



Galéruque de la citrouille (au Japon), *Aulacophora nigripennis* (Col. Chrysomélidé), qui s'alimente au centre de la zone semi-circulaire qu'elle a délimitée par une tranchée, sur feuille de patole (alias courge-serpent). La tranchée est ennoyée de sève élaborée, les pièces buccales de l'insecte sont au sec - Cliché David Dussourd, in : *Do canal cutting behaviours facilitate host range expansion by herbivores?* Biological journal of the Linnean society, 2009, 96(4):715-731

Par Alain Fraval

## Le sabotage des défenses des feuilles

**Victimes de l'appétit des insectes, de nombreuses plantes leur opposent des défenses<sup>1</sup>. Parmi leurs armes, la résistance mécanique, des substances anti-appétantes ou toxiques, la signalisation des attaques à l'intention des voisines et l'appel aux ennemis des agresseurs via des signaux chimiques. En regard du perfectionnement de ces outils, les insectes phytophages ont développé des mécanismes leur permettant de surmonter ces défenses. On examinera ici les cas où les phyllophages (mangeurs de feuille) interviennent mécaniquement ou chimiquement pour rendre ces dispositifs censés les empêcher de se régaler du limbe inopérants, en les sabotant.**

**S**oit une chenille, prototype de l'insecte qui se nourrit du limbe de feuilles, dit phyllophage (ou folivore). Le succès de son alimentation dépend d'un enchaînement de circonstances : ponte du papillon femelle à proximité ou « voyage » jusqu'au site

convenable, éclosion réussie, puis prise de nourriture tout au long de ses stades larvaires... le tout sous la menace des prédateurs et parasitoïdes, sans compter les agents pathogènes. Notre chenille, dans bien des cas, devra en outre surmonter les défenses que la plante et la

feuille en particulier lui opposent. Car les végétaux ne subissent pas passivement les prélèvements opérés par ceux qui les dévorent. Leurs armes sont, outre des poils et des piquants, de la colle, des poisons variés, l'appel par signal chimique aux parasitoïdes de l'agresseur et même l'embauche de vigiles, des fourmis hébergées dans des domaties. Mais même les mieux armées des plantes, les feuilles les mieux équipées de dispositifs anti-phyllophages sont la provende d'insectes spécialisés qui, par leur équipement enzymatique ou leur comportement débranchent les alarmes, déjouent les pièges et annihilent les systèmes défensifs les plus « inventifs » et même font disparaître les traces de leur repas.

1. À (re)lire : Les défenses des plantes, par Jacques Huignard. *Insectes* n°168, 2013(1) et Détourner les défenses, par Jacques Huignard. *Insectes* n°169, 2013(2). En ligne respectivement à [www7.inra.fr/opie-insectes/pdf/i168huignard.pdf](http://www7.inra.fr/opie-insectes/pdf/i168huignard.pdf) et [/pdf/i169huignard.pdf](http://www7.inra.fr/opie-insectes/pdf/i169huignard.pdf)



***Aulacophora africana*** (Chrysomélidé), ravageur des Cucurbitacées en Afrique et sur d'autres continents, ici sur feuille de concombre au Mozambique  
Cliché Ton Rulkens, licence CC A-SA 2.0



**Sauterelle nord-américaine *Scudderia furcata*** (Orth. Tettigoniidé) s'alimentant à l'extrémité d'une feuille de chanvre canadien *Apocynum cannabinum* (Asclépidadacée) après avoir incisé la nervure centrale à 3 endroits - Cliché David Dussourd, in : *Do canal cutting behaviours facilitate host range expansion by herbivores?* Biological journal of the Linnean society, 2009, 96(4):715-731

Les relations actuelles entre feuille et phyllophage sont le résultat d'une sorte de course aux armements qui s'est jouée le long de l'évolution. Les exemples de sabotage pratiqué par des insectes qu'on présente ici ne sont pas des bizarreries, des idiosyncrasies, des cas uniques pittoresques mais de peu de signification. On les trouve en effet quasi identiques chez de nombreux taxons éloignés dans la classification et sont donc apparus de nombreuses fois dans le monde des insectes. Plusieurs ravageurs

importants sont concernés ; pourtant les études approfondies au niveau moléculaire sont encore très succinctes.

#### ■ POUR PRÉPARER SA FEUILLE...

##### COUPER LES LACTIFÈRES

Les plantes possèdent des glandes excrétrices juste en dessous de l'épiderme. Au moindre attouchement, elles libèrent leur contenu. On connaît, de ce type, les nectaires qui offrent une provende bienvenue à de nombreux insectes nectarivores. D'autres glandes, formées de cellules isolées ou arrangées en files, produisent du latex. C'est un liquide collant, pas toujours blanc, qui ne se déverse à l'extérieur qu'en cas de blessure franche. Son rôle est défensif – ce n'est pas un déchet du métabolisme – et vise à faire subir immédiatement à qui mord dedans au moins un désagrément. Les lactifères peuvent être présents sur tous les organes du végétal ; ils résultent de la différenciation d'une cellule ou d'une file de cellules (qui restent vivantes). Dans les lactifères vrais, il n'y a pas de paroi entre les cellules successives et le latex s'accumule dans la longue vacuole centrale.

Les conifères notamment, dans le même but, produisent de la résine, alors que chez les Cucurbitacées, c'est essentiellement de la sève (brute et élaborée) qui sourd des blessures. Le latex renferme des alcaloïdes et des protéines qui dissuadent l'agresseur de mordre plus avant (anti-appétants) ; il coagule à l'air, fermant la blessure et collant les pièces buccales ou les pattes. La section d'un lactifère interrompt le flux de latex et l'insecte qui l'a pratiquée peut consommer tranquillement le limbe au-delà.

On connaît moins d'une centaine de coupeurs de nervures, certains sont polyphages (généralistes), d'autres monophages (inféodés à une plante) ; la proportion est la même que dans l'ensemble des

phytophages. Ce sont des Orthoptères, des Coléoptères et des Lépidoptères. Ces derniers, au lieu de couper carrément la nervure principale ou une de ses ramifications, creusent généralement un sillon (qui interrompt les nervures en réseau). Une fois la section opérée, l'insecte s'installe sur la partie distale pour s'alimenter du limbe sans inconvénient – cela a été prouvé expérimentalement.

L'opération peut profiter à une autre espèce : ainsi la noctuelle (présente aux Antilles) *Spodoptera ornithogalli* (Lép. Noctuidé) ne consomme la feuille de laitue scariole (Asteracée) qu'une fois « préparée » par la Fausse-Arpenreuse du chou *Trichoplusia ni* (même famille). Lorsqu'un individu d'une espèce « coupeuse » polyphage est sur une feuille dépourvue de latex, il ne coupe pas les canaux, sauf si l'on y dépose de sa « bave » : les exsudats des pièces buccales sont les déclencheurs de la section, alors que la nature de ce qui sourd des blessures du végétal importe peu. Ainsi *T. ni*, par exemple, fait des tranchées aussi bien sur la laitue (latex), le persil (huile essentielle) et le concombre (phloème).

Les comportements des chenilles de certaines espèces de papillons « royaux », du genre *Danaus* (Lép. Nymphalidés) ont été bien étudiés. En interrompant les nervures d'*Asclepias humistrata* (à lactifères ramifiés) à la pince, on a pu monter les effets du comportement des chenilles du Monarque d'Amérique *D. plexippus* : si les cardénolides – qu'elles stockent sans dommage mais sont toxiques pour les oiseaux prédateurs – ne sont pas affectés, la mortalité diminue et les performances de croissance sont meilleures au-delà des pincements. Si la larve du Monarque d'Amérique du Sud *D. erippus*, curieusement, coupe les lactifères en réseau anastomosé de l'asclépiade de Curaçao, celle de la Reine *D. gilippus* pratique tranchées ou coupures, systématique-

ment avant tout repas et intervient sur le pétiole de la feuille une fois âgée. De son côté, le Petit Monarque *D. chrysippus* mord les nervures de *Cynachrum* sp. près du pétiole, un peu à la façon de la Galéruque de la citrouille (photo).

Les altises du genre *Blepharida* (Col. Chrysomélidés) monophages sur Burséracées, arbres à résine, fournissent un exemple de coévolution. L'étude phylogénétique – appuyée sur la biologie moléculaire – des différents taxons de l'insecte et de la plante montre que chez les Burséracées les plus primitives, les altises des espèces les plus anciennes coupent les canaux résinifères. Ceux-ci sont sous pression et, rompus, projettent la résine au loin. Chez les couples modernes, les *Blepharida* n'ont pas à couper les canaux car la plante a évolué vers un système de défense basé sur l'émission de terpènes, que les insectes métabolisent...

La coupure des canaux lactifères n'a été reportée que chez une partie des taxons végétaux sécrétant du latex. Les insectes se repaissent des limbes sans paraître gênés. On manque de nombreuses connaissances sur ce phénomène : aucune trace fossile n'a été retrouvée (alors que les mineuses en ont laissé de nombreuses), la composition des exsudats n'a guère été analysée, la géographie des



Une chenille d'*Asota (Aganais) speciosa* (Lép. Érébidé africain) a coupé la nervure principale d'une feuille de ficus (à droite) et dévoré uniquement la partie du limbe qu'elle irriguait - Cliché © Simon van Noort (Iziko Museums of South Africa).

lactifères est largement inconnue. Couper un canal prend du temps (des heures parfois) et de l'énergie, tout en exposant le saboteur à ses ennemis. Pour quels bénéfices ? Certains phyllophages récupèrent sans doute des alcaloïdes ou autres poisons pour leur propre défense.

La pratique de coupures de nervures ou de creusement de tranchées se rencontre également sur des feuilles dépourvues de canaux lactifères. C'est le cas d'Héliconinés sur passiflore. Le bénéfice est généralement le déclenchement de

l'enroulement du limbe, qui procure un abri à la chenille.

Les phyllophages polyphages, qui se nourrissent à la fois de plantes à latex et de plantes sans, ne se comportent en coupeurs-trancheurs que sur les premières. À l'exception de la Boucleuse *Chrysodeixis (Pseudoplusia) includens* (Lép. Noctuidé) qui interrompt les nervures de la feuille de géranium (ornementale introduite, sans latex) près du pétiole ; ce sont les grands trichomes du dessus de la feuille, dont l'exsudat est toxique, qui déclenchent la coupure.



Chenille de *Danaus chrysippus* - Cliché Victor Korniyenko, licence CC BY-SA 3.0



*Blepharida rhois*. L'adulte mesure environ 6 mm de long - Cliché Joseph Berger, licence CC A 3.0, bugwood.org



Chenille d'*Oedemasia (Schizura) leptinoides*. À gauche, l'annélation pratiquée avant la phase d'alimentation - Cliché Colin Gillette

#### ■ ANNELER LES TIGES ET PÉTIOLLES

Les chenilles âgées du Lutrin givré *Callophrys irus* (Lép. Lycénidé) sur lupin indigo et sans doute des douzaines de Notodontidés (d'au moins 2 sous-familles) pratiquent l'annélation des pétioles des feuilles dont elles se nourrissent : pacanier, bouleau, hickory, chêne, orme, cerisier, saule, érable. Le cas de la Chenille à tubercule courbé *Oedemasia (Schizura) leptinoides* est le mieux connu mais son comportement n'est pas bien expliqué. La chenille passe pas mal de temps à creuser le sillon circulaire (qui n'interrompt pas tous les vaisseaux) et revient y frotter ses pièces buccales, le mouillant de salive. Entre temps, elle se nourrit à côté ou sur la partie distale du limbe. Parfois, la chenille finit par couper la feuille.

Le sillon en spirale que les cocci-

nelles *Epilachna* creusent parfois autour du pétiole des feuilles de courgette fonctionnent comme une annélation pour saboter les défenses.

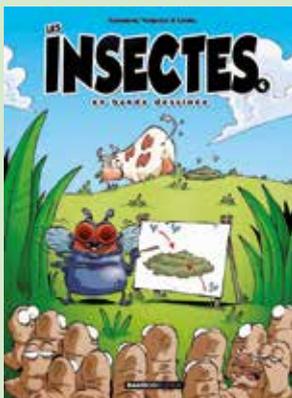
#### ■ DÉTACHER LA FEUILLE ENTAMÉE

La feuille partiellement consommée est coupée et tombe au sol. Le phénomène est observé chez une quarantaine d'espèces réparties dans 12 familles de Lépidoptères et d'Hyménoptères symphytes. Il affecte essentiellement des arbres qui, en cas de pullulation, souffrent d'un déficit grave de photosynthèse. Tandis que les larves phyllophages se privent d'une abondante ressource alimentaire. Pour quel bénéfice ? Pour cacher leurs dégâts, a-t-on suggéré : pour tromper des oiseaux prédateurs qui

chercheraient leurs proies près des feuilles entamées. Les *Catocala* (Érébidés) s'éloignent des feuilles entamées, en effet et ce serait par « prudence ». Mais on suspecte aussi un effet sur les feuilles restantes dont les systèmes antiphyllophages et proparasitoïdes des chenilles seraient affaiblis. Surtout dans le cas des Notodontidés qui salivent sur le moignon de pétiole, sans doute pour introduire dans le système vasculaire de l'arbre des substances-sigaux.

#### ■ OINDRE LE LIMBE DE SÉCRÉTIONS

On a vu des insectes baver sur les blessures infligées au végétal. La salive des phyllophages comporte des enzymes, glucose oxydase (présent chez 23 familles de Lépidoptères et 2 de symphytes) et ATPases, qui leur permettent de consommer sans déclencher les défenses. Ces enzymes empêchent la production par la feuille de substances anti-appétantes ou attirantes pour les parasitoïdes (salicylates). La chenille de *Theroa zethus* (Lép. Notodontidé), sur euphorbe, n'utilise pas seulement de salive sur les coupures et sillons mais ajoute la sécrétion de sa glande ventrale exsertile. Celle-ci est située sous le thorax, entre labium et première paire de pattes. Son rôle est clairement défensif : attaquée, la chenille projette avec précision un jet acide. Ce liquide, appliqué sur le limbe, ramollit les vaisseaux lactifères et la chenille peut les pincer facilement, les bouchant sans entrer en contact avec le latex. ■



#### Lu pour vous

##### ■ DES INSECTES SUR LES PLANCHES

Le tome 4 de la série de BD *Les insectes en bande dessinée* continue d'explorer les travers (les vers) de nos chères bestioles, avec humour et pédagogie. Tous les insectes vous le diront, on apprend mieux quand on se poil(e) ! Il faut dire que ce petit monde regorge de curiosités et d'inventions aussi sérieuses qu'apparemment farfelues de la part de Dame Nature. Et sans chercher bien loin : notre entomofaune locale y suffit largement. Cerise (véreuse) sur le gâteau (aux vers de farine), les albums sont complétés d'un dossier thématique fait par des gens vraiment sérieux : après les fourmis présentées par l'OPIE (t. 3), c'est l'équipe de Microplis, la cité des insectes (Aveyron) qui nous dit tout des phasmes dans un beau dossier illustré de 6 pages.

*Les insectes en bande dessinée*, t. 4, dessins Cosby, scénario Christophe Cazeneuve et François Vordazac, 2017. – 48 p. – Éditions Bamboo, BP3 71012 Charnay-lès-Mâcon cedex. – Tél. : 03 85 34 99 09. – Courriel : [bamboo@bamboo.fr](mailto:bamboo@bamboo.fr). – Sur Internet : [www.bamboo.fr](http://www.bamboo.fr)