

**MODIFICATIONS DU SPECTRE PROTÉIQUE DE L'HÉMOLYMPHE
ET DES OVAIRES D'*IPS SEXDENTATUS*
(COLEOPTERA : SCOLYTADAЕ)
SOUS L'ACTION DES NÉMATODES PARASITES**

F. LIEUTIER*, M. JASTRABSKY, P. BONNAFE

RÉSUMÉ. Les modifications du spectre protéique de l'hémolymphe et des ovaires d'*Ips sexdentatus* sous l'action des nématodes parasites *Contortylenchus diplogaster*, *Parasitaphelenchus* sp., et *P. sexdentati* sont examinées au cours de la maturation des insectes adultes. Les *Parasitaphelenchus* ne déterminent aucune modification de l'existence ou de l'importance relative des différentes fractions hémolymphatiques et ovariennes de leur hôte. Leur action apparaît donc non spécifique. *C. diplogaster* détermine l'apparition de deux fractions glycoprotéiques supplémentaires A et B, dans l'hémolymphe des insectes parasités, mais ne modifie pas le spectre protéique ovarien. Il n'a pas été possible de déterminer l'origine ou le rôle des fractions A et B. L'importance relative des autres fractions hémolymphatiques n'est pas modifiée, ce qui permet de penser que la stimulation de la synthèse et de la sécrétion protéique chez l'hôte, sous l'action de *C. diplogaster*, constitue un phénomène non spécifique et doit être due à quelque substance agissant à un niveau général chez le scolyte. L'incorporation ovarienne d'aucune protéine n'est modifiée chez les insectes parasités par *C. diplogaster*. Associés à ceux des électrophorèses, les résultats des tests d'immunodiffusion réalisés entre des sérums anti-*Parasitaphelenchus* ou anti-*C. diplogaster* d'une part, et l'hémolymphe des insectes parasités ou non parasités d'autre part, ne permettent pas de déterminer si ce sont les protéines ou les acides aminés qui constituent la base de l'alimentation azotée des *Parasitaphelenchus*. Il semble par contre vraisemblable que *C. diplogaster* s'alimente principalement aux dépens d'acides aminés résultant d'une dégradation, en grande partie non spécifique, des protéines hémolymphatiques de son hôte.

Modifications of the hemolymph and ovarian protein pattern induced by parasitic Nematodes in *Ips sexdentatus* (Coleoptera : Scolytidae).

SUMMARY. The modifications of the haemolymph and ovarian protein pattern in *Ips sexdentatus* as affected by parasitic nematodes *Contortylenchus diplogaster*, *Parasitaphelenchus* sp. and *P. sexdentati* were examined during adult insect maturation. *Parasitaphelenchus* have no effect on the occurrence or relative importance of various haemolymph and ovarian fractions of their host. Thus, it seems to have a non specific action. *C. diplogaster* causes the occurrence of two additional glycoproteic fractions A and B in the haemolymph of infected insects, but does not alter the ovarian protein pattern. The origin and role of fractions A and B could not be determined. The relative importance of the other haemolymph fractions is not altered, which suggests that stimulation of the protein synthesis and secretion in the host as affected by *C. diplogaster* is a

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

* Adresse actuelle : INRA — Station de Zoologie forestière — Ardon, F 45160 Olivet.

Accepté le 4 décembre 1984.

non specific phenomenon which may be due to some substance acting at a general level on the bark beetle. Insects attacked by *C. diplogaster* show no change in ovarian protein incorporation. Electrophoretic data, together with the results of immunodiffusion tests carried out between anti-*Parasitaphelenchus* or anti-*C. diplogaster* sera on the one hand, and the haemolymph of infected or non infected insects on the other hand, give no clue as to whether the nitrogen feed of *Parasitaphelenchus* consists basically of proteins or amino acids. However, *C. diplogaster* is likely to feed mainly on amino acids derived from the largely non-specific degradation of the haemolymph proteins of its host.

Introduction

Les nématodes parasites *Contortylenchus diplogaster* (Allantonematidae) *Parasitaphelenchus* sp. et *Parasitaphelenchus sexdentati* (Aphelenchoïdidae) provoquent chez leur hôte *Ips sexdentatus* un certain nombre de perturbations en particulier un retard de maturation et une baisse de fécondité des insectes parasités estimée à 50 % (Lieutier, 1981, 1982a). Nous avons pu montrer que ces perturbations correspondaient dans tous les cas à un moindre développement des ovaires et du tissu adipeux (Lieutier, 1982b, 1984). Toutefois, le mode d'action des deux types de parasites est apparu différent. Ainsi, les *Parasitaphelenchus* perturbent l'incorporation des protéines dans les ovaires des scolytes, par suite semble-t-il de leur action spoliatrice. *C. diplogaster* en revanche provoquerait une stimulation de la synthèse et de la sécrétion protéique par le tissu adipeux de son hôte, de sorte que l'incorporation des protéines dans les ovaires de ce dernier ne paraît pas affectée (Lieutier, 1984, 1985). Ces considérations résultent d'études réalisées sur les quantités totales des protéines dans l'hémolymph, les ovaires et le tissu adipeux d'*Ips sexdentatus*. Cependant, des informations supplémentaires sont nécessaires afin de préciser les modalités d'action de chacun des parasites. C'est ce que nous nous proposons d'apporter dans la présente note, par une étude électrophorétique de l'hémolymph et des ovaires.

Les modifications du spectre protéique des insectes sous l'influence des nématodes parasites ont fait l'objet d'un certain nombre de recherches dont les résultats sont variables. Chez les Criquets et les Simulies parasités par les Mermithides, Gordon et coll. (1973, 1978) n'ont pas noté de modifications, toutes les fractions protéiques étant affectées par la diminution de la concentration hémolympatique. Par contre Röseler et Röseler (1973) signalent une diminution particulière des fractions vitellogènes chez *Bombus terrestris* parasité par *S. bombi*. Chez les Scolytidae, Thong et Webster (1975) ont simplement noté une légère augmentation de deux fractions chez les jeunes mâles de *D. pseudotsugae* hébergeant *C. reversus*.

Méthodes et techniques

L'étude porte sur des *Ips* adultes des deux sexes pris à 3 stades de leur maturation : l'essaimage, la sixième heure et la dix-huitième heure après l'accouplement. Les méthodes utilisées pour obtenir les différents stades de maturation, les techniques de préparation des échantillons, les techniques d'électrophorèse et le mode de numé-

rotation des fractions et groupes de fractions protéiques ont déjà été rapportés (Lieutier 1982b, 1984, 1985 ; Lieutier et coll., 1984). Une étude immunologique destinée à permettre une comparaison des protéines des nématodes avec celles de l'hémolymphe d'*I. sexdentatus* est conduite grâce à l'immunodiffusion en gel (technique d'Ouchterlony). La préparation des antisérums anti-nématode est réalisée de la manière suivante :

— dans le cas des *Parasitaphelenchus*, des larves de nématodes récoltées dans des *Ips* contaminés sont lavées 5 fois puis broyées dans 1 ml d'eau distillée. le broyat n° 1 contient 2 000 larves, le broyat n° 2 en contient 10 000. Ces broyats sont injectés, par voie sous-cutanée, à un lapin dont on a vérifié que le sérum ne précipite pas naturellement les protéines de l'hémolymphe d'*I. sexdentatus*.

Jour 1	: 1 ^{re} injection	: 0,2 ml de broyat n° 1	× 1 ml d'adjuvant de Freund complet	
Jour 14	: 2 ^e injection	: 0,4 ml	— + 1 ml	—
Jour 21	: 3 ^e injection	: 0,16 ml de broyat n° 2	+ 0,74 ml	—
Jour 28	: 4 ^e injection	: 0,15 ml	— + 1 ml	—
Jour 35	: 5 ^e injection	: 0,2 ml de broyat n° 1	seul.	

Le sang du lapin est prélevé tous les 2 à 4 jours du 19^e au 49^e jour et les antisérums sont regroupés.

— Dans le cas de *C. diplogaster*, 292 femelles parasites et environ 500 000 œufs et larves récoltés dans des *Ips* infestés sont lavés 5 fois puis broyés dans 1,5 ml d'eau distillée. Le broyat est injecté, par voie sous-cutanée, à un lapin dont le sérum ne précipite pas naturellement l'hémolymphe d'*I. sexdentatus*.

Jour 1	: 1 ^{re} injection	: 0,16 ml de broyat	+ 0,9 ml d'adjuvant de Freund complet
Jour 7	: 2 ^e injection	: 0,46 ml	— + 0,9 ml —
Jour 15	: 3 ^e injection	: 0,3 ml	— + 0,7 ml —

Le sang du lapin est prélevé tous les 2 à 3 jours du Jour 9 au jour 28 et les antisérums sont regroupés.

Résultats

1 — Électrophorèse des protéines hémolymphatiques (fig. 1 et 2)

Dans le cas d'un parasitisme par les *Parasitaphelenchus*, aucune modification du spectre protéique n'est visible. Par contre, chez les insectes contaminés par *C. diplogaster*, deux fractions supplémentaires apparaissent : la fraction A se situe juste au-dessus de H₅, tandis que la fraction B se localise à peu près au niveau H₂₆. D'autre part, A et B réagissent toutes deux positivement à l'APS mais aucune n'est révélée par le noir soudan B.

Le tableau I indique l'importance relative des principales fractions protéiques ou groupes de fractions chez les insectes parasités et chez les insectes témoins. Chez les insectes hébergeant des *Parasitaphelenchus*, l'importance relative des différentes

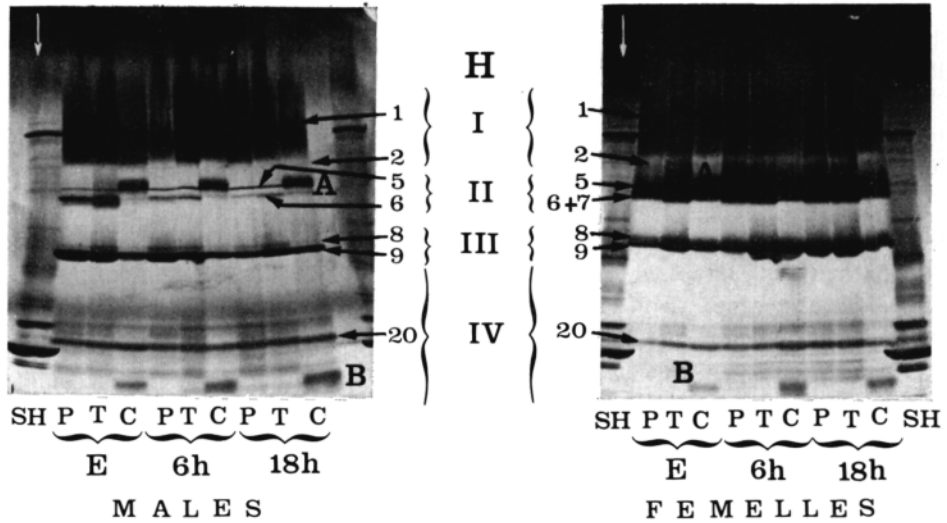


FIG. 1. — Électrophorèse de l'hémolymphe des mâles d'*I. sexdentatus*.
 SH = sérum humain ; E = insectes en essaimage ; 6 h (resp. 18 h) = insectes à la 6^e heure (resp. 18^e h) après l'accouplement ; P = insectes parasités par les *Parasitaphelenchus* ; T = insectes témoins ; C = insectes parasités par *C. diplogaster*. La flèche indique le sens de la migration.
 FIG. 2. — Électrophorèse de l'hémolymphe des femelles d'*I. sexdentatus*.
 Les abréviations et la flèche ont la même signification que dans la figure 1.

TABLEAU I. — Importance relative (en %) des différentes fractions ou groupes de fractions protéiques de l'hémolymphe chez *Ips sexdentatus*.

MÂLES										Fractions protéiques	GROUPES	FEMELLES									
E			6 h			18 h			E			6 h			18 h						
P	T	C	P	T	C	P	T	C	P	T	C	P	T	C	P	T	C				
47,8	50,3	48,2	—	64,5	55,5	58,8	57,9	—	1 + 2	I	1 + 2	42,1	41,4	40,0	40,5	40,3	37,6	43,7	43,1	40,7	
2,4	2,4	8,8	—	0,6	7,0	↑	↑	—	6*	II	6 + 7 + 8*	31,0	30,5	30,3	31,3	31,6	32,5	30,8	31,8	33,3	
7,9	9,0	2,1	—	1,3	1,0	↓	↓	—	7 (+8)												
17,5	17,9	14,5	—	10,8	9,1	12,2	14,3	—	9 + 10	III	9 + 10	14,1	14,9	15,0	15,7	15,8	15,2	14,4	15,7	15,9	
6,1	4,5	4,2	—	5,3	4,1	6,9	6,6	—	19 à 21		19 à 21	2,3	2,9	2,0	2,5	2,2	2,4	2,3	1,8	1,2	
7,3	6,3	7,2	—	7,3	6,8	8,5	8,9	—	24		24	3,6	3,7	3,6	3,9	4,2	4,7	3,9	3,2	3,7	
3,7	3,1	↑	—	3,3	↑	3,4	2,6	—	27 à 29	IV	27 à 29	2,5	2,6	↑	3,3	3,1	↑	2,7	2,2	↑	
0,5	0,3	↓	—	0,9	8,1	0,8	0,5	—	30+31	+	30+31	2,3	2,5	↓	8,0	6,8	6,8	1,0	1,3	5,0	

E = insectes en essaimage ; 6 h (resp. 18 h) = insectes à la 6^e heure (resp. 18^e h) après l'accouplement ; T = insectes témoins ; P = insectes parasités par les *Parasitaphelenchus* ; C = insectes parasités par *C. diplogaster* ; * = avec la fraction A chez les insectes parasités par *C. diplogaster* ; + = avec la fraction B chez les insectes parasités par *C. diplogaster*.

fractions est semblable à celle des insectes témoins pour les deux sexes aussi bien au moment de l'essaimage qu'au cours de la maturation de ponte. Dans le cas d'un parasitisme par *C. diplogaster*, l'existence des fractions A et B chez les *Ips* parasités rend nécessaire une étude complémentaire en quantité absolue de protéines (tableau II). Chez les insectes mâles en essaimage parasités par *C. diplogaster*, la quantité de protéines dans chaque fraction (ou groupe de fractions) est en général inférieure à celle des insectes non parasités au même moment, mais elle est supérieure après l'accouplement ; la fraction 5, qui comprend la fraction A, est cependant toujours quantitativement plus importante chez les mâles parasités. A l'inverse des mâles, les femelles en essaimage hébergeant *C. diplogaster* possèdent dans chaque fraction, une quantité de protéines supérieure à celle des insectes témoins ; pendant la maturation de ponte, ce sont au contraire les femelles témoins qui possèdent la plus grande quantité de protéine dans chaque fraction.

2) Tests d'immunodiffusion (tableau III)

Dans les deux cas de parasitisme, le sérum anti-nématode permet d'obtenir des arcs de précipitation, aussi bien lorsque l'on utilise l'hémolymphe des insectes parasités par le nématode correspondant à la fabrication de l'antisérum, que lorsque l'on utilise l'hémolymphe des insectes témoins.

3 — Électrophorèse des protéines ovariennes (fig. 3)

Dans aucun cas de parasitisme, il n'existe de différence qualitative entre les insectes témoins et les parasités. Il ne semble pas y avoir non plus de différences sensibles en ce qui concerne l'importance relative des différents groupes de fractions (tableau IV).

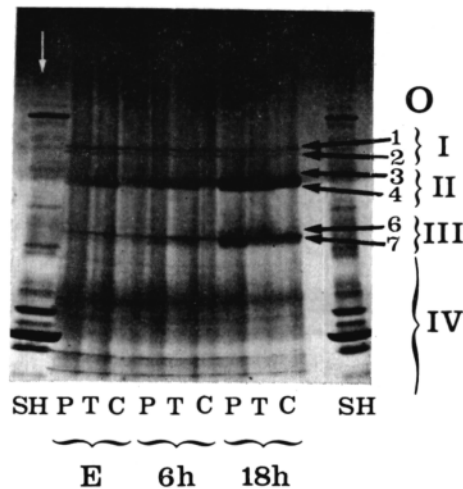


FIG. 3. — Électrophorèse des broyats d'ovaires d'*I. sexdentatus*.
Les abréviations et la flèche ont la même signification que dans la figure 1.

TABLEAU II. — Concentration hémolympatique (en mg/ml) des principales fractions ou groupes de fractions protéiques chez *I. sexdentatus*.Les abréviations ont la même signification que dans le *tableau I*.

MÂLES				Fraction		Fraction		FEMELLES					
Ess.		6 h						Ess.		6 h		18 h	
T	C	T	C					T	C	T	C	T	C
14,4	11,9	13,5	16,9	1 + 2	I	1 + 2	15,4	17,2	14,1	9,9	11,5	9,4	
0,7	2,2	0,1	2,1	6*	II	6 + 7 + 8*	11,3	13,9	11,1	8,5	8,5	7,7	
2,6	0,5	0,3	0,4	7 (+ 8)		9 + 10	5,5	6,4	5,5	4,0	4,2	3,7	
5,2	3,6	2,3	2,8	9 + 10	III	9 + 10	1,1	0,9	0,8	0,6	0,5	0,3	
1,3	1,0	1,1	1,3	19 à 21	IV	19 à 21	1,4	1,6	1,5	1,2	0,9	0,9	
1,8	1,8	1,5	2,1	24		24	1,0	Æ	1,1	Æ	0,6	Æ	
0,9	Æ	0,7	Æ	27 à 29		+ {	27 à 29	3,4	1,8	1,8	0,3	Æ	
0,1	Æ	0,2	Æ	30 + 31			30 + 31	1,0	Æ	0,4	Æ	0,3	Æ

TABLEAU III. — Résultats des tests d'immunodiffusion entre les sérums de lapin antinématodes et l'hémolymphe d'*Ips sexdentatus*. Les résultats de la première case n'ont pu être observés par suite du développement des moisissures pendant la diffusion.

	Hémolymphe d'insectes parasités par des <i>Parasitaphelenchus</i>		Hémolymphe d'insectes non parasités		Hémolymphe d'insectes parasités par <i>C. diplogaster</i>	
	Mâles	Femelles	Mâles	Femelles	Mâles	Femelles
Sérum anti- <i>Parasitaphelenchus</i>	—	2 arcs de précipitation	1 arc de précipitation	2 arcs de précipitation		
Sérum anti- <i>C. diplogaster</i>			1 arc de précipitation	2 arcs de précipitation	1 arc de précipitation	2 arcs de précipitation

TABLEAU IV. — Importance relative (en %) des principaux groupes de protéines ovariennes chez *Ips sexdentatus*.Les abréviations ont la même signification que dans le *tableau I*.

Groupe de protéines	E			6 h			18 h		
	P	T	C	P	T	C	P	T	C
I	19,1	22,0	25,2	29,6	23,7	23,8	13,2	13,5	15,5
II	16,6	17,7	17,9	14,5	21,0	22,9	40,7	37,5	37,2
III	22,6	25,5	22,6	23,4	22,3	22,6	28,6	36,0	32,8
IV	41,7	36,0	34,3	32,4	32,3	30,7	17,2	18,7	14,5

Interprétation et discussion

1 — Parasitisme par les *Parasitaphelenchus*

Les résultats des tests d'immunodiffusion montrent que des protéines de l'hémolymphe des *Ips* parasités et non parasités possèdent au moins certaines parties de leur molécule communes avec des protéines des larves de *Parasitaphelenchus*. Diverses explications peuvent être envisagées.

Tout d'abord, il ne peut pas s'agir de protéines sécrétées par les nématodes puisque les tests sont positifs avec l'hémolymphe des insectes non parasités. On pourrait aussi penser qu'intervient une réaction de défense de la part de l'hôte puisque l'on observe parfois quelques hémocytes fixés sur la cuticule des larves de *Parasitaphelenchus* présentes dans l'hémolymphe des *Ips* (Lieutier, non publié) ; ces hémocytes auraient été intégrés dans le broyat des nématodes. Cette hypothèse ne permet cependant pas d'expliquer l'obtention d'un précipité supplémentaire avec l'hémolymphe des femelles.

Malgré les lavages répétés, on ne peut écarter la possibilité d'une contamination des nématodes par l'hémolymphe des insectes, en particulier par absorption des protéines sur la cuticule du parasite. Cette hypothèse a en outre le mérite d'expliquer la similitude des résultats des tests d'immunodiffusion effectués avec les *Parasitaphelenchus* et avec *C. diplogaster*.

Enfin, les précipités observés peuvent correspondre à des protéines ou des fragments de protéines hémolympatiques absorbés par les nématodes. Le prélèvement des *Parasitaphelenchus* ne se limiterait donc pas aux acides aminés, comme dans le cas des Mermithides parasites (Gordon et Webster, 1972 ; Rutherford et coll., 1977 ; Rutherford et Webster, 1978), mais toucherait aussi des molécules de taille plus importante. Comme on observe deux précipités avec l'hémolymphe des femelles, contre un seul avec celle des mâles, il est logique de penser que la vitellogénine est concernée. Toutefois, les résultats des électrophorèses montrent qu'aucune différence sensible n'existe entre l'hémolymphe des insectes parasités et celle des insectes témoins, ce qui indique que l'utilisation des protéines ne paraît pas être sélective. Nos observations ne permettent donc pas de conclure quant au type de substances absorbées par les *Parasitaphelenchus*.

Alors que l'absorption paraît non sélective, l'existence de deux arcs de précipitation seulement peut s'interpréter de 2 façons :

1 - le parasite absorbe toutes les catégories de protéines hémolympatiques mais de nombreuses molécules sont ensuite rapidement dégradées par ses enzymes digestives ;

2 - les protéines correspondant aux deux précipités sont les seules absorbées mais cette absorption est très faible et le principal prélèvement porte alors sur les acides aminés ou sur des fragments peptidiques de très faible masse moléculaire.

Par ailleurs, l'absence de différence sensible entre insectes parasités et non parasités, en ce qui concerne l'électrophorèse des protéines ovariennes prouve que c'est l'ensemble des protéines nécessaires à la maturation de ces organes qui est affecté par le parasitisme. Cette perturbation non spécifique de l'incorporation apparaît donc comme la conséquence, soit d'une action spoliatrice non spécifique des nématodes sur les protéines de l'hémolymphe, soit d'une action dirigée essentiellement contre les acides aminés.

2 — Parasitisme par *C. diplogaster*

a) Variations quantitatives des fractions protéiques

Nous avons précédemment avancé l'hypothèse que *C. diplogaster* stimule la synthèse et la sécrétion des protéines par le tissu adipeux de son hôte (Lieutier, 1985). Cette hypothèse découlait essentiellement du fait que la concentration protéique totale de l'hémolymphe des *Ips* parasités était supérieure à celle des témoins chez les femelles avant l'accouplement et chez les mâles pendant tout leur développement sauf à l'essaimage, tandis qu'elle était inférieure chez les femelles après l'accouplement et chez les mâles en essaimage. Or, le *tableau II* montre des différences dans ces mêmes sens pour toutes les fractions. Les variations de la concentration protéique totale reflètent donc les variations de chacun des constituants protéiques. La stimulation par *C. diplogaster*, de la synthèse et de la sécrétion protéique chez son hôte constitue donc un phénomène non spécifique. Nous avons également suggéré que *C. diplogaster* pourrait dégrader les protéines dont il a induit la synthèse, puis se nourrir des acides aminés ainsi libérés (Lieutier, 1985). Les résultats du *tableau II* indiquent que cette dégradation ne serait pas non plus spécifique.

Par ailleurs, comme dans le cas des *Parasitaphelenchus*, les résultats des tests d'immunodiffusion montrent que deux protéines ou fragments de protéines sont communs au nématode et à l'hémolymphe des insectes, parasités ou non. Il peut s'agir encore, soit d'une contamination de la cuticule des nématodes par absorption sur elle de protéines hémolympatiques, soit d'un prélèvement de la part du parasite. Dans ce dernier cas, comme pour les *Parasitaphelenchus*, la vitellogénine paraît concernée et les deux hypothèses précédentes peuvent à nouveau être avancées quant au mode d'alimentation des nématodes.

Toutefois, l'hypothèse d'une absorption importante de toutes les catégories protéiques par le parasite, suivie d'une dégradation rapide par les enzymes digestives de celui-ci, ne permet pas de rendre compte de la surabondance des acides aminés dans l'hémolymphe des insectes parasités (Lieutier, 1984). C'est pourquoi nous pensons que *C. diplogaster* doit se nourrir essentiellement d'acides aminés, ceux-ci résultant de la dégradation des protéines hémolympatiques, ce qui n'empêche pas une absorption relativement faible de quelques protéines, comme peut l'indiquer l'existence de 2 arcs de précipitation dans les tests d'immunodiffusion.

Du fait de sa non spécificité, la stimulation de la synthèse protéique doit s'expliquer par l'intervention d'une substance active à un niveau général chez l'insecte et intervenant directement au niveau du tissu adipeux ou indirectement. Dans ce

dernier cas, on peut penser à une action sur le système neuroendocrine de l'hôte ou à la sécrétion, par le parasite, de substances à activité hormonale. La dégradation des protéines hémolymphatiques, peu spécifique également, est en revanche plus difficile à expliquer par un mécanisme unique ; il est possible qu'elle résulte d'une sécrétion enzymatique de la part des nématodes, ainsi que Rubtsov (1967) l'avait supposé pour les Mermithides parasites.

b) *Caractéristiques et origine des fractions A et B*

Les deux fractions supplémentaires A et B qui apparaissent chez les insectes par *C. diplogaster* sont des glycoprotéines. Par comparaison avec le niveau de migration des diverses protéines du sérum humain (Lieutier et coll., 1984), il est possible d'estimer la masse moléculaire de la fraction A à une valeur légèrement supérieure à 450 000 et celle de la fraction B à une valeur comprise entre 40 000 et 54 000.

En outre, d'après le *tableau II*, il s'avère possible de déterminer approximativement la quantité de chacune de ces deux fractions. Chez les mâles, la fraction A se confond avec H₅ mais on peut calculer sa concentration par soustraction entre insectes parasités et non parasités, la concentration de A est ainsi comprise entre 1,5 et 2 mg/ml. Chez les femelles, A se confond avec l'ensemble des protéines du groupe II. En procédant par soustraction de la même manière que pour les mâles, on obtient à l'essaimage une valeur par excès de 2,5 mg/ml.

Bien que la fraction B puisse être individualisée (*fig. 1 et 2*), son chevauchement partiel ou total avec les fractions H₂₃ et H₂₇ rend nécessaire un calcul par différence entre scolytes parasités et non parasités. De la même manière que pour A, d'après les données obtenues chez les mâles, la concentration de B est comprise entre 0,9 et 1,8 mg/ml et, d'après les données obtenues chez les femelles, entre 0,3 et 1,4 mg/ml.

Trois possibilités peuvent être envisagées quant à l'origine des fractions A et B : une sécrétion de l'insecte causée par la présence des parasites ; une sécrétion du nématode ; une dégradation partielle des protéines de l'insecte.

1^{er} cas : sécrétion de l'insecte causée par le parasitisme

Aucun résultat ne permet de confirmer ou d'infirmier cette hypothèse. Elle est cependant à retenir puisque, chez *Aedes aegypti* parasité par *Neoaplectana carposcapsae*, Andreadis et Hall (1976) ont indiqué également l'apparition d'une protéine supplémentaire à laquelle ils ont attribué un rôle dans le mécanisme de défense de l'hôte. Il convient de signaler toutefois que, dans le cas d'*A. aegypti* la fraction protéique en question est associée à une réaction d'encapsulation hémocytaire du parasite.

2^e cas : A et B sont une sécrétion du nématode

A et B ne sont certainement pas des produits d'excrétion, puisque ces derniers ont au maximum la taille de dipeptides (Weinstein, 1960 in Rutherford et Webster,

1977), mais correspondraient plutôt à une sécrétion des parasites. Couturier (1963) signale que, dans l'hémolymphe des Hannetons parasités par *Tunicamermis melolonthae*, Vago a mis en évidence une « substance permettant de détecter le parasite par voie sérologique en utilisant le broyat de *Tunicamermis* comme antigène ». Toutefois, il n'est pas précisé s'il s'agit d'une substance directement active sur le broyat de *Tunicamermis*, ce qui correspondrait à une sécrétion de l'insecte, ou s'il s'agit au contraire d'une protéine qui réagirait avec des anticorps anti-*Tunicamermis* fabriqués par ailleurs et qui proviendrait donc d'une sécrétion du parasite. Chez les Bourdons hébergeant *S. bombi*, Palm (1948) et Pouvreau (1962) attribuent une action sur le système neuroendocrine de l'hôte à des substances toxiques sécrétées par le nématode. Rubtsov (1967) pense que les Mermithides parasites des insectes sécrètent des enzymes protéolytiques, alors que Schmidt et Platzner (1980) n'ont pu mettre ces dernières en évidence chez *R. culicivora* parasite de *C. pipiens*.

Chez *I. sexdentatus* parasité par *C. diplogaster*, les deux protéines supplémentaires A et B pourraient correspondre à des substances induisant d'une part une augmentation de la synthèse et de la sécrétion protéique par le tissu adipeux, d'autre part une dégradation des protéines hémolympatiques. Les résultats des tests d'immuno-diffusion ne révèlent pas la présence de A et de B chez les nématodes, puisque les arcs de précipitation existent aussi bien chez les insectes non parasités que parasités. L'hypothèse d'une origine parasitaire de ces composés n'est donc pas prouvée ; elle n'est toutefois pas à rejeter car A et B pourraient être sécrétés par le parasite, au fur et à mesure de leur synthèse.

3^e cas : A et B sont des produits de dégradation des protéines de l'hôte

La protéine dégradée doit nécessairement avoir un poids moléculaire supérieur à celui de A et B. Parmi les protéines de l'hémolymphe, celles du groupe I, qui ont un poids moléculaire supérieur à A, pourraient remplir ce rôle mais A et B sont des glycoprotéines, alors que H₁ ne réagit que très faiblement à l'APS (Lieutier et coll., 1984). Il n'est donc pas possible de faire de H₁ un précurseur de A et de B et, par suite, de considérer A comme un produit de dégradation d'une protéine hémolympatique. Par contre, l'hypothèse demeure possible pour B puisqu'un grand nombre de glycoprotéines possède un poids moléculaire supérieur au sien (Lieutier et coll., 1984). Les mêmes remarques s'appliquent si l'on considère A et B comme un produit de dégradation des protéines du tissu adipeux. Des investigations supplémentaires sont donc nécessaires pour déterminer l'origine et le rôle des fractions A et B.

c) L'incorporation des protéines dans les ovaires

La quantité totale des protéines ovariennes n'avait pas paru modifiée par le parasitisme (Lieutier, 1984). La figure 3 et le tableau IV montrent que la composition protéique des ovaires n'est pas non plus affectée par le parasitisme, ce qui prouve que l'incorporation d'aucune protéine n'est modifiée. Ce phénomène s'explique par la non-spécificité de la stimulation de la synthèse et de la sécrétion protéique.

REMERCIEMENTS. L'auteur remercie Monsieur C. Chararas, Membre de l'Institut, d'avoir bien voulu relire et critiquer le manuscrit. Il remercie également le Docteur P. Flottes, Directeur du Laboratoire de l'Hôpital d'Étampes, pour ses conseils et l'amabilité avec laquelle il mit à sa disposition le matériel de son laboratoire.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDREADIS T. G., HALL D. W. : *Neoaplectana carpocapsae* : Encapsulation in *Aedes aegypti* and changes in host hemocytes and hemolymph proteins. *Exp. Parasitol.*, 1976, 39, 252-261.
- COUTURIER A. : Recherches sur des Mermithidae nématodes parasites du hanneton commun (*Melolontha melolontha* L.). *Ann. Epiphyt.*, 1963, 14, 205-267.
- 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. : 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.*, B, 1973, 46, 575-593.
- LIEUTIER F. : Influence des nématodes parasites sur l'essaimage du scolytite *Ips sexdentatus* (Boern.). Action régulatrice du froid. *Acta Oecologica. Ecol. Appl.*, 1981, 2, 357-368.
- LIEUTIER F. : Action des nématodes endoparasites sur la ponte du scolytite *Ips sexdentatus* Boerner (Insecta : coleoptera). *Acta Oecologica. Ecol. Appl.*, 1982a, 3, 191-204.
- 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.*, 1982b, 57, 407-418.
- LIEUTIER F. : Ovarian and fat body protein concentrations in *Ips sexdentatus* (coleoptera : scolytidae) parasitized by nematodes. *J. Invert. Pathol.*, 1984, 43, 21-31.
- LIEUTIER F. : Influence des nématodes parasites sur l'hémolymphe des adultes d'*Ips sexdentatus* Boern. (coleoptera : scolytidae). *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1985, 60, 195-204.
- LIEUTIER F., JASTRABSKY M., BONNAFE P. : Variations des protéinogrammes de l'hémolymphe, des ovaires et du tissu adipeux au cours de la vie adulte d'*Ips sexdentatus* Boern. (coleoptera : scolytidae). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 1984, 109, 279-299.
- PALM N. B. : Normal and pathological histology of the ovaries in *Bombus* Latr. (Hymenopt.), with note on the hormonae interrelations between the ovaries and the corpora allata. *Opuscula Entomologica supplementum VII*, 1948, 1-101.
- POUVREAU A. : Contribution à l'étude de *Sphaerularia bombi*, parasite des reines de Bourdons. *Ann. Abeille*, 1962, 5, 181-199.
- RÖSELER I., RÖSELER P. F. : Änderungen im Muster der Haemolymph proteine von adulten Königinnen der Hummelart *Bombus tenestris*. *J. Insect. Physiol.*, 1973, 19, 1741-1752.
- RUBTSOV I. A. : (En russe) (Disposition et organes de la digestion extra-intestinal des Mermithides). *Izv. Akad. Nauk SSSR, Ser. Biol.*, 1967, 10, 883-891.
- RUTHERFORD T. A., WEBSTER J. M. : Effects of the nematode *Mermis nigrescens* on some chemical components of the insect hosts hemolymph. *Proc. 1st Pathology. Coll. Invertebrate Pathology.*, 1977, 272-275 Kingston, Ontario.
- 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.
- SCHMIDT S. P., PLATZER E. G. : An investigation of possible *Romanomermis culicivora* proteins in the hemolymph of *Culex pipiens*. *J. Invert. Pathol.*, 1980, 36, 149-158.
- 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.