

Influences des pièges sur la réitération et la sexualité des utriculaires aquatiques : cas d'*Utricularia gibba* et *U. stellaris* (Lentibulariaceae)

Hery Lisy T. Ranarijaona¹, Donald A. Nantenaina²,
Georges S. Andrianasetra³, Daniel Barthélémy⁴,
Yves Caraglio⁴ & Claude Edelin⁴

¹ Département de Biologie végétale Option,
Environnement et BioHydroSystèmes, Faculté des
Sciences, Université de Mahajanga,
Mahajanga 401, Madagascar

E-mail : herylisy-simon@moov.mg

² Département de Biologie Végétale Option, Valorisation
de la Biologie Végétale, Faculté des Sciences,
Université de Mahajanga, Mahajanga 401, Madagascar
E-mail : nainadonald@yahoo.fr

³ Centre de Recherche Appliquée pour Développement
Rural, FOFIFA Nord-ouest Mahajanga, Mahajanga 401,
Madagascar

E-mail : gsimon@moov.mg;

⁴ UMR AMAP CIRAD, Botanique et Bioinformatique de
l'Architecture des Plantes, Montpellier, France.

E-mail : barthel@cirad.fr, yves.caraglio@cirad.fr,
claudio.edelin@cirad.fr

Résumé

Les pièges jouent un rôle primordial dans l'apport des éléments nutritifs chez les utriculaires en capturant les proies. Un suivi du dynamisme de croissance et l'architecture des deux espèces d'*Utricularia* : *U. stellaris* et *U. gibba*, dans deux sites d'expérimentations (le marais de Mangatsa Mahajanga et en cuvettes) et une collecte des individus qui vivent dans le même marais, ont permis de savoir 1) la corrélation entre le nombre de pièges avec la taille des feuilles, le nombre de réitérés et le nombre de fleurs, surtout chez *U. stellaris* ; 2) l'apparition des pièges et leur rentabilité exigent des conditions écologiques en équilibre avec la végétation et la microfaune. L'observation au microscope optique du piège, de la tige et la feuille des deux espèces a montré que l'épiderme des utriculaires aquatiques est recouvert de glandes de forme et d'emplacement différents. L'efficacité des pièges est limitée par la pauvreté en microorganismes dans le milieu. Cependant, l'intervention des glandes dans la croissance des utriculaires est discutée. Les diversités morphologique et anatomique, l'abondance

des glandes sur l'épiderme en plus des pièges, leurs fonctions à la place des racines, montrent l'évolution convergente des utriculaires par rapport à d'autres angiospermes.

Mots clés : Architecture, *Utricularia*, pièges, carnivore, marais, Mahajanga, Madagascar

Extended abstract

Vegetation traps that capture prey in members of the genus *Utricularia* play an important role in nutrition assimilation by the plant. An ecological study of individuals of *U. stellaris* and *U. gibba* within isolated plastic cages in the swamp of Mangatsa, Mahajanga, provided insight into different roles of these plants. Several aspects associated with this research project include: individuals of *U. gibba* were placed in the natural swamp water and others in rain water, the sympatric occurrence of *U. stellaris* and *U. gibba* in the swamp, and the specific study of gland anatomy from different parts of the plant. The following observations can be advanced: 1) there is a correlation between the number of traps and the size of the leaves and the number of flowers; 2) the appearance and the productivity of the traps require ecological conditions in balance with the local vegetation and the microfauna; and 3) the different leaves of these plants have different forms of glands.

The hypothesis has been advanced that the traps of *Utricularia* spp. have evolved to select specific prey. This case has been noted for *U. foliosa*, for example, where there is a correlation between larger traps and larger prey. Specifically, the efficiency of prey capture depends on the size of the traps in relation to prey morphology. Phytoplankton, zooplankton, and diatoms are among the organisms found in the traps. The *Utricularia* spp. consumes bacteria, fungus, rotifers, brown algae, protozoa, and micro-crustaceans. The presence of the zooplankton within the traps affects positively the growth and the development of the *Utricularia* spp.

With *U. gibba*, the traps are less numerous compared to those of *U. stellaris*. In the former species, when present, the number varied from 1 to 6 per leaf when

present, with younger plants having fewer traps. In plants kept in isolated rainwater the number of traps was notably reduced in comparison to those in swamp water. In the case of *U. stellaris* in marsh water, the number of traps can reach up to 30 per leaf. The morphological and anatomical variation in the glands, their abundance on the epidermis, as well as the traps, their function for assimilation of nutrients instead of the roots, provide insight into the evolution of *Utricularia* as compared to other angiosperms.

Key words: Architecture, *Utricularia*, traps, aquatic carnivore, marsh, Mahajanga, Madagascar

Introduction

Les utriculaires sont des plantes carnivores aquatiques ou terrestres, ayant des pièges appelées encore utricules ou ascidies, permettant la capture des proies dans leurs milieux (Taylor, 1989). Les utriculaires aquatiques comprennent une tige plagiotrope immergée qui porte des feuilles de forme variable, munies de pièges ou non. Elles ne possèdent pas de racines. Seules les inflorescences sont aériennes orthotropes. Un piège est une sorte de "vésicule ovoïde", posé par un pédicelle sur la feuille, et possédant une ouverture munie de deux longues antennes capillaires, de poils plus courts et des glandes quadrifides sur la paroi interne (Figure 1a). Les pièges se trouvent rarement sur les tiges tandis que chez les utriculaires terrestres, ils se rencontrent sur les tiges souterraines. Chez une espèce aquatique flottante qui est *Utricularia purpurea* (Lentibulariaceae), les pièges représentent en moyenne 26% de leur biomasse (Richards, 2001). Friday (1991) a démontré chez *U. vulgaris* que la taille, le volume et la biomasse de la majorité des types de piège, peuvent être utilisés comme indicateurs suivant les influences écologiques. Aussi, une forte corrélation phylogénétique existe au niveau de la forme des pièges des *Utricularia* (Jobson, 2002 ; Muller & Borsch, 2005). La position de l'ouverture des pièges, l'emplacement de leurs antennes, et leur paroi interne varient suivant les habitats de la plante qu'ils soient terrestre, épiphyte ou aquatique (Reifenrath *et al.*, 2006).

Etant considérées comme des mauvaises herbes, les utriculaires sont importantes car elles constituent un « microécosystème » par échange de matériels entre les parties vivantes et les non vivantes (Bosserman, 1983). Elles servent de nourriture aux oiseaux et poissons dans le lac Alaotra (Pidgeon, 1996). Elles pourraient être des indicateurs de milieu

en équilibre ; à cet effet, la dégradation du milieu pourrait entraîner la disparition des proies, ayant par conséquent des impacts sur les utriculaires et un déséquilibre au niveau de la chaîne trophique des animaux qui en dépendent. La morphologie des utriculaires est très ambiguë par l'absence de racine, l'existence des pièges, les tiges et les feuilles sont confuses. Par conséquent, pour élucider le travail, nous avons utilisé le terme simple de « tiges », « feuilles ». Afin de comprendre la structure et le rôle des pièges, l'architecture, qui est l'ensemble des variations de formes de structure de la plante qu'elle présente à un moment donné de son existence (Barthélémy & Caraglio, 2007), permet d'éclaircir le dynamisme de croissance de la plante étudiée. Les deux espèces ont comme modèle architectural la réitération (Ranarijaona *et al.*, sous presse).

Deux plantes carnivores aquatiques ont fait l'objet d'étude. Il s'agit d'*U. gibba*, L., et *U. stellaris*, L. dans le marais de Mangatsa Mahajanga. Si beaucoup d'études ont été faites sur les pièges des utriculaires, leur exigence sur la croissance et développement des utriculaires ainsi que l'existence des glandes sur toute la partie de la plante n'ont pas été soulevées. Des hypothèses ont été avancées que 1) l'influence des pièges dépend de la qualité de l'eau à nourrir la microfaune ; 2) une corrélation existe entre le nombre de pièges et la taille des feuilles ; 3) l'abondance de la réitération et de la sexualité des utriculaires dépend du fonctionnement des pièges et des milieux ; 4) les glandes existent sur l'épiderme de la plante et auraient des rôles dans la croissance des utriculaires.

Notre objectif est de savoir les influences des pièges sur la sexualité et la réitération des deux espèces aquatiques *U. gibba* et *U. stellaris* suivant les types de milieux afin de confirmer ces hypothèses.

Matériels et méthodes

Matériels biologiques

Deux espèces ont fait l'objet d'étude. Il s'agit d'*Utricularia gibba* et *U. stellaris*. La nomenclature adoptée est celle de Taylor (1989).

Utricularia stellaris — C'est une plante carnivore aquatique flottante immergée plagiotrope. Seule l'inflorescence qui est aérienne est munie de flotteurs immergés à la base. Elle vit dans le même marais qu'*U. gibba*. Elle a une biologie différente d'*U. gibba* par le fait que sa partie basale pourrit au fur et à mesure que la plante se développe. Ses feuilles sont multifides verticillées. Les pièges sont portés sur toute la feuille multifide (Figures 1a, 1b, 1c). Ils ont

une ouverture en position latérale. *U. stellaris* est une plante annuelle ; à la fin du cycle, on ne rencontre que les inflorescences qui flottent dans le marais.

Utricularia gibba — Cette espèce est une plante carnivore aquatique flottante immergée plagiotrope, sans flotteur mais avec une inflorescence complexe orthotrope aérienne sur un nœud. Les inflorescences portent à leur base des axes rayonnants immergés. Leurs feuilles sont bifides alternes ou devenues trifides aux extrémités. Ses pièges sont portés par l'un ou les deux bras de la feuille (Figures 1d, 1e et 1f). Ils ont une ouverture en position latérale (Figure 1d). Une feuille à maturité peut porter jusqu'à six pièges (Figure 1e). Elle a été choisie par le fait qu'elle est cosmopolite ; aussi, elle s'adapte facilement aux différents habitats. Contrairement à l'espèce *U. stellaris*, *U. gibba* possède une partie basale persistante, elle ne se pourrit que très peu. Elle est également une plante annuelle ; à la fin du cycle, seules les inflorescences avec les axes rayonnants se rencontrent dans le marais.

Matériels et méthodes

L'observation des pièges et des glandes se fait à la loupe binoculaire et au microscope optique olympus BX 51 pour leur anatomie. Le traitement des photos est assuré par le logiciel « cell ^A ».

Afin de suivre leurs différentes étapes de développement, nous avons étudié le dynamisme de croissance, des deux espèces d'utriculaires qui sont *U. stellaris* et *U. gibba*, depuis la germination jusqu'à la fructification. Une observation des individus collectés dans le marais, qui est leur milieu naturel est également faite. L'observation consiste à suivre dans le temps et dans l'espace, leur architecture sur un cycle complet de développement. Deux sites d'expérimentations ont été suivis : l'un en cuvettes (Figure 2a) ; l'autre en cages plastiques dans le marais de Mangatsa Mahajanga (Figure 2b).

Des fruits collectés dans le marais de Mangatsa en janvier 2008 sont utilisés. 100 à 125 graines extraites des fruits sont cultivées dans cinq boîtes de pétri, contenant chacune du coton imbibé de l'eau du marais. Les boîtes sont couvertes et laissées sur une paille du laboratoire à la température ambiante (28°C). Chaque boîte contient 20 à 25 graines (le contenu d'un fruit). Des observations hebdomadaires ont été effectuées. Les graines ont germé trois à quatre semaines après la culture.

Expérimentation en cuvettes avec l'eau du marais et avec l'eau de pluie

Dix cuvettes sont placées dans un endroit clôturé, et sous l'ombre des arbres pour avoir la même condition de lumière dans le marais.

Pour les deux espèces, une semaine après la germination, on a sélectionné dans les boîtes de pétri, dix individus de taille moyenne de 5 cm, qui sont transférés dans dix cuvettes (chacune de diamètre 90 cm x hauteur 20 cm) remplie d'eau du marais de Mangatsa (Figure 2a). Pour faciliter le suivi et afin d'éviter l'enchevêtrement entre les individus, un individu par cuvette a été mis en place. L'eau de chaque cuvette est renouvelée par la même eau du marais, de façon hebdomadaire pour éviter l'épuisement en oxygène et en microorganismes. Au cours de l'expérience, l'eau est maintenue constante à 18 cm de profondeur pour chaque cuvette (c'est la profondeur maximale de la cuvette), jusqu'à la mort de la plante.

Pour *U. gibba*, à part des cultures en cuvettes avec l'eau du marais, de l'eau de pluie est utilisée avec dix autres individus isolés. Les mêmes variables sont relevées.

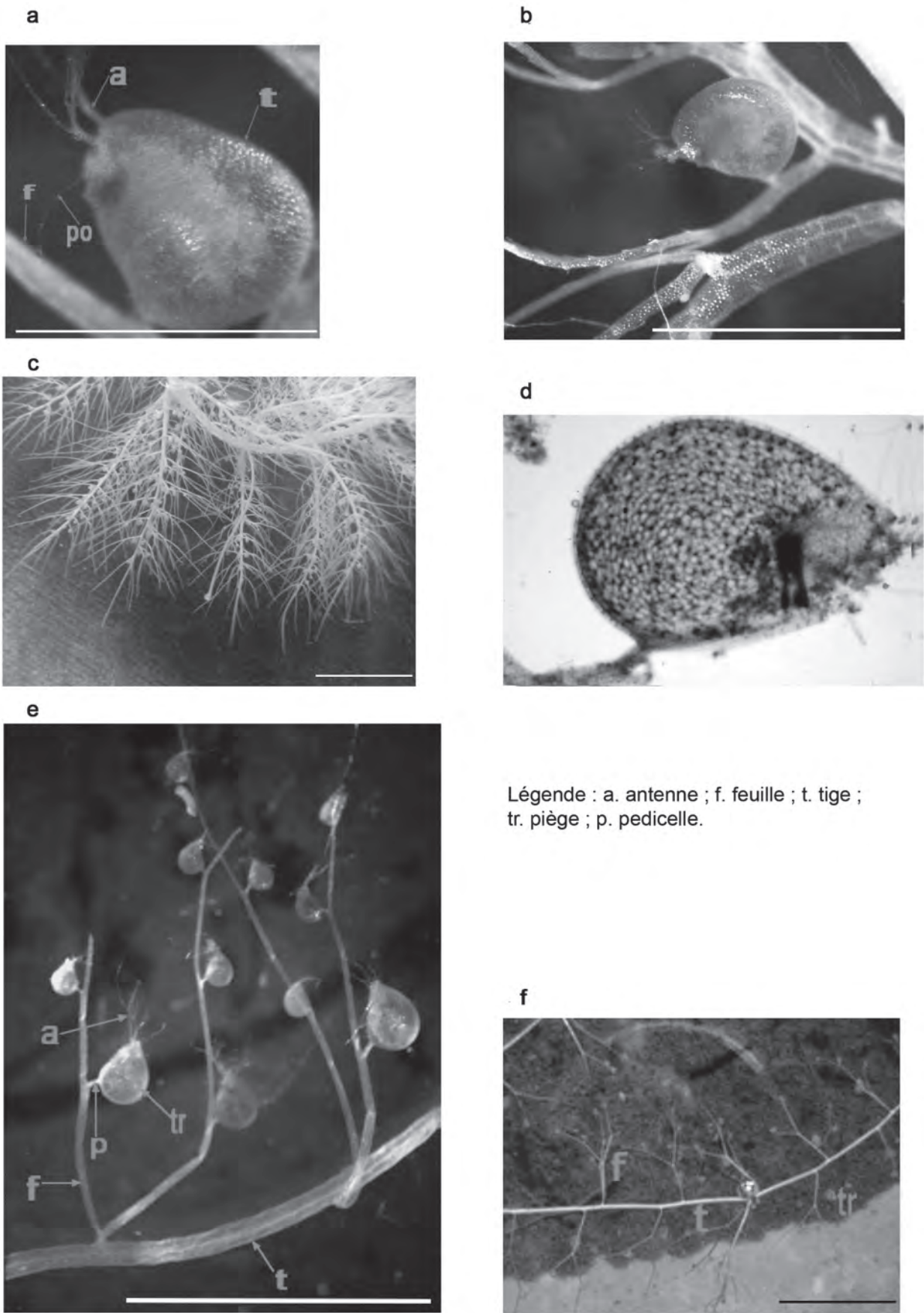
Expérimentation dans le marais naturel de Mangatsa

Marais naturel de Mangatsa

Le lieu de culture est le marais de Mangatsa. Il est situé à 15,0 km de Mahajanga, à 20 m d'altitude avec une latitude de 15°38'44,22"S et une longitude de 46°24'07,80"E. Le milieu est en eau du mois de décembre au mois de mai à juillet, et il s'assèche après. La région de Mangatsa se trouve dans un climat subhumide chaud avec une pluviométrie annuelle de 1500 mm et une saison sèche de cinq à sept mois du mois de mai à novembre (Moat & Du Puy, 2007). Le marais de Mangatsa est caractérisé par les espèces végétales aquatiques dominantes telles que *Nymphaea stellata* (Nymphaeaceae), *Eleocharis dulcis*, *Cyperus javanicus* (Cyperaceae) et *Neptunia oleracea* (Fabaceae).

Pour les deux espèces, dix autres individus d'une taille moyenne de 5 cm ont été isolés dans dix cages en plastique dans le marais de Mangatsa (Figure 2b). Pour faciliter le suivi et afin d'éviter l'enchevêtrement entre les individus, un individu par cage a été mis en place.

Comme la majorité des individus ne survivent que pendant trois semaines pour *U. stellaris*, les individus morts qui ne fleurissent pas sont remplacés au cours



Légende : a. antenne ; f. feuille ; t. tige ;
tr. piège ; p. pedicelle.

Figure 1. Morphologie des pièges d'*Utricularia stellaris* et *U. gibba*. a) Un piège d'*U. stellaris* (1 bar = 0,01 cm). b) Un piège sur une feuille d'*U. stellaris* (1 bar = 0,01 cm). c) Pièges sur les feuilles d'*U. stellaris* (1 bar = 0,5 cm) (un piège arrondi en rouge). d) Un piège d'*U. gibba* (200 x). Ouverture en position latérale. Remarquer les glandes verruqueuses sur l'épiderme du piège. e) Pièges sur les feuilles d'*U. gibba* (1 bar = 2,5 cm). f) Pièges et feuilles sur la tige apicale plagiotrope d'*U. gibba* (1 bar = 0,5 cm), un piège arrondi en rouge.

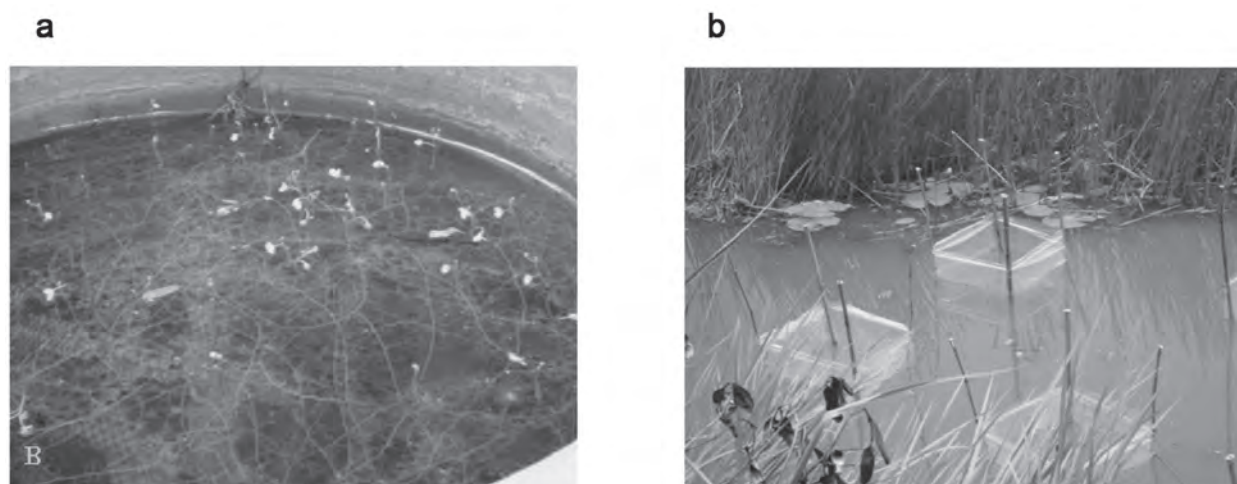


Figure 2. Les deux sites d'expérimentations. a) Isolement des espèces *Utricularia gibba* et *U. stellaris* en cages plastiques dans le marais de Mangatsa. b) Isolement en cuvette pour chaque espèce (cas d'*U. gibba*).

de l'expérience, dans le but d'avoir un cycle complet par individu. Par conséquent, le nombre d'individus observés varie de sept à 16 chez *U. stellaris*.

Dans les deux sites d'expérimentation, les pièges sont hebdomadairement quantifiés pour chaque individu, au niveau du verticille de trois feuilles verticillées F1, F2 et F3 disposées sur les cinq nœuds apicaux et les cinq nœuds médians (la partie basale pourrit rapidement, ainsi les pièges situés sur les feuilles basales n'ont pas été recensées) chez *U. stellaris* et sur les feuilles des cinq nœuds apicaux et les nœuds médians chez *U. gibba*. La taille des feuilles portant les pièges est également notée.

Les mêmes variables sont relevées chez dix individus récoltés, qui vivent naturellement dans le marais de Mangatsa, pour chaque espèce, afin de comparer les résultats.

Mesures des paramètres physico-chimiques de l'eau du marais

Les paramètres physico-chimiques tels que le pH, la température et la profondeur de l'eau ont été notés au cours de l'expérience. La température de l'eau varie de 21°C à 27,5°C avec une moyenne égale à 25,3°C. Le pH varie de 5 à 7 et la profondeur de l'eau du marais varie de 70 cm à 1,30 cm en hautes eaux jusqu'à 0 m en saison sèche. La profondeur moyenne de l'eau de marais est de 63,4 cm. Le pH est presque constant, sa valeur moyenne est de 5,0. Les autres paramètres chimiques ne sont pas mesurés à défaut de matériels.

La température de l'eau du marais dans les cuvettes varie de 25 à 26°C. Sa valeur moyenne

est de 25,5°C. La profondeur de l'eau est celle de la cuvette, égale à 20 cm.

Analyse statistique

Un test de corrélation est effectué pour savoir le lien entre les pièges et les différentes variables.

Résultats

En cuvette, *Utricularia stellaris* ne peut survivre, ni avec les eaux du marais ni avec les eaux de pluie, mais se développe dans les cages en plastique dans le marais, contrairement à l'espèce *U. gibba*. Les individus d'*U. gibba* isolés en cages plastiques dans le marais disparaissent à chaque remplacement.

Le Tableau 1 donne les différents paramètres qui peuvent influencer ou être influencés par les pièges des deux espèces *U. stellaris* et *U. gibba*.

Taille et couleur des pièges

Utricularia stellaris — Le piège est de taille minuscule (0,01 cm à 0,50 cm de diamètre) (Tableau 1), incolore et devient chlorophyllienne après. Isolés en cage plastiques dans le marais, les pièges sont plus nombreux, pouvant atteindre le nombre de 30 sur une feuille mais de taille variable. Les pièges des individus collectés dans leur milieu naturel sont généralement beaucoup plus gros (pouvant atteindre 0,50 cm de diamètre) et plus nombreuses que ceux des individus isolés en cages dans le même milieu (0,30 cm). Les pièges sont tous noirs, dans le marais (à 80%) et isolés en cage plastique dans le marais (à 70%), sauf ceux des feuilles des bourgeons apicaux

qui sont encore enroulées. Les pièges tombent avant le pourrissement de la feuille.

Utricularia gibba — Le nombre de pièges varie de un à six par feuille pendant toute la vie de la plante (Figures 1e, 1f). Selon le Tableau 1, leur nombre augmente avec l'âge de la plante mais varie d'un individu à l'autre.

Dans le marais, les pièges des individus collectés sont de couleur noire (jusqu'à 95%) ; il en est de même pour les pièges des individus en cuvettes avec l'eau de marais (de couleur noire jusqu'à 80%). Ils sont persistants sur la feuille.

Isolés en cuvette dans l'eau de pluie, tous les pièges sont de couleur verte (95%), les proies sont quasiment absentes sauf un invertébré dans une piège sur les vingt observés. Ils ont un diamètre constant de 0,010 cm à 0,020 cm. Leur nombre est très faible : variant de un à deux par feuille.

Anatomie

L'observation au microscope optique montre les glandes sur l'épiderme des deux espèces ainsi que les proies à l'intérieur du piège.

Pièges

On sait que des glandes quadrifides sont communes à l'intérieur de tous les pièges d'utriculaires aquatiques, pour les deux espèces étudiées.

Glandes

Sur l'épiderme de la feuille et de la tige d'*Utricularia stellaris*, les glandes sont sessiles, bifides et lancéolées (Figures 3a et 3b).

Chez *U. gibba*, les glandes sont arrondies sur l'épiderme du piège, de son pédicelle et celui de la feuille (Figures 3c, 3d et 3e).

Proies

A l'exception des individus isolés en cuvette avec l'eau de pluie, les pièges des deux espèces observées au microscope contiennent des diatomées, des phytoplanctons, des zooplanctons, des rotifères, des algues brunes, des protozoaires et des microcrustacés.

Dynamisme morphologique

Pièges et feuilles

Utricularia stellaris — Plus la feuille est grande, plus les pièges sont nombreux (Figures 4 et 7), aussi

bien en milieu naturel qu'en culture. Le nombre de pièges chez les individus collectés dans le marais de Mangatsa est plus élevé que les individus isolés en cages dans le même marais (Figure 4).

Pour les individus collectés dans le marais, il y a une corrélation entre le nombre de pièges et la taille des feuilles apicales et médianes avec des coefficients respectivement égale à 0,59 et 0,6 (Tableau 1, Figures 5 et 8).

Il en est de même pour ceux isolés dans le marais, mais la corrélation est plus forte : égale à 0,87 pour les feuilles apicales et 0,84 pour les feuilles médianes (Tableau 1, Figures 6 et 9).

Utricularia gibba — Le nombre de pièges des feuilles médianes, est plus élevé chez les individus collectés que ceux des individus isolés en cages dans le marais.

Le nombre de pièges est corrélé à la taille des feuilles chez les individus isolés en cuvette avec l'eau du marais (coefficient de corrélation égal à 0,69) (Figure 11). De même, celui des individus en cuvettes avec des eaux de pluie est le plus faible avec une corrélation égale à 0,50 (Figures 10 et 12).

Pièges, sexualité, réitération

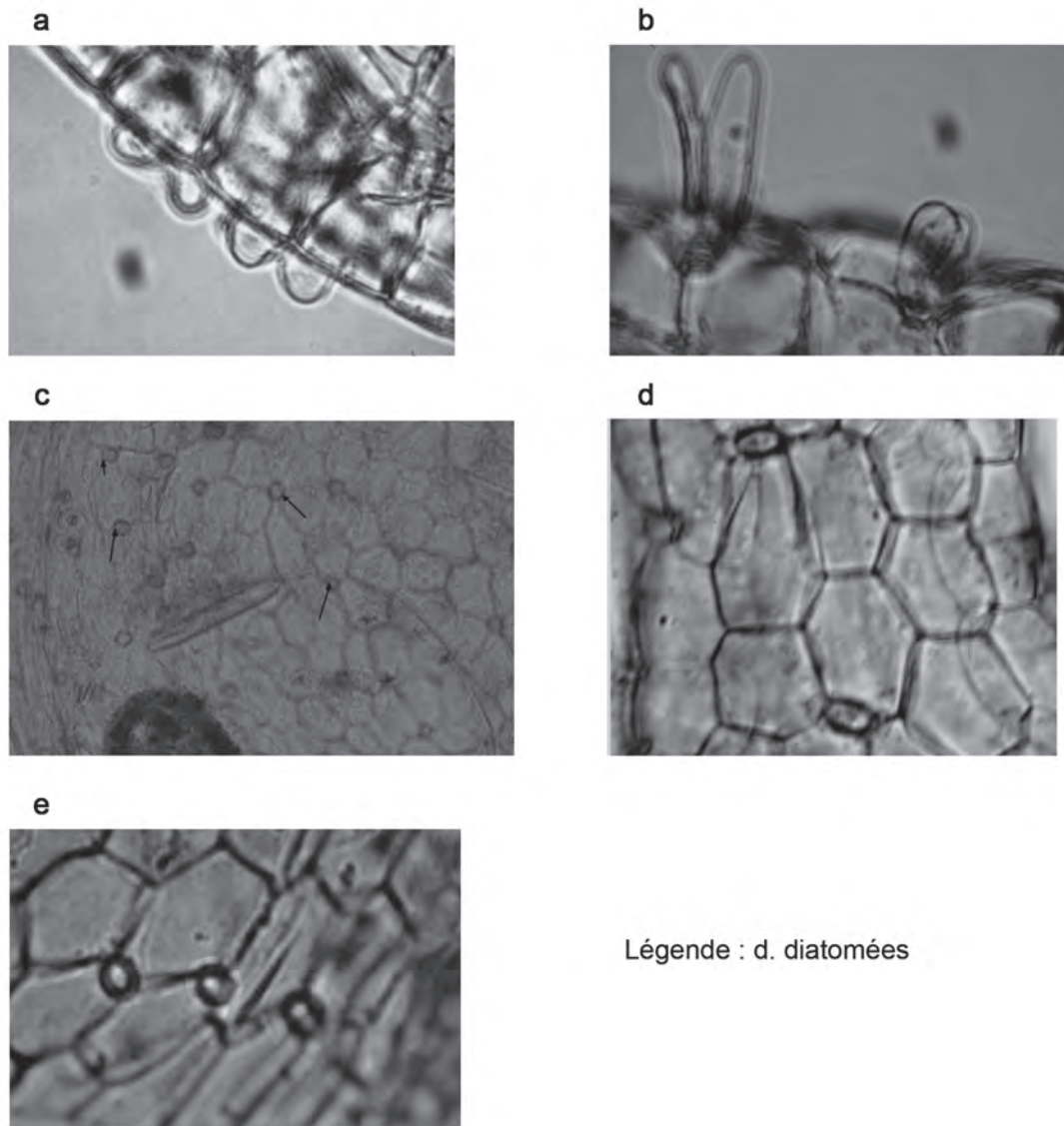
Utricularia stellaris — Collectés dans le marais, le nombre de fleurs est important et varie de six à onze chez *U. stellaris* (Figure 13). Il existe une forte corrélation entre le nombre de pièges et le nombre de fleurs (coefficient de corrélation égal à 0,97) (Tableau 1). Il en est de même pour la corrélation entre le nombre de pièges et le nombre de réitérés (coefficient égal à 0,70) (Tableau 1). En revanche, la corrélation entre le nombre de fleurs et le nombre de pièges est relativement faible et égal à 0,58 chez les individus isolés en cages plastiques dans le marais (Figure 14).

Utricularia gibba — Le nombre de réitérés et la sexualité des individus collectés et celui des individus isolés en cuvette avec les eaux du marais varie suivant le nombre de pièges (Figure 15). La corrélation entre les deux variables est absente, (coefficient de corrélation égal à - 0,68).

La corrélation entre le nombre de pièges ainsi que le nombre de réitérés sont très négligeables avec les eaux de pluies (coefficient de corrélation égal à 0,04).

Tableau 1. Les différents paramètres qui peuvent influencer ou être influencés par les pièges pendant l'expérience du 30 mars au 6 juillet 2008.

Espèces	<i>Utricularia stellaris</i>				<i>Utricularia gibba</i>			
	Marais		Cuvettes		Marais		Cuvettes	
Types de milieux Morphologie et architecture	Individus collectés	Individus isolés en cages plastiques	avec eau du marais	avec eau de pluie	individus collectés	en cages plastiques	avec eau du marais	avec eau de pluie
Port	Tige immergée plagiotrope portant des feuilles multifides, munies de pièges; seules les inflorescences sont aériennes.							
Mode de vie	Plante mobile c'est-à-dire la partie basale pourrit au fur et à mesure que la plante meurt. Un seul cycle de développement par graine et la plante meurt après.							
Etats des individus	Vivants	Vivants	Morts	Morts	Vivants	Disparus	Vivants	Vivants
Couleur des pièges par individu à la fin du cycle	Noires à 80%	Noires à 70%			Noires à 95%		Noires à 85%	Vertes
Diamètre des pièges par individu (en cm)	0,010 à 0,50	0,05 à 0,30			0,010 à 0,30		0,010 à 0,020	0,010 à 0,020
Proies contenues dans les pièges	Phytoplanctons, des zooplanctons, des rotifères, des algues brunes, des protozoaires et des microcrustacés.							
Taille des feuilles par individu	1,3 à 3,15 (partie apicale) et 1,2 à 2,6 (partie médiane)	0,6 à 3,5 (partie apicale) et de 0,4 à 1,4 (partie médiane)			1 à 1,3 (partie médiane)		0,6 à 1,5 (partie médiane)	0,9 à 1,3 (partie médiane)
Nombre de pièges par feuille par individu	7 à 18 (partie apicale) et 7 à 20 (partie médiane)	2 à 30 (partie apicale) et de 1 à 25 (partie médiane)			2 à 6		1 à 3	0 à 1
Nombre de réitérés au total	3 à 4	0 à 3	0	0	2 à 3		4 à 5	1 à 2
Nombre de pièges par individu	450 à 3000	200 à 450			20 à 80		45 à 130	0 à 10
Nombre de fleurs par individu	2 à 11	0 à 2			2 à 6		2 à 15	0 à 2
Coefficient de corrélation entre la taille des feuilles et le nombre de pièges	0,78 pour les feuilles apicales et 0,6 pour les feuilles médianes.	0,87 pour les feuilles apicales et 0,8 pour les feuilles médianes.			< 0		0,69	0,5
Position de l'ouverture du piège	Ouverture latérale munie d'antennes multifides et de poils. Glandes quadrifides sur l'épiderme interne du piège.							
Glandes sur l'épiderme	Sur la tige immergée plagiotrope, la feuille, le piège et son pédicelle. Sessiles bifides arrondies pour la piège, bifides lancéolées pour les autres parties.							
	Sessiles simples arrondies pour toutes les parties.							



Légende : d. diatomées

Figure 3. Anatomie des glandes sur l'épiderme externe des pièges, tige, feuille d'*Utricularia stellaris* et *U. gibba* observées au microscope optique. a) Deux glandes sur la paroi externe du piège d'*U. stellaris* en coupe longitudinale (400 x). b) Une glande sur l'épiderme de la tige d'*U. stellaris* en coupe transversale (400 x). c) : Glandes réparties sur toute la paroi du piège d'*U. gibba* (200 x). d) Trois glandes sessiles arrondies situées sur les parois tangentielles des cellules de l'épiderme d'une piège d'*U. gibba*, en coupe longitudinale (200 x). e) Trois glandes sessiles arrondies sur le pédicelle du piège d'*U. gibba* (400 x).

Discussion

L'espèce *Utricularia gibba* possède une tige et des feuilles filiformes. Nous supposons que la disparition des individus d'*U. gibba* isolés en cages plastiques dans le marais est due au fait que l'individu devient la proie de tilapias dans le marais. De nombreux petits poissons se trouvent dans le site d'étude. Il est plus facile pour les poissons d'avaler les fragments de cette espèce vu sa taille qui est très fine (diamètre variant de 0,1 à 0,3 mm) et ses feuilles filiformes de 0,2 à 0,5 cm ; par rapport à l'espèce *U. stellaris* dont le diamètre est de 0,1 cm et les feuilles de taille jusqu'à 3 cm. Les individus d'*U. stellaris* isolés en cuvettes avec l'eau du marais et l'eau de pluie sont morts par le fait que

l'espèce est typiquement aquatique, elle a une partie basale qui pourrit au fur et à mesure qu'elle s'allonge. On parle de « plante mobile » (Lloyd, 1942). L'eau en cuvette est supposée moins riche en oxygène que l'eau du marais. Sur le plan anatomique, la tige d'*U. stellaris* est très riche en grosses lacunes aérifères et exige beaucoup d'oxygène ; c'est pourquoi elle ne peut pas survivre en cuvettes.

Mécanisme et fonctionnement des pièges

L'apparition d'un piège n'est pas constante, il peut être absent, mais aussi apparaît à l'ontogenèse. Les

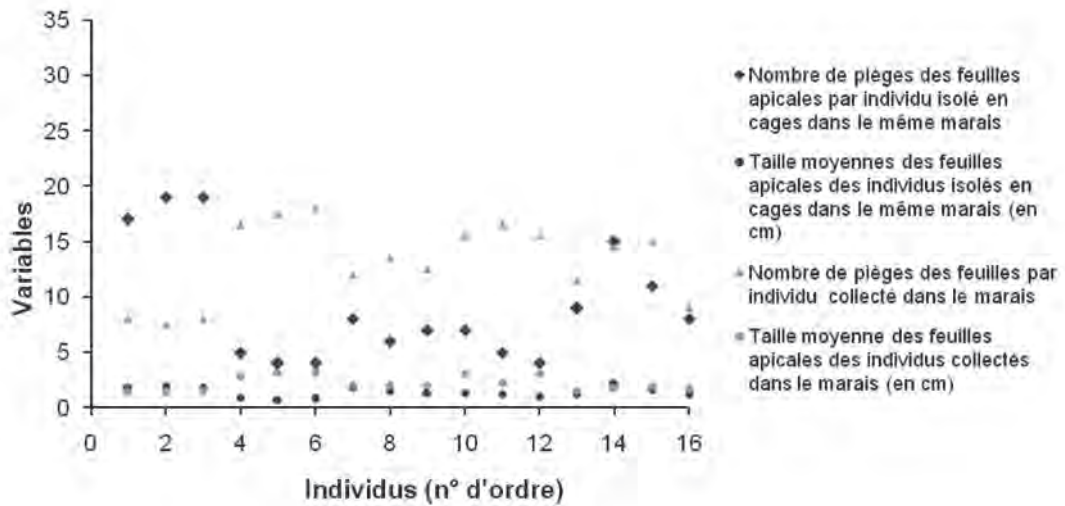


Figure 4. Abondance des pièges suivant la taille des feuilles apicales des individus d'*Utricularia stellaris* collectés et isolés en cages plastiques dans le marais de Mangatsa.

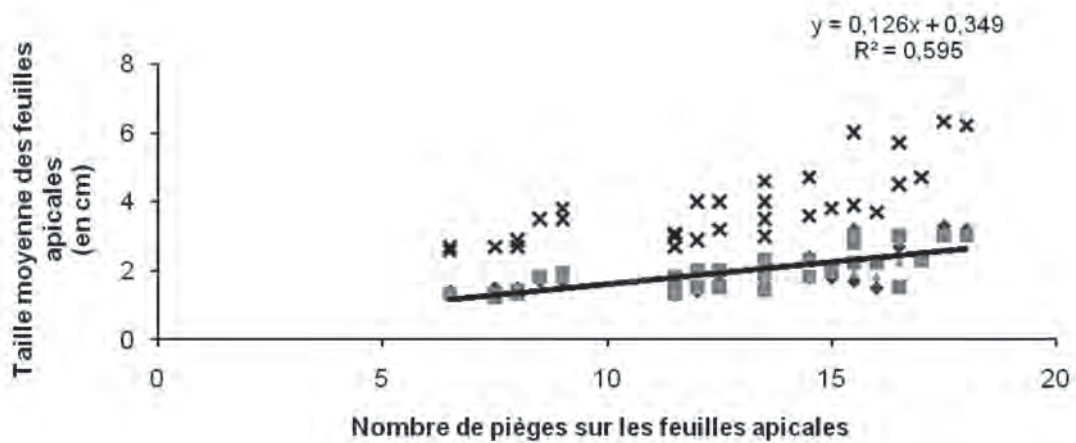


Figure 5. Corrélation entre l'abondance des pièges et la taille moyenne des feuilles apicales chez les individus collectés d'*Utricularia stellaris* dans le marais de Mangatsa.

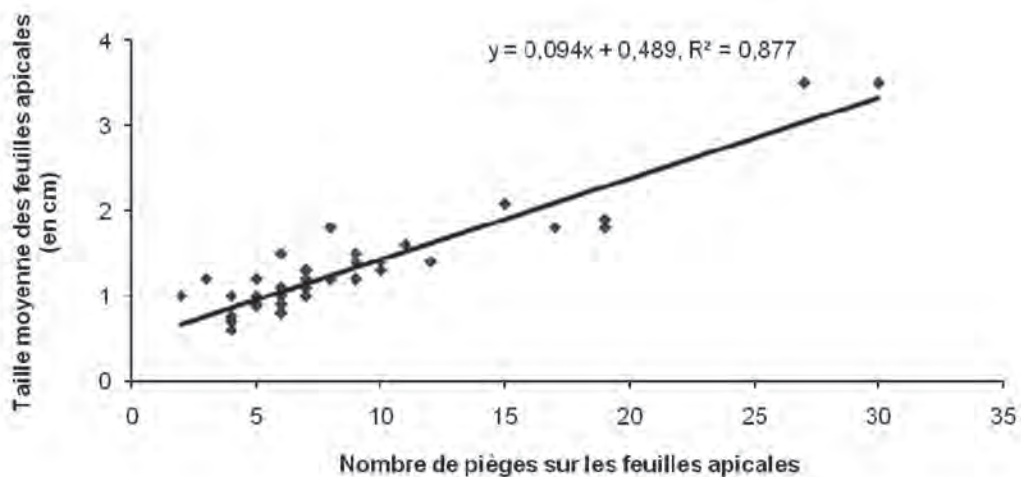


Figure 6. Corrélation entre l'abondance des pièges et la taille moyenne des feuilles apicales des individus d'*Utricularia stellaris* isolés en cages dans le marais de Mangatsa.

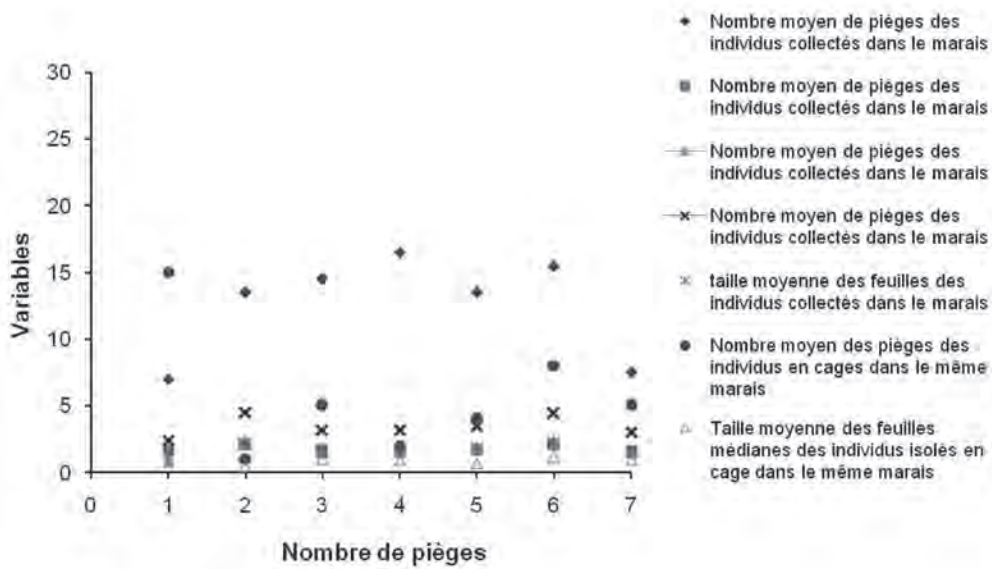


Figure 7. Abondance des pièges suivant la taille des feuilles médianes chez des individus d'*Utricularia stellaris* collectés et isolés en cage dans le marais.

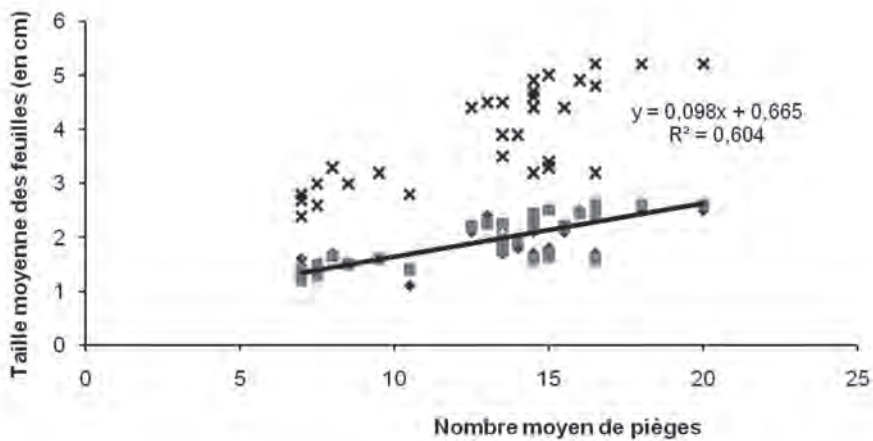


Figure 8. Corrélation entre l'abondance des pièges et la taille moyenne des feuilles médianes chez les individus collectés d'*Utricularia stellaris* dans le marais Mangatsa.

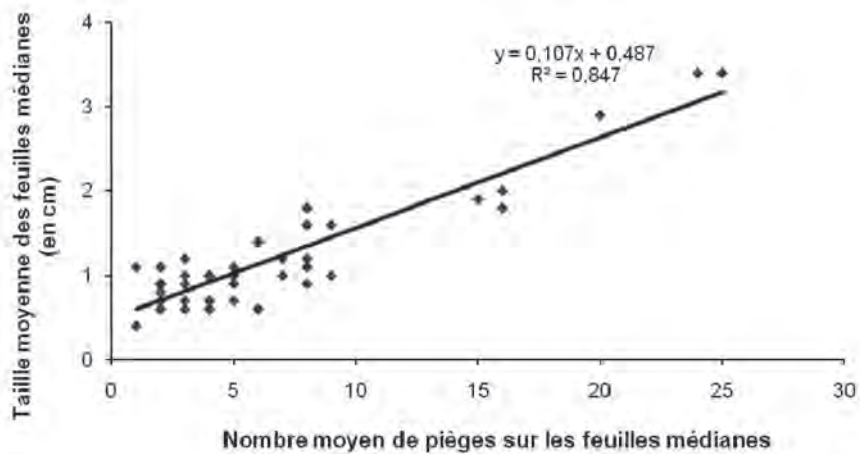


Figure 9. Corrélation entre l'abondance des pièges suivant la taille moyenne des feuilles médianes chez les individus d'*Utricularia stellaris* isolés en cages dans le marais de Mangatsa.

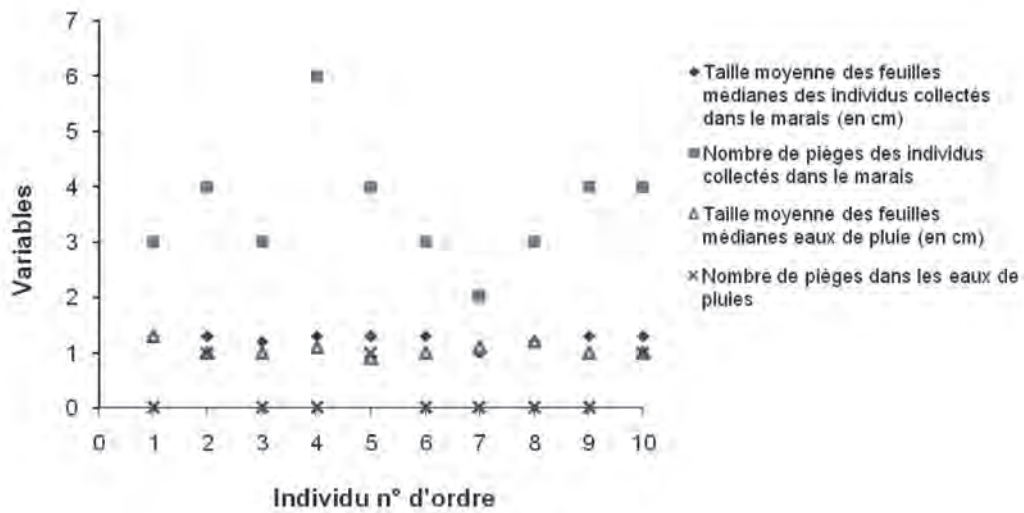


Figure 10. Abondance des pièges suivant la taille des feuilles médianes d'*Utricularia gibba* suivant les types de milieux (marais et eaux de pluie).

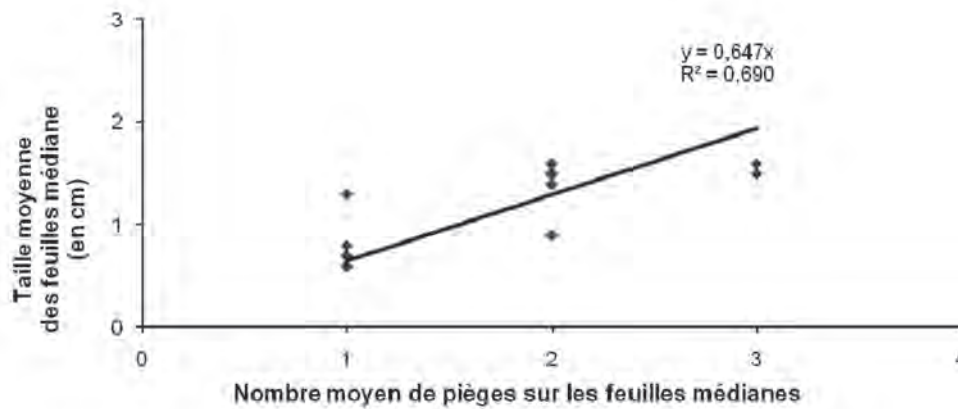


Figure 11. Corrélation entre le nombre de pièges et la taille des feuilles médianes chez les individus d'*Utricularia gibba* isolés en cuvettes avec l'eau du marais.

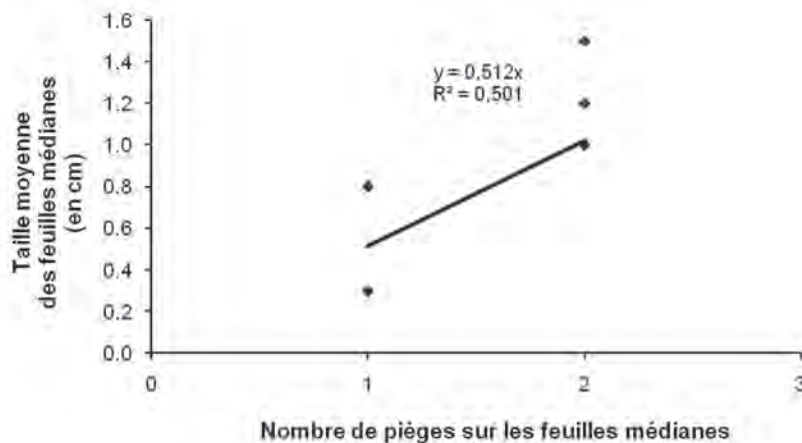


Figure 12. Corrélation entre le nombre de pièges et la taille moyenne des feuilles médianes chez les individus d'*Utricularia gibba* isolés en cuvettes remplies d'eau de pluie.

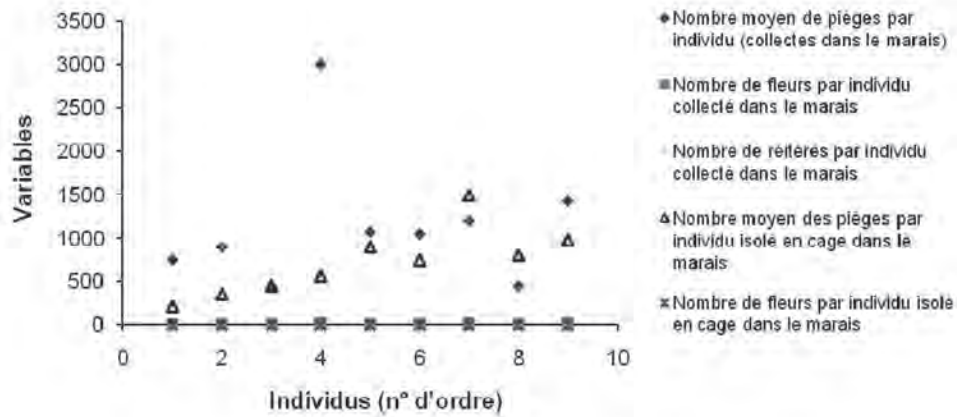


Figure 13. Sexualité et réitérés suivant l'abondance des pièges chez *Utricularia stellaris* collectés et isolés dans le marais.

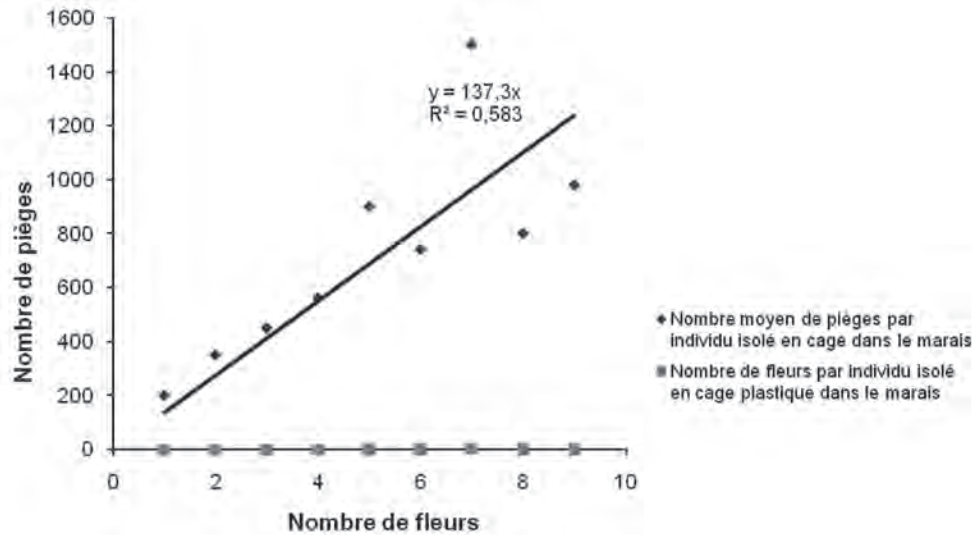


Figure 14. Corrélation entre le nombre de pièges et le nombre de fleurs des individus d'*Utricularia stellaris* isolés en cages plastiques dans le marais.

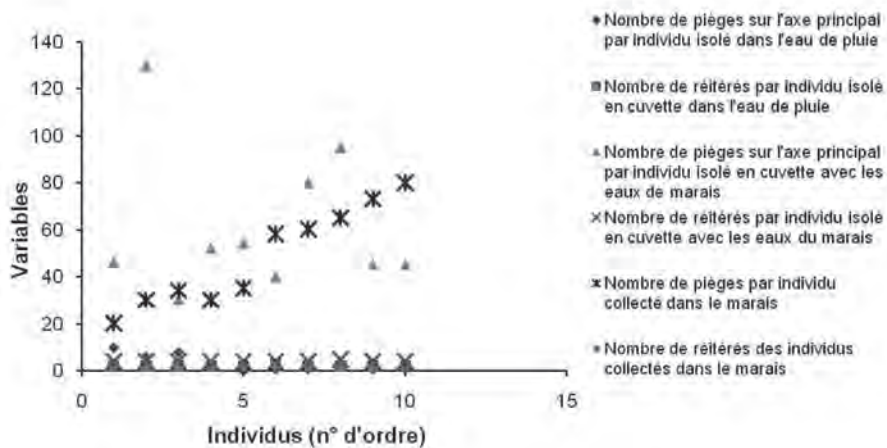


Figure 15. Abondance des réitérés suivant le nombre de pièges chez les individus d'*Utricularia gibba* isolés en cuvettes avec les eaux du marais ou collectés dans le marais.

pièges portés par une même feuille peuvent être de nombre, de couleur et de grandeur différents ; ils sont de couleur noire avec des proies dégradées par des enzymes. Leur fonctionnement varie d'un piège à l'autre : des pièges sont petits mais de couleur noire ; d'autres sont gros mais restent encore verts.

Les antennes et les glandes quadrifides aident à la pénétration (attraction, aspiration) des proies à l'intérieur de la piège (Vintéjoux *et al.*, 2005). Les glandes quadrifides digestives d'un piège comprennent deux types cellulaires (cellule basale et les processus quadrifides). Deux activités enzymatiques jouent un rôle important dans les pièges, l'une provenant de phosphatases acides, l'autre de protéases dont le mode d'action peut être comparé à celui de la pepsine (Vintéjoux & Shoar-Ghafari, 2005). Jobson *et al.* (2001) ont montré que les pièges sélectionnent les proies, en préférant plus de proie que les autres (cas de l'*Utricularia uliginosa* qui préfère l'*Elaphoidella* plus que les autres (Jobson *et al.*, 2001). Plus tard, il a été prouvé que les pièges capturent les espèces qui leurs conviennent. C'est le cas constaté chez *U. foliosa* où les pièges larges capturent plus de grosses proies. On s'est demandé comment les pièges digèrent les proies capturées. Récemment, Adamec (2007) a découvert que les pièges ne contiennent pas d'oxygène pendant une à douze heures, ce qui facilite la mort des proies à l'intérieur. La présence d'oxygène est seulement de 20 à 100 minutes après la capture des proies ; de ce fait, les glandes quadrifides et les trichomes ou poils sont adaptés à cette condition. La formation de piège varie d'un individu à un autre, (Honda, 2001). Sur le plan anatomique, l'observation au microscope électronique des pièges des espèces *U. volubilis*, *U. stygia* et *U. intermedia* a montré une paroi interne en labyrinthe avec transfert entre les cellules selon Plachno *et al.* (2005). Une observation au microscope électronique sera nécessaire pour savoir la forme de la paroi interne des pièges de nos deux espèces.

Pièges et proies

Les proies rencontrées dans les pièges sont composées des diatomées, des phytoplanctons, des zooplanctons, des rotifères, des algues brunes, des protozoaires et des microcrustacés. Les proies sont presque les mêmes pour les deux espèces. C'est surtout les diatomées qui sont nombreuses. Selon Bosserman (1983), les Utriculaires mangent des bactéries, des champignons, des rotifères, des algues brunes, des protozoaires et des microcrustacés. Chez *U. purpurea*, les contenus des pièges comprennent des algues bleues, vertes, des diatomées, des algues

brunes, des invertébrés multicellulaires (Richards, 2001). La présence des zooplanctons affecte positivement la croissance et le développement des *Utricularia* (Kosiba 1992). Une identification plus précise des espèces serait nécessaire pour savoir les variations des proies dans les pièges des utriculaires ainsi que les deux espèces étudiées.

Chez *U. stellaris*, nous avons constaté que les pièges sur les feuilles basales tombent juste avant le pourrissement des feuilles, après un certain temps de croissance alors que ceux de l'apex continuent à apparaître pendant l'ontogenèse.

Dans l'eau de pluie, seule un piège sur les vingt observés contient un seul invertébré. Ce qui permet de déduire dans cette expérience qu'aucun être vivant terrestre n'est venu entrer dans l'eau de pluie ne serait-ce que pour la ponte. Il n'y a d'échanges ni d'éléments nutritifs ni d'éléments organiques dans les eaux de pluie isolées en cuvettes. Avec l'absence de proies dans l'eau de pluie, les individus d'*U. gibba* sont plus pauvres par rapports à ceux d'autres milieux ; de ce fait, les feuilles sont petites et en plus, les pièges sont vides. Ils ont tendance à tomber dans les cuvettes avec eaux de pluie, contrairement à ceux des individus dans le marais ou dans l'eau de marais qui sont persistants. L'eau de pluie est très pauvre, la teneur en nitrate tiré à partir des proies est nulle ; ce qui cause un impact sur les pièges eux-mêmes, les complexes réitérés et la floraison.

Les pièges sont très efficaces pour capturer les proies chez les deux espèces qui vivent naturellement et collectés dans le marais, contrairement aux individus isolés en cuvette avec l'eau de pluie (aucun microorganisme, aucune végétation associée) ou isolés en cages dans le marais (avec microorganismes mais peu ; végétation associée élaguée). On peut dire d'après nos expériences que l'efficacité de la capture des proies ne dépend pas de la taille des antennes et de la taille des pièges, à l'occurrence de ce que disait Knight (1991). Elle dépend de l'équilibre du milieu et surtout de la présence des microorganismes.

Ainsi, les pièges ne peuvent pas assurer leur rôle sans les proies à capturer. Ils restent très petits et minuscules. On peut déduire aussi que leur grossissement dépend de la teneur en microorganismes.

Pièges et taille des feuilles

Une corrélation positive existe entre le nombre de pièges et la taille des feuilles chez *U. stellaris* aussi bien pour les individus collectés que ceux isolés dans le marais de Mangatsa. La corrélation est assez

faible pour les individus collectés dans le marais par le fait que des pièges ont tombé dans le milieu par enchevêtrement des individus les uns des autres ou au cours de la collecte. Les utriculaires possèdent un bon développement quand le milieu est riche : la quantité et la qualité des proies capturées sont meilleures, en plus de la capacité des pièges à capturer les proies est bonne. Sanabria-Aranda *et al.* (2006), chez *U. foliosa* ont démontré qu'une relation positive existe entre la quantité de carbohydrate dans les pièges et le nombre de proies capturées par proies. Friday (1991) a prouvé que chez *U. vulgaris*, la période de maturation des pièges pour être capables de capturer les proies est de 21 et 30 jours de croissance de la plante. Après ce stade, les pièges augmentent de taille jusqu'à 13% tandis que les feuilles augmentent jusqu'à 37%. Ce qui est confirmé dans notre expérience car la taille des feuilles médianes ainsi que le nombre de pièges sont importants à un mois de la culture. Knight *et al.* (1991) ont démontré chez *U. macrorhiza* que le nombre de proies capturées par les pièges par feuille varie significativement suivant la chimie de l'habitat, notamment la conductivité de l'eau. Malheureusement, nous n'avons pas pu faire l'analyse chimique de l'eau du marais pour confirmer cette théorie. En revanche, Jobson *et al.* (2002), ont constaté que le nombre de pièges par feuille est inversement en corrélation avec la disponibilité des ions dissous dans le lac. Ici, on constate que l'absence des microorganismes entraîne une diminution du nombre de pièges entraînant une diminution du nombre de fleurs, surtout chez *U. gibba*. Un déclin de la biomasse de leurs proies entraîne un effet néfaste sur leur développement (Harms, 2002).

Glandes

L'observation au microscope a montré que deux individus sont piégés par deux glandes situées sur l'épiderme de la tige chez *U. gibba*. De ce fait, nous déduisons que les glandes sur l'épiderme de la plante pourraient l'aider à absorber les proies et les éléments nutritifs dissous dans l'eau par absorption. Dans ce cas, cette espèce ne dépend pas seulement de pièges pour se nourrir. Pour leur apport nutritif et en l'absence de racine, la plante a besoin d'autres mécanismes tels que les glandes en plus de pièges pour croître rapidement, surtout pour *U. stellaris* qui est une plante mobile.

Pièges et les milieux

Rappelons que des variations sont constatées suivant les milieux chez *U. stellaris*, en ce qui concerne l'abondance des pièges des individus collectés. Ceci s'explique par le fait que les conditions écologiques telles l'ensoleillement, la température, ainsi que les microorganismes dans l'eau sont différentes dans les cages où la végétation associée telle que *Eleocharis* sp., *Nymphaea stellata*, *Neptunia oleracea*, est élaguée. A cet effet, l'ombrage a changé, la température de l'eau est beaucoup plus élevée par rapport à la normale. Ceci est due à la paroi de la cage en plastique qui est de couleur transparente, de ce fait, la lumière peut y pénétrer ; cependant, la matière en plastique peut réchauffer l'individu isolé en plus de l'élagage de la végétation aquatique aux alentours. Or, les espèces aquatiques immergées présentent une remarquable sensibilité aux variations interannuelles de la température (Lacoul, 2006). Cette sensibilité est également rencontrée chez les plantes marines (Molenaar *et al.*, 2000). Les deux facteurs température et ensoleillement influent également sur la quantité des proies et la qualité de l'eau de l'habitat, qui jouent un rôle positif important sur l'apparition des pièges (Knight, 1991). Si certains auteurs disaient que les plantes carnivores sont capables de se développer dans des milieux pauvres grâce aux pièges (Ellison *et al.*, 2003), il est prouvé dans le présent travail que les pièges ne sont efficaces (pour avoir un bon nombre de fleurs et de réitérés) que si le milieu est stable, en équilibre avec la végétation aquatique et capable de nourrir les microorganismes. En milieu pauvre, même si elles sont présentes, elles restent inactives, vides et finissent par tomber.

Architecture

Utricularia gibba possède des réitérés beaucoup plus importants (tous les quatre à six nœuds), avec des pièges persistants sur les feuilles (à l'exception des individus dans l'eau de pluie), tandis que les réitérés d'*U. stellaris*, qui est une plante mobile, apparaissent tous les 8 à 10 nœuds, avec des pièges qui tombent facilement et des feuilles basales qui se pourrissent en même temps (Ranarijaona *et al.*, sous presse). Les réitérés sont importants chez les individus isolés en cuvette dans l'eau du marais. De ce fait, les feuilles sont nombreuses suivant les réitérés. Les pièges pourraient être nombreuses également surtout quand les feuilles sont trifides aux extrémités ou avec des subdivisions beaucoup plus important à deux ou trois mois de croissance pour *U. gibba*. Avec la présence

de microorganisme dans le milieu, la sexualité est abondante. Ce phénomène est expliqué par le manque d'espace dans le marais car les individus y sont enchevêtrés les uns des autres, contrairement aux individus dans les cuvettes, où il y a plus d'espace et la duplication se fait facilement. Les pièges fonctionnent normalement en capturant les proies, et devenues nombreuses avec l'âge de l'individu. On peut dire donc que les pièges, comme les complexes réitérés, exigent un certain équilibre de leur milieu pour naître, se développer et se reproduire.

Conclusion

Chez *U. stellaris*, une corrélation existe entre le nombre de pièges et :

- la taille des feuilles ;
- les réitérés ;
- la sexualité ;

chez les individus collectés dans le marais et ceux isolés en cages dans le marais de Mangatsa.

Cette corrélation est forte entre le nombre de pièges et la taille des feuilles chez les individus isolés dans le marais : égale à 0,87 pour les feuilles apicales et 0,8 pour les feuilles médianes.

Chez *U. gibba*, la corrélation existe entre le nombre de pièges et la taille des feuilles ainsi que le nombre des réitérés mais faible (égale à 0,69) chez les individus isolés en cuvette avec les eaux de marais. Avec les eaux de pluie, cette corrélation est très faible et égale à 0,50. La corrélation est absente en ce qui concerne le nombre de pièges et le nombre des réitérés chez *U. gibba*. En milieu pauvre, les plantes survivent mais rabougries, avec une floraison dérisoire ou parfois même absente, quand le milieu est pauvre (cas des eaux de pluie), le nombre de réitérés ainsi que la taille des feuilles sont faibles, en plus les pièges restent inactifs et tombent facilement. Le phénomène inverse est valable.

Les pièges peuvent être aidés par les glandes qui se répartissent sur l'épiderme de la plante, par absorption des éléments dissous. Les activités des pièges varient d'une feuille à l'autre sur un même individu. L'apparition des pièges est influencée par la température et l'ensoleillement, et surtout les microorganismes (phytoplanctons ou zooplanctons). Les pièges exigent un milieu équilibré sans perturbation anthropique.

Vu le fonctionnement des pièges en rapport avec la qualité du milieu, une dégradation du marais par la sédimentation (entraînant un tarissement de l'eau ou une perte des microorganismes dans l'eau), ou le

changement climatique a un effet néfaste sur le milieu aquatique. Ce qui entraîne un non fonctionnement des pièges et une disparition même des utriculaires présentes, pouvant causer également un effet néfaste sur leur régénération d'une part mais aussi sur les oiseaux et les poissons qui en dépendent d'autre part.

Par conséquent, la conservation de la biodiversité est valable pour tout être vivant, sans exception.

Les diversités morphologique et anatomique, l'abondance des glandes sur l'épiderme en plus des pièges, leurs fonctions à la place des racines, montrent l'évolution convergente des utriculaires par rapport à d'autres angiospermes.

Remerciements

Cette recherche a été financée par le projet MADES (Coopération française) action EB3. Nos reconnaissances s'adressent à tous les rapporteurs et éditeurs du présent article. Un grand merci à FOFIFA Mahajanga, à l'UMR AMAP Montpellier, et à l'Université de Mahajanga.

Références bibliographiques

- Adamec, L. 2007.** Oxygen concentrations inside the traps of the carnivorous plants *Utricularia* and *Genlisea* (Lentibulariaceae). *Annals of Botany*, 100: 849-856.
- Bosserman, R. W. 1983.** Elemental composition of *Utricularia* periphyton ecosystems from Okefenokee Swamp. *Ecology*, 64: 1637-1645.
- Ellison, A. M., Gotelli, N. J., Brewer, J. S., Cochran-Stafira, D. L., Kneitel, J. M., Miller, J. E., Worley, T. E. & Zamora, R. 2003.** The evolutionary ecology of carnivorous plants. *Advances in Ecological Research*, 33:1-74.
- Friday, L. E. 1991.** The size and shape of traps of *Utricularia vulgaris* L. *Functional Ecology*, 5 (5): 602-607.
- Harms, S. 2002.** The effect of bladderwort (*Utricularia*) predation on microcrustacean prey. *Freshwater Biology*, 47: 1608-1617.
- Honda, M. 2001.** Insectivorous plants in the wilderness. www.iCarnivorousPlants.com
- Richards, J. H. 2001.** Bladder function in *Utricularia purpurea* (Lentibulariaceae): Is carnivory important? *American Journal of Botany*, 88 (1): 170-176.
- Jobson, R. W. & Morris, E. C. 2001.** Feeding ecology of a carnivorous bladderwort (*Utricularia uliginosa*, Lentibulariaceae). *Austral Ecology*, 26 (6): 680-691.
- Jobson, R. W. & Albert, V. A. 2002.** Molecular rates parallel diversification contrasts between carnivorous plant sister lineages. *Cladistics*, 18: 127-136.
- Knight, S. E. & Frost, T. M. 1991.** Bladder control in *Utricularia macrorhiza*: Lake-specific variation in plant investment in carnivory. *Ecology*, 72 (2): 728-734.

- Kosiba, P. 1992.** Studies on the ecology of *Utricularia vulgaris* L. II. Physical, chemical and biotic factors and the growth of *Utricularia vulgaris* L., in cultures in vitro. *Ekologia Polska*, 40: 193-212.
- Lacoul, P. & Freedman, B. 2006.** Environmental influences on aquatic plants in freshwater ecosystems. *Environmental Reviews*, 14: 89-136.
- Lloyd, F. E. 1942.** *The carnivorous plants*. Chronica Botanica, New York.
- Moat, J. & Smith, P. 2007.** *Atlas de végétation de Madagascar*. Royal Botanic Garden, Kew.
- Müller, K. & Borsch, T. 2005.** Phylogenetics of *Utricularia* (Lentibulariaceae) and molecular evolution of the trnK intron in a lineage with high substitutional rates. *Plant Systematics and Evolution*, 250: 39-67.
- Pidgeon, M. 1996.** An ecological survey of Lake Alaotra and selected wetlands of central and eastern Madagascar in analysing the demise of Madagascar Pochard *Aythya innotata*. *Working Group on Birds of the Madagascar Region Newsletter*, 6:17-19.
- Plachno, B. J., Jankun, A. & Faber, J. 2005.** Development of the wall labyrinth in pavement epithelium hairs of some *Utricularia* species. *Acta Biologica Cracoviensia, Series Botanica*, 47 (1): 109-113.
- Ranarijaona H. L. T., Caraglio, Y., Edelin, C. & Barthélémy, D. Sous presse.** Architecture des plantes carnivores aquatiques. Cas d'*Utricularia gibba* (Lentibulariaceae). *Plant Biology*.
- Reifenrath, K., Theisen, I., Schnitzler, J. & Porembski, S. 2006.** Trap architecture in carnivorous *Utricularia* (Lentibulariaceae). *Flora*, 201: 597-605.
- Sanabria-Arandra, L., Gonzalez-Bermudez, A., Torres, N. N., Guisande, C., Manjarres-Hernandez, A., Valloyes-Valois, V., Diaz-Olarte, J., Andrade-Sossa, C. & Duque, S. R. 2006.** Predation by the tropical plant *Utricularia foliosa*. *Freshwater Biology*, 51: 1999-2008.
- Taylor, P. 1989.** *The genus Utricularia: A taxonomic monograph*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Vintéjoux, C. & Shoar-Ghafari, A. 2005.** Glandes digestives de l'Utriculaire: Ultrastructures et fonctions. *Acta Botanica Gallica*, 152 (2), 131-145.