

L'invasion éruptive de la chenille mineuse des feuilles de Marronnier

Caractérisation quantitative de facteurs comportementaux et environnementaux impliqués

Jean BÉGUINOT*

Résumé

Les Marronniers d'Inde subissent depuis une dizaine d'années l'agression particulièrement violente et généralisée d'un micro-lépidoptère, *Cameraria ohridella*, dont les petites chenilles minent activement l'intérieur du limbe foliaire. Il a été constaté que cette invasion éruptive résulte en premier lieu de la déficience des parasitoïdes susceptibles de contrôler les populations de cet insecte ravageur, d'où doit découler, chaque année, une densité remarquablement élevée de mères pondueuses dans les feuillages des Marronniers.

Reste à caractériser quantitativement le niveau de cette sur-densité de mères *Cameraria* ; reste également à étudier et quantifier ce que pourraient être les contributions des autres facteurs régissant le niveau d'impact des mines de *Cameraria ohridella* : capacité de défense dissuasive des feuilles des Marronniers et taille des pontes élémentaires (nombre moyen de chenilles issues du dépôt d'œufs réalisé à chaque visite maternelle à une feuille-hôte acceptable). Ces caractérisations ne pouvant être réalisées par observations directes sur le terrain, nous avons conséquemment mis au point une procédure d'investigation indirecte et rétrospective, fondée sur une modélisation mathématique formalisant les relations entre la distribution de densité des mines (ou, aussi bien, des galles) parmi les feuilles-hôtes et les paramètres en cause, eux-mêmes non directement observables (BÉGUINOT, 2009a,b ; 2010 ; 2011 ; 2012a). Cette procédure est appliquée ici, comparativement, à *Cameraria ohridella* et à un micro-lépidoptère voisin (*Phyllonorycter maestingella*), minant les feuilles des Hêtres.

Il ressort de cette caractérisation :

- que la densité moyenne des mères dans le feuillage-hôte est, chez *Cameraria*, plus de dix fois supérieure à ce qu'elle est dans les stations, même les plus peuplées, de *Phyllonorycter maestingella* (ce qui donne une idée du niveau exceptionnel de déficience des parasitoïdes, en tant qu'agents de contrôle de la densité des populations de *Cameraria ohridella*) ;
- que la taille de ponte élémentaire est, chez *Cameraria*, environ 50 % plus élevée que chez *Phyllonorycter* ;
- enfin, que les mères *Cameraria*, sont particulièrement peu sélectives quant au choix des feuilles de Marronnier qu'elles jugent acceptables pour ponte : la modélisation montre en effet qu'en moyenne, 92 % de ces feuilles sont considérées acceptables par les mères comme supports de ponte. Un niveau d'acceptabilité aussi élevé, plutôt inhabituel, montre le remarquable degré d'adaptation de *Cameraria* à son espèce-hôte et contribue évidemment aussi à la fulgurance de son invasion.

En somme, ces résultats confirment d'abord, en le *quantifiant*, le rôle majeur de la sur-densité des mères dans le caractère explosif de l'invasion de *Cameraria*. Mais cette étude permet en outre de préciser les degrés de contributions complémentaires des autres facteurs influents, qui n'avaient pu jusque là être évaluées et qui se révèlent loin d'être négligeables.

Mots-clés : Lepidoptera, Gracillariidae, *Cameraria ohridella*.

* Société d'Histoire Naturelle du Creusot - 12 rue des Pyrénées - 71200 LE CREUSOT - jean-beguino@orange.fr

Introduction

Comme chacun a pu le constater, les Marronniers d'Inde (*Aesculus hippocastanum*) sont, depuis une dizaine d'années, victimes de l'invasion brutale, sévère et quasi-systématique d'un micro-lépidoptère, *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic 1986, dont les chenilles minent activement les feuilles de cet hôte quasi exclusif, déterminant rapidement le brunissement puis le dessèchement des feuilles minées (CSOKA, 1999 ; MARCHESINI *et al.*, 2002 ; KENIS *et al.*, 2005 ; VALLADE, 2012). Les premières manifestations de cet insecte ont été reconnues dans quelques unes des rares stations naturelles du Marronnier, notamment celles situées aux environs du lac Ohrid, localisé à la frontière entre Albanie et Macédoine.

Les nuisances résultant de cette invasion sur un arbre ornemental apprécié et communément planté, sont tout d'abord d'ordre esthétique. Mais, à plus long terme, le déficit de l'activité photosynthétique associé à l'envahissement des feuilles ne peut qu'être très préjudiciable à l'arbre lui-même (SALLEO *et al.* 2003). En outre, les dégâts foliaires occasionnés par les chenilles pourraient bien être à l'origine du développement actuel du chancre bactérien du Marronnier, dont l'extension a suivi de peu celle de *Cameraria ohridella*.



Figures 1 & 2. Le papillon *Cameraria ohridella* (longueur 4 à 5 mm) et l'aspect typique d'une feuille de Marronnier minée par les chenilles de ce micro-lépidoptère invasif.



La dynamique des populations d'insectes phytophages est ordinairement contrôlée sévèrement par des ennemis naturels, soit prédateurs, soit parasitoides¹. S'agissant, comme ici, de proies de faible taille, ce sont les parasitoïdes qui contrôlent le plus efficacement les populations. A quoi s'ajoutent les défenses propres de l'hôte végétal, obligeant les mères pondueuses à tester puis sélectionner, parmi les feuilles de l'individu hôte, la part plus ou moins restreinte de celles qu'elles jugeront acceptables pour recevoir une ponte. S'agissant de *Cameraria ohridella*, on a rapidement été conduit à penser que la sévérité de l'invasion devait résulter en premier lieu d'une exceptionnelle déficience de l'action des parasitoïdes (MARCHESINI *et al.*, 2002 ; BOISNEAU *et al.*, 2004 ; DEL-BENE & GARGANI, 2004 ; VOLTER, 2004 ; KENIS *et al.*, 2005 ; PÉRÉ & KENIS, 2006). L'origine de cette déficience a ensuite pu être identifiée et associée au décalage dans le temps entre les pics d'abondances des micro-guêpes parasitoïdes les plus communes et les étapes les plus exposées et vulnérables du développement des chenilles chez *Cameraria ohridella*.

L'importance de l'impact de cette invasion peu ordinaire a motivé, depuis une bonne demi-douzaine d'années, la mise en route de programmes d'études très importants, dont en particulier le programme européen « *ControCAM* » visant à déterminer le meilleur moyen pratique de contrôler, faute d'éradiquer, cet insecte dévastateur.

En complément de ces études d'intérêt pratique majeur, il reste intéressant de mieux analyser et, autant qu'il est possible de quantifier, les rôles des différents facteurs - comportementaux ou environnementaux - qui sont susceptibles de contribuer également à l'extraordinaire prolifération de *Cameraria ohridella*.

Pour les raisons précisées plus loin, ce genre d'études est toutefois resté, jusqu'à récemment, plutôt difficile à mener en raison de la quasi impossibilité d'accéder et mesurer directement les paramètres comportementaux en cause. En définitive, ce n'est qu'après la mise au point d'un outil d'investigation indirect approprié (procédure « *Melba* » décrite et argumentée dans une série de travaux successifs : BÉGUINOT (2009a,b ; 2010 ; 2011 ; 2012a)) qu'il est devenu possible d'estimer rétrospectivement les paramètres comportementaux qui gouvernent le niveau d'impact sur l'hôte



Figure 3. A l'issue de son développement au sein du limbe foliaire, la petite chenille de *Cameraria ohridella* tisse un cocon discoïdal toujours inclus dans la mine. Doublement abrité par ce cocon et par l'épiderme desséché du limbe, la chenille se nymphose : on voit ici la chrysalide après dégagement de l'épiderme et de la face supérieure du cocon (longueur de la chrysalide : 4 mm).

1 À la différence des parasites stricto sensu, les parasitoïdes finissent par tuer leur hôte. Il s'agit ici, le plus souvent, de micro-hyménoptères.

végétal des insectes phytophages du type cécidogène ou mineur foliaire. Et par conséquent de pouvoir caractériser *quantitativement* les différents leviers régulant la dynamique des populations de ces catégories d'insectes.

On trouvera, ci-après, quelques résultats d'une étude comparative entre *Cameraria ohridella* et un autre micro-lépidoptère assez voisin, appartenant également à la famille Gracillariidae mais pratiquement jamais éruptif : (*Phyllonorycter maestingella*) qui mine les feuilles des hêtres). Cette étude comparative permet de préciser en quoi *Cameraria ohridella* se singularise par rapport à la généralité des espèces non éruptives, en sus de sa capacité d'éviter l'émondage imposé par les parasitoïdes.

Méthode d'approche : évaluation rétrospective des paramètres gouvernant le niveau d'impact sur l'hôte des insectes à larves mineuses ou cécidogènes

Contrairement à ce qu'on pourrait penser au premier abord, chez les insectes phytophages, aussi petits soient-ils, les mères font preuve d'une « préoccupation » instinctive mais manifeste de l'avenir de leur progéniture, qu'au demeurant elles ne verront bien entendu jamais. Chez la plupart de ces insectes, outre la recherche de l'espèce ou des quelques espèces végétales hôtes les plus favorables au développement des larves, les mères vont ensuite tester différentes caractéristiques physico-chimiques des feuilles au sein du feuillage de l'individu hôte, ne retenant comme *acceptables* pour recevoir une ponte qu'une proportion plus ou moins limitée (qu'on dénommera α) des feuilles hôtes visitées. Ce souci de choix sélectif du support de ponte résulte évidemment de ce que chez les insectes cécidogènes ou mineurs foliaires, les larves n'auront comme ressource de bouche que la seule et unique feuille qui les a vu naître, sans possibilité de changer de restaurant. Une fois acceptée par la mère, la feuille reçoit une ponte dite « élémentaire » dont résultera un nombre n défini et limité de larves. Ce nombre n caractérise la taille de ponte élémentaire. Noter qu'une même feuille peut se trouver être visitée plusieurs fois et supporter alors plusieurs pontes élémentaires (issues de la même mère ou de plusieurs mères conspécifiques).

Appelons enfin μ le nombre moyen de visites de probation reçues pendant la saison par chaque feuille, au sein d'une portion donnée de feuillage hôte, envahie de façon homogène. Noter que μ est déterminé par - et reflète donc directement - la densité moyenne δ des mères pondueuses dans la portion de feuillage considérée. On voit immédiatement que l'impact I , c'est-à-dire le nombre moyen de galles ou mines par feuille dans la portion de feuillage correspondante est égal au produit des trois facteurs précédents (une feuille reçoit, en effet, en moyenne μ visites probatoires, avec à chaque fois une probabilité α d'être considérée comme acceptable par la visiteuse ; elle recevra donc en moyenne $\mu \cdot \alpha$ pontes élémentaires, lesquelles généreront chacune, en moyenne n galles ou mines mono-occupées, soit un total moyen de $\mu \cdot \alpha \cdot n$ galles ou mines par feuille dans la portion de feuillage considérée) : $I = \mu \cdot \alpha \cdot n$.

Analyser quantitativement les facteurs gouvernant le niveau d'impact d'une espèce cécidogène ou mineuse consiste donc à évaluer chacun de ces trois facteurs, μ , α , n , déduisant ainsi leurs contributions respectives au niveau d'impact I .

La chose est cependant plus facile à dire qu'à faire.

D'abord, au moment où l'on évalue l'impact, il y a lurette que les facteurs en cause (la densité δ des mères, régissant μ , le ratio α d'acceptabilité des feuilles hôtes par les mères, enfin la taille moyenne n d'une ponte élémentaire) ont cessé d'être observables. Et si, plus prévoyant, on s'attache à vouloir évaluer ces facteurs en temps et lieu, *hic et nunc*, on rencontre tout de suite des difficultés pratiques quasiment insurmontables. Certes la taille de ponte n et la densité de mères δ dans le feuillage (ou encore la densité moyenne μ de visites probatoires par feuille) sont, *en principe*, mesurables. Mais on conviendra qu'*en pratique*, surtout pour des mères-papillons de quelques millimètres et des œufs d'une petite fraction de millimètre, la tâche est virtuellement impossible. La difficulté n'est pas moindre de savoir en quelle proportion α les feuilles de l'hôte ont l'heur (ou plutôt le malheur) de satisfaire aux exigences des mères pondueuses.

On se trouve, en somme, dans une situation analogue à celle d'un enquêteur de police privé de tout témoignage direct, de visu, sur un délit antérieur et, qui ne disposerait, par conséquent, que du seul constat *a posteriori* du délit. Maigre pitance, à partir de laquelle il lui faudrait cependant tenter de *reconstituer rétrospectivement* les faits passés, sur la (seule) base de la « logique » susceptible de rattacher raisonnablement le constat présent à ses causes inaccessibles.

Dans le cas qui nous occupe ici, il s'agirait donc de reconstituer rétrospectivement ce que pouvaient être les valeurs de μ , α et n , sur la base du résultat correspondant, seul désormais observable. A savoir, la distribution actuelle des mines parmi les feuilles du feuillage hôte. La logique de l'enquêteur devra être ici remplacée par une modélisation théorique appropriée, intégrant la densité μ des visites probatoires, puis la proportion d'acceptabilité α parmi les feuilles hôtes, puis enfin la taille n choisie, en moyenne, par les mères pour chaque ponte élémentaire.

Cette procédure d'estimation rétrospective des facteurs qui gouvernent l'impact des mineurs et cécidogènes, à partir du résultat observé *a posteriori*, a été mise au point et publiée sous la désignation de procédure « Melba » [pour Multi Egg-Laying Behaviour Analysis]. Le détail de cette procédure de calcul est décrite et argumentée, sous des formes progressivement développées, et accompagnée d'exemples d'applications, dans une série de travaux (BÉGUINOT, 2009a,b ; 2010 ; 2011 ; 2012a)².

Comparaison entre *Cameraria ohridella* et une espèce voisine mais non éruptive, au point de vue des différents facteurs régissant le niveau d'impact sur l'hôte

La procédure « Melba » a été appliquée à trois stations typiques de *Cameraria ohridella* et, pour comparaison, à 22 stations à forts impacts de *Phyllonorycter maestingella*, micro-lépidoptère assez voisin mais non éruptif, sur feuilles de Hêtres. On a pu ainsi comparer ces deux espèces mineuses foliaires, au point de vue des trois facteurs déterminant conjointement le niveau d'impact de l'insecte sur son hôte : figures 4 et 5.

Les résultats issus de la mise en œuvre de cette procédure indiquent que :

- la proportion α de feuilles jugées acceptables pour ponte par les mères chez *Cameraria ohridella*, tout en ne sortant pas strictement de l'enveloppe de variation de α chez *Phyllonorycter maestingella*, dépasse néanmoins d'environ 30 % la valeur moyenne de α chez cette dernière, et ce malgré la sélection des plus hauts niveaux d'impacts pour *Phyllonorycter* (figures 4 ou 5) ;
- la taille moyenne n des pontes élémentaires est systématiquement plus élevée chez *Cameraria ohridella* que chez *Phyllonorycter maestingella*, avec un écart d'environ 50 % (figure 5) ;
- enfin, comme pressenti, c'est au niveau de la densité locale des mères pondueuses que réside la différence la plus marquée : la densité moyenne μ des visites aux feuilles hôtes (et, corrélativement, la densité moyenne des mères) est plus élevée d'un facteur 10 chez *Cameraria* que chez *Phyllonorycter*, cette dernière espèce étant pourtant représentée ici par des stations parmi les plus populeuses !

2 En bref, les évaluations rétrospectives des paramètres μ , α et n sont obtenues à partir de l'histogramme des proportions observées de feuilles portant 1, 2, 3, ... mines (ou galles) - seules données directement et facilement observables. Le modèle qui sous-tend la procédure « Melba » permet de calculer ce que serait cet histogramme pour tous couples de valeurs *a priori* de α et n . On génère donc, par ce moyen, une série d'histogrammes paramétrés en α et n . La distance séparant chacun de ces histogrammes théoriques de l'histogramme issu des observations est alors appréciée par la classique méthode des moindres carrés. Les évaluations retenues pour α et n correspondent au paramétrage de l'histogramme calculé le plus proche de l'observé. L'estimation de μ est déduite corrélativement. Le modèle mathématique et statistique qui sous-tend le calcul des histogrammes théoriques, ainsi que le mode de mise en œuvre pratique de la procédure, sont décrits dans leur forme la plus complète in BÉGUINOT (2012 a), y compris le calcul des domaines de signification statistique des évaluations de chacun des paramètres μ , α , n .

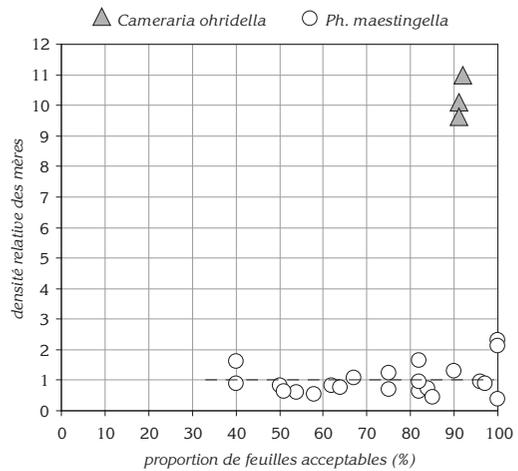


Figure 4. Présentation conjointe des valeurs estimées par « Melba » pour : (i) la proportion α de feuilles jugées acceptables pour ponte par les mères et, (ii) la densité δ des mères dans la portion de feuillage étudié.

N.B. : δ , déduite de μ est représentée ici en valeur relative : la valeur moyenne de δ pour les 22 sites de *Phyllonorycter* est ici conventionnellement normalisée à l'unité.

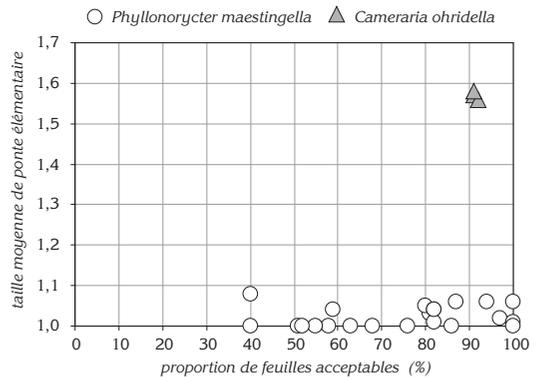


Figure 5. Présentation conjointe des valeurs estimées par « Melba » pour : (i) la proportion α de feuilles jugées acceptables pour ponte par les mères et, (ii) la taille moyenne n des pontes élémentaires.

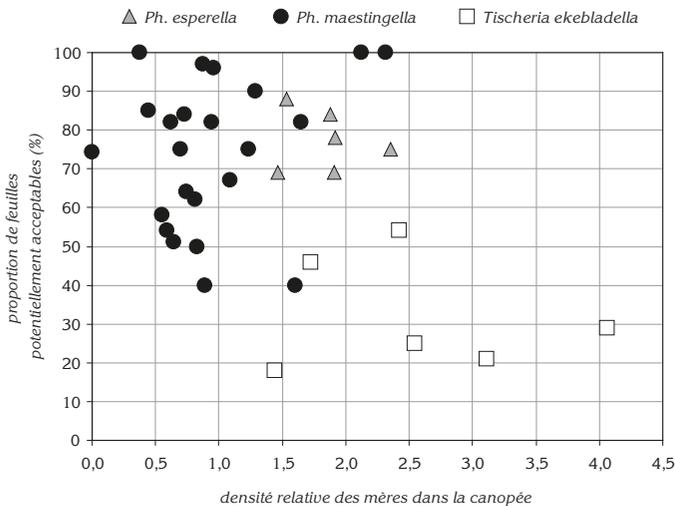


Figure 6. La proportion de feuilles hôtes acceptables par les mères pondueuses est substantiellement indépendante de la densité moyenne des mères dans le feuillage hôte, chez trois espèces communes de micro-Lépidoptères à chenilles mineuses de feuilles : *Phyllonorycter esperella* sur Hêtres, *Phyllonorycter maestingella* sur Hêtres, *Tischeria ekebladella* sur Chênes (d'après BÉGUINOT 2012b).

S'agissant de la sélectivité des mères, on pourrait objecter que la comparaison entre *Cameraria* et *Phyllonorycter* pourrait se trouver partiellement biaisée par la considérable différence de densité des mères : ainsi on pourrait penser :

(i) que la densité très forte des mères pondueuses chez *Cameraria* pourrait induire chez elles un moindre degré de sélectivité pour ses supports de ponte, de façon à limiter la compétition ultérieure entre larves mineuses exploitant une même foliole. En fait, on a vérifié, chez plusieurs espèces de ces petits micro-lépidoptères, que les mères ne réagissent pas ainsi à leur niveau de densité : BÉGUINOT (2012b) et figure 6.

(ii) que la densité très forte des mères pondueuses chez *Cameraria* pourrait les inciter à réduire la taille moyenne de ponte élémentaire, de façon, là encore, à limiter la compétition ultérieure entre larves mineuses exploitant une même foliole. En fait, on a vérifié chez plusieurs espèces de ces petits micro-lépidoptères que les mères ne réagissent pas non plus ainsi à leur niveau de densité : BÉGUINOT (2014).

Bibliographie

- BÉGUINOT J. 2009a. The remarkably low leaf-selectivity prior to oviposition in the moth-pest *Cameraria ohridella* is not unique to this species within the genus *Cameraria*. *Revue d'Ecologie (Terre & Vie)* 64: 333-341.
- BÉGUINOT J. 2009b. Comparing the ratios of leaf-acceptance prior to egg-laying among several species of leaf-mining moths upon *Quercus* sp. pl. (Lepidoptera : Gracillariidae, Tischeriidae). *Entomologia Generalis* 32(2): 145-154.
- BÉGUINOT J. 2010. Différences de stratégie de ponte entre insectes fonceurs de mines et inducteurs de galles opérant sur un même hôte. *Bulletin de la Société Linnéenne de Lyon*, 79(3-4) : 83-90.
- BÉGUINOT J. 2011. Comparison of the severity of selection among beech leaves prior to egg-laying between a leaf-mining and two gall-inducing insects. *European Journal of Entomology* 108: 71-78.
- BÉGUINOT J. 2012 a. Quantifying the gap between the actual incidence of leaf-mining or leaf-galling insects and the proportion of host-leaves potentially acceptable by them. *Annales de la Société Entomologique de France* 48(1-2): 216-224.
- BÉGUINOT J. 2012 b. Would mothers relax their degree of selectivity for supports suitable for egg-laying when the local density of conspecific females increases? A case study with three common lepidopteran leaf-miners. *ISRN Zoology* vol.2012 : article ID 197615.
- BÉGUINOT J. 2014. Would clutch-size decrease with higher local-density of mothers and/or lower quality of the host, in leaf-mining moths? A case study with three common lepidopteran leaf-miners. à paraître dans *Revue d'Ecologie (Terre & Vie)*.
- BOISNEAU C., GUILLEM B. & CASAS J. 2004. Parasitoids webs on a recent invasive moth, *Cameraria ohridella*. *First International Cameraria Symposium*, Prague.
- CSOKA G. 2001. Recent invasions of five species of leafmining Lepidoptera in Hungary. In Liebhöf et al. *Proceedings: integrated management and dynamics of forest defoliation insects*: 31-36.
- DEL-BENE G. & GARGANI E. 2004. Biology and control of *Phyllocnistis citrella* and *Cameraria ohridella* in Central Italy. *First International Cameraria Symposium*, Prague.
- KENIS M., TOMOV R., SVATOS A., SCHLINSOG P., LOPEZ-VAAMONDE C., HEITLAND W., GRABENWEGER G., GIRARDOT S., FREISE J. & AVTIZ N. 2005. The horse-chestnut leaf miner in Europe - Prospects and constraints for biological control. *Second International Symposium on Biological control of Arthropods*.
- MARCHESINI E., PASINI M. & GALBERO G. 2002. Hymenoptera Eulophidae parasitoids of the horse-chestnut leafminer *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic (Lepidoptera: Gracillariidae). *L'Informatore Agrario* 27: 75-78.
- PÉRÉ C. & KENIS M. 2006. La mineuse du Marronnier d'Inde, *Cameraria ohridella*. *Conférence CAB International*, Genève.
- SALLEO S., NARDINI A., RAIMONDO F., ASUNTA LO GIULIO M., PACE F. & GIACOMICH P. 2003. Effects of defoliation caused by the leaf miner *Cameraria ohridella* on wood production and efficiency in *Aesculus hippocastanum* growing in north-eastern Italy. *Trees* 17: 367-375.
- VALLADE J. 2012. Marrons et châtaignes. *Rev. sci. Bourgogne-Nature* 15: 4-9.
- VOLTER L. 2004. Adoption of two different invasive Gracillariidae by native parasitoids why such differences? *First International Cameraria Symposium*, Prague.