

■ **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-1.  
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

**V**oici 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 de James 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 exterme 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.

⇒ 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) reçoivent 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



**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.

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

[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.

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 linoléinique, 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 linoléinique 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 linoléinique.

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, men a

Quelle protection dans la nature ?