

# Le parasitisme d'*Ips sexdentatus* (Boern) (Coleoptera : Scolytidae) par les nématodes du genre *Parasitaphelenchus* Fuchs.

## Relations avec le parasitisme par *Contortylenchus diplogaster* (v. Lins.)

François LIEUTIER \*

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

### RÉSUMÉ

Deux espèces de *Parasitaphelenchus* sont trouvées à l'état larvaire dans la cavité générale d'*Ips sexdentatus*. Ce sont : *P. sexdentati* (Fuchs, 1937) Rühm, 1956 et *Parasitaphelenchus* sp. Les adultes n'ont pu être obtenus à partir de la sciure des galeries forées par les insectes. Une description détaillée est donnée au stade larvaire pour chacune de ces espèces.

Les caractéristiques générales du parasitisme du scolyte par les deux *Parasitaphelenchus* sont décrites ; elles portent sur la présence et le dénombrement des larves de nématodes ayant terminé leur croissance dans la cavité générale de l'*Ips*. Il semble possible d'en conclure qu'une mortalité due aux *Parasitaphelenchus* existe au cours de la maturation des adultes d'*Ips sexdentatus*. Cette mortalité paraît plus précoce pour la génération d'hiver que pour celle d'été, de même que chez les insectes parasités par *Parasitaphelenchus* sp. par rapport à ceux parasités par *P. sexdentati*. Elle n'affecte pas préférentiellement les insectes lourdement parasités. D'autre part, le parasitisme par *P. sexdentati* semble plus élevé chez les mâles que chez les femelles au cours de la génération d'été.

L'examen de la cohabitation deux à deux des trois nématodes *Contortylenchus diplogaster*, *P. sexdentati* et *Parasitaphelenchus* sp. à l'intérieur des mêmes insectes, montre que les parasitismes par les deux espèces de *Parasitaphelenchus* sont indépendants l'un de l'autre, de même que celui par *C. diplogaster* vis-à-vis de *Parasitaphelenchus* sp. Peut-être existe-t-il une incompatibilité entre la présence de *C. diplogaster* et celle de *P. sexdentati* qui ne se manifeste cependant qu'à partir du stade adulte brun de l'hôte.

### SUMMARY

*Parasitism of Ips sexdentatus (Boern.) (Coleoptera : Scolytidae)*  
*by nematodes of the genus Parasitaphelenchus Fuchs. Relations with the parasitism*  
*by Contortylenchus diplogaster (v. Lins.)*

Two species of *Parasitaphelenchus* are found in the larval stage in the body cavity of *Ips sexdentatus*. They are *Parasitaphelenchus sexdentati* (Fuchs, 1937) and *Parasitaphelenchus* sp. We have not been able to obtain the adults from the frass in the galleries. A detailed description of the larval stage is made for each of these species.

The general characteristics of the parasitism of the bark-beetle by the two *Parasitaphelenchus* are described. They deal with the presence and the number of *Parasitaphelenchus* larvae which have finished growing in the body cavity of *Ips*. The maturation of *Parasitaphelenchus* larvae seems very progressive, which may result from a difference of maturation between the larvae nematodes in the same insect, or (and) may be the consequence of contaminations taking place at different host larval stages in different insects. The two phenomena overlap, but one of them may predominate over the other. The *Parasitaphelenchus* leave the parasitized insects late ; most of them go out when the oviposition of the host is finished. On the other hand, a survey of the parasitism makes it possible

\* Avec la collaboration technique de M. Jastrabsky et P. Bonnafe.

to show a mortality of *Ips* due to the *Parasitaphelenchus*, which takes place during the maturation of adult *Ips*. This mortality seems more precocious for the winter generation than for the summer one, and for the insects parasitized by *Parasitaphelenchus* sp. rather than for those parasitized by *P. sexdentati*. It doesn't preferentially occur in the heavily parasitized insects. The parasitism by *P. sexdentati* is higher among the males than among the females for the summer generation.

The survey of the two by two cohabitation of the three nematodes *Contortylenchus diplogaster*, *Parasitaphelenchus sexdentati*, and *Parasitaphelenchus* sp. in the same insect, shows that the parasitism by the two *Parasitaphelenchus* are independent of each other. This is also true for the parasitism of *C. diplogaster* compared with *Parasitaphelenchus* sp. There may be an incompatibility between the presence of *C. diplogaster* and *P. sexdentati*. This incompatibility appears only when the insect is at the brown colored adult stage, i.e. when a great number of *Contortylenchus* larvae have already hatched.

Nous avons établi précédemment un inventaire des nématodes parasites et associés à *Ips sexdentatus* (Boern) et *Ips typographus* (L.) en région parisienne (Lieutier & Laumond, 1978). Lors de nouvelles investigations sur *Ips sexdentatus* dans la même région, nous avons cependant pu noter la présence de deux espèces supplémentaires parasites de ce scolyte, et appartenant au genre *Parasitaphelenchus* Fuchs. Ce sont *P. sexdentati* (Fuchs, 1937), Rühm 1956 et *Parasitaphelenchus* sp.

Les *Parasitaphelenchus* sont des Tylenchida appartenant à la super-famille des Aphelenchoidea. Cependant, alors que la plupart des représentants de cette dernière sont des phorétiques, le genre *Parasitaphelenchus* occupe une position quelque peu particulière puisqu'il est considéré comme parasite facultatif (Poinar, 1972, 1975) et présente un certain développement à l'intérieur de son hôte. Une action possible sur celui-ci peut alors être soupçonnée.

Nous nous proposons donc, dans la présente note, d'une part de compléter l'inventaire et la description des nématodes parasites d'*Ips sexdentatus* en région parisienne, d'autre part de préciser les caractéristiques générales du parasitisme de ce scolyte par les *Parasitaphelenchus* que nous avons observés.

### Méthodes et techniques d'étude

Les insectes ont été prélevés en forêt de Fontainebleau et disséqués régulièrement tout au long de leur cycle de développement, pour leurs deux générations annuelles, les parasites étant chaque fois triés et dénombrés par catégorie systématique.

Les dissections des jeunes stades de l'hôte (larves, prénymphe et nymphe) ont porté sur un nombre moyen de 257 insectes (98-578) par stade et pour chaque génération. Les dissections d'adultes ont concerné un total de 794 mâles et 1 125 femelles pour la génération d'hiver (août-mai) et de 158 mâles et 217 femelles pour la génération d'été (mai-août), répartis dans les différentes phases de maturation ou de comportement des adultes, depuis le début de leur maturation (adultes blancs ou jaunes) jusqu'après leur ponte.

Les techniques d'étude relatives aux nématodes ont déjà été décrites précédemment (Lieutier & Laumond, 1978).

### Résultats et interprétations

#### DESCRIPTION DES POPULATIONS LARVAIRES DE *Parasitaphelenchus* OBSERVÉES

Nous n'avons pas réussi à obtenir d'adultes à partir de la sciure des galeries, seules les larves parasites dans l'hémolymphe d'*Ips sexdentatus* ont donc pu être observées.

*Parasitaphelenchus sexdentati* (Fuchs 1937), Rühm, 1956. (Fig. 1 A-C)

*Dimensions* (n = 23) : L = 350-470  $\mu$ m (410) ; a = 20-26,4 (23,2) ; b = 9,8-15,2 (11,9) ; c = 22,1-27,2 (24,1).

*Description* : Corps cylindrique. Cuticule épaisse de 0,5 à 0,8  $\mu$ m. Diverticule cuticulaire plus ou moins en crochet aux deux extrémités ; diverticule antérieur de 3,5-5  $\mu$ m (4) incurvé du côté ventral ; diverticule postérieur de 5-7  $\mu$ m (6) droit ou légèrement incurvé. Stylet petit et

souvent indifférencié, de très petits renflements basaux sont parfois visibles. Œsophage long de 27-42  $\mu\text{m}$  (34,5) ; bulbe ovoïde de taille relativement grande (longueur 12-17  $\mu\text{m}$ , largeur 7-9  $\mu\text{m}$ ) légèrement rétréci vers l'avant. Orifice anal parfois difficilement visible. Pore excréteur au niveau du bulbe. Anneau nerveux situé à environ une demi-longueur du bulbe en arrière de celui-ci. Hémizonide à une distance de 10 à 24  $\mu\text{m}$  en arrière du bulbe. Queue droite, longue de 16-19  $\mu\text{m}$  (17,5).

**Discussion:** Fuchs (1930) a signalé, également dans la cavité générale d'*Ips sexdentatus*, la présence de *Parasitaphelenchus uncinatus* Fuchs, 1930. Cependant, la taille et les rapports « a » et « c » nettement supérieurs des larves de *P. uncinatus*, font que le *Parasitaphelenchus* dont les larves sont décrites ici ne peut correspondre à *P. uncinatus*. Par contre il apparaît tout à fait semblable au *Parasitaphelenchus sexdentati* décrit par Fuchs (1937) à partir d'individus récoltés dans les environs de Karlsruhe en 1913 et 1919.

*Parasitaphelenchus* sp. (Fig. 1, d, e, f)

**Dimensions** (n = 31) : L = 560-725  $\mu\text{m}$  (640) ; a = 28,0-38,5 (34,0) ; b = 13,5-19,5 (16,5) ; c = 23,5-32 (26,3).

**Description:** Corps cylindrique. Cuticule épaisse de 0,7 à 1  $\mu\text{m}$ . Diverticule cuticulaire aux deux extrémités : diverticule antérieur de 5-6  $\mu\text{m}$  (5) incurvé du côté ventral, diverticule postérieur droit de 7,5-10  $\mu\text{m}$  (9). Stylet petit et souvent indifférencié, avec de très petits renflements basaux parfois visibles. Œsophage long de 32-48  $\mu\text{m}$  (39). Bulbe ovoïde (longueur 13-18  $\mu\text{m}$ , largeur 7-10  $\mu\text{m}$ ) légèrement rétréci vers l'avant. Orifice anal bien visible le plus souvent. Pore excréteur en arrière du bulbe à une distance variable (6-19  $\mu\text{m}$ ). Anneau nerveux situé à une distance variant de une demie à une longueur de bulbe en arrière de celui-ci. Hémizonide parfois difficilement visible à une distance de 11-26  $\mu\text{m}$  en arrière du bulbe, le plus souvent en arrière du pore excréteur, rarement à son niveau. Queue droite, longue de 19-28  $\mu\text{m}$  (24,5).

**Discussion:** Les larves de *Parasitaphelenchus* sp. différent donc de celles de *P. sexdentati*,

trouvées dans les mêmes insectes, par leurs dimensions générales plus grandes, leur rapport « a » nettement inférieur et leur diverticule postérieur très important. Elles en diffèrent aussi par la place du pore excréteur. Elles diffèrent également de *P. uncinatus* par leur rapport « c » nettement inférieur et leurs diverticules cuticulaires beaucoup plus grands. Leur diverticule postérieur très développé les rapproche de *P. macrohami* (Lazarevskaja, 1961), mais elles en diffèrent par leur taille et leurs rapports « a » et « b » nettement plus grands. Il les rapproche également, bien que légèrement plus grand, de *P. gallagheri* (Massey, 1960) Goodey, 1960, mais elles s'en éloignent par la position du pore excréteur et leurs rapports « a », « b » et « c » très différents.

L'ensemble de leurs caractères ne permet donc pas de ranger les larves de *Parasitaphelenchus* sp. dans une espèce déjà décrite. Il s'agit peut-être d'une nouvelle espèce, mais l'absence d'adultes dans la sciure des galeries de l'hôte n'autorise pas à conclure de manière certaine.

#### CARACTÉRISTIQUES GÉNÉRALES DU PARASITISME

Nous rappellerons tout d'abord brièvement le cycle biologique du scolyte ainsi que celui des *Parasitaphelenchus*.

En région parisienne, *Ips sexdentatus* possède deux générations par an sur pin sylvestre. Les adultes essaient dans les premiers jours de mai ; l'espèce est polygame, l'accouplement s'effectue dans une chambre d'accouplement forée par le mâle et la ponte le long des galeries maternelles. L'éclosion est rapide et, après avoir foré des galeries individuelles, les larves 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. L'hibernation se fait au stade adulte en cours de maturation, celle-ci se terminant au printemps avant l'essaimage de mai.

D'après les données fournies par Rühm (1956), Goodey (1963), Poinar (1972) et Massey (1974), le cycle biologique des *Parasitaphelenchus* peut se schématiser de la manière suivante : l'accou-

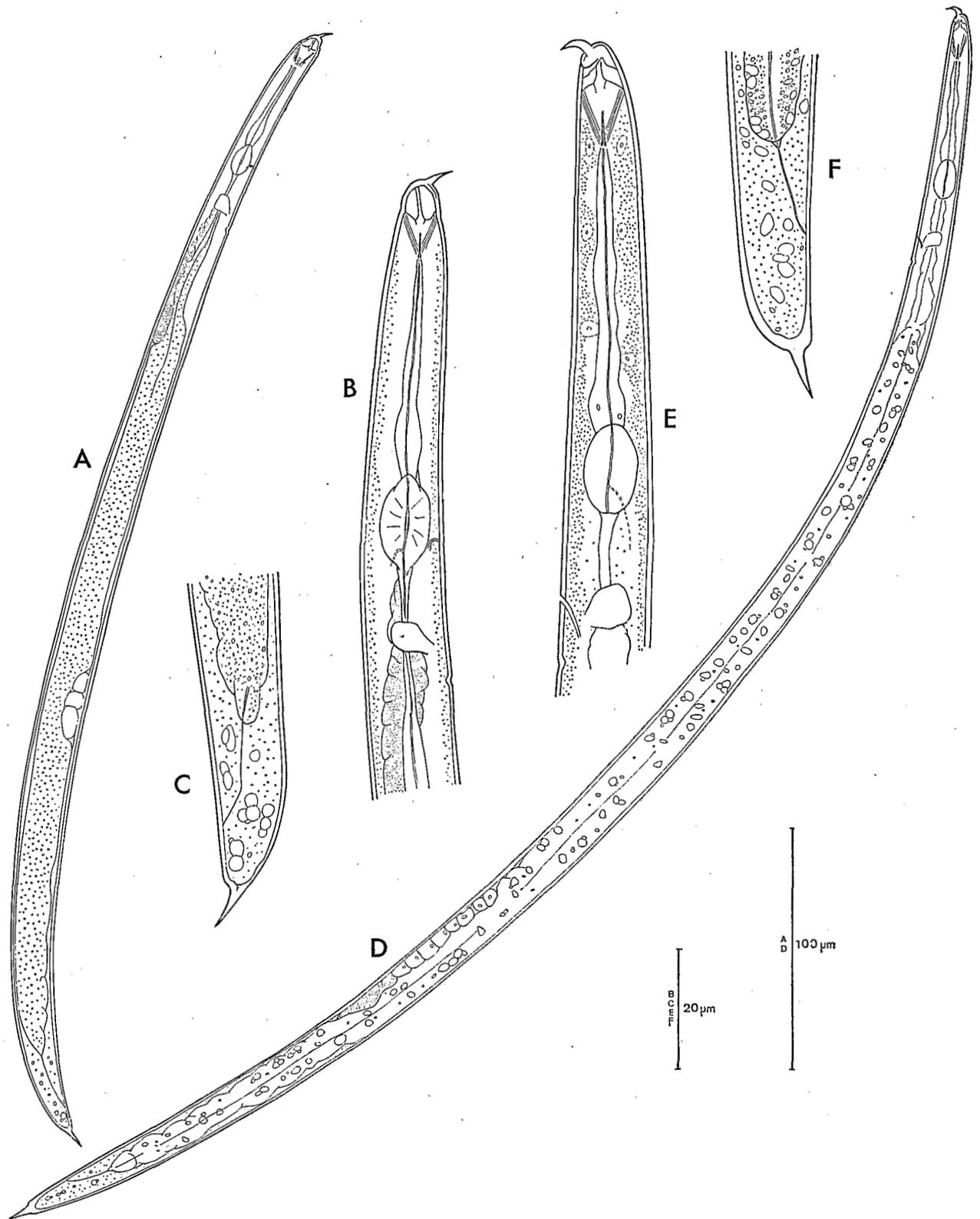


Fig. 1. A-C : larves de *Parasitaphelenchus sexdentati*, provenant de la cavité générale d'*Ips sexdentatus*. A : vue générale latérale ; B : extrémité antérieure, vue latérale ; C : extrémité postérieure, vue latérale. D-F : larves de *Parasitaphelenchus* sp. provenant de la cavité générale d'*Ips sexdentatus*. D : vue générale latérale ; E : extrémité antérieure, vue latérale ; F : extrémité postérieure, vue latérale.

A-C : Larvae of *Parasitaphelenchus sexdentati* from the body cavity of *Ips sexdentatus*. A : general, lateral view ; B : anterior end, lateral view ; C : posterior end, lateral view. D-F : larvae of *Parasitaphelenchus* sp. from the body cavity of *Ips sexdentatus*. D : general, lateral view. E : anterior end, lateral view. F : posterior end, lateral view.

plement a lieu dans les galeries de l'insecte. Les femelles pondent à proximité des larves du scolyte. Les jeunes nématodes muent deux fois avant de pénétrer dans les larves de leur hôte chez lequel ils se localisent dans la cavité générale, après passage dans le tube digestif. Leur croissance est considérable ; une troisième mue a lieu dans l'hôte. Les larves resteraient associées au tissu adipeux pendant toute la phase de maturation de l'insecte. Quand celui-ci a terminé sa maturation, il essaime vers un nouvel arbre en emportant ses nématodes qui sont alors localisés dans la partie postérieure de son abdomen. Quand le scolyte a foré une nouvelle galerie, les larves de *Parasitaphelenchus* sortent de leur hôte par la partie postérieure de son tube digestif : dans les galeries, elles se transforment en adultes dont les larves filles contamineront les larves de scolytes de la nouvelle génération. Rühm (1956) précise que les larves sortent de leur hôte assez tardivement et que les adultes de *Parasitaphelenchus* ne s'observent en conséquence dans les galeries que quand les larves filles du scolyte ont commencé leur nutrition depuis deux semaines environ.

La contamination a lieu, en général, au stade larvaire de l'hôte, mais Laumond et Carle (1971), lors de l'étude de la contamination de *Blastophagus destruens* Woll. par *Parasitaphelenchus papillatus* Fuchs, 1937, associé à *Parasitohabditis piniperdae* (Fuchs, 1937) Rühm, 1954, évoquent la possibilité d'une recontamination des scolytes adultes, lors de la nutrition de rematuration « à partir des descendants des nématodes qu'ils hébergeaient précédemment ». Ils ne précisent cependant pas, dans ce cas, s'il s'agit de *P. papillatus* ou *P. piniperdae*.

Les observations rapportées ici ont trait uniquement aux nématodes libres dans l'hémolymphe, c'est-à-dire à ceux ayant terminé leur croissance aux dépens du tissu adipeux (larves de 4<sup>ème</sup> stade). Le parasitisme par les larves en début de croissance est en effet difficile à apprécier par suite de leur taille minuscule. Les nématodes ont été trouvés dans toute la cavité générale de l'insecte, plus particulièrement dans la région postérieure de son abdomen. Cette localisation étant nette surtout en fin de maturation. Globalement, *Parasitaphelenchus sexdentati* s'observe dans 16,5% des insectes et *Parasitaphelenchus* sp. dans 1,7%. L'intensité du parasitisme

est en moyenne de 25 larves par insecte parasité pour *P. sexdentati* (extrêmes de 1 à 150 environ), et de 20 larves par insecte parasité pour *Parasitaphelenchus* sp. (extrêmes de 1 à 100 environ). Ces chiffres montrent cependant certaines variations suivant la génération hôte envisagée (hiver ou été), le sexe et le stade de développement de l'hôte.

#### *Evolution du pourcentage de parasitisme au cours du développement d'Ips sexdentatus*

Le pourcentage de parasitisme a été calculé pour chaque stade de développement, chez les mâles et les femelles des deux générations. L'étude par tests « t » des différences entre générations et entre sexes conduit aux conclusions suivantes :

Pour *P. sexdentati* comme pour *Parasitaphelenchus* sp. les différences été-hiver sont significatives aussi bien chez les hôtes mâles que chez les hôtes femelles ; une étude séparée pour chaque génération s'impose donc. D'autre part, pour *P. sexdentati*, il n'y a pas de différence significative entre insectes mâles et insectes femelles pour la génération d'hiver, au contraire de la génération d'été. L'étude sera donc faite en regroupant les deux sexes pour la génération d'hiver et pour chaque sexe séparément pour la génération d'été. Pour *Parasitaphelenchus* sp. il n'y a jamais de différence significative entre le parasitisme des insectes mâles et des insectes femelles ; l'étude sera donc toujours faite en regroupant les deux sexes.

#### *Evolution du pourcentage de parasitisme par P. sexdentati*

La figure 2 retrace cette évolution pour la génération d'hiver (mâles et femelles réunis) et la figure 3 pour la génération d'été. Le pourcentage de parasitisme par les nématodes de 4<sup>ème</sup> stade est nul quand l'hôte est au stade larvaire ou prénympheal et très faible quand il est au stade nympheal. Il augmente ensuite plus ou moins régulièrement au cours de la maturation des insectes adultes, tant pour la génération d'hiver que pour celle d'été.

Dans la mesure où la contamination des insectes s'effectue quand ceux-ci sont au stade larvaire (Rühm, 1956 ; Goodey, 1963 ; Poinar, 1972 ; Massey, 1974) et non au stade adulte, il semble que certains nématodes puissent avoir terminé leur croissance dans l'insecte dès le

stade nymphal de celui-ci, les autres terminant cette croissance à différents stades de la maturation de l'insecte adulte. Ce fait peut être la conséquence d'une maturité variable selon les larves de *Parasitaphelenchus* dans un même scolyte, mais il peut aussi être dû à des contaminations réalisées chez des insectes se trouvant

à des stades larvaires différents les uns des autres. Rühm (1956) signale en effet que les *Parasitaphelenchus* adultes ne s'observent dans les galeries que quand les larves du scolyte ont commencé leur nutrition depuis deux semaines environ. Or, dans un même système de galeries, quand les premières larves ont 15 jours, les der-

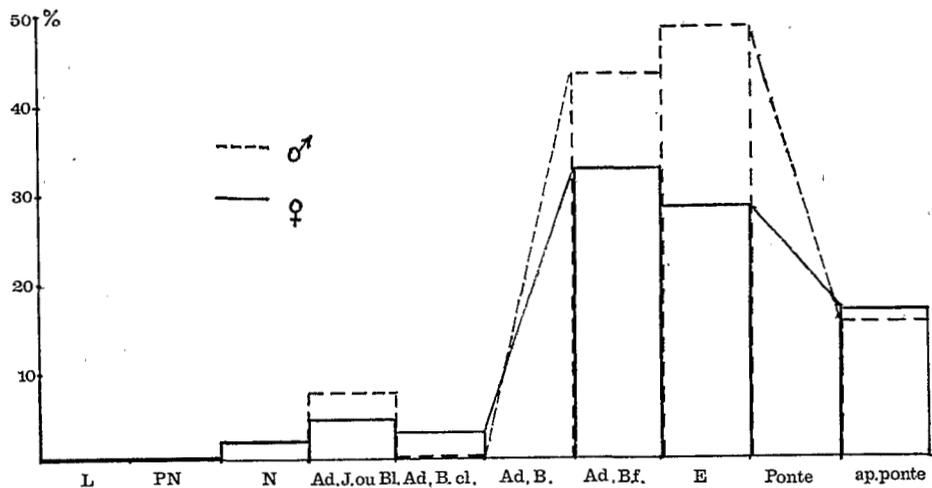
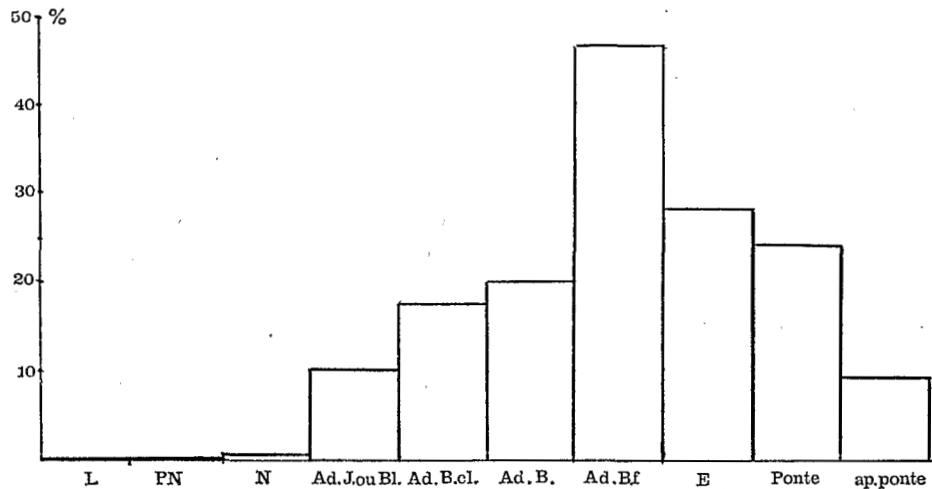


Fig. 2 & 3. Evolution du pourcentage de parasitisme d'*Ips sexdentatus* par *Parasitaphelenchus sexdentati* au cours du développement de l'hôte (Fig. 2 (en haut) : génération d'hiver, mâles et femelles regroupés ; Fig. 3 (en bas) : génération d'été). L : larve ; PN : prénymphe ; N : nymphe ; Ad : adulte ; Bl : blanc ; J : jaune ; B : brun ; cl : clair ; f : foncé ; E : essaimage.

Evolution of percentage of parasitism of *Ips sexdentatus* by *Parasitaphelenchus sexdentati* during host development (Fig. 2 (above) : winter generation, males and females together. (Fig. 3 (below) : summer generation). L = larva ; PN = prepupa ; N = pupa ; Ad = adult ; Bl = white ; J = yellow ; B = brown ; Cl = clear ; F = dark ; E = swarming.

nières viennent à peine de naître. Même en supposant alors que les sorties des *Parasitaphelenchus* à partir d'un même insecte parental aient lieu simultanément, il s'ensuivra des contaminations des larves filles de scolyte pouvant varier du premier au troisième stade larvaire environ, et donc des maturités de nématodes variables suivant les insectes, quand ceux-ci sont examinés au même stade de développement.

Pour la génération d'hiver, le pourcentage maximum de parasitisme par les nématodes de 4<sup>ème</sup> stade est noté à la fin de la maturation de l'hôte et est suivi d'une chute brutale au moment de son essaimage. Il semble donc qu'il existe chez les *Ips* parasités une mortalité préférentielle se situant à la fin de la période de maturation, juste avant l'essaimage (les insectes notés « essaimants » sont en effet capturés à leur sortie du tronc et n'ont donc pas encore effectué leur vol). Il ne semble pas y avoir de mortalité préférentielle durant le vol, puisque le pourcentage de parasitisme est sensiblement le même au moment de la ponte qu'au moment de l'essaimage. La chute du parasitisme après la ponte s'explique par la sortie tardive des *Parasitaphelenchus*, ainsi que l'a observée Rühm (1956).

Pour la génération d'été, l'on n'observe pas de mortalité avant essaimage, mais il semble par contre, malgré des résultats quelque peu

fragmentaires, qu'elle puisse se situer soit au cours du vol, soit au cours de la ponte. Cela est vrai pour les deux sexes bien que les mâles soient nettement plus parasités que les femelles.

Cette différence entre générations d'hiver et d'été dans l'époque d'apparition de la mortalité peut s'expliquer par la vitesse d'évolution différente des deux générations (9 mois pour la génération d'hiver, 3 mois pour celle d'été) : en été, les nématodes n'auraient pas le temps de provoquer de graves préjudices à l'insecte avant que celui-ci n'essaime.

*Evolution du pourcentage de parasitisme par Parasitaphelenchus* sp. La figure 4 rend compte de cette évolution pour la génération d'hiver (mâles et femelles regroupés).

Nous pouvons remarquer que le maximum de pourcentage de parasitisme est atteint au stade adulte en maturation de coloration brun clair, et qu'une mortalité préférentielle des insectes parasités intervient donc bien avant la fin de la maturation. Cette mortalité précoce peut aussi s'expliquer par la longueur du cycle de développement de la génération d'hiver.

Pour la génération d'été, nous n'avons observé de larves de *Parasitaphelenchus* sp. que chez des insectes ayant terminé leur ponte. Il n'est donc pas possible de tirer de conclusion, si ce

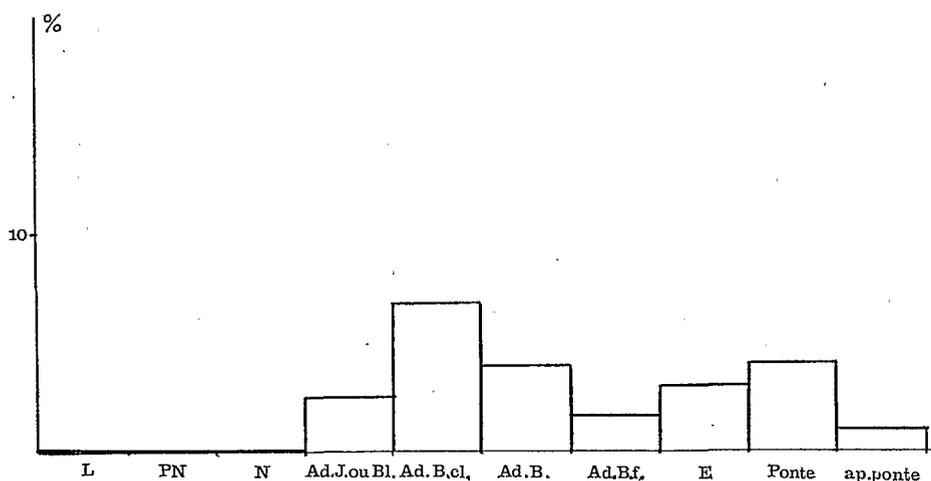


Fig. 4. Evolution du pourcentage de parasitisme d'*Ips sexdentatus* par *Parasitaphelenchus* sp. pour la génération d'hiver, au cours du développement de l'hôte (mâles et femelles regroupés). Mêmes abréviations que fig. 2 et 3.

*Evolution of percentage of parasitism of Ips sexdentatus by Parasitaphelenchus* sp. during host development (winter generation, males and females together). Same abbreviations as fig. 2 and 3.

n'est que le parasitisme est alors très faible (3,2% des insectes à ce stade).

*Evolution de l'intensité du parasitisme au cours du développement d'Ips sexdentatus*

*Parasitisme par P. sexdentati.* Aucune différence significative quant à l'intensité du parasitisme n'ayant été notée, même pour la génération d'été, entre les mâles et les femelles, nous indiquons ici les résultats pour les deux sexes regroupés (Tabl. 1).

Pour la génération d'hiver, l'intensité du parasitisme par les nématodes de 4<sup>ème</sup> stade atteint des valeurs élevées à partir du stade insecte adulte brun clair, confirmant ainsi la possibilité d'une maturation échelonnée des larves de nématodes dans l'hémolymphe d'un même insecte, à partir du stade nymphal de celui-ci. Cependant, nous avons indiqué précédemment (cf. Fig. 2) que le pourcentage de parasitisme n'atteignait de hautes valeurs qu'au stade insecte adulte brun foncé. Les deux phénomènes signalés précédemment : d'une part une maturation échelonnée des larves de nématodes dans un même insecte, d'autre part une maturation plus ou moins rapide de l'ensemble des larves de nématodes selon les insectes, ajoutent donc leurs effets. Le deuxième phénomène est cependant prédominant puisqu'il se termine plus tardivement. Ces interprétations ne sont bien sûr valables que dans la mesure où l'on exclue la possibilité d'une contamination de l'hôte au stade adulte. Du stade adulte brun clair jusqu'à l'essaimage, l'intensité du parasitisme varie relativement peu, ce qui tend à prouver que ce ne sont pas les insectes les plus lourdement parasités qui meurent préférentiellement à la fin de leur maturation.

Pour la génération d'été, les quelques chiffres interprétables dont nous disposons confirment les conclusions précédentes.

*Parasitisme par Parasitaphelenchus sp.* Les résultats obtenus pour la génération d'hiver sont indiqués dans le tableau 1. L'intensité du parasitisme semble augmenter au cours de la maturation des insectes, jusqu'au moment de l'essaimage. Comme pour *P. sexdentati*, ce ne sont donc pas les insectes les plus lourdement parasités qui meurent préférentiellement au cours de leur maturation.

Cependant, contrairement à ce que nous avons vu pour *P. sexdentati*, ce seraient ici les différences de maturité entre nématodes d'un même insecte qui seraient prépondérantes pour expliquer les maturations échelonnées des larves de nématodes au cours du développement de la population hôte.

*Liaisons entre nématodes parasites*

Nous avons décrit précédemment (Lieutier, 1979) les caractéristiques du parasitisme d'*Ips sexdentatus* par *Contortylenchus diplogaster* (v. Lins.), nématode Allantonematidae appartenant à la superfamille des Tylenchoidea, donc très différent, du point de vue systématique, des *Parasitaphelenchus*. De plus, dans la cavité générale d'*Ips sexdentatus*, *Contortylenchus diplogaster* est présent sous les formes adultes (femelles parasites) œufs et jeunes larves, la contamination des larves d'insectes étant réalisée par des femelles fécondées. *C. diplogaster* présente donc une biologie tout à fait différente de celle des *Parasitaphelenchus*. A ce titre, il nous a semblé intéressant d'examiner quelles pouvaient être les relations entre ces deux types de parasitisme chez la même espèce hôte.

L'étude doit nécessairement porter sur les stades de l'insecte n'ayant pas encore subi de mortalité par parasitisme, c'est-à-dire pratiquement jusqu'au stade adulte en maturation brun foncé ou noir, sauf pour les insectes parasités par *Parasitaphelenchus sp.* où l'on s'arrêtera au stade adulte brun clair. D'autre part, aucune différence significative dans le pourcentage de parasitisme n'étant notée entre mâles et femelles jusqu'à ces stades, il est possible de grouper les deux sexes. De plus, nous ferons porter l'étude uniquement sur la génération d'hiver, pour laquelle nous possédons les données les plus nombreuses et les plus régulières.

*Relations Contortylenchus diplogaster - Parasitaphelenchus sexdentati.* Le tableau 2 traduit l'étude de ces relations. Il y a été reporté le nombre observé d'insectes soit non parasités, soit parasités par l'une ou l'autre ou les deux espèces de nématodes, ainsi que les nombres théoriques attendus dans les mêmes catégories, compte tenu du pourcentage de parasitisme par chaque espèce prise séparément. La comparai-

Tableau 1

Intensité du parasitisme (nombre de nématodes par insectes parasité) d'*Ips sexdentatus* (mâles et femelles regroupés) par *Parasitaphelenchus sexdentati* et *Parasitaphelenchus* sp. Lorsque l'effectif des insectes parasités était trop faible (pratiquement moins d'une dizaine) la moyenne a été présentée entre parenthèses

Intensity of parasitism (number of nematodes in parasitized insects) by *Parasitaphelenchus sexdentati* and *Parasitaphelenchus* sp. in *Ips sexdentatus* (males and females together). When the number of parasitized insects is too small (less than about ten), the average is in brackets

	Parasitisme par <i>Parasitaphelenchus sexdentati</i> (nombre de nématodes par insecte)						Parasitisme par <i>Parasitaphelenchus</i> sp.		
	Génération Hiver			Génération Été			Génération Hiver		
	Moyenne	Minimum	Maximum	Moyenne	Minimum	Maximum	Moyenne	Minimum	Maximum
Nymphes	(2)			(15)	5	50			
Adultes en maturation									
Blancs ou jaunes	14	2	50	(18)	8	50	(4)	1	10
Brun clair	26	2	50	(5)			9	3	20
Bruns	33	1	100				16	2	50
Brun foncé ou noirs	24	1	100	23	8	50	(36)	5	50
Adultes en essaimage	26	1	150	24	2	100	26	1	100
Adultes en ponte	21	5	50				(10)	1	20
Adultes après la ponte	13	1	50	14	3	50	5	2	8

Tableau 2

Relations entre *Contortylenchus diplogaster* et *Parasitaphelenchus sexdentati* dans les insectes parasités.

Les données indiquées correspondent aux nombres absolus d'insectes.

Les nombres théoriques sont indiqués entre parenthèses.

La différence avec les nombres observés est significative au niveau 95% quand  $\chi^2$  est supérieur ou égal à 3,84

*Relations between Contortylenchus diplogaster and Parasitaphelenchus sexdentati in parasitized insects.*

*The data are the absolute numbers of insects. The calculated numbers are in brackets.*

*The difference between calculated and observed numbers is significant at the level 95% when  $\chi^2$  is equal to or greater than 3,84*

	Nymphes	Adultes en maturation			
		blancs ou jaunes	brun clair	bruns	brun foncé
Nombre d'insectes parasités par <i>C. diplogaster</i> seul	7 (7)	6 (5)	7 (6)	55 (44)	44 (32)
Nombre d'insectes parasités par <i>P. sexdentati</i> seul	1 (1)	12 (11)	23 (22)	65 (54)	201 (189)
Nombre d'insectes parasités simultanément par les deux nématodes	0 (0)	0 (1)	0 (1)	3 (14)	16 (28)
Nombre d'insectes parasités par aucun des deux nématodes	244 (244)	100 (101)	102 (103)	157 (168)	204 (216)
Valeurs du $\chi^2$	0	1,30	1,22	14,35	11,07
Conclusion	Indifférence	Indifférence	Indifférence	Exclusion	Exclusion

son par test de  $\chi^2$  des valeurs observées et calculées, nous permet de juger s'il y a cohabitation, exclusion ou indifférence entre les deux nématodes parasites.

Il semble qu'il y ait ainsi « exclusion » entre *C. diplogaster* et *P. sexdentati* vers la fin de maturation de l'insecte. Comme l'infestation par les deux nématodes s'effectue quand l'hôte est au stade larvaire (Rühm, 1956 ; Goodey, 1963 ; Poinar, 1972 ; Massey, 1974) et comme de plus il y a indifférence dans les premiers stades de maturation de l'hôte, l'« exclusion » ne peut être due à une répulsion de l'insecte, déjà attaqué par une espèce de parasite, vis-à-vis de l'autre. Il s'agirait donc plutôt soit d'une mortalité préférentielle des insectes doublement parasités, soit d'une mortalité de l'une des deux espèces de parasites dans la cavité générale de l'insecte, à partir du stade adulte brun.

Or nous n'avons observé de mortalité d'insectes au stade adulte brun ou adulte brun foncé, ni par *P. sexdentati*, ni par *C. diplogaster*, puisque la mortalité due au premier ne se situe

qu'à la fin de la maturation de son hôte (cf. plus haut), et celle due au deuxième qu'au cours de l'essaimage (Lieutier, 1979). La première hypothèse est donc à rejeter. De plus, c'est précisément à partir du stade brun que les éclosions de larves de *C. diplogaster* deviennent importantes (Lieutier, 1979). Il serait alors possible que cette éclosion massive provoque la disparition des larves de *Parasitaphelenchus*.

Il convient cependant d'apporter une restriction à cette interprétation : l'observation de quelques *Parasitaphelenchus* parmi des milliers de larves de *Contortylenchus* est une entreprise parfois peu aisée et il est ainsi possible que le nombre de doubles contaminations ait été sous-estimé. C'est donc avec une certaine réserve qu'il faut conclure à une « exclusion » *C. diplogaster* - *P. sexdentati*.

*Relations Contortylenchus diplogaster - Parasitaphelenchus sp. et Parasitaphelenchus sp., - Parasitaphelenchus sexdentati.* La mortalité par *Parasitaphelenchus* sp. étant observée

dès le stade brun, l'étude ne porte que sur les premiers stades de développement (nymphe, adulte jaune ou blanc, adulte brun clair); de plus, le faible nombre d'insectes parasités dans ces classes nous a conduit à les regrouper.

Les résultats, analysés de la même manière que précédemment, ont indiqué que la différence n'est jamais significative entre les nombres observés et les nombres calculés de doubles contaminations. Le parasitisme par *C. diplogaster* ou *P. sexdentati* apparaît donc indépendant de celui par *Parasitaphelenchus* sp. D'autre part, nous devons signaler que sur 1 247 insectes examinés depuis le stade nymphal jusqu'au stade adulte brun foncé ou noir, nous n'en avons trouvé qu'un, au stade brun, qui soit parasité simultanément par les trois espèces de nématodes.

Il y a donc en général indépendance entre le parasitisme par les différentes espèces, sauf peut-être pour *C. diplogaster* vis-à-vis de *P. sexdentati*.

En conclusion, il nous semble que si les *Parasitaphelenchus* exercent une action certaine dans la limitation des populations d'*Ips sexdentatus*, il est cependant impossible, dans l'état actuel de nos connaissances, d'apprécier l'impact réel de ces nématodes; et cela d'autant plus que leur efficacité paraît être limitée par la concurrence avec *Contortylenchus diplogaster* quand les deux espèces parasitent les mêmes insectes.

D'autre part, bien que Rühm (1956) signale une action possible sur les gonades, le mode d'action des *Parasitaphelenchus* est actuellement pratiquement inconnu. A ce titre, la présente note doit être considérée comme une étude préliminaire.

#### REMERCIEMENTS

L'auteur remercie M. Tendron, chef du Centre de Gestion de Fontainebleau (Office National des Forêts) pour la compréhension qu'il lui a manifestée et l'aide qu'il lui a apportée lors des études sur le terrain.

#### RÉFÉRENCES

- FUCHS, A. G. (1930). Neue an Borken- und Rüsselkäfer gebundene Nematoden, halbparasitische und Wohnungseinmieter. *Zool. Jb., Syst.*, 59 : 505-646.
- FUCHS, A. G. (1937). Neue parasitische und halbparasitische Nematoden bei Borkenkägern und einige andere Nematoden. *Zool. Jb., Syst.*, 70 : 291-380.
- GOODEY, T. (1963). *Soil and freshwater nematodes*. London, Methuen & Co, 544 p.
- LAMOTTE, M. (1971). *Initiation aux méthodes statistiques en biologie*. Paris, Masson & Cie, 144 p.
- LAUMOND, C. & CARLE, P. (1971). Nématodes associés et parasites de *Blastophagus destruens* Woll. (Col. Scol.). *Entomophaga*, 16 : 61-66.
- LAZAREVSKAYA, C. L. (1961). Sur la faune des nématodes de *Acanthocinus aedilis* (Cerambycidae). *Helminthologia*, 3 : 1-4, 211-220.
- LIEUTIER, F. (1979). Le parasitisme d'*Ips sexdentatus* (Coléoptera : Scolytidae) par *Contortylenchus diplogaster* (Nematoda : Allantonematidae). *Revue Nématol.*, 2 : 143-151.
- LIEUTIER, F. & LAUMOND, C. (1978). Nématodes parasites et associés à *Ips sexdentatus* et *Ips typographus* (Coleoptera, Scolytidae) en région parisienne. *Nematologica*, 24 : 187-200.
- MASSEY, C. L. (1974). Biology and taxonomy of nematodes parasites and associates of bark beetles in the U.S. *U.S. Dpt. Serv. Agric. Handb.*, n° 446, 238 p.
- POINAR, G. O. (1972). Nematodes as facultative parasites of insects. *A. Rev. Ent.*, 17 : 103-122.
- 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 Ipsiden. *Parasit. Schrreihe*, 6 : 1-437.

Accepté pour publication le 15 avril 1980.