

***Ectoedemia argyropeza* (Zeller, 1839) sur Peuplier Tremble : traits de comportement inférés à partir de la distribution des traces d'activités subsistant sur les feuilles-hôtes (Lepidoptera, Nepticulidae)**

Jean BÉGUINOT

Biogéosciences, UMR 6282, CNRS, Université Bourgogne Franche-Comté, 6 boulevard Gabriel, F – 21000 Dijon
<jean-beguino@orange.fr>

(Accepté le 22.VII.2021 ; publié le 17.IX.2021)

Résumé. – Malgré leur taille habituellement restreinte, les insectes endotrophes, notamment ceux dont les larves forent des mines dans les feuilles de leurs hôtes, présentent des traits de comportements souvent plus élaborés que ceux qui s'observent chez nombre d'insectes herbivores ectotrophes. L'observation sur le vif de ces comportements étant toutefois généralement difficile, précisément en raison des faibles tailles individuelles, il s'avère plus commode de tenter de restituer rétrospectivement certains de ces comportements à partir des traces d'activités correspondantes subsistant sur les feuilles-hôtes. Afin de pouvoir déduire des informations suffisamment fiables par cette approche, l'examen d'un effectif conséquent de feuilles-hôtes, ainsi que l'appui de tests statistiques appropriés sont requis. La présente étude porte sur une espèce de microlépidoptère Nepticulidae, *Ectoedemia argyropeza*, dont les chenilles minent exclusivement les feuilles de Tremble avec, en outre, interposition d'un stade préliminaire de développement de type cécidogène. Cette combinaison inhabituelle de traits de vie contribue à enrichir le répertoire comportemental de l'insecte et offre ainsi un terrain d'investigation plus prometteur. On s'est plus particulièrement intéressé (i) à la distribution spatiale des œufs sur le pétiole, (ii) à la hiérarchie des positionnements préférentiels du corridor creusé par la chenille dans la section du pétiole hypertrophié par la réaction cécidogène, (iii) à la hiérarchie des localisations préférentielles des mines limbiaires. A été également examiné : d'une part, dans quelle mesure chacune de ces trois distributions se conforme à la symétrie bilatérale du support foliaire et, d'autre part, l'existence ou non de relations deux à deux entre chacune de ces trois distributions. Les aspects comportementaux qu'on peut tenter d'inférer à partir des informations précédentes sont ensuite discutés.

Abstract. – *Ectoedemia argyropeza* on Aspen leaves: deciphering retrospectively some behavioural traits from the distribution of traces of the insect activities subsisting on host-leaves (Lepidoptera, Nepticulidae). Despite their usually small size, endotrophic insects —especially those whose larvae are mining into their host-leaves— exhibit patterns of behaviour that are often more elaborate than what is usually seen in many ectotrophic herbivorous insects. However, since it is generally difficult to capture properly these behaviours in the field, precisely due to the small size of these insects, it turns out to be more convenient attempting to uncover retrospectively some of these behaviours on the basis of their resulting traces which subsist on the host-leaves. In order to be able to infer reliable information from this retrospective approach, the examination of a substantial number of host leaves and the support of appropriate statistical tests are required. The present study concerns a species of microlepidoptera, *Ectoedemia argyropeza*, whose caterpillars are exclusively mining the leaves of Aspen (*Populus tremula*) and which is still further distinguished, in a remarkable manner, by the induction of a preliminary galling ("cecidian") development stage. This unusual combination of life traits contributes to enrich the insect's behavioural repertoire and therefore offers a more promising field of investigation. For this species, I more particularly focus on the way the artefacts resulting from the insect activities are distributed spatially, on (or in) the host leaf, namely: (i) the spatial distribution of eggs deposited on the host-leaf petiole, (ii) the hierarchy of preferential positioning of the caterpillar corridor in the section of the petiole, hypertrophied by the cecidogenic reaction, (iii) the hierarchy of preferential locations of mines in the host-leaf blade. We also tested, on the one hand, the existence (or not) of paired relationships between each of the three categories of distributions mentioned above and, on the other hand, the degree of conformation of each of these different distributions to the bilateral symmetry of the leaf support. The behavioural aspects that can be tentatively inferred from the above information are subsequently discussed.

Keywords. – Leaf mine, plant gall, oviposition, symmetry, green island.

Le genre *Ectoedemia* Busck, 1907, forme, au sein de la famille Nepticulidae, l'un des principaux groupes de microlépidoptères à chenilles "mineuses", c'est-à-dire dont le développement jusqu'à la fin du stade L5 s'effectue entièrement dans l'épaisseur de la feuille-hôte, cette dernière jouant un double rôle, à la fois protecteur et nourricier (DOORENWEERD *et al.*, 2015) ; la chenille quitte ensuite sa mine et se nymphose dans un cocon au sein de la litière. Toutefois, l'une des 91 espèces appartenant au genre *Ectoedemia* échappe à la règle générale en étant cécidogène (DOORENWEERD *et al.*, 2015), tandis que d'autres espèces, relevant du groupe *populella* (JOHANSSON *et al.*, 1989) — dont justement *Ectoedemia argyropeza* (Zeller, 1839) — présentent des traits de vie mixtes à cet égard. Ce qui vaut d'ailleurs à *Ectoedemia argyropeza* d'être revendiquée aussi bien par les catalogues consacrés aux insectes à larves mineuses (ELLIS, 2020) que par ceux réservés aux insectes cécidogènes (DAUPHIN & ANIOTSBEHERE, 1997). Cette dualité de mode de vie contribue à enrichir encore le registre comportemental de l'insecte par rapport aux autres espèces congénériques seulement mineuses. D'où l'intérêt plus particulier porté à l'observation des traits de vie d'*Ectoedemia argyropeza* (Zeller, 1839).

Cette espèce présente une distribution holarctique, depuis le nord-est de la Chine jusqu'en Amérique du Nord (où elle a été introduite). Monophage, la chenille se développe exclusivement aux dépens du Peuplier Tremble (*Populus tremula* L.) ou de son proche parent nord-américain (*P. tremuloides* Michx.) (HERING, 1957).

BRÈVE ÉVOCATION DE L'HISTOIRE NATURELLE D'*ECTOEDEmia ARGYROPEZA*

Outre son intérêt propre, cette brève évocation servira à mieux esquisser le contexte dans lequel s'inscrivent les traits de vie et comportements qui font l'objet de la présente étude.

Après recherche et reconnaissance de l'espèce-hôte exclusive permettant le développement des chenilles, la femelle d'*Ectoedemia argyropeza* dépose ses œufs sur l'un ou l'autre des flancs du pétiole comprimé latéralement, et ce, à une distance de la base du limbe n'excédant pas le centimètre, point qui sera précisé plus loin. Les œufs, protégés par une coque ellipsoïdale translucide, sont disposés de manière sensiblement parallèle au sens de la longueur du pétiole (fig. 2).

Il est à noter, incidemment, que chez *Ectoedemia argyropeza* la reproduction est habituellement considérée comme étant parthénogénétique, bien que le mâle soit cependant connu (JOHANSSON *et al.*, 1990), comme le confirme d'ailleurs Erik Nieukerken (comm. pers.), qui précise « *more to the East, in Asia, males are more frequently found than in Europe, where such males may be due to copy errors of the sex chromosomes. Parthenogenesis is often caused by bacteria; the absence of the bacteria can also lead to restoration of a normal sexual population. What is the case here we don't know, but it is possible to find rare males of E. argyropeza, as is the case in Stigmella microtheriella where I know some males from Norway, Croatia and Greece* ».

À l'éclosion de l'œuf, la jeune chenille va, dans une première phase de développement, forer un corridor à section subcylindrique dans le pétiole, en direction du limbe. Puis, la base du limbe atteinte, la chenille va, dans une seconde phase, développer une mine dans l'épaisseur du limbe, à partir du point d'insertion du pétiole.

Au cours de la première phase de développement, le forage cylindrique à l'intérieur du pétiole s'accompagne d'une importante modification morphologique tout autour de la zone forée, avec un fort épaississement des tissus environnants et un froncement marqué de l'épiderme du pétiole (fig. 10). Une telle modification des tissus environnants n'accompagne pas ordinairement le développement d'une mine mais caractérise bien plutôt l'induction d'une "galle" (cécidie) (MEYER & MARESQUELLE, 1983 ; MEYER, 1987). Ce qui suggère que cette hypertrophie tissulaire est spécifiquement induite par la chenille pour satisfaire l'un des deux

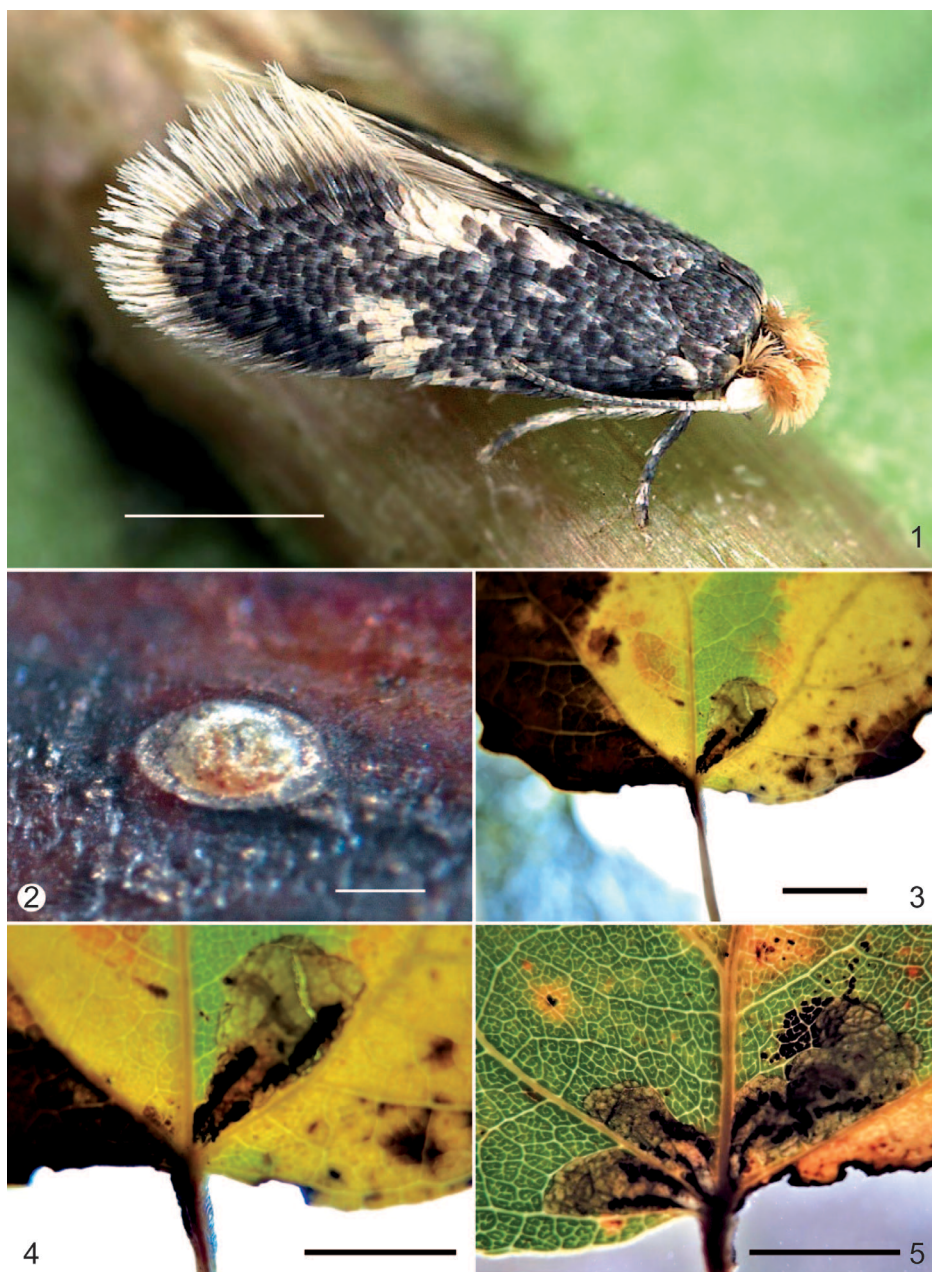


Fig. 1-5. *Ectoedemia argyropeza* (Zeller). – 1, Habitus de l'imago (barre d'échelle : 1 mm). © Rudolf Bryner – lepiforum. – 2, Œuf protégé par son enveloppe ellipsoïdale translucide (celle-ci $\approx 0,40 \times 0,25$ mm), déposé parallèlement au sens de la longueur du pétiole (barre d'échelle : 0,2 mm). – 3-4, Aspect des artefacts issus de l'activité de la chenille sur la feuille-hôte du Tremble : hypertrophie localisée de l'extrémité distale du pétiole suite à la réaction cécidogène accompagnant le forage du corridor pétiole puis mine foliaire plate, triangulaire, succédant au corridor pétiole préliminaire. Noter la présence (systématique) de la zone verte ("green island") en aval de la mine, contribuant à maintenir la qualité nutritive des tissus exploités par la chenille. Noter également les deux lignes noires correspondant aux déjections de la chenille ("frass") et bordant son chemin de retrait vers le corridor antérieur servant de refuge temporaire (barres d'échelle : 10 mm). – 5, Distribution des localisations des mines (ici, en position G⁺, G, D, de gauche à droite) dans le cas où trois chenilles partagent la même feuille-hôte (barre d'échelle : 10 mm).

objectifs principaux attribués aux galles proprement dites : fonction de protection du locataire vis-à-vis des stress environnementaux et surtout à l'encontre des risques de parasitisme. Et en effet, une fois la chenille entrée dans sa phase "mineuse" lui permettant de s'alimenter aux dépens des tissus du limbe foliaire, elle ne manque cependant pas de se réfugier dans le corridor pétiole pendant les périodes les plus lumineuses de la journée (ELLIS, 2020) où sa présence dans la mine devient trop aisément détectable (comme le montrent les fig. 3-4), l'exposant ainsi davantage à l'attention des parasites (ELLIS, 2020). La susceptibilité accrue au parasitisme est d'ailleurs reconnue de manière générale comme l'un des points faibles du mode de développement des larves au sein de mines foliaires (CONNOR & TAVERNER, 1997). L'épaisseur et l'opacité de la paroi hypertrophiée du corridor joue, là, pleinement son rôle au bénéfice d'une meilleure chance de survie de la chenille.

La seconde phase de développement démarre après que le forage longitudinal du pétiole ait atteint la base du limbe. La chenille génère alors une mine foliaire plate, toujours incluse entre deux nervures connexes, parmi les cinq nervures s'écartant en éventail depuis l'insertion pétiole à la base du limbe. Il en résulte une forme systématiquement triangulaire des mines (fig. 3-4). L'extension distale des mines ne dépasse cependant guère le demi-centimètre, le forage préalable au sein du pétiole ayant déjà fourni une part de l'alimentation de la chenille. Quatre positions distinctes sont ainsi rendues possibles pour la localisation de la mine chez l'espèce considérée :

- comprise entre la nervure médiane et l'une des deux premières nervures latérales issues de l'insertion pétiole, soit à gauche (G), soit à droite (D) de la nervure médiane (vu de dessus) ;
- ou bien, de manière plus désaxée, insérée entre les première et seconde nervures latérales issues de l'insertion du pétiole et ainsi déjetée soit à l'extrême gauche (G+) soit à l'extrême droite (D+). Ainsi, par exemple, sur les fig. 3-4, la mine est en position D ; sur la fig. 5, les trois mines co-occurentes sont en positions G+, G, D.

La chenille d'*Ectoedemia argyropeza* est active en automne (octobre à fin novembre), souvent aux dépens de feuilles déjà plus ou moins sénescentes, voire tombées à terre, dont le limbe est déjà jaunissant à brunissant. Toutefois la présence de la chenille mineuse déclenche systématiquement le phénomène bien connu de "green island" (GIRON *et al.*, 2007 ; KAISER *et al.*, 2010 ; GÜTZWILLER *et al.*, 2015 ; GUIGUET *et al.*, 2018), qui bloque la sénescence de toute la partie du limbe en aval de la mine, partie qui conserve ainsi toute sa fraîcheur et sa couleur verte, contrastant vivement avec les couleurs automnales prises par le reste du limbe (fig. 3).

Les positionnements adoptés sur la feuille-hôte, tant au moment de l'oviposition qu'au cours des deux phases du développement confiné de la chenille, répondent à un certain nombre de critères qui méritent examen, s'agissant aussi bien :

- de la distance séparant le point de dépôt de l'œuf sur le pétiole du point d'insertion de celui-ci à la base du limbe et de sa variabilité ;
- du positionnement du corridor cylindrique dans la section du pétiole et de sa variabilité,
- de la localisation de la mine se développant dans l'épaisseur du limbe à partir l'insertion pétiole et de sa variabilité.

Ces positionnements au sein de la feuille-hôte — marquant les trois étapes successives du développement de la chenille, de l'œuf à la mine achevée — sont respectivement "gérés", le premier par la mère pondreuse, les deux suivants par la chenille (comme on le verra).

La caractérisation quantitative de ces critères de positionnement, de leur fixité ou, au contraire, de leur degré de variabilité, constitue le premier objet du présent compte-rendu. Est ensuite discuté ce qui peut être inféré, à partir de cette caractérisation, relativement aux comportements qui régulent ces positionnements, à chacun des trois stades successifs du développement de l'insecte.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'échantillonnage, rassemblant près de 400 feuilles de Tremble exploitées par *Ectoedemia argyropeza*, a été récolté au Creusot (Saône-et-Loire), le 22 novembre 2020. Un tri de cet échantillonnage préliminaire a conduit ensuite à retenir 312 feuilles, chacune d'elles n'abritant qu'une seule chenille et donc appropriées, à cet égard, aux examens envisagés. Chacune de ces 312 feuilles a été examinée d'abord à l'œil nu puis sous stéréo-microscope, au grossissement $\times 20$ et, quand nécessaire, $\times 40$. Ont été relevés à chaque fois :

- la position sur le pétiole de l'œuf ayant donné lieu à éclosion de la chenille : d'une part, flanc — gauche ou droit — du pétiole ayant reçu la ponte, d'autre part, distance de l'œuf à l'extrémité distale du pétiole, où il vient s'insérer à la base du limbe ;

- la localisation de la mine limbaire parmi les quatre positionnements possibles, évoqués précédemment et nommés respectivement G+, G, D, D+ ;

- enfin, le positionnement précis du corridor pétiole a été examiné, sur section transversale du pétiole dans sa partie hypertrophiée, à partir d'un lot plus restreint de 34 feuilles (restriction permettant la restitution intacte, sur le lieu de prélèvement, de l'essentiel de l'échantillonnage).

Afin d'en apprécier le degré de pertinence, compte tenu de l'effectif fini de l'échantillonnage (312 unités), les informations ainsi acquises sur les positionnements des différents artefacts évoqués ci-dessus ont été soumises à divers tests statistiques standards appropriés :

- test χ^2 et, le cas échéant test complémentaire exact de Fisher, pour les différentes comparaisons de localisations ;

- test t de Student pour la comparaison de la distribution des distances des pontes à l'extrémité distale du pétiole, selon que la ponte est effectuée sur le flanc gauche ou sur le flanc droit du pétiole, (avec, classiquement, log-transformation des variables pour améliorer la normalité des distributions) ;

- test de Bartlett pour la comparaison des variances de ces distributions de distance.

RÉSULTATS

LOCALISATION DES OVIPOSITIONS AU LONG DU PÉTIOLE

Conformément à la localisation intra-pétiole de la première phase de développement chez *Ectoedemia argyropeza*, les œufs sont, sans exception, déposés sur les flancs du pétiole, jamais sur le limbe-hôte. Les 312 pontes observées se distribuent un peu inégalement entre flancs droit et gauche du pétiole : 149 à droite et 163 à gauche (le pétiole étant vu de dessus) ; toutefois l'écart à la stricte égalité n'est (comme attendu) pas statistiquement significatif (test χ^2 : $n = 312$, $\chi^2 = 0,63$, $p \gg 0,05$).

D'autre part, les œufs sont tous rassemblés vers le côté distal du pétiole : sur les 312 pétioles examinés (dont la longueur moyenne se situe autour de 50 mm), les œufs se distribuent exclusivement dans un intervalle compris entre 4 mm et 11 mm de l'insertion du pétiole à la base du limbe et, pour l'essentiel (95 %), entre 5 et 9 mm : fig. 6. Le contrôle de la distance entre ponte et extrémité distale du pétiole, déterminant la longueur d'exploitation en corridor, apparaît donc être un élément comportemental important, conditionnant à la fois la première phase pétiole du développement de la chenille, puis la possibilité de retrait protecteur au cours de la deuxième phase limbaire.

Dans cet intervalle de 4 à 11 mm, la distribution des distances diffère légèrement selon qu'on considère les pontes sur le flanc droit ou sur le flanc gauche du pétiole vu de dessus (fig. 7) :

- valeur moyenne un peu plus élevée à gauche qu'à droite — 6,9 mm versus 6,4 mm — écart ne dépassant cependant que de bien peu le seuil minimal de signification statistique

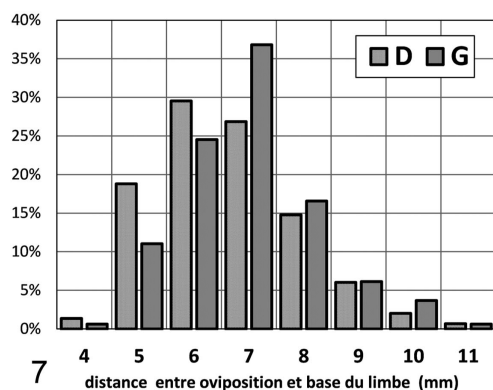
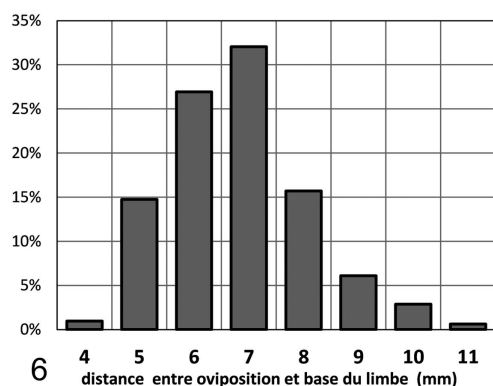


Fig. 6-7. — Histogrammes (%) des distances séparant les pontes d'*Ectoedemia argyropeza* (Zeller) de l'extrémité distale du pétiole où celui-ci s'insère à la base du limbe de la feuille-hôte, établis pour 312 feuilles-hôtes (*Populus tremula*) hébergeant chacune une unique chenille. — 6, Flancs gauche et droit confondus. — 7, Selon le flanc où est déposée la ponte (D : droit, G : gauche).

suite, de numéroté de 1 à 4, du haut vers le bas de la section. Le corridor, tout en venant s'aligner bien précisément sur le plan médian du pétiole, évite néanmoins soigneusement ce dispositif de vascularisation, en s'insérant dans l'un ou l'autre des intervalles séparant chacun des quatre faisceaux vasculaires. Dans la majorité des cas (ici 27 sur 34 soit 80 % des cas), le choix de la chenille va en faveur de l'intervalle compris entre les faisceaux 3 et 4, comme présenté sur la fig. 8 ; tandis que dans près de 20 % des cas le choix s'oriente vers l'intervalle situé entre les faisceaux 2 et 3. Ceci vaut pour les feuilles n'hébergeant qu'une seule chenille à la fois. Dans le cas où, du fait de l'abondance de l'insecte, plusieurs individus viennent à coexister dans une même feuille — et donc dans un même pétiole — les corridors correspondant auront alors à se répartir entre les intervalles disponibles. À titre d'exemple de feuille à hébergement multiple, la fig. 9 montre la superposition de deux corridors, intercalés respectivement entre les faisceaux 3 et 4 et entre les faisceaux 2 et 3. Une observation (plus exceptionnelle) d'une feuille hébergeant simultanément trois chenilles (avec mines en positions G+, G, D) a donné la disposition suivante des trois corridors dans la section pétiole : l'un positionné entre faisceaux 3 et 4, le second entre faisceaux 1 et 2 et, enfin, le troisième en position latérale (donc "anormale") entre le faisceau 3 et la paroi droite du pétiole.

(test t de Student bilatéral sur variables log-transformées pour assurer la quasi-normalité des distributions : $n = 149$ et 163 , $p = 0.04$). Reste que la faiblesse de l'écart relatif (5 %) n'incite pas à attribuer une réelle signification biologique à cette légère différence ;

— variance plus élevée de 9% pour la distribution des distances sur le flanc droit que sur le flanc gauche, écart restant très loin d'être statistiquement significatif (test de Bartlett, $n = 149$ et 163 , $T = 0,28$, $p \gg 0,05$).

LOCALISATION DU CORRIDOR DANS LA SECTION DU PÉTIOTE HYPERTROPHIÉ

Dans sa première phase de développement, intra-pétioleaire, la chenille d'*Ectoedemia argyropeza* induit, on l'a déjà souligné, une hypertrophie marquée du tissu pétioleaire environnant, typique à cet égard d'une formation cécidienne. Dans l'axe de cette zone hypertrophiée, la jeune chenille fore un corridor cylindrique destiné à rejoindre, de l'intérieur, la base du limbe, avant d'aboutir ensuite à l'extension d'une mine plate intra-limbinaire. On rappelle que l'examen a été réalisé, sur 34 sections de pétiole seulement (soit 11 % des 312 cas étudiés afin de limiter l'impact destructif de l'étude). Le pétiole, comprimé latéralement chez *P. tremula*, est charpenté par quatre faisceaux vasculaires superposés verticalement dans le plan médian du pétiole (fig. 8), faisceaux qu'on convient, pour la

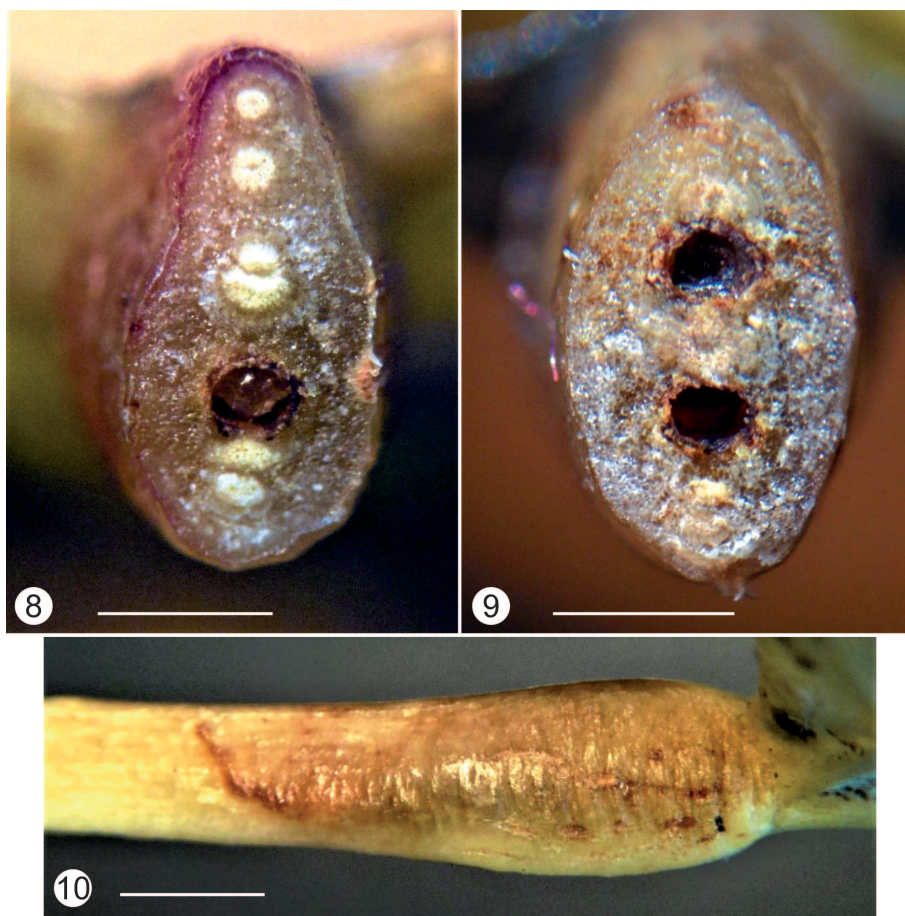


Fig. 8-10. – Pétioles de feuille de Peuplier Tremble minés par *Ectoedemia argyropeza* (Zeller). – **8-9**, Coupe transversale (barres d'échelle : 1 mm) : **8**, présence d'une seule chenille, avec corridor cheminant entre 3^e et 4^e faisceaux vasculaires ; **9**, co-présence de deux chenilles, avec les deux corridors cheminant respectivement entre (i) 2^e et 3^e et (ii) 3^e et 4^e faisceaux vasculaires. – **10**, Exemple de cas commun où la ponte se situe vers la partie supérieure du flanc pétiole. L'objectif de positionnement habituel du corridor se situant bien plus bas, entre 3^e et 4^e faisceaux vasculaires médians, le début du corridor descend alors d'emblée pour aller se positionner à la hauteur de l'intervalle entre les 3^e et 4^e faisceaux, et ce, avant même de finir par le rejoindre dans le plan vertical médian du pétiole (barre d'échelle : 2 mm).

Soulignons enfin qu'assez fréquemment, la position de l'œuf se trouve nettement décalée par rapport au niveau de l'intervalle inter-vasculaire préféré : c'est typiquement le cas lorsque l'œuf est situé dans la moitié supérieure du flanc pétiole sur lequel il a été déposé, tandis que la position visée pour le futur corridor se situe bien plus bas, entre les faisceaux vasculaires 3 et 4. Il est alors remarquable de constater (fig. 10) que le cheminement de la chenille néonate, dès son émergence de l'œuf, "plonge" d'emblée vers le bas pour rejoindre délibérément le niveau horizontal où se trouve l'intervalle entre faisceaux 3 et 4. Une fois atteint ce niveau, le cheminement de la chenille se coude alors, pour s'y maintenir ensuite transitoirement, avant de s'enfoncer dans l'épaisseur du pétiole pour y rejoindre le plan médian, et donc finalement rejoindre à "point nommé" l'interstice recherché (ici entre les faisceaux vasculaires 3 et 4), afin d'y démarrer le forage du corridor axial proprement dit. Procédure qui garantit dès lors nécessairement l'atteinte de l'objectif. Procédure un peu compliquée, sans doute instinctive,

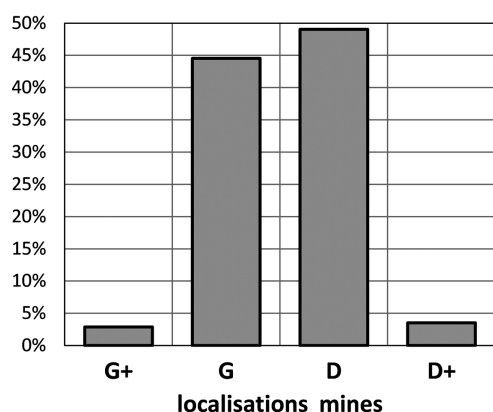


Fig. 11. — Histogramme (%) de la distribution des positions occupées par les mines d'*Ectoedemia argyropeza* (Zeller) à partir de la base du limbe de la feuille-hôte. Établi pour 312 feuilles-hôtes (*Populus tremula*) hébergeant chacune une unique chenille.

mais qui pour autant ne saurait être strictement stéréotypée puisque sa première partie — le cheminement initial de la chenille néonate — dépend complètement de la position précise de l'œuf dont est issue la chenille. Ce point délicat est discuté plus loin.

LOCALISATIONS DES MINES DANS LE PLAN DU LIMBE

On a signalé que la mine exploitée par la chenille d'*Ectoedemia argyropeza* au cours de sa deuxième étape de développement pouvait occuper quatre localisations possibles nommées, de gauche à droite, G+, G, D, D+. La fig. 11 rend compte de la distribution des positions respectives des mines observées sur chacune des 312 feuilles-hôte hébergeant chacune une seule chenille. La préférence des chenilles

pour les secteurs G ou D (c'est-à-dire donc entre la nervure centrale et l'une ou l'autre des deux premières nervures latérales) est manifeste, par comparaison aux localisations plus décentrées G+ ou D+ (situées entre première et seconde nervures latérales), sans même qu'il soit besoin d'en tester le degré de signification statistique. En revanche, sans surprise, le léger écart entre localisations soit à droite soit à gauche n'est nullement statistiquement significatif (test χ^2 : $n = 312$, $\chi^2 = 0,82$, $p \gg 0,05$).

RELATIONS ENTRE LOCALISATIONS DES PONTES ET LOCALISATIONS DES MINES

Le tableau I rend compte de la localisation des mines, à gauche ou à droite de l'axe du limbe, en fonction de la localisation des pontes dont elles sont issues, pontes elles-mêmes déposées soit à gauche soit à droite de l'axe du pétiole. Malgré des écarts sensibles (notamment — et curieusement — en faveur des relations croisées : mines à droite issues de pontes à gauche et réciproquement), il apparaît que le choix de la chenille de positionner sa mine à droite ou à gauche de l'axe limbaire est statistiquement indépendant du choix de la mère de déposer chacun de ses œufs à droite ou à gauche de l'axe pétiole (test χ^2 : $n = 312$, $\chi^2 = 2,76$, $p > 0,05$).

Un autre aspect du sujet est l'éventuelle relation entre localisation des pontes sur le pétiole et propension des mines à se trouver soit en position centrée (G ou D), soit en position décentrée (G+ ou D+) : tableau II. La proportion nettement plus élevée de mines décentrées issues de pontes sur flanc gauche du pétiole se révèle, de façon inattendue, statistiquement significative (test χ^2 : $n = 312$, $\chi^2 = 4,4$, $p < 0,05$). Comme les effectifs en mines décentrées sont plutôt faibles, vérification a été réalisée au moyen du test exact de Fisher, lequel confirme le résultat précédent ($p = 0,039$).

Tableau I. — Relations entre localisations des pontes d'*Ectoedemia argyropeza* (Zeller), sur flanc gauche ou droit du pétiole et localisations des mines résultantes, à gauche ou droite de l'axe du limbe (nombre de cas parmi les 312 examinés).

		Localisation des mines	
		à gauche (G+, G)	à droite (D, D+)
Localisation des pontes	à gauche	70	93
	à droite	78	71

Tableau II. – Relations entre localisations des pontes d'*Ectoedemia argyropeza* (Zeller), sur flanc gauche ou droit du pétiole et localisations des mines résultantes, en position centrée (G ou D) ou décentrée (G+ ou D+) (nombre de cas parmi les 312 examinés).

		Localisation des mines	
		centrée (G, D)	décentrée (G+, D+)
Localisation des pontes	à gauche	148	15
	à droite	144	5

RELATIONS ENTRE POSITION DU CORRIDOR DANS LA SECTION DU PÉTIOLE ET LOCALISATION DES MINES

L'effectif restreint de sections de pétiole examinées pour déterminer la localisation du corridor par rapport au système vasculaire à quatre faisceaux (*cf.* précédemment) limite la possibilité d'espérer dégager une éventuelle influence significative de la position du corridor (soit entre faisceaux 3 et 4, soit entre faisceaux 1 et 2) sur la localisation des mines associées (G+, G, D, D+), cependant la faible valeur obtenue du $\chi^2 = 0,02$ ne contredit pas la faible vraisemblance d'une telle relation.

DISCUSSION

Bien que l'analyse des avantages potentiellement associés au mode de développement endophyte chez les larves d'insectes phytophages (par comparaison au mode ectophyte plus commun) reste objet de discussion (CONNOR & TAVERNER, 1997), il est néanmoins généralement reconnu que le développement séquestré des larves chez les insectes foreurs de mines ou inducteurs de galles représente une réelle innovation adaptative (quoique d'ampleur relativement limitée), au moins sur le plan de la sélection nutritionnelle, de la protection contre les rigueurs environnementales et, dans une mesure plus contestable, à l'encontre du parasitisme (HESPENHEIDE, 1991 ; CONNOR & TAVERNER, 1997).

En tous cas, les insectes à développement larvaire endophyte offrent un sujet d'investigation plus particulièrement gratifiant pour le naturaliste intéressé par les aptitudes comportementales des insectes. En effet, la plupart des insectes mineurs et/ou cécidogènes parviennent à concilier, de manière un peu paradoxale et donc intrigante :

- d'une part, des traits d'histoire de vie et de comportements plutôt plus compliqués et diversifiés que chez la majorité des représentants des guildes phytophages à larves ectotrophes ;
- avec, d'autre part, des tailles individuelles chez les larves et les imagos souvent nettement plus restreintes.

Évidemment, comme toujours, nombre de contre-exemples viennent infirmer (et donc, selon le dicton, "confirmer") la règle générale : par exemple, il serait bien injustifié de ne pas reconnaître les aptitudes comportementales exceptionnelles des insectes rouleurs de feuilles en forme de cigares et leurs subtiles adéquations aux particularités anatomiques et physiologiques des feuilles-hôtes. À cet égard, il faut admettre que les talents des insectes à larves foreuses de mines (y compris l'espèce considérée ici) demeurent moins démonstratifs, tout en offrant néanmoins quelques particularités suggestives.

Au sein de la guildes des foreurs de mines, le développement préliminaire de la larve au sein de la nervure primaire (centrale) de la feuille-hôte, voire au sein du pétiole lui-même, sans être strictement exceptionnel, demeure néanmoins peu commun. Des exemples connus existent ponctuellement chez les Coléoptères [notamment les Curculionidae *Orchestes quercus* (Linné, 1758), *O. fagi* (Linné, 1758), initiant leurs stades larvaires dans la nervure centrale des feuilles de Chênes ou de Hêtre respectivement], chez les Diptères Agromyzidae (diverses espèces de *Liriomyza* et de *Phytomyza*, dont *P. ilicis* Curtis, 1846, très étudiée), chez les Lépidoptères [par

exemple *Stigmella oxyacanthella* (Stainton, 1854), sur diverses Rosacées arbustives, notamment *Crataegus sp.*, et dont la chenille débute souvent son corridor dans le pétiole]. Toutefois, plus rare encore est le cas où l'exploitation transitoire du pétiole ou de la nervure principale va jusqu'à induire, comme chez *Ectoedemia argyropeza*, une manipulation morphogénétique de type cécidogène.

Comme on l'a déjà souligné, le développement de la chenille en deux phases successives, la première d'allure cécidogène dans la partie distale du pétiole puis la seconde typiquement mineuse aux dépens du tissu limbaire, offre un terrain d'exercice comportemental plus diversifié que chez la plupart des autres espèces uniquement mineuses.

Les distributions respectives des localisations (i) des dépôts d'œuf, (ii) du corridor axial pétioleux, (iii) de la mine limbaire, de même que les relations éventuelles qui pourraient apparaître entre chacune de ces distributions, méritaient un examen détaillé, réalisé ici à partir d'un lot de 312 feuilles mono-occupées de *Populus tremula*, hôte électif d'*Ectoedemia argyropeza*.

L'investigation a également permis de tester dans quelle mesure chacune des susdites distributions se conformait, comme attendu, à la symétrie bilatérale du support.

CONFORMATION DES DISTRIBUTIONS À LA SYMÉTRIE BILATÉRALE DU SUPPORT

S'agissant de ce dernier aspect, ni la distribution des œufs sur les flancs gauche ou droit du pétiole, ni la distribution des mines à gauche ou à droite de l'axe médian du limbe (fig. 11, tableaux I-II) ne montrent d'écart statistiquement significatif à la symétrie bilatérale du support. Ce résultat était attendu, mais méritait cependant vérification sur un nombre suffisant de cas, assurant validation statistique.

Le positionnement du corridor pétioleux se conforme également à la symétrie du support, en s'établissant systématiquement dans le plan médian du pétiole, indépendamment du positionnement à gauche ou à droite de la ponte. Cette symétrie se maintient encore quand deux chenilles viennent à coexploiter le même support : les deux corridors se partagent alors l'un ou l'autre des espaces interstitiels compris entre les faisceaux vasculaires, toujours dans le plan médian. Le seul écart observé concerne la situation — assez exceptionnelle — où trois chenilles étaient parvenues à coexister : la troisième chenille, sans doute éclosée plus tardivement, n'a su que forer un corridor complètement décentré, hors plan médian, faute de parvenir à trouver l'interstice résiduel encore libre dans le plan médian du pétiole.

POSITIONNEMENT DES PONTES ET RELATION AVEC LA LONGUEUR APPROPRIÉE DU CORRIDOR PÉTIOLAIRE

Outre sa contribution première alimentaire, le corridor pétioleux répond en deuxième lieu à une fonction protectrice, en tant que position refuge (paroi épaisse et opaque), en dehors des périodes actives où la chenille est affairée à exploiter sa mine limbaire. Cette seconde fonction suppose, on l'a dit, une longueur minimale du refuge au moins égale à la longueur de la chenille, soit 3,5 mm environ. Ajoutant la partie initiale du corridor sur le flanc pétioleux, trop étroite pour abriter la chenille en recul, soit environ 1 à 1,5 mm, il suit que la ponte à flanc de pétiole doit se trouver en retrait d'au moins 4,5 à 5 mm par rapport à l'insertion du pétiole à la base du limbe. Argument en plein accord avec l'observation (fig. 6). D'autre part, l'exploitation des tissus internes du limbe-hôte — régime alimentaire réglementaire pour la quasi-totalité des espèces du genre *Ectoedemia* (DOORENWEERD *et al.*, 2015) — s'avère également être nécessaire au moins à l'achèvement du développement de la chenille, comme le démontre le prolongement systématique du corridor pétioleux par le développement additionnel de la mine intra-limbaire. On doit donc s'attendre à l'existence d'une certaine taille maximale que ne

devrait pas dépasser ce corridor. L'histogramme de distribution de positionnement des pontes le long du pétiole indique un éloignement maximal de la base du limbe ne dépassant guère 9 à 10 mm (fig. 6), soit une longueur maximale du corridor axial de 7 à 8 mm, pour une extension minimale ne descendant guère en dessous de 5 mm. Subsiste donc une latitude de variation de 3 à 4 mm pour la longueur du corridor-refuge et donc pour la dispersion de positionnement des pontes (le long d'un pétiole qui, rappelons-le, mesure en moyenne environ 50 mm). Cette amplitude de variation de 3 à 4 mm sur la longueur constitue-t-elle une tolérance acceptable vis-à-vis des services rendus par le corridor ? Ou bien une limitation intrinsèque de l'aptitude des mères pondeuses à évaluer plus précisément les distances ? Toujours est-il que les deux hypothèses s'avèrent compatibles, puisque le développement à terme de la chenille s'accommode manifestement de cette dispersion.

Ajoutons enfin que les profils de distributions des pontes ne diffèrent pas de manière statistiquement significative entre flancs gauche et droit du pétiole (fig. 7) ; on retrouve là encore la conformation du comportement à la symétrie bilatérale du support.

LOCALISATION DU CORRIDOR DANS LA SECTION DU PÉTIOLE HYPERTROPHIÉ

La localisation systématique du corridor dans le plan médian du pétiole (sauf cas exceptionnel de compétition entre chenille cooccurrentes pour l'accès aux espaces étroits restés disponibles entre faisceaux vasculaires) répond au moins à la seconde fonction — protectrice — du corridor-refuge, protection qui serait évidemment moins bien assurée en position décentrée, ou encore localisée plus en hauteur, par exemple entre faisceaux vasculaires 1 et 2 (*cf.* dispositions des différents faisceaux en fig. 8), là où le pétiole est le plus mince. C'est pourquoi, le choix par la jeune chenille de positionner prioritairement, à 80 %, le corridor entre les faisceaux vasculaires 3 et 4 (sinon à 20 % entre les faisceaux 2 et 3) apparaît clairement être un choix adaptatif répondant à la fonction protectrice du corridor-refuge.

La recherche de cette optimisation du positionnement du corridor, préférentiellement entre les faisceaux 3 et 4, apparaît même suffisamment importante pour que, dès son éclosion, la minuscule chenille néonate soit apparemment “programmée” pour orienter d'emblée son premier cheminement vers l'atteinte de ce futur positionnement optimum du corridor, comme l'exemplifie la fig. 10. Et ce, indépendamment de la position de départ, c'est-à-dire indépendamment de la position de l'œuf déposé au flanc du pétiole. En somme, tout semble se passer comme si la chenille, tout juste éclos, disposait, dès l'origine, d'une connaissance instinctive de l'architecture interne du pétiole, en particulier de la distribution de ses quatre faisceaux vasculaires et avait déjà choisi, en référence à cette architecture, le niveau préférentiel où démarrer le futur corridor-refuge. Avec en plus la capacité, pour la chenille juste émergée de l'œuf, de situer sa propre position de départ, au sein de ce patron architectural... Instinct sans doute, discernement sans doute aussi.

Tout ceci, sans préjudice, sur un tout autre aspect, de la mise en œuvre ultérieure, au cours du forage du corridor, du processus (mécanique, chimique ?) apte à induire la réaction cécidogène du tissu pétiolaire environnant le corridor pétiolaire en cours de forage.

RELATIONS ENTRE LOCALISATION DE LA PONTE ET LOCALISATION DE LA MINE

L'existence d'une certaine corrélation entre position de l'œuf sur le flanc, gauche ou droit, du pétiole et la localisation de la mine correspondante, à gauche ou à droite de l'axe médian du limbe, serait raisonnablement attendue si une forme de lien direct unissait la seconde à la première. Ce qui n'est évidemment pas le cas, puisque le corridor intermédiaire, systématiquement foré dans le plan médian du pétiole, semble bien devoir effacer toute référence au positionnement de l'œuf à l'origine, et donc toute corrélation spatiale entre la position de

l'œuf et le positionnement ultérieur de la mine. On n'a donc pas lieu de s'attendre à une préférence appréciable de localisation à droite de la nervure centrale pour les mines issues d'œufs positionnés sur flanc droit du pétiole, ni vice-versa. On assiste même, paradoxalement, à une tendance inverse : ainsi, par exemple, les mines positionnées à droite s'avèrent plus préférentiellement issues d'œufs déposés au flanc gauche des pétioles (tableau I). L'écart reste toutefois en deçà du seuil minimal conventionnel de signification statistique ($p = 0,05$). Encore que la valeur calculée de χ^2 ($= 2,76$) ne soit pas si éloignée du seuil critique ($\chi^2 = 3,84$).

Une relation d'une autre nature pourrait encore s'imaginer (pour une cause qui serait alors, il est vrai, plutôt obscure) entre d'une part la localisation des œufs d'un côté ou de l'autre du pétiole et, d'autre part, une certaine propension des mines limbiaires résultantes à se trouver soit en position habituelle "centrée" (position G ou D), soit au contraire en position moins habituelle, "décentrée". Or il se trouve que (contre toute attente) les mines décentrées s'avèrent issues presque trois fois plus souvent d'œufs déposés au flanc gauche du pétiole qu'au flanc droit (tableau II). Certes les effectifs de mines décentrées, respectivement 15 et 5, sont assez faibles, toutefois le test conventionnel χ^2 , conforté par le test exact de Fisher mieux approprié dans ce cas, concluent tous deux à un écart dépassant, de peu il est vrai, le seuil minimal de signification statistique $p = 0,05$. Si l'effet du seul hasard n'a donc que moins d'une chance sur vingt d'être responsable de l'hypothétique relation observée, l'absence de cause biologique vraisemblable pour cette relation inattendue incite à ne rien conclure à cet égard, tout au moins avant d'avoir entrepris une ou plusieurs autres investigations analogues en d'autres endroits.

CONCLUSION

Au sein de la guilda des insectes à larves mineuses foliaires, *Ectoedemia argyropeza*, présente la particularité peu répandue de faire précéder le développement de la mine, dans l'épaisseur du limbe-hôte, d'une phase transitoire au sein d'une portion de pétiole hypertrophié, présentant plutôt des attributs typiques d'une galle et dont la fonction finale est d'offrir un corridor-refuge pour la chenille, lorsque sa présence dans la mine foliaire l'expose trop vivement aux risques de parasitisme. Noter que cette recherche d'un abri-refuge servant de lieu de retrait transitoire se retrouve, quoique sous une tout autre forme, chez les microlépidoptères Coleophoridae, dont fréquemment les chenilles mineuses foliaires se réfugient dans leur étui ou fourreau larvaire après chaque prise de nourriture.

Cette étape transitoire originale introduit un élément de complexité supplémentaire dans le cours de la vie de la chenille, qui a offert, par là même, l'opportunité de mettre davantage en lumière les aptitudes et limites du comportement instinctif de cette espèce.

Et l'investigation indirecte, *a posteriori*, sur la base des indices laissés sur les feuilles-hôtes par l'activité de l'insecte, se révèle finalement assez propice à la restitution rétrospective de traits de vie et de comportements qui, autrement, ne se laissent guère aisément observer directement sur le vif, s'agissant d'insectes minuscules et bien farouches.

REMERCIEMENTS. – L'auteur adresse ses vifs remerciements aux deux relecteurs anonymes du manuscrit originel pour leurs judicieux commentaires, ainsi qu'à Erik Nieukerken pour les compléments d'information communiqués. Merci également à Rudolf Bryner pour la photo de l'imago.

AUTEURS CITÉS

- CONNOR E. F. & TAVERNER M. P., 1997. – The evolution and adaptive significance of the leaf-mining habit. *Oikos*, **79** : 6-25. <https://doi.org/10.2307/3546085>
- DAUPHIN P. & ANIOTBEHERE J. C., 1997. – Les Galles de France. *Mémoires de la Société linnéenne de Bordeaux*, **2** : 1-316.

- DOORENWEERD C., VAN NIEUKERKEN E., STEPH B. J. & MENKEN S.B.J., 2015. – A global phylogeny of leaf-mining *Ectoedemia* moths (Lepidoptera: Nepticulidae): Exploring host plant family shifts and allopatry as drivers of speciation. *PLoS ONE*, **10** (3) : e0119586. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0119586>
- ELLIS W. N., 2020. – Leafminers and plant galls of Europe. Plant parasites of Europe: leafminers, galls and fungi. <http://bladmineerders.nl/>.
- GIRON D., KAISER W., IMBAULT N. & CASAS J., 2007. – Cytokinin-mediated leaf manipulation by a leafminer caterpillar. *Biology Letters*, **3** (3) : 340-343. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0051>
- GUIGUET A., HAMATANI A., AMANO T., TAKEDA S., LOPEZ-VAAMONDE C., GIRON D. & OHSHIMA I., 2018. – Inside the horn of plenty: leaf-mining micromoth manipulates its host plant to obtain unending food provisioning. *PLoS ONE*, **13** (12) : e0209485. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0209485>
- GÜTZWILLER F., DEDEINE F., KAISER W., GIRON D. & LOPEZ-VAAMONDE C., 2015. – Correlation between the green-island phenotype and *Wolbachia* infections during the evolutionary diversification of Gracillariidae leaf-mining moths. *Ecology and Evolution*, **5** (18) : 4049-4062. <https://doi.org/10.1002/ece3.1580>
- HERING M., 1957. – *Bestimmungstabellen der Blattminen von Europa: einschliesslich des Mittelmeerbeckens und der Kanarischen Inseln*. Springer, xix + 1387 p. <https://doi.org/10.1007/978-94-010-3702-0>
- HESPENHEIDE H., 1991. – Bionomics of leaf-mining insects. *Annual Reviews in Entomology*, **36** : 535-560. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.36.010191.002535>
- JOHANSSON R., NIELSEN E. S., NIEUKERKEN E. J. VAN & GUSTAFSSON B., 1989. – The Nepticulidae and Opostegidae (Lepidoptera) of North West Europe. *Fauna Entomologica Scandinavica*, **23** (1) : 1-739.
- KAISER W., HUGUET E., CASAS J., COMMIN C. & GIRON D., 2010. – Plant green-island phenotype induced by leaf-miners is mediated by bacterial symbionts. *Proceedings of The Royal Society B*, **277** : 2311-2319. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.0214>
- MEYER J., 1987. – *Plant Galls and Gall-Inducers*. Berlin : Gebrüder Borntraeger, 291 p.
- MEYER J. & MARESQUELLE H. J., 1983. – *Anatomie des Galles*. Berlin : Gebrüder Borntraeger, 291 p.
-