



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.



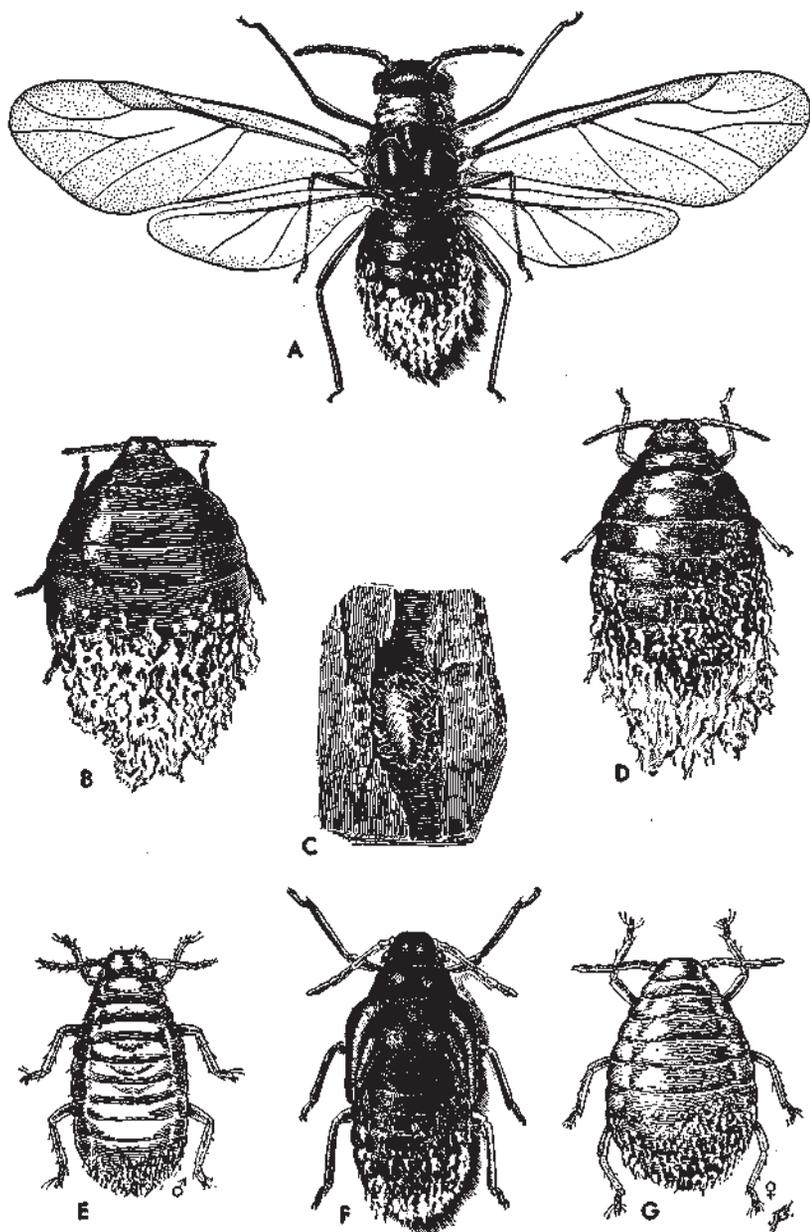
Puceron du rosier *Marcosiphum rosae*, femelle fondatrice - Cliché G. Bouloux/OPIE

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, Thériphidinés) ■ **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

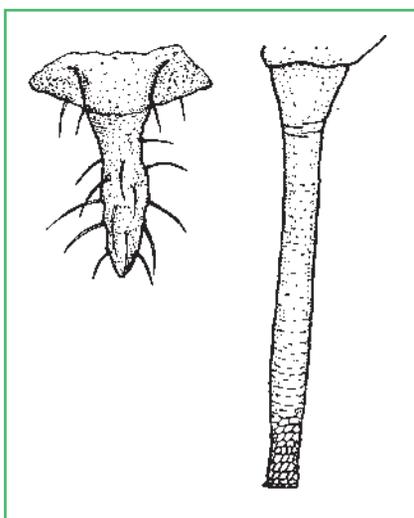


Formes du Puceron lanigère du pommier, *Eriosoma lanigerum*

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.

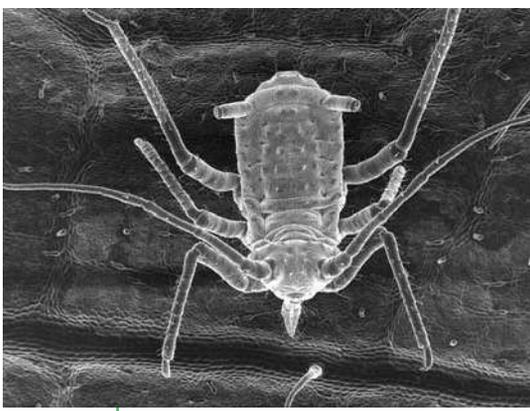
D'après Baker, USDA, 1915



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.

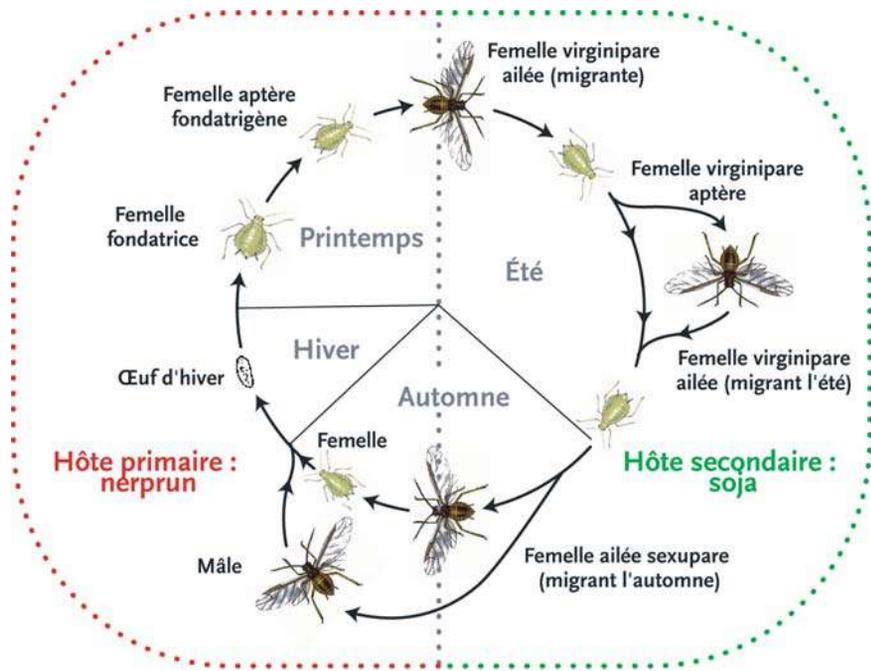


Vu au microscope électronique à balayage, le puceron dévoile, en 3D, les plus infimes détails de son tégument
© Dartmouth College, Louisa Howard



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 *fondatrignes*) 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 ailes 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

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).

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 États-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.



Par Alain Fraval

Coccinelle adulte dévorant des pucerons. © INRA/C. Slagmulder

Les pucerons - 2^e partie

Depuis la dernière livraison d'*Insectes*, on sait qui ils sont, on a appris comment ils sont faits – du bout du rostre à la cauda - ; on a parcouru leurs cycles compliqués - holo et hétéro – et noté leurs moyens de déplacement. Comment ils se nourrissent – et défèquent -, qui les consomme – d'un coup ou petit à petit de l'intérieur -, c'est ce qu'on va lire principalement ici.

■ ALIMENTATION

Choix de la plante-hôte (par le migrant) à distance et au contact, choix du site de la piqûre, prise de nourriture, digestion de la sève et excrétion sont les principaux sujets étudiés par les aphidologues, chacun portant espoir d'améliorer la lutte contre les pucerons ravageurs. Les ailés effectuent des déplacements entre plantes et le choix d'une nouvelle espèce nourricière est d'abord – pour prendre une image aéronautique – celui d'un site d'atterrissage¹. On a beaucoup étudié les « préférences » des pucerons pour des couleurs (le jaune, voir encadré), des patrons

¹ Le puceron, comme beaucoup d'insectes, va se poser sur une tige ou une feuille. Mais quel terme plus approprié employer ? Aplantissage ? L'oiseau se branche ; le puceron se feuille, rarement se tige ?

de disposition des pieds, des silhouettes... On sait que le puceron en vol de longue distance est attiré par la « couleur » du ciel (phototropisme positif) et repoussé par les teintes sombres (et l'absence de polarisation) du sol – et que ce schéma s'inverse au bout de quelques heures : le puceron cherche à se poser. Ceci semble expliquer l'efficacité du paillage aluminium, une méthode de prévention de l'attaque des pucerons par l'étagage de bandes brillantes (réfléchissant le ciel) sur le sol entre les pieds (jeunes) mais les pucerons descendent aussi du fait de la désorganisation des courants aériens qui les portent (voir plus loin). En outre, des odeurs, captées par les antennes, intervien-

Le puceron aime le jaune



Cliché H. Guyot

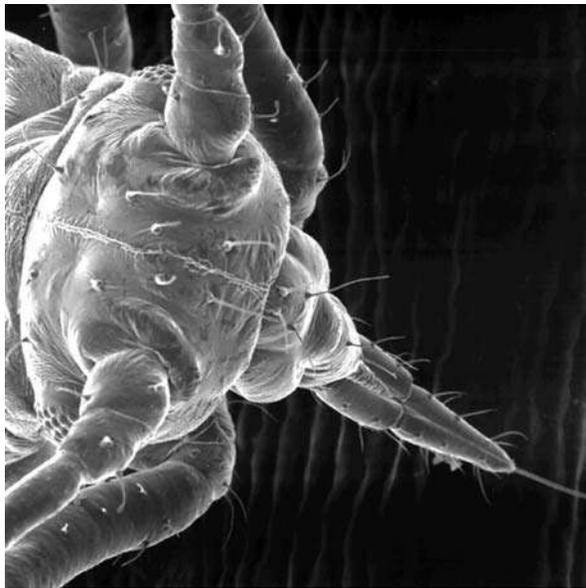
C'est une constatation banale, qu'on peut renouveler en mettant un vêtement jaune. Les longueurs d'ondes proches du jaune, réfléchies par les plantes jeunes, signifient pour le puceron :

des végétaux (ou des organes) jeunes où le flux de sève élaborée est maximal.

Cette attirance est mise à profit par les aphidologues qui disposent sur le terrain des pièges de cette couleur pour détecter les attaques de pucerons. *L'assiette jaune* est un récipient peint intérieurement d'un jaune précis et standardisé, rempli d'eau avec une goutte de mouillant : le puceron s'y noie, attiré par la couleur et aussi par le reflet du ciel. Ses inconvénients (maintenance, piège mortel pour les abeilles...) lui font souvent préférer des plaquettes engluées en matière plastique teintées dans la masse.

Les plantes malades d'une virose inoculée par un puceron manifestent souvent une jaunisse. C'est sans doute favorable à la dispersion du virus, transporté par les pucerons attirés là. Mais quel bénéfice pour le puceron ? Une sève à la composition plus favorable, au moins temporairement ? La question reste ouverte.

ment, de façon primordiale ou secondaire, à moyenne et courte distances.



Au microscope électronique à balayage, de droite à gauche : les stylets (sortis), le rostre, le clypeus, le front, les tubercules antennaires, le cou...
© Dartmouth College, Louisa Howard



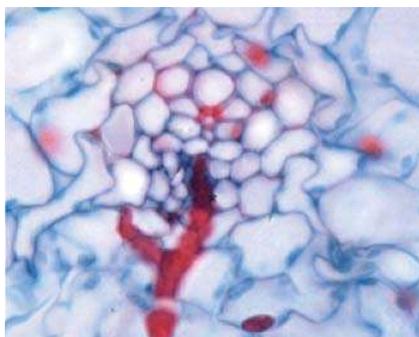
Puceron relié par un fil d'or à un appareil enregistreur de la pénétration des stylets (EPG). - Cliché D.R.

Une fois sur une feuille d'un vert tendre appétissant, par exemple, le puceron goûte. Il effectue de brèves *piqûres d'épreuve* peu profondes, dans le parenchyme. Cette ponction de vérification peut avoir des conséquences catastrophiques si un virus destructeur est transmis aux plantes successivement visitées à cette occasion.

Le repas du puceron (jeune comme adulte, aptère comme ailé) consiste à prélever de la sève élaborée dans un vaisseau du phloème. Le phloème véhicule la sève élaborée contenant des produits de la photosynthèse ainsi que des acides aminés, des protéines, des ions, des acides ribonucléiques messa-

gers, des molécules de signalisation (hormones, peptides).

Au programme du puceron : d'abord s'immobiliser sur ses 6 pattes. Puis explorer la surface du limbe (ou de la tige ou de la racine) avec l'extrémité du rostre (muni de soies sensorielles). Puis fixer au point choisi (comment ?) cette extrémité avec une goutte de salive gélifiable. Enfin pousser ses stylets, très fins et flexibles, soit au travers des cellules, soit en passant dans les parois, tout en « bavant », d'une part, une salive fluide qui contient des enzymes permettant la perforation (selon des modalités obscures) et, d'autre part, une salive qui se durcit en un manchon le long du parcours. Cette *gaine sétale*, sous le microscope de l'aphidologue, décrit une fois colorée le trajet des stylets, parfois droit, parfois avec virages et culs de sac, jusqu'au coup au but : le vaisseau – pas toujours trouvé. Depuis une quarantaine d'années, on suit ces phases en direct, en mesurant les variations d'un courant électrique entre la feuille et le corps du puceron (dans lequel on a planté une fine électrode) - une technique appelée EPG (*electrical penetration graph*). La durée d'un repas se mesure en heures. La plante ponctionnée réagit. Le stress modifie la concentration de la sève en ions calcium et, chez les Fabacées, des protéines rétractiles, les forisomes, bouchent les tubes criblés, coupant l'approvisionnement du puceron.



La gaine sétale demeure dans les tissus de la plante une fois le repas du puceron terminé. Sur cette coupe histologique mince du végétal à l'endroit de la piqure, elle apparaît en rose sur fond de parois cellulaires bleues. Cette gaine est souvent bi- ou trifurquée car le puceron va rarement droit au but (un "bon" vaisseau du xylème). - Cliché D.R..

Lequel, ainsi qu'on l'a montré par EPG, se remet à injecter de la salive liquide. Par ailleurs, selon une étude faite sur Puceron vert du pêcher mis à piquer sur du céleri, 126 gènes sont induits à distance dans le phloème lors d'une infestation. Ils affectent entre autres la modification des parois, le stress oxydatif, les métabolismes carboné et azoté, la biosynthèse de la vitamine B1, l'homéostasie des métaux et les flux hydriques. Un gène d'intérêt a été repéré, qui confère à la plante une résistance au puceron : son emploi en défense des cultures a fait l'objet d'un dépôt de brevet².

Peut-on perturber cette phase autrement ? Les huiles (telles que celles qu'on applique sur les arbres) et certaines préparations doivent sans doute une part de leur efficacité à leur effet à ce niveau. Et la recherche de répulsifs, anti-appétants, dissuasifs, déterants (anglicisme) se poursuit. Les plantes ont précédé les phytiatres : elles ont développé des armes anti-atterrissage : petites épines, latex collant et poils sont efficaces et les améliorateurs des plantes s'efforcent de transférer ces caractères à des variétés intéressantes. Et un puceron dérangé retire ses stylets, s'agite et cesse de se nourrir : d'où les travaux sur les phéromones d'alarme qui pourraient affamer d'un coup des populations entières...

Le puceron une fois « branché » n'a pas tant à pomper – comme on l'a longtemps cru – qu'à réguler le débit d'une sève qui, par le canal alimentaire ménagé entre les stylets, s'engouffre dans son pharynx sous sa propre pression. Il possède pour ce faire une « pompe pharyngienne » mal nommée. La sève est un substrat alimentaire difficile. Très diluée, elle est relativement riche en sucres et pauvre en acides aminés. Le puceron, qui doit donc en « traiter » une grande quantité, rejette par l'anus des quantités souvent impression-

² Travail récent de l'unité de recherche Biologie cellulaire du département de Biologie végétale, centre INRA de Versailles-Grignon.



Dégâts du Puceron vert du pommier, *Dysaphis plantaginea*. Les Pucerons situés à la face inférieure des feuilles provoquent leur crispation, des nécroses, ainsi que l'arrêt de la croissance - Cliché R. Coutin/OPIE

nantes d'un liquide, le miellat (à l'instar des cicadelles et des cochenilles³), qui comporte des proportions variables de sucres et d'acides aminés tirés du végétal-hôte, de produits des tubes de Malpighi, etc.

Le miellat « grille » les feuilles, favorise le développement de la fumagine (feutrage mycélien noir appelé aussi morfee) mais nourrit toute une faune utile ou pas. Les pucerons risquent-ils de finir englués dans leur miellat ? Ils ont des manières à eux, comme de projeter les gouttes avec la patte arrière ou de les faire couler plus loin, le long de la cauda. Les pucerons malgré tout n'auraient pas les acides aminés, stéroïdes et vitamines nécessaires à leur développement et surtout à leur reproduction sans le concours de symbiotes groupés en *bactériocytes* logés dans des *mycétomes*. Il s'agit surtout de la bactérie *Buchnera aphidicola* (cou-

sine de notre *Escherichia coli*), incapable de vivre hors de son hôte et transmise de mère en fille via les ovaires – un mutualisme établi il y a 160 millions d'années.

Les conséquences directes de l'opophagie sur la plante sont une *spoliation*. La perte de sève se traduit par diminution de la croissance du pied, une réduction de la taille des fruits. La ponction effectuée par les pucerons d'une colonie installés tous sur une face d'une tige fait se courber la tige, du fait de la perturbation de l'approvisionnement des cellules en auxines. Il en est de même sur les feuilles, qui se crispent et se gaufrent. Cette action où le puceron réinjecte des composés végétaux et provoque des réactions de la part de la plante peut être assimilée à une *action toxique*.

À l'occasion d'une petite piqûre en passant comme d'un vrai repas bien installé, le puceron peut transmettre des agents pathogènes des plantes, des virus essentiellement. On distingue classiquement 2 catégories principales (il y a des cas intermédiaires) de virus, selon le mode de vection : les virus *de stylet* ou *non persistants* sont transmis *grosso modo* comme par une aiguille infectée ; les virus *circulants-multipliants*, ingérés par le puceron (*repas d'acquisition*) passent de son tube digestif aux glandes salivaires et s'y multiplient avant de pouvoir être réinjectés, au terme d'une phase de *latence*.

Les dégâts aux cultures et aux arbres dus à des virus transmis par pucerons sont dans bien des cas largement supérieurs aux dégâts directs. « Il suffit d'un puceron pour tuer une plante », dit un adage de puceronneux. Il faut empêcher le puceron infectieux de piquer ; le tuer après coup retarde seulement la dissémination secondaire de la maladie. La lutte est difficile. Certaines espèces, polyphages, sont des vecteurs particulièrement redoutés : le Puceron vert du pêcher, dont on a parcouru le cycle, transmet plus de 100 viroses.

■ LES ENNEMIS DES PUCERONS

Les maladies sont causées essentiellement par des champignons, se développent sur les pucerons (envahis par les hyphes) et se dispersent bien (sous forme de spores) quand les conditions météorologiques sont favorables (temps chaud et humide). Il s'agit notamment d'Entomophthorales (genres *Pandora*, *Conidiobolus*, *Entomophthora*...) et d'Hyphomycètes (*Beauveria*). Des préparations de souches de *Verticillium lecanii* et *Paecilomyces fumosoroseus* sont vendues comme aphicides. Les virus aphidopathogènes semblent d'un usage délicat en lutte biologique : le Virus du puceron du merisier à grappes (virus de *Rhopalosiphum padi*) favorise la transmission par ce puceron du nanisme de l'orge, due au *barley yellow dwarf virus* !

Présents en grands nombres, souvent peu dispersés, pas très mobiles, les pucerons sont la providence d'une grande variété d'insectes aphidiphages plus ou moins spécialisés et entomophages opportunistes. Tous sont activement surveillés, en tant qu'agents régulateurs des pullulations, et certains des seconds sont utilisés comme auxiliaires de lutte biologique.

Les coccinelles sont les aphidiphages les plus populaires. Larves et adultes de nombreux Coléoptères Coccinellidés se repaissent de pucerons (genres *Adalia*, *Exochomus*, *Propylea*, *Coccinella*, *Harmonia*...).



Fumagine s'installant sur une production de miellat sur tomates
© INRA/D. Blancard

³ Voir note 4.



Le Puceron vert du pêcher, *Myzus persicae*, est le vecteur de très nombreux virus phytopathogènes.

Cliché Scott Bauer, USDA Agricultural Research Service vu à www.insectimages.org



Verticillium lecanii - Cliché Svetlana Y. Gouli, Université du Vermont vu à www.insectimages.org

Certains syrphes (voir *Insectes* n° 137) ont des larves dévoreuses de pucerons, ce sont des prédateurs très voraces (genres *Erysiphe*, *Syrphus*...). Parmi les Diptères, certaines cécidomyies (Cécidomyidés) consomment les pucerons et se font un abri de leurs dépouilles (genres *Aphidoletes*, *Cryptobremia*, *Isobremia*, *Phoenobremia*) tandis que les larves de *Thaumatomyia* spp. (Chloropidés) comme celles de *Phora* spp. (Phoridés) s'attaquent aux pucerons des racines.

Quelques Homoptères Hétéroptères

Les pucerons se défendent...

Face à un ennemi, si la première réaction, le coup de patte, ne sert à rien, le puceron attaqué rentre ses stylets et décolle son rostre, puis s'éloigne. Chez certaines espèces, une goutte de cire sourd des cornicules, qui est destinée à engluer les mandibules de l'ennemi. Il y a dispersion d'une phéromone d'alarme, qui alerte des congénères voisins. Souvent, le puceron en est réduit à se laisser choir au sol – le Puceron rose et vert du pois, *Acyrtosiphon pisum*, le fait au moindre souffle – mais devra regrimper...

Chez les pucerons eusociaux, Pemphigidés ou Hormaphididés (genres *Ceratoglyphina*, *Carataphis*, *Astegopteryx*...) qui vivent dans leur galle ou dans une tige creuse (leur nid), existe une caste de soldats. Ce sont des larves de 1^{er} ou de 2^e stade, dépourvues d'organes de reproduction (en principe), souvent gras et ne se nourrissant pas. Ils possèdent des pattes antérieures renforcées et une ou deux cornes sur le front. De façon surprenante, cette caste particulière par sa morphologie et sa physiologie est composée d'individus pourtant génétiquement identiques (clones) à leurs sœurs « normales ». Ils patrouillent autour de la colonie, agressant tout ennemi potentiel, et même les individus non soldats de la même colonie. Ils disparaissent en général quand les ailés apparaissent. Leur piqûre dissuade de gros agresseurs (souris, écureuils) et est douloureuse pour l'homme.

Le polyphénisme peut porter sur la couleur et, par une autre voie, servir à payer un tribut moindre (au niveau de la colonie) aux ennemis. C'est le cas du Puceron vert et rose du pois : la forme rose fait le délice de la Coccinelle à 7 points tandis que la forme verte est préférée par le parasitoïde *Aphidius ervi* (Hym. Aphidiidé).

... Certains se battent entre eux

Des individus de *Pemphigus betae*, gallicole sur peuplier, ont été vus se disputer un site d'alimentation sur peuplier pendant 2 jours. Les *Cerataphis*, d'origine sud asiatique, sont devenus des ravageurs largement répandus du cocotier. On les a observés et filmés dans leurs altercations, qu'on provoque en « énervant » un individu ; après avoir émis ses goutte de cire à l'extrémité des cornicules, il se met à parcourir la fronde et, s'il rencontre une sœur s'alimentant, il monte dessus puis la bouscule avec ses cornes (tous les stades en possèdent). L'agressée rentre ses stylets, fait face et s'engage dans une joute. Alternent des phases d'échanges de coups (40 à la minute) et de repos (plusieurs minutes). Le tout pendant 20 mn. L'issue du duel est diverse mais il s'agit visiblement d'une affaire intraspécifique (tout autre puceron de même taille est ignoré) et d'un combat pour une bonne place de repas.

(punaises), peu nombreux, ponctionnent les pucerons. Ce sont des Réduviidés, Nabidés, Miridés (ou Capsidés), Lygèidés, Anthocoridés. Certains sont très spécialisés, à l'instar d'*Anthocoris gallarum-ulmi* qui n'aime que les *Schizoneura*, pucerons de l'orme.

Parmi les Névroptères, les larves de Chrysopidés (mouches aux

yeux d'or) comme *Chrysopa* ou *Chrysoperla* spp. et d'Hémérobiidés (*Hemerobius humuli*) sont d'actifs prédateurs.

Les Lépidoptères, pourtant réputés phytophages, fournissent quelques aphidiphages à notre liste. On les trouve chez les Lycénidés (genre *Taraka*) et les Phycitidés (pyrales).



Larve de chrysopie (Neuroptère) dévorant des pucerons - Cliché G. Bouloux/OPIE



Larve de 4^e stade de *Forficula auricularia* en plein repas sur une colonie de Puceron vert du pêcher. © INRA/B. Sophanor

Leurs amies les fourmis

Il est bien connu que les fourmis exploitent les pucerons comme un troupeau de vaches à lait et en assurent la protection, en bonnes chiennes de garde, au grand dam du jardinier qui voit prospérer son minuscule mais innombrable ennemi. En fait, selon les cas, la relation entre fourmis et pucerons peut être de l'opportunisme (les fourmis recherchent et ingèrent le miellat des pucerons – comme celui d'autres Homoptères - et fréquentent les nectaires extrafloraux des plantes) ou relever du mutualisme. La « trophobiose » est plus ou moins obligatoire et, parfois, le puceron peut servir directement de repas à la fourmi, insecte omnivore en général. Pourquoi les pucerons échappent-ils à la mandibule de leur compagne ? On a invoqué leurs mouvements lents, qui les font ressembler à du couvain, ou l'allure de leur arrière-train où la fourmi reconnaîtrait une tête de fourmi (les cornicules figurant les antennes)... Citons quelques exemples pas du tout exotiques. La Fourmi jaune des jardins, *Lasius flavus* « élève » des pucerons des racines de graminées (comme *Anoecia nemoralis*, Thélaxiné) dans son nid souterrain. Les ouvrières collectent les œufs à l'automne, les stockent et, au printemps, les portent dans des chambres *ad hoc* (dites « étables ») de la fourmière où les fondatrigenes trouveront de tendres racines dès leur éclosion. À la fin de l'été, les sexués seront « autorisés » à sortir. La Petite Fourmi noire, *Lasius niger*, peut entretenir un cheptel diversifié : jusqu'à 17 espèces de pucerons dans le même nid. La Fourmi noire des bois, *Lasius fuliginosus*, ne pratique pas la stabulation mais le pastoralisme : elle transporte la fondatrice de Puceron brun des feuilles de chêne, *Lachnus roboris* (Lachniné), de la base du tronc, où elle a éclos, vers l'extrémité des rameaux et installée sur les pousses. Là, les virginipares sont défendues contre leurs ennemis naturels (efficacement contre coccinelles et larves de syrphes) et traitées : la fourmi leur tapote l'abdomen ce qui les fait expulser une goutte de miellat. Cette même fourmi, installée dans un vieil arbre, construit des cases aux parois faites de poussière de bois agglomérée avec sa salive et du miellat, où elle élève des pucerons de grosse taille (comme *Lachnus longirostris*) qui se développent en pompant la sève des parties de l'aubier encore vivantes.

Le Puceron des racines de l'artichaut, *alias* le Gros Puceron des racines de chicorée, *Protrama radiceis* (Lachniné) est un pur myrmécophile qui n'excrète son miellat, au bénéfice de fourmis du genre *Lasius*, que stimulé par une fourmi.

Dans certains cas, le puceron se comporte en parasite de la fourmière : il ne fournit pratiquement pas de miellat et est nourri de nectar par les ouvrières. Il en est ainsi pour le pemphigien *Paracletus cimicoformis* chez *Tetramorium caespitum*.

Les Hyménoptères sont de grands ennemis des pucerons, comme prédateurs ou parasitoïdes. La femelle de la guêpe solitaire *Passaloecus* (Sphécidé) approvisionne ses larves de pucerons qu'elle stocke dans les cellules de son nid. Les parasites se recrutent chez les Braconides, notamment des genres *Aphidius*, *Ephedrus*,

Lysiphlebus, *Praon* (Aphidiidés), les Chalcidiens comme *Aphelinus spp.* (Aphelinidés), les Cynipidés... Beaucoup, une fois leurs imagos formés et envolés laissent une trace caractéristique, appelée *momie* : les dépouilles des pucerons, fixées sur le végétal, percées d'un gros trou. La plante attaquée réagit en émettant des substances volatiles que les

Pucerons AOC ?

« Pour bénéficier de l'appellation d'origine contrôlée 'Miel de sapin des Vosges', les miels doivent provenir de miellats butinés par les abeilles sur le sapin des Vosges (*Abies pectinata*), dit le *Journal officiel*, n° 224 du 26 septembre 1999, p. 14355. Le décret, très prolixe et précis sur la géographie, ne mentionne pas l'origine du miellat. Dans le même esprit, brochures touristiques et publicités gastronomiques éludent la question. Osons nommer les producteurs, fournisseurs attirés de l'Abeille domestique, variables en importance relative selon les années : le Lachnid vert du sapin blanc, *Buchneria pectinateae* et les pucerons noirs des sapins, *Todolachnus abieticola* et *T. confinis*. Ce miel est déprécié si les abeilles sont infidèles à leurs pucerons arboricoles et butinent les plantes de clairières (ce qui arrive suite à la tempête de 1999), car dilué de nectar (surtout de ronce).

parasitoïdes peuvent interpréter comme des signaux utiles à leur recherche d'un hôte (synomones) ; les phéromones de rapprochement des sexes des pucerons peuvent aussi les attirer (kairomones), ainsi que le miellat : c'est tout un secteur de recherche (« systèmes tritrophiques ») orienté vers la mise au point de nouvelles armes contre les pucerons.



Peristenus digoneutis (Hym. Braconidé) petite guêpe parasite déposant son œuf dans le corps d'un puceron - © Scott Bauer, Agricultural research service



Larves d'*Aphidoletes aphidimyza* (Dip. Cécidomyidé) dévorant des individus du Puceron vert des citrus, *Aphis spiraeicola*, et du Puceron brun des agrumes, *Toxoptera citricida* sur une feuille de mandarinier
© INRA/J. Daumal



Momie de puceron parasité par un Aphidiidé avec, bien visible, l'orifice de sortie de l'imago du parasitoïde. © INRA/R. Coutin - N. Hawlitzky

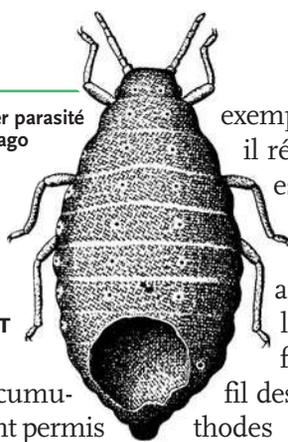
Les profiteurs, qui croquent ou qui vident un puceron (voire une colonie) à l'occasion sont très nombreux. Outre les mésanges, des araignées, des opilions et quelques acariens, des petits vertébrés... ce sont des insectes Dermaptères (perce-oreilles), Orthoptères (sauterelles), Homoptères (punaises), Coléoptères (carabes, staphylins), Diptères (Micropézidés, Empididés, Dolichopodidés), Hyménoptères (fourmis, guêpes).

La lutte biologique contre les pucerons à l'aide d'insectes aphidiphages, acclimatés ou élevés en masse et lâchés, est pratiquée depuis longtemps, avec plus ou moins de bonheur... *Aphelinus mali* (Hym. Aphélinidé) a été introduit en France en 1921 pour lutter contre le Puceron lanigère du pommier, *Eriosoma lanigerum* ; ce ne fut pas un succès éclatant. Les horticulteurs et les jardiniers peuvent se procurer des anti-pucerons comme le chrysope *Chrysopa carnea*, les coccinelles *Harmonia axyridis* ou *Adalia bipunctata* (voir *Insectes* n° 138), ou la cécidomyie *Aphidoletes aphidimyza*.

Puceron lanigère du pommier parasité avec le trou de sortie de l'imago d'*Aphelinus mali* - D'après L. Bonnemaison, 1951

■ EN GUISE DE CONCLUSION : À LA SANTÉ DES PLANTES (ET DES PUCERONNEUX)

Les connaissances accumulées sur les pucerons ont permis des avancées en biologie (parthénogenèse, mutualisme...), en entomologie générale (kairomones...) et en entomologie agricole et forestière⁴ (avertissements agricoles...). En tant que « modèle », le puceron sera encore fort utile dans plusieurs domaines, en biologie de la conservation (comprendre la rareté de certains, aux ressources abondantes) et en biologie moléculaire (comprendre le lien entre génome unique et polyphénisme⁵), par



exemple. En tant que ravageur, il résiste et la lutte chimique est mise en échec par l'apparition de populations tolérantes aux matières actives admissibles selon les critères actuels (justifiés). Comme on l'a vu au fil des chapitres, plusieurs méthodes alternatives sont disponibles ou restent à mettre au point. Il s'agit de maintenir les pucerons à des effectifs tolérables. Un monde sans pucerons ne nous priverait pas seulement de miel délicieux et d'un sujet passionnant mais, surtout, de tous les insectes auxiliaires qui profitent, même s'ils ne sont pas des spécialistes, d'une provenue disponible dans tous les milieux et tout au long de la belle saison, sous forme de portions charnues et/ou de miellat sucré. ■

⁴ C'est l'intitulé d'une discipline ancienne. Ce syntagme rejoint « phytiairie », « défense des cultures », « phytosanitaire », « protection des végétaux » dans une quasi-désuétude. Les anciens, à l'instar de l'auteur de cet article qui travailla sur les pucerons vecteurs, autour de 1970, dans le laboratoire de Jean-Pierre Moreau à l'INRA de Versailles, doivent s'habituer à lire (voire à employer) « santé des plantes ».

⁵ Polyphénisme : propriété d'apparaître sous plusieurs formes.



Passaloecus gracilis (Hym. Sphécidé) - © M. Vuijsteke



Camponotus vagus (Hym. Formicidé) sur colonie de pucerons - Cliché Ph. Lebeaux