

FORÊT • NATURE

OUTILS POUR UNE GESTION
RÉSILIENTE DES ESPACES NATURELS

Tiré à part de la revue **Forêt.Nature**

La reproduction ou la mise en ligne totale ou partielle des textes
et des illustrations est soumise à l'autorisation de la rédaction

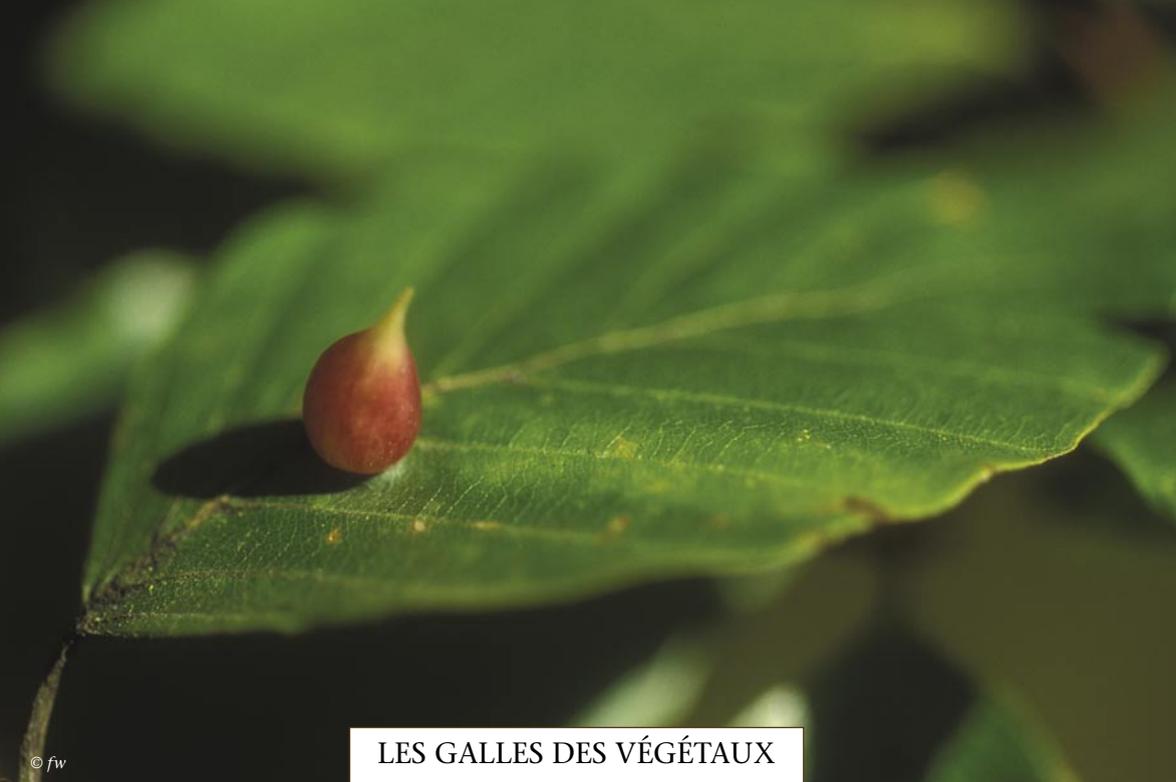
foretnature.be

Rédaction : Rue de la Plaine 9, B-6900 Marche. info@foretnature.be. T +32 (0)84 22 35 70

Abonnement à la revue Forêt.Nature :
librairie.foretnature.be

Abonnez-vous gratuitement à Forêt.Mail et Forest.News :
foretnature.be

Retrouvez les anciens articles de la revue
et d'autres ressources : **foretnature.be**



© fw

LES GALLES DES VÉGÉTAUX

CHRISTINE DABONNEVILLE

Qui ne s'est pas interrogé sur la signification de ces anomalies morphologiques visibles sur de nombreux végétaux ? Ces excroissances bizarres sont en fait des abris sophistiqués hébergeant et nourrissant la progéniture d'organismes parasites variés. Voici comment les inter-relations étroites entre l'agresseur et l'agressé peuvent être à l'origine de ces galles végétales.

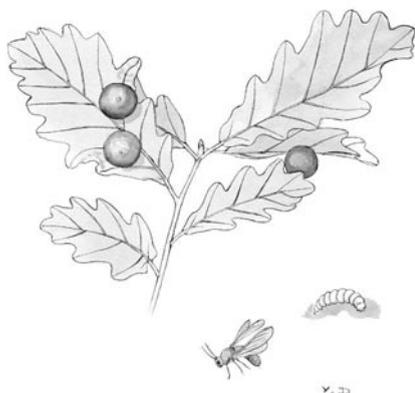
Les curieux de nature ont sûrement déjà remarqué, au cours de leurs balades naturalistes, la présence anormale d'excroissances végétales de forme très variées comme des billes brunes ligneuses sur des feuilles de chênes, des chevelures hirsutes sur des rameaux d'égliantiers, des pustules rougeâtres sur des feuilles d'érables ou encore des gousses écarlates au sein du feuillage de pistachiers. Toutes ces bizarreries « architecturales » sont en fait des galles ou cécidies (du grec *kêkis*, *idos* « noix de galle »), tumeurs végétales déclenchées par le développement d'un pa-

rasite. Ces locataires indésirables peuvent élire domicile dans différentes parties de la plante et peuvent être issus de groupes très divers comme celui des bactéries, des champignons ou des invertébrés ; ces derniers sont représentés par des nématodes, des acariens ou des insectes. Les galles sont parfois observées sur des végétaux « inférieurs » : fougères, mousses, lichens ou algues, mais elles sont majoritairement présentes chez les végétaux dits « supérieurs », en particulier les Angiospermes dont les cécidies hébergent surtout des Arthropodes.

ARTHROPODES CÉCIDOGÈNES
ET VÉGÉTAUX :
DES RELATIONS TRÈS ÉTROITES

Les espèces cécidogènes sont représentées par 15 % d'acariens et 74 % d'insectes. On connaît actuellement 13 000 espèces d'insectes générateurs de galles. Tous ces parasites ont une taille insignifiante, point commun qui aurait dû les laisser dans l'ombre si leurs larves ne logeaient pas dans des habitats particulièrement voyants.

Ces abris sont d'une remarquable spécificité. Chaque espèce parasite n'élira domicile que sur une plante bien précise et uniquement sur une partie de celle-ci : racine, tige, bourgeon, fleur ou feuille, ce dernier choix étant le plus fréquent. Le chêne, plante-hôte la plus recherchée par les insectes cécidogènes, peut présenter jusqu'à cent galles différentes développées sur toutes les parties de l'arbre. La modification végétale provoquée par le développement de l'intrus lui est spécifique : c'est le parasite, par l'intermédiaire



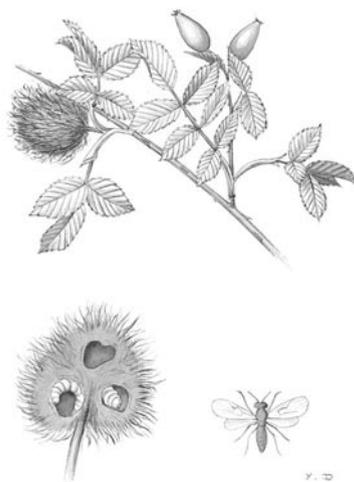
de son patrimoine génétique, qui est responsable de l'anatomie et de la morphologie de la galle qui l'héberge. D'où la très grande diversité de formes des cécidies et la possibilité d'identifier le minuscule habitant uniquement à partir des caractéristiques de sa galle-abri. Cette relation étroite entre l'arthropode parasite et son hôte est le fruit d'une co-évolution débutée il y a plusieurs centaines de millions d'années (les plus anciennes galles fossiles probablement dues à ces invertébrés sont datées du Carbonifère c'est-à-dire environ 300 millions d'années).

LA GALLE : LA TRANSFORMATION
DU VÉGÉTAL EN MÈRE PORTEUSE

Les galles les plus complexes sont provoquées par des Cynipidés, petites guêpes s'attaquant surtout aux Fagacées (chênes en particulier) mais aussi aux Rosacées. C'est sur ces dernières, plus précisément sur les églantiers, que l'on peut observer ces chevelures hirsutes rassemblées en boules rougeâtres communément appelées « barbe de Saint-Pierre » ou « bédégar » (nom d'origine persane signifiant « emporté par le vent »). L'intérieur comprend de nombreuses petites loges ovales occupées chacune par une larve du cynips *Diplolepis rosae* : le rameau de rose sauvage s'est transformé en une véritable pouponnière. Pour comprendre le déterminisme de cette métamorphose végétale, prenons un cas un peu plus simple en suivant les étapes de la transformation d'une feuille d'églantier en une galle à chambre unique pour larve d'un autre cynips, *Diplolepis rosaefolii*.

Galle-baie de raisin.

Tout commence par un œuf : la guêpe femelle le dépose à l'aide de sa tarière* entre les nervures d'une feuille. Cette dernière précision est importante car la transformation ne pourra avoir lieu que si les tissus végétaux comportent des cellules totipotentes, c'est-à-dire qui ont le pouvoir de se transformer en n'importe quel type cellulaire. C'est le cas des méristèmes* des racines ou des bourgeons et du cambium* des tissus conducteurs de sève. Mais revenons à notre œuf exposé sur la surface foliaire : il sécrète des enzymes qui vont digérer les tissus de l'hôte et lui permettre de s'enfoncer dans la feuille. D'externe, il se retrouve ainsi interne, enfermé dans une loge de parenchyme*.



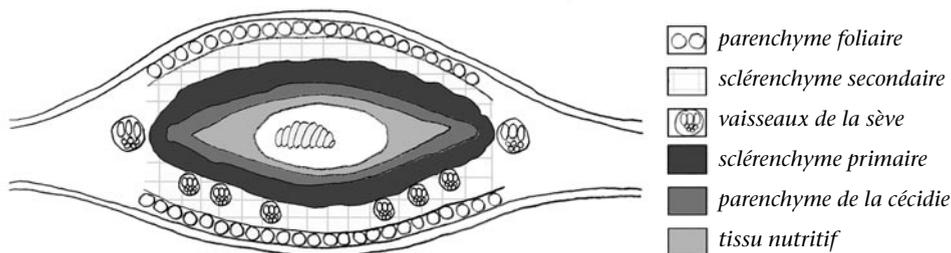
Galle de l'églantier avec son parasite, *Diplolepis rosae*.

La larve issue de l'éclosion va contrôler la suite de la cécidogénèse. Les déterminismes précis de cette transformation végétale ne sont pas encore bien élucidés, mais il semble que le parasite utilise les propres molécules de la plante pour former la cécidie. Le suc salivaire de l'insecte, réparti de façon homogène dans la chambre larvaire par le déplacement du parasite, serait à l'origine des modifications nécessaires à la formation d'une galle. Les enzymes présentes dans la salive vont digérer les protéines végétales en acides aminés, en parti-

culier en tryptophane qui est le précurseur d'une hormone végétale : l'auxine. Le cocktail acides aminés-auxine va provoquer la multiplication des cellules foliaires, l'augmentation de leur taille et leur différenciation. Des couches concentriques de différents tissus vont ainsi s'organiser

* Les mots suivis d'un astérisque sont repris dans le lexique, page 14.

Coupe schématique d'une galle de *Diplolepis rosae*.



autour de l'insecte : la chambre larvaire se retrouve tapissée d'une fine couche de tissu nutritif, riche en lipides, et issue de la transformation des cellules parenchymateuses qui constituent la couche suivante ; un revêtement sclérenchymateux* finit de délimiter la loge du parasite. Autour, les tissus sont traversés par des vaisseaux qui convergent vers la chambre larvaire et lui apportent ainsi tous les éléments nutritifs nécessaires au développement de la future guêpe. La structure tissulaire de cette paroi nourricière, pauvre en chlorophylle mais enrichie en nutriments, présente de grandes similitudes avec celle d'un fruit et on peut pousser la comparaison plus loin en disant que cette chambre joue le rôle d'un utérus.

La cécidogénèse se termine avec la phase de maturation : la multiplication cellulaire diminue, la couche de sclérenchyme* se durcit et la larve cesse de puiser dans les ressources nutritives de son hôte. Elle assure sa croissance qui s'accélère en consommant les parois de sa chambre puis, arrivée à la couche dure et immangeable de sclérenchyme, elle se transforme en nymphe.

DIFFÉRENTS MODÈLES D'ABRIS-NOURRICIERS

Les caractéristiques de la chambre larvaire sont à peu près identiques pour toutes les galles de cynips, ce sont les couches externes qui présentent une certaine diversité. Dans les cécidies des chênes, elles accumulent des composés phénoliques, dont des tannins qui sont en partie transformés en acide gallique par les tannases présentes dans le suc salivaire de la larve. La présence de ces tannins assure une protection contre les moisissures et les éventuels « cécidophages ». La maturation de ces galles est aussi caractérisée par la lignification plus ou moins poussée des tissus entourant la loge parasitaire, ce durcissement ayant au moins deux fonctions : protéger la future nymphe des prédateurs et permettre à la galle de se détacher de la plante-hôte avant la chute des feuilles. En effet, dans le cas des guêpes réalisant leur diapause* durant l'hiver, la cécidie renfermant la nymphe, et qui est maintenant tombée sur le sol, se retrouvera recouverte de feuilles mortes et donc bien à l'abri et au chaud pour passer la mauvaise saison.

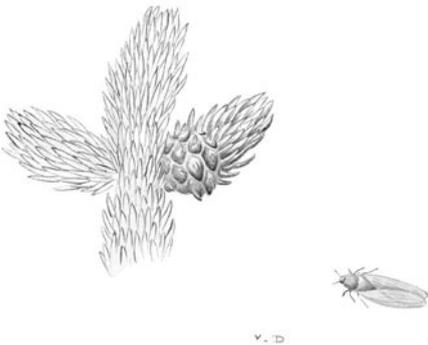
L'initiation de la cécidogénèse n'est pas toujours dévolue à l'œuf. Chez d'autres Hyménoptères, les tenthredes, c'est la

Les mots pour le dire

- *tarière* : n. f., appendice situé à l'extrémité de l'abdomen de certaines femelles d'insectes et servant à la fois à percer et à pondre des œufs.
- *méristème* : n. m., tissu végétal formé de cellules indifférenciées capables de se multiplier et former de nouveaux organes.
- *cambium* : n. m., couche de cellules situées entre les tissus conducteurs de sève et assurant la croissance en épaisseur de la plante.
- *parenchyme* : n. m., tissu de remplissage formé de cellules peu spécialisées.
- *sclérenchyme* : n. m., tissu de soutien végétal formé de cellules à parois lignifiées.
- *diapause* : n. f., phase d'arrêt du développement d'un organisme pendant des périodes défavorables de l'environnement.
- *parthénogénétique* : adj. capacité à développer un embryon sans qu'il y ait eu fécondation.

female qui déclenche la formation de la galle : à l'aide de sa tarière dentée (à l'origine de son surnom de « mouche à scie »), elle introduit son œuf dans les tissus végétaux (d'un saule généralement) ainsi que des sécrétions de ses glandes accessoires qui vont activer la croissance végétale. Ce rôle d'initiatrice joué par la femelle se retrouve chez certains pucerons : les galles « en ananas » des épicéas qui hébergent des colonies d'Adelgidés apparaissent sous l'effet des piqûres d'une fondatrice et donc avant la ponte des œufs.

La fonction nutritive de la galle présente aussi des variations suivant la nature du parasite. Le tissu nourricier peut être absent ; c'est le cas des pucerons qui se nourrissent en aspirant la sève élaborée apportée par les vaisseaux présents autour de la galle. C'est aussi le cas des Cécidomyiidés (Diptères) : le moucheron femelle pond des œufs « saupoudrés » de spores de champignon qui vont germer et tapisser la galle d'un feutrage mycélien ; cette paroi fongique qui va englober les larves leur servira à la fois de nourriture et de protection contre les éventuels hyperparasites.



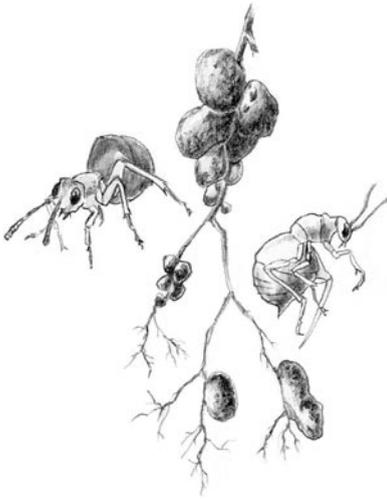
Des cynips importés de Chine

Le cynips du châtaignier, *Dryocosmus kuriphilus Yasumatsu*, est pour son hôte un redoutable ravageur. Il pond ses œufs dans les bourgeons, provoquant par la suite une baisse importante de la fructification. Originaire de Chine, il a pu voyager par l'intermédiaire des échanges commerciaux et atteindre ainsi l'Italie en 2002. En 2005, deux cas de châtaigniers parasités ont été signalés dans les Alpes-Maritimes. Son introduction en France serait un désastre pour les producteurs de châtaignes. Pour éviter cela, un système de surveillance et d'information a été mis en place sur tout le territoire national. La Garantie voyageuse n° 70, dans son article sur « pollution biologique », présentait une planche sur ce parasite et son hôte.

DEUX GALLES DIFFÉRENTES POUR UNE MÊME ESPÈCE

Tout le monde le sait : les fruits du chêne sont des glands. Et pourtant, certains de ces arbres majestueux (*Quercus robur*, *Q. petraea*, *Q. pyrenaica*, *Q. cerris* ou *Q. pubescens*) pourraient être pris pour des pommiers : au printemps, leurs branches exhibent des dizaines (et même parfois des centaines) d'excroissances blanc jaunâtre à rougeâtres de la taille d'une pomme. Mais la comparaison s'arrête là : ce n'est pas une pulpe juteuse et sucrée que l'on trouve à l'intérieur mais une matière hétérogène, spongieuse en périphérie et ligneuse au centre ; ce dernier est « rempli de trous » ou logettes occupées chacune par une larve d'un joli blanc nacré. Cette fausse pomme est donc une galle, issue

Galle « en ananas » d'un épicéa, provoquée par un Adelgide.



« Galles-truffes » et « galle-pomme » de chêne, engendrées par *Biorhiza pallida*.

de la transformation d'un bourgeon après qu'un cynips, *Biorhiza pallida*, y a introduit ses œufs. De façon moins spectaculaire, ce même arbre porte sur ses racines des sortes de truffes, mais, là aussi, la ressemblance n'est qu'externe : ces faux champignons hébergent chacun une larve qui devra attendre seize mois sous terre avant de se transformer en une petite guêpe aptère, à l'allure de fourmi. Elle a du coup été baptisée *Biorhiza aptera* par les premiers scientifiques qui l'ont décrite. Mais d'autres observations plus approfondies ont montré que les galles-pommes et les galles-truffes abritent une seule et même espèce ! En effet, cet insecte présente un cycle de vie de deux ans avec une alternance de deux générations très différentes. La première se déroule en hauteur, dans les bourgeons terminaux, durant le printemps et l'été ; les adultes sortant des galles-pommes sont ailés et sexués et les femelles fécondées vont s'enterrer au pied de l'arbre pour pondre dans les racines. La

génération suivante est asexuée et aptère : chaque larve passe plus d'une année dans sa galle-truffe avant de se métamorphoser un beau jour printanier en une femelle parthénogénétique* qui grimpera le long du tronc jusqu'à l'extrémité des branches pour aller pondre ses œufs.

Ce cas n'est pas unique. Les Cynipidés présentent souvent des générations alternantes dont chaque stade larvaire se déroule dans une galle différente, soit sur la même plante-hôte, soit sur deux espèces différentes. On retrouve cette succession de générations et donc de galles chez les Phylloxeridés, pucerons devenus tristement célèbres avec, en 1861, l'introduction accidentelle d'Amérique en Europe de l'un d'entre eux : le phylloxera de la vigne (*Viteus vitifolii*). Dans son pays d'origine, ce parasite présente deux phases cécidogènes, l'une se déroulant sous les feuilles et l'autre dans les racines de la plante-hôte. Mais importé dans les vignes européennes

aux feuilles plus résistantes que celles de leurs consœurs américaines, le puceron n'a alors pu réaliser que la phase radicole. Impossible du coup d'intervenir efficacement dans son cycle et d'arrêter sa prolifération ; les importants dégâts dans le vignoble qui ont suivi l'introduction de cette « peste » ne seront enrayés qu'à la veille de la première guerre mondiale avec l'utilisation de porte-greffes américains résistants au phylloxera.

DE LA GALLE-PARASITE À LA GALLE SYMBIOTIQUE

Les relations établies entre le cécidogène et la plante-hôte sont de type parasitaire : la larve se développe en détournant à son profit une partie des matières nutritives du végétal qui, en plus de l'alimenter, le protège. Dans la plupart des cas, les préjudices occasionnés par la formation de la galle sont assez modérés (cf. le chêne qui peut porter une centaine de galles) et moins importants que ceux provoqués par des phytophages : il n'y a pas destruction de tissus avec les risques d'infections qui en découlent mais, au contraire, construction de nouveaux tissus. Les galles engendrées par les insectes correspondent donc à un parasitisme « allégé » et limité par la réaction du végétal qui englobe et isole l'intrus du reste de la plante-hôte.

Il existe cependant un cas particulier où la relation cécidogène-plante n'est plus à sens unique mais à bénéfices réciproques : c'est celui du blastophage et du figuier. Cet arbre fruitier est représenté en Europe par une seule espèce (*Ficus carica*) existant cependant sous deux formes : l'une sauvage et l'autre cultivée, la fructification de la deuxième pouvant dépendre de la



« Cornicules » sur pistachier abritant des larves d'*Aphis pistaciae*.

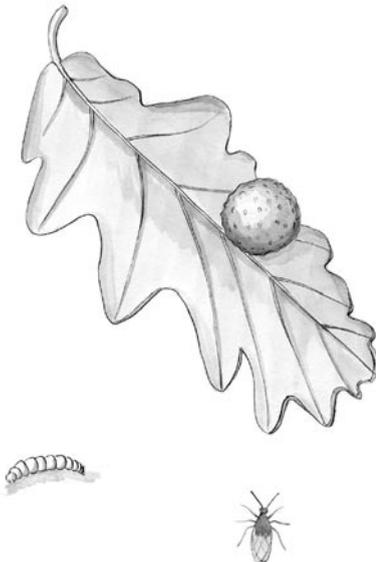
présence de la première. La reproduction du figuier se déroule suivant un scénario assez long et compliqué. En résumé : le figuier sauvage est parasité par une microguêpe, *Blastophaga psenes* qui pond ces œufs dans les ovaires des fleurs femelles. Le développement des larves à l'intérieur des inflorescences engendre une figue-galle stérile. La sortie des adultes, quelques semaines plus tard, va permettre la pollinisation de la nouvelle génération de fleurs et la formation de figues-fruits fertiles. La relation plante-insecte bascule ainsi du parasitisme à la symbiose : les bénéfices deviennent réciproques, le végétal assurant le développement de la larve et l'animal la pollinisation des fleurs.

Cette coopération se déroule dans le figuier sauvage. La variété domestique étant dépourvue de fleurs mâles, les fleurs femelles ne pourront être fécondées que par l'intermédiaire des guêpes issues des figues-galles du figuier sauvage. Mais la plupart des variétés cultivées aujourd'hui sont parthénogénétiques et sont ainsi non dépendantes de la présence de leurs consœurs sauvages pour fructifier.

LA GALLE : UN VÉRITABLE ÉCOSYSTÈME

Bien souvent, la galle n'est pas occupée uniquement par l'animal qui l'a créée. Ce milieu de vie qui offre à la fois le gîte et le couvert peut être « squatté » par des profiteurs plus ou moins nombreux. Dans une seule cécidie de *Biorhiza pallida*, on a pu dénombrer jusqu'à 75 espèces dif-

« Noix de galle » engendrée par un cynips.



férentes en plus du propriétaire attiré, celui-ci pouvant d'ailleurs plus ou moins apprécier leur présence. En effet, à côté des commensaux, c'est-à-dire ceux qui viennent là pour profiter de la table bien garnie, des prédateurs, des parasites et même des hyperparasites peuvent aussi être présents, tout ce petit monde transformant la galle en un véritable écosystème. Le parasitisme de l'hôte est réalisé de manière intrusive. Chez les cynips, par exemple, les parasites sont souvent des Hyménoptères Chalcidiens : ces microguêpes pondent directement dans la larve en enfonçant leur tarière à travers la paroi de la galle.

La présence et le développement de ces intrus peuvent modifier l'aspect de la cécidie qui dépend normalement de la seule action de l'espèce cécidogène. L'identification de cette dernière à partir des caractéristiques morphologiques de la galle doit donc se faire avec prudence. De même, le locataire observé à un moment donné n'est pas forcément le responsable de la formation de la cécidie, d'autant plus que celle-ci peut servir de gîte une deuxième fois après le départ de son propriétaire.

L'UTILISATION DES GALLES PAR L'HOMME

De tout temps l'homme a su utiliser les multiples ressources offertes par la nature. Les galles aux parois riches en tanin et pigments n'ont pas échappé à cette exploitation.

Dès l'Antiquité, les « noix de galles » ont été récoltées pour profiter de leur ressource en tanin. Ces cécidies sphériques, en-

gendrées en Europe par le cynips *Andricus kollari*, sont connues surtout en tant que « billes de bois » visibles sur les feuilles de chênes (*Quercus robur*, *Q. petraea* ou *Q. pubescens*) ou jalonnant le sol autour de ces arbres. Les galles, pulvérisées puis mélangées à du sulfate de fer et à de la sève de cerisier, permettaient l'obtention d'une encre noire de haute qualité.

Jusqu'au XIX^e siècle, les principales sources d'acide tannique étaient obtenues soit à partir des « noix d'Alep » ou « noix du Levant », engendrées par *Andricus tinctoria* sur *Quercus infectoria* (chêne d'Asie Mineure), soit à partir des galles provoquées par le puceron *Aphis sinensis* sur *Rhus semialata* (sumac répandu en Chine). La poudre seule servait d'ingrédient de base pour teindre diverses matières, comme la laine ou les cheveux, pour tanner le cuir ou pour réaliser des préparations pharmaceutiques astringentes, antidiarrhéiques ou hémostatiques. Elle est encore utilisée actuellement par la médecine traditionnelle chinoise et plus généralement en tant que tanin œnologique.

De façon plus anecdotique, les boursoufflures ou « cornicules » des pistachiers (*Pistacia vera* ou *P. terebinthus*) abritant les larves d'*Aphis pistaciae* ont été récoltées dans les régions méditerranéennes pour teindre la laine en rouge ou pour traiter l'asthme.

Les galles des végétaux sont ainsi le reflet des relations étroites établies au sein du monde vivant et elles illustrent plus particulièrement celles existant entre Angiospermes et Insectes. L'évolution conjointe de ces deux groupes depuis des millions d'années est à l'origine de leur interdépendance dont la manifestation la plus connue est la pollinisation, en grande partie

prise en charge par les insectes. Mais les zoocécidies, abris végétaux indispensables au développement larvaire d'une variété non négligeable d'Arthropodes, sont aussi une illustration de cette co-adaptation. ■

POUR EN SAVOIR PLUS

- DAUPHIN P., ANIOTSBÈHÈRE J.-C. [1997]. *Les Galles de France* (2^{ème} édition). Mémoires Soc. Linn. Bordeaux, Tome 2, 382 pages + 118 planches N. & B. - 16x24. 46 euros en vente à : <http://perso.orange.fr/linneenne-bordeaux/publications.htm>
- La *Garance voyageuse* a publié un article sur l'usage des galles en teinturerie dans son n° 63.

Illustrations : Yves Doux, Jean Philippe Anglade et Christine Dabonneville

Article paru dans le n° 78 de la revue du monde végétal : La Garance Voyageuse, et reproduit avec l'aimable autorisation de la rédaction et des auteurs.

*Courriel : accueil@garancevoyageuse.org
site : www.garancevoyageuse.org*

CHRISTINE DABONNEVILLE

redaction@garancevoyageuse.org

Rédactrice en chef de

La Garance voyageuse

F-48370 Saint-Germain-de-Calberte