



Interactions insectes-plantes

Éditeurs scientifiques

Nicolas Sauvion

Paul-André Calatayud

Denis Thiéry

Frédéric Marion-Poll



éditions
Quæ

IRD
Éditions

Interactions insectes-plantes

Interactions insectes-plantes

Éditeurs scientifiques

Nicolas Sauvion

Paul-André Calatayud

Denis Thiéry

Frédéric Marion-Poll

IRD Éditions
Institut de recherche pour le développement, Marseille
www.editions.ird.fr

Éditions Quae
RD 10, 78026 Versailles Cedex, France
www.quae.com

Photos de couverture, de haut en bas : larves de *Platyphora* sp. (© L. Legal, J. Albre, K. Bermudez-Torres) ; *Tenthredo* sp. (© Th. Colin) ; Charançon rouge du palmier, *Rhynchophorus ferrugineus* (© D. Rochat/Inra).

Photo p. 4 de couverture : Abeille, *Apis mellifera* (© Th. Colin).

Coordination et préparation éditoriale : Corinne Lavagne

Maquette intérieure et mise en page : Hélène Bonnet

Maquette de couverture : Michelle Saint-Léger

Infographie : Joëlle Delbrayère

Correction : Yolande Cavallazzi

Suivi de fabrication : Jean-Paul Langénieux

© IRD, Quæ, 2013

ISBN IRD : 978-2-7099-1746-9

ISBN Quæ : 978-2-7592-2019-9

Le code de la propriété intellectuelle interdit la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Le non-respect de cette disposition met en danger l'édition, notamment scientifique, et est sanctionné pénalement. Toute reproduction, même partielle, du présent ouvrage est interdite sans autorisation du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC), 20 rue des Grands-Augustins, Paris 6^e.

Remerciements

Traiter une aussi grande diversité de sujets, de la paléontologie aux changements climatiques en passant par les réseaux complexes d'interactions entre les insectes et les plantes, impliquait nécessairement de faire appel à un grand nombre de spécialistes. Le risque était alors que le livre soit hétérogène dans le style et la cohérence entre les différentes parties. Pour éviter cet écueil, tous les auteurs ont accepté le cahier des charges qui leur a été imposé jusqu'à voir parfois leur texte initial modifié en profondeur. Nous tenons tous à les remercier très chaleureusement pour nous avoir accompagnés et souvent encouragés dans ce long travail d'écriture.

Ouvrage ambitieux par son contenu, nous avons aussi tenu à ce qu'il soit un ouvrage agréable à feuilleter. Un effort tout particulier a donc été porté sur la qualité des textes, la mise en page et les illustrations. Nous remercions vivement les éditions de l'IRD, et en particulier Thomas Mourier, pour avoir soutenu sans réserve ce projet dès que nous lui avons présenté le manuscrit. Au nom de tous les auteurs, nous voudrions tout particulièrement remercier Corinne Lavagne pour son très pointilleux travail de relecture des textes, son enthousiasme et ses encouragements, et enfin pour son indispensable rôle de coordinatrice du processus éditorial. Nous tenons à remercier aussi les éditions Quae qui, en acceptant cette coédition, ont montré leur confiance en ce projet malgré son ampleur. Merci en particulier à Claire Jourdan-Ruf pour son aide dans les dernières étapes de coordination de ce projet. Plusieurs auteurs, ou amateurs photographes

passionnés d'insectes, ont accepté sans réserve que nous utilisions leurs photos pour illustrer cet ouvrage. Leurs noms apparaissent bien sûr à côté de chaque photo, mais nous voudrions mettre en avant un étudiant, Théotime Colin, qui nous a fourni des photos d'une beauté saisissante, comme vous pourrez le constater dans les cahiers couleurs. La qualité esthétique de l'ouvrage lui doit beaucoup, tout comme à Michelle Saint-Léger, qui a réalisé les cahiers couleurs et la couverture.

D'autres personnes ont participé plus indirectement à la rédaction par leurs commentaires – Marie-Anne Auge-Rozenberg, Pascal Campagne, Thierry Lamaze, Laure de Poncins, Patrick Saindrenan et Pierre Zagatti –, ou par leurs illustrations – Dominique Huet, Geneviève Prévost et Laurent Soldati –, qu'elles en soient remerciées.

Nous voudrions avoir ici une pensée toute particulière pour deux collègues qui nous ont quittés en cours de route. Claire Vidal, co-auteur de trois chapitres, chercheuse à l'IRD, s'intéressait plus particulièrement à l'aleurode, *Bemisia tabaci*. Paul Nardon, un des fondateurs de la biologie de l'insecte à l'Insa de Lyon, fut un fervent défenseur de la théorie de « l'endosymbiose en série ». Connu internationalement, chaleureux et humaniste, il aura marqué des générations d'étudiants.

Enfin, nous voudrions vivement remercier Marion Guillou pour avoir accepté de préfacer cet ouvrage, ce qui constitue en soi une belle reconnaissance du travail de fourni accompli par tous.

Sommaire

Préface. Les insectes, nouveaux soldats de la sécurité alimentaire mondiale..... 11
Marion Guillou

Introduction..... 13
Nicolas Sauvion, Paul-André Calatayud, Denis Thiéry et Frédéric Marion-Poll

PARTIE 1

LE MONDE FASCINANT DES INSECTES

Coordination : Paul-André Calatayud

Chapitre 1. Paléontologie des insectes associés aux plantes..... 23
Philippe Le Gall et André Nel

Chapitre 2. Les bio-invasions d'insectes..... 33
*Alain Roques, Olivier Dangles, Nathalie Gauthier, Jean-Louis Sarah,
Jean-François Vayssières et Claire Vidal*

Chapitre 3. Quelques exemples de bio-invasions dans le monde..... 57
*Claire Vidal, Nathalie Gauthier, Didier Rochat, Franck Hérard, Alain Thiéry,
Jean-François Vayssières, Stéphane Dupas, Olivier Dangles, Jean-François Silvain,
Magally Torres-Leguizamon, Jean-Louis Zeddou, René Sforza et Nicolas Desneux*

Chapitre 4. Besoins nutritifs des insectes..... 97
Marie-France Corio-Costet et Nathalie Mondy

Chapitre 5. Les pièces buccales et l'alimentation des insectes..... 107
Paul-André Calatayud et Bruno Le Ru

Chapitre 6. Le tube digestif des insectes..... 115
Paul-André Calatayud et Yvan Rahbé

Chapitre 7. La symbiose chez les insectes phytophages et granivores..... 127
Paul Nardon et Abdelaziz Heddi

Chapitre 8. La réception sensorielle chez les insectes..... 137
Paul-André Calatayud, Frédéric Marion-Poll et Denis Thiéry

Chapitre 9. Le cerveau de l'insecte..... 151
Jean-Pierre Rospars

Chapitre 10. L'identité chimique des insectes..... 163
Jean-Luc Mercier, Christine Errard et Brigitte Frérot

PARTIE 2
LA PLANTE ET LES FACTEURS DE L'ENVIRONNEMENT
Coordination : Paul-André Calatayud

Chapitre 11. Plantes cultivées versus plantes sauvages	183
<i>Alain Ratnadass et Jean-Philippe Deguine</i>	
Chapitre 12. Biodiversité végétale et richesse en arthropodes	197
<i>Jean-François Debras et Hugues Mouret</i>	
Chapitre 13. Caractéristiques chimiques des plantes	217
<i>Paul-André Calatayud, Nicolas Desneux et Philippe Le Gall</i>	
Chapitre 14. Adaptation des plantes aux stress environnementaux	229
<i>Paul-André Calatayud, Jean-Pierre Garrec et Michel Nicole</i>	

PARTIE 3
DES STRATÉGIES D'EXPLOITATION DE LA PLANTE
AUX STRATÉGIES MUTUALISTES
Coordination : François Lieutier

Chapitre 15. Le choix de la plante hôte et les conséquences adaptatives	249
<i>Emmanuel Desouhant et Frédéric Menu</i>	
Chapitre 16. Synchronisation des cycles de reproduction des insectes et des plantes	253
<i>Frédéric Menu et Emmanuel Desouhant</i>	
Chapitre 17. Exploitation de la plante hôte pour l'alimentation et la reproduction	263
<i>Didier Rochat, Emmanuel Desouhant et Frédéric Menu</i>	
Chapitre 18. Associations insectes-champignons	271
<i>Marie-France Corio-Costet et François Lieutier</i>	
Chapitre 19. Exploitation des métabolites secondaires de la plante hôte	279
<i>Kalina Bermudez-Torres, Luc Legal et François Lieutier</i>	
Chapitre 20 Manipulation de la plante par les insectes endophytes	295
<i>David Giron, Elisabeth Huguet et Franck Dedeine</i>	
Chapitre 21. Mutualisme entre insectes et plantes, des ennemis réconciliés	303
<i>Guy Rodet</i>	

PARTIE 4
POURQUOI ET COMMENT CHOISIR UNE PLANTE ?
Coordination : Denis Thiéry

Chapitre 22. Recherche de la plante hôte à distance	319
<i>Denis Thiéry, Thierry Brévault, Serge Quilici, Laurent Dormont et Bertrand Schatz</i>	
Chapitre 23. L'insecte au contact des plantes	347
<i>Denis Thiéry, Sylvie Derridj, Paul-André Calatayud, Nevile Maher et Frédéric Marion-Poll</i>	

Chapitre 24. Qualité de la plante hôte et succès reproducteur	369
<i>Jérôme Moreau et Denis Thiéry</i>	

Chapitre 25. Induction natale de la préférence pour l'habitat (NHPI)	383
<i>Denis Thiéry et Jérôme Moreau</i>	

PARTIE 5

DÉFENSE DES PLANTES CONTRE LES INSECTES.

SE DÉFENDRE SANS POUVOIR S'ÉCHAPPER

Coordination : Philippe Giordanengo et Yvan Rahbé

Chapitre 26. Défenses constitutives	393
<i>Maurice Vaissayre, François-Régis Goebel, Philippe Giordanengo et François Lieutier</i>	

Chapitre 27. Défenses induites	407
<i>François Lieutier, Philippe Giordanengo, Sébastien Dugravot et Anne-Marie Cortesero</i>	

Chapitre 28. Les toxines des plantes	423
<i>Nicolas Desneux</i>	

Chapitre 29. Gènes et résistance des plantes aux insectes	427
<i>Catherine Dogimont, Marie-Hélène Sauge, Julien Saguez et Philippe Giordanengo</i>	

PARTIE 6

DES RÉSEAUX TROPHIQUES PLUS OU MOINS COMPLEXES

AUTOUR DES PLANTES

Coordination : Anne-Marie Cortesero

Chapitre 30. Complexité des interactions au sein de la biocénose	443
<i>Emmanuel Corcket, Brice Giffard et René Sforza</i>	

Chapitre 31. La plante, un biotope de choix pour les entomophages	461
<i>Laure Kaiser, Aude Couty et Anne-Marie Cortesero</i>	

Chapitre 32. Un réseau trophique complexe : le cas des figuiers	483
<i>Bertrand Schatz, Magali Proffit, Finn Kjellberg et Martine Hossaert-McKey</i>	

Chapitre 33. Interactions plantes-champignons-phytophages	495
<i>François Lieutier et Marie-France Corio-Costet</i>	

Chapitre 34. Une relation trophique originale : la vection entomophile d'agents pathogènes	511
<i>Etienne Herrbach, Nicolas Sauvion, Elisabeth Boudon-Padieu, Jean-Michel Lett, Bernard Reynaud et René Sforza</i>	

PARTIE 7

ÉVOLUTION DES INTERACTIONS INSECTES-PLANTES :

DES PROCESSUS DYNAMIQUES DANS LE TEMPS ET L'ESPACE

Coordination : Jean-François Silvain et Nicolas Sauvion

Chapitre 35. Scénarios évolutifs des interactions insectes-plantes	551
<i>Emmanuelle Jouselin, Jean-François Silvain et Gaël Kergoat</i>	

Chapitre 36. Histoire évolutive et diversité des interactions insectes pollinisateurs-plantes.....	565
<i>Bertrand Schatz, Martine Hossaert-McKey et Finn Kjellberg</i>	
Chapitre 37. Effets des perturbations anthropiques sur l'évolution des interactions insectes-plantes.....	577
<i>Guy Rodet</i>	
Chapitre 38. Impacts des changements climatiques sur les interactions insectes-plantes	589
<i>Nicolas Sauvion et Joan van Baaren</i>	

PARTIE 8
PROTÉGER LES PLANTES DES RAVAGEURS
Coordination : Denis Thiéry

Chapitre 39. Histoire de l'installation de quelques ravageurs.....	623
<i>Denis Thiéry, Yves Carton, Claire Vidal, Nathalie Gauthier, Sylvie Derridj, Bernard Vercambre, François-Régis Goebel, Jean-Claude Grégoire et François Lieutier</i>	
Chapitre 40. Stratégies d'optimisation des défenses naturelles des plantes.....	663
<i>Marie-Hélène Sauge, Nathalie Boissot, Julien Saguez et Philippe Giordanengo</i>	
Chapitre 41. Des ennemis naturels défenseurs des plantes.....	675
<i>René Sforza, Anne-Marie Cortesero, Dominique Coutinot, Nicolas Desneux, François-Régis Goebel, Laure Kaiser-Arnauld et Elisabeth Tabone</i>	
Chapitre 42. Utilisation des médiateurs chimiques volatils en protection des cultures.....	693
<i>Brigitte Frérot, Arnaud Ameline, Stéphanie Verneau et Denis Thiéry</i>	
Chapitre 43. Action sur la physiologie des insectes	709
<i>Eric Darrouzet et Nicolas Desneux</i>	
Chapitre 44. La gestion des habitats, pilier de l'agro-écologie.....	721
<i>Jean-Philippe Deguine et Alain Ratnadass</i>	
Glossaire.....	733
Liste des auteurs	743

Préface

Les insectes, nouveaux soldats de la sécurité alimentaire mondiale ?

Dans les décennies qui viennent, l'humanité devra faire face à l'un des plus grands défis de son histoire : dans un contexte de changement global, et notamment climatique, elle devra mobiliser les ressources alimentaires, énergétiques et en matières premières nécessaires pour une population de plus de 9 milliards d'êtres humains sur une planète dont on sait dès aujourd'hui que ses capacités ne sont pas infinies. Les insectes, dans la diversité de leurs espèces et de leurs styles de vie, seront des acteurs essentiels de la sécurité alimentaire mondiale, pour le meilleur et pour le pire.

Pour commencer, les insectes jouent un rôle essentiel dans la chaîne trophique. Un grand nombre d'espèces végétales doivent leur existence et leur reproduction à des insectes. Abeilles, bourdons et autres syrphes, en visitant les fleurs les unes après les autres en quête du nectar mis à leur disposition par les plantes, paient leur tribut en offrant leurs services de convoyeurs de pollen. Des chercheurs de l'Inra, dans le cadre d'un consortium européen, ont récemment estimé la valeur économique de ce service de pollinisation à plus de 150 milliards d'euros chaque année. Encore la parlante simplicité de ce chiffre masque-t-elle le fait que de nombreuses cultures sont largement tributaires des insectes pollinisateurs pour leur survie : c'est par exemple le cas de nombreuses cultures fruitières et légumières.

À l'inverse, une partie importante des récoltes est directement consommée par des insectes, soit au champ, soit en cours de stockage ; très

souvent également, ce sont des insectes tels que pucerons ou cicadelles qui véhiculent d'autres maladies (virus, bactéries) à travers les cultures. En Afrique, les insectes sont ainsi la cause première des pertes de produits agricoles. Les progrès de la chimie dans la seconde partie du xx^e siècle ont d'abord pu laisser penser que le contrôle de cette contrainte était à portée de main, et que la huitième plaie d'Égypte serait renvoyée au passé ; mais les effets indésirables des traitements insecticides sont vite apparus, ainsi que, par conséquent, la nécessité d'adopter des méthodes d'application ou de contrôle plus fines. Un des leviers de lutte contre les insectes ravageurs des cultures est la lutte biologique, qui repose sur la présence d'auxiliaires, souvent des insectes qui, naturellement présents ou introduits, consomment ou parasitent les espèces ravageuses. La coccinelle et ses larves sont ainsi de redoutables prédateurs des pucerons. Plus modestes et moins populaires, mais tout aussi efficaces, les minuscules guêpes trichogrammes bloquent l'éclosion des œufs de la pyrale du maïs ou de la redoutable mineuse des tomates sous serre.

Enfin, la valeur alimentaire des insectes eux-mêmes et la grande efficacité avec laquelle ils transforment la matière végétale en protéines animales font reposer sur eux de grands espoirs en tant que ressource alimentaire d'avenir. Plus de la moitié des humains appartiennent à des cultures pour lesquelles l'insecte est un aliment souvent recherché. Dans les pays occidentaux, ils sont au contraire une source de répulsion

parfois vive, et si leur consommation par les humains nécessitera une mini-révolution culturelle, ils pourraient au moins être utilisés pour alimenter d'autres espèces d'élevage comme les volailles ou les poissons.

La relation de l'insecte à la plante est une clé pour comprendre et utiliser mieux chacune de ces situations. Le bourdon recherche activement la plante qu'il pollinise : la plante produit des fleurs colorées qui lui fournissent des repères. La chenille est exigeante quant à la plante qu'elle consomme : certaines plantes produisent des réactions de défense qui la dérangent. Le parasitoïde est attiré par la plante qui héberge sa victime : la plante modifie son odeur quand elle est infestée, et l'attraction n'en est que plus intense pour le parasitoïde qui viendra à son secours. Mieux comprendre ces relations ouvre la possibilité de les perturber ou au contraire de les favoriser selon que l'on souhaite améliorer ou freiner l'interaction avec l'insecte.

L'étude de ces relations basées sur l'odorat, la vision et le goût des insectes a été initiée voilà plus d'un siècle par le célèbre entomologiste rouergat Jean-Henri Fabre. Aujourd'hui, elle fait appel aux techniques de laboratoire les plus pointues et met à mal l'image surannée de l'entomologiste passant des journées dans son laboratoire à épinglez des mouches. La chromatographie permet d'analyser les composés volatils qui constituent les odeurs. L'électro-antennographie permet de reproduire la réaction d'une antenne touchée par une odeur. L'imagerie tissulaire ou cellulaire rend possible la visualisation des réactions du cerveau de l'insecte quand il est confronté à un stimulus. La pénétrométrie électrique permet de décrire en temps réel le comportement alimentaire du puceron lorsqu'il pique la nervure d'une

feuille. La modélisation mathématique permet de reconstituer le comportement d'un insecte dans une « plume » d'odeurs. Les nouvelles techniques de séquençage offrent la possibilité de mieux connaître la diversité des espèces et, par exemple, de retracer *a posteriori* les voies suivies par les espèces invasives, pour mieux prévenir les invasions demain.

Les insectes sont des acteurs des écosystèmes à intégrer dans le fonctionnement global de ces derniers. Ainsi, leur étude interviendra en agro-écologie à plusieurs niveaux : celui des parcelles de culture comme celui des paysages, et pour la vie des sols comme pour le transport de nombreux pathogènes végétaux, animaux et humains. Dans leur diversité, les insectes contribuent à la résilience de l'environnement naturel comme cultivé.

Dans cet ouvrage, exceptionnel par la diversité des approches présentées, vous trouverez de ce fait une profondeur fascinante par les va-et-vient qu'il propose dans l'évolution et dans les échelles d'observation. Les éditeurs scientifiques, de par la large palette de leurs thématiques de recherche, ont su faire appel à des auteurs à large spectre qui nous conduisent du microcosme jusqu'aux diverses zones de la planète, et de la paléontologie jusqu'à l'adaptation aux changements climatiques contemporains et à venir. Que vous soyez agriculteur curieux, enseignant à la recherche des dernières découvertes ou tout simplement intéressé par les avancées scientifiques dans ce domaine, vous y trouverez votre miel, et pour ceux que la science fait rêver, ils pourront en outre se délecter de la poésie de certaines descriptions – comme « les pointillés odorants que laisse une fourmi sur sa route » – et de la beauté des illustrations.

Marion Guillou

Présidente d'Agreenium

Membre du bureau du Consortium des centres internationaux de recherche agricole (CGIAR)

Introduction

Nicolas Sauvion, Paul-André Calatayud,
Denis Thiéry et Frédéric Marion-Poll

Immense paradoxe, alors que depuis l'aube de l'humanité l'homme n'a eu de cesse de porter toujours plus loin son regard (terres, océans, espace), alors que notre curiosité continue de nous pousser vers d'autres infinis, avons-nous seulement conscience de l'existence d'un autre univers, un monde invisible, ou presque, avec lequel nous partageons à chaque instant notre espace vital, le monde des insectes. À travers cet ouvrage, un groupe de quatre-vingt-quatre entomologistes vous accompagne vers cette *Terra Incognita*, univers baigné de sons et d'odeurs auxquels nos propres sens restent la plupart du temps insensibles, monde s'étendant sur la quasi-totalité de la surface de la Terre, englobant au moins les trois quarts des espèces animales, comptabilisant 2 millions d'espèces – certains estiment ce nombre plus proche des 10 millions –, monde habité par des êtres aux couleurs étonnantes, souvent étincelantes, et aux formes tellement extravagantes, des êtres *a priori* si différents de nous, mais en réalité tellement similaires par certains aspects¹...

Notre propos n'est cependant pas seulement de décrire ce qu'est un insecte, ce serait avoir une vision trop réductrice des choses; la vision d'un entomologiste-collectionneur récoltant, épinglant et rangeant soigneusement ces insectes sans même s'intéresser à leur biologie. Cet ouvrage s'attache à comprendre les grandes fonctions des insectes, leur fonctionnement individuel et populationnel,

1. Le cerveau des abeilles présente de très fortes similarités avec le nôtre par exemple. Le patrimoine génétique des insectes est aussi étonnamment proche de celui de l'homme (55 % de gènes en commun avec la drosophile !).

leurs interactions plus ou moins intimes avec les composantes de l'écosystème – et en particulier les plantes – et plus globalement leur intégration dans les écosystèmes. Il s'intéresse aussi à leur lien avec l'espèce humaine, soit comme compétiteurs (par exemple, les nuisibles aux productions agricoles), soit comme auxiliaires.

Notre démarche s'apparente à celle de Jean-Henri Fabre (1823-1915), probablement le plus célèbre de nos entomologistes, un « observateur inimitable »² de la nature à une époque où de nombreux naturalistes étaient des instituteurs – c'était le cas de Fabre – ou des docteurs en médecine se passionnant pour l'entomologie agricole ou médicale. Nous citerons ici, bien sûr, Louis Pasteur (1822-1895), qui consacra une partie significative de sa carrière à comprendre les infections qui détruisaient le ver à soie et qui a ainsi sauvé la sériciculture française. La liste de ces pionniers du XIX^e au début du XX^e siècle est longue³ : citons aussi Étienne Boyer de Fonscolombe (1772-1853), qui proposait en 1840 l'usage des insectes auxiliaires pour protéger les cultures⁴, Victor Audouin (1797-1841), qui s'est intéressé aux insectes ravageurs de la vigne, Paul Marchal (1862-1942), professeur à l'Institut national d'agronomie et réputé pour ses travaux

2. Épithète attribuée à Fabre par Darwin dans l'une de ses éditions de l'*Origine des espèces*.

3. Pour une revue exhaustive : Jean Guillard (2004), *Histoire des entomologistes français, 1750-1950*. Édition entièrement revue et augmentée, Boubée, Paris, 287 p.

4. Yves Carton (co-auteur de cet ouvrage), « Une histoire de la lutte biologique contre les ravageurs » dans le numéro de *Biofutur* de mai 2013.

contre le Bombyx disparate et les ravageurs de la vigne, ou encore Charles Valentine Riley (1843-1895), père de l'entomologie appliquée aux États-Unis, qui contribua à sauver le vignoble français au moment de la crise du phylloxera. Mais revenons à Fabre, considéré comme pionnier en entomologie dans le sens où il a été le premier à associer l'étude des « mœurs des insectes⁵ » à l'étude des interactions des êtres vivants entre eux et avec leur milieu, autrement dit l'écologie. Sous le terme de *d'êtres vivants*, nous nous contenterons d'évoquer les insectes et les plantes, conscients bien sûr que d'autres êtres vivants participent à ces équilibres naturels qui façonnent nos paysages. Fabre a également été le premier à mettre en évidence – un peu par hasard, il faut le reconnaître – la communication chimique chez les insectes, en observant l'extraordinaire pouvoir d'attraction d'une femelle de grand paon – placée sous une cloche grillagée – sur des mâles. Fabre, après plusieurs expériences, pensa à une puissante « onde odorante » émise par la femelle, capable d'agir à grande distance, sans vraiment trouver la véritable explication que nous connaissons aujourd'hui sous le nom de phéromone. Presque tout était dit, et nous étions en 1879.

Pourquoi nous focaliser plus particulièrement sur les insectes et les plantes ? Parce que nous ne pouvons pas appréhender le monde des insectes – et en particulier son extraordinaire diversité – sans comprendre qu'il est le fruit d'une longue histoire évolutive fortement influencée par la diversification progressive des plantes terrestres. C'est l'un des messages essentiels que nous espérons transmettre au travers de cet ouvrage. L'image de ce monde tel qu'il nous apparaît aujourd'hui n'est qu'un instantané, une vision figée d'un extraordinaire ballet d'acteurs en perpétuelle recherche d'un équilibre depuis des milliers, voire des millions d'années. Ce recul sur le passé nous aide à mieux comprendre les choses telles qu'elles se présentent à nous aujourd'hui et à anticiper le futur. Cette démarche prévaut dans beaucoup de domaines scientifiques, mais elle revêt un intérêt particulier pour la plupart des

auteurs de ce livre du fait qu'ils travaillent au sein d'organismes de recherches fondamentales et appliquées, pour lesquels les insectes représentent des enjeux économiques majeurs⁶. La lutte biologique, la sélection de plantes résistantes, la lutte contre les organismes invasifs, la lutte contre les vecteurs de maladies, l'estimation des risques en agriculture liés aux changements climatiques sont quelques exemples des thématiques abordées par les entomologistes aujourd'hui pour répondre à la problématique de sauvegarde de nos forêts ou de la plante en tant que notre principale source alimentaire. Le lecteur comprendra rapidement que cette problématique est la toile de fond de la plupart des chapitres de cet ouvrage.

Le voyage que nous proposons n'est pas sans risque, il vous faudra – à la manière des explorateurs d'hier – maintenir votre curiosité en éveil au gré des 900 pages de cet ouvrage. Lutter sûrement parfois contre vos préjugés (admettre par exemple que les insectes sont intelligents), souvent faire preuve de beaucoup d'imagination. Mais rassurez-vous, vous serez accompagnés dans votre conquête. Quatre-vingt-quatre auteurs se sont associés pour rédiger 44 chapitres qui ont été voulus comme autant de synthèses. Un effort de concision et de clarté leur a été demandé. Le vocabulaire spécialisé a été explicité, soit en note de bas de page, soit dans un glossaire. Dans la forme toujours, la structure de cet ouvrage a été réfléchi pour que vous puissiez aborder de différentes manières sa lecture, que vous soyez un lecteur averti, un amateur entomologiste curieux, un étudiant plein d'enthousiasme et avide de connaissance, un professeur à la recherche d'un précieux support de cours... Abeille butineuse, vous irez d'un chapitre à l'autre à la recherche de votre précieux nectar, d'une information précise, d'une thématique qui vous tient à cœur. Le sommaire vous guidera, vous indiquera la distance à parcourir. Fourmi explo-

6. Les insectes sont responsables de 30 % à 40 % de pertes de récoltes (selon les filières de production). Or, il faudra nourrir bientôt 9 milliards d'humains avec des surfaces cultivables non extensibles, dans un contexte où les changements climatiques auront certainement des impacts importants sur les récoltes.

5. Pour reprendre l'expression de Fabre ; le terme *éthologie* n'existe pas encore à son époque.

ratrice, vous irez de chapitre en chapitre sans trop définir votre chemin à l'avance, mais en prenant soin de tracer votre route par de petits repères utiles pour retrouver une information qui aurait capté votre attention. Tous les chapitres de ce livre peuvent être lus de manière indépendante les uns des autres. Certes, certains sont liés ; le texte le précise alors. Chenille vorace, vous dévorerez consciencieusement chaque page une à une. Le découpage de l'ouvrage, en huit grandes thématiques, vous offrira autant de menus variés à vous mettre sous la dent. Nous allons revenir sur le détail de ces menus. Papillon virevoltant, vous vous laisserez charmer par les photos des cahiers couleurs, dont chacune vous renverra ensuite à un thème abordé dans l'ouvrage : insectes invasifs, communication chimique, co-évolution plantes-insectes, changements climatiques, etc.

La première partie, «Le monde fascinant des insectes», commence par une plongée vertigineuse dans le temps qui nous mène jusqu'à l'apparition des premiers insectes sur Terre au Dévonien inférieur (il y a environ 400 MA⁷). Nous verrons comment ils ont ensuite évolué en étroite association avec les plantes et comment ils ont échappé à au moins quatre phénomènes d'extinction de masse des êtres vivants – en ce sens, nous pouvons dire qu'ils ont vu naître et mourir les dinosaures, et qu'il en sera peut-être de même des humains – pour finalement nous apparaître aujourd'hui sous la forme de 30 ordres connus. À la lumière de cette histoire évolutive, on comprend mieux que les insectes aient pu coloniser toutes les terres du globe. Les exemples donnés de quelques grands ravageurs de cultures introduits ne sont finalement qu'une illustration de cette capacité intrinsèque d'expansion, à ceci près que, dans ces cas précis, l'homme est souvent à l'origine des nouvelles introductions. Un zoom nous amènera ensuite de cette vision à grandes échelles (temporelle et spatiale) à celle de l'insecte en tant qu'animal doté de tous les attributs indispensables pour ses fonctions vitales. Les auteurs décriront ainsi les organes (pièces buccales,

7. À l'échelle évolutive, l'histoire des insectes serait donc au moins 200 fois plus ancienne que celle de l'espèce humaine !

tubes digestifs, yeux, antennes et cerveau) et les processus physiologiques associés à la nutrition, la digestion, l'excrétion, la reproduction, la vision et la communication⁸, autant d'éléments essentiels pour une meilleure compréhension de la plupart des autres chapitres de cet ouvrage⁹. Ici, il faudra parfois que le lecteur se dote d'une certaine forme d'empathie pour imaginer comment les insectes perçoivent leur environnement, quitte à remettre en cause ses propres perceptions des choses pour comprendre le sens d'expressions telles que « détecter la forme des odeurs »¹⁰.

La deuxième partie, «La plante et les facteurs de l'environnement», revient sur l'idée que, dès leur apparition sur la Terre, les plantes ont été soumises aux pressions de sélection exercées par les insectes et que celles-ci sont pour une forte part à l'origine de la biodiversité végétale que nous observons aujourd'hui. Or, depuis environ 10 000 ans, l'homme, en adoptant un mode de vie sédentaire et en développant l'agriculture, a fortement mis à mal cette biodiversité. Une certaine prise de conscience des effets pervers de l'agriculture intensive amène à développer de nouveaux concepts basés précisément sur la préservation des ressources biologiques, en partant du constat que la biodiversité végétale renforce la diversité des peuplements en arthropodes auxiliaires et au final permet de lutter plus efficacement contre les organismes nuisibles. Au cours des temps géologiques, les plantes ont dû aussi s'adapter à des changements climatiques drastiques et à différents autres stress environnementaux (manque/excès d'eau, forte/faible luminosité, pollution de l'air, salinité des sols, vent, etc.) en modulant et en

8. La respiration et la locomotion n'ont pas été abordées dans le cadre de cet ouvrage.

9. Le chapitre sur la vécation, par exemple (chapitre 34), fait le lien entre les insectes avec des pièces buccales de type piqueurs-suceurs, la vision, la nutrition et la symbiose.

10. Nous avons repris cette expression du livre de Claude Nuridsany et Marie Pérennou, *Microcosmos, le peuple de l'herbe*, 1996, éditions de La Martinière. Les antennes confèrent aux insectes non seulement un sens olfactif mais aussi un sens tactile. Ainsi, ils peuvent distinguer des « odeurs rondes », « carrées », « dures », ou « molles ». Les pointillés odorants que laisse une fourmi sur sa route ont une forme de virgule qui indique à ses congénères la direction à prendre.

ajustant leurs systèmes métaboliques. Une conséquence importante, du point de vue de l'insecte, est que finalement, nous le verrons, une plante est rarement une source nutritive idéale !

Dans la troisième partie, « Des stratégies d'exploitation de la plante aux stratégies mutualistes », les auteurs évoquent la nécessité pour les insectes de développer de nombreuses adaptations – destinées essentiellement à se nourrir et se reproduire – pour répondre à la diversification progressive des plantes. Certains insectes se sont ainsi spécialisés sur certains types botaniques ou certains types d'organes, alors que d'autres au contraire ont opté pour une exploitation généraliste d'une large gamme de végétaux. Ces stratégies d'exploitation de la plante peuvent être parfois beaucoup plus complexes. Des insectes se sont ainsi associés à des partenaires exploitant la même plante – des champignons – pour le bénéfice des deux types d'agresseurs. D'autres se sont associés à des symbiontes pour pouvoir exploiter une ressource. Plus étonnant encore, certains groupes d'insectes sont capables de détourner le formidable arsenal de défenses chimiques des plantes (les alcaloïdes par exemple). Ils stockent ces molécules ou les modifient afin de se défendre eux-mêmes contre leurs agresseurs ou d'attirer le partenaire sexuel. Dans un certain nombre de cas, l'action des insectes sur les plantes a conduit à la diversification en retour de ces dernières, les deux partenaires co-évoluant alors vers une exploitation mutuelle perfectionnée.

La quatrième partie, « Pourquoi et comment choisir une plante ? », analyse les différents aspects de cette étape complexe et essentielle que constituent pour l'insecte la localisation puis le choix de la plante hôte. Étape complexe, car en fait il existe deux phases dans le processus de localisation de la plante : la localisation à distance et la reconnaissance finale au contact. Complexe aussi car, pendant qu'il effectuera sa recherche, l'insecte devra adapter son comportement à l'environnement dans lequel il évolue. Étape essentielle pour les insectes eux-mêmes, car c'est une étape clé de leur stratégie adaptative. En effet, pour un animal dont le temps est compté, il est primordial de trouver rapidement sa propre ressource

trophique ou celle dont bénéficiera sa progéniture. Chez les insectes spécialistes, ces comportements de recherche peuvent être extrêmement efficaces, permettant à un individu de trouver dans un environnement sensoriel complexe des plantes rares et isolées. Essentielle aussi pour les plantes à pollinisation entomophile, car la localisation par les insectes pollinisateurs assure les échanges de gènes entre plantes. Étape vitale, pour les insectes et les plantes impliqués dans des mutualismes obligatoires de pollinisation. Cette partie se conclura par la présentation d'un concept relativement nouveau et assez étonnant : les femelles de nombreuses espèces de phytophages ont tendance à pondre leurs œufs sur les mêmes espèces de plantes que celles sur lesquelles elles ont effectué leur développement ; ce phénomène est dénommé « induction natale de la préférence pour l'habitat ». Il pourrait avoir de nombreuses conséquences dans le domaine de la lutte biologique, de la spéciation ou de la biologie de la conservation.

La cinquième partie, « Défense des plantes contre les insectes », montre que les plantes malgré leur immobilité ne restent pas pour autant figées face aux agressions des ravageurs. Certaines ont ainsi développé des défenses constitutives (des barrières morphologiques par exemple, à l'image des remparts ou des douves d'une forteresse, ou des barrières chimiques), prudente mesure de prévention lorsque les attaques sont multiples et fréquentes, mais coûteuse d'un point de vue adaptatif. Une autre stratégie, moins dispendieuse, est celle des défenses dites « induites ». Elles reposent sur l'idée que les plantes seraient capables de reconnaître l'attaque d'un insecte phytophage et d'y répondre. Dépourvues de l'arsenal immunitaire des mammifères (lymphocytes et immunoglobulines), les cellules végétales disposent néanmoins d'un système immunitaire inné leur permettant de percevoir l'agression et de transmettre cette information par voie systémique pour mobiliser les réponses contre les ravageurs. Caractériser les gènes qui sont impliqués dans ces réactions de défense et tenter d'en utiliser certains pour la création de plantes résistantes est un pan de recherches aux perspectives séduisantes pour limiter l'utilisation des pesticides.

La sixième partie, « Des réseaux trophiques plus ou moins complexes autour des plantes », vous invite à appréhender toute la complexité qui régit le monde des insectes. Observez cette prairie au cœur de l'été, à première vue, vous n'y verrez... que du vert uniforme. À y regarder plus attentivement apparaîtra progressivement un foisonnement d'insectes, beaucoup volant dans un désordre indescriptible, des fourmis pressées plus ou moins grosses, des mouches indésirables, de gracieux papillons, des guêpes envahissantes... Comment imaginer derrière ce chaos une extraordinaire harmonie? Car, sous cette apparence trompeuse, tout n'est qu'interactions, communications, mouvements, perceptions d'odeurs, de lumière, de vitesse du vent, recherche de sources de nourriture, de sites de ponte, de partenaires, évitement d'ennemis. Nous pourrions donner une image relativement simple de la complexité de ces interactions en évoquant la notion familière de chaîne alimentaire : les plantes sont attaquées par les ravageurs, qui eux-mêmes sont consommés par des prédateurs ou attaqués par des parasitoïdes. Mais cette suite linéaire d'interactions trophiques se complexifie et se ramifie dès lors que l'on considère que les consommateurs peuvent être généralistes et très divers au sein de la biocénose. Finalement, une manière plus réaliste de se représenter les choses est d'imaginer de multiples chaînes alimentaires qui s'entrecroisent, pour former un ensemble de relations unidirectionnelles de type « mangeurs-mangés ». Nous verrons que la plante joue plusieurs rôles essentiels dans cette orchestration : certes, elle est la première à être consommée, mais elle est aussi un « facilitateur de rencontres » indispensables pour qui cherche un partenaire ou une proie. Cette complexité des interactions interspécifiques apparaît aussi dans les mutualismes de pollinisation. Les auteurs ne pouvaient choisir plus bel exemple que le figuier pour illustrer ce propos. Nous verrons également que les plantes peuvent interagir avec des micro-organismes influençant en retour les interactions champignons-insectes phytophages. Une autre forme de relation trophique très sophistiquée est celle de la vection entomophile d'agents pathogènes. Tout phytopathogène est confronté à deux

problèmes cruciaux pour sa survie : se propager dans l'écosystème alors même que son hôte (la plante) est par essence immobile et atteindre les tissus cellulaires où il pourra se maintenir, voire se multiplier. La grande majorité des phytovirus et des phytoplasmes ont opté pour la transmission horizontale (ou vection) par un vecteur, qui peut alors être vu comme un partenaire. Les auteurs reviennent en détail sur ce processus, qui revêt une importance particulière par ses effets négatifs sur les récoltes.

La septième partie, « Évolution des relations insectes-plantes : des processus dynamiques dans le temps et l'espace », revient dans le détail sur des points évoqués dans les premières parties. En complément du premier chapitre consacré à la paléontologie, les auteurs dépeignent les grandes tendances évolutives des associations plantes-phytophages (co-évolution, co-spéciation, spécialisation chimique, spécialisation écologique, colonisation éco-géographique), un sujet très débattu actuellement au sein de la communauté scientifique. Les fleurs sont certainement le plus beau et le plus emblématique témoignage de cette longue histoire évolutive conjointe entre les plantes et les insectes. Pour les écologistes, l'interaction mutualiste avec les insectes pour la pollinisation est souvent considérée comme l'un des principaux facteurs à l'origine de la beauté et de la fragrance des fleurs. À des échelles de temps beaucoup plus courtes, où « l'évolution est en train de se faire », il est intéressant d'analyser l'impact de l'homme sur la biodiversité des écosystèmes, au travers notamment de la modification des contraintes du milieu (par modifications, transformations et constructions), de la création de nouvelles niches écologiques (milieux anthropisés), des réarrangements communautaires (apparitions ou additions, disparitions ou soustractions d'espèces). Enfin, dans une vision plus prospective et avec toute la prudence qu'impose ce sujet très polémique, les auteurs s'intéressent à l'impact des changements climatiques sur les relations insectes-plantes et aux conséquences que ces changements peuvent avoir sur l'agriculture. Une conclusion importante à retenir est qu'il est difficile à l'heure actuelle de retirer des enseignements

généraux des quelques études qui ont abordé ce sujet. Pour nous aider à nous projeter vers ce futur, nous aurions certainement beaucoup d'enseignements à tirer du passé, par l'étude de la dynamique des faunes entomologiques fossiles lors d'événements paléoclimatiques similaires à celui que nous connaissons aujourd'hui

La huitième partie, « Protéger les plantes des ravageurs », pose la question de savoir comment l'homme peut intervenir au sein des agrosystèmes pour aider les plantes à se défendre contre les ravageurs sans, autant que faire se peut, perturber les équilibres naturels établis au sein de ces agrosystèmes. Il y a encore cinquante ans, cette approche était considérée comme souhaitable. Aujourd'hui, dans un contexte politique¹¹, économique¹², écologique¹³ et agronomique¹⁴ contraignant, elle est devenue une démarche alternative obligatoire. Les recherches engagées dans ce domaine sont cruciales, car derrière des noms latins étranges (*Chilo sacchariphagus*, *Diabrotica virgifera virgifera*, *Daktulosphaira vitifoliae*...) se cachent des insectes ravageurs qui engendrent des pertes économiques souvent considérables, comme le montreront les sept exemples emblématiques choisis. L'une des alternatives au « tout chimique » est d'utiliser des plantes résistantes issues de la sélection classique, voire de la transgénèse. Assurer ensuite la durabilité des résistances présente un intérêt économique

11. L'agriculture européenne doit faire face à l'interdiction de plusieurs familles de molécules chimiques et au refus souvent légitime par le consommateur de ces produits. En France, à la suite du « Grenelle de l'Environnement » en 2008, des mesures incitatives ont été mises en place dans le cadre du plan Écophyto pour diminuer le recours aux produits phytopharmaceutiques dans les zones agricoles et non agricoles.

12. Beaucoup de pays en voie de développement n'ont pas accès aux insecticides du fait de leurs coûts.

13. Le livre *Printemps silencieux* (*Silent Spring*) de Rachel Carson, publié en 1962, fut à l'origine d'une véritable prise de conscience par le public des problèmes liés aux pesticides et à la pollution de l'environnement et conduisit à l'interdiction du DDT aux USA en 1972. La pollution des sols des Antilles françaises par le chlordécone n'est malheureusement qu'un exemple parmi d'autres qui montre que les dangers pour la santé humaine liés à l'utilisation des pesticides demeurent.

14. Apparition de populations d'insectes résistants aux grandes familles d'insecticides.

et écologique majeur. La lutte biologique est un concept maintenant connu du grand public¹⁵. Elle a pris son essor, nous l'avons déjà évoqué, à la suite des travaux de Fabre. Mais ce terme englobe en réalité différentes approches de lutte et sa mise en œuvre est souvent beaucoup plus complexe qu'il n'y paraît. Dans le même registre, les substances sémiologiques sont utilisées depuis plus d'un siècle en France pour lutter contre les insectes ravageurs des cultures. Elles visent à diriger et gérer les comportements d'un insecte par les odeurs, par exemple d'un congénère, et ainsi pratiquer la confusion sexuelle. Si ce type d'approche a connu de vrais succès, les recherches actuelles visent à mieux caractériser les constituants des messages chimiques, à améliorer la diffusion des molécules intervenant dans un mélange phéromonal et enfin à décrire le comportement d'attraction et d'atterrissage afin de proposer des outils de diffusion adaptés à chaque espèce. Une autre alternative séduisante pour contrôler un ravageur est d'agir sur sa physiologie¹⁶ par l'utilisation de biopesticides, c'est-à-dire d'analogues ou d'antagonistes naturels de molécules issues des plantes. L'agro-écologie – l'étude des interactions entre les êtres vivants (plantes, animaux, homme) dans un agro-système – s'inscrit parfaitement dans cette démarche visant à assurer la durabilité des écosystèmes. À la volonté de maintenir la biodiversité végétale s'ajoute une composante supplémentaire : l'amélioration du fonctionnement des sols, partant du principe qu'il existe un lien étroit entre la santé du sol et la santé des plantes. Nous verrons que cette approche est très séduisante par bien des aspects, mais qu'elle devra s'appuyer à l'avenir sur des efforts importants de sensibilisation, d'information et de formation des acteurs (y compris les chercheurs).

Notre double ambition en écrivant cet ouvrage était de présenter une synthèse aussi exhaustive que possible des connaissances actuelles concernant les interactions insectes-plantes et de la rendre accessible à une large communauté

15. Lire, par exemple, le dossier spécial de *Biofutur* de mai 2013, « Biocontrôle : la lutte biologique en agronomie ».

16. Par une action hormonale ou une action de type toxine.