

# GALLES DU CHÊNE



QUAND LES INSECTES  
MANIPULENT LE VÉGÉTAL

Antoine Guiguet,  
chercheur en entomologie,  
Naturalis Biodiversity Center,  
Leyde, Pays-Bas

L'observation attentive des chênes révèle d'étranges organes, qui sont l'œuvre de minuscules guêpes parasites. Leurs formes, d'une extraordinaire diversité, sont autant d'adaptations favorisant la survie de la larve qu'elles abritent et nourrissent.

Quelle est donc, sur ce chêne, cette excroissance joufflue au bout de la tige ? À quel organe végétal peuvent bien correspondre ces disques, anneaux ou sphères à l'aspect lisse, rugueux ou poilu, présents sur les feuilles de cet arbre emblématique de nos forêts ? Ni fleurs, ni fruits, ces structures sont désignées sous le terme de galls ou cécidies : ce sont des organes végétaux pathologiques, produits par la plante elle-même mais se développant sous l'action d'un parasite et à son seul bénéfice. Bactérie, champignon, acarien ou insecte, nombreux sont les organismes capables d'induire des galls, qui sont le symptôme de l'infection qu'ils provoquent. Cependant, les galls sur chêne, sur lesquelles se concentrera cet article, sont presque toutes causées par le même groupe d'insectes : des guêpes de la famille des Cynipidae, plus précisément celles appartenant à la tribu des Cynipini. Découvrons ensemble ces insectes fascinants et les surprenantes structures végétales qu'ils provoquent sur les chênes.

## Tour du propriétaire

Commençons par disséquer une galle pour en décrire la structure. Même si leurs formes varient fortement selon les espèces de cynipidés, leur anatomie reste relativement proche. Les galls de cynipidés sont organisées en couches concentriques : en leur centre se trouve la larve, dans sa chambre larvaire. De

Guêpe cynipidée femelle  
pondant sur une feuille  
de chêne rouge (*Quercus  
rubra* ; cliché A. Guiguet).



l'éclosion à la métamorphose en guêpe adulte, les larves ne quittent pas leur loge et se nourrissent du tissu qui les entoure. Celui-ci est irrigué par des faisceaux vasculaires y acheminant les nutriments nécessaires à son renouvellement constant. Entourant ce tissu nutritif, une couche de cellules ligneuses confère rigidité mécanique et protection à la chambre larvaire. Au-delà et jusqu'à l'épiderme s'étend un tissu cortical aux propriétés variables. Fin ou épais, dense ou rempli d'air, lisse ou couvert d'excroissances, les nombreuses variations anatomiques de ce tissu renseignent sur sa fonction essentielle : assurer la défense de la larve de cynipidé.

## Forteresses végétales

Les ennemis numéro un des galls de chêne sont sans conteste les guêpes parasitoïdes\*. Parfois munies d'un long ovipositeur\* en forme d'aiguille, ces guêpes percent les parois des galls pour pondre leurs œufs à l'intérieur

Page ci-contre : galle rugueuse (*Callirhytis rugulosa*, génération agame) sur un chêne noir (*Quercus velutina*). Les gouttelettes sont un miellat, attractif pour les fourmis, que sécrète la galle (cliché A. Guiguet).

\* **Guêpes parasitoïdes** : guêpes dont les larves se nourrissent d'un insecte hôte qu'elles tuent au terme de leur développement.

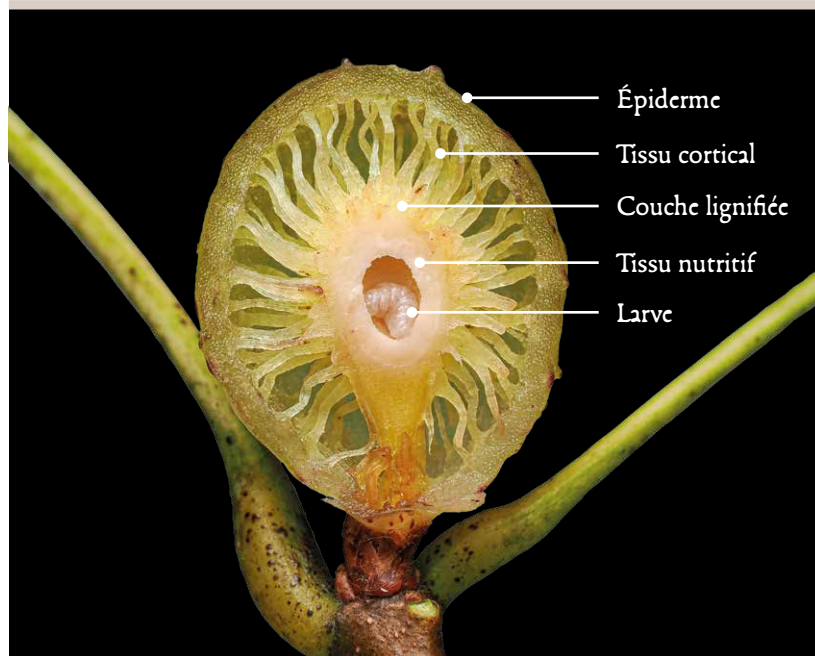
\* **Ovipositeur** : organe de ponte des femelles qui, quand il est en forme d'aiguille, peut leur permettre d'insérer les œufs à l'intérieur d'un organe végétal ou d'un insecte hôte.

Guêpe parasitoïde du genre *Eurytoma* d'Amérique du Nord, en train de pondre à l'intérieur d'une galle "pomme de chêne spongieuse" (*Amphibolips confluenta*, génération sexuée) sur chêne noir (cliché A. Guiguet).



de la chambre larvaire. Une fois éclos, la larve parasitoïde se nourrit de la larve de cynipidé, jusqu'à la tuer. Cette prédation induit depuis des millions d'années une pression de sélection favorisant d'un point de vue évolutif les galles aux capacités défensives, en grande partie responsable de l'extraordinaire diversité morphologique des galles de chêne. Citons certaines de ces adaptations: certaines galles ont un cortex densément lignifié, leur conférant une grande dureté comme chez *Andricus kollari*; d'autres sont couvertes de pics ou de poils qui compliquent l'approche des parasitoïdes, telle *Acraspis erinacei*; des espèces comme *Andricus quercussalis* sécrètent une substance collante à leur surface, véritable papier attrape-mouches. Une autre défense consiste à rendre la localisation exacte de la chambre larvaire difficilement détectable: de nombreuses galles du chêne renferment ainsi des cavités vides

Coupe transversale dans une galle de chêne, montrant l'architecture interne typique pour ce genre de structure. *Amphibolips cookii*, génération agame, sur chêne rouge (cliché B. Sheehan/CC).



jouant le rôle de fausses chambres larvaires. La palme revient à l'espèce *Dryocosmus quercuspalustris* dont la chambre larvaire et ses assises nutritives roulent librement à l'intérieur de sa cavité après s'être détachées du cortex au cours de la croissance de la galle. Enfin, le simple fait d'avoir un grand diamètre est en soi une stratégie défensive efficace pour une galle, rendant la larve inaccessible aux parasitoïdes dont l'ovipositeur est trop court. Cependant, un trop fort diamètre aura tendance à les rendre plus visibles et donc à attirer d'autres ennemis: les oiseaux! La forme des galles est ainsi le résultat d'un compromis complexe entre les différentes pressions de sélection exercées par de nombreux prédateurs.

## Arsenal chimique

En plus de leurs propriétés physiques, les propriétés chimiques des galles pourraient contribuer à leur défense. Dans son ouvrage *Les goûts et les couleurs du monde* (2019), Marc-André Selosse suggère de goûter une galle de chêne. L'expérience est amère et laisse la bouche râpeuse! En effet, ces galles regorgent de tanins\* dont le goût est particulièrement astringent. Ces composés représentent jusqu'à la moitié du poids sec\* de la galle! Pour cette raison, les galles de chêne sont employées depuis l'Antiquité pour tanner les cuirs, ajouter des tanins aux vins ou pour la confection d'encre noire (voir encadré p. 57). Ces composés s'accumulent à la périphérie de la galle tandis que la chambre larvaire en est presque dépourvue et reste ainsi digeste pour la larve. L'avantage défensif des tanins reste discuté, mais il semble qu'une fois tombées au sol, les galles à forte teneur en tanins résistent mieux aux infections fongiques, deuxième cause de mortalité pour les guêpes à galles au stade larvaire.

\* **Tanins (ou tannins)**: composés végétaux aux propriétés astringentes, notamment présents dans les écorces, les feuilles et les fruits de certaines plantes.

\* **Poids sec**: poids d'un organe lorsqu'il est complètement déshydraté, donc n'incluant que sa matière organique.



Certaines galles inviteraient presque à la dégustation. C'est le cas de la galle translucide du chêne induite par *Amphibolips nubilipennis*, que l'on trouve en Amérique du Nord. Rose, translucide et juteuse comme un grain de raisin, son goût est moins âpre que les autres galles du chêne; cette fois l'amertume laisse place à une surprenante acidité. Intrigué par l'expérience, j'ai entrepris avec mes collègues de quantifier cette acidité: nous avons découvert que le pH de cette galle, proche de 2, avoisine celui du citron ou du liquide digestif de certaines plantes carnivores! Ce faible pH est dû à une accumulation d'acide malique à une teneur deux fois plus élevée que dans les pommes de la variété Granny Smith. À nouveau, il pourrait s'agir là d'une méthode de défense, notamment contre les insectes herbivores.

### Des fourmis à la rescousse

Au-devant de leurs barrières physiques et chimiques, certains cynipidés s'adjoignent les services de "garde-barrières". En effet, certaines galles sécrètent à leur surface un miellat

Galle culbuto (*Dryocosmus quercuspalustris*, génération sexuée) sur chêne des marais (*Q. palustris*; cliché B. Sheehan/CC).



« Un trop fort diamètre aura tendance à attirer d'autres ennemis: les oiseaux! »



**Ci-contre:** galle à turban épineux (*Antron douglasii*, génération agame) sur chêne bleu (*Q. douglasii*; cliché C. Raspet/CC).

**Au milieu:** galle hérisson (*Andricus lucidus*, génération agame) sur chêne chevelu (*Q. cerris*; cliché D. Cahen/CC).

**À droite:** galle translucide (*Amphibolips nubilipennis*, génération sexuée) dont l'intérieur est particulièrement acide (cliché M. Cassidy/CC).





Fourmi *Aphaenogaster* sp. transportant, par son "chapeau", une galle "graine de feuille" (*Kokkocynips rileyi*, génération agame; cliché A. Guiguet).

à la manière des pucerons. Des conduits relient les vaisseaux conducteurs à la surface de la galle, permettant des épanchements continus de sève élaborée\*. De nombreux insectes sont attirés par ces substances sucrées, mais les plus addicts sont sans conteste les fourmis. Ainsi ces galles s'assurent-elles la présence continue de fourmis à leur proximité. Cela rappelle des organes végétaux bien connus, les nectaires extrafloraux, dont la présence sur certaines plantes permet de s'adjoindre les services défensifs des fourmis contre les attaques des insectes herbivores. De la même façon, l'attraction des fourmis pourrait constituer une stratégie défensive des galles contre leurs ennemis. Plusieurs chercheurs, dont l'Étatsunien Jan Washburn, ont testé cette hypothèse: ils ont pour cela comparé le taux de survie des guêpes selon que leur galle présente ou non des fourmis à leur surface. Il s'avère que l'exclusion des fourmis affecte fortement la survie des guêpes à galles: dans une première étude, le taux de survie fut diminué de moitié; dans une autre, aucun individu n'a survécu. Dans les deux cas, l'absence de fourmis s'est accompagnée d'une explosion du taux de parasitisme des galles, montrant bien l'efficacité des fourmis à repousser les attaques de parasitoïdes.

Le rôle des fourmis dans la défense des galles ne s'arrête pas là. Des travaux auxquels j'ai contribué ont mis au jour récemment une nouvelle forme d'interaction. Comme souvent, tout commença par une observation surprenante. En l'occurrence, la présence, à l'automne, de

galles de l'espèce *Kokkocynips rileyi* à l'intérieur de colonies de fourmis. Ces galles ont pour trait commun de tomber au sol une fois matures et de présenter un tissu en forme de chapeau à leur surface. Mais les galles retrouvées dans les colonies de fourmis ne présentent plus de "chapeau". Nous avons découvert que le chapeau (que nous avons nommé *kapéllos*) est en réalité hautement attractif pour les fourmis, qui s'empressent de rapporter ces galles à leur colonie. Le *kapéllos* est comme prédécoupé, ce qui permet aux fourmis de le retirer facilement pour s'en nourrir sans que le reste de la galle ne soit endommagé: les larves de ces espèces hivernent dans leur galle à l'intérieur de la colonie, toujours protégées des agresseurs et des éléments. À nouveau, ces structures sont très semblables à des organes existant chez certaines plantes: le *kapéllos* évoque en effet les élaïosomes, ces excroissances charnues riches en lipides présentes sur certaines graines et dont l'attrait incite les fourmis à transporter ces graines jusqu'à leur colonie, les dispersant



Galle ruineuse (*Callirhytis perditor*, génération agame) sur chêne vert (*Q. ilex*), sécrétant un miellat attractif pour les fourmis (cliché A. Guiguet).

\* **Sève élaborée**: solution nutritive riche en sucres et autres composés organiques synthétisés dans les feuilles lors de la photosynthèse. Elle est transportée vers d'autres parties de la plante pour la croissance et le métabolisme.

# L'encre ferro-gallique



Texte et illustration à l'encre ferro-gallique produite à partir de galls de chêne vert, dans un manuscrit turc en langue grecque, *De materia medica* (Dioscoride Pedanius), datant du milieu du <sup>x</sup><sup>e</sup> siècle. L'illustration est aussi l'une des plus anciennes représentations des galls du chêne connues (collection en ligne CORSAIR/Morgan Library & Museum).

Certaines des plus belles pages du patrimoine culturel européen ont été écrites au moyen d'une encre à base de galls du chêne, ou encre ferro-gallique. C'est avec une plume trempée dans cette encre que Bach composa sa musique, De Vinci dessina ses croquis, Hugo écrivit ses romans et Thomas Jefferson rédigea la Déclaration d'indépendance des États-Unis. Connue depuis l'Antiquité, son principe repose sur le mélange de poudre de galls macérées dans de l'eau avec du sulfate ferreux. La réaction des ions Fe<sup>2+</sup> (atome de fer ayant perdu deux électrons) et des tanins de la galle produit une couleur noire stable dans le temps, idéale pour une encre. Les proportions peuvent varier d'une recette à une autre ; je reproduis ici celle proposée par Marc-André Selosse dans son ouvrage sur les tanins *Les goûts et les couleurs du monde* :

- réduire en poudre 100 g de galls sèches de l'espèce *Andricus kollari* que l'on laissera mariner vingt-quatre heures dans un litre d'eau distillée avec trois clous de girofle (pour leur pouvoir antimicrobien) ;
  - faire bouillir le mélange pendant une heure et demie dans une vieille casserole (les tanins peuvent colorer la casserole) ;
  - filtrer le mélange et y ajouter 25 g de sulfate de fer (disponible en droguerie) ;
  - optionnel : ajouter 15 g de gomme arabique ou de pectine pour épaissir le mélange ;
  - laisser reposer plusieurs jours et filtrer de nouveau si nécessaire.
- À vos plumes !

ainsi dans l'environnement. Il s'agit, comme dans le cas des nectaires extrafloraux, d'un exemple de convergence évolutive\*.

## Deux espèces en une

Comme on l'a vu, la diversité des galls de chêne est vaste. On dénombre actuellement plus d'un millier d'espèces de cynipidés du chêne décrites et un grand nombre reste à découvrir, notamment au Mexique où la diversité des chênes est exceptionnelle. Si les nouvelles descriptions se font aujourd'hui à un rythme régulier, les premières n'ont pas été faites sans mal. En cause, le cycle de vie atypique des cynipidés du chêne (*voir encadré page suivante*). En effet, les entomologistes du <sup>xix</sup><sup>e</sup> siècle s'étonnaient que d'un grand nombre

de galls n'émergent que des femelles. Il était difficilement concevable qu'autant d'espèces se dispensent de reproduction sexuée et ne se reproduisent que par parthénogenèse. Pour expliquer cette énigme, on proposa que les mâles émergent de galls à l'apparence différente, mais personne n'a jamais trouvé de galle ne produisant que des mâles. Il fallut attendre 1873 pour que l'entomologiste canadien Horner F. Basset décrive le cycle de vie des cynipidés du chêne : ces guêpes alternent deux générations (*voir encadré*), une génération sexuée et une génération agame\* composée uniquement de femelles se reproduisant par parthénogenèse deutérotoque\*. Or, les deux générations étaient jusqu'alors décrites comme des espèces distinctes ! Mais comment blâmer les entomologistes : les adultes des deux

\* **Convergence évolutive** : présence chez deux espèces de caractères analogues qui ne sont pas hérités d'un ancêtre commun mais qui ont été obtenus indépendamment au cours de l'évolution.

\* **Agame** : qui se reproduit de façon asexuée. Synonyme de parthénogénétique.

\* **Parthénogenèse deutérotoque** : reproduction par laquelle une femelle diploïde non fécondée produit à la fois des œufs mâles haploïdes et des œufs femelles diploïdes.



générations sont parfaitement dissemblables de même que les galles qu'ils induisent. Encore aujourd'hui de nombreux cynipidés du chêne ne sont connus que par une de leurs deux générations. Mais on découvre parfois, en comparant des séquences d'ADN, que ce que l'on croyait être deux espèces différentes au regard de leur morphologie sont en fait les deux générations d'une même espèce.

### Une formation toujours énigmatique

À la vue de cette profusion de formes de galles, une question s'impose : comment les guêpes à galles font-elles pour induire le développement de ces structures par le chêne ? Cette question du mécanisme de formation des galles d'insectes taraude les biologistes depuis des siècles et demeure à ce jour en grande partie irrésolue. Pour ne parler que des cynipidés du chêne, l'induction semble se dérouler en deux phases. Elle débute lors de la ponte de la femelle dans la plante et se poursuit durant le développement de la larve à l'intérieur de la galle. Tout

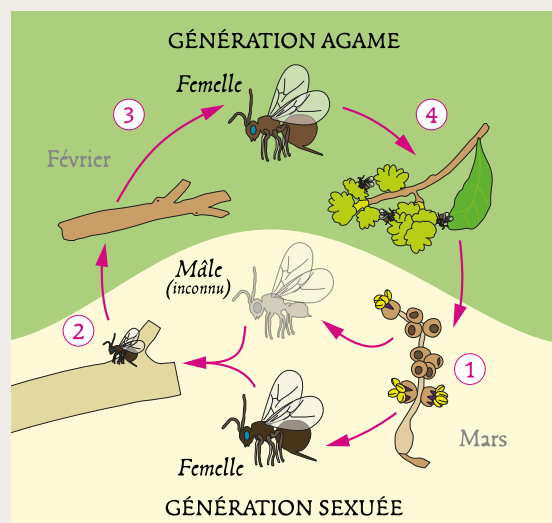
« On découvre parfois que ce que l'on croyait être deux espèces différentes sont en fait les deux générations d'une même espèce. »

d'abord, les œufs ne sont pas injectés seuls dans la plante ; ils s'accompagnent notamment de sécrétions de la glande à venin. Cette même glande qui, chez l'abeille et la guêpe commune, produit le venin – dont certains d'entre nous ont pu faire la douloureuse expérience –, prend un volume démesuré chez les cynipidés : il peut occuper jusqu'à 30 % de l'abdomen ! Un tel investissement dans la production de venin à destination de la plante est révélateur de l'importance de cette substance pour l'insecte, car il semble qu'elle joue un rôle majeur dans la formation de la galle. J'ai pu mesurer dans ce venin la présence d'hormones végétales régulatrices de la croissance de la plante ; des études sont en cours pour établir la composition chimique détaillée de ce venin et mieux comprendre ses effets sur les tissus végétaux. Après leur éclosion, les larves prennent le relais et influencent à leur tour le développement de

## Cycle de vie des cynipidés du chêne

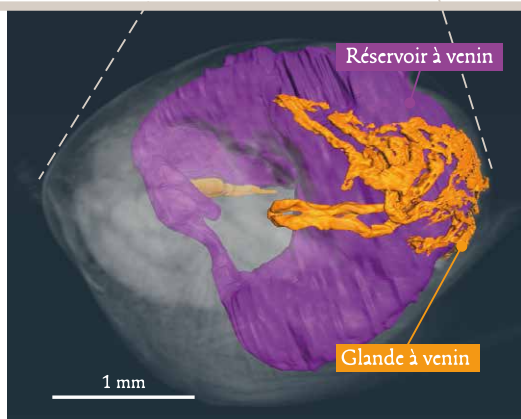
Le cycle de vie des cynipidés du chêne se décompose en deux générations. La génération sexuée tout d'abord : les larves se développent au début du printemps, formant des galles sur les fleurs, les bourgeons ou les jeunes feuilles, en fonction des espèces [1]. Les guêpes des deux sexes émergent entre mai et juin selon les espèces. Les femelles fécondées pondent le plus souvent dans des tiges ou des feuilles [2]. Ensuite, de ces nouvelles galles sortent uniquement des femelles : c'est donc une génération agame [3], car ces femelles vont se reproduire par parthénogenèse [4]. Les larves de la génération agame occupent leur galle pour une durée très variable selon les espèces, allant de quelques mois à plusieurs années.

Cet exemple illustre le cycle de vie de *Neuroterus valhalla*, une guêpe formant des galles sur plusieurs espèces de chênes d'Amérique du Nord (reproduit d'après un dessin par B. Rossi).





Anatomie abdominale d'une femelle du cynipidé responsable de la galle "balle rugueuse" (*Disholcaspis quercusglobulus*, génération agame), possédant l'une des glandes à venin les plus volumineuses des hyménoptères (30 % du volume abdominal).



la galle. Ainsi, celle-ci cesse systématiquement de se développer si on en retire expérimentalement la larve. Ici, c'est la salive de l'insecte qui serait impliquée car, chez la larve, elle contient des substances (dont, là encore, des hormones végétales) activant la croissance et la différenciation des tissus végétaux.

Ce domaine d'étude connaît depuis plusieurs années un regain d'intérêt. Les récentes révolutions technologiques en biologie, notamment en matière de séquençage massif d'ADN, rendent désormais possible l'étude en profondeur des mécanismes moléculaires en jeu dans la formation des galles. Des études récentes sur les galles de pucerons et de mouche-rons ont montré que de petits peptides sécrétés par l'insecte pourraient jouer un rôle clé dans leur formation. Des découvertes similaires sur les cynipidés sont également attendues, ouvrant de nouvelles perspectives de recherche et, qui sait, nous permettront de découvrir avec quels outils (moléculaires) ces architectes sculptent la matière végétale. ■

## POUR EN SAVOIR PLUS

- **Dauphin P. et Aniotbehere J.-C., 1997** – *Les galles de France*, Société linnéenne de Bordeaux.
- **Guiguet A. et al., 2022** – "Extreme acidity in a cynipid gall: a potential new defensive strategy against natural enemies", *Biology Letters*, 19(3) [Doi: 10.1098/rsbl.2022.0513].
- **Guiguet A. et al., 2023** – "Comparative anatomy of venom glands suggests a role of maternal secretions in gall induction by cynipid wasps (Hymenoptera: Cynipidae)", *Insect Systematics and Diversity*, 7(5) [Doi: 10.1093/isd/ixad022].
- **Guillot G., 2023** – "La galle-lentille des chênes", *Espèces*, n° 50, p. 100.
- **Stone G. N. et al., 2002** – "The population biology of oak gall wasps (Hymenoptera: Cynipidae)", *Annual Review of Entomology*, 47, p. 633-668 [Doi: 10.1146/annurev.ento.47.091201.145247].
- **Weaver A. K. et al., 2020** – "Trade-off between fecundity and survival generates stabilizing selection on gall size", *Ecology*, 10(18), p. 10207-10218 [Doi: 10.1002/ece3.6682].
- **Sites internet**: [bladmineerders.nl](http://bladmineerders.nl), [gallformers.org](http://gallformers.org).

La diversité morphologique des galles du chêne (comme celle des plantes !) est telle qu'il faudra encore de longues recherches pour comprendre leurs mécanismes de formation (galles disques de *Feron parvula* sur chêne de Garry, *Q. garryana*; cliché C. Raspet/CC).

