



Galles nouvellement formées du Chermès de l'épicéa - Cliché E. Bradford Walker, Vermont Department of Forests, Parks and Recreation, Bugwood.org, licence CC-A 3.0

Par Alain Fraval

Galles de pucerons

Les galles – ou cécidies – sont des excroissances pathologiques des végétaux provoquées par un agent cécidogène, bactérie, champignon, nématode ou arthropode. La plante produit ainsi un organe qui lui coûte en ressources mais qui ne lui est d'aucune utilité. En revanche, la galle nourrit et protège celui qui l'a induite, à charge pour lui de synchroniser son cycle de vie avec la phénologie de l'hôte, de savoir détecter l'espèce botanique convenable et sur celle-ci l'organe idoine. Les galles ont une morphologie très spécifique et se reconnaissent facilement. On examinera ici les aphidocécidies, les galles provoquées par les pucerons, au travers de quelques exemples.

Parmi les 4 400 espèces de pucerons¹ (Aphidoidea) décrites dans le Monde, 700 provoquent une galle ou une pseudogalle où ils accomplissent une partie de leur cycle de vie. Les pseudogalles sont des déformations de l'organe végétal à l'endroit de la

colonie de pucerons : feuilles crispées, enroulées, épaississements et nodosités sur les rameaux et les racines. Il sera question ici des galles vraies, fermées.

On rencontre des pucerons cécidogènes chez les Aphididés et les Ériosomatidés (groupe des Vivipara)

ainsi que chez les Phylloxéridés et les Adelgidés – alias Chermésidés – (Ovipara). La plupart sont répartis dans tout l'hémisphère Nord ; mais sans doute beaucoup ont été transportés par l'homme un peu partout. On compte une cinquantaine d'espèces cécidogènes en France.

Très généralement, c'est uniquement la fondatrice² qui déclenche la formation de la galle, sur l'hôte primaire, une plante ligneuse. Ainsi les Ériosomatidés sur *Ulmus* (orme), *Populus* (peuplier) et *Pista-*

1. Plusieurs classifications des pucerons ont cours... À propos de ce groupe compliqué et du vocabulaire qui lui est lié, (re)lire « Les pucerons », par Alain Fraval. En deux articles copieux (mais ne traitant pas explicitement de leurs galles), à www7.inra.fr/opie-insectes/pdf/i141fraval1.pdf et à [pdf/i142fraval3.pdf](http://www7.inra.fr/opie-insectes/pdf/i142fraval3.pdf)

2. Les pucerons du genre *Hamamelistes* (Aphididés, d'Amérique du Nord), qui ont l'hamamélis de Virginie comme hôte primaire, font également une galle (pseudogalle) sur l'hôte secondaire, le bouleau. La fondatrice du Puceron des racines de haricot *Smynthuodes betae* (Ériosomatidé Fordini holocyclique méditerranéen) crée une petite galle transitoire puis ses filles iront induire la galle définitive sur des feuilles voisines du pistachier.



Galles de *Baizongia pistaciae* - Clichés Francisco Rodriguez (Faluke)

cia (pistachier) ; les Phylloxéridés sur *Quercus* (chêne), *Carya* (paccanier) et *Vitis* (vigne) ; les Adelgidés sont inféodés aux conifères.

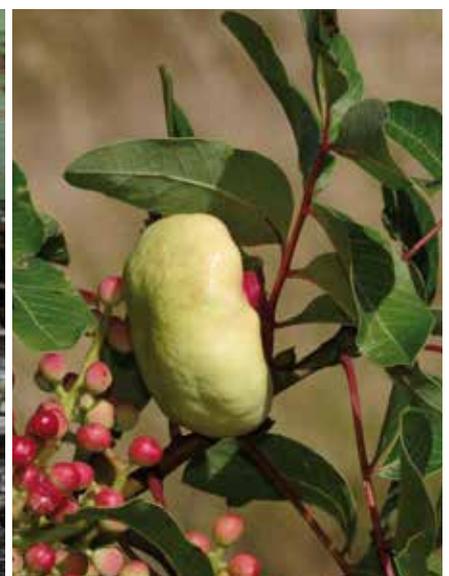
La fondatrice, dans la galle, donne naissance à des fondatrigenes. La colonie gallicole, où tous les individus sont parthénogénétiques, comporte bientôt des ailés qui s'échappent par une ouverture qui se pratique alors (ou quand la galle tombe) et migrent vers l'hôte secondaire, une plante herbacée. À l'automne apparaissent des sexupares ailés qui migrent en retour vers l'hôte primaire ; ils engendrent des sexués – qui ne se nourrissent pas, dont seul le mâle est ailé. La femelle pond l'œuf d'hiver d'où éclora la fondatrice. Le cycle est typiquement d'un an.

La **naissance d'une galle** requiert la rencontre du puceron avec l'hôte correspondant, précisément sur l'organe convenable. La spécificité est souvent très étroite, au moins dans une région donnée. Les différentes espèces de *Pistacia* sympatriques (cohabitant en un même lieu) sont parasitées par des espèces différentes de la tribu des *Fordini* (Ériosomatidés). Le cycle du puceron doit être bien calé sur celui de son hôte, faute de quoi les tissus de la plante ne sont pas en croissance, condition pour la formation de la cécidie.

Ces considérations générales énoncées, reste à écrire qu'on ne comprend pas le mécanisme d'induction. Les pucerons de toutes les générations (sauf les sexués) ponctionnent l'hôte, se nourrissant pour la plupart de sève élaborée. Mais seule la fondatrice (sauf exceptions rarissimes) est capable de cécidogenèse. Ses descendants en sont pourtant de parfaits clones (reproduction parthénogénétique). On a soupçonné l'action d'une substance particulière produite par le puceron et injectée avec la salive, d'autant que la femelle d'*Eriosoma* sur *Ulmus* pique à distance de sa future galle. Mais on n'est jamais

parvenu à induire le développement d'une cécidie au laboratoire en l'absence de puceron en dépit de nombreux essais de substances biologiques ou chimiques, et d'actions mécaniques.

Les **formes** des galles (voir photos) sont parfaitement spécifiques : à chaque espèce sur chaque plante (voire sur chaque organe) sa morphologie. Le même puceron produit toujours une galle identique, ce qui fait dire que le végétal n'intervient pas et que la cécidie est une extension du phénotype de l'insecte. Mais il y a un petit nombre d'exceptions...



Galles en bourse arrondie de *Geocica utricularia* à la base des folioles de *Pistacia terebinthus* (taille de 2 à 2,5 cm) - Clichés Michel Renou

Leur anatomie a été étudiée, par des coupes microscopiques, dans quelques cas en vue de déterminer comment les pucerons s'y nourrissent. *Geoica wertheimae* (Ériosomatidé) provoque sur *Pistacia palestina* une galle foliaire en forme de bourse, où vivent toute la belle saison des centaines d'individus. Les tissus de la feuille sont profondément modifiés de façon à offrir aux habitants un accès facile à un riche réseau vasculaire. Sur la face interne de la galle, l'épiderme manque et le tissu palissadique est remplacé par un parenchyme parcouru de vaisseaux lactifères auxquels sont associés des vaisseaux du phloème néoformés, situés à quelques épaisseurs de cellule de la paroi.

Les autres *Fordini* font des galles de même structure mais de formes différentes.

Le **choix du site**, qui incombe en dernier à la fondatrice, détermine son succès reproducteur, mesuré par l'effectif de sa progéniture. Piquant au mauvais endroit du bon organe de la bonne plante, elle n'engendrera que quelques individus ou aucun. L'observation directe n'est pas possible et l'on ne peut pas déduire le site initial de la position de la galle développée, du fait de l'élongation de l'organe survenue entre temps. Lors du vol de retour, les sexupares reconnaissent (on a observé des erreurs) une essence végétale dont ils n'ont aucune expérience. De même les signaux dont se sert la fondatrice éclore sur l'hôte pour parvenir au site optimal demeurent inconnus.

On a étudié des cas de **compétition** (intraspécifique) entre fondatrices pour un lieu convoité, dont l'occupation détermine le succès reproducteur. Elles se battent entre elles³. Entre espèces différentes, en revanche, la compétition est peu



1. Très jeune galle de *Ceratoglyphina styracicola* en formation sur benjoin. 2. Galle à maturité, avec 2 lobes. 3. Un des lobes en coupe montrant le réseau ramifié de tissus sur lequel les pucerons se nourrissent. 4. Colonie de *C. styracicola* sur leur hôte secondaire - Clichés : Shigeyuki Aoki and Utako Kurosu, "A Review of the Biology of Cerataphidini (Hemiptera, Aphididae, Hormaphidinae), Focusing Mainly on Their Life Cycles, Gall Formation, and Soldiers," *Psyche*, vol. 2010. En ligne à : <https://www.hindawi.com/journals/psyche/2010/380351/>

présente : les sexupares arrivent et les fondatrices éclosent de façon échelonnée sur un même organe, en règle générale.

L'occupation par des fondatrices d'une galle déjà développée par d'autres arrive chez des *Erisosoma* sur *Ulmus*. Chaque fondatrice a une préférence marquée pour les galles – des enroulements semi-fermés de feuilles – d'un autre *Erisosoma* spécifique. Ces occupations donnent lieu à des bagarres. *E. yangi* est strictement parasite ; la fondatrice ne crée jamais de galle mais pénètre dans celle d'un puceron du même genre quelconque et tue – on ne sait comment – l'occupante.

La concentration de **ressources alimentaires** offertes aux pucerons est le principal avantage pour eux-ci, en plus de l'abri. Ceci au détriment de la plante. On mesure son intensité par marquage au carbone radioactif ¹⁴C. Elle varie en fonction du site précis, de la taille de la cécidie et de l'effectif hébergé. La galle détourne les éléments nutritifs du rameau, de la pousse, de la feuille, du foliole... selon l'espèce et, dans certains cas, cette emprise varie avec la saison. En général les galles

ont peu de répercussions sur le développement des plantes d'intérêt décoratif, agricole ou sylvicole. Quelques pucerons cécidogènes sont des ravageurs importants par l'action toxique des individus émigrés, à l'instar du phylloxéra (voir plus loin).

L'**effectif de pucerons** dans la galle peut croître continuellement jusqu'à atteindre, au bout de 2 ou 3 générations, plusieurs milliers. La superficie interne au maximum de croissance de la galle – qui a crû arithmétiquement – limite la taille de la population – dont l'accroissement est géométrique. Chez *G. wertheimae*, l'occupation est maximale à une densité d'1,5 individus par mm². Les ailés, destinés à émigrer, apparaissent à ce moment. *Ceratoglyphina* (= *Astegopteryx*) *styracicola* (Hormaphidiné d'Extrême-Orient) met presque 2 ans à achever sa grosse galle, sur *Styrax* (benjoin, aliboufier), qui contient alors plus de 100 000 pucerons, et à commencer à produire des ailés.

Des **soldats** sont présents parmi les gallicoles de certaines espèces (dont *C. styracicola*). Ce sont des

3. Voir le cas de *Pemphigus betae* à : <pdf/i142fraval3.pdf>, p. 30.



Galles de *Pemphigus spyrothecae* sur pétioles de peuplier - Cliché Petr Kapitola, Central Institute for Supervising and Testing in Agriculture, Bugwood.org licence CC-A 3.0. - À droite : idem, galle ouverte - Cliché AfroBrazilian, licence CC-A 3.0

larves de 1^{er} et 2^e stades, à la cuticule durcie et munies de pattes plus épaisses ou d'une paire de cornes. Ils réagissent contre les intrus, œufs ou larves de parasitoïdes, prédateurs généralistes, comme aux pointes des pinces de l'entomologiste, en s'y agrippant ou en les piquant (les doigts de l'entomologiste le ressentent très fort). Les jeunes larves, en plus, ont en charge le ménage : elles roulent dehors par le pertuis de la galle les gouttes de miellat enrobées de cire et jettent les exuvies. Chez *Pemphigus spyrothecae* (Ériosomatidé, galle en spirale sur le pétiole des feuilles de peuplier), les ménagères (1^{er} stade, aux grosses pattes) gardent l'entrée et réparent les trous éventuels ; avec leur caste de soldats, les « pemphi-giens » sont considérés comme eusociaux.

Les usages des galles se sont pour beaucoup perdus⁴. Leur intérêt consiste essentiellement en leur forte teneur en tanins, ce qui leur confère des propriétés industrielles et médicinales. La galle de Chine était (et est peut-être encore) en usage en Extrême-Orient pour teindre les tissus (en noir), pour tanner les peaux, soigner la dysenterie et la toux, et se laquer les dents. Elle se développe sur les feuilles du sumac de Chine *Rhus semiala-*

ta (= *R. sinensis*), hôte primaire du puceron *Schlechtendalia chinensis* (Ériosomatidé Fordini). Celui-ci hiverné sur des mousses, surtout du genre *Plagiannium* : les sexupares migrent au printemps sur le sumac. Dans les années 1920, une exploitation sur plantations a été envisagée en Indochine.

■ QUELQUES ÉRIOSOMATIDÉS⁵

Pemphigus bursarius est le Puceron du peuplier et des chicorées, mais aussi le Puceron lanigère des racines de laitue et le Puceron gallicole des pétioles du peuplier. Il provoque en effet une galle sur le pétiole des feuilles des *Populus*, sans dommage pour l'arbre. S'y développe la fondatrice et des fondatrices ailées qui migrent vers la chicorée et la laitue. Là, les aptères descendent sous terre et s'installent sur les racines. Leurs ponctions affaiblissent la plante qui, en conditions de sécheresse, périlite ; la chicorée ne peut plus produire de chicons⁶.

Les *Forda*, pucerons méditerranéens, alternent entre pistachiers et Poacées. À l'automne, les ailés migrent sur les racines de Poacées. Chez *Forda formicaria*, la fondatrice fait une petite galle provisoire près de l'apex de la feuille ; ses filles migrent vers le bord du

La collection d'aphidocécidies

Les galles, récoltées dans la nature, sont mises à sécher et les habitants plongés dans l'alcool. Pour la collection, le mieux est de présenter les spécimens botaniques piqués dans une boîte à insectes (qui peut être vitrée) juxtaposés à un petit tube contenant les pucerons. Ceux-ci peuvent aussi être montés entre lame et lamelle, inclus dans une résine. Les parasitoïdes (recueillis surtout après séjour en éclosoir) et inquilins éventuels sont à mettre à côté.



Galle ouverte de *Pemphigus bursarius* sur un pétiole de peuplier - Cliché Remi Coutin-OPIE



Galle de *Pemphigus* sp., probablement *P. immunis*, sur peuplier noir. Les euphorbes sont l'hôte secondaire de ce puceron. Il en parasite les racines pendant la mauvaise saison - Clichés Dominique Martiré

4. Ils persistent pour les galles des chênes (*Quercus*) induites par des Hyménoptères Cynipidés.

5. Aphididés Ériosomatidés dans pas mal de publications.

6. Fiche HYPPZ à www7.inra.fr/hyppz/RAVAGEUR/3pembur.htm

limbe où elles établissent la galle définitive. La cécidie rouge vif de *F. marginata* s'allonge sur le bord de la feuille. *Baizongia pistaciae* modifie les bourgeons du térébinthe en un énorme haricot de 20 cm de long (photos p. 4). La galle est peuplée de milliers d'individus – 4 générations de fondatrices. Le cycle s'étale sur 2 ans.

Le Puceron de l'orme et du poirier *Eriosoma lanuginosum*, espèce peu fréquente, induit des galles très grosses (jusqu'à 10 cm), comme des vessies irrégulières, à la face inférieure des feuilles de l'orme. Il s'y développe 2 générations de fondatrices. Les ailés s'envolent en juin par une fente latérale et vont ponctionner les racines du poirier. Au bout de 5 à 6 générations les sexupares reviennent sur l'hôte primaire.

Tetraneura ulmi, le Puceron des feuilles d'orme, se fait souvent remarquer par ses galles abondantes. La fondatrice pique à la face inférieure du limbe et une cécidie réniforme croît à la face supérieure, en l'englobant. Son pédoncule est creux mais trop petit : les ailés s'échapperont par une fente qui s'ouvrira à la base. Les hôtes secondaires sont des Poacées, comme la fétuque ou le pâturin ; les colonies s'installent sur les racines.

■ DES ADELGIDÉS

Adelges laricis est le Chermès de l'épicéa et du mélèze (alias Chermès des aiguilles de mélèze), responsable de galles en ananas à l'extrémité des pousses de la première essence, son hôte primaire. Les sexués pondent sur les bourgeons du mélèze et la fondatrice apparaît en août. Les fondatrices, qui se repèrent à une abondante sécrétion cireuse, hivernent à la base du bourgeon puis, au printemps, déclenchent la formation de la cécidie. Les migrants ailés en sortent vers juillet et gagnent le mélèze tandis que la colonie continue de



Galles du Puceron de l'orme et du poirier - Cliché Gyorgy Csoka, Hungary Forest Research Institute, Bugwood.org, licence CC-A 3.0



Galles du Puceron des feuilles de l'orme. Clichés Gyorgy Csoka, Hungary Forest Research Institute, et Haruta Ovidiu, Université d'Oradea (Roumanie), Bugwood.org, licences CC-A 3.0

se développer sur l'épicéa. Leurs filles hivernent sur les rameaux et reprennent leur développement au printemps. En cas de pullulation, l'arbre peut souffrir. Sur épicéa, les



Chermès de l'épicéa : en haut galles sur épicéa ; en bas, adulte et œufs - Cliché Gyorgy Csoka, Hungary Forest Research Institute, et Pennsylvania Department of Conservation and Natural Resources, Bugwood.org, licences CC-A 3.0

galles déprécient les sapins de Noël. Originaire des Alpes centrales, il est désormais répandu dans toute l'Europe et en Amérique du Nord. La galle de *Sacchiphantes viridis*, même nom français, même biologie, est à la base des rameaux et il subsiste une partie feuillée au-dessus. *Adelges abietis*, le Chermès de l'épicéa, fait également une galle disgracieuse à la base des rameaux (photo d'en-tête). Il a la particularité de ne pas migrer (anholocyclie) et ses dégâts s'aggravent d'année en année sur les sujets atteints.

■ ET DES PHYLLOXERIDÉS

Le Phylloxéra *Daktulosphaera (Viteus) vitifolii* a ravagé le vignoble français (avant de se répandre un peu partout dans le Monde) à partir de 1856. Il aura fallu une bonne trentaine d'années pour le maîtriser, en greffant les cépages locaux sur des porte-greffes américains. L'insecte est originaire de l'Est des

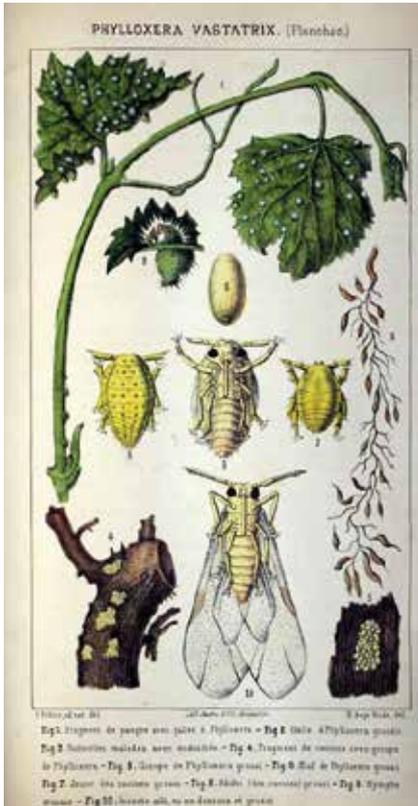


Planche extraite de : *Le phylloxera* (de 1854 à 1873) : résumé pratique et scientifique, par J.-E. Planchon et J. Lichtenstein, 1873.

États-Unis où il accomplit son cycle complet sur la vigne des rivages *Vitis riparia*. L'œuf d'hiver est pondue sur le tronc. Au printemps les fondatrigenes gagnent les feuilles, y provoquant des galles en forme de pustules, qui sont dommageables pour le pied infesté. S'y succèdent plusieurs générations. Des larves migrent sur les racines ; de nouvelles générations plus tard, les sexupares engendrent les sexués. Le cycle, annuel, recommence. Sur les vignes européennes, le Phylloxera n'accomplit pas son cycle



Galles du phylloxera de la vigne à la face inférieure d'une feuille de vigne - Cliché Whitney Cranshaw, Colorado State University, Bugwood.org licence CC-A 3.0

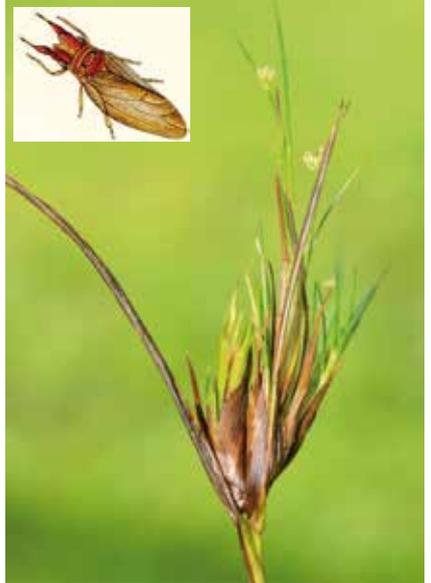
complet et l'espèce se perpétue par parthénogenèse uniquement sur les racines, qui sont gravement endommagées et s'infectent, amenant la mort du pied en 3 ans. Le cycle complet (holocycle) peut s'observer sur des repousses de porte-greffe *riparia*, avec développement de galles foliaires.

Dans la même famille, *Phylloxera glabra* et *P. quercus* sont des pucerons holocycliques monoéciques sur chêne. Le Phylloxera du poirier *Aphanostigma piri* se développe de même⁷. Ces espèces ne font pas de galles. ■

7. Fiche HYPPZ à www7.inra.fr/hyppz/RAVAGEUR/3erilan.htm

Autres Hémiptères cécidogènes

Leurs cycles sont bien plus simples et les exemples bien moins nombreux. Chez les psylles, *Livia juncorum* (Hém. Psillidé, voir ci-dessous) provoque de véritables galles sur les joncs. Ce sont les larves des 2^e et 3^e stades larvaires qui sont gallicoles. Le Psylle du laurier *Lauritrioza alacris* (Triozidé) enroule et fait s'épaissir les feuilles du laurier-sauce et s'y abrite pour hiverner. Ces cécidies sont souvent qualifiées de pseudogalles. Le Psylle du nerprun *Trichoderma walkeri* (même famille) fait une galle à partir de l'enroulement vers le haut de la bordure de la feuille. En Australie des cochenilles font des galles sur les eucalyptus, notamment. Une seule punaise est à signaler pour la France, un tigre à grosses antennes noires, *Copium teucarii* (Tingidé), sur la germandrée.



Galle de *Livia juncorum* (Hemiptera, Psyllidae) sur *Juncus tenuis* - Cliché Gilles San Martin. En médaillon : *L. juncorum* - In *British entomology*, J. Curtis, 1824-1839



Larve de Syrphidé dans une galle ouverte de *Pemphigus* sp. - Cliché Gilles Carcassès à <https://natureenvilleacergyponoise.wordpress.com/>

La faune des galles

Les aphidocécidies, à l'instar des autres galles, sont peuplées de tout un monde de profiteurs, la plupart étant des insectes. Parmi eux, certains profitent de l'abri ; on les désigne par inquilins. D'autres, les prédateurs, croquent ou ponctionnent les habitants (cécidogènes et autres) tandis que les parasitoïdes vivent à leurs dépens, souvent en ne les tuant que tout à la fin de leur développement (les koïnobiontes). La composition de l'entomofaune gallicole et son évolution dans le temps sont souvent assez spécifiques.

La cécidie offre en fait un abri relatif aux pucerons. Le pertuis peut servir de voie d'intrusion, en dépit de la réaction éventuelle de soldats, et la paroi de la galle se fait traverser par l'oviscapte de parasites.

Parmi les ennemis des pucerons vivant enfermés citons la cécidomyie *Bremia aphidivora* (Dip. Cécidomyidé) et l'éristale *Pipiza* (Dip. Syrphidé) sont des spécialistes des aphidocécidies. La mouche *Leucopis* (Dip. Chamamémyiidé) « trayeuse de pucerons » à l'état imaginal les dévore à l'état larvaire ; elle vit aussi bien en dehors des galles, à l'instar de punaises du genre *Anthocoris* (Anthocoridés) et de pyrales *Pempelia* (Lép. Pyralidés) ou des *Stathmopoda* (Lép. Cécophoridés).