

L'ultrastructure des nerfs de la région céphalique chez *Aphelenchoides fragariae* (Nematoda : Tylenchida)⁽¹⁾

André DE GRISSE *, Sadeli NATASASMITA ** et Mohamed B'CHIR ***

* ** *Faculté des Sciences Agronomiques, Coupure 533, 9000 Gent, Belgique.*

*** *INRA, Station de Recherches sur les Nématodes, B.P. 78, 06602 Antibes, France.*

RÉSUMÉ

La région céphalique d'*Aphelenchoides fragariae* comporte vingt deux nerfs : six nerfs labiaux internes, six nerfs labiaux externes, quatre nerfs céphaliques, deux nerfs amphidiaux et quatre nerfs supplémentaires. Chaque nerf est composé d'un ou plusieurs récepteurs ciliaires, d'une cellule de soutien et d'une cellule cupuliforme (glandulaire). Chaque nerf labial interne possède deux récepteurs ciliaires situés dans un canal ciliaire qui s'ouvre vers l'extérieur par un pore. Ces pores entourent l'ouverture orale. Les nerfs labiaux externes ne sont constitués que par un récepteur ciliaire qui se termine en cul-de-sac dans la paroi cuticulaire de la tête.

Les nerfs céphaliques ont deux structures ciliaires, chacune dans un canal cuticulaire particulier ; l'une des deux branches s'ouvre à l'extérieur, alors que la deuxième se termine en cul-de-sac dans la paroi cuticulaire de la tête.

Les nerfs amphidiaux présentent chacun six récepteurs ciliaires et un ou plusieurs autres récepteurs situés dans la glande amphidiale.

Les nerfs supplémentaires ont la partie terminale fourchue et aplatie.

Cette structure du système nerveux céphalique d'*A. fragariae* présente un certain nombre de caractères primitifs.

SUMMARY

Ultrastructure of nerves of the head region in Aphelenchoides fragariae (Nematoda : Tylenchida)

The head region of *Aphelenchoides fragariae* contains twenty two nerves : six inner labial, six outer labial, four cephalic, two amphidial and four supplementary nerves. Each one consists of one or several ciliary receptors, one supporting cell and one beaker-shaped glandular cell, except the supplementary nerves in which the glandular and supporting cell are absent.

Each inner labial nerve has two ciliary receptors enclosed in a ciliary canal which is in contact with the outer environment through pores around the oral aperture. The outer labial nerves have only one ciliary receptor which run in and parallel with the head wall, having a blind ending in the head wall cuticle. The cephalic nerves have two different ciliary receptors, each enclosed by a cuticular canal. One opens to the outside, the other has a blind ending in the head wall cuticle.

Each amphidial nerve has six ciliary receptors and one or several other receptors situated in the amphidial gland.

Each supplementary nerve is bifurcated and has a deeply folded terminal region with branches mainly in the subdorsal and subventral head sectors, but also in the lateral sectors.

The cephalic nervous system of *A. fragariae* exhibits several primitive characters.

(1) Publication n° 430 du laboratoire de Zoologie (Dir. Pr. Dr. Ir. A. Gillard), Faculté des Sciences Agronomiques, Gand, Belgique. Cet article est fondé sur une communication faite par A. De Grisse au XXIX^e Symposium International de Phytopharmacie et Phytologie, Gand, 1977.

* Agrégé de Faculté, Chaire de Zoologie, Faculté de Sciences agronomiques de l'université de l'Etat à Gand.

** En stage, détaché de la Faculté des Sciences Agronomiques, Université de Padjadjaran, Bandung, Indonésie.

*** En stage, détaché de l'Institut National Agronomique de Tunisie, 43 avenue Charles-Nicolle, Tunis, Tunisie.

Liste des abréviations utilisées dans les figures

Abbreviations used on figures

- a : Récepteur labial externe (subdorsal). *Outer labial receptor (Subdorsal)*.
- A. d. : Canal amphidial. *Amphidial duct*.
- A. gl. mv. : Microvillosité de la glande amphidiale. *Microvillus of amphidial gland*.
- A. gl. r. : Récepteur n° 12 de la glande amphidiale. *Amphidial gland receptor n° 12*.
- A. O. : Ouverture amphidiale. *Amphidial opening*.
- A. r. : Récepteur amphidial. *Amphidial receptor*.
- A. r. l. : Récepteur amphidial latéral. *Lateral amphidial receptor*.
- b. : Récepteur labial externe (subdorsal). *Outer labial receptor (subdorsal)*.
- b.p.r. : Partie basale du récepteur ciliaire. *Basal part of ciliary receptor*.
- c. : Récepteur labial externe (latéral). *Outer labial receptor (lateral)*.
- Can. : Canal. *Canal*.
- ce. fr. : Armature céphalique. *Cephalic framework*.
- ce. r. : Récepteur céphalique (I-IV). *Cephalic receptor (I-IV)*.
- c. p. r. : Partie ciliaire du récepteur. *Ciliary part of receptor*.
- D. : Plaque céphalique radiale dorsale. *Dorsal radial cephalic plate*.
- d. e. : Récepteur labial externe (subventral). *Outer labial receptor (subventral)*.
- DSL : Plaque céphalique radiale sublaturale dorsale. *Dorsal sublateral radial cephalic plate*.
- DSM : Rayon submedian dorsal. *Dorsal submedian radius*.
- f : Récepteur labial externe (latéral). *Outer labial receptor (lateral)*.
- L : Rayon latéral. *Lateral radius*.
- l.n.t. : Tronc nerveux latéral. *Lateral nerve trunk*.
- L. oes. : Lumière de l'œsophage (procorpus). *Lumen of œsophagus*.
- l.r.o. (a-f) : Récepteur labial externe. *Outer labial receptor*.
- m (1-3) : Cellules marginales de l'œsophage. *Marginal cells of œsophagus*.
- mi : Mitochondries. *Mitochondria*.
- mv. : Microvillosités. *Microvilli*.
- n : Nerf. *Nerve*.
- P (1-3) : Muscles protracteurs du stylet (1 a, b, c, d ; 2 a, b, c ; 3 a, b, c). *Stylet protractor muscles*.
- Prestom. : Prestoma. *Prestoma*.
- rtl.p.r. : Partie racinaire du récepteur ciliaire. *Rootlet part of ciliary receptor*.
- S (1-3) : Muscles secondaires du système protracteur du stylet (1 a, b ; 2 ; 3). *Secondary muscles of protractor system*.
- SD : Rayon subdorsal. *Subdorsal radius*.
- SM : Rayon submedian. *Submedian radius*.
- s.m.n.t. : Tronc nerveux submedian. *Submedian nerve trunk*.
- Som. m : Muscle somatique. *Somatic muscle*.
- s. n. : Nerfs supplémentaires (sn₁₋₄). *Supplementary nerves (sn₁₋₄)*.
- St. : Stylet. *Stylet*.
- St. O. : Ouverture du stylet. *Opening of the stylet lumen*.
- St. k. : Boutons basaux du stylet (1-3). *Stylet knobs*.
- Stom. : Stoma. *Stoma*.
- Stom. O : Ouverture du stoma. *Stoma opening*.
- S.V. : Rayon subventral. *Subventral radius*.
- T. : Nexus en forme de T. *T junctional complex*.
- t. j. : Nexus ou barre terminale. *Tight junction*.
- tr.p.r. : Partie de transition du récepteur ciliaire. *Transition part of the receptor*.
- V : Plaque céphalique radiale ventrale. *Ventral cephalic radial plate*.
- VSL : Plaque céphalique radiale sublaturale ventrale. *Ventral sublateral cephalic radial plate*.
- VSM : Rayon ventral submedian. *Ventral submedian radius*.
- I-IV : Récepteurs céphaliques. *Cephalic receptors*.
- I-6 : Récepteur labial interne. *Inner labial receptor*.

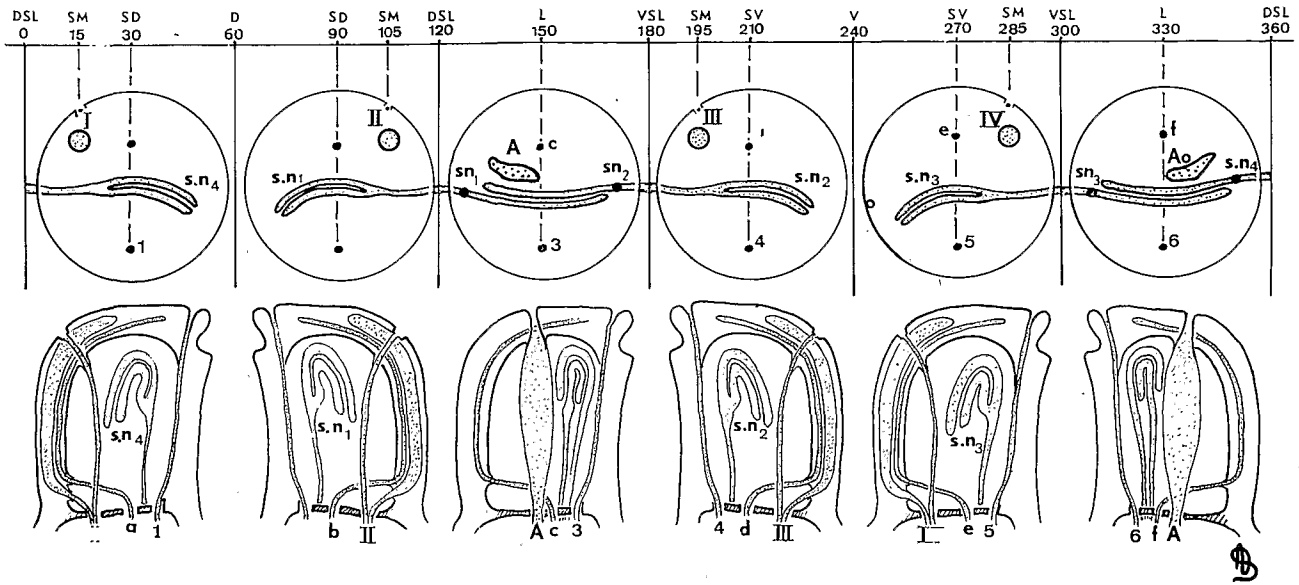


Fig. 1. *Aphelenchoides fragariae* : Schéma de la disposition des nerfs dans la région céphalique. En dessus : les six secteurs céphaliques en vue transversale. En dessous : les six secteurs céphaliques en vue longitudinale.

Aphelenchoides fragariae : Diagram of the nerve arrangement in the head region. Above: transversal view of the six cephalic sectors. Below: longitudinal view of the six cephalic sectors.

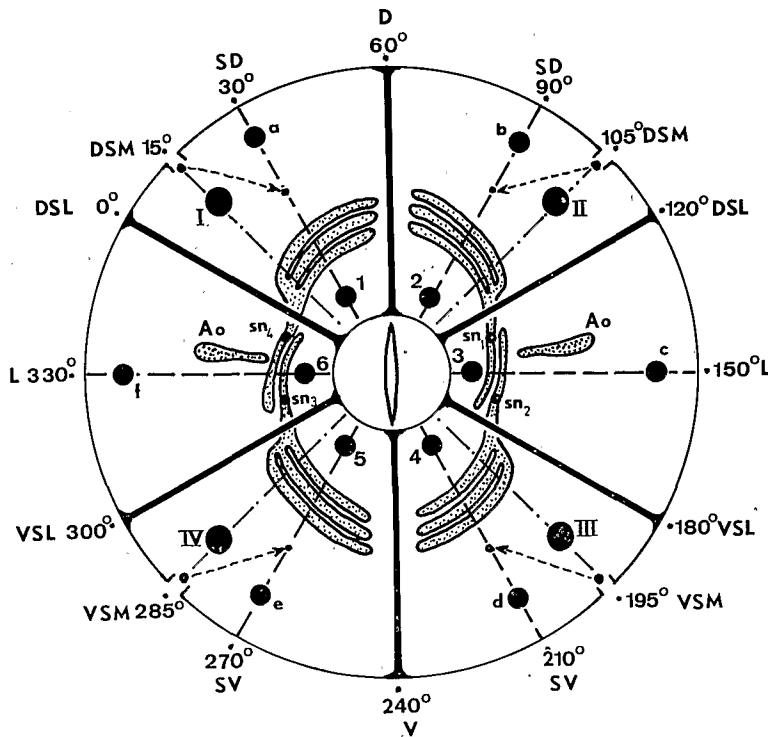


Fig. 2. *Aphelenchoides fragariae* : La région céphalique en vue transversale.

Aphelenchoides fragariae : Transverse view of the cephalic region.

L'étude anatomique de la structure du système nerveux céphalique des nématodes présente un double intérêt. D'une part, elle permet de mieux comprendre la nature et le fonctionnement des organes des sens de l'espèce considérée ; d'autre part elle fournit des données très utiles quant aux relations phylogéniques des différents groupes et à leur degré d'évolution. En effet, les organes des sens des nématodes sont en relation avec le milieu extérieur par des terminaisons ciliaires (Hope, 1965 ; Roggen, Rasiki & Jones, 1966) qui varient chez les Tylenchides selon les genres étudiés (De Grisse, 1975 ; 1977).

Ce travail décrit l'organisation du système nerveux dans la région céphalique d'*Aphelenchoides fragariae*, représentant des Aphelenchina, ce qui permettra de mieux comprendre celui des autres Tylenchida, plus évolués, les Tylenchina.

Matériel et méthodes

Les spécimens d'*A. fragariae* sont fixés pendant une heure à froid par une solution de glutaraldéhyde à 2,5% dans un tampon phosphate (Sørensen) à 0,1 mole, le pH étant ajusté à 7,2.

Ces spécimens sont ensuite coupés transversalement en trois morceaux et placés dans des petits tamis déposés dans une nouvelle solution de glutaraldéhyde pendant une heure.

Le rinçage, qui précède la fixation à l'acide osmique à 1% (une heure), se fait dans la solution de Sørensen contenant 8% de saccharose.

Avant la déshydratation, selon la technique décrite par Sitte (1962), le matériel est rincé avec la solution tampon, puis à l'eau distillée.

A la fin de la déshydratation, les nématodes se trouvent dans de l'acétone à 100% ; on les rince alors deux fois à l'oxyde de propylène pur avant de commencer l'inclusion progressive dans la résine de Spurr (1969).

A la fin de cette opération les fragments de nématodes sont placés, chacun dans une goutte, sur une tablette de résine prépolymérisée (De Grisse, 1977).

Les coupes, de 700 Å d'épaisseur, sont obtenues avec un couteau en verre monté sur un ultramicrotome LKB III. Ces coupes sont recueillies

sur des grilles (armatures en cuivre et film de Formvar) et contrastées d'après la technique de Sjöström, Thornell et Hellström (1973) par une solution aqueuse d'acétate d'uranium à 5% (à 21°), pendant une heure, et ensuite dans une solution de citrate de plomb (Reynolds, 1965), pendant une demi-heure.

L'observation de ces coupes est réalisée au microscope électronique Philips 200 E.M. de la Faculté d'Agronomie de l'Université d'État, à Gand (Belgique).

Résultats

Chez les nématodes, les nerfs de la région céphalique sont classés en cinq groupes : les nerfs labiaux internes, les nerfs labiaux externes, les nerfs céphaliques, les nerfs amphidiaux et les nerfs supplémentaires.

DISPOSITION DES NERFS (Fig. 1-2)

La tête d'*A. fragariae* est divisée transversalement en six secteurs correspondant à six plaques radiales : une ventrale (V), une dorsale (D) et quatre sublatérales (SL), formant entre elles des angles de 60° ; cette disposition permet de distinguer deux secteurs subdorsaux (SD), deux subventraux (SV) et deux latéraux (L).

Les nerfs labiaux internes au nombre de six (numérotés de 1 à 6 sur les Fig. 1, 2, 4 & 5) se trouvent sur les bissectrices des six secteurs de la tête. Le nerf n° 1 est conventionnellement celui qui correspond au secteur subdorsal gauche vu de face, les autres nerfs se succédant dans le sens des aiguilles d'une montre sur les bissectrices des autres secteurs.

Les nerfs labiaux externes sont également au nombre de six (de a à f) et se trouvent sur les mêmes bissectrices que les nerfs labiaux internes, mais plus à l'extérieur.

Les nerfs céphaliques ne sont que quatre (de I à IV), placés sur des rayons submédiens (SM) situés à 45° de la plaque dorsale ou ventrale et des bissectrices de l'un des deux secteurs latéraux.

Les nerfs amphidiaux s'ouvrent à l'extérieur par deux orifices (AO) situés sur les bissectrices

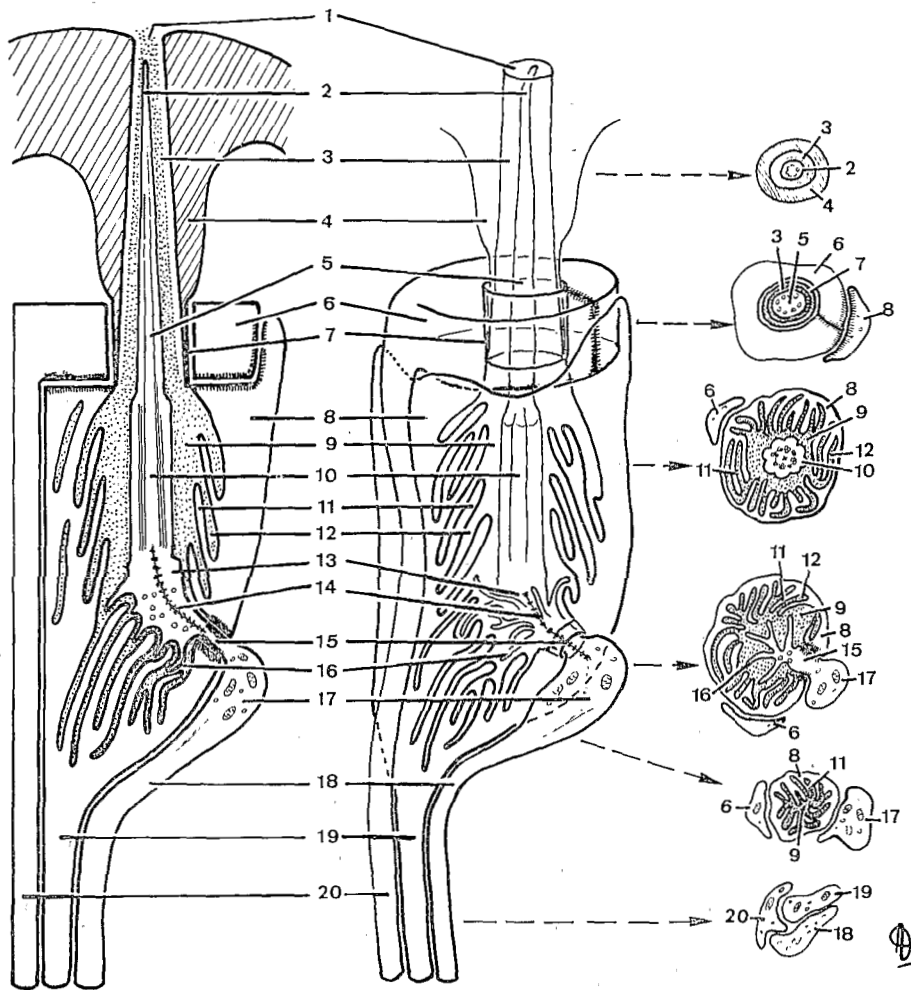


Fig. 3. La structure d'un nerf chez les nématodes. A gauche : coupe longitudinale. Au milieu : vue en trois dimensions. A droite : coupes transversales à différents niveaux. 1 : Ouverture du canal ciliaire. 2 : Partie terminale du récepteur. 3 : Canal ciliaire à paroi cuticulaire. 4 : Tube cuticulaire ou tube ciliaire. 5 : Partie ciliaire du récepteur. 6 : Partie terminale de la cellule de soutien. 7 : Gaine ciliaire. 8 : Partie terminale de la glande cupuliforme. 9 : Canal ciliaire à paroi glandulaire. 10 : Partie basale du récepteur. 11 : Pli membranaire de la paroi de la glande cupuliforme. 12 : Fente interstitielle de la glande cupuliforme. 13 : Partie racinaire du récepteur. 14 : Racine striée. 15 : Partie transitoire du récepteur. 16 : Microvillosité. 17 : Partie terminale gonflée du dendrite du récepteur. 18 : Dendrite du récepteur. 19 : Dendrite de la glande cupuliforme. 20 : Dendrite de la cellule de soutien. 18 + 19 + 20 : nerf. 2 + 5 + 10 + 13 + 15 : Récepteur ciliaire. 3 + 9 + 12 : Canal ciliaire rempli de mucus.

The nerve structure in nematodes. Left : longitudinal section. Middle : three dimensional view. Right : cross-sections at different levels. 1 : Opening of the ciliary canal. 2 : Terminal part of the receptor. 3 : Cuticular part of the ciliary channel wall. 4 : Cuticular tube or ciliary tube. 5 : Ciliary part of the receptor. 6 : Terminal part of the supporting cell. 7 : Ciliary sheath. 8 : Terminal part of the beaker shaped glandular cell. 9 : Glandular part of the ciliary canal wall. 10 : Basal part of the receptor. 11 : Membranous fold of the beaker shaped cell wall. 12 : Interstitial fold of the beaker shaped cell wall. 13 : Rootlet part of the receptor. 14 : Striated rootlet. 15 : Transition region of the receptor. 16 : Microvillus. 17 : Swollen terminal part of the receptor dendrite. 18 : Receptor dendrite. 19 : Gland cell dendrite. 20 : Supporting cell dendrite. 18 + 19 + 20 : Nerve. 2 + 5 + 10 + 13 + 15 : Ciliary receptor. 3 + 9 + 12 : Ciliary canal filled with mucus.

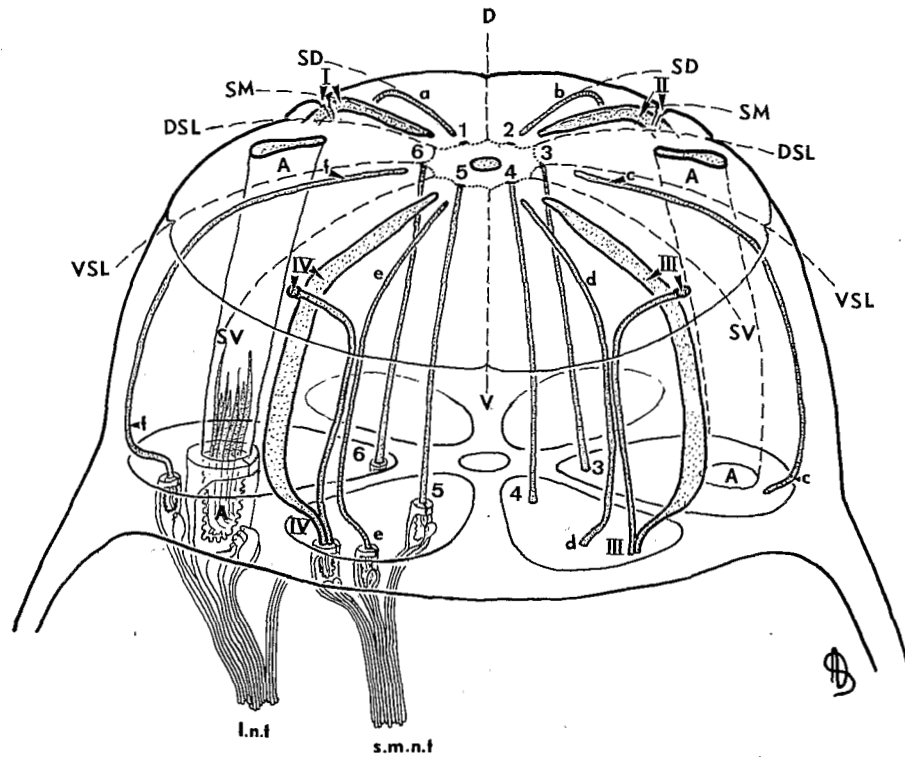


Fig. 4. *Aphelenchoides fragariae* : Extrémité antérieure en trois dimensions.
Aphelenchoides fragariae : Three dimensional view of the anterior end.

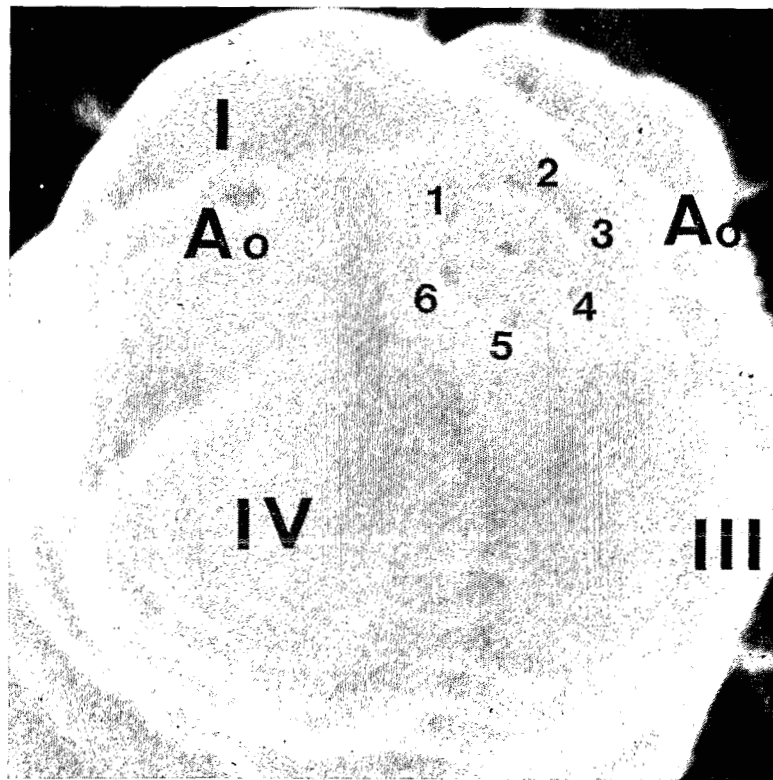


Fig. 5. *Aphelenchoides fragariae* : Extrémité-antérieure vue-au-micro-
 scope électronique à balayage.
Aphelenchoides fragariae : Scanning electrograph of the anterior end.

des secteurs latéraux, en position légèrement dorsale.

Les nerfs supplémentaires sont au nombre de quatre. Ils sont originaires des troncs nerveux latéraux, mais ont leur partie terminale, fourchue et aplatie, dans chacun des secteurs céphaliques (Fig. 10).

STRUCTURE DES NERFS (Fig. 3)

Chaque nerf est constitué par une cellule glandulaire cupuliforme, une cellule de soutien et un ou plusieurs récepteurs ciliaires (De Grisse, 1977).

Chaque récepteur ciliaire comporte plusieurs parties : une partie terminale, une partie ciliaire, une partie basale, une partie radulaire et une partie transitoire. Les quatre premières parties se trouvent dans un canal ciliaire rempli d'un mucus sécrété par la glande cupuliforme. Le canal ciliaire est formé antérieurement par un tube cuticulaire, appelé « tube ciliaire » qui entoure la partie terminale du récepteur. Postérieurement, le récepteur est entouré par une gaine cuticulaire, appelée « gaine ciliaire », dont la base est entourée par la cellule de soutien. La partie ciliaire du récepteur se trouve dans cette gaine ciliaire. La paroi du canal ciliaire est cuticulaire jusqu'à la base de la gaine ciliaire et devient ensuite glandulaire. A ce niveau apparaît la partie basale du récepteur, caractérisée en coupe transversale par une membrane à huit lobes et une matrice avec huit doubles microtubules et quatre microtubules centrales (récepteur 2 et 6 dans la Fig. 14). Postérieurement, le récepteur traverse la glande pour se trouver dans le pseudocelome où il se prolonge par un dendrite.

Des jonctions cellulaires (barres terminales ou nexus) se forment entre le récepteur et la glande ou, s'il y a plusieurs récepteurs, entre les récepteurs eux-mêmes et la glande, empêchant ainsi le contact direct du pseudocelome avec le milieu extérieur.

Les canaux ciliaires peuvent être en contact avec l'extérieur par des pores plus ou moins grands. Dans le cas où il n'y a pas d'ouverture extérieure, le canal ciliaire se termine dans la cuticule de la paroi céphalique, en épousant sa morphologie. Ces types de récepteurs auraient

un rôle de sensibilité mécanique, alors que ceux qui sont en contact avec l'extérieur pourraient être des chémorécepteurs (Fig. 3).

ÉVOLUTION DES NERFS (Fig. 1, 2 et 4).

Les nerfs labiaux internes présentent des canaux ciliaires s'ouvrant à l'extérieur par de petites fentes (Fig. 6) qui entourent l'ouverture buccale (prestoma). Cette ouverture arrondie en coupe transversale, met en contact le prestoma avec le milieu extérieur. L'ouverture du stoma est postérieure et se présente en coupe sous forme d'une fente dorsoventrale (Fig. 7).

Les canaux ciliaires sont formés par des tubes cuticulaires (Fig. 7-11) qui s'amincissent progressivement pour former la gaine ciliaire. Cette gaine se détache progressivement du stoma (Fig. 9) ; à ce niveau le deuxième récepteur du nerf labial interne apparaît et présente une matrice opaque aux électrons, alors que le premier récepteur a une matrice transparente aux électrons, ce qui permet de les distinguer à ce niveau.

La matrice du premier récepteur contient quatre doubles microtubules (doublets) qui entourent une corde centrale opaque aux électrons, en forme de croix. Cette structure caractéristique a été observée chez *A. besseyi* et *A. fragariae* (Fig. 9). Postérieurement, les deux récepteurs deviennent semblables en perdant leur structure typique et présentent alors un certain nombre de microtubules (Fig. 10 & 11).

Les parties ciliaires des récepteurs se prolongent par des régions basales, où les récepteurs sont entourés par la glande cupuliforme et non plus par la gaine ciliaire (Fig. 13). Ils s'enfoncent ensuite dans le pseudocelome sous forme de dendrites riches en mitochondries.

Les nerfs labiaux externes possèdent des canaux ciliaires se terminant en cul-de-sac dans la paroi cuticulaire de la tête en position extérieure par rapport aux nerfs labiaux internes correspondants (Fig. 7e). Ces canaux ciliaires suivent le profil de la paroi cuticulaire (Fig. 7⁽¹⁾ b, c, d, et Fig. 15 en coupe longitudinale).

(¹) Ce spécimen présente exceptionnellement une anomalie anatomique ; il n'a que cinq nerfs labiaux externes, le nerf (a) étant absent.

Fig. 6. Coupe transversale (C.T.) à travers le prestoma arrondi et les ouvertures (en forme de fentes) des canaux ciliaires.

Cross section (C.S.) through the rounded prestoma and through the slit-like openings of the ciliary canals.

Fig. 7. C.T. à travers l'ouverture du stoma (fente dorso-ventrale), l'ouverture du canal ciliaire du récepteur céphalique effilé I, ainsi qu'à travers l'ouverture amphidiale (à droite de la photo). On observe le déplacement des gros récepteurs céphaliques II et III vers l'extérieur, tandis que les récepteurs effilés II et III se déplacent vers des rayons subdorsaux et subventraux. Noter aussi la forme circulaire des canaux ciliaires des nerfs labiaux internes.

C.S. through the slit-like stomatal opening, the opening of the ciliary canal of the thinner cephalic receptor I and through the amphidial opening (to the right on the photo). The outwards displacement of the thicker cephalic receptors II & III and the inwards displacement of the thinner cephalic receptors II & III to subdorsal and subventral radii is also visible. Note also the circular form of the ciliary canals of the inner labial nerves.

Fig. 8. C.T. à travers la pointe du stylet. Les récepteurs labiaux externes se trouvent à l'extérieur par rapport aux récepteurs céphaliques. Les récepteurs céphaliques effilés se trouvent sur des rayons subdorsaux et subventraux. Le canal amphidial est aplati et se trouve en position subdorsale.

C.S. through the stylet top. The outer labial receptors are situated outwardly from the cephalic receptors. The thinner cephalic receptors are on subdorsal and subventral radii. The amphidial canal is slit-like and in subdorsal position.

Fig. 9. C.T. à travers l'ouverture ventrale du stylet. Les deux récepteurs ciliaires des nerfs labiaux internes (3, 4, 6 & 1) sont nettement visibles dans leur canal ciliaire commun. Le récepteur le plus court a une matrice opaque aux électrons.

C.S. through the ventrally situated stylet opening. The two ciliary receptors of the inner labial nerves (3, 4, 6 & 1) are clearly visible in their common canal. The shortest receptor has an electron dense matrix.

Fig. 10. C.T. à travers les parties ciliaires des récepteurs labiaux internes 2, 3 et 4, du récepteur labial externe c, des récepteurs céphaliques III et des récepteurs amphidiaux. Les deux récepteurs céphaliques III se trouvent ici dans un canal ciliaire commun. Plusieurs parties terminales aplaties du récepteur supplémentaire fourchu sont visibles.

C.S. through the ciliary region of the inner labial receptors 2, 3 and 4, the outer labial receptor c, the cephalic receptor III and of the amphidial receptors. Both cephalic receptors III are in a common canal. Some flattened terminal parts of the furcate supplementary receptor 2 are visible.

Fig. 11. C.T. à travers la partie basale du récepteur labial externe c et des deux récepteurs céphaliques III. Ceux-ci sont entourés par la glande cupuliforme à nombreux plis membraneux. Les récepteurs labiaux internes et amphidiaux sont encore entourés par leur gaine cuticulaire.

C.S. through the basal region of the outer labial receptor c and the two receptors of cephalic nerve III. These are surrounded by the deeply folded gland cell. Only the inner labial receptors and amphidial receptors are still surrounded with their ciliary sheath.

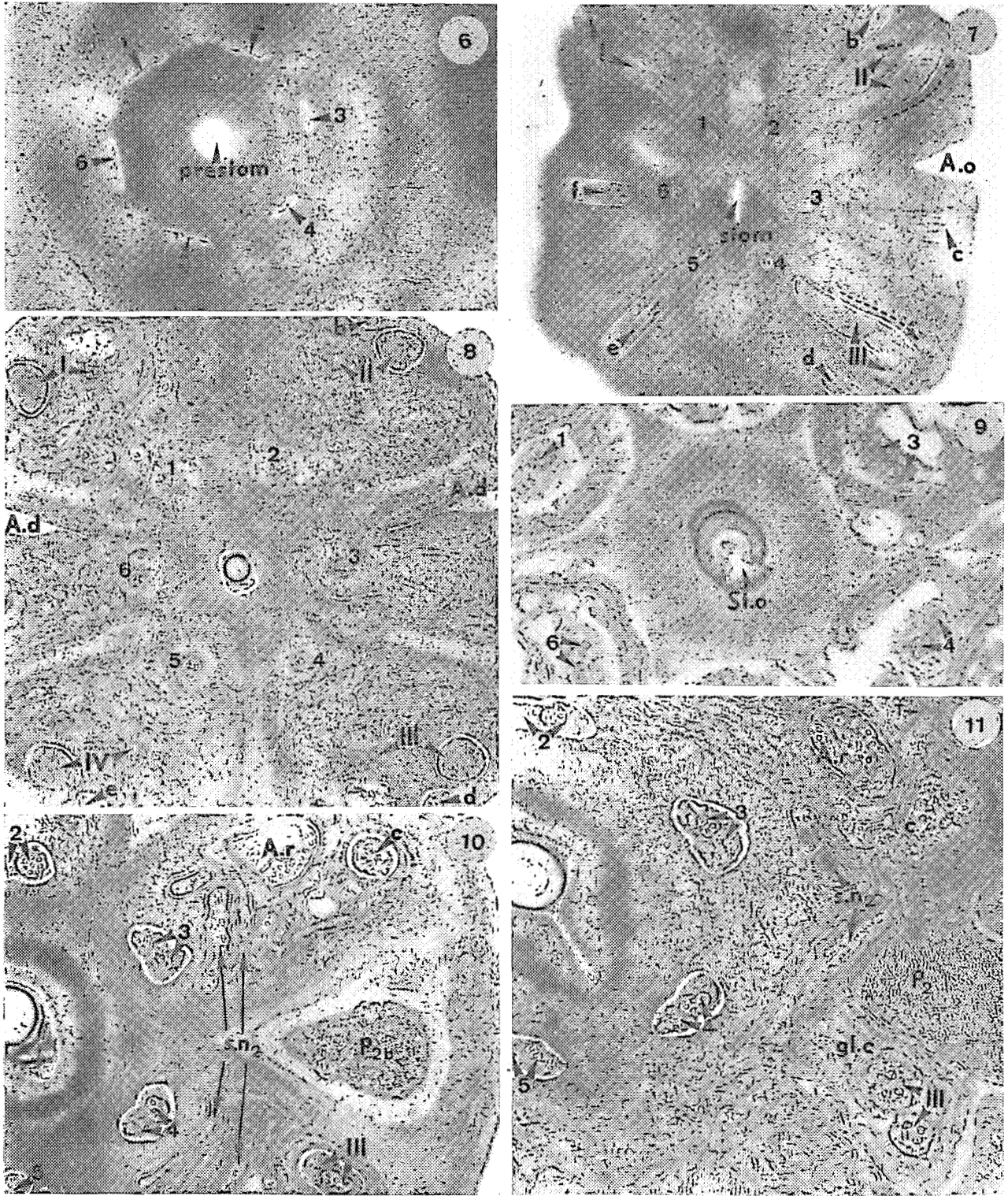


Fig. 6-11 : *Aphelenchoides fragariae*.

Les nerfs labiaux externes se prolongent le long des rayons bissecteurs des secteurs correspondants. Ils sont antérieurs aux nerfs céphaliques, donc externes en coupe transversale. Ils se détachent cependant de la paroi cuticulaire de la tête à la base de l'armature céphalique et se dirigent vers l'intérieur du corps (Fig. 8 & 10), où ils sont dans une position plus centrale que les nerfs céphaliques (Fig. 1 & 4).

La partie terminale des nerfs labiaux externes a une matrice transparente aux électrons (Fig. 7). En coupe transversale cette matrice présente la structure typique déjà décrite, avec quatre doubles microtubules entourant une corde centrale en forme de croix (Fig. 10 & 15).

Le nombre de microtubules augmente dans le récepteur au niveau où celui-ci quitte la gaine ciliaire (Comparer Fig. 10 et 11); on observe alors la partie basale avec en moyenne huit doubles microtubules; à ce niveau le récepteur est entouré par la glande.

Les nerfs céphaliques sont constitués chacun par deux récepteurs ciliaires, une glande cupuliforme et une cellule de soutien.

La partie cuticulaire du canal ciliaire de ces

nerfs est bifurquée, présentant une branche effilée qui s'ouvre à l'extérieur par un pore situé au fond d'une cavité en forme d'entonnoir (Fig. 7, I) et une deuxième branche élargie qui suit la paroi de la tête et se termine en cul-de-sac dans la cuticule, postérieurement au pore de la branche effilée (Fig. 7 : I, II & III).

Des coupes transversales montrent que les canaux ciliaires des récepteurs effilés suivent une direction centripète pour se placer sur les rayons bissecteurs des secteurs subdorsaux et subventraux, alors qu'ils s'ouvrent à l'extérieur par des pores situés en position submédiane (Fig. 1, 4, & 7).

Les extrémités antérieures des canaux ciliaires des gros récepteurs céphaliques sont situées postérieurement aux extrémités antérieures des nerfs labiaux externes et au niveau des canaux ciliaires des nerfs labiaux internes (Fig. 7 : les nerfs 5 et e sont visibles, IV pas encore).

Les deux branches du canal ciliaire se joignent pour former un canal cuticulaire commun avant la base de l'armature céphalique (Fig. 10 en coupe transversale et Fig. 15 en coupe longitudinale).

Fig. 12. C.T. à travers la partie basale des récepteurs labiaux internes. Les deux fusi contiennent chacun six récepteurs, le récepteur n° 2 se trouvant hors du fusus. Le fusus a encore une paroi cuticulaire. Les récepteurs amphidiaux latéraux 8 à 11 sont aussi visibles. A ce niveau on observe les trois branches de chaque protracteur du stylet, les branches P_{1b} et P_{1c} étant soudées entre elles.

C.S. through the basal part of the inner labial receptors. The two fusi have still a cuticular wall and contain six amphidial receptors, the amphidial receptor n° 2 being lodged outside the fusus. The lateral amphidial receptors n° 8 to 11 are also visible. At the level of this section, each stylet protractor muscle has three branches, since p_{1b} and p_{1c} are fused.

Fig. 13. C.T. à travers onze récepteurs amphidiaux, tous entourés par la paroi glandulaire du fusus. Quelques-uns sont fourchus. Les trois branches de chaque protracteur du stylet sont soudées entre elles, tandis que les protracteurs secondaires du stylet s_{1a} et s_{1b} se rapprochent.

C.S. through the glandular part of the fusi containing eleven amphidial receptors. Some of the receptors are bifurcate. The three branches of each stylet protractor muscle are fused. The secondary protractors s_{1a} and s_{1b} move towards each other.

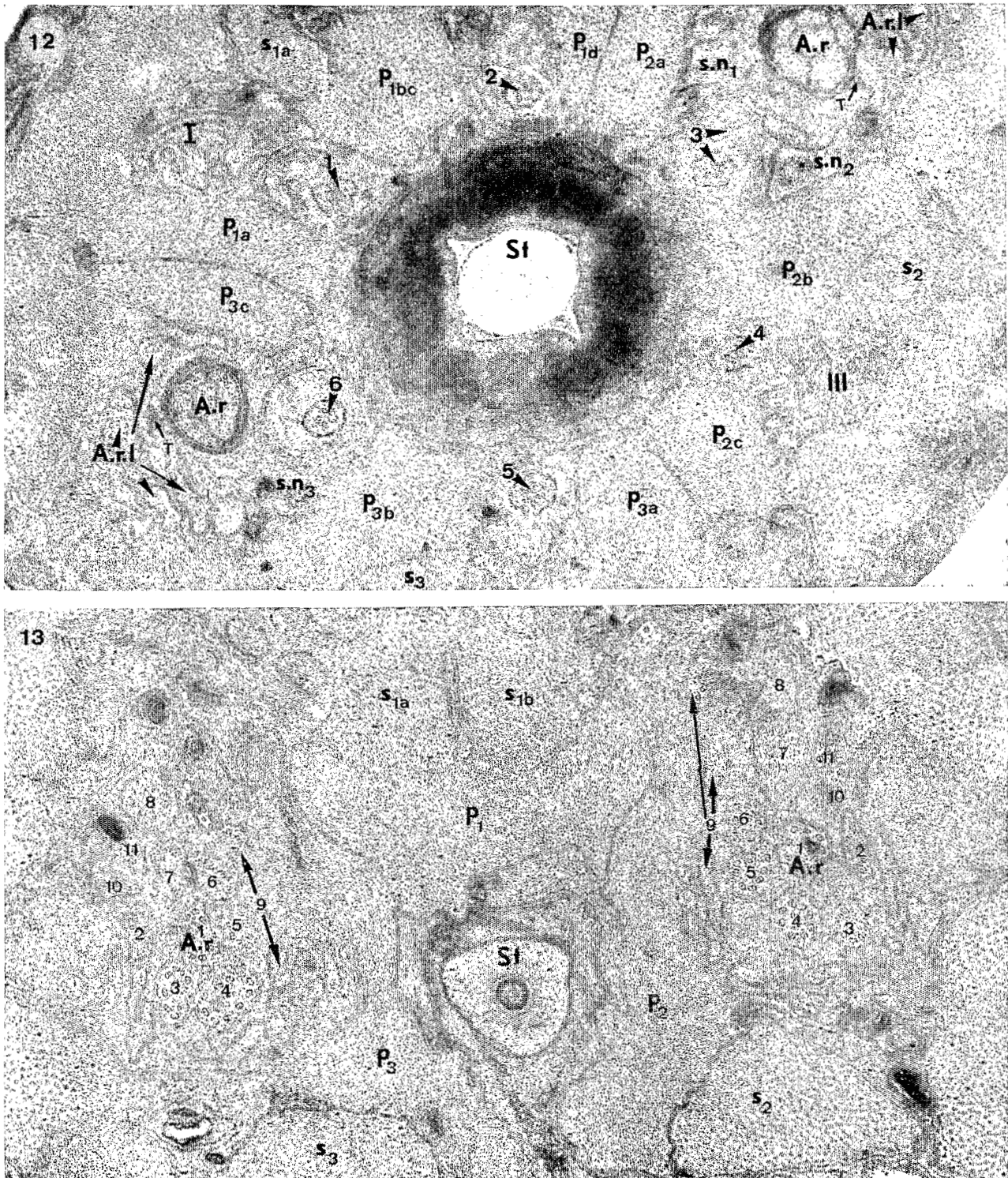


Fig. 12 & 13 : *Aphelenchoides fragariae*.

Le premier récepteur effilé présente une matrice transparente aux électrons avec un microtubule central ; le nombre de microtubules dans ce récepteur augmente au niveau du canal cuticulaire commun (Fig. 10, III).

Le gros récepteur a une partie terminale renflée avec une matrice opaque aux électrons et remplie d'un grand nombre de microtubules parallèles (Fig. 8). Cette structure disparaît et le nombre de microtubules diminue au niveau où ces récepteurs quittent la paroi cuticulaire de la tête : les récepteurs renflés et effilés ne sont plus reconnaissables que par la différence du nombre de microtubules contenus dans chacun d'entre eux (Fig. 10).

Postérieurement, on observe les parties basales des deux récepteurs entourées par la glande cupuliforme qui forme un grand nombre de membranes parallèles autour d'eux (Fig. 11, III). Le nombre de microtubules du récepteur effilé reste inférieur à celui de l'autre récepteur, même dans sa partie basale.

Avant de passer dans le pseudocœlome, les récepteurs, en transversant la glande cupuliforme, forment des nexus avec cette dernière (Fig. 12, I).

Les nerfs amphidiaux sont connectés aux amphides qui s'ouvrent latéralement par des orifices ovales. La partie terminale du canal amphidial, ou « fovea », est étroite (Fig. 8). Le canal s'élargit progressivement au fur et à mesure de l'augmentation du nombre des récepteurs amphidiaux visibles dans ce canal (Fig. 10, 11 & 12).

La partie du canal contenant six récepteurs ciliaires est appelée « fusus » ; la paroi antérieure est cuticulaire (Fig. 10, 11 & 12), tandis que la paroi postérieure est glandulaire (Fig. 13 & 14).

La base de la partie cuticulaire du canal amphidial est entourée par une cellule de soutien présentant, en coupe transversale, des nexus en forme de T (Fig. 12). A ce niveau, le tissu épidermique qui entoure la paroi de ce canal, s'attache à la glande par des nexus.

Le fusus présente cinq lobes contenant chacun un récepteur amphidial. Un sixième (n° 1) est central (Fig. 12) : ce sont les récepteurs amphidiaux propres n° 1, 3, 4, 5, 6, 7. Cinq autres récepteurs se logent dans les tubules de la glande amphidiale : ce sont les récepteurs amphidiaux latéraux n° 8 à 11, ainsi que le n° 2.

La partie racinaire de chaque récepteur amphidial comporte plusieurs vésicules de sécrétion

Fig. 14. C.T. à travers les boutons du stylet, au niveau où s_{1a} et s_{1b} se soudent. Le récepteur amphidial n° 12 n'est toujours pas visible.

C.S. through the stylet knobs, at the level where the secondary protractor muscles S_{1a} and S_{1b} fuse. The amphidial receptor n° 12 is still not visible.

Fig. 15. Coupe longitudinale (C.L.) à travers la tête. A gauche et à droite, les récepteurs céphaliques et labiaux externes ont été coupés longitudinalement et leur emplacement les uns par rapport aux autres dans la paroi céphalique est visible. A gauche on remarquera aussi les deux récepteurs d'un des nerfs céphaliques logés dans un canal ciliaire commun. Un des récepteurs labiaux externes et deux récepteurs céphaliques ont été coupés transversalement.

Longitudinal section (L.S.) through the head. At both sides the outer labial and cephalic receptors were sectioned longitudinally. The left cephalic nerve shows two receptors in a common ciliary sheath. One outer labial and two cephalic receptors were cross sectioned.

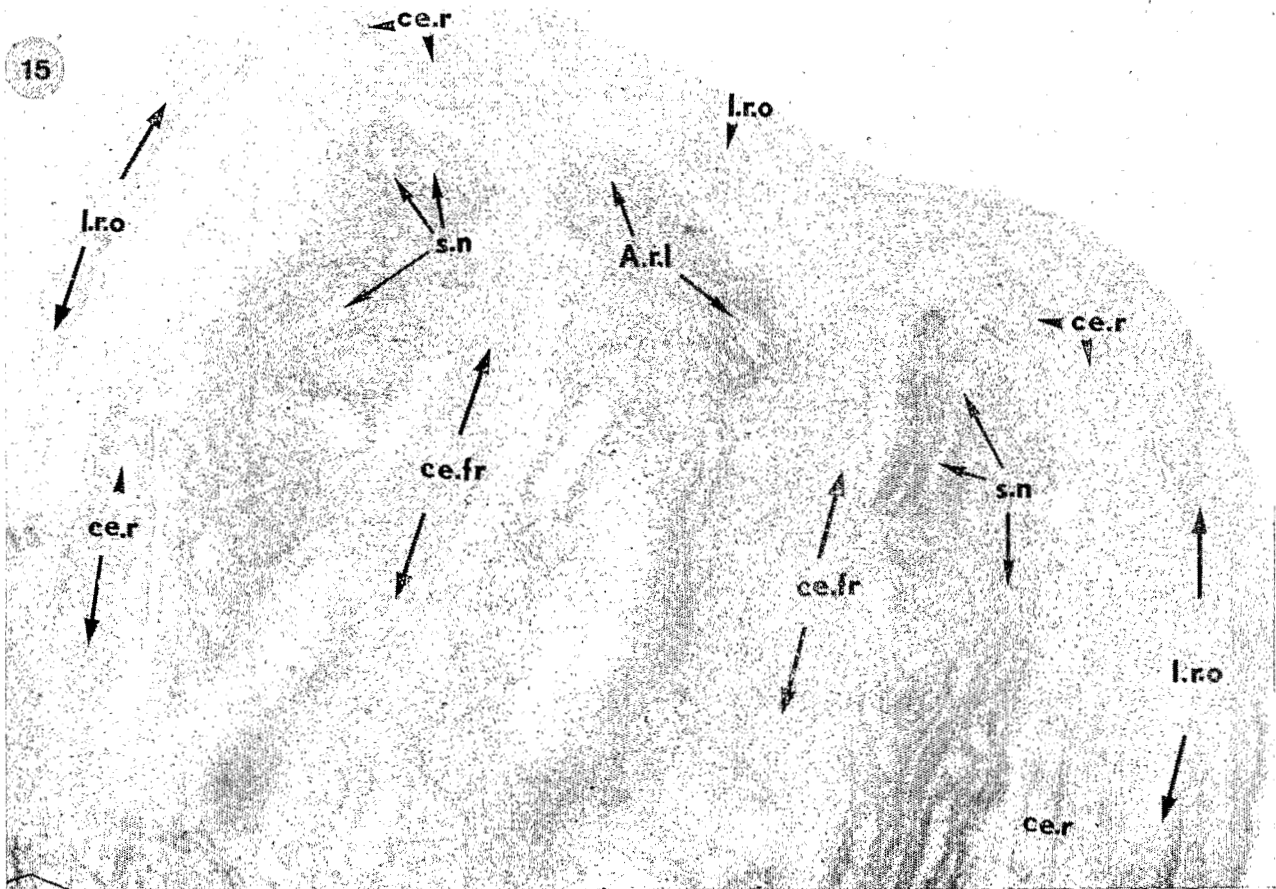
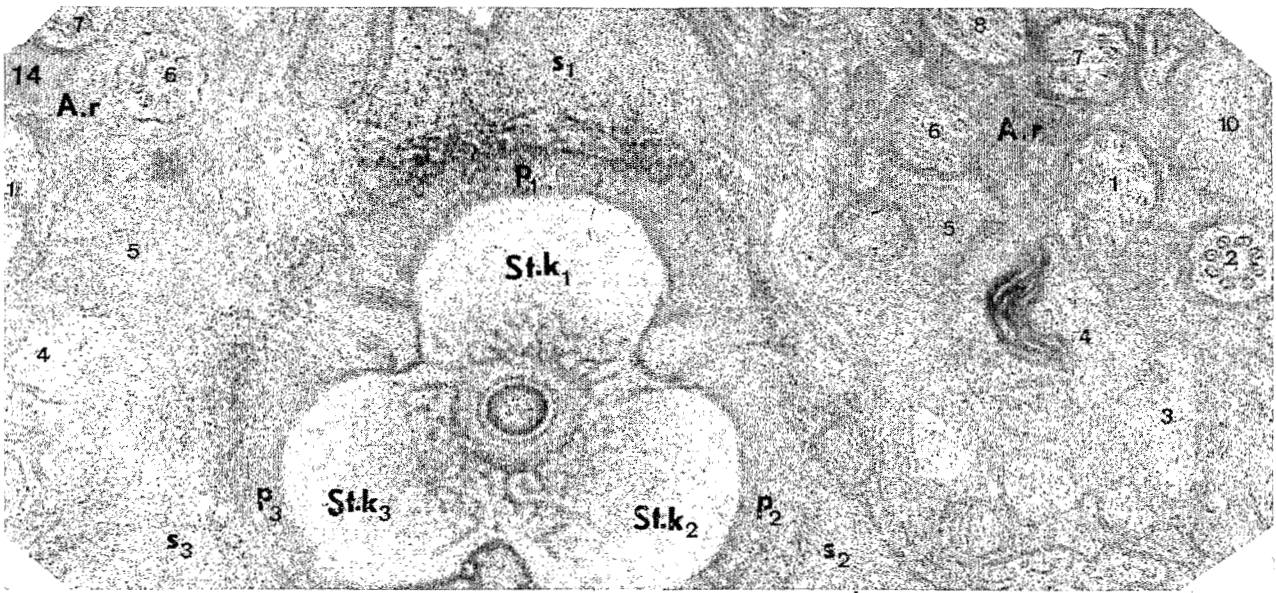


Fig. 14 & 15 : *Aphelenchoides fragariae*.

(Fig. 21). Au niveau de leur passage dans le pseudocœlome ils forment des nexus visibles en coupe longitudinale (Fig. 20) et transversale (Fig. 16).

La glande amphidiale présente de nombreux plis (Fig. 21), mais elle est formée essentiellement par un grand nombre de microvillosités, la plupart postérieures, implantées à la base d'un récepteur appartenant probablement à la glande elle-même (Fig. 21 & 22 en coupes longitudinales et Fig. 16, 17, 18 & 19 en coupes transversales : il s'agit du récepteur n° 12).

Les nerfs supplémentaires ont leur partie basale située sous les secteurs céphaliques latéraux, entre le canal amphidial et les nerfs labiaux internes latéraux. Leur partie ciliaire (Fig. 11) se courbe jusque sous les plaques céphaliques radiales sublatérales. Leur partie terminale est fourchue et a des branches aplaties se trouvant principalement dans les secteurs céphaliques subdorsaux et subventraux (Fig. 10), mais aussi dans les secteurs latéraux. Ces nerfs ne sont entourés ni d'une glande ni d'une cellule de soutien, mais uniquement par le tissu épidermique.

Fig. 16. C.T. à travers la région transitoire de plusieurs récepteurs amphidiaux. A droite, les récepteurs amphidiaux 3 et 4 sont complètement entourés d'un nexus tandis que 1, 2, 5 et 9 ont partiellement quitté la glande amphidiale et montrent une partie transitoire et le dendrite correspondant ; 6, 7 et 8 sont des coupes à travers les dendrites des récepteurs 6, 7 et 8. Remarquez les mitochondries dans les dendrites. Le récepteur 12, entouré de quelques microvillosités, est maintenant visible.

C.S. through the transition region of several amphidial receptors. At the right side, the amphidial receptors 3 and 4 are completely surrounded by a tight junction, while 1, 2, 5 and 9 have partly left the gland cell; 6, 7 and 8 were sectioned in the terminal part of the dendrite proper. Note the mitochondria. Beneath the penetration region of the eleven amphidial receptors through the wall of the amphidial gland, receptor 12 is now visible, surrounded by a few microvilli.

Fig. 17. C.T. à un niveau postérieur au niveau de la coupe de la photo précédente. A gauche ne reste que des microvillosités, entourées par la glande amphidiale. Entre la paroi de la glande et celle des microvillosités se trouve un mucus opaque aux électrons. A droite, la partie terminale du récepteur n° 12 est encore visible.

C.S. at a level posterior to fig. 16. At the left side occur only microvilli, surrounded by gland tissue. Between the gland membrane and the membrane of the microvilli is an electron-dense mucus. At the right side, the terminal part of receptor n° 12 is still visible.

Fig. 18. C.T. à travers une structure basale du récepteur 12 et qui se trouve antérieure et perpendiculaire à la partie basale (voir Fig. 19), celle-ci étant longitudinale (voir aussi la Fig. 21).

C.S. through a structure resembling a basal part. This structure is located anterior and perpendicular to the longitudinally oriented basal part of receptor 12 visible in Figure 19. (See also Fig. 21).

Fig. 19. C.T. à travers la partie basale du récepteur n° 12 à un niveau postérieur à celui représenté sur la photo précédente.

C.S. through the basal part of receptor n° 12, slightly posterior to Fig. 18.

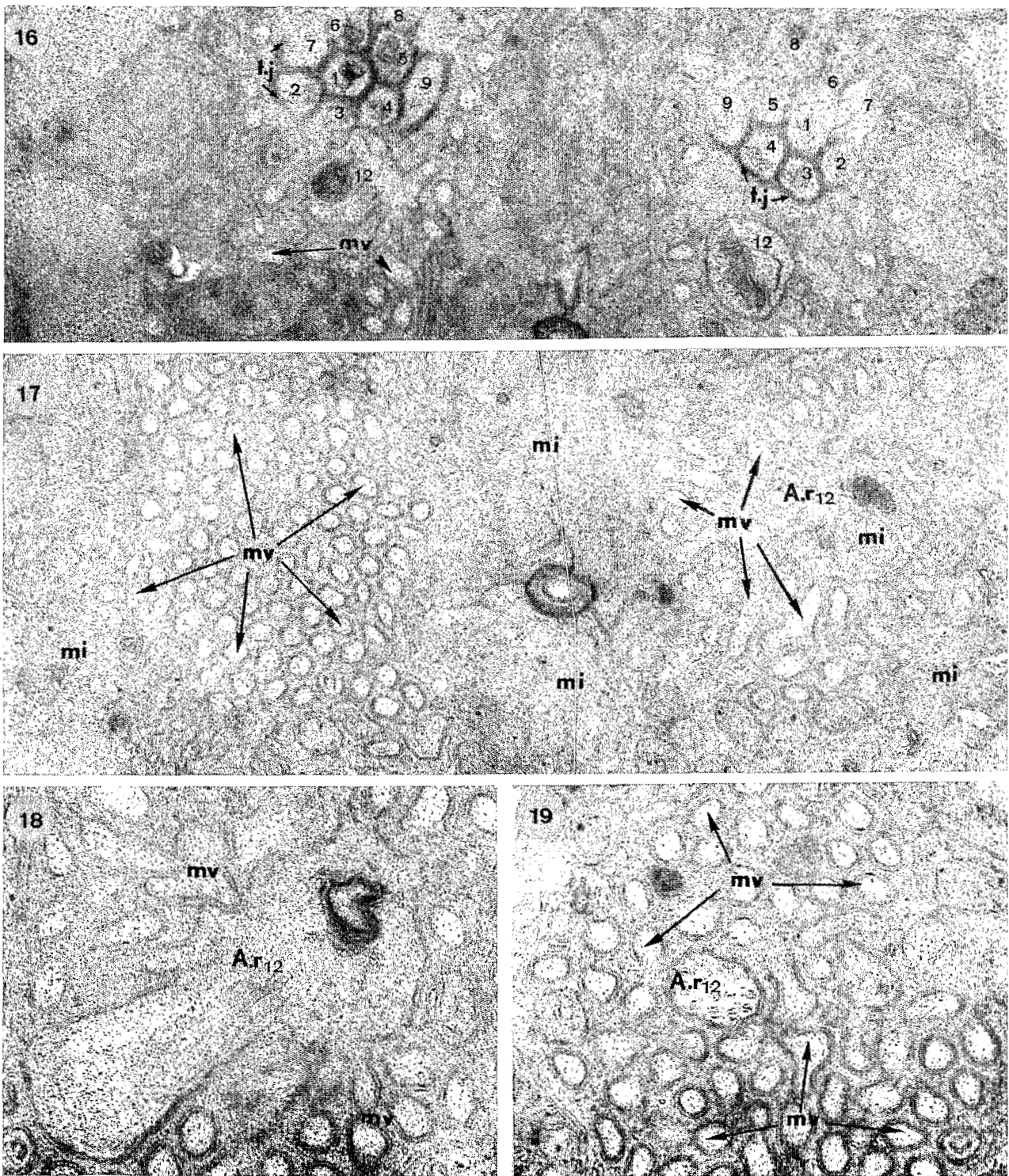


Fig. 16-19 : *Aphelenchoides fragariae*.

Discussion

La comparaison entre la structure des nerfs de la région céphalique d'*A. fragariae* et celle des autres Tylenchides, montre des différences caractéristiques entre Tylenchina et Aphelenchina.

LES NERFS LABIAUX INTERNES d'*A. fragariae* possèdent, comme tous les Tylenchides étudiés, deux récepteurs ciliaires dont un seul arrive jusqu'à l'ouverture externe des canaux ciliaires. Ce récepteur effilé ne comporte pas de région lenticulaire (élargissement) entre la partie terminale et la partie ciliaire, comme c'est le cas chez les Tylenchina. Le récepteur le plus court possède au contraire une structure lenticulaire terminale avec une matrice opaque aux électrons, absente chez les Tylenchina. La structure quadrilobée des récepteurs souligne le caractère particulier des *Aphelenchoides*. En effet, chez les Tylenchina ce nombre évolue jusqu'à huit doubles microtubules par récepteur au niveau de la région ciliaire.

LES NERFS LABIAUX EXTERNES chez *A. fragariae* sont tous identiques et ne comportent qu'un seul récepteur ciliaire. Ils sont en position franchement latérale dans les secteurs où s'ouvrent légèrement dorsalement les canaux amphidiaux. Chez les Tylenchina, par contre, les nerfs labiaux externes des secteurs latéraux sont le plus souvent réduits et ne se terminent pas dans la paroi cuticulaire de la tête ; dans ce cas les ouvertures amphidiales sont latérales et les nerfs labiaux externes prennent une position ventrale ou sublatérale, selon le genre étudié (De Grisse, Lippens & Coomans, 1974). Tout se passe comme si le canal amphidial repoussait ces nerfs vers l'intérieur au point qu'ils n'atteignent plus la paroi cuticulaire de la tête.

LES NERFS CÉPHALIQUES d'*A. fragariae* sont les moins évolués. En effet, le récepteur effilé est plus réduit chez tous les Tylenchina; il est même absent chez les Criconematidae. *Aphelenchoides* est l'unique genre de Tylenchida chez qui on a pu prouver qu'un récepteur céphalique est en contact avec l'extérieur.

Les nerfs céphaliques ont donc un double

Fig. 20. C.L. à travers les nexus entre les récepteurs amphidiaux quittant la glande et la glande même. La glande avec les microvillosités du récepteur n° 12 se trouve à gauche des nexus.

L.S. through the nexus of the amphidial receptors, leaving the amphidial gland. The numerous microvilli of receptor n° 12 are seen at the posterior left.

Fig. 21. C.L. à travers le récepteur amphidial n° 12 et les différentes parties de quelques autres récepteurs amphidiaux. Remarquez les nombreux plis membraneux de la glande amphidiale, ainsi que la structure basale se trouvant perpendiculaire à la partie basale du récepteur, non visible sur cette coupe.

L.S. through the amphidial receptor n° 12 and the different parts of some of the amphidial receptors. Note the numerous invaginations of the gland cell membrane and also the basal structure, oriented perpendicular to the basal part (not visible here!).

Fig. 22. C.L. à travers le récepteur n° 12, montrant la partie terminale courte et grosse se trouvant dans l'axe de la partie basale. Les microvillosités, partant de cette partie terminale, se dirigent en grande majorité postérieurement.

L.S. through receptor n° 12 with a short and swollen terminal part, lying in the axis of the basal part. Most of the microvilli are posteriorly oriented.

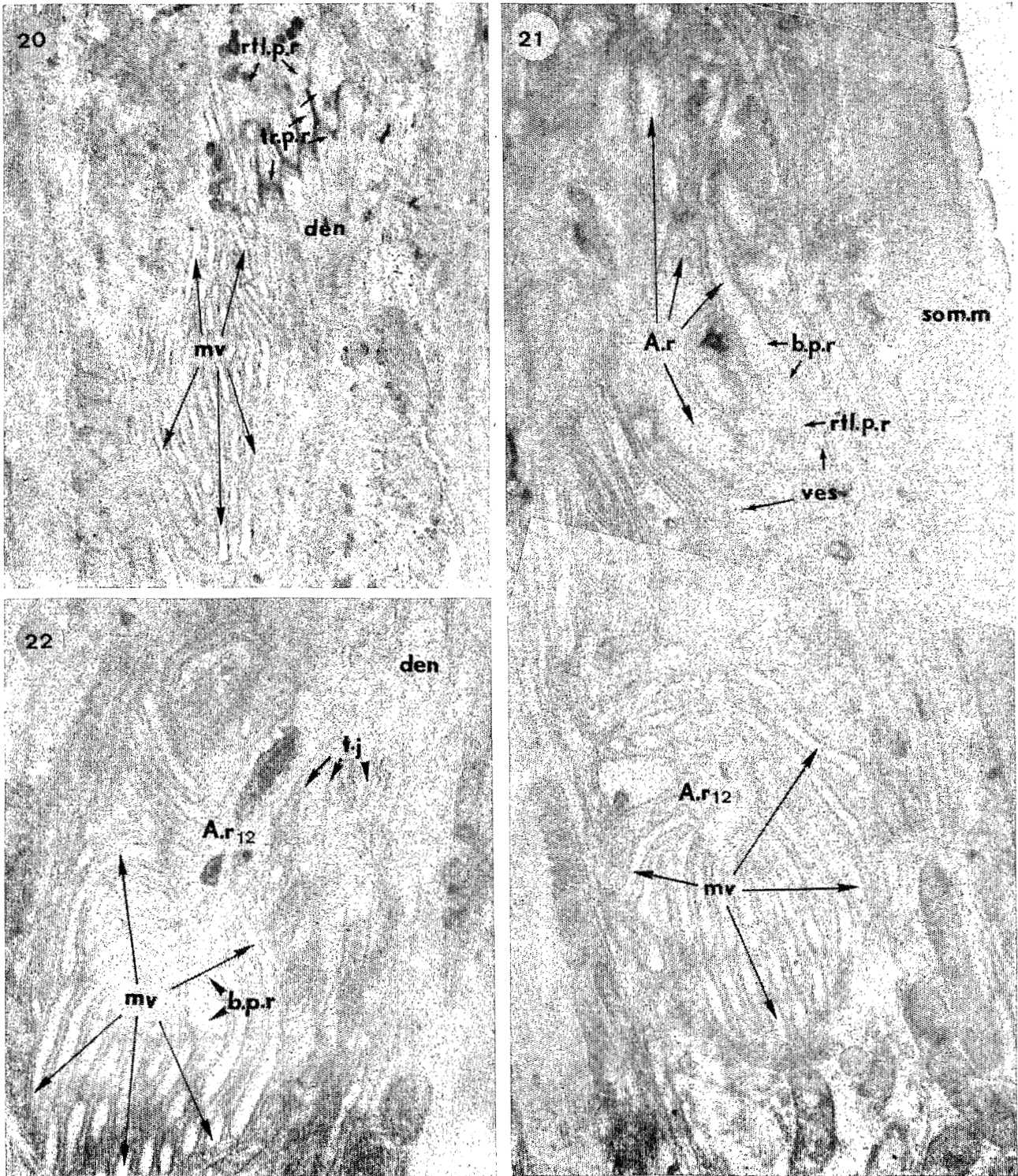


Fig. 20-22 : *Aphelenchoides fragariae*.

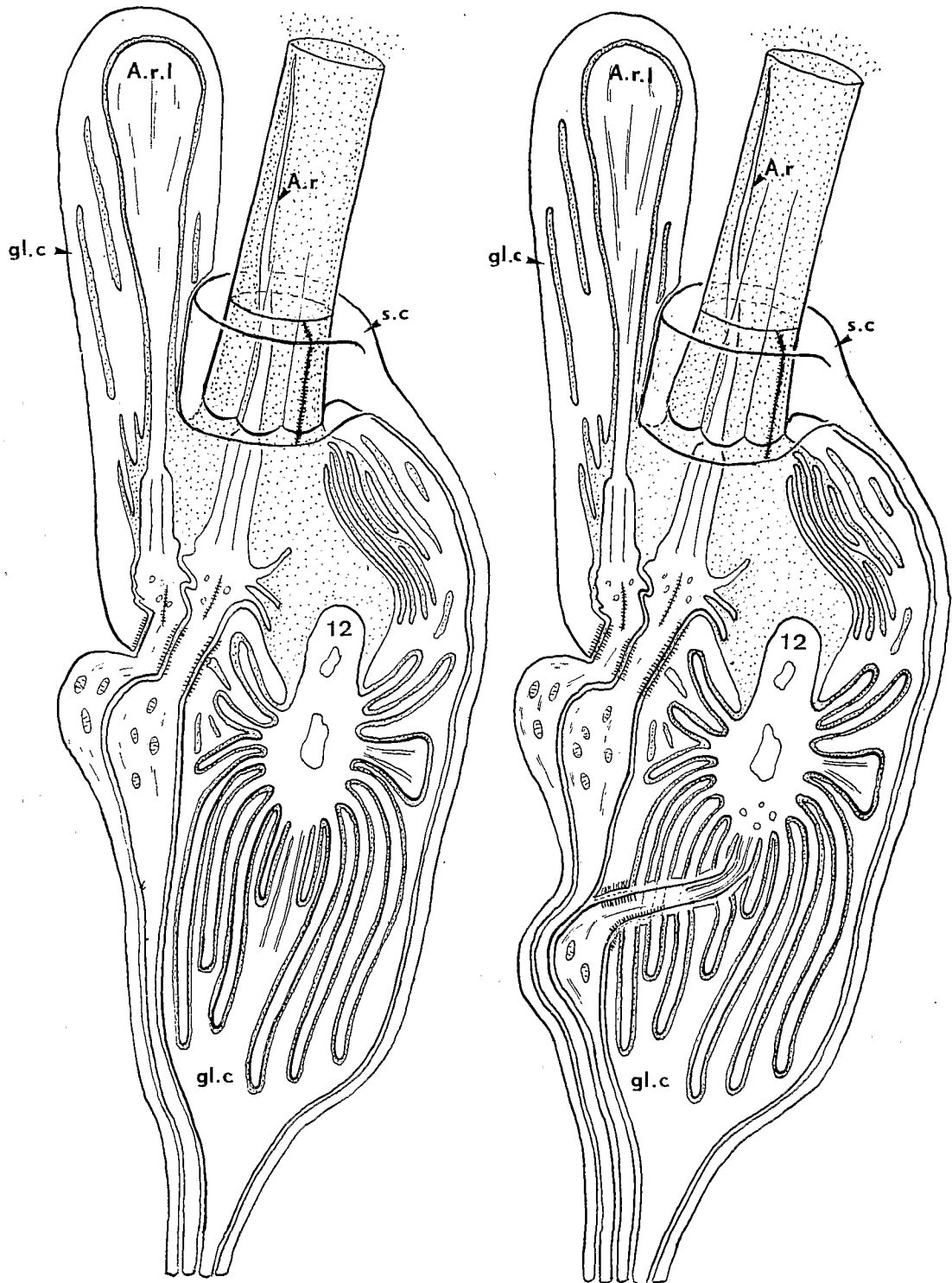


Fig. 23. La structure de l'appareil amphidial. A gauche : selon De Grisse (1977). A droite : selon Ward *et al.* (1975), Wergin & Endo (1976).

----- The amphid structure. Left : after De Grisse (1977). Right : after Ward *et al.* (1975), Wergin & Endo (1976).

rôle : le récepteur effilé, qui est en contact avec l'extérieur, serait un chémorécepteur et celui qui est renflé aurait un rôle tangorécepteur. C'est ce dernier qu'on trouve chez les *Tylenchina*.

Le fait le plus notable est le déplacement de ces deux récepteurs qui peut être suivi sur des séries de coupes successives. Ce déplacement est centripète pour le récepteur effilé et centrifuge pour le gros récepteur (Fig. 1, 4 & 7). Ces déplacements font qu'on trouve les récepteurs effilés en position sub dorsale ou subventrale et non en position submédiane, comme les gros récepteurs ⁽¹⁾.

L'APPAREIL AMPHIDIAL a, chez *A. fragariae*, une structure qui ne diffère pas fondamentalement de celle des *Tylenchina*. La seule différence observée est le nombre de récepteurs contenus dans le canal amphidial qui est de six chez *A. fragariae* et sept chez les *Tylenchina* étudiés. Au lieu des quatre récepteurs amphidiaux latéraux, il y en a un cinquième chez les *Aphelenchoides*. Le récepteur n° 2 ne rentre pas dans le fusus.

Selon nos observations, la glande amphidiale comporte au moins un récepteur ciliaire dont la structure est particulière ; il présente en effet deux parties basales formant un angle droit d'où partent plusieurs microvillosités (Fig. 18 & 21). Ce récepteur est encore visible dans la glande amphidiale au niveau où les récepteurs amphidiaux ont déjà traversé la glande (Fig. 16, 19 & 20) ⁽²⁾.

LES NERFS SUPPLÉMENTAIRES ne sont pas en contact avec l'extérieur et pourraient être des tangorécepteurs. Leur partie terminale, caractérisée par des plis profonds de la membrane cellulaire, suggère aussi une fonction possible de photorécepteur. Ces nerfs sont beaucoup plus élaborés chez les espèces de *Tylenchina* étudiées.

⁽¹⁾ L'étude de ces nerfs chez les *Tylenchina* devrait être complétée par la recherche des récepteurs effilés qui existent peut-être, sous une forme réduite, sur d'autres rayons que sur les sub-médiens.

⁽²⁾ Une étude plus approfondie de cet appareil devrait permettre de montrer si ce récepteur appartient effectivement à la glande elle-même, ou bien s'il s'agit d'un récepteur amphidial ayant une structure spécialisée, comme le pensent Ward *et al.* (1975) dans leur étude sur *Caenorhabditis elegans* (Fig. 22).

Accepté pour publication le 20 décembre 1978.

La disposition et la structure des nerfs de la région céphalique chez *A. fragariae* confirme le caractère primitif de ce genre. Cette structure, relativement simple et complète, permet de mieux comprendre le degré d'évolution et la morphologie du système nerveux céphalique des *Tylenchina*.

RÉFÉRENCES

- DE GRISSE, A. (1975). The finer structure of some ciliary receptors in the cephalic region of Tylenchids (Nematoda). *Meded. Fak. Landbouwwet. Gent*, 40 : 473-487.
- DE GRISSE, A. (1977). De Ultrastructuur van het zenuwstelsel in de kop van 22 soorten plantenparasitaire nematoden, behorende tot 19 Genera (Nematoda : Tylenchida). *Trav. Agrég. Etud. Sup.*, 420 p., 723 figs.
- DE GRISSE, A., LIPPENS, P. L. & COOMANS, A. (1974). The cephalic sensory system of *Rotylenchus robustus* and a comparison with some other Tylenchids. *Nematologica*, 20 : 88-95.
- HOPE, W. D. (1965). A taxonomic review of the genus *Thoracostoma* Marion, 1870 (Nematoda : Leptosomatidae) and a study of the histologic morphology of *Thoracostoma californicum* Steiner & Albin, 1933. *Ph. D. Diss. Univ. Calif., Davis, Diss. Abstr.*, 26 : 2389-2390.
- REYNOLDS, E. S. (1965). The use of lead citrate at high pH as an electronopaque stain in electron microscopy. *J. Cell Biol.*, 17 : 208-212.
- ROGGEN, D. R., RASKI, D. J. & JONES, N. D. (1966). Cilia in nematode sensory organs. *Science*, 152 : 515-516.
- SITTE, P. (1962). Einfaches Verfahren stufenlosen Gewebe. Entwässerung für die elektronenmikroskopische Präparaten. *Naturwissenschaften*, 49 : 402-403.
- SJÖSTRÖM, M., THORNELL, L. & HELLSTRÖM, S. (1973). An efficient standardized method of staining thin sections for electron microscopy. *J. Ultrastruct. Res.*, 42 : 180-185.
- SPURR, A. R. (1969). A low-viscosity epoxy resin embedding medium for electron microscopy. *J. Ultrastruct. Res.*, 26 : 31-43.
- WARD, S., THOMSON, N., WHITE, J. & BRENNER, S. (1975). Electron microscopical reconstruction of the anterior sensory anatomy of the nematode *Caenorhabditis elegans*. *J. comp. Neurol.*, 160 : 313-337.
- WERGIN, P. W. & ENDO, B. Y. (1976). Ultrastructure of a neurosensory organ in a root knot nematode. *J. Ultrastruct. Res.*, 56 : 258-276.

ADDENDUM

Pendant l'impression du manuscrit, en accord avec le Prof. Dr. A. Coomans, les changements suivants dans la terminologie ont été décidés pour les publications futures :

1. « Les nerfs supplémentaires » ou « sensilles supplémentaires » seront appelés « nerfs accessoires » ou « sensilles accessoires ».
2. La « glande cupuliforme » sera appelée « cellule cupuliforme » ou « cellule enveloppe ». Cette « cellule enveloppe » est une glande dans le cas des sensilles amphidiales.
3. Les trois types de récepteurs de la sensille amphidiale seront appelés :
 - les récepteurs de canal.... (A.r. n° 1 à (6) 7)
 - les récepteurs d'enveloppe amphidiale (A.r. 1. = les récepteurs amphidiaux latéraux (n° (7) 8 à 11)
 - le récepteur multivilleux (A.gl.r. n° 12).
4. Les quatre sensilles accessoires sont des sensilles internes, tandis que les autres sensilles de la région céphalique sont des sensilles périphériques.

During the printing of the manuscript, in agreement with Prof. Dr. A. Coomans, following nomenclatorial changes were decided for future papers :

1. The "supplementary nerves" or "supplementary sensilla" will be named "accessory sensilla" or "accessory nerves".
2. The "gland cell", "beaker cell" or "goblet cell" will be named "sheath cell". In the case of the amphids, this amphidial sheath cell is a gland cell.
3. The three types of amphidial receptors will be named :
 - the "canal receptors" or "duct receptors" (A.r. n°1 to (6) 7)
 - the sheath receptors" (A.r. 1 = the lateral amphidial receptors (7) 8 to 11)
 - the multivillous receptor (= A.gl.r. n° 12),
4. The four accessory sensilla are internal sensilla, while the other sensilla of the head region are peripheral sensilla.