

# Le parasitisme d'*Ips sexdentatus* (Coleoptera : Scolytidae) par *Contortylenchus diplogaster* (Nematoda : Allantonematidae)

François LIEUTIER (\*)

Laboratoire de Zoologie, Biologie animale et Ecologie,  
Institut National Agronomique, 16 rue Claude Bernard, 75005 Paris.

## RÉSUMÉ

L'étude des caractéristiques générales du parasitisme du scolyte *Ips sexdentatus* Boern par le nématode *Contortylenchus diplogaster* (Linstow, 1890) Rühm, 1956, au cours du cycle de développement de l'insecte, a permis de constater qu'il n'y a pas de différences entre les mâles et les femelles, ni entre les générations d'hiver et d'été du scolyte.

La contamination de l'hôte a lieu au stade larvaire, parfois très précocement et les femelles parasites peuvent être localisées dans toutes les régions de la cavité générale. La ponte des femelles hypertrophiées débute quand l'hôte atteint le stade de maturation adulte de pigmentation brun clair; elle est presque terminée au moment de l'essaimage. Une certaine proportion d'insectes est perdue pendant le vol d'essaimage, plus particulièrement parmi ceux dans lesquels les femelles parasites ont déjà pondu. Les jeunes nématodes s'installent dans les galeries après la ponte de leur hôte.

L'étude statistique de la distribution des femelles parasites dans les insectes a permis de suggérer que les contaminations pouvaient se faire au hasard, par les nématodes probablement groupés dans les galeries. En outre, le superparasitisme important semble pouvoir s'expliquer par une « attractivité » de l'insecte contaminé vis-à-vis des nématodes, à partir d'un certain degré d'infestation estimé à trois femelles parasites.

## SUMMARY

### *Parasitism of Ips sexdentatus (Coleoptera : Scolytidae) by Contortylenchus diplogaster (Nematoda : Allantonematidae)*

Parasitism of *Ips sexdentatus* Boern by *Contortylenchus diplogaster* (Linstow, 1890) Rühm, 1956 has been examined throughout the two annual generations of the bark-beetle.

A statistical survey showed that the percentage of infestation by the hypertrophied parasitic females is independent of host sex or generation time.

The infestation occurs in the larval stage, sometimes very early. Hypertrophied females appear mainly when the host is in the immature adult stage (clear brown or brown colored) and more rarely in the nymphal or pre-nymphal stage. However the parasite always oviposits when the host is an adult, starting when the latter is in the clear brown stage. The oviposition continues regularly during the maturation of the insect, and it is nearly finished at the swarming stage. The larvae of *C. diplogaster* leave their hosts after the latter have laid eggs in a new tree.

The parasitic females can be found in every part of the body cavity. Localisation in the head, not frequent, seems to vary according to the host populations and the season. The number of parasitic females in each insect is about three (average), and the range is between 1 and 26.

Some of the bark-beetles are lost during the swarming period. This loss affects insects which contain ovipositing

(\*) Avec la collaboration technique de M. JASTRABSKY et P. AIN.

females, but it seems independent of the intensity of the infestation. Certainly this fact has an influence upon the synchronization of host-parasite cycles.

The statistical study of the distribution of parasitic females suggests that the infections may be made at random with nematodes collected in the galleries. However, the widespread superparasitism may be explained by an "attractiveness" of the parasitized insect for the nemas, starting with a degree of infestation of about three parasitic females.

Dans le cadre d'une étude des relations hôte-parasite entre scolytes et nématodes, nous présentons ici quelques résultats préliminaires concernant le parasitisme d'*Ips sexdentatus* Boern. par *Contortylenchus diplogaster* (Linstow, 1890) Rühm, 1956. Au préalable, rappelons brièvement les cycles de ces deux espèces.

Dans la région parisienne, *Ips sexdentatus* se développe sur le pin sylvestre en deux générations par an. L'hibernation se fait au stade adulte en fin de maturation et l'essaimage de printemps a lieu dans les premiers jours de mai. L'espèce est polygame ; l'accouplement s'effectue dans une chambre d'accouplement forcée par le mâle et la ponte le long des galeries maternelles. Les larves issues des œufs forent des galeries individuelles et se nymphosent vers la fin juin. Les adultes, d'abord totalement apigmentés, brunissent progressivement au cours de leur maturation et sont mûrs dans les premiers jours d'août, époque à laquelle a lieu l'essaimage d'été et la ponte sur un nouveau pin sylvestre.

Les femelles infestantes fécondées de *Contortylenchus diplogaster* contaminent les scolytes au stade larvaire et se logent dans leur cavité générale. La maturation des œufs et le gonflement de l'ovaire provoque l'hypertrophie des femelles parasites. Ovipares, celles-ci pondent dans la cavité générale de l'hôte et les jeunes larves quittent l'insecte et se répandent dans les galeries après l'essaimage du scolyte, quand celui-ci est installé sur un nouvel arbre. La maturation et l'accouplement des *C. diplogaster* a lieu dans les galeries.

### Méthode d'étude

Tout au long du cycle biologique des deux générations annuelles du scolyte, des insectes ont

été régulièrement récoltés en forêt de Fontainebleau et disséqués. La présence des parasites a été notée, ainsi que leur nombre et leur stade de développement.

### Résultats et interprétation

#### CARACTÉRISTIQUES GÉNÉRALES DU PARASITISME ; POURCENTAGE D'INFESTATION.

La taille minuscule des femelles parasites de *C. diplogaster* au début de l'infestation dans la larve d'insecte rend très difficile leur repérage lors de la dissection. Cet inconvénient fait que l'importance du parasitisme observé chez les larves et les nymphes est probablement sous-estimée. Pour cette raison, nous ne présentons ici que le pourcentage d'infestation par des femelles de *C. diplogaster* en fin de maturation (femelles hypertrophiées).

Le tableau I représente les valeurs de ce pourcentage pour chaque sexe, et pour les générations d'hiver et d'été.

La comparaison statistique (par test « T ») de ces chiffres dans chaque sexe, pour chaque stade de développement de l'insecte et pour les deux générations montre que la différence n'est jamais significative entre les mâles et les femelles. Un sexe n'est donc pas plus parasité qu'un autre. D'autre part, l'étude statistique montre aussi que les différences observées dans chaque catégorie entre les deux générations ne sont pas non plus significatives. Il est donc possible de faire l'étude du pourcentage de parasitisme en regroupant les deux sexes et en se limitant à la génération d'hiver c'est-à-dire celle pour laquelle les données sont les plus régulières (Fig. 1).

L'époque d'apparition des femelles hypertrophiées se situe principalement au stade brun clair-brun. Rühm (1956) les signale en général

Tableau 1

Pourcentage de contamination d'*Ips sexdentatus* par les femelles hypertrophiées de *Contortylenchus diplogaster* au cours des divers stades de développement de l'insecte et pour chacune de ses deux générations. (1) Pour une différence significative au niveau 95% « T » doit être supérieur ou égal à 2. (2) Dans le cas d'échantillons d'effectifs réduits ou de fréquence proche de zéro, la probabilité « P » est donnée directement pour que la différence observée soit due au hasard (Lamotte, 1971). Pour que la différence soit significative au niveau 95%, P doit être inférieur à 0,05.

Table 1

Percentage of infection of *Ips sexdentatus* by the hypertrophied females of *Contortylenchus diplogaster* during various stages of insect development for both generations. (1) "T" test: for a significant difference of 95%, the T value should be equal to or greater than 2. (2) In the case of reduced samples or where the frequency approaches 0, the probability "P" is given directly, since the differences observed are due to chance (Lamotte, 1971). For a significant difference at the 95% level, P will be lower than 0.05.

Stade de développement de l'insecte	Insectes de génération d'hiver		Insectes de génération d'été		Nombre d'insectes examinés		Tests de signification valeurs de T(1) ou de P(2) Rapport $\sigma/\varphi$		Rapport été/hiver mâles et femelles groupés
	$\sigma$	$\varphi$	$\sigma$	$\varphi$	génér. hiver	génér. été	Rapport $\sigma/\varphi$		
							hiver	été	
Larves	0		0		198	578			P = 1
Prénymphes	0		0,7		98	150			P = 0,60
Nymphes	2,4		1,5		252	267			P = 0,20
Adultes en maturation (blancs ou jaunes)	3,5	6,6	3,7	0	118	49	T = 0,75	P = 0,55	T = 0,90
Adultes en maturation (brun clair)	3,4	5,4	9,5	12,1	132	54	T = 0,54	T = 0,30	T = 1,65
Adultes en maturation (bruns)	17,5	16,6	—	—	340	12	T = 0,22	—	—
Adultes en fin de maturation (brun foncé ou noirs)	12,8	13,0	7,1	8,1	465	51	T = 0,06	P = 0,71	T = 1,04
Adultes en essaimage	23,6	18,6	20,6	14,1	614	146	T = 1,49	T = 1,04	T = 0,97
Adultes en ponte	11,4	9,1	—	—	101	—	T = 0,37	—	—
Adultes après la ponte	12,3	11,8	11,1	11,1	209	63	T = 0,10	P = 1	T = 0,23

en mai-juin pour la première génération et d'août à octobre pour la deuxième, ce qui correspond aux mêmes stades de développement de l'hôte. L'infestation des scolytes par les femelles infestantes doit donc se réaliser au stade larvaire de l'insecte, ce qui est également confirmé par le fait que nous ayons trouvé des jeunes femelles de *C. diplogaster* non hypertrophiées sur des larves ou des nymphes, mais jamais sur des adultes.

Cette contamination au stade larvaire de l'hôte est la règle chez les nématodes parasites d'insectes (Wachek, 1955 ; Rühm, 1956 ; Welch,

1959 ; Massey, 1974 ; Nickle, 1974 ; Poinar, 1975).

Nous avons aussi observé des femelles parasites hypertrophiées chez des nymphes et même des prénymphes, ce qui suppose donc la possibilité d'un parasitisme très précoce des larves par les femelles infestantes. Or, les *Contortylenchus* disparaissent en général très tôt des galeries (Lieutier, sous presse). La précocité ou le retard du parasitisme des *Ips* par *Contortylenchus* peut donc simplement s'expliquer par des phénomènes de coïncidence phénologique et dépend essentiellement de l'époque de dépôt des

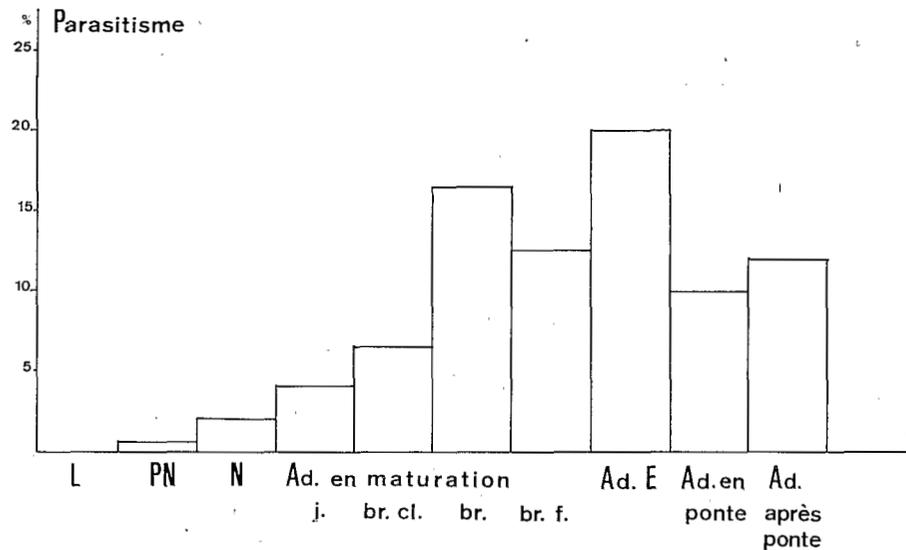


Fig. 1. Evolution du pourcentage de parasitisme d'*Ips sexdentatus* par les femelles hypertrophiées de *Contortylenchus diplogaster* au cours des différentes phases de développement de l'hôte, pour la génération d'hiver (mâles et femelles regroupés). L = larve, PN = prénymphe, N = nymphe, Ad. = adulte, br = brun, cl. = clair, f. = foncé, j. = jaune, E = essaimage.

*Percentage of parasitism of Ips sexdentatus by the hypertrophied females of Contortylenchus diplogaster during different stages of host development in winter (males and females together). L = larva, PN = prepupa, N = pupa, Ad = adult, br = brown, cl = clear, f = dark, j = yellow, E = swarming.*

nématodes par les parents infestés. Massey (1974) signale à ce sujet que le parasitisme est maximum quand les nématodes immatures sont déposés dans les galeries au moment de l'éclosion des œufs du scolyte:

Les femelles de *Contortylenchus* récoltées sont localisées dans toutes les zones de la cavité générale de l'insecte. Rühm (1956) signale qu'on les trouve rarement dans la tête; cette localisation nous a semblé dépendre soit des populations de scolytes, soit de l'époque de l'année. Nous l'avons en effet notée chez une seule population et à un moment seulement de son développement (adulte brun foncé ou noir en maturation; septembre-octobre), mais de façon fréquente puisque, à ce stade, sur treize insectes de cette population possédant des femelles parasites, six en avaient dans la tête.

Après l'essaimage, lors de l'attaque et de la ponte sur un nouvel arbre, le pourcentage de parasitisme des insectes diminue fortement (de

moitié). Cette chute brutale peut avoir deux explications :

- soit une perte importante d'insectes parasités au cours de l'essaimage (les insectes classés dans la catégorie essaimage ont en effet été capturés au moment de leur sortie du tronc).
- soit un départ de nématodes qui quittent leur hôte pour se répandre dans les galeries au moment de son arrivée sur un nouvel arbre.

Cette deuxième explication semble cependant moins plausible car nous verrons plus loin que ce départ n'a lieu qu'après la ponte des insectes.

#### ÉVOLUTION DES PARASITES DANS L'INSECTE

Trois catégories d'évolution du parasite ont été retenues :

- Insectes possédant uniquement des femelles parasites de *Contortylenchus* dans leur cavité générale (courbe 1, Fig. 2).

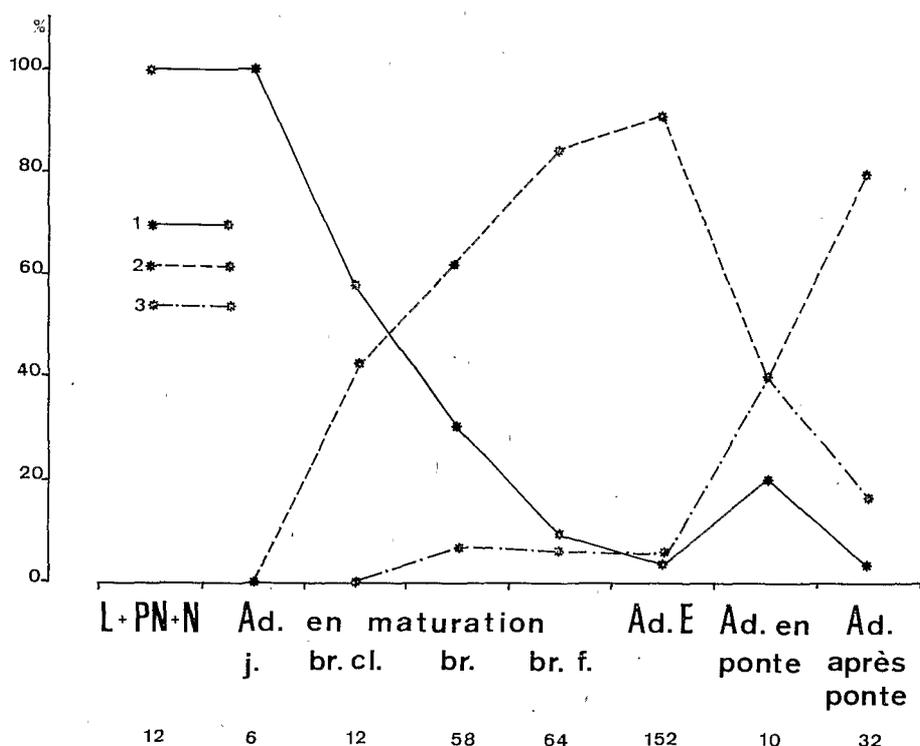


Fig. 2. Importance relative (en pourcentage du nombre d'insectes parasités) des différentes catégories d'évolution du parasite *Contortylenchus diplogaster* au cours du développement de l'hôte, *I. sexdentatus*. Catégories d'évolution du parasite :

1. *Ips* possédant uniquement des femelles de *Contortylenchus* dans la cavité générale.
2. *Ips* possédant à la fois des femelles et des jeunes stades (œufs ou larves) de *Contortylenchus*.
3. *Ips* possédant uniquement des œufs et des larves de *Contortylenchus*.

L = larve, PN = prénymphe, N = nymphe, Ad. = adulte, br. = brun, cl. = clair, f. = foncé, j. = jaune, E = essaimage. Le nombre d'insectes parasités examinés a été reporté au bas de la figure (générations d'hiver et d'été, mâles et femelles regroupés).

Relative importance (in percentage of parasitized insects) of the different stages of development of the parasite *Contortylenchus diplogaster* in the host, *I. sexdentatus*. Stages of parasite development :

1. *Ips* with only female *Contortylenchus* in their body cavity.
2. *Ips* with both females and young stages (eggs or larvae) of *Contortylenchus*.
3. *Ips* with only eggs and larvae of *Contortylenchus*.

L = larva, PN = prepupa, N = pupa, Ad = adult, br = brown, cl = clear, f = dark, j = yellow, E = swarming. The number of parasitized insects has been given under the figure (winter and summer generations, males and females together).

• Insectes possédant à la fois des femelles parasites et des jeunes stades (œufs ou larves) de *Contortylenchus* (courbe 2, Fig. 2).

• Insectes ne possédant que des œufs et des larves de *Contortylenchus* (courbe 3, Fig. 2).

La figure 2 retrace l'importance relative, exprimée en pourcentage du nombre d'insectes parasités, de chacune de ces catégories, au cours du développement des scolytes.

Les courbes 1 et 2 nous permettent de remarquer que la ponte des femelles de *Contortylenchus* n'a pas lieu avant le stade adulte brun clair de leur hôte et cela bien que la contamination des insectes ait pu se faire très tôt (cf. supra). Le fait de pondre uniquement quand l'hôte est adulte est d'ailleurs encore une caractéristique générale des Allantonematidae (Rühm, 1956 ; Nickle, 1974). La seule exception concerne les *Heterotylenchus* dont les œufs de la génération parthénogénétique sont pondus dans la larve de l'hôte.

Chez *C. diplogaster* les pontes s'échelonnent de façon à peu près régulière dans la cavité générale d'*Ips sexdentatus*, pendant toute sa maturation. Au moment de l'essaimage, la presque totalité des femelles de *C. diplogaster* ont pondu puisque 3,9% seulement des insectes parasités ne possèdent pas encore de larves dans leur cavité générale. Nickle (1974) signale cependant que chez *C. elongatus*, les pontes s'effectuent juste au moment où l'insecte devient adulte, donc plus tôt et de façon plus regroupée que nous ne l'avons observé chez *C. diplogaster*.

Pendant l'essaimage, les insectes dans lesquels la ponte est déjà effectuée seraient perdus préférentiellement aux autres, ainsi que le montre la chute de la courbe 2, ce qui provoque la remontée du pourcentage d'insectes portant des femelles seules (courbe 1). L'augmentation simultanée du nombre d'insectes portant seulement des larves (courbe 3) est interprétée comme le début de la mortalité des femelles de *Contortylenchus* ayant déjà pondu, chez les insectes non perdus.

Après la ponte des scolytes, les dernières femelles de *Contortylenchus* pondent (diminution de la courbe 1 et remontée de la courbe 2), tandis que les premières sorties de larves dans les galeries provoquent la chute de la courbe 3. C'est donc après sa ponte que les jeunes nématodes quittent leur hôte. La chute du taux d'insectes

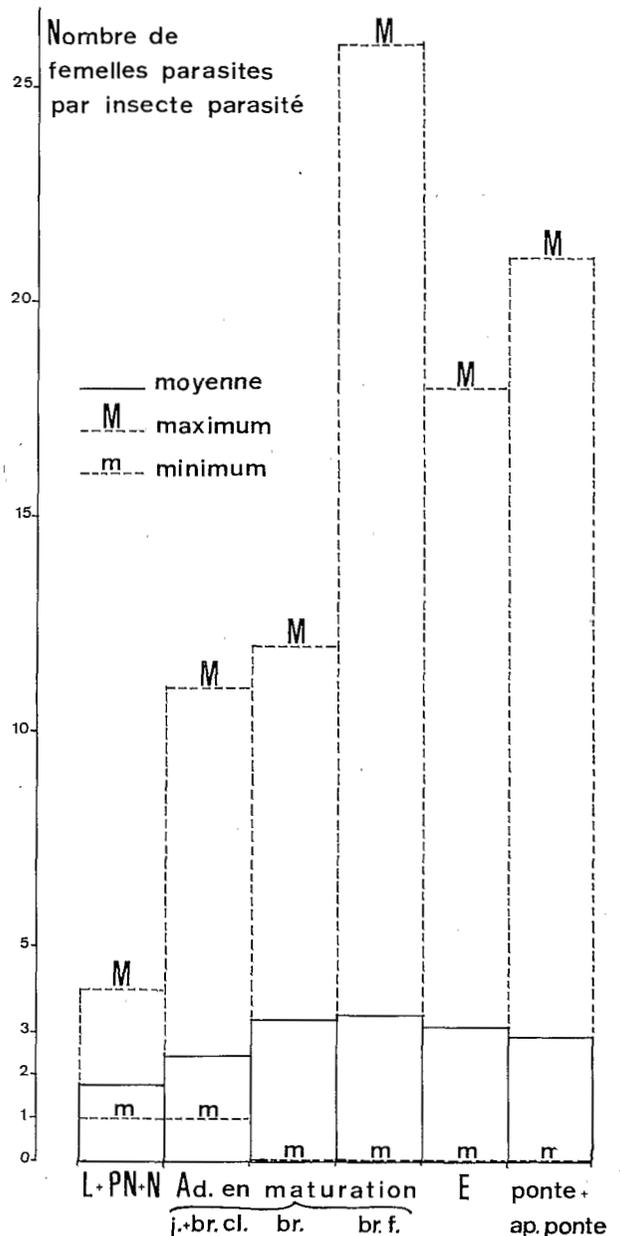


Fig. 3. Evolution du nombre de femelles parasites de *Contortylenchus* dans la cavité générale des *Ips* parasités (= Intensité de l'infestation), au cours du développement de l'hôte (générations d'hiver et d'été, mâles et femelles regroupés). L = larve ; PN = pré-nymphé ; N = nymphe ; Ad. = adulte ; br. = brun ; cl. = clair ; f. = foncé ; j. = jaune ; E = essaimage.

Presence of parasitic females of *Contortylenchus* in the body cavity of *Ips* (intensity of infection), during host development (winter and summer generations, males and females together). L = larva, PN = prepupa, N = pupa, Ad = adult, br = brown, cl = clear, f = dark, j = yellow, E = swarming.

contaminés au cours de l'essaimage (Fig. 1) peut donc être attribuée à une perte préférentielle des insectes parasités.

#### ÉVOLUTION DE L'INTENSITÉ DE L'INFESTATION

La figure 3 représenté l'évolution du nombre de femelles de *Contortylenchus* dans la cavité générale des *Ips* au cours de leur développement.

Le nombre de femelles parasites par insecte parasité varie de 0 à 26. Il est en moyenne de trois pendant presque toute la durée de la maturation des scolytes. La plus faible valeur observée pendant les stades jeunes (larve, prénymphe, nymphe) est due aux contaminations tardives. Nous pouvons remarquer que l'intensité de l'infestation ne diminue que très peu après l'essaimage (2,9 femelles par insecte), malgré le début de la mortalité des femelles de nématodes ayant pondu. La perte pendant l'essaimage n'affecte donc pas plus les insectes lourdement contaminés que les autres. Cette constatation est renforcée par l'observation de certains insectes à contamination très forte à cette époque : jusqu'à 21 femelles parasites dans un insecte (Fig. 3).

La perte semble donc limitée, comme nous l'avons suggéré précédemment, aux insectes dans lesquels la ponte des nématodes a eu lieu, quelle que soit l'intensité de l'infestation. Ce phénomène a sans doute une influence sur la synchronisation des cycles du nématode et de son hôte, en éliminant une partie des insectes (et par conséquent des nématodes) chez lesquels la ponte du parasite est trop précoce. Il contribue à assurer la sortie des nématodes immatures à une époque optimum du développement de leurs futurs hôtes, c'est-à-dire après la ponte du scolyte parent (cf. supra). Cette époque correspond, selon Massey (1974), à un parasitisme maximum de la population hôte.

#### LES MODALITÉS DE L'INFESTATION

Nous nous proposons ici de comparer les caractéristiques générales du parasitisme observé lors des dissections à celles qui seraient attendues si le parasitisme se faisait au hasard, le nombre total d'insectes disséqués et de femelles de *Contortylenchus* obtenues étant supposés être les mêmes que dans l'observation.

Le tableau 2 regroupe les résultats concernant le nombre d'insectes parasités, le pourcentage de parasitisme et l'intensité de l'infestation, aux différents stades de développement du scolyte. Les chiffres théoriques de ce tableau ont été obtenus en supposant que la répartition des femelles parasites dans les insectes suivait une loi de distribution binomiale.

La comparaison des nombres théoriques et observés, par tests statistiques dans chaque stade de développement nous permet de conclure que la différence est très hautement significative, tant pour le pourcentage de parasitisme (et donc le nombre d'insectes parasités) que pour l'intensité de l'infestation. La contamination des insectes par les femelles infestantes de *Contortylenchus* ne se fait donc pas au hasard. Dans les travaux de Rühm (1956) on retrouve aussi, pour tous les *Contortylenchus* qu'il a observés, un nombre moyen de femelles parasites par insecte, supérieur à celui qui est attendu compte tenu du pourcentage de parasitisme. Il en est de même pour *Bovienema tomici* Nickle parasite de *Pityogenes fossifrons* Lec. (Nickle, 1963), ainsi que pour *Contortylenchus reversus* (Thorne) sur *Dendroctonus rufipennis* Kby. (Massey, 1974).

Certains insectes sont donc parasités préférentiellement à d'autres. Une explication à cette observation peut être la suivante : dans un système de galeries les jeunes nématodes proviennent tous en général d'un seul insecte adulte et leur sortie doit s'effectuer en même temps pour tous. Les jeunes femelles infestantes qui en sont issues doivent donc être relativement groupées. Il est normal dans ces conditions qu'un insecte puisse être abondamment parasité s'il effectue son développement larvaire dans la zone du système où se trouvent les femelles infestantes, comparativement à un insecte situé dans une autre zone du même système. Selon cette hypothèse, la recherche de l'hôte se ferait donc au hasard, la « prédisposition » d'un insecte à être parasité étant simplement de se trouver à proximité d'un groupe de femelles infestantes. Cela n'exclut cependant pas la possibilité d'un choix préférentiel des insectes déjà parasités par les femelles infestantes encore sans hôte.

Afin de tester cette dernière possibilité, nous avons comparé la distribution des parasites parmi les seuls insectes parasités à celle obtenue chez les mêmes insectes dans le cas d'un super

Tableau 2

Parasitisme d'*Ips sexdentatus* par *Contortylenchus diplogaster* : Comparaison des caractéristiques observées aux caractéristiques théoriques dans le cas d'une contamination au hasard pour les différents stades d'évolution de l'insecte. (1) Dans cette colonne, les mâles proviennent des chambres d'accouplement, les femelles des galeries maternelles.

Table 2

Parasitism of *Ips sexdentatus* by *Contortylenchus diplogaster* : Comparison of observed characteristics with theoretical characteristics in the case of chance infection, for different stages of insect development. (1) in this column, the males occur in the mating chambers and the females in the maternal galleries.

		Larves + Prénymphes + Nymphes	Adultes blancs + jaunes + brun clair	Adultes bruns	Adultes brun foncé ou noirs	Adultes en essaimage	Adultes en ponte et après la ponte (1)
Caractéristiques observées	nombre d'insectes	12	18	58	64	152	42
	parasités	0,8	5,1	16,5	12,4	20,0	11,3
	% parasitisme Intensité de l'infestation	1,8	2,4	3,3	3,4	3,1	2,9
Caractéristiques théoriques	Nombre d'insectes	22	41	151	182	360	109
	parasités	1,42	11,73	42,91	35,24	47,33	29,27
	% parasitisme Intensité de l'infestation	1,007	1,062	1,28	1,21	1,33	1,10
Nombre total d'insectes disséqués		1 543	353 (163 ♂ ; 190 ♀)	352 (178 ♂ ; 174 ♀)	516 (217 ♂ ; 299 ♀)	760 (327 ♂ ; 433 ♀)	373 (127 ♂ ; 246 ♀)
Nombre total de femelles de <i>Contortylenchus</i> ayant pénétré		22	44	193	220	478	120

parasitisme au hasard. La figure 4 rassemble les résultats obtenus pour l'ensemble des trois stades de développement de l'insecte pour lesquels le pourcentage de parasitisme est constant (adulte bruns + adultes brun foncé ou noirs + adultes en début d'essaimage).

La comparaison statistique des deux distributions montre que la différence est très hautement significative, aussi bien sur l'ensemble de la distribution que sur des portions. Les classes de faible et de fort effectifs sont surreprésentées au contraire de celles d'effectif moyen. La répartition des femelles de *Contortylenchus* dans les insectes parasités n'est donc pas le seul

fait du hasard. Certains scolytes sont attractifs pour les nématodes. De plus le fait que cette attraction aboutisse à une diminution des classes d'effectif moyen nous donne à penser que l'insecte ne devient attractif que quand il possède déjà un certain nombre de femelles parasites (trois ou plus).

#### REMERCIEMENTS

L'auteur remercie Mme C. Duby pour l'aide qu'elle lui a apportée dans le traitement mathématique des données.

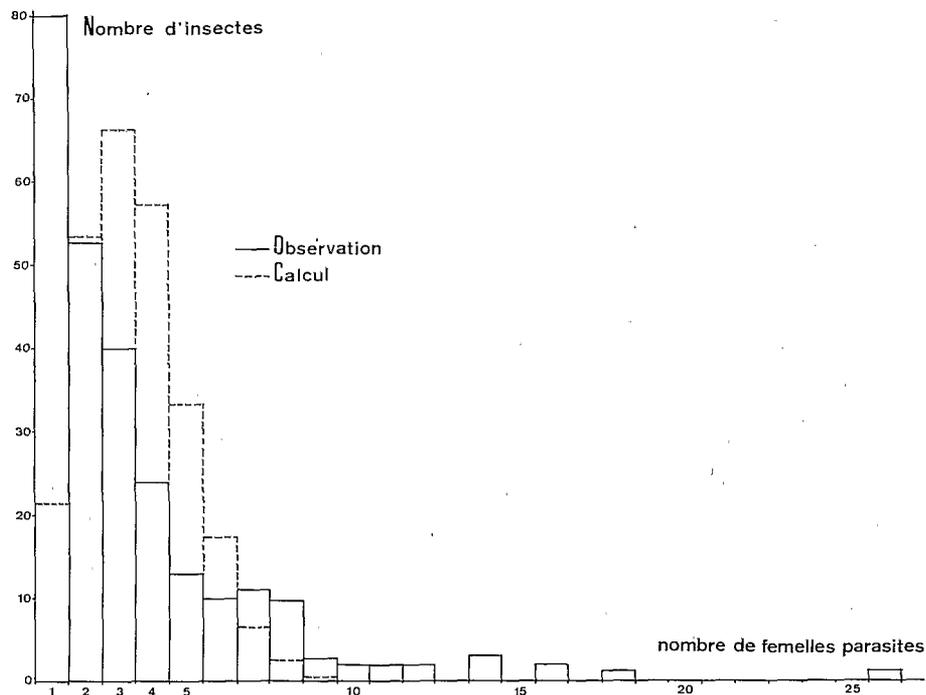


Fig. 4. Comparaison des superparasitismes observé et calculé : distribution des femelles de *Contortylenchus* dans les *Ips* déjà infestés par au moins un nématode. (Pour les stades regroupés adultes bruns-adultes brun foncé-adultes en début d'essaimage, et pour les deux générations et les deux sexes regroupés.)

*Comparison of observed and calculated superparasitism : distribution of female Contortylenchus in Ips already infected by at least one nematode. (Stages collected together : brown adults, dark-brown adults, adults beginning to swarm and both generations and both sexes together.)*

#### RÉFÉRENCES

- LAMOTTE, M. (1971). *Initiation aux méthodes statistiques en biologie*. Paris, Masson et Cie, 144 p.
- LIEUTIER, F. (sous presse). Les fluctuations des populations de nématodes associés aux Scolytides. *Bull. Soc. zool. Fr.*
- MASSEY, C. L. (1974). Biology and taxonomy of nematode parasites and associates of bark-beetles in the United States. *Agri. Handb. n° 446, Forest Serv., U.S.D.A.* : 1-238.
- NICKLE, W. R. (1963). *Bovienema* (Nematoda, Allantonematidae), a new genus parasitizing bark-beetles of the genus *Pityogenes* Bedel, with notes on

- other endoparasitic nematodes of Scolytids. *Proc. helminth. Soc. Wash.*, 30 : 256-262.
- NICKLE, W. R. (1974). Nematode infections. In : Cantwell, G. E. (Ed.) *Insect diseases* Vol. II, New York, Marcel Dekker : 327-376.
- POINAR, G. O. (1975). *Entomogenous nematodes. A manual and host list of Insect-Nematode associations*, Leiden, E. J. Brill, 317 p.
- RÜHM, W. (1956). Die Nematoden der Ipiden. *Parasit. SchrReihe*, 6 : 1-437.
- WACHEK, F. (1955). Die Entoparasitischen Tylenchiden. *Parasit. SchrReihe*, 3 : 1-119.
- WELCH, H. E. (1959). Entomophilic nematodes. *A. Rev. Ent.*, 10 : 275-302.

Accepté pour publication le 9 novembre 1978.