Intersexués chez des *Culicoides* (*Diptera* : *Ceratopogonidae*)

Par Jacques CALLOT et Michel KREMER

Dans une publication antérieure, l'un de nous a signalé des anomalies des caractères sexuels observés chez une espèce de *Culicoides* parasitée par un *Mermis* (Callot, 1959). Ce parasitisme entraînait chez ces individus un état que l'on peut rapporter à l'intersexualité puisque certains portaient un hypopygium mâle absolument typique et parfaitement constitué cependant que les antennes et les ailes étaient modifiées dans le sens femelle. Nous pensons qu'il s'agissait de mâles féminisés sous l'influence du parasitisme comme dans d'autres cas bien connus chez différents insectes et en particulier chez les Chironomidés (Rempel).

Depuis cette publication, nous avons eu l'occasion d'observer d'une part d'autres faits d'intersexualité chez d'autres espèces du même genre et aussi des cas de parasitisme par des *Mermis* avec ou sans modifications des caractères sexuels.

Ces observations portent, comme dans notre première publication, sur *Culicoides cubitalis* (1) et, de plus, sur *C. odibilis*, *C. fascipennis*, *C. musilator* et *C. obsoletus*.

1° Cas de *CULICOIDES CUBITALIS* Edwards parasité par un *AGAMOMERMIS*

Nous revenons sur nos descriptions antérieures pour ajouter quelques précisions sur la répartition des sensilles antennaires, précisions qu'il nous aurait été impossible de donner avant les travaux de Campbell et Pelham-Clinton (1960).

A) Individus mâles.

Ce qui frappe chez ces individus, au premier examen, c'est l'existence d'un hypopygium mâle coïncidant avec des antennes non pourvues du plumet caractéristique des mâles de *Culicoides*, plumet dû à la longueur des soies insérées sur les articles proximaux du flagellum.

AILES : Les mâles normaux de *Culicoides cubitalis* ont un rapport alaire (longueur de l'aile/largeur maximum) compris entre 2,50 et 2,73 (M. : 2,69). Les mâles parasités ont un rapport compris entre 2,58 et 2,23 (M. : 2,34) ; il y a donc un élargissement de l'aile dans le sens des femelles.

(1) Signalé à tort dans notre première publication comme *C. albicans*.

FIG. 1. — *Culicoides cubitalis*: palpes maxillaires. ♀ M: femelle parasitée; ♂ M: mâle parasité; ♂ N, ♀ N: mâle et femelle normaux.

ANTENNES: Nous avons déjà indiqué les modifications morphologiques des antennes: diminution des soies longues proximales formant le plumet; modification concomitante de la forme des articles antennaires proximaux; modification des rapports entre les segments allongés distaux et les segments globuleux proximaux, etc...

Les antennes des *Culicoides* sont constituées par 15 articles, les 13 distaux formant le fouet ou flagellum proprement dit. Chez le mâle, dans ce fouet on compte 10 articles courts (3-12) et 3 articles terminaux allongés (13-15). De longs verticilles partent des premiers segments proximaux.

Chez la femelle, le fouet comprend seulement 8 articles courts (P) et 5 allongés (D); l'indice antennaire, utilisé seulement dans la systématique des femelles, est le

D

rapport: —.

P

Or, chez les mâles parasités, l'antenne est de type femelle. Les verticilles sont plus courts et les segments proximaux sont plus globuleux et les 5 articles distaux sont allongés. On pourrait donc calculer un indice antennaire comme celui de la femelle: il est en moyenne de 1,37, c'est-à-dire plus faible que chez la femelle normale (1,74).

Les articles antennaires portent des organes sensoriels, les sensilles, dont la valeur systématique n'a été que récemment mise en évidence, mais dont le nombre et la disposition sont, de ce fait, bien connus.

Le nombre total de sensilles chez le mâle normal de *Culicoides cubitalis* est compris entre 5 et 8 (M.: 6,2) et ils sont toujours situés sur les articles 3, 13, 14 et 15.

Chez la femelle normale, le nombre des sensilles oscille entre 22 et 28 répartis sur tous les articles et plus nombreux sur le troisième et sur le dernier.

Or, chez les mâles parasités, le nombre total des sensilles compris entre 16 et 24 et ces sensilles, comme chez la femelle, sont répartis sur tous les articles.

Le second article de l'antenne, ou scape, est beaucoup plus volumineux que les autres, en particulier chez le mâle où son diamètre est souvent le double de celui de la femelle, si bien que ces organes se touchent sur la ligne médiane.

On trouvera dans le tableau I les modifications que l'on peut observer.

Les pièces buccales subissent aussi une féminisation: c'est ainsi que le troisième article du palpe maxillaire, qui est réduit chez le mâle et dont la fossette sensitive est peu développée, devient volumineux chez le mâle parasité et se rapproche par son aspect et ses dimensions de celui d'une femelle.

La longueur de l'épipharynx est augmentée.

La dissection ne permet pas de trouver de testicules. On ne voit pas non plus d'organes femelles.

Les transformations morphologiques ne sont pas toutes du même degré et on peut voir des stades intermédiaires surtout en ce qui concerne le développement plus ou moins marqué des verticilles antennaires.

B) Femelles parasitées.

Les modifications sous l'influence du parasitisme ne sont pas aussi marquées chez *C. cubitalis* chez les femelles que chez les mâles. Le parasitisme y paraît aussi moins fréquent.

FIG. 2. — *Culicoides cubitalis* : ailes ; mêmes abréviations que pour la figure 1.

Chez les femelles porteuses de *Mermis*, on peut noter cependant un léger allongement de l'aile par rapport à sa largeur ; une augmentation très légère de la taille du scape.

En conclusion, on peut dire que le mâle parasité présente une série de modifications morphologiques qui le rapprochent des femelles alors que la femelle parasitée n'est que peu modifiée, mais dans le sens du mâle.

2° Cas de *CULICOIDES ODIBILIS* Austen

Quoique ce *Culicoides* soit aussi fréquent que *C. cubitalis* dans nos captures ou nos élevages, nous n'avons trouvé que quatre cas d'intersexualité, tous liés au parasitisme. On peut dire que les modifications constatées sont très semblables à celles observées dans la précédente espèce.

A) Chez le mâle, il y a des modifications considérables dans l'aspect des antennes avec aussi présence de sensilles sur les 13 articles du flagelle, alors que chez le mâle normal les sensilles ne se voient que sur les articles 3, 14 et 15, et que leur nombre passe de 10 environ à près de 24. Le scape est diminué de volume.

Le palpe est modifié, par contre l'épipharynx est de type mâle.

L'indice alaire est très modifié dans le sens femelle.

B) Chez la femelle parasitée, malheureusement unique, on pouvait noter une légère augmentation de l'indice alaire dans le sens mâle, une diminution de l'indice antennaire au-dessous de l'indice minimum des femelles normales (1,34 pour un min. de 1,36). L'épipharynx est beaucoup plus court que chez les femelles normales.

3° Cas de *C. FASCIPENNIS* Staeger

Nous avons capturé deux individus mâles parasités par des *Mermis* qui présentent des anomalies absolument superposables à celles que nous venons de décrire.

Ce qui est intéressant c'est, dans cette espèce, de noter la disposition des sensilles des individus parasités, qui est aussi calquée sur celle des individus femelles (sensilles sur les cinq derniers articles).

4° Cas de *CULICOIDES OBSOLETUS* Mg.

Nous n'avons observé que cinq *C. obsoletus* contenant des *Mermis*. Il s'agissait d'un mâle et de quatre femelles.

Les modifications apportées par le parasitisme, s'il y en a, ne nous ont pas paru évidentes ou, du moins, n'ont pas dû se faire dans le même sens que dans les espèces précédentes.

En effet, les chiffres donnés par les mensurations du mâle tombent dans les limites des variations normales et, chez les femelles, il apparaît plutôt une hyperféminisation qu'un état intermédiaire.

Cependant, on doit signaler une diminution du diamètre des spermathèques (40,5 et 36,8 μ au lieu de 51 et 47 μ).

5° Intersexualité chez *CULICOIDES MUSILATOR* K. et C.

Il s'agit dans ce cas d'un *Culicoides* capturé au piège lumineux en Charente-Maritime.

L'examen rapide des captures avait montré un exemplaire de *Culicoides* parasité par un *Mermis* sortant en grande partie de l'abdomen.

Cet exemplaire n'a pu être retrouvé au moment du montage définitif. Aussi ne pouvons-nous affirmer la nature parasitaire, certes très probable, de l'anomalie que nous voulons décrire.

Cet intersexué a l'aspect décrit pour les mâles parasités de *Culicoides cubitalis*, c'est dire qu'il présente une intrication de caractères mâles et femelles.

Les antennes sont comparables par leur morphologie à celles des femelles du genre : les cinq articles distaux sont allongés et les huit proximaux globuleux. Cependant, certains verticilles des segments proximaux sont plus allongés que ceux d'une femelle nor-

male et atteignent le 12^e article. Mais ils ne constituent absolument pas de plumet comparable à celui des mâles.

Le diamètre du scape, qui représente 31 % du diamètre de la tête chez le mâle normal et 15 % chez la femelle, représente 21 % de cette largeur dans notre exemplaire.

L'indice antennaire n'est que de 1,42, donc inférieur au minimum de celui des femelles (1,56). Il y a des sensilles sur tous les articles comme chez la femelle, mais en moins grand nombre.

L'épipharynx est relativement long.

L'extrémité postérieure de l'abdomen montre les signes les plus intéressants et diffère de ce que nous avons observé chez les autres *Culicoides* parasités.

Il existe un appareil copulateur mâle : des coxites bien constitués avec leur style de taille normale. Les paramères sont un peu différents de ceux des mâles normaux : ils sont légèrement ondulés au lieu d'être

FIG. 3. — *Culicoides musilator*, palpes maxillaires. De gauche à droite : femelle normale, intersexué, mâle normal.

franchement enroulés. L'ædeagus est nettement anormal : représenté par ses deux bras basaux qui, s'ils sont parfaitement reconnaissables, sont repliés vers la ligne médiane et entrecroisés. Le corps même de l'ædeagus n'est pas visible.

Mais, au lieu de voir cet appareil recouvert par l'habituelle lamelle tergale, on est frappé par l'existence de deux cerques s'articulant sur les bords latéraux terminaux du tergite comme chez la femelle et mieux par la présence de deux spermathèques d'aspect normal mais de petite taille (2), puisqu'elles mesurent 45,6 et 41,8 μ au lieu de 56 et 51 μ .

Il n'y a pas apparence de testicules.

*
**

FIG. 4. — *Culicoides musilator* intersexué, extrémité de l'abdomen. Ae. : bras de l'ædeagus ; Cq. : cerques ; Cx. : coxites ; Pa. : origine d'un paramère ; Sp. : spermathèques. On a figuré seulement en pointillé pour éclaircir le schéma la base des coxites et les apodèmes ventraux.

(2) Comme chez *C. pallidicornis*, décrit par Dzhaferov.

		<i>C. cubitalis</i>				<i>C. odibilis</i>			
		♂ N	♂ P	♀ N	♀ P	♂ N	♂ P	♀ N	♀ P
Ailes : indice,....		2,69	2,34	2,16	2,21	2,74	2,28	2,22	2,39
Antenne :									
diamètre art.	2	112,1	85,12	55,10	52,4	122,7	91,2	58,90	57,0
Long. art.	3	87,4	63,84	38	39,9	87,4	57,0	46	42
—	4	32,6	26,6	26	24,3	41,8	28,5	33	28,5
—	5	—	—	—	24,2	38	—	—	—
—	6	28,8	—	—	—	—	—	34	—
—	7	—	—	27	—	34,2	—	35	—
—	8	26,6	—	—	—	—	30	35	30
—	9	—	—	—	—	—	—	—	—
—	10	25,0	—	28	—	—	—	37	—
—	11	—	42,78	65	61,75	—	55	70	57
—	12	—	60,38	66	63,3	41,8	68,4	73	60,8
—	13	119,7	84,6	78	71,25	125,4	78,5	78	72,2
—	14	79,9	71,9	69	67,75	102,6	76	79	—
—	15	90,0	97,77	99	97,5	110,2	99	108	95
Indice ant. type ♀	Min.		1,27	1,55	1,5			1,36	
	Moy,		1,43	1,65	1,72		1,37	1,42	1,34
	Max.		1,59	1,76	1,80			1,5	
Sensilles sur art.									
—	3	2,2	4,3	5,2	5,73	3,5	4,6	7,5	6,0
—	4	0,2	1,62	1,7	1,88	0	1,5	1,8	1,5
—	5	0	1,62	1,8	1,92	0	1,5	1,7	1,5
—	6	0	1,22	1,75	1,73	0	1,5	1,6	1,5
—	7	0	1,42	1,45	1,61	0	1,5	1,3	1,5
—	8	0	0,85	1,3	1,42	0	1,5	1,5	1,25
—	9	0	1,15	1,3	1,23	0	1,1	1,6	0,75
—	10	0	0,87	1,1	1,07	0	1,5	1,7	0,75
—	11	0	1,1	1,1	1,03	0	1,25	1,1	1,25
—	12	0	0,92	1,05	1,0	0	1,0	1,0	0,75
—	13	0,8	1,02	1,16	1,0	0	1,25	1,05	1,25
—	14	1,2	1,95	2,1	2,23	3,7	3,12	2,7	3,0
—	15	1,2	1,2	1,7	1,07	2,5	2,5	2,7	2,75
Total moyenne...		6,2	19,24	22,71	22,9	9,5	23,8	27,2	23,7
Epipharynx.....		89,3	114,7	147,8	140,7	114	114	196	140
Nombre.....		10	20	12	14	10	3	16	1

♂ N = mâles normaux
 ♀ N = femelles normales

♂ P = mâles parasités
 ♀ P = femelles parasitées

<i>C. fuscipennis</i>			<i>C. obsoletus</i>				<i>C. musicator</i>		
♂ N	♂ P	♀ N	♂ N	♂ P	♀ N	♀ P	♂ N	♀ N	♂ +
2,94	2,45	2,20	2,88	2,82	2,07	2,14	2,86	2,18	2,65
140,6	81,7	57,0	110,2	98,8	50,16	53,96	125,4	59,2	83,6
91,2	70,3	47	76	?	39,0	45,6	76,0	43,0	60,8
40,6	36,1	38	40,2	34,2	26,0	29,2	36,1	29,0	26,6
36,1	—	40	—	—	—	—	34,2	30,0	—
33	—	42	36,7	—	—	—	32,3	31,0	—
—	38	—	—	—	27,0	31,1	30,4	32,0	—
33	—	41	—	—	—	—	—	—	—
32,3	—	—	—	—	28,0	—	—	—	—
33	—	—	—	—	31,0	—	—	33,0	—
36,1	55,1	66	—	—	43,0	48,2	32,3	74,0	57,0
47,5	60,8	69	—	—	42,0	47,5	41,8	75,0	64,6
128	75	76	125,4	106,4	44,0	56,25	133,0	80,0	79,8
95	74,1	79	96,15	76	46,0	57,0	95,0	83,0	—
112,4	102,6	107	115,4	95	76,0	93,86	97,0	114,0	95,0
		1,14			0,99			1,56	
	1,18	1,19			1,08	1,22		1,62	1,42
		1,26			1,2			1,7	
3,0	2,75	3,1	2,0	?	2,4	3,0	3,0	8,5	6,0
0	0	0	0	0	0	0	0	3,05	3,0
0	0	0	0	0	—	—	—	3,65	2,0
0	0	0	0	0	—	—	—	3,1	—
0	0	0	0	0	—	—	—	3,2	—
0	0	0	0	0	—	—	—	2,8	2,5
0	0	0	0	0	—	—	—	3,0	2,0
0	0	0	0	0	—	—	—	3,05	—
0	0,75	1,0	0	0	1,0	0,87	0	2,0	—
0	1,0	1,0	0	0	1,0	1,0	0	1,8	1,0
1,0	1,0	1,0	1,0	0 ?	1,0	1,12	1,0	1,7	1,5
1,5	2,0	2,0	1,5	2	1,0	1,5	2,5	2,5	2,5
2,0	2,75	3,75	1,75	?	1,6	1,6	1,0	0,9	1,0
7,5	10,25	11,85	6,25	?	8,0	9,09	7,5	39,25	29,5
126,5	155,8	210,1	115,9	121	156,9	165,9	91,2	146,7	121
10	2	10	10	1	10	4	10	10	1

On voit donc par ces descriptions que l'on peut rencontrer chez les *Culicoides* différents types d'intersexués dont certains peuvent être rapportés avec certitude au parasitisme par des *Mermis*.

Ceci n'est pas fait pour nous surprendre puisque l'on sait que de telles anomalies sexuelles liées au parasitisme ont été décrites dans des groupes d'insectes assez différents ou voisins des Cératopogonidés, comme les cas publiés par Rempel pour des Chironomidés.

Chez les Cératopogonidés on ne connaissait d'intersexués, avant notre publication de 1959, que chez un *Forcipomyia* (Kieffer in Thienemann).

Cette note était déjà rédigée quand nous avons eu connaissance du travail de Curtis (1962) et par lui celui de Dzhabarov (1960).

Dans l'observation de Curtis, où il n'est pas question de *Mermis* ou d'un parasite quelconque, il s'agit de *C. variipennis*, et les malformations observées sont absolument superposables à celles que nous avons décrites chez *C. cubitalis*. Dans la note de Dzhabarov, il s'agit de *C. pulicaris* et de *C. pallidicornis* et, là encore, les anomalies sont du même type sans que l'étiologie soit évoquée.

En l'absence de parasitisme évident, il est difficile de discuter de l'étiologie.

Le parasitisme chez les *Culicoides* commence certainement au stade larvaire ; son action dans bien des cas doit être fatale à la larve et ce n'est sans doute qu'exceptionnellement que l'évolution complète jusqu'au stade imaginal peut se poursuivre (3).

C'est au stade larvaire que l'action du parasite se fait sentir sur la morphologie sexuelle de l'adulte. Si l'on constate la disparition chez le mâle (et encore est-elle difficile à affirmer) des organes génitaux internes, ce que l'on connaît de la morphogénèse des caractères sexuels des insectes permet de penser que c'est cependant par d'autres processus que par la classique « castrations parasitaires » que se produit l'anomalie.

La taille énorme de parasites comme les *Mermis* doit entraîner des répercussions considérables, non seulement mécaniques, mais aussi et surtout métaboliques, et de nombreux travaux ont montré que c'est là qu'il faut chercher l'origine des anomalies sexuelles dues au parasitisme.

Bibliographie

- CALLOT (J.), 1959. — Action d'un *Agamomermis* sur les caractères sexuels d'un Cératopogonidé. *Ann. Parasitol.*, 34, 439-443, fig.
- CAMPBELL (J. A.) et PELHAM-CLINTON (E. C.), 1959-60. — A taxonomic review of British species of « *Culicoides* » Latreille (*Diptera*, *Ceratopogonidae*). *Proc. R. Soc. Edinburgh*, B, 67, 181-302, fig.
- CURTIS (L. C.), 1962. — A gynandromorph in *Culicoides*. *Mosquito News*, 22, 53, fig.
- DZHABAROV (M.), 1960. — Sur les intersexués chez les *Heleidae* hématophages (*Diptera*). *Zool. Zh.*, 139, 1739-1740, fig. (en russe, résumé anglais).
- REMPEL (J. G.), 1940. — Intersexuality in *Chironomidae* induced by Nematode parasitism. *Jl. Exp. Zool.*, 84, 261-289, fig.
- THIENEMANN (A.), 1954. — *Chironomus*, Stuttgart (*Die Binnengewässer*, 20), 314-319.

Faculté de Médecine de Strasbourg, Institut de Parasitologie
(Directeur : Professeur J. Callot)

(3) Nous n'avons trouvé que rarement des larves infestées ; il s'agissait de *Dasyhelea* arboricoles.