

INFLUENCE DES NÉMATODES PARASITES sur l'hémolymphe des adultes d'*Ips sexdentatus* Boern. (COLEOPTERA : SCOLYTIDAE)

F. LIEUTIER¹

RÉSUMÉ. Les modifications provoquées par les nématodes parasites sur le volume des prélèvements d'hémolymphe et la teneur en protéines et en acides aminés hémolympatiques chez *Ips sexdentatus* sont suivies pendant la maturation de préessaimage et la préparation de la ponte des insectes, jusqu'au dépôt du premier œuf.

Le volume d'hémolymphe recueilli chez les insectes parasités est apparemment peu affecté par les nématodes. Les *Parasitaphelenchus* provoquent une nette diminution de la concentration en acides aminés, mais la concentration protéique n'est que peu modifiée. L'hypothèse d'une action spoliatrice directe des *Parasitaphelenchus* sur l'un ou l'autre des deux types de composés est avancée. Dans le cas d'un parasitisme par *Contortylenchus diplogaster*, la teneur en acides aminés et en protéines hémolympatiques est fortement augmentée, sauf chez les insectes en essaimage et les femelles en maturation de ponte. Ces résultats sont expliqués en faisant intervenir une stimulation de la synthèse et de la sécrétion protéique par le tissu adipeux d'*I. sexdentatus* sous l'action de la femelle parasite de *C. diplogaster*; cette stimulation serait accompagnée d'une dégradation des protéines synthétisées.

Mots clés : Scolytidae, *Ips sexdentatus*. Nématodes. *Parasitaphelenchus*. *Contortylenchus diplogaster*. Protéïnémie, Aminoacidémie. Spoliation. Synthèse protéique.

Influence of the parasitic Nematodes on the hemolymph of *Ips sexdentatus* Boern (Coleoptera : Scolytidae)

SUMMARY. The changes produced by parasitic nematodes in the volume of the hemolymph collected and the hemolymph protein and amino acid level in *Ips sexdentatus* are observed throughout pre-swarming maturation and ovarian maturation until the first oviposition.

The volume of the hemolymph collected in infected insects is apparently little affected by the nematodes. *Parasitaphelenchus* induce a marked decrease in amino acid concentration, but the protein concentration remains little modified. The hypothesis that *Parasitaphelenchus* exert a direct spoliatory action on any of the two types of compounds is suggested. In the case of infection by *Contortylenchus diplogaster* the hemolymph protein and amino acid concentration increases significantly except in the swarming insects and females during ovarian maturation. These findings can be accounted for by a stimulation of the protein synthesis and secretion by the fat body of *Ips sexdentatus* under the influence of the parasitic female of *C. diplogaster*. This stimulation would be accompanied by a degradation of the synthesized proteins.

Key-words : Scolytidae. *Ips sexdentatus*. Nematodes. *Parasitaphelenchus*. *Contortylenchus diplogaster*. Proteinemia. Aminoacidemia. Spoliation. Protein synthesis. Host-parasites relationships.

1. Avec la collaboration technique de Mmes M. Jastrabsky et P. Bonnafé.

Laboratoire de Zoologie, Institut National Agronomique, 16, rue Claude-Bernard, F 75005 Paris.

Accepté le 14 juin 1984.

I — Introduction

Dans une précédente note (Lieutier, 1984b), nous avons indiqué que les nématodes endoparasites *Parasitaphelenchus* sp., *P. sexdentati* et *Contortylenchus diplogaster* provoquaient une diminution importante des réserves protéiques du tissu adipeux de leur hôte *Ips sexdentatus*. Néanmoins, il était apparu que les modalités d'action des deux genres de parasites devaient être différentes. En effet, l'incorporation des protéines dans les ovaires est perturbée dans le cas d'un parasitisme par les *Parasitaphelenchus* mais ne paraît pas l'être lors d'un parasitisme par *C. diplogaster* (Lieutier, 1984b), alors que dans les deux cas la croissance des ovaires est fortement ralentie (Lieutier, 1982, 1984b).

Une des causes de cette divergence peut être recherchée dans la localisation des nématodes dans l'hôte et dans le déroulement de leur cycle. Ainsi, tous les *Parasitaphelenchus* évoluent du 3^e au 4^e stade larvaire dans la cavité générale de l'insecte-hôte où leur croissance est importante (Rühm, 1956 ; Saunders et Norris, 1961 ; Poinar, 1972). *C. diplogaster* est par contre localisé, pendant tout son développement parasitaire, à l'intérieur du tissu adipeux du Scolyte où ont lieu la maturation de la femelle parasite, sa ponte et la croissance des larves (Lieutier, 1984a). Toutefois, la compréhension des modalités d'action des deux types de parasites au niveau des substances azotées passe nécessairement par une étude des modifications biochimiques de l'hémolymphe provoquées par les nématodes. La présente note a pour objet d'apporter des informations sur ce point en ce qui concerne les protéines et les acides aminés totaux. Des résultats préliminaires concernant l'évolution des organes reproducteurs des insectes adultes parasités ou non ont déjà été publiés (Lieutier, 1982, 1984b) ainsi que des données sur l'évolution des populations parasitaires de ces insectes (Lieutier, 1979, 1980, 1984a). L'étude électrophorétique des protéines sera présentée ultérieurement.

Extrêmement peu d'études ont été consacrées aux modifications biochimiques induites par les nématodes chez les Scolytidae. Thong et Webster (1975) ont étudié l'influence de *Contortylenchus reversus* sur la composition biochimique de l'hémolymphe de *Dendroctonus pseudotsugae* pris à deux stades de son développement. Récemment, nous avons suivi, au cours de la maturation des adultes, les variations protéiques quantitatives dans les ovaires et le tissu adipeux d'*I. sexdentatus* parasités ou non par les *Parasitaphelenchus* ou *C. diplogaster* (Lieutier, 1984b). La plupart des études concernant l'action des nématodes sur les protéines hémolympatiques des insectes ont porté sur le rôle des Mermithides chez les Criquets (Gordon *et al.*, 1973 ; Jutsum et Goldworthy, 1974 ; Rutherford et Webster, 1978), les Simulies (Gordon *et al.*, 1978) et les Moustiques (Schmidt et Platzer, 1980b).

II — Méthodes et techniques

Les insectes sont suivis depuis le début du développement imaginal (insectes de coloration brune en maturation de préessaimage) jusqu'au début de la ponte (24^e heure après l'accouplement). Le cycle de développement d'*I. sexdentatus*, les méthodes utilisées pour classer les insectes par catégories et pour obtenir les divers stades de maturation, ainsi que les techniques de préparation des échantillons et de dosage des protéines et des acides aminés ont déjà été décrits en détail (Lieutier, 1983). Nous rappellerons néanmoins que les insectes, parasités ou non, sont obtenus dans la nature et que la contamination naturelle a lieu quand l'insecte est au stade larvaire, par les larves de 3^e stade de *Parasitaphelenchus* (Lieutier, 1980) et par les femelles fécondées de *C. diplogaster* (Lieutier, 1979). Le nombre de larves de *Parasitaphelenchus* observées chez les insectes parasités retenus pour l'étude varie de 5 à 150 (moyenne 25) par insecte, le nombre de femelles parasites de *C. diplogaster* par insecte varie de 1 à 23 (moyenne 3).

L'hémolymphe de l'hôte adulte est prélevée, et son volume mesuré dans une micropipette tarée, après avoir arraché une patte antérieure de l'insecte. Tous les prélèvements correspondant à une même catégorie d'insectes sont ensuite mélangés en un même lot. C'est sur ce lot que portent les dosages relatifs à cette catégorie, chaque dosage étant répété 3 à 9 fois selon la quantité d'hémolymphe disponible. Les protéines sont dosées par le réactif de Folin-Ciocalteu selon la méthode de Lowry *et al.* (1951) modifiée par Parker (1971). Les acides aminés sont dosés par le réactif à la ninhydrine selon la méthode de Rosen (1957). Les intervalles de confiance des volumes d'hémolymphe recueillie sont calculés pour un coefficient de sécurité de 95 %. Dans ce cas, les différences entre insectes témoins et insectes parasités sont testées par test « T » au seuil de 95 %. Pour les dosages de protéines et d'acides aminés, par suite du regroupement de tous insectes d'une même catégorie en un seul lot, il n'est pas possible d'effectuer des tests statistiques dans le but d'évaluer le rôle de la variabilité individuelle dans les différences entre insectes parasités et non parasités. Nous avons donc dans ce cas simplement indiqué, pour chaque lot, les valeurs extrêmes obtenues lors de la répétition des dosages sur ce lot.

III — Résultats

3.1. *Volume de l'hémolymphe* (fig. 1)

Étant donné la méthode de prélèvement, le volume sanguin recueilli ne correspond pas au volume sanguin total, mais on peut penser qu'il représente une fraction assez constante de celui-ci. Les variations du volume sanguin recueilli doivent donc être proportionnelles aux variations du volume réel. Ces variations apparaissent analogues chez les insectes parasités par les *Parasitaphelenchus*, par *C. diplogaster*

et chez les insectes non parasités. Chez les mâles et les femelles à l'essaimage pour les deux cas de parasitisme, chez les mâles à la 6^e heure dans le cas d'un parasitisme par *C. diplogaster* et chez les femelles à la 24^e heure dans le cas d'un parasitisme par *Parasitaphelenchus*, les quantités d'hémolymphe recueillies apparaissent légèrement plus élevées chez les *Ips* parasités que chez les témoins, la différence étant significative au seuil de 95 %.

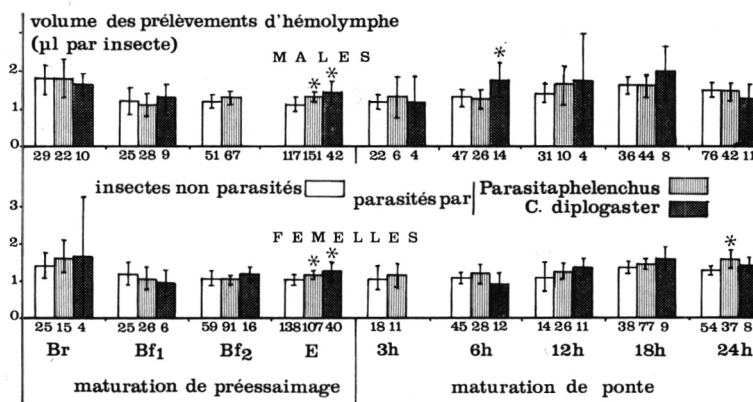


FIG. 1. — Variations du volume des prélèvements d'hémolymphe chez les *Ips sexdentatus* témoins et chez les parasités par les *Parasitaphelenchus* ou *C. diplogaster*. Le nombre d'insectes examinés dans chaque catégorie est indiqué sous les histogrammes. Chez les insectes parasités, les valeurs différant significativement (seuil de 95 %) de celles des insectes témoins sont indiquées par un astérisque (*). Br : insectes en nutrition, de coloration brune ; Bf₁ : insectes en nutrition, de coloration brun foncé ; Bf₂ : insectes de coloration brun foncé, ayant terminé leur nutrition ; E : insectes en essaimage ; 3h, 6h, 12h, 18h, 24h : temps écoulé depuis l'accouplement.

3.2. Concentration en protéines (fig. 2)

Les variations de la concentration en protéines hémolymphatiques sont identiques pour les trois groupes d'insectes, mais les quantités diffèrent notablement.

Chez les insectes parasités par les *Parasitaphelenchus*, la teneur en protéines semble légèrement plus faible que chez les témoins, sauf chez les mâles après l'accouplement où les quantités sont identiques. Par contre, le parasitisme par *C. diplogaster* s'accompagne d'une augmentation très nette de la concentration protéique de l'hémolymphe chez les femelles avant l'accouplement et chez les mâles pendant tout leur développement sauf à l'essaimage. Chez les femelles après l'accouplement, cette concentration est inférieure à celle des témoins.

3.3. Concentration en acides aminés (fig. 3)

La concentration en acides aminés hémolymphatiques ne suit pas, chez les insectes parasités, les mêmes variations que chez les témoins puisque, au lieu de varier en sens inverse de la concentration protéique (Lieutier, 1983), elle varie dans le même sens. De plus, une contamination par les *Parasitaphelenchus* provoque

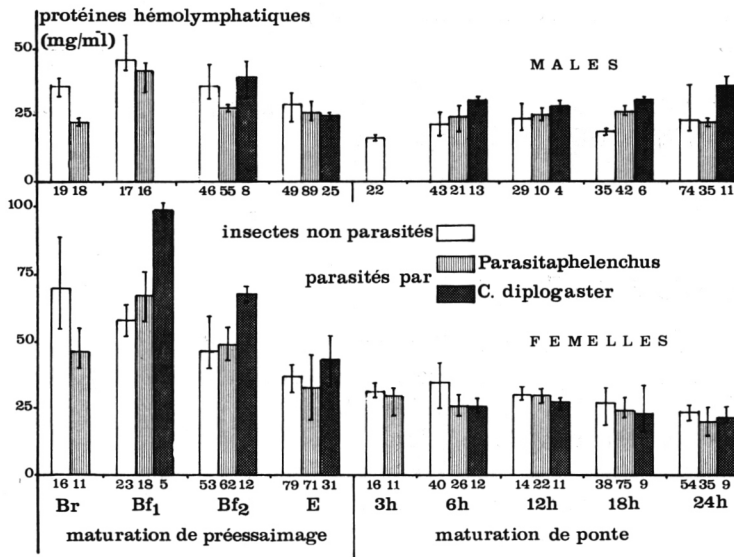


FIG. 2. — Concentration en protéines hémolymphatiques chez les *Ips sexdentatus* témoins et chez les parasités par les *Parasitaphelenchus* ou *C. diplogaster*. Pour chaque catégorie le nombre d'insectes dont l'hémolymphe a été regroupée est indiqué sous les histogrammes. Les limites de variations signalées ne correspondent pas à un intervalle de confiance, mais aux valeurs extrêmes des dosages pour une catégorie donnée (cf. Méthodes et techniques). La signification des abréviations est la même que dans la figure 1.

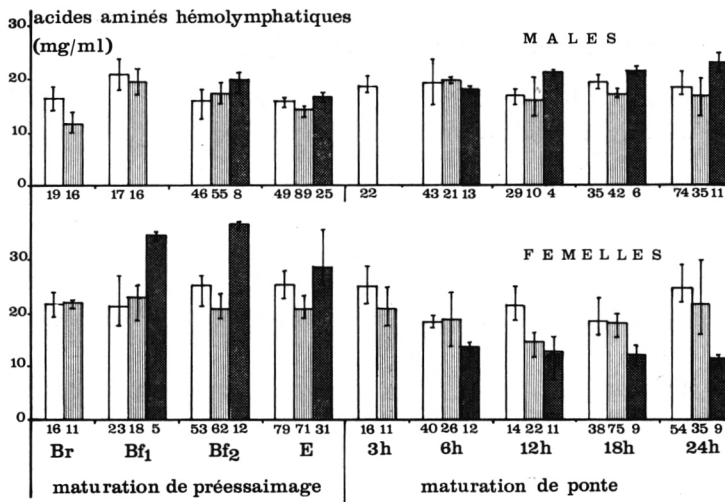


FIG. 3. — Concentration en acides aminés hémolymphatiques chez les *Ips sexdentatus* témoins et chez les parasités par les *Parasitaphelenchus* ou *C. diplogaster*. Pour chaque catégorie, le nombre d'insectes dont l'hémolymphe a été regroupée est indiqué sous les histogrammes. Les limites de variations signalées correspondent aux valeurs extrêmes des dosages pour une catégorie donnée (cf. Méthodes et techniques). La signification des abréviations est la même que dans la figure 1.

une nette diminution de la concentration en acides aminés, surtout chez les femelles. Dans le cas d'un parasitisme par *C. diplogaster*, au contraire, la concentration en acides aminés est supérieure à celle des témoins chez les mâles pendant tout leur développement et chez les femelles avant accouplement, alors qu'elle est nettement inférieure chez les femelles après accouplement.

IV — Interprétation et discussion

4.1. *Volume de l'hémolymphe*

L'action des nématodes parasites sur le volume de l'hémolymphe de l'hôte a été peu prise en compte jusqu'à présent. Gordon et Webster (1971) chez *Schistocerca gregaria* n'ont pas noté de modifications, tandis que Schmidt et Platzer (1980b) indiquent une augmentation de ce volume chez *Culex pipiens* parasité par *Romanomermis culicivorax*. Chez *I. sexdentatus*, malgré un volume d'hémolymphe significativement supérieur dans quelques cas chez les insectes parasités, il paraît difficile de conclure car en général les différences sont faibles. A cause de la place qu'ils occupent les parasites doivent avoir tendance à diminuer le volume d'hémolymphe ; en revanche, puisque le tissu adipeux et les ovaires des insectes parasités sont réduits (Lieutier, 1982, 1984b), l'hémolymphe doit pouvoir occuper le volume laissé par ces organes de façon à maintenir la turgescence de l'animal. L'opposition de ces deux facteurs explique sans doute que leur résultante n'apparaisse pas clairement.

4.2. *Teneur en protéines et en acides aminés*

Nous avons rapporté au paragraphe Méthodes et techniques les raisons pour lesquelles il n'a pas été possible d'obtenir des intervalles de confiance pour les teneurs en protéines et en acides aminés, mais seulement d'indiquer les valeurs extrêmes des dosages.

Toutefois, les résultats des figures 2 et 3, pour les trois catégories d'insectes, montrent que l'intervalle entre ces valeurs extrêmes pour un lot donné est toujours réduit. De plus, les différences entre insectes parasités et non parasités par un nématode déterminé ont lieu toujours dans le même sens pour une séquence de développement homogène (soit avant essaimage, soit après essaimage). En conséquence, nous pensons que les différences observées sont dues à une réelle action des parasites sur les insectes et non au hasard.

4.2.1. *Cas du parasitisme par les Parasitaphelenchus*

Deux possibilités existent pour expliquer la diminution importante du taux d'acides aminés hémolympatiques chez les insectes parasités :

a) Les larves de *Parasitaphelenchus* utilisent des quantités importantes d'acides aminés lors de leur développement dans l'insecte, de même que cela a été montré

pour les Mermithides parasites (Gordon et Webster, 1972 ; Rutherford *et al.*, 1977 ; Rutherford et Webster, 1978). La régulation de la concentration hémolympatique en acides aminés, par dégradation des protéines de réserve du tissu adipeux, ainsi que le défaut d'acides aminés de l'hémolymphe en tant que matière première pour la synthèse des protéines, seraient alors les causes des très faibles réserves protéiques du tissu adipeux (Lieutier, 1984b). La légère diminution du taux de protéines hémolympatiques en serait la conséquence.

b) Les larves de *Parasitaphelenchus* utilisent directement les protéines de l'hémolymphe. La synthèse et la sécrétion protéiques régulatrices de la part du tissu adipeux expliqueraient alors que la diminution des protéines hémolympatiques ne soit que légère. Le tissu adipeux, prélevant dans l'hémolymphe les acides aminés dont il a besoin, provoquerait la chute de leur concentration. La diminution des réserves protéiques du tissu adipeux est aussi en accord avec cette deuxième possibilité.

Il n'est pas possible, dans l'état actuel, de choisir entre ces deux modalités mais dans les deux cas, il apparaît que le tissu adipeux, par son action régulatrice, réussit à maintenir le taux de protéines hémolympatiques à un niveau voisin de celui des insectes non parasités. Toutefois, cette action ne suffit pas à permettre une incorporation normale des protéines dans les ovaires (Lieutier, 1984b). Le fait que la diminution du taux d'acides aminés hémolympatiques soit nette surtout chez les femelles est lié d'ailleurs à ce que ces dernières doivent en outre mûrir leurs ovaires.

L'impact des *Parasitaphelenchus* peut donc s'expliquer de façon relativement simple, par une action spoliatrice directe sur les acides aminés ou les protéines hémolympatiques de leur hôte. Une étude électrophorétique et immunologique des protéines de l'hémolymphe, des ovaires et du tissu adipeux devrait nous aider quelque peu dans le choix de l'une des deux possibilités que nous avons évoquées ci-dessus. Il convient cependant de remarquer qu'on ne peut pas exclure totalement l'hypothèse d'une action indirecte par l'intermédiaire du système neuro-endocrine du Scolytide.

4.2.2. Cas du parasitisme par *C. diplogaster*

C. diplogaster provoque une élévation très importante et simultanée de la concentration hémolympatique en protéines et en acides aminés.

Ces résultats sont en opposition avec ceux de Thong et Webster (1975) chez *D. pseudotsugae*, mais sont comparables à ceux de Jutsum et Goldworthy (1974) et Rutherford et Webster (1978) chez les criquets parasités par *M. nigrescens* en ce qui concerne les acides aminés. Pour les protéines, il n'a encore jamais été signalé de faits semblables lors d'un parasitisme par nématodes, mais de telles observations ont déjà été rapportées chez les insectes parasités par divers Hyménoptères.

C'est le cas par exemple de *Pristiphora erichsonii* parasité par *Mesoleius tenthrædinis* (Barlow, 1962) ou de *Manduca sexta* parasité par *Apanteles congregatus* (Dahlman, 1969).

Chez *I. sexdentatus*, diverses hypothèses peuvent être envisagées pour expliquer la surabondance de ces produits. Dans le cas où ils sont « sécrétés » par l'hôte, ils peuvent être dus à une destruction de certains tissus, en particulier du tissu adipeux par suite, par exemple, de la présence des nématodes en son sein ; ils peuvent être dus aussi à une modification du métabolisme des protéines (et des acides aminés) dans le tissu adipeux, cette action pouvant être directe ou indirecte ; ils peuvent être dus enfin à une réaction de défense par synthèse de produits « humoraux ». Dans le cas où ils sont sécrétés par le parasite, les protéines et les acides aminés supplémentaires peuvent être des déchets évacués par les nématodes ; ils peuvent être aussi des produits de sécrétion ayant une action déterminée sur l'hôte.

Une étude électrophorétique et immunologique apporterait sans doute des précisions, en particulier sur l'origine des protéines surabondantes. Toutefois, on peut déjà remarquer, d'une part que ce surplus de protéines et d'acides aminés est beaucoup plus important chez les femelles, d'autre part qu'il disparaît chez celles-ci après l'accouplement, alors qu'il persiste au même moment chez les mâles. Il semble donc y avoir sécrétion puis utilisation plus importante de ces produits chez les Scolytes femelles. Or, ce sont précisément celles-ci qui possèdent normalement le taux le plus élevé de protéines et d'acides aminés et qui utilisent le plus ces produits au cours de leur maturation (Lieutier, 1983). *C. diplogaster* semble ainsi n'avoir fait qu'accentuer une tendance naturelle. Cette remarque tend à prouver que c'est dans l'hôte qu'il faut rechercher l'origine des composés supplémentaires au moins pour une partie d'entre eux, en particulier par stimulation de leur synthèse et de leur sécrétion. Il est en effet peu probable que des produits ayant leur origine dans le parasite puissent être utilisés par l'hôte ; on ne voit pas non plus pourquoi de tels produits seraient sécrétés en quantité plus grande chez les femelles que chez les mâles, puisque l'importance du parasitisme est la même dans les deux sexes (Lieutier, 1979). La disparition de la quantité supplémentaire de protéines au moment de la vitellogenèse prouve d'autre part que certaines au moins des protéines vitellogènes sont concernées par cette stimulation.

Les protéines et les acides aminés « sécrétés » massivement sous l'action des Nématodes seraient donc utilisés, d'une part pour la maturation de l'insecte, d'autre part pour le développement du parasite. Or, au moins chez les Mermithides, il semble que les molécules absorbées par les nématodes parasites soient de très petite taille (acides aminés, sucres simples) ; les protéines ne seraient pas absorbées (Gordon et Webster, 1972 ; Rutherford et Webster, 1978, Rutherford *et al.*, 1977). Si c'est aussi le cas des Allantonematidae, *C. diplogaster* doit alors nécessairement dégrader les protéines dont il a induit la synthèse. Le taux important d'acides aminés aurait alors cette origine, seul le métabolisme des protéines étant modifié par la présence du parasite. Cela n'exclut cependant pas a priori la possibilité d'une absorption simultanée de certaines macromolécules par les nématodes. De plus, la dégradation des protéines synthétisées ne serait pas totale puisque la concentration protéique hémolympatique reste élevée. Il est probable aussi que les acides aminés ne proviennent pas tous de la dégradation des protéines de l'hôte et, inversement, que ceux qui en sont issus ne sont pas tous utilisés. Une certaine quantité des produits de

dégradation doit en effet être utilisée pour le développement des nématodes, tandis qu'elle est remplacée par les déchets de ces derniers. Un suivi des variations qualitatives en acides aminés, apporterait sans doute des précisions à ce sujet.

Gordon *et al.* (1973), Rutherford et Webster (1978) chez *S. gregaria* et Schmidt et Platzer (1980a) chez *C. pipiens* pensent que les Mermithides parasites stimulent le catabolisme (ou diminuent l'anabolisme) des protéines du tissu adipeux de leur hôte. Cette hypothèse permet d'expliquer une augmentation de la teneur en acides aminés hémolymphatiques, peut-être l'apparition de certaines protéines de faible poids moléculaire, mais certainement pas l'augmentation considérable du taux de protéines que l'on observe dans l'hémolymphe d'*I. sexdentatus*. Une destruction du tissu adipeux pourrait aussi expliquer une augmentation simultanée des protéines et des acides aminés hémolymphatiques, mais on expliquerait alors difficilement que les variations protéiques de l'hémolymphe et du tissu adipeux soient les mêmes que chez les insectes non parasités. Il en est de même de l'hypothèse qui fait intervenir des produits humoraux de défense. Nous sommes donc amené à retenir essentiellement l'hypothèse que *C. diplogaster* provoque une stimulation de la synthèse et de la sécrétion des protéines par le tissu adipeux de son hôte, ainsi qu'une dégradation des protéines synthétisées.

Cette interprétation est en accord avec nos précédentes observations (Lieutier, 1984b). Ainsi, la très faible teneur en protéines du tissu adipeux va dans le sens d'une stimulation de la synthèse et de la sécrétion protéique. Par ailleurs, la forte concentration hémolymphatique en protéines explique que l'incorporation de ces composés dans les ovaires ne paraisse pas perturbée (Lieutier, 1984b), d'autant plus que ce taux élevé doit stimuler l'activité des corps allates, ce qui favorise l'incorporation dans les ovaires (Cassier, 1967).

L'activation de la synthèse protéique dans le tissu adipeux, sous l'influence des nématodes parasites de cet organe, a déjà été montrée chez *Aedes aegypti* parasité par les filaires *Breinvia sergenti* et *Dipetalonema dessetae* (Kan et Ho, 1972 ; Petit et Spitalier-Kaveh, 1979). Les mécanismes de cette activation demeurent inconnus. Il paraît logique de supposer, dans le cas de *C. diplogaster*, qu'une sécrétion de la femelle parasite intervient, mais on ne peut rien avancer quant aux caractéristiques de cette sécrétion.

REMERCIEMENTS. L'auteur remercie Monsieur C. Chararas, Directeur de recherches au C.N.R.S., Membre de l'Institut, d'avoir bien voulu relire et critiquer le manuscrit. Il remercie aussi Messieurs Bonnaire et Tendron, Chefs de Centre, Messieurs Corbaz, Grillo, Lerouet, Maudua, Trochesec, Vayssette et Vincq, Chefs de Secteurs, de l'Office National des Forêts, ainsi que Monsieur Rousseau, Technicien au Service Régional d'Aménagement Forestier de la Région Centre, pour l'aide qu'ils lui ont apportée lors de ses recherches sur le terrain et pour la fourniture du matériel nécessaire aux élevages.

BIBLIOGRAPHIE

- BARLOW J. S. : An effect of parasitism on hemolymph electrophoregrams. *J. Invert. Pathol.*, 1962, 4, 274-275.
- CASSIER P. : La reproduction des insectes et la régulation de l'activité des corps allates. *Ann. biol.*, 1967, 6, 595-670.
- DAHLMAN D. L. : Haemolymph specific gravity, soluble total protein, and total solids of plant reared, normal and parasitized diet-reared tobacco hornworm larvae. *J. Insect Physiol.*, 1969, 15, 2075-2084.
- GORDON R., CONDON W. J., EDGAR W. J., BABIE S. J. : Effects of Mermithid parasitism on the haemolymph composition of the larval blackflies *Prosimulium mixtum/fuscum* and *Simulium venustum*. *Parasitology*, 1978, 77, 367-374.
- GORDON R., WEBSTER J. M. : *Mermis nigrescens* : Physiological relationship with its host, the adult desert locust *Schistocerca gregaria*. *Exp. Parasitol.*, 1971, 29, 66-79.
- GORDON R., WEBSTER J. M. : Nutritional requirements for protein synthesis during parasitic development of the entomophilic nematode *Mermis nigrescens*. *Parasitology*, 1972, 64, 161-172.
- GORDON R., WEBSTER J. M., HISLOP T. G. : Mermithid parasitism, protein turnover and vitellogenesis in the desert locust, *Schistocerca gregaria* Forskål. *Comp. Biochem. Physiol.*, 1973, B 46, 575-593.
- JUTSUM A. R., GOLDSWORTHY G. J. : Some effects of mermithid infection on metabolic reserves and flight in *Locusta*. *Int. J. Parasitol.*, 1974, 4, 625-630.
- KAN S. P., HO B. C. : Development of *Breintia sergenti* (Dipetalonematidae) in the fat body of mosquitoes. II — Ultrastructural changes in the fat body. *J. Med. Entomol.*, 1972, 9, 255-261.
- LIEUTIER F. : Le parasitisme d'*Ips sexdentatus* (Coleoptera : Scolytidae) par *Contortylenchus diplogaster* (Nematoda : Allantonematidae). *Rev. Nematol.*, 1979, 2, 143-151.
- LIEUTIER F. : Le parasitisme d'*Ips sexdentatus* (Boern) (Coleoptera : Scolytidae) par les nématodes du genre *Parasitaphelenchus* Fuchs. Relations avec le parasitisme par *Contortylenchus diplogaster* (V. Lins). *Rev. Nematol.*, 1980, 3, 271-281.
- LIEUTIER F. : Les variations pondérales du tissu adipeux et des ovaires, et les variations de longueur des ovocytes chez *Ips sexdentatus* Boern. (Coleoptera : Scolytidae). Relations avec le parasitisme par les Nématodes. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1982, 57, 407-418.
- LIEUTIER F. : Variations du volume et de la concentration en protéines et en acides aminés de l'hémolymph chez les adultes d'*Ips sexdentatus* Boern. (Coleoptera : Scolytidae). *Z. ang. Entomol.*, 1983, 95, 447-457.
- LIEUTIER F. : Observations histologiques sur les capsules induites par *Contortylenchus diplogaster* V. Lins. (Nematoda : Allantonematidae) dans le tissu adipeux d'*Ips sexdentatus* Boern. (Coleoptera : Scolytidae). *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1984, 59, 245-251.
- LIEUTIER F. : Ovarian and fat body protein concentration in *Ips sexdentatus* Boern. (Coleoptera : Scolytidae) parasitized by Nematodes. *J. Invert. Pathol.*, 1984b, 43, 21-31.
- LOWRY D. H., ROSEBROUGH N. J., FARR A., RANDALL R. J. : Protein measurement with Folin phenol reagent. *J. Biol. Chem.*, 1951, 193, 265-275.
- PETIT G., SPITALIER-KAVEH M. : La filaire *Dipetalonema dessetae* chez *Aedes aegypti*. Étude du tissu adipeux parasité. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1979, 54, 81-82.
- PARKER R. : A comparison of haemolymph proteins in two species of *Leptinotarsa* beetles. *J. Insect Physiol.*, 1971, 17, 1689-1698.
- POINAR G. O. : Nematodes as facultative parasites of insects. *Ann. Rev. Entomol.*, 1972, 17, 103-122.
- ROSEN H. : A modified ninhydrine colorimetric analysis for amino acids. *Arch. Biochem. Biophys.*, 1957, 67, 10-15.
- RÜHM W. : Die Nematoden der Ipiden. *Parasitol. SchrReihe*, 1956, 6, 1-437.
- RUTHERFORD T. A., WEBSTER J. M. : Some effects of *Mermis nigrescens* on the hemolymph of *Schistocerca gregaria*. *Can. J. Zool.*, 1978, 56, 339-347.
- RUTHERFORD T. A., WEBSTER J. M., BARLOW J. S. : Physiology of nutrient uptake by the entomophilic nematode *Mermis nigrescens* (Mermithidae). *Can. J. Zool.*, 1977, 55, 1773-1781.
- SAUNDERS J. L., NORRIS D. M. : Nematode parasites and associates of the smaller European elm bark beetle, *Scolytus multistriatus* (Marsham) *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 1961, 54, 792-798.
- SCHMIDT S. P., PLATZER E. G. : An investigation of possible *Romanomermis culicivora* proteins in the hemolymph of *Culex pipiens*. *J. Invert. Pathol.*, 1980a, 36, 149-158.
- SCHMIDT S. P., PLATZER E. G. : Changes in body tissues and hemolymph composition of *Culex pipiens* in response to infection by *Romanomermis culicivora*. *J. Invert. Pathol.*, 1980b, 36, 240-254.
- THONG C. H. S., WEBSTER J. M. : Effects of *Contortylenchus reversus* (Nematoda, Sphaerulariidae) on hemolymph composition and oocyte development in the beetle *Dendroctonus pseudotsugae* (Col. Scol.). *J. Invert. Pathol.*, 1975, 26, 91-98.