

**ENCAPSULEMENT CELLULAIRE
DE *CONTORTYLENCHUS DIPLOGASTER* V. LINSER.
(NEMATODA : ALLANTONEMATIDAE)
DANS LE TISSU APIDEUX D'*IPS SEXDENTATUS* BOERN.
(COLEOPTERA : SCOLYTIDAE).**

F. LIEUTIER et C. SEUREAU

Collaboration technique : M. Jastrabsky et P. Bonnafe

RÉSUMÉ. Les femelles parasites de *C. diplogaster* peuvent provoquer chez *I. sexdentatus* la formation de capsules cellulaires. Celles-ci, contenant chacune une femelle de Nématode accompagnée de ses œufs et de ses larves, peuvent être libres dans l'hémocoèle ou attachées au tissu adipeux de l'Insecte. Elles correspondent à une hypertrophie des cellules du tissu adipeux, aboutissant à la formation d'un syncytium. Les larves du Nématode qu'elles contiennent, s'en nourrissent, et les capsules âgées ne sont plus que des sacs bourrés de larves, qui finissent par éclater et libérer leur contenu dans l'hémocoèle de l'hôte. Le phénomène, observé ici chez un Tylenchoïdeia dont l'Insecte est l'hôte unique semble très répandu chez les Nématodes parasites d'Insectes, puisqu'il est déjà connu chez les Spiruroïdeia et les Filarioïdeia. D'autre part, alors que les adultes parasites de toutes les autres espèces d'Allantonematidae sont considérés comme libres dans l'hémocoèle de leur hôte, *C. diplogaster* semble pouvoir effectuer une partie de son développement à l'intérieur du tissu adipeux de l'hôte.

Cellular encapsulation of *Contortylenchus diplogaster* v. Lins. (Nematoda : Allantonematidae) in the fat body of *Ips sexdentatus* Boern. (Coleoptera : Scolytidae).

SUMMARY. The parasitic females of *C. diplogaster* may induce the formation of cellular capsules in *I. sexdentatus*. This capsules may be free in the body cavity or attached to the fat body of the Insect. Each of them contains one parasitic female accompanied by its eggs and its larvae. They correspond to hypertrophied fat body cells, which become a syncytium. The larvae of Nematode which are inside the capsule, feed on this, and the older capsules are only bags filled with larvae, which will end by breaking themselves and by setting free their content in the body cavity of the host. The phenomenon, here observed in a Tylenchoïdeia of which the Insect is the sole host, seems widely distributed in parasitic Nematodes of Insects, for it is already known in the Spiruroïdeia and Filarioïdeia. Otherwise, while the parasitic adults of all other species of Allantonematidae are considered to be free in the body cavity of their host, *C. diplogaster* may have a part of its life cycle inside the fat body of the host.

Laboratoire de Zoologie, Institut National Agronomique, 16, rue Cl. Bernard, 75231 Paris Cedex 05.

Laboratoire d'Histophysiologie Fondamentale et Appliquée, ERA CNRS 570, Université Pierre et Marie Curie, 12, rue Cuvier, 75005 Paris.

Accepté le 22 juillet 1981.

Contortylenchus diplogaster est un Nématode parasite de divers Scolytidae du genre *Ips* (Poinar, 1975). Les femelles fécondées pénètrent dans la larve de l'Insecte, y mûrissent leurs œufs, et pondent dans leur hôte quand celui-ci est au stade adulte (Fuchs, 1915 ; Rühm, 1956 ; Lieutier, 1979). Après éclosion, les larves du Nématode évoluent dans la cavité générale de l'Insecte jusqu'au 3^e stade. Après avoir quitté leur hôte, les parasites terminent leur cycle biologique dans ses galeries. Dans le Scolyte, les femelles parasites sont localisées le plus souvent dans l'hémocoèle, où l'on peut parfois les observer à l'intérieur de capsules cellulaires en compagnie de leurs œufs et de leurs larves (Fuchs, 1915 ; Nelmes et Hussain, 1972). Ces capsules peuvent être associées au tissu adipeux (Fuchs, 1915).

Lors de nos investigations sur le parasitisme d'*Ips sexdentatus* par *Contortylenchus diplogaster*, nos observations fréquentes de femelles de Nématodes encapsulées nous ont incité à déterminer la nature de cette capsule par une étude histologique et ultrastructurale.

Les capsules sont plus faciles à observer dans les Insectes adultes en fin de maturation, en essaimage, ou en ponte. Elles sont alors libres dans l'hémocoèle, ou attachées au tissu adipeux de l'Insecte, plus particulièrement dans l'extrémité postérieure de son abdomen. Elles mesurent de 330 à 780 μm , et contiennent généralement une femelle de *Contortylenchus*, accompagnée d'œufs et de larves. L'examen histologique montre des noyaux volumineux situés à la périphérie, dans un cytoplasme plus ou moins abondant, le centre de la capsule étant occupé par les Nématodes (fig. 1). L'étude ultrastructurale ne montre pas de membrane cellulaire entre les noyaux (fig. 2).

Ceux-ci, considérablement hypertrophiés (fig. 1 et 3), sont répartis de façon irrégulière, parfois regroupés dans la même zone de la capsule. Leur chromatine est disséminée uniformément dans tout le nucléoplasme ou groupée en de nombreux petits amas. Les nucléoles sont particulièrement denses et de petite taille (fig. 3). Par endroit, l'enveloppe nucléaire se ramifie, formant des boursouffures pouvant faire saillie de façon importante dans le cytoplasme (fig. 2). Dans les capsules âgées, le

PLANCHE I

FIG. 1. — Capsule contenant une femelle parasite de *Contortylenchus diplogaster* et ses larves. f : femelle parasite ; l : larves ; N : noyaux ; cyt : cytoplasme. Pour cette figure, ainsi que pour les fig. 3, 4 et 5, le trait d'échelle représente 100 μm .

FIG. 2. — Aspect ultrastructural de la capsule dans la région des noyaux. Noter l'absence de membrane cellulaire entre les noyaux. Les flèches indiquent les boursouffures dues aux ramifications de l'enveloppe nucléaire. chr : chromatine ; en : enveloppe nucléaire ; N : noyau ; re : réticulum endoplasmique ; m : mitochondrie. (Gx 6300).

FIG. 3. — Portion d'une capsule. chr : chromatine ; N : noyau hypertrophié ; nu : nucléole ; ze : zone externe du cytoplasme ; zi : zone interne.

FIG. 4. — Portion d'une capsule en fin d'évolution. mb : membrane de la capsule ; l : larves de Nématodes.

FIG. 5. — Capsule en fin d'évolution. f : femelle parasite ; l : larves de Nématodes ; mb : membrane de la capsule.

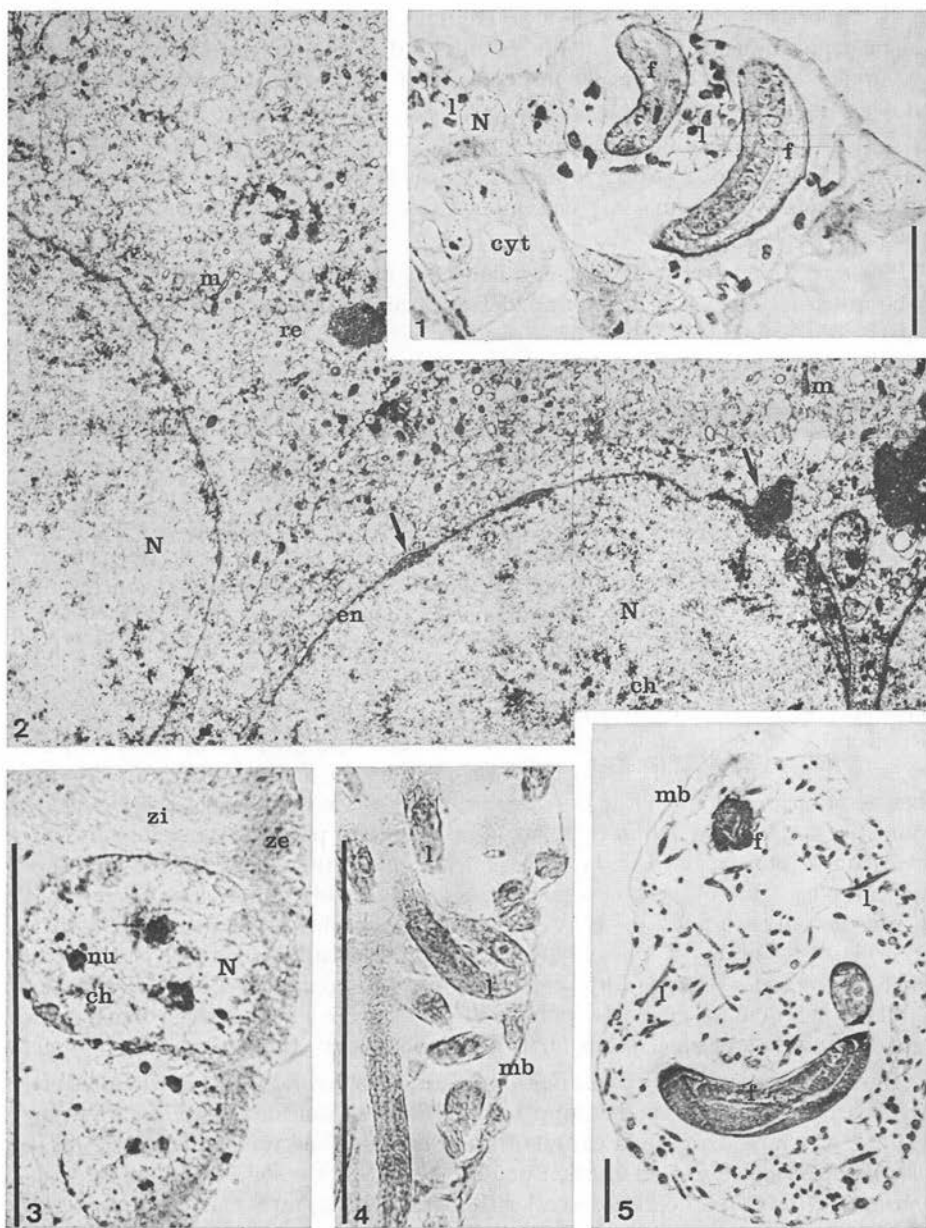


FIG. 1 à 5

cytoplasme présente deux zones (*fig. 3*) : une zone périphérique relativement étroite, dense, d'allure fibreuse, prenant le bleu d'aniline, et une zone interne lâche, fibreuse également, pratiquement non colorée, et en grande partie détruite par les larves de Nématodes. Les mitochondries, nombreuses, sont étroites et allongées, le reticulum endoplasmique est vésiculaire (*fig. 2*).

La surface externe de la capsule montre de très nombreux trachéocytes et de fines trachées formant réseaux. Nous n'avons pas observé de formations ressemblant à de la mélanine. Les hémocytes ne semblent pas non plus participer à la formation de la capsule.

Plus tard il ne subsiste de celle-ci qu'une fine membrane (*fig. 4*) constituant un sac bourré de larves (*fig. 5*), qui finit par être détruit totalement, libérant son contenu dans la cavité générale de l'Insecte.

Les capsules que nous décrivons correspondent certainement à ce qui a été observé par Fuchs (1915) et Nelmes et Hussain (1972), bien qu'ils n'aient pu en donner une interprétation exacte. Leurs liaisons fréquentes et plus ou moins étroites avec le tissu adipeux nous permettent de penser qu'elles se sont formées à partir de ce tissu. Il s'agit d'une hypertrophie des cellules adipeuses et d'une rupture de leur membrane cellulaire sous l'action du Nématode parasite, aboutissant à la formation d'un syncytium, à l'intérieur duquel se trouve encapsulée la femelle de *Contortylenchus*. Les larves issues des œufs pondus par la femelle du Nématode encapsulée se nourriraient alors aux dépens du contenu de la capsule.

Ce type de réaction cellulaire dû à la présence d'un parasite dans un tissu a déjà été signalé chez les Invertébrés, en particulier pour un certain nombre de Nématodes Spiruroïdea et Filarioïdea parasites d'Insectes (Salt, 1963 ; Poinar, 1969). C'est chez les Spiruroïdea que les observations ont été les plus nombreuses. La réaction peut concerner l'intestin (Schell, 1952 ; Seureau, 1972 ; 1973, Poinar et Hess, 1974), les tubes de Malpighi (Roubaud et Descazeaux, 1921), ou le tissu adipeux (Pflugfelder, 1950 ; Seureau, 1973 ; Cawthorn, 1980), et se manifeste par une hypertrophie cellulaire. Dans la plupart des cas, la formation d'un syncytium a été démontrée. Chez les Filarioïdea, des observations analogues, mais moins nombreuses, concernent généralement le tissu adipeux (Lavoipierre, 1958 ; Schacher et Khalil, 1968 ; Spratt, 1972 ; Petit et Spitalier-Kaveh, 1979). Le phénomène semble donc être très général pour les Nématodes parasites d'Insectes puisque, déjà connu chez les Spiruroïdea et les Filarioïdea dont le cycle est hétéroxène et l'Insecte l'hôte intermédiaire, nous montrons aussi son existence chez un Tylenchoïdea, dont l'Insecte est l'hôte unique.

Dans tous les cas, nous avons affaire à une réaction favorable au parasite puisque, loin d'être contrarié dans son développement, celui-ci est isolé des réactions de défense de l'hôte, et semble tirer de la capsule les substances nécessaires à une partie de sa croissance. Il s'agit d'une adaptation poussée du parasite à son hôte. L'un de nous (Lieutier, 1979, 1981) a déjà eu l'occasion de signaler l'adaptation étroite de *C. diplogaster* à *I. sexdentatus*, au niveau des cycles biologiques et de la physiologie de l'hôte, nous en avons ici une nouvelle confirmation au niveau de sa réaction cytopathologique. Comparé à l'échelle d'évolution de l'adaptation au parasitisme intracellulaire proposée

pour les Nématodes hétéroxènes (Seureau et Quentin, 1981), l'encapsulation de *C. diplogaster* rappellerait la réaction cellulaire qui caractérise le niveau 3 : une réaction d'hypertrophie du tissu parasité donne naissance à un syncytium contenant le parasite, sans dégradation préalable de cellules appartenant au même tissu.

La réaction décrite ici est analogue à celle observée lors du parasitisme des racines de certains végétaux par d'autres Tylenchoïdea, du genre *Meloidogyne* en particulier (Bird, 1974; Endo, 1975). Dans ce cas aussi, les cellules géantes servent à l'alimentation du parasite. L'hypertrophie cellulaire semble être déterminée par une sécrétion du Nématode, et une multiplication des noyaux pourrait intervenir dans la formation du syncytium, en plus de la rupture des membranes cellulaires. Nous pouvons supposer, comme l'on fait Poinar et Hess (1974), que certains de ces phénomènes sont semblables pour les Nématodes parasites d'Insectes.

Notre observation apporte également des faits nouveaux sur la biologie des Allantonematidae. En effet, alors que les adultes parasites de toutes les espèces de cette famille sont considérés comme libres dans l'hémocoèle de leur hôte, où ont lieu la ponte et l'éclosion des larves (Poinar, 1975), il semble que les femelles parasites de *C. diplogaster* puissent mûrir leurs œufs, pondre, et les jeunes larves effectuer une partie de leur développement, à l'intérieur du tissu adipeux de l'hôte.

Cependant, certaines femelles parasites de *C. diplogaster* sont observées libres dans l'hémocoèle, et non encapsulées, alors qu'elles n'ont pas pondu. Il est possible que cette observation soit simplement la conséquence de la grande fragilité des capsules qui seraient détruites lors de la dissection de l'hôte. Mais si réellement une partie des femelles parasites n'était pas encapsulée, il importerait de savoir si l'encapsulation peut ne concerner que certaines de ces femelles, ou s'il ne représente qu'une étape dans leur maturation à l'intérieur de l'Insecte, ou encore si certaines femelles parasite peuvent avoir utilisé en totalité le contenu de la capsule avant la fin de la maturation de leurs œufs. La résolution de ce problème nécessite des investigations supplémentaires.

BIBLIOGRAPHIE

- BIRD A. F. : Plant response to root-knot nematode. *Ann. Rev. Phytopathol.*, 1974, 12, 69-85.
- CAWTHORN R. J. : The cellular responses of migratory grasshoppers (*Melanoplus sanguinipes* F.) and African desert locusts (*Schistocerca gregaria*), to *Diplotriana tricuspis* (Nematoda : Diplotrianaidae). *Can. J. Zool.*, 1980, 58, 109-113.
- ENDO B. Y. : Pathogenesis of Nematode infected plants. *Ann. Rev. Phytopathol.*, 1975, 13, 213-238.
- FUCHS G. : Die Naturgeschichte der Nematoden und einiger anderer Parasiten 1. des *Ips typographus* — 2. des *Hyllobius abietis*. *Zool. Jb.*, 1915, 38, 109-222.
- LAVOPIERRE M. M. J. : Studies on the host-parasite relationship of filarial nematodes and their arthropod hosts. I : The sites of development and the migration of *Loa loa* in *Chrysops silacea*, the escape of the infective forms from the head of the fly and the effect of the worm on its insect host. *Ann. Trop. Med. Parasitol.*, 1958, 52, 103-121.
- LIEUTIER F. : Le parasitisme d'*Ips sexdentatus* (Coleoptera : Scolytidae) par *Contortylenchus diplogaster* (Nematoda : Allantonematidae). *Rev. Nématol.*, 1979, 2, 143-151.
- LIEUTIER F. : Rôle des nématodes endoparasites sur l'essaimage du Scolytide *Ips sexdentatus*. Action régulatrice du froid. *Oecol. Appl.*, 1981, 2, 357-368.
- NELMES A. J., HUSSAIN W. I., in POINAR G. O., Jr. : Insect Immunity to parasitic Nematodes. In : Contemporary topics in immunobiology, Vol. 4, Invertebrate immunology, 1974, 167-178. Cooper F. C., Ed. Plenum Press, New York.

- PETIT G., SPITALIER-KAVEH M. : La Filaire *Dipetalonema dessetae* chez *Aedes aegypti*. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1979, 54, 81-92.
- PELUGFELDER O. : Zooparasiten und die Reaktionen ihrer Wirtstiere, 198 p. G. Fischer, 1950. Jena.
- POINAR G. O., JR. : Arthropod Immunity to Worms in : JACKSON G. J., HERMAN R., SINGER I., Immunity to parasitic animals, 173-210. North-Holland publishing Company, Amsterdam, 1969.
- POINAR G. O., JR. : Entomogenous Nematodes, a manual and host list of Insect Nematode Associations, 317 p. E. J. Brill, Leiden, 1975.
- POINAR G. O., JR., HESS R. : An ultrastructural study of the response of *Blatella germanica* Orthoptera : Blattidae, to the nematode *Abbreviata caucasica* (Spiruroidea Physalopteridae). *Intern. J. Parasitol.*, 1974, 4, 133-138.
- ROUBAUD E., DESCAZEUX J. : Contribution à l'histoire de la mouche domestique comme agent vecteur des habronémoses d'Équidés. Cycle évolutif et parasitisme de l'*Habronema megastoma* (Rudolphi 1819) chez la mouche. *Bull. Soc. Path. Exot.*, 1921, 15, 471-506.
- RUHM W. : Die Nematoden der Ipiden. *Parasitol. Schrift.*, 1956, 6, 1-438.
- SALT G. : The defense reactions of insects to metazoan parasites. *Parasitology*, 1963, 53, 527-642.
- SCHACHER J. F., KHALIL J. M. : Development of *Foleyella philistinae* Schacher and Khalil, 1967 (Nematoda : Filarioidea) in *Culex pipiens molestus* with notes on pathology in the arthropod. *J. Parasitol.*, 1968, 54, 869-878.
- SHELL S. C. : Tissue reactions of *Blatella germanica* L. to the developing larva of *Physaloptera hispida* Schell, 1950 (Nematoda : Spiruroidea). *Trans. Amer. Microsc. Soc.*, 1952, 71, 293-302.
- SEUREAU C. : Données histologiques et ultrastructurales sur la réaction cellulaire de *Locusta migratoria* (Orthoptère, Acridien) parasité par *Rictularia proni* (Nematoda : Rictulariidae). *C. R. Acad. Sci., Sér. D.*, 1972, 274, 441-444.
- SEUREAU C. : Réactions cellulaires provoquées par les Nématodes Subulures et Spirurides chez *Locusta migratoria* (Orthoptère) : localisation et structure des capsules. *Z. Parasitenk.*, 1973, 41, 119-138.
- SEUREAU C., QUENTIN J. C. : Évolution de l'adaptation des Nématodes hétéroxènes à leur hôte intermédiaire : passage progressif d'un parasitisme extracellulaire à un parasitisme intracellulaire. *C. R. Acad. Sci.*, Sér. III, 1981, 292, 421-425.
- SPRATT D. M. : Natural occurrence histopathology and developmental stages of *Dirofilaria roemeri* in the intermediate host. *Intern. J. Parasitol.*, 1972, 2, 201-208.