Pseudogonalos hahnii (Spinola, 1840) en Haute-Normandie. (Hymenoptera Trigonalidae) L'étrangeté au coin du bois

Pierre TRIPOTIN

10, rue de Thorigny 76130 Mont Saint-Aignan
p_tripotin@hotmail.com

Introduction

Ceux de nos lecteurs qui ne connaissent pas (encore) ces hyménoptères sont excusables : la famille des *Trigonalidae*, ou Trigonalides, ne compte qu'une espèce en Europe et elle est rarement rencontrée.

J'ai eu le plaisir d'en découvrir deux mâles dans un piège Malaise installé à Heurteauville (76) à l'initiative de Bernard Dardenne, au lieu-dit Marais de la Harelle (22 VI -7 VII 2012). Le site de récolte est une longue allée forestière non fauchée traversant un bois tourbeux où domine le chêne.

L'espèce ne me semble pas avoir été signalée de Normandie, même si sa capture n'est pas une surprise : *Pseudogonalos hahnii* est cité par Berland dans la Faune de France de la Somme, de la région parisienne, d'Alsace et des Hautes-Alpes. En fait, il est vraisemblable qu'elle occupe tout le Nord et le centre de la France et une partie du Sud.

Pseudogonalos hahnii

En dehors de la France l'espèce a une très vaste répartition eurasienne, s'étendant de l'Angleterre jusqu'à la mer du Japon. Elle supporte les climats froids, remontant au Nord jusqu'en Estonie. Côté sud, elle est connue du nord de l'Italie, d'où provient le type, et atteint à l'est le centre de la Chine et la péninsule coréenne. Les climats secs ne lui conviennent pas et dans la région méditerranéenne elle se cantonne aux zones montagneuses.

Avec une aire de répartition aussi étendue, on ne s'étonnera pas que *Pseudogonalos hahnii* ait engendré quelques synonymies. Mais, si l'on s'en tient à la morphologie, l'ensemble ne semble faire qu'une espèce. Le genre *Pseudogonalos* comporte aussi une seconde espèce, *P. harmandi* Schultz, 1907, décrite du Nord-Est de l'Inde (Darjeeling, sur le versant Sud de l'Himalaya) à partir du seul type, malheureusement perdu. Quant au *Teranishia nipponica* décrit par Tsuneki du Japon en 1991, c'est clairement une espèce différente de notre *Pseudogonalos hahnii* avec lequel Teranishi l'avait d'abord confondu. Je serais tenté d'y voir là une troisième espèce de *Pseudogonalos*, le vicariant japonais de *hahnii* en quelque sorte.

Quoiqu'il en soit, *Pseudogonalos hahnii* est une guêpe de taille moyenne (8 à 12 mm environ), de forme robuste et entièrement noire, dont l'aspect rappelle un *Pemphredon*. A l'examen, il se distingue aussitôt des Aculéates par ses longues antennes à nombreux articles (25 environ) qui le placent parmi les *Parasitica*. L'espèce a un habitus caractéristique : elle a de grandes mandibules aplaties à l'apex et dissymétriques (à 3 dents d'un côté, 4 de l'autre, comme presque tous les *Trigonalidae*), les antennes sont portées par deux forts lobes frontaux aux carènes arrondies (caractéristiques du genre *Pseudogonalos*), et l'extrémité des ailes antérieures s'orne d'une tache noire



Figure 1 : Habitus de Pseudogonalos Hahnii (PhotoJ.Grancher)

Notons que les Trigonalides prennent souvent après la mort une position qui permet de les repérer facilement : le gastre (l'abdomen) se relève vers le dessus pour former un angle droit avec le thorax.

La famille des Trigonalidae, une quinzaine de genres pour une centaine d'espèces décrites, est répandue assez uniformément dans les régions tempérées et surtout chaudes du globe (sauf en Europe où on ne rencontre que notre espèce). On

Pseudogonalos hahnii (Spinola, 1840) en Haute-Normandie.(Hymenoptera Trigonalidae) L'étrangeté au coin du bois

peut estimer qu'un nombre comparable de taxons reste à décrire dans les zones tropicales. Ce sont des insectes rarement rencontrés, pour lesquels le piège de Malaise (figure 2) est de loin le mode de récolte le plus efficace. La famille est remarquablement homogène, tant du point de vue morphologique que biologique.

Leur position dans la classification des hyménoptères reste une énigme : on leur attribue souvent le rang de superfamille (les *Trigonaloidea*, composée de la seule famille *Trigonalidae*), une façon de marquer la distance qui les sépare des autres groupes. Et de fait leur relation avec les autres composantes des *Parasitica* n'est toujours pas élucidée, malgré les efforts développés dans les études phylogéniques récentes.

Biologie des Trigonalidae

Mais c'est la biologie, unique parmi les hyménoptères, qui caractérise le mieux les Trigonalides. Le mode de ponte d'abord : les femelles pondent des oeufs minuscules, dits 'microtypes', d'environ 0, 2 mm de long, en quantité énorme, jusqu'à dix mille, nombre absolument phénoménal pour un hyménoptère.

La ponte s'effectue au hasard sur les plantes, selon un rituel constant chez toutes les espèces observées : la femelle atterrit assez brutalement sur une feuille, marche en reculant jusqu'à son bord, recourbe l'abdomen par en dessous, et dépose rapidement un oeuf sur la face inférieure, à une distance constante du bord (1 mm environ), correspondant à l'amplitude de l'abdomen quand il se recourbe. Elle marche alors aussitôt vers le centre de la feuille, tourne un peu sur elle même, et recommence. Elle dépose d'ordinaire plusieurs oeufs sur la même feuille, puis s'envole vers une autre et continue ainsi sans s'arrêter, semant ses oeufs au hasard sur toutes les plantes qu'elle rencontre. Il n'y a pas de choix des plantes, tout support convenable fait l'affaire, même les épines des résineux.

En captivité, si une feuille se retourne la femelle pondra indifféremment sur la face supérieure de la feuille, et même sur le rebord d'une feuille de papier si on la lui présente. Ce sont les conditions physiques de la plante qui déclenchent le réflexe de ponte : les femelles apprécient la demi-ombre des sous-bois mais sont attirées par les taches de lumière sur le feuillage. Elles semblent indifférentes à la présence ou l'absence de larves phytophages sur le feuillage.

Les oeufs pondus vont rester vivants sur la feuille un mois ou plus, mais n'écloront que s'ils sont ingérés par une chenille (ou une faussechenille si c'est une larve d'hyménoptère Symphite).

On sait que c'est par le bord que la grande majorité de ces larves attaquent la feuille, précisément là où les oeufs ont été déposés. Le piège fonctionne à merveille, et si une larve attaque la feuille les oeufs sont absorbés sans encombre. L'oeuf mastiqué subit alors l'action des sucs digestifs, et il semble que ce double traitement, mécanique et chimique, soit indispensable à l'éclosion. Apparemment une fraction seulement des oeufs ingérés par une chenille, la moitié peut-être, parvient à éclore. Les minuscules larves traversent alors la paroi du tube digestif et pénètrent dans le corps de la chenille.

Qu'advient-il ensuite?

Rien, si la chenille-hôte n'est pas parasitée, car les Trigonalides sont des hyperparasites obligatoires. Si la chenille ou fausse-chenille n'est pas autrement parasitée, la ou les larvules seront éliminées, et la chenille continuera sont développement comme si de rien n'était.

Pour que notre larve de Trigonalide puisse continuer son cycle, il faut qu'elle trouve dans le corps de la chenille un hôte secondaire : plus précisément une larve endoparasite de guêpe Ichneumonide (ou rarement de gros Braconide), ou une larve de mouche Tachinaire. On ignore comment la larvule qui baigne dans l'hémolymphe de la chenille atteint sa cible, ni comment elle pénètre dans le corps de l'hôte secondaire : passivement (en étant à nouveau ingérée), ou activement, en perforant la cuticule de la larve parasite. On ne sait pas non plus si la présence du parasite doit nécessairement précéder l'ingestion des œufs.

Ayant pénétré le corps de l'hôte secondaire, la larve de Trigonalide va y passer ses deux premiers stades. C'est là que s'opère l'élimination des autres larves de Trigonalides qui pourraient avoir suivi le même chemin. Une seule larve au final, c'est la règle.

Pendant ce temps là, l'hôte secondaire continue son développement sans être affecté. Il a maintenant terminé de consommer l'intérieur de la chenille, il s'empupe si c'est une larve de mouche tachinaire, tisse un léger cocon à l'écart de la dépouille si c'est un hyménoptère. Arrive enfin le stade pre-pupa, la nymphose est proche... C'est alors qu'émerge notre larve de Trigonalide, vraisemblablement activée par les bouleversements hormonaux pré-nymphaux de l'hôte. Maintenant au stade 3 (longueur 3 à 4 mm environ), elle perfore la cuticule de la larve-hôte, s'extrait du corps immobile, et termine rapidement de la consommer en ectoparasite.

La fin du développement est classique : la larve de Trigonalide ne tisse pas de cocon, mais profite de celui tissé par la larve d'Ichneumonide, ou bien reste à l'intérieur de la pupe si c'est un diptère. Elle se nymphose, et l'émergence du Trigonalide adulte suit rapidement. Sa vie sera courte, une dizaine de jours environ, passés à pondre pour les femelles, et le cycle recommencera. L'accouplement n'a jamais été observé, et les tentatives in vitro se sont conclues infailliblement par la mise en pièces des mâles, les mandibules s'avérant une arme redoutable. Les adultes se nourrissent d'exsudats sucrés mais ne sont pas floricoles.

Non-spécialisation

Les grandes lignes du cycle larvaire de la famille sont à présent à peu près connues. Se pose alors la grande question du pourquoi : pourquoi ce cycle si compliqué et coûteux en terme d'investissement reproductif (des milliers d'oeufs) pour un succès si médiocre ? En toute logique, le parasitisme (et a fortiori l'hyperparasitisme) conduit plutôt à une spécialisation progressive dans le choix de la cible. On parle même souvent de co-évolution entre l'hôte et le parasitoïde. C'est le contraire qu'on observe ici : les Trigonalides semblent s'être spécialisés... dans la non-spécialisation! Ce non-choix est exceptionnel chez les hyménoptères. Elle requiert la capacité de s'adapter à des hôtes très variés, ce dont les autres parasitoïdes sont incapables. En ce sens, c'est une vraie spécialisation.

Notons que dans le détail on observe quelques nuances dans le degré de non-spécialisation : *Pseudogonalos hahnii* est conforme au schéma standard, le plus 'généraliste' : comme hôte primaire on cite les lépidoptères *P. machaon* (J. de Gaulle, note manuscrite), *Agrotis latens* (Reichert), l'hyménoptère symphite *Diprion pini* (Carmean). Comme hôte secondaire, des Ichneumonides des genres *Ophion* (parasitant *Agrotis latens*) et *Trogus* (Bischoff, 1927), et des mouches tachinaires (Schultz, 1902)...

D'autres genres ont développé un cycle proche mais plus alambiqué, avec comme hôte secondaire exclusif des Vespides sociaux (Vespula, Vespa) ou solitaires (Eumenes) qui infectent leur progéniture en la nourrissant de chenilles ayant absorbé des oeufs. Dans ce cas les larvules de Trigonalides ont vocation à être dévorées deux fois, sous forme d'oeuf par la chenille puis sous forme de larve par l'hôte secondaire (la larve de guêpe). Les modalités de la ponte sont les mêmes que précédemment, mais le succès reproductif parait encore plus incertain.

A l'inverse, il faut citer le cas unique des deux espèces de Trigonalides d'Australie qui ne sont pas hyperparasites : *Taeniogonalos venatoria* et *T. maculata* se développent au dépens de larves de *Pergidae* non parasitées, quelles dévorent simplement comme le ferait une larve d'Ichneumonide.

L'avantage en termes de succès potentiel est évident. Alors pourquoi les autres espèces de Trigonalides ne font-elles pas de même, d'autant que *Taeniogonalos* est le genre le plus répandu à la surface du globe ? Cela tient-il à la nature particulière de l'hôte (les Pergides, une vieille lignée gondwanienne de Symphites)? Alors, adaptation récente ou état ancestral pour la famille ?

On conçoit que la biologie des Trigonalides ait fasciné les quelques entomologistes qui s'y sont intéressés. Soumise à tant d'aléas, leur existence nous émerveille et porte toujours une part d'inconnu.



Figure 2 : *Piège Malaise utilisé lors de l'étude.*(Photo B.Dardenne)

Bibliographie sommaire:

BERLAND L., 1938, Famille des *Trigonalidae*, in *Faune de France 34*, p 126-127

CARMEAN D., & KIMSEY L., 1998. Phylogenetic revision of the parasitoid wasp family *Trigonalidae* (*Hymenoptera*). *Systematic entomology*, **23**: 35-76

CLAUSEN C. P., 1940, Trigonalidae. In *Entomophagous insects*, 56-61

TSUNEKI K., 1992. Revision of the Trigonalidae of Japan and her adjacent Territories (Hymenoptera). Special publication of the Japan Hymenopterist's Association.