

LA COÉVOLUTION PLANTES-INSECTES : L'ENGRENAGE DE DEUX ENJEUX GÉNÉTIQUES

par Myriam Harry, Jean-Yves Rasplus et Daniel Lachaise

La coévolution est un concept majeur qui a souffert, mais sans doute aussi profité, de trente ans de controverses. La source des désaccords venait, semble-t-il, de l'idée que la coévolution était exprimée en termes de tout ou rien. Il est cependant indéniable que le processus de coévolution est une tendance évolutive, un gradient, dont on observe tous les degrés et toutes les alternatives. Le fond du problème est de comprendre à qui profite la coévolution.

Dans une communauté écologique - ensemble des organismes animaux et végétaux, et des micro-organismes vivant dans un même écosystème local - chacun exerce, directement ou indirectement, sur tous les autres ce que l'on pourrait appeler dans une acception large, une contrainte. Il n'y a pas d'univers vivant sans interactions. Faut-il, dès lors, accorder une importance particulière au fait qu'un organisme est susceptible d'influencer le devenir d'un autre ? Résolument, la réponse est : oui. Rien n'est plus étonnant que l'évolution conjointe de deux organismes non apparentés, c'est-à-dire n'échangeant pas de gènes ; de fait, il s'agit là, sans conteste, de l'une des questions les plus troublantes et les plus fondamentales de la biologie de l'évolution. Peu importe de définir à partir de quel seuil il sera légitime de parler de coévolution ; il nous semble que tout l'intérêt du paradigme "coévolution" consiste précisément dans ce basculement d'une situation d'interactions multiples et diffuses, concernant tout organisme, à une situation d'interactions fortes et privilégiées, propre à quelques-uns seulement. La coévolution est une histoire de couple, fruit d'une rencontre et du cheminement plus ou moins durable de deux êtres dissemblables. A ceci près que ce couple-là, par essence, n'engendre pas de descendance commune. Chacun vit sa vie reproductive égoïstement. Comprendre comment le couple s'est singularisé de la masse des interactions "ordinaires", et comment il a pu se pérenniser ne sont assurément pas des questions triviales. L'important dans le processus, c'est l'engrenage même des histoires génétiques des deux phylums.

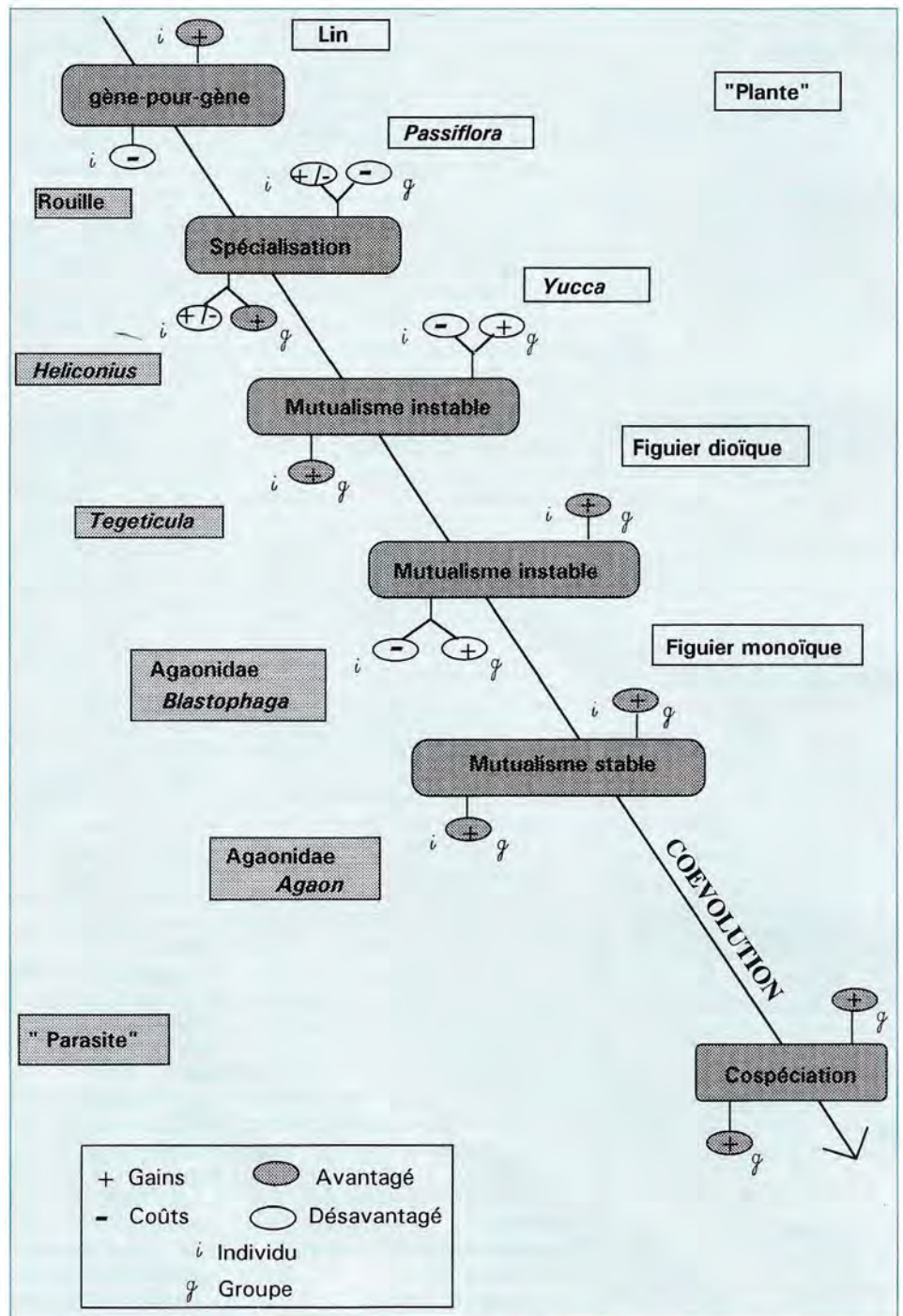


Figure 1 : Exemples de couples parasites-plantes illustrant différents paliers d'un même processus graduel ou "gradient coévolutif". Leur position sur le continuum est fonction du rapport gains/coûts au niveau de l'individu et au niveau du groupe, en terme de valeur sélective (nombre de descendants), mais il n'est pas nécessaire de passer par un palier pour atteindre le palier suivant.

Parmi toute une diversité de couples d'organismes présumés résulter d'une coévolution, les systèmes plantes insectes offrent de remarquables exemples d'histoires parallèles. Le concept de coévolution a été, pour la première fois explicitement formulé par Ehrlich et Raven en 1964 pour expliquer les relations étroites liant de nombreux Lépidoptères à certaines familles ou certains genres de plantes. Ces relations mettent en jeu deux protagonistes, une plante et un insecte, ou plus exactement à l'échelle locale, une population de plantes et une population d'insectes. Il y a coévolution si, par des modifications génétiques, le jeu de la sélection conduit à des modifications sinon conjointes tout au moins réciproques des patrimoines héréditaires des deux espèces. Mais, si la réciprocité est, à terme, essentielle pour expliquer "l'escalade" génétique, l'interaction forte liant l'insecte à la plante a dû, dans de nombreux cas, être, à l'origine, unilatérale.

La figure 1 schématise ce que nous entendons par "gradient coévolutif". Quelques exemples de couples plantes-insectes illustrent les différents paliers d'un même processus graduel. Il est cependant possible que chaque palier d'ordre supérieur ait été atteint, dans les exemples choisis, par des voies évolutives diverses. La position sur le continuum coévolutif est fonction du rapport gains/coûts, en termes de valeur sélective (nombre de descendants), caractérisant chaque membre du couple d'organismes impliqué. S'il y a association c'est que l'un, au moins, des deux organismes en tire un profit reproductif. S'il y a mutualisme, c'est que l'insecte et la plante tirent l'un et l'autre un profit reproductif ; le profit peut être inégal ou égal, le mutualisme précaire ou stable.



Femelle de *Ceratosolen flabellatus* (Hymenoptera Agaonidae) pollinisateur de *Ficus sur*, prospectant la surface d'une figue. (Cliché J.Y. Rasplus)

Le modèle gène-pour-gène

Le modèle de coévolution "gène-pour-gène" a été présenté pour expliquer les alternances de cycles de résistance et de sensibilité aux agents pathogènes observés chez certaines plantes cultivées. Chez le lin, il existe certaines variétés résistantes et d'autres sensibles à la rouille, maladie provoquée par un champignon du genre *Melampsora*. Dans ce système, chaque protagoniste met en jeu un seul gène avec deux allèles. A chaque gène **résistance/sensibilité** chez le cultivar de lin correspond un gène spécifique **virulence/avirulence** chez la souche de champignon. La clé du mécanisme est la complémentarité des allèles deux à deux ; la résistance du lin n'est effective que si son allèle de **résistance** se trouve confronté à l'allèle d'**avirulence** du champignon ; et la virulence de celui-ci ne s'exprime que si son allèle de **virulence** est en complémentarité de l'allèle de **sensibilité** chez le lin. Autrement dit, pour contourner la parade de l'autre il faut trouver la bonne réplique allélique. Pas moins de 27 gènes, donc de 27 couples d'allèles, ont été répertoriés caractérisant autant de variétés (cultivars) de lins et autant de souches de champignons pathogènes. Ces deux palettes génétiques représentent un véritable jeu d'échec, les carrés blancs au lin, les noirs à la rouille, bien sûr ! La maîtrise du jeu coévolutif qu'elles permettent est tout l'enjeu du cultivateur.

Et les insectes dans tout ça ? La simplicité du système, hôte-pathogène, tient au fait que le pathogène n'a pour alternative que **de s'adapter ou de disparaître** ; tout repose sur un seul et unique gène, disons d'**adaptation**. Les choses se compliquent dans un système plante-insecte. Dans ce cas, il existe au moins deux gènes mis en jeu pour l'insecte, un gène d'**adaptation** et un gène de **comportement** ou d'**évitement**. L'alternative est ici : **s'adapter ou changer d'hôte**.

Des simulations simples montrent que l'issue de cette alternative peut basculer vers l'une ou l'autre option en quelques générations selon d'infimes différences dans la fréquence initiale des allèles du gène d'adaptation ou de ceux du gène d'évitement chez l'insecte. Au-delà de deux gènes avec seulement deux allèles chacun, généticiens comme modélisateurs jettent l'éponge. C'est dire combien est inaccessible l'analyse, dans sa globalité, des systèmes plantes-insectes hautement complexes.

De la présomption écologique à la preuve génétique de la coévolution

Pour affirmer que la coévolution a bel et bien eu lieu, il faudrait démontrer, preuves génétiques à l'appui, qu'il existe une relation causale entre une caractéristique de la plante et une action sélective exercée par l'insecte, et vice versa. Prouver la coévolution c'est précisément expliquer comment deux organismes aussi différents par exemple qu'un arbre et un insecte pollinisateur, peuvent avoir une histoire génétique propre et être aussi interdépendants. Autrement dit, chacun

pour soi, mais pas l'un sans l'autre. On touche là au cœur même du débat sur la coévolution : comment donner une explication génétique à la résultante de deux histoires. Dans les couples plantes à fleurs/insectes pollinisateurs, par exemple, le nombre de gènes en jeu est bien au-delà des capacités d'analyses dont nous disposons actuellement. Le problème est d'une complexité telle, dans les relations plantes-insectes, qu'il est nécessaire, pour tenter d'en comprendre les fondements, de se tourner vers des modèles infiniment plus simples. D'où la mention rapide faite ici de la coévolution dite gène-pour-gène illustrée par des modèles cultivars/pathogènes (voir encadré). Ce que nous apprend ce détour est pour le moins étonnant : les histoires génétiques des deux organismes ont beau être fondamentalement séparées, il n'en demeure pas moins que des gènes de l'un et de l'autre organisme peuvent fonctionner de façon "complémentaire".

Toxines des plantes et sélection naturelle ou le dilemme de l'œuf et de la poule

Un insecte spécialiste voit sa valeur sélective augmenter lorsqu'il est capable d'exploiter un taxon particulier de plantes où la compétition entre espèces d'insectes phytophages est moindre. Le transfert d'une plante-hôte à une autre relève de considérations purement mathématiques. Si une femelle d'insecte dépose des œufs sur une plante inhabituelle, cela peut résulter de circonstances contingentes : raréfaction de certaines ressources, disponibilité accrue et imprévue de certaines autres. Si la population de cette espèce d'insectes finit par "se spécialiser" sur cette plante, c'est qu'au fil des générations une proportion plus grande de ces œufs se traduira en descendants. Le choix de la plante-hôte n'interviendra éventuellement que comme un "effet" d'un bilan positif croissant.

Rien ne prouve, il est vrai, que les toxines des plantes aient été, à l'origine, sélectionnées en réponse aux pressions sélectives exercées par des insectes phytophages ; ces substances ont pu n'avoir dans un premier temps qu'une fonction physiologique indépendante de tout rôle défensif. Mais à partir du moment où elles ont commencé à conférer un avantage sélectif à la plante, elles sont automatiquement devenues la cible de la sélection. Rares sont les toxines qui n'ont pu, par la suite, être contournées par sélection par au moins une population d'insectes. Ces insectes ont pu devenir de véritables spécialistes d'une plante-hôte. Ces spécialisations peuvent être d'ordre biochimique, morphologique ou comportemental. Force est d'admettre que le coût de l'élaboration, par exemple, d'un nouvel équipement enzymatique chez ceux-ci doit être plus que compensé par l'accès à une nouvelle niche écologique libre de compétiteurs. Dans le cas de spécialisation biochimique, les toxines de la plante sont désactivées par l'insecte. C'est le cas par exemple chez le Coléoptère Bruchide du Costa Rica *Caryedes brasiliensis*. Certains autres insectes, non contents de détourner ces pièges toxiques, les récupèrent à leur profit. Par exemple, les larves de l'Hyménoptère Diprionide *Neodiprion sertifer*, concentrent, dans leurs glandes salivaires, les terpénoïdes toxiques contenus dans les conifères dont elles se nourrissent et sont capables de les réutiliser en mousse répulsive contre d'éventuels prédateurs. De nombreux autres exemples sont connus chez les Lépidoptères (voir encart ci-contre).

Détournement de toxines

Les larves du Bruchide *Caryedes brasiliensis*, accomplissent leur développement complet en se nourrissant de graines toxiques de Papilionacées du genre *Dioclea*. Ces graines renferment généralement des acides aminés non protéiques, ou de substitution, qui, incorporés dans la synthèse protéique de l'insecte phytophage, conduisent à la production d'enzymes non fonctionnelles, entraînant la mort de l'insecte. Les graines de *Dioclea* contiennent de la canavanine, qui mime l'arginine dont elle ne diffère que par un groupement CH₂ remplacé par une molécule d'oxygène. Les larves du Bruchide possèdent une arginyle-tRNA synthétase qui discrimine la L-arginine et la L-canavanine. Non seulement *Caryedes brasiliensis* est capable d'éviter l'incorporation de cet acide aminé de substitution, mais il en dégrade jusqu'à 60% en canaline et urée. Grâce à une uréase particulièrement active, l'urée est à son tour dégradée en ammonium qui peut être récupéré par l'organisme. Comme nous le voyons, *Caryedes* est un spécialiste de la canavanine.

D'autres exemples "d'accommodation" à des toxines pourraient être cités : La Piéride du chou *Pieris brassicae* et l'Aphide *Brevicoryne brassicae*, ne sont pas dissuadés par les glucosinolates, hétérosides azotés toxiques, telle la sinigrine, que renferment les crucifères ; le doryphore *Leptinotarsa decemlineata*, qui peut causer d'importants dégâts sur *Solanum tuberosum*, parvient parfaitement à détoxifier la solanine, alcaloïde contenu dans cette plante ; ou encore les larves du Diptère *Zaprionus tuberculatus*, se développent aisément dans les fruits d'un arbuste lianescent des savanes péreforestières d'Afrique, *Phytolacca dodecandra*, malgré leur grande teneur en saponine, terpénoïde particulièrement toxique.

Certains insectes vont plus loin que cette accommodation aux toxines développées par la plante-hôte et les détournent à leur profit. Par exemple, les Lépidoptères Arctiides *Arctia caja* et *Tyria jacobaeae*, parviennent à accomplir leur développement complet sur deux espèces de *Senecio*, *S. jacobaeae* et *S. vulgaris* dont les feuilles contiennent une série d'**alcaloïdes pyrrolizidiques***. Ces insectes sont non seulement capables de stocker ces alcaloïdes mais également de réaliser *in vivo* la transformation d'un alcaloïde en un autre.

Chez les Lépidoptères Danaïdes, un alcaloïde de leur plante-hôte, *Asclepias*, est réutilisé par les mâles dans leur parade sexuelle. Le Monarque *Danaus plexippus*, qui se développe également sur *Asclepias*, est, quant à lui, capable d'assimiler les composés allélochimiques de type **glucoside cardiotonique*** contenus dans cette plante. Ces substances sont ensuite retenues par les adultes, et sont le facteur clé des interactions plante-insecte-prédateur : *Asclepias*-Monarque-Geai bleu. L'oiseau apprend à reconnaître le goût amer que confèrent ces substances au papillon et à écarter celui-ci de son alimentation ; de naïf il devient expérimenté. Ces prédateurs ont ainsi exercé une forte sélection qui a abouti, par ailleurs, à l'établissement d'un système mimétique très complexe entre Lépidoptères.



■ La chenille de *Danaus chrysippus* se développe aux dépens d'une plante qui lui confère sa toxicité.
(Cliché R. Coutin / OPIE)

* terpénoïdes : dérivés des terpènes de formules C₅H₈, "toxines" non azotées

* glucosides = glycosides = hétérosides : glucides dont l'hydrolyse libère un ose et un résidu non glucidique, l'aglycone

* glucosides cyanogénétiques : libérant de l'acide cyanhydrique après hydrolyse

* glucosides cardiotoniques : affectant l'appareil circulatoire des organismes

* alcaloïdes : composés azotés et basiques tirés des végétaux et classés selon la grandeur et la complexité croissante de l'hétérocycle azoté

* alcaloïdes pyrrolizidiques : dérivés de la pyrrolizidine

La plante aux œufs d'or

Avec le système Passiflore-*Heliconius* un autre palier est franchi dans l'escalade. Comme chez *Neodiprion*, la chenille d'*Heliconius* est capable non seulement d'inactiver les toxines de la plante-hôte, ici des glucosides cyanogénétiques*, mais aussi de les réutiliser à son profit. Le fait nouveau ici est l'acquisition chez la plante d'un trait original limitant le coût reproductif lié à l'insecte phytophage. Cette plante a développé des structures qui miment, à s'y méprendre, c'est le cas de le dire, les œufs jaune doré des *Heliconius*, dissuadant ainsi les papillons de pondre. En effet, les femelles, qui ne pondent pas là où des œufs sont déjà présents, sont incapables de discriminer les plantes avec œufs, des plantes avec leurres. Aussi, a-t-on toutes les raisons de penser que ce Lépidoptère a joué le rôle d'agent sélectif dans l'évolution de ces structures mimétiques. L'argument devient d'autant plus convaincant que ces dernières sont apparues indépendamment chez des espèces de passiflores appartenant à des sous-genres différents et qu'elles sont dérivées de tissus divers.

Mutualisme précaire : Le modèle Yucca-Tegeticula

Chez la Yucca, une Agavacée monoïque des Amériques, toute autofécondation est impossible. C'est ainsi que les chemins évolutifs du genre *Yucca* et du genre *Tegeticula*, un Lépidoptère, se sont croisés. Mais, nombre d'individus Yuccas, au sein d'une population, payent cher le prix d'une fécondation croisée. La femelle Lépidoptère butine les Yuccas en phase mâle, et transporte activement des boulettes de pollen, grâce à des palpes modifiés, sur des Yuccas réceptifs en phase femelle où elle assure la pollinisation. C'est sur ces derniers individus que la femelle pond. Les chenilles qui seront issues de cette ponte vont endommager cet individu receveur pollinisé. Il en résultera, pour cet individu Yucca, un coût important qui ne sera pas compensé par un accroissement de sa valeur sélective, car les descendants de la femelle du Lépidoptère n'emporteront pas le pollen de cette plante-hôte là qui n'est pas alors en phase de production de pollen. Le préjudice porté à la fonction femelle de cet individu Yucca ne sera pas atténué par une contribution à sa

fonction mâle. Dans cet exemple, si le mutualisme est globalement positif pour la population de la plante-hôte, une proportion significative d'individus se trouve, en quelque sorte, sacrifiée lors de chaque phase de reproduction. En revanche, tous les membres de la population d'insectes sont potentiellement "gagnants" en termes d'avantage reproductif.

... à suivre dans notre prochain numéro d'"Insectes"

Les auteurs

- ◆ Myriam Harry, Maître de Conférences à l'Université de Paris XII, Val de Marne, s'intéresse à la biologie et génétique des populations, ainsi qu'à la spéciation.
- ◆ Jean-Yves Rasplus, Chargé de Recherches INRA, travaille au Laboratoire de Populations, Génétique et Evolution du CNRS de Gif sur Yvette, sur la taxinomie et la phylogénie des Chalcidiens et sur la structure des communautés parasitaires.
- ◆ Daniel Lachaise, Directeur de Recherches au CNRS, s'intéresse à la différenciation des populations et des espèces animales dans la région afrotropicale où il a effectué 18 missions.