

Caractéristiques chimiques des plantes

Paul-André Calatayud, Nicolas Desneux et Philippe Le Gall

LA CHIMIE DE LA PLANTE

Les plantes supérieures maintiennent leur métabolisme primaire par le biais de nombreuses réactions biochimiques impliquant à la fois la synthèse et la dégradation d'un nombre limité de composés chimiques (Schoonhoven *et al.*, 2005). Parmi ces composés, on rencontre les acides nucléiques et les protéines (avec leurs précurseurs), certains sucres, les acides carboxyliques...

À partir du métabolisme primaire, les plantes ont développé un réseau de voies de synthèse secondaires produisant un grand nombre de substances secondaires. Cette large variété de composés secondaires est produite par trois principales voies de synthèse identifiées jusque-là. Chacune de ces voies implique un petit nombre de métabolites clés, formant ainsi de nombreux dérivés par le biais de transformations enzymatiques parfois nombreuses (par exemple, jusqu'à 20 réactions enzymatiques pour la synthèse d'un alcaloïde, la benzophénanthridine, d'après Kutchan et Zenk [1993]).

Métabolisme primaire

Le métabolisme primaire se définit comme l'ensemble des voies de synthèse de la plante assurant les processus physiologiques de base communs à la plupart des plantes supérieures. Ces voies permettent la synthèse de composés ligneux et cellulotiques (éléments constitutifs de la paroi des cellules), des protéines de structure et de fonction (les enzymes), des sucres et des lipides.

Tous ces composés sont impliqués dans la structure et la physiologie des cellules et des tissus, et assurent la croissance et la survie de la plante.

Il existe principalement deux types d'activité photosynthétique chez les plantes supérieures. Les plantes en C₃ fixent le dioxyde de carbone (CO₂) en un composé à trois atomes de carbone, l'acide 3-phosphoglycérique. Les plantes en C₄ fixent le CO₂ en un composé à quatre atomes de carbone, l'acide oxaloacétique. Les plantes de type C₃ ont une efficacité d'utilisation de l'eau inférieure à celles en C₄, ce qui les rend moins adaptées aux milieux secs que les C₄. Les plantes en C₄ ont connu un important développement pendant le Miocène (-5,3 mA) lié à des changements climatiques drastiques pendant cette période comme une diminution accrue du taux de CO₂ atmosphérique (Beerling et Osborne, 2006). Les écosystèmes à biomasse en C₄ importante sont inégalement répartis sur la surface terrestre. Par exemple, la proportion de plantes en C₄ est très importante dans les savanes et les prairies intertropicales (Edwards et Still, 2008), où la physiologie de la photosynthèse en C₄ leur procure un avantage adaptatif par rapport aux plantes en C₃. Les modalités de la compétition entre plantes en C₃ et en C₄ dépendent du taux de CO₂ atmosphérique, les plantes en C₄ étant moins compétitives dans une atmosphère enrichie en CO₂. La répartition géographique des espèces végétales dépend du type de photosynthèse et des conditions environnementales : plantes herbacées en C₄ en milieu tropical de

savane, plantes herbacées en C₃ dans les milieux tempérés et péri-arctiques, voire en zones d'altitude en Afrique, plantes de sous-bois de forêts tempérées ou de forêts équatoriales à photosynthèse en C₃ en atmosphère confinée et ombragée, et arbres à photosynthèse en C₃.

Métabolisme secondaire

Le métabolisme secondaire se définit comme l'ensemble des voies de synthèse de la plante non communes à toutes les plantes supérieures, se différenciant en fonction de leurs appartenances taxonomiques. Les composés issus de ce métabolisme, contrairement à ceux issus du métabolisme primaire, ne sont pas considérés comme des nutriments pour les insectes et les autres organismes vivants en général. Fraenkel (1959) définit le rôle de ces substances comme celui de composés associés à un système de défense des plantes contre les insectes et les autres organismes. Il est actuellement admis que le métabolisme secondaire est associé non seulement aux mécanismes de résistance des plantes, aux stress biotiques (insectes et micro-organismes), mais également aux stress de l'environnement (ou stress abiotiques). Du fait du rôle écologique des substances secondaires, Whittaker (1970) propose le terme d'allélochimique pour qualifier ce genre de composés, car ils jouent un rôle anti-nutritionnel affectant la croissance, la survie, le comportement ou la biologie des organismes vivants qui se nourrissent de plantes ou y sont associés.

Contrairement aux produits du métabolisme primaire, qui sont communs à toutes les plantes, le profil chimique des composés secondaires varie énormément et est considéré comme résultant des pressions évolutives auxquelles sont soumises les différentes espèces de plantes (Bate-Smith, 1984; Ehrlich et Raven, 1964). On classe généralement ces différents composés en deux groupes selon la voie de biosynthèse, les composés phénoliques d'un côté et les composés azotés comme les alcaloïdes, les glycosides et les terpénoïdes de l'autre (Bohm, 1977; Torssell, 1983; Wiermann, 1981). Cependant, on peut aussi les diviser en quatre groupes :

- (1) les terpénoïdes et stéroïdes (comme les monoterpènes, les sesquiterpènes, les diterpènes, les saponines, les limonoïdes, les cucurbitacines, les cardénolides, les caroténoïdes, les phytoecdystéroïdes);
- (2) les alcaloïdes;
- (3) les composés phénoliques (comme les acides phénoliques, les flavonoïdes [incluant les tannins], les quinones);
- (4) les glycosides (incluant les glucosinolates et les glycosides cyanogéniques) (fig. 13-1).

En 1999, environ 30 000 terpénoïdes, 12 000 alcaloïdes, 2 500 composés phénoliques, et 2 500 autres composés secondaires avaient été identifiés chez les plantes (Wink, 1999). De nos jours, le nombre de nouvelles molécules identifiées parmi ces composés ne cesse d'augmenter. Tous ces métabolites sont issus de voies de synthèse variées, mais plus particulièrement de celle de l'acide shikimique (pour les composés phénoliques et certains alcaloïdes), des polyketides (polymérisation d'acétyl et de propionyl) et de l'acide mévalonique (terpénoïdes) (Bohm, 1977; Langenheim, 1994; Torssell, 1983; Wiermann, 1981) (fig. 13-2). La synthèse de ces composés secondaires requiert en général un coût énergétique plus important pour la plante que celle des composés primaires.

Les terpénoïdes et les stéroïdes

Les terpénoïdes représentent le groupe le plus important de composés secondaires. Ils sont produits *via* deux voies de synthèse. La voie principale est celle de l'acide mévalonique. Cet acide est un précurseur des terpènes, notamment ceux où il y a une répétition d'unités isoprènes (molécules à cinq atomes de carbone [Gershenzon et Croteau, 1993]). Les molécules subissent ensuite différentes cyclisations, des réarrangements et des transformations (oxydations, réductions et conjugaisons) conduisant à la synthèse de milliers de terpénoïdes différents présents chez les plantes (Gershenzon, 1994). Une seconde voie de synthèse implique la 2-C-méthyl-D-érythritol 4-phosphate/1-déoxy-D-xylulose 5-phosphate (MEP) et a lieu dans les chloroplastes des plantes. Elle conduit à la formation de l'isopentényl pyro-

phosphate et de diméthylallyl pyrophosphate, précurseurs de l'isoprène et des terpénoïdes < 40 atomes de carbone. Les terpénoïdes peuvent être présents à d'assez fortes concentrations dans les plantes (10-13 % du poids sec dans les feuilles de *eucalyptus* selon Morrow et Fox, 1980).

Les terpénoïdes se classent en fonction du nombre d'unités d'isoprène qui les constituent. La plupart des *monoterpénoïdes* sont des composés volatils responsables d'odeurs de nombreuses espèces végétales (par exemple le géraniol [composé acyclique], le limonène [composé monocyclique], le pinène [composé bicyclique]). Un plus

grand nombre de terpénoïdes se rassemblent dans la classe des sesquiterpénoïdes. On y rencontre, par exemple, des aldéhydes du type polygodial et warbuganal, phago-répulsifs connus pour un bon nombre d'insectes. Citons également le gossypol, rencontré chez les plantes du genre *Gossypium* (le cotonnier) et d'autres genres de la famille des Malvacées. Les monoterpènes et sesquiterpènes sont d'importants facteurs olfactifs chez les insectes. Les *diterpénoïdes* incluent les résines de conifères et les clérodanes, connus pour être de puissants phago-répulsifs pour de nombreux insectes. Les *triterpénoïdes* incluent les limonoïdes (par exemple l'azadirachtine,

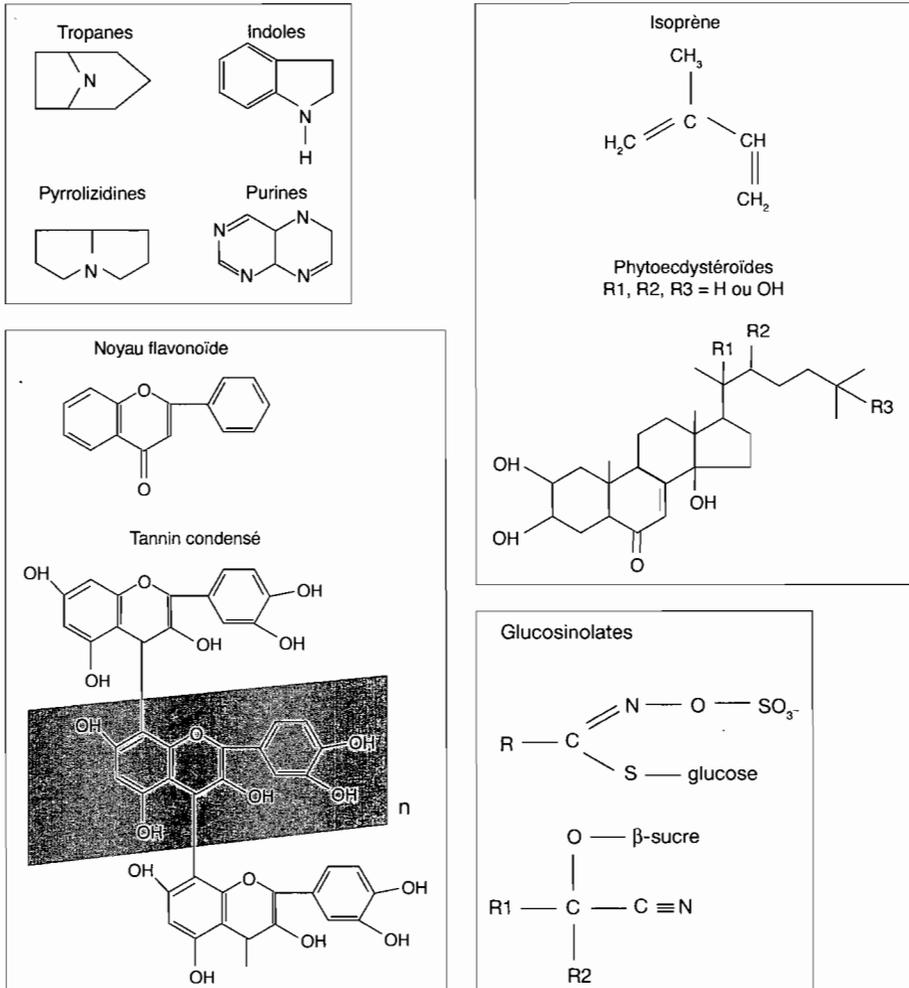


Figure 13-1 - Structure chimique des principaux composés secondaires.

important phago-répulsif pour les insectes), les lantadènes et les cucurbitacines. Les saponines contiennent un groupe aglycone polycyclique de type triterpénoïde ou stéroïde associé à un sucre (par exemple l'aescine, la dioscine).

Les insectes ne sont pas capables de synthétiser les noyaux stéroïdes en quantité et doivent obtenir le cholestérol ou le sitostérol de leurs nourritures pour synthétiser par exemple l'hormone de mue (l'ecdysone). Un certain nombre d'espèces végétales produisent des ecdysones ou des dérivés

très ressemblants appelés phytoecdystéroïdes. Certaines fougères et les Gymnospermes en sont particulièrement riches. Comme décrit dans le chapitre 43, ces composés sont considérés comme impliqués dans les mécanismes de défense des plantes envers les insectes phytophages.

Les alcaloïdes

Les alcaloïdes sont des molécules organiques hétérocycliques azotées et sont distribués de façon spécifique en fonction du statut taxonomique des

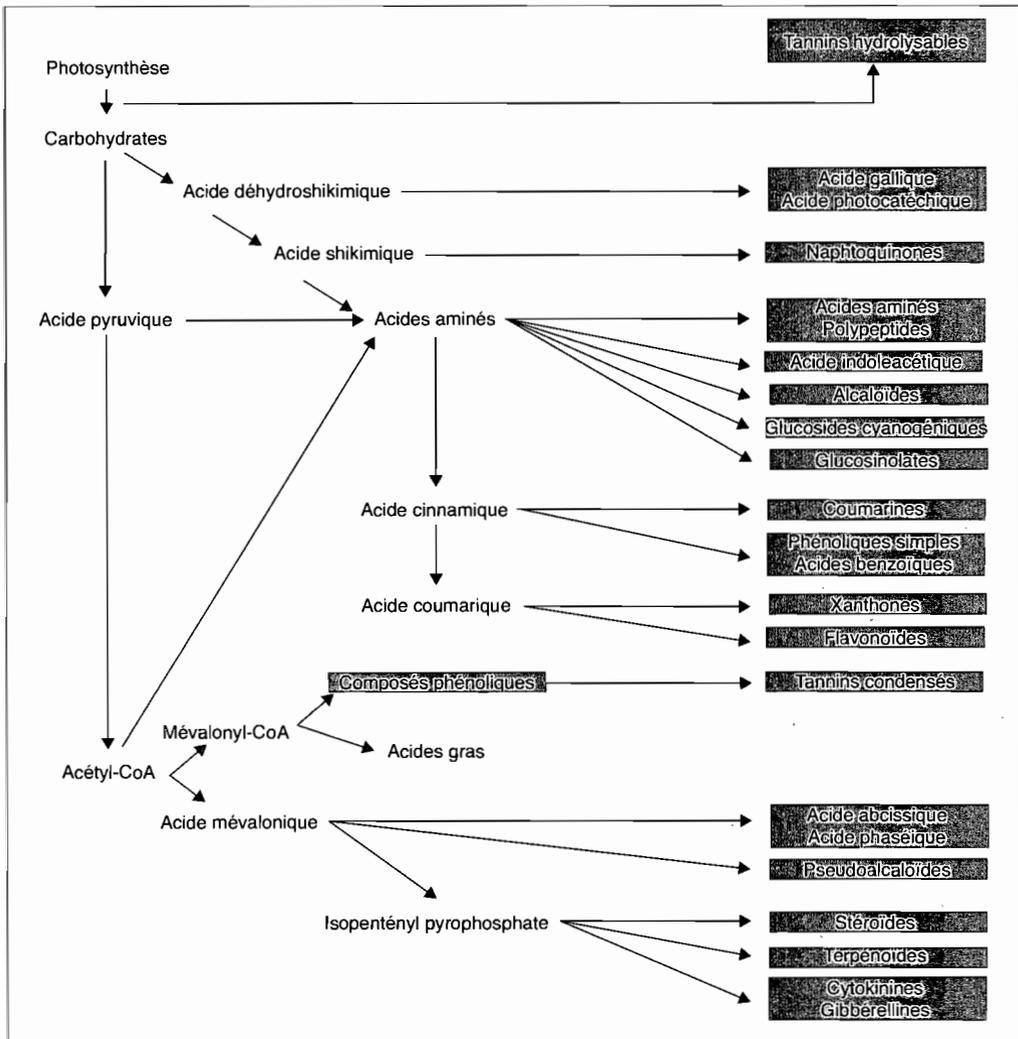


Figure 13-2 – Voies principales de synthèse des composés secondaires chez les plantes supérieures (d'après Schoonhoven *et al.*, 2005).

plantes. Ils sont surtout présents chez les Angiospermes (plantes à fleurs) et rarement rencontrés chez les Gymnospermes (les conifères) et les cryptogames (les fougères). Ils sont principalement dérivés d'acides aminés (phénylalanine, tyrosine, tryptophane, lysine et ornithine). La nicotine, par exemple, est produite à partir de l'ornithine et de l'acide nicotinique. Mais ils sont issus pour beaucoup de la voie de synthèse de l'acide shikimique. De plus, les monoterpénoïdes indoles alcaloïdes, qui forment à eux seuls une large classe d'alcaloïdes, dérivent du tryptophane et de précurseurs de terpénoïdes (De Luca et St Pierre, 2000). Leur synthèse passe par des réactions de décarboxylation, de condensation aldol, d'amination réductive ou de méthylation.

Il existe six classes d'alcaloïdes :

- les benzyl isoquinolines (comme la papavérine, la berbérine, la morphine, les alcaloïdes de type curare);
- les tropanes caractéristiques des Solanacées (comme l'atropine, la scopolamine) et d'une autre famille végétale à laquelle appartient la plante de coca (comme la cocaïne);
- les indoles qui se caractérisent par la possession d'un noyau indole (comme la strychnine, la quinine) et sont répulsifs envers de nombreuses espèces d'insectes;
- les pyrrolizidines sont des esters d'alcaloïdes dont la biosynthèse a été largement décrite chez les plantes du genre *Senecio* (Asteraceae) (comme la sénécionine);
- les quinolizidines, dérivés de la lysine, encore appelés les alcaloïdes du lupin, car abondantes chez les plantes du genre *Lupinus* (Fabaceae); certains d'entre eux polyhydroxylés miment stéréochimiquement les sucres et interfèrent avec les glycosidases; ils agissent souvent comme phago-répulsifs pour divers insectes;
- les purines (comme la caféine), les dérivés de l'acide nicotinique, de l'acide anthranilique, des polyacétates et des terpènes.

Les composés phénoliques

Les composés phénoliques sont présents chez toutes les plantes. Ils regroupent une grande quantité de molécules, notamment les tannins, les

lignanes, les flavonoïdes et les phénylpropanes. Les acides aminés aromatiques précurseurs des métabolites secondaires phénoliques (phénylalanine, tryptophane et tyrosine) sont synthétisés par la voie du shikimate (acide shikimique). Une grande partie des composés phénoliques fait partie du groupe des phényl-propanes, dont la synthèse commence par une dé-amination de la phénylalanine ou de la tyrosine. Les flavonoïdes, eux, dérivent de la condensation de 3 molécules de malonyl-CoA et de 4-coumaroyl CoA (un produit de la voie des phényl-propanes) (Blum, 1981; Dixon et Steele, 1999; Schittko *et al.*, 1999). Ils dérivent donc d'un noyau aromatique proche du phénol et se classent en fonction du nombre d'atomes de carbone.

Les acides phénoliques incluent les acides hydroxybenzoïques (l'acide vanillique par exemple), les acides hydroxycinnamiques (l'acide caféïque par exemple) et les coumarines (comme l'ombelliférone chez les Umbelliferales et la scopolétine chez les Solanacées).

Les flavonoïdes, universellement présents chez les plantes supérieures, constituent le plus grand et le plus diversifié groupe de composés phénoliques. Ils sont normalement associés à un sucre pour former un glycoside soluble dans l'eau et sont stockés dans les vacuoles des cellules végétales. On distingue les flavones (la lutéoline, etc.), les flavanones (la naringénine...), les flavonols (le kaempférol...), les anthocyanes et les chalcones. Ils peuvent être phago-répulsifs (comme la catéchine) ou toxiques (comme la roténone) pour les insectes. La rutine est le flavonol le plus largement distribué chez les plantes et elle est considérée comme un phago-répulsif pour de nombreux insectes phytophages, comme le criquet *Schistocerca americana* (Orthoptera, Acrididae) (Bernays *et al.*, 1991) et la cochenille *Phenacoccus manihoti* (Hemiptera, Pseudococcidae) (Calatayud et Le Ru, 2006). Les anthocyanes constituent les pigments naturels des fleurs, des fruits et des feuilles.

Les tannins sont des polyphénols à haut poids moléculaire (de 500 à 20 000 daltons), on les trouve chez les plantes vasculaires. Lorsque les

protéines sont liées aux tannins, elles ne peuvent pas être dégradées par les enzymes digestives des insectes phytophages. Les tannins sont ainsi responsables d'une diminution de la valeur nutritionnelle des tissus végétaux pour les insectes. Les tannins peuvent se lier aux acides nucléiques et aux polysaccharides et menacer leurs fonctions physiologiques. Ils sont classés en deux types : les hydrolysables et les non hydrolysables, encore appelés tannins condensés.

Les glycosides

Les glycosides sont des molécules constituées d'une fonction glucidique associée à divers autres types de molécules. Beaucoup de plantes stockent ces glycosides sous une forme inactive. Ces molécules sont constituées de 2 parties distinctes : le glycone, qui correspond au groupement glucidique (constitué d'une ou plusieurs fonctions glucidiques), et l'aglycone, qui est la partie non glucidique de la molécule. Les glycosides peuvent être classés selon la fonction chimique de la partie aglycone.

Les glucosinolates se caractérisent par la présence d'atomes de soufre et d'azote. Ils peuvent être cycliques (comme la sinigrine) ou aromatiques (comme la sinalbine). Ils sont surtout présents chez les Crucifères. Lors du catabolisme cellulaire ou d'une destruction des tissus par un insecte phytophage, ils libèrent des isothiocyanates (huiles de moutarde), des nitriles et d'autres composés. Les glucosinolates sont de puissants phago-stimulants pour les insectes spécialisés sur les Crucifères.

Les glycosides cyanogéniques sont issus de la synthèse de cyanures qui sont extrêmement toxiques et sont stockés dans la plante *via* une glycosylation, c'est-à-dire grâce à l'ajout d'une fonction glucidique (la prunasine chez *Prunus* spp. [Rosaceae], la sambunigrine chez *Sambucus* spp. [Caprifoliaceae] et la linamarine chez *Manihot* spp. [Euphorbiaceae]). La destruction des tissus lors de la prise de nourriture d'un insecte phytophage entraîne l'hydrolyse de ces composés, libérant ainsi un composé très toxique, l'acide cyanhydrique (HCN). De ce fait, ces composés constituent un excellent système

de défense des plantes contre les insectes herbivores. Cependant, certains insectes sont capables d'éviter la dégradation de ces composés et donc le contact avec l'acide cyanhydrique.

Les cardénolides sont des molécules où la partie aglycone est constituée d'une fonction stéroïdique. Ce sont des inhibiteurs de la pompe Na^+/K^+ -ATPase qui sont présents dans beaucoup de plantes de la famille des Apocynacées (Malcolm, 1991).

LOCALISATION DES SUBSTANCES VÉGÉTALES

La structure physique et la composition chimique de la surface végétale sont d'une importance capitale lors du premier contact d'un insecte sur la plante. La couche de cire recouvrant la cuticule contient des glucides ou sucres à longues chaînes, des alkylesters, des alcools primaires et des acides gras (Eigenbrode et Espelie, 1995). On trouve également à la surface des plantes et imbibés dans les cires épicuticulaires des sucres simples (comme le fructose et le glucose), des acides aminés libres, mais aussi des substances secondaires comme la phloridzine, la glucobrassicine, des furanocoumarines, la rutine, des alcaloïdes et des composés cyanogéniques (la linamarine à la surface du manioc par exemple). La composition chimique de la surface végétale renseigne l'insecte sur l'état de la plante (stressée ou non), sur son stade phénologique et sur son statut taxonomique. Certaines espèces végétales possèdent des poils ou trichomes qui peuvent être simples (structure unicellulaire) ou glandulaires (structure pluricellulaire sécrétrice). Ces structures interfèrent fréquemment avec le comportement et la biologie des insectes phytophages et sont principalement rencontrées chez les Labiatiées, les Solanacées, les Composées et les Geraniacées. Lorsque ces trichomes ont une structure glandulaire, ils accumulent une grande quantité de mono-, sesqui- et dipertènes capturant et tuant les insectes de petite taille qui s'en approchent.

Les plantes émettent naturellement des odeurs, en plus ou moins grande quantité selon les espèces végétales, au travers des stomates, de la cuticule et de glandes spécialisées. Elles en émettent



Larves de tenthrèdes (© A. Franck/Cirad).

La plante blessée par les découpes de ces larves de tenthrèdes (ou fausses chenilles) va émettre des odeurs que des insectes auxiliaires pourront détecter à distance, venant ainsi «aider» la plante à se débarrasser de ses ravageurs.

significativement beaucoup plus lorsqu'elles sont coupées ou infestées par des insectes phytophages et concourent ainsi à la détection à distance de la présence de ces insectes phytophages par leurs ennemis naturels. Ces odeurs se composent surtout d'alcools (1-hexanol, [Z]-3-hexenol...), d'aldéhydes (hexanal, heptanal...), d'esters ([Z]-3-hexenyl acétate...), de terpénoïdes (α -pinène, limonène, β -caryophyllène...), de benzénoïdes (méthyl acétate...). Le spectre d'odeurs est variable en fonction des espèces végétales et de leurs états physiologiques (stade phénologique, indemnes ou infestées par des insectes, stressées ou non...). Il aide les insectes phytophages à s'orienter et à reconnaître à distance leurs plantes hôtes.

Les concentrations en composés secondaires ne sont pas homogènes sur toute la plante mais varient en fonction de l'organe. Les graines, qui nécessitent une importante protection, montrent des concentrations élevées en substances secondaires (par exemple la jatrophone, un alcaloïde toxique dans les graines de *Jatropha gossypifolia* [Euphorbiaceae]) et/ou de protéines toxiques

(par exemple la phasine, une protéine toxique de la famille des lectines dans les graines de haricot). Les fruits de *Pastinaca sativa* (Umbelliferae) possèdent une plus forte concentration de furocoumarine que les feuilles et les racines. De même, les fleurs d'*Hypericum hirsutum* (Hypericaceae) contiennent dix fois plus d'hypericine que les feuilles. De plus, les jeunes feuilles et les parties apicales (en croissance) des plantes possèdent souvent une plus forte concentration en substances secondaires que les parties matures de la plante (les jeunes feuilles de *Cynoglossum officinale* [Boraginaceae] possèdent par exemple une concentration d'alcaloïdes pyrrolizidiques jusqu'à 53 fois supérieure à celle des vieilles feuilles).

La quantité de substance varie également en fonction des tissus considérés. Ainsi, chez les Graminées, les glucosides cyanogéniques sont plutôt concentrés dans les cellules épidermiques. Chez les Caryophyllacées, les tissus palissadiques des cellules du mésophylle possèdent plus de saponines (inhibiteur des protéases du tube digestif d'insectes) que les autres tissus de la plante. Chez le tabac, *Nicotiana tabacum* (Solanaceae),

la nicotine synthétisée par les racines est véhiculée par la sève xylémienne jusqu'aux feuilles pour y être accumulée.

La plante évite l'intoxication par certaines de ses substances secondaires soit en stockant uniquement les précurseurs, moins toxiques, qu'elle utilise en cas de nécessité, soit en stockant la molécule toxique dans les vacuoles ou les parois végétales (c'est-à-dire en dehors de tout cheminement métabolique). De plus, la liaison de ces substances secondaires avec un sucre (glycosylation) permet une diminution de leur toxicité et une meilleure solubilité (facilitant ainsi leur transport au travers de la sève phloémienne et xylémienne). Cette glycosylation permet aux végétaux supérieurs le processus de compartimentation. Celui-ci consiste à stocker une substance secondaire sous forme inactive (forme glycosylée) dans les vacuoles des cellules du mésophylle et, lors de la rupture des tissus, cette substance entre en contact avec une enzyme de type glycosidase située dans un autre compartiment tissulaire, permettant la libération d'un composé déglycosylé plus toxique (fig. 13-3). D'autres formes de compartimentation existent chez les végétaux. Les terpénoïdes à petits poids moléculaires et d'autres huiles essentielles par exemple s'accumulent dans les trichomes glandulaires, dans les résines et les cellules laticifères. Ces deux dernières structures sont connues pour être des zones de stockage et d'excrétion de nombreux composés toxiques chez les plantes.

VARIABILITÉ DES SUBSTANCES VÉGÉTALES

La quantité et la composition en métabolites primaires et secondaires des plantes varient en fonction de l'âge (stade phénologique) et de l'état physiologique de la plante (alternance jour/nuit en liaison avec l'activité photosynthétique, changement de saison et stress environnementaux).

Variation nycthémerale

Les composés des plantes fluctuent selon le jour et la nuit, puisqu'ils dépendent de l'activité photosynthétique et du métabolisme de la plante. Il a été observé chez le manioc, par exemple,

que la quantité de composés cyanogéniques augmente considérablement pendant la journée (Okolie et Obasi, 1993). Ce type d'augmentation diurne est valable également pour les substances toxiques présentes dans le latex de certaines espèces végétales. Ainsi, la teneur en morphine augmente significativement pendant le jour dans le latex des jeunes capsules de *Papaver somniferum* (Papaveraceae) (Fairbairn et Wassel, 1964). Certains insectes phytophages, comme les larves de *Lymanthria dispar* (Lepidoptera, Lymantriidae), se nourrissent principalement la nuit, évitant ainsi les fortes teneurs diurnes en substances secondaires des feuilles.

Variation saisonnière

Feeny (1970) observe une augmentation des populations d'insectes sur les feuilles de chêne au début du printemps quand elles possèdent une teneur plus importante en protéines et en eau. Pendant l'été, les feuilles accumulent plus de tannins et deviennent donc plus « indigestes » pour les insectes. De plus, beaucoup d'insectes préfèrent s'alimenter sur de jeunes feuilles qui ont une valeur nutritive généralement supérieure aux feuilles matures et sénescentes. Cette préférence intervient souvent au moment de la reprise du cycle de développement et de la croissance des plantes (au printemps pour les pays tempérés ou en début de saison des pluies pour les régions tropicales).

La production de substances secondaires azotées (comme les alcaloïdes, les composés cyanogéniques et les acides aminés non protéiques) s'intensifie en général au début du cycle végétatif (les jeunes feuilles étant plus riches en ce type de substances que les feuilles matures et sénescentes), alors que la production de substances secondaires carbonées (comme les tannins) s'intensifie plus tard au cours du cycle végétatif (les feuilles matures possédant plus de tannins que les jeunes feuilles).

Variation annuelle

Les facteurs externes comme le climat et la disponibilité en nutriments du sol influencent de façon considérable les teneurs en substances secondaires

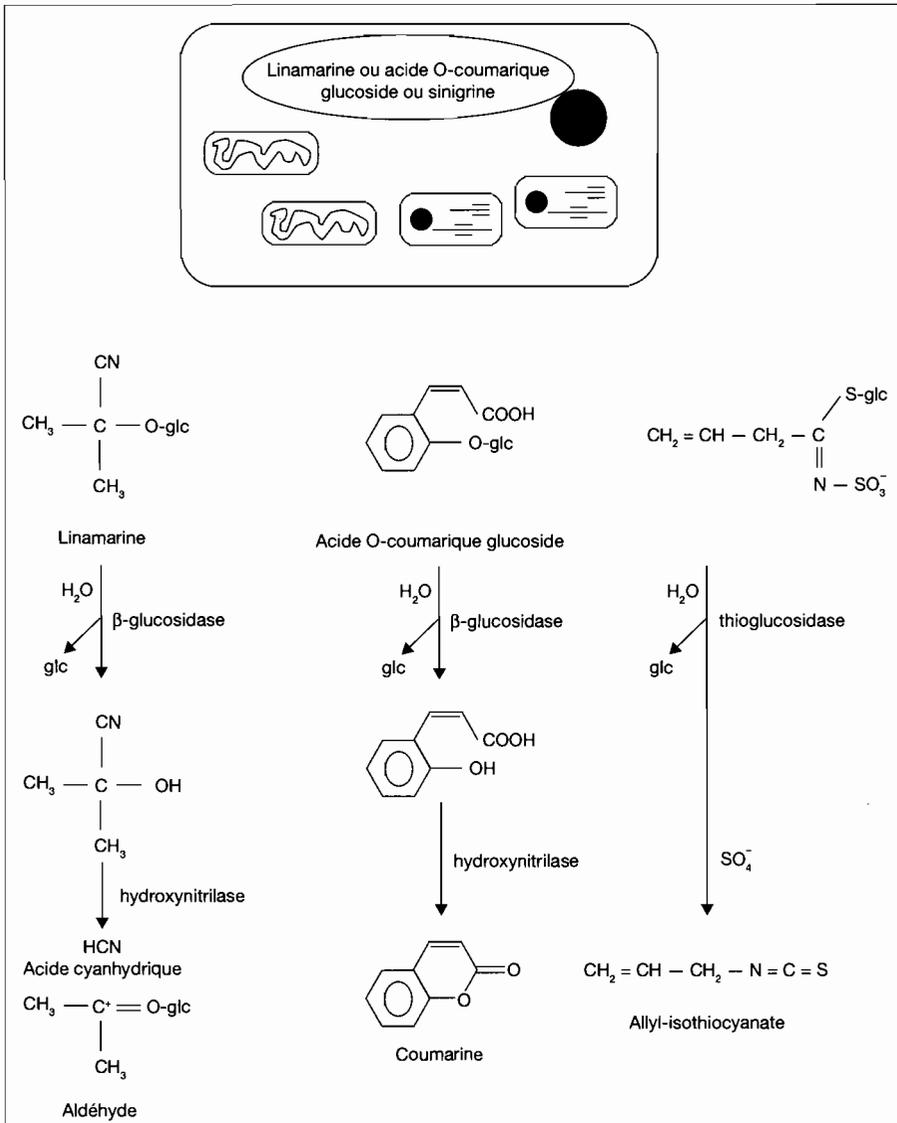


Figure 13-3 – Compartimentation des précurseurs des composés secondaires toxiques et des enzymes permettant leur libération chez le manioc, le trèfle et le radis noir (glc = glucose) (d'après Schoonhoven *et al.*, 2005).

des plantes. La teneur foliaire en composés phénoliques par exemple varie considérablement d'année en année chez certaines Graminées comme *Andropogon scoparius* (Mole et Joern, 1993).

Influence des facteurs abiotiques

Les facteurs de l'environnement comme la lumière du soleil, l'augmentation de la tempé-

rature et du CO₂ atmosphérique (paramètres faisant partie des futurs changements climatiques de notre planète) et la qualité physique et chimique du sol affectent la physiologie (dont l'activité photosynthétique) de la plante. Cela a des répercussions non négligeables sur les teneurs en métabolites primaires et secondaires des plantes.

Effet de la lumière

Une réduction de l'intensité lumineuse provoque une diminution significative de la production en sucres et en autres nutriments primaires issus de l'activité photosynthétique. Quand la nutrition minérale des plantes n'est pas affectée, on assiste à une nette diminution de la balance C/N, induisant une réduction de la teneur en métabolites carbonés (comme les composés phénoliques). Il a été observé par exemple chez certaines espèces de fougères, telle *Pteridium aquilinum* (Dennstaedtiaceae), que les plantes situées dans des endroits ombragés possédaient 50 % de composés cyanogéniques de plus que celles situées dans des endroits ensoleillés, lesquelles étaient en revanche plus riches en tannins et en flavonoïdes.

En général, une augmentation de l'intensité lumineuse provoque une augmentation de la synthèse en substances secondaires.

Effet de l'augmentation de la température et du CO₂ atmosphérique

L'augmentation des températures et des concentrations atmosphériques en CO₂ aura un effet important sur les plantes et, consécutivement, sur les interactions plantes-insectes. Des températures plus élevées et des concentrations plus élevées en CO₂ devraient se traduire par un changement dans la structuration du peuplement végétal en relation avec des taux de photosynthèse modifiés. Les rapports actuels entre les plantes en C₃ et en C₄ devraient par exemple se modifier sous l'effet de l'élévation de la teneur en CO₂ de l'atmosphère, ce qui risque de bouleverser les écosystèmes (Bradley et Pregitzer, 2007). Ces changements de type de végétation pourraient modifier les cycles biogéochimiques tels que ceux du carbone, de l'oxygène et de l'azote, pouvant avoir des répercussions sur les insectes phytophages. Ainsi, les Graminées en C₃ devraient voir leurs qualités nutritionnelles abaissées par une augmentation de la teneur en CO₂ (Wand *et al.*, 1999). Quel est l'impact de cette modification structurelle sur le comportement trophique des insectes phytophages ? Les chenilles de Lépidoptères se nourrissant sur les dicotylédones

en C₃ devraient compenser ou voir leur valeur adaptative diminuer. Les acridiens graminivores semblent en revanche capables de surmonter cet obstacle et les consommations relatives de Graminées en C₃ et en C₄ pourraient ne pas être affectées par ce changement (Barbehenn *et al.*, 2004). Par ailleurs, les réponses directes des traits de vie des plantes et des insectes en termes de distribution pourront s'avérer différentes. Les insectes seront alors confrontés à de nouvelles plantes non hôtes dans leur aire de distribution, éventuellement s'adapter aux plantes cultivées et devenir de nouveaux ravageurs.

Effet du sol

Une augmentation de la fertilité du sol entraîne une meilleure croissance des plantes et une plus forte teneur foliaire en nutriments primaires, comme les protéines dans le cas d'une fertilisation azotée par exemple. Elle provoque simultanément une augmentation ou, au contraire, une diminution de la teneur en composés secondaires.

LA PLANTE, SOURCE DE NOURRITURE PEU IDÉALE POUR LES INSECTES !

Les plantes constituent une source de nourriture généralement insuffisante pour les besoins nutritionnels des insectes. Elles sont constituées de composés indigestes comme la cellulose et la lignine, et de composés allélochimiques toxiques ou phagodéterrents. De plus, leur quantité en nutriments est inférieure à celle nécessaire aux besoins des insectes pour leur développement, croissance et reproduction (Schoonhoven *et al.*, 2005). Il est communément observé que l'utilisation de milieux artificiels copiant quantitativement et qualitativement le compartiment tissulaire végétal où l'insecte s'alimente ne permet pas un développement satisfaisant des insectes. Il faut pour cela augmenter les teneurs de certains composés comme les sucres, les acides aminés ou les protéines et vitamines, et cela de façon parfois considérable par rapport aux teneurs mesurées chez les plantes. Les besoins nutritionnels des insectes sont à peu près similaires à ceux des autres animaux, à la différence qu'ils ne sont

pas capables de synthétiser les stérols (comme le cholestérol). Ils doivent donc extraire les stérols et d'autres nutriments comme les acides aminés, les glucides, les lipides, les acides gras, les vitamines et les éléments minéraux de leur alimentation. Ces besoins nutritionnels dépendent de l'espèce incriminée. Par exemple, la chenille du papillon de nuit *Helicoverpa zea* (Lepidoptera, Noctuidae) a besoin d'un rapport protéines/sucres de 79/21, alors que la blatte *Supella longipalpa* (Dyctioptera, Blattidae) se contente d'un rapport de 16/84.

Enfin, les insectes ont besoin pour convertir certains composés indigestes comme la cellulose ou pour synthétiser les stérols et les acides aminés indispensables de l'aide de micro-organismes symbiotiques (voir chapitre 7).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Barbehenn R.V., Karowe D.N. et Chen Z. - 2004, Performance of a generalist grasshopper on a C₃ and C₄ grass: compensation for the effects of elevated CO₂ on plant nutritional quality. *Oecologia*, 140, 96-103.
- Bate-Smith E.C. - 1984, Age and distribution of galloyl esters, iridoids and certain other repellents in plants. *Phytochemistry*, 23, 945-950.
- Beerling D.J. et Osborne C.P. - 2006, The origin of the savanna biome. *Global Change Biology*, 12, 2023-2031.
- Bernays E.A., Howard J.J., Champagne D. et Estes B.J. - 1991, Rutin, a phagostimulant for the polyphagous acridid, *Schistocerca americana*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 60, 19-28.
- Blum M.S. - 1981, *Chemical defenses of arthropods*. Academic Press, New York.
- Bohm H. - 1977, 'Secondary metabolism in cell cultures of higher plants and problems of differentiation' dans Luckner, M., Nover, L. et Bohm, H., *Secondary Metabolism and Cell Differentiation*, Springer-Verlag, New York.
- Bradley K.L. et Pregitzer K.S. - 2007, Ecosystem assembly and terrestrial carbon balance under elevated CO₂. *Trends in Ecology and Evolution*, 22, 538-547.
- Calatayud P.-A. et Le Ru B. - 2006, *Cassava-mealybug interactions*. IRD Éditions, Paris.
- De Luca V. et St Pierre B. - 2000, The cell and developmental biology of alkaloid biosynthesis. *Trends in Plant Science*, 5, 168-173.
- Dixon R.A. et Steele C.L. - 1999, Flavonoids and isoflavonoids - a gold mine for metabolic engineering. *Trends in Plant Science*, 4, 394-400.
- Edwards E.J. et Still C.J. - 2008, Climate, phylogeny and ecological distribution of C₄ grasses. *Ecology Letters*, 11, 266-276.
- Ehrlich P.R. et Raven P.H. - 1964, Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*, 18, 586-608.
- Eigenbrode S.D. et Espelie K.E. - 1995, Effects of plant epicuticular lipids on insect herbivores. *Annual Review of Entomology*, 40, 171-194.
- Fairbairn J.B. et Wassel G. - 1964, The alkaloids of *Papaver somniferum* L. I. Evidence for a rapid turnover of the major alkaloids. *Phytochemistry*, 3, 253-256.
- Feeny P. - 1970, Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology*, 51, 565-581.
- Fraenkel G.S. - 1959, The *raison d'être* of secondary plant substances. *Science*, 129, 1466-1470.
- Gershenzon J. - 1994, Metabolic costs of terpenoid accumulation in higher plants. *Journal of Chemical Ecology*, 20, 1281-1328.
- Gershenzon J. et Croteau R. - 1993, 'Terpenoid biosynthesis: The basic pathway and formation of monoterpenes, sesquiterpenes, and diterpenes' dans Moore, T.S.J., *Lipid Metabolism In Plants*, CRC Press, Boca Raton.
- Kutchan T.M. et Zenk M.H. - 1993, Enzymology and molecular biology of benzophenanthridine alkaloid biosynthesis. *Journal of Plant Research*, 3, 165-173.
- Langenheim J.H. - 1994, Higher plant terpenoids: a phytocentric overview of their ecological roles. *Journal of Chemical Ecology*, 20, 1223-1280.
- Malcolm S.B. - 1991, 'Cardenolide-mediated interactions between plants and herbivores' dans Rosenthal, G.A. et Berenbaum, M.R., *Herbivores: Their Interactions with Secondary Plant Metabolites. Vol. I: The Chemical Participants, 2nd Edition*, Blackwell Scientific, Oxford.
- Mole S. et Joern A. - 1993, Foliar phenolics of Nebraska sandhills prairie graminoids, between-years, seasonal, and interspecific variation. *Journal of Chemical Ecology*, 19, 1861-1874.
- Morrow P.A. et Fox L.R. - 1980, Effects of variation in Eucalyptus essential oil yield on insect growth and grazing damage. *Oecologia*, 45, 209-219.
- Okolie P.N. et Obasi B.N. - 1993, Diurnal variation of cyanogenic glucosides, thiocyanate and rhodanese in cassava. *Phytochemistry*, 33, 775-778.
- Schittko U., Burghardt F., Fiedler K., Wray V. et Proksch P. - 1999, Sequestration and distribution of flavonoids in the common blue butterfly/*Polyommatus icarus*/ reared on/*Trifolium repens*/. *Phytochemistry*, 51, 609-614.

- Schoonhoven L.M., van Loon J.J.A. et Dicke P. - 2005, *Insect-plant biology*. 2nd Edition, Oxford University Press, Oxford.
- Torssell K.B.G. - 1983, *Natural Product Chemistry: A Mechanistic and Biosynthetic Approach to Secondary Metabolism*. Wiley, Chichester.
- Wand S.J.E., Midgley G.F., Jones M.H. et Curtis P.S. - 1999, Responses of wild C₄ and C₃ grass (Poaceae) species to elevated atmospheric CO₂ concentrations: a meta-analytic test of current theories and perceptions. *Global Change Biology*, 5, 723-741.
- Whittaker R.H. - 1970, 'The biochemical ecology of higher plants' dans Sondheimer, E. et Simeone, J.S., *Chemical Ecology*, Academic Press, New York.
- Wiermann R. - 1981, 'Secondary plant products and cell and tissue differentiation' dans Conn, E.E., *The Biochemistry of Plants, Vol. 7: Secondary Plant Products*, Academic Press, New York.
- Wink M. - 1999, 'Biochemistry of plant secondary metabolism' dans Wink, M., *Annual Plant Reviews Vol. 2.*, Sheffield Academic Press and CRC Press, Sheffield and Oxford.

Calatayud Paul-André, Desneux N., Le Gall Philippe.

Caractéristiques chimiques des plantes.

In : Sauvion N. (ed.), Calatayud Paul-André (ed.), Thiéry D. (ed.), Marion-Pol F. (ed.). Interactions insectes-plantes.

Marseille (FRA), Versailles : IRD, Quae, 2013, p. 217-228.

ISBN 978-2-7099-1746-9, 978-2-7592-2018-2