**CYCLE BIOLOGIQUE DE *TETRAMERES*
(*MICROTETRAMERES*) *INERMIS* (Linstow, 1879)**

**Nématode Tetrameridae parasite du Tisserin
Ploceus aurantius au Togo**

J. C. QUENTIN*, C. SEUREAU** et S. D. KULO***

RÉSUMÉ. Le Nématode Tetrameridae, *Tetrameres (Microtetrameres) inermis* (Linstow, 1879) est identifié chez le Tisserin *Ploceus aurantius* au Togo. Sa biologie larvaire est étudiée expérimentalement chez les Orthoptères Acrididae *Tylotropidius patagiatus* et *Locusta migratoria*. La larve infestante a une taille réduite (1,5-1,6 mm) par rapport à la longueur des larves de *Tetrameres (Microtetrameres) corax* et *T. (Microtetrameres) helix* (2,2 à 2,6 mm). Le caractère primitif du sous-genre *Microtetrameres* au sein des Tetrameridae est montré par la présence chez la larve infestante de pseudolèvres développées, rappelant les structures céphaliques des Spiruridae, et par la réaction cellulaire d'encapsulation des parasites dans le tissu adipeux de l'Insecte-hôte intermédiaire. Comme chez *Cyrnea eurycerca* (Nématode, Habronematidae), les larves infestantes quittent leur capsule et se retrouvent libres dans l'hémocoel.

Life cycle of *Tetrameres (Microtetrameres) inermis* (Linstow, 1879), a tetramerid nematode parasite of the weaver *Ploceus aurantius* in Togo.

SUMMARY. The tetramerid nematode *Tetrameres (Microtetrameres) inermis* (Linstow, 1879), was found in the weaver *Ploceus aurantius* in Togo. Its larval biology was studied in experimentally infected orthopterans *Tylotropidius patagiatus* and *Locusta migratoria* (Acrididae). The length of infective third-stage larvae of *T. (M.) inermis* (1.5-1.6 mm) was shorter (2.2-2.6 mm) than those of the larvae of *T. (M.) corax* and *T. (M.) helix*. In the family Tetrameridae the primitive nature of the sub-genus *Microtetrameres* is revealed by the presence of developed pseudolabia which resemble the cephalic structures in the Spiruridae, and by the type of encapsulation of the parasite in the adipose tissue of the insect intermediate host. As with *Cyrnea eurycerca* (Habronematidae) the infective larvae leave their capsule and are found free in the hemocoel.

* Laboratoire d'Écologie animale et de Zoologie, Université d'Orléans, F 45046 Orléans Cedex.

** Laboratoire d'Histophysiologie fondamentale et appliquée, Université de Paris VI, 12, rue Cuvier, F 75005 Paris.

*** Laboratoire de Zoologie, École des Sciences UB, BP 1515, Lomé, Togo.

Accepté le 20 juin 1985.

Tetrameres (Microtetrameres) inermis (Linstow, 1879) est parasite de nombreux oiseaux Passeriformes, Strigiformes et Rapaces en Europe, en Asie et en Afrique.

Nous l'identifions chez le Tisserin *Ploceus aurantius* au Togo. Nous réalisons expérimentalement son cycle biologique afin de comparer ses caractères larvaires à ceux des autres Tetrameridae dont les cycles sont connus.

Morphologie et identification des adultes

Matériel étudié :

10 mâles et 22 femelles récoltés au niveau du ventricule succentorié de *Ploceus aurantius*. Cité du Bénin, Lomé le 7 mai 1982, n° d'enregistrement M.N.H.N. Paris Sf 371.

Mâle (fig. 1). Corps grêle, incolore, sans rangées latérales d'épines cuticulaires. Tête circulaire, pharynx étroit aplati latéralement, bouche entourée de six papilles labiales internes, quatre papilles labiales externes discrètes, quatre papilles céphaliques et deux amphides. Extrémité caudale terminée par un minuscule mucron. Spicules très inégaux, le gauche effilé parcourt les 2/3 de la longueur du corps.

Dimensions : longueur du corps 2050 à 2250 μm , largeur 65 à 75 μm , anneau nerveux et pore excréteur situés à 130-140 μm et 170 μm de l'apex, profondeur du pharynx 20 μm , longueurs respectives de l'œsophage musculaire et de l'œsophage glandulaire 200-205 μm et 375 à 420 μm ; longueur de l'intestin 1250 à 1570 μm ; longueur du spicule gauche mesurée sur 4 spécimens : 1075 μm , 1100 μm , 1240 μm et 1380 μm , longueurs respectives du spicule droit 92, 95, 105 et 110 μm , longueur de la queue 120 à 145 μm .

Femelle (fig. 2). Corps replié sur lui-même en spire, d'où émergent l'extrémité céphalique et l'extrémité caudale. Structures céphaliques différentes de celles du mâle, avec pharynx cylindrique, bouche petite, quatre papilles du cycle céphalique et une paire d'amphides. Les papilles du cycle labial interne et celles du cycle labial externe ne sont pas visibles. Œufs operculés aux deux extrémités, sans filaments.

Dimensions : longueur 1300 à 1540 μm , largeur 1180 μm , anneau nerveux et pore excréteur situés à 120 μm et 180 μm de l'apex, profondeur du pharynx 21 μm , diamètre 11 μm . Longueur de l'œsophage musculaire 120 μm . Dimensions des œufs 46-52 $\mu\text{m} \times 35$ à 36 μm . Longueur de la queue 200 μm .

Identification

Ce Tetrameridae appartient au genre *Tetrameres* et au sous-genre *Microtetrameres* car le mâle ne porte pas de rangées latérales d'épines cuticulaires et la femelle, enroulée sur elle-même en spirale, ne présente pas un corps globuleux et les quatre bandes longitudinales caractéristiques du sous-genre *Tetrameres*.

FIG. 1. — *Tetrameres (Microtetrameres) inermis* (Linstow, 1879) mâle.

A : Mâle vue latérale. B, C, D : tête représentée successivement, en vue apicale, en coupe optique au niveau du pharynx, en vue dorsale. E : bourse caudale du mâle, vue ventrale. F : spicule gauche. G et H : détail des extrémités proximales et distales de ce spicule.

A, éch. 250 µm, B, C, D, E, G, H, éch. 50 µm, F, éch. 100 µm.

FIG. 2. — *Tetrameres (Microtetrameres) inermis* (Linstow, 1879) femelle.

A et B : détail de deux femelles. C : extrémité céphalique représentée successivement en vue apicale, en coupe optique au niveau du pharynx, en coupe optique au niveau de la jonction pharynx-œsophage. D : extrémité céphalique, vue dorsale, pharynx dilaté. E : région œsophagienne. F : région caudale. G₁ et G₂ : œufs embryonnés, munis de deux opercules. G₃ : œuf après l'éclosion.

A et B, éch. 1 000 µm. C, D et G, éch. 50 µm. E et F, éch. 100 µm.

Les dimensions générales des mâles et des femelles de notre matériel et plus particulièrement les dimensions des spicules et des œufs correspondent à celles relevées chez l'espèce *Tetrameres (Microtetrameres) inermis* (Linstow, 1879) par Cram (1927) et Singh (1943). Nous pensons donc que ce Tetrameridae parasite de Tisserin au Togo appartient également à la même espèce.

Nous l'identifions à *T. (M.) inermis* (Linstow, 1879).

Cycle biologique

Une partie du développement larvaire (1^{er} stade et 3^e stade) a été suivie sur des larves récoltées chez des Insectes *Tylotropidius patagiatus* disséqués 3 jours, 7 jours, 8 jours et 18 jours après avoir été infestés expérimentalement et maintenus à une température d'élevage de 28-30° C.

La réaction histopathologique d'encapsulation est étudiée après 10 jours et 20 jours d'infestation chez *Locusta migratoria*, et après 18 jours chez *Tylotropidius patagiatus*. Ces deux Insectes sont des Orthoptères Acrididae.

Allure du développement.

Les dimensions de la larve du 1^{er} stade doublent de 3 jours à 8 jours (*fig. 3 A, B, C, D*).

Le décollement de l'exuvie apparaît dans la région céphalique 7 jours après l'infestation (*fig. 3 C*). Les régions céphaliques et caudales sont détachées de l'exuvie 8 jours après l'infestation.

A 18 jours, toutes les larves sont infestantes.

Les larves infestantes quittent leur capsule vers 20 jours. Elles sont retrouvées libres entre les lobes du tissu adipeux, dans la cavité hémocoelienne.

Morphologie larvaire. Dimensions des larves du 1^{er} stade.

Larve âgée de 3 jours (*fig. 3 A*) : longueur 180 μ m, largeur 18 μ m, anneau nerveux et pore excréteur situés à 47 μ m et 50 μ m de l'apex. Cellule excrétrice à 57 μ m de l'apex ; longueur de l'intestin 40 μ m, longueur des cellules rectales 28 μ m ; distance des cellules R₁ à l'anús 30 μ m ; longueur de la queue 32 μ m.

Larve âgée de 7 jours (*fig. 3 C*) : longueur 270 μ m, largeur 31 μ m ; anneau nerveux, pore excréteur et cellule excrétrice situés respectivement à 45 μ m, 65 μ m et 72 μ m de l'apex ; longueurs du protorhabdion, de l'œsophage et de l'intestin 18 μ m, 92 μ m et 100 μ m ; longueur des cellules rectales 40 μ m ; cellules issues de la R₁ à 45 μ m de l'anús ; ébauche génitale à 72 μ m de l'anús ; longueur de la queue 32 μ m.

Larve âgée de 8 jours, fin du 1^{er} stade (*fig. 3 D*) : longueur 380 μ m, largeur 30 μ m, anneau nerveux et pore excréteur situés à 80 μ m et 100 μ m de l'apex, longueur du protorhabdion 25 μ m, longueur de l'œsophage et de l'intestin 125 μ m et 160 μ m ; longueur des cellules rectales 22 μ m ; ébauche génitale située à 85 μ m de l'anús ; longueur de la queue 47 μ m.

FIG. 3. — *Tetrameres (Microtetrameres) inermis* (Linstow, 1879)
premier stade larvaire.

A : larve âgée de 3 jours, 4 cellules du mésenchyme sont visibles entre l'intestin et les cellules rectales. B : larve de 8 jours en retard sur son développement (faible nombre de cellules intestinales), cellules du mésenchyme entourant la région postérieure de l'intestin. C : larve âgée de 7 jours se détachant de l'exuvie dans la région céphalique. D : larve âgée de 8 jours détachée de son exuvie dans les régions céphaliques et caudales.

A, B, C, D, éch. 50 µm.

Troisième stade larvaire (fig. 4).

La larve du troisième stade est remarquable par le développement de ses structures céphaliques. Contrairement aux structures céphaliques du mâle et surtout de la femelle où elles sont réduites à une bouche petite circulaire entourée de quatre papilles céphaliques, les structures céphaliques de la larve présentent des pseudolèvres bien marquées, bordées d'un rebord cuticulaire ; les six papilles labiales internes sont situées au creux de six cupules cuticulaires péribuccales. Ce cycle est entouré d'un cycle labial externe et de 2 amphides. Il existe 4 papilles céphaliques.

Le tube digestif est fin, l'intestin est chargé de réserve.

Il n'existe pas d'ailes latérales, la queue effilée se termine par un simple mucron.

Dimensions : longueur 1500-1600 μm , largeur 58 μm , déirides, anneau nerveux et pore excréteur situés respectivement à 105-120 μm , 125-160 μm et 135-180 μm de l'apex ; longueur du pharynx 20 μm ; longueurs respectives de l'œsophage musculaire, de l'œsophage glandulaire et de l'intestin 175-240 μm , 300-340 μm et 850-870 μm , ébauche génitale située à 400 μm de la pointe caudale ; longueur de la queue 150 μm .

Histopathologie du tissu adipeux de l'hôte intermédiaire.

Chez *Locusta migratoria* comme chez *Tylostropidius patagiatus*, les capsules réactionnelles sont incluses dans les lobes du tissu adipeux. 18 et 20 jours après l'infestation expérimentale, leur diamètre moyen est compris entre 200 et 250 μm , et l'épaisseur de la paroi est de 50 μm (fig. 5 A, B et C).

Ces capsules présentent les caractères généraux des capsules observées chez *Locusta* infesté par des Spiruridae et des Spirocercidae (cf. Seureau, 1973). Leur paroi est épaisse et comporte une zone dense interne délimitant la cavité contenant le parasite. Les noyaux sont faiblement hypertrophiés et présentent une chromatine claire et dispersée (fig. 5 C).

La structure générale de la capsule est différente selon que le Nématode y est présent ou l'a quittée. Après la migration active de la larve infestante hors de sa capsule, celle-ci montre un phénomène de vacuolisation de la paroi (fig. 5 C). Cet aspect histologique est à rapprocher des observations faites chez *Tylostropidius patagiatus* parasité par l'Habronème *Cyrnea eurycerca*, où les capsules abandonnées par les larves présentent des signes de dégradation au niveau de la paroi et des noyaux hypertrophiés (Seureau et Quentin, 1983).

De nombreuses larves sont libres dans l'hémocoel, sans réaction d'encapsulation hémocytaire (fig. 5 D et E).

Discussion

Chez les Nématodes Tetrameridae, le développement larvaire est connu chez *Tetrameres (Microtetrameres) corax* Schell, 1953 (cf. Schell, 1953), *Tetrameres (M.) helix* Cram, 1927 (Cram, 1934), *Tetrameres (Tetrameres) americana* Cram 1927 (cf. Cram, 1931, et Chitwood et Wehr, 1934), *Tetrameres (T.) crami* Swales 1933

FIG. 4. — *Tetrameres (Microtetrameres) inermis* (Linstow, 1879) troisième stade larvaire.

A : larve représentée en vue latérale. B, C, D : tête représentée successivement en vue apicale, latérale et dorsale. E : extrémité antérieure, latérale, région de l'œsophage musculaire. F : région caudale. G : mucron terminal.

A, éch. 200 µm. B, C, D et G, éch. 30 µm. E et F, éch. 150 µm.

FIG. 5. — *Tetrameres (Microtetrameres) inermis* (Linstow, 1879), encapsulement des larves chez *Locusta migratoria*, hôte intermédiaire expérimental, 20 jours après l'infestation.

A : coupes transversales d'une larve encapsulée à l'intérieur d'un lobe du tissu adipeux. B : capsule vide et coupe longitudinale d'une larve (flèche) à proximité de cette capsule. C : capsule sans parasite. Noter la vacuolisation de la paroi, la zone dense interne et les noyaux clairs faiblement hypertrophiés (flèches). D et E : coupes transversales de larves (flèches) libres dans l'hémocoel, près de lobes du tissu adipeux.

ca : capsule, cp : cellules péricardiales, he : hémocoel, mu : muscle, ta : tissu adipeux. Trait d'échelle : 100 μ m.

(cf. Swales, 1936 a b), *Tetrameres* (*T.*) *fissispina* (Diesing 1861) (cf. Garhavi, 1949), *Tetrameres* (*T.*) *mohtedai* Bhalerao et Rao 1944 (cf. Sudaram et coll., 1963).

Les données morphologiques concernant *Tetrameres* (*Microtetrameres*) *inermis* : dimensions et morphologie de la larve infestante, comparaison des structures céphaliques du troisième stade aux structures céphaliques des adultes mâles et femelles, permettent d'apporter les précisions suivantes.

La taille des larves infestantes de *T. (M.) inermis* (1,5 à 1,6 mm) est comparable à celle mesurée dans le sous-genre *Tetrameres* chez les espèces *T. (T.) fissispina* (0,9-1,1 mm), *T. (T.) crami* (1,4 mm), *T. (T.) mohtedai* (1,45-1,69), *T. (T.) americana* (1,8-1,9 mm).

Elle est inférieure à celle mesurée dans le sous-genre *Microtetrameres* à celle de *T. (M.) corax* (2,2 à 2,5 mm) et à celle de *T. (M.) helix* (2,28 à 2,59 mm).

Sur le plan de la morphologie générale de la larve, les larves infestantes de *T. (M.) inermis* et de *T. (M.) corax* se ressemblent par l'absence de capsule buccale céphalique et par la présence à l'extrémité caudale d'un mucron cuticulaire qui subsiste chez les mâles et qui paraît par conséquent représenter un caractère constant du sous-genre *Microtetrameres*. Ces larves diffèrent des larves infestantes du sous-genre *Tetrameres* qui ont une capsule buccale bien développée et une extrémité caudale ornée de digitations cuticulaires.

Sur le plan des structures céphaliques, l'intérêt de *T. (M.) inermis* est de présenter au niveau du troisième stade larvaire des structures céphaliques particulièrement développées par rapport aux structures adultes. La tête est en effet formée de deux pseudolèvres bien marquées échancrées de six cupules cuticulaires marquant les terminaisons du cycle labial interne au niveau de la bouche. Ces pseudolèvres portent également un cycle labial externe, deux amphides et quatre papilles céphaliques (fig. 4 B, C, D). Le mâle de *T. (M.) inermis* ne présente plus de pseudolèvres apparentes mais les cupules cuticulaires du cycle labial interne sont encore visibles ainsi que les papilles du cycle labial externe (fig. 1 B, C, D).

La femelle montre une bouche arrondie s'ouvrant sur une capsule buccale élargie. La tête ne porte que quatre papilles céphaliques et deux amphides.

Cette simplification des structures au cours de l'ontogenèse céphalique est également observée chez *Tetrameres* (*T.*) *americana* par Chitwood et Wehr (1934) et correspond selon Chabaud (1965) à une simplification secondaire due au parasitisme intratissulaire.

La comparaison des structures céphaliques de la larve infestante de *T. (M.) inermis* avec celle de la larve infestante de *T. (T.) americana* montre une dilatation plus marquée des pseudolèvres chez *T. (M.) inermis* qui semble de ce fait plus orientée vers une morphologie primitive de Spiruridae.

D'autres caractères morphologiques : épines ornant la cuticule des mâles du sous-genre *Tetrameres* absentes chez les mâles du sous-genre *Microtetrameres*, corps des femelles du sous-genre *Microtetrameres* présentant une torsion en spire alors que celui des femelles du sous-genre *Tetrameres* est globuleux, font que le sous-genre *Microtetrameres* apparaît plus primitif que le sous-genre *Tetrameres*.

La réaction cellulaire d'encapsulation des larves de *T. (M.) inermis* chez

Locusta migratoria est semblable à celle que provoquent chez cet Insecte les larves de Spiruridae (*Protospirura*) et de Spirocercidae (*Mastophorus*) tant pour ce qui concerne les cellules parasitées (adipocytes) que l'intensité de la réaction (paroi épaisse) (Seureau, 1973). Elle en diffère cependant par une hypertrophie nucléaire plus discrète.

A ces réactions cellulaires des adipocytes s'ajoute, comme chez *Cyrnea eurycerca* (Seureau et Quentin, 1983), une sortie active des larves infestantes de leur capsule, suivie d'une dégénérescence des capsules vides.

Pour ces deux Nématodes, dont la biologie préfigure celle des Habronèmes d'Équidés, la dégénérescence de la capsule montrerait *a contrario* l'existence d'un équilibre métabolique entre le parasite et la réaction cellulaire de l'hôte. Le départ du parasite de la capsule provoquerait la rupture de l'équilibre des relations hôte-parasite, relations dont les composantes biologiques restent encore actuellement fort mal connues.

BIBLIOGRAPHIE

- BHALERAO G., RAO N. S. K. : Some helminth parasites of poultry. *Proc. Indian Acad. Sc.*, 1944, 20 Sect. B, 30-39.
- CHABAUD A. G. : Famille des Tetrameridae. In : Grassé Nematelminthes T. IV (3), Masson, Paris, 1965, 1079-1082.
- CHABAUD A. G. : Keys to genera of the order Spirurida. Part. 2. Spiruroidea Habronematoidea and Acuarioidea. N° 3 in CIH Keys of nematode parasites of Vertebrates. Edited by R. C. Anderson, A. G. Chabaud and S. Willmott. *Commonwealth Agricultural Bureaux*, Farnham Royal Bucks., 1973, England 29-58.
- CHITWOOD B. G., WEHR E. E. : The value of cephalic structures as characters in Nematode classification with special reference to the superfamily Spiruroidea. *Zeitschr. Parasitkde*, 1934, 7, 273-335.
- CRAM E. B. : Bird parasites of the Nematode suborders Strongylata Ascaridata and Spirurata. *Smithsonian Inst. U.S. Nat. Mus. Bull.*, 1927, n° 140, 465 p.
- CRAM E. B. : Developmental stages of some Nematodes of the Spiruroidea parasitic in poultry and game birds. *U.S. Dept. Agr. Tech. Bull.*, 1931, 227, 27 p.
- CRAM E. B. : Orthopterans and pigeons as secondary and primary hosts, respectively for the crow stomach-worm *Microtetrameres helix* (Nematoda : Spiruridae). *Proc. Helm. Soc. Wash.*, 1934, 1, 50.
- DIESING K. M. : Revision der Nematoden. *Sitzungs-b-d-k. Akad. Wissensch., Wien Math. naturw. Cl.*, 1861, 42, 595-736.
- GARKAVI B. L. : The cycle of development of *Tetrameres fissispina* parasite of domestic and wild ducks (en Russe). *Dokl. Akad. Nauk. S.S.S.R.*, 1949, n° 66, 1215-1218.
- SHELL S. C. : Four new species of *Microtetrameres* Nematoda Spiruroidea from North American Birds. *Trans. Am. Micr. Soc.*, 1953, 72, 227-236.
- SEUREAU C. : Reactions cellulaires provoquées par les Nématodes Subulures et Spirurides chez *Locusta migratoria* (Orthoptère) : localisation et structure des capsules. *Zeitschr. Parasitkde*, 1973, 41, 119-138.
- SEUREAU C., QUENTIN J. C. : Sur la biologie larvaire de *Cyrnea* (*Cyrnea*) *eurycerca* Seurat, 1914 Nématode Habronème parasite du Francolin au Togo. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1983, 58, 151-168.
- SINGH S. N. : Studies on the Helminth parasites of Birds in Hyderabad state. Nematoda III. *J. Helm.*, 1949, 23, 25-38.
- SINGH S. N. : Studies on the Helminth parasites of Birds in Hyderabad state. Nematoda IV. *J. Helm.*, 1943, 23, 39-56.
- SUNDARAM R. R., RADHAKRISHNAN C. V., SIVASUBRAMANIAM M. S., PADMANABHAN R., PETER C. T. : Studies on the life-cycle of *Tetrameres mohedai* Bhalerao and Rao, 1944. *Indian Vet. Sourn.*, 1963, 40, 7-15.
- SWALES W. E. : *Tetrameres crami* sp. nov., a nematode parasitizing the proventriculans of a domestic duck in Canada. *Can. J. Res.*, 1933, 8, 334-336.
- SWALES W. E. : *Tetrameres crami* Swales, 1933, a nematode parasite of ducks in Canada. Morphological and Biological studies. *Can. J. Res.*, 1936a, 14, 151-164.
- SWALES W. E. : Morphological and Biological studies on *Tetrameres crami* Swales, 1933 an important Nematode Parasite of Ducks. *J. Parasitol.*, 1936b, 22, 528.