

Organisation ultrastructurale du site trophique induit par *Tylenchulus semipenetrans* dans les racines de Citrus

Mohamed M. B'CHIR

INAT, 43, Avenue Charles-Nicolle, 1002 Tunis-Belvédère, Tunisie.

RÉSUMÉ

L'étude ultrastructurale du site trophique induit par *Tylenchulus semipenetrans* montre des modifications typiques au niveau du noyau des cellules nourricières, et de l'établissement du réseau intercellulaire d'échange. Le rôle de ces particularités cytologiques du site trophique est alors discuté en fonction des relations « hôte - parasite » connues chez d'autres nématodes.

SUMMARY

Ultrastructural organisation of *Tylenchulus semipenetrans* nurse cells on citrus roots

An electron microscope study of the nurse cells induced by *T. semipenetrans* shows typical modifications of the nucleus of nurse cells and intercellular exchange system. The consequences of these cytological changes in the trophic site are related to host reactions in other plant-nematodes associations.

La réaction des cellules corticales des racines de citrus à l'infestation par *Tylenchulus semipenetrans* a fait l'objet de plusieurs études en microscopie photonique (Van Gundy & Kirkpatrick, 1964; Schneider & Baines, 1964; Cohn, 1965; Macaron, 1972; Taha & Sultan, 1983; B'chir & Belkadhi, 1986). Mais ces travaux n'expliquent pas clairement la chronologie de l'organisation fonctionnelle du site trophique induit par ce nématode. Himmelhoch *et al.* (1979) l'ont abordée en microscopie électronique, les résultats de leurs observations restant toutefois superficiels. L'originalité ultrastructurale du site trophique induit par *T. semipenetrans* a été décrite par B'chir (1986).

L'étude ultrastructurale de l'édification de ce site trophique fera l'objet de ce travail, ce qui permettra d'aborder la discussion de ses possibilités fonctionnelles.

Matériels et méthodes

L'évolution des sites trophiques a été étudiée sur le bigaradier (*Citrus aurantium* L.) infesté par différents stades de *T. semipenetrans* provenant d'une culture monoxénique. Des fragments de radicelles sont fixés à froid dans une solution de glutaraldéhyde à 2,5 % dans un tampon phosphate (Sörensen) à 0,1 M. Après un rinçage d'une heure dans une solution de Sörensen contenant 8 % de saccharose, les échantillons sont fixés à l'acide osmique à 0,1 %.

Les radicelles sont ensuite rincées, déshydratées, avant inclusion dans l'araldite.

Des coupes de 500 à 700 Å d'épaisseur sont obtenues avec un ultramicrotome LKB III; elles sont contrastées automatiquement par ordinateur (Ultrastainer LKB) dans une solution aqueuse d'acétate d'uranium (à 20°, pendant 30 mn) et une solution de citrate de plomb (à 20°, pendant 10 mn).

L'observation des coupes est réalisée au MET Philips 200 EM.

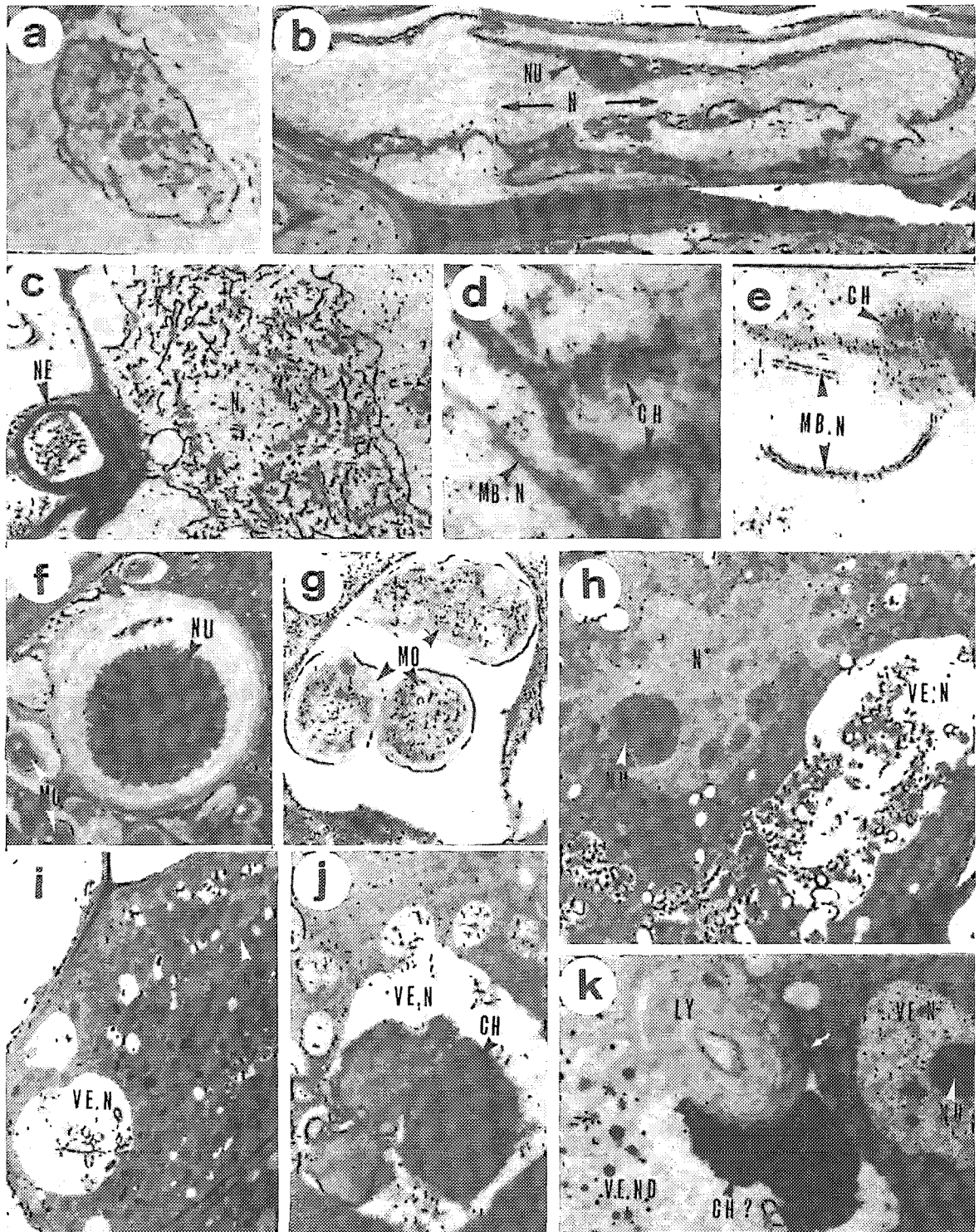
Résultats

ÉVOLUTION DU NOYAU DANS LES CELLULES TROPHIQUES

Dès le début de l'infestation le noyau des cellules s'élargit (Fig. 1 b, c) par rapport au noyau des cellules normales (Fig. 1 a). La chromatine se condense contre l'enveloppe nucléaire (Fig. 1 d) qui se dégrade, libérant le matériel chromatique dans le cytoplasme (Fig. 1 e).

Le nucléole, s'hypertrophie (Fig. 1 f) et s'entoure d'une nouvelle membrane dont le contour est lobé (Fig. 1 h, i). Cette structure correspond à une vésiculation de l'appareil nucléaire.

Dans le cytoplasme, qui devient de plus en plus dense à la suite de l'accumulation de substances granulaires (Fig. 1 f, g), on assiste à la formation de vésicules nucléaires contenant une importante quantité de maté-



riel chromatique (Fig. 1 h, i, j). La nature du contenu vésiculaire a été confirmée par une coloration spécifique au Schiff en microscopie optique. Certaines vésicules nucléaires se lysent après une activité intense (Fig. 1 j). Il apparaît alors dans le cytoplasme d'autres vésicules de remplacement (Fig. 1 k).

La vésicularisation du noyau a été également signalée dans le cas de la mosaïque du tabac (Scalla *et al.*, 1969). L'amplification du matériel génétique dans les vésicules nucléaires apparaît, dans ce cas, évidente; il reste cependant à montrer dans quelle mesure cette amplification concerne la totalité du patrimoine génétique de la cellule infestée ou seulement certaines séquences préférentielles.

Les cellules trophiques seraient ainsi contrôlées par une succession de vésicules nucléaires qui auraient une activité génique différente.

MISE EN PLACE D'UN RÉSEAU D'ÉCHANGE INTERCELLULAIRE DANS LE SITE TROPHIQUE

Les sécrétions glandulaires du nématode peuvent désorganiser la structure des parois cellulaires (Fig. 2 a, b). Des chaînes d'une substance, probablement pectocellulosique, se détachent alors de la paroi dégradée (Fig. 2 c). Ces chaînes s'associent à des inclusions cytoplasmiques dans des cellules voisines, où elles seront dégradées (Fig. 2 d, e) pour être ensuite véhiculées jusqu'aux cellules trophiques (Fig. 2 f).

Dans le cytoplasme des cellules nourricières, ces substances de dégradation semblent être recyclées au niveau des plastides (Fig. 2 g). On a alors formation de granules osmiophiles qui sont acheminés par des vacuoles de transfert (Fig. 2 h) jusqu'aux lomasomes (Fig. 2 i, j) d'où ils « s'écoulent » pour édifier un réseau de

tubules d'échange intercellulaire (Fig. 2 l, m). Le rôle des lomasomes dans la formation des structures membranaires des parois cellulaires a été montré par Behboodi (1978).

Les tubules d'échange s'intercalent à travers les parois désorganisées des cellules corticales (Fig. 3 a). Ce réseau assure une communication entre l'ensemble des cellules nourricières, avec des espaces trophiques intercellulaires, et les cellules avoisinantes (Fig. 3 b, c).

Le noyau et le cytoplasme de ces dernières, forment une masse nucléoplasmique arrondie (Fig. 3 d) montrant une grande activité de synthèse (Fig. 3 e).

Le réseau de tubules d'échange communique avec les milieux intracellulaires du site trophique par des organelles d'échange (Fig. 3 b, f, g). Ces organelles peuvent occuper un volume important du cytoplasme (Fig. 3 h; Fig. 4 a, b). Leur ultrastructure est typique, présentant une zone corticale claire, et une matrice dense offrant une importante surface d'échange (Fig. 3 i).

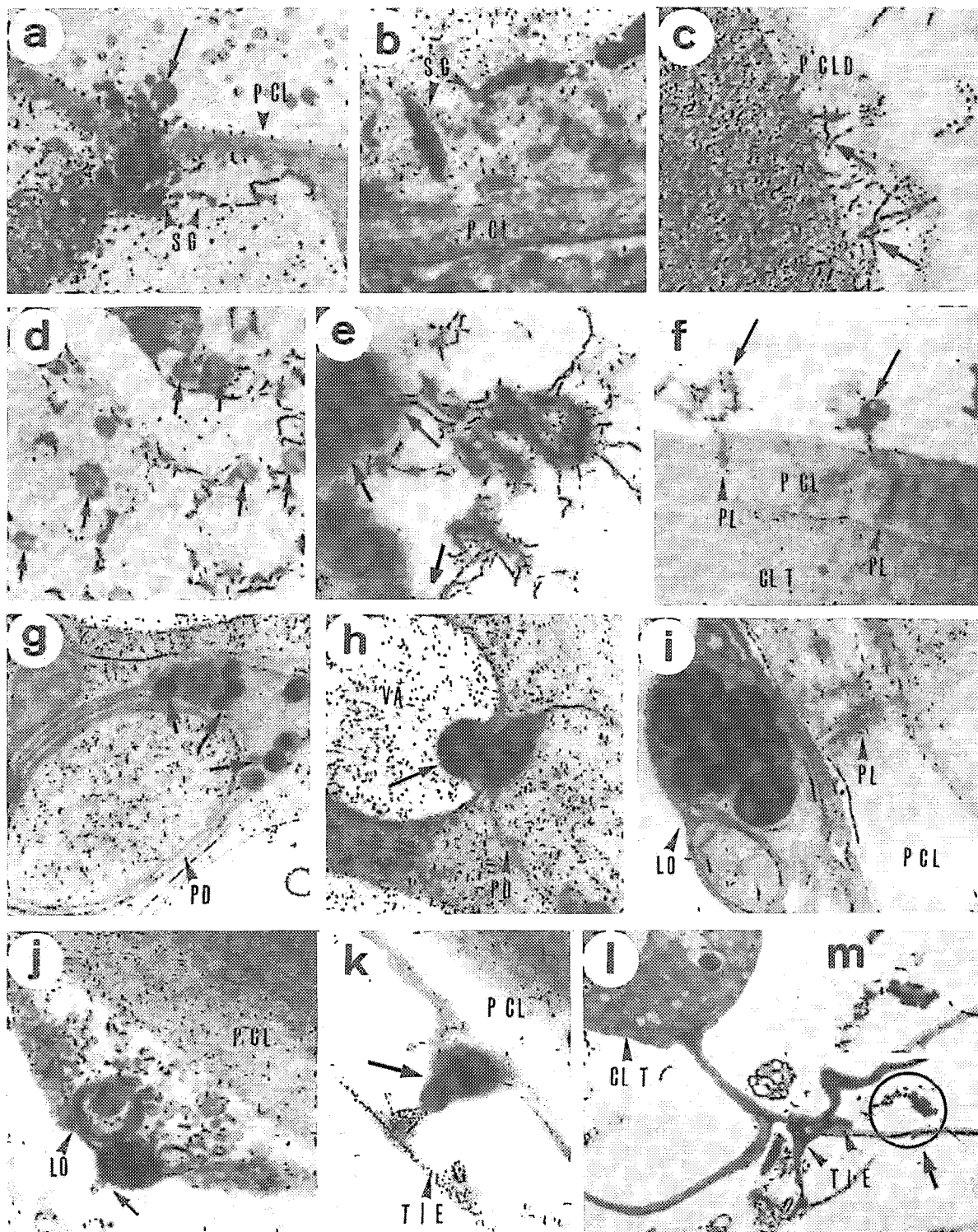
ORGANISATION DU SITE TROPHIQUE

Les cellules trophiques peuvent présenter différents degrés d'évolution structurale dans le même site (Fig. 4 a, b). Les cellules nourricières fonctionnelles ont une structure typique (Fig. 5). Elles présentent un « noyau lobé » comportant un nucléole hypertrophié; ce noyau semble communiquer avec une ou deux vésicules nucléaires selon la longueur de la cellule (B'chir & Bel Kadhi, 1986).

Le cytoplasme de chacune d'elles est granulaire, comportant diverses inclusions (mitochondries, plastides, reticulum endoplasmique rugueux, vacuoles, ribosomes...) et un important organelle d'échange qui com-

Figure 1. a : Noyau d'une cellule corticale de *Citrus aurantium* non infestée ($\times 9\ 000$); b : Coupe longitudinale d'une cellule en début d'infestation montrant l'élargissement du noyau (N); noter la présence du nucléole (NU) ($\times 6\ 500$); c : Élargissement du noyau (N) induit par le nématode (NE) *Tylenchulus semipenetrans* ($\times 2\ 000$); d : Détail de (c) montrant la disposition de la chromatine (CH) contre la membrane nucléaire (MB.N.) ($\times 45\ 000$); e : Destruction de la membrane nucléaire (MB.N) et dispersion de la chromatine (CH) dans le cytoplasme des cellules infestées ($\times 45\ 000$); f : Participation active du nucléole (NU) dans le métabolisme cellulaire; noter la présence de substances granulaires (MO) dans le cytoplasme. ($\times 38\ 000$); g : Détail de la libération des substances granulaires (MO) dans le cytoplasme ($\times 60\ 000$); h, i : Formation des vésicules nucléaires (VE. N.) et d'un noyau lobé (N*) contenant le nucléole (NU) dans une cellule trophique ($\times 3\ 600$); j : Détail d'une vésicule nucléaire (VE. N.) riche en chromatine (CH); noter la relation de cette vésicule avec d'autres de plus petites tailles ($\times 11\ 000$); k : Présence, dans le cytoplasme d'une cellule trophique, d'une vésicule nucléaire dégradée (VE.N.D.) avec une figure de lyse (LY), et d'une jeune vésicule nucléaire (VE.N.) de remplacement ($\times 14\ 000$).

a : Cortical cell nucleus from a non-infested root of *Citrus aurantium* ($\times 9\ 000$); b : Longitudinal section of cell at an early stage of infection showing enlarged nucleus (N). Note nucleolus (NJ) ($\times 6\ 500$); c : Enlarged nucleus (N) after *T. semipenetrans* (NE) infection ($\times 2\ 000$); d : Detail of (c) showing the position of the chromatin (CH) against the nuclear membrane (MB-M) ($\times 45\ 000$); e : Breaking down of the nuclear membrane (MB-N) and scattering of chromatin (CH) in infected cell cytoplasm ($\times 45\ 000$); f : Active participation of the nucleolus in cell metabolism. Note granular material (MO) in the cytoplasm ($\times 38\ 000$); g : Detail of granular material (MO) released in the cytoplasm ($\times 60\ 000$); h, i : Lobed nucleus (N) with nucleolus (NU) and nuclear vesicles (VE. N) forming in the food cell ($\times 3\ 600$; $\times 1\ 600$); j : Detail of nuclear vesicles (VE.N) with high chromatin (CH) content. Note the relation between this vesicles and other smaller ones ($\times 11\ 000$); k : Broken down nuclear vesicle (VE.N.D) with a lysosome (LY) and a newly formed nuclear vesicle (VE.N) ($\times 1\ 400$).



munique avec le réseau intercellulaire d'échange par un collecteur (Fig. 5).

Le site trophique comporte aussi d'autres cellules nourricières en début de formation ou, au contraire en voie de dégradation. Le nématode a ainsi la possibilité de vider le contenu de certaines cellules trophiques séniles soit directement, soit par l'intermédiaire des tubules d'échange (Fig. 4 b, b₁).

La partie antérieure des femelles de *T. semipenetrans* se localise dans un espace trophique intercellulaire (Fig. 4 a) où le nématode prélève sa nourriture. Cet espace peut communiquer avec d'autres plus éloignés, situés entre d'autres cellules trophiques distales (Fig. 4 b). Le transfert de substance dans le site trophique peut donc se faire soit directement par les innombrables plasmodesmes (Fig. 4 b, b₂) soit par l'intermédiaire du dispositif inter- et intracellulaire d'échange (Fig. 4 b, b₃).

La femelle de *T. semipenetrans*, bien que sédentaire, semble avoir un site trophique dynamique. On assiste, en effet, à la néoformation et à la dégradation de certaines cellules trophiques dans le même site. Le nématode a aussi la possibilité de prélever les substances nutritives à distance grâce au réseau de tubules intercellulaires d'échange.

Discussion

Le site trophique induit par *T. semipenetrans* sur

citrus se distingue de celui mis en place par d'autres nématodes par différentes particularités :

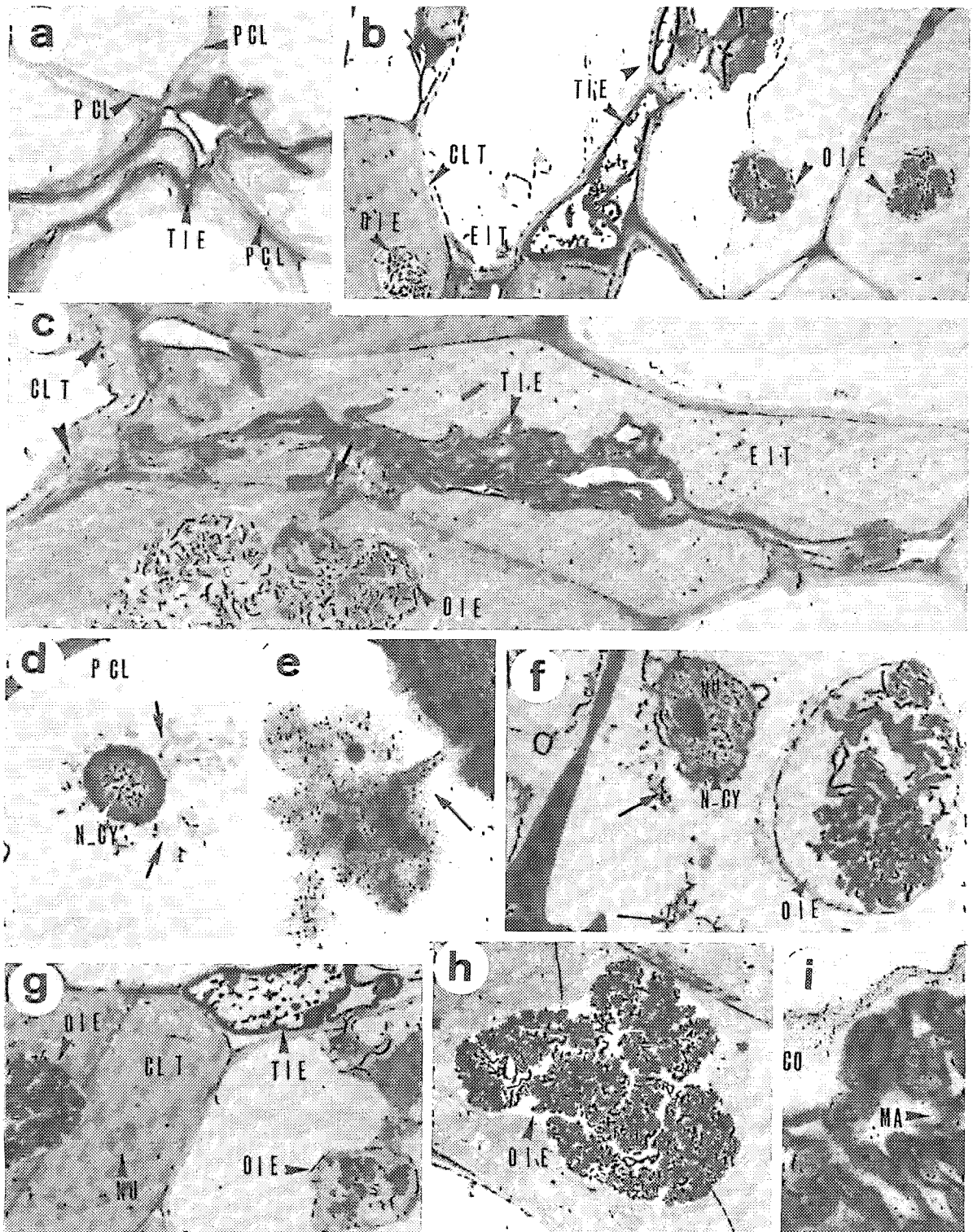
— les transformations cytologiques au niveau du noyau semblent être plus spécifiques et se distinguer de celles déjà décrites pour diverses espèces de Nématodes : *Xiphinema index* (Heiner & Wyss, 1978), *Heterodera glycines* (Endo, 1978); *Meloidodera* spp. (Mundo Ocampo & Baldwin, 1983), *Scutellonema brachyurum* (Schurger & McClure, 1983), *Verutus volvingentis* (Cohn, Kaplan & Esser, 1984), *Helicotylenchus pseudo-robustus* (Vovlas & Inserra, 1985).

— le système d'échange intercellulaire est généralement moins élaboré dans le site trophique d'autres espèces de nématodes. Les plasmodesmes assurent cette fonction dans le cas de *Rotylenchulus reniformis* et *Nacobbus* spp. (Mundo Ocampo & Baldwin, 1983). La formation « d'ingrowth » ou endocroissance au niveau de la paroi cellulaire jouant un rôle dans les transferts de substances à courte distance, a été signalée dans les cellules nourricières de plusieurs espèces de nématodes (Gunnig & Pate, 1974). On observe, en revanche, des modifications spectaculaires de l'architecture du tissu cortical au niveau du site trophique de *T. semipenetrans*. Cette réorganisation histologique met en place un réseau de tubules intercellulaires et des organelles intracellulaires assurant une importante activité d'échange. Les très nombreux plasmodesmes permettent le transfert de substances entre les cellules voisines.

Himmelhoch *et al.* (1979) ont constaté dans le cas d'une infestation naturelle la présence de figures para-

Fig. 2. a : Point de piqûre de *T. semipenetrans* au niveau d'une paroi cellulaire (flèche) sous l'action des substances glandulaires sécrétées (S.G) ($\times 1\ 500$); b : Détail de (a) montrant l'action lytique des substances de sécrétion (S.G) sur la paroi cellulaire (P. CL) ($\times 32\ 000$); c : Détail de la libération des chaînes de substances pecto-cellulosiques (flèches) au niveau d'une paroi cellulaire dégradée (P CL D) ($\times 90\ 000$); d : Présence d'inclusions cytoplasmiques (flèches) dans les cellules avoisinantes participant à la dégradation des chaînes pecto-cellulosiques ($\times 9\ 000$); e : Détail de (d) montrant la liaison des chaînes pecto-cellulosiques (flèches) avec les inclusions cytoplasmiques ($\times 80\ 000$); f : Pénétration des substances pecto-cellulosiques dégradées (flèches) dans les cellules trophiques (CL.T) au niveau des plasmodesmes (PL) de la paroi cellulaire (P.CL.) ($\times 20\ 000$); g : Formation de granules osmiophiles (flèches) dans les plastides (PD) des cellules trophiques ($\times 17\ 000$); h : Libération d'un granule dense (flèche) dans une vacuole de transfert (VA) à partir de plastides (PD) ($\times 25\ 000$); i : Accumulation de granules denses dans des lomasomes (LO) après leur passage à travers la paroi cellulaire (P.CL) au niveau des plasmodesmes (PL) ($\times 23\ 000$); j : Ultrastructure d'un lomasome (LO) au début de l'écoulement d'un granule dense (flèche) ($\times 56\ 000$); k : Écoulement de la substance dense à partir d'un granule (flèche) et formation des tubules intercellulaires d'échanges (T.I.E.) ($\times 56\ 000$); l : Vue d'ensemble de l'édification d'un réseau de tubules intercellulaires d'échanges (T.I.E.) au voisinage d'une cellule trophique (CL.T) ($\times 28\ 000$); m : Détail de (l) montrant la disposition des substances denses formant un tube intercellulaire d'échange ($\times 50\ 000$).

a : Feeding point of *T. semipenetrans* in the cell wall (P.CL). Note the deteriorated cell walls from the effect of the nematode secretions (S.G) (arrow); b : Section (a) showing the lytic action of the glandular compound (S.G) on the cell wall (P. CL) ($\times 32\ 000$); c : Pectocellulosic chains (arrows) are released after the degradation of the cell walls (P.CL.D.) ($\times 90\ 000$); d : Cytoplasmic inclusions (arrows) in nearby cells taking part in the breaking down of pectocellulosic chains ($\times 9\ 000$); e : Detail of (d) showing the relationship between pectocellulosic chains and cytoplasmic inclusions (arrow) ($\times 80\ 000$); f : Penetration of compounds from degraded pectocellulosic chains (arrows) in the nurse cell (CL.T) through the plasmodesmata (PL) of cell walls (P.CL) ($\times 20\ 000$); g : Production of osmiophilic granulations (arrows) in plastids of nurse cells ($\times 17\ 000$); h : Release of dense granulations from plastid (arrow) to the transfer vacuole (VA) ($\times 25\ 000$); i : Accumulation of dense granulation in the lomasomes (LO) after their passage through cell wall plasmodesmata ($\times 23\ 000$); j : Ultrastructure of a lomasome (LO) at the beginning of the granulation flow of dense granules (arrow) ($\times 56\ 000$); k : Flow of dense matter of a granule forming intercellular exchange tubulus (T.I.E.) ($\times 56\ 000$); l : General view of the building of a network of intercellular exchange tubulus (T.I.E.) in the proximity of a nurse cell (CL.T) ($\times 28\ 000$); m : Detail of (l) showing arrangement of the dense matter forming an intercellular exchange tubulus ($\times 50\ 000$).



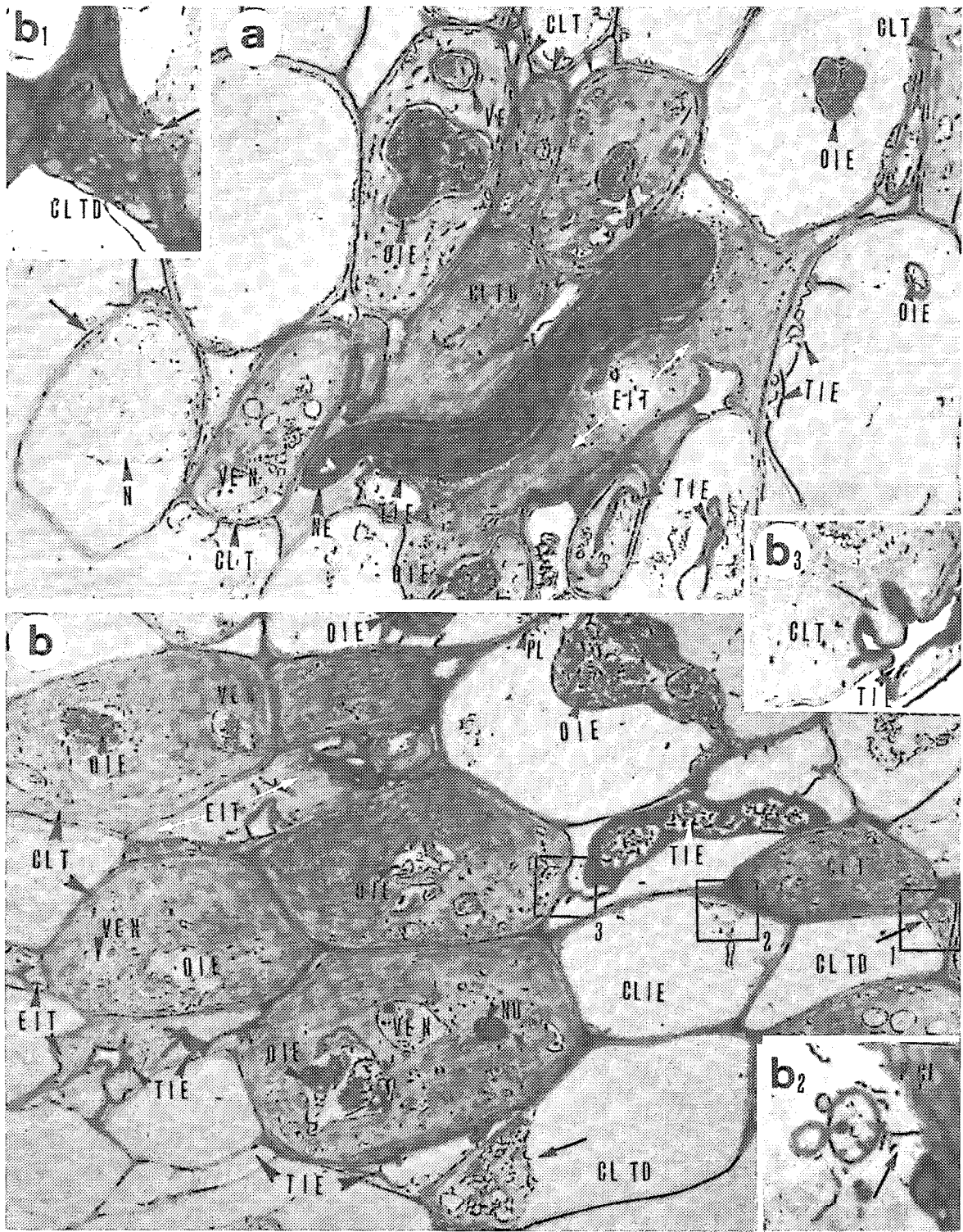
cristallines dans les plastides des cellules nourricières de *T. semipenetrans*. Fattah et Webster (1983), montrent que les inclusions cristallines varient selon que l'on associe ou non le *Fusarium oxysporum* à l'infestation de la tomate par *Meloidogyne javanica*. En culture monoxénique de *T. semipenetrans*, la rareté des figures paracrystallines dans les cellules trophiques pourrait s'expliquer par l'absence d'autres microorganismes dans les racines.

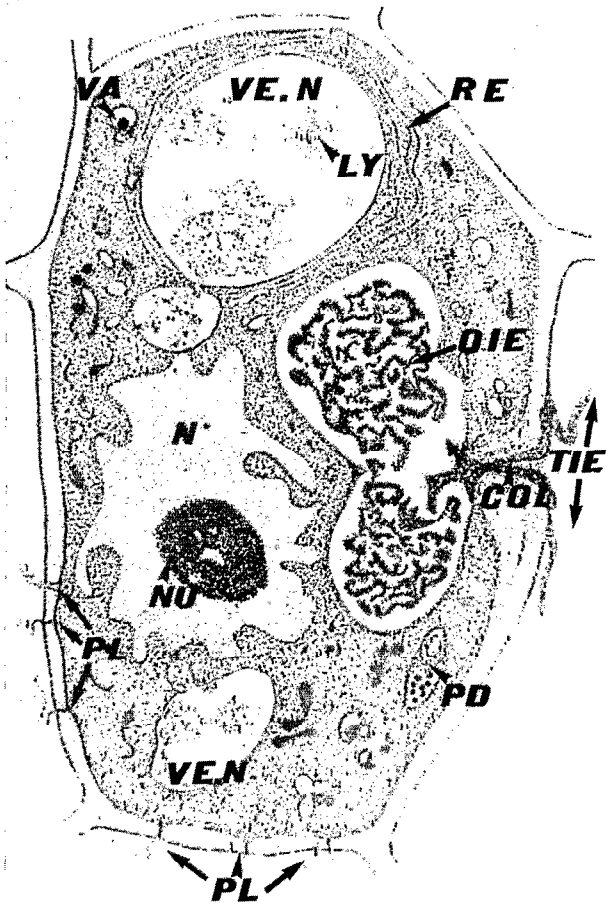
RÉFÉRENCES

- BEHBOODI, B. Ch. (1978). Lomasome biogenesis and function in *Armillaria mellea*. *XIXth intrn. Congr. electr. Micr., Toronto*, 2 : 402-403.
- B'CHIR, M. M. (1986). Originalité ultrastructurale du site trophique induit par *Tylenchulus semipenetrans* dans les radicelles de citrus (*Citrus aurantium*) Med. Fac. Landbouww. Rijksuniv. Gent, 51/1 : 157-162.
- B'CHIR, M. M. & BELKADHI, M. S. (1986). Nouvelles données sur les modifications histologiques induites par le complexe *Fusarium solani-Tylenchulus semipenetrans* au niveau des racines de porte-greffe de Citrus. Med. Fac. Landbouww. Rijksuniv. Gent, 51/3 b : 1295-1310.
- COHN, E. (1965). Penetration of the citrus nematode in relation to root development. *Nematologica*, 10 : 594-600.
- COHN, E., KAPLAN, D. T. & ESSER, R. P. (1984). Observations on the mode of parasitism and histopathology of *Meloidodera floridensis* and *Verutus volvingentis* (Heteroderidae). *J. Nematol.*, 16 : 256-264.
- ENDO, B. Y. (1978). Feeding plug formation in soybean roots infected with the soybean cyst nematode. *Phytopathology*, 68 : 1022-1031.
- FATTAH, F. & WEBSTER, J. M. (1983). Ultrastructural changes caused by *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* in *Meloidogyne javanica* induced giant cells in *Fusarium* resistant and susceptible tomato cultivars. *J. Nematol.*, 15 : 128-135.
- GUNNUIG, B. E. S. & PATE, J. S. (1974). Transfer cells. In : Robards, A. J. (Ed.) *Dynamic aspect of plant ultrastructure*. New York. McGraw-Hill : 441-480.
- HEINER, L. & WYSS, U. (1978). The ultrastructure of modified roottip cells induced by the feeding of an ectoparasitic nematode. *XIXth intrn. Congr. Electr. Micr., Toronto*, 2 : 438-439.
- HIMMELHOCH, E., COHN, E., MORDECHAI, M. & ZUCKERMAN, B. M. (1979). Changes in fine structure of citrus root cells induced by *Tylenchulus semipenetrans*. *Nematologica*, 25 : 333-335.
- MACARON, J. (1972). *Contribution à l'étude du nématode phytophage Tylenchulus semipenetrans*. Thèse Doct. Etat, Univ. Sci. Tech. Languedoc, Montpellier, 190 p.
- MUNDO OCAMPO, M. & BALDWIN, J. G. (1983). Host response to *Meloidodera* spp. (Heteroderidae) *J. Nematol.*, 15 : 544-554.
- SCALLA, R., MARTIN, C., LHOSTE, B. & MEIGNOZ, R. (1969). Modification de la structure nucléaire chez le tabac infesté à 32 °C par le Virus de la Mosaïque du tabac *Nicotiana xanthi*. *C. r. Hebd. Séanc. Acad. Sc. Paris*, 269 : 466-468.

Fig. 3. a : Insertion des tubules intercellulaires d'échange (T.I.E) entre les parois cellulaires (P.CL) ($\times 6\ 000$); b : Liaison des cellules trophiques (CL.T) et des cellules voisines par un réseau de tubules intercellulaires d'échange (T.I.E) : noter la présence d'organelles intracellulaires d'échange (O.I.E) dans la plupart des cellules ($\times 2\ 000$); c : Organisations d'un espace intercellulaire trophique (E.I.T) entre deux cellules trophiques (CL.T) : noter la complexité de l'architecture des tubules intercellulaires d'échange (T.I.E) et les relations avec les organelles intracellulaires d'échanges (O.I.E) ($\times 6\ 000$); d : Réduction du cytoplasme des cellules adjacentes au site trophique, qui se limite à une frange autour du noyau (N-CY) : noter l'activité de synthèse de cette structure cellulaire (flèches) ($\times 5\ 000$); e : Détail de (d) montrant cette activité de synthèse (flèche) ($\times 50\ 000$); f : Vue d'ensemble montrant la participation du complexe noyau-cytoplasme (N-CY) dans l'édification de l'organelle intracellulaire d'échange (O.I.E) au niveau d'une cellule adjacente au site trophique ($\times 5\ 000$); g : Ultrastructure des organelles intracellulaires d'échanges (O.I.E) d'une cellule trophique (CL.T) et d'une cellule limitrophe : noter la relation entre les deux cellules par un large tubule intracellulaire d'échange (T.I.E.) ($\times 2\ 000$); h : Importance et complexité structurale de l'organelle intracellulaire d'échange (O.I.E) au niveau d'une cellule trophique; i : Détail de l'organelle intracellulaire d'échange montrant un cortex (CO) et une matrice (MA) ($\times 45\ 000$).

a : Location of intercellular exchange tubules (T.I.E) between cell walls (P.CL) ($\times 6\ 000$); b : Connection between nurse (CL.T) and neighboring cell through an intercellular tubule network (T.I.E.) : note the presence of an intracellular exchange organelle (O.I.E.) in most cells ($\times 2\ 000$); c : Intracellular nurse space (E.I.T) between two nurse cells (CL.T) : Observe the complexity of the intracellular exchange tubules (T.I.E) and their connections with intracellular exchange organit (O.I.E) ($\times 6\ 000$); d : Decrease of cytoplasm in cells near nurse cells, reduced to a thin layer around the nucleus (N-CY) : note the metabolic activity in this cellular structure (arrows) ($\times 5\ 000$); e : Detail of (d) showing the synthesis activity in neighboring cells (arrow) ($\times 50\ 000$); f : General view of the nucleocytoplasmic complex (N-CY) participating in the formation in intracellular exchange organit (O.I.E) in cells adjacent to the nurse site ($\times 5\ 000$); g : Ultrastructure of intracellular exchange organit (O.I.E) in trophic and a neighboring cells : note the connection of these two cells via a wide intercellular exchange tubulus (T.I.E) ($\times 2\ 000$); h : Extent and complexity of the intracellular exchange organit (O.I.E) in the nurse cells ($\times 5\ 000$); i : Detailed structure of the intracellular exchange organit showing a cortex (CO) and a matrix (MA) ($\times 45\ 000$).





SCHNEIDER, H. & BAINES, R. C. (1964). *Tylenchulus semipenetrans*: parasitism and injury to orange tree roots. *Phytopathology*, 54 : 202-206.

SCHURGER, A. C. & MCCLURE, M. A. (1983). Ultrastructural changes induced by *Scutellonema brachyurum* in potato roots. *Phytopathology*, 73 : 70-81.

TAHA, A. H. Y., & SULTAN, S. A. (1983). The cellular responses of grape roots to the invasion of one or both of the nematodes. *Meloidogyne incognita*, *Tylenchulus semipenetrans*. *Arab. J. Pl. Protect.*, 1 : 85-89.

VAN GUNDY, S. D. & KIRKPATRICK, R. C. (1964). Nature of resistance in certain citrus root stocks to citrus nematode. *Phytopathology*, 54 : 419-427.

VOVLAS, N. & IINSERRA, R. M. (1985). Single modified food cell induced by *Helicorylenchus pseudorobustus* in corn roots. *J. Nematol.*, 17 : 371-373.

Accepté pour publication le 17 avril 1987.

← Fig. 5. Schéma d'une cellule trophique fonctionnelle induite par *T. semipenetrans* dans le cortex des racines de *Citrus aurantium*.

Drawing of an active nurse cell induced by *T. semipenetrans* in root cortex of *Citrus aurantium*.

Fig. 4. a : Schéma de l'organisation structurale d'un site trophique autour du nématode (NE). L'espace intercellulaire trophique (E.I.T), formé à la suite de la dégradation de quelques cellules trophiques (CL.T.D) est relié aux cellules trophiques fonctionnelles (CL.T) par un réseau complexe de tubules intercellulaires d'échange (T.I.E). Ces cellules présentent des vésicules nucléaires (VE.N). Noter la présence d'organelles intracellulaires d'échange (O.I.E) dans la plupart des cellules ($\times 500$); b : Schéma d'un site trophique éloigné du nématode. Le prélèvement de substance nutritive se fait alors par l'intermédiaire d'un réseau de tubules intercellulaires d'échange (T.I.E) qui est en relation avec les organelles intracellulaires d'échange (O.I.E) d'une part, et avec des espaces trophiques intercellulaires (E.I.T) d'autre part. Ces espaces communiquent avec le site trophique formé autour du nématode ($\times 55$); b₁ : Détail de (b) montrant la possibilité pour le nématode de vider certaines cellules trophiques en voie de dégradation (CL.T.D) ($\times 2500$); b₂ : Détail de (b) montrant le transfert de substance (flèche) entre les cellules trophiques à travers les parois d'une cellule intermédiaire d'échange (CL.I.E) ($\times 15000$); b₃ : Détail de (b) montrant l'importance de l'interpénétration entre le cytoplasme d'une cellule trophique (CL.T) et les tubules intercellulaires d'échange (T.I.E) ($\times 2000$).

← Drawing of T.E.M section of the nurse site around the nematode (NE). The intercellular trophic space (E.I.T) between active nurse cells (CL.T) is formed in the broken dawn food cells (CL.TD.) and is connected to the fonctionnal cells (CL.T) and intercellular tubule network (T.I.E). The trophic cells show nuclear vesicles (VE.N). Note the presence of intracellular exchange organit (O.I.E) in most cells ($\times 500$); b : Drawing of T.E.M. section of nurse cells away from the nematode. Nematodes feed through the intercellular tubules (I.E.) connected to trophic spaces (T.I.E) and intracellular exchange organit (O.I.E), which communicate with the intracellular tubules network ($\times 500$); b₁ : Detail of (b) showing the nematode's capacity to empty already broken down nurse cell (CL.T.D) ($\times 2500$); b₂ : Detail of (b) showing substances flowing (arrow) through the walls (P.CL) of an intermediary exchange cell (CL.I.E) ($\times 15000$); b₃ : Detail of (b) showing the complexity of interpenetration between nurse cell cytoplasm (CL.T) and intercellular exchange tubules (T.I.E) ($\times 2000$).

Abréviations utilisées pour les illustrations
Abbreviations used in illustrations

Chromatine	CH.	<i>Chromatin</i>
Cellule intermédiaire d'échange	CL.I.E.	<i>Intermediate exchange cell</i>
Cellule trophique	CL.T	<i>Nurse cell</i>
Cellule trophique dégradée	CL.T.D.	<i>Broken down nurse cell</i>
Cortex de l'O.I.E.	CO.	<i>Cortex of O.I.E.</i>
Collecteur de l'O.I.E.	COL	<i>Collector of O.I.E.</i>
Espace intercellulaire trophique	E.I.T	<i>Trophic intercellular space</i>
Lomasome	LO.	<i>Lomasome</i>
Figure de lyse,	LY.	<i>Type of lysis</i>
Matrice de l'O.I.E.	MA.	<i>Matrix of O.I.E.</i>
Membrane nucléaire	MB.N	<i>Nuclear membrane</i>
Substances granulaires	MO.	<i>Granular substances</i>
Noyau	N.	<i>Nucleus</i>
Noyau lobé	N*	<i>Lobed nucleus</i>
Complexe nucléo-plasmique	N-CY	<i>Nucleo-plasmatic complex</i>
Nématode	NE	<i>Nematode</i>
Nucléole	NU	<i>Nucleole</i>
Organelle intracellulaire d'échange	O.I.E	<i>Intracellular exchange organit</i>
Paroi cellulaire	P.CL	<i>Cell wall</i>
Paroi cellulaire dégradée	P.CL.D	<i>Broken down cell wall</i>
Plastide	PD	<i>Plastid</i>
Plasmodesme	PL	<i>Plasmodesmata</i>
Substances glandulaires sécrétées par le nématode	SG	<i>Glandular substances secreted by the nematode</i>
Tubule intercellulaire d'échange	T.I.E	<i>Intercellular exchange tubulus</i>
Vacuole de transfert	VA	<i>Transfer vacuolum</i>
Vésicule nucléaire	VE.N	<i>Nuclear vesicle</i>
Vésicule nucléaire dégradée	VE.N.D	<i>Broken down nuclear vesicle</i>