

Tome 72

fascicule 9

Novembre 2003

ISSN 0366-1326

BULLETIN MENSUEL
DE LA
SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON

Siège social : 33 rue Bossuet, F 69006 LYON

Rédaction : P. BERTHET

Réflexions autour d'un modèle géométrique pour la morphogénèse de la galle induite par *Neuroterus numismalis* (Olivier) ♀ ♂ (Hymenoptera Cynipidae) aux dépens du limbe des feuilles de chênes.

Jean Béguinot

12, rue des Pyrénées, F 71200 Le Creusot

Résumé. — Le dispositif de vascularisation des galles végétales induites par les arthropodes cécidogènes apparaît jouer un rôle essentiel dans la réalisation de leurs fonctionnalités, tant protectrice que nourricière, au profit de leurs locataires.

Selon que les galles proviennent d'une déformation locale de leur support végétal ou au contraire résultent d'une néo-formation, le schéma de vascularisation originel du support est ordinairement globalement conservé dans le premier cas mais habituellement profondément modifié dans le second.

La galle induite sur feuilles de chênes par la génération printanière, sexuée, de *Neuroterus numismalis* paraît faire exception à cette tendance générale : bien que n'apparaissant pas résulter d'une néo-formation, cette galle présente en effet un système de vascularisation profondément altéré tant dans l'aspect de ses modalités de branchement que dans sa symétrie de disposition radiale qui tranche sur le dispositif réticulé polygonal isotrope propre au limbe foliaire. Corrélativement, cette profonde altération paraît contredire la classique règle de conservation topologique des connexions au cours des évolutions morphologiques (Geoffroy Saint-Hilaire).

On suggère qu'il serait possible de lever ces contradictions en considérant qu'au delà des apparences, le système de vascularisation radial de cette galle peut se déduire naturellement d'une anamorphose géométrique appliquée au dispositif réticulé polygonal originel du limbe foliaire, respectant ainsi la topologie de vascularisation initiale propre au support, et ce, malgré la profonde transformation d'aspect qui en résulte. Cette hypothèse s'inscrit naturellement dans la façon de voir proposée par d'Arcy-Thompson. D'autre part, il est argumenté que les mécanismes d'induction susceptibles de générer une telle anamorphose s'inscrivent bien dans la gamme des capacités reconnues et modes d'action habituels des insectes cécidogènes.

Mots clés : galle, cécidie, morphogénèse, anamorphose, d'Arcy Thompson, *Neuroterus numismalis*

A tentative geometrical model for the morphogenesis of the gall induced by *Neuroterus numismalis* (Olivier) ♀ ♂ (Hymenoptera Cynipidae) on the leaf lamina of oak tree.

Summary. — The vascular system of plant galls induced by cecidogenic arthropods, plays a major role regarding the main functionality of galls, i.e. the protection and nutrition of their inhabitants.

The original vascular pattern of the host-plant is, as a rule, strongly modified for the galls resulting from a clear neo-formation and, conversely, is roughly preserved when the galls result from a simple modification of the plant holding part.

The gall induced on oaks leaves by the spring generation ♀ ♂ of *Neuroterus numismalis* seems to escape this general trend : although not clearly assignable to a neo-formation, this gall exhibits a vascular pattern strongly altered, both in its branching modalities and general symmetry: the radial disposition of the gall vascularisation is in deep contrast with the isotropic polygonal reticulation of the leaf lamina. Accordingly, this deep alteration of the pattern looks inconsistent with the general rule of conservation of the topology of connections along morphological evolution, early proposed by Geoffroy Saint-Hilaire.

It is tentatively suggested that, in spite of appearance, these contradictions might be overcome by considering this radial vascularisation pattern as the simple result of a geometric « anamorphosis » applied to the originally reticulated pattern of the lamina, thus preserving the conservation of the primary vascular topology.

This hypothesis is obviously in keeping with the way of looking of d'Arcy-Thompson.

Besides, it is argued that the induction mechanisms intended to generate such an anamorphosis are in conformity with the capacities and usual ways of actions of cecidozoans.

Namely, it is assumed that the induction process by *Neuroterus numismalis* ♀ ♂ leads :

i) to a complete inhibition of the development of one or several contiguous elements of the polygonal reticulation of the lamina and, accordingly,

ii). to the centripetal extension of the surrounding elements which are thus stretched and elongated into a conspicuous radial pattern. This hypothetical sketch defines a possible way to proceed from the isotropic polygonal reticulation of the young leave towards the radial pattern of vascularisation of the gall, without breaking any connection, involving only strong differentiations in the local metrics of the originate vascular pattern (i.e. an « anamorphosis »).

Key words : gall, cecidozoan, morphogenesis, anamorphosis, d'Arcy Thompson, *Neuroterus numismalis*

Introduction et position du problème

Les insectes cécidogènes (générateurs de galles sur les végétaux) sont capables de modifier profondément des zones définies de leurs plantes-hôtes en affectant et différenciant fortement les cinétiques et orientations locales de développement et, souvent, en sollicitant des modes inhabituels d'expression des gènes de la plante-support, au niveau des masses cellulaires adjacentes au(x) point(s) d'induction. Il en résulte de nouvelles formes de développement, spécifiques de ces actions inductrices, révélant de nouvelles potentialités morphogénétiques de la plante-hôte, que l'insecte manipule et oriente à son profit (ROHFRIETSCH 1992).

Les galles induites sur les végétaux par les arthropodes cécidogènes comportent bien entendu un système de vascularisation, lequel répond à un double objectif d'alimentation :

— fourniture de ressources pour le développement propre des tissus cécidiens,

— alimentation du ou des locataires de la galle, soit directement soit, le plus souvent, par l'intermédiaire d'un tissu nourricier spécifique garnissant l'intérieur de la logette gallaire.

Ce dispositif vasculaire correspond à un plan d'irrigation précocement ordonné, parfaitement organisé et centré sur la région nourricière de la galle (MEYER 1969 b). Cependant, l'ontogénèse de ce plan d'irrigation spécifique reste, de manière générale, assez mal comprise. MEYER (1969 a) souligne ainsi que « l'irrigation centralisée (des galles), tout en réalisant une finalité très apparente en faveur de la nutrition parasitaire, pose cependant un problème d'induction cécidogène que nous sommes loin d'avoir encore résolu ».

En règle générale, le dispositif de vascularisation « présente un plan d'une symétrie remarquable » (MEYER 1969 b). Plus précisément, le type de symétrie du réseau vasculaire des cécidies est en rapport soit avec la forme d'ensemble de la galle soit avec le réseau vasculaire préexistant de la zone modifiée par l'induction. A cet égard, il y a lieu de distinguer deux grandes catégories de galles :

- les galles se développant par modification simple d'une structure préexistante,
- les galles résultant d'une néo-formation qui se construit indépendamment, à partir de la structure végétale préexistante qui la supporte.

Les galles issues d'une néo-formation développent leurs propres polarité et symétrie (ROHFRI TSCH 1992) et présentent ordinairement un schéma de vascularisation en rapport avec leur forme spécifique. Ces formes, par ailleurs très diverses, répondent dans la majorité des cas à une symétrie sub-circulaire : formes sub-cylindriques, sub-sphériques, ovoïdes, fuselées, coniques, discoïdales... Leur vascularisation présente donc ordinairement, et assez naturellement, le même type de symétrie. En particulier, pour les galles aplaties, de forme (sub-) discoïdale, la vascularisation offre une disposition typiquement radiale : la galle en disque légèrement conique, induite au revers des feuilles de chênes par *Neuroterus quercus-baccarum* (Linné) (génération asexuée ♀♀) fournit, parmi bien d'autres, un exemple démonstratif d'une telle vascularisation radiale (MEYER 1969 b, 1987).

De leur côté, les galles résultant d'une simple modification d'une structure-support préexistante conservent en général (sauf éventuellement le cas de déformations très importantes et dissymétriques) le type de vascularisation de la structure d'origine. Ainsi, les galles formées par le renflement d'un axe (tige, rameau, nervure) présentent-elles une vascularisation habituellement à symétrie (sub-)circulaire, conforme à la structure originelle axiale. De même, les galles issues de la modification d'un limbe foliaire (galles en pustules, en coupes, en repli ou enroulement marginal...) conservent ordinairement un schéma de vascularisation de type réticulé polygonal sub-isotrope, caractéristique du limbe non affecté (le réseau peut être plus ou moins déformé mais la disposition réticulée est clairement conservée).

Ces tendances se retrouvent encore chez quelques galles à développement mixte séquentiel, telles, par exemple, celles induites à l'avvers des feuilles de Hêtres par les Diptères Cécidomyiidés bien connus *Mikiola fagi* (Hartig) ou *Hartigiola annulipes* (Hartig) : le développement démarre dans un premier temps sous forme de renflement lenticulaire (déformation-épaississement) constitué aux dépens du limbe. S'y greffe ensuite, orthogonalement, une néo-formation, respectivement ovoïdo-conique ou sub-cylindrique légèrement fuselée, néo-formation qui constituera alors la galle proprement dite tandis que la base lenticulaire d'origine en assurera l'assise, avant séparation finale des deux éléments. Comme attendu, la base lenticulaire conserve bien une vascularisation réticulée polygonale semblable à celle du limbe, tandis que le corps néo-formé montre une vascularisation à symétrie circulaire, laquelle s'est greffée orthogonalement au réseau de l'assise lenticulaire basale.

En contraste avec ce contexte de cohérence générale entre le type de symétrie du réseau vasculaire et le type de développement des galles, la cécidie induite par l'Hyménoptère Cynipidé *Neuroterus numismalis* (Olivier) (génération sexuée ♀ ♂) tranche remarquablement : cette galle en pustule, formant un léger renflement lenticulaire du limbe, montre en effet, contre toute attente, une disposition spectaculairement radiale de sa vascularisation principale que complète en périphérie une vascularisation circulaire (figure 1). Contraste d'autant plus marqué que les feuilles des mêmes arbres peuvent héberger une galle lenticulaire de morphologie très semblable

quoique plus aplatie, due en l'occurrence au Diptère Cécidomyiidé *Kiefferiola panteleti* (Kieffer), et dont la vascularisation répond bien, elle, au dispositif réticulé polygonal isotrope attendu. De même encore, la galle foliaire en pustule lenticulaire induite, également sur chêne, par l'Hyménoptère Cynipidé *Andricus gallae urnaeformis* (Fonscolombe) présente, elle aussi, une structure de vascularisation à peu près inaltérée, restant réticulée polygonale comme celle du limbe non affecté.

La modification profonde et inattendue du schéma de vascularisation propre à la galle de *Neuroterus numismalis*, outre le changement radical de symétrie, pose, en outre, un problème connexe : dans le mode normal réticulé polygonal du limbe, les branchements sont typiquement tri-furqués, tandis qu'au centre de la galle considérée apparaît un branchement beaucoup plus multi-furqué : une douzaine de branches vasculaires environ divergent radialement à partir d'une connexion polaire commune. Comment le passage d'un mode de branchement à l'autre, si différent, peut-il s'opérer tout en respectant la règle classique de conservation des connexions évoquée plus loin ?

La surprenante rupture de symétrie et de type de branchement qu'offre le mode de vascularisation de la galle de *Neuroterus numismalis* par rapport au limbe support incite donc à se demander, malgré les apparences, si :

— cette galle, en dépit de sa forme surbaissée lenticulaire, ne pourrait pas être considérée comme une néo-formation déguisée, en quelque sorte, avortée. Une telle hypothèse apparaît cependant bien peu plausible en soi et guère appuyée par l'examen anatomique en coupe de cette galle. D'ailleurs la vascularisation d'une néo-formation se développe en même temps et parallèlement à celle-ci, de sorte que la vascularisation correspondante radiale devrait elle aussi apparaître alors réduite ou avortée (comme l'est supposé être la néo-formation) ce qui n'est justement pas du tout le cas. Enfin, comme on le verra, la disposition des nervilles aveugles ultimes ne correspond pas non plus à une telle hypothèse :

— ou bien si, seconde hypothèse, la disposition radiale et circulaire de la vascularisation n'est qu'en apparence distincte topologiquement du schéma réticulé polygonal normalement attendu. Apparence, dans le sens où le changement radical de symétrie et de géométrie de branchement resterait, en fait, compatible avec la topologie réticulée polygonale, au prix simplement de déformations n'affectant que la métrique du dispositif sans en altérer la topologie.

De fait, on sait depuis Geoffroy Saint-Hilaire et sa loi de conservation des connexions organiques dans le monde animal (en partie extrapolable au monde végétal) que, dans le cadre de la large flexibilité morphologique du vivant, c'est la conservation des connexions, donc l'aspect *topologie*, qui constitue un invariant géométrique prioritaire (BOURDIER 1980, FISCHER 1980) et non la plasticité de déformation c'est à dire l'aspect *métrique* qui, lui, fait preuve d'une large malléabilité. Plus récemment, D'ARCY-THOMPSON (1917), dans son célèbre ouvrage, « On Growth and Form », a clairement mis en évidence comment le recours à des transformations géométriques simples, répondant à des contraintes d'origine essentiellement physique plutôt qu'organique, pouvait dans certains cas expliquer de profondes modifications plastiques dans les schémas morphologiques du vivant tout en respectant l'invariance topologique.

On se propose, dans la suite, d'analyser dans cet esprit et plus en profondeur la seconde hypothèse évoquée précédemment et d'apprécier dans quelle mesure elle se révèle susceptible de fournir une solution explicative compatible à la fois avec le schéma de vascularisation paradoxal observé pour la galle de *Neuroterus numisma-*

lis ♀ ♂ et avec les capacités et modes d'action typiquement rencontrés habituellement chez les arthropodes, et singulièrement chez les insectes, cécidogènes.

Description du schéma de vascularisation de la galle printanière de *Neuroterus numismalis* ♀ ♂

Neuroterus numismalis (Olivier) fait partie des nombreux Hyménoptères Cynipidés inducteurs de galles sur différents organes des chênes et, notamment sur les feuilles. Autant d'espèces inductrices différentes, autant de galles bien distinctes dont l'ensemble offre ainsi une étonnante variété de morphologies, variété dépassant largement celle que montrent les diverses structures organiques normales des chênes (BÉGUINOT 1997). Ce qui démontre à la fois la richesse du potentiel génétique inexprimé des chênes et des plantes en général et l'habileté remarquable des insectes cécidogènes dans l'art de jouer sur ce clavier secret de « l'inexprimé exprimable ».

D'autant plus que ces insectes Cynipidés inféodés aux chênes offrent habituellement deux générations successives dans l'année, chacune auteur de galles totalement différentes de celles induites par l'autre, et ce même lorsque l'organe support est commun !

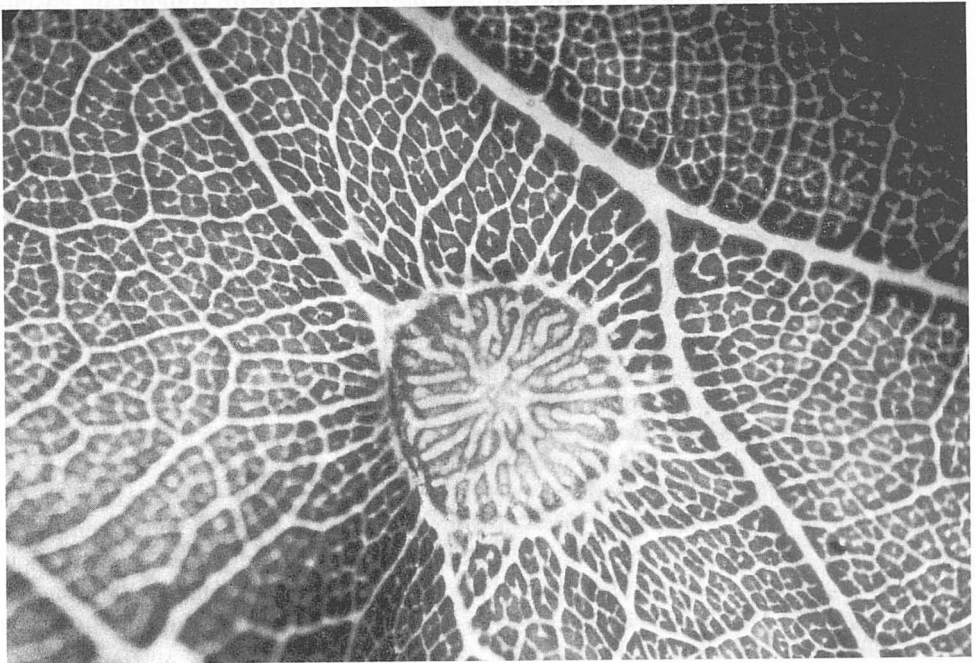


Figure 1.

Aspect de la galle induite par *Neuroterus numismalis* ♀ ♂, hébergeant la larve de la génération sexuée, printanière.

The gall harbouring the larva of the spring, sexual, generation of Neuroterus numismalis ♀ ♂, on oak tree leaves.

Bull. mens. Soc. linn. Lyon, 2003, 72 (9).

La génération asexuée (♀ ♀) tardi-estivale / automnale de *Neuroterus numismalis* est à l'origine des célèbres galles dites « en boutons de guêtres » au revers des feuilles de chênes : petits disques à centre déprimé et bord épaissi avec pilosité appliquée, dorée, et comme soigneusement peignée radialement (incidemment, néo-formation typique, cette fois).

La génération sexuée printanière induit de son côté des galles plus discrètes et moins fréquentes (figure 1) : galle en pustule lenticulaire constituée aux dépens du limbe foliaire, diamètre 3 à 3,5 mm, présentant, comme déjà évoqué, une disposition tout à fait radiale de la vascularisation à partir d'un pôle central marqué d'un léger mamelon côté face supérieure du limbe. La périphérie de la galle est nettement circonscrite par une vascularisation circulaire qui reçoit les vaisseaux radiaux.

Autour de la galle, dans le limbe non directement affecté par l'induction, on retrouve brutalement la vascularisation réticulée polygonale propre au limbe. Toutefois, le caractère isotrope de ce réseau vasculaire ne se restaure qu'à distance : autour de la galle, le réseau montre en effet un gradient d'étirement d'orientation centripète, gradient décroissant d'ailleurs graduellement à mesure qu'on s'éloigne de la galle, pour venir se fondre finalement dans la réticulation isotrope du limbe à l'état naturel.

Hypothèse spéculative sur l'origine de la symétrie radiale du schéma de vascularisation de la galle de *N. numismalis* ♀ ♂ et de son environnement immédiat

1. Vascularisation de la galle elle-même.

On se propose de montrer que le dispositif vasculaire de la galle, avec sa symétrie radiale et son mode de branchement spécifiques, peut se déduire du schéma de vascularisation originel propre au limbe, sans que soit altérée la topologie du réseau de vaisseaux et ce par le simple jeu d'une inhibition locale de développement, compensée par une élongation hypertrophique adjacente (mécanismes d'altération de la morphogénèse du support végétal par ailleurs classiquement rencontrés dans les processus d'induction cécidienne : MEYER et MARESQUELLE 1983).

Assimilons, pour le raisonnement, le réseau de vascularisation polygonal isotrope du limbe à un réseau d'hexagones adjacents (figure 2a). L'inhibition complète, postulée, du développement d'un domaine polygonal (ici hexagonal) conduit à réduire celui-ci et sa vascularisation périphérique à un élément sub-ponctuel que l'on peut considérer comme correspondant au futur mamelon central de la galle. Le respect de la continuité du réseau vasculaire impose alors l'étirement centripète de chacune des six domaines hexagonaux adjacents au domaine inhibé. Cet étirement centripète aboutit ainsi à la déformation quasi triangulaire de ces six domaines, les sommets aigus de chacun d'eux convergeant au centre d'intervention de l'inhibition, marqué par le mamelon central de la galle (figure 2b : inhibition du domaine 1, élongation des domaines 2 à 7).

Le même type de processus, découlant de l'inhibition du développement, non plus d'un seul domaine mais de trois domaines adjacents ou de sept domaines adjacents, conduit respectivement aux schémas de vascularisation représentés aux figures 2c et 2d (respectivement : inhibition des domaines 1 à 3 et élongation des domaines 4 à 12 pour la figure 2c ; inhibition des domaines 1 à 7 et élongation des domaines 8 à 19 pour la figure 2d).

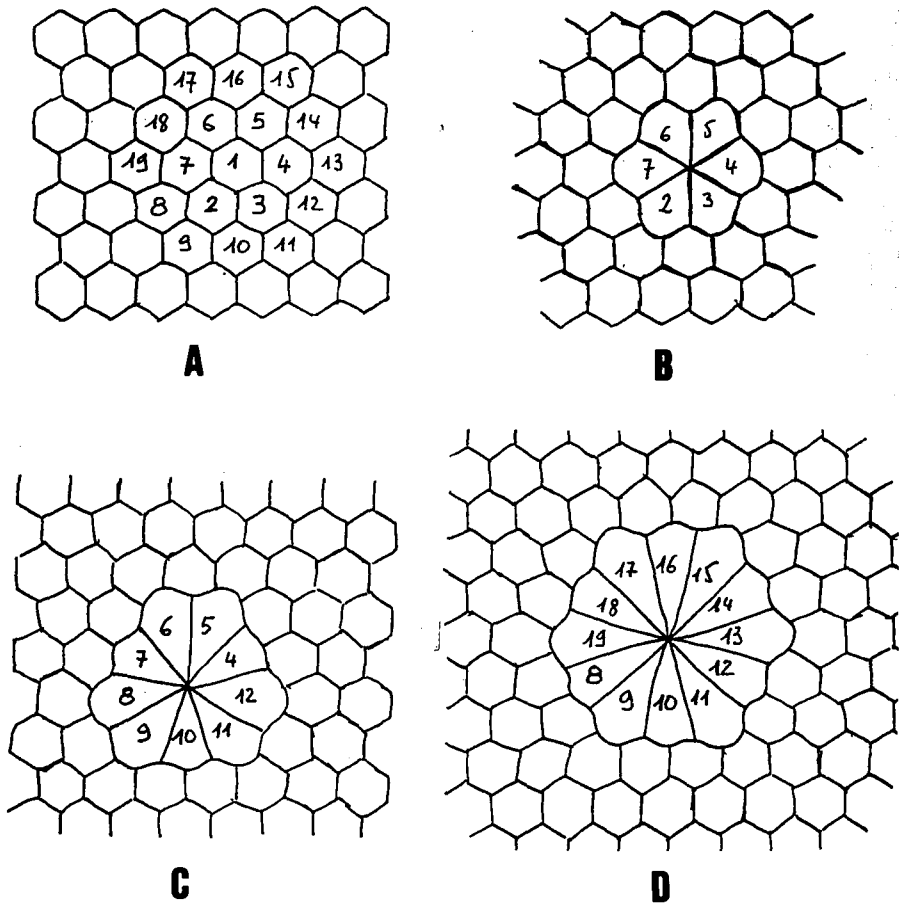


Figure 2

Processus schématique proposé, permettant d'expliquer la transformation locale continue du réseau de vascularisation polygonal isotrope de la feuille naissante en une vascularisation radiale (avec circonscription circulaire) caractéristique de la galle, sans affecter la topologie du réseau (respect intégral des connexions). Explications dans le texte. Induction cécidienne supposée inhiber le développement d'un ou plusieurs domaines polygonaux contigus. Fig 2 a : réticulation vasculaire schématique de la jeune feuille non encore affectée ; Fig 2 b-c-d : résultats de l'inhibition de développement de (b) un domaine : n° 1, (c) trois domaines : n° 1-2-3, (d) sept domaines : n° 1-2-3-4-5-7. Etirement centripète correspondant des domaines périphériques adjacents.

The schematic geometrical process, tentatively proposed, allowing the continuous transformation of an isotropic reticulated pattern (the normal leaf vascularisation) into a radial pattern (the gall vascularisation), while preserving integrally the topology of connections throughout the transformation. The cecidian induction is assumed to inhibit the development of one or several contiguous polygonal domains of the vascular pattern of the juvenile leaf lamina, with correlative centripetal extension of the adjacent domains. Fig 2 a : schematic representation of the reticulated vascular pattern of the young leaf, prior to induction. Fig 2 b-c-d : consequences of the cecidian-induced inhibition of (b) one domain, (c) three domains, (d) seven domains. In spite of the geometrical transformation and modification of symmetry, the topology of connections is preserved, in agreement with the classical theory by Geoffroy Saint Hilaire.

Bull. mens. Soc. linn. Lyon, 2003, 72 (9).

On voit, par ce raisonnement schématique, comment une inhibition locale de développement du tissu limbaire en voie d'accroissement, tenant compte du respect de la continuité des connexions vasculaires (et donc conservant la topologie du réseau : équivalence topologique au sens défini par BRUTER (1980) et VALLEE (1980) peut aboutir, moyennant une plus ou moins importante déformation plastique de ce réseau (donc de la métrique locale), à une profonde mutation de la symétrie du dispositif réticulé originel. Une disposition toute nouvelle, à symétrie circulaire, apparaît ainsi « spontanément » à partir d'un réseau originellement polygonal isotrope.

Les figurations théoriques obtenues de la sorte apparaissent assez raisonnablement semblables au schéma de vascularisation effectivement observé sur la figure 1. Elles expliquent la modification d'aspect du réseau vasculaire et l'apparition tranchée de la symétrie radiale. Elles expliquent également, très naturellement, l'apparition inattendue du branchement vasculaire très multi-furqué au centre de la galle, évoqué plus haut.

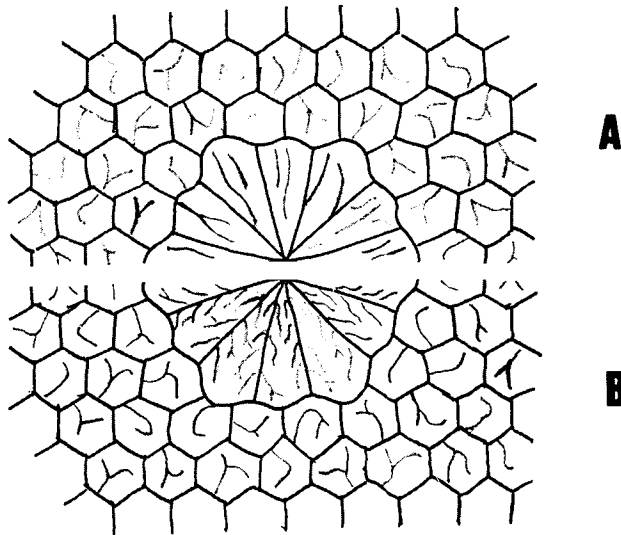


Figure 3

Disposition des nervilles assurant l'irrigation ultime des domaines polygonaux, au niveau de la galle de *N. numismalis* :

(a) : telle qu'on l'attend du processus postulé d'élongation centripète des domaines en extension et telle, en effet qu'on l'observe schématiquement

(b) : telle qu'on l'attendrait si la galle résultait d'une néoformation plutôt que d'une déformation.

Disposition of the ultimate vascularisation inside each element of the reticular pattern and modification of this disposition in the gall,

(a) : in conformity with the proposed assumption of centripetal elongation of vascular domains and, indeed, similar to what is actually observed

(b) : as it would logically be, if the gall was the result from a neo-formation, instead of the postulated inhibition-elongation process.

Cette similitude devient encore plus sensible en prenant en compte les nervilles ultimes aveugles qui achèvent l'irrigation intérieure de chacun des domaines polygonaux du système vasculaire du limbe. La déformation que ces nervilles sont entraînées à subir dans le processus d'étirement centripète des domaines auxquels elles appartiennent est présentée schématiquement figure 3a. Par comparaison, la figure 3b indique le mode de nervation ultime en éventail qui serait logiquement attendu si cette galle résultait d'une néoformation plutôt que d'une déformation remodelante (cf. § 3°).

Enfin, la délimitation du pourtour de la galle par une ligne de vascularisation continue et sub-circulaire apparaît naturellement au terme du processus invoqué (figures 2b, 2c, 2d). L'adoucissement du parcours théorique, quelque peu ondulant, peut probablement résulter d'un effet de régulation par lissage.

Par ailleurs, on note un épaississement appréciable du réseau de vascularisation de la galle, comparativement à celui du limbe non affecté. On reconnaît là le résultat d'une hypertrophie des tissus conducteurs, très classique dans les phénomènes de cécidogénèse.

2. Vascularisation du limbe autour de la galle

Le schéma de vascularisation retrouve brutalement le mode réticulé polygonal propre au limbe dès que l'on quitte la galle pour son pourtour immédiat. Toutefois, comme déjà souligné, ce réseau vasculaire ne retrouve pas tout de suite son caractère isotrope : il présente encore un gradient d'étirement, qui va du reste décroissant à mesure qu'on s'éloigne de la galle pour finir par se résorber et rejoindre la disposition isotrope propre au limbe non affecté.

On pourrait attribuer cet étirement centripète à une prolongation, estompée, de l'induction cécidienne, à l'atténuation progressive, asymptotique, du gradient morphogénétique induit par les actions de l'insecte. Cependant, deux raisons incitent à considérer une autre origine.

D'une part, le changement brutal du schéma de vascularisation observée à la frontière de la galle suggérerait logiquement une discontinuité correspondante, également brutale, de la cause efficiente, discontinuité qu'on n'attend pas d'un gradient de champ morphogénétique.

D'autre part et surtout, l'incurvation sensible des deux nervures latérales encadrant la galle à distance (figure 1) évoque plutôt une cause de type mécanique.

Or, l'apparition de contraintes mécaniques semble plausible en regard de ce qu'on sait des phénomènes accompagnant la cécidogénèse, en terme de dérivation des ressources énergie et matière. En toute généralité, une galle représente en effet un puits aspirant d'allocations de ressources (BIRCH *et al.* 1992, DREGGER-JAUFFRET *et al.* 1992, ROHFRIETSCH 1992), tant structurellement, pour la constitution des tissus protecteurs épaissis de la galle, que fonctionnellement, pour l'alimentation du tissu nourricier interne destiné à la consommation par la larve locataire.

De cette dérivation de ressources peut résulter un déficit d'alimentation et, par conséquent une restriction de développement du limbe en périphérie immédiate de la galle (le fonctionnement méristématique étant bien évidemment contrôlé par les apports locaux de nutriments (TORT 1987)). Restriction de développement que ne viendrait pas compenser un sur-développement surfacique de la galle puisque sa sur-alimentation est, pour une part essentielle, affectée à l'épaississement des tissus et à l'alimentation larvaire plutôt qu'à son extension surfacique.

Dès lors, le bilan de développement surfacique de l'ensemble formé par la galle et sa zone de limbe périphérique pourrait bien se trouver sensiblement inférieur à celui du reste environnant de la feuille support. D'où naîtrait une distribution de contraintes de tension radiales exercées par le limbe foliaire non affecté (et conséquemment non restreint dans son développement) sur l'auréole de limbe entourant la galle (et la galle elle-même). La relaxation de ces contraintes, à mesure du développement de la feuille, serait de nature à expliquer à la fois l'étirement radial centripète de la réticulation polygonale du limbe au voisinage de la galle et l'incurvation des deux nervures latérales encadrantes.

De plus, pour des raisons de respect des équilibres mécaniques, l'intensité des contraintes de tension doit aller croissante à mesure qu'on s'approche de la galle (en effet, le respect de l'équilibre mécanique impose, en première approximation, que le produit de l'intensité des tensions à distance x du centre de la galle par le périmètre $2\pi x$ sur lequel elles s'appliquent soit un invariant, d'où croissance de la tension, en raison inverse de x , à mesure qu'on s'approche de la galle). Ce qui expliquerait le gradient d'étirement observé, de même sens.

3. Argumentation en faveur de la plausibilité de l'hypothèse invoquée

La cohérence de l'hypothèse avec les faits observés ne constitue que la première étape d'une démarche de validation ; encore faut-il aussi que le processus considéré apparaisse compatible avec les capacités et moyens de son déclencheur, en l'occurrence l'organisme inducteur.

En bref, les facteurs déclenchants auxquels il a été fait appel pour le déroulement du processus envisagé sont les suivants :

— inhibition locale du développement des tissus végétaux au droit du point d'induction,

— hypertrophie cellulaire et/ou hyperplasie tissulaire au sein de la structure cécidienne en développement, susceptible d'accommoder l'élongation imposée par l'inhibition précédente,

— aspiration partielle des allocations de ressources par la cécidie en croissance puis en fonctionnement au profit de la larve locataire, comme explication indirecte possible de la déformation du voisinage de la galle.

Or ces trois facteurs correspondent bien, justement, à trois des principaux mécanismes auxquels fait appel, en toute généralité, l'induction cécidienne (MANI 1992, MEYER 1969 a, MEYER et MARESQUELLE 1983). Inhibition et hypertrophie peuvent d'ailleurs parfois résulter de l'action d'une même substance inductrice, en fonction de son niveau de concentration locale : inhibition à fortes concentrations (au voisinage du lieu d'injection), et, à l'inverse, hyper-activation à concentrations moindres (à distance du site d'injection) : MEYER (1969 a). On peut noter qu'une telle modalité pourrait opportunément accommoder biologiquement le processus invoqué, jusque là seulement décrit sous l'angle géométrico-mécanique : inhibition centrale et hyper-activation extensive alentours.

ROHFRI TSCH (1992) indique toutefois que, dans le cas particulier des galles induites par les Cynipidés, le processus d'inhibition est peu utilisé, ce qui est au fond logique puisque ces galles sont en général le fruit d'une néoformation et non pas d'un remodelage de tissus potentiellement préexistants. Cette restriction sur le rôle des processus d'inhibition n'a cependant pas lieu de s'appliquer au cas particulier de la galle générée par *N. numismalis* ♀ ♂, laquelle se distingue

justement par le fait qu'elle ne résulterait pas d'une néoformation, comme il est d'usage pour les galles d'autres Cynipidés, mais bien plutôt d'un remodelage du tissu végétal support. Cette nouvelle différence, au niveau du processus, confirme la singularité de développement de cette galle, par rapport à l'usage en vigueur chez les Cynipidés.

Enfin, une dernière observation vient encore s'inscrire en faveur de l'hypothèse proposée, par opposition à l'hypothèse alternative évoquée en introduction. Si la vascularisation radiale de la galle de *N. numismalis* ♀ ♂ résultait d'un processus de néoformation, la disposition attendue des nervilles aveugles assurant l'irrigation ultime des tissus serait classiquement sub-orthogonale, ou tout au moins oblique, par rapport à la nervation radiale de la galle (fig 3 côté b). Or, comme déjà souligné et bien apparent sur la figure 1, les nervilles ultimes sont disposées elles aussi radialement, c'est à dire à peu près parallèles et nullement obliques, encore moins orthogonales, à la nervation radiale principale. Cette disposition est donc plutôt conforme au mécanisme d'étirement géométrique suggéré pour le développement par extension centripète de cette galle.

Cependant, en dépit de ces arguments, l'hypothèse proposée conserve encore un caractère spéculatif, tant qu'une confirmation *de visu* du mode de genèse de cette galle n'est pas apportée, ce qui reste à faire (car, comme l'indiquait déjà Aristote, un phénomène en forme de processus peut bien s'imaginer rétrospectivement au seul vu du résultat mais n'est sûrement compris qu'à l'issue de l'examen *de visu* de l'ensemble de son déroulement progressif !).

Ce suivi exige une disponibilité de temps et de moyens qui ne nous a pas permis de l'envisager présentement. D'autre part, une analyse des tous premiers stades de développement de cette galle a bien certes été réalisée (cf. MEYER et MARESQUELLE 1983), mais pas sous les aspects à examiner plus particulièrement pour tester l'hypothèse proposée ici.

Quoiqu'il en soit, il reste certain qu'en toute généralité, l'induction cécidienne, ici appliquée au limbe foliaire, met en œuvre des mécanismes originaux qui tranchent avec les processus normaux de morphogénèse et d'ontogénèse foliaire décrits classiquement (CUSSET 1987, DOUMENC *et al.* 1995, GORENFLOT 1996, RAVEN *et al.* 2000, SCHNELL 1994).

En tout état de cause, un objectif de la présente réflexion reste, au plan méthodologique, de faire valoir, sur un exemple particulier, l'intérêt potentiel de l'approche développée voici près d'un siècle par D'ARCY-THOMPSON (1917) dans l'analyse des processus de la morphogénèse du vivant. Cette approche, qui conserve toute son actualité, ne s'inscrit pas, bien entendu, à l'encontre du rôle, à l'évidence essentiel, du « génétique » en la matière. Elle incite simplement à ne pas omettre, là où elle est susceptible d'intervenir, la part de modulation que sont susceptibles d'apporter les contraintes géométriques et physiques, nullement limitées en effet au monde inorganique.

Plus généralement, y compris dans ce cas particulièrement simple, cette approche confirme l'opportunité de considérer aussi une modélisation macroscopique abstraite sans référence nécessaire au détail des mécanismes biologiques sous-jacents (THOM 1980).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- D'ARCY THOMPSON, 1917. — *On growth and Form*. Cambridge University Press (édition française : 1994, *Forme et Croissance*. Ed. du Seuil, Paris, 336 p.
- BÉGUINOT J., 1997. — Invitation à découvrir l'étonnant monde des Galles végétales. *Bull. Soc. bot. Centre-Ouest*, 28 : 177-180.
- BIRCH M.L., BREWER J.W., ROHFRTSCH O., 1992. — Biology of *Dasineura affinis* (Cecidomyiidae) and influence of its gall on *Viola odorata*. in SHORHOUSE and ROHFRTSCH ed. 1992.
- BOULIGAND Y. édité. 1980. — *La morphogénèse, de la biologie aux mathématiques*. Ed. Maloine, Paris, 198 p.
- BOURDIER F., 1980. — Biomorphologie et modélisation, notes de synthèse et de bibliographie. in BOULIGAND édité. 1980.
- BRUTER C. P., 1980. — Quelques exemples d'application des mathématiques statiques et dynamiques dans des domaines proches de la biologie. in BOULIGAND édité. 1980.
- CUSSET G., 1987. — Problématique de la morphogénèse foliaire. in LE GUYADER 1987, 59-73.
- DOUMENC D. et LENIQUE P.M., 1995. — *La morphogénèse, développement et diversité des formes vivantes*. Masson, Paris, 128 p.
- DREGGER-JAUFFRET F. and SHORHOUSE J.D., 1992. — Diversity of gall-inducing insects and their galls. in SHORHOUSE and ROHFRTSCH ed., (1992) : 8-33.
- FISCHER J. L., 1980. — La tératologie comme source de modèles en morphogénèse et enphylogénèse. in BOULIGAND édité. 1980.
- GORENFLOT R., 1996. — *Biologie végétale*. Masson, Paris, 250 p.
- LE GUYADER H. édité. 1987. — *Le développement des végétaux, aspects théoriques et synthétiques*. Masson, Paris, 430 p.
- MANI M.S., (1992). — Introduction to cecidology. in SHORHOUSE and ROHFRTSCH ed., 1992 : 3-7.
- MEYER J., 1969 a. — Problèmes actuels de Cécidologie. *Bull. Soc. bot. France*, 116 : 445-481.
- MEYER J., (1968) 1969 b. — Irrigation vasculaire dans les galles. *Mém. Soc. bot. France* : 75-97.
- MEYER J., 1987. — *Plant Galls and Gall-Inducers*. Gebrüder Borntraeger, Berlin, 291 p.
- MEYER J. et MARESUELLE H.J., 1983. — *Anatomie des Galles*. Encyclopedia of Plant anatomy, XIII (1), Gebrüder Borntraeger, Berlin. 662 p.
- RAVEN P.H., EVERT R.F., EICHHRON S.E. 2000. — *Biologie Végétale*. De Boeck Univ. édité., Bruxelles, 944 p.
- ROHFRTSCH O., (1992). — Patterns in Gall development. in SHORHOUSE and ROHFRTSCH ed. : 60-86.
- SCHNELL R., 1994. — *Les stratégies végétales, essai de morphologie évolutive*. Masson, Paris, 128 p.
- SHORHOUSE J.D. and ROHFRTSCH O. éd. (1992). — *Biology of Insect-induced Galls*. Oxford University Press, 285 p.
- THOM R., 1980. — L'explication des formes spatiales : réductionnisme ou platonisme ?. in BOULIGAND édité. 1980.
- TORT M. 1987. — Point de vue sur la structure et le fonctionnement des méristèmes primaires. in LE GUYADER édité. 1987.
- VALLEE R., 1980. — Quelques aspects de l'étude mathématique des formes vivantes. in BOULIGAND édité. 1980.