



Par Alain Fraval

Les pucerons - 1^{ère} partie

On les sait petits, mous, nombreux, collants, nuisibles aux plantes et... compliqués. Ces seringues vivantes à 6 pattes grêles, 2 cornicules (pas tous) et 4 ailes (ou aucune) colonisent les plantes cultivées, les arbres fruitiers et forestiers, et les rosiers qu'ils salissent et déforment. Populaires et détestés, ces minuscules piqueurs-suceurs sont parmi les insectes les plus étudiés. Les entomologistes aphidologues ont forgé à leur propos un riche vocabulaire dont on ne peut se passer.



Puceron vert et rose du pois *Acyrtosiphon pisum* (forme rose) sur luzerne. Fondatrice (à droite) avec jeune stade larvaire. La larve et l'adulte de gauche sont des fondatrices.
© INRA/Serge Carré

On désigne par "puceron" tout Hémiptère Homoptère Sternorhynque de la super-famille des *Aphidoidea* – ou, pour certains, du sous-ordre des *Aphidinea*, encore nommé *Aphidomorpha*¹. En

entomologie, le groupe est constitué depuis Latreille (1802), qui l'avait nommé *Aphidii*. Le mot puceron² n'a pas eu ce sens d'emblée en français et, pour le premier *Dictionnaire de l'Académie française*

Colonie dense du Puceron du laurier-rose, *Aphis nerii* - Cliché Alexander Wild

(1694), il désignait une "Sorte de vermine qui s'engendre dans de certaines graines, principalement dans les pois". Aphide est un synonyme élégant, savant et pratique (adjectif aphidien, substantivable), et fournit un préfixe grec pour forger des mots comme *aphidiphage*³. *Puciflard*, bas argot de labo, n'est en usage que chez certains *puceronneux*.

Le taxon "pucerons" est caractérisé par des antennes de 3 à 6 articles, des ailes à nervation réduite, des griffes doubles au bout de tarsi bi-articulés.

On en connaît plus de 4 000 espèces, la plupart des régions tempérées, dont 250 sont des ravageurs. Ils vivent aux dépens de conifères, de composées, de rosacées. La plupart sont inféodés à une seule espèce végétale mais certains font preuve d'une polyphagie étendue. Leur origine remonte au carbonifère, avec une évolution marquée - comme chez bien d'autres insectes - en rapport avec l'avènement des plantes à fleurs.

La systématique du groupe est en constante évolution et reste contro-

³ Voir "Les mots en -phage", *Insectes* n°137.

¹ Les "Blattläuse" (poux des feuilles) des germanophones correspondent à nos pucerons tandis que les "aphids" des anglophones excluent souvent les Adelgides et les Phylloxéridés (groupe des *Ovipara*).

² Puceron signifie petite puce (Aphaniptère). Puce vient du latin *punicem* (accusatif de *pulex*), même sens. Encore un peu d'étymologie ? Linné n'a jamais expliqué l'origine du nom (de genre *Aphis* ; plus tard, on invoquera deux racines grecques, l'une signifiant prodigue (de sa descendance...), l'autre pomper (la sève). Phylloxéridés : Le Phylloxéra dessèche les feuilles (de la vigne) ; Adelgides : cachés dans la terre. Eriosomatidés : au corps laineux.



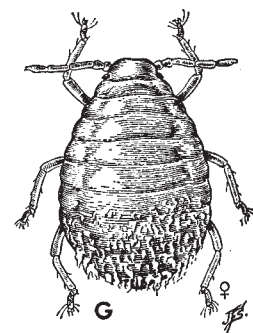
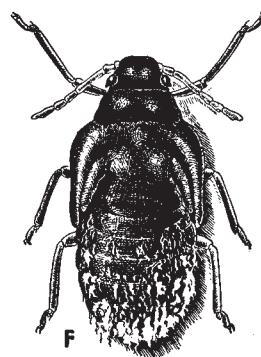
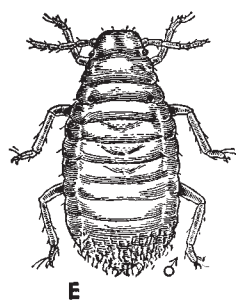
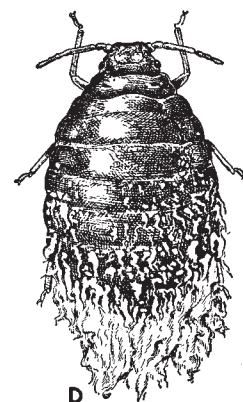
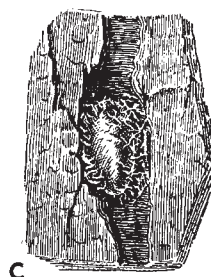
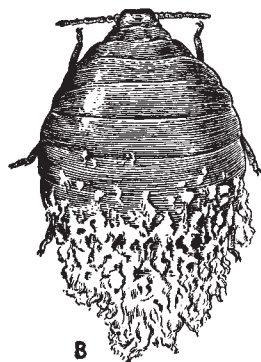
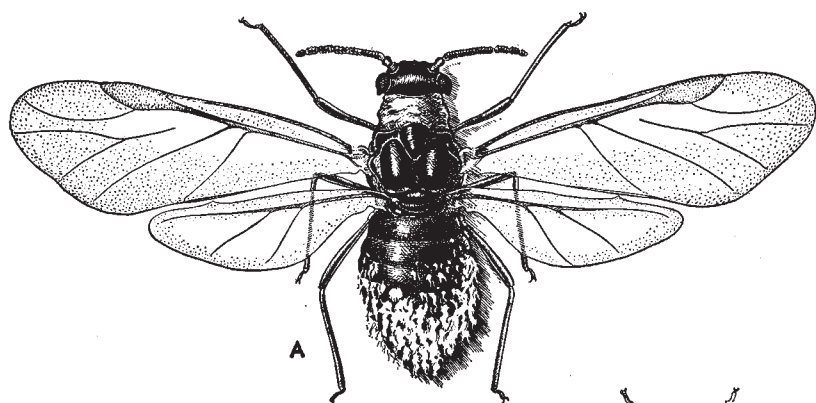
Puceron du rosier *Marcosiphum rosae*, femelle fondatrice - Cliché G. Bouloux/OPIE

versée. Deux grands groupes se distinguent. Les *Ovipara* : les femelles de toutes les générations successives, issues de reproduction asexuée ou sexuée (amphigones) pondent des œufs ; pas de cornicules sur l'abdomen – ce sont les Adelgidés (Chermésidés) et les Phylloxéridés. Chez les *Vivipara*, seule la femelle amphigone pond des œufs. Ce second groupe a longtemps été divisé en 6 familles par les phytiatres : ■ **Thélaxidés** (avec les sous-familles des Anoeciinés, Thélaxinés, Hormaphidinés) ■ **Pemphigidés** ou Ériosomatidés (Schizoneuriné, Pemphiginés, Fordinés) ■ **Lachnidés** (Cinarinés, Lachninés, Traminés) ■ **Chaitophoridés** (Chaitophoriné, Siphiné) ■ **Callaphididés** (Phyllaphidinés, Callaphidinés, Théraphidinés) ■ **Aphididés** (Pterocommatiné, Aphidinés, Dactynotiné, Anuraphidinés, Myzinés). D'après une étude menée en 2004 avec les outils de la biologie moléculaire, les Anoeciinés, Aphidinés, Drépanosiphiné, Hormaphidinés, Lachninés, Pemphiginés et Thélaxinés sont des sous-familles des Aphididés ; les Ériosomatidés constituent la seconde famille du groupe.

■ DESCRIPTION

Les pucerons sont des insectes aux téguments mous, petits (2 à 4 mm en général), avec le corps ovale et un peu aplati. Leurs pièces buccales ressemblent à celles des cicadelles et des cochenilles⁴ : la tête est prolongée ventralement par un

⁴ Voir *Insectes* nos 126 et 127 (*Les cicadelles nuisibles à l'agriculture*, par William Della Giustina) et nos 129 et 130 (*Les cochenilles*, par Imre Foldi). Ces articles sont en ligne, à atteindre via la page des sommaires à www.inra.fr/opie-insectes/ji-sommaire.htm

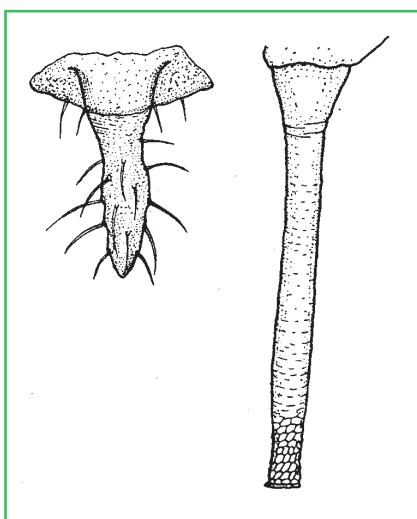


Formes du Puceron lanigère du pommier, *Eriosoma lanigerum*

A : sexupare femelle ; B : fondatrice ; C : œuf d'hiver ; D : aliénicole aptère ; E : sexué mâle ; F : larvo-nympe de réémigrant d'automne ; G : sexuée femelle (ovipare).

Holocyclique dans son aire d'origine (Amérique du Nord) avec l'orme américain comme hôte primaire, l'espèce se reproduit parthénogénétiquement en Europe, aire d'introduction.

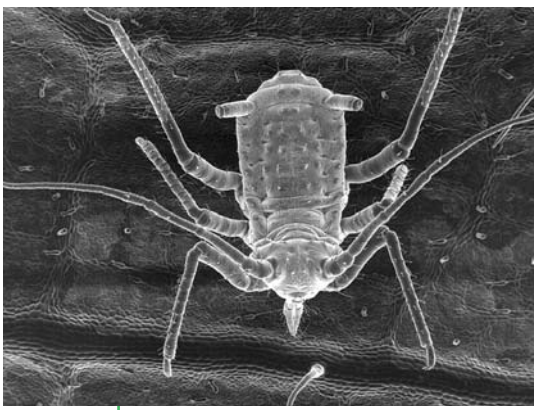
D'après Baker, USDA, 1915



Cauda et cornicule - Puceron du rosier
D'après L. Bonnemaison, 1951

rostre, inséré en arrière des hanches antérieures (ce sont des Sternorhynques) et mandibules et maxilles sont profondément modifiées en deux paires de stylets. Les antennes, de longueur très variable, de 3 à 6 articles, sont insérées directement sur le front ou sur des tubercules frontaux plus ou moins proéminents. Elles portent des organes sensoriels particuliers appelés *rhinaries*⁵ ; leur partie distale amincie est nommée *fouet* ou *processus terminalis*. À l'arrière de l'œil composé (souvent

⁵ Les mots particuliers aux pucerons sont imprimés en italiques à leur première occurrence.



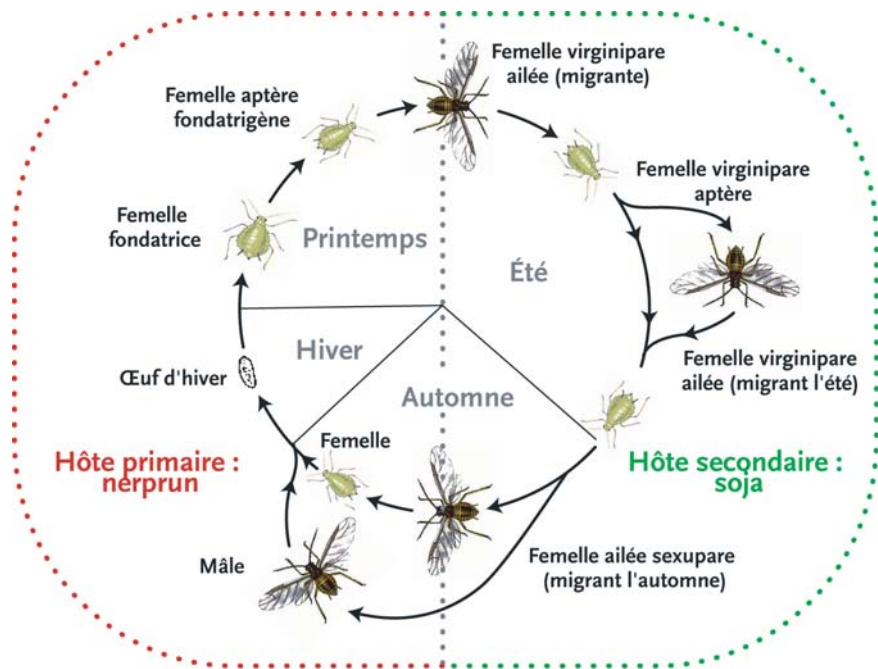
Vu au microscope électronique à balayage, le puceron dévoile, en 3D, les plus infimes détails de son tégument
© Dartmouth College, Louisa Howard



Transfert de pucerons au pinceau
© INRA/J. Weber

gros et rouge brun) un tubercule porteur de 3 ommatidies (*triommatidie*) est généralement présent. Les ocelles, 3 disposés en triangle, sont l'apanage des ailés.

Les ailes sont grandes, uniformément membraneuses, avec une nervation plus ou moins complète selon les familles avec typiquement une nervure longitudinale marquée. Au repos, elles sont disposées verticalement chez les Aphididés et les Pemphigidés, horizontalement chez les Adelgidés et les Phylloxéridés. Chez les ailés, le thorax, bien distinct, présente des protubérances sclérifiées (appelées *lobes*) sombres et brillantes sur le deuxième segment ; chez les aptères, thorax et abdomen se font suite. Chez beaucoup, les futurs ailés sont repérables avant la mue imaginale à leurs ébauches alaires développées et ce dernier stade larvaire est parfois appelé *larve-*



Cycle biologique du Puceron du soja

nymphe. Les pattes ne présentent aucune adaptation au saut. Les tarsi sont de 2 articles inégaux. Chez beaucoup de pucerons, l'abdomen porte dorsalement, au niveau du 5^e segment, une paire de *cornicules*, tubes creux dressés, de forme et d'ornementation très variées ; en sourdent une phéromone d'alarme⁶ et des matières cireuses. À l'extrémité postérieure de l'animal, un prolongement impair du dernier segment, appelé *cauda* (pour ne pas dire queue), sert à l'épandage du miellat (voir plus loin). Le tégument comporte parfois des glandes cilières qui produisent une pruinosité plus ou moins épaisse ou des filaments.

■ CYCLES DE VIE

Une des plus remarquables caractéristiques des pucerons est leur polymorphisme, lié à leurs cycles de vie souvent très compliqués, où peuvent se succéder sur des plantes fort différentes des formes aptères et des ailées, des individus sexués (mâles et femelles) et parthénogénétiques (femelles), des femelles vivipares – qui *larviposent* – et des femelles ovipares – qui pondent –, des formes dodues et *corni-*

culées et des aleurodiformes⁷, des libres et des gallicoles, des aériens et des souterrains, etc.

Décrivons un cycle complet (*holocycle*) à deux hôtes (*dioécique*), tel qu'on le rencontre chez beaucoup d'Aphididés.

La mauvaise saison est passée (par exemple, sur un arbre, dit *hôte primaire*) sous forme d'œuf (l'*œuf d'hiver*), d'où éclôt au printemps une femelle (la *fondatrice*) qui engendre, par parthénogenèse (*virginiparité*) des larves formées (*viviparité*) qui deviennent des femelles aptères (les *fondatrigrènes*) qui se reproduisent ainsi pendant quelques générations. Puis apparaissent des ailées qui s'envolent vers une plante herbacée (toujours par exemple), dite *hôte secondaire*. Ces émigrantes s'installent et fondent une colonie, composée au départ de *virginipares* aptères. Chez ces *exilés* (ou *aliénicoles*) naissent des ailés, du fait entre autres de la surpopulation locale, qui vont coloniser une autre plante. À l'automne, quand un certain laps de temps est écoulé (*facteur fondatrice*), que les jours raccourcissent (et les végétaux se dessèchent), des ailés (ré-émigrants) font retour sur l'hôte

⁶ Le composant le plus fréquent en est le (E)- β -farnésène

⁷ En forme d'Homoptère *Aleyrodoidea*, c'est-à-dire aplati, ovale et aux cornicules très réduites : c'est le cas notamment chez *Cerataphis*.



Puceron vert et rose du pois (forme rose) sur luzerne. Fondatrice larviposant.
© INRA/S. Carré

primaire et apparaissent des femelles capables d'engendrer des sexués. Ces *sexupares* produisent des mâles (ce sont des *andropares*) ou des femelles (*gynopares*) ou les deux (*amphotères*). Généralement le mâle est ailé et la femelle aptère. Cette femelle, c'est la seule de toute cette succession de générations et formes, pond un œuf, l'œuf d'hiver. Les générations, sauf celles durant l'hiver - sont très courtes en général : le record est de moins de 5 jours.

Comme exemple de puceron holocyclique dioécique, prenons le très commun – et souvent très nuisible - Puceron vert du pêcher⁸. L'œuf d'hiver est pondu à la base des bourgeons du pêcher (*Prunus persica*). Après plusieurs générations, comportant de plus en plus d'aîlés parmi les aptères, des émigrants apparaissent à la fin du printemps qui, sitôt la dernière mue achevée, s'envolent vers les choux, la pomme de terre, la betterave, les céréales... pour ne parler que des plantes cultivées. Depuis les colonies ainsi créées émigreront des co-

⁸ Fiche illustrée de *Myzus persicae* à www.inra.fr/hyppz/RAVAGEUR/3myzper.htm. Dans HYPPZ, encyclopédie des ravageurs européens, figurent 54 pucerons.

Pas de parité

Chez les pucerons, la femelle possède deux chromosomes sexuels, XX. Le mâle n'en possède qu'un seul, il est oX et peut théoriquement fournir, lors de l'accouplement, du sperme o ou X, la femelle contribuant pour 1 X. Mais, en fait, les spermatozoïdes o dégénèrent et il naît toujours, de la reproduction sexuée d'automne, une femelle.

lonisateurs secondaires ; de ces colonies secondaires, tertiaires... des sexupares réémigrants ailés reviendront sur le pêcher. Dans les régions à hiver doux et où il se trouve des plantes nourricières qui gardent leurs feuilles (comme les choux), le cycle sera perpétuellement incomplet - anholocyclique ; les populations (clones) se perpétueront sans passage annuel par la reproduction sexuée.

Ces cycles compliqués, alliés à une vitesse de développement élevée et à une prolificité considérable, confèrent sans doute à ces espèces la possibilité d'exploiter avec une grande efficacité des ressources complémentaires dans le temps et dispersées dans l'espace, tout en échappant – au moins partiellement – aux prédateurs. Mais toutes sortes de cycles existent dans le vaste groupe des pucerons. Citons simplement quelques exemples. Le Puceron vert du maïs, *Rhopalosiphum maidis*, semble avoir perdu définitivement l'holocyclie de ses congénères⁹ : il se perpétue de mère en fille, nul n'a jamais vu de sexués. C'est un pur clone. Un puceron du chêne de nos régions, *Acanthohermes quercus* (Phylloxéridé) a deux générations annuelles, la fondatrice pondant

⁹ Le Puceron du merisier à grappes, *R. padi*, est dioécique holocyclique : Merisier à grappes (*Prunus padus*) / orge

Prolificité

À chaque phase, le nombre de descendants produits varie. Les chiffres ne sont pas en général très élevés et la rapide pullulation est surtout permise par la brièveté de chaque génération. Exemple : chez Le Puceron des galles rouges de l'aubépine, *Dysaphis crataegi*, la fondatrice (gallicole sur aubépine) a 71 filles, les fondatrigènes 121, les migrants 18, les aliénicoles (au collet et sur les racines des carottes) 65, les sexupares ont 7 descendants et la femelle sexuée pond 6 œufs (d'hiver, sur aubépine). La fondatrice du Phylloxéra de la vigne, *Dactyloshpaera vitifolii*, qui pique la face supérieure de la feuille et y provoque une galle verte puis jaune-rouge, y engendre jusqu'à 600 descendants, à une cadence moyenne de 35 œufs par jour.

Panoplie ad hoc

Le puceronneux (la puceronneuse) de base se reconnaît à deux outils : la loupe et le pinceau. Les pucerons, insectes petits et mous, se transfèrent depuis une plante, collés sur les poils humectés d'un pinceau à aquarelle. On aura veillé à "prévenir" le sujet d'un léger attouchement de façon à ce qu'il retire ses stylets, s'il était en plein repas.

Classiquement, le puceronneux monte les pucerons. Entendez qu'il les met en collection entre lame et lamelle, inclus dans une résine transparente (autrefois du baume du Canada) après une préparation plus ou moins compliquée. À moins qu'il ne les conserve en alcool, au risque de l'effacement de certains caractères à valeur taxinomique. La conservation à sec ne se pratique que pour les momies et les galles. Les aphidologues pratiquant l'élevage ou le piégeage de masse utilisent des aspirateurs, petits ou grands (voir *Insectes* n° 124, article en ligne à www.inra.fr/opie-insectes/pdf/i124fraval2.pdf) et espèrent la mise au point rapide de systèmes automatiques de détermination des spécimens recueillis.



Femelles aptères du Puceron cendré du chou avec de très jeunes larves encore dépourvues de la pruinosité caractéristique des adultes. - © INRA/S. Carré



Puceron vert et rose de la pomme de terre *Macrosiphum euphorbiae* - Cliché Guillermo Gaudio

mâles et femelles. Le très banal Puceron cendré du chou, *Brevicoryne brassicae*, est monocélique, l'œuf d'hiver étant pondu sur le collet du chou et des générations de virginipares se succédant sur diverses crucifères jusqu'à l'apparition de deux générations successives de sexupares à l'automne, puis des sexués.

Depuis longtemps, on a espéré réduire les populations de tel puceron ravageur en le privant, par exemple, de son hôte primaire. On a ainsi arraché force fusains et nerpruns (contre le Puceron noir de la fève, *Aphis fabae*) et même éliminé tous les pêchers d'une vaste région d'Allemagne (contre le Puceron vert du pêcher). Sans succès.

La découverte de la parthénogenèse...

Charles Bonnet (1720 – 1794), d'abord enfant retardé, se prend de passion pour les études et la science à la lecture de Swammerdam et de Réaumur. À l'âge de vingt ans, il entreprend une expérimentation que ce dernier n'avait pu mener à bien. Il isole un puceron sur une branche de fusain : "Ce fut le 20 mai, sur les 5 heures du soir, que mon Puceron fut mis, dès sa naissance, dans la solitude que je viens de décrire. J'eus soin dès lors de tenir un journal exact de sa vie". Après de très longues journées passées à l'observer, à la loupe, voilà qu'il advient qu'"Il étoit devenu un Puceron parfait. Dès le premier de juin, environ les sept heures du soir, je vis avec un grand contentement qu'il étoit accouché ; et dès lors je crus devoir lui donner le nom de Puceronne."



Extrait de OBSERV. I. Première Expérience sur un Puceron du Fusain, pour décider si les Pucerons se multiplient sans accouplement. *Traité d'insectologie ou Observations sur les pucerons*, par Ch. Bonnet, Paris, 2 vol. avec 4 pl., 1745.

À lire sur Gallica, à <http://visualiseur.bnf.fr/CadresFenetre?O=NUMM-99145&M=tdma%Y=Image>

...et quelques résultats récents

L'alternance entre deux hôtes différents (holocyclie), suspectée par Bonnet, a été démontrée en 1848 par Walker. Pour Owen (1849), la reproduction redevient sexuée quand la "force spermatique" est épuisée ; le rôle de la photopériode (venue des jours courts) est montré par Markovitch en 1924 et, en 1951, Lucien Bonnemaïson (INRA Versailles) découvre le "facteur fondatrice", soit l'existence d'une horloge interne qui règle la production de sexués.

En 1940, l'existence de symbiontes (fixant l'azote) est soupçonnée par Toth ; on pense qu'il s'agit de champignons. Leur transmission transovarienne est montrée par Buchner en 1965 et leur nature bactérienne sera prouvée en 1991 (Munson) avant qu'on connaisse leur rôle exact – on les avait crus, depuis 1976, agents de détoxification de substances végétales secondaires et de pesticides...

De même, il a fallu longtemps avant de connaître le rôle des cornicules. Pour Réaumur, en 1738 et Linné, 20 ans plus tard, ce sont des organes d'excrétion – une vue totalement fautive qui perdure jusque dans des textes actuels... Bonnet, entre temps, leur décerne un rôle respiratoire, ce que confirme Morren, en 1836, qui y voit, en outre, des sortes de tétines pour nourrir les larves. Leur rôle dans la protection contre les prédateurs est proposé en 1891 (Büsgen) mais plusieurs aphidologues contestent ce résultat. L'émission d'une cire à engluer les ennemis est vue en 1958 par Dixon et celle d'une phéromone d'alarme en 1972, par Kislöw et Edwards.

Poupées russes

Chez la femelle vivipare, l'œuf se développe à partir de l'ovulation, donc avant la naissance. Un embryon jeune peut ainsi commencer à croître dans un embryon plus âgé et la virginipare estivale, dès qu'elle est larviposée, porte déjà en elle, à l'état embryonnaire, ses filles et ses petites filles. Cet emboîtement de générations contribue à la faculté qu'ont les pucerons de pulluler très rapidement.

DÉPLACEMENTS

En l'absence d'agression, les aptères ne se déplacent guère et beaucoup passent leur vie à quelques millimètres de leur mère : il en résulte, chez certaines espèces, comme le Puceron noir de la fève (*Aphis fabae*) la formation de colonies denses ; chez le Puceron vert du pêcher, les larves nouveau-nées se dispersent sur la feuille. La mort de leur plante nourricière pousse ces pucerons à partir à la recherche d'un nouvel hôte. Par marquage radioactif, on a estimé la distance de cette dispersion "à pattes" à 1 à 3 m. Sinon, la surpopulation locale et des changements physiologiques de la plante hôte provoquent l'apparition, à la génération suivante, d'une grande proportion d'ailes qui émigreront, selon le cycle de l'espèce. Les ailés restent à la face inférieure des feuilles pendant 6 à 36 heures avant d'être capables de s'envoler, capacité qu'ils ne garderont que quelques jours.

Si les pucerons sont de médiocres voliers, guère capables de dépas-



Phyllaphis sp. - Cliché Catherine Baral



Puceron du soja © Chris DiFonzo, Michigan State University. NCSRP Plant Health Initiative à www.planthealth.info

ser 2 ou 3 km/h, on enregistre des déplacements de plus de 400 km en 9 heures. Et un puceron du sapin a été retrouvé au Spitzberg, à plus de 1 400 km du plus proche sapin. Ces vols au long cours sont

possibles grâce aux courants aériens dont les pucerons profitent après une ascension par leurs propres moyens. Les pucerons “volent” à une altitude d’environ 1 000 m, où ils sont un constituant

Le tout jeune roi du Web

Depuis 4 à 5 ans, il est, parmi les pucerons, la vedette des actualités (communiqués, articles...) lisibles sur Internet, sous le nom de *soybean aphid* (un temps *asian aphid*), en français le Puceron du soja, de son nom scientifique *Aphis glycines*. Il vivait depuis toujours, mais dans l’ombre, en Extrême-Orient. L’espèce est dioécique holocyclique. L’hôte primaire est un ligneux, le nerprun (*Rhamnus*) et l’hôte secondaire (unique) est le soja (*Glycine max*, Fabacée). En 2000, venu en avion (très vraisemblablement) depuis le Japon, il s’est installé à la fois aux Etats-Unis (Wisconsin) et en Australie. C’est un envahisseur mondial, présent aussi en Afrique. En Amérique du Nord, il a gagné une grande partie des zones de culture du soja où il provoque la plus vive inquiétude : il affaiblit la plante, provoquant l’avortement des fleurs, et peut transmettre plusieurs virus pathogènes. Il colonise la face inférieure des feuilles basses. Le seuil de nuisibilité est de 250 individus par pied ; autrement dit il faut intervenir quand cette densité est atteinte pour ne pas perdre tout ou partie de la récolte. Les attaques, portées par le vent, viennent du nord. Au printemps, les serveurs de nouvelles agricoles états-uniens s’efforçaient de persuader les agriculteurs de ne pas procéder à des traitements chimiques d’assurance mais d’attendre et de surveiller l’arrivée éventuelle des migrants.

du plancton aérien. Plusieurs espèces, particulièrement suivies par les systèmes d’avertissements agricoles, effectuent régulièrement des migrations au long cours, comme le Puceron vert du maïs. En France, les régions de l’Ouest “approvisionnement” chaque année la région Centre en pucerons (d’intérêt agricole), du fait des vents dominants. ■

Orientation bibliographique

- Alford D.V., 1994. *Atlas en couleur. Ravageurs des végétaux d’ornement – arbres, arbustes, fleurs*. INRA Éditions, Paris, 23-92.
- Bonnemaison L., 1951. *Les ennemis animaux des plantes cultivées et des forêts*. Tome 1. GEP, Paris, 429-531.
- AGRAPHID, Hullé M. et al., 1998. *Les pucerons des arbres fruitiers. Cycles biologiques et activités de vol*. ACTA/INRA Éditions, Paris, 80 p.
- AGRAPHID, Hullé M. et al., 1999. *Les pucerons des plantes maraîchères. Cycles biologiques et activités de vol*. ACTA/INRA Éditions, Paris, 136 p.
- Il existe une littérature technique importante. Signalons seulement les *Clés d’identification* par François Leclant, coédités par l’ACTA et l’INRA, et, pour avoir un bon aperçu (à lire en anglais) des recherches récentes, *Aphids in a new millennium*, ouvrage collectif dirigé par J.-C. Simon et al., paru en 2004 chez INRA Éditions.
- Les guides “naturalistes” traitant des insectes consacrent en général entre une demi et 3 pages aux pucerons.
- Les ouvrages anciens d’entomologie agricole sont amusants à lire mais peu utiles (notions dépassées, noms modifiés depuis... et cultures se pratiquant autrement). Ainsi l’article Puceron du Larousse agricole de 1921 (en ligne à www.inra.fr/opie-insectes/1921agri-pp.htm).