

Ultrastructure du contenu digestif et de l'épithélium intestinal chez quelques nématodes prédateurs (Mononchida) et bactériophages⁽¹⁾

Pierre ARPIN et Gérard KILBERTUS

Muséum national d'Histoire naturelle, Laboratoire d'Ecologie Générale, 4, avenue du Petit Chateau, 91800 Brunoy et Laboratoire de Microbiologie, Université de Nancy I, 54037 Nancy, France.

RÉSUMÉ

L'observation de coupes de tubes digestifs au M.E.T. apporte des informations sur l'ultrastructure intestinale de quelques espèces de Mononchida, en particulier la présence de longues fibrilles à l'extrémité des microvillosités chez *Clarkus papillatus* et *Prionchulus muscorum*. La détermination des éléments constitutifs du bol alimentaire et leur digestion apporte des données nouvelles sur le régime nutritionnel de ces animaux. Les auteurs discutent de l'incidence écologique de ces observations sur le rôle des Mononchida dans le sol. D'autre part, des précisions sont apportées sur la nature de la relation spécifique entre bactéries et nématodes bactériophages.

SUMMARY

Ultrastructure of intestinal contents and epithelium of some predatory (Mononchida) and bacteriophageous nematodes

New data on the ultrastructure of the intestine of some species of mononchs are afforded by TEM examination; in particular the presence of long fibrous-like appendages at the extremity of the microvilli of *Clarkus papillatus* and *Prionchulus muscorum* is noted. In addition data on elements of the content of the intestine give a new light on the diet of these nematodes as well as a more precise understanding of the relationships between bacteria-feeding species and bacteria themselves. The authors discuss the consequence of these observations on the understanding of the ecology, and role, of mononchs in the soil.

La plupart de nos connaissances sur l'ultrastructure de l'intestin des nématodes résultent de travaux, peu nombreux, sur les espèces parasites d'animaux et signalés notamment par Jenkins et Erasmus (1969), Bird A.F. (1971) et Hirschmann (1971). Cependant, quelques études ont été réalisées chez des nématodes phytoparasites, mycophages et saprophages, en particulier par Ibrahim (1967), Wisse et Daems (1968), Wu (1968), Bird G. W. (1971), Epstein *et al.*, (1971), Byers & Anderson (1973), Himmelhoch *et al.* (1973), Kisiel *et al.* (1974) et Shepherd et Clark (1976). Les observations de ces auteurs font apparaître des différences au niveau de la

cellule épithéliale (uninucléée, plurinucléée, syncytium), sur l'existence ou non d'une lumière intestinale, sur l'importance, la forme et la structure des microvillosités. A notre connaissance il n'existe aucune donnée sur l'ultrastructure intestinale des Mononchida.

D'autre part de nombreuses lacunes et incertitudes demeurent quant à la connaissance du régime alimentaire des nématodes du sol. En particulier les Mononchida sont généralement considérés comme des animaux prédateurs, se nourrissant de nématodes, de leurs œufs, de rotifères, etc... comme en témoignent les observations de nombreux auteurs parmi lesquels

⁽¹⁾ Ce travail a été réalisé dans le cadre de l'équipe 204 du Centre National de la Recherche Scientifique.

Cobb, (1917) ; Steiner et Heinly (1922), Thorne (1927), Nielsen (1949), Mulvey (1961), Nelmes (1973), Cohn et Mordechai (1974), Maertens (1975) et Mohandas et Prabhoo (1980).

Le but de cette note est d'apporter des informations sur l'ultrastructure des microvillosités intestinales chez quelques espèces de Mononchida et de montrer que la microscopie électronique peut constituer un moyen d'investigation intéressant pour définir les éléments constitutifs du bol alimentaire et les modalités d'attaque de ces substances.

Pour ce qui concerne les nématodes bactériophages libres du sol nous savons depuis longtemps que des bactéries sont toujours associées à leur présence et leur servent de nourriture. Des expériences récentes (Cayrol & B'chir, 1973 ; Cayrol, 1975) confirment les hypothèses et observations de Briggs (1945), Dougherty (1960), Brun (1966), Béguet (1971) en montrant qu'une flore bactérienne spécifique est associée à chaque nématode et indispensable à son développement. Il est intéressant de noter que des associations similaires ont été étudiées chez des nématodes parasites d'insectes du genre *Neoplectana* (Poinar & Thomas, 1965, 1966 ; Poinar, 1966 ; Poinar & Leutenegger, 1968) et *Heterorhabditis* (Khan, Brooks & Hirschmann, 1976 ; Poinar, Thomas & Hess, 1977). Des précisions doivent cependant être apportées sur la nature de cette relation spécifique nématodes-bactéries. En effet si l'aspect purement nutritif ne fait aucun doute, il est permis de penser qu'il pourrait exister également une association de type symbiotique ou « mutualiste » comme ce serait le cas notamment chez les entomoparasites cités plus haut. Nos observations au M.E.T. sur le contenu digestif de Rhabditidae et Anaplectidae ont pour but d'apporter une information sur ce problème.

Matériels et méthodes

Dans un article traitant de l'écologie des Mononchides en forêts tempérées humides, l'un d'entre nous (Arpin, 1979) a mis en évidence une localisation préférentielle de certaines espèces ainsi que des groupements spécifiques caractéristiques liés à différents types d'humus et de sol. Nous avons choisi d'utiliser quelques-unes de ces espèces récoltées dans leurs biotopes pré-

férentiels pour analyse du contenu digestif à l'aide du M.E.T.

NÉMATODES

Mylonchulus brachyuris (Butschli, 1873) Altherr, 1953 provient de la plaine de Chanfroy (Forêt de Fontainebleau) ; sol squelettique sur sable calcarifère.

Mylonchulus incurvus (Cobb, 1917) Andrassy, 1958 provient de la plaine du Morillon (Forêt de Fontainebleau) ; sol squelettique sur sable siliceux acide.

Mylonchulus minor (Cobb, 1893) Andrassy, 1958 provient de la même zone mais au centre de la plaine ; sol squelettique sur sable calcarifère.

Clarkus papillatus (Bastian, 1865) Jairajpuri, 1970. Une série d'individus ont été récoltés en Forêt de Sénart ; chênaie sur sol podzolique, humus de type Moder. Une autre série provient du Chêne d'Antin (Forêt de Sénart), taillis sur sol nitraté ; humus de type Mull - mésotrophe.

Prionchulus muscorum (Dujardin, 1845) Wu & Hoeppli, 1929 provient du Rocher Boulin (Forêt de Fontainebleau) ; résineux sur podzol humoferrugineux.

Rhabditis sp. et *Anaplectus granulosus* (Bastian, 1865) De Conink & Schuurmans Stekhoven, 1933 proviennent du parc du laboratoire de Brunoy ; charmaie sur sol brun calcique, humus de type Mull calcique. Ces deux espèces, appartenant au groupe des nématodes bactériophages, ont servi, vu leur abondance, à la mise au point de la technique.

L'échantillonnage a été effectué sur chaque station par prélèvements des dix premiers cm de sol au mois de février 1979. Les différentes espèces de Nématodes ont été recueillies après une suite de lavages de sol et tamisage suivant la méthode de Dalmasso (1966) modifiée par Arpin (1979).

MICROSCOPIE ÉLECTRONIQUE

Une trentaine d'adultes de chaque espèce, sont préfixés dans une solution de glutaraldéhyde à 2% dans du tampon phosphate Millonig,

pendant deux heures ; les animaux sont ensuite rincés plusieurs fois dans du tampon pur, puis fixés pendant deux heures par le tétrahydroxyde d'osmium à 2% ; après plusieurs lavages à l'eau distillée, les animaux sont inclus dans un bloc de gélose Difco à 6%, lequel est déshydraté dans des solutions croissantes d'éthanol puis inclus dans l'épon. Les coupes sont contrastées au citrate de plomb (Reynolds, 1963) puis photographiées sur un appareil Siemens Elmiskop 102.

Observations

Les observations ayant été principalement axées sur la nature du contenu digestif, les documents photographiques présentés dans cette note ne permettent pas une étude fine de la cellule intestinale. L'étude ultrastructurale concernera uniquement la zone apicale de l'épithélium intestinal. Une étude ultérieure complètera ces observations.

MYLONCHULUS spp.

Chez les trois espèces étudiées les microvillosités sont allongées et nombreuses. Elles ne présentent aucune ornementation. Elles possèdent une couche fibrillaire interne représentée en coupe par l'anneau central d'un filament tubulaire (Fig. 4, 5) ; cette couche s'étend sur une courte distance dans le cytoplasme apical en association avec un terminal Web. On peut apercevoir (Fig. 3, 6) un terminal bar nettement marqué séparant deux cellules intestinales. Le cytoplasme apparaît granulaire et renferme de nombreux éléments globulaires à matériel dense, vraisemblablement des vacuoles (Fig. 4, 6).

Le contenu du tube digestif de *M. brachyuris* (Fig. 1) révèle la présence de nombreux éléments minéraux, essentiellement des feuillettes d'argile, accompagnés de débris membranaires, vraisemblablement d'origine bactérienne, et de nombreuses bactéries en voie de digestion.

L'observation de celui de *M. incurvus* n'a pas permis de mettre en évidence la composition des éléments de l'intestin. On rencontre cependant fréquemment entre les microvillosités, des corpuscules de nature et d'origine indéterminées (Fig. 2).

L'intestin de *M. minor*, trouvé dans des sables calcaires, contient fréquemment des microorganismes dont l'ultrastructure et la forme rappellent celles des actinomycètes (Fig. 4). Certaines coupes permettent d'observer au contact des villosités une substance fibrillaire (Fig. 3) comparable à celle que l'on va retrouver chez *Clarkus papillatus* et *Prionchulus muscorum*.

Chez ces trois espèces aucune trace de proies (nématodes) n'a pu être décelée. Ce fait serait à rapprocher des observations récentes de Mohandas et Prabhoo (1980) qui signalent que les *Mylonchulus* ne dévorent pas leurs proies mais se contentent d'en aspirer le contenu après avoir déchiré la cuticule au moyen de leurs lèvres et de leur stoma rrapeux. Les tubes digestifs de ces animaux contenaient souvent une matière non identifiable (microscopie photonique) ; les corpuscules de nature indéterminée (produits de digestion ?) observés chez *M. incurvus* (Fig. 2) confirmeraient les analyses de ces auteurs. Cependant, la présence de bactéries et d'actinomycètes en voie de digestion laisse supposer que les procaryotes interviennent également dans le régime alimentaire des *Mylonchulus*.

CLARKUS PAPILLATUS

Ce nématode présente une particularité constituée par la présence à l'extrémité des villosités, d'expansions tubulaires (Fig. 8, 10, 11). Ces filaments, d'environ 2 à 300 Å de diamètre, qui peuvent atteindre jusqu'au tiers de la longueur des microvillosités, se présentent sous forme rectiligne ou circulaire. Dans certains cas, ils peuvent s'enrouler autour de microorganismes contenus dans l'intestin. Cette observation laisse supposer qu'ils accélèrent la digestion de ces germes en augmentant en particulier les surfaces de contact.

Les microvillosités présentent une structure fibrillaire interne en association avec un terminal Web, mais celui-ci semble moins épais que chez les *Mylonchulus* (Fig. 7, 11). Le cytoplasme apical apparaît granulaire ; on y distingue de nombreux éléments globulaires à matériel dense (vacuoles ?) ainsi qu'un terminal bar séparant deux cellules épithéliales (Fig. 11).

Dans les deux séries d'individus étudiées, le

contenu digestif est représenté par des bactéries plus ou moins digérées.

Les bactéries vues dans les nématodes du sol podzolique ont généralement un aspect intact (Fig. 8, 9). Elles sont parfois noyées dans une substance organique amorphe (Fig. 8) ou présentes sous forme de colonies très compactes (Fig. 9). Dans de rares cas, nous avons rencontré des débris très altérés de champignons. La dégradation du matériel ingéré semble être progressive et s'opérer de la périphérie vers le centre du lumen, à partir d'une distance d'1 μm environ des villosités. Cette zone renferme un matériel fibrillaire très uniforme et parfois des résidus de bactéries (Fig. 8). La non digestion d'une bactérie et ses chances de dissémination dans le sol, après passage dans le tube digestif semblent donc directement proportionnelles à son éloignement des villosités et dépendre également de la quantité de matière ingérée.

Les individus récoltés sur mull acide ne présentent pas ces caractéristiques et le matériel intestinal, quoique très dégradé est encore plus ou moins reconnaissable au contact direct des villosités. C'est ainsi que l'on peut observer fréquemment des résidus de bactéries (Fig. 11, 12). Souvent seules les parois subsistent (Fig. 12); dans d'autres cas (Fig. 11) le protoplasme est transformé en une substance d'aspect uniforme représenté par des granulations très osmiophiles. Il faut signaler aussi la présence de nombreux feuilletts d'argile chez ces individus (Fig. 12). Entre les villosités on peut également observer de très nombreux éléments globulaires qui jouent peut-être un rôle dans la biodégradation des aliments ingérés (Fig. 7, 11, 12).

PRIONCHULUS MUSCORUM

Chez cette espèce on rencontre, comme chez *C. papillatus* et *M. minor* une zone périphérique constituée par du matériel fibrillaire uniforme (Fig. 13). La délimitation entre cette zone et les éléments encore structurés au centre de l'intestin est très nette. On peut également observer des expansions des microvillosités, mais leur taille est nettement supérieure à celle observée chez *C. papillatus*. Entre ces dernières, on retrouve encore des corpuscules opaques aux électrons, identiques à ceux observés chez *M. incurvus*.

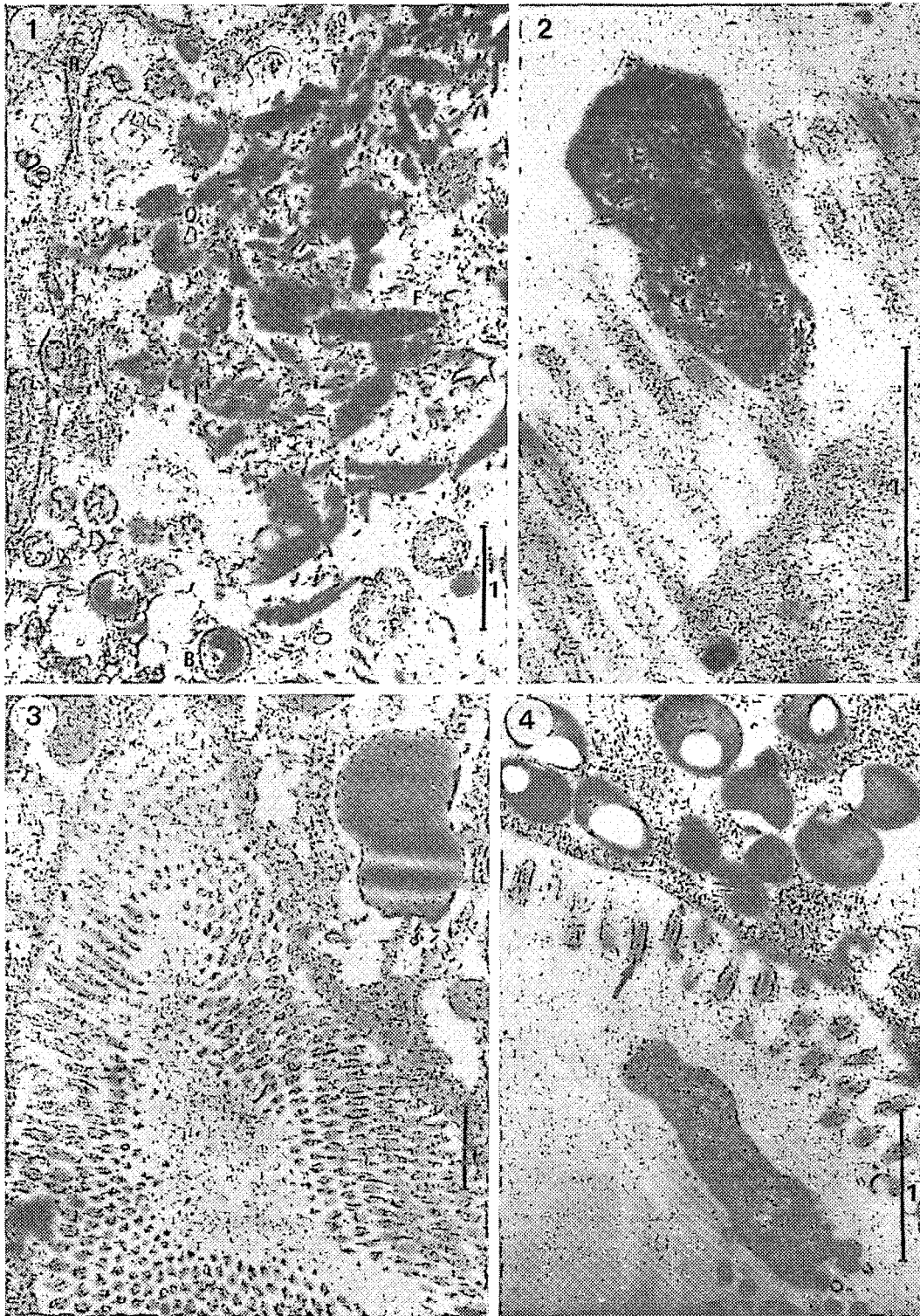
Les différents documents photographiques observés montrent des images identiques à celles de *Clarkus* et de *Mylonchulus* quant à l'ultrastructure des villosités, la présence d'un terminal Web et les inclusions denses du cytoplasme apical.

RHABDITIDAE ET ANAPLECTIDAE

L'aspect général du tube digestif montre des villosités plus petites et moins nombreuses que chez les Mononchides et dépourvues d'expansions filamenteuses. Des bactéries encore parfaitement reconnaissables sont au contact direct des villosités intestinales. Celles-ci sont entourées de débris de membranes, de spores bactériennes et de parois résultant de la digestion des germes (Fig. 14, 15, 16). Chez *Rhabditis* sp. les germes qui apparaissent de circulaires à ovoïdes en coupe, ont des caractéristiques morphologiques très proches (Fig. 14, 15) alors que chez *Anaplectus granulatus* ils sont très allongés (Fig. 16).

Fig. 1 : *Mylonchulus brachyuris*. Contenu intestinal : Présence de feuilletts d'argile (F), de bactéries (B) en voie de digestion ainsi que de membranes biologiques (R). (Echelle en μm) — Fig. 2 : *Mylonchulus incurvus*. Corpuscule très osmophile situé entre les microvillosités. (Echelle en μm) — Fig. 3 : *Mylonchulus minor*. Microvillosités intestinales et substance fibrillaire contenue dans le tube digestif. (Echelle en μm) — Fig. 4 : *Mylonchulus minor*. Microorganismes apparentés à des actinomycètes au contact des villosités ; inclusions cytoplasmiques denses ; filaments tubulaires internes des microvillosités (\rightarrow). (Echelle en μm).

Fig. 1 : *Mylonchulus brachyuris*. *Intestinal contents* : Clay plates (F), bacteria under digestion (B) and cellular membranes (R). (Scale in μm) — Fig. 2 : *Mylonchulus incurvus*. Dense osmophilic body between microvilli. (Scale in μm) — Fig. 3 : *Mylonchulus minor*. *Intestinal microvilli and fibrillar material in the digestive tract*. (Scale in μm) — Fig. 4 : *Mylonchulus minor*. *Actinomycet-like microorganisms in contact with microvilli ; dense cytoplasmic inclusions ; tubular structure inside microvilli* (\rightarrow). (Scale in μm).



Chez ces deux espèces deux points importants sont à souligner quant à la nature de la relation entre bactéries et nématodes bactériophages :

(1) Une partie des bactéries ingérées est totalement digérée. Les images obtenues confirment une alimentation essentiellement bactérienne ainsi qu'un choix trophique se traduisant pour chaque espèce de Nématode, par l'utilisation préférentielle de certains germes.

(2) La persistance de certaines bactéries non dégradées dans le tube digestif et situées généralement au contact des microvillosités pourrait traduire une association de type « présymbiotique » entre microflore et nématode. Poinar et Leutenegger (1968) et Poinar, Thomas et Hess (1977) avaient observé des bactéries dans le lumen des nématodes entomoparasites *Neoaplectana* et *Heterorhabditis*. Ces auteurs parlent d'une « mutualistic association » puisque le nématode sert de véhicule à la bactérie qui ne peut se développer que dans l'hémocoel de l'insecte parasité, la bactérie servant à son tour de nourriture au nématode. Dans le cas des deux espèces étudiées ici, la différence avec les entomoparasites tient au fait que chaque nématode possède une flore bactérienne spécifique composée de plusieurs bactéries (résultats non publiés) dont l'une non dégradée pourrait faciliter la digestion des autres éléments ingérés. Dreyfus (1974) et Cayrol (1975) en identifiant les bactéries associées à *Choriorhabditis oxycerca*, *Mesorhabditis ultima* et *Mesorhabditis quercophila*, montrent la présence commune aux trois espèces d'entérobactéries (*Serratia* et *Proteus*) qui pourraient éventuellement jouer ce rôle.

Discussion et conclusion

L'épithélium intestinal des Mononchides étudiés ici se compose d'une simple rangée cellu-

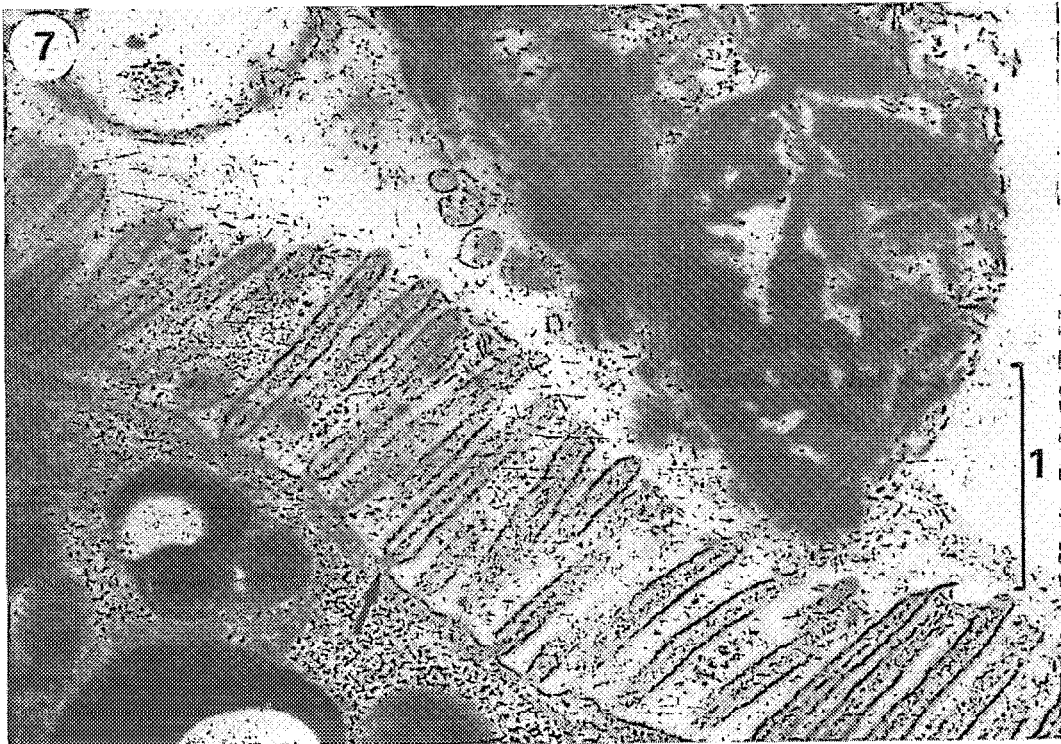
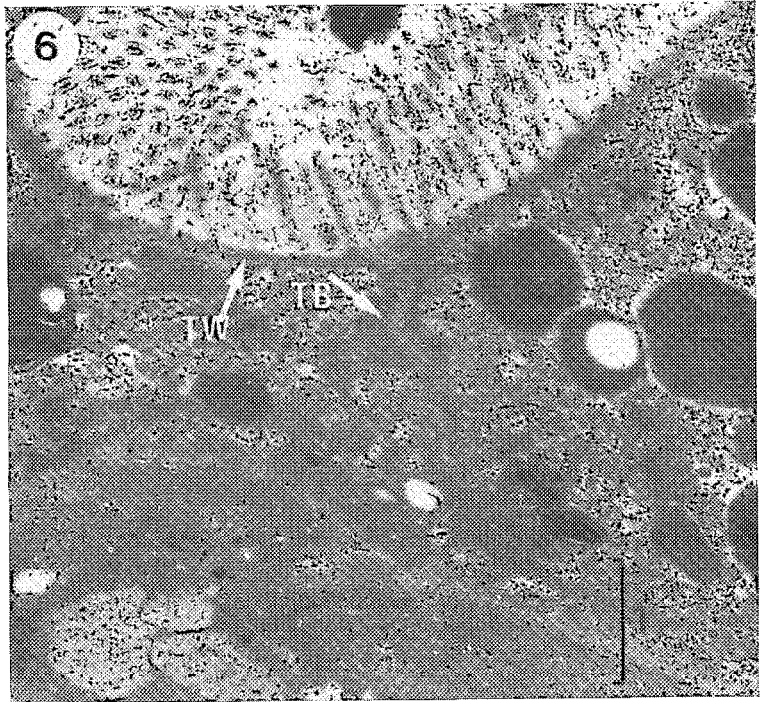
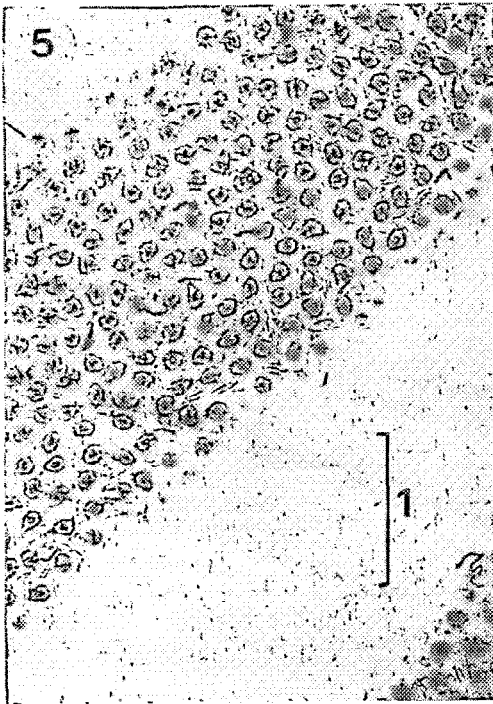
laire ; les cellules sont bien individualisées par la présence d'une membrane plasmique distinctement marquée par un terminal bar. Le cytoplasme apical présente de nombreuses granulations et des inclusions de type vacuole. La lumière intestinale est toujours largement ouverte. La cellule intestinale présente de nombreuses microvillosités allongées d'une taille comprise entre 1 et 1.5 μm . Chez *Prionchulus muscorum* et *Clarkus papillatus* les extrémités de ces villosités sont pourvues d'expansions filamenteuses, particulièrement développées pour la première espèce (Fig. 8, 13). Ces structures filamenteuses sont inédites chez les nématodes ; elles semblent faire défaut pour les trois espèces de *Mylonchulus* et les deux bactériophages analysés. Shepherd et Clark (1976) ont décrit chez *Hexatyglus viviparus* de fines et courtes extensions sur les microvillosités ; celles-ci ne sont pas disposées à l'extrémité des villosités et n'ont ni la taille ni la densité des filaments observés chez les Mononchides ; cependant chez cette espèce, certaines villosités possèdent un appendice terminal long et étroit.

La membrane extérieure des villosités ne semble pas présenter d'ornementation particulière, comme par exemple les sculptures en spirale observées chez *H. viviparus* (Shepherd & Clark, 1976) ou *Tylenchorhynchus dubius* (Byers & Anderson, 1973). L'ultrastructure des microvillosités révèle la présence d'une zone fibrillaire interne associée à un terminal Web faisant la jonction avec le cytoplasme apical (Fig. 4, 5, 7, 11). Des vues identiques ont été obtenues chez *H. viviparus* (Shepherd & Clark, 1976), *Metastrongylus* (Jenkins & Erasmus, 1969), *Turbatrix aceti* (Himmelhoch *et al.*, 1973), *T. dubius* (Byers & Anderson, 1973).

Il n'existe pas chez nos espèces de filaments entre les microvillosités, comme les cils observés

Fig. 5 : *Mylonchulus incurvus*. Coupe transversale des microvillosités montrant l'anneau tubulaire central. (Echelle en μm) — Fig. 6 : *Mylonchulus incurvus*. Inclusions cytoplasmiques denses. Terminal Web (TW) et terminal bar (TB). (Echelle en μm) — Fig. 7 : *Clarkus papillatus*. Filaments tubulaires internes des villosités et terminal Web (\rightarrow). Cytoplasme granulaire et inclusions denses. (Echelle en μm).

Fig. 5 : *Mylonchulus incurvus*. Transverse section of microvilli with the central tubule. (Scale in μm) — Fig. 6 : *Mylonchulus incurvus*. Dense cytoplasmic inclusions. Terminal Web (TW) and terminal bar (TB). (Scale in μm) — Fig. 7 : *Clarkus papillatus*. Microvilli with their tubule and terminal Web (\rightarrow). Dense cytoplasmic inclusions. (Scale in μm).



par Zmoray et Guttekova (1972) chez *Eudorylaimus oblusicaudatus*. Enfin il ne semble pas exister de surface duveteuse comme celles décrites par exemple chez *T. aceti* (Himmelhoch *et al.*, 1973), chez les larves de deuxième stade de *Globodera rostochiensis* (Wisse & Daems, 1968), chez *T. dubius* (Byers & Anderson, 1973), chez *Meloidogyne hapla* (Ibrahim, 1967) ou chez *Ascaris suum* (Sheffield, 1964).

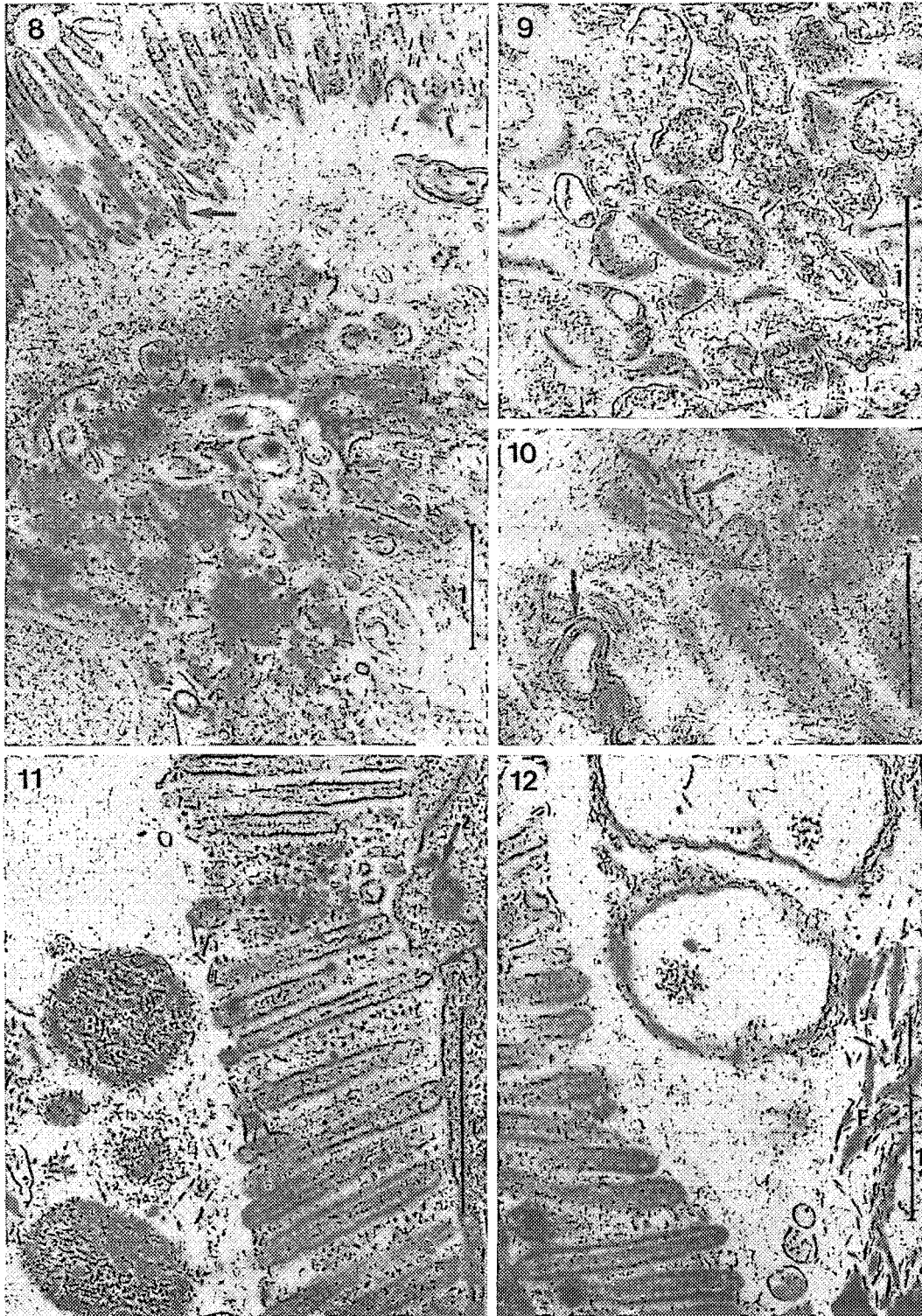
Une autre particularité observée chez les Mononchida est la présence, au contact des villosités, d'une zone constituée d'un matériel fibreux uniforme (Fig. 3, 8, 13). Jenkins et Erasmus (1969) ont signalé chez *Metastrongylus* un phénomène identique qu'ils assimilent à la glycocalyx, sécrétion polysaccharidique (Bennet, 1963). Des études ultérieures permettront de déterminer la nature et l'origine de cette zone périphérique du bol alimentaire. De même devons-nous préciser la nature et la formation des éléments globulaires denses observés entre les microvillosités de *C. papillatus* (Fig. 7, 11, 12) ; il nous est difficile de les comparer aux vésicules trouvées chez *Metastrongylus* (Jenkins & Erasmus, 1969) et *H. viviparus* (Shepherd & Clark, 1976) et qui semblent se détacher des villosités (sécrétion microapocrine ?) ; des formations identiques à celles observées chez *C. papillatus* ont été mises en évidence chez des Collemboles (Humbert, 1979) et Heinrich et Zebe (1973) ont montré chez *Locusta migratoria* un rapport entre cette vésiculation et les différentes phases de la digestion.

Notre étude ultrastructurale, principalement axée sur la nature des contenus digestifs, apporte des données originales sur les éléments constitutifs du bol alimentaire de quelques espèces de Mononchides selon leur biotope d'origine. Considérés généralement comme prédateurs, ces animaux semblent avoir une nourriture diversifiée. La présence de nombreux corps bactériens plus ou moins dégradés laisserait supposer que les procaryotes interviennent dans le régime alimentaire de certains Mononchides. D'autre part, il semble exister, au niveau de la digestion des aliments, une différence entre individus d'une même espèce en fonction du biotope ; c'est particulièrement le cas de *C. papillatus* récolté sur podzol et sur Mull mésotrophe. Enfin, il est à souligner que la présence de feuillets d'argile, exclusivement chez les espèces provenant de sol de type Mull, peut être un fait important dans la relation avec les bactéries. On connaît le rôle protecteur joué par les argiles au cours de la biodégradation de la matière organique (Kilbertus, Proth & Mangenot, 1977) ; de même, dans le sol, peut-on observer certaines colonies bactériennes entourées d'une gangue mucilagineuse sur laquelle viennent s'adsorber des feuillets d'argile. L'ensemble constitue des agrégats représentant un état de résistance des bactéries (Proth, 1978 ; Kilbertus, Proth & Mangenot, 1979). La présence de ces feuillets d'argile dans l'intestin des Mononchides permet de confirmer des observations antérieures (Arpin, 1976) ; cet auteur avait montré que sur un milieu gélosé à

Fig. 8 : *Clarkus papillatus* (Podzol). Contenu intestinal représenté par des bactéries noyées dans une substance organique amorphe et présence d'une zone périphérique constituée par un matériel fibrillaire uniforme. Expansions fibrillaires des villosités (→). — Fig. 9 : Colonies bactériennes compactes au centre du contenu digestif. — Fig. 10 : Détail des expansions fibrillaires issues des villosités (→). (Echelle en μm). Fig. 11 : *Clarkus papillatus* (Mull acide). Bactéries (B) très altérées au contact des villosités munies d'expansions. Noter la structure interne des villosités, le terminal Web (1) et le terminal bar (2), et les nombreux éléments globulaires entre les villosités. — Fig. 12 : Bactéries réduites à leur paroi au contact des villosités ; présence de feuillets d'argile (F). (Echelle en μm).

Fig. 8 : *Clarkus papillatus* (Podzol). Intestinal contents including bacteria immersed in an amorphous organic matter and a peripheral zone composed of a uniform fibrillar material. Fibrillar expansions of microvilli (→). — Fig. 9 : Close colonies of bacteria in the middle of the intestinal contents. — Fig. 10 : Fibrillar expansions from microvilli (→). (Scale in μm). —

Fig. 11 : *Clarkus papillatus* (Mull acide). Affected bacteria (B) in contact with microvilli. Notice the internal structure of the microvilli, the terminal Web (1) and the terminal bar (2), as well as the numerous globular bodies between the microvilli. — Fig. 12 : Bacteria reduced to their wall in contact with microvilli ; clay plates (F). (Scale in μm).



base de décoction de sol, utilisé pour l'élevage des Mononchides, l'adjonction de fines particules colloïdales (recueillies dans l'extrait de sol), sans autre source nutritionnelle (Nématodes), permettait d'obtenir un cycle biologique complet. Signalons en outre que des bactéries étaient présentes dans ces fractions argileuses. Certes la présence de nématodes utilisés comme nourriture permet d'obtenir des cycles plus courts (Maertens, 1975). Cependant si nos élevages ont pu fonctionner uniquement avec l'apport colloïdal du filtrat cela signifie que nos espèces trouvaient sur ce milieu les éléments nutritifs indispensables à leur croissance et que par conséquent la relation entre agrégats et Mononchides joue un rôle non négligeable dans l'alimentation de ces animaux. L'utilisation du M.E.T. permet de confirmer ce fait. Ajoutons que Steiner et Heinly (1922) avaient déjà remarqué dans des essais d'élevage de *C. papillatus* que cette espèce absorbait parfois des petites particules de sol et que ce fait semblait primordial pour la vie de la larve nouvellement éclosue qui ne pouvait encore attaquer des nématodes.

Sur l'ensemble des coupes réalisées nous n'avons pas détecté de nématodes dans le tube digestif des prédateurs. Cependant, différents auteurs cités dans l'introduction ont observé la prédation de Mononchides sur des espèces phytoparasites ou bactériophages : par exemple 83 individus d'*Heterodera radicum* sont dévorés en un jour par *Clarkus papillatus* (Steiner & Heinly, 1922), environ une dizaine par *Prionchulus punctatus* élevé sur *Caenorhabditis briggsae* et *Eucephalobus striatus* (Maertens, 1975) ; une corrélation positive a été démontrée entre l'évolution des populations de nématodes bactériophages et de Mononchides (*C. papillatus* et

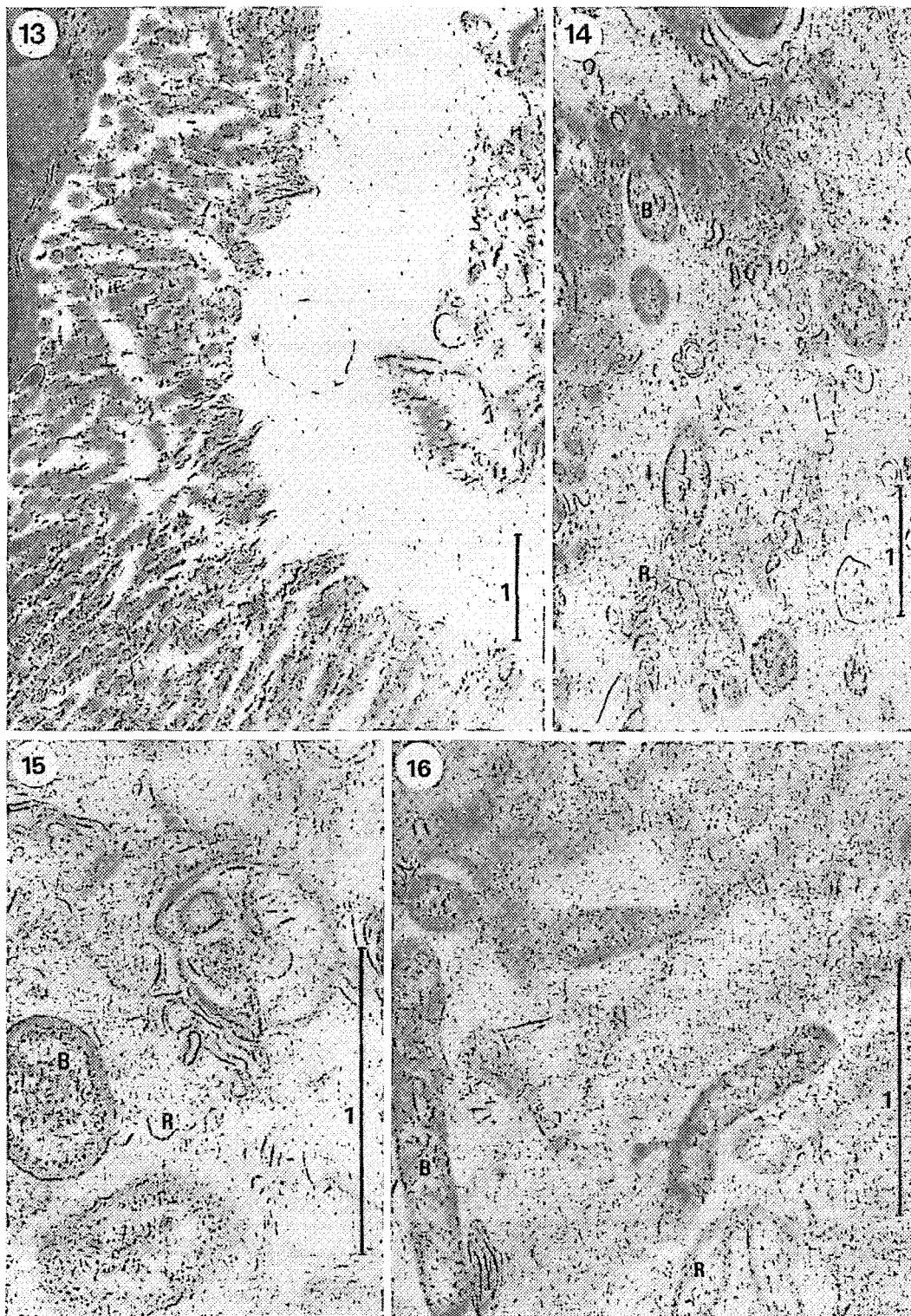
P. muscorum) dans la nature (Arpin, 1980). Il y a vraisemblablement selon les espèces des degrés dans la prédation, mais aussi des différences dans le mode de préhension des proies ; nous avons déjà fait allusion à la nourriture liquide des *Mylonchulus* ; l'observation des collections d'animaux fixés provenant des prospections en forêts (Arpin, 1979) montre que si l'on retrouve constamment des nématodes dans le tube digestif des *Anatonchus*, ce fait semble peu fréquent chez *C. papillatus* et *P. muscorum*. Par conséquent, la non détection au M.E.T. de proies chez ces deux espèces ne met nullement en doute l'aspect prédateur de ces animaux mais indiquerait plutôt un mode de préhension et d'ingestion différent entre espèces de prédateurs, ce que nous tenterons de préciser ultérieurement.

Ainsi, cette première approche des phénomènes trophiques laisse entrevoir que le rôle des nématodes dans le sol semble plus complexe que ne le laisse apparaître la simple classification de ces animaux en groupes trophiques. La répartition en animaux bactériophages, mycophages, phytoparasites, microherbivores, prédateurs et nourriture varié, offre un intérêt certain pour situer globalement l'importance des différents niveaux des réseaux trophiques dans le sol ; cependant il faut être conscient que cette classification manque de précisions car :

(1) Elle contribue souvent à réunir dans un même groupe des espèces ayant apparemment des exigences alimentaires similaires mais non strictement identiques ; le choix bactérien observé sur les coupes des animaux bactériophages étudiés ici en est un exemple. Citons aussi le cas d'*Aphelenchoides sacchari* (mycophage) qui préfère le mycelium de *Rhizoctonia* alors

Fig. 13 : *Prionchulus muscorum*. Villosités intestinales munies de longues expansions fibrillaires, zone périphérique de lyse avec matériel fibreux. (Echelle en μm). — Fig. 14, 15 : *Rhabditis* sp. Bactéries intactes (B) et digérées (R) au contact des villosités. (Echelle en μm). — Fig. 16 : *Anaplectus granulatus*. Bactéries allongées (B) et résidus de membranes (R) à proximité des villosités. (Echelle en μm).

Fig. 13 : *Prionchulus muscorum*. Intestinal microvilli with long fibrillar expansions, peripheral zone of lysis with fibrous material. (Scale in μm). Fig. 14, 15 : *Rhabditis* sp. Intact (B) and digested (R) bacteria in contact with microvilli. (Scale in μm). — Fig. 16 : *Anaplectus granulatus*. Elongated bacteria (B) and membrane residues (R) near microvilli. (Scale in μm).



qu'*Aphelenchoides besseyi* (espèce mycophage et phytoparasite) se nourrit préférentiellement des conidiospores (Nickle & McIntosh, 1968).

(2) En conséquence, elle tend à trop simplifier le rôle d'un nématode dans le sol ; l'étude des contenus digestifs des Mononchides laisse supposer notamment que ces animaux interviendraient à trois niveaux :

(a) Echelon prédateur dont les deux composantes, nature de la proie et mode d'ingestion, conditionnent la qualité de l'égestat.

(b) Ils pourraient se comporter comme facteur actif de dissémination des éléments bactériens ou fongiques : selon leur état de dégradation dans les fèces certains éléments redonneront de nouvelles colonies tandis que d'autres, non viables, représenteront une nouvelle source trophique.

(c) Ils interviendraient également dans les migrations organo-minérales par le transport et la dissémination des feuillettes d'argile, éléments constitutifs fondamentaux des agrégats qui représentent des réserves énergétiques potentielles dans le sol.

RÉFÉRENCES

- ARPIN, P. (1976). Etude et discussion sur un milieu de culture pour Mononchidae. *Revue Ecol. Biol. Sol.*, 13 : 629-634.
- ARPIN, P. (1979). Ecologie et systématique des nématodes Mononchides des zones forestières et herbacées sous climat tempéré humide. I. Types de sol et groupements spécifiques. *Revue Nématol.*, 2 : 211-221.
- ARPIN, P. (1980). Les éléments prédateurs de la microfaune du sol. In : Pesson, P. (Ed.), *Actualités d'Ecologie Forestière*. Paris, Gauthier-Villars : 507-517.
- BÉGUET, B. (1971). *Influence du vieillissement parental sur la fécondité de la descendance chez un nématode hermaphrodite : Caenorhabditis elegans*. Thèse 3^e cycle Univ. Lyon, 51 p.
- BENNET, H.S. (1963). Morphological aspects of extracellular polysaccharides. *J. Histochem. Cytochem.*, 11 : 14-23.
- BIRD, A.F. (1971). *The structure of Nematodes*. New York, Academic Press : 198-244.
- BIRD, G.W. (1971). Digestive system of *Trichodorus porosus*. *J. Nematol.*, 3 : 50-57.
- BRIGGS, M.P. (1946). *Culture methods for a free-living soil nematode*. Diss. Stanford Univ. Calif., 63 p.
- BRUN, J.L. (1966). Influence des conditions de milieu sur la fécondité de *Caenorhabditis elegans* à différentes températures. *Nematologica*, 12 : 539-556.
- BYERS, J.R. & ANDERSON, R.V. (1973). Morphology and ultrastructure of the intestine in a plant parasitic nematode, *Tylenchorhynchus dubius*. *J. Nematol.*, 5 : 28-37.
- CAYROL, J.C. (1975). Importance des relations entre nématodes et bactéries dans la vie des sols. *Pépin. Hort. Maraich.*, 158 : 43-46.
- CAYROL, J.C. & B'CHIR, M.M. (1973). Rôle des divers nématodes saprophages sur la multiplication des bactéries associées à quelques dépôts de champignon de couche. *Annls Phytopath.*, 4 : 409.
- COBB, N.A. (1917). The Mononchs, a genus of free-living predatory nematodes. *Soil Science*, 3 : 431-486.
- COHN, E. & MORDECHAI, M. (1974). Experiments in suppressing citrus nematode populations by use of a marigold and a predacious nematode. *Nematol. medit.*, 2 : 43-53.
- DALMASSO, A. (1966). Méthode simple d'extraction des nématodes du sol. *Revue Ecol. Biol. Sol.*, 3 : 473-478.
- DOUGHERTY, E.C. (1960). Cultivation of Aschelminths, especially rhabditid nematodes. In : Sasser, J.N. & Jenkins, W.R. (Eds) *Nematology*. Chapel Hill, Univ. N. Carol. Press : 297-318.
- DREYFUS, B. (1974). *Contribution à l'étude des relations nématodes-bactéries chez quelques nématodes Rhabditida*. D.E.A. de l'E.N.S.A.M., Montpellier, 52 p.
- EPSTEIN, J., CASTILLO, J., HIMMELHOCH, S. & ZUCKERMAN, B.M. (1971). Ultrastructural studies on *Caenorhabditis briggsae*. *J. Nematol.*, 3 : 69-78.
- HEINRICH, D. & ZEBE, E. (1973). Zur Feinstruktur der Mitteldarmzellen von *Locusta migratoria* in verschiedenen Phasen der Verdauung. *Cytobiologie*, 7 : 315-326.
- HIMMELHOCH, S., KISIEL, M., LAVIMONIERE, J. & ZUCKERMAN, B.M. (1973). Fine structure of young, adult *Turbatrix aceti*. *Nematologica*, 19 : 449-454.
- HIRSCHMANN, H. (1971). Comparative morphology and anatomy. In : Zuckerman, B.M., Mai, W.F. & Rhode, R.A. (Eds), *Plant Parasitic Nematodes*. New York, Academic Press, vol. I : 11-63.
- HUMBERT, W. (1979). *Les organes des Collemboles : étude ultrastructurale, cytochimique, spectrographique et approche écologique*. Thèse Univ. de Strasbourg, 167 p.
- IBRAHIM, I.K.A. (1967). Ultrastructure of the intestine of *Meloidogyne hapla*. *Phytopathology*, 57 : 462.
- JENKINS, T. & ERASMUS, D.A. (1969). The ultrastructure of the intestinal epithelium of *Metastrongylus* sp. *Parasitology*, 59 : 335-342.
- KHAN, A., BROOKS, W.M. & HIRSCHMANN, H. (1976). *Chromonema heliothidis* n. gen., n. sp. (Steinernematidae, Nematoda) a parasite of *Heliothis zea* (Noctuidae, Lepidoptera) and other insects. *J. Nematol.*, 8 : 159-168.

- KILBERTUS, G., PROTH, J. & MANGENOT, F. (1977). Sur la répartition et la survivance des microorganismes du sol. *Bull. Soc. Acad. lorr. Sci.*, 16 : 93-104.
- KILBERTUS, G., PROTH, J. & MANGENOT, F. (1979). Variation saisonnière de la microflore d'un sol forestier. *Ann. Microbiol. Inst. Pasteur*, 130 B : 63-77.
- KISIEL, M.J., HIMMELHOCH, S., CASTILLO, J.M. & ZUCKERMAN, B.M. (1974). Fine structure of the intestine of *Pratylenchus penetrans*. *Nematologica*, 20 : 262-264.
- MAERTENS, D. (1975). Observations on the life cycle of *Prionchulus punctatus* and some culture conditions. *Biol. Jb., Dodonaea*, 43 : 197-218.
- MOHANDAS, C. & PRABHOO, N.R. (1980). The feeding behaviour and food preferences of predatory nematodes (Mononchida) from the soils of Kerala (India). *Revue Ecol. Biol. Sol*, 17 : 53-60.
- MULVEY, R.H. (1961). The Mononchidae : a family of predaceous nematodes. I. Genus *Mylonchulus*. *Can. J. Zool.*, 39 : 665-696.
- NELMES, A.J. (1973). Evaluation of the feeding behaviour of *Prionchulus punctatus*, a nematode predator. *J. anim. Ecology*, 42 : 553-565.
- NICKLE, W.R. & MC INTOSH, P. (1968). Studies on the feeding and reproduction of seven myceliophagous nematodes on *Rhizoctonia*, *Fusarium* and *Verticillium*. *Nematologica*, 14 : 11-12.
- NIELSEN, O.C. (1949). Studies on the soil microfauna. II—The soil inhabiting nematodes. *Natura Jutland.*, 2 : 131 p.
- POINAR, Jr., G.O. (1966). The presence of *Achromobacter nematophilus* in the infective stage of *Neoaplectana* sp. (Steinernematidae : Nematoda). *Nematologica*, 12 : 105-108.
- POINAR, Jr., G.O. & THOMAS, G.M. (1965). A new bacterium, *Achromobacter nematophilus* sp. nov. (Achromobacteriaceae : Eubacteriales) associated with a nematode. *Int. Bull. Bact. Nomen. Taxon.*, 15 : 249-252.
- POINAR, Jr. G.O. & THOMAS, G.M. (1966). Significance of *Achromobacter nematophilus* Poinar and Thomas, in the development of the nematode, DD-136 (*Neoaplectana* sp.). *Parasitology*, 56 : 385-390.
- POINAR, Jr., G.O. & LEUTENEGER, R. (1968). Anatomy of the infective and normal third-stage juveniles of *Neoaplectana carpocapsae* Wieser (Steinernematidae : Nematoda). *J. Parasitology*, 54 : 340-350.
- POINAR, Jr. G.O., THOMAS, G.M. & HESS, H. (1977). Characteristics of the specific bacterium associated with *Heterorhabditis bacteriophora* (Heterorhabditidae : Rhabditida). *Nematologica*, 23 : 97-102.
- PROTH, J. (1978). *Evolution de la microflore d'une rendzine forestière récemment privée de ses apports naturels en litière de charme. Etude microbiologique et ultrastructurale*. Thèse de 3^e cycle, Univ. Nancy, 215 p.
- REYNOLDS, E.S. (1963). The use of lead citrate at high pH as an electron opaque stain in electron microscopy. *J. Cell. Biol.*, 17 : 208-212.
- SHEFFIELD, H.G. (1964). Electron microscope studies of the intestinal epithelium of *Ascaris suum*. *J. Parasit.*, 50 : 365-379.
- SHEPHERD, A. & CLARK, S.A. (1976). Structure of the anterior alimentary tract of the passively feeding nematode *Hexatyclus viviparus*. *Nematologica*, 22 : 332-342.
- STEINER, G. & HEINLY, H. (1922). The possibility of control of *Heterodera radicola* and other plant-injurious nemas by means of predatory nemas, especially by *Mononchus papillatus*. *J. Wash. Acad. Sci.*, 12 : 367-386.
- THORNE, G. (1927). The life history, habits and economic importance of some Mononchs. *J. agric. Res.*, 34 : 265-286.
- WISSE, E. & DAEMS, W.T. (1968). Electron microscopic observations on second stage larvae of the potato root eelworm *Heterodera rostochiensis*. *J. Ultrastr. Res.*, 24 : 210-231.
- WU, L.Y. (1968). Morphological studies of *Anguina calamagrostis* with the electron microscope. *Can. J. Zool.*, 46 : 467-468.
- ZMORAY, I. & GUTTEKOVA, A. (1972). The ecological aspect of the study of the intestinal ultrastructure of nematodes. *Z. ParasitKde*, 39 : 127-135.

Accepté pour publication le 15 octobre 1980.