



HAL
open science

Broméliacées: Une vie aquatique au coeur du végétal

Bruno Corbara, Camille Bonhomme, Bruno Carrias, Régis Céréghino, Olivier Dezerald, Céline Leroy

► **To cite this version:**

Bruno Corbara, Camille Bonhomme, Bruno Carrias, Régis Céréghino, Olivier Dezerald, et al..
Broméliacées: Une vie aquatique au coeur du végétal. *ESpèces - Revue d'Histoire naturelle*, 2018,
29, pp.38-47. hal-02181072

HAL Id: hal-02181072

<https://hal.science/hal-02181072>

Submitted on 11 Jul 2019

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

BROMÉLIACÉES : Une vie aquatique au cœur du végétal

« [...] pour autant qu'un petit fait peut nous fournir un modèle des plus grands, et nous mettre sur la trace de leur connaissance. »

Lucrèce (*De la Nature*, I^{er} siècle av. J.-C.).

Par Bruno Corbara, université Clermont-Auvergne
Camille Bonhomme, université fédérale de Rio de Janeiro
Jean-François Carrias, université Clermont-Auvergne
Régis Céréghino, université Paul Sabatier, Toulouse
Olivier Dézerald, université de Lorraine, Metz
et Céline Leroy, IRD Guyane et EcoFoG/CEBA, Kourou

PAR L'ORGANISATION PARTICULIÈRE DE LEURS FEUILLES, LES BROMÉLIACÉES À RÉSERVOIRS ABRITENT DE VÉRITABLES PETITS ÉCOSYSTÈMES AQUATIQUES. LES CHERCHEURS ÉTUDIENT DE PRÈS CES MICROMONDES CAR ILS SONT SUSCEPTIBLES D'ÊTRE DES MODÈLES POUR TESTER DES HYPOTHÈSES, NOTAMMENT DANS DES ÉTUDES EXPÉRIMENTALES OÙ SONT SIMULÉS LES EFFETS DES CHANGEMENTS CLIMATIQUES.

Originaire du plateau des Guyanes, la famille des Broméliacées – dont l'ananas est le représentant le plus connu – comprend à ce jour 3475 espèces. Sa répartition naturelle correspond à l'Amérique tropicale et subtropicale, à l'exception d'une seule espèce arrivée "récemment" (il y a deux millions d'années) en Afrique de l'Ouest. Les broméliacées se rencontrent au niveau du sol, poussant sur la roche (épilithes) ou, très souvent, sur une plante support (épiphytes), dans des environnements aussi contrastés qu'une forêt tropicale ou un désert côtier, du niveau de la mer à 4000 mètres d'altitude.

Les broméliacées présentent des feuilles alternes qui s'emboîtent selon une spirale en formant une "rosette". Lorsque les bases élargies des feuilles ménagent suffisamment d'espace entre elles – ce



Gros plan sur les réservoirs périphériques d'une broméliacée. Dans le réservoir de gauche des feuilles mortes sont visibles. Elles sont la source principale d'énergie et de nutriments du micro-écosystème aquatique (cliché B. Corbara).

Sur une lisière de Guyane, un coup d'œil sur les hôtes des petits réservoirs que délimitent les feuilles de la broméliacée *Aechmea mertensii* (cliché C. Leroy).

qui est le cas chez environ la moitié des espèces – elles constituent de véritables réservoirs, les plus jeunes feuilles délimitant un réservoir central. Selon son espèce et son âge, une broméliacée retiendra plus ou moins d'eau, quelques dizaines de litres constituant un record absolu chez des géantes comme les *Glomeropitcairnia*. Les eaux non courantes ne sont pas si répandues sous les tropiques et les broméliacées qui sont capables, sur certains sites, de retenir 50 000 litres à l'hectare, y représentent des habitats aquatiques de première importance. Notre équipe, qui étudie l'écologie de ces plantes depuis plus de quinze ans, s'est particulièrement intéressée aux êtres vivants qu'elles hébergent et aux micro-écosystèmes aquatiques "broméliens" auxquels ces derniers contribuent.

Des organismes aquatiques très variés

Les réservoirs des broméliacées abritent nombre de formes de vie aquatique souvent inféodées à cet habitat. Les débris (surtout des feuilles



Deux organismes détritvires des réservoirs: à gauche, une larve de chironome (Diptère) et, ci-contre, une larve de Cyphon (Coléoptère scirtidé) (clichés F. Azémar).



Selon la taille et la morphologie de leurs feuilles, les broméliacées accumulent plus ou moins d'eau (clichés B. Corbara).

En haut, *Werauhia sintenisii* et sa morphologie bien visible "en rosette". Les réservoirs alimentés par l'eau de pluie débordent et communiquent les uns avec les autres, l'eau s'écoulant du centre aux feuilles périphériques (forêt nationale d'El Yunque, Porto-Rico).

Ci-dessus, *Pitcairnia geyskesii* ne retient que 5 ml d'eau par plante (Inselberg des Nouragues, Guyane).

Ci-contre : *Aechmea polyantha* aux feuilles verticales (Savane-roche Virginie, Guyane).

mortes) soumis à l'activité de champignons microscopiques, de bactéries et d'archées* qui améliorent leur qualité alimentaire, constituent la source majeure d'énergie et de nutriments. Des macro-organismes* détritvires contribuent à la fragmentation de cette litière en éléments d'abord grossiers puis plus fins qui s'accumulent en partie au fond des réservoirs. Les détritvires (la plupart du temps des larves d'espèces dont les adultes sont terrestres) se composent de déchiqueteurs comme les tipules et de racleurs tels que les scirtidés (coléoptères qui se nourrissent de grosses particules). Ils comprennent aussi des collecteurs comme les chironomes et des filtreurs tels que des moustiques, leurs larves se nourrissant de particules fines, respectivement sur le fond ou dans la colonne d'eau. Tous ces hôtes produisent des pelotes fécales qui alimentent les micro-organismes et qui, une fois décomposées et minéralisées, fournissent des nutriments que la plante récupère via des trichomes* spécialisés. Des protistes et des petits métazoaires comme des rotifères constituent, notamment au détriment des bactéries, le premier niveau de prédation. Ces

micro-organismes alimentent ensuite largement les moustiques filtreurs. Ces derniers, tout comme l'ensemble des macro-invertébrés détritvires, sont à leur tour les proies de prédateurs plus ou moins grands, allant des petites larves de *Corethrella* (diptères proches des moustiques) jusqu'aux superprédateurs du cru: larves de moustiques *Toxorhynchites* ou de demoiselles. Au bilan, les prédateurs contribuent à enrichir les réservoirs puisque leurs proies, directement (via la croissance du prédateur) ou indirectement (via la production de pelotes fécales), sont maintenues dans le réseau biotique de la broméliacée faute d'avoir pu quitter le milieu aquatique à l'âge adulte.

"Voie brune" et "voie verte"

Dépendant des débris, le réseau trophique présenté de façon simplifiée dans ce qui précède est, pour cette raison, qualifié de "voie brune". À celle-ci peuvent s'ajouter les protagonistes d'une voie chlorophyllienne dite "voie verte". En effet, certaines broméliacées hébergent des algues microscopiques autotrophes (qui ne dépendent pas

* **Archée**: micro-organisme unicellulaire procaryote (sans noyau), génétiquement distincts des bactéries.

* **Macro-organismes**: organismes visibles à l'œil nu (par opposition aux micro-organismes).

* **Trichome**: structure absorbante des feuilles permettant de récupérer eau et nutriments.



Trois organismes prédateurs des réservoirs, de gauche à droite : une larve de *Corethrella* (diptère), une larve de *Toxorhynchites* (diptère) et une larve de demoiselle (clichés F. Azémar et B. Corbara).

de la matière organique pour se développer). Ces algues, dont la qualité alimentaire est supérieure aux particules détritiques, sont intégrées dans le réseau trophique global en étant consommées, par exemple, par les moustiques filtreurs. Par ailleurs, nous avons découvert que l'activité photosynthétique dans les réservoirs ne se limitait pas à celle des algues : les broméliacées de Guyane abritent une grande variété et une surprenante abondance de bactéries à bactériochlorophylle* qui, grâce à ce pigment, réalisent la photosynthèse en absence d'oxygène, profitant des fonds peu oxygénés de ces réservoirs.

La façon dont les voies brune et verte se combinent dans les écosystèmes broméliens – et sans doute fluctuent au cours du temps – reste encore à élucider. Mais des travaux ont montré que leur importance relative dépendait de la lumière incidente et donc du degré d'ouverture de la canopée surplombant la plante. Néanmoins, le rôle des organismes photosynthétiques demeure sans doute très sous-estimé.



Les broméliacées à réservoirs accueillent parfois des vertébrés qui recherchent un refuge humide ou, comme les amphibiens, dont une partie du cycle de vie est aquatique. Sur cette feuille de *Vriesea splendens* de Guyane, une grenouille de l'espèce *Osteocephalus oophagus* pond ses œufs dans des réservoirs de broméliacées. La femelle peut pondre dans plusieurs plantes qu'elle visite régulièrement (cliché B. Corbara).



Sur l'inselberg des Nouragues en Guyane, les broméliacées *Aechmea melinonii* (en haut à droite) et *Catopsis berterionana* (ci-contre), parfois seulement séparées de quelques mètres, présentent dans leurs réservoirs des communautés d'algues très différentes (clichés B. Corbara).



* **Bactériochlorophylle** : pigment photosynthétique présent chez certaines bactéries.

Dynamique de l'écosystème bromélien

Jusqu'à tout récemment, personne ne s'était interrogé sur ce qui se passe au fil du temps dans ces réservoirs bien particuliers, qu'il s'agisse par exemple du renouvellement des organismes ou de la production de biomasse; nous ne disposions que d'"instantanés", parfois recueillis ponctuellement à des saisons différentes. Une telle connaissance, disponible depuis des décennies sur d'autres milieux aquatiques bien plus volumineux (lacs ou cours d'eaux), nous semblait utile pour mieux appréhender l'importance écologique des broméliacées à réservoirs. Pour réaliser ce travail, nous avons choisi une plante caractéristique du sous-bois de la forêt primaire dans le massif des Guyanes : *Vriesea splendens*. Cette broméliacée, splendide comme le souligne son nom, et dont les cultivars clonaux envahissent aujourd'hui les jardinerias de la planète, est reconnaissable à ses feuilles zébrées. En Guyane, où nous l'avons suivie sur une année complète, elle est fréquente comme épiphyte et, au sol, à proximité des "criques" ou petits cours d'eau. Sur notre site d'étude,

Vriesea est habitée par 22 espèces de macro-invertébrés dont 11 sont présentes en continu sur l'année. Parmi ces dernières, en dépit des fluctuations météorologiques, seules quelques-unes manifestent un ou deux pics annuels de densité; les autres sont présentes en continu sans grandes variations. Si des détritivores racleurs comme les *Cyphon* (des coléoptères scirtidés) ou les *Elpidium* (des petits crustacés ostracodes) ont un développement lent avec moins de cinq générations se succédant dans l'année, des moustiques filtreurs comme les *Wyeomyia* peuvent en compter 22! Avec toutes ces cohortes qui se succèdent sans interruption, il n'est pas étonnant que la production de biomasse soit importante. Nous l'avons estimée à 24 grammes de matière sèche animale par mètre carré de surface de réservoir, soit une valeur comparable à celle de lacs et rivières. Avec toutes les incertitudes inhérentes à de tels exercices, une autre extrapolation nous a permis de conclure que sur un hectare de notre site d'étude, les *Vriesea* produisaient annuellement 225 grammes de matière sèche animale. Cela semble peu, mais rappelons qu'il s'agit surtout de moustiques.

Fourmis et habitants des réservoirs

Quittons *Vriesea splendens* et les bords de criques qu'elle affectionne et gagnons la sortie de cette forêt guyanaise. Au niveau de la lisière, c'est une autre broméliacée à réservoirs qui domine, *Aechmea mertensii*; sa présence est parfois révélée par les superbes bractées rouge vif qui ornent la base de ses inflorescences. Sur toute l'Amazonie et les Guyanes, *A. mertensii* est bien connue pour



Comme tous les moustiques, les *Toxorhynchites* ont des larves aquatiques et des adultes terrestres. Si la plupart des larves de moustiques sont filtreuses, ce n'est pas le cas de celles de *Toxorhynchites* qui, à l'échelle des réservoirs de broméliacées, font figure de super-prédateurs. Ici un mâle adulte de *Toxorhynchites haemorrhoidalis* de Guyane (cliché C. Bonhomme).



Aechmea mertensii aux grandes inflorescences et bractées rouge vif est une broméliacée qui ne pousse que sur des jardins de fourmis. L'aspect de la plante est différent selon l'espèce de fourmi à l'origine du jardin. Sur ce jardin hébergeant les fourmis *Camponotus femoratus* et *Crematogaster limata*, la plante présente de longues feuilles qui s'étalent presque horizontalement (cliché B. Corbara).

contribuer à l'élaboration de "jardins de fourmis". Dans ces associations originales, des fourmis attirées par les graines de quelques épiphytes (dont notre *Aechmea*) incorporent celles-ci dans les parois de leur nid arboricole construit à l'aide d'un "carton" riche en terreau. Les graines germent sur un substrat favorable et produisent un appareil racinaire qui arrime solidement les plantes à l'arbre support hébergeant le nid des insectes. Les épiphytes poursuivent leur croissance, en même temps que s'agrandit la société de fourmis qui, dans l'affaire, gagne un site de nidification pérenne. Les *Aechmea mertensii* se rencontrent sur des "jardins" initiés par la fourmi *Neoponera goeldii*, ou par deux fourmis qui vivent associées en parabiose*, *Camponotus femoratus* et *Crematogaster limata*. Ces dernières installent en général leur nid commun (et donc leur jardin) sous l'ombrage de la première ligne d'arbres. Dans cette situation de relative faible luminosité, pour capter au mieux les rayons solaires, les *Aechmea* produisent des feuilles très longues, presque étalées à l'horizontale, et

* **Parabiose** : association de deux sociétés de fourmis d'espèces différentes, partageant leur nid (leur couvain respectif est dans des loges différentes) et leurs pistes d'approvisionnement.

dont l'ensemble constitue un "bassin collecteur" très efficace. Bien ravitaillés en eau, les réservoirs drainent aussi une quantité importante de matière organique issue du feuillage dense qui les surplombe. *Neoponera goeldii* étant une fourmi pionnière qui construit plutôt ses nids sur de petits arbustes de lisière, ses jardins se développent en pleine lumière. Les *Aechmea* croissent alors en adoptant une forme d'amphore – les feuilles courtes poussent à la verticale – ce qui minimise les effets délétères d'une trop forte exposition au soleil. La surface utile du bassin collecteur étant réduite, peu d'eau entre dans les réservoirs qui subissent par ailleurs de forts risques d'évaporation. Pour la même raison, les plantes collectent peu de matière organique, d'autant que le feuillage surplombant est peu fourni.

Selon les fourmis initiatrices du jardin, les *Aechmea* présentent donc des réservoirs plus ou moins bien approvisionnés en nutriments. Elles hébergent en conséquence des communautés aquatiques différentes: les *Aechmea* associées aux fourmis *N. goeldii* ont des réservoirs moins



Aechmea mertensii sur un jardin de fourmis habité par *Neoponera goeldii*. La plante présente ici une forme caractéristique en amphore (cliché B. Corbara).

volumineux qui contiennent moins d'espèces (et moins d'individus) de macro-invertébrés que les *Aechmea* vivant sur un jardin à *Camponotus* et *Crematogaster*.

Via leurs associations avec cette plante à réservoirs, les fourmis montrent le chemin aux écologues: en installant une même espèce de broméliacée à des endroits – parfois séparés de quelques mètres seulement – soumis à des conditions écologiques différentes, elles créent une situation quasi expérimentale. Elles initient deux conditions contrastées dont l'étude nous a aidés à mieux connaître le fonctionnement des micro-écosystèmes aquatiques et leurs interactions avec la plante. Elles sont aussi une source d'inspiration pour de "vraies" expériences sur d'autres broméliacées à réservoirs!

Des modèles expérimentaux

Les biologistes sont habitués à raisonner et généraliser à partir d'espèces modèles: on sait par exemple ce que la génétique doit à la drosophile

et aux petits pois. En fait, depuis une quinzaine d'années déjà – en particulier depuis les travaux de Diane Srivastava de l'université de Colombie britannique à Vancouver – les écosystèmes en miniature qu'hébergent les broméliacées sont considérés par les écologues comme un système modèle pour mener des expériences de terrain et tester des prédictions. Quels sont donc leurs avantages? Tout d'abord, les limites de l'écosystème – physiquement circonscrit dans l'ensemble des réservoirs d'une plante – sont aisément définissables de même que, par conséquent, ce qui y entre et ce qui en sort. Ensuite, le nombre d'espèces de macro-organismes colonisant une plante est relativement réduit et peut être aisément inventorié, et les individus peuvent être tous collectés (mais pour les micro-organismes un seul réservoir représente déjà tout un univers). D'autre part, même si elles sont souvent groupées sur un même site où elles constituent de véritables métacommunautés* aquatiques, les broméliacées sont aisément déplaçables. Autant de critères qui permettront de constituer des lots de plantes



Un aperçu du sous-bois de la forêt guyanaise, avec un spécimen de la broméliacée *Vriesea splendens* à la base d'un tronc d'arbre. Cette espèce épiphyte, reconnaissable à ses feuilles zébrées, est typique des bas-fonds humides (cliché B. Corbara).

* **Métacommunautés**: ensemble de communautés locales qui interagissent grâce à la dispersion d'individus.

que l'on pourra soumettre, sur le terrain, à des conditions contrôlées et dont on pourra, par exemple, modifier expérimentalement le nombre de détritivores, de prédateurs, etc.

Un processus écologique fondamental

La décomposition de la matière organique est un processus écologique de première importance. Il n'est donc pas étonnant que, dans la plupart des études expérimentales réalisées sur les broméliacées, la vitesse de décomposition fasse partie des variables étudiées en priorité. Dans une expérience réalisée en Guyane, nous avons introduit des morceaux de feuilles calibrés au sein de réservoirs de broméliacées, les macro-organismes détritivores (déchiqueteurs, racleurs et collecteurs) pouvant ou non atteindre la ressource en raison de la présence ou non d'un filet à petites mailles. Dans tous les cas, les micro-organismes y avaient accès. Il s'est avéré que quel que soit l'environnement (en l'occurrence en sous-bois ombragé ou en pleine lumière) et quelle que soit l'espèce de feuille testée, des variations importantes de la composition et de la biomasse des invertébrés détritivores n'avaient que peu d'importance. En fait, chez ces broméliacées guyanaises, les micro-organismes assurent l'essentiel de la décomposition. Par rapport à d'autres sites

de l'Amérique tropicale et subtropicale, les broméliacées de Guyane sont relativement pauvres en macro-organismes détritivores et ces résultats ne sont sans doute pas généralisables, d'où l'intérêt d'études comparatives conduites à l'échelle du continent.

Un réseau pour étudier des réseaux

Au cours de la dernière décennie, si la connaissance des écosystèmes broméliens a considérablement progressé, c'est aussi parce qu'elle a bénéficié de coopérations au sein d'un réseau international, le *Bromeliad Working Group* (BWG). Lors de sa constitution, ce collectif de chercheurs s'est fixé entre autres objectifs la réalisation d'expériences conduites en parallèle, selon des protocoles standardisés, sur des communautés aquatiques de sites contrastés, distribués sur toute l'aire de répartition des broméliacées. C'est dans cette démarche que s'inscrit par exemple le programme Rainwebs, soutenu par l'Agence nationale de la recherche (ANR). Dans un contexte de changements climatiques globaux, son but est d'étudier l'effet des modifications des précipitations sur le fonctionnement des écosystèmes aquatiques de broméliacées de Guyane, de Porto-Rico et du Costa-Rica. Selon nos premiers résultats, le fonctionnement des écosystèmes broméliens



Utilisation d'une pipette pour prélever le contenu des réservoirs sans détruire la plante, ici une *Vriesea pleiosticha* (cliché B. Corbara).

serait globalement très résistant aux fluctuations des précipitations et notamment aux épisodes de sécheresse. Sur la base des projections concernant le siècle à venir, les habitants de leurs réservoirs devraient pouvoir maintenir des réseaux trophiques complets et fonctionnels. Néanmoins, ceci ne vaut que si les conditions globales de leur environnement, l'intégrité de la forêt notamment, sont suffisamment préservées. La plupart des organismes des réservoirs ont une partie de leur cycle de vie hors de l'eau et ces micromondes ne fonctionnent que parce qu'ils sont ouverts sur l'extérieur. Pour mieux tenir compte de cette réalité, dans une prochaine étape, nos recherches devront se positionner à l'échelle des populations de broméliacées dont les organismes aquatiques, via notamment la mobilité des individus adultes (par exemple une femelle de moustique née dans une broméliacée qui pond dans une autre), constituent de véritables méta-communautés. Un vrai défi expérimental qu'il nous tarde de relever. ■

Une base de données écologiques

Établir une liste fiable des espèces inféodées aux réservoirs des broméliacées sur toute leur aire de répartition, y inclure un maximum d'informations utiles à l'écologie : voilà un des objectifs du *Bromeliad Working Group*. Ses membres sont soutenus dans cette tâche, à travers le programme FunctionalWebs, par le Centre de synthèse et d'analyse sur la biodiversité (CESAB). FunctionalWebs a pour objectif d'organiser puis d'analyser des données concernant les traits fonctionnels* des organismes aquatiques des broméliacées. Concrètement, sont intégrées et régulièrement complétées dans le fichier des

informations sur des variables aussi diverses que la taille, la morphologie globale, le mode de dispersion, la forme de résistance à la dessiccation, les modalités de respiration, de locomotion, de défense, etc. À ce jour, plus de 850 espèces (plus précisément de morpho-espèces*) de macro-organismes provenant de broméliacées échantillonnées du Mexique à l'Argentine y sont enregistrées. Elles appartiennent à 46 familles d'insectes et 11 taxons de non insectes, 60 % des insectes étant des diptères. Parmi ces derniers, les moustiques culicidés tiennent sans surprise le haut du tableau, avec plus de 120 morpho-espèces recensées.

* **Traits fonctionnels** : caractéristiques morphologiques, physiologiques et comportementales responsables de l'adaptation de ces êtres vivants à leur environnement.

* **Morpho-espèce** : collection d'individus de morphologie similaire.

Pour en savoir plus

- > **Dézerald O., Leroy C., Corbara B., Dejean A., Talaga S et Céréghino R., 2016** - "Environmental drivers of invertebrate population dynamics in Neotropical tank bromeliads", *Freshwater Biology*, 62, p. 229-242. (doi: 10.1111/fwb.12862)
- > **Dézerald O., Leroy C., Corbara B., Dejean A., Talaga S. et Céréghino R., 2018** - "Tank bromeliads sustain high secondary production in Neotropical forests", *Aquatic Sciences*, 80, p. 14. (doi: 10.1007/s00027-018-0566-3)
- > **Leroy C., Carrías J.-F., Céréghino R. et Corbara B., 2016** - "The contribution of microorganisms and metazoans to mineral nutrition in bromeliads", *Journal of Plant Ecology*, 6, p. 241-255. (doi:10.1093/jpe/rtv052)
- > **Leroy C., Corbara B., Dézerald O., Trzcinski M. K., Carrías J.-F., Dejean A. et Céréghino R., 2017** - "What drives detrital decomposition in neotropical tank bromeliads?" *Hydrobiologia* (doi: 10.1007/s10750-017-3242-z)

Cet article est dédié à la mémoire de Raphaël Boulay (1973-2018), regretté collègue myrmécologue et compagnon de nos péripéties guyanaises.

Sur le site d'Espèces, un dossier incluant des compléments bibliographiques, quelques liens web et des vidéos originales sur les broméliacées et les micromondes aquatiques de leurs réservoirs.