



Mâle d'Halictophagidé, capturé par piégeage au Vanuatu, forêt, alt. 600 m - Cliché Claire Villemant

Par Alain Fraval

## Les Strepsiptères

**Les ressortissants de cet ordre, endoparasitoïdes durant leur vie larvaire, vivent comme des méloés, volent comme des mouches (mais avec les haltères placées devant les ailes), voient avec des yeux de trilobite, savent se cacher dans leur hôte, qu'ils « stylopi-sent », tout en affichant un dimorphisme sexuel scandaleux... et laissent perplexes les entomologistes.**

**P**armi les presque 600 espèces de Strepsiptères<sup>1</sup> répartis sur tout le Globe, une trentaine vivent en Europe, parasitant une grande variété d'autres Hexapodes, des Thysanoures aux Diptères, en passant par les Homoptères auché-norhynques et les Hyménoptères supérieurs<sup>2</sup>. Les andrènes en héber-gent fréquemment. Couramment, l'imago est appelé « stylops » et l'effet sur l'hôte – qui prend une allure intersexuée et qui n'est plus capable de

se reproduire – se nomme « stylopi-sation ». Ce sont loin d'être des bêtes rares, mais il faut avoir l'œil.

L'imago mâle – souvent pris dans les pièges – est petit (1,5 à 4 mm) et tout à fait caractéristique : souvent brun ou gris, parfois rouge ou violet sombre, avec des parties trans-parentes, on le reconnaît surtout à son unique paire de larges ailes en hélice (d'où le nom de l'ordre) sans nervure transverse, attachée à un puissant métathorax et précédée

par une paire de balanciers qui res-semblent à ceux des Diptères et ont la même fonction. Ses an-tennes flabellées (4 à 7 articles) sont aussi remarquables, ainsi que sa tête transverse et ses yeux extra-ordinaires, globuleux, formés d'ommatidies (yeux simples com-plets) juxtaposées. Ses pièces buc-cales, de type broyeur, sont par contre très réduites. Ses courtes pattes sont terminées par de gros tarsi de 2 à 4 articles. La vie de cet imago est très brève : quelques heures tout au plus.

La femelle adulte – dont le corps n'est visible en entier qu'en dissé-quant son hôte – ne mérite pas le nom d'imago (insecte parfait). Son céphalothorax, extrémité antérieure brune en forme de cône émoussé, pointe entre les segments abdomi-naux de son hôte (un andrène par exemple). Larviforme, apode, sans yeux ni antennes et avec des pièces buccales vestigiales (réduites à des mandibules non fonctionnelles), la femelle demeure enclose dans

<sup>1</sup> Nommés par William Kirby en 1813 à partir des racines grecques *strepsi*, tordu, et *pteron*, aile.

<sup>2</sup> Au terme de longues coévolutions, les Strepsiptères, ordre ancien, ont établi des relations avec 34 familles de 7 ordres d'Hexapodes. Une bizarrerie (de plus...) : chez les Myrmécolacids, les femelles parasitent des fourmis et les mâles des Orthoptères.



Une guêpe (Hym. Vespidé) parasitée par trois Strepsiptères (Floride) - Cliché Sean McCann

### Lutte biologique

En Papouasie-Nouvelle-Guinée, les palmiers à huile (*Elaeis guineensis*, Arécacée) sont souvent défoliés par les « sexava », nom commun donné plusieurs espèces d'Orthoptères Tettigoniidés : *Sexava nubila*, *Segestes decoratus*, *Segestidea novaeguinea*, *S. defolaria* et *S. gracilis*. Ces palmiers sont la seconde culture commercialisée du pays et la recherche de moyens de lutte, autres que l'injection d'insecticide dans les stipes, est active. Dans certaines zones, les ravageurs sont bien maîtrisés par les femelles de *Stichotrema dallatorreanum* (voir encadré page suivante), espèce absente d'autres endroits, d'îles notamment où les dégâts sont importants. À la suite de premiers essais satisfaisants faits en 1996 et 1997 dans la province d'Oro, des lâchers de sauterelles styloisées – *S. defolaria* sur la Nouvelle-Bretagne et *S. gracilis* sur la Nouvelle-Irlande – ont été réalisés tous les mois en 2000 et 2001, avec un résultat très satisfaisant. Un autre Myrmécolacidé (voir note 1) est actuellement en examen ; c'est le mâle cette fois qui sera l'agent de lutte biologique. Sa cible, *Solenopsis invicta* (Hym. Formicidé), la Fourmi de feu\*, dans le Sud des États-Unis.

\*En Epingle à [www.inra.fr/opic-insectes/epingle07.htm#feu](http://www.inra.fr/opic-insectes/epingle07.htm#feu)

l'exuvie du dernier stade larvaire. L'espace entre l'exuvie et la paroi ventrale de son abdomen – qui a la structure et le rôle d'une membrane péritrophique – ménage un canal génital (ou « apron ») ouvert vers le monde extérieur au niveau de la jonction entre céphalothorax et abdomen. C'est à ce niveau que

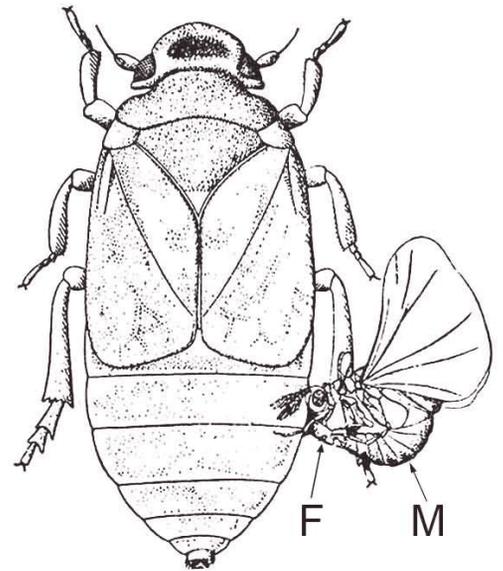
débouchent les pores génitaux, passages pour les spermatozoïdes puis pour les larves (voir ci-après) 3. Il n'y a pas d'organes génitaux différenciés et les ovocytes sont disséminés dans son hémocèle.

La biologie des Strepsiptères, longtemps connue des seuls parasitoïdes d'Aculéates solitaires, est mieux comprise depuis des observations récentes liées à leur intérêt en lutte biologique (voir encadré).

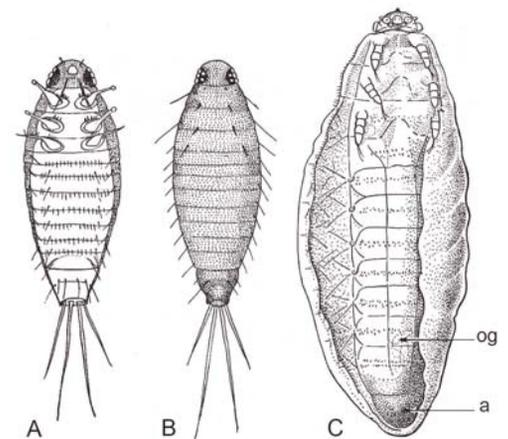
Le mâle émerge tôt le matin et s'empresse de trouver une femelle qu'il rejoint en grim pant – grâce à ses tarses adhésifs – sur le tégument de son hôte. On sait qu'il est attiré par l'odeur, qu'il perçoit grâce à ses antennes développées, et l'on suppose qu'il utilise ses yeux extraordinaires – ainsi que ses haltères – pour stabiliser sa trajectoire en vol. Il féconde la femelle en insérant son édéage, situé sur l'avant-dernier segment de son abdomen, dans l'ouverture du canal génital de la femelle.

Les larves (jusqu'à plusieurs centaines de milliers) éclosent dans la cavité générale de la femelle puis s'amassent dans le canal génital, se pressant au niveau des pores génitaux jusqu'à ce que les mouvements de l'hôte leur offrent une occasion de s'échapper en un endroit propice.

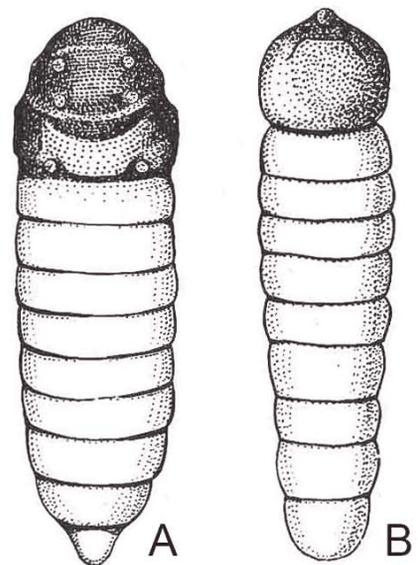
3 Chez les Mengénillidés, moins profondément modifiés par la vie parasitaire, la femelle adulte vit libre. Tête et thorax sont distincts ; aptère, elle possède des yeux, des antennes et des pattes fonctionnels, ainsi qu'un orifice génital postérieur unique.



Mâle d'*Halictophagus* s'accouplant avec une femelle contenue dans l'abdomen de l'hôte (ici une femelle de *Tettigometra impressifrons*, Hém. Fulguromorphe Tettigoméridé) D'après F. Silvestri, 1940



*Eoxenos laboulbenei*. A et B : larve triungulin libre en face ventrale et dorsale (d'après Carter et Smith) ; C : Larve endoparasite femelle extraite de son hôte. D'après Carpentier.



Prépupes mâle et femelle de *Xenos vesparum* (Stylopidé), face ventrale. D'après Nassonov, 1893

## Sac magique

« Comment l'intrus [endoparasite d'hôtes très dissemblables] surmonte-t-il des barrières de défense (réponses immunitaires) si différentes ?

Des observations (*in vivo* par vidéo et *in vitro*) et des dissections de *Stichotrema dallatorreanum*, parasite de *Segestidae novaeguinae* (Orth. Tettigoniidé) ont percé (pas tout à fait complètement) le mystère.

La larve mobile, après avoir fait un trou dans la cuticule de son hôte, s'introduit entre endocuticule et épiderme, formant une protubérance interne. Celle-ci s'agrandit, prend une forme de sac pendant, qui se détache, emportant dans la cavité générale de l'hôte la larve (apode) de 2<sup>e</sup> stade (avec l'exuvie du 1<sup>er</sup> stade). C'est dans un sac "en peau d'hôte" (authenticité vérifiée par des tests ADN) que, ni vu ni reconnu, le parasitoïde se développe, pour finir par occuper tout le volume de l'hôte, après deux autres mues (qui ont, autre curiosité, la particularité unique de se dérouler par apolyse, sans exuviation).

C'est au travers du sac que passent, depuis l'hémolymphe de l'hôte, les éléments nutritifs nécessaires au parasitoïde (qui possède un tube digestif jusqu'à la métamorphose).

Cet extraordinaire sac est le résultat d'une longue co-évolution ; il a été "mis au point", à partir de mécanismes, plus courants, d'encapsulation de la larve de l'endoparasite par l'hôte. Reste à trouver d'autres exemples chez d'autres espèces de l'ordre et à préciser le rôle des ecdysones (hormones de mue) de l'un et de l'autre.

Extrait de l'Épingle « Imposture », publiée à [www.inra.fr/opie-insectes/epingle03.htm#imp](http://www.inra.fr/opie-insectes/epingle03.htm#imp) le 16 juin 2003 par l'auteur.

La larve de 1<sup>er</sup> stade est de type triongulin, ressemblant à celle des Coléoptères Méloïdés : munie de pattes (sans trochanter), d'ocelles et de deux filaments terminaux, elle se déplace activement. On ne sait souvent pas trop comment elle rencontre sa future victime ; si c'est un andrène, elle se laisse sans doute tomber de l'hôte parasité sur une fleur, puis s'agrippe à un autre andrène pour être transportée jusqu'au nid. Là, elle se met en quête d'une larve, dont elle perce le tégument pour pénétrer à l'intérieur et

entamer sa vie endoparasitoïde<sup>4</sup>. Une fois dans la place, elle mue et se transforme en une larve en forme d'asticot – c'est une hypermétamorphose. Peut-elle changer de sexe en fonction de la « qualité » de l'hôte ? Cette question est à l'étude. La larve se nourrit à partir de l'hémolymphe et du corps gras de l'hôte (qui ne se défend pas – voir encadré), dont elle repousse sans les léser les organes en grossissant, lesquels, très mal nourris, finissent par régresser. Plusieurs larves peuvent cohabiter dans un même hôte. Au der-

<sup>4</sup> Chez les *Corioxenios*, la larve triongulin saute, grâce à ses filaments abdominaux, sur son hôte *Antesia* (Hém. Pentatomidé), attirée par sa couleur.



Mâle de Stylopide - Cliché Pierre Duhem

nier stade, la larve âgée prépare sa sortie au travers de la cuticule de l'hôte (l'abeille solitaire est alors au stade nymphal). Le mâle s'empuie dans les exuvies superposées de ses deux derniers stades larvaires : il émergera par un opercule du puparium, dont l'extrémité fait une saillie émoussée hors du corps de l'hôte devenu adulte. La femelle demeurera en place, seul l'apex de son céphalothorax étant visible.

Les individus parasités ne meurent pas brutalement ; leur vie est même prolongée. Mais ils sont profondément affectés et, en général, sont incapables de se reproduire. L'effet le plus spectaculaire de la styloposition – un phénomène qui a été beaucoup étudié – est la modification de caractères sexuels secondaires : organes de récolte du pollen réduits chez les femelles dont les pattes arrière ressemblent alors à celles des mâles, inversion des couleurs du clypéus, aiguillon et édéage raccourcis... Chez certains andrènes, il peut y avoir uniquement castration, sans modifications morphologiques. Chez d'autres espèces, les caractères spécifiques peuvent être altérés, au point que la styloposition a été responsable de beaucoup d'erreurs de détermination ! Le comportement de l'hôte peut être modifié, pour le plus grand bien du parasitoïde : les *Polistes* (*Polistes* spp. Hym. Vespidés), guêpes sociales primitives, qui sont parasitées quittent ainsi la colonie et se regroupent à l'écart, ce qui facilite les accouplements... de stylops.

On sait maintenant élever ces insectes à peu de frais – d'où de grands progrès dans leur connaissance et leur emploi – dans un cas au moins – comme auxiliaires de lutte biologique (voir encadré page précédente). Pour les capturer, et faire une observation intéressante, Charles Dury a donné en 1906 la recette suivante : mettre une guêpe visiblement parasitée (par des mâles) dans une cage et attendre l'émergence ; le truc, c'est un tamis horizontal qui sépare l'enceinte en deux ; les mâles qui se réfugient sous le tamis évitent ainsi d'être poursuivis et peut-être dévorés – en



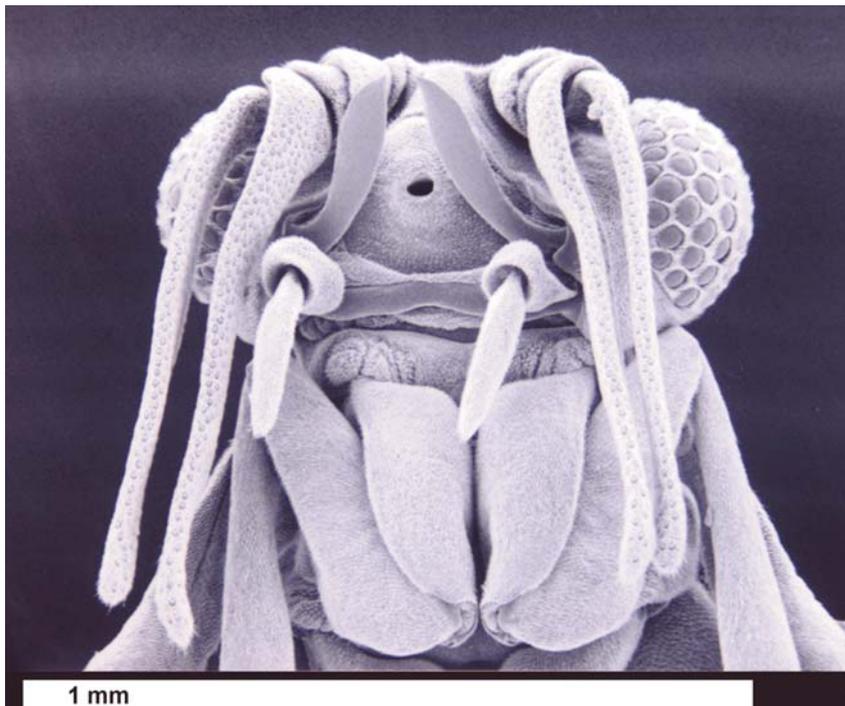
Mâle adulte de *Pseudoxenos* sp. (Stylopidé) émergeant de son puparium sur *Odynerus bicolor* (Hym. Euménidé) - Cliché Jeyaraney Kathirithamby

un réflexe absurde – par la guêpe stylolisée au bord de l'épuisement et de la mort.

Les Strepsiptères sont répartis dans neuf familles : d'une part les « primitifs », Mengénillidés (parasites de lépismes dont la femelle vit libre) et Mengéidés (fossile de l'ambre, du Crétacé moyen) ; d'autre part les « évolués » : Corioxénidés (parasites de punaises), Halictophagidés (aux tarsi tri-articulés, parasites de cicadelles surtout), Bohartillidés (une espèce vivante, connue par les mâles,

du Honduras), Elenchidés (parasites de delphacides), Myrmécolacidés (cf *supra*), Callipharixénidés (deux espèces connues par les femelles et les larves triangulins, parasites de punaises) et Stylopidés (parasites d'Hyménoptères aculéates).

Où ranger ces insectes néoptères endoptérygotes, holométaboles ? La question a beaucoup agité le monde des systématiciens. Parmi les Coléoptères (ou tout près), a-t-on longtemps admis – du fait de la ressemblance de leur cycle de



1 mm

*Xenos vesparum*, tête de mâle, microscopie électronique - Cliché Jeyaraney Kathirithamby

vie avec ceux de Méloïdés et des Rhipiphoridés. Mais il s'agirait d'une convergence, due au parasitisme. Les récentes recherches au niveau biomoléculaire les rapprochent des Diptères. En tous cas, plus personne ne conteste que ces curieux insectes méritent d'être classés dans un ordre à part. ■

#### Pour en savoir plus

- Strepsiptera. Twisted-wing parasites par Jeyaraney Kathirithamby, 2002, à : <http://tolweb.org/Strepsiptera/> in "The Tree of Life Web Project".