon à favoriser la biodiversité de l'entomofaune. Ce n'est pas le moindre des défis ! **A.-M.C. et E.T.**

[19] J.H. Loughrin *et al., J. Chem. Ecol., 21,* 1217, 1995..

POUR EN SAVOIR PLUS

A.M. Cortesero *et al., Biological Control, 17,* 35, 2000.
M. Dicke, « Evolution of Induced Indirect Defense of Plants », dans *The Ecology and Evolution of Inducible Defenses, pp. 62-88,* R. Tollrian et C.D. Harvell (éd.), Princeton University Press, 1999.
Novartis Foundation Symposium, *Insect and Induced Plant Defense,* John Wiley & Sons, 1999.