

Cycle biologique de *Pterygodermatites hispanica* Quentin, 1973 (*Nematoda Rictulariidae*)

par J.-C. QUENTIN et C. SEUREAU

Laboratoire de Zoologie (Vers) associé au C.N.R.S. (P^r A.-G. CHABAUD),
Muséum national d'Histoire naturelle, 43, rue Cuvier, F 75231 Paris Cedex 05
et Laboratoire d'Histophysiologie des Insectes (P^r R. MARTOJA), Université de Paris VI,
12, rue Cuvier, F 75005 Paris

Résumé.

L'étude expérimentale du cycle biologique de *Pterygodermatites hispanica*, a été réalisée en utilisant le Criquet *Locusta migratoria* L. comme hôte intermédiaire et le Mulot *Apodemus sylvaticus* L. comme hôte définitif.

La brièveté du développement chez l'Insecte semble consécutive aux facteurs écologiques.

Ce cycle met en évidence chez les nématodes Rictulariidae une corrélation étroite entre la morphologie adulte du parasite et sa biologie larvaire :

— chez les formes primitives (*P. coloradensis*, *P. hispanica*) caractérisées par une ouverture buccale apicale et un nombre faible de peignes cuticulaires sur la surface du corps, les larves ont à l'éclosion une grande taille (300 à 360 μ), mais leur croissance est réduite chez l'Insecte. Elles provoquent chez cet hôte, au niveau de la valvule proctodéale, des réactions cellulaires aboutissant à l'émission de capsules dans la cavité générale.

— chez les formes plus différenciées (*R. proni*, *P. taterilli*), la taille des larves à l'éclosion est réduite (260-285 μ), mais leur croissance jusqu'au stade infestant est plus importante. Les larves envahissent toute la paroi de l'iléon où sont limitées les réactions cellulaires, ce qui semble indiquer une meilleure adaptation à l'hôte intermédiaire.

Summary.

Biological cycle of *Pterygodermatites hispanica* Quentin, 1973 (Nematoda Rictulariidae).

The experimental cycle of *Pterygodermatites hispanica* was achieved using the orthopteran *Locusta migratoria* L. as the intermediate host and the field-mouse *Apodemus sylvaticus* L. as the final host.

The shortness of the cycle in the insect seems to derive from ecological factors. The cycle shows in rictulariid nematodes a close correlation between the adult morphology and the larval biology of the parasite :

— in the primitive forms characterized by an apical buccal opening and a small number of cuticular combs on the surface of the body (*P. coloradensis*, *P. hispanica*), the newly hatched larvae are big (300 to 360 microns) but their growth is reduced in the insect. They provoke in the latter, at the level of the proctodeal valve, cellular reactions leading to the formation of capsules in the body cavity ;

— in the more evolved forms (*Rictularia pruni*, *P. taterilli*), the size of the larvae is reduced at eclosion (260 to 285 microns) but their growth until the infective stage is more marked. The larvae invade the wall of the ileum which is the site of the cellular reaction. This seems to indicate a better adaptation to the intermediate host.

Au cours d'une mission de piégeage de Micromammifères, réalisée dans le Sud et l'Est de l'Espagne durant l'été 1972, l'un de nous récolta une nouvelle espèce de Nématode Rictulariidae : *Pterygodermatites hispanica* Quentin, 1973, dans l'intestin de deux mulots *Apodemus sylvaticus* L. Il s'agit d'un Nématode hétéroxène appartenant à une famille de Spirurides hautement diversifiée morphologiquement, tant au niveau des structures céphaliques qui présentent, selon les espèces étudiées, toutes les étapes d'une déformation de plus en plus prononcée, avec rejet de la bouche vers la face dorsale du Nématode, qu'au niveau de la surface du corps où les éléments qui ornent les deux faces subventrales augmentent corrélativement à la différenciation des caractères génitaux (Quentin, 1969 a).

Or, les cycles biologiques expérimentaux que nous avons réalisés jusqu'à présent dans ce groupe de Nématodes parasites (cf. Quentin, 1969 a, 1969 b, 1970 a, 1970 b) l'ont été avec des espèces relativement évoluées et présentant une allure de développement comparable. La larve du parasite qui éclôt dans la lumière intestinale de l'Insecte est frêle et ne mesure que 258 à 285 μ de long. Elle pénètre très rapidement dans la paroi de l'iléon où elle effectue deux mues. Une capsule réactionnelle élaborée aux dépens des cellules épithéliales du proctodeum (Seureau, 1972 et 1973) entoure alors la larve. Les réactions cellulaires de l'Insecte infesté (Dermaptère ou Orthoptère) sont limitées à la paroi intestinale. Elles sont comprises entre la basale et la cuticule et les capsules ne sont jamais libérées dans la cavité générale. Chez l'hôte définitif, la chronologie des troisième et quatrième mues est extrêmement rapide ; celles-ci surviennent en effet à partir du deuxième et du troisième jour.

Cependant, une espèce nord-américaine : *P. coloradensis* (Hall, 1916) se singularise par son allure de développement.

Le cycle biologique de ce Rictulaire, dont la morphologie de l'adulte est particulièrement primitive, a été réalisé par Oswald (1958).

Les larves à l'éclosion ont une taille plus importante et mesurent 306 à 326 μ de long. Les capsules réactionnelles développées par le parasite chez l'hôte intermédiaire évoluent différemment par rapport aux cycles précédents. Elles deviennent pédonculées chez *Blatella germanica*, et elles sont totalement libérées dans la cavité générale chez *Parcoblatta pennsylvanica*, *Acheta assimilis* et *Ceuthophilus* sp.

L'objet de ce travail est de montrer, par la réalisation du cycle biologique de l'espèce *P. hispanica*, dont la morphologie est proche de celle de *P. coloradensis*, s'il existe une corrélation entre, d'une part, les caractères morphologiques du Rictulaire adulte et, d'autre part, son évolution larvaire chez l'hôte intermédiaire et les réactions histopathologiques qu'il y provoque.

Dans ce but, nous étudierons tout d'abord la chronologie des mues, la croissance et la morphogenèse des larves chez l'hôte intermédiaire expérimental *Locusta migratoria*, puis nous détaillerons les réactions cellulaires induites par le parasite chez cet Insecte.

Matériel et méthodes

I. — Croissance du parasite chez l'hôte intermédiaire.

De petites fractions de l'ovéjecteur et de l'utérus des femelles du Rictulaire, contenant les œufs embryonnés du parasite, sont placées directement entre les pièces buccales des insectes, maintenus à une température d'élevage de 28 °C ; les Insectes sont disséqués ; leurs tubes digestifs sont fixés au cours des premières heures qui suivent l'infestation ; des larves sont récoltées pour l'étude morphologique.

L'observation de leur cuticule au stéréoscan est obtenue après lyophilisation et métallisation (1) des larves fixées préalablement au glutaraldéhyde à 4 %, additionné de tampon caco, puis lavées par plusieurs rinçages dans la solution tampon et dans l'eau distillée.

Les dissections sont très rapprochées au début de l'infestation, afin de suivre l'organogenèse du parasite au cours du premier stade et sa pénétration dans l'Insecte. Elles sont ensuite plus espacées. Elles permettent d'étudier la croissance du parasite et la pathologie des capsules réactionnelles selon les techniques histologiques classiques (R. Martoja et M. Martoja, 1967).

(1) Nous remercions nos collègues M^{lle} Meurgues du Service de Muséologie et M. Bossy du Laboratoire de Géologie (Muséum national d'Histoire naturelle), ainsi que M^{me} Guillaumin du Laboratoire d'Evolution des Etres organisés (Université de Paris VI) pour l'aide qu'ils nous ont apportée au cours de ce travail.

II. — Croissance du parasite chez l'hôte définitif.

Le développement du parasite chez le Rongeur hôte définitif est obtenu en infestant par voie buccale de jeunes *Apodemus sylvaticus* L. capturés en France, avec des larves du troisième stade recueillies chez l'Insecte.

Une infestation parallèle réalisée chez dix souris de laboratoire s'est révélée négative.

Cycle biologique

I. — Allure du développement.

— *Chronologie des mues.* Comparé aux autres cycles de Spirurides où le stade infestant est obtenu après quinze jours de développement chez l'hôte intermédiaire, et plus particulièrement à celui des autres Nématodes Rictulaires qui atteignent le troisième stade douze à quatorze jours après l'infestation, le cycle biologique de ce Nématode est remarquable par la brièveté de sa croissance chez l'Insecte. Les larves émigrent dans la valvule proctodéale quelques heures après l'infestation, effectuent leur première mue le troisième jour et deviennent infestantes le sixième jour.

Par contre, chez l'hôte définitif, la chronologie des mues est tout à fait comparable à celle constatée chez les autres cycles de Nématodes Rictulariidae : le quatrième stade est obtenu trois jours après l'infestation ; des adultes juvéniles mâles et femelles sont récoltés après une semaine de croissance. Les femelles sont gravides après 38 jours de développement.

— *Croissance larvaire.* Elle est réduite chez l'Insecte. Les larves ont à l'éclosion une longueur importante : 320-360 μ , mais elles ne mesurent que 380 μ au début du deuxième stade et n'atteignent que 450 à 530 μ de long au troisième stade.

II. — Morphologie et organogenèse des stades larvaires.

— *Premier stade.* Les œufs ont une coque épaisse de 5 μ et mesurent $51 \times 41 \mu$. La larve présente à l'apex, sur la face gauche un crochet cuticulaire (Pl. I, fig. 2). L'extrémité caudale porte de minuscules aspérités cuticulaires (Pl. I, fig. 4).

A l'éclosion (Pl. II, fig. 1), la larve, dont la longueur atteint 354 μ et dont la largeur est de 13 μ , comporte dans la région antérieure une ébauche œsophagienne dilatée en avant et en arrière d'une volumineuse cellule excrétrice. La région postérieure comprend un intestin renfermant un « corps interne », une région rectale pourvue de deux noyaux prérectaux et de trois noyaux rectaux disposés en triangle. Enfin, une volumineuse cellule R_1 , initiale du mésenchyme, se situe aux deux tiers de l'intestin, cette cellule est précédée de quatre noyaux que nous identifions aux noyaux de l'ébauche génitale.

Après vingt heures de développement chez l'Insecte (Pl. II, fig. 2), cette larve s'est élargie à 16 μ . Les noyaux de l'ébauche intestinale deviennent visibles. Ils sont

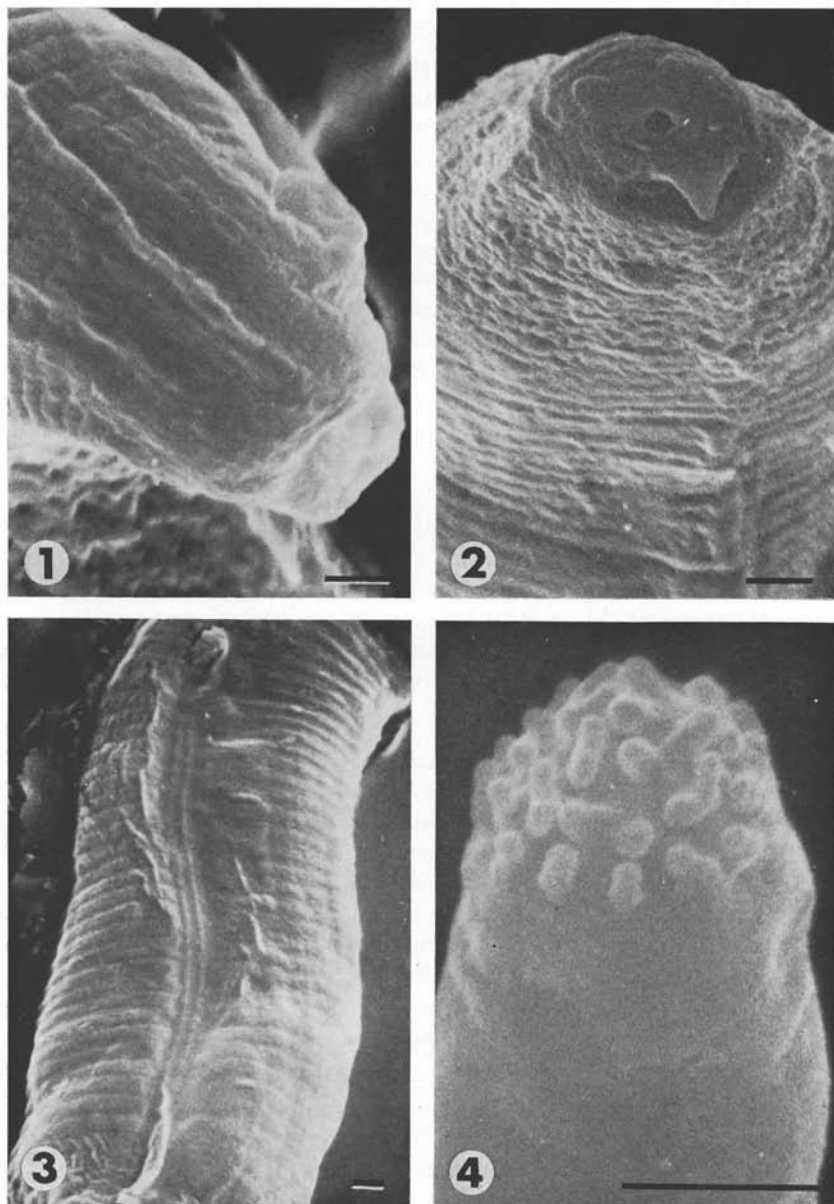


PLANCHE I

Détails cuticulaires de la larve du premier stade observée au stéréoscan. Pour cette planche, le trait d'échelle représente 1 μ .

FIG. 1. — Détail de l'aile latérale dans la région antérieure du corps. FIG. 2. — Extrémité céphalique de la larve montrant l'orifice buccal et le crochet céphalique. FIG. 3. — Détail de l'aile latérale dans la partie moyenne du corps. FIG. 4. — Aspérités cuticulaires ornant l'extrémité caudale de la larve.

au nombre de huit dont six sont regroupés deux par deux dans la paroi de l'intestin en avant de la cellule R_1 ; un noyau est placé au niveau de cette cellule et un noyau se localise dans la portion de l'intestin comprise entre la cellule R_1 et le rectum.

Peu de transformations surviennent sur les larves âgées de 24 h (Pl. II, fig. 3), si ce n'est une augmentation en volume des ébauches larvaires et la division du nucléole de la cellule R_1 . La division de la cellule R_1 survient 30 h après l'infestation (Pl. II, fig. 4). On remarque également chez ces larves un massif parfaitement individualisé situé en avant des cellules filles de R_1 et constitué des quatre initiales génitales. Les deux cellules issues de R_1 sont réunies ventralement par un isthme cytoplasmique (Pl. II, fig. 6). En avant de l'ébauche génitale, se trouvent quatre cellules dont la taille est intermédiaire entre les cellules sous cuticulaires ectodermiques et les cellules R_1 . Nous n'avons pu préciser le devenir de ces cellules car elles sont très vite incorporées avec les cellules du mésenchyme issues de R_1 dans la paroi du corps.

A la 36^e heure du développement (Pl. II, fig. 7), quatre cellules issues de la division de R_1 constituent un « manchon » entourant la région terminale de l'intestin. Ce dernier conserve le même nombre de noyaux. Les noyaux prérectaux n'augmentent pas de volume et à leur niveau, se dessine un étranglement.

De nouvelles divisions portent à huit cellules l'ébauche du mésenchyme après 48 heures de développement (Pl. II, fig. 8). La croissance des larves se poursuit, elles mesurent alors 413 μ de long.

— *Deuxième stade.* Dès le troisième jour du cycle (Pl. III, fig. 1), la larve atteint le deuxième stade larvaire. L'exuvie du premier stade est en effet décollée à la fois aux extrémités apicales et caudales. L'ébauche œsophagienne perd sa forme rhabditoïde et se développe dans la région antérieure. Les cellules du mésenchyme ont envahi toute la région intestinale. Neuf noyaux intestinaux sont dénombrés dans la région intestinale. La communication intestin-rectum n'est pas encore établie et l'ébauche génitale compte toujours quatre cellules. La longueur de cette larve n'a pas augmenté, mais sa largeur est alors de 30 μ .

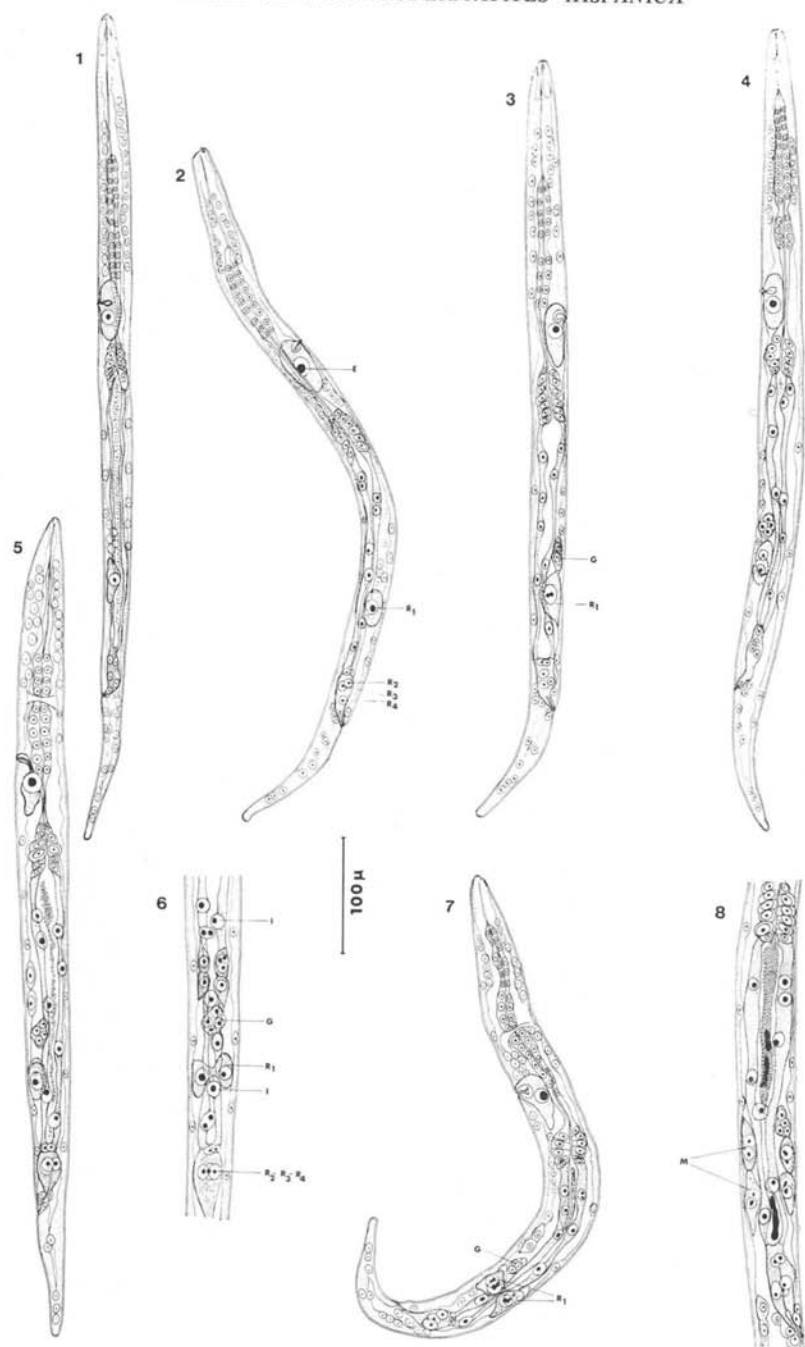
Après quatre jours de développement, les différents organes qui constitueront la larve infestante sont en place (Pl. III, fig. 2 et 3), une région pharyngienne s'est individualisée en avant de l'œsophage ; les fibres de l'anneau nerveux enserrant

PLANCHE II

Premier stade larvaire

FIG. 1. — Larve à l'éclosion. FIG. 2. — Larve âgée de 20 heures. FIG. 3. — Larve de 24 heures ; on remarque la division de la cellule R_1 . FIG. 4. — Larve de 30 heures. FIG. 5 et 6. — Vue latérale et vue de la région ventrale d'une larve de 33 heures. FIG. 7. — Larve de 36 heures ; 4 cellules issues de R_1 entourent l'intestin. FIG. 8. — Détail de la région intestinale d'une larve de 48 heures.

Abréviations : E : cellule excrétrice ; G : ébauche générale ; I : cellule intestinale.



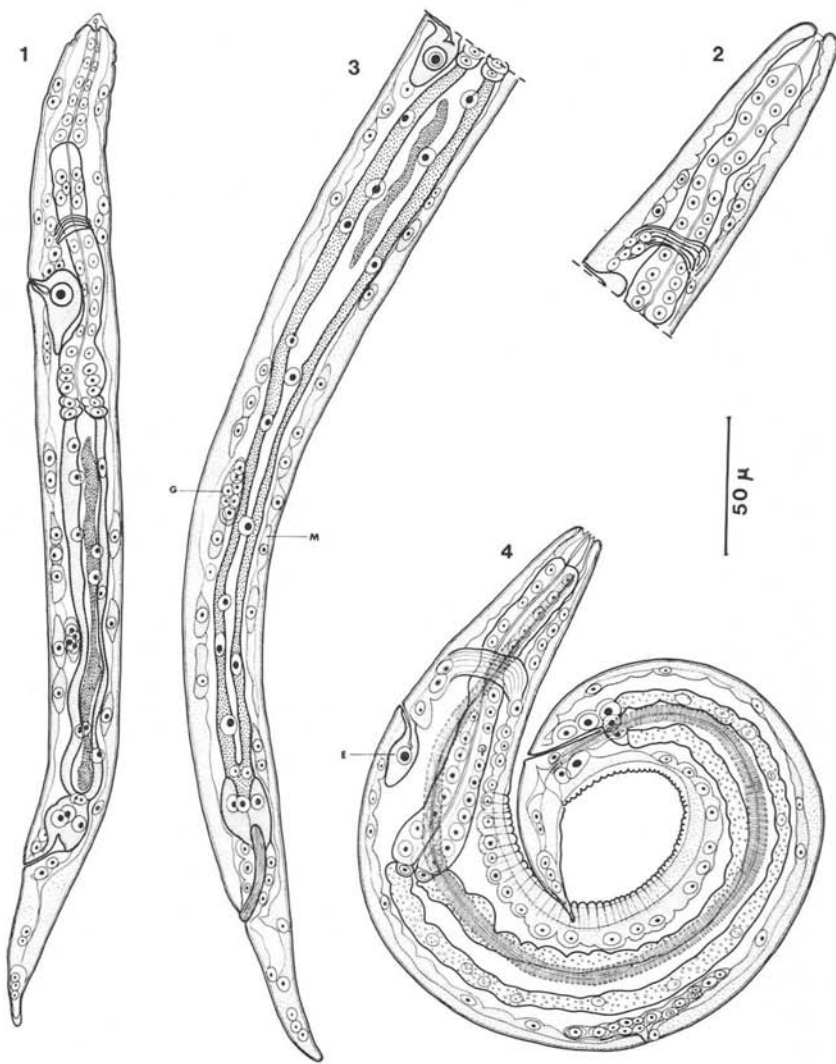


PLANCHE III

Deuxième et troisième stades larvaires.

FIG. 1. — Larve de 3 jours ; on remarque le décollement de l'exuvie dans les régions céphalique et caudale. FIG. 2 et 3. — Larve de 4 jours (ébauche génitale de huit cellules), multiplication des noyaux intestinaux). FIG. 4. — Larve du troisième stade représentée au repos.

Fig. 1, 2, 3, 4 : échelle 50 μ .

l'œsophage au-dessus de la cellule excrétrice. La paroi intestinale compte quatorze noyaux intestinaux. La communication intestin-rectum est établie. Le pore anal est obturé par un « plug ». Les cellules du mésenchyme qui paraissent plus volumineuses que les cellules ectodermiques ont gagné la région œsophagienne du corps. L'ébauche génitale est alors formée de huit cellules. Cette larve mesure 518 μ de long sur 33 μ de large.

— *Troisième stade.* La deuxième mue survient le cinquième jour. Les larves âgées de six jours sont infestantes (Pl. III, fig. 4). Elles présentent deux ailes latérales striées transversalement, des deirides saillantes et des lames chitinoïdes pharyngiennes terminées en dents buccales. Par ailleurs au repos, ces larves sont ramassées sur elles-mêmes et contractées dorsalement. Elles mesurent chez l'Insecte 450 à 530 μ de long sur 52 μ de large.

Chez l'hôte définitif, ces larves atteignent 720 μ de long 24 h après l'infestation et atteignent 1 mm le troisième jour.

— *Quatrième stade.* Au quatrième jour de croissance chez l'hôte définitif, les dimensions des larves mâles et femelles diffèrent. Celles du sexe mâle mesurent 1 080 μ sur 70 μ ; l'anneau nerveux, le pore excréteur et les deirides de ces larves sont situés respectivement à 110 μ , 170 μ et 160 μ de l'apex, la profondeur de la capsule buccale est de 20 μ , la longueur de l'œsophage est de 240 μ , la longueur de l'intestin est de 740 μ , la longueur de la queue est de 90 μ .

Les larves femelles sont plus grandes et mesurent 1 300 μ de long sur 70 μ de large; l'anneau nerveux, le pore excréteur et les deirides sont situés respectivement à 110 μ , 175 μ et 180 μ de l'apex; la capsule buccale est profonde de 20 μ ; la longueur de l'œsophage est de 275 μ , celle de l'intestin est de 920 μ , l'emplacement de la vulve est situé à 680 μ de l'apex, la longueur de la queue est de 80 μ . Ces larves du quatrième stade conservent la morphologie générale des larves infestantes.

Après une semaine de développement, les parasites sont adultes. Nous renvoyons à la description originale de l'espèce pour l'étude de leur morphologie céphalique et cuticulaire.

III. — Ontogenèse des structures céphaliques (Pl. IV).

Contrairement aux autres espèces de Nématodes Rictulariidae: *Pterygodermatites desportesii*, *P. taterilli*, *Rictularia proni* chez lesquelles les structures céphaliques de la larve du troisième stade diffèrent profondément de celles de l'adulte (cf. Quentin, 1969, 1970 a et b), les structures sensorielles et buccales de la larve de *P. hispanica*, préfigurent déjà celles de l'adulte correspondant.

Ainsi, la position des papilles des cycles labiaux et céphaliques ne varie pas. Six papilles labiales internes entourent directement la bouche. Plus en arrière, quatre papilles labiales externes sont accolées aux quatre céphaliques. Au troisième stade, le bourrelet cuticulaire réunissant entre elles les papilles du cycle labial interne, et les denticulations des dents de la capsule buccale de l'adulte, existent déjà.

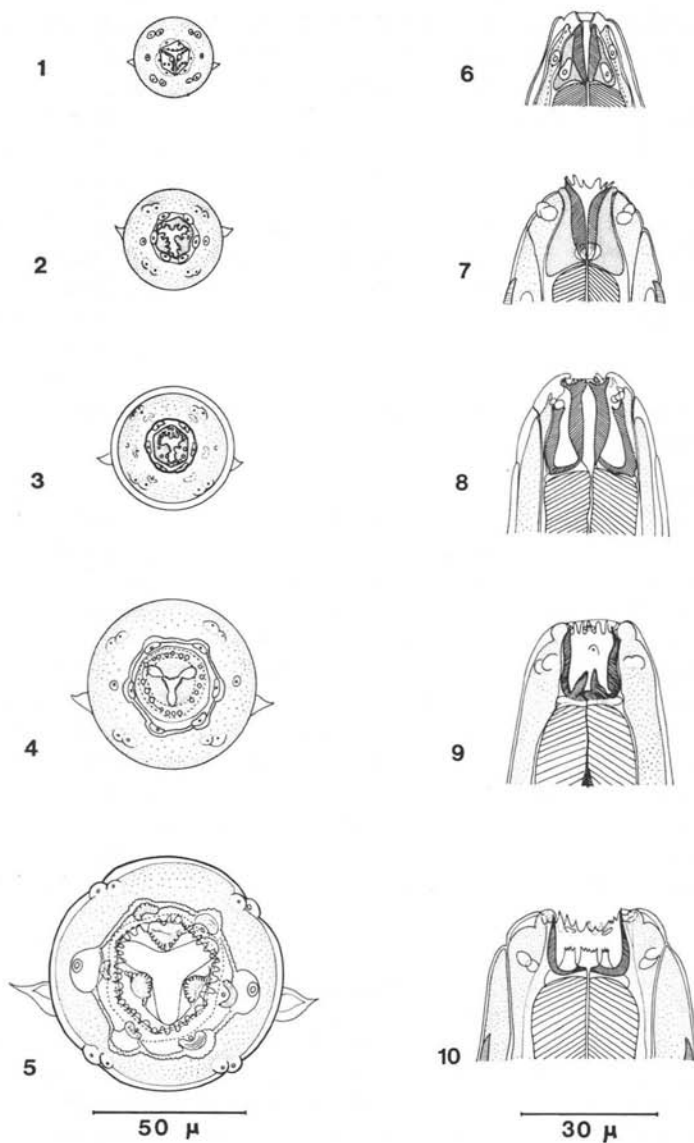


PLANCHE IV

Ontogenèse des structures céphaliques du troisième stade à l'adulte.

FIG. 1. — Tête du troisième stade en vue apicale chez l'Insecte. FIG. 2. — Tête du troisième stade après 24 h de développement chez le Rongeur. FIG. 3. — Tête de larve au moment de la 3^e mue (3 jours). On observe ici par transparence les six terminaisons des papilles labiales internes du quatrième stade sous la cuticule du troisième stade. FIG. 4. — Tête de larve du

Le développement des structures céphaliques est uniquement marqué par l'apparition au quatrième stade d'une capsule buccale dont les rebords sont ornés d'une couronne de denticules.

Ce qui caractérise donc l'ontogenèse céphalique de ce Rictulaire, c'est l'absence de différenciation de la larve à l'adulte. Les structures restent chez l'adulte particulièrement primitives et il convient par conséquent de situer cette espèce à la base de l'évolution de la famille des Rictulariidae.

IV. — Migration des larves et réactions cellulaires chez l'Insecte.

— *Migration des larves.* Les données histologiques concernant la localisation des larves de *Pterygodermatites hispanica* témoignent du caractère extrêmement rapide de la migration du parasite dans l'organisme du Criquet. En effet, 6 heures seulement après l'infestation expérimentale, les larves du Nématode ont atteint leur site d'encapsulation : la valvule proctodéale (partie la plus antérieure du proctodeum) (Pl. V, fig. 1, 2 et 3).

Cette localisation est conservée 48 h (Pl. V, fig. 4 et 5), 4 jours (Pl. VI, fig. 1) et 6 jours après l'infestation, par les larves dont la charge en glycogène s'accroît progressivement.

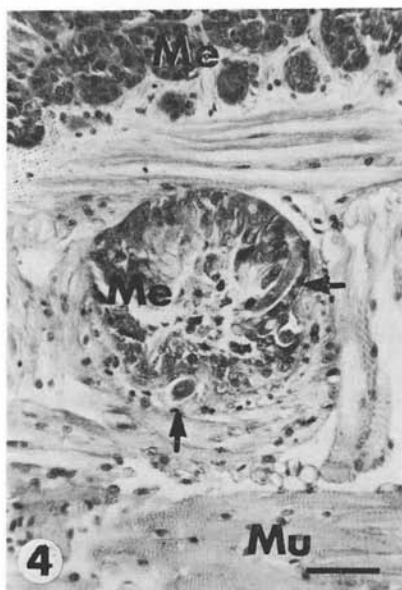
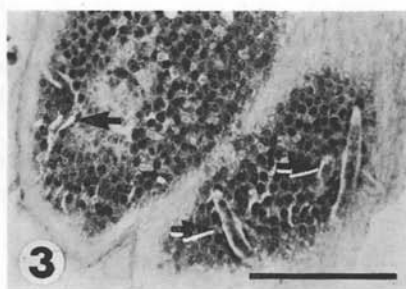
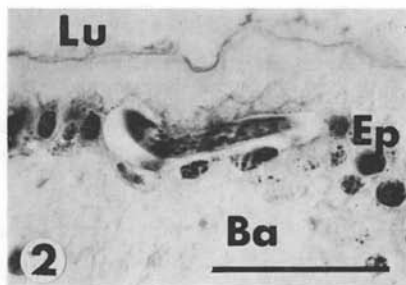
Toutefois, à partir du dixième jour, un grand nombre d'entre elles sont libres dans la cavité générale à proximité du tube digestif, entourées d'une capsule cellulaire (Pl. VI, fig. 2 et 3).

— *Dégradations du tube digestif dues à la migration.* L'étude histologique permet également de mettre en évidence dans le cas de fortes infestations, d'importantes dégradations de l'épithélium digestif de l'Insecte.

Quelques heures après l'infestation, ces dégradations ne concernent que la partie postérieure de l'intestin moyen. Elles sont caractérisées par une désorganisation des cellules de l'épithélium et des cryptes de régénération accompagnée d'un épaississement de la paroi musculaire (Pl. V, fig. 1). Cette dégradation de même que la présence dans certains cas de larves dans le mésentéron (Pl. V, fig. 4), indiquent que les larves, après leur éclosion, pénètrent activement dans l'épithélium du mésentéron par l'apex des cellules, puis qu'elles cheminent dans cet épithélium et dans celui du proctodeum pour atteindre la valvule (Pl. V, fig. 1).

quatrième stade (3 jours) : apparition d'une capsule buccale terminée par une couronne de denticules, entourant les trois dents pharyngées. FIG. 5. — Vue apicale d'un adulte femelle de 7 jours. FIG. 6. — Tête en vue latérale au moment de la 2^e mue. FIG. 7. — Tête en vue ventrale de troisième stade. On remarque les lames chitinoïdes pharyngées terminées en denticules. FIG. 8. — Tête en vue ventrale au moment de la troisième mue, formation d'une capsule buccale entourant les lames chitinoïdes du troisième stade. FIG. 9 et 10. — Vues latérale et ventrale de la tête du quatrième stade larvaire.

Fig. 1, 2, 3, 4, 6, 7, 8, 9, 10 : échelle 30 μ ; Fig. 5 : échelle 50 μ .



Plus tard, et en plus de ces phénomènes histopathologiques qui persistent au niveau du mésentéron, la valvule proctodéale présente une image de dégradation spectaculaire due pour l'essentiel à un décollement de la cuticule par rapport à l'épithélium, à une prolifération de cellules de petite taille, de type conjonctif, au niveau de ce décollement, et à une accumulation de pigments (Pl. VII, fig. 1). En même temps, les cellules de l'épithélium présentent des cavités (Pl. VII, fig. 2) ou élaborent une cuticule beaucoup plus épaisse que celle d'un épithélium normal (Pl. VII, fig. 3 et 4).

— *Caractères de la capsule.* Les modifications histologiques progressives de l'épithélium proctodéal dues à la présence des larves et observées entre 6 h et 20 jours après l'infestation expérimentale, montrent sans ambiguïté l'origine exclusivement épithéliale de la capsule cellulaire qui entoure les parasites. A cet égard, la capsule de *Pterygodermites hispanica* ressemble à celles de *P. taterilli* et de *Rictularia proni* (cf. Seureau, 1973), car elle est également constituée de cellules hypertrophiées de l'épithélium proctodéal. Dans ces trois cas, l'hypertrophie ne concerne que le cytoplasme des cellules. Pourtant, les noyaux de l'épithélium parasité semblent réagir également au parasitisme, ainsi qu'en témoignent quelques figures de mitoses (Pl. V, fig. 5). Le cytoplasme présente un aspect fibreux caractéristique et la nature syncytiale de la capsule mise en évidence par l'étude ultrastructurale de la capsule de *Rictularia proni* (cf. Seureau, 1972) devrait pouvoir être retrouvée chez les capsules des deux autres Rictulariidae.

A partir d'une dizaine de jours après l'infestation, les réactions cellulaires causées par *P. hispanica* diffèrent de celles constatées avec les espèces *P. taterilli* et *Rictularia proni* dont les capsules restent incluses dans la paroi de l'iléon. De nom-

PLANCHE V

Migration des larves et début de formation de la capsule chez l'Insecte.

FIG. 1. — 6 heures après l'infestation. Larves de premier stade (flèches) dans la partie de l'intestin joignant le mésentéron (Me) à la valvule proctodéale (Vp). Lu = lumière (Azan de Heidenhain)

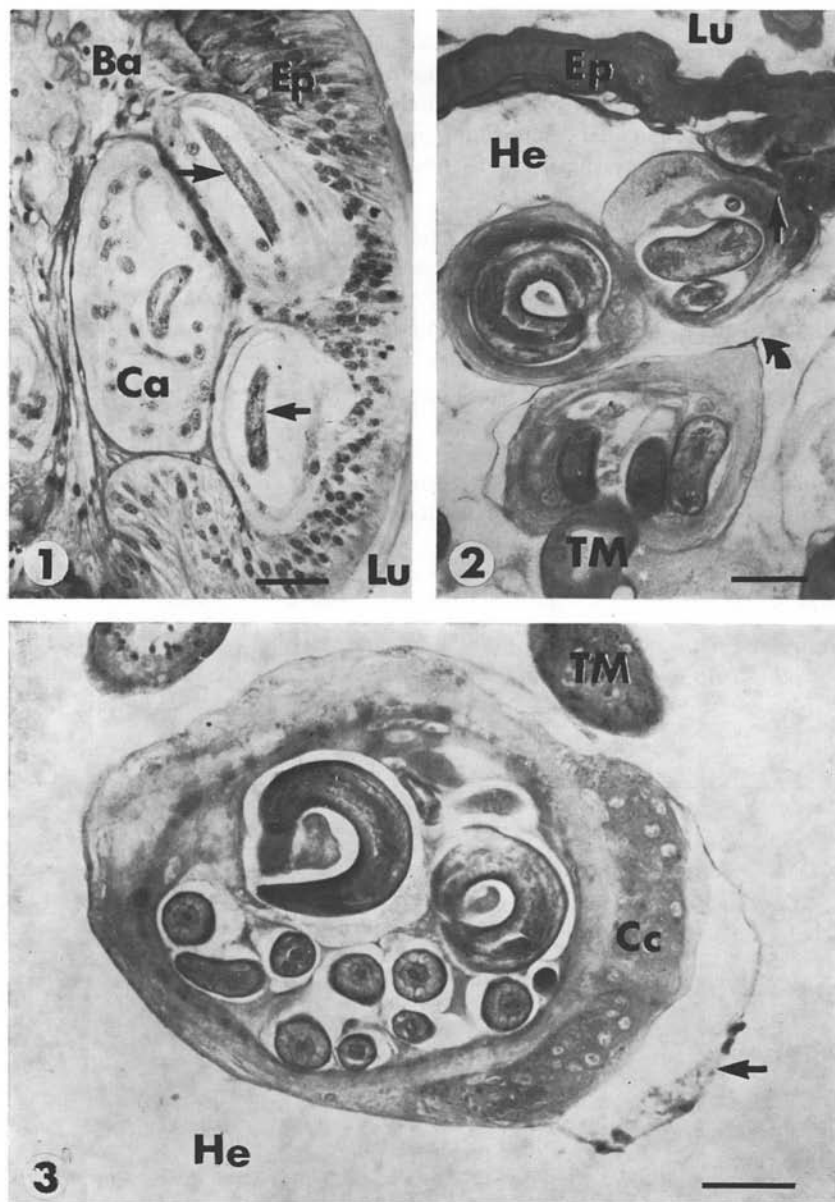
FIG. 2. — 6 heures après l'infestation. Larve dans l'épithélium (Ep) de la valvule proctodéale, dont on remarquera l'importante basale (Ba). Lu = lumière (Acide périodique Schiff, Hémalum picro-indigo-carmin).

FIG. 3. — Mêmes caractéristiques que pour la fig. 2. Remarquer les larves (flèches) dans l'épithélium coupé tangentiellement.

FIG. 4. — 48 heures après l'infestation. Larves (flèches) encore présentes dans l'épithélium dégradé du mésentéron (Me). Mu = musculature du tube digestif (A.P.S., hémalum picro-indigo-carmin).

FIG. 5. — 48 heures après l'infestation. Larves (flèches droites) dans l'épithélium de la valvule proctodéale provoquant un début d'hypertrophie cellulaire. Noter la présence de figures de mitose (flèches courbes) dans certaines cellules épithéliales (A.P.S., hémalum picro-indigo-carmin).

Pour cette planche, comme pour les suivantes, le trait d'échelle représente 50 μ .



breuses capsules rompent en effet la liaison anatomique qu'elles avaient avec la paroi du tube digestif sous forme d'un pédoncule constitué par la basale de l'épithélium intestinal. Cette basale reste d'ailleurs présente autour des capsules, même lorsque celles-ci sont libres dans l'hémocoel (Pl. VI, fig. 2 et 3).

Discussion

La complexité du cycle de *P. hispanica* réside dans l'association de plusieurs éléments qui paraissent contradictoires.

On constate en effet chez ce Nématode, dont la morphogenèse est particulièrement primitive, une durée de développement deux fois plus rapide que celle des autres Rictulaires plus évolués, étudiés dans des conditions expérimentales identiques.

Or, les cycles de Nématodes hétéroxènes primitifs ont généralement une longue durée de développement (Chabaud, 1954).

Il est donc nécessaire d'interpréter la biologie de ce parasite, d'une part, d'après les éléments qui ont trait à son écologie et, d'autre part, d'après des éléments en rapport avec sa phylogénie.

I. — Éléments du cycle en rapport avec l'écologie du parasite.

— *Brièveté du développement chez l'Insecte.* L'accélération du cycle doit être analysée en fonction des conditions écologiques particulières dans lesquelles il se déroule dans la nature.

Il s'agit en effet d'un parasite de Rongeurs d'altitude, dont les plus proches espèces sont aussi parasites de Rongeurs de climat froid (région de Yatouts, Sibérie et Alpes autrichiennes) (cf. Quentin, 1973). Le cycle se réaliserait donc dans les conditions naturelles, à faible température. Dans les conditions expérimentales, où la température est plus élevée, le développement s'accélérerait étant donné la sensibilité de la croissance des Spirurides aux augmentations de température. L'obten-

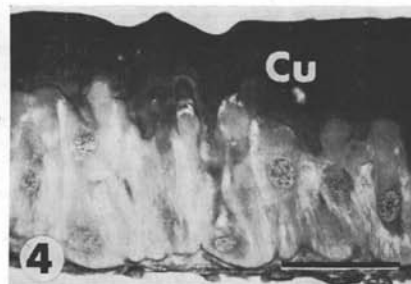
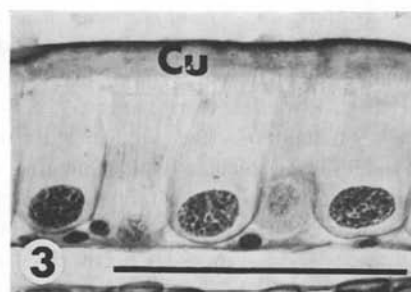
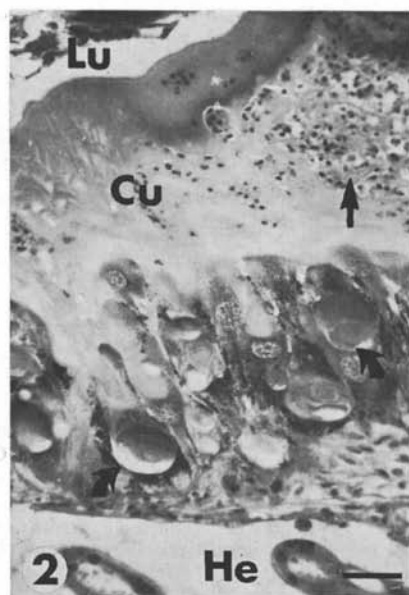
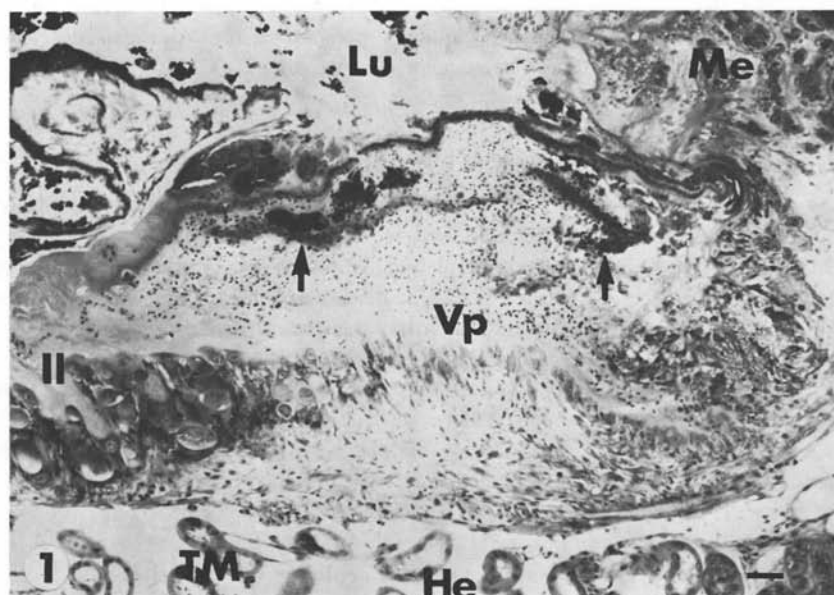
PLANCHE VI

Stades ultimes de la formation de la capsule.

FIG. 1. — 4 jours après l'infestation. Larves (flèches) à l'intérieur de cellules hypertrophiées de l'épithélium (Ep) de la valvule proctodéale déjà organisées en capsules (Ca). Ba = basale, Lu = lumière (A.P.S., hémalum picro-indigo-carmin).

FIG. 2. — 15 jours après l'infestation. Trois capsules contenant une larve. L'une est encore en relation anatomique (flèche droite) avec l'épithélium (Ep) du tube digestif, une autre a rompu cette relation (flèche courbe) et se trouve libre dans l'hémocoel (He). Lu = lumière, TM = tube de Malpighi (Azan de Heidenhain).

FIG. 3. — 20 jours après l'infestation. Nombreuses larves dans une capsule cellulaire (Cc) libre dans l'hémocoel (He). Remarquer l'enveloppe externe de cette capsule (flèche) correspondant vraisemblablement à la basale de l'épithélium dont la capsule tire son origine (Azan de Heidenhain).



tion deux fois plus rapide des stades infestants à 28 °C par rapport aux autres cycles de Rictulaires paraît donc résulter d'une adaptation de la biologie du parasite aux conditions climatiques dans lesquelles vivent les hôtes.

— *Croissance larvaire*. La grande taille des larves à l'éclosion : 320-360 μ est remarquable chez ce Spiruride, puisque les longueurs correspondantes sont de 273 μ chez *P. desportesi* (Chabaud et Rousselot, 1956), de 285 μ chez *P. taterilli* (Baylis, 1928), de 258 à 285 μ chez *P. proni* (Seurat, 1915).

Cette taille se rapproche de celle des larves de *P. coloradensis* (Hall, 1916) qui, dès l'éclosion, mesurent 306-326 μ .

Par contre, la croissance est faible chez l'Insecte où la larve infestante n'atteint que 450 μ à 530 μ de long. Elle est également réduite chez *P. coloradensis* où la larve du troisième stade ne mesure que 506 à 593 μ de long alors que cette dimension est de 725 μ chez *P. desportesi* et de 710 μ chez *P. zygodontomis*, Quentin, 1967 (cf. Quentin, 1969 a).

La faible croissance larvaire chez l'hôte intermédiaire paraît donc compensée par la grande taille des larves à l'éclosion. La croissance semble déjà amorcée à l'intérieur de l'œuf, ce qui représente aussi une préadaptation de ces formes primitives aux zones climatiques de régions froides où elles occupent la plus large répartition géographique.

II. — Éléments du cycle en rapport avec la phylogénie du parasite.

— *Organogenèse*. L'organogenèse de *P. hispanica* confirme les observations que nous avons effectuées au cours du cycle de *Rictularia proni* (cf. Quentin et Poinar, 1973). L'évolution de l'ébauche intestinale est en effet comparable. Ses parois sont constituées de huit cellules au cours du premier stade et une lumière intestinale existe dès les premières heures du développement.

PLANCHE VII

Réactions histopathologiques dans le cas de fortes infestations chez l'Insecte.

FIG. 1. — 15 jours après l'infestation. Dégradations et modifications histopathologiques provoquées par les larves au niveau du mésentéron (Me), de la valvule proctodéale (Vp) et du début de l'iléon (Il). Noter, en plus du bouleversement anatomique, la présence en grand nombre de petites cellules de type conjonctif dans toute la région de la valvule ainsi que des plages pigmentaires (flèches). Lu = lumière, He = hémocoele, TM = tube de Malpighi (Hématoxyline de Groat, picro-indigo-carmin).

FIG. 2. — Détail de la fig. 1 montrant au niveau du début de l'iléon l'infiltration de cellules de type conjonctif (flèche droite) dans l'épaisseur de la cuticule (Cu) et l'apparition de cavités intracellulaires contenant une substance A.P.S.-positive (flèches courbes). Lu = lumière, He = hémocoele (A.P.S., hémalum picro-indigo-carmin).

FIG. 3 et 4. — Comparaison de l'épithélium de l'iléon d'un Criquet sain (fig. 3) et de celui d'un Criquet parasité, 15 jours après une forte infestation (fig. 4). Noter surtout l'augmentation considérable de l'épaisseur de la cuticule (Cu) après l'infestation (Azan de Heidenhain).

Par ailleurs, la division de l'initiale R_1 du mésenchyme débute environ 3 heures après l'infestation, ce qui, compte tenu de l'accélération du développement, est un élément comparable à la division de la R_1 de *Rictularia proni* qui survient 36 heures après l'infestation. A la fin du premier stade, les cellules du mésenchyme occupent chez les deux espèces toute la région intestinale du corps et les cellules intestinales ne sont pas encore divisées.

— *Réactions cellulaires dues à la migration et à l'encapsulation des larves.* Les réactions cellulaires provoquées par la migration et l'encapsulation des larves de *Pterygodermites hispanica* chez *Locusta migratoria* diffèrent de celles provoquées dans des conditions expérimentales identiques par les larves de *P. taterilli* et *Rictularia proni* par trois aspects :

a) le trajet effectué par les larves est plus court car, après avoir pénétré activement dans l'épithélium du mésentéron par l'apex des cellules, ces larves vont stopper leur migration au niveau de la valvule proctodéale. Elles n'envahissent pas en effet toute la paroi de l'iléon comme dans les infestations de *P. taterilli* et de *Rictularia proni* (cf. Seureau, 1973, fig. 5) ;

b) les dégradations de la région postérieure de l'intestin moyen dues à la pénétration des larves sont plus importantes que celles observées au cours des cycles précédents par l'intensité de la désorganisation des cellules de l'épithélium ;

c) l'évolution des réactions cellulaires aboutissant à l'émission dans la cavité générale de capsules élaborées à partir de l'épithélium de la valvule proctodéale est tout à fait similaire à celle observée par Oswald (1958) chez *Blatella germanica*, *Parcoblatta pennsylvanica*, *Acheta assimilis* parasités par *Pterygodermites coloradensis*, Rictulaire dont la morphologie est également très primitive.

Ces phénomènes histopathologiques diffèrent par contre de ceux provoqués par les Rictulaires morphologiquement plus différenciés et dont les capsules restent étroitement localisées dans la paroi de l'iléon.

Il s'agit donc d'un Rictulaire primitif dont les larves encore mal adaptées à l'hétéroxénie peuvent provoquer de violentes dégradations lors de leur pénétration. Ces larves ont dans l'organisme de l'Insecte une migration extrêmement courte car elles ne peuvent se développer ainsi que les autres Rictulaires plus évolués, dans toute la paroi de l'iléon. Il s'ensuit un blocage et une accumulation des larves dans l'espace anatomique restreint que constitue la valvule proctodéale. La croissance de ces larves et l'hypertrophie des cellules épithéliales, due au parasitisme, entraîneraient alors la libération progressive des capsules dans l'hémocœle.

Un tel mécanisme s'observe également avec les larves de Physalopteridae qui émigrent jusqu'au côlon. Les larves d'*Abbreviata* n'envahissent pas la totalité de la paroi du colon, mais provoquent à son niveau la formation et la libération de capsules aux parois épaisses, alors que les capsules des larves de *Physaloptera* qui paraissent mieux adaptées à cet organe, ont une paroi plus mince et restent incluses dans la paroi du colon (cf. Seureau, 1973).

En conclusion, la réalisation du cycle biologique de *P. hispanica* met en évidence chez les Nématodes Rictulariidae une corrélation étroite entre la morphologie du parasite adulte et sa biologie larvaire.

Chez les formes primitives dont font partie les espèces *P. coloradensis* et *P. hispanica*, les larves ont à l'éclosion une taille importante, mais leur croissance est réduite chez l'Insecte. Elles provoquent chez cet hôte des réactions cellulaires aboutissant à la formation de capsules libérées dans la cavité générale.

Chez les formes différenciées regroupant la majorité des espèces, la taille des larves est plus petite à l'éclosion mais la croissance chez l'hôte intermédiaire paraît généralement plus importante. Les réactions cellulaires sont limitées à la paroi de l'organe où émigrent les larves, ce qui, d'après l'étude comparée des réactions de défense de l'Insecte aux Nématodes hétéroxènes (Seureau, 1973) semblerait indiquer une meilleure adaptation à l'hôte intermédiaire.

Bibliographie

- CHABAUD (A.-G.), 1954. — Sur le cycle évolutif des Spirurides et de Nématodes ayant une biologie comparable. Valeur systématique des caractères biologiques. *Ann. Parasit. hum. comp.*, 29 (1-2), 42-88 ; (3), 206-249 ; (4), 358-425.
- MARTOJA (R.), MARTOJA (M.), 1967. — Initiation aux techniques de l'histologie animale. *Masson et C^{ie}*, édit., Paris, 365 p.
- OSWALD (V.H.), 1958. — Studies on *Rictularia coloradensis* Hall, 1916 (*Nematoda: Thelaziidae*). I. Larval development in the intermediate host. *Trans. Amer. Microsc. Soc.*, 77 (3), 229-240.
- QUENTIN (J.-C.), 1969 a. — Essai de classification des Nématodes Rictulaires. *Mém. Mus. nat. Hist. nat.*, nlle sér., sér. A, zool., 54 (2), 55-115.
- , 1969 b. — Cycle biologique de *Pterygodermatites desportesi* (Chabaud et Rousselot, 1956), *Nematoda Rictulariidae*. *Ann. Parasit. hum. comp.*, 44 (1), 47-58.
- , 1970 a. — Cycle biologique de *Rictularia proni* Seurat, 1915, *Nematoda Rictulariidae*. Ontogenèse des structures céphaliques. *Ann. Parasit. hum. comp.*, 45 (1), 89-103.
- , 1970 b. — Cycle biologique de *Pterygodermatites (Mesopectines) taterilli* (Baylis, 1928), *Nematoda Rictulariidae*. *Ann. Parasit. hum. comp.*, 45 (5), 629-635.
- , 1973. — Un nouveau Nématode Rictulaire *Pterygodermatites hispanica* n.sp., parasite de Rongeurs en Espagne. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, 183, Zool. 122, 1395-1401.
- , et POINAR (G.O. Jr.), 1973. — Comparative study of the larval development of some heteroxenous Subulurid and Spirurid nematodes. *Intern. J. Parasit.*, 3 (6), 809-827.
- SEUREAU (C.), 1972. — Données histologiques et ultrastructurales sur la réaction cellulaire de *Locusta migratoria* (Orthoptère, Acridien) parasité par *Rictularia proni* (Nématode, Rictulariidae). *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, sér. D, 247, 441-444.
- , 1973. — Réactions cellulaires provoquées par les Nématodes Subulures et Spirurides chez *Locusta migratoria* (Orthoptère). Localisation et structure des capsules. *Z. Parasitenk.*, 41 (2), 119-138.