Empidomermis riouxi n. sp. (Nematoda, Mermithidae)
parasite d'*Aedes (Ochlerotatus) detritus* (Haliday, 1833)
(Diptera, Culicidae)

par M.-M. DOUCET*, C. LAUMOND* et O. BAIN**

* Station de Recherches sur les Nématodes, I.N.R.A., F 06602 Antibes.

** Laboratoire de Zoologie (Vers), Museum National d'Histoire Naturelle,
43, rue Cuvier, F 75231 Paris Cedex 05

Résumé.

Empidomermis riouxi n. sp., trouvé chez *Aedes (Ochlerotatus) detritus* en Camargue, est décrit. Cette espèce diffère de *E. cozi*, qui est la seule autre espèce du genre, par une taille légèrement plus grande, ainsi que par une constriction céphalique très peu prononcée. Les mâles diffèrent également de ceux de *E. cozi* par le nombre et la disposition des papilles caudales.

Les larves postparasites émergent à partir des moustiques adultes, rarement des nymphes. Dans les conditions du laboratoire, les nématodes confectionnent des logettes dans le sable inondé au fond des boîtes de Petri où, au bout de 20 jours environ, ils effectuent leur dernière mue, s'accouplent et pondent. Tous les stades larvaires d'*A. detritus* peuvent être parasités. La présence du parasite provoque l'arrêt du développement des ovaires et empêche l'accouplement chez le mâle. Le taux de parasitisme est très élevé et ses fluctuations semblent étroitement liées au cycle de l'hôte.

Summary.

Empidomermis riouxi n. sp. (Nematoda, Mermithidae).

Empidomermis riouxi n. sp. is described from *Aedes (Ochlerotatus) detritus*, in Camargue. The species differs from *E. cozi*, which is the only other species of the genus, by having a slightly larger size and a very little pronounced cephalic constriction. Males differ also from those of *E. cozi* by the number and disposition of the caudal papillae.

The postparasitic larvae escape from adult mosquitoes, rarely from pupae. In laboratory conditions, the nematodes enter the moist sand in the bottom of Petri dishes where, after

about 20 days, they molt, mate and oviposit. All the larval stages of *A. detritus* can be found infected. The presence of parasites induce the arrest of the ovarian development of the females and inhibits the mating activity of males. The rate of parasitism is very high and its fluctuations seem closely related to the host life cycle.

Au cours de recherches réalisées par le Laboratoire d'Ecologie Médicale de la Faculté de Médecine de Montpellier (P^r J.-A. Rioux) et portant sur l'écologie des Culicidés du littoral méditerranéen français, un important parasitisme dû à un Mermithidae a été découvert chez les adultes d'*Aedes detritus*. Ce nématode, qui est une espèce nouvelle appartenant au genre *Empidomermis*, est dédié à J.-A. Rioux.

I. - Matériel et méthodes

Les larves et les nymphes parasitées d'*Aedes detritus* ont été récoltées au cours de prélèvements mensuels dans deux gîtes, l'un en petite Camargue : Brasinvert, l'autre en grande Camargue : Salin de Badon.

Le gîte de Brasinvert est une petite dépression fermée de 3 mètres de diamètre et de 1 mètre de profondeur environ, nettement isolée des plans d'eau environnants. Le fond est sableux, très chargé en matières organiques. Le gîte lui même est situé sous un *Tamarix gallica* et est entouré par une strate herbacée à *Statice*. La végétation environnante est constituée par une forêt à *Pinus maritimus*, *Pinus pinea* et *Tamarix gallica*.

Le gîte de Salin de Badon, situé au milieu d'une sansouire, est beaucoup plus grand. Il est constitué par une roubine bordée par une haie de *Tamarix gallica* et communique avec un canal.

Les larves de moustiques récoltées ont été mises en élevage au laboratoire dans des boîtes plastique remplies d'eau salée à 7 ‰ et nourries avec des biscuits pour animaux (Friskies foie) et de la levure de bière. Les élevages ont été réalisés à la température ambiante du laboratoire, soit 20-25 °C. Au fur et à mesure de leur apparition, les nymphes d'*Aedes* étaient récupérées et déposées dans d'autres boîtes, également remplies d'eau salée, placées dans des cages en tulle de nylon mesurant 60 × 60 × 60 cm. Les adultes, dès leur sortie, étaient enfermés individuellement dans de petites enceintes constituées par des piluliers contenant de l'eau et recouverts de gaze. Ils étaient nourris à l'aide de coton imbibé d'eau miellée. Les Mermithides, après leur sortie de l'hôte, étaient récupérés dans l'eau des piluliers, puis transférés dans les boîtes de Petri remplies d'une fine pellicule de sable stérilisé recouverte d'eau salée, le sable jouant le rôle de support au moment de la mue et favorisant également l'accouplement et la ponte.

Les exemplaires utilisés pour l'étude morphologique ont été tués à la chaleur, fixés au moyen d'une solution à base de formol, acide acétique, acide picrique et glycérine, puis transférés dans une solution glycérine-alcool et enfin montés à la gly-

cérine (Seinhorst, 1959). Afin d'éviter l'enroulement des adultes, dont l'observation microscopique aurait alors été difficile, ceux-ci ont été préalablement introduits dans des tubes capillaires de diamètre approprié avant d'être plongés dans le fixateur à 60-70 °C. Après fixation, le matériel a été conservé ou monté définitivement dans de la glycérine anhydre. Les vues apicales ont été réalisées à la glycérine gélatinée (Anderson, 1958).

Toutes les observations et les mensurations ont été effectuées sur spécimens fixés. En ce qui concerne les larves préparasites, des montages temporaires à l'eau ont également été utilisés.

II. - *Empidomermis riouxi* n. sp. (fig 1-2).

= *Isomermis* sp. in Doucet, 1977.

Dimensions.

FEMELLES : ($n = 20$) : L = 17,3 — 29,4 mm (21,5) ; largeur maximale (au niveau de la vulve) = 210-298 μ m (261) ; largeur au niveau des papilles céphaliques = 46-55 μ m (52), de l'anneau nerveux = 101-126 μ m (114), de l'extrémité postérieure du trophosome = 101-156 μ m (123) ; distance de l'extrémité antérieure à l'anneau nerveux = 189-218 μ m (207) ; $a = 65,7$ -114,8 (82,9) ; V = 51,1-60,2 (55).

HOLOTYPE : L = 21,4 mm ; largeur maximale = 269 μ m ; largeur au niveau des papilles céphaliques = 55 μ m, de l'anneau nerveux = 105 μ m, de l'extrémité postérieure du trophosome = 105 μ m ; distance de l'extrémité antérieure à l'anneau nerveux = 210 μ m ; $a = 79,6$; V = 54.

MALES : ($n = 18$) : L = 11,2-18,4 mm (15,8) ; largeur maximale (au niveau du milieu du corps) = 130-231 μ m (185) ; largeur au niveau des papilles céphaliques = 36-49 μ m (45), de l'anneau nerveux = 62-99 μ m (82), du cloaque = 118-176 μ m (142) ; distance de l'extrémité antérieure à l'anneau nerveux = 129-198 μ m (167) ; longueur des spicules = 78-107 μ m (95) ; largeur à la base = 10-26 μ m (16), largeur au milieu : 14-26 μ m (19) ; $a = 69$ -113 (86,7) ; $c = 54$ -109 (88,4) ; L/longueur des spicules = 120-197 (166,4).

ALLOTYPE : L = 15,9 mm ; largeur maximale : 181 μ m ; largeur au niveau des papilles céphaliques = 42 μ m, de l'anneau nerveux = 71 μ m, du cloaque : 143 μ m ; distance de l'extrémité antérieure à l'anneau nerveux = 179 μ m ; longueur des spicules = 88 μ m ; largeur à la base = 12 μ m, au milieu = 16 μ m ; $a = 88,3$; $c = 86,3$; L/longueur des spicules = 180.

Description.

FEMELLE :

Habitus le plus souvent hélicoïdal. Corps cylindrique très allongé. Cuticule très mince sans fibres entrecroisées visibles. 8 chordes longitudinales, les 2 latérales étant

Fig. 1. *Empidomermis riouxi* n. sp.

Femelle : A : partie antérieure du corps, vue latérale ; B : coupe transversale du corps ; C : corde latérale, vue de profil ; D-F : vagins (D : forme en S simplifiée, E : forme en S, F : forme en L) ; G : queue.

Mâle : H : queue, vue latérale ; I : queue, vue ventrale ; J : extrémité distale des spicules.

Fig. 2. *Empidomermis riouxi* n. sp.

Œuf : A : larve de 1^{er} stade à l'intérieur de l'œuf.

Larve préparasite : B : profil général ; C : tête, vue apicale ; D : tête, vue latérale ; E : partie antérieure, vue latérale.

Larve parasite : F : vue générale.

Larve postparasite : G : tête, vue apicale ; H : tête, vue dorsale ; I : tête, vue latérale ; J : queue.

les plus développées. Tête arrondie avec 6 papilles céphaliques et des amphides difficilement discernables. Constriction céphalique très peu marquée ou absente. Cavité buccale étroite et allongée, peu cuticularisée. Lumière œsophagienne bien visible jusqu'au début du stichosome. Stichosome plus ou moins dégénéré, déplacé ventralement ; stichocytes peu nets. Trophosome particulièrement bien visible chez les jeunes femelles avant la ponte, atteignant presque l'extrémité de la queue ; caecum du trophosome développé dorsalement, quelquefois jusqu'au niveau de l'anneau nerveux. Gonades avec une flexure en S dans leur zone médiane ; différenciation ovaire, oviducte, utérus peu évidente. Vagin très musculéux occupant presque toute la largeur du corps ; aspect très variable : forme en L, en S léger (la plus courante) ou en S accentué ; la première flexure après la jonction des 2 utérus est située dans un plan horizontal, les 2 suivantes dans un plan vertical. Vulve transversale en fente, sans lèvres. Queue trapue et arrondie.

MALE :

Taille inférieure à celle de la femelle. Habitus arqué pour la partie antérieure du corps, spiralé pour la partie postérieure. Spicules séparés, parallèles, courts et légèrement arqués ; manubrium peu individualisé ; extrémité distale avec de petites indentations ; muscles rétracteurs des spicules visibles. Papilles génitales disposées sur 3 rangées : 1 rangée médioventrale tendant à se dédoubler dans la zone cloacale (30-35 papilles précloacales, 10-13 papilles postcloacales), 1 rangée subventrale droite (15-17 papilles), 1 rangée subventrale gauche (15-23 papilles). Queue relativement courte, à extrémité arrondie ; musculature bursale bien développée.

ŒUF :

Forme arrondie ; diamètre : 60 μ m en moyenne ; cuticule mince, lisse et transparente. Première mue larvaire dans l'œuf.

LARVE PRÉPARASITE :

Habitus rectiligne ou légèrement arqué. Forme très allongée ; $L = 624-697 \mu$ m (657) ; diamètre maximum au 1/3 antérieur du corps ; $a = 60-70,5$ (64,4). Amphides, primordium génital et anus non observés, donc orientation dorso-ventrale du corps impossible. Tête arrondie avec 6 petites papilles visibles uniquement en vue apicale et entourant l'orifice buccal. 3 taches cuticulaires présentes, légèrement en arrière du cercle de papilles. Cavité buccale étroite et allongée avec une des parois dotée d'un épaissement en forme de stylet pouvant se projeter à l'extérieur, long de 16-17,5 μ m (16,5). Œsophage peu individualisé, constitué par une lumière légèrement sinueuse, à parois minces, entourée par des cellules à petits noyaux ronds ; $b = 3,5-4,3$ (4,0). Présence d'une zone claire au niveau de la limite postérieure de la lumière œsophagienne, toujours plus développée du même côté (le même côté que pour le stylet). Glandes de pénétration et stichosome non observés. Anneau nerveux situé à 70-85 μ m (76) de l'extrémité antérieure. Intestin non différencié. Queue très effilée.

LARVE PARASITE :

Taille très variable en fonction du développement, comprise entre celle des préparasites et des postparasites. Habitus plus ou moins hélicoïdal. Cavité buccale avec des parois faiblement épaissies. Anneau nerveux bien marqué. Lumière œsophagienne à parois cuticularisées, nettement visible jusqu'au début du stichosome, beaucoup moins évidente ensuite. Présence de 3 cellules en avant du stichosome : 1 cellule à gros noyau, 2 cellules à noyaux plus petits ; stichosome proprement dit avec une double rangée de 8 cellules à noyaux granuleux clairs, ronds ou plus ou moins allongés. Trophosome occupant toute la partie postérieure du corps et donnant naissance à un caecum s'étendant dorsalement vers l'avant le long du stichosome. Primordium génital en position ventrale. Queue avec appendice caudal.

LARVE POSTPARASITE :

Taille semblable à celle des adultes. Habitus hélicoïdal. Tête arrondie avec zone péribuccale aplatie. Papilles céphaliques de taille moyenne, bien individualisées, disposées en cercle dans un plan situé juste en arrière de l'extrémité apicale ; papilles sub-dorsales et subventrales avec 3 terminaisons nerveuses, papilles latérales avec 2 terminaisons nerveuses. Amphides en forme d'amphore, situées en position légèrement dorsale, juste en arrière du plan des papilles ; taille réduite ($7.8 \times 3.4 \mu$) ; pore amphidial rond, très petit ; plusieurs sensilles visibles à l'intérieur de la poche amphidiale ; amphides entourées chacune par une zone claire semi-circulaire ; pas de commissure amphidiale visible. Cavité buccale à parois nettement épaissies et symétrie triradiaire inversée par rapport à celle de l'œsophage. Partie antérieure de l'œsophage avec une lumière très visible, de diamètre : 2.3μ . Stichosome débutant à $500-700 \mu$ de l'extrémité antérieure, long de $1\,500 \mu$ environ et rejeté ventralement par le développement du caecum du trophosome qui remonte vers l'anneau nerveux ; stichocytes non dénombrables. Trophosome proprement dit occupant toute la longueur restante du corps. Gonades difficiles à observer à cause de la présence du trophosome ; chez les individus dont l'évolution est avancée, flexure en S dans la zone médiane de la gonade. Vagin en forme de L ou de S léger. Queue avec appendice caudal légèrement plus long en moyenne chez la future femelle $50-59 \mu$ (53) que chez le futur mâle : $46-49 \mu$ (50). Trace de la mue du 4^e stade nettement décelable.

Insecte-hôte.

Aedes (Ochlerotatus) detritus (Haliday, 1833) (Diptera, Culicidae).

Localité type.

Brasinvert (Petite Camargue), Gard, France.

Dépôt de lames.

— Holotype : femelle, lame A 38/5.

— Allotype : mâle, lame A 40/27.

Holotype et allotype ont été déposés au Laboratoire des Vers, Muséum National d'Histoire Naturelle, 43, rue Cuvier, Paris.

— Paratypes : 1 femelle, 1 mâle, 1 préparasite, 1 parasite, 1 postparasite ont été déposés au Centro de Zoología Aplicada Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.

Tous les autres paratypes sont déposés à la Station de Recherches sur les Nématodes, I.N.R.A., Antibes.

Diagnose.

Empidomermis riouxi n. sp. diffère de *Empidomermis cozi* (1) Poinar, 1977, par une taille plus grande (L : 17,3-29,4 mm contre 13,4-21,6 mm chez la ♀ ; 11,2-18,4 mm contre 7,5-10,9 mm chez le ♂) et une position plus postérieure de la vulve (V = 51,1-60,2 contre 38-52). Par ailleurs, dans les deux sexes, la constriction céphalique, contrairement à *E. cozi*, est presque inexistante. Enfin, les mâles d'*E. riouxi* diffèrent de ceux d'*E. cozi* par l'absence d'appendice caudal, ainsi que par un nombre nettement plus élevé et une disposition sur deux rangs des papilles précloacales de la ligne médioventrale.

Discussion.

La création du genre *Empidomermis* Poinar, 1977, nous a conduits à reconsidérer la position de l'espèce ici décrite, qui avait primitivement été placée dans le genre *Isomermis* au cours de la phase préliminaire de l'étude (Doucet, 1977). Les principaux caractères morphologiques de *E. riouxi*, en particulier la taille des spicules relative au diamètre du corps au niveau correspondant, sont en accord avec la diagnose du genre, sauf en ce qui concerne l'importance de la constriction céphalique ainsi que la forme du vagin qui est sujette à d'importantes variations selon les individus.

Les observations effectuées sur un nombre important de postparasites et d'adultes ont montré, curieusement, que c'est chez les premiers nommés que les structures céphaliques sont les mieux caractérisées. On doit noter cependant que les adultes d'*E. riouxi* étudiés étaient tous jeunes, car ils avaient été obtenus au laboratoire et il s'est avéré que, dans ces conditions particulières, leur durée de vie était très notablement abrégée par l'action de divers agents pathogènes. Or, d'après Poinar (com. pers.), les diverses structures céphaliques ne se différencient bien que quelques jours après la mue, ce qui pourrait expliquer cette particularité.

Chez les larves préparasites, un certain nombre d'organes : amphides, stichosome, glandes de pénétration, primordium génital, anus, n'ont pas été vus alors qu'ils sont normalement signalés chez d'autres espèces (Poinar et Hess, 1974 b). Par ailleurs, la nature et le rôle des 3 taches cuticulaires de la région céphalique n'ont pu être précisés. Il en est de même de la zone claire située à l'extrémité postérieure de la lumière œsophagienne qui semble cependant être localisée dans la même région que les glandes

(1) L'espèce, dédiée à M. J. Coz, doit être orthographiée *E. cozi* et non *E. cozil*.

de pénétration des préparasites d'autres espèces. Le stylet (onchiostylet selon Bird, 1971) est très particulier et sa structure, qui pourrait être assimilée à celle des Nygolaimidae, demande à être précisée en microscopie électronique.

En ce qui concerne les larves parasites, les 3 cellules situées en avant du stichosome sont à rapprocher des homorocytes cités par d'autres auteurs (Steiner, 1933 ; Rubtsov, 1972).

En accord avec Poinar et Hess (1974 *a, b*), nous pensons que l'étude des premiers stades larvaires des Mermithidae, en particulier les préparasites qui s'apparentent morphologiquement aux nématodes libres, pourrait dégager de nouveaux critères utilisables en systématique et permettrait également de préciser les relations phylogéniques qui lient ces parasites aux autres groupes de nématodes.

III. - Biologie

Le nombre de parasites par hôte varie de 1 à 15. Les nématodes émergent à partir des moustiques adultes (*fig. 3*), rarement des nymphes. L'émergence à partir des larves n'a jamais été observée. La sortie s'effectue au niveau des espaces intersegmentaires, quelquefois par l'anus.

Fig. 3. *Empidomermis riouxi* n. sp.

Postparasite sortant de l'abdomen d'un mâle d'*A. detritus*.

Dans les conditions du laboratoire, les postparasites confectionnent des logettes dans le sable au fond des boîtes de Petri remplies d'eau. Dans ces logettes, se succèdent la dernière mue, qui est en fait la double mue des 3^e et 4^e stades (Poinar et

Otieno, 1974), l'accouplement et la ponte. La dernière mue s'observe 20 jours environ après la sortie de l'hôte. L'accouplement et la ponte se produisent immédiatement après la mue. Toujours dans les conditions du laboratoire, les adultes semblent avoir une vie très courte. Ils sont en effet souvent attaqués par des microorganismes : champignons, bactéries, protozoaires. Les mâles meurent après l'accouplement. Les femelles, quant à elles, peuvent également mourir avant d'avoir pondu tous leurs œufs. L'éclosion a lieu 2 à 3 mois après la ponte. Comme la première mue se produit dans l'œuf, ce sont les 2^e stades (préparasites) qui émergent et nagent activement à la recherche d'un hôte. Si la rencontre n'a pas eu lieu dans les 48 heures, les préparasites meurent. Tous les stades larvaires d'*A. detritus* peuvent être parasités. La pénétration s'effectue normalement dans la région antérieure de la larve de moustique où le parasite commence son développement. Il tend ensuite à migrer postérieurement et termine sa croissance dans l'abdomen du moustique adulte. La présence d'*E. riouxi* provoque un arrêt de la fonction ovarienne chez les femelles ainsi qu'un blocage mécanique de l'accouplement chez les mâles. Les moustiques meurent rapidement après la sortie des parasites.

Les observations réalisées sur le terrain montrent que le taux de parasitisme augmente en automne et est maximum à la fin de l'hiver (100 % en mars 1976). Il diminue ensuite au printemps pour devenir nul en été. Ce phénomène semble très lié au cycle d'*A. detritus*, dont les populations larvaires sont maximales en hiver et au printemps (Gabinaud, 1975).

La récente mise en évidence (Verdier, 1978) de 2 espèces jumelles A et B au sein de l'espèce nominale *A. detritus*, oblige cependant à reconsidérer le problème du parasitisme et de ses fluctuations. Il semble en effet exister des relations bioécologiques privilégiées entre *E. riouxi* et l'espèce B qui est la plus fréquemment parasitée et qui se rencontre préférentiellement dans les gîtes les moins salés.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier M. le P^r Rioux (Laboratoire d'Ecologie médicale et Pathologie parasitaire, Montpellier), M. le D^r Cousseran (Entente interdépartementale pour la Démoustication du Littoral méditerranéen, Montpellier), ainsi que tous leurs collaborateurs pour l'aide efficace qui nous a été apportée, aussi bien sur le plan de la connaissance de l'écologie des culicides de Camargue, que pour les récoltes de matériel sur le terrain.

Bibliographie

- Anderson R. S. (1958) : Méthode pour l'examen des nématodes en vue apicale. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 33, 171-172.
- Bird A. F. (1971) : The structure of nematodes. *Academic Press*, New York et Londres, 336 p.
- Doucet M.-M. (1977) : Introduction à l'étude d'*Isomermis* sp. (Nematoda : Mermithidae) parasite d'*Aedes detritus* (Haliday), (Diptera : Culicidae) en Camargue. *Diplôme d'Etudes Appr.*, U.S.T.L., Montpellier.
- Gabinaud A. (1975) : Ecologie de deux *Aedes* halophiles du littoral méditerranéen français *Aedes* (*Ochlerotatus*) *caspius* (Pallas, 1771), *Aedes* (*Ochlerotatus*) *detritus* (Haliday, 1833), (Nematocera : Culicidae). *Thèse Sci. Nat.* Université de Montpellier, 451 p.

- Poinar G. O., Jr (1977 a) : *Empidomermis cozii* n. gen., n. sp. (Mermithidae : Nematoda) a parasite of *Anopheles funestus* (Culicidae : Diptera) in West Africa. *Can. J. Zool.*, 55, 1475-1479.
- Poinar G. O., Jr (1977 b) : C.I.H. Key to the groups and genera of nematode parasites of invertebrates (edited by S. Willmott). Farnham Royal, Bucks, England ; Commonwealth Agricultural Bureaux, 43 p.
- Poinar G. O. Jr, Hess R. (1974 a) : Anatomy of the preparasitic stage of *Hydromermis conophaga* (Mermithidae : Nematoda). *J. Nematol.*, 6, 67-74.
- Poinar G. O., Jr, Hess R. (1974 b) : Structure of the preparasitic juveniles of *Filipjevimermis leipsandra* and some other Mermithidae (Nematoda). *Nematologica*, 20, 163-173.
- Poinar G. O., Jr, Otieno W. A. (1974) : Evidence of four molts in the Mermithidae. *Nematologica*, 20, 370.
- Rubtsov I. A. (1972) : [Mermithides aquatiques, I]. *Izdatel'stvo « Nauka »*, Leningrad, 254 p.
- Seinhorst J. W. (1959) : A rapid method for transfer of nematodes from fixative to anhydrous glycerine. *Nematologica*, 4, 67-69.
- Steiner G. (1933) : Some morphological and physiological characters of the Mermithides in their relationship to parasitism. *J. Parasitol.*, 19, 249-250.
- Verdier J.-M. (1978) : Biologie comparée de deux espèces jumelles. Un exemple chez les Arthropodes hématophages : les espèces A et B du complexe *Aedes (Ochlerotatus) detritus* (Haliday, 1833). (Diptera : Culicidae). *Thèse Sci. Nat*, Université de Montpellier, 109 p.
-