

LA COÉVOLUTION PLANTES-INSECTES : L'ENGRENAGE DE DEUX ENJEUX GÉNÉTIQUES (seconde partie)

par Myriam Harry, Jean-Yves Rasplus et Daniel Lachaise

En termes génétiques, l'évolution obéit fondamentalement à la règle du "chacun pour soi". Mais, si deux organismes non apparentés viennent à être liés l'un à l'autre par une interaction privilégiée, leurs histoires évolutives peuvent se mêler au point de devenir interdépendantes. Si les gains résultant de l'association finissent, chez les deux organismes, par l'emporter sur les coûts, il peut apparaître au cours de l'évolution une relation à bénéfice réciproque qui aura toutes les apparences d'un mutualisme. L'histoire du figuier et de son pollinisateur en est une illustration.

Le jeu coévolutif ne tourne pas toujours à l'avantage de l'insecte, loin de là. Le mutualisme peut se révéler un piège redoutable pour la population de l'insecte, fut-il le pollinisateur obligatoire et spécifique de la plante. Les figuiers pratiquent la protogynie, les fleurs femelles atteignant la maturité plusieurs semaines avant les fleurs mâles. L'intervention d'un tiers, vecteur de pollen, en l'occurrence une femelle micro-Hyménoptère Chalcidien, de la famille des *Agaonidae*, est d'autant plus nécessaire que les fleurs de *Ficus* sont totalement enfermées dans un réceptacle clos (voir encadré).

Les *Ficus* dioïques ou le jeu des dupes

Chez les *Ficus* dioïques, tels que le figuier méditerranéen (*Ficus carica*), il y a dissociation des fonctions mâle et femelle en deux arbres différents. Les arbres dits mâles produisent des figues contenant des fleurs mâles, source de pollen, et des fleurs femelles brévistyles, source de pollinisateurs. Les arbres dits femelles produisent des figues contenant exclusivement des fleurs femelles longistyles, source de graines.

Tant que le figuier mâle produit de nouvelles figues réceptives en phase femelle en même temps que d'autres achèvent leur développement par la phase mâle, des femelles de la nouvelle génération d'Agaonides issues de ces dernières pourront coloniser les jeunes figues et continuer de s'y reproduire. A ce stade la population d'Agaonides s'épanouit en détournant les fleurs femelles à son seul profit. Il est clair que l'avantage est dans un premier temps à l'insecte. Mais, la situation ne va pas tarder à changer du tout au tout, au début de l'été : au plus fort de sa croissance démographique, la population

Le système *Ficus-Agaonidae*

Les figuiers sont représentés dans le monde par quelque 750 espèces, dont environ la moitié est dioïque, l'autre moitié monoïque. Chez les espèces dioïques, il existe deux types de figues portées par des arbres différents, de sorte que la fonction mâle (fleurs mâles produisant le pollen et fleurs femelles brévistyles produisant des pollinisateurs) et la fonction femelle (fleurs femelles longistyles produisant des graines) sont complètement dissociées, contrairement aux figuiers monoïques.

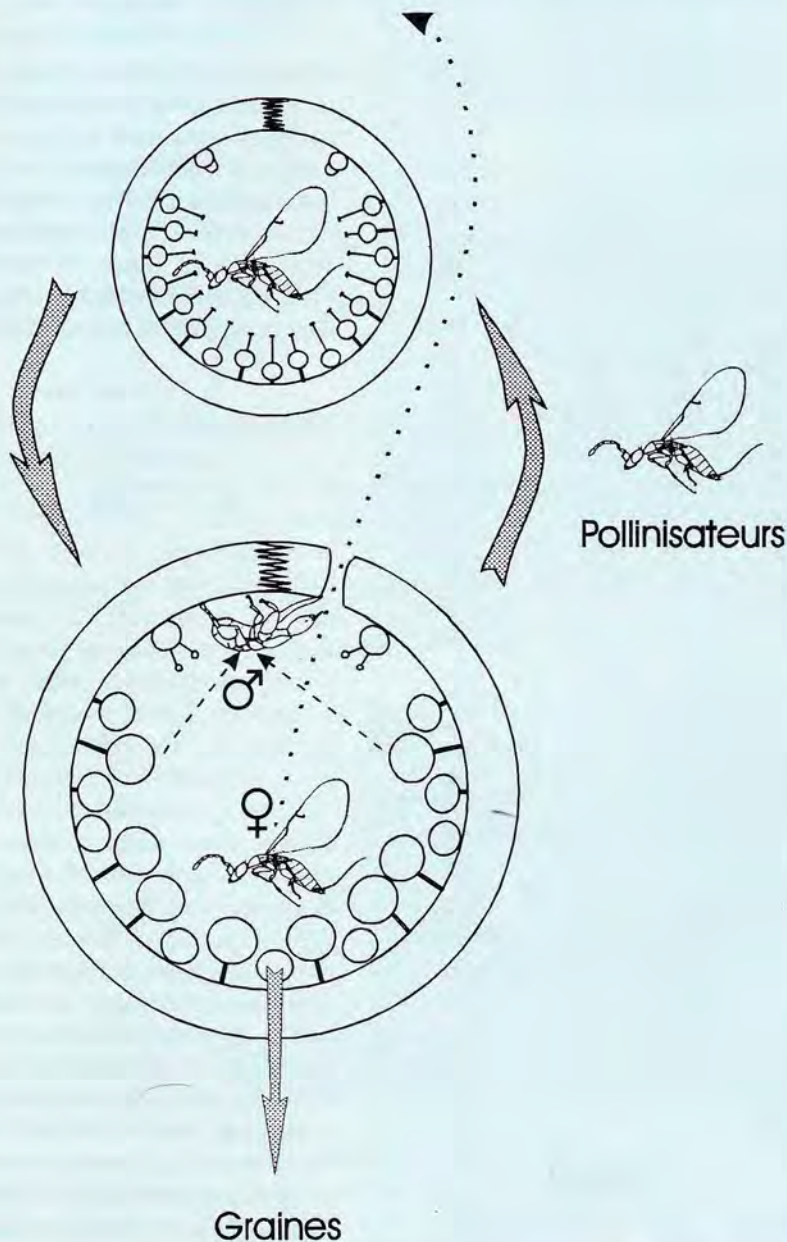
La femelle de l'Agaonide, fécondée et chargée de pollen, s'échappant d'une figue en fin de phase de reproduction, est attirée par des substances volatiles attractives émises par une jeune figue et pénètre celle-ci par l'ostiole. La femelle cherche alors à déposer un œuf dans le plus grand nombre d'ovaires. Ce qui est certain, c'est qu'à chaque essai, du pollen sera déposé sur le stigmate. Ce qui est plus hasardeux, c'est l'implantation d'un œuf dans un ovaire ; selon la longueur du style surmontant l'ovaire elle pourra ou non se faire. Deux cas de figure peuvent se présenter : soit le style est court (fleurs brévistyles), c'est à dire de longueur inférieure à celle de l'ovipositeur de la femelle et un œuf pourra être inséré, soit, la longueur du style excède celle de l'ovipositeur (fleurs longistyles) et aucun œuf ne pourra être déposé. Dans le premier cas, les fleurs femelles produiront des Agaonides pollinisateurs, ces fleurs sont donc dévolues à la fonction mâle de la plante. Dans le second cas, les fleurs femelles pollinisées produiront des graines, ces fleurs sont donc dévolues à la fonction femelle de la plante.

La raison pour laquelle la femelle d'Agaonide pollinise activement les fleurs de *Ficus* en même temps qu'elle insère ses œufs dans les ovaires est longtemps restée une source de controverses. Il a pu être démontré récemment que, dans les ovaires contenant un œuf de pollinisateur, la double fécondation du figuier avait lieu, permettant le début du développement de l'embryon et de l'endosperme, dont la jeune larve d'Agaonide va se nourrir. Ainsi, la pollinisation apparaît comme un acte égoïste de la femelle d'Agaonide fondatrice, se traduisant par un avantage direct et immédiat pour ses propres descendants.

Le développement de la larve dure en général 3 à 10 semaines. Les mâles sortent les premiers, recherchent les galles contenant des femelles, les fécondent, alors qu'elles sont encore prisonnières, en introduisant leur abdomen dans un trou préalablement percé dans la galle.

Chez les figuiers dioïques, la figue s'ouvre à maturité libérant les femelles saupoudrées de pollen. Chez les figuiers monoïques, la figue reste close. Les mâles élargissent alors l'ostiole ou creusent un ou plusieurs tunnel(s) de sortie, ouvertures par lesquelles s'échappent les femelles inséminées et chargées de pollen. Dans tous les cas, les mâles meurent rapidement dès leur sortie de la figue.

Cycle d'un figuier monoïque



■ Cycle biologique d'un figuier monoïque : les figes de tous les individus contiennent à la fois des fleurs mâles source de pollen, des fleurs femelles brévistyles source de pollinisateurs et longistyles source de graines. (Haut) Phase de maturité des fleurs femelles, la femelle fondatrice de l'Agaonide pollinisateur spécifique après sa pénétration dans la cavité de la fige. (Bas) Phase de maturité des fleurs mâles, quelques semaines plus tard : apparition de la nouvelle génération d'Agaonides à partir des fleurs femelles brévistyles transformées en galles, et sortie des femelles fécondées, chargées de pollen, par les tunnels de sortie creusés par les mâles ; Evolution en graines des fleurs femelles longistyles

fleurs longistyles, mais cette fois l'ovipositeur sera trop court pour atteindre l'ovule et ce sont les grains de pollen déposés simultanément qui iront à terme. Jusqu'à 95% de cette génération de pollinisateurs seront détournés au profit de la seule reproduction du figuier. Les 5% restants, issus d'une émergence tardive du figuier mâle, rétabliront la situation au moment où ce dernier recommencera enfin à produire de nouveau de jeunes figes réceptives. Le jeu des dupes est un jeu extrême et la dioécie une stratégie évolutive hautement périlleuse pour les deux protagonistes.

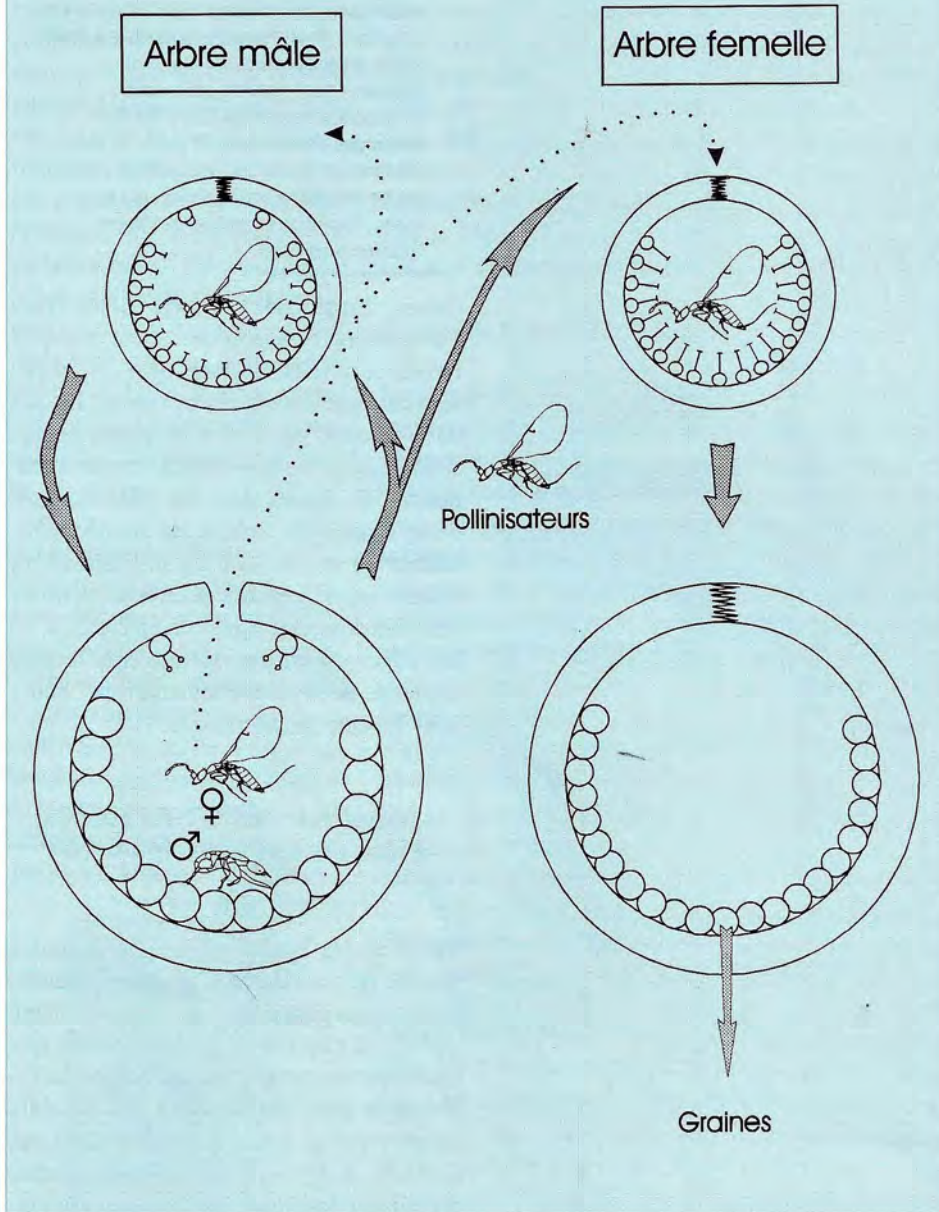
Mutualisme stable : Le système Ficus monoïques - Agaonides

Même si les botanistes ont de sérieuses raisons de considérer la monoécie des figuiers comme ancestrale et la dioécie comme dérivée, il n'en reste pas moins que le système mutualiste figuiers/Agaonides est infiniment plus stable chez les figuiers monoïques des forêts tropicales. Chez ces derniers, il n'y a qu'un seul type d'arbre produisant des figes de même nature renfermant toutes des fleurs mâles et deux types de fleurs femelles, brévistyles et longistyles. En réalité toutes les longueurs intermédiaires de styles existent, dans ce cas l'hétérostylie est dite incomplète. L'important chez les figuiers monoïques est la non dissociation des fonctions mâle et femelle. Le pollinisateur fait ainsi partie intégrante de la fonction mâle de chaque individu figuier. En effet, à la différence de ce qui se passe dans le système *Yucca/Tegeticula*, la descendance de la femelle pollinisatrice et fondatrice va ici disséminer le pollen de la plante même (individu) où elle s'est développée. De sorte qu'au lieu de représenter un coût pour le figuier en question la nouvelle génération de pollinisateurs va ni plus ni moins accomplir une partie de la fonction mâle de celui-ci. Le pollinisateur apparaît d'autant moins un coût qu'une proportion non négligeable de fleurs semble



■ Grappes de figes (*Ficus sur*) portées par des rameaux cauliflores, savane de Lamto, Côte d'Ivoire. Les figes ne sont pas réceptives au même moment sur un même figuier. Certaines sont vertes (phase femelle de la fige), d'autres sont rouges (phase mâle), et d'autres encore sont rouge foncé brun, en état de décomposition. Ces trois états attirent des insectes différents, spécifiques ou non. (cliché D. Lachaise)

Cycle d'un figuier dioïque



■ Cycles biologiques d'un figuier dioïque : (à gauche) figes de pieds mâles contenant des fleurs mâles et des fleurs femelles brévistyles, (à droite) figes de pieds femelles contenant seulement des fleurs femelles longistyles (voir texte)

rester vide ; c'est-à-dire n'être convertie ni en graines, ni en pollinisateurs. Entre les systèmes mutualistes impliquant un *Ficus* dioïque et son pollinisateur et ceux impliquant un *Ficus* monoïque et son pollinisateur, on est passé du conflit d'intérêt, entraînant le système à la limite de la rupture, à l'intégration pure et simple d'un partenaire dans le système de reproduction de l'autre.

L'étape ultime de la coévolution : la cospéciation

A une toute autre échelle de temps, l'engrenage génétique du couple d'organismes étroitement liés a pu, dans certain cas, se traduire, à terme, en un synchronisme des phases successives de différenciation. Les systèmes hautement spécifiques mettant en jeu un nombre considérable de couples d'espèces, tels notamment ceux impliquant des figuiers et des Agaonides, suggèrent fortement une telle cocladogénèse*. Cependant, la cospéciation* entre un phylum de plantes et un phylum d'insectes n'a pas dépassé, jusqu'alors, le stade de la présomption. A la similitude topologique* des arbres phylogénétiques* du couple plante-insecte, doit s'ajouter la démonstration que les deux phylums ont un même enracinement et que les nœuds des branchements ont été compatibles dans le temps. En effet, une colonisation horizontale de proche en proche par l'insecte de l'arbre phylogénétique, déjà établie pour la plante, pourrait aboutir au même résultat final. Il importe de souligner que l'hypothèse selon laquelle l'histoire de l'un explique l'histoire de l'autre fait partie des domaines de la biologie de l'évolution encore inexplorés.

Echapper à la fatalité coévolutive

Comme nous venons de le voir, la coévolution ressemble à une course poursuite, à une escalade dans l'innovation génétique, entre la plante et l'insecte. Van Valen a donné à ce processus le nom du "modèle de la reine rouge" par allusion au personnage d'Alice qui dans le roman de



■ Femelle de l'Agaonide pollinisateur *Ceratosolen megacephalus* pondant dans une fleur brévistyle de *Ficus vallis-choudae*, savane de Lamto, Côte d'Ivoire (cliché J-Y Rasplus)



■ Inflorescence d'une figue mature de *Ficus ovata* vue en coupe montrant les fleurs femelles brevistyles transformées en galles (strate supérieure), et les fleurs femelles longistyles produisant des graines (strate inférieure), mont Nimba, Guinée (cliché J-Y Rasplus)

Lewis Carol "De l'autre côté du miroir" doit courir très vite aux côtés de la Reine Rouge pour seulement rester sur place. Ce modèle illustre bien l'engrenage évolutif résultant de la capacité d'adaptation de l'un des deux génomes en réponse à une pression de sélection exercée par l'autre. Il y a quelque chose d'inéluctable dans ce pro-

cessus, et il est intéressant de rechercher s'il existe des exemples montrant qu'il est possible d'échapper à la **fatalité coévolutive**. De fait, de tels exemples existent même s'il faut sortir du seul cadre des relations plantes-insectes. Pour rester dans la métaphore disons qu'Alice peut, en effet, s'affranchir de la Reine Rouge en deve-

nant... la Belle au bois dormant.

C'est ce que suggère, en tout cas, l'exemple du bambou *Phyllostachys bambusoides* qui fleurit régulièrement tous les... 120 ans, et celui de certaines espèces de cigales nord-américaines (*Magicada*) qui renouvellent leur génération tous les 13 ou 17 ans selon les espèces : Jusqu'à 50 kilos de graines de bambou sont déversés par hectare ; des millions de nymphes de cigales sortent de terre, se métamorphosent, s'accouplent et... meurent en quelques semaines. Pourquoi cette synchronisation et pourquoi un intervalle aussi long entre deux périodes de reproduction sexuelle ? La stratégie adoptée ici repose d'une part sur la ponctualité, la synchronisation et l'abondance de la production et d'autre part, sur le caractère rare de cet événement. Les graines de bambou et les cigales sont offertes sans défense aux prédateurs mais en si grand nombre que ceux-ci ne pourront jamais tout consommer. De plus, l'intervalle entre les deux productions, 120 ans pour le bambou et 13-17 ans pour les cigales, dépasse nettement l'espérance de vie de tout prédateur potentiel.

Rendre l'essor imprévisible et jouer sur la satiété des phytophages ou des prédateurs occasionnels pourrait être un moyen de déjouer l'engrenage génétique et ainsi d'échapper à la fatalité coévolutive. Pour paraphraser S. J. Gould : "il est parfois sage de mettre tous ses œufs dans le même panier à condition d'en posséder beaucoup et de ne pas s'y risquer trop souvent".

Pour en savoir plus :

- ◆ Addicott J., Bronstein J. & Kjellberg F., 1990 - Evolution of mutualistic life-cycles : Yucca moths and Fig wasps - pp143-161. *Genetics, Evolution and Co-ordination of Insect Life Cycles* (Gilbert, F., ed), Springer Verlag
- ◆ Berg C.C. & Wiebes J.T., 1992 - *African fig trees and fig wasps* - North-Holland, Amsterdam.
- ◆ Carton Y., 1988 - La coévolution - *La Recherche*. 202 :1021-1031.
- ◆ Ehrlich P.R. & Raven P.H., 1964 - Butterflies and plants : A study in coevolution - *Evolution* 18 : 586-608.
- ◆ Futuyma D.J. & Slatkin M., 1983 - *Coevolution*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- ◆ Gould S.J., (1982) - *Le pouce du Panda* - Grassé

* phylogénétique : relation généalogique à l'échelle évolutive

* cospéciation : différenciation synchrone et interdépendante des espèces de deux phylums associés

* cocladogenèse : concordance des arbres phylogénétiques de deux phylums évoluant en parallèle

* topologique : reposant sur la forme et les caractéristiques d'un arbre évolutif (position des nœuds, longueur des branches)