

Université Cheikh Anta Diop de Dakar

Faculté des Sciences et Techniques



THÈSE

présentée par

Kounbobr Roch DABIRÉ

pour obtenir le grade de Docteur de 3^{ème} Cycle de Biologie Animale

Influence du sol sur l'infestation de *Meloidogyne javanica* (Treub, 1885) Chitwood, 1949 (Nematoda) par l'actinomycète parasitoïde *Pasteuria penetrans* (Thorne, 1940) Sayre & Starr, 1985.

soutenue le 31 Octobre 1998 devant la Commission d'Examen :

Président : **Bhen Sikina TOGUEBAYE**, Professeur, UCAD

Membres : **Jean Luc CHOTTE**, ORSTOM
Thierry MATEILLE, ORSTOM
Danamou MOUNPORT, UCAD
Saliou NDIAYE, ENSA
Mamadou SECK, UCAD

AVANT-PROPOS

Ce travail a été réalisé dans le cadre conjoint de la collaboration entre le Département de Biologie Animale de la Faculté des Sciences et Techniques de l'UCAD, le Laboratoire de Nématologie de l'ORSTOM à Dakar et l'ENSA de Thiès au sein du Groupement d'Intérêt Scientifique "Lutte Intégrée et Nématologie" (GIS LINNÉ).

J'exprime tout d'abord mes sincères remerciements à Monsieur le Professeur B.S. TOGUEBAYE, Responsable du Département de Biologie Animale, qui a toujours prêté attention à ce travail et a accepté de présider ce jury.

Ma très profonde gratitude va au Dr. D. MOUNPORT, Maître de Conférence au Département de Biologie Animale, dont les travaux ont inspiré mon orientation en Nématologie. Qu'il accepte toute ma reconnaissance pour avoir dirigé ces travaux et participé activement à ma formation doctorale.

J'exprime toute ma reconnaissance et mes sincères remerciements au Professeur S. NDIAYE, Responsable du Département des Productions Végétales à l'ENSA de Thiès, animateur du GIS LINNÉ, qui a été d'un apport sans égal pour l'analyse statistique des résultats.

J'exprime mes sincères remerciements au Dr. T. MATEILLE, Chargé de Recherches à l'ORSTOM, animateur du programme "Organismes Antagonistes et Antagonistes des Nématodes" (OPAN), Responsable du Laboratoire de Nématologie de l'ORSTOM à Dakar, qui m'a accueilli et a encadré ces travaux. Avec lui, j'ai appris la rigueur scientifique et surtout la patience.

Que le Dr. J. L. CHOTTE, Responsable du Laboratoire de Bio-Pédologie trouve toute ma gratitude pour ses conseils et pour sa contribution à la réalisation de certaines expériences. Il m'a initié aux techniques de Pédologie et a accepté de mettre à ma disposition tout le matériel de son Laboratoire pour la réalisation de mes travaux.

Je remercie le Dr. SECK, Maître Assistant à l'École Supérieure Polytechnique (ex ENSUT), qui a accepté de participer à ce jury, malgré ses nombreuses occupations.

J'exprime également ma reconnaissance au Dr. CADET, Directeur de Recherches à l'ORSTOM pour ses conseils, ses encouragements et les gestes réconfortants qu'il a toujours eus à mon égard.

Mes remerciements vont également au Dr. R. DUPONNOIS avec qui j'ai collaboré au cours de certaines expériences.

Que Monsieur J. CHAUDRON, Technicien de Recherches au Laboratoire de Nématologie accepte toute ma profonde gratitude pour ses conseils et la bonne ambiance qu'il a toujours créée entre nous.

Je remercie Monsieur J. FARDOUX, Technicien de Recherches au Laboratoire de Bio-Pédologie pour son appui technique au cours de certaines expériences.

Je remercie aussi tout le personnel du laboratoire, Madame Juliette LOPEZ, Messieurs, Y. DIABANG, L. DIEDHIOU, D. DIOUF, S. B. NDIAYE, M. SAGNA, R. SARRA, pour leur aide technique et le climat de gaieté qui a prévalu entre nous. J'adresse toute ma gratitude à J.H. DIEME pour la bonne humeur qu'il a toujours affichée à mon égard.

Mes remerciements vont également à mes collègues stagiaires à qui j'adresse tous mes encouragements pour leurs projets.

Je remercie vivement la famille YAMÉOGO Fulgence qui m'a offert un cadre familial très chaleureux. Merci pour ces merveilleuses années passées ensemble.

Je ne saurais passer sous silence les familles SISSOKO Grégoire, DA Clément, SANKARA Bamba, SANON Joachim, Mme Rosine MEDAH, et Rogatien PODA, pour toutes les relations amicales et fraternelles. Je leur témoigne toute mon amitié.

Je saisis l'occasion pour exprimer ma gratitude à mes compatriotes et amis Dominique SANON, Grégoire ZONGNABA et Alexis CONSEIGA pour tous ces bons moments passés ensemble.

A mon ami Sylvain SOMÉ et à tous mes amis dont les noms n'ont pu être cités. Je vous remercie pour toutes les tracasseries.

J'adresse mes remerciements sincères à mon ami et aîné Christophe DABIRE, à N. Claude SOMDA et enfin au Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique du Burkina Faso pour l'attribution d'une bourse d'étude de 3^e cycle qui m'a permis d'entreprendre ces recherches auprès de l'UCAD et de l'ORSTOM.

À feu mon père qui avait tant voulu voir la fin de mes études. Puissent ta Bénédiction, ta Bienveillance et ta Droite nous guider sur le bon chemin.

À ma mère qui ne se sera jamais assez souciée de mon avenir.

À mon frère Izaol Sylvain DABIRÉ qui a eu confiance en moi et qui s'est beaucoup sacrifié pour payer mes études universitaires. Puisse ce modeste travail te traduire toute ma gratitude, toi qui as toujours voulu que j'aie de l'avant.

À mon ami et cousin Mathieu HIEN qui n'a ménagé aucun effort pour réunir toutes les conditions adéquates à ma réussite universitaire.

À mes frères frères et cousins. Je saisis l'occasion pour leur témoigner toute ma fraternité et mon amitié.

À mes neveux et nièces, mon parcours très modeste ne saurait vous servir d'exemple. Ayez le sens de l'Humilité, de la Patience, de la Persévérance et de la Perfection. Je vous souhaite beaucoup de courage et de réussite dans vos études.

"Dans la nuit noire, si tu portes ta tête, ne crois pas que tu portes aussi tes pieds"
(Proverbe dagara)

SOMMAIRE

INTRODUCTION	1
SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE	4
LES NÉMATODES PHYTOPARASITES DU GENRE <i>MELOIDOGYNE</i> . RÉFÉRENCE AUX ESPÈCES PRÉSENTES AU SÉNÉGAL.	5
1. SYSTEMATIQUE	5
1.1. <i>Meloidogyne arenaria</i>	6
1.2. <i>Meloidogyne incognita</i>	6
1.3. <i>Meloidogyne javanica</i>	6
1.4. <i>Meloidogyne mayagensis</i>	7
2. CYCLE DE DEVELOPPEMENT	8
3. RELATIONS AVEC LA PLANTE	9
3.1. Cas d'une plante sensible	9
3.2. Cas d'une plante résistante	10
4. CONTRÔLE DES POPULATIONS DE <i>MELOIDOGYNE</i> SPP.	10
4.1. La lutte chimique	11
4.2. La lutte physique	11
4.3. La lutte culturale	12
4.4. La lutte biologique	13
 L'ACTINOMYCÈTE PARASITOÏDE <i>PASTEURIA PENETRANS</i>	 15
1. LES BACTERIES	15
1.1. Les eubactéries	15
1.2. Les actinomycètes	16
2. <i>PASTEURIA PENETRANS</i>	17
2.1. Taxonomie	17
2.2. Cycle de développement	17
2.3. Relations avec <i>Meloidogyne</i>	21
2.4. Relations avec la plante	21
 LE SOL ET LES MICROORGANISMES TELLURIQUES	 22
1. LE SOL : DE LA PARTICULE A L'AGREGAT, NOTION DE MICROHABITAT	22
1.1. La texture	22
1.2. La structure	22
1.3. Concept de microhabitat	22
1.4. Les agrégats : des habitats variés dans le sol	23
2. INTERACTIONS ENTRE LE SOL ET LES NEMATODES DU GENRE <i>MELOIDOGYNE</i>	24
2.1. Influence de la texture	24
2.2. Influence de la structure	24
2.3. Influence de l'humidité et de l'aération	25
2.4. Influence de la température	26
2.5. Influence du pH et de la solution ionique du sol	26
3. INTERACTIONS ENTRE LE SOL ET LES MICROORGANISMES	27
3.1. Incidence de la texture du sol	27
3.2. Incidence de l'eau	27
3.2.1. Le potentiel matriciel de l'eau	27
3.2.2. L'eau d'écoulement (ou d'irrigation)	28
3.3. L'adsorption des microorganismes	30
3.4. Incidence du pH du sol et de la charge électrique des microorganismes	30
3.5. Incidence de la composition ionique de la solution du sol	31
4. QUELQUES MODIFICATIONS DU MILIEU PAR LES MICROORGANISMES	31
5. CAS PARTICULIER DE <i>PASTEURIA PENETRANS</i>	32

ANALYSES NÉMATOLOGIQUES	36
1. EXTRACTION DES NEMATODES DU SOL	36
2. EXTRACTION DES NEMATODES DES RACINES	36
2.1. Extraction en chambre à brouillard	36
2.2. Éclosion contrôlée des oeufs de <i>Meloidogyne</i> spp.	38
3. CARACTÉRISATION SPÉCIFIQUE DE POPULATIONS DE <i>MELOIDOGYNE</i>	38
4. DENOMBREMENT DES NEMATODES	38
ANALYSE DES POPULATIONS DE <i>PASTEURIA PENETRANS</i>	39
1. SPORES PRÉSENTES DANS LE SOL	39
1.1. Méthodes classiques	39
1.1.1. La détection biologique	39
1.1.2. La détection directe	39
1.2. Proposition d'une nouvelle méthode d'extraction des spores de <i>P. penetrans</i> dans le sol	40
1.2.1. Le sol	40
1.2.2. Conditionnement du sol et inoculation des spores de <i>P. penetrans</i>	40
1.2.3. Dispersion du sol et recouvrement des spores de <i>P. penetrans</i>	41
1.2.4. Comptage des spores	43
2. EXTRACTION DES SPORES DES RACINES	43
ANALYSES PHYSICO-CHIMIQUES DU SOL	45
1. LA TEXTURE ET LA DENSITÉ REELLE	45
2. LA POROSITÉ ET LA CAPACITÉ AU CHAMP	45
3. DISPERSION ET FRACTIONNEMENT GRANULOMÉTRIQUE DU SOL	47
3.1. Dispersion	47
3.2. Fractionnement	47
4. STABILITÉ DES AGÉGATS	48
4.1. Isolement des agégats	48
4.2. Texture des agégats	48
5. CARACTÉRISTIQUES CHIMIQUES DU SOL	49
BASES LOGISTIQUES DES EXPÉRIMENTATIONS	50
1. EXPÉRIMENTATIONS AU CHAMP	50
1.1. Situation et climat	50
1.2. Dispositif	50
2. EXPÉRIMENTATIONS AU LABORATOIRE	51
2.1. Les sols étudiés	51
2.2. Le matériel biologique	51
2.3. Les supports techniques	51
2.3.1. Étude du transport des organismes dans le sol	51
2.3.2. Développement des populations des organismes dans le sol	52
RÉSULTATS	53
NOUVELLE MÉTHODE D'EXTRACTION DES SPORES DE <i>PASTEURIA PENETRANS</i> DU SOL	54
1. OBJECTIF	54
2. RAPPEL DU PROTOCOLE D'ÉTUDE	54
3. RESULTATS	54
3.1. Distribution de la masse pondérale des fractions isolées par les trois méthodes de dispersion	54
3.1.1. Cas du sol sablo-argileux	54
3.1.2. Cas du sol argileux	55
3.2. Taux de recouvrement des spores de <i>P. penetrans</i>	56
3.2.1. Cas du sol sablo-argileux	56
3.2.2. Cas du sol argileux	56
4. CONCLUSION	57

INFLUENCE DES FACTEURS PHYSICO-CHIMIQUES SUR LA DISTRIBUTION PARCELLAIRE DE L'INFESTATION DES JUVÉNILES DE *MELOIDOGYNE JAVANICA* PAR *PASTEURIA PENETRANS* 58

1. OBJECTIFS	58
2. RAPPEL DU PROTOCOLE D'ETUDE	58
3. DISTRIBUTION DE <i>MELOIDOGYNE JAVANICA</i> ET DE <i>PASTEURIA PENETRANS</i>	59
4. DISTRIBUTION DES FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX	61
4.1. Eau d'irrigation	61
4.2. Caractéristiques pédologiques	61
4.3. Recherche d'une structure de la parcelle par rapport aux variables pédologiques	63
4.4. Classification hiérarchique des individus	64
4.5. Recherche des variables discriminantes	67
4.6. Correspondance entre l'abondance des spores de <i>P. penetrans</i> et les facteurs telluriques	69
4.7. Correspondance entre l'abondance des juvéniles de <i>M. javanica</i> infestés par <i>P. penetrans</i> et les facteurs telluriques	69
5. CONCLUSIONS	71

INCIDENCE DE LA TEXTURE DU SOL ET DE L'EAU D'ÉCOULEMENT SUR LA POPULATION DES SPORES DE *PASTEURIA PENETRANS* ET SUR L'INFESTATION DES JUVÉNILES DE *MELOIDOGYNE JAVANICA* 72

1. INFLUENCE DE L'IRRIGATION	72
1.1. Objectif	72
1.2. Protocole d'étude	72
1.2.1. Au champ	72
1.2.2. Au laboratoire	72
1.3. Résultats	73
1.3.1. Incidence de l'irrigation sur l'infestation des juvéniles de <i>M. javanica</i> au champ	73
1.3.2. Incidence de l'irrigation sur la percolation des spores et l'infestation des juvéniles de <i>M. javanica</i> au laboratoire	74
1.3.3. Dynamique de la percolation des spores	75
1.4. Commentaire	76
2. EFFETS COMBINÉS DE L'IRRIGATION ET DE LA TEXTURE DU SOL	76
2.1. Objectif	76
2.2. Protocole expérimental	76
2.3. Résultats	77
2.4. Commentaire	80
3. INFLUENCE DE LA TENEUR EN ARGILE DU SOL	82
3.1. Objectif	82
3.2. Protocole expérimental	82
3.3. Résultats	83
3.4. Commentaire	83
4. SYNTHÈSE	85
4.1. Percolation de <i>P. penetrans</i>	85
4.2. Production racinaire de <i>P. penetrans</i>	85
4.3. Extraction des spores de <i>P. penetrans</i> du sol	85

ESTIMATION DU STOCK DE *PASTEURIA PENETRANS* DANS LES AGRÉGATS DU SOL ET RELATION AVEC LE TAUX D'INFESTATION DE *MELOIDOGYNE JAVANICA* 86

1. OBJECTIFS	86
2. REPARTITION DES SPORES DE <i>P. PENETRANS</i> DANS LE SOL	86
2.1. Protocole expérimental	86
2.1.1. Spores percolables	87
2.1.2. Spores lessivables	87
2.1.3. Spores agrégées	87
2.2. Résultats	87
2.2.1. Évaluation des stocks des 3 classes de spores dans les 4 zones	87
2.2.2. Comparaison des classes de spores	89

2.2.3. Répartition des stocks de spores par fraction granulométrique.....	90
2.3. Commentaire.....	93
3. RÉPARTITION PAR CLASSE D'AGREGATS DES JUVENILES DE <i>MELOIDOGYNE JAVANICA</i> INFESTES PAR <i>PASTEURIA PENETRANS</i>	94
3.1. Protocole d'étude.....	94
3.2. Résultats.....	95
3.3. Commentaire.....	96
4. RELATION ENTRE LES STOCKS DE SPORES DE <i>PASTEURIA PENETRANS</i> DANS LES AGREGATS ET LE TAUX D'INFESTATION DES JUVENILES DE <i>MELOIDOGYNE JAVANICA</i>	97
4.1. Relation entre les stocks de <i>P. penetrans</i> par compartiment.....	97
4.2. Commentaire.....	99
INCIDENCE DE L'AGRÉGATION BACTÉRIENNE DU SOL RHIZOSPHÉRIQUE SUR LA CONSERVATION DES SPORES DE <i>PASTEURIA PENETRANS</i>	100
1. OBJECTIF.....	100
2. PROTOCOLE D'ETUDE.....	100
2.1. Les souches bactériennes.....	100
2.2. Conditionnement du sol et inoculation des organismes.....	100
2.3. Analyse des populations de <i>M. javanica</i> et de <i>P. penetrans</i>	101
2.4. Agrégation du sol du système racinaire.....	101
2.4.1. Agrégation du sol.....	101
2.4.2. Texture des agrégats.....	101
3. RESULTATS.....	102
3.1. Rémanence des souches bactériennes dans le sol.....	102
3.2. Analyse nématologique.....	102
3.3. Agrégation du sol.....	103
3.3.1. Agrégation du sol rhizosphérique.....	103
3.3.2. Texture du sol agrégé.....	104
3.4. Dosage des spores de <i>P. penetrans</i> dans le sol du système racinaire.....	107
3.4.1. Spores totales.....	107
3.4.2. Spores par compartiment.....	107
3.4.3. Répartition des spores extraites par classe granulométrique.....	107
3.5. Commentaire.....	108
DISCUSSION GÉNÉRALE	110
INCIDENCE DE L'EAU D'IRRIGATION.....	111
1. Transport des spores de <i>Pasteuriapenetrans</i>	111
2. Rétention et stockage des spores de <i>P. penetrans</i>	112
3. Infestation des juvéniles de <i>Meloidogyne javanica</i>	114
INCIDENCE DE L'HETEROGENEITE STRUCTURALE DU SOL SUR LE STOCK DE <i>PASTEURIA PENETRANS</i> ET SUR L'INFESTATION DE <i>MELOIDOGYNE JAVANICA</i>	117
1. Influence de la structure du sol sur la dissémination des spores de <i>P. penetrans</i>	117
2. Influence de la structure du sol sur l'infestation des juvéniles de <i>Meloidogyne javanica</i>	119
3. Modélisation de l'infestation des juvéniles de <i>Meloidogyne</i> par <i>P. penetrans</i> en fonction de la structure du sol.....	121
INFLUENCE DE L'AGREGATION BACTERIENNE DU SOL.....	124
CONCLUSION	126
BIBLIOGRAPHIE	129
ANNEXES	139

INTRODUCTION

Le sol est l'habitat de nombreux microorganismes, et de bien d'autres organismes tout au moins à un stade particulier de leur vie (Hattori & Hattori, 1993). Il a été longtemps considéré comme un milieu inerte, abritant les parties souterraines des plantes et les galeries d'animaux (Pittcher, 1979; Gammack *et al.*, 1992). Mais très vite, et surtout après les travaux de Louis Pasteur et grâce à la pluridisciplinarité de certaines sciences, le sol a été l'objet de nombreuses études tant sur le plan de la prospection que de l'étude de l'organisation des macro et micro-écosystèmes telluriques. Il s'est ainsi révélé comme le centre d'une très grande diversité biologique (Brock, 1970) abritant une quantité inestimable de microhabitats aussi structurés que les autres écosystèmes (Hattori & Hattori, 1976).

Depuis la crise des produits pesticides, et des nématicides en particulier, les études s'orientent vers une exploration plus poussée du potentiel biologique des sols afin d'asseoir une gestion plus rigoureuse de l'environnement. Ainsi, l'implication de nombreux microorganismes dans les mécanismes de recyclage des déchets organiques, de fertilisation et d'amélioration de la structure du sol a été démontrée (Paul & Clark, 1989; Hütsch *et al.*, 1993). Ceci permet de comprendre l'imbrication écologique (réseau trophique) qui existe entre les organismes d'une part (Barron & Dierkes, 1977; Vaartaja, 1977), et entre les organismes et les facteurs telluriques d'autre part (Archer, 1976; Stotzky, 1986). Le souci de la qualité de l'environnement a orienté beaucoup de travaux sur le mode de pollution des eaux souterraines et du sol par des produits toxiques ou des organismes pathogènes tels que les bactéries et virus (Craun, 1985; Yates & Yates, 1988). Ces travaux ont porté sur les méthodes d'épuration du milieu par des microorganismes spécifiques (Germann *et al.*, 1987). De même, la symbiose de certains groupes de microorganismes avec des végétaux (cas bien connu des bactéries fixatrices d'azote, de certaines bactéries rhizosphériques et des champignons mycorhiziens) avec les avantages agronomiques qui en découlent, a été l'objet de nombreuses études (Duponnois *et al.*, 1993; Gouzou *et al.*, 1993).

Parmi les mécanismes d'antagonisme tellurique, le modèle nématode phytoparasite-*Pasteuriapenetrans*, actinomycète parasite obligatoire (Sayre & Wergin, 1977), est un exemple agronomique intéressant dans la perspective d'un contrôle biologique des nématodes (Stirling, 1988). Chen *et al.* (1996) ont montré la suppression de *M. arenaria* race 1 par introduction de *P. penetrans* dans le sol. Des contrôles de *Meloidogyne* spp. par *P. penetrans* à des seuils économiquement tolérables ont été observés au champ (Minton & Sayre, 1989; Dickson *et al.*, 1991; Weibelzahl-Fulton *et al.*, 1996).

Mais les résultats agronomiques sont encore très variables (Stirling, 1991). Cette variabilité s'expliquerait essentiellement par l'hétérogénéité spatiale de *P. penetrans* non seulement à l'échelle d'un pays (Mateille *et al.*, 1994a) mais aussi à l'échelle parcellaire (Dabiré *et al.*, 1996). En effet, *P. penetrans* est fréquemment observé dans les sols sableux pauvres en argile. Son parasitisme vis à vis des juvéniles de *Meloidogyne* serait influencé par certains

facteurs abiotiques telle que la solution ionique du sol (Mateille *et al.*, 1994b). La méconnaissance des interactions plante-sol, pourrait être la principale cause de cette variabilité des résultats.

De ce fait, l'étude de l'écologie de *P. penetrans* passe nécessairement, par la connaissance des facteurs bio-physico-chimiques du sol qui interféreraient avec sa "niche écologique". C'est dans ce contexte que le travail présenté dans ce mémoire, nous amène à émettre l'hypothèse selon laquelle les propriétés physico-chimiques du sol pourraient avoir une influence sur l'action parasitaire de *P. penetrans* vis à vis de son hôte *Meloidogyne*.

SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE

LES NÉMATODES PHYTOPARASITES DU GENRE *MELOIDOGYNE*. RÉFÉRENCE AUX ESPÈCES PRÉSENTES AU SÉNÉGAL

Les nématodes du genre *Meloidogyne* sont ubiquistes, polyphages et redoutés pour les dégâts qu'ils provoquent sur les végétaux, d'où leur importance économique considérable (Sasser & Carter, 1985). Nous tenterons dans ce chapitre, de passer en revue quelques traits particuliers de la biologie et de l'écologie de ces nématodes avec les applications qui en résultent.

I. SYSTÉMATIQUE

Vu l'intérêt accordé à ce genre, la systématique de *Meloidogyne* a été plusieurs fois revue. Nous proposons ici la classification de Luc *et al.* (1988) :

Phylum :	Nemata Cobb, 1919
Classe :	Secernentea von Listow, 1863
Sous-classe :	Diplogasteria Maggenti, 1983
Ordre :	Tylenchida Thorne, 1949
Sous-ordre :	Tylenchina Thorne, 1949
Super-famille :	Tylenchoidea Örley, 1880
Famille :	Heteroderidae Filip'ev & Schuurmans Stekhoven, 1941
Sous-famille :	Meloidogyninae Skarbilovich, 1959
Genre :	<i>Meloidogyne</i> Goeldi, 1892

Ce genre regroupe environ 70 espèces adaptées à toutes les régions et à tous les climats. Soulignons cependant qu'il existe trois espèces particulièrement fréquentes dans les zones tropicales et subtropicales, *M. arenaria*, *M. incognita*, *M. javanica* (Netscher, 1970; Prot, 1984).

Plusieurs méthodes sont utilisées pour la détermination des espèces. Celle basée sur la morphologie est la plus couramment utilisée. Elle prend en compte, plus particulièrement, le caractère "figure périnéale" de la femelle, véritable empreinte digitale constituée par les ornements vulvaires (De Guiran & Netscher, 1970).

La technique basée sur la gamme de plantes hôtes consiste à reconnaître une espèce selon qu'elle parasite telle ou telle espèce de plante (Hartman & Sasser, 1985). Elle permet ainsi

d'identifier les espèces et de détecter les variations intraspécifiques liées, par exemple, à la virulence (races B).

Enfin la technique de l'électrophorèse est basée sur la migration des protéines des différentes espèces de *Meloidogyne* dans un champ électrique et sur la révélation des isozymes enzymatiques (Bergé & Dalmaso, 1975). En Afrique de l'Ouest, Fargette (1987) a révélé l'existence de huit profils estérasiques.

Ces techniques sont très souvent complétées par des études caryologiques (Triantaphyllou, 1969, 1985) qui révèlent des différences de caryotypes et, par conséquent un certain degré de polyploïdie.

Les espèces rencontrées au Sénégal sont : *M. arenaria*, *M. incognita*, *M. javanica*. (Netscher, 1970; Prot, 1984). Plus récemment, Berthou *et al.* (1989), puis Mateille *et al.* (1994 a), ont signalé un profil estérasiqne à quatre bandes attribuées à *M. mayaguensis* Rammah & Hirschmann, 1988.

1.1. *Meloidogyne arenaria* (Neal, 1889) Chitwood, 1949.

La figure périnéale de *M. arenaria* se distingue par un arc dorsal bas et légèrement dentelé près des champs latéraux pour former une sorte "d'épaules rondes" (Figure 1A). Les stries dorsales et ventrales se recoupent souvent en angle. Ces stries sont lisses à légèrement ondulées, et certaines se recourbent vers la vulve. Cette espèce parasite environ 150 espèces végétales (de Guiran & Netscher, 1970). *M. arenaria* présente un profil estérasiqne de deux bandes (Figure 2), l'une fine de $R_m = 0,79$ et l'autre épaisse de $R_m = 0,85$ (Fargette, 1987).

1.2. *Meloidogyne incognita* (Kofoid et White, 1919) Chitwood, 1949.

Elle est caractérisée par une figure périnéale dont l'arc dorsal est haut et souvent verticillé dans la région caudale (Figure 1B). Les stries sont lisses à ondulées, quelques fois brisées. Il n'y a pas de ligne latérale distincte mais le champ latéral est marqué par des stries fourchues. Certaines se recourbent vers les bords de la vulve. Cette espèce parasite près de 280 espèces végétales dont les cultures maraichères, les plantes à fibres comme le coton (De Guiran & Netscher, 1970). *M. incognita* présente un profil estérasiqne de deux bandes, l'une épaisse de $R_m = 0,65$ et l'autre fine de $R_m = 0,71$ (Figure 2).

1.3. *Meloidogyne javanica* (Treub, 1885) Chitwood, 1949.

Sa figure périnéale, unique, contient des crêtes latérales qui divisent les stries en stries ventrales et dorsales (Figure 1C). Ces crêtes recoupent toute la largeur de la figure mais disparaissent progressivement vers l'extrémité caudale. L'arc dorsal est moins prononcé avec des stries recourbées vers la vulve. Cette espèce attaque près de 400 espèces végétales et est fréquente sur les cultures maraichères. C'est l'espèce majoritaire au Sénégal (De Guiran & Netscher, 1970; Mateille *et al.*, 1994a). *M. javanica* présente un profil estérasiqne de trois bandes épaisses de $R_m = 0,69$; $0,81$ et $0,89$ (Figure 2).

1.4. *Meloidogyne mayaguensis* Rammah et Hirschmann, 1988.

Décrite pour la première fois à Porto Rico par Rammah et Hirschmann (1988), elle est caractérisée par une figure périnéale arrondie à dorso-ventralement ovoïde (Figure 1D). L'arc dorsal est arrondi avec des stries fines, continues et largement espacées. Ventralement, les stries sont fines et étroitement espacées. Il n'y a pas de lignes latérales distinctes. Au Sénégal, du fait de sa fréquence dans les cultures maraîchères (30% échantillons), elle constitue un danger important (Mateille *et al.*, 1994a). *M. mayaguensis* est caractérisée par un profil estérasiq de quatre bandes alternées épaisses et fines de $R_m = 0,51; 0,56; 0,65$ et $0,71$ (Figure 2).

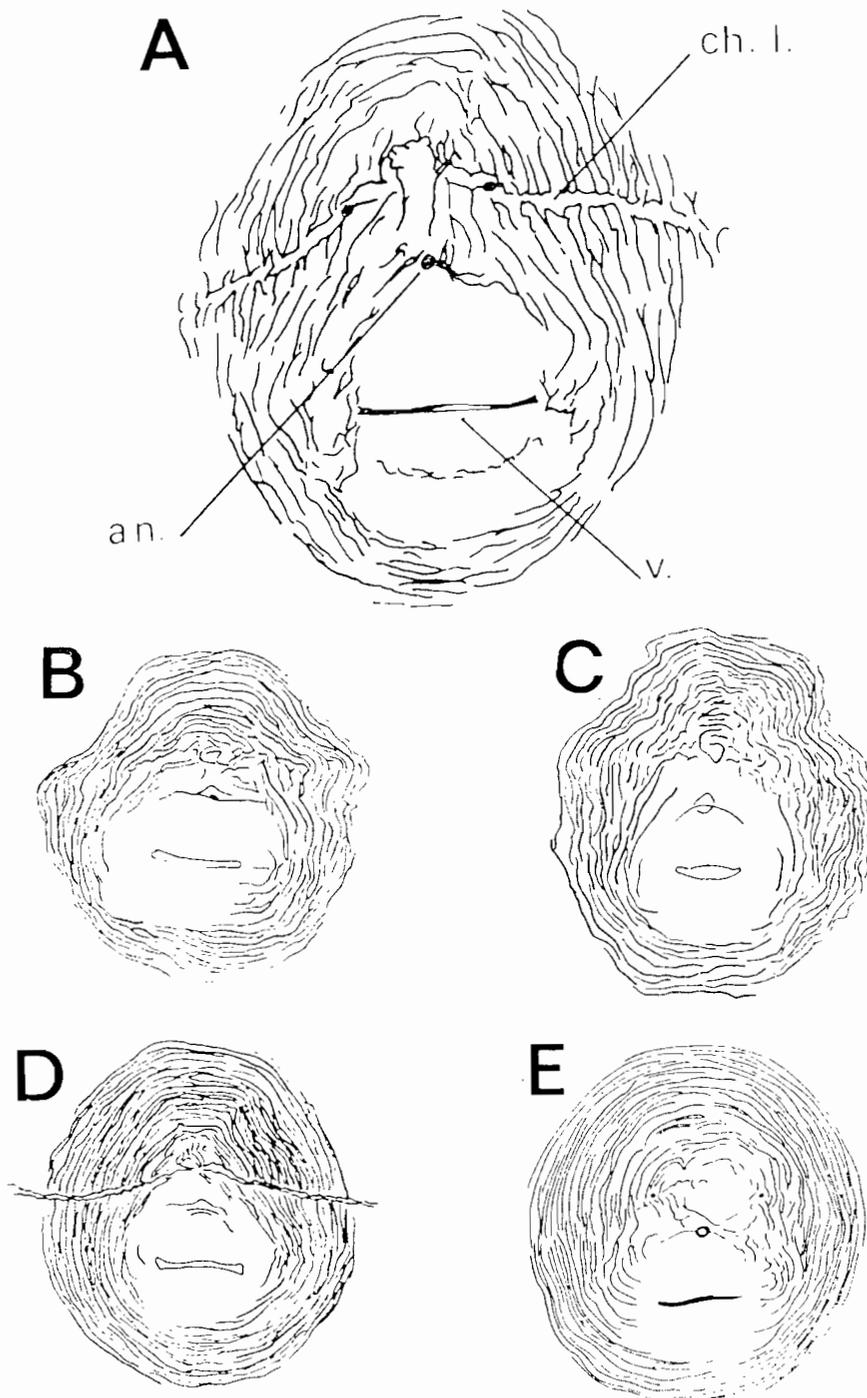


Figure 1. Figures périnéales de *Meloidogyne* : A) organisation schématique (an. = anus; ch.l. = champ latéral; v. = vulve). Empreintes de *M. arenaria* (B), *M. incognita* (C), *M. javanica* (D) et *M. mayaguensis* (E).

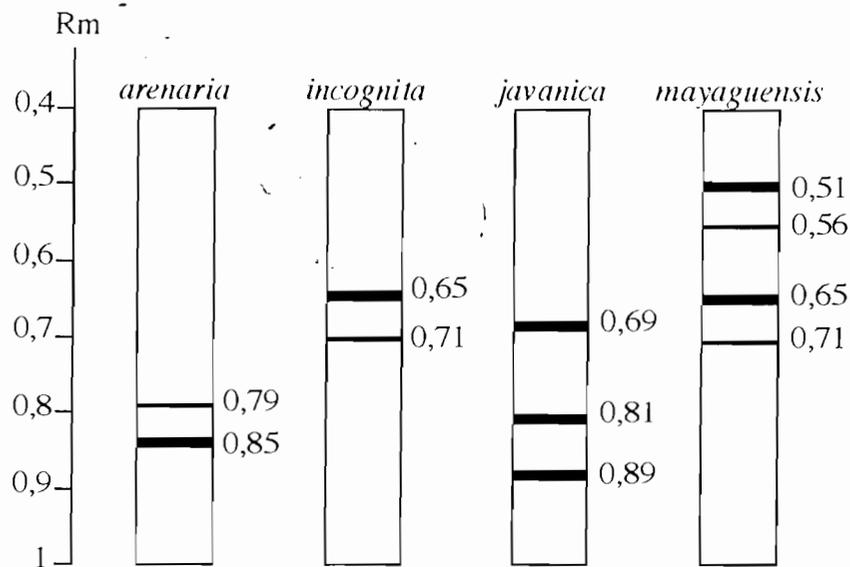
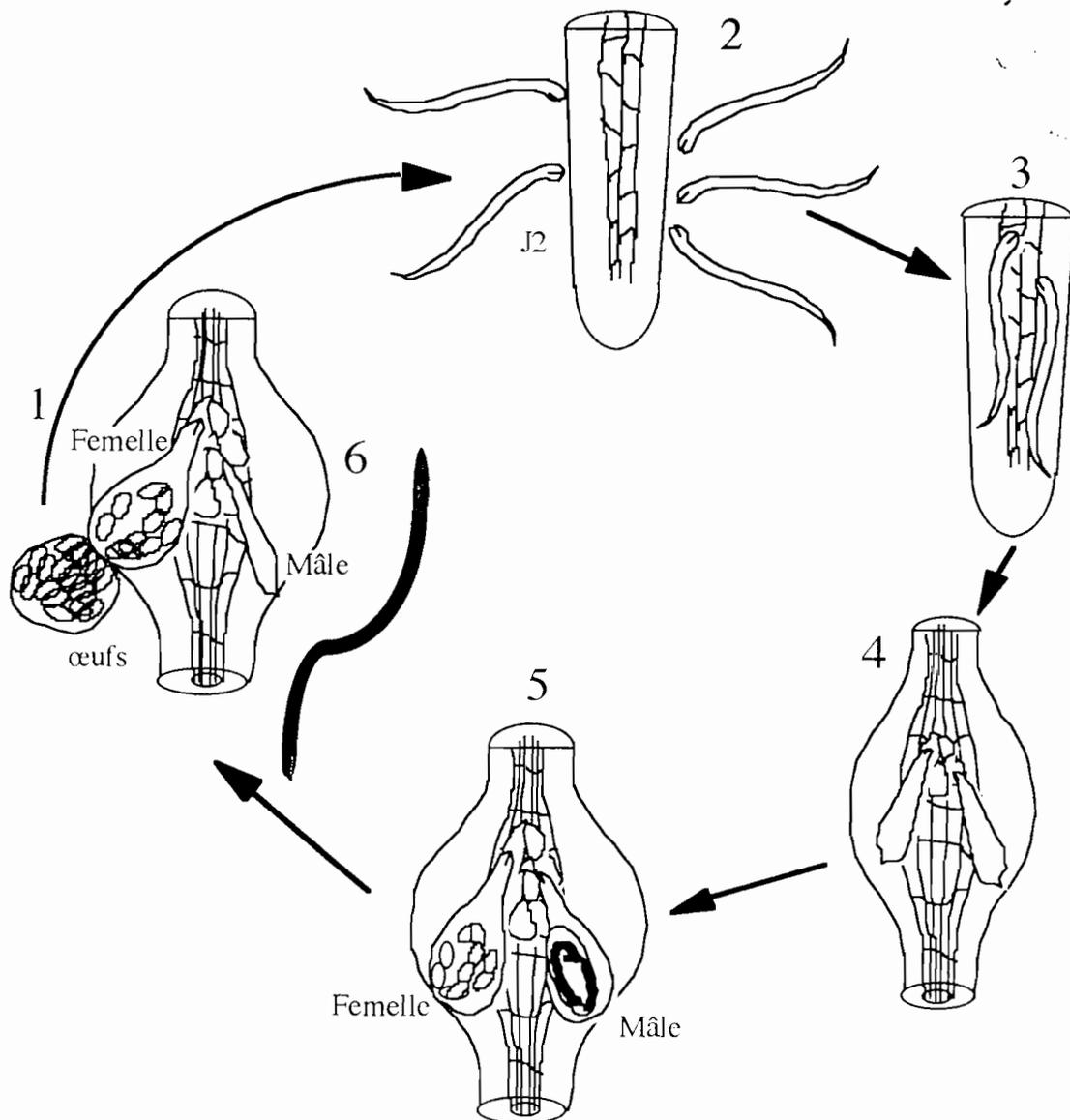


Figure 2. Profils estérasiques des espèces tropicales de *Meloidogyne* (Fargette, 1987)

2. CYCLE DE DEVELOPPEMENT

Les *Meloidogyne* sont endoparasites sédentaires. Le cycle de développement débute par la ponte d'œufs par la femelle (Figure 3). Les œufs sont pondus dans une substance gélatineuse qui les protège des conditions climatiques extrêmes (De Guiran, 1970; Demeure, 1978). Quelques heures seulement après la ponte, un juvénile de premier stade se développe dans l'œuf. Puis ce juvénile mue pour donner un juvénile de second stade. Le développement des œufs en juvéniles de second stade dure de 7 à 9 jours à 28°C (De Guiran & Netscher, 1970). Les juvéniles de second stade sortent des œufs et constituent le stade infestant. Ils sont vermiformes et mesurent environ 400µm de long sur 10µm de diamètre. Ils vont se déplacer dans le sol à la recherche d'une plante hôte. Ce déplacement serait orienté et stimulé par les exsudats racinaires (Prot, 1978b). Après avoir pénétré dans une racine hôte, ils se fixent puis s'alimentent; ils muent deux fois avant d'évoluer en mâles ou en femelles. Notons que les juvéniles de stades 3 et 4, ayant perdu leur stylet, ne se nourrissent plus. Après la quatrième mue, les *Meloidogyne* atteignent le stade adulte (De Guiran & Netscher, 1970). Si les conditions du milieu sont défavorables (température élevée, dessiccation), on obtient une forte proportion de mâles. Les mâles formés sont pelotonnés dans une enveloppe larvaire qu'ils perforent pour quitter les racines et se retrouver libres dans le sol. Ils sont vermiformes comme les juvéniles et mesurent environ 2mm. Leur implication dans la reproduction est discutée. La majorité des espèces de *Meloidogyne* est parthénogénétique bien que Triantaphyllou (1969) ait montré un cas d'amphimixie chez *M. javanica*. Quant aux femelles, elles grossissent rapidement pour devenir de véritables "sacs à œufs". Elles sont ovales à piriformes, pouvant atteindre

700 μm de long avec un diamètre moyen de 400 μm . Leur cavité générale loge une paire de gonades tubulaires dont 60% représentent des ovaires (De Guiran & Netscher, 1970).



- 1 = éclosion des œufs.
- 2 = pénétration des juvéniles de second stade (J2) dans les racines.
- 3 = sédentarisation des juvéniles au niveau de sites de nutrition.
- 4 = début de maturation des juvéniles en adultes.
- 5 = différenciation sexuelle des juvéniles.
- 6 = libération des mâles et éclosion des œufs.

Figure 3. Cycle de développement de *Meloidogyne* spp. (De Guiran & Netscher, 1970).

3. RELATIONS AVEC LA PLANTE

3.1. Cas d'une plante sensible

Toute plante qui permet la multiplication de *Meloidogyne* est dite sensible. La pénétration des juvéniles dans les racines serait d'abord due à une attraction, puis à une

activation de leur mobilité par des exsudats racinaires (Prot, 1978b). Le symptôme apparent du parasitisme de *Meloidogyne* sur une plante maraîchère est la présence de galles sur les racines (De Guiran & Netscher, 1970). Dès son entrée dans la racine, le juvénile provoque l'hypertrophie des cellules corticales par des sécrétions qu'il injecte avec son stylet. Il en résulte une série de réactions qui aboutit à la formation de "cellules géantes". Il y a eu, pendant plusieurs années, une polémique sur le mécanisme régulateur de ces cellules. Certains auteurs pensent qu'elles résulteraient de la destruction des parois cellulaires avec fusion cytoplasmique (Christie, 1936). D'autres n'ont pas observé la destruction des parois (Jones & Payne, 1978), et suggèrent que les cellules géantes (syncytia) se forment par endomitoses successives sans cytokinèse (Huang, 1985). Les cellules géantes assurent la nutrition du nématode en lui transférant les nutriments nécessaires à son développement. Les galles et les cellules géantes, souvent décrites séparément, sont des phénomènes liés (Huang, 1985). Les galles apparaissent un à deux jours après pénétration (De Guiran & Netscher, 1970). Leur taille dépend du nombre de nématodes dans les tissus et de l'espèce végétale parasitée (Hussey, 1985).

3.2. Cas d'une plante résistante

Par définition, la plante résistante ne permet pas la multiplication de *Meloidogyne* (Netscher, 1970). Cette notion est toutefois relative. En effet, on note une variation interspécifique et intraspécifique de la résistance (Netscher & Sikora, 1990), de même que l'on note l'apparition des "races B" capables de briser la résistance de la plante (Netscher, 1973). La résistance est due :

- soit à une hypersensibilité de la plante qui provoque une nécrose des cellules végétales autour des juvéniles qui meurent par manque de nourriture. C'est le cas bien connu de l'arachide vis à vis de *M. incognita* et de *M. javanica* (Netscher & Mauboussin, 1973). On peut aussi citer la tomate et le concombre pour lesquels la résistance est due à l'expression d'un gène unique, *Mi* pour la tomate (Netscher, 1970) et *Bi* pour le concombre (Hayne & Jones, 1976).
- soit à une exsudation répulsive aux juvéniles comme la cucurbitacine (Hung et Rhodes, 1973).
- soit à la production et à l'accumulation dans les racines de substances toxiques comme la nicotine, les composés phénoliques, les phytoalexines (Huang, 1985).

Notons cependant que la résistance est rarement un fait définitivement acquis. En effet, les températures élevées facilitent la perte de la résistance en modifiant l'expression des gènes responsables (Prot, 1984).

4. CONTRÔLE DES POPULATIONS DE *MELOIDOGYNE* SPP.

Il existe plusieurs méthodes de lutte contre *Meloidogyne* spp. dont la lutte chimique, la lutte physique, la lutte culturale et enfin la lutte biologique. Toutefois, toute méthode, quelle que

soit son efficacité, ne peut seule contrôler les populations de nématodes d'un champ infesté. De ce fait, on pratique souvent la lutte intégrée qui est une combinaison des diverses techniques. Les différentes méthodes se fixent comme objectif de porter cette population à un niveau économiquement acceptable ou sous un seuil de "nuisibilité" supportable par les plantes.

4.1. La lutte chimique

La lutte chimique demeure la méthode la plus utilisée et la plus efficace (Netscher & Mauboussin, 1973; Prot, 1986). Il existe deux grands groupes de composés chimiques utilisés comme nématicides (Johnson, 1985) : les fumigants et les non fumigants généralement représentés par des produits systémiques.

- les fumigants : le DD (mélange de dichloropropane et de dichloropropène), le métham-sodium ou vapam, le bromure de méthyle, le dibromure d'éthylène (EDB), le dibromo-chloropropène (DBCP). Ils sont très efficaces surtout pour les traitements en pépinière. Le bromure de méthyle a la particularité d'être un biocide total.

- les non fumigants : développés plus récemment, ils sont introduits dans le sol par incorporation ou par mixtion dans l'eau. Ces produits sont moins toxiques pour la plante (Johnson, 1985). Ils appartiennent au groupe des carbamates (aldicarbe, oxamyl) ou à celui des organophosphorés (phénamiphos, éthoprophos). Ces produits sont directement absorbés par la plante dont le nématode ne peut plus se nourrir (Prot, 1984). Ils sont malheureusement toxiques pour l'homme et ne peuvent être directement appliqués sur les cultures alimentaires.

Comme l'ont montré Rodriguez-Kàbana *et al.* (1987) sur des plants d'arachide infestés par *M. arenaria*, l'association de produits paraît plus efficace. Mais toutes ces méthodes chimiques sont trop coûteuses pour les pays en voie de développement (Netscher, 1970; Prot, 1984). De plus, leur utilisation a été remise en cause dans certains pays depuis qu'il a été montré que le DBCP est cancérigène et provoque une malformation des spermatozoïdes des hommes qui sont couramment en contact avec le produit. Il a été alors suspendu en Californie en 1977 (Stirling, 1991). Les nématicides sont aussi source de pollution des eaux souterraines. C'est le cas, entre autres, du DBCP, du DD, de l'EDB, de l'aldicarbe et du carbofuran (Jones & Back, 1983; Wixted *et al.*, 1987).

4.2. La lutte physique

Cette méthode part du principe que les nématodes ne supportent pas certaines propriétés physiques de l'environnement, à savoir la dessiccation et l'inondation. Il en résulte une application basée d'une part sur l'utilisation de la chaleur, d'autre part sur la submersion des terres.

La chaleur est appliquée sous forme de vapeur injectée sous pression dans le sol, ou de résistances électriques noyées dans le sol. Ces méthodes nécessitent un appareillage lourd, compliqué et coûteux et ne peuvent être appliquées que sur de petites surfaces (Prot, 1984).

La submersion consiste à recouvrir la surface du sol par un film d'eau. Il s'en suit un appauvrissement du milieu en oxygène, ce qui entraîne la mort des juvéniles par asphyxie (De

Guiran & Netscher, 1970). C'est d'ailleurs le cas dans les zones naturellement inondées telles que les Niayes au Sénégal (Netscher, 1970) et les "Baibohos" à Madagascar (De Guiran, 1970). Cette méthode présente l'inconvénient d'appauvrir le sol en matières organiques qui sont déjà peu abondantes dans certaines zones tropicales. En outre, elle nécessite beaucoup d'eau, peu disponible dans les zones semi-arides.

De même, "la solarisation" du sol, qui consiste à retourner régulièrement le sol en jachère nue et à l'exposer au soleil, permet de réduire la population de *Meloidogyne*. Cette méthode, si elle est relativement plus pratique que les précédentes, expose le sol à l'érosion.

4.3. La lutte culturale

Deux procédés sont essentiellement utilisés (De Guiran & Netscher, 1970) :

- transformer le sol pour le rendre le moins favorable possible au développement des nématodes. On peut y parvenir par incorporation de matière organique (Muller & Gooch, 1982). En plus de son action dépressive, la matière organique améliore la structure du sol et sa rétention en eau (Netscher & Sikora, 1990). L'addition de tourteaux d'oléagineux dans le sol s'est également révélée efficace (Sitaramaiah & Singh, 1978). De même, l'amendement du sol par des graines de neem (*Azadirachta indica*) et des extraits (lactones polycycliques) de deux espèces d'*Hannoa* empêchent la pénétration des juvéniles dans les racines de tomate (Prot, 1986).

- priver le parasite de nourriture suffisamment longtemps pour que sa population décroisse jusqu'à un niveau compatible avec le développement de la plante (De Guiran & Netscher, 1970). On aura alors recours à la jachère, aux rotations culturales et à l'emploi des variétés résistantes :

. la jachère : elle permet de réduire les populations de *Meloidogyne* spp. mais demeure délicate à cause de l'existence éventuelle de plantes hôtes dans la végétation spontanée (Netscher, 1970).

. les rotations culturales : le but est de maintenir la population de *Meloidogyne* spp. à un niveau tolérable (Prot, 1986). On fait alterner des variétés sensibles avec des variétés résistantes ou des espèces non-hôtes. En effet, l'utilisation de cultivars résistants est un moyen élégant, économique et sain pour contrôler les *Meloidogyne* (Netscher & Mauboussin, 1973; Prot, 1984). Ces cultivars doivent être utilisés avec une certaine précaution (apparition de races B). De plus, les températures élevées provoquent une perte de résistance (Dropkin *et al.*, 1969; Netscher & Sikora, 1990). Quant aux plantes non-hôtes, il en existe très peu, étant donné le caractère très polyphage de ces nématodes. Au contraire, des plantes mentionnées comme non-hôtes s'avèrent sensibles à *Meloidogyne* (Netscher & Taylor, 1979). De plus, les plantes hôtes ne sont pas systématiquement hôtes de toutes les espèces (Southard & Priest, 1973). Néanmoins, certaines graminées telles que les crotalaires (*Crotalaria retusa*, *C. fulsa*), *Panicum maximum* et *Eragrostis curvula* sont des plantes non-hôtes utilisées en rotation de culture (Netscher & Sikora, 1990). Notons enfin que l'arachide, considérée comme plante piège, peut être utilisée en rotation avec les cultures maraîchères (Netscher, 1975; Prot, 1986).

4.4. La lutte biologique

Depuis la crise des nématicides apparue vers 1975, la lutte biologique a retenu l'attention de nombreux chercheurs. Elle est basée sur l'utilisation d'"ennemis naturels" des nématodes phytoparasites. Ils agissent par des mécanismes d'antibiose, par parasitisme ou par prédation. Parmi ces organismes antagonistes, citons les nématodes, les arthropodes prédateurs (acariens et collemboles), les champignons nématophages et les bactéries parasites.

. les nématodes prédateurs : on les rencontre dans quatre groupes taxonomiques, chacun présentant une spécificité dans le mode et la préférence alimentaires. Les Mononchides et les Diplogastrides possèdent un arsenal buccal qui leur permet de dévorer leurs proies tandis que les Dorylaimides et les Aphelenchides, souvent plus petits que leur proie, possèdent un appareil buccal de type suceur qui leur permet de piquer leur proie et d'en sucer le contenu transformé par une sécrétion qu'ils ont injectée au préalable (Stirling, 1991).

. les acariens : *Macrocheles muscadomestica* capture directement les nématodes dont il se nourrit. D'autres, se nourrissent sur la masse d'œufs de *Meloidogyne* spp. : c'est le cas de *Hypaspis aculeifer* (Insera & Davis, 1983)

. les insectes : c'est essentiellement parmi les collemboles qu'on trouve les insectes nématophages. *Entomobyroides dissimilis* est capable d'ingérer près de 1000 nématodes en 24 heures (Gilmore, 1970).

. les virus : des infections provoquant une perte de motilité des juvéniles, voire une réduction de la population, ont été attribuées à des particules virales. Mais aucune étude n'a permis leur isolement (Stirling, 1991).

. les champignons nématophages : il existe plusieurs groupes de champignons parasites ou prédateurs de nématodes. Parmi les plus connus, on peut citer les genres *Arthrobotrys*, *Macrosporium*, *Catenaria*, *Verticillium*, *Dactylella*, *Paecilomyces* (Stirling, 1991). Ces champignons sont regroupés suivant leur mode d'action en :

> champignons à pièges : le mycélium de ces champignons développe dans le sol un réseau dense de pièges qui capturent les nématodes (Cayrol, 1983). Vouyoukalou (1993) a montré que *A. oligospora* n'est pas très efficace dans le contrôle de *Meloidogyne* spp. Par contre, *A. irregularis* permet une réduction significative des galles de *M. arenaria*. *A. oligospora* a révélé une grande efficacité à piéger *in vitro* des juvéniles de *M. javanica* (Duponnois *et al.*, 1995).

> champignons endoparasites : ils produisent des spores de petite taille (Barron, 1977). Les spores adhèrent aux nématodes, germent, percent la cuticule et se développent à l'intérieur de l'hôte (cas de certaines espèces du genre *Verticillium*). Leur efficacité est fonction de leur densité dans le sol (Kerry, 1987).

> champignons parasites d'œufs : les masses d'œufs de *Meloidogyne* spp. peuvent être parasitées par *Dactylella oviparasitica* (Stirling & Mankau, 1978). *Paecilomyces lilacinus* est plus fréquent sur les œufs de *M. arenaria* (Godoy *et al.*, 1983) et de *M. incognita* (Jones *et al.*, 1984).

Des études ont montré que les facteurs édaphiques limitent l'importance de ces champignons dans le sol (Kerry, 1987). Le pH, la température et la salinité sont les facteurs les plus importants. La température optimale de développement est de 28°C pour *A. irregularis* tandis que les sols acides (pH < 6,5) sont défavorables à son développement.

Les bactéries : parmi les bactéries, *Pasteuria penetrans*, actinomycète, parasite obligatoire des nématodes, réduit efficacement les populations de *Meloidogyne* au champ (Dickson *et al.*, 1991). Il a la particularité d'être inféodé au genre *Meloidogyne* et est porteur d'espoir pour un contrôle des populations de *Meloidogyne* (Hewlett & Serracin, 1996).

L'ACTINOMYCÈTE PARASITOÏDE *PASTEURIA PENETRANS*

Le sol, longtemps considéré comme substrat minéral hébergeant les parties souterraines des plantes, n'a été véritablement pris comme milieu vivant permanent et dynamique que très récemment (Pittcher, 1979). Les microorganismes du sol qui regroupent les Procaryotes, les Protistes et les Champignons constituent un sujet trop vaste pour prétendre en faire un résumé. Aussi, notre synthèse ne traitera que des procaryotes auxquels appartient *Pasteuria penetrans*.

1. LES BACTÉRIES

Le monde bactérien est très diversifié, et peu connu, ce qui ne permet pas d'asseoir correctement une base cohérente de leur taxonomie. En effet, l'espèce est définie comme l'ensemble des individus dont le croisement donne des individus fertiles et semblables aux parents. Mais l'absence d'une véritable sexualité chez les bactéries ne donne aucun sens à cette définition. De plus, des possibilités d'échange de portion d'ADN entre bactéries créent un continuum génétique d'une espèce à une autre, voire d'un genre à un autre. De ce fait, chez les Procaryotes, une espèce n'est, *a priori*, qu'un regroupement en partie arbitraire, de microorganismes ayant en commun un grand nombre de caractères. Certains critères utilisés pour définir ces groupes sont très anciens, comme par exemple la morphologie et la coloration par la méthode Gram. Cette dernière permet de différencier les bactéries qui ont une paroi unique glycoprotéique (Gram+) de celles possédant une paroi complexe avec des enveloppes externes phospholipidiques (Gram-). D'autres techniques plus récentes font appel à des propriétés biochimiques basées sur l'étude des protéines (électrophorèse, chromatographie), ou à des techniques moléculaires (hybridation d'ADN).

1.1. Les Eubactéries

Les Gram- et Gram+, appelées encore Eubactéries ou Bactéries proprement dites, sont les plus largement répandues. Selon leur fonction, elles sont classées en photo-oligotrophes, photo-organotrophes (ces deux groupes utilisent l'énergie lumineuse dans leur cycle métabolique), chimio-lithotrophes (elles interviennent dans les cycles minéraux) et chimio-organotrophes (bactéries cellulolytiques et fixatrices de l'azote de l'air).

C'est un groupe qui présente aussi des formes libres et des formes pathogènes de plantes et d'animaux. Parmi les chimio-organotrophes, beaucoup jouent un rôle très important dans la fertilité et la structure des sols. On peut citer :

- les bactéries avec flagelles polaires : *Pseudomonas* spp.
- les rhizobiacées capables de fixer l'azote atmosphérique lorsqu'elles vivent en symbiose avec les légumineuses : *Rhizobium*, *Bradyrhizobium*.
- les bactéries sporogènes pouvant former des endospores : *Bacillus*, *Clostridium*.

Selon leur morphologie et leur mode de division, on distingue parmi ces chimio-organotrophes, des formes simples et des formes filamenteuses. Ces dernières, longtemps considérées comme des champignons, forment souvent des filaments ramifiés et des conidies. Ils regroupent essentiellement les actinomycètes.

1.2. Les Actinomycètes

C'est un grand groupe de bactéries Gram+ appartenant aux bactéries chimio-organotrophes du sol. Ils constituent l'ordre des Actinomycétales avec un certain nombre de genres dont les plus connus sont (Brock, 1970) :

- *Streptomyces* : c'est le genre le plus représenté dans la nature en espèces comme en souches. Ses filaments, parfois appelés hyphes par analogie aux champignons, sont très longs, multinucléés, anastomosés et mesurent 0,5 à 1 μm de diamètre. Sa croissance passe par la formation d'un thalle végétatif appelé mycélium. En dehors de quelques *Streptomyces* rencontrés dans l'eau, ils sont essentiellement dans le sol. En effet, l'odeur caractéristique du sol est due, entre autres, à un métabolite appelé géosmine, produit par les *Streptomyces*. Les sols à pH alcalins ou neutres favorisent leur développement. Il existe beaucoup de formes parasites d'animaux et de végétaux : *Streptomyces scabies* est parasite de plante. Il est cultivable *in vitro* et produit des antibiotiques utilisés en médecine humaine, vétérinaire et en agriculture.
- *Actinomyces* : ils produisent peu de mycélium, sont anaérobies ou microaérophiles.
- *Frankia* : ils vivent en symbiose avec des arbres appartenant à plusieurs familles botaniques tropicales (Casuarinacées) et tempérées (Bétulacées, Eléagnacées, Rhamnacées). Ils forment, sur les racines, des nodosités capables de fixer l'azote atmosphérique.
- *Pasteuria* : tous les membres de ce genre sont parasites d'invertébrés, en particulier du zooplancton et des nématodes du sol. Mechnikoff (1888) décrivit une bactérie parasite de *Daphnia magna* et *D. pulex* qu'il nomma *Pasteuria ramosa*. Il observa que cette bactérie avait une division longitudinale inhabituelle. Depuis, l'identité et la biologie de ce parasite sont très controversées. Les observations et la classification de Mechnikoff furent constamment remises en cause. Tandis que Rühberg (1933) suggérait que *P. ramosa* était une levure de *Torula*, Jirovec (1936) le plaça d'abord dans les Microsporidies puis dans le genre *Democystidium* des Haplosporidies en 1939. A partir de la clé de détermination des parasites de Cladochères, Green (1974) identifia *P. ramosa* une fois comme une bactérie puis comme une Haplosporidie. Assez récemment, Sayre et Wergin (1979) insistèrent sur les caractères bactériens de *P. ramosa* et, se basant sur la complexité de sa morphologie, suggèrent de le considérer comme un membre de l'ordre des Actinomycétales, ce qui fut adopté par la Commission Judiciaire du Code de la Nomenclature des Bactéries en 1986. Depuis lors, le nom *P. ramosa* Mechnikoff, 1888 est validé et appliqué aux endoparasites des Cladochères (Sayre, 1993).

Des parasites similaires à *P. ramosa* ont été trouvés dans d'autres groupes d'organismes. Sayre & Wergin (1977) ont montré qu'un microparasite des nématodes à galle, identifié comme *Pasteuria penetrans* (Thorne, 1940) Sayre & Starr, 1985 présente des similarités avec *P. ramosa*.

2. PASTEURIA PENETRANS

2.1. Taxonomie

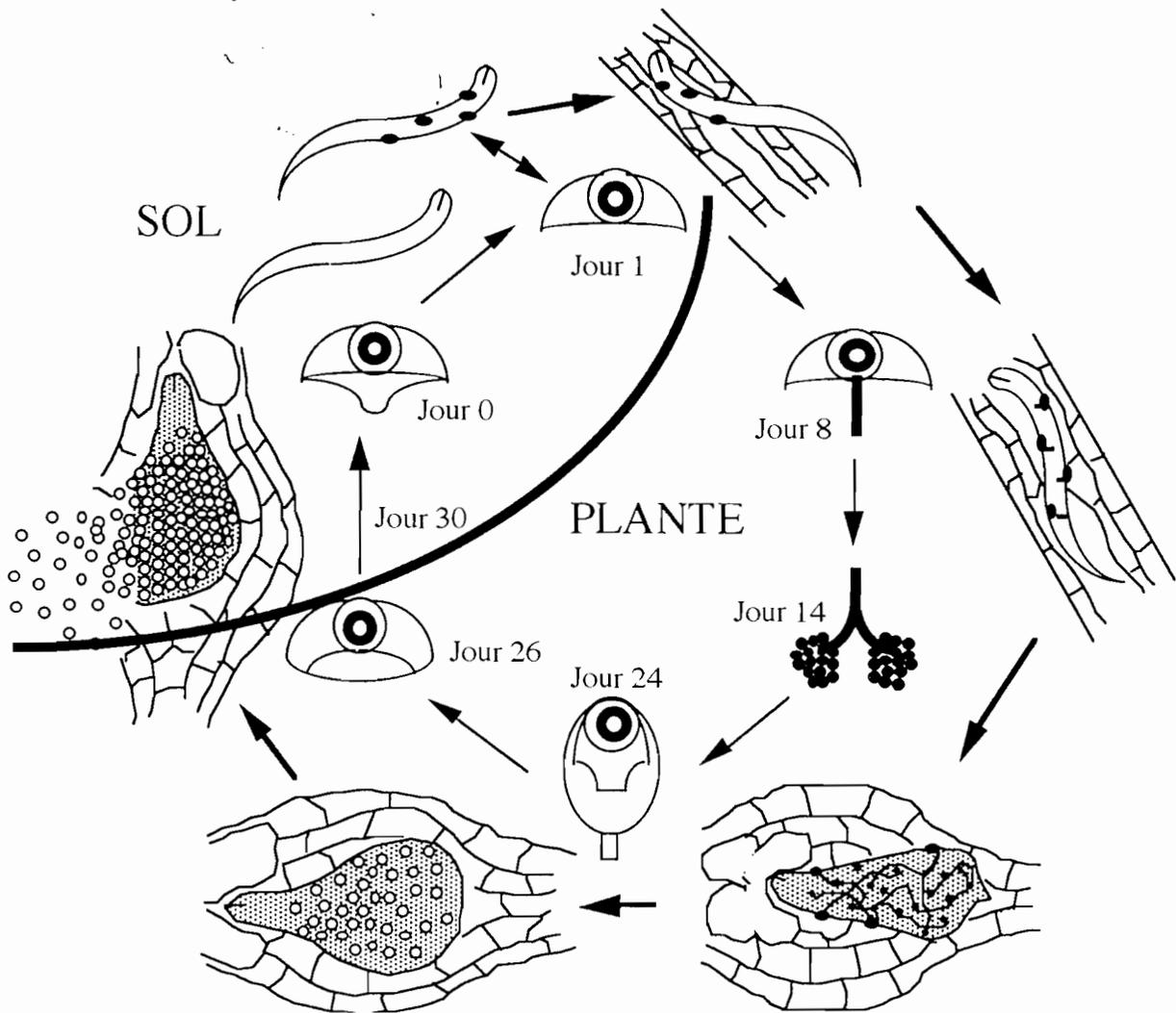
A l'instar de *P. ramosa*, la taxonomie de *P. penetrans* connut des confusions. Décrit pour la première fois comme un protozoaire appartenant aux Microsporidies (Cobb, 1906; Thorne, 1940) et nommé *Duboscqia penetrans* (Thorne, 1940), il a été par la suite assimilé à un champignon (Canning, 1973). Il a été signalé comme microparasite des nématodes à galle et présentant des similitudes avec *P. ramosa* Sayre & Wergin (1977). Puis, Mankau & Imbriani (1975a, 1975b; Imbriani & Mankau, 1977), par des études en microscopie électronique montrant sa nature bactérienne et sa capacité à former des endospores, le renommèrent *Bacillus penetrans*. Elle ne sera définitivement fixée que lorsque Sayre & Starr (1985), le replacèrent dans le genre *Pasteuria* Metchnikoff, 1888, d'où son nom *Pasteuria penetrans* (Thorne) Sayre & Starr, 1985. Mais plus récemment, différents morphotypes et pathotypes ont été décrits dans des régions géographiquement éloignées et variées du point de vue des propriétés physico-chimiques des sols (Bird *et al.*, 1990). Ainsi, *P. thornei* Sayre & Starr, 1988 fut identifié sur *Pratylenchus brachyurus* et *P. nishizawae* sur *Heterodera glycines* (Sayre *et al.*, 1991). Des populations de *P. penetrans* ont été signalées sur *Belonolaimus longicaudatus* (Hewlett & Serracin, 1996). *P. penetrans*, en effet, a été trouvé dans 50 pays sur environ 200 espèces de nématodes hôtes (Sayre, 1993). Il est cependant inféodé au genre *Meloidogyne* dont il contrôle naturellement les populations dans les champs (Spaull, 1984; Minton & Sayre, 1989; Dickson *et al.*, 1991; Chen *et al.*, 1996; Weibelzahl-Fulton *et al.*, 1996). Etant donné son parasitisme non strictement spécifique, Sayre & Starr (1988) avaient recommandé que tout isolat provenant tout au moins de *Meloidogyne* spp., soit considéré comme un membre du groupe "*Pasteuria penetrans*", ceci pour mettre un terme aux confusions entre les différentes populations de *Pasteuria*.

2.2. Cycle de développement

Le cycle de développement de *P. penetrans* a été décrit par Sayre & Starr (1988). Selon ces auteurs, il présente trois grandes phases (Figure 4) :

- l'organisme adhère d'abord à la cuticule d'un juvénile de second stade de *Meloidogyne* pendant sa migration dans le sol. Les juvéniles pénètrent ainsi infestés (Figure 5A) dans les racines d'une plante hôte et commencent à se nourrir. Huit jours après, certaines spores commencent à germer et émettent un tube germinatif qui perfore la cuticule des juvéniles.

Au niveau des sites d'adhésion, la cuticule est brisée et présente un aspect dentelé, montrant un glycocalyx rompu (Stirling *et al.*, 1986).



- Jour 0 = spore libre de *Pasteuria penetrans* et juvénile de *Meloidogyne* spp.
- Jour 1 = adhésion des spores sur le juvénile et pénétration du juvénile parasite dans une racine.
- Jour 8 = sédentarisation du juvénile au niveau d'un site de nutrition racinaire, et pénétration du tube germinatif de la spore.
- Jour 14 = maturation de la femelle, croissance de l'hyphe bactérienne et sporulation.
- Jour 24 = renflement de la femelle et formation des sporanges.
- Jour 26 = maturation des spores qui envahissent la femelle.
- Jour 30 = éclatement de la femelle et dispersion des spores.

Figure 4. Cycle de développement de *Pasteuria penetrans* (Sayre & Starr, 1988).

- quand le tissu hypodermique du nématode est atteint, le tube germinatif se développe et forme des colonies de thalles végétatifs. Chaque colonie donne des colonies filles, puis des tétrades qui évoluent en doublets. Chaque doublet se différencie en sporanges uniques. Pendant ce temps, l'alimentation, la mue et la croissance du nématode hôte se déroulent normalement (Bird, 1986), mais la capacité de la femelle à se reproduire est altérée. En effet, la femelle ne produit plus d'œufs mais est remplie de spores (environ 2 millions), son appareil reproducteur ayant été digéré au profit de la sporulation (Figure 5B).

- quand les racines se décomposent, les spores sont libérées dans le sol, constituant ainsi la phase libre de ce cycle (Figure 5C). Les spores sont entourées d'une enveloppe sporangiale et d'une mince exospore. Elles ne sont aptes à s'attacher à la cuticule des juvéniles que lorsque ces enveloppes sont détruites. Il est possible d'achever ce processus par sonication (Stirling *et al.*, 1986). Mais, dans la nature, il est probable qu'une dégradation microbienne achève ce processus (Stirling, 1991).

Typiquement, la formation des spores est celle des bactéries classiques, mais du fait du mode de segmentation, de la taille des cellules végétatives et des enveloppes entourant ces spores, *P. penetrans* est classé dans les actinomycètes (Sayre & Wergin, 1977).

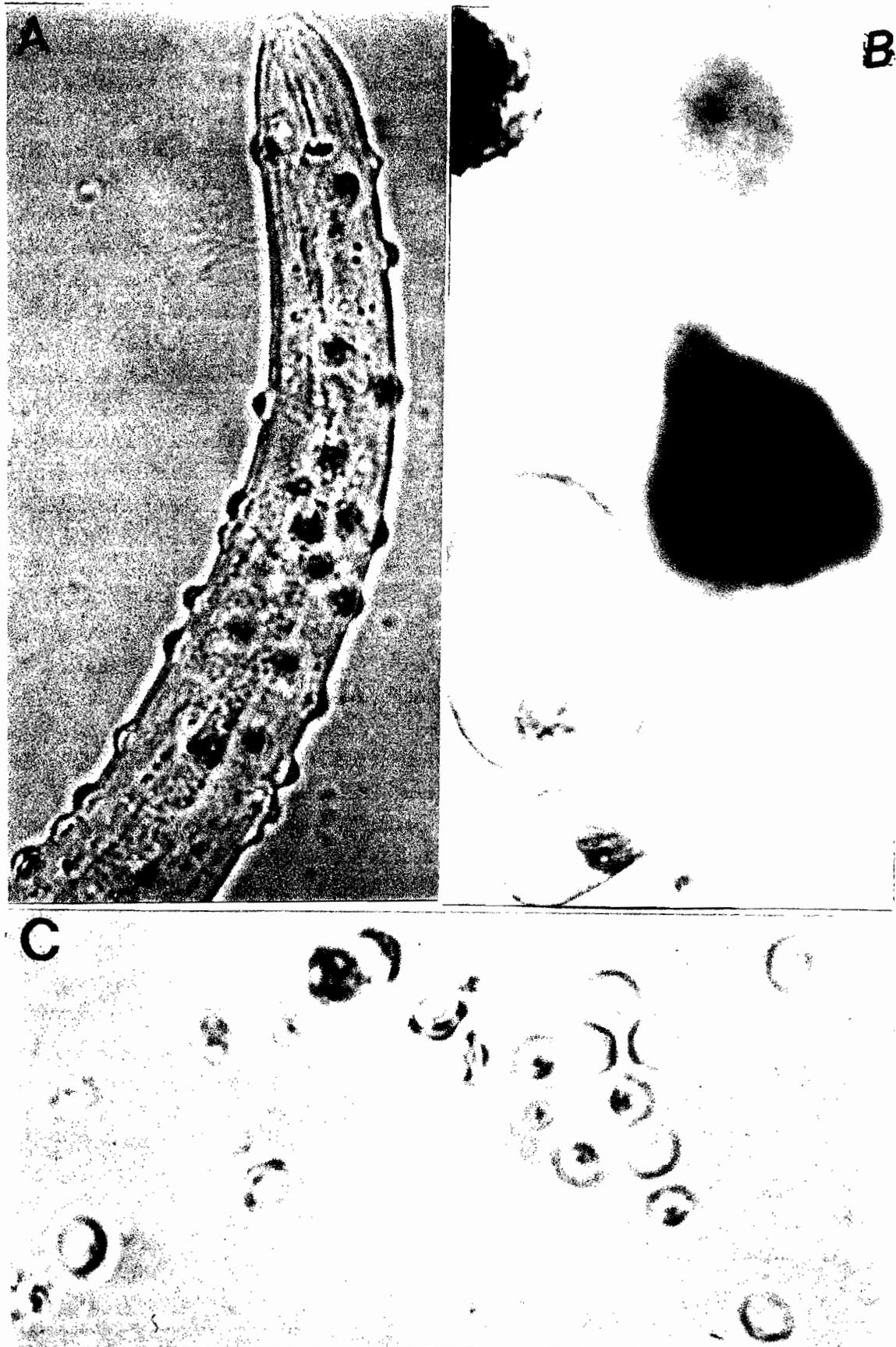


Figure 5. A = extrémité antérieure d'un juvénile de *Meloidogyne javanica* infesté de spores de *Pasturia penetrans* (1 cm = 5 μ m). B = femelle de *M. javanica* parasitée par *P. penetrans* (1 cm = 100 μ m). C = spores libres de *P. penetrans* (1cm = 5 μ m) (Clichés ORSTOM)

2.3. Relations avec *Meloidogyne* spp.

Plus de 200 espèces de nématodes réparties dans une centaine de genres sont connues comme appartenant aux hôtes du "groupe *Pasteuria penetrans*" (Sturhan, 1988; Sayre, 1993). Toutefois, des degrés de spécificité existent au sein des populations de *Meloidogyne* spp. (Spaull, 1984; Tzortzakakis & Gowen, 1994). Davies *et al.* (1988) ont suggéré que la plus forte attaque se produit quand les spores sont exposées à des espèces de *Meloidogyne* à partir desquelles elles ont été originellement isolées. Dans la nature, la fixation des spores sur les juvéniles de *Meloidogyne* spp. serait liée à leur mobilité (Sayre, 1980).

La vraie nature de la spécificité d'hôte de *P. penetrans* reste à élucider. Alors que Stirling *et al.* (1986) déclarent que, ni les protéines de la surface des spores, ni certains sucres tels que le N-acétyl galactosamine ne sont impliqués dans le processus d'attachement des spores, Davies *et al.* (1991) suggèrent qu'aussi bien la quantité que la qualité de ces protéines seraient responsables de cette spécificité. Dans tous les cas, les spores ne se fixent que sur les juvéniles et non sur les mâles et les femelles adultes. Des réactions chimiques et biochimiques s'opèreraient sur la cuticule pendant la mue, altérant ainsi le site de fixation des spores chez les adultes de *Meloidogyne* spp. L'acide sialique serait impliqué dans ce processus (Stirling *et al.*, 1986).

On notera aussi que *P. penetrans* ne réduit pas seulement les populations de *Meloidogyne* spp. en empêchant la reproduction, mais réduit aussi le nombre de juvéniles infestant les racines (Davies *et al.*, 1991). Sept à quinze spores suffisent pour réduire de plus de 70 % la mobilité des juvéniles et l'invasion des racines (Davies *et al.*, 1988). Soulignons enfin que *P. penetrans* est un parasite obligatoire (Sayre, 1980), donc incapable de se reproduire en absence d'hôte. Il va alors s'établir un équilibre qui régule le niveau de la population de *P. penetrans* dans le sol. Il y aurait un effet "feed-back" négatif qui empêcherait *P. penetrans* de supprimer totalement son hôte (Stirling, 1991).

2.4. Relations avec la plante

Très peu d'études ont été faites sur la relation *P. penetrans* - plante. Néanmoins, de récents travaux (Mateille *et al.*, 1994b) ont montré que des juvéniles de *Meloidogyne* spp. infestés par *P. penetrans* pouvaient se rencontrer sur toutes les cultures maraîchères au Sénégal mais que le pourcentage de juvéniles infestés est plus élevé généralement sur l'aubergine africaine (*Solanum aethiopicum*). Cette correspondance indique que, dans la rhizosphère, les exsudats racinaires pourraient agir sur l'adhésion des spores sur la cuticule des juvéniles. Ceci influencerait la production des spores par les femelles de *Meloidogyne* spp. Le degré de sensibilité de la plante à *M. javanica* détermine, par la densité-dépendance, le développement de *P. penetrans*. Il en est de même de la nature du précédent cultural (Diop, 1998).

Ces études montrent que *P. penetrans* est d'un grand intérêt en lutte biologique car il empêche non seulement la reproduction des nématodes, mais diminue aussi le nombre de juvéniles dans le sol.

LE SOL ET LES MICROORGANISMES TELLURIQUES

1. LE SOL : DE LA PARTICULE À L'AGREGAT, NOTION DE MICROHABITAT.

1.1. La texture

Elle est définie comme l'ensemble des particules solides minérales de taille inférieure à 2mm, réparties en sables grossiers (2mm à 0,2mm), sables fins (0,2mm à 20 μ m), limons (20 μ m à 2 μ m), et argiles (< 2 μ m). Les cailloux et les graviers qui proviennent de l'altération de la roche mère ne sont pas pris en compte dans cette définition. La composition granulométrique (c'est à dire l'abondance relative de chacune de ces particules estimée après rupture des agrégats et dispersion de l'argile) détermine la texture du sol (Duchaufour, 1991). De ce fait, la texture constitue l'ossature du sol dont elle définit la nomenclature. Les sables et les limons caractérisent le "squelette" du sol (Chrétien, 1986).

1.2. La structure

Le terme structure évoque l'arrangement spatial des particules élémentaires et complexes qui laissent entre eux des pores dont la distribution et la taille déterminent la structure du sol.

La structure du sol varie aussi bien horizontalement que verticalement. Les autres facteurs abiotiques dont la température, l'aération, l'humidité, sont largement dépendants de la porosité. La porosité elle-même est affectée par le degré d'agrégation des particules qui confèrent ainsi une porosité structurale au sol. En effet, on peut distinguer la macroporosité de la microporosité. La macroporosité est caractérisée par un assemblage de microagrégats donnant des macroagrégats laissant entre eux des larges pores ou macropores. A l'inverse, une distribution assez homogène des microagrégats donnera des micropores (Bonneau & Souchier, 1979).

1.3. Concept de microhabitat

Au 19^e siècle, les bactéries étaient considérées comme les agents majeurs impliqués dans la transformation de la matière organique du sol. Les autres microorganismes étaient peu ou mal connus. De ce fait, le concept de microhabitat était pendant longtemps une originalité des bactériologistes. En 1887, Frankel a remarqué, lors d'une étude extensive des bactéries sur des sols variés, que les bactéries se rencontraient aussi bien en surface qu'en profondeur, et pas forcément de façon homogène. Ainsi naquit le premier concept de microhabitat.

Ensuite en 1898, Duclaux, proche collaborateur de Louis Pasteur, décrit un concept de microhabitat prenant en compte les bactéries saprophytes et les bactéries nitrifiantes, les deux

groupes les mieux connus en microbiologie du sol à l'époque. Partant de l'idée que les bactéries saprophytes dépendaient du taux de matière organique, il énonça les facteurs suivants comme très importants pour la microbiologie du sol : l'eau de percolation (infiltration), les forces capillaires, la capacité de rétention en eau, la taille des pores, la capacité d'adsorption du sol et la distribution de la matière organique. Le fait remarquable est, qu'à son époque où la nature physico-chimique du sol était peu connue, il essayait de cerner tous les aspects des facteurs influençant la distribution et les activités des bactéries du sol.

Puis au cours du 20^e siècle, les connaissances en microbiologie du sol se sont enrichies du monde des protozoaires et des champignons. Ceci a amélioré le concept de microhabitat limité jusque-là à une notion très simple. Ainsi, certains auteurs, comme Cutler & Crump (1935) postulèrent que "les débris de sol doivent être quelquefois considérés comme une agrégation des particules du sol réunies entre eux par un matériau colloïdal pour former une masse beaucoup plus importante, laquelle devient, dans certaines conditions, une unité structurale. Il s'en suit que chaque débris contient de petits espaces de la taille d'un capillaire, les micropores, tandis que les pores entre les débris sont appelés macropores. Tous les espaces dans le sol (micro et macropores) permettent la présence de l'eau et de l'air d'une part, d'autre part la circulation de la phase liquide et gazeuse". Quastel & Shofield (1951) ont mis en évidence l'importance de la surface des particules et des agrégats comme zone d'échange. C'est alors que depuis 1960, les agrégats du sol sont étudiés comme entité du microhabitat du sol car ils contiennent des pores de tailles variées (Hattori, 1993).

1.4. Les agrégats : des habitats variés dans le sol

Les microorganismes vivent dans les pores. La relation entre les organismes du sol et la taille des pores peut être analysée par la hiérarchie structurale des agrégats (Hattori & Hattori, 1993). Les particules fines tendent à s'agréger entre elles par interaction électrostatique ou hydrophobique et/ou par l'action colmatante de matériaux mucilagineux produits par des bactéries et hyphes fongiques. Les agrégats sont scindés en deux catégories selon leur stabilité dans l'eau. Edwards & Bremner (1967) considéraient les agrégats de moins de 250 μ m de diamètre (microagrégats) comme des agrégats généralement stables dans l'eau et les autres (macroagrégats), comme des agrégats se détruisant dans l'eau. Les microagrégats s'attachent les uns aux autres pour former les macroagrégats par des polymères organiques. Ces concepts d'agrégats peuvent être utiles pour comprendre la vie microbienne dans les microhabitats du sol. Les microhabitats sont en fait des microsites isolés ou interconnectés à l'intérieur d'un agrégat, créant ainsi une variation, à l'échelle microscopique, des propriétés physico-chimiques dans un même sol. La taille des pores est généralement plus petite dans les microagrégats que ceux des espaces entre les microhabitats (pores inter-microagrégats). Les microorganismes vivant à l'extérieur des microhabitats (W fraction : water unstable aggregate) sont lessivables par l'eau tandis que ceux vivant à l'intérieur des microhabitats (S fraction : solid fraction) ne sont recueillis qu'après dispersion chimique ou physique (Hattori & Hattori, 1976). Les pores peuvent ainsi abriter ces organismes suivant leur taille et leurs propriétés physiologiques. Mais

"l'habitabilité" des pores peut être affectée par deux facteurs limitants : les facteurs abiotiques, comme l'humidité et l'aération, et les facteurs biotiques, comme la présence de symbiotes, d'antagonistes ou de prédateurs.

2. INTERACTIONS ENTRE LE SOL ET LES NEMATODES DU GENRE *MELOIDOGYNE*

Les principaux facteurs environnementaux abiotiques qui vont réguler l'activité de *Meloidogyne* spp. dans le sol sont la texture, la structure, l'humidité, la température, l'aération et la composition de la solution du sol (Wallace, 1963).

2.1. Influence de la texture

Les nématodes du genre *Meloidogyne* sont en général présents dans plusieurs types de sol, mais les niveaux d'infestation les plus élevés et les dommages les plus importants causés aux plantes sont plus fréquents dans les sols sableux (Wallace, 1963; Pittcher, 1979; Van Gundy, 1985). Ces nématodes sont aussi présents dans les sols sablo-argileux où ils sont observés dans les zones présentant beaucoup d'agrégats de sable (Van Gundy, 1985). Les juvéniles de *Meloidogyne* spp. se déplacent par des mouvements ondulatoires à travers les pores (Wallace, 1963). Les sols sableux semblent favoriser leur déplacement. Prot & Van Gundy (1981) ont montré que la texture influence fortement la migration des juvéniles de *M. incognita*. En effet, Prot (1975b) a observé que le pourcentage de juvéniles de *M. incognita* capables de migrer de 20 cm et de pénétrer un plant de tomate décroît quand le pourcentage de particules fines (limons et argiles) augmente. Il n'a noté aucune migration quand le sol contient plus de 30% d'argiles et de limons. De même, le sable de silice pure ne favorise pas le mouvement des juvéniles. Ce déplacement a été amélioré de plus de 30% quand seulement 5% d'argile ont été ajoutés au sable (Prot, 1986). Si les particules fines, en particulier les argiles, ne favorisent pas le déplacement des juvéniles, elles semblent cependant avoir une fonction d'attraction de ces nématodes sur de grandes distances (Prot, 1986). Les exsudats racinaires sont directement émis sur les particules d'argiles ou sont métabolisés par des bactéries vivant sur ces particules (Prot & Van Gundy, 1981). Ceci provoque alors la migration des juvéniles vers les racines des plantes hôtes. Les migrations de ces juvéniles seraient plus importantes verticalement qu'horizontalement (Prot, 1978 a, 1986).

2.2. Influence de la structure

Du fait que les nématodes se déplacent dans les pores (Taylor, 1979), la structure du sol va donc influencer leur mouvement. Plus le sol présente une structure en agrégats, plus le mouvement est favorisé (Pittcher, 1979). Les sols sableux à sablo-argileux semblent faciliter ces mouvements. C'est aussi la structure qui permet les migrations horizontales et verticales des

juvéniles de *Meloidogyne* (Prot, 1975b). De plus, la structure du sol joue un rôle important dans l'aération du sol. Les pores distribuent l'oxygène. Quand les pores sont remplis d'eau, il y a peu d'air. Les conditions d'humidité au dessus de la capacité au champ inhibent l'éclosion, faute d'aération (De Guiran & Netscher, 1970). Notons aussi que la capacité d'un sol à retenir l'eau dépend non seulement de sa texture, mais aussi et surtout de sa structure (porosité). La structure du sol joue un rôle déterminant dans l'humidité du sol.

2.3. Influence de l'humidité et de l'aération

L'humidité du sol dépend de sa capacité à retenir l'eau. Les nématodes se déplacent dans le film d'eau à la surface des particules. Ils sont hydrophiles (Wallace, 1963; Pittcher, 1979). Mais les nématodes du genre *Meloidogyne* ne supportent pas une humidité trop élevée. L'inondation tue les juvéniles par asphyxie (De Guiran & Netscher, 1970). De même, un sol trop sec ralentit les activités des juvéniles (Van Gundy, 1985). Ainsi, l'éclosion diminue avec la dessiccation : l'optimum d'éclosion des œufs de *M. incognita* est observé à une humidité proche de la capacité au champ qui est de $pF = 3,3$ dans un sol sableux et de $pF = 3,6$ dans un sol argileux (Demeure, 1978). Cette éclosion diminue quand on tend vers le point de flétrissement ($pF = 4,2$).

Toutefois, *Meloidogyne* spp. présente une certaine résistance à la dessiccation. Les œufs contenus dans la masse gélatineuse sont plus résistants à la dessiccation que les œufs isolés et les juvéniles (Demeure, 1978; Van Gundy, 1985). Environ 40% des œufs de *M. javanica* inclus dans la masse gélatineuse, éclosent encore après une déshydratation progressive de 93% de l'humidité relative, alors que, dans les mêmes conditions, 5,8% seulement des juvéniles demeurent actifs. Demeure (1978) a observé que, dans le Sahel sénégalais, les juvéniles disparaissent totalement de l'horizon 0-20 cm après six semaines de sécheresse alors que les œufs issus de la masse gélatineuse conservent leur pouvoir d'éclosion après sept mois de sécheresse. En fait c'est la substance gélatineuse contenant les œufs qui maintient un niveau d'humidité suffisant pour empêcher la perte d'eau des œufs (De Guiran & Netscher, 1970; Demeure, 1978). Quant aux juvéniles, ils subsistent dans le sol sec (pF équivalent à 15 bars) sous forme spiralée (Demeure, 1978). Cela correspondrait, sur le plan physiologique, à un état anhydrobiotique qui permettrait aux juvéniles de survivre à la sécheresse grâce à leurs réserves en glucides et lipides (Demeure, 1978). Une réhydratation progressive réactive les juvéniles (De Guiran & Netscher, 1970; Demeure, 1978).

Tout comme les autres facteurs, l'aération a une action directe sur l'éclosion et les activités des juvéniles de *Meloidogyne* dans le sol. Un déficit en oxygène, comme c'est le cas lors d'une inondation, réduit l'éclosion et tue les juvéniles par asphyxie (De Guiran & Netscher, 1970). Aux niveaux d'oxygène bas, le métabolisme, le mouvement et le pouvoir infestant des juvéniles sont réduits mais leur survie est augmentée (De Guiran & Netscher, 1970). La croissance et la reproduction des femelles sont aussi réduites (Van Gundy, 1985). L'exposition des œufs à des conditions anaérobies pendant une semaine est létale. Ceci serait sans doute dû à la formation d'acide lactique dans la coque des œufs (Van Gundy, 1985) qui

empêche l'éclosion. De même, il existe une relation linéaire entre la quantité d'oxygène et le mouvement des juvéniles de *M. incognita*. Baxter & Blake (1969) ont montré que toutes les activités des juvéniles de *M. javanica* augmentent quand le taux d'oxygène augmente de 0,2 à 21%.

2.4. Influence de la température

La température est l'un des facteurs importants influençant l'éclosion et l'activité des juvéniles de *Meloidogyne* (Van Gundy, 1985). En zone tropicale sèche, la température du sol n'est jamais inférieure à 16-18°C. De tels minima ne sont pas un facteur limitant au développement des nématodes phytoparasites. Par contre, les maxima atteints sont très élevés (40-45°C) et peuvent persister dans le sol près de 3 heures pendant les heures les plus chaudes de la journée. Ainsi, l'activité des juvéniles de *M. javanica* est inhibée après une exposition à une température de 45°C pendant 3 heures. Cette inhibition est levée après 3 jours. De plus, les formes actives résistent mieux aux températures élevées que les formes anhydrobiotiques. Demeure (1978) concluait que les températures élevées constituent un facteur limitant à la survie des *Meloidogyne*, tout au moins dans l'horizon superficiel. Mais il n'a pu mettre en évidence un processus de migration déclenché par la dessiccation et l'élévation de température. Dans d'autres cas, Prot (1975a) a observé des migrations de juvéniles de *M. incognita* sous l'influence de la température. Il a constaté qu'en 15 jours, 40% des juvéniles effectuent une migration verticale de 20 cm à 22°C et seulement 2% à 14°C. Les températures élevées sont aussi source de mutation et d'apparition de "races B" dans certaines populations de *Meloidogyne* (Prot, 1984).

La vitesse de consommation des réserves augmente avec la température. Ainsi les ressources énergétiques des juvéniles de *M. javanica* demeurent importantes après 16 jours à 4°C alors qu'elles sont épuisées à 20°C (Van Gundy *et al.*, 1967).

2.5. Influence du pH et de la solution ionique du sol

Il existe peu de données sur le pH du sol en tant que facteur pouvant influencer le développement et l'activité des nématodes phytoparasites. Si les juvéniles de *Meloidogyne* spp. ne sont pas attirés par un pH particulier (Bird, 1960), il apparaît néanmoins que les nématodes sont actifs dans une gamme de pH comprise entre 5,8 et 8 (Jairajpuri & Azmi, 1978). Quant aux gradients de sels minéraux, Prot (1978b) a montré que les juvéniles de *M. incognita* se regroupent dans la zone où la concentration de sels KNO_3 , $NaCl$, $Ca(NO_3)_2$, $MgSO_4$ est la plus faible (0,031 à $0,125 \cdot 10^{-2}$ M/l).

Ainsi, la connaissance de l'influence de certains facteurs de l'environnement (propriétés physico-chimiques du sol, cultivars résistants) sur *Meloidogyne* spp. a-t-elle facilité l'application des différentes méthodes de lutte.

3. INTERACTIONS ENTRE LE SOL ET LES MICROORGANISMES

Il existe une relation très étroite entre les activités microbiennes et le milieu : les conditions extrêmes rencontrées dans certains sols obligent une sélection très rigoureuse de sa faune microbienne. A l'inverse, certains microorganismes modifient profondément les propriétés des sols pour les rendre plus habitables et favorables à leurs activités. Mais l'action du milieu sur le mouvement des microorganismes paraît être le plus important (Gammack *et al.*, 1992). Le mouvement (passif ou actif) détermine la densité et les types d'activité de ces organismes dans le sol (Gatellier, 1993; Vial & Moreau, 1993).

3.1. Incidence de la texture du sol

Le mouvement des microorganismes dans le sol a été étudié depuis très longtemps (Kellerman & Fawcett, 1907). Ces mouvements varient étroitement avec la texture du sol. Cette variation dépend de la capacité d'échange des sols. En effet, le déplacement vertical est plus aisé dans les sols sableux (Burgess, 1950; Gray *et al.*, 1967) que dans les sols argileux présentant une capacité d'échange plus élevée (Marshall, 1971).

Dans le cas des nématodes du genre *Meloidogyne*, l'amplitude de déplacement des juvéniles serait faible dans les sols plus argileux car les juvéniles prendraient appui sur les particules solides pendant leur mouvement ondulatoire (Pitcheur, 1979; Anderson *et al.*, 1997).

3.2. Incidence de l'eau

La structure physique du sol et son implication dans la capacité de rétention et le mouvement de l'eau sont d'une grande importance pour déterminer les activités biologiques du sol. En effet, l'eau, indispensable au déroulement des processus métaboliques, a aussi de multiples effets mécaniques et/ou physiques. L'activité microbienne diminue régulièrement avec la disponibilité de l'eau (Orchard & Cook, 1983). Les bactéries sont plus sensibles que les champignons. Parmi les bactéries, les Actinomycètes et les Cyanobactéries sont les plus résistantes.

3.2.1. Le potentiel matriciel de l'eau

Dans un sol saturé ou suffisamment humide, le courant d'eau continu facilite les mouvements (diffusion passive ou mobilité active) des microorganismes (Wong & Griffin, 1976). Mais dans la nature, cette situation n'est que passagère et l'état d'insaturation s'installe. Après ressuyage, l'eau est retenue dans les pores par une force de tension capillaire assimilée à une pression négative appelée potentiel matriciel. Elle permet de déterminer ce que les anglo-saxons appellent le "*Water Release Characteristic*" qui est en fait un coefficient permettant de caractériser la disponibilité de l'eau dans les pores en rapport avec l'activité biologique. Il peut être mesuré par un tensiomètre ou par succion (pression). À un potentiel matriciel donné,

correspond un diamètre seuil inversement proportionnel au pore évacué (Marshall, 1959; Gammack *et al.*, 1992) :

$$W_m = \frac{0,3}{d}$$

où W_m représente le potentiel matriciel (exprimé en kilopascals kPa),
 d représente le diamètre du plus gros pore rempli.
0,3 représente le coefficient hydrique.

Les résultats des études menées sur les activités biologiques du sol ne peuvent être interprétés que si le potentiel matriciel du sol est connu. Mais comme le potentiel matriciel n'est pas commode à mesurer, l'eau du sol est exprimée en % de la capacité de rétention en eau. Elle est explicitement moins significative que le potentiel matriciel, mais permet néanmoins de connaître le "*Water release characteristic*"

Dans les expériences utilisant des sols peu organisés, le potentiel matriciel est faible c'est à dire que la baisse de la disponibilité en eau s'accompagne d'une diminution quantitative du mouvement des bactéries (Hamdi, 1971; Wong & Griffin, 1976). L'effet est plus prononcé dans les sols constitués de grosses particules que dans les sols formés de petites particules. En effet, à un potentiel donné, les particules fines retiennent beaucoup plus d'eau que les grosses particules. Dans les sols *in situ*, la situation est plus complexe car la distribution de la taille des pores est variée. La succion naturelle requise pour vider un pore est inversement proportionnelle au diamètre de ce pore. De ce fait, quand un sol sèche, les pores perdent leur eau suivant un ordre décroissant de leur taille. Quand les pores gravitaires (porosité ouverte) sont remplis, il y a une possibilité de mouvement des bactéries soit par mouvement actif (si mouvement actif il y a) soit par diffusion lente et passive (mouvement de Brown). Toutefois, quand les pores gravitaires sont vides, les mouvements bactériens peuvent se produire d'un agrégat à un autre à travers les films d'eau de contact entre agrégats. Hamdi (1971) a montré que le potentiel matriciel qui réduit le mouvement de *Rhizobium trifolii* ne dépendait pas seulement de la taille des pores mais de la continuité du film d'eau entre les pores. Il a suggéré que le potentiel matriciel limitant les mouvements microbiens ne devrait pas correspondre au vidage de tous les pores qui permettraient le passage des bactéries mais de ceux dans lesquels le film d'eau deviendrait discontinu. De ce fait, la connexion des pores et la répartition de leur taille sont deux aspects de la structure qui vont déterminer la dispersion et les activités microbiennes dans les sols non saturés.

3.2.2. L'eau d'écoulement (ou d'irrigation)

Quand le sol est soumis à une irrigation ou reçoit des précipitations, les mouvements des bactéries (et des microorganismes en général) dans l'eau d'écoulement sont plus importants que la diffusion passive ou les mobilités actives (Zymann & Sorber, 1988). Pendant l'écoulement, la rétention des bactéries est considérée comme l'effet combiné du tamisage (filtrage) des cellules microbiennes et de l'adsorption (Bitton *et al.*, 1974). Le rôle du tamisage des cellules microbiennes a été démontré par Hepple (1960) qui a observé que les spores de l'actinomyète

Mucor ramannianus (2 à 3 μm de diamètre) peuvent être lessivées de l'horizon A superficiel d'un sol sableux de forêt mais qu'elles sont retenues dans l'horizon B sous jacent plus compact. Bitton *et al.* (1974) ont observé que la rétention de *Klebsiella aerogenes* dans le sol augmente avec la teneur en argile. L'adsorption et le tamisage sont importants quand la teneur en argile augmente : réduction des gros pores, surface d'échange potentiellement disponible pour l'adsorption. Une évidence indirecte du filtrage est aussi montrée par Lahav & Tropp (1980) qui, en étudiant les mouvements de microsphères chargées négativement, ont observé que dans un sol argileux, les microsphères de 8 μm n'étaient pas transportées. La taille des cellules influence directement leur filtration : les grosses cellules microbiennes sont plus facilement retenues que les plus petites (Gannon *et al.*, 1991). Par ailleurs, les particules qui sont plus denses que l'eau vont dévier du flux d'écoulement sous l'effet de la sédimentation (Lahav & Tropp, 1980). Ensuite la diffusion au hasard (mouvement de Brown) va causer une déviation au hasard des bactéries hors de la direction du courant d'écoulement (Cridland & Thonemann, 1984). Ces deux facteurs sont très importants en cas d'écoulement lent. Dans les petits pores, la bactérie subit une torsion résultant de la vélocité et de la vitesse d'écoulement sur toute la longueur de la cellule. Il s'en suivrait une rotation et un mouvement de la cellule perpendiculaire à la direction du courant (Vinten & Nye, 1985). Chacun de ces trois facteurs crée un contact de la bactérie avec la surface du sol qui la retiendrait. Dans les sols, il est admis que quand la vitesse du courant est élevée, le mouvement de l'eau par gravitation et la succion due à la transpiration des plantes se font à travers les gros pores ($>50\mu\text{m}$) interconnectés (Vinten & Nye, 1985) tandis qu'en cas de courant faible, le mouvement de l'eau se fait à travers les petits pores (Wollum & Cassell, 1978). En outre, il n'y aurait une faible rétention des cellules dans le sol à fort courant d'écoulement que si les pores traversés ont un rapport surface/volume faible : la vitesse du courant réduirait alors la sédimentation (Wollum & Cassell, 1978; Lahav & Tropp, 1980). De même, les précipitations et l'irrigation peuvent influencer la structure physique du sol (Bertrand & Sorr, 1962; Helelia & Letey, 1988; Zymann & Sorber, 1988). L'énergie cinétique des gouttes de pluies peut suffire à rompre les agrégats à la surface du sol, réduisant ainsi l'infiltration. Cette réduction est due à l'accumulation des suspensions solides relarguées lors de la cassure des agrégats (Vinten *et al.*, 1983). Ceci est important en terme de migration bactérienne, non seulement par le fait de la diminution du taux d'infiltration de l'eau, mais aussi et surtout par le fait que les bactéries sont elles-mêmes considérées comme des suspensions solides qui peuvent être relarguées lors de la rupture des agrégats (Vinten & Nye, 1985) et être entraînées en profondeur. En effet, Bertrand & Sorr (1962) ont déjà observé que la cassure des agrégats est directement liée à l'intensité de la pluie et que les particules solides en suspension pouvaient être transportées à une profondeur d'environ 7 cm. En outre, un sol bien structuré dispose toujours de réseaux (tunnels de vers de terre, surface des racines, fissures dans les sols) pour faciliter l'écoulement et éviter le lessivage de sa masse matricielle, atténuant ainsi les effets érosifs du courant d'eau et de sa vitesse d'écoulement (Parke *et al.*, 1986; Edwards *et al.*, 1990).

En conclusion, bien que l'écoulement provoque un transport massif des microorganismes (transport passif), il existe dans le sol des phénomènes de rétention permettant le maintien des organismes (en faible proportion) et atténuant un lessivage excessif de la masse matricielle.

3.3. L'adsorption des microorganismes

L'adsorption, définie comme une interaction physico-chimique entre la surface des particules du sol et les cellules microbiennes, est un facteur déterminant dans le mouvement des microorganismes et de leurs activités (Bitton *et al.*, 1974). Bien que l'effet de l'adsorption soit difficile à démontrer directement (Stotzky, 1986), son influence circonstancielle ou empirique est très forte dans les différents types de rétention des cellules microbiennes dans le sol (Stotzky & Burns, 1982). La rétention peut être expliquée par d'autres mécanismes que l'adsorption (piégeage sur/dans des débris végétaux ou de sol). Mais, techniquement, le fait que le sol soit dispersé avant le comptage des cellules microbiennes, minimise l'action des autres mécanismes, si bien que l'adsorption est considérée comme le processus impliqué dans la rétention des microorganismes. Les organismes adsorbés sur les particules de sol ne peuvent se déplacer par eux-mêmes, mais les particules de sol peuvent être déplacées, transportées par un agent externe comme l'eau d'irrigation ou d'infiltration (Bertrand & Sorr, 1962) ou sous l'action d'autres organismes. Dans les habitats aquatiques, on trouve des microorganismes associés à des surfaces (Harvey & Young, 1980). Il est généralement admis que le même phénomène a lieu dans le sol (Marshall, 1971).

3. 4. Incidence du pH du sol et de la charge électrique des microorganismes

Le pH du sol est une moyenne d'un système composé de plusieurs microhabitats. En outre, la différence de pH de plusieurs échantillons est due souvent à des différences de teneur en calcium (Davet, 1996). Aussi, est-il très difficile de distinguer ce qui est directement attribuable au pH de ce qui est dû à l'ion Ca^{2+} . On peut néanmoins considérer que le pH a une influence sur la composition microbienne du sol et sur certains aspects de l'activité microbienne (Gammack *et al.*, 1992; Davet, 1996) :

- il joue un rôle dans les phénomènes d'adhésion sur les particules d'argiles.
- les champignons sont généralement prépondérants dans les sols acides tandis que les bactéries prédominent dans les sols neutres ou légèrement alcalins. Les actinomycètes parasites sont particulièrement sensibles au pH (Davet, 1996) et plus fréquents dans les sols alcalins (Brock, 1970). L'activité parasitaire de l'actinomycète *Streptomyces scabies*, responsable de la gale argentée de la pomme de terre, n'est dangereuse qu'en sol alcalin.
- les modifications du pH ont certainement de multiples conséquences. Il est établi que les plantes ont des difficultés à assimiler les oligo-éléments quand le pH augmente, par exemple de 4,5 à 6,5.
- l'efficacité de la microflore antagoniste est aussi affectée par l'augmentation du pH. À titre d'exemple, l'efficacité de *Pseudomonas* sécrétant de l'acide phénazine-1-carboxylique

contre *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici*, agent du piétin-échaudage diminue quand le pH passe de 7,2 à 5,2 (Brisbane & Rovira, 1988).

- les parois microbiennes sont constituées de glycoprotéines dont la charge électrique dépend du pH ambiant : elle est nulle lorsque la valeur du pH est égale à celle de leur point isoélectrique (pI), négative quand elle est supérieure, positive quand elle est inférieure. Pour les bactéries et beaucoup de conidies fongiques, le pI est généralement inférieur au pH du sol. Il en résulte que les parois de ces organismes est chargée négativement comme les particules d'argiles. Plus le pH du sol diminue et se rapproche du pI, plus faible est l'effet répulsif entre argiles et parois microbiennes. En dessous du pI, il peut y avoir des liaisons stables par attraction directe entre bactéries ou conidies et les particules argileuses (Hattori & Hattori, 1976). Des liaisons stables peuvent cependant s'établir aussi entre argiles et parois cellulaires chargées négativement par l'intermédiaire de ponts constitués par des cations bi ou trivalents comme Ca^{2+} , Fe^{3+} ou Al^{3+} . Marshall (1968) a montré que les particules argileuses se fixent sur les cellules microbiennes non pas par leur face mais par leurs extrémités qui sont chargées positivement. D'où une accumulation beaucoup plus dense d'argiles autour de chaque cellule. Nous pouvons donc retenir en définitive que, quels que soient le pH et l'environnement ionique, les cellules microbiennes et les colloïdes du sol demeurent étroitement associés.

3.5. Incidence de la composition ionique de la solution du sol

Les cations augmentent l'épaisseur de la double membrane des bactéries modifiant ainsi leur pI. Cet épaissement est d'autant plus fort que la valence des cations est grande (Van Olphen, 1977). Les cations peuvent améliorer l'adsorption entre bactéries et particules d'argiles en se fixant sur les sites négatifs des surfaces neutralisant ainsi la charge nette. Santoro & Stotzky (1968) ont démontré l'influence des cations sur l'adsorption des cellules bactériennes sur les particules d'argile. La surface des particules d'argiles agit comme une surface échangeuse d'ions créant un équilibre entre adsorption et désorption des bactéries. Les ions monovalents (apportés par les engrais) pourraient influencer ces surfaces d'échange d'ions et causer la désorption des bactéries des particules de sol.

4. QUELQUES MODIFICATIONS DU MILIEU PAR LES MICRO-ORGANISMES

Les effets des microorganismes sur le milieu sont très variés et les conséquences peuvent être ponctuelles ou au contraire causer de sérieuses perturbations de l'environnement. Nous nous limiterons ici à ceux se rapportant exclusivement à la structure du sol. Nous avons vu dans un chapitre précédent que la stabilité des agrégats déterminait la structure des sols. Cette stabilité dépend elle aussi, pour une large part, de l'activité microbienne. En effet, un grand nombre de bactéries (Gram+ et Gram-), de levures et d'algues unicellulaires produisent

des extraits polysaccharidiques encore appelés mucigel (Sutterland, 1977; Oades, 1977) intervenant dans l'édification des agrégats (Mehta *et al.*, 1960; Guckert *et al.*, 1975). En fait, il suffit d'un simple apport de glucose pour noter une amélioration de la structure du sol au bout d'une semaine. Le même effet est observé si on y ajoute des extraits polysaccharidiques de culture microbienne. Enfin, plusieurs études démontrent directement la formation des agrégats en présence de souches fongiques (Gupta & Germida, 1988) ou bactérienne du genre *Bacillus* (Gouzou *et al.*, 1993). Il semble que la présence de certains ions, notamment Al^{3+} et Ca^{2+} , améliore les liaisons entre les particules argileuses et les mucilages (Tisdall, 1991). De même, l'espèce végétale influencerait aussi bien la production des polysaccharides que la formation et la stabilité des agrégats (Bashan & Levany, 1988) d'autant plus que la population microbienne dans la rhizosphère varie en fonction de l'espèce végétale (Lynch & Bragg, 1985; Miller & Jastrow, 1990).

5. CAS PARTICULIER DE *PASTEURIA PENETRANS*

La fixation des spores de *P. penetrans* sur les juvéniles de *Meloidogyne* s'effectue dans le sol. Spaull (1984) a observé que les femelles de *Meloidogyne* spp. infectées par *P. penetrans* sont plus fréquemment rencontrées dans les sols sableux que dans les sols argileux. Cependant, on trouve une proportion importante de juvéniles infestés dans les champs argileux à sablo-argileux (Spaull, 1984; Bird & Brisbane, 1988). De même au Sénégal, on trouve une plus forte proportion de juvéniles parasités dans les sols Dior (sols sablo-argileux) que dans les sols sableux des Niayes (Mateille *et al.*, 1994b). Le transport des spores de *P. penetrans* dans des colonnes de sol, a montré que les spores de *P. penetrans* étaient rapidement lessivées dans les sols sableux tandis qu'une interaction très forte se produit dans les sols argileux, empêchant l'extraction de près de 50% des spores inoculées dans ces sols (Mateille *et al.*, 1996). Ce stock inextractible serait par conséquent indisponible pour parasiter les juvéniles de *Meloidogyne* dans les sols trop argileux (Dabiré *et al.*, 1996). En plus de la texture et de la structure, la température et tout particulièrement l'humidité influencent l'adhésion des spores sur les nématodes (Chan & Gill, 1994). Stirling (1981) a montré que les spores s'attachent plus rapidement sur les juvéniles de *M. javanica* à des températures voisines de l'optimum pour le développement du nématode (environ 15 à 20°C, Australie). Mais en Californie, Mankau (1975) a observé en serre, que la virulence des spores est favorisée à des températures plus élevées. À 30°C, *P. penetrans* prolifère intensément avant que les femelles de *Meloidogyne* n'atteignent leur maturité. Par contre, autour de 20°C, les femelles possèdent déjà des ovaires fonctionnels avant que l'infection de *P. penetrans* ne les détériore. L'attachement des spores sur des juvéniles peut encore s'observer après une exposition à la chaleur (100°C) pendant 30 minutes. Toutefois, un chauffage à cette température baisse considérablement le taux de fixation des spores, mais n'empêche pas leur pouvoir infestant (Stirling *et al.*, 1986). Le pouvoir

infestant commence à baisser à partir de 140°C (Sayre, 1980). De même, les spores peuvent être stockées dans le sol ou dans des racines pendant de longues périodes sans perdre leur pouvoir pathogène (Stirling et Wachtel, 1980).

L'humidité affecte la croissance des spores de *P. penetrans* dans les femelles parasitées à tel point que la quantité de spores est réduite quand le sol est maintenu à une humidité proche de la capacité au champ (Davies *et al.*, 1991). Ceci pourrait être lié au manque d'oxygène dans le sol humide inhibant la respiration des *Meloidogyne* et, du même coup, le développement de *P. penetrans* puisqu'il est parasite obligatoire (Stirling, 1991).

Ces nombreuses études montrent que l'activité de *P. penetrans* est tributaire des facteurs abiotiques telluriques. La variabilité de ces facteurs pourrait expliquer en grande partie l'hétérogénéité de la capacité de *P. penetrans* à réduire les populations de *Meloidogyne* au champ.

Se basant sur des données récentes qui évoquent une correspondance entre la présence, l'efficacité de *P. penetrans* et certains facteurs pédologiques (Mateille *et al.*, 1995; Dabiré *et al.*, 1996), notre travail se propose d'étudier :

- 1) l'influence directe des variables telluriques sur l'infestation des juvéniles de *Meloidogyne javanica* par *Pasteuria penetrans*.
- 2) l'influence de certains facteurs telluriques physiques sur le stock et la disponibilité des spores de *P. penetrans* (Figure 6).

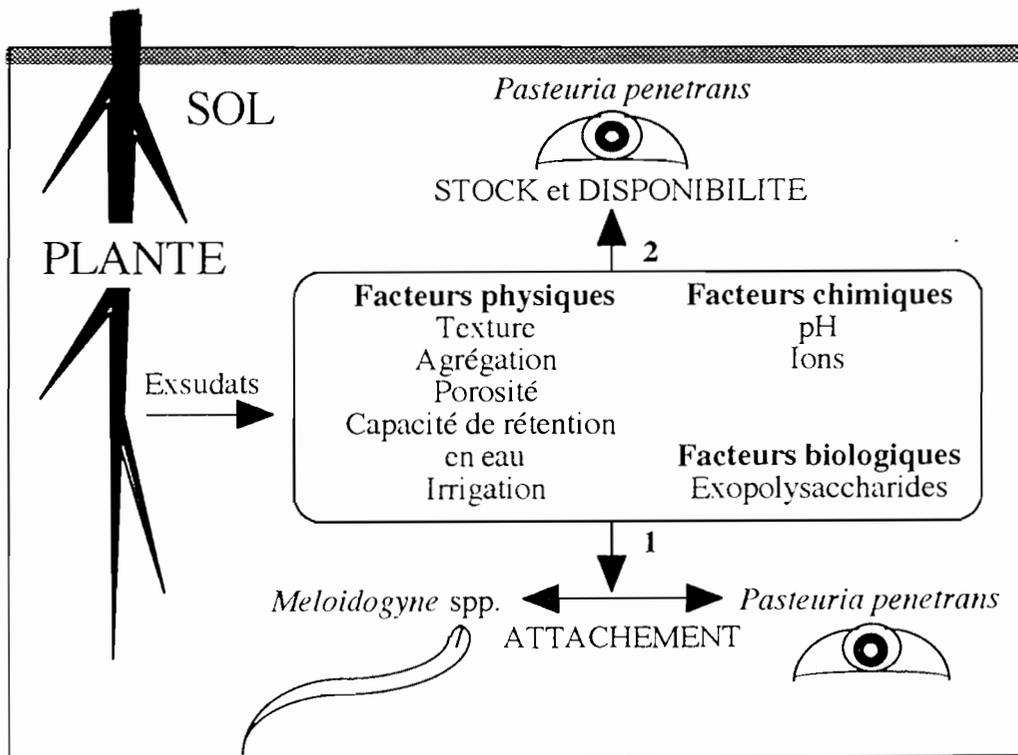


Figure 6. Influences possibles du sol sur le stockage des spores de *Pasteuria penetrans* et leur attachement sur les juvéniles de *Meloidogyne* spp.

L'hypothèse de travail est de montrer les niveaux d'interaction entre les facteurs telluriques et l'infestation des juvéniles de *M. javanica* par *P. penetrans* via la disponibilité des spores. Ces interactions s'articuleraient autour de trois axes :

- les facteurs physiques notamment la texture, l'agrégation, la porosité, la capacité de rétention en eau et l'irrigation sur le stock et la disponibilité des spores.
- les facteurs chimiques qui influenceraient directement l'attachement des spores sur la cuticule des juvéniles de *M. javanica* par des interactions électrostatiques ou hydrophobiques.
- les facteurs biologiques qui influenceraient la disponibilité des spores de *P. penetrans* via la structure du sol par la production d'exopolysaccharides.

La finalité de cette étude est de pouvoir "manipuler" ou modifier l'un ou l'autre des facteurs pour optimiser l'infestation des juvéniles de *M. javanica* en rapport avec le cycle de *P. penetrans*, afin d'obtenir *in fine* une baisse des populations de *M. javanica* dans les périmètres maraîchers.

MATÉRIELS & MÉTHODES

ANALYSES NÉMATOLOGIQUES

1. EXTRACTION DES NÉMATODES DU SOL

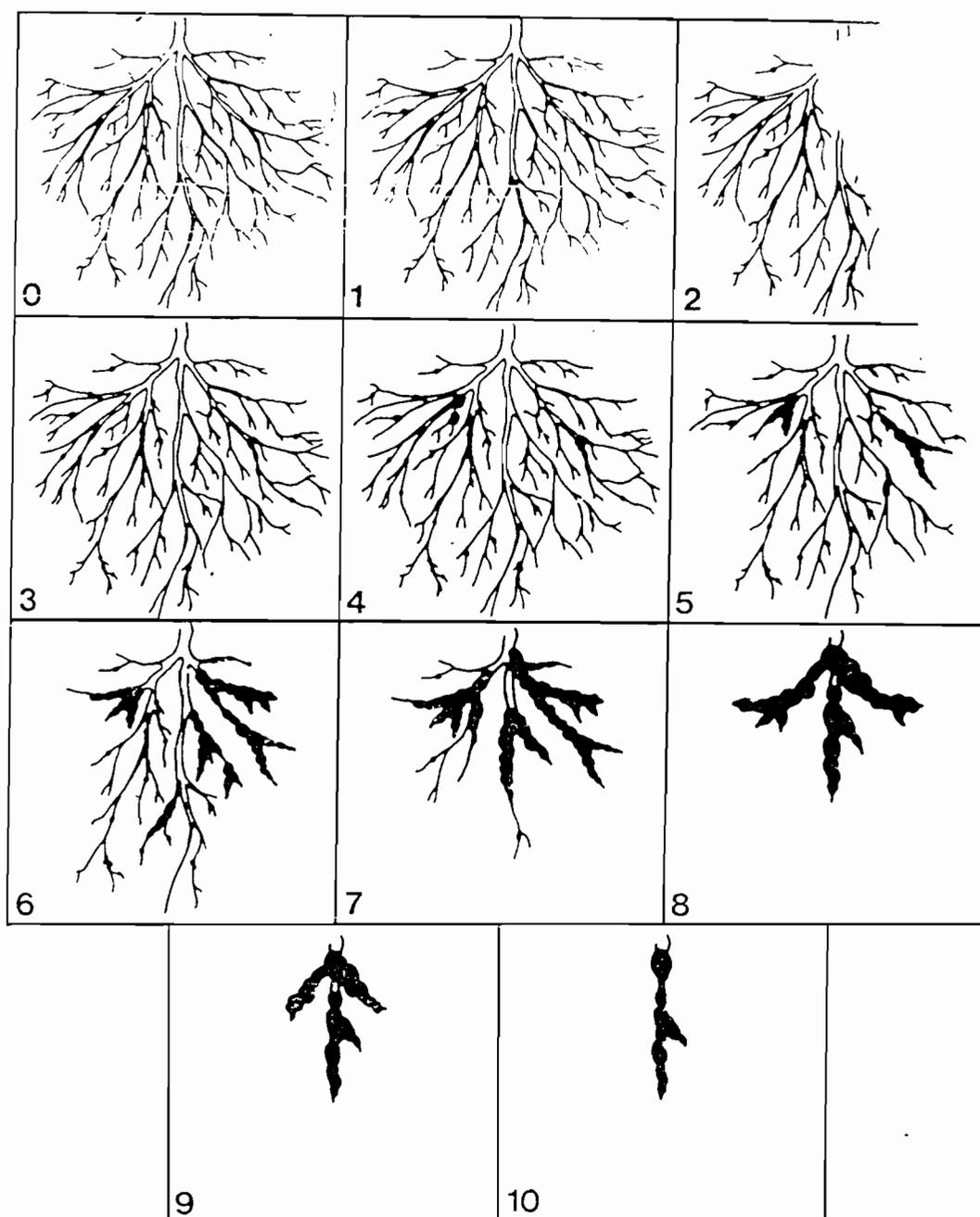
Les nématodes sont extraits du sol par la méthode d'élutriation (Seinhorst, 1962) basée sur la sédimentation des particules dans l'eau. Une fraction de 250 cm³ de sol est mise en suspension dans un erlenmeyer relié à un courant d'eau. Pour mieux séparer les particules entre elles, un courant d'eau ascendant est appliqué à travers la colonne à un débit de 80 cm³/mn pendant 20 mn, puis de 65 à 75 cm³/mn pendant 10 mn. La colonne présente une succession de ventres et de noeuds qui provoquent des turbulences et améliorent la séparation des particules par décantation. Les nématodes et les particules les plus légères sont évacués par un trop-plein et récupérés dans un seau.

La suspension est filtrée à travers 4 tamis superposés de 50 µm de maille. Les refus sont repris dans un tamis de 100 µm recouvert d'une double épaisseur de papier "kleenex". Le tamis est placé dans une boîte de Pétri remplie d'eau. Les nématodes se déplacent activement à travers le kleenex puis le tamis pour se retrouver dans l'eau tandis que les débris sont retenus sur le kleenex (purification). Le contenu de la boîte de Pétri est récupéré au bout de 48 heures pour le comptage des nématodes.

2. EXTRACTION DES NÉMATODES DES RACINES

2.1. Extraction en chambre à brouillard

Les racines sont lavées sous un courant d'eau faible. Après avoir attribué un indice de galles de 0 à 10 à chaque système racinaire selon la grille de Zeck (1971) qui permet d'évaluer le taux d'infestation des racines par les femelles (Figure 7). Les racines sont placées sur un tamis grossier disposé dans un récipient muni d'un trop-plein, et l'ensemble sous un brouillard d'eau. Les nématodes sortent des racines pourrissantes et sont entraînés par le courant d'eau créé par le brouillard. Dans le cas de *Meloidogyne* spp., les oeufs contenus dans les masses d'oeufs vont éclore et libérer des juvéniles de seconde génération (descendance). Une, puis deux semaines après, la suspension contenant les juvéniles et quelques débris végétaux est versée dans un tamis recouvert de papier "kleenex" comme après élutriation du sol. Deux comptages sont donc effectués pour estimer les populations racinaires. Les racines sont séchées et pesées.



- 0 = pas d'infestation.
 1 = quelques rares galles de très petite taille, difficiles à détecter.
 2 = petites galles comme en 1 mais en nombre plus élevé, faciles à détecter.
 3 = nombreuses petites galles mais la physiologie de la racine n'est pas affectée.
 4 = nombreuses petites galles avec quelques grosses galles ; la majorité des racines fonctionnent bien.
 5 = 25% du système racinaire sont sévèrement attaqués et ne fonctionnent plus.
 6 = 50% du système racinaire sont infestés et ne fonctionnent plus.
 7 = 75% du système racinaire sont infestés avec perte de la production de la plante
 8 = tout le système racinaire est atteint, la nutrition de la plante est interrompue, la plante jaunit.
 9 = tout le système racinaire est nécrosé, la plante crève.
 10 = plante et racines sont mortes.

Figure 7. Indice de galles (Zeck, 1971)

2.2. Eclosion contrôlée des oeufs de *Meloidogyne* spp.

Les masses d'oeufs de *Meloidogyne* spp. sont prélevées à l'aide de pinces sur les galles racinaires et sont mises à éclore dans des tamis placés dans une boîte de Pétri remplie d'eau. L'ensemble est placé à l'étuve à 28°C à l'obscurité. Après 48 h. d'incubation, les juvéniles sont récupérés et dénombrés.

3. CARACTÉRISATION SPÉCIFIQUE DE POPULATIONS DE MELOIDOGYNE.

La caractérisation des espèces de *Meloidogyne* se fait couramment par électrophorèse et révélation des isozymes estérasiques des femelles (Bergé & Dalmaso, 1975). Des femelles sont extraites des racines fraîches par dissection. Elles sont ensuite écrasées dans des tubes microhématocrites à l'aide d'un micropilon. Après dépôt des broyats sur gel de polyacrylamide, une prémigration électrique est effectuée à 40V pendant 15 mn (concentration) puis une migration à 120 V pendant 45mn. Les bandes estérasiques sont révélées et leurs Rm (rapport de migration) sont comparés à des bandes étalons qui permettent de classer les espèces (Fargette, 1987).

4. DÉNOMBREMENT DES NÉMATODES

Les nématodes sont dénombrés au microscope stéréoscopique (grossissement x 40). Les comptages sont effectués sur une partie aliquote de 5 cm³ dans une lame ouverte quadrillée (Merny & Luc, 1969) et les nombres de nématodes sont ramenés au dm³ de sol ou au gramme de poids sec racinaire. Le taux de multiplication est estimé en calculant le rapport de l'effectif total de nématodes (populations telluriques et populations racinaires) sur l'inoculum.

ANALYSES DES POPULATIONS DE *PASTEURIA PENETRANS*

1. SPORES PRÉSENTES DANS LE SOL

1.1. Méthodes classiques

Les méthodes classiques pour détecter la présence de *P. penetrans* et estimer son abondance dans le sol sont :

- la détection biologique
- la détection directe

1.1.1. La détection biologique

Elle s'appuie sur le comptage de juvéniles de *Meloidogyne* infestés ainsi que le nombre de spores de *P. penetrans* par juvénile. Le comptage s'effectue au microscope photonique inversé au grossissement x50 et les spores fixées sur les juvéniles sont comptées au grossissement x120. Le nombre de nématodes infestés est ramené au dm³ de sol ou au % des juvéniles totaux (Hewlett & Serracin, 1996). Le taux d'encombrement (nombre de spores par juvénile) est ramené à deux classes de 1 à 10 spores (1-10) et plus de 10 spores (>10).

La validité des résultats obtenus par cette méthode est fonction de l'efficacité avec laquelle les nématodes sont extraits du sol. Cette étape, bien maîtrisée, ne constitue pas un obstacle pour la détection biologique de *P. penetrans*.

1.1.2. La détection directe

10g de sol sont mis en suspension dans 100 ml d'eau distillée. La suspension est agitée manuellement pendant 1mn pour les sols sableux et 3 mn pour les sols argileux dans une éprouvette de 250ml. Le volume de la suspension est complété à 150ml. Après une décantation de 3 à 5 mn, le surnageant est tamisé à 20µm et concentré sur un filtre millipore de maille inférieure ou égale à 3 µm (Mateille *et al.*, 1996). Le refus du filtre est repris dans 10ml d'eau distillée et les spores de *P. penetrans* sont dénombrées dans une cellule de Malassez au microscope photonique droit (grossissement x120). Le nombre de spores est rapporté au millilitre de suspension, au gramme de sol ou à l'effectif initial s'il s'agit de spores inoculées.

L'extraction des spores de *P. penetrans* du sol, qui représente la phase primordiale de la détection directe de *P. penetrans*, introduit, pour les sols argilo-sableux, un biais dans les résultats obtenus (Mateille *et al.*, 1996) puisque qu'elle ne permet de récupérer qu'environ 60% et moins de 50% des spores introduites respectivement dans les sols sablo-argileux et argileux. Deux hypothèses, mettant en cause la dispersion du sol, sont émises pour expliquer ce résultat :

- Hypothèse 1 : la dispersion du sol récupéré sur le tamis de plus faible maille ($0,6 \mu\text{m}$) n'est pas parfaite. Le comptage de spores effectué n'est donc pas représentatif du sol total. Des spores restent "prisonnières" de paquets d'argiles formés lors de la filtration.

- Hypothèse 2 : la dispersion initiale du sol total n'est pas parfaite. Des spores restent associées à des agrégats retenus sur les divers tamis.

Nous nous proposons dans un travail méthodologique de tester trois méthodes de dispersion du sol (Chotte *et al.*, 1992), l'objectif étant de pouvoir extraire 100% de spores de *P. penetrans* présentes quelle que soit la texture du sol. Les résultats issus de ces trois méthodes seront comparés à ceux de la méthode classique (détection directe).

1.2. Proposition d'une nouvelle méthode d'extraction des spores de *Pasteuria penetrans* du sol

1.2.1. Le sol

Les sols étudiés sont un sol argileux et un sol sablo-argileux. Le sol argileux (fraction $0-2 \mu\text{m} = 69,3\%$) provient de la vallée occidentale du fleuve Sénégal. Le sol sablo-argileux est celui du site expérimental de l'ENSA de Thiès (Tableau 1).

Tableau 1. Caractéristiques physico-chimiques des sols étudiés.

Caractéristiques	Sol sableux	Sol sablo-argileux	Sol argileux
<u>Granulométrie (%)</u>			
argiles ($0-2 \mu\text{m}$)	1,1	10,3	57,04
limons fins ($2-20 \mu\text{m}$)	0,86	1,7	12,4
limons grossiers ($20-50 \mu\text{m}$)	1,2	2,4	10
sables fins ($50-200 \mu\text{m}$)	46,2	44	21,7
sables grossiers ($200-2000 \mu\text{m}$)	50,4	40,7	0,2
<u>Matière organique (%)</u>			
carbone	0,24	0,29	2,68
azote	0,04	0,04	0,42
C/N	6,1	7,3	6,4
<u>Analyse minérale</u>			
P_2O_5 total (ppm)	198	1 320	1 477
P_2O_5 assimilable (ppm)	94	163	445
Ca (méq/%)	0,83	0,3	0,29
Mg (méq/%)	0,44	0,12	0,36
Na (méq/%)	0,17	0,14	0,22
K (méq/%)	0,14	0,14	0,16
pH H_2O	6,98	7,56	5,1

1.2.2. Conditionnement du sol et inoculation des spores de *P. penetrans*

Des tubes PVC de 10 cm de long sont remplis avec 20g de sol argileux et 25g de sol sablo-argileux et portés à saturation.

Après ressuyage des échantillons, des spores de *P. penetrans* sont inoculées à raison de :

-Hypothèse 1 : $2,8 \cdot 10^6$ et $2,4 \cdot 10^6$ spores par tube respectivement dans le sol sablo-argileux et le sol argileux.

-Hypothèse 2 : $18,6 \cdot 10^6$ et $16,9 \cdot 10^6$ spores par tube respectivement dans le sol sablo-argileux et dans le sol argileux.

Les tubes, avec 5 répétitions par condition, ont été placés sous un goutte à goutte afin d'homogénéiser les spores inoculées dans la colonne de sol. Le sol, retiré des tubes par pression d'air, a été séché à température ambiante avant d'être dispersé.

1.2.3. Dispersion du sol et recouvrement des spores de *P.penetrans*

* Étude de l'hypothèse 1 : dispersion du sol récupéré sur le tamis de $0,6\mu\text{m}$

La procédure est la même que la méthode de détection directe mais le refus du filtre de $0,6\mu\text{m}$ est violemment dispersé pendant 16 heures en présence de NaOH 0,1N pH<10 (Figure 8).

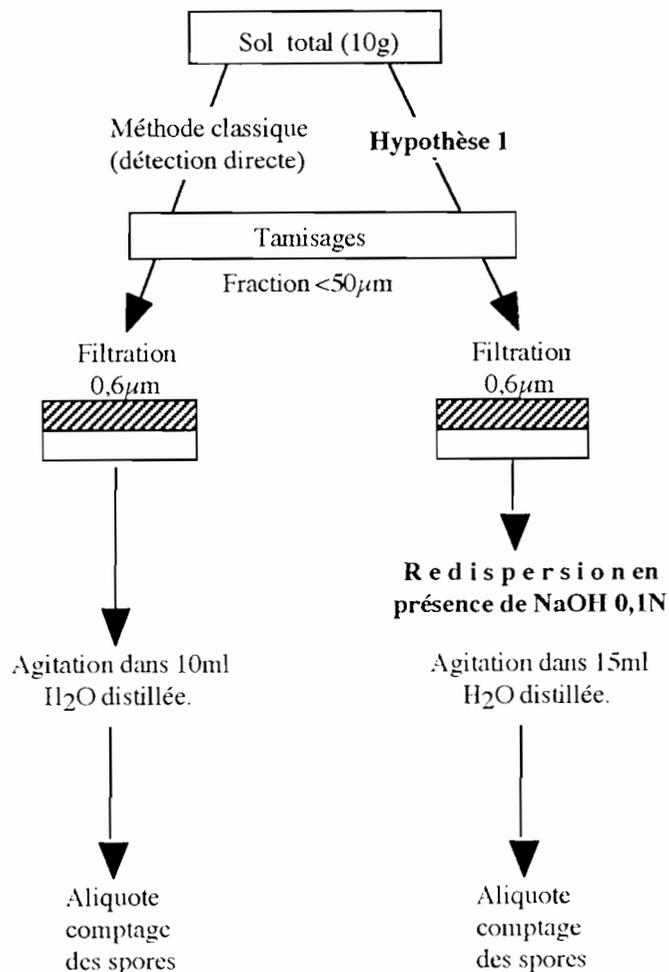


Figure 8. Dispersion du sol récupéré sur le filtre $0,6\mu\text{m}$: protocole expérimental (étude de l'hypothèse 1).

* Étude de l'hypothèse 2 : dispersion du sol total avant le comptage des spores.

Le sol subit une dispersion physique avec des billes d'agate (Figure 9A) ou chimique en présence de NaOH 0,1N pH10 (Figure 9B) suivie d'une filtration sur une colonne de tamis de 200, 50 et 20 μ m. La fraction 0-20 μ m est concentrée sur un filtre millipore de 0,6 μ m de maille dont le refus est repris dans 15 ml d'eau distillée.

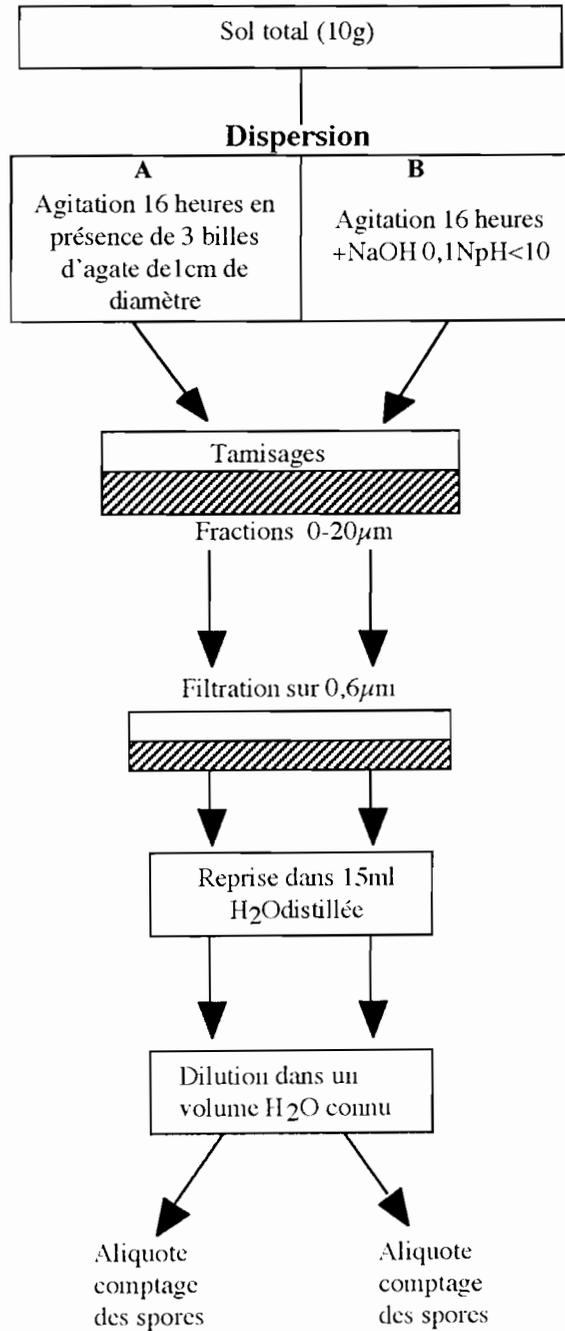


Figure 9. Comparaison de différentes méthodes de dispersion avant comptage des spores : A) dispersion du sol total aux billes B) dispersion du sol total au NaOH 0,1N pH<10 (étude de l'hypothèse 2).

1. 2. 4. Comptage des spores

Dans l'étude de l'hypothèse 2, la quantité d'argiles produite est si élevée que les solutions de sol sont diluées au 1/15 pour les sols argileux et au 1/4 pour les sols sablo-argileux.

Les solutions sont homogénéisées au vortex pendant 10 secondes avant le comptage des spores. Les spores dénombrées sont ramenées au pourcentage de l'inoculum.

La dispersion totale du sol n'étant pas atteinte, (cf. Analyse physico-chimique des sols) les poids des fractions isolées par les différentes méthodes testées sont comparées à ceux issus de l'analyse mécanique (dispersion après destruction de la matière organique) afin d'apprécier le niveau de dispersion du sol. Il y a au total 4 méthodes :

- méthode classique (faible énergie de dispersion)
- dispersion du sol total au NaOH 0,1N
- dispersion du sol total aux billes
- analyse mécanique

Il s'agit, en ce qui concerne le taux de recouvrement des spores de *P. penetrans*, de comparer :

- méthode classique : A
- dispersion du refus du filtre par NaOH 0,1N (hypothèse 1) : B
- dispersion du sol total en présence de billes (hypothèse 2) : C
- dispersion du sol total en présence de NaOH 0,1N (hypothèse 2) : D

Les données sont comparées par l'analyse de la variance (ANOVA).

2. EXTRACTION DES SPORES DES RACINES

Les racines infestées par *Meloidogyne* spp. sont lavées et découpées en petits fragments. Environ 3 g de racines sont immergés dans 75 ml d'une solution enzymatique de 20 % de Pectinex[®] Ultra SP-L (préparation de polygalacturonase, pectinestérase, pectinetranséliminase et hémicellulase d'*Aspergillus niger*) et de 40% de Celluclast[®] 1,5L (préparation de cellulase de *Trichoderma reesei*). La suspension est placée sur un agitateur orbital (100 tr/mn) pendant 12 heures, puis mixée au Waring Blender par impulsions brèves (Davies *et al.*, 1988). Après digestion enzymatique des tissus racinaires, les femelles de *Meloidogyne* sont libérées. Elles sont prélevées, rincées à l'eau distillée et stockées dans 0,1 ml d'eau distillée en tubes Eppendorf à l'obscurité à 5°C.

Pour obtenir une suspension de spores de *P. penetrans*, les femelles sont broyées dans le tube Eppendorf à l'aide d'un micropilon puis le volume est complété à 1ml. La concentration des spores est déterminée après trois comptages dans une cellule de Malassez et rapportée au ml de la suspension.

Les spores de *P. penetrans* peuvent aussi être extraites en broyant au Waring Blender des racines fraîches ou en mettant en suspension de la poudre de racines sèches. La suspension ainsi obtenue est directement filtrée sur des tamis superposés de 100, 50, 32, 20 et 10 μm (Davies *et al.*, 1988). La concentration des spores est déterminée et rapportée au volume de la suspension ou au gramme de racines.

ANALYSES PHYSICO-CHIMIQUES DES SOLS

1. LA TEXTURE ET LA DENSITÉ RÉELLE

La granulométrie est réalisée par analyse mécanique après destruction de la matière organique à l'eau oxygénée. Les pourcentages de sables grossiers (200 μ m à 2mm), de sables fins (50 à 200 μ m), de limons grossiers (20 à 50 μ m), de limons fins (2 à 20 μ m) et d'argiles (<2 μ m) sont déterminés.

La densité réelle D_s , ou densité absolue, est définie comme étant le rapport du poids de l'échantillon sec sur le poids d'un volume d'eau équivalent au volume des solides (V_s).

$$D_s = \frac{\text{poids de l'échantillon sec}}{\text{poids d'un volume d'eau} = V_s}$$

Ces mesures sont faites au Laboratoire de Chimie de l'ORSTOM de Dakar. Les valeurs pédologiques mesurées sont représentées en annexe 1.

2. LA POROSITÉ ET LA CAPACITÉ AU CHAMP

On appelle porosité (P) d'un échantillon, le volume des vides du sol exprimé en % du volume total (Bonneau & Souchier, 1979). C'est le rapport du volume non occupé par la matière solide (volume des vides V_v) au volume total (V). V est en fait un volume apparent et V_s le volume des solides.

$$P = \frac{V_v}{V} \text{ avec } V = V_v + V_s$$

Comme il n'est pas facile d'estimer le volume des vides, celui-ci est exprimé en masse volumique (M) plus facile à mesurer.

$$M = \frac{\text{masse de l'échantillon sec}}{\text{volume apparent}}$$

Ce rapport est égal à celui que représente la densité apparente (D_a) :

$$D_a = \frac{\text{poids de l'échantillon sec}}{\text{poids d'un volume d'eau} = V}$$

On en déduit que $D_a = D_s \cdot (1-P)$ et que, par conséquent : $P = 1 - \frac{D_a}{D_s}$

La capacité au champ (CAPAC) correspond à l'humidité du sol observée après arrêt du drainage (Bonneau & Souchier, 1979). N'étant pas dans les conditions optimales pour mesurer la capacité au champ, nous l'avons suppléée par la capacité de rétention en eau. Le sol initialement prélevé pour la mesure de la densité apparente est saturé en eau *in situ* dans des cylindres de densité (Figure 10), puis ressuyé. Après avoir déterminé le poids frais (Pf), l'échantillon est mis à l'étuve à 105°C pendant 72 heures. Son poids sec (Ps) est mesuré. La capacité de rétention (CR) en eau est déduite par la différence $CR = P_f - P_s$

Les valeurs mesurées sont en annexe 2.



Figure 10. A) Prélèvement de sol pour la mesure de la densité apparente. B) Saturation des sols pour évaluer la capacité de rétention en eau (CR).

3. DISPERSION ET FRACTIONNEMENT GRANULOMÉTRIQUE DU SOL

3.1. Dispersion

Du sol séché à température ambiante (20 à 25g selon la texture) est tamisé à 2 mm et mis en solution dans 150 ml d'eau distillée. Trois méthodes de dispersion ont été appliquées (Figure 11) :

i) trempage dans l'eau pendant 15 mn puis homogénéisation par agitation manuelle pendant 30 secondes.

ii) agitation pendant 16 heures sur un agitateur orbital à 120 trs/mn en présence de 3 billes d'agate de 1cm de diamètre.

iii) agitation pendant 16 heures sur un agitateur orbital à 120 trs/mn en présence de NaOH 0,1N qsp pH<10.

3.2. Fractionnement

La suspension est passée à travers une colonne de tamis de 200, 50 et 20 μ m de maille. Après rinçage, les différentes fractions granulométriques sont récupérées et séchées à 105°C à l'étuve pendant 72 heures puis pesées (Figure 11).

Du fait que dans ce protocole la dispersion totale n'est pas atteinte, pour apprécier le niveau de dispersion du sol, les poids des fractions isolées par chacune de ces méthodes sont comparés à ceux des fractions isolées par l'analyse mécanique.

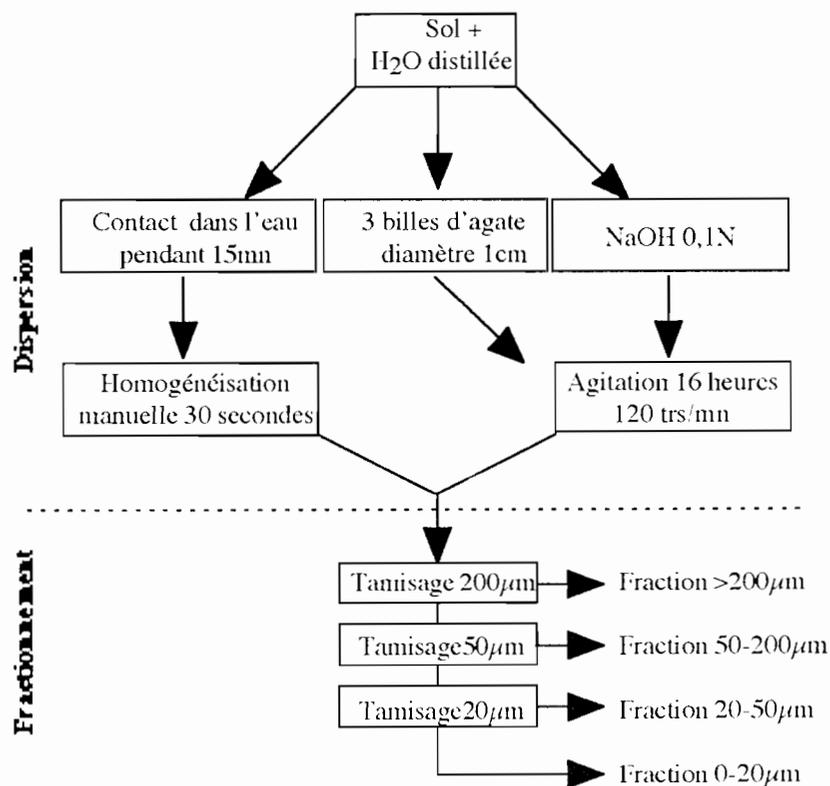


Figure 11. Modes opératoires de la dispersion et du fractionnement granulométrique du sol.

4. STABILITÉ DES AGRÉGATS

4.1. Isolement des agrégats

Du sol frais (40g) ou séché à l'air libre (20 à 25g) est trempé pendant 15 minutes dans 150 ml d'eau distillée. La solution est ensuite passée à travers une colonne de tamis de 200, 100, 50 et 20 μm . Après un rinçage délicat, afin d'éviter de casser les agrégats, les fractions sont récupérées et séchées à l'étuve à 105°C pendant 72 heures puis pesées (Figure 12).

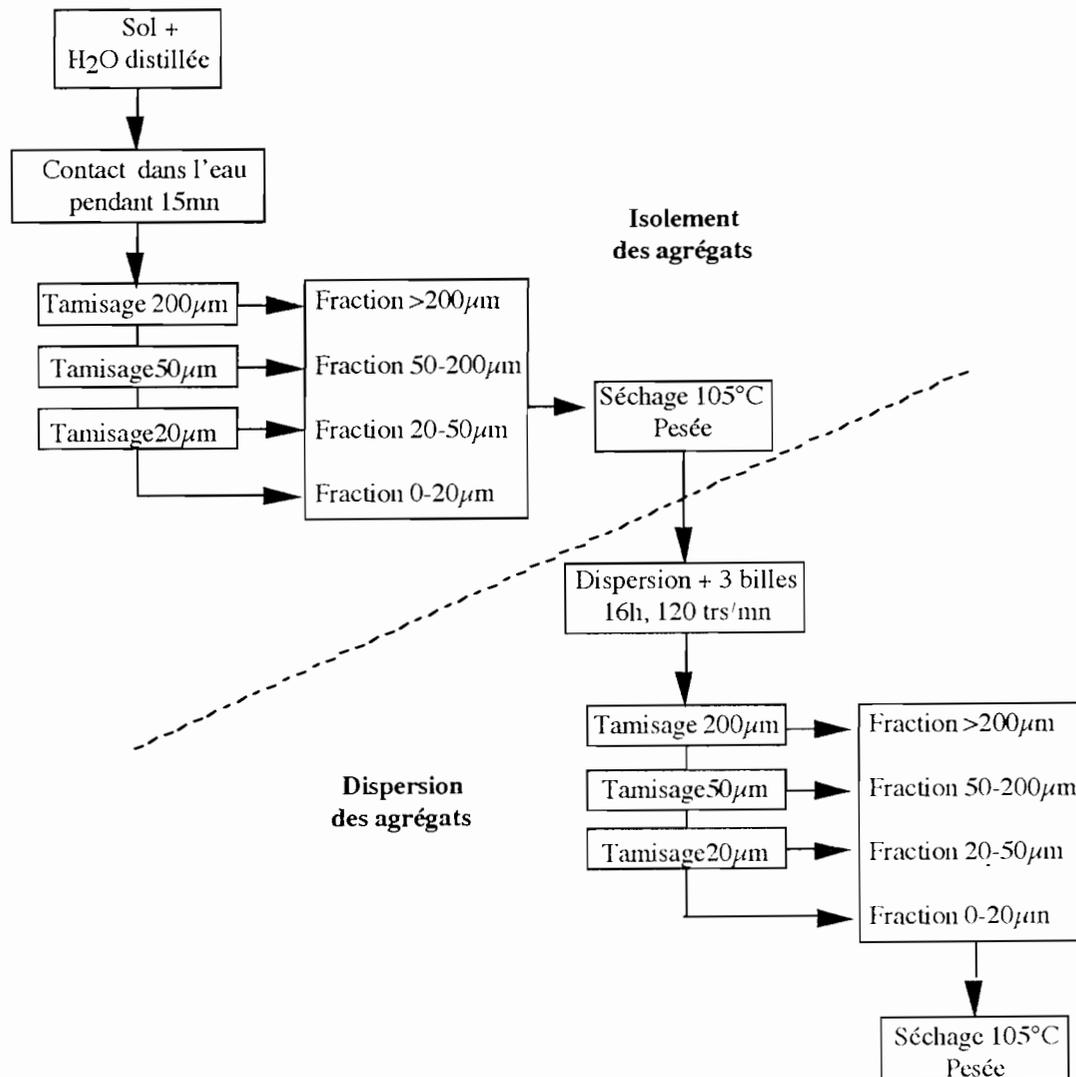


Figure 12. Modes opératoires de l'étude de la stabilité des agrégats.

4.2. Texture des agrégats

Chacune des classes d'agrégats est remise en solution dans de l'eau distillée (Figure 12). Elles sont ensuite soumises à une dispersion physique pendant 16 heures sur un agitateur orbital à 120 trs/mn en présence de 3 billes d'agate de 1cm de diamètre et repassées à travers

une colonne de tamis de 200, 50 et 20 μm . Les nouvelles fractions sont récupérées et séchées à l'étuve à 105°C pendant 72 heures puis pesées.

5. CARACTÉRISTIQUES CHIMIQUES DU SOL

La caractérisation des propriétés chimiques du sol a porté sur : les bases échangeables (Na^+ , K^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+}), l'acidité d'échange (Al^{3+} et H^+), la capacité d'échange cationique (CEC), les ions sulfates (SO_4^-) et chlorure (Cl^-), la quantité totale de cations et d'anions, la teneur en carbone (C) et azote (N) et l'acidité (pH). Elle a été réalisée au Laboratoire de Chimie de l'ORSTOM. Les résultats sont représentés en annexe 1.

BASES LOGISTIQUES DES EXPÉRIMENTATIONS

1. EXPÉRIMENTATIONS AU CHAMP

1.1. Situation et climat

L'étude de la distribution spatiale du complexe parasitaire *Meloidogyne-Pasteuria* a été menée sur une parcelle expérimentale située à l'ENSA de Thiès à 75 km à l'Est de Dakar (14°45-14°50N ; 16°45-16°50W).

Thiès se situe dans la zone climatique sahélo-sénégalaise (Zanté, 1983) caractérisée par une unique et courte saison des pluies de juillet à septembre. La situation pluviométrique a été particulièrement irrégulière et déficitaire de 1990 à 1995. La température moyenne de l'air, du sol et l'humidité relative de l'air sont constantes d'une année à l'autre (Tableau 2).

Tableau 2. Données météorologiques de Thiès de 1990 à 1995 (Station de l'ENSA, Thiès).

Années	Température de l'air (°C)	Température du sol* (°C)		Humidité relative (%)	Pluviométrie annuelle (mm)
		minimale	maximale		
1990	26,5	28,2	33,9	73	415
1991	24,9	27,7	34,3	70	252
1992	24,8	27	34	73	365
1993	25,5	27,6	34,6	69	260
1994	25,2	27,3	35,4	76	474
1995	26,2	27,6	36,2	84	292

* entre 10 et 50 cm de profondeur.

1.2. Dispositif

Le sol est un sol sablo-argileux (Mateille *et al.*, 1995), naturellement infesté en *M. javanica* et en *P. penetrans*.

Il est cultivé en aubergine africaine *Solanum aethiopicum* cv. Soxna à raison d'un plant tous les mètres (inter-et intra-ligne) repiqués à l'âge de six semaines. De forme carrée de 30 mètres de côté, la parcelle a été échantillonnée suivant une grille carrée de 100 points espacés tous les 3 mètres. Les lignes de prélèvements sont référencées de A à J et les points dans la ligne sont référencés de 1 à 10.

Elle est irriguée avec 6 asperseurs espacés de 10 mètres les uns des autres pendant 40 mn par jour.

2. EXPÉRIMENTATIONS AU LABORATOIRE

2.1. Les sols étudiés

Les expérimentations ont porté sur trois sols (Tableau 1). L'un d'eux, sableux, est un sol "Niayes" et provient d'une zone non cultivée de la station expérimentale du Centre de Développement Horticole (ISRA) à Cambéréne. Un autre, argileux, provient d'une zone non cultivée de la vallée occidentale du fleuve Sénégal. Le troisième, sablo-argileux est un sol "Dior" provenant de la station expérimentale de l'ENSA de Thiès.

2.2. Le matériel biologique

Le matériel végétal est constitué de plants de tomate (*Lycopersicon esculentum*) cv. Roma, sensibles à *M. javanica*.

Les juvéniles de *M. javanica* sont issus des masses d'oeufs prélevées sur des racines infestées de tomate cv. Roma et mises à éclore (cf. "Analyses nématologiques"). Pour les expériences nécessitant beaucoup de juvéniles, ceux-ci sont extraits des racines placées en chambre à brouillard.

Les spores de *P. penetrans* proviennent de femelles infestées récoltées sur des racines d'aubergine africaine dans la parcelle expérimentale décrite plus haut.

2.3. Les supports techniques

2.3.1. Etude du transport des organismes dans le sol

Deux types de dispositifs sont utilisés :

- des colonnes de PVC de 10 cm de haut et 1,5 cm de diamètre intérieur (16 cm³ utiles), fermées à une extrémité par un tamis de 50µm, sont remplies avec du sol tamisé à 1mm, jusqu'à une hauteur de 9 cm. Le sol est saturé par de l'eau distillée puis ressuyé. Des spores de *P. penetrans* sont inoculées dans l'horizon superficiel du sol. Les colonnes sont enfin placées sur des flacons de 500 ml au dessous d'une rampe de goutte à goutte, à débit réglable, reliée à une bonbonne d'eau distillée (Figure 13A). Les débits sont fixés à 10 gouttes/mn (100µl/mn) pour les sols sableux et sablo-argileux et à 8 gouttes/mn (80µl/mn) pour les sols argileux.
- des colonnes de PVC de 20 cm de long et 5 cm de diamètre intérieur (300 cm³ utiles), fermées à une extrémité par un tamis de 50µm, sont remplies avec du sol tamisé à 1mm. Une semaine après avoir repiqué des plants de tomate cv. Roma, les juvéniles de *M. javanica* infestés de spores de *P. penetrans* sont inoculés. Les colonnes sont placées au dessus de boîtes de récupération de l'eau de percolation (Figure 13B). Un arrosage variable en fonction des traitements est appliqué quotidiennement.

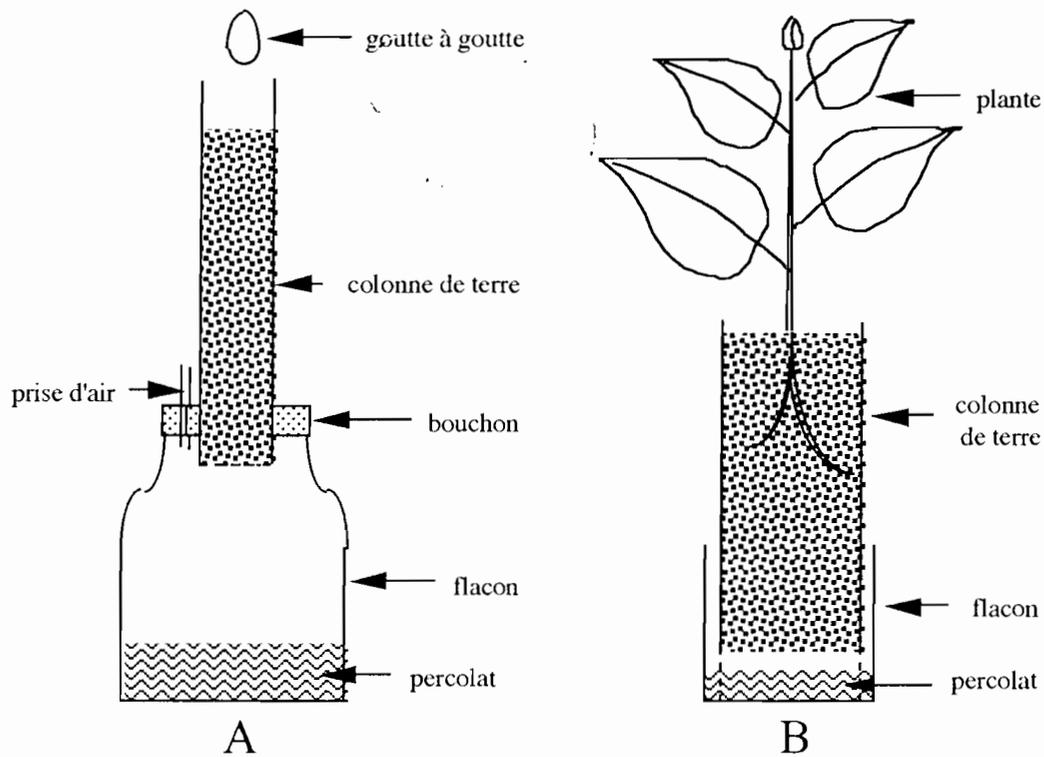


Figure 13. Dispositifs expérimentaux pour l'étude du transport des spores de *Pasteuria penetrans* dans le sol.

2.3.2. Développement des populations des organismes dans le sol

Des gaines de polyéthylène noir de 28 cm de long et 12 cm de diamètre intérieur (300 cm³ utiles) sont remplies avec du sol tamisé à 1mm. Une semaine après avoir repiqué des plants de tomate cv. Roma, les juvéniles de *M. javanica* infestés de spores de *P. penetrans* sont inoculés. Les gaines sont placées sous ombrière à température ambiante et lumière naturelle. Un arrosage de 30 ml est appliqué quotidiennement.

RÉSULTATS

NOUVELLE METHODE D'EXTRACTION DES SPORES DE *PASTEURIA* *PENETRANS* DU SOL

1. OBJECTIF

Dans cette étude méthodologique, nous proposons d'améliorer la technique d'extraction des spores de *P. penetrans* par trois méthodes de dispersion du sol avant le comptage des spores. L'objectif est de pouvoir extraire 100% des spores introduites dans le sol (cf. méthodes classiques).

2. RAPPEL DU PROTOCOLE D'ÉTUDE.

Le protocole expérimental est décrit dans le paragraphe "détection directe" du chapitre "Analyse des populations de *Pasteuria penetrans*" (cf. Matériels et Méthodes).

3. RÉSULTATS

3. 1. Distribution pondérale des fractions isolées par les trois modes de dispersion

3.1.1. Cas du sol sablo-argileux

Le bilan pondéral des fractions isolées est identique quelle que soit la méthode de dispersion (98,77 ; 98,83 et 98,9% pour les méthodes respectivement classique, à billes et au NaOH), et ne diffère pas significativement de celui de l'analyse mécanique (99,18%). A l'exception de la fraction 20-0 μ m (Figure 14), les masses pondérales ne diffèrent pas significativement par classe granulométrique quelle que soit la méthode de dispersion. En effet, dans cette fraction, les masses pondérales obtenues par l'analyse mécanique, les dispersions aux billes et au NaOH sont significativement plus élevées que celles de la méthode classique (dispersion douce). On note une augmentation de 2 à 12% de la masse pondérale avec l'accroissement de l'énergie de dispersion. Cette augmentation de poids proviendrait de la destruction des agrégats dans les fractions >200 et 200-50 μ m.

Les fractions pondérales >200 et 200-50 μ m sont significativement les plus abondantes.

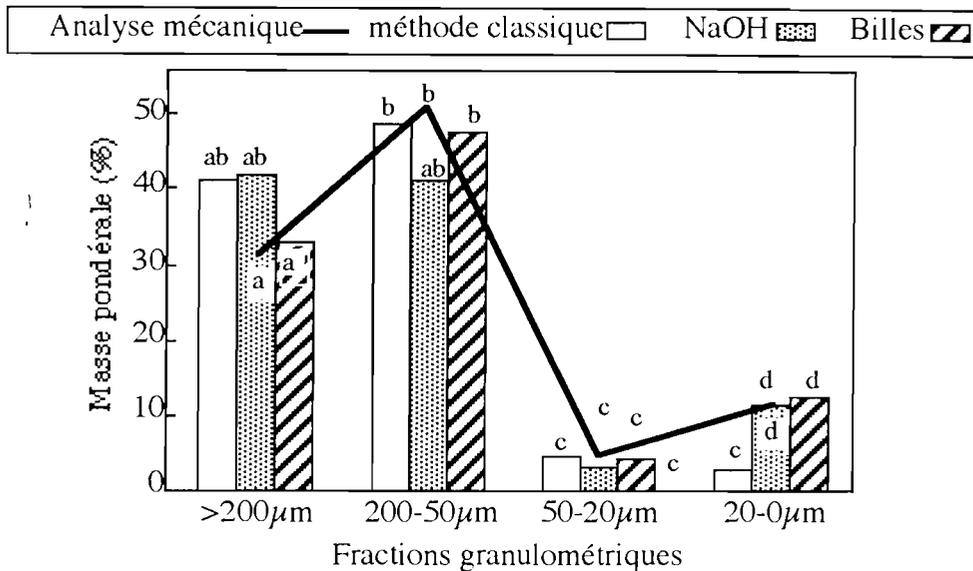


Figure 14. Répartition pondérale des fractions granulométriques du sol sablo-argileux isolées par différentes méthodes de dispersion (les données suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes, $p > 0,05$).

3.1.2. Cas du sol argileux

Le bilan pondéral est de 96,45 ; 97 et 98,3% pour les méthodes classique, à billes et au NaOH et de 100% pour l'analyse mécanique. Les fractions pondérales (Figure 15) obtenues sont identiques pour les méthodes de dispersion à forte énergie (billes, NaOH et analyse mécanique), mais très différentes de celles de la méthode classique. En fait, par la méthode classique, les masses pondérales sont significativement plus abondantes ($p = 0,02$) dans les fractions >200 et $200-50\mu\text{m}$. Avec l'accroissement de l'énergie de dispersion, la fraction $20-0\mu\text{m}$ a fortement augmenté aux dépens des fractions >200 et $200-50\mu\text{m}$. Elle est 6 fois plus élevée que celle obtenue avec la méthode classique.

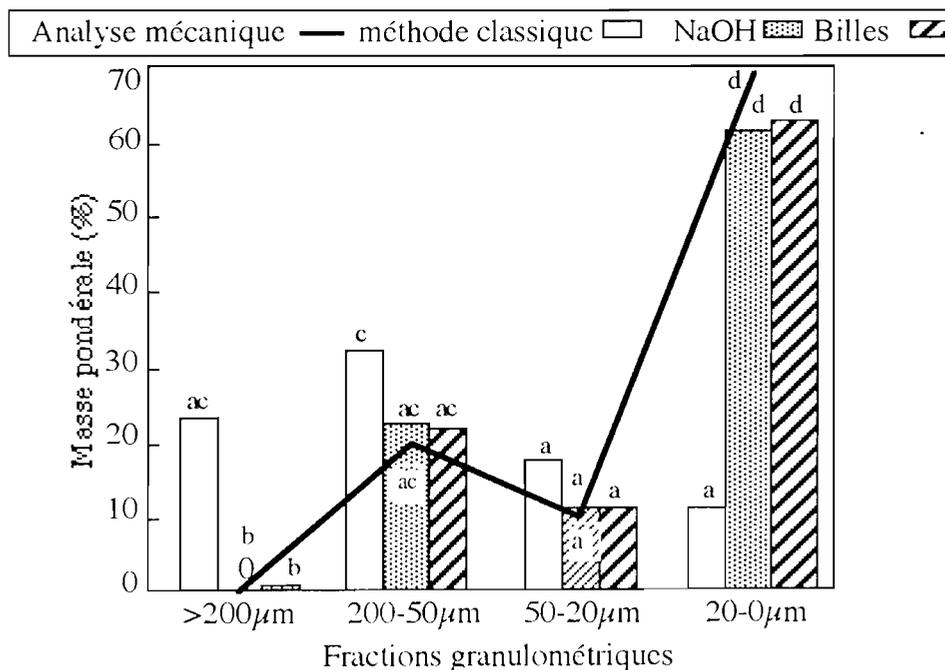


Figure 15. Répartition de la masse pondérale par fraction granulométrique du sol argileux obtenue par différentes méthodes de dispersion (les données suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes, $p > 0,05$).

3.2. Taux de recouvrement des spores de *P. penetrans*

Le taux de recouvrement des spores est calculé en rapportant le nombre de spores extraites au nombre total de spores inoculées dans le sol.

3.2.1. Cas du sol sablo-argileux

Le taux de recouvrement en spores de *P. penetrans* est d'environ 50% pour la méthode classique et ne diffère pas significativement de celui après dispersion du refus du filtre de 0,6 μ m (hypothèse 1). Dans le cas des extractions à forte énergie de dispersion (hypothèse 2), le taux de recouvrement augmente significativement et atteint 87% soit un accroissement d'environ 40% par rapport à la méthode classique (Figure 16A). Les deux méthodes de l'hypothèse 2 (dispersion du sol total par les billes ou par NaOH 0,1N) présentent un taux de recouvrement identique.

3.2.2. Cas du sol argileux

Le taux de recouvrement de *P. penetrans* est faible mais identique (22%) entre la méthode classique et la dispersion du refus du filtre de 0,6 μ m (hypothèse 1). Il est significativement plus élevé pour les dispersions à billes et à NaOH (hypothèse 2) où il a atteint respectivement 75 et 77% (Figure 16B). On note une augmentation du taux de recouvrement d'environ 50% par rapport à la méthode classique.

On remarque que le taux de recouvrement maximal (100%) n'a jamais été atteint et que l'on a toujours extrait plus de spores du sol sablo-argileux que du sol argileux.

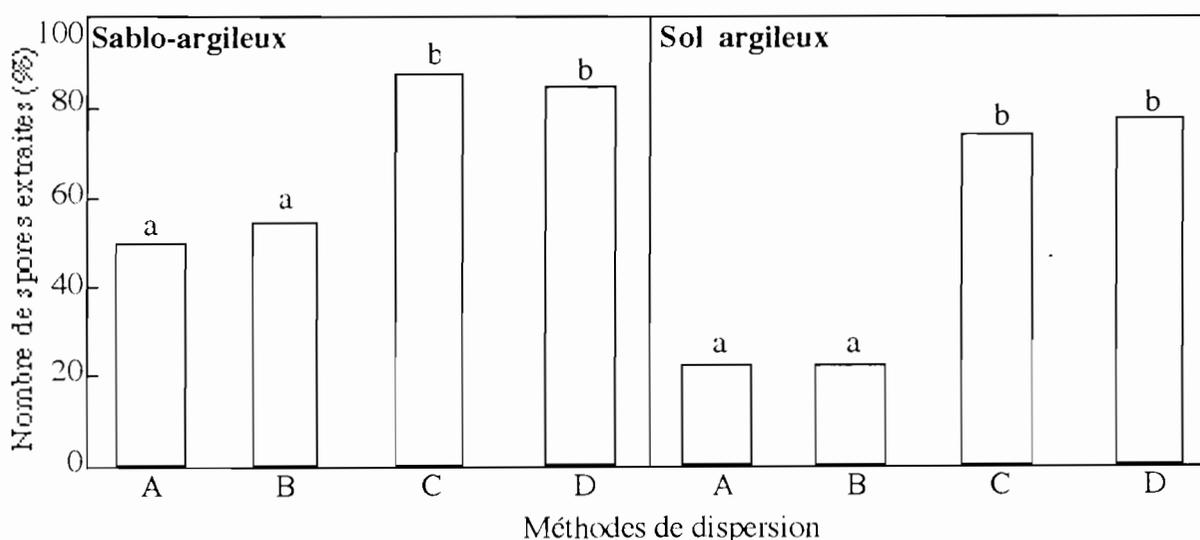


Figure 16. Taux de recouvrement des spores de *Pasteuria penetrans* du sol sablo-argileux et du sol argileux selon la méthode de dispersion du sol (les données suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes, $p > 0,05$).

4. CONCLUSION

L'extraction de spores de *P. penetrans* a été améliorée par la dispersion du sol total, la dispersion du refus du tamis 0,6 μ m n'ayant pas donné de rendement plus satisfaisant que le comptage direct sans dispersion.

En rapport avec la distribution pondérale des fractions isolées, on pourrait dire que les spores de *P. penetrans* non extraites seraient retenues par les particules agrégées en liaison avec les débris organiques végétaux (humus mature ou pas), ce qui abaisserait le rendement d'extraction. Avec l'application d'une dispersion violente, aussi bien les agrégats que certains débris végétaux - en assemblage avec des fibres et des produits issus d'activités microbiennes créant des associations moins stables (floculation de matières organiques) qui retiendraient les spores (adsorption électrostatique et/ou hydrophobique [Mozes *et al.*, 1987]) se trouvent dilacérés. Cette rupture des agrégats et la dispersion des particules minérales ou organiques relargueraient les spores dans la solution du sol, d'où une augmentation de leur taux d'extraction.

Par ailleurs, le fait qu'une proportion non négligeable de spores demeure encore non détectable dans le sol argileux, même après dispersion du sol pourrait être dû à la turbidité de la suspension qui réduirait la visibilité pendant le dénombrement des spores. De même, les spores de *P. penetrans*, de par leur petite taille et leur réfringence, pourraient être confondues à des particules minérales dans une solution de sol bien dispersé (Hewlett & Serracin, 1996). Ceci augmenterait l'erreur d'appréciation.

Enfin, l'égalité des rendements d'extraction après dispersion du sol total par les méthodes aux billes et au NaOH, nous amène à retenir la dispersion aux billes pour la suite des expériences : cette méthode est simple et peu coûteuse.

INFLUENCE DES FACTEURS PHYSICO-CHIMIQUES SUR LA DISTRIBUTION PARCELLAIRE DE L'INFESTATION DES JUVENILES DE *MELOIDOGYNE JAVANICA* PAR *PASTEURIA PENETRANS*

1. OBJECTIFS

La lutte biologique contre les nématodes du genre *Meloidogyne* à l'aide de l'actinomycète parasitoïde *Pasteuria penetrans* s'est fortement développée récemment (Stirling, 1988). Mais la capacité de cet organisme à réguler le développement des populations de nématodes à un seuil économiquement tolérable varie selon les situations agro-climatiques (Spaull, 1984 ; Mateille *et al.*, 1995). En effet, la distribution et la virulence de *P. penetrans* paraissent très hétérogènes selon les types des sols, mais aussi pour un même sol à l'échelle parcellaire (Dabiré, 1995). La méconnaissance des interactions plante-sol pourrait être la principale cause de cette variabilité. Sachant qu'au stade infestant, *P. penetrans* se trouve dans le sol sous forme de spores libres (Stirling, 1984), les propriétés édaphiques pourraient avoir une influence sur son action parasitaire (Mateille *et al.*, 1996). L'amélioration de l'efficacité de souches indigènes s'impose quelle que soit l'échelle de répartition. C'est dans ce souci que notre étude a tenté de recenser, en conditions naturelles, les différents facteurs qui affectent le maintien des populations de *P. penetrans* capables de gérer celles du nématode. Parmi ces facteurs, après avoir écarté la variabilité spécifique des nématodes du genre *Meloidogyne*, nous aborderons les facteurs de transport des spores dans le sol (irrigation) et les facteurs physico-chimiques du sol.

Toutes les études ont porté sur la distribution parcellaire de *P. penetrans*.

2. RAPPEL DU PROTOCOLE D'ÉTUDE

Cette étude a pour objectif de cartographier la distribution parcellaire des juvéniles de *M. javanica* totaux et infestés par *P. penetrans* et de la comparer à celle des caractéristiques pédologiques (Wallace *et al.*, 1993).

Les nématodes sont extraits du sol suivant la technique de Seinhorst (1962) et le nombre de juvéniles infestés par *P. penetrans* est estimé. Le nombre de spores de *P. penetrans* est évalué après dispersion du sol total aux billes (cf. Matériels et méthodes).

3. DISTRIBUTION DE *MELOIDOGYNE JAVANICA* ET DE *PASTEURIA PENETRANS*

- 3 semaines après le repiquage de plants d'aubergine africaine (*Solanum aethiopicum*), du sol rhizosphérique est prélevé au niveau des 100 points de la grille de prélèvement, et une analyse nématologique est faite : estimation du nombre total de juvéniles, du pourcentage de juvéniles infestés par *P. penetrans* et du taux d'encombrement des juvéniles en spores de *P. penetrans*.

- 15 semaines après repiquage, une deuxième analyse nématologique est faite et le nombre de spores de *P. penetrans* est estimé par gramme de sol rhizosphérique.

Les résultats sont cartographiés à l'aide du logiciel Microsoft Excel 5[®].

Les résultats issus du premier prélèvement effectué trois semaines après le repiquage des plants sont très hétérogènes à cause de nombreux plants manquants. Néanmoins, la répartition des populations de juvéniles montre que la parcelle est infestée de façon homogène avec 0 à 6000 juvéniles par dm³ de sol, avec cependant quelques tâches peu étendues infestées avec plus de 6000 individus E1, F1, G10 et J2 (Figure 17A).

En revanche, le taux d'infestation des populations de *M. javanica* par *P. penetrans* est plus hétérogène, plus de la moitié de la population des juvéniles étant très infestée (75-100%) par *P. penetrans* (Figure 17B).

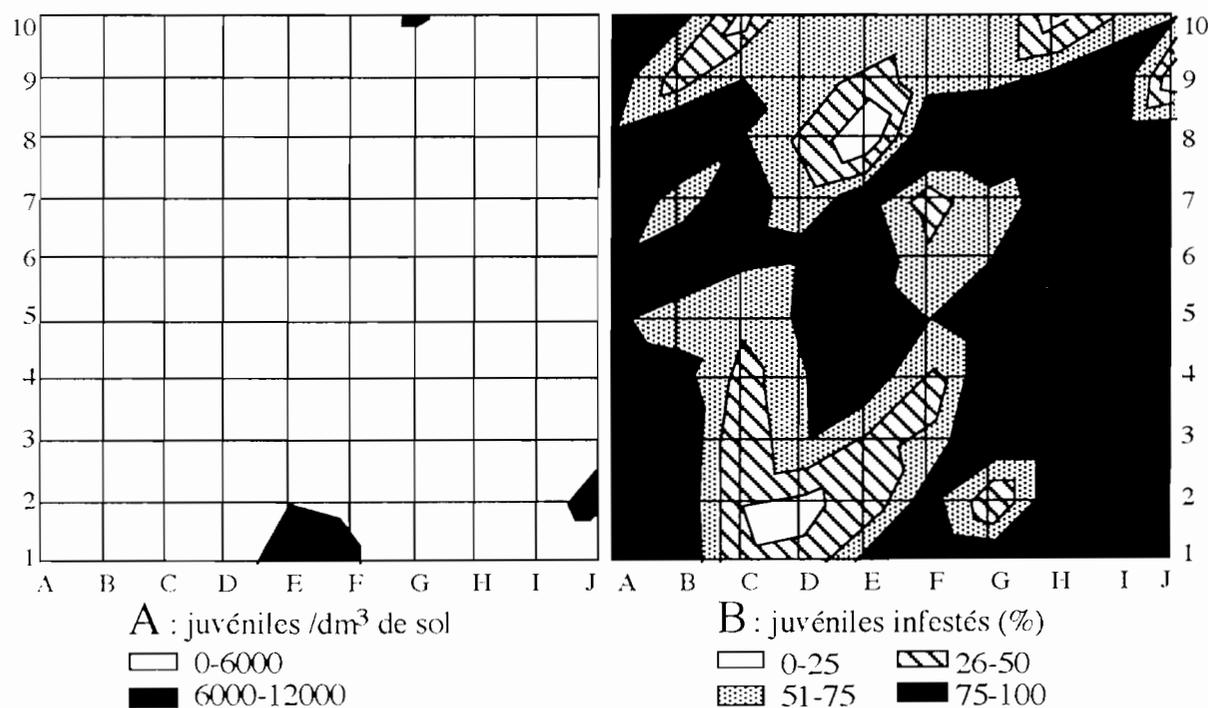


Figure 17. Répartition parcelle des populations totales de juvéniles de *Meloidogyne javanica* (A) et des juvéniles infestés par *Pasteuria penetrans* (B) trois semaines après repiquage.

Quinze semaines après repiquage, la répartition des juvéniles de *M. javanica* est très hétérogène (Figure 18A), avec quatre grands foyers à populations élevées (24000 à 48000 juvéniles par dm^3 de sol) centrés aux points B6, D9, E9, E10, G8 et G10, et des foyers à populations moyennes (16000 à 24000 juvéniles par dm^3 de sol). Les effectifs de juvéniles sont très supérieurs à ceux mesurés au cours du prélèvement précédent.

Les juvéniles infestés (Figure 18B) se répartissent essentiellement dans deux grandes zones latérales séparées par une zone de faible infestation. Par conséquent, quatre situations caractéristiques sont observées :

- des zones (A6, B6) très infestées en juvéniles de *M. javanica* (24000-48000J2/ dm^3) dont la plupart est infestée par *P. penetrans* (60-80%) : zones M+P+.
- des zones (D9, E10, E9, G10) très infestées en juvéniles de *M. javanica* dont la plupart est peu infestée par *P. penetrans* (0-20 à 20-40%) : zones M+P-.
- des zones (A3, C5, H2, I10, J5) peu infestées (0-8000J2/ dm^3) en juvéniles de *M. javanica* (0-8000/ dm^3) dont la plupart est très infestée par *P. penetrans* (80-100%) : zones M-P+.
- des zones (C1, D2, E8, F2, F10) peu infestées en juvéniles de *M. javanica* (0-8000J2/ dm^3) dont la plupart est peu infestée par *P. penetrans* (0-20%) : zones M-P-.

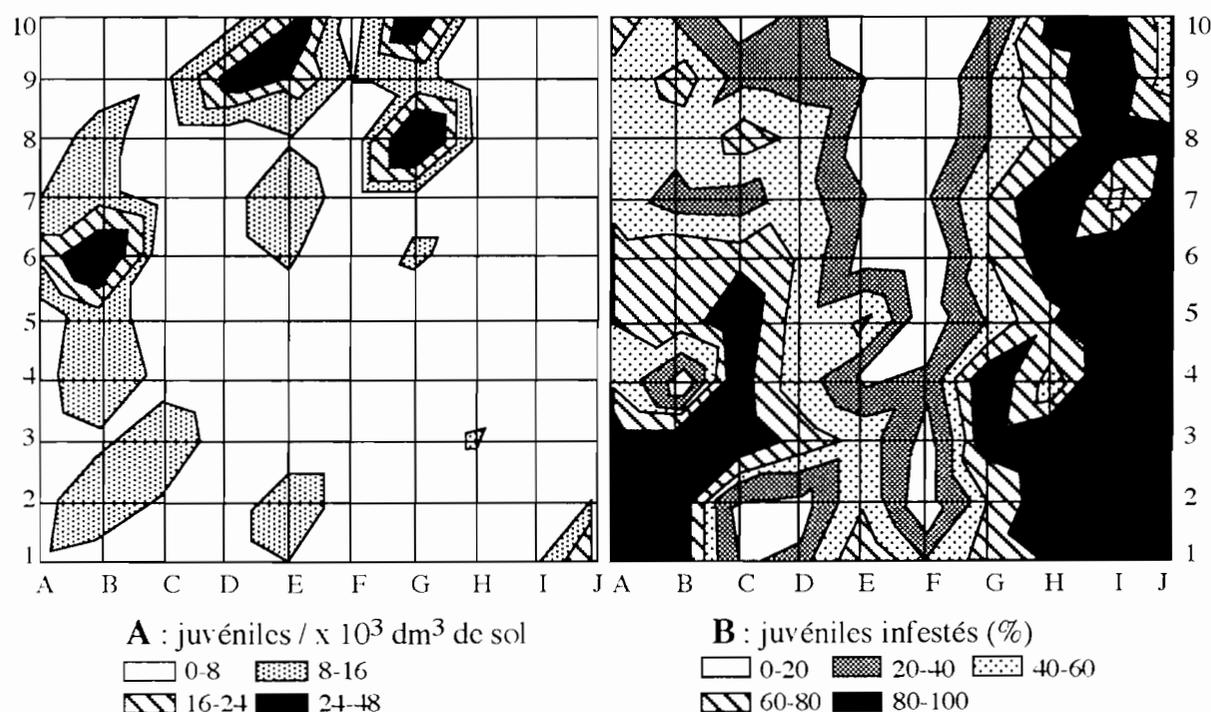


Figure 18. Répartition parcelle des populations totales de juvéniles de *Meloidogyne javanica* (A) et des juvéniles infestés par *Pasteuria penetrans* (B) quinze semaines après repiquage.

Le dosage direct des spores de *P. penetrans* dans le sol révèle également une répartition parcelle hétérogène des spores libres, avec trois situations caractéristiques (Figure 19) :

- des zones (A4, A8-9, B5-7, C5, 17, J6-7) très infestées en spores de *P. penetrans* (16000-32000 spores/g de sol).
- des zones (A5-6, B3, B9-10, H1-3, H9-10, J1, J3, J8-10) moyennement infestées en *P. penetrans* (8000-16000 spores/g de sol).

- des zones (D4-10, E1-10, F1-8) peu infestées en *P. penetrans* (0-8000 spores/g de sol).

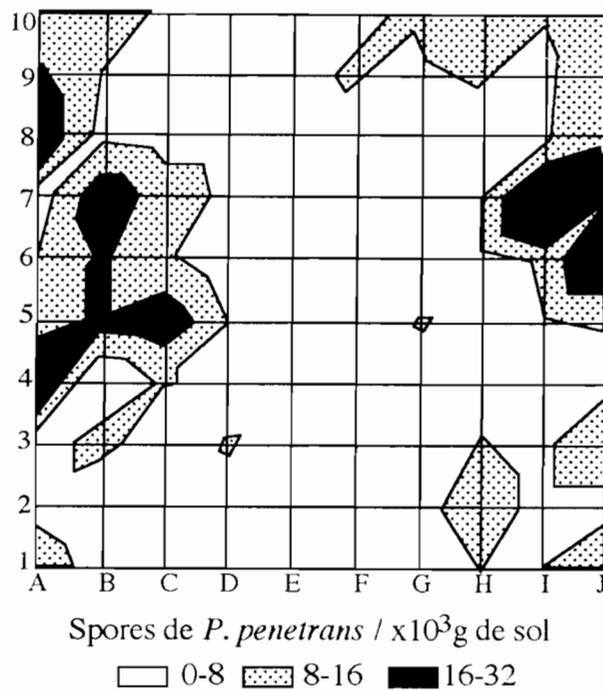


Figure 19. Répartition des spores libres de *Pasteuria penetrans* dans le sol ($\times 10^3$ /g de sol).

4. DISTRIBUTION DES FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX

La nécessité d'intégrer plusieurs variables décrivant l'épidémiologie de l'infestation des juvéniles implique l'utilisation de méthodes statistiques multivariées.

4.1. Eau d'irrigation

Le plan d'irrigation réalisée par six sprinklers impose des surfaces de recouvrement double et quadruple (Figure 20A). Cela s'est évidemment traduit par une répartition hétérogène de la quantité d'eau reçue par la parcelle (Figure 20B), avec un gradient transversal allant des fortes précipitations au centre vers les plus faibles sur les bordures. Nous remarquons que les zones les plus arrosées coïncident avec celles dont les proportions de juvéniles de *M. javanica* infestées par *P. penetrans* sont les moins importantes (Figure 18B).

4.2. Caractéristiques pédologiques

Les fractions granulométriques supérieures à $200 \mu\text{m}$, sont réparties de manière hétérogène (Figure 21A), plus fréquentes au centre que sur les bordures suivant un gradient transversal. Il en est de même pour les fractions inférieures à $20 \mu\text{m}$ (Figure 21B), mais réparties à l'inverse des particules grossières.

On remarque un recouvrement des zones de répartition des fractions granulométriques les plus grossières et les plus fines avec les zones de distribution de l'irrigation.

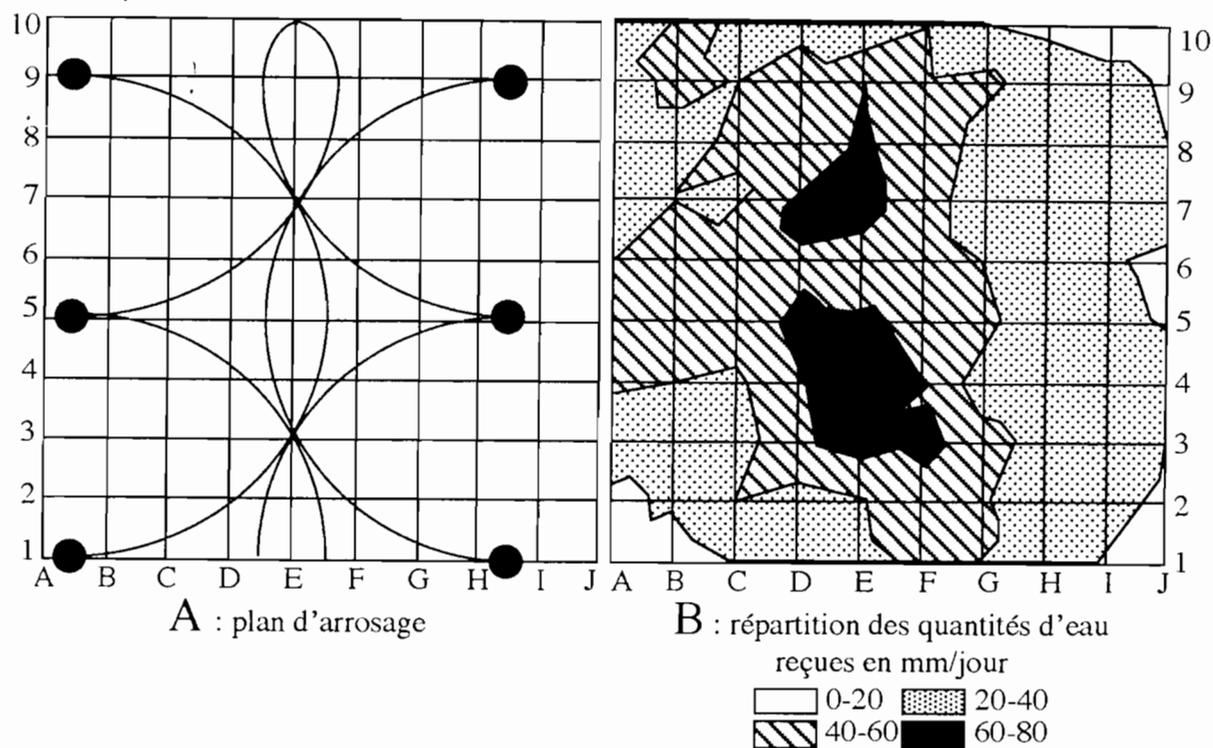


Figure 20. Plan (A) et répartition parcellaire (B) de l'irrigation (mm/jour).

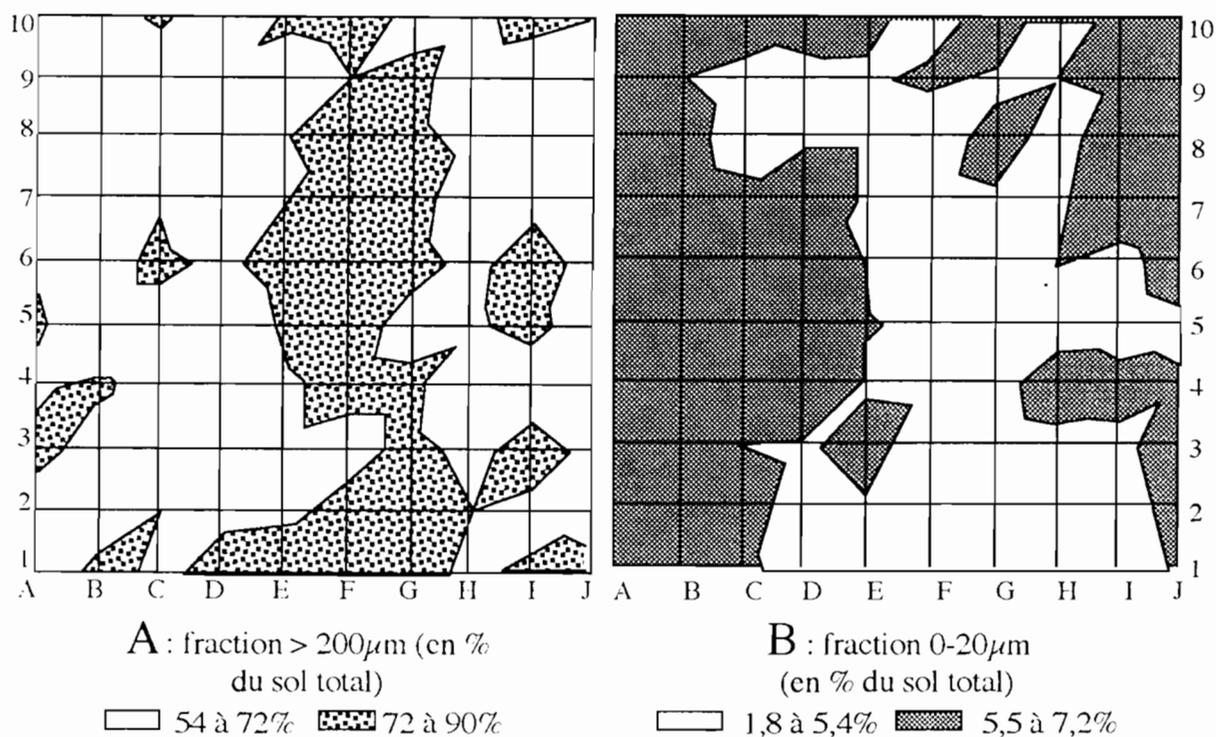


Figure 21. Distribution parcellaire de la masse pondérale (% du sol total) des fractions granulométriques >200µm (A) et 0-20µm (B).

4.3. Recherche d'une structure de la parcelle par rapport aux variables pédologiques

Une analyse en composantes principales (ACP) normée est faite sur les variables pédologiques pour caractériser la structure de la parcelle. Les variables retenues sont (Tableau 3) :

- pédologiques : sables grossiers et fins, limons grossiers et fins, argiles, matière organique, azote, potentiel matriciel (pF), acidité (pH), capacité d'échange cationique, calcium, magnésium, potassium, sodium, chlorure, sulfate et phosphate.
- biologiques : juvéniles totaux de *M. javanica* et spores libres de *P. penetrans*.

Tableau 3. Variables du sol et codes affectés dans les analyses.

Variables	Code	Variables	Code
Sables grossiers	SaG	Capacité d'échange	CEC
Sables fins	SaF	Calcium	Ca
Limons grossiers	LiG	Magnésium	Mg
Limons fins	LiF	Potassium	K
Argiles	Arg	Sodium	Na
		Chlorure	Cl
Matière organique	Mo	Sulfate	SO ₄
Azote	N	Phosphate	P
Potenciel matriciel pF2,2 ; pF3 ; pF4,2	pF2, pF3, pF4	Juvéniles totaux de <i>M. javanica</i>	MJT
Acidité	pH	Spores de <i>P. penetrans</i>	SPP

L'axe F1 du plan factoriel (Figure 22A), qui explique 34,2% de la structure, est essentiellement caractérisé par un gradient textural indiquant une opposition entre les sables d'une part (SaG et SaF), situés dans les valeurs positives de l'axe, les argiles (Arg) et limons (LiG et LiF) d'autre part, situés dans les valeurs négatives. Les projections sur l'axe F1 de certains éléments, comme le magnésium (Mg), l'azote (N), la matière organique (Mo) et les potentiels matriciels ou pF (pF2, pF3, pF4) sont très proches de celle de l'argile.

L'axe F2, qui explique 16% de la structure, est essentiellement caractérisé par un gradient ionique, avec les ions sodium (Na), chlorure (Cl) et sulfate (SO₄) situés dans les valeurs négatives de l'axe. Nous observons que les variables biologiques "juvéniles de *M. javanica*" (MJT) et "spores de *P. penetrans*" (SPP) ne participent pas à la structure.

La projection des individus dans le plan factoriel n'indique aucune agrégation particulière des échantillons (Figure 22B).

Dans une ACP, la notion de distance entre les variables est abordée par la distance euclidienne et n'insiste pas sur la "similarité" ou les "écarts" entre différents groupes d'individus isolés par la projection factorielle. Le nuage des points donne une configuration telle qu'il est difficile de distinguer des groupes. Par conséquent, le choix d'un autre modèle analytique plus approprié s'est imposé pour étudier le poids des différents groupes, leur proximité ou leur dissimilarité et leur niveau d'interaction.

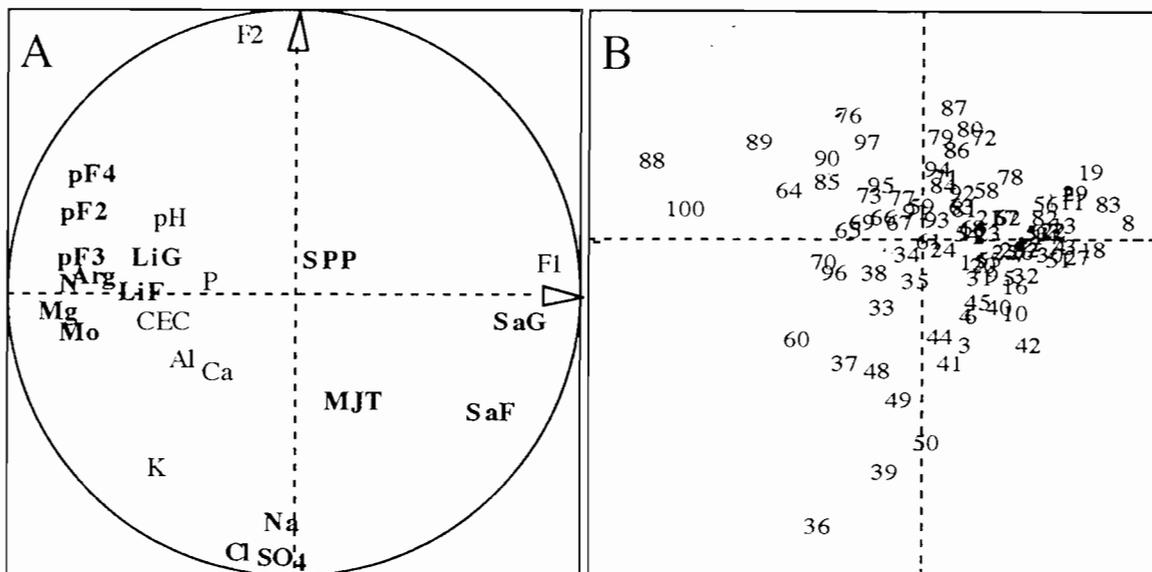


Figure 22. Caractéristiques des échantillons de sol : A = cercle de corrélation des variables de l'ACP normée (voir la légende des variables dans le tableau 4) ; B = dispersion des points dans le plan factoriel F1xF2.

4.4. Classification hiérarchique des individus

Les classifications hiérarchiques ascendantes ou descendantes évaluent la proximité entre les variables par une distance (Tomassone *et al.*, 1993). Il existe plusieurs distances dont le choix tient compte du type de données (Saporta, 1990). Les plus couramment utilisées sont la distance euclidienne, la distance de Mahalanobis, la distance de Minkowski, la distance de Khi 2, la distance de Jaccard et la distance de Russel et Rao.

Les trois premières sont surtout utilisées pour des données numériques. Pour des variables qualitatives à $m_1, m_2, m_3, \dots, m_p$ modalités, les trois dernières sont plus pertinentes. Une classification se représente par un dendrogramme ou arbre de classification. Les différents groupes formés sont contenus dans le tableau de partition.

Nous avons appliqué la classification hiérarchique ascendante (CHA), qui est une représentation disjonctive complète de Moment d'ordre 2, intégrant la distance de Khi 2.

La CHA a porté sur 31 variables :

- les variables utilisées dans l'ACP normée précédente.
- d'autres variables environnementales : irrigation (Irr), porosité (Por), capacité de rétention en eau (CR), fractions granulométriques $>200\mu\text{m}$ (Fg1), $50-200\mu\text{m}$ (Fg2), $20-50\mu\text{m}$ (Fg3) et $0-20\mu\text{m}$ (Fg4).
- la variable MJP représentant les juvéniles infestés par *P. penetrans*.

La partition finale (CHA) est composée de 5 classes de 17, 67, 3, 9 et 4 individus (Figure 23). Chaque classe avec son effectif et ses individus est représentée dans le tableau 4 (troncature de la partition). L'aide à l'interprétation de la partition (contribution des variables quantitatives aux classes, annexe 4) indique que les variables quantitatives qui contribuent aux classes sont les variables "juvéniles totaux de *M. javanica*" (MJT) et "spores de *P. penetrans*" (SPP). En revanche la contribution des classes aux variables montre une dispersion interclasse.

En d'autres termes, la formation des classes a pris en compte de nombreux critères incluant toutes les variables (Tableau 5). Ainsi en fonction du poids des variables, nous avons :

-classe 1 : les variables qui contribuent le plus à la classe (poids ou amplitude de la variable) sont les "juvéniles de *M. javanica* infestés par *P. penetrans*" (MJP), "les fractions 50-200 et 0-20 μ m" (Fg 2 et Fg 4), "les spores totales" (SPP), "la CEC" et "la matière organique" (Mo).

-classe 2 : "l'irrigation" (Irr), "la fraction >200 μ m" (Fg1).

-classe 3 : "la capacité de rétention en eau" (CR), "la fraction 0-20 μ m" (Fg4), "les spores totales" (SPP), "les limons grossiers" (LiG).

-classe 4 : "les juvéniles totaux" (MJT), "les sables grossiers" (SaG), "les sables fins" (SaF).

-classe 5 : "les juvéniles totaux" (MJT), "la porosité" (Por), la fraction 20-50 μ m (Fg 3), "les sables grossiers"(SaG).

Le retour aux données de base (cartographies des différentes variables) nous indique que la classe 1 est caractérisée par une abondance des spores de *P. penetrans*, par une forte concentration des fractions 50-200 et 0-20 μ m et par une irrigation moyenne (20-40mm/ jour). En revanche, la classe 2 se caractérise par une irrigation élevée, une forte proportion des éléments grossiers (>200 μ m), une infestation faible des juvéniles par *P. penetrans* et une population des spores de *P. penetrans* peu élevée. La classe 3 est caractérisée par une forte population de *P. penetrans*, une proportion élevée des éléments fins (0-20 μ m), un faible niveau d'irrigation et d'infestation des juvéniles par *P. penetrans*. Elle présente une similarité avec la classe 1.

Enfin, la classe 4, abondante en sables (grossiers et fins) est caractérisée par une population élevée de *M. javanica* ce qui la rapproche de la classe 5 qui est essentiellement définie sur la base de sa forte population de *M. javanica*.

On note que les classes 1, 2 et 3 sont reliées par la variable irrigation (Irr) qui influence le taux d'infestation (MJP) des juvéniles variant d'une classe à l'autre.

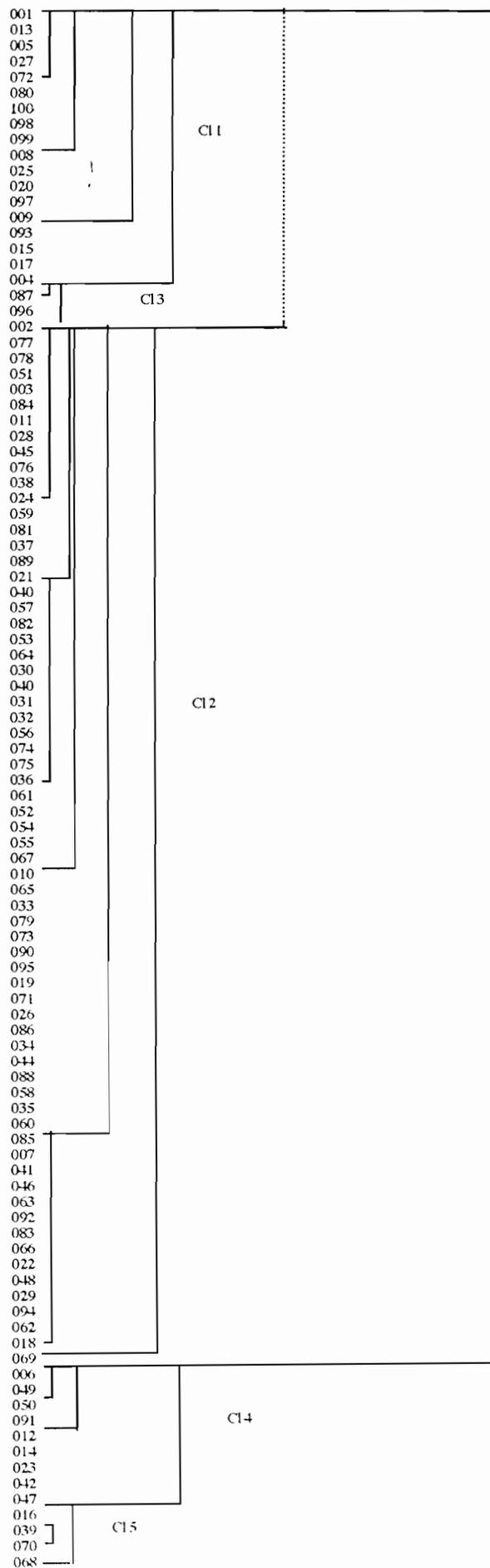


Figure 23. Arbre hiérarchique de la classification ascendante (CHA).

Tableau 4. Troncature de la hiérarchie (partition finale)

N°Classes	Effectif	Description des classes
1	17	001 005 008 009 013 015 017 020 025 027 072 080 093 097 098 099 100
2	67	002 003 007 010 011 018 019 021 022 024 026 028 029 030 031 032 033 034 035 036 037 038 040 041 043 044 045 046 048 051 052 053 054 055 056 057 058 059 060 061 062 063 064 065 066 067 069 071 073 074 075 076 077 078 079 081 082 083 084 085 086 088 089 090 092 094 095
3	3	004 087 096
4	9	006 012 014 023 042 047 049 050 091
5	4	016 039 068 070

4.5. Recherche des variables discriminantes

Une analyse factorielle discriminante (AFD) est effectuée sur les variables classées pour confirmer les résultats obtenus par la CHA (Tomassone *et al.*, 1993). Elle va révéler la corrélation entre les variables d'une part, et la contribution des variables au groupe d'autre part. Elle a l'avantage de renseigner sur le pourcentage du classement des variables, donnant, dans le cas échéant, le nombre d'individus mal classés avec leur classe d'affectation. Ceci rend souvent compte de la fluctuation de certains phénomènes biologiques.

L'axe F1 du plan factoriel (Figure 24A), qui explique 58,9% de la structure, est essentiellement caractérisé par un gradient textural marqué par une opposition entre les sables grossiers (SaG) d'une part, situés dans les valeurs négatives de l'axe, et les argiles (Arg) d'autre part, situés dans les valeurs positives. Les variables "potentiel matriciel" (pF2, pF3, pF4) et "capacité de rétention en eau" (CR) sont liées aux argiles (Arg). La variable "potassium" (K) est situé dans les valeurs négatives extrêmes de l'axe F1.

L'axe F2, qui explique 38,5% de la structure, est essentiellement caractérisé par un gradient des fractions granulométriques (Fg1, Fg2, Fg3, Fg4), les textures grossières étant situées dans les valeurs négatives de l'axe F2 et les plus fines dans les valeurs positives. Cet axe oppose aussi les limons grossiers (LiG) situés dans les valeurs positives de l'axe aux sables fins (SaF) situés dans les valeurs négatives. Enfin, la variable "irrigation" (Irr) est située dans les valeurs négatives extrêmes.

Sur l'axe F1, alors que la variable "juvéniles de *M. javanica* totaux" (MJT) est corrélée aux sables grossiers (SaG) et au potassium (K), la variable "juvéniles infestés par *P. penetrans*" (MJP) est corrélée aux argiles (Arg) et à la capacité de rétention en eau (CR).

Sur l'axe F2, la variable "spores de *P. penetrans*" (SPP) est corrélée aux fractions granulométriques les plus fines (Fg4).

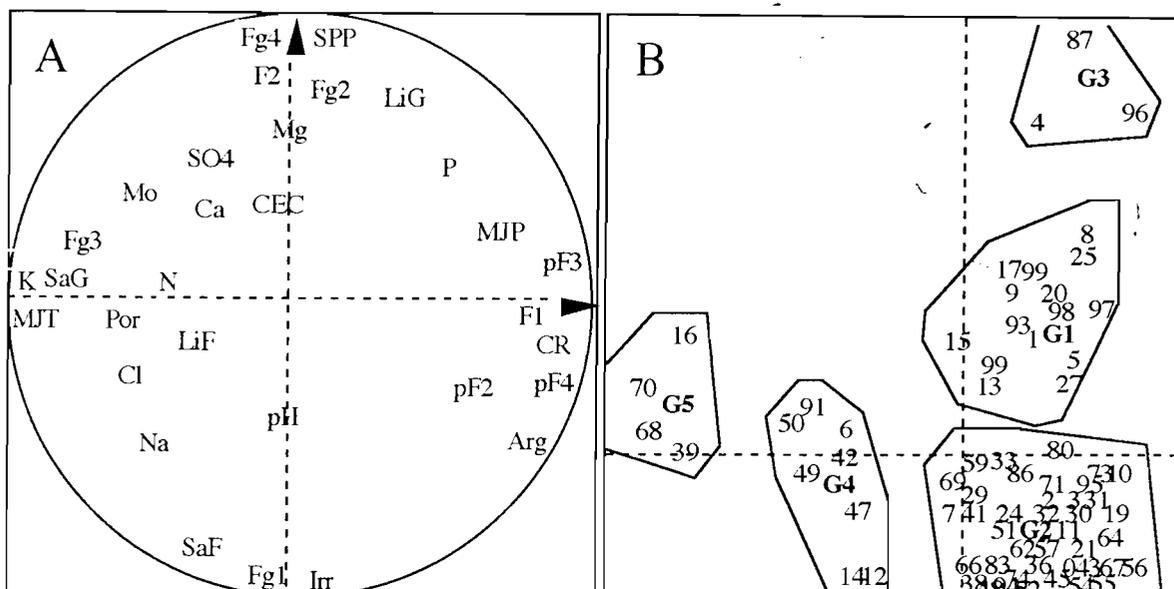


Figure 24. Caractéristiques des échantillons de sol : A = cercle de corrélation des variables de l'AFD ; B = dispersion des points et des groupes hiérarchiques dans le plan factoriel F1xF2.

La projection sur les axes discriminants 1 et 2 des classes et de leurs effectifs, isole 5 groupes (Figure 24B) dont les effectifs coïncident assez bien avec ceux obtenus par la classification hiérarchique ascendante. En fait, la réaffectation des individus par l'AFD (Tableau 5) donne un taux de 93% d'individus bien classés, donc qui restent dans leur groupe d'origine alors que 7 individus changent de groupe.

Tableau 5. Classement AFD des individus dans leur groupe (premier chiffre = classe d'appartenance ; second chiffre entre () = classe d'affectation).

Groupe	1(1)	2(2)	3(3)	4(4)	5(5)
1(1)	16	1	-	-	-
2(2)	4	61	-	2	-
3(3)	-	-	3	-	-
4(4)	-	-	-	9	-
5(5)	-	-	-	-	4

Le retour aux données de base indique que selon l'axe F1, les groupes 1, 2 et 3 d'une part et 4 et 5 d'autre part se différencient et se caractérisent par rapport aux variables "Sables grossiers" (SaG), "potassium" (K) et "juvéniles totaux de *M. javanica*" (MJT) et inversement aux variables "Argiles" (Arg) et "juvéniles infestés par *P. penetrans*" (MJP).

Par rapport à l'axe F2, les groupes d'individus 1 et 5, 2 et 4, et 3 se différencient et se caractérisent par rapport aux variables "Irrigation" (Irr), "Sables fins" (SaF) et "Fractions >200µm" (Fg1), et inversement aux variables "Limons grossiers" (LiG), "Fractions 20-0µm" (Fg4) et "spores de *P. penetrans*" (SPP).

Remarquons que le groupe 2 est caractérisé à la fois par de fortes concentrations en argiles et par une faible irrigation.

L'individu 80 (H10 selon les coordonnées de la parcelle) du groupe 1 est affecté dans le groupe 2. Les individus 2, 10, 24 et 95 (respectivement A2, A10, C4 et J5) du groupe 2 sont

affectés dans le groupe 1 tandis que les individus 46 et 92 (E6 et J2) du même groupe 2 passent dans le groupe 4. Si les individus 2, 10, 24 et 95 répondent parfaitement aux normes de leur classe d'affectation définies essentiellement par une irrigation faible à moyenne (Irr), une population peu élevée de *M. javanica* (MJT), une abondance de spores libres de *P. penetrans* (SPP), un taux de parasitisme des juvéniles par *P. penetrans* très élevé (MJP), une proportion élevée de la fraction 0-20 μ m (Fg4), les individus 46 et 92 ne se rapprochent de leur classe d'affectation que par deux critères : irrigation forte (Irr), fraction >200 μ m élevée (Fg1) et par populations moyennes de *M. javanica* (de manière relative). Or la classe 4 est fondamentalement déterminée par la forte population de *M. javanica*. Enfin, l'individu 80 (H10) du groupe 1 ne répond pas aux critères d'appartenance de sa classe d'affectation (groupe 2). Son affectation paraît aberrante.

4.6. Correspondances entre l'abondance des spores de *P. penetrans* et les facteurs telluriques

Une analyse de correspondance est effectuée entre l'abondance des spores de *P. penetrans* et 7 variables telluriques explicatives de la structure du sol que sont la capacité de rétention en eau (CR) l'irrigation (Irr), les fractions granulométriques (Fg1, Fg2, Fg3 et Fg4) et la porosité (Por). Les lettres a, b et c correspondent à trois classes d'abondance de spores de *P. penetrans* dans le sol : respectivement 1100 à 8400, 8400 à 16600 et 16600 à 36000 spores par gramme de sol. L'axe F1 qui explique 30,3% de la structure (Figure 25A), est caractérisé par les fractions granulométriques. Les fractions grossières (Fg1) sont opposées aux fractions moyennes et fines (Fg2 et Fg4). Sur l'axe F2 qui explique 16,97%, la capacité de rétention en eau (CR) est bien corrélée et est opposée à l'irrigation.

Une projection des classes d'abondance (Figure 25B) indique qu'on trouve les spores de *P. penetrans* sur toute la parcelle mais qu'elles sont abondantes dans les parties comportant de fractions moyennes (Fg2) et fines (Fg4).

4.7. Correspondances entre l'abondance des juvéniles de *M. javanica* infestés par *P. penetrans* et les facteurs telluriques

L'ACP effectuée précédemment pour l'étude de correspondance entre l'abondance de *P. penetrans* et les variables telluriques est reconduite (Figure 26A). Les lettres a, b, c et d correspondent respectivement au taux d'infestation des juvéniles de 0-25, 25-50, 50-75 et 75-100%. La dispersion des coefficients d'abondance des juvéniles infestés par *P. penetrans* (Figure 26B) indique que le taux le plus élevé de juvéniles infestés par *P. penetrans* est corrélé à la fois à la capacité de rétention en eau (CR) et aux fractions moyennes (Fg2) et fines (Fg4). En d'autres termes, les juvéniles sont fortement infestés dans les zones présentant une bonne capacité de rétention en eau (CR) et une forte proportion de fractions fines (Fg4). Par contre, les juvéniles les plus faiblement infestés sont abondants dans les zones présentant des fractions grossières (Fg1) et abondamment arrosées.

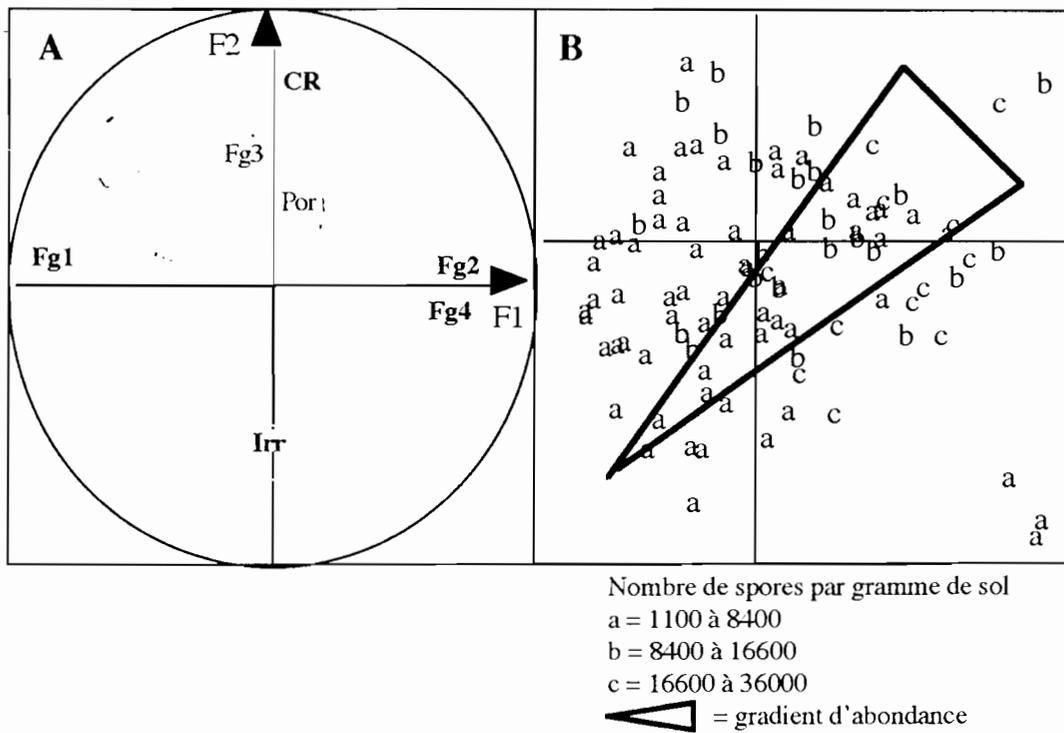


Figure 25. Analyse de correspondance entre l'abondance des spores de *Pasteuria penetrans* et les variables telluriques : A) cercle de corrélation des variables de l'ACP ; B) dispersion des coefficients d'abondance des spores de *P. penetrans* dans le plan factoriel F1xF2.

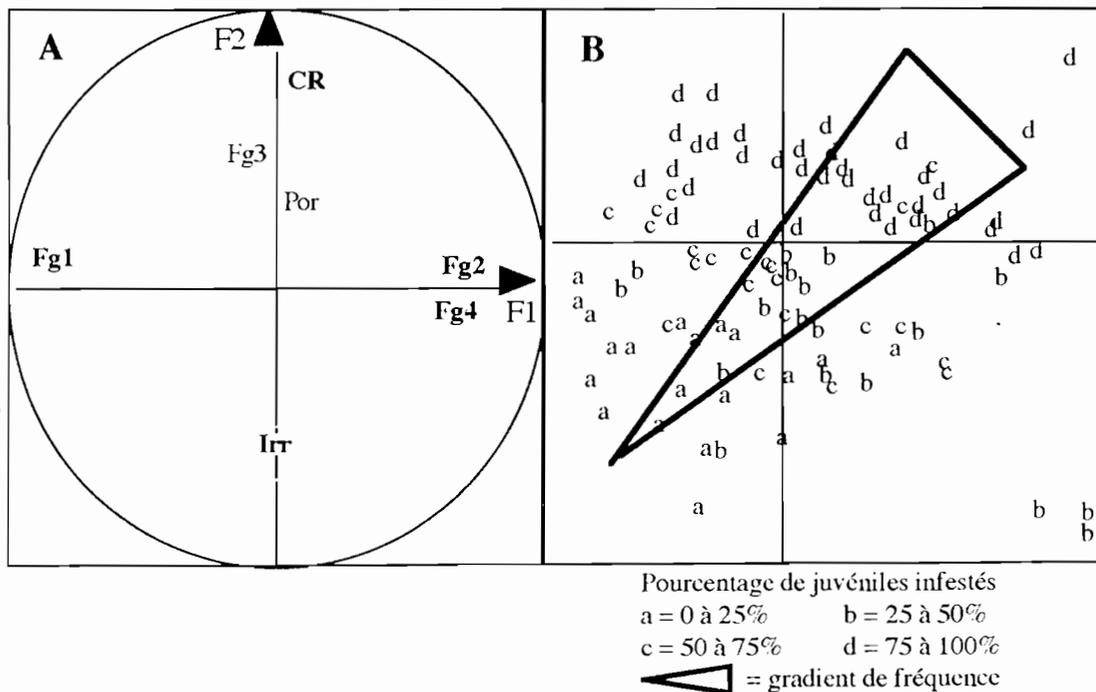


Figure 26. Analyse de correspondance entre l'abondance de juvéniles de *Meloidogyne javanica* infestés par *Pasteuria penetrans* et quelques facteurs telluriques : A) cercle de corrélation des variables de l'ACP et B) dispersion des classes de fréquence des juvéniles infestés.

5. CONCLUSION

L'hétérogénéité de la répartition géographique de *P. penetrans* au niveau parcellaire et le non-recouvrement avec celle de son hôte *M. javanica* montre que la relation parasitaire entre les deux organismes n'est pas soumise aux seuls mécanismes de densité-dépendance (Ciancio *et al.*, 1996). Le sol, milieu naturel du développement de ces organismes, est un facteur déterminant (Mateille *et al.*, 1995).

La corrélation entre l'abondance des juvéniles de *M. javanica* infestés par *P. penetrans* et le gradient textural des sols indique que l'attachement des spores sur les juvéniles serait directement influencé par certaines propriétés physico-chimiques du sol, notamment la texture, la porosité et certains ions. En effet, l'infestation diminue inversement avec la fraction sableuse et la porosité et croît avec la fraction argileuse et une capacité de rétention en eau (proche de la capacité au champ des sols sablo-argileux).

La capacité de rétention en eau est souvent élevée dans les sols riches en colloïdes argilo-organiques qui améliorent de manière notoire la structure (porosité, humidité, agrégation) de ces sols (Bonneau & Souchier, 1979). Par ailleurs les argiles et les composés organo-humiques, qui ont une surface d'échange élevée, interfèrent avec les microorganismes (Stozky, 1986) et ainsi, par leur propriétés adhésives ou agrégeantes, présenteraient des conditions adaptées à la rétention des spores de *P. penetrans* dans ces sols, en phase avec leur attachement sur les juvéniles de *Meloidogyne*.

La corrélation entre l'abondance des spores de *P. penetrans* d'une part et le gradient d'irrigation avec les fractions granulométriques associées d'autre part, indique que l'irrigation est un facteur important de transport des spores de *P. penetrans* mais aussi un facteur de déséquilibre de la texture du sol : plus l'irrigation est intense, plus la fraction 0-20 μm diminue dans l'horizon superficiel au profit de la fraction >200 μm . L'irrigation induit une érosion des particules de sol en fonction de leur taille, les particules fines étant entraînées vers les horizons profonds. La porosité globale de l'horizon rhizosphérique devient importante et facilite la perte des spores de *P. penetrans* par percolation (Dabiré *et al.*, 1996) puisque celles-ci peuvent être assimilées à des particules fines (environ 4 μm) non motiles (Imbriani & Mankau, 1977). Ce phénomène touche de nombreux microorganismes telluriques (Gannon *et al.*, 1991 ; Hornberg *et al.*, 1992).

Enfin, l'irrigation peut modifier indirectement la structure des sols en perturbant la cohésion des agrégats par des variations de la solution ionique du sol (Curtin *et al.*, 1995) ou des habitats microbiens responsables de la microagrégation (Stosky, 1986 ; Kanazawa & Filip, 1986). Cette réorganisation de la structure pourrait modifier la distribution des spores dans les différents compartiments du sol.

INCIDENCE DE LA TEXTURE DU SOL ET DE L'EAU D'ÉCOULEMENT SUR LA POPULATION DES SPORES DE *PASTEURIA PENETRANS* ET SUR L'INFESTATION DES JUVÉNILES DE *MELOIDOGYNE JAVANICA*

I. INFLUENCE DE L'IRRIGATION

1.1. Objectif

L'objectif de cette étude est de voir comment l'hétérogénéité d'une irrigation au champ peut influencer l'infestation des juvéniles de *M. javanica* par *P. penetrans*. Parallèlement, la percolation des spores au cours d'un écoulement d'eau et le stock de *P. penetrans* qui en résulte, sont étudiés en conditions contrôlées.

1.2. Protocole d'étude

1.2.1. Au champ

Les proportions de juvéniles de *M. javanica* infestés par *P. penetrans* estimées sont corrélées à l'irrigation par une régression polynomiale.

1.2.2. Au laboratoire

Des tubes de PVC de 20 cm de long et de 5cm diamètre sont remplis avec du sol autoclavé (140°C, 40 mn) provenant du champ expérimental. Un plant de tomate cv. Roma est repiqué dans chaque tube et inoculé avec environ $4,8 \cdot 10^6$ spores de *P. penetrans* dans l'horizon 0-10cm dont environ $1,8 \cdot 10^6$ spores sont colorées au Brillant Blue G (Bird, 1988) pour servir de traceur de la percolation. Des arrosages de 25, 50 et 75 ml correspondant à trois niveaux d'irrigation les plus fréquemment observés au champ, sont appliqués quotidiennement dès le repiquage des plants. Deux semaines après repiquage, 360 juvéniles de *M. javanica* sont inoculés dans chaque tube. Les plants sont prélevés 35 jours après l'inoculation des juvéniles. Les juvéniles sont extraits par élutriation et les spores après dispersion du sol par l'action des billes. Le sol rhizosphérique agrégé aux racines est détaché par lavage sous un courant d'eau faible. La solution est concentrée sur un filtre de $0,6\mu\text{m}$. La population rhizosphérique de *P. penetrans* par plant est évaluée en estimant le nombre total de spores dans la solution. Les spores de *P. penetrans* sont également dénombrées dans les broyats racinaires. Cinq répétitions sont prévues pour chaque irrigation. Les données sont traitées par l'analyse de la variance

(ANOVA) puis par le test de Kruskal & Wallis pour les classer après avoir transformé les pourcentages en $\text{Arcsin}\sqrt{\text{proportion}}$.

1.3. Résultats

1.3.1. Incidence de l'irrigation sur l'infestation de juvéniles de *M. javanica* au champ

La fréquence des juvéniles de *M. javanica* infestés par *P. penetrans* diminue avec l'accroissement de la quantité d'eau reçue par le sol (Figure 27). Mais l'analyse statistique a montré que les fréquences les plus élevées de juvéniles infestés par *P. penetrans* (80 à 100%) sont très significativement ($p < 0,0001$) situées dans les zones d'irrigation faible (20mm/jour). Le nombre de spores attachées sur les juvéniles diminue avec l'accroissement de l'irrigation, la classe de juvéniles infestés par plus de 10 spores étant la plus sensible (Figure 28).

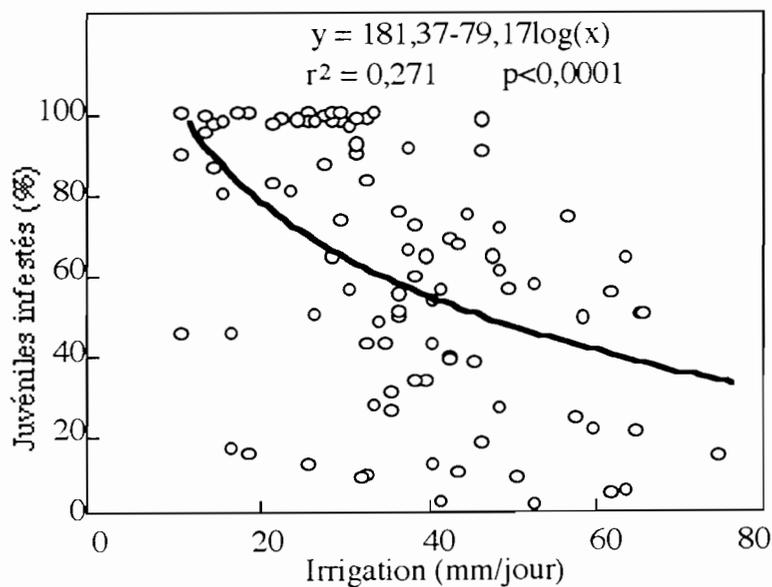


Figure 27. Influence de l'irrigation sur la proportion de juvéniles de *Meloidogyne javanica* infestés par *Pasteuria penetrans*.

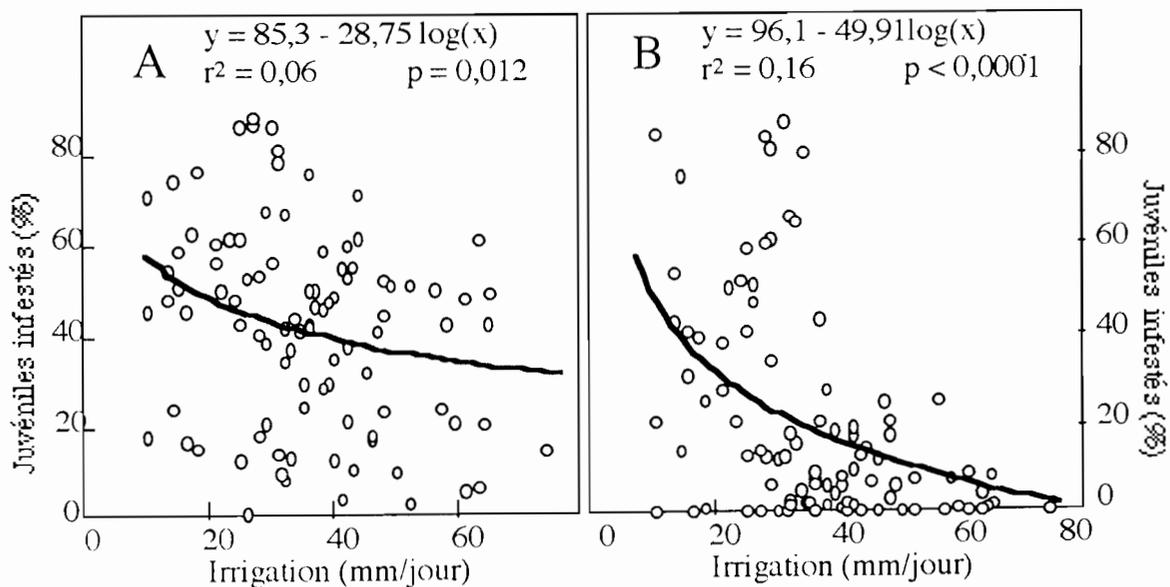


Figure 28. Influence de l'irrigation sur la proportion de juvéniles de *Meloidogyne javanica* infestés par 1-10 (A) ou plus de 10 spores (B) de *Pasteuria penetrans*.

1.3.2. Incidence de l'irrigation sur la percolation des spores et l'infestation des juvéniles de *M. javanica* au laboratoire

Après un mois de culture, 20% des spores de *P. penetrans* inoculées sont entraînées dans le percolat sous forte irrigation, et seulement 2% de l'inoculum dans le cas de l'irrigation à 50mm/jour. Aucune spore n'est détectée dans le percolat sous la plus faible irrigation (Figure 29A). Après dispersion des particules de sol, le nombre de spores de *P. penetrans* extraites du sol est d'autant plus faible que l'irrigation est élevée (Figure 29B).

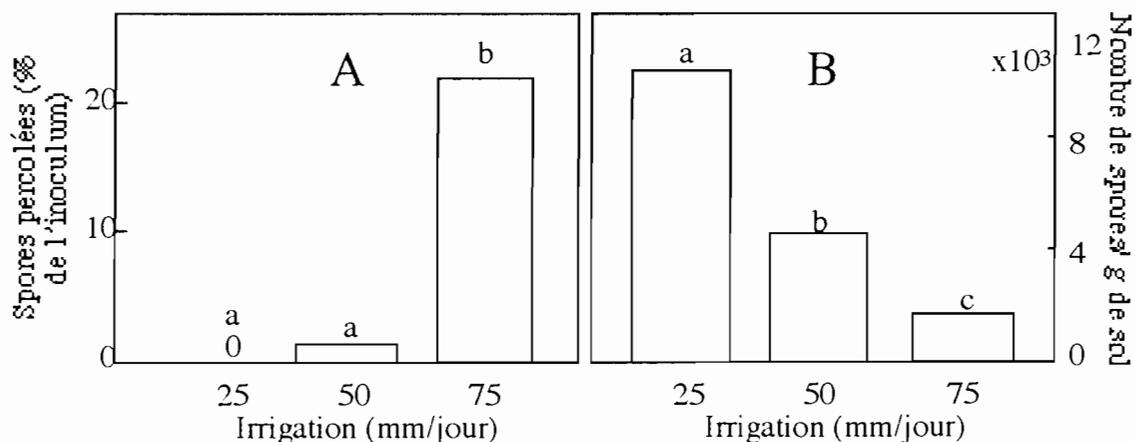


Figure 29. Influence de l'irrigation sur la percolation des spores de *Pasteuria penetrans* (A) et sur le nombre de spores extraites du sol (B) (les données suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes, $p>0,05$).

La population rhizosphérique de *P. penetrans* qui en résulte à la fin de la culture, est plus abondante dans le sol faiblement irrigué et identique dans les sols fortement (75mm) et moyennement (50mm) irrigués (Figure 30).

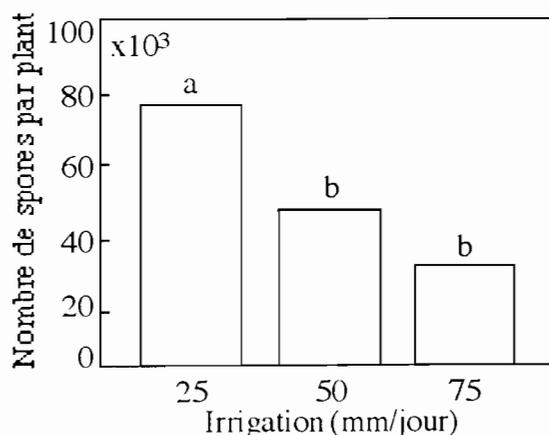


Figure 30. Influence de l'irrigation sur la population rhizosphérique de *Pasteuria penetrans* (les données suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes, $p>0,05$).

Alors que le taux de multiplication des populations de *M. javanica* est identique pour les apports d'eau faible et moyen et significativement plus important pour la plus forte irrigation

(Tableau 6), les juvéniles de *M. javanica* extraits du sol et infestés par *P. penetrans* (taux d'infestation) sont d'autant moins fréquents que l'irrigation est intense (Figure 31A).

Tableau 6. Influence de l'irrigation sur l'indice de galle, les effectifs de juvéniles de *Meloidogyne javanica* par plant et le taux de multiplication de la population (les données suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes, $p>0,05$).

Irrigation (mm / jour)	Indice de galles	Nombre de juvéniles par plant		Taux de multiplication
		sol	racines	
25	5 a	7 613 a	10 493 a	50,29 a
50	6 a	5 947 ab	20 046 b	72,2 a
75	5 a	5 280 b	32 209 c	104,13 b

La production racinaire de *P. penetrans* est significativement plus élevée sous irrigation faible (25mm/jour) que sous irrigation intense (75 mm/jour). Celle obtenue sous l'irrigation moyenne (50mm/jour) est intermédiaire aux deux précédentes (Figure 31B).

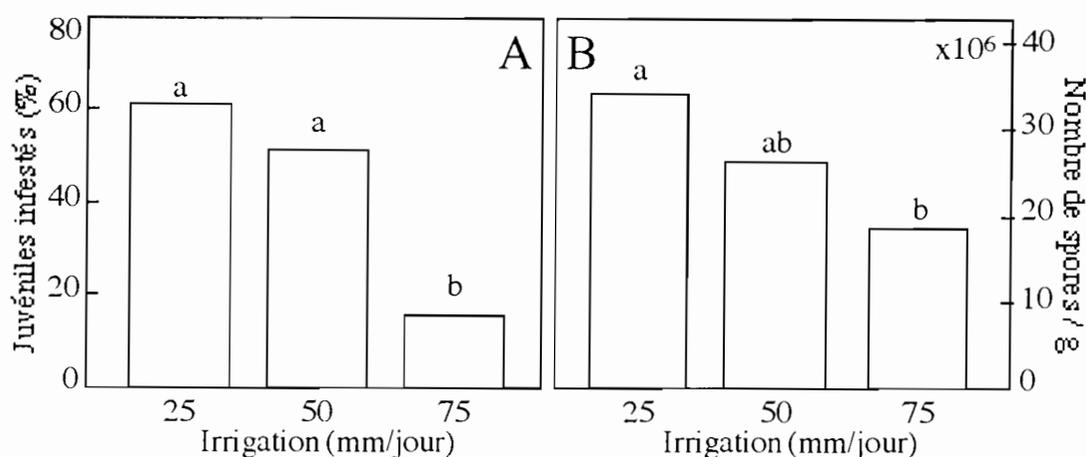


Figure 31. Influence de l'irrigation sur l'infestation des juvéniles de *Meloidogyne javanica* dans le sol (A) et sur la reproduction de *Pasteuria penetrans* dans les racines (B) (les données suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes, $p>0,05$).

1.3.3. Dynamique de la percolation des spores

Aucune spore n'est apparue dans le percolat sous l'irrigation de 25mm et seulement 2% des spores sont apparues au cours des deux premiers jours sous l'irrigation de 50mm (Figure 32). En revanche, les 3/4 des spores percolées sont apparues au même moment sous l'irrigation de 75 mm. L'effectif des spores percolées ne s'est stabilisé qu'après 21 jours d'irrigation.

Les spores colorées au Brilliant Blue G sont observées dans l'eau de percolation de l'irrigation forte (75mm) seulement lors des trois premiers jours tandis qu'elles sont observées au cours des 5 premiers jours de la percolation sous l'irrigation moyenne.

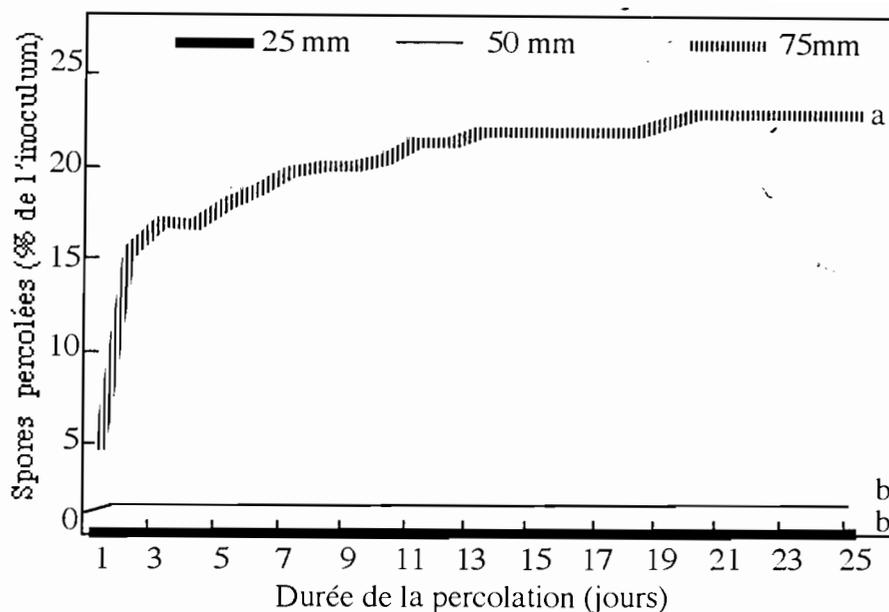


Figure 32. Évolution du pourcentage de spores de *Pasteuria penetrans* percolées (données cumulées). (les données finales suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes, $p > 0,001$).

1.4. Commentaire

Au champ, la plus forte proportion de juvéniles infestés par *P. penetrans* se retrouve dans la zone d'irrigation de 20-40mm ce que confirment les résultats obtenus au laboratoire. La forte irrigation pourrait lessiver les spores en profondeur, diminuant ainsi leur stock dans les horizons superficiels et dans la rhizosphère. L'étude de la dynamique de percolation montre qu'en cas de fort apport d'eau, les spores sont entraînées dès les premiers jours ce qui réduit les possibilités d'infestation des juvéniles dans cette partie du sol, *a priori* avant leur pénétration dans les racines d'une plante hôte. La production racinaire de *P. penetrans* diminue aussi avec l'intensité de l'irrigation, conséquence logique aussi bien de la faible densité de la population rhizosphérique de *P. penetrans* que de la faible infestation observée avec l'augmentation de l'intensité de l'irrigation.

2. EFFETS COMBINÉS DE L'IRRIGATION ET DE LA TEXTURE DU SOL

2.1. Objectif

L'objectif de cette expérience est d'étendre l'étude précédente à d'autres types de sol afin d'évaluer l'effet de la texture du sol sur le transport et le développement de *P. penetrans*.

2.2. Protocole expérimental

Tout en utilisant le même dispositif expérimental que précédemment, nous avons appliqué une irrigation quotidienne de 150mm sur les sols sableux et sablo-argileux et de 75mm pour le sol argileux (cf. Matériels et Méthodes, tableau 1). L'augmentation de l'apport d'eau se

justifie par la différence d'écoulement dans les sols sableux et dans les sols argileux, car une trop faible quantité d'eau ne nous aurait pas permis d'obtenir de percolat dans le sol argileux. Une irrigation quotidienne de 25mm a servi de référence. 178 juvéniles de *M. javanica* et $8,6 \cdot 10^5$ spores de *P. penetrans* sont inoculés par plant. Les mesures sont les mêmes que celles faites précédemment, à l'exception du sol argileux pour lequel il y a eu un décalage de deux jours par prélèvement à cause de la lenteur de la percolation.

2.3. Résultats

La dynamique de percolation des spores a présenté deux pics dans les sols sableux et sablo-argileux (Figure 33A) : un premier pic très bas au 8^e et 12^e jour respectivement pour les sols sableux et sablo-argileux et un second pic au voisinage du 18^e jour pour les deux sols. Le nombre total de spores percolées est trois fois plus élevé dans le sol sableux que dans le sol sablo-argileux et très faible dans le sol argileux. Le nombre total de spores percolées est très supérieur à l'inoculum. En fait, deux classes de spores sont observées (Figure 33 B) lors du dénombrement : des spores matures différenciées et des spores à un stade immature composées de thalles, de tétrades et de doublets (Figure 34).

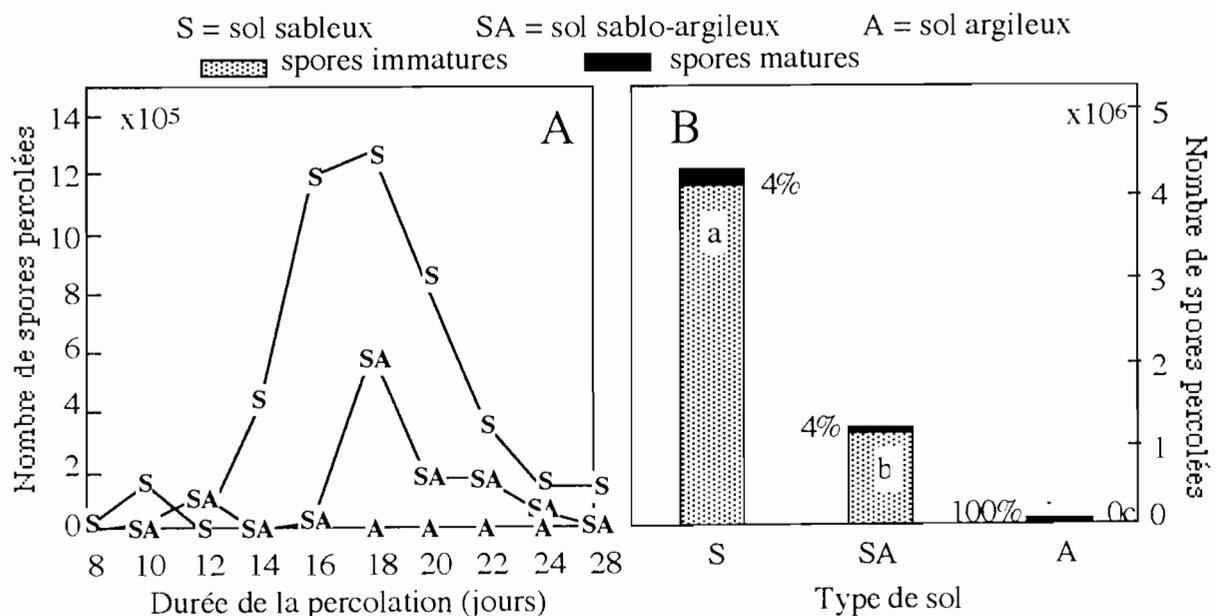


Figure 33. Influence de la texture du sol sur la percolation des spores de *Pasteuria penetrans*.
A = dynamique de la percolation ; B = nombre total de spores percolées.
(les données suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes, $p > 0,05$).

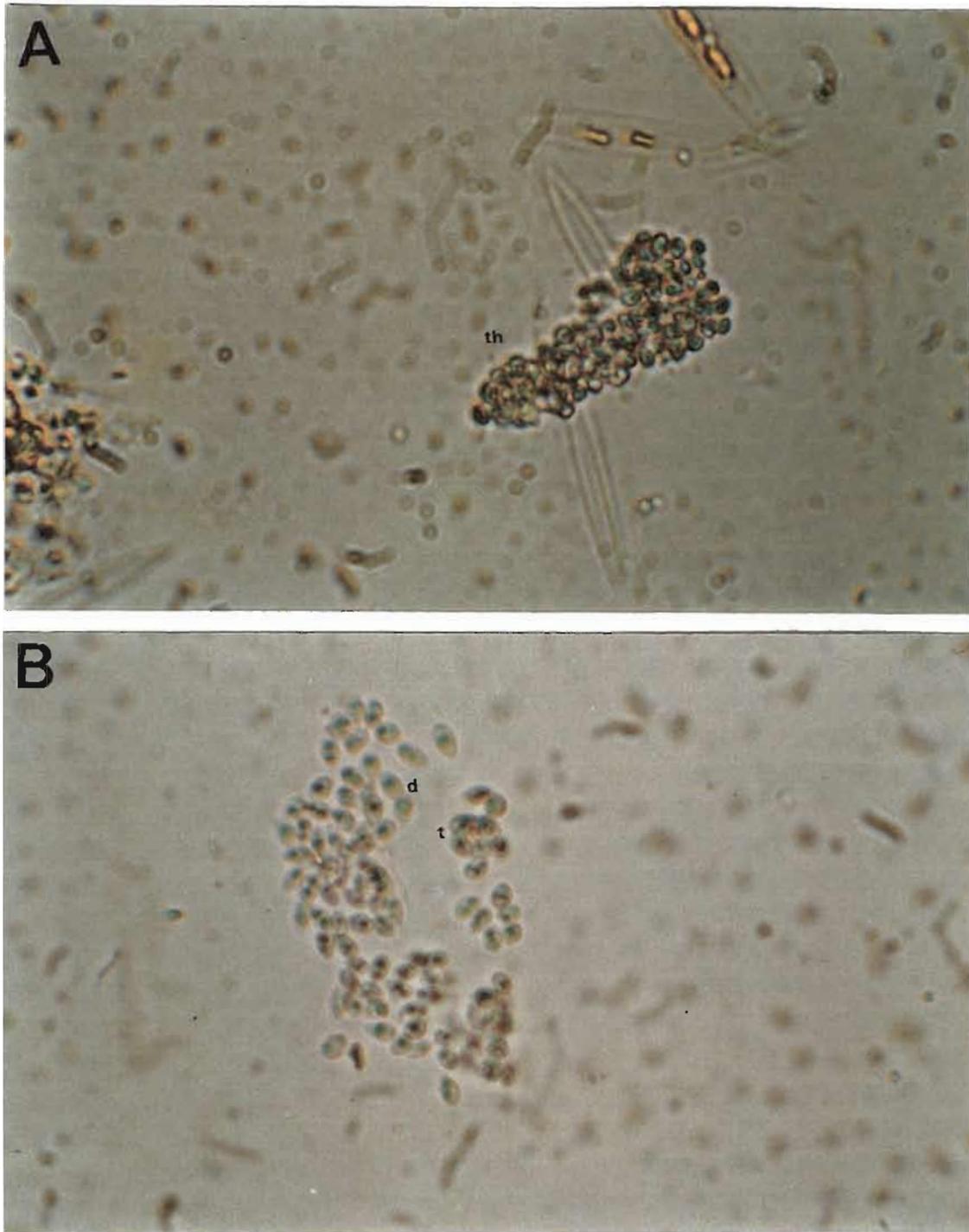


Figure 34. Spores immatures de *Pasteuria penetrans* dans l'eau de percolation :
A) thalle végétatif B) tétrades et doublets (1mm = 1,5 μ m)
(lh : thalle végétatif ; t : tétrade ; d : doublet)

Alors que le taux de multiplication et la population racinaire de *M. javanica* sont identiques dans le sol sableux pour les deux types d'irrigation (Tableau 7), la population tellurique est significativement plus importante sous l'irrigation forte. Par contre, dans le sol sablo-argileux, bien qu'ayant une population tellurique de *M. javanica* identique sous les deux irrigations, le taux de multiplication et la population racinaire de ces nématodes sont significativement plus élevés sous la plus faible irrigation. Dans le sol argileux, le taux de multiplication et les populations telluriques et racinaires sont faibles et non significativement différents entre les deux types d'irrigation.

Pour ces trois sols, le taux de multiplication et la population tellurique de *M. javanica* sont significativement plus importants dans le sol sableux intensément arrosé que dans le sol sablo-argileux. Les juvéniles sont très rares dans le sol argileux sous l'irrigation forte.

Tableau 7. Influence de l'irrigation et du type de sol sur l'indice de galle, les infestations telluriques et racinaires et le taux de multiplication des populations de *Meloidogyne javanica*.
(les données suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes, $p > 0,05$).

Type de sol	Irrigation (mm / jour)	Indice de galles	Nombre de juvéniles par plant		Taux de multiplication
			sol	racines	
Sableux	25	4 a	1 080 b	58 322 ab	333,71 b
	150	4 a	3 577 c	50 738 ab	305,14 b
Sablo- argileux	25	4 a	642 a	83 301 b	471,58 c
	150	4 a	447 a	45 720 a	259,36 a
Argileux	25	2 b	3 d	2 c	0,02 d
	150	0 c	1 d	0 d	0,05 d

Par ailleurs, le taux d'infestation des juvéniles est identique dans le sol sableux quelle que soit l'irrigation tandis que dans le sol sablo-argileux, il est significativement plus important sous l'irrigation faible (Figure 35 A). Dans le sol argileux, il est de 100% sous irrigation faible et nul pour la forte irrigation.

C'est dans le sol argileux faiblement irrigué que le taux d'infestation est significativement plus élevé, suivi de celui du sol sablo-argileux faiblement irrigué. Le sol sableux a le taux d'infestation le plus bas.

Le nombre de spores extraites après dispersion du sol est significativement plus élevé dans les sols argileux et sablo-argileux sous faible irrigation (Figure 35B). On note aussi la présence de spores immatures dans le sol argileux intensément arrosé. Dans le sol sableux, le nombre de spores extraites est identique pour les deux irrigations. A l'échelle des trois sols, les spores extraites du sol argileux sont plus nombreuses que celles extraites du sol sablo-argileux et peu abondantes dans le sol sableux, quelle que soit l'irrigation.

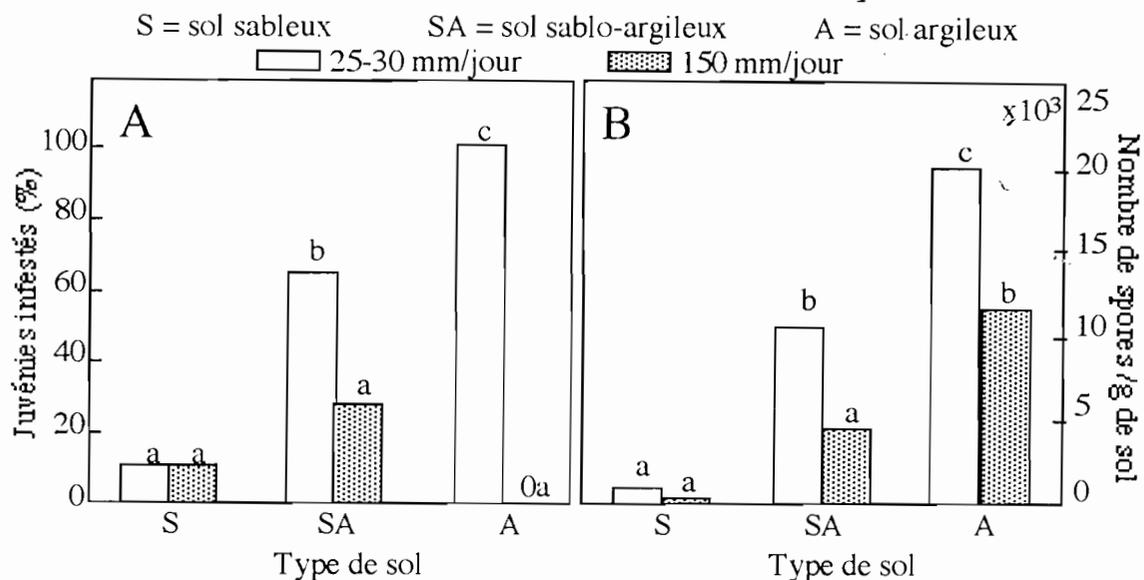


Figure 35. Influence de l'irrigation et du type de sol sur le taux d'infestation des juvénies de *Meloidogyne javanica* par *Pasteuria penetrans* (A) et sur le nombre de spores de *P. penetrans* extraites du sol (B). (les données suivies d'une même lettre ne sont significativement différentes, $p > 0,05$).

La production racinaire des spores est significativement plus élevée dans le sol sablo-argileux que dans le sol sableux et quasi-nulle dans sol argileux surtout sous forte irrigation (Figure 36).

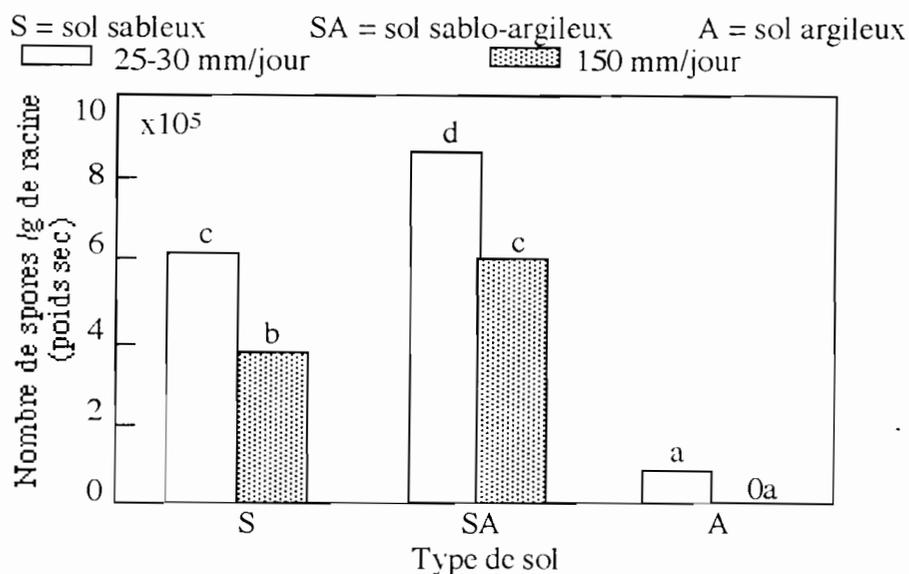


Figure 36. Influence de l'irrigation et de la texture du sol sur la production racinaire de *Pasteuria penetrans* (les données suivies par une même lettre ne sont pas significativement différentes, $p > 0,05$).

2.4. Commentaire

Les effets de l'irrigation dans les sols sableux et argileux sont opposés. Ceci est dû à une différence de porosité entre les deux sols. En effet, 100 fois plus de spores percolent dans le sol sableux que dans le sol argileux. De surcroît, avec l'augmentation de l'intensité de l'irrigation, une importante quantité de spores immatures est entraînée par l'eau de percolation dans le sol sableux. Le sol sablo-argileux favorise une percolation supérieure à celle du sol argileux mais plus faible que celle du sol sableux. Il se poserait sans doute un problème de

spores de *P. penetrans* qui diffuseraient trop rapidement dans le sol sableux alors qu'à l'inverse, l'inoculum ne diffuserait pas dans le sol argileux. Le sol sablo-argileux présenterait donc l'avantage d'une distribution plus homogène de cet organisme.

Le taux d'extraction des spores obtenu est très supérieur dans le sol argileux (dans lequel on note également la présence de spores immatures) que dans le sol sablo-argileux et enfin dans le sol sableux. Dans le sol sablo-argileux, le nombre des spores percolées serait proportionnel à celui des spores extraites. Ceci permettrait par ailleurs une bonne dissémination de cet organisme dans tous les compartiments du sol.

La population tellurique de *M. javanica* est plus importante dans le sol sableux fortement irrigué que dans les autres situations. Étant donné que le sol sableux est très meuble et perd très rapidement l'eau par infiltration, l'intensification de l'irrigation corrigerait le déficit hydrique. Ceci améliorerait l'éclosion des oeufs englobés dans la masse gélatineuse, d'où l'augmentation de la population tellurique, d'autant que ce genre de nématode se développe plus dans les sols sableux (Netscher, 1970). D'ailleurs, les sols argileux sont connus pour leur action asphyxiant vis à vis de ce nématode (De Guiran & Netscher, 1970 ; Van Gundy 1985).

Alors que la population tellurique de *M. javanica* augmente avec l'irrigation dans le sol sableux, le taux d'infestation des juvéniles par *P. penetrans* ne varie pas. Nous savons que l'attachement des spores sur les juvéniles de *Meloidogyne* est fonction du taux d'humidité du sol (Stirling *et al.*, 1990). Dans le sol sableux faiblement irrigué, bien qu'une bonne proportion de spores demeure encore dans le sol, ce sol étant "séchant", l'humidité du sol reste faible après l'infiltration et ne suffirait pas à accroître l'attachement des spores. A l'inverse, ce sol fortement irrigué perd son stock de spores alors que sa population tellurique de juvéniles augmente. Il se produirait un effet de dilution de l'inoculum expliquant l'absence de différence entre les taux d'infestation. En revanche, dans le sol sablo-argileux, la fréquence des juvéniles infestés diminue en cas de forte irrigation. Le cas du sol argileux semble particulier car aucun juvénile ne survit quand ce sol est arrosé à l'immersion (De Guiran, 1970). Il en résulte une production racinaire de *P. penetrans* significativement plus importante dans le sol sablo-argileux, même fortement irrigué, que dans le sol sableux. La production de spores dans le sol argileux est très faible étant donné le taux de multiplication des nématodes quasi nul dans ce sol.

En conclusion, pour un taux de multiplication de *M. javanica* identique, le sol sableux même intensément irrigué, conserve plus de juvéniles que les autres sols, mais le taux d'infestation des juvéniles par *P. penetrans* est faible vu que l'essentiel des spores de *P. penetrans* est lessivé par l'eau d'écoulement. A l'inverse, le sol sablo-argileux, intensément irrigué, perd son stock de spores, la diminution du taux d'infestation étant une conséquence. Le sol argileux, bien que bon conservateur de spores, ne permet pas la multiplication de *M.*

javanica et par conséquent *P. penetrans* ne se développe pas puisque celui-ci est parasite obligatoire de *Meloidogyne* spp.

3. INFLUENCE DE LA TENEUR EN ARGILE DU SOL

3.1. Objectif

Les travaux antérieurs portant sur le transport des spores de *P. penetrans* dans des sols différents (Mateille *et al.*, 1996), complétés par ceux du chapitre précédent, ont montré que les sols sableux perdent beaucoup de spores lors de l'irrigation (au moins 50% de leur stock). À l'inverse, les sols argileux, bien que perdant moins de spores par percolation (environ 10%), ne permettent pas non plus un bon recouvrement de ces spores à l'extraction. En effet, environ 20% seulement des spores inoculées dans ces sols sont extraites par la méthode d'extraction classique. Les spores non extraites ne seraient pas disponibles à l'attachement sur les juvéniles.

L'objectif de cette étude est d'évaluer des textures intermédiaires favorables à la fois à la conservation des spores et à l'amélioration du taux d'infestation des juvéniles dans le sol. Pour ce faire, nous avons défini deux limites caractéristiques des sols :

- "l'effet sable" est la propriété d'un sol à perdre au moins 50% de son inoculum en spores de *P. penetrans* par l'eau de percolation.

- "l'effet argile" est la propriété d'un sol à perdre moins de 10% de son inoculum et surtout à fournir un taux d'extraction de 20% de son inoculum par la méthode d'extraction classique.

Nous avons donc étudié des combinaisons de ces effets par reconstitution de sols à partir de ces deux extrêmes.

3.2. Protocole expérimental

Des tubes PVC de 10 cm ont été remplis avec 25 g de sols reconstitués par mélange du sol sableux et du sol argileux (Tableau 8). La teneur en argile des sols reconstitués est calculée à partir du tableau des caractéristiques physico-chimiques des sols (cf. Matériels & Méthodes, tableau, 1).

Le sol sablo-argileux (SA), provenant de la parcelle expérimentale (Thiès), est utilisé comme référence étant donné que ce sol est naturellement et abondamment infesté en *P. penetrans*.

Tableau 8. Estimations de la teneur en argile (g et %) des sols reconstitués.

% sol argileux	Sols reconstitués	
	argile totale (g)	% argile
0	0,27	1,10
10	1,68	6,71
20	3,07	12,29
50	7,27	29,07
75	10,76	43,06
100	14,26	57,04

4,5.10⁶ spores de *P. penetrans* sont inoculées dans les tubes et l'ensemble est placé sous un "goutte à goutte" dont le débit est fixé à 10 gouttes/mn (100µl/mn) pour les sols composés de 0, 10, 20 et 50% de sol argileux et pour le sol sablo-argileux (SA), et 8 gouttes/mn (80µl/mn) pour les sols à 75 et 100% de sol argileux. Après 24 heures de percolation, les sols sont retirés des tubes par pression d'air et les spores sont extraites selon la méthode classique. Les spores percolées et extraites sont dénombrées. Les données sont analysées à l'aide du test Kruskal & Wallis. Les données exprimées en % sont transformés en Arcsin√proportion.

3.3. Résultats

Une proportion importante de spores (76%) est entraînée dans le sol sableux par l'eau de percolation. Le phénomène diminue fortement avec l'augmentation de la teneur en argile. La percolation est nulle pour les pourcentages d'argiles supérieurs à 50%. Le sol reconstitué à 20% a présenté une proportion de spores percolées qui est semblable à celle du sol sablo-argileux (SA) de référence (Figure 37A).

Le pourcentage de spores extraites est faible dans le sol sableux, dans les sols reconstitués avec 10% et 75% de sol argileux et dans le sol argileux. C'est par contre du sol sablo-argileux de référence (SA) et du sol reconstitué à 20% de sol argileux qu'est extrait le plus grand nombre de spores (Figure 37B).

En projetant le seuil de "l'effet sable" qui est 50% sur la courbe des spores percolées, on obtient la borne inférieure théorique du sol "équilibré". De même, la projection du taux de recouvrement de 20 % comme seuil de "l'effet argile" sur la courbe des spores extraites, donne la borne supérieure du sol "équilibré" (Figure 38). Se basant sur cette projection, le sol sableux et le sol reconstitué à 10% de sol argileux répondent au critère de "l'effet sable" tandis que le sol argileux et le sol reconstitué à 75% répondent au critère de "l'effet argile". Graphiquement, les sols reconstitués à 20% et 50% de sol argileux sont classés dans les sols "idéaux". Le sol sablo-argileux de référence se place dans la gamme des sols "idéaux".

3.4. Commentaire

Alors que le transport passif des spores de *P. penetrans* dans le sol diminue avec la teneur en sol argile, la proportion de spores extraites par la méthode classique (suspension-filtration), diminue inversement avec la teneur en argile. Il s'agirait dans le premier cas, d'un effet textural du sol qui ferait que les pores gravitaires permettraient une infiltration rapide de l'eau d'irrigation en même temps qu'un drainage des spores, tandis que, dans le second cas, il s'agirait d'un effet physico-chimique qui induirait une interaction directe entre la fraction argileuse et les spores de *P. penetrans*.

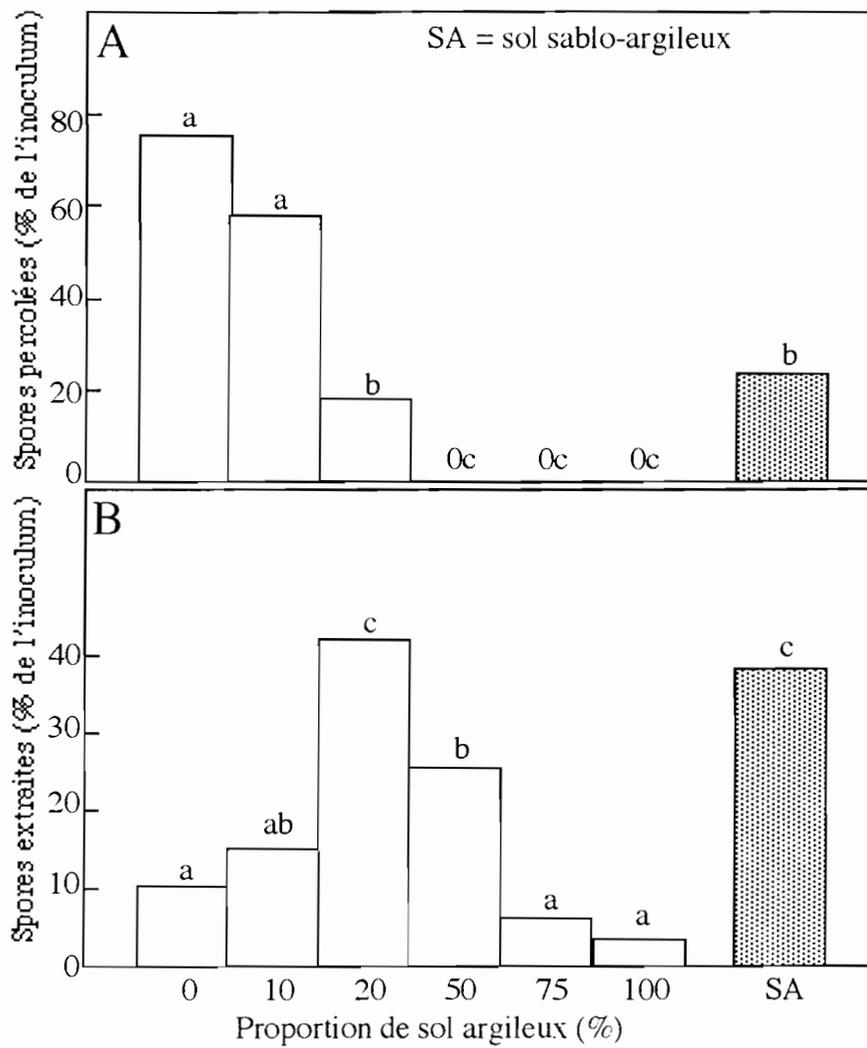


Figure 37. Proportions de spores de *Pasteuria penetrans* percolées (A) et extraites (B) en fonction du type de sol. (les données suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes, $p > 0,05$).

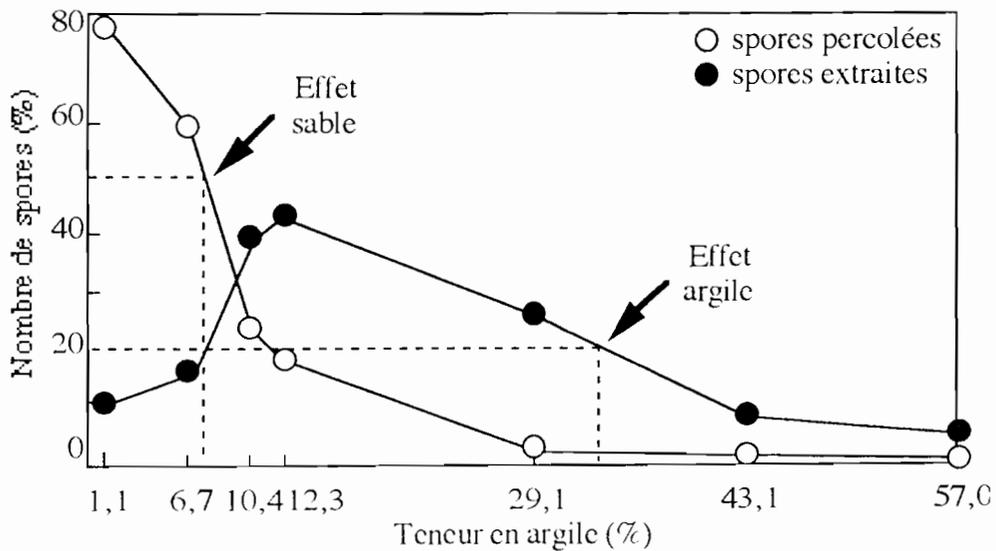


Figure 38. Détermination graphique des "effet sable" et "effet argile" des sols recombinaés.

4. SYNTHÈSE

4.1. Percolation de *P. penetrans*

La percolation, si elle est un moyen de dissémination des spores de *P. penetrans* par diffusion passive dans tous les compartiments du sol, demeure le principal facteur de diminution du stock de *P. penetrans* dans le sol, tout au moins, dans les horizons superficiels. Ce phénomène croît avec l'intensité de l'irrigation, et il est d'autant plus amplifié que le sol est sableux, ou assez proche, sur le plan textural. La conséquence immédiate est une perte massive de l'inoculum de spores dans le sol. Ceci aboutit à une faible infestation des juvéniles par *P. penetrans* à cause d'une dilution de l'inoculum de *P. penetrans* ; d'où une population tellurique de *M. javanica* très élevée due à une bonne multiplication des nématodes. Les sols sablo-argileux sont aussi sensibles et on note non seulement une baisse importante du stock de *P. penetrans* mais surtout une diminution de l'infestation des juvéniles consécutive à la baisse de la population tellurique des spores ; cela aboutit à une chute de la reproduction de *P. penetrans*.

4.2. Production racinaire de *P. penetrans*

La première étape du cycle de *P. penetrans* est l'attachement des spores sur la cuticule des juvéniles (Mankau & Imbrianni, 1975b). Le taux d'encombrement, défini comme étant le nombre de spores attachées aux juvéniles, influence la quantité de spores produites. En effet, quand le juvénile est infesté par un petit nombre de spores, la femelle qui se développe produit des oeufs avant que la sporulation de *P. penetrans* ne détruise son organe reproducteur. Par conséquent, la forte percolation des spores diminue le taux d'infestation et d'encombrement des juvéniles; la proportion de femelles pleinement parasitées est réduite, d'où une production faible de spores. De plus, en cas de très forte irrigation, des spores immatures apparaissent, ce qui réduit davantage l'effectif de spores de *P. penetrans* de la nouvelle génération.

4.3. Extraction des spores du sol

Plus le sol est sableux, plus il est facile d'en extraire des spores de *P. penetrans* (toutes techniques confondues). La quantité de spores extraites croît inversement avec le gradient d'argile. Ceci pose le problème de la disponibilité de spores dans le sol, surtout argileux. Un stock de spores est d'autant plus disponible qu'il est facile à extraire. D'autres stocks seraient en interaction avec certaines particules minérales ou organiques du sol. De ce fait, même si elles sont extractibles, ces spores ne seraient pas détectées par les techniques utilisées dans cette étude. Ainsi, le taux d'infestation dépendrait à la fois de l'intensité de la percolation mais aussi et surtout de la disponibilité des spores dans le sol.

ESTIMATION DU STOCK DE *PASTEURIA PENETRANS* DANS LES AGRÉGATS DU SOL ET RELATION AVEC LE TAUX D'INFESTATION DE *MELOIDOGYNE JAVANICA*

1. OBJECTIFS

L'analyse nématologique de la parcelle expérimentale de Thiès a permis d'identifier quatre situations distinctes :

- i) des zones caractérisées par une population importante de juvéniles de *M. javanica* fortement infestée par *P. penetrans* (zones M+P+),
 - ii) des zones caractérisées par une faible population de nématodes mais très infestés par *P. penetrans* (zones M-P+),
 - iii) des zones de forte densité en nématodes mais très faiblement infestés par *P. penetrans* (zones M+P-),
 - iv) enfin des zones de faible densité en *M. javanica* peu infestés par *P. penetrans* (zones M-P-).
- Cependant, l'évaluation du taux d'infestation des populations de nématodes par *P. penetrans* ne renseigne pas forcément sur les niveaux des populations de spores libres de *P. penetrans* dans le sol.

L'objectif de cette étude est d'estimer les stocks de spores de *P. penetrans* dans ces différentes zones de la parcelle, d'étudier leur répartition dans les différents compartiments du sol, et enfin de tenter d'établir une relation entre les stocks de spores et l'infestation des juvéniles dans le sol.

2. RÉPARTITION DES SPORES DE *PASTEURIA PENETRANS* DANS LE SOL

2.1. Protocole expérimental

40g de sol non perturbé provenant des zones décrites ci-dessus sont mis en solution dans 300ml d'eau distillée pendant 15mn. La suspension est fractionnée sur 3 tamis superposés de 200, 50 et 20 μ m. Quatre répétitions sont prévues par zone.

2.1.1. Spores percolables

Nous appelons "spores percolables" les spores libres et/ou facilement percolables à travers les pores. Elles sont récupérées dans la fraction 20-0 μ m sur un filtre millipore de 0,6 μ m. Le refus du filtre est repris dans 10ml d'eau distillée et les spores sont dénombrées (Figure 39A).

2.1.2. Spores lessivables

Nous appelons "spores lessivables" les spores faiblement adsorbées aux particules de sol et décrochantes par des apports d'eau intenses. Elles sont récupérées dans les fractions >200, 200-50 et 50-20 μ m après trois rinçages successifs sur un tamis de 20 μ m. L'eau de rinçage est filtrée directement sur 0,6 μ m. Le refus du filtre est repris dans 10ml d'eau distillée et les spores sont dénombrées (Figure 39B).

2.1.3. Spores agrégées et /ou adsorbées

Nous appelons "spores agrégées et/ou adsorbées" les spores enfermées dans des agrégats et/ou les spores fortement adsorbées sur les particules du sol ou sur des débris organiques. Chaque fraction rincée est remise en suspension dans 150 ml d'eau distillée puis les agrégats sont dispersés en présence de billes d'agate (Figure 39C). La population de spores ainsi obtenue correspond aux spores agrégées. Leur proportion est comparée par classe d'agrégats et aux autres classes de spores (percolées et lessivées).

La somme des trois classes de spores (percolables+lessivables+agrégées) donne le nombre de spores totales.

Cette expérience est couplée avec un isolement et une dispersion des agrégats (cf. Matériels & Méthodes, Figure 14). Les données sont analysées par le test de Kruskal & Wallis et par l'analyse de la variance (ANOVA).

2.2. Résultats

2.2.1. Evaluation des stocks des trois classes de spores dans les quatre zones.

*Les spores totales

Le nombre total de spores (somme des 3 classes) est significativement plus élevé dans la zone M+P+ que dans les autres zones. Il est aussi plus élevé dans la zone M-P+ que dans les zones M-P- et M+P- (Figure 40).

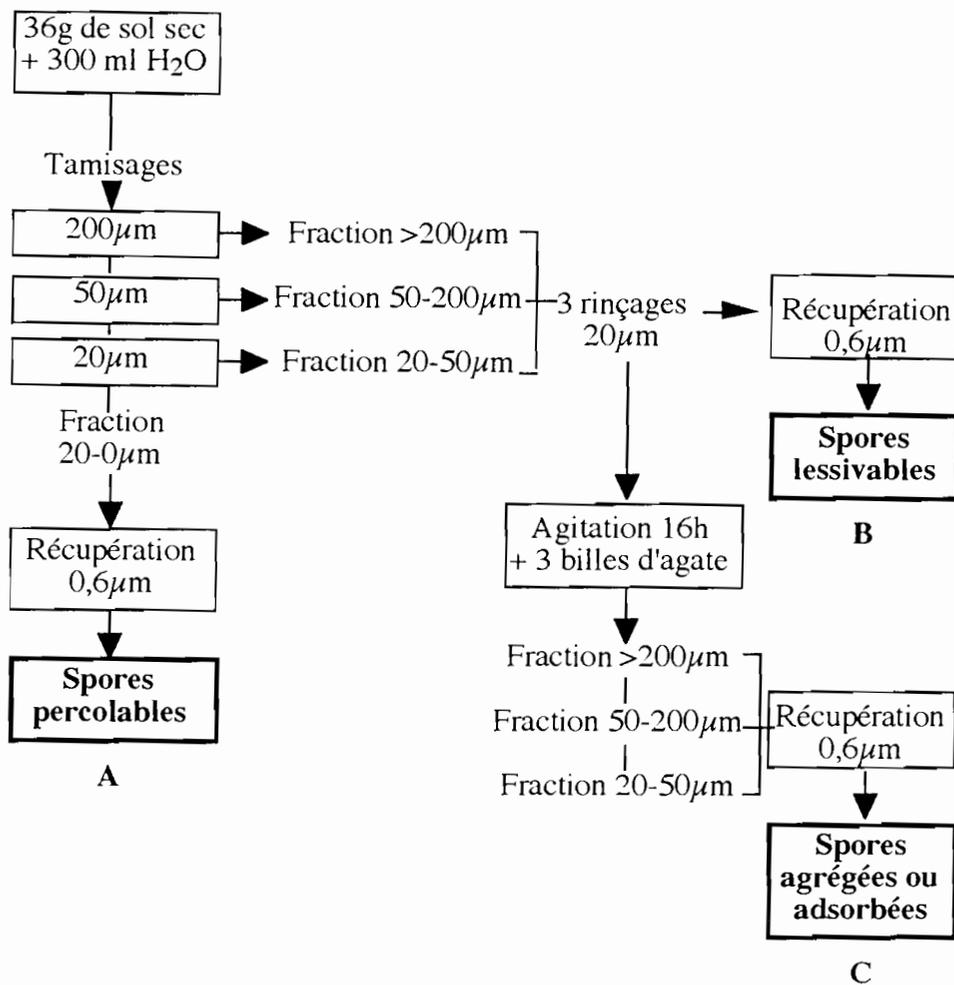


Figure 39. Récupération des spores percolables (A), lessivables (B) et agrégées ou adsorbées (C) de *Pasteuria penetrans* par classe d'agrégats.

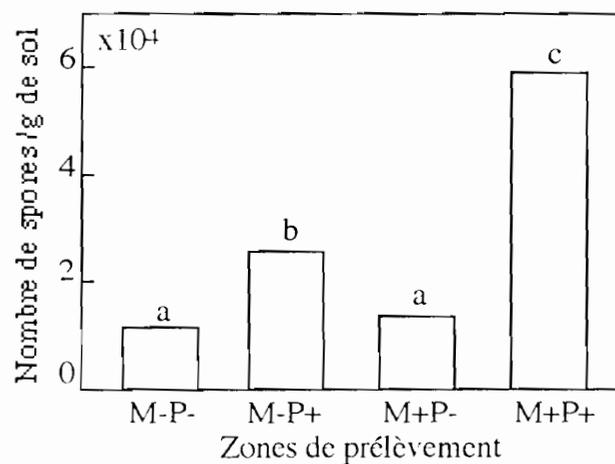


Figure 40. Nombre total de spores de *Pasteuria penetrans* dans le sol des différentes zones de prélèvement (les données suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes, $p > 0,05$).

*Les spores percolables

Les spores percolables, prenant en compte celles issues uniquement de la fraction 20-0 μ m, sont peu abondantes par rapport au nombre total des spores (Figure 41A). Néanmoins, elles sont significativement plus nombreuses dans la zone M+P+ que dans les autres zones. Leur effectif est identique dans les zones M-P+ et M-P- alors qu'elles sont quasi-inexistantes dans la zone M+P-.

*Les spores lessivables

Le nombre de spores lessivables est, toutes zones confondues, proche de l'effectif total des spores (Figure 41B). Ainsi, ces spores lessivables sont plus abondantes dans la zone M+P+ que dans les trois autres zones dans lesquelles leur nombre n'est pas significativement différent.

*Les spores agrégées

Les spores agrégées sont plus abondantes dans la zone M-P+ que dans les zones M-P- et M+P-. Dans la zone M+P+, leur effectif est intermédiaire (Figure 41C).

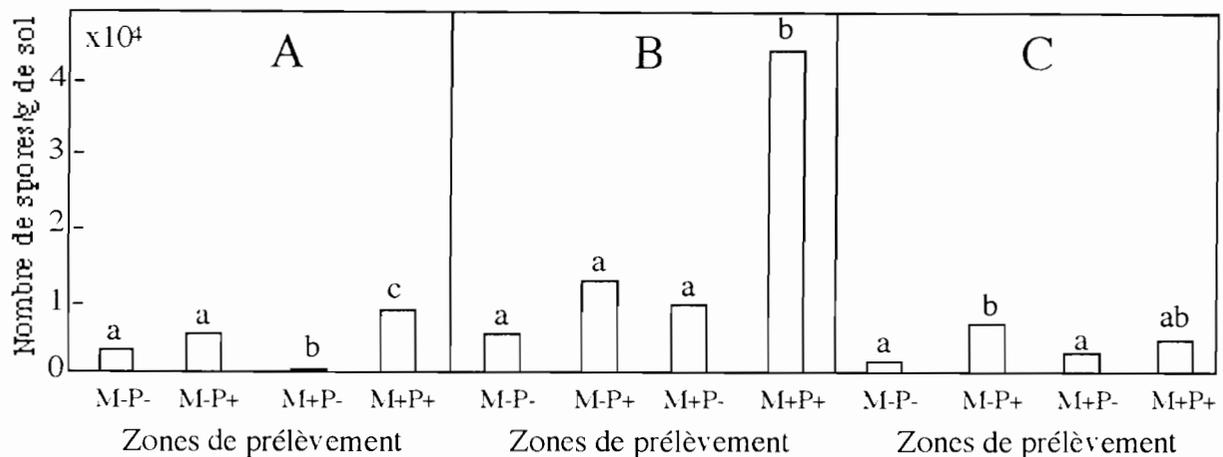


Figure 41. Nombre de spores percolables (A), lessivables (B) et agrégées (C) de *Pasteuria penetrans* dans le sol des différentes zones de prélèvement (les données suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes, $p > 0,05$).

2.2.2. Comparaison des classes de spores.

La proportion des spores percolables n'est pas uniforme d'une zone à une autre (Figure 42). Elle est plus élevée dans les zones M-P- et M-P+, avec respectivement 32% et 20%, que dans la zone M+P- (moins de 5%). Elle est intermédiaire dans la zone M+P+ (15%).

En revanche, à l'échelle des quatre zones, la proportion des spores lessivables est très importante et est toujours supérieure ou égale à celle des spores percolables et agrégées. Ainsi, constituent-elles plus de la moitié du stock dans les zones M+P- et M+P+ et sont-elles plus fréquentes que dans les zones M-P- et M-P+.

A l'instar des spores percolables, la proportion des spores agrégées est variable. En fait, elle est significativement plus importante dans la zone M-P+ que dans les zones M-P- et M+P+. La zone M+P+ présente une proportion intermédiaire.

Dans la zone M+P+, les spores lessivables sont les plus nombreuses tandis que les spores percolables et agrégées sont présentes dans les mêmes proportions. Dans la zone M+P- les spores lessivables sont aussi plus nombreuses alors que les spores percolables sont en plus faible proportion. Dans la zone M-P+, les spores lessivables sont plus abondantes que les spores percolables et les spores agrégées sont en proportion intermédiaire. Alors que dans la zone M-P- les spores agrégées sont significativement plus rares, la proportion des spores lessivables et percolables est identique.

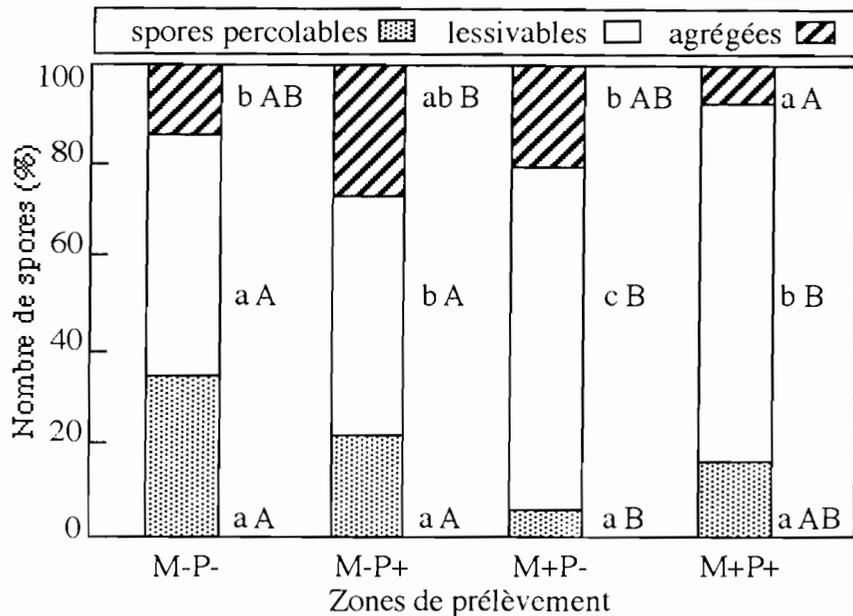


Figure 42. Répartition des stocks des trois classes de spores de *Pasteuria penetrans* dans les quatre zones de prélèvement (les données suivies d'une même lettre, minuscule pour une même zone, majuscule entre les zones, ne sont pas significativement différentes, $p > 0,05$).

2.2.3. Répartition des stocks de spores par fraction granulométrique

- Texture des sols dans les différentes zones

* Fractionnement par la méthode douce

Le bilan pondéral est faible pour la méthode douce, atteignant respectivement 91,32 ; 91,57 ; 90,22 et 91,83 % pour les sols des zones M-P-, M-P+, M+P- et M+P+.

La répartition pondérale des fractions granulométriques a montré que plus de 55% de la masse pondérale totale sont retenue dans la fraction $>200\mu\text{m}$ et que cette répartition est identique pour les 4 zones (Figure 43A). Dans la fraction 200-50 μm , la masse pondérale est identique pour les 4 zones et représente 25 à 30% du sol total. Celles des fractions 50-20 et 20-0 μm sont faibles (10% du sol total) et identiques pour les 4 zones.

* Fractionnement aux billes

Avec l'augmentation de l'énergie de la dispersion (billes), on note une redistribution des masses pondérales (Figure 43B). En effet, il y a eu diminution de la masse pondérale de la fraction $>200\mu\text{m}$ au profit de la fraction 200-50 μm . Il en résulte une répartition

identique des masses pondérales entre les deux fractions pour tous les sols à l'exception de la zone M+P+. La masse pondérale du sol dans cette zone est significativement plus élevée dans la fraction 200-50 μm que les autres zones. La masse pondérale des fractions 50-20 et 20-0 μm est toujours faible (moins de 10%) et identique pour toutes les zones.

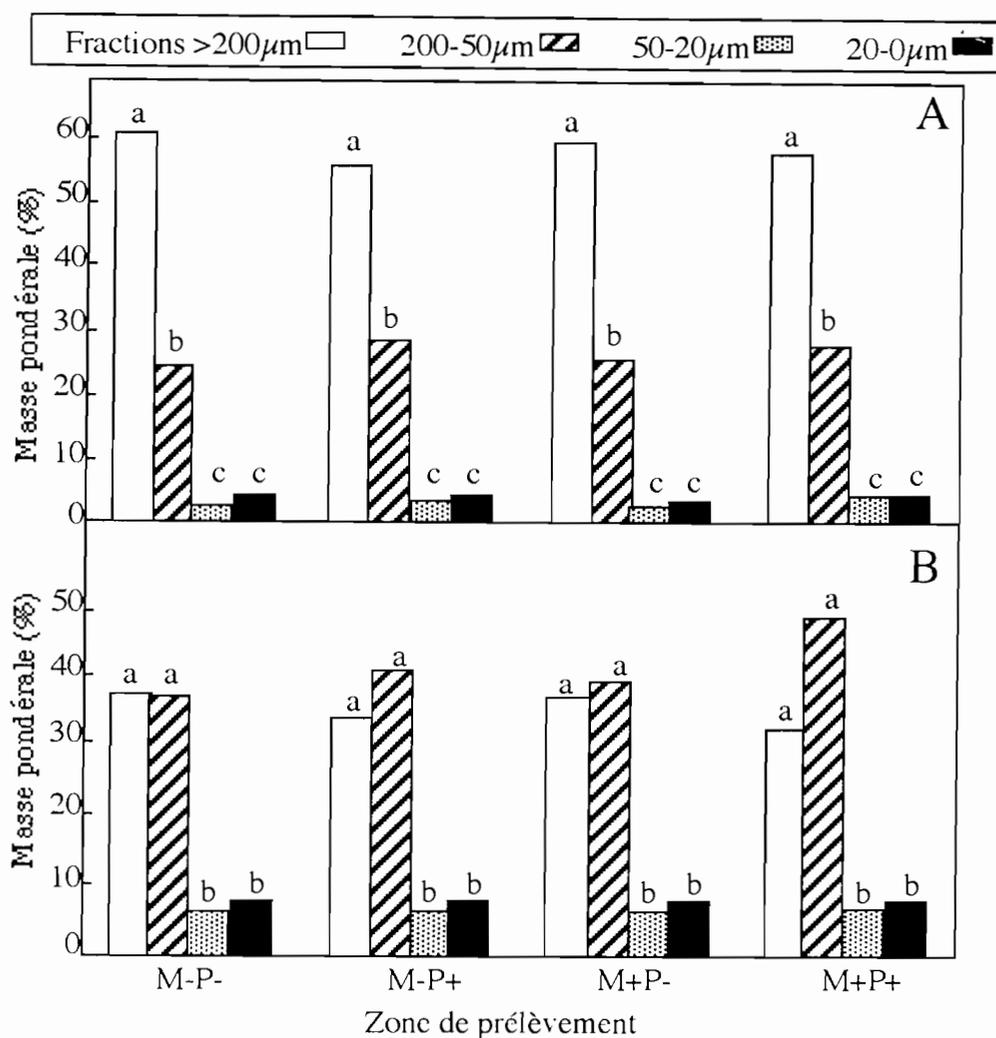


Figure 43. Répartition de la masse pondérale par fraction granulométrique des sols des zones de prélèvement après fractionnement du sol par la méthode douce (A) et par la dispersion aux billes (B) (les données suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes, $p > 0,05$).

- Répartition des spores lessivables par fraction granulométrique

A l'exclusion de la zone M+P-, la fréquence des spores lessivables (Figure 44) n'est pas significativement différente dans les fractions >200 et 200-50 μm . En fait, dans la zone M+P-, les spores lessivables sont plus nombreuses dans la fraction >200 μm que dans les autres zones tandis que dans la fraction 200-50 μm , elles sont les moins nombreuses. Dans la fraction 50-20 μm , leur fréquence est faible et identique dans toutes les zones.

À l'exception de la zone M+P-, la répartition des spores lessivables dans les différentes classes granulométriques est semblable à celle des masses pondérales. En effet, la répartition des masses granulométriques, après fractionnement doux du sol, est identique entre les

fractions >200 et $200-50\mu\text{m}$ pour toutes les zones. La même similitude est observée dans les fractions $50-20\mu\text{m}$ dans lesquelles, aussi bien le nombre de spores lessivables que les masses pondérales sont très faibles et identiques dans les quatre zones.

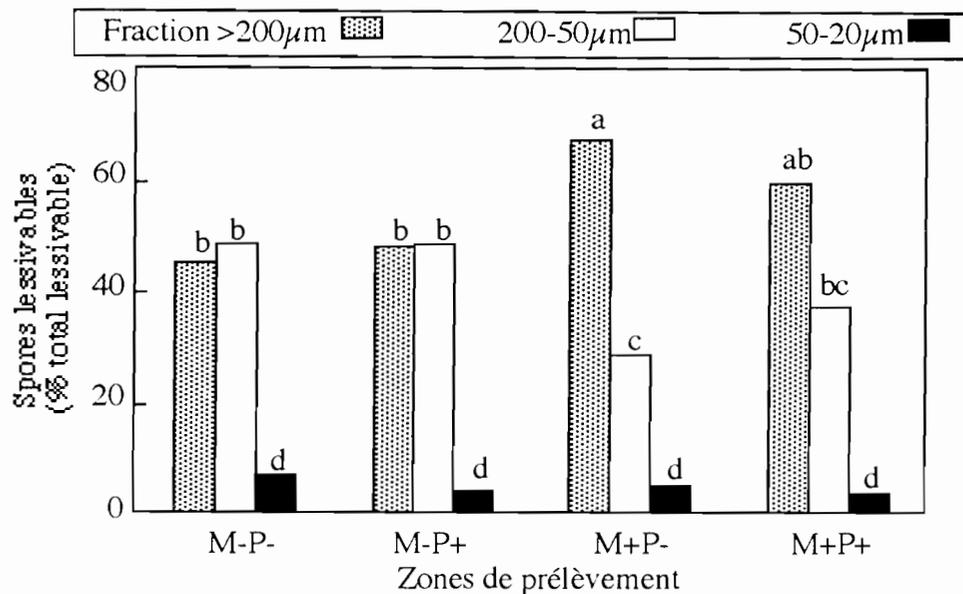


Figure 44. Répartition par classe granulométrique des spores lessivables de *Pasteuria penetrans* (% du total lessivable ; les données suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes, $p > 0,05$).

- Répartition des spores agrégées

A l'exception de la zone M+P+ dans laquelle la fréquence des spores agrégées est identique dans les fractions >200 et $200-50\mu\text{m}$, dans les autres zones, elle est significativement plus élevée dans la fraction $>200\mu\text{m}$ (Figure 45). Alors qu'aucune différence n'est observée dans la proportion des spores agrégées dans les fractions $200-50\mu\text{m}$, cette proportion est significativement plus élevée dans la fraction $50-20\mu\text{m}$ de la zone M-P- que dans les autres. En outre, la proportion de spores agrégées dans cette fraction $50-20\mu\text{m}$ est relativement élevée (30%).

En comparant la répartition des spores à celles des masses pondérales après destruction des agrégats, on note qu'à l'exception de la zone M+P+, la fraction $>200\mu\text{m}$ contient plus de spores agrégées que la fraction $200-50\mu\text{m}$, à masse pondérale égale. De même, la fraction $50-20\mu\text{m}$ de la zone M-P-, bien qu'ayant une masse pondérale très faible (5% du total), conserve exceptionnellement 30% de spores agrégées.

- Répartition du stock total de *P. penetrans* par fraction granulométrique

La répartition globale des spores totales par classe granulométrique (Figure 46) indique que les spores sont plus concentrées dans la fraction $>200\mu\text{m}$ dans la zone M+P- et, dans une moindre mesure, dans la zone M+P+, tandis qu'elles sont réparties de façon homogène dans les fractions $200-50\mu\text{m}$ des 4 zones. Par ailleurs, la proportion de spores concentrées dans la

fraction 20-0 μm de la zone M-P- est plus élevée que dans les autres zones. C'est la fraction 50-20 μm qui contient la proportion la plus faible de spores.

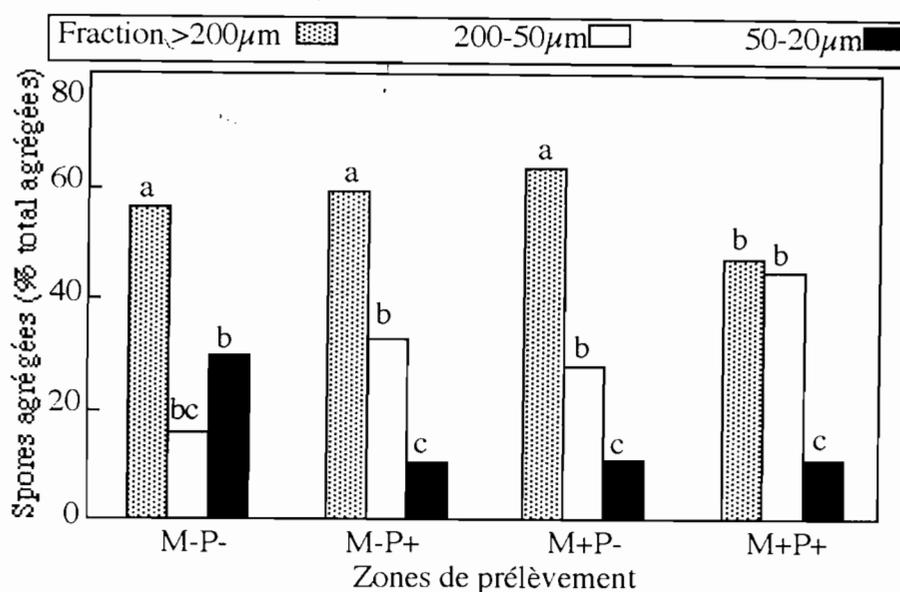


Figure 45. Répartition par classe granulométrique des spores agrégées de *Pasteuria penetrans* (% du total agrégé ; les données suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes, $p > 0,05$).

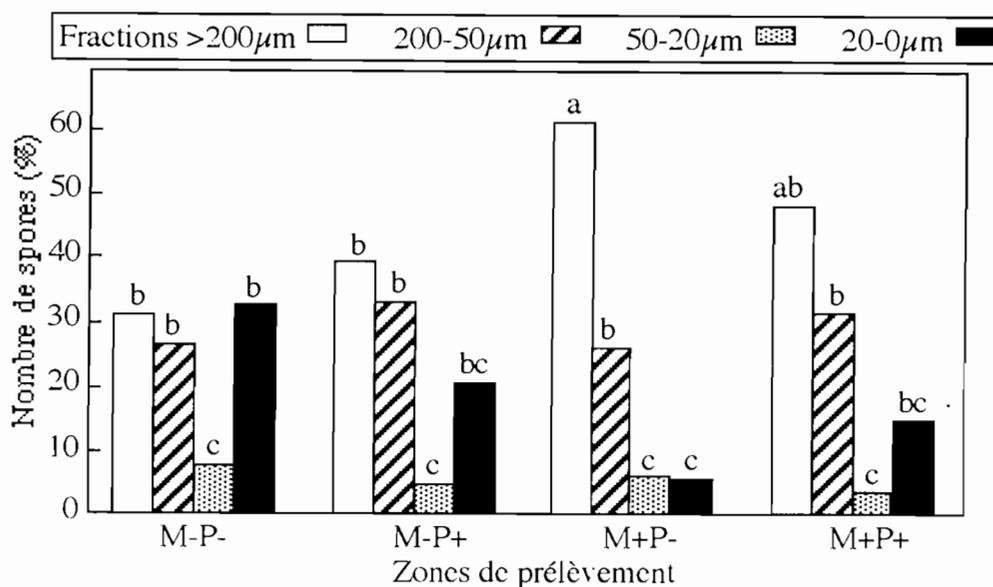


Figure 46. Répartition par fraction granulométrique du nombre total de spores de *Pasteuria penetrans* (les données suivies par une même lettre ne sont pas significativement différentes, $p > 0,05$).

2.3. Commentaire

Les spores de *P. penetrans* sont plus concentrées dans la zone M+P+, suivie de la zone M-P+. Les zones M+P- et M-P- ont les plus faibles concentrations en spores. Ceci est en concordance avec le taux d'infestation des juvéniles par *P. penetrans* dans ces zones.

Cependant la distribution des trois classes de spores varie d'une zone à une autre, bien que ces spores soient fréquentes dans les fractions granulométriques >200 et $200-50\mu\text{m}$. En effet, la proportion de spores percolables est plus élevée dans la zone M-P- alors que les spores lessivables représentent plus de la moitié de l'effectif dans les zones M+P+ et M+P-. Les spores agrégées sont plutôt en forte proportion dans la zone M-P+ et dans une moindre mesure dans la zone M+P-.

Dans les zones à faible densité en *P. penetrans* notamment les zones M-P- et M+P-, les spores sont réparties de façon homogène dans les trois classes. Cette répartition homogène, qui correspond, en fait, à une dispersion libre de l'hyperparasite, augmenterait la probabilité de rencontre avec l'hôte. De plus, le fait que les spores percolables soient en forte proportion dans ces zones augmente davantage les possibilités de contact entre les spores et les juvéniles, sachant que les nématodes se déplacent essentiellement dans les pores interagrégats (Pittcher, 1979). Les spores agrégées sont essentiellement retenues dans la fraction $50-20\mu\text{m}$ qui contient des microagrégats très stables. Ceci représenterait une forme de conservation des spores.

En revanche, les zones à forte densité en *M. javanica* (M+P- et M+P+) contiennent une proportion de spores lessivables qui est très supérieure aux autres classes. En fait, nous savons que les nématodes se déplacent dans les pores entre les agrégats et que leur déplacement est d'autant plus linéaire (surtout en présence de source d'alimentation) et bien orienté que la structure du sol est hétérogène. Ceci leur permettrait d'éviter les pièges comme les pores en cul de sac (Anderson *et al.*, 1997). Les spores lessivables se trouveraient dans les pores qui interconnectent les agrégats. Ces pores peuvent être facilement traversés par les nématodes qui seront infestés par les spores de *P. penetrans* qui s'y trouvent. De surcroît les spores sont dans l'ensemble très fréquentes dans les fractions grossières (>200 et $200-50\mu\text{m}$). Cette fraction grossière (agrégats ou particules élémentaires) assurerait une "dispersion portée" des spores dans le compartiment de prédilection des nématodes à la recherche ou en déplacement vers une plante hôte. On comprend alors que les spores percolables et agrégées diminuent fortement dans cette zone à forte densité de nématodes.

3. RÉPARTITION PAR CLASSE D'AGRÉGATS DES JUVÉNILES DE MELOIDOGYNE JAVANICA INFESTÉS PAR PASTEURIA PENETRANS

3.1. Protocole d'étude

40 g de sol non perturbé prélevés avec des cylindres dans les zones précédemment décrites, sont fractionnés par la méthode douce sur une colonne de tamis 200, 50 et $20\mu\text{m}$. Chaque refus de tamis est agité manuellement et déposé sur un tamis de $50\mu\text{m}$ couvert de papier "kleenex" dans une boîte de Pétri. Les nématodes sont dénombrés dans les filtrats.

3.2. Résultats

Aucun nématode n'est observé dans la fraction 20-0 μ m (Figure 47A). Les juvéniles sont significativement plus nombreux dans les fractions >200 μ m et 200-50 μ m de la zone M+P- suivie de la zone M+P+. Dans les zones M-P- et M-P+, ils sont rares et répartis de façon homogène dans toutes les fractions. Les juvéniles sont significativement plus infestés respectivement dans les fractions 200-50 μ m et 50-20 μ m des zones M+P+ et M-P+ et très faiblement infestés dans la fraction 200-50 μ m de la zone M-P- (Figure 47B).

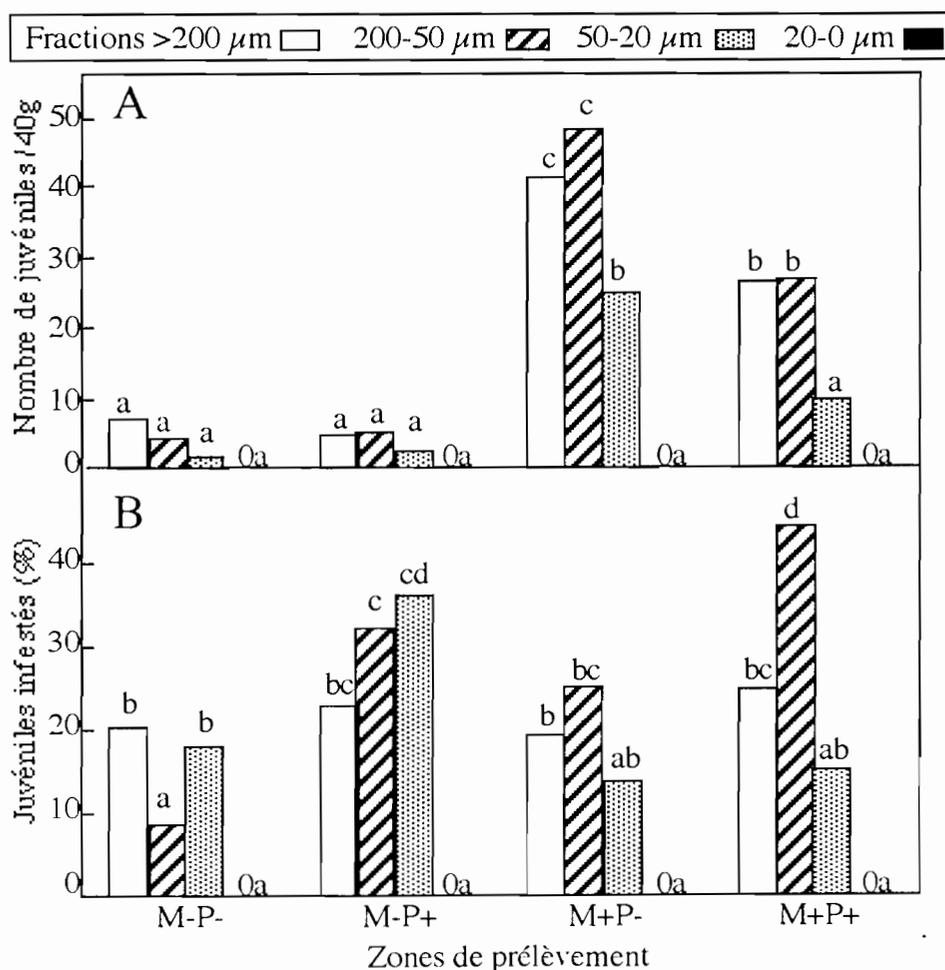


Figure 47. Répartition des juvéniles de *Meloidogyne javanica* totaux (A) et des juvéniles infestés par *Pasteuria penetrans* (B) par fraction granulométrique des zones de prélèvement du sol (les données suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes, $p > 0,05$).

Par ailleurs, la quasi totalité des juvéniles est infestée par 1 à 10 spores (Figure 48A), et leur répartition par classe granulométrique est semblable à celle du total des juvéniles infestés. C'est dans les fractions 200-50 μ m et 50-20 μ m des zones M+P+ et M-P+ que la proportion de juvéniles infestés par 1 à 10 spores est la plus élevée.

Les juvéniles infestés par plus de 10 spores se rencontrent essentiellement dans les zones M-P+ et M+P+ (Figure 48B). Alors que leur proportion est significativement plus élevée

dans la fraction 200-50 μ m du sol M-P+, elle est faible (moins de 10%) dans les autres fractions.

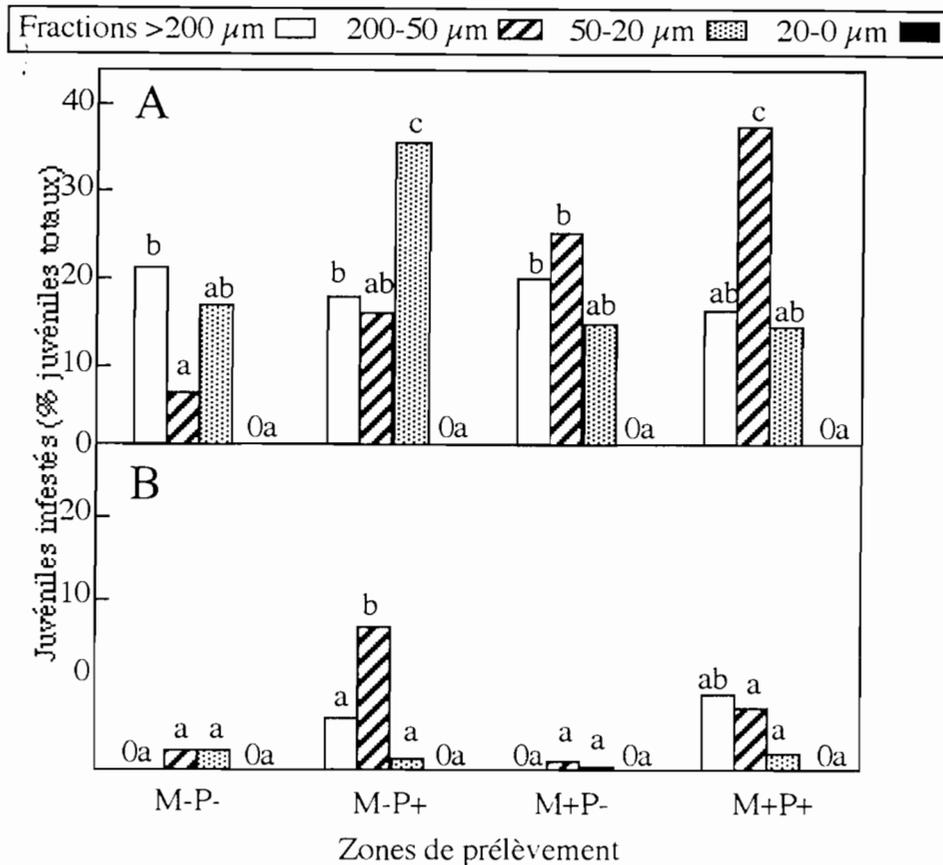


Figure 48. Répartition de la proportion de juvéniles de *Meloidogyne javanica* infestés avec 1 à 10 spores (A) et avec plus de 10 spores (B) de *Pasteuriapenetrans* selon la zone de prélèvement du sol (les données suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes, $p > 0,05$).

3.3. Commentaire

L'absence des juvéniles dans la fraction 20-0 μ m s'explique par la technique de tamisage. Bien que les juvéniles de *M. javanica* aient 10 μ m de diamètre, à cause de leur longueur (400 μ m) et surtout de leur morphologie filiforme, ils se maintiendraient perpendiculaires aux mailles des différents tamis et surtout du tamis de 20 μ m. De plus, ils sont mélangés aux particules fines qui colmatent en partie les mailles du tamis de 20 μ m avant leur passage.

Les juvéniles sont plus nombreux et bien distribués dans les fractions grossières (>200 μ m et 200-50 μ m) des zones très infestées en nématodes. L'infestation des juvéniles par *P. penetrans* est logiquement plus élevée dans les zones M+P+ et M-P+ (fortement infestées en *P. penetrans*). Elle est significativement plus fréquente dans les fractions 200-50 μ m et 50-20 μ m respectivement dans les zones M+P+ et M-P+. Le taux d'infestation montre l'importance de l'infestation dans les fractions 200-50 μ m et, dans une moindre mesure, dans les fractions

50-20 μ m sauf dans la zone M-P-. En effet, dans cette zone M-P-, c'est dans les fractions >200 μ m et 50-20 μ m qu'on observe la plus forte infestation des juvéniles.

Une comparaison du taux d'infestation des juvéniles et du stock de *P. penetrans* indique que la fraction >200 μ m qui retient beaucoup de spores, présente un taux d'infestation des juvéniles plus faible que la fraction 200-50 μ m. Le phénomène est très accentué par le taux d'encombrement des juvéniles infestés par plus de 10 spores. Il semble que celui-ci ne soit pas directement lié à la densité des spores mais plutôt à deux phénomènes : soit à une faible "colonisation" des pores par les juvéniles qui préfèrent les fractions 200-50 μ m, soit au temps de transit plus bref dans cette fraction. Ceci expliquerait le meilleur attachement observé dans les fractions 200-50 et 50-20 μ m qui ont des pores plus adaptés à la migration des juvéniles permettant alors un contact facile et rapide entre les spores et les juvéniles. Par contre, le taux d'encombrement des juvéniles infestés par plus de 10 spores, plus élevé dans la fraction 200-50 μ m que dans la fraction 50-20 μ m, serait lié aussi bien à une densité-dependance (relative à la présence de spores libres et non des juvéniles) qu'au réseau des pores. En effet, les juvéniles seraient rares dans la fraction 50-20 μ m qui présenterait des pores moins adaptés à leur mouvement. Aussi seraient-ils plus fréquents dans la fraction 200-50 μ m où ils auraient plus de liberté de mouvement (Pittcher, 1979 ; Quénehervé & Chotte, 1996). De ce fait, plus le déplacement est long, mieux les spores s'attachent, sachant que cette fraction est riche en spores lessivables.

4. RELATION ENTRE LES STOCKS DE SPORES DE *PASTEURIA PENETRANS* DANS LES AGRÉGATS ET LE TAUX D'INFESTATION DES JUVÉNILES DE *MELOIDOGYNE JAVANICA*

4.1. Relation entre les stocks de *P. penetrans* par compartiment

Une analyse de corrélation a montré que les quantités de spores lessivables (Figure 49A) et agrégées (Figure 49B) sont fortement liées au stock total, alors que le nombre de spores percolables est indépendant.

La même analyse montre que la quantité de spores agrégées est liée à celle des spores lessivables (Figure 50), alors qu'aucune relation n'existerait entre la quantité de spores lessivables et percolables d'une part, la quantité de spores percolables et agrégées d'autre part.

Par ailleurs, le taux d'infestation des juvéniles par *P. penetrans* dans le sol ne semble pas être directement lié à la quantité totale de spores dans le sol mais plutôt à celles des spores (spores percolables + spores lessivables) contenues dans les pores interconnectés (Figure 51). Pendant leur migration, les juvéniles traverseraient ces pores interconnectés où ils seraient parasités par les spores de *P. penetrans* qui s'y trouvent.

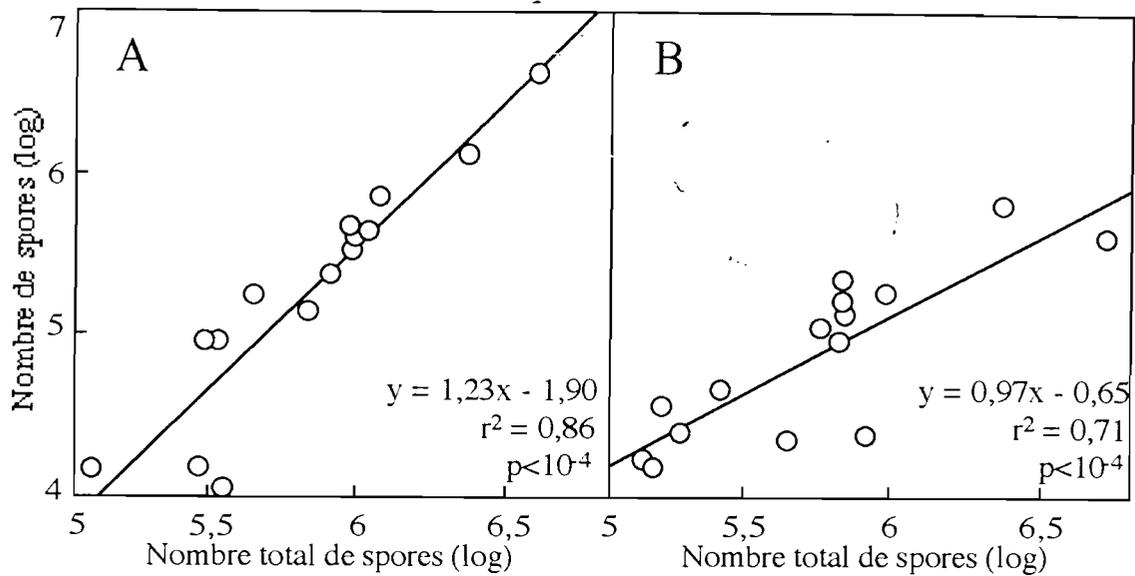


Figure 49. Évolution de la quantité de spores lessivables (A) et agrégées (B) de *Pasteuria penetrans* en fonction du nombre total de spores dans le sol.

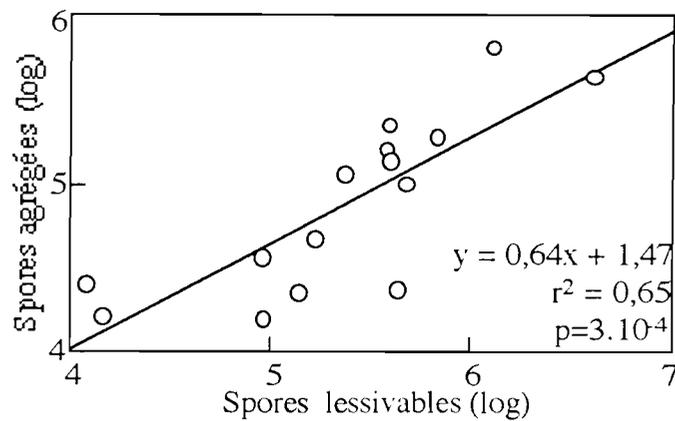


Figure 50. Évolution de la quantité de spores agrégées de *Pasteuria penetrans* en fonction du nombre de spores lessivables.

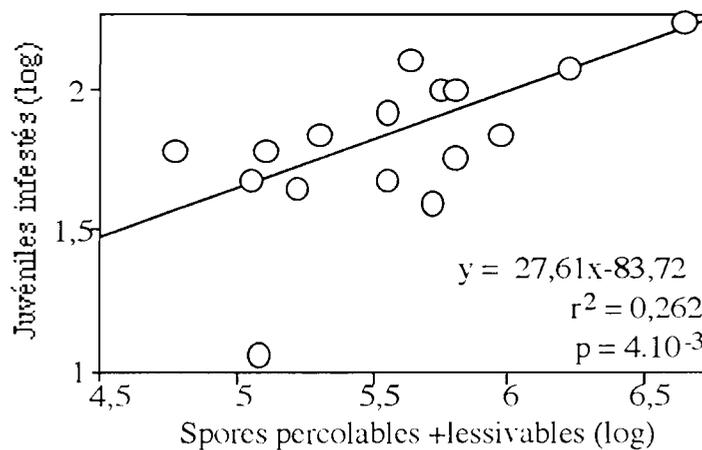


Figure 51. Évolution de la quantité de juvéniles de *Meloidogyne javanica* infestés par *Pasteuria penetrans* en fonction du nombre de spores contenues dans les pores interconnectés.

4.2. Commentaire

On constate que les quantités de spores lessivables et agrégées de *P. penetrans* sont fortement tributaires du nombre total de spores dans le sol, alors que les spores percolables ne le sont pas. En effet, l'effectif des spores lessivables est très proche de l'effectif total. Cette dépendance indique qu'elles seraient retenues, dans une certaine proportion, dans des microsites particuliers. Par contre, le stock de spores percolables dépendrait de la porosité globale du sol, et surtout de la taille et de l'interconnexion des pores. En effet, des spores retenues dans des sites clos, notamment les pores en cul de sac, ne peuvent participer au stock de spores percolables, et encore moins au processus de parasitisme des juvéniles. En fait, l'éventualité d'une infestation ne se confirme que lorsque juvéniles et spores se retrouvent dans un même pore, d'où la relation entre le stock de spores dans les pores interconnectés et le niveau d'infestation des juvéniles.

INCIDENCE DE L'AGRÉGATION BACTÉRIENNE DU SOL RHIZOSPHERIQUE SUR LA CONSERVATION DES SPORES DE *PASTEURIA PENETRANS*

1. OBJECTIF

Des bactéries rhizosphériques sont capables de transformer certains composés glucidiques d'exsudats racinaires en polysaccharides qui, avec les fractions argileuses, participent à l'agrégation des sols (Gupta & Germida, 1988). Le pouvoir structurant de telles bactéries sur le sol pourrait améliorer le maintien des spores de *P. penetrans* dans le sol rhizosphérique.

Cette étude s'est donc fixée pour objectif d'étudier l'agrégation du sol autour des systèmes racinaires sous l'effet de deux souches bactériennes. Les conséquences sur le parasitisme et le niveau des populations de *M. javanica* sont analysées.

Ces souches bactériennes ont montré quelques effets bénéfiques sur l'attachement des spores de *P. penetrans* sur les juvéniles de *M. javanica* (Duponnois & Mateille, 1998).

2. PROTOCOLE D'ETUDE

2.1. Les souches bactériennes

Une souche de *Pseudomonas mendocina* (B23) et une souche de *Pseudomonas* sp. fluorescent (G36) sont utilisées. Elles proviennent de la collection de bactéries isolées de la parcelle expérimentale de Thiès (Duponnois & Mateille, 1998). Des morceaux de racines non lavées sont broyées avec un mixeur Ultraturax. Après une série de dilutions, un prélèvement de la suspension est placée sur un milieu de culture à 0,3% TSA (Tryptic Soy Agar, Difco) et mis à incuber pendant 24 heures à l'obscurité à une température de 25°C. Les colonies isolées sont répiquées chacune dans 100ml de ce même milieu.

2.2. Conditionnement du sol et inoculation des organismes

Des plants de tomate sensible cv. Roma âgés de 2 semaines sont repiqués dans des gaines en polyéthylène noir de 10cm de diamètre et 20cm de long, remplis de sol sablo-argileux

autoclavé (cf. Matériels & Méthodes). $13,5 \cdot 10^6$ spores de *P. penetrans* ont été inoculées par plant. 48 heures après, 1ml de suspension bactérienne a été inoculé par plant.

Les plants non inoculés (témoins) avec des bactéries ont reçu 2ml de $MgSO_4$ 0,1M pour empêcher une éventuelle contamination. Une semaine après, 300 juvéniles de *M. javanica* sont inoculés. Les plants sont arrosés quotidiennement avec 30ml d'eau distillée. Les quatre traitements considérés (Tableau 9) sont répétés quatre fois.

Tableau 9. Objets comparés pour l'étude de l'incidence de l'agrégation bactérienne.
(M : *M. javanica* ; MP : *M. javanica* + *P. penetrans*)

Objets	<i>Pasteuria penetrans</i>	Souches bactériennes	<i>Meloidogyne javanica</i>
M	-	-	300 juvéniles/plant
MP	$13,5 \cdot 10^6$ spores/plant	-	300 juvéniles/plant
B23	$13,5 \cdot 10^6$ spores/plant	<i>Pseudomonas mendocina</i>	300 juvéniles/plant
G36	$13,5 \cdot 10^6$ spores/plant	<i>Pseudomonas</i> sp.	300 juvéniles/plant

2.3. Analyse des populations de *M. javanica* et de *P. penetrans*

Les populations de juvéniles totaux et les proportions de juvéniles infestés par *P. penetrans*, et les effectifs de spores de *P. penetrans* percolables, lessivables et agrégées (et/ou adsorbées) ont été évalués selon les mêmes protocoles que ceux qui ont été utilisés dans les études précédentes.

2.4. Agrégation du sol du système racinaire

2.4.1. Agrégation du sol

45 jours après inoculation des bactéries, les plants sont dépotés. Le système racinaire est secoué énergiquement pendant 30 secondes afin de détacher le sol non fortement adhérent. Le sol adhérent au système racinaire a été détaché à l'aide d'un scalpel. Les échantillons sont séchés à l'étuve pendant 72 heures à 105°C et le poids sec est mesuré.

2.4.2. Texture des agrégats

Ils sont évalués suivant les mêmes méthodes décrites précédemment selon le protocole décrit dans la figure 52.

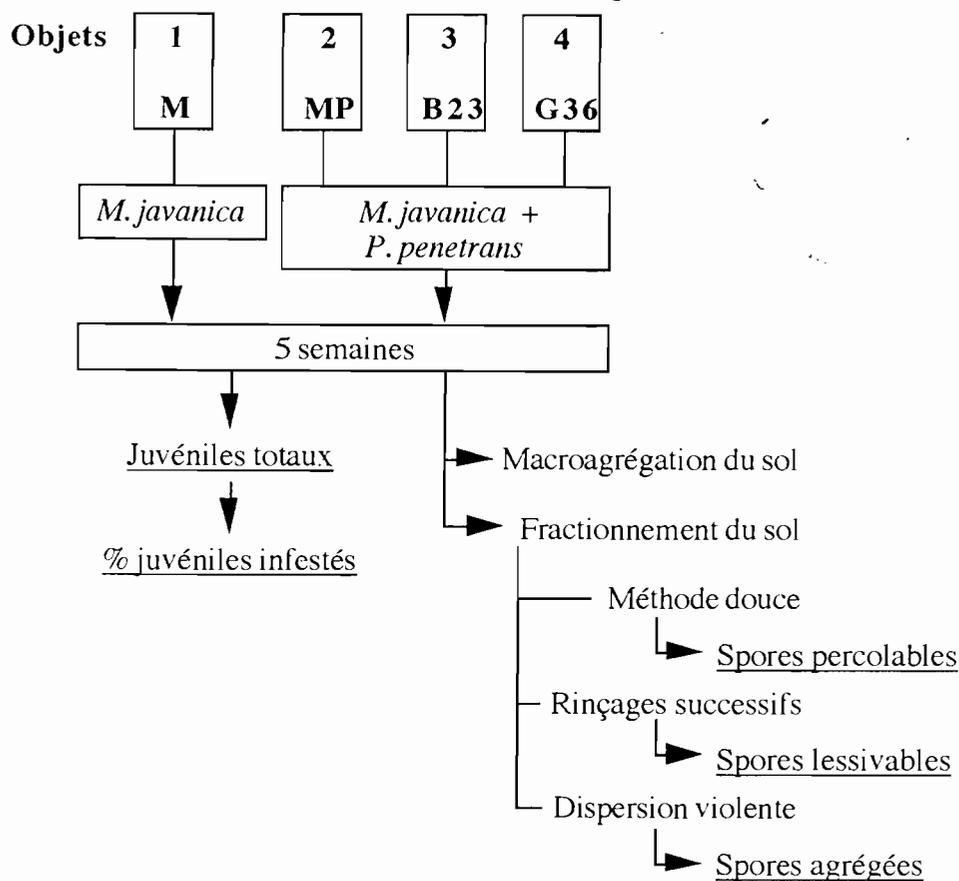


Figure 52. Protocole d'étude de l'incidence de la microagrégation bactérienne (voir la légende des objets dans le tableau 11).

3. RESULTATS

3.1. Rémanence des souches bactériennes dans le sol

Dans tous les traitements inoculés avec une souche bactérienne, 2g de sol rhizosphérique sont mis en solution dans 25 ml de $MgSO_4$ puis agité sur un agitateur orbital pendant 24 heures. Une dilution à 10^{10} est étalée sur un milieu TSA 0,3% en boîte de Pétri. Après 12 heures d'incubation, les colonies obtenues sont morphologiquement identiques à celles inoculées.

3.2. Analyse nématologique

L'indice de galles et le taux de multiplication de *M. javanica* ne sont pas différents entre les traitements (Tableau 10). Cependant, l'infestation du sol est significativement plus élevée dans le sol inoculé avec la souche G36 et *P. penetrans* que dans le sol inoculé avec seulement *M. javanica*. L'infestation des plants inoculés avec *M. javanica* et *P. penetrans* et celle des plants inoculés avec la souche B23 et *P. penetrans* sont identiques.

Tableau 10. Indices de galles, nombres de juvéniles dans le sol et dans les racines et taux de reproduction de *Meloidogyne javanica* selon le type d'inoculum (les données suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes, $p>0,05$).

Inoculum	Objet	Indice de galles	Juvéniles dans le sol	Juvéniles dans les racines	Taux de multiplication
<i>M. javanica</i>	M	4 a	989 a	10824 a	39 a
<i>P. penetrans</i> + <i>M. javanica</i>	MP	4 a	1803 bc	12715 a	48 a
<i>P. penetrans</i> + B23 + <i>M. javanica</i>	B23	4 a	1246 ab	11616 a	43 a
<i>P. penetrans</i> + G36 + <i>M. javanica</i>	G36	4 a	2291 c	9454 a	39 a

La proportion des juvéniles infestés par *P. penetrans* ne dépasse pas 50% (Figure 53A). Néanmoins, elle est significativement plus élevée avec la souche B23 qu'avec la souche G36. La répartition des juvéniles infestés par classe d'agrégats indique qu'ils sont plus fréquents dans la fraction 200-50 μ m et rares dans les autres fractions. Néanmoins, le sol inoculé avec la souche B23 présente une répartition homogène des juvéniles infestés dans les fractions 200-50 et 50-20 μ m (Figure 53B).

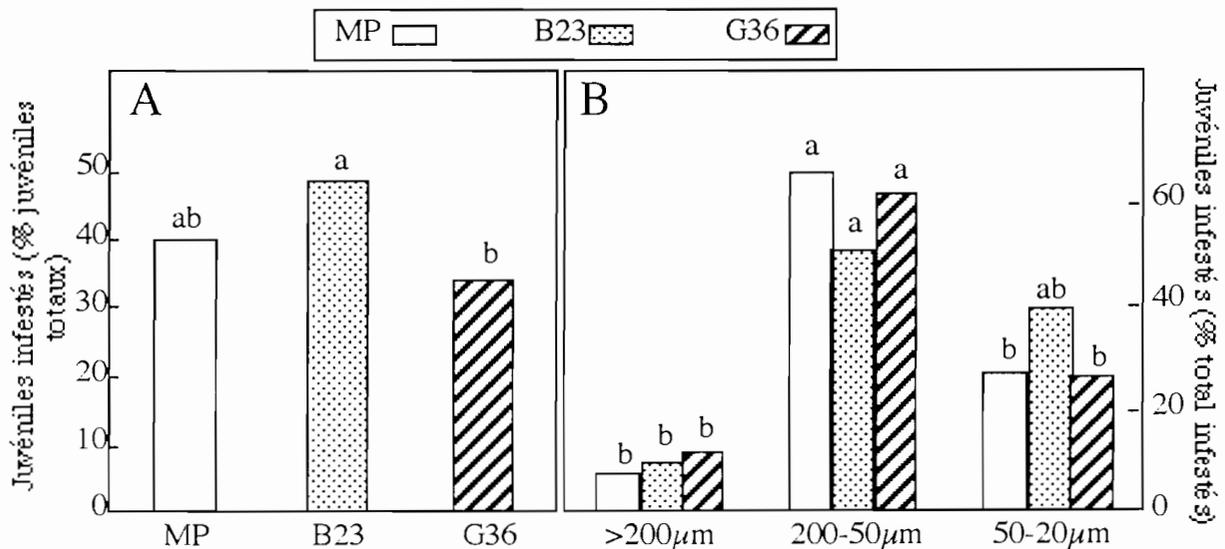


Figure 53. Incidence de la présence des souches bactériennes sur A) la proportion de juvéniles de *Meloidogyne javanica* infestés par *Pasteuria penetrans* et B) sur la répartition des juvéniles infestés par classe d'agrégats. (les données suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes, $p>0,05$)

3.3. Agrégation du sol

3.3.1. Agrégation du sol rhizosphérique

Les sols rhizosphériques inoculés avec les souches G36 et B23 présentent des masses pondérales voisines mais significativement plus élevées que celle du sol non inoculé en bactéries (MP). Celle du sol sans *P. penetrans* et sans bactéries (M) n'est pas différent des autres (Figure 54).

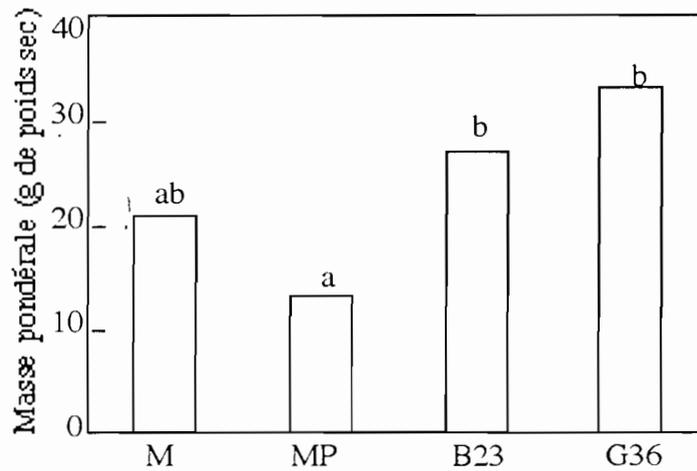


Figure 54. Masse pondérale des sols agrégés rhizosphériques.
(les données suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes, $p > 0,05$).

3.3.2. Texture des agrégats

*méthode douce

Les bilans pondéraux sont de 99,9% pour le sol inoculé avec la souche G36 et de 99,7% pour le sol inoculé avec la souche B23 et le sol sans bactéries (MP). Les masses pondérales sont réparties de façon homogène dans les fractions >200 et $200-50\mu\text{m}$ et sont cinq fois plus élevées dans ces deux classes que dans les autres (Figure 55A).

Alors que la distribution des masses pondérales par fraction granulométrique est identique pour tout les traitements, une observation à la loupe binoculaire des agrégats $>200\mu\text{m}$, indique à ceux issus du sol inoculé avec la souche B23, sont plus structurés que ceux des autres sols où ils sont plus compacts (Figure 56).

*dispersion à billes

Bien que les masses pondérales des fractions $>200\mu\text{m}$ et $200-50\mu\text{m}$ ne soient pas différentes significativement, on note une diminution de la masse pondérale de la fraction $>200\mu\text{m}$ au profit des fractions inférieures, notamment de la fraction $200-50\mu\text{m}$ et surtout de la fraction $20-0\mu\text{m}$ qui a augmenté de 10 % (Figure 55B).

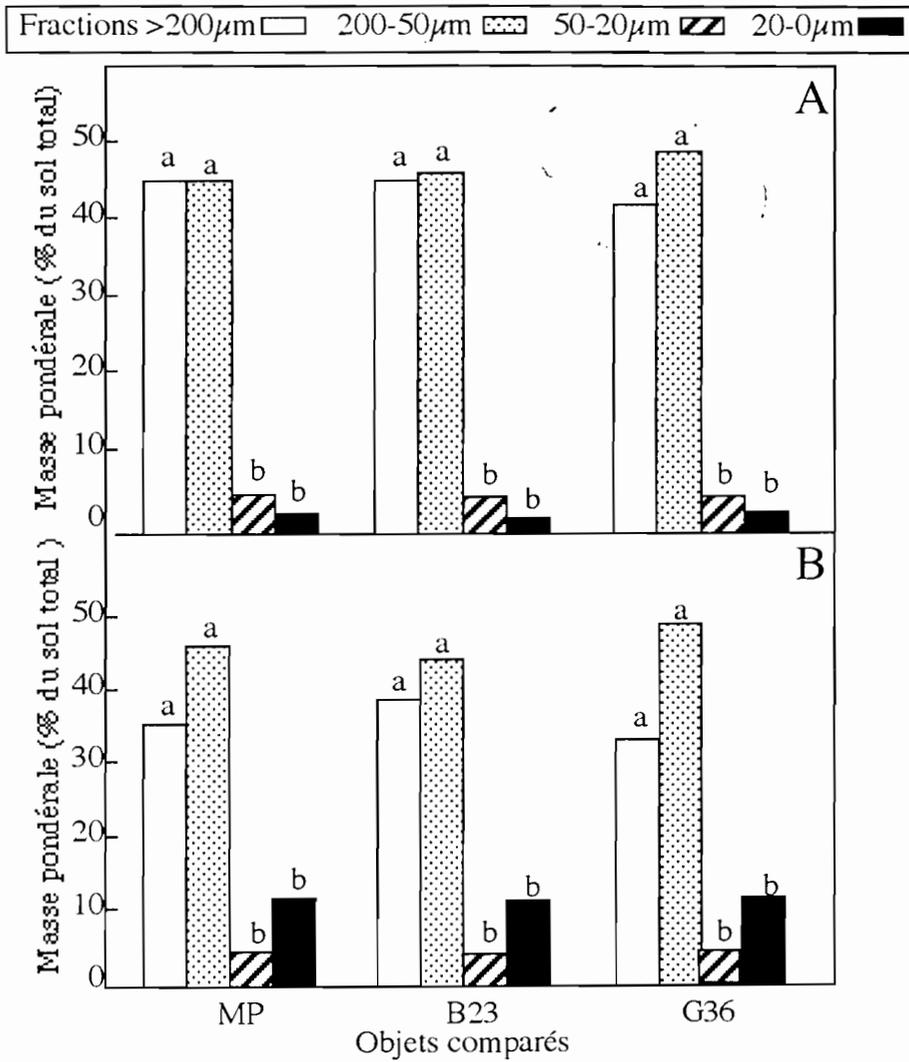


Figure 55. Répartition des masses pondérales par classe granulométrique après fractionnement du sol par la méthode douce (A) et par la dispersion en présence de billes d'agate (B). (les données suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes, $p > 0,05$)

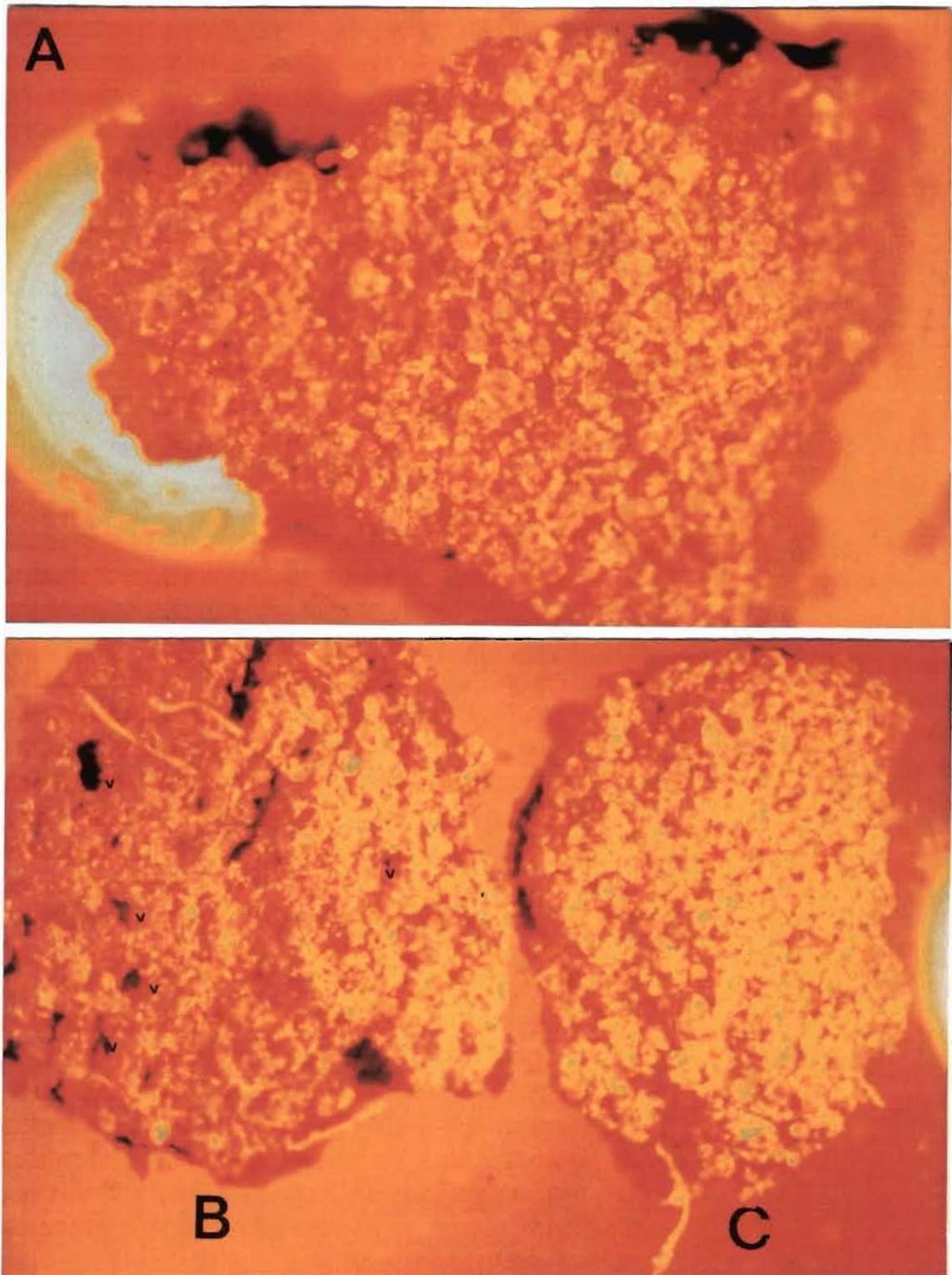


Figure 56. Macroagrégats issus (A) du sol non inoculé, (B) du sol inoculé avec la souche B23, et (C) du sol inoculé avec la souche G36. (v = vide)

3.4. Dosage des spores de *P. penetrans* dans le sol du système racinaire

3.4.1. Spores totales

Le dosage des spores dans 25g de sol rhizosphérique révèle que leurs effectifs ne sont pas différents d'un traitement à un autre.

3.4.2. Spores par compartiment

Les spores percolables sont en très faible proportion (moins de 20%) quel que soit le traitement subi par le sol (Figure 57). À l'exception du sol inoculé avec la souche B23, les spores lessivables représentent la plus forte proportion (70%). Elles sont moins nombreuses (moins de 40%) dans le sol inoculé avec la souche B23. Les spores agrégées sont significativement plus nombreuses (58%) dans le sol inoculé avec la souche B23 et représentent moins de 20% dans les autres sols.

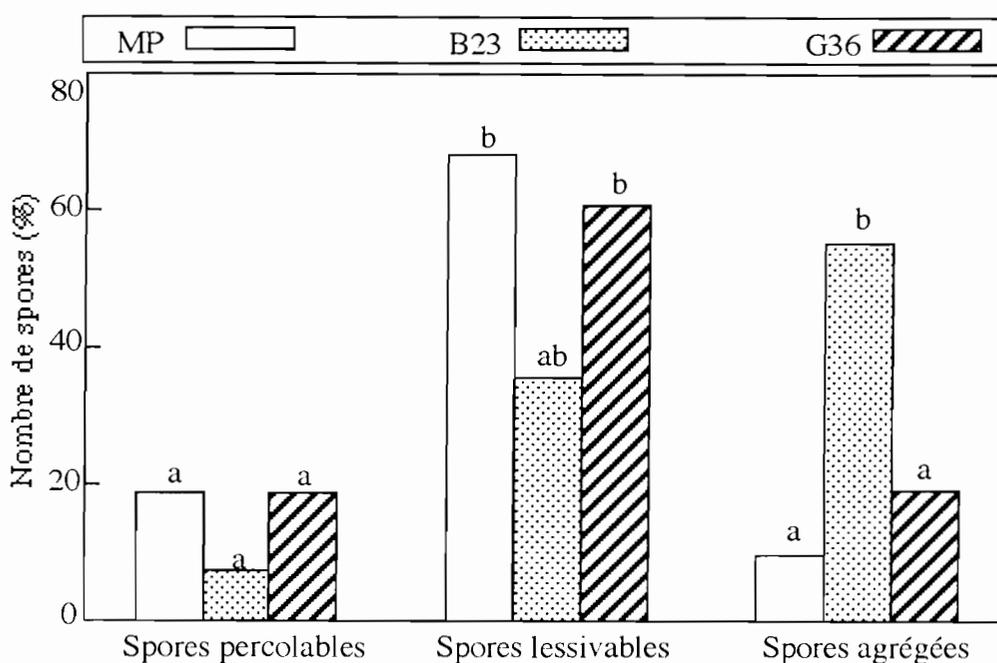


Figure 57. Répartition des stocks de *Pasteuria penetrans* en spores percolables, lessivables et agrégées. (les données suivies par la même lettre ne sont pas significativement différentes, $p > 0,05$).

3.4.3. Répartition des spores extraites par classe granulométrique

Alors que les spores lessivables sont faiblement réparties dans les fractions 50-200 μ m de tous les sols (moins de 5%), elles sont significativement plus importantes (45%) dans la fraction >200 μ m du sol non inoculé avec les bactéries que dans les autres fractions des autres sols (Figure 58A). En revanche, dans la fraction 200-50 μ m, les spores sont plus fréquentes dans le sol inoculé avec la souche G36.

Par ailleurs, la quasi totalité (45% du total) des spores agrégées dans le sol inoculé avec la souche B23 est retenue dans la fraction >200 μ m, ces spores étant rares dans les autres sols (Figure 58B).

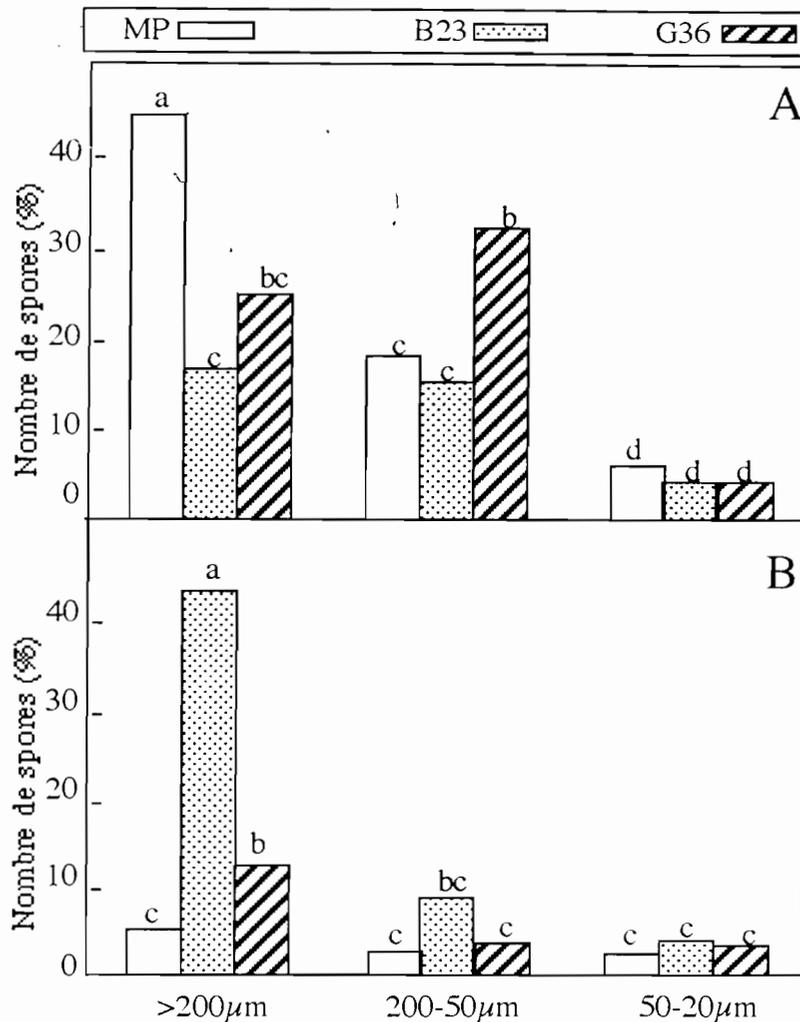


Figure 58. Répartition des spores de *Pasteuria penetrans* lessivables (A) et agrégées (B) dans les différentes fractions granulométriques. (les données suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes, $p > 0,005$).

3.5. Commentaire

L'inoculation des sols avec des souches bactériennes a amélioré l'adhésion du sol autour du système racinaire. Ce phénomène est généralement attribué à la production de polysaccharides bactériens à partir des exsudats racinaires qui induisent une meilleure agrégation du sol (Guckert *et al.*, 1975; Oades, 1977; Gouzou *et al.*, 1993). Mais la qualité structurale apportée par la souche B23 serait due à la nature de ses sécrétions qui favoriseraient plus l'action du mucigel colmatant les particules du sol (Tisdall, 1991).

L'augmentation du nombre de juvéniles dans le sol inoculé avec la souche G36 proviendrait d'une éventuelle stimulation de l'éclosion des oeufs par les productions bactériennes de cette souche. L'amélioration du taux d'infestation des juvéniles par *P. penetrans* serait due à une modification de la structure membranaire des spores libres (Stirling *et al.*, 1986) en relation avec leur hydrophobicité (Afolabi *et al.*, 1995) qui favoriserait l'attachement des spores sur la cuticule des nématodes.

Quant à la qualité structurale des sols sous l'influence des souches bactériennes, il en ressort logiquement que l'essentiel du stock de spores dans le sol inoculé avec la souche G36 se

trouve dans la masse matricielle étant donné que ce sol est très peu structuré. En revanche, les spores sont bien distribuées dans le sol inoculé avec la souche B23 avec, de surcroît, une bonne quantité de spores retenues dans les agrégats $>200\mu\text{m}$. Comme ces agrégats ne sont pas stables et qu'ils présentent une bonne interconnexion, ces spores sont "recyclables".

En conclusion, on retiendra que la souche bactérienne B23 (*Pseudomonas mendocina*) :

- permet une bonne adhésion du sol au système racinaire (agrégation du sol),
- permet la formation d'agrégats assez bien structurés (structure du sol),
- favorise une infestation des juvéniles de *M. javanica* dans le sol,
- retient les spores par agrégation ou par tout autre mode de rétention, surtout dans la fraction $>200\mu\text{m}$ qui, par définition, est constituée par des agrégats destructibles dans l'eau, d'où une possibilité de remise en circuit des spores de *P. penetrans* retenues.

DISCUSSION GÉNÉRALE

INCIDENCES DE L'EAU D'IRRIGATION

1. TRANSPORT DES SPORES DE *PASTEURIA PENETRANS*

L'irrigation forte est un facteur de déséquilibre de la répartition et du stockage de *P. penetrans* dans le sol. En effet, quand le sol est soumis à une forte irrigation, le mouvement et le transport passif des bactéries (et des microorganismes en général) dans l'eau d'écoulement sont très importants (Zyman & Sorber, 1988). Il est aussi admis que lorsque la vitesse de l'écoulement est rapide, le mouvement de l'eau par gravitation se fait essentiellement dans les gros pores ($>50\mu\text{m}$), réduisant ainsi la sédimentation tout en lessivant la masse matricielle du sol (Wollum & Cassell, 1978). Ce flux d'écoulement faciliterait alors la perte des spores de *P. penetrans* par percolation (Dabiré *et al.*, 1996).

L'énergie cinétique des gouttes d'eau peut suffire à casser les agrégats (Vinten *et al.*, 1983). De même, les bactéries, notamment *P. penetrans*, peuvent être considérées comme des suspensions solides fines (2 à $6\mu\text{m}$) pouvant être relarguées lors de la rupture des agrégats. Elles seraient ensuite entraînées en profondeur, comme toute particule solide fine en suspension. En effet, Bertrand & Sorr (1962) ont montré que les particules solides fines en suspension pouvaient être transportées par l'eau de pluie à une profondeur de sept centimètres. Le phénomène serait d'autant plus amplifié que le sol est dépourvu d'éléments structuraux, comme c'est le cas du sol sableux mais aussi des sols présentant un "effet sable". En outre, la rétention des bactéries est d'autant plus faible dans le sol à fort courant d'écoulement que les pores traversés ont un rapport surface/volume faible : la vitesse du courant réduirait alors la sédimentation (Wollum & Cassell, 1978). Ceci expliquerait la diminution du stock des spores de *P. penetrans* notée dans les zones fortement irriguées.

En revanche, le sol argileux caractérisé par des minéraux gonflants, en cas de saturation en eau, présente une faible conductivité hydraulique et favorise l'écoulement horizontal (Bonneau & Souchier, 1979) ; de ce fait, le transport vertical des spores de *P. penetrans* est limité. L'argile aurait donc pour rôle, entre autres, de réduire les diamètres des pores du sol où les cellules microbiennes sont retenues (Huysman & Verstraete, 1993). Notre étude confirme cela en observant une diminution progressive du nombre de spores percolées lorsque le sol sableux est enrichi en argile. La réduction de la taille des pores serait d'autant plus perceptible que le sol commence à manifester un "effet argile" par diminution de la quantité de spores percolées, situation observée lorsqu'un sol sableux est enrichi avec plus de 50 % de sol argileux. En fait, ce phénomène, lié à la petite taille des pores, s'expliquerait par le fait que les spores de *P. penetrans*, à l'instar des autres bactéries, pourraient subir une torsion

perpendiculaire à la direction du courant, se maintenant ainsi en travers des pores (Vinten & Nye, 1985), d'où une faible percolation de *P. penetrans* dans ces sols.

Les sols sablo-argileux ayant une texture intermédiaire, permettent une percolation moyenne des spores de *P. penetrans* (Dabiré *et al.*, 1996).

2. RÉTENTION ET STOCKAGE DES SPORES DE *PASTEURIA PENETRANS*

Le transport vertical important des microorganismes dans le sol sous l'effet de l'irrigation pourrait entraîner toutes les spores de *P. penetrans* dans les horizons inférieurs. Mais des mécanismes semblent s'opposer au lessivage des spores et leur action est fonction de la texture du sol (Huysman & Verstraete, 1993). Le nombre de spores extraites dans le sol sous les trois niveaux d'irrigation croît inversement avec l'intensité de l'irrigation, même au niveau rhizosphérique. Le nombre de spores extraites après percolation est plus faible dans les sols à texture sableuse. En fait, la quantité résiduelle de *P. penetrans*, après irrigation forte croît avec la teneur en argile. Toutefois, au delà d'un certain gradient d'argile, ce nombre baisse, surtout dans le cas d'une extraction à faible énergie (méthode classique). Ceci fait penser à l'existence d'interaction entre les particules minérales et les spores. Ces mécanismes de rétention des cellules bactériennes seraient prépondérants dans les sols argileux (Dommergues & Mangenot, 1970). Il est montré que pendant l'écoulement, la rétention des bactéries résulte du filtrage des cellules et de leur adsorption sur certaines particules ou fractions colloïdales (Bitton *et al.*, 1974) et que les grosses cellules bactériennes sont plus adsorbées que les plus petites (Gannon *et al.*, 1991). Au vu de nos résultats dans les sols sableux, il est vraisemblable que les spores aient été retenues essentiellement par l'effet du tamisage (filtrage). En effet, dans ces sols, étant donné la structure particulière du sable et la variabilité de la taille de *P. penetrans* comprise entre 2 et 6 μm (Hewlett & Serracin, 1996), les spores de petite taille ($< 5\mu\text{m}$) seraient emportées par l'écoulement gravitaire, tandis que les grosses spores, aidées par le mouvement brownien, qui est une diffusion au hasard (Cridland & Thonemann, 1984), seraient maintenues sur les particules de sable sous l'effet de la sédimentation. Ce phénomène est observé par Lahav & Tropp (1980) qui ont étudié le transport des microsphères dans des sols sableux et argileux. De plus, il est admis que les sols sableux présentent globalement un pouvoir adsorbant très faible même si celui-ci est relativement plus élevé dans les sables fins riches en matières organiques (Tan *et al.*, 1992); d'où l'hypothèse d'une rétention des spores essentiellement par filtrage sur les particules sableuses. La taille moyenne de *P. penetrans* est de 4 μm (Imbriani & Mankau, 1977). Dans une population de spores *P. penetrans*, la proportion de spores qui ont un diamètre supérieur à 4 μm est négligeable. Par conséquent, la proportion de spores retenues dans les sols serait elle aussi négligeable. Ceci expliquerait le faible niveau des populations de *P. penetrans*

observé dans les sols sableux mais aussi dans les zones de la parcelle présentant une texture grossière. Mais la situation serait rémédiable car Hepple (1960) a montré que des spores de l'actinomycète *Mucor ramannianus* de 2 à 3 μm de diamètre sont lessivées de l'horizon superficiel "A" d'un sol sableux mais qu'elles sont retenues dans la couche sous-jacente plus compacte. Il pourrait en être de même pour les spores de *P. penetrans* qui sont de taille voisine de celles de *M. ramannianus* et pourraient aussi être remontées par des labours dans les périmètres maraîchers.

Dans les sols argileux purs, la rétention des spores serait liée à la fois à l'effet de la porosité et à celui de l'adsorption sur les particules argileuses. En outre, si la perte des spores est très négligeable dans ces sols, le nombre de spores extraites après percolation, surtout par la méthode classique, ne traduit pas le stock réel de *P. penetrans* (Mateille *et al.*, 1996). Dans le sol sablo-argileux (provenant de la parcelle expérimentale) et dans les sols reconstitués avec 10%, 20% et 50% de sols argileux, le nombre de spores percolées est proportionnel à celui des spores extraites. Mais entre un sol recombinaison à 75% et le sol argileux proprement dit, la proportion de spores extraites reste très faible, ce qui est paradoxal vu le nombre peu élevé de spores percolées. Nous émettons alors l'hypothèse d'une interaction entre la fraction argileuse de ces sols et les spores de *P. penetrans* qui réduirait le nombre de spores dénombrées. Ainsi plusieurs situations peuvent être évoquées :

- les particules d'argile, qui peuvent se fixer sur les cellules bactériennes (Marshall, 1968), pourraient s'accumuler massivement autour de chaque spore de *P. penetrans* à l'instar de ce qu'on observe chez les autres cellules bactériennes. Les spores auraient ainsi une taille et une densité très élevées. Lors de leur extraction, elles seraient alors retenues par les mailles du tamis de 20 μm . De ce fait, elles sont absentes de l'aliquote représentatif du stock total. À ceci s'ajoute le fait que les cellules bactériennes s'agglomèrent lorsqu'elles sont en suspension, comme c'est le cas de *Pseudomonas putida* qui forme des agrégats d'une vingtaine de cellules (Gatellier, 1993). Nous avons d'ailleurs observé des floculations d'une trentaine de spores *P. penetrans* avec des débris végétaux.

- un environnement ionique particulier, peut modifier la morphologie de la spore par amincissement ou épaississement de sa paroi (Lynch & Bragg, 1985). Ceci augmenterait les difficultés de reconnaissance et de dénombrement des spores, d'où une sous-estimation du stock réel.

- la charge négative nette des argiles et des microorganismes diminue quand on les met en suspension dans un extrait de terre (Moreau, 1993), ce qui réduit leur répulsion réciproque. La fixation entre les particules biologiques et les argiles se trouve alors favorisée, non plus seulement par les extrémités mais sur toute la surface. De plus, les spores de *P. penetrans* se fixeraient sur les particules d'argile par suite d'un phénomène de protonation de leur exosporium.

- si l'on se réfère à l'équation de détermination de l'adsorption des bactéries par les particules d'argiles (Gannon *et al.*, 1991) basée sur la loi de Stokes (Jackson, 1974) :

$$Kd = F/D (Ct - F)^{-1}$$

où Kd est le coefficient d'adsorption, F le nombre de bactéries adsorbées par millilitre, D la concentration de sol dans la suspension (quantité de sol dans un volume de solution connu exemple 20g de sol dans 100ml d'eau distillée) et Ct la quantité de bactéries dénombrées au temps t , on en déduit que, dans une suspension argileuse, les 2/3 des bactéries sont adsorbées par les particules argileuses. En effet, la borne inférieure de l'équation indique le nombre de bactéries liées par des particules d'argiles inférieures ou égales à leur diamètre. En réalité, cette borne inférieure n'influence pas le repérage des bactéries et n'est pas prise en considération. Par contre, la borne supérieure considère toute interaction bactéries-argiles comme adsorption. En fait, pour déterminer F , l'équation prend en compte la décantation et les interactions entre les bactéries et les particules fines dispersables par l'eau.

Ces hypothèses concourent donc à expliquer un pouvoir de rétention électrochimique des spores de *P. penetrans* sur les argiles. Cette rétention pose alors le problème de la disponibilité des spores de *P. penetrans* à l'attachement sur les juvéniles de *Meloidogyne* spp. dans les sols à dominance argileuse.

3. INFESTATION DES JUVÉNILES DE *MELOIDOGYNE JAVANICA*

La quantité et la "disponibilité" des spores de *P. penetrans* dans le sol vont réguler l'infestation des juvéniles de *M. javanica*. La diminution du stock de spores dans l'horizon superficiel sous forte irrigation va donc réduire le potentiel de contrôle des populations de nématodes en réduisant la proportion de juvéniles infestés ainsi que le taux d'encombrement des juvéniles. Toutefois, l'infestation des juvéniles dans les sols sableux ne varie pas avec le degré d'irrigation. Alors que sous forte irrigation, la quantité de spores résiduelles est insuffisante pour assurer un bon contrôle de la population de *M. javanica*, sous faible irrigation, l'humidité du sol est insuffisante pour accroître l'infestation, quand on sait que l'attachement est tributaire de l'humidité (Chan & Gill, 1994). L'accroissement de l'irrigation va améliorer le niveau d'humidité, ce qui va favoriser la multiplication des nématodes. Par conséquent, il y aurait dilution de l'inoculum de *P. penetrans* par rapport à l'effectif de juvéniles de *M. javanica*.

En revanche, les sols argileux sont peu favorables au développement de *Meloidogyne* spp. (Van Gundy, 1985). Par conséquent, leur infestation par *P. penetrans* est très limitée. Ce qui expliquerait d'ailleurs la faible fréquence de *P. penetrans* dans les sols argileux au Sénégal (Mateille *et al.*, 1995). Dans les sols sablo-argileux, le taux d'infestation des juvéniles par *P. penetrans* baisse sous forte irrigation. En effet, il en résulte une baisse considérable des

juvéniles infestés par plus de 10 spores. Cependant la proportion de juvéniles infestés par 1 à 10 spores se maintiendrait à un niveau tel qu'il assurerait la reproduction de *P. penetrans*.

Bien que l'étape essentielle du contrôle des populations de *Meloidogyne* s'effectue dans le sol, la plante semble intervenir dans ces phénomènes. Alors que l'attachement des spores de *P. penetrans* sur les juvéniles de *Meloidogyne* spp. se réalise dans le sol, la germination des spores n'est induite qu'après pénétration du nématode dans une racine. La sporulation et la différenciation des spores se déroulent à l'intérieur des femelles dans la racine (Stirling *et al.*, 1980). Par conséquent, la nutrition des nématodes dans les racines peut être un facteur de régulation de la production des spores. Dans le sol sablo-argileux soumis à trois niveaux d'irrigation 25, 50 et 75mm, la production des spores par les femelles ne varie pas considérablement. En effet, le taux d'infestation des juvéniles est plus élevé sous les irrigations faible (25mm) et moyenne (50mm) ce qui devrait aboutir logiquement à une production maximale de *P. penetrans*. Or celle de l'irrigation moyenne ne diffère pas de la production obtenue sous irrigation forte (75mm). En fait, la plus forte irrigation a certainement amélioré les besoins hydriques de la plante; ceci développerait le système racinaire de la plante augmentant sa nutrition minérale et par conséquent celle de la femelle qui se nourrit à l'intérieur de la racine; d'où une amélioration de la production de spores à la génération suivante. Mais sous faible et moyenne irrigations, l'augmentation du taux d'encombrement occasionnerait une perte de juvéniles surinfectés (40 spores/juvenile) qui succombent sous la charge parasitaire (Stirling, 1984). En effet, il est montré que la pénétration des juvéniles de *Meloidogyne* spp. dans les racines d'une plante diminue quand ceux-ci sont infestés par environ 15 spores (Davies *et al.*, 1988). Ceci explique que, dans les zones de faible irrigation de la parcelle, les populations de spores libres de *P. penetrans* ne sont pas les plus élevées bien que l'infestation des juvéniles le soit.

En considérant les trois sols, sableux, sablo-argileux et argileux, la production des spores de *P. penetrans* par les femelles varie avec la texture du sol et l'irrigation. Il n'y aurait pas eu de production de spores très différente dans les sols sableux sous faible et forte irrigations. En fait, sous forte irrigation, une grande partie de la production racinaire de spores est lessivée dans ce sol et, dans une moindre proportion, dans le sol sablo-argileux. Ceci équivaut à 10 fois plus de spores de nouvelle génération de *P. penetrans* perdues dans le sol sableux que dans le sol sablo-argileux. En effet, dans les racines, les femelles matures de *Meloidogyne* spp. se situent immédiatement sous le cortex, la vulve s'ouvrant à l'extérieur. Mais elles sont protégées du stress hydrique et mécanique de l'environnement rhizosphérique par la masse gélatineuse qui englobe aussi les oeufs (Netscher, 1970). Comme les femelles, pleinement infestées par *P. penetrans*, ne produisent plus d'oeufs (Bird, 1986), elles ne peuvent plus sécréter cette masse protectrice et se trouvent ainsi exposées aux stress environnementaux. Curtin *et al.* (1995), ont montré que la structure du sol devient lâche sous irrigation intense, mettant en évidence une structure grossière dépourvue de fraction colloïdale liante. Il en résulterait un éclatement des femelles par osmose ou par contact avec les particules

de quartz aux angles aiguisés mises en exergue par le toilettage des fractions fines. L'éclatement des femelles va interrompre la maturation des spores avec libération de spores immatures dans l'eau de percolation. Ceci réduit considérablement la production racinaire finale de *P. penetrans*.

Par ailleurs, dans le sol argileux fortement irrigué, étant donné l'absence d'infestation, la production racinaire de *P. penetrans* est quasi-nulle. Par contre sous faible irrigation, l'effectif de juvéniles est faible mais avec un fort taux d'infestation. Mais, comme la population de *M. javanica* est faible, la quantité de spores produites est peu élevée, avec présence de spores de *P. penetrans* immatures dans le sol. Là encore, la structure du sol interviendrait pour expliquer ce phénomène. En fait, ce sol caractérisé par une faible conductivité hydraulique, n'aurait pas permis le transport de spores au delà de leur point de libération, d'où leur présence dans l'extrait du sol. Mais étant donné que les spores de *P. penetrans* ne peuvent poursuivre leur maturation en dehors de leur hôte, le stock de *Pasteuria* évalué dans le sol argileux serait fictif. Il faudrait alors estimer la proportion de spores de jeune stade pour avoir la population infestante de *P. penetrans*.

INCIDENCE DE L'HÉTÉROGÉNÉITÉ STRUCTURALE DU SOL SUR LE STOCK DE *PASTEURIA PENETRANS* ET SUR L'INFESTATION DE *MELOIDOGYNE* *JAVANICA*

1. INFLUENCE DE LA STRUCTURE DU SOL SUR LA DISSÉMINATION DES SPORES DE *PASTEURIA PENETRANS*

Dans un sol avec des agrégats, les microorganismes se situent dans les pores entre les agrégats et dans les pores à l'intérieur des agrégats. Il y aurait alors globalement deux populations de *P. penetrans* : les spores se trouvant dans les pores inter-agrégats et celles dans les pores intra-agrégats. Les spores entre les agrégats sont scindées en trois groupes suivant leur relation avec cette fraction colloïdale :

- les spores percolables : elles sont dans les pores structuraux composés de macropores et de micropores, exclusivement inter-agrégats (les macrofissures sont exclues de cette catégorie). Les spores percolables seraient facilement entraînées par l'eau d'écoulement (pores ouverts) qui draine le sol en cas d'apport d'eau (à flux faible ou puissant).
- les spores lessivables : elles sont dans les pores structuraux mais associées plus ou moins fortement aux colloïdes matriciels reliant les particules. On y ajoute aussi les spores qui se trouvent à l'intérieur des agrégats lâches. Lorsque le sol est saturé en eau et le flux puissant (intensité de l'irrigation ou de rejets dépassant la conductivité hydraulique du sol), ces spores sont lessivées avec la masse matricielle.
- les spores agrégées : elles sont dans des pores clos. On y ajoute les spores retenues dans les pores en cul de sac.

Nous avons vu dans les chapitres précédents que l'irrigation sature les sols en eau. Après ressuyage, l'eau est retenue dans les pores par tension capillaire. En se desséchant, les pores perdent leur eau par ordre décroissant de diamètre. Dans les gros pores évidés, les spores de *P. penetrans* seraient retenues par la tension superficielle des films d'eau sur les parois porales. Les interactions de surface y joueraient un rôle important dans la rétention des spores de *P. penetrans* dans les pores non saturés, étant donné la nature électrostatique de *P. penetrans* (Afolabi *et al.*, 1995). Ces phénomènes influencent le niveau de conservation et la disponibilité des spores percolables.

D'après Kanazawa & Filip (1986), les particules organiques et la fraction silto-argileuse représentent le site le plus important de concentration de microorganismes et d'enzymes

bactériennes. On peut en déduire que les spores lessivables de *P. penetrans* proviendraient en grande partie de la fraction matricielle du sol. En effet, lors du passage d'un courant d'eau à flux d'écoulement important, il y aurait éboulement et toilettage de cette fraction de colloïdes principalement silto-argilo-humique. Le transport des spores lors du "toilettage" s'effectuerait avec cette fraction fine. Dans un sol de la parcelle expérimentale de l'ENSA de Thiès, les spores de *P. penetrans* retenues dans la masse matricielle (par adsorption et non par adhérence) seraient très nombreuses, d'où une proportion importante de spores lessivables dans ce sol. Cette proportion est élevée dans les zones à pourcentage d'argile élevé ; elle serait donc liée à la texture des sols. En effet, Severson *et al.* (1991), en étudiant le sédiment, ont montré qu'il y avait une relation directe entre la taille des particules et la densité des populations bactériennes; celle-ci diminue inversement avec le diamètre des particules. Cette situation s'observe aussi sur la parcelle expérimentale et montre qu'outre la densité-dépendance des zones à populations de juvéniles de *M. javanica* élevées et fortement infestées par *P. penetrans* (M+P+), les spores de *P. penetrans* sont abondantes dans les zones à taux d'argile plus élevé. Mais leur disponibilité à s'attacher sur la cuticule des juvéniles dépendrait de la taille des pores qui les contiennent.

Les spores de *P. penetrans* agrégées se trouvant à l'intérieur des microsites, sont isolées du réseau d'interconnectivité des pores interagrégats. Cependant une connexion reste possible entre micropores à l'intérieur d'un macroagrégat. Ce réseau n'est pas emprunté par les nématodes phytoparasites migrant à la recherche d'une plante hôte. L'incidence de ces spores dans le contrôle des populations de *Meloidogyne* spp. dépendrait de la taille et de la morphologie des pores. En fait, les spores de *P. penetrans* qui sont dans des réseaux intermicroagrégats pourraient éventuellement être remises dans le stock potentiel servant au contrôle des juvéniles de *Meloidogyne* spp. à condition de rompre cet agrégat. Edwards & Bremmer (1967) considèrent les macroagrégats comme des agrégats instables dans l'eau. Ces macroagrégats peuvent être détruits mécaniquement par le cycle de dessèchement (Davet, 1996) ou par l'énergie cinétique des gouttes d'eau (Vinten *et al.*, 1983). La rupture des macroagrégats par l'un ou l'autre de ces mécanismes, à laquelle s'ajoute l'activité anthropique, pourrait permettre la remise dans le réseau des spores de *P. penetrans* emprisonnées dans les micropores. En revanche, les spores situées à l'intérieur des microagrégats clos pourraient difficilement participer à l'infestation des juvéniles. En fait, les organismes vivant à l'intérieur des microagrégats ne sont recueillis qu'après dispersion violente (physique ou chimique) du sol. La probabilité de remise en circulation des spores à l'intérieur des microagrégats serait minime, à moins d'une variation extrême de certaines propriétés physico-chimiques du sol, notamment un cycle d'humidité et de dessèchement exceptionnel. Considérant que les pores abritent les organismes selon leur taille et leur propriétés physiologiques (Vargas & Hattori, 1986), l'emprisonnement des spores de *P. penetrans* dans des microagrégats assurerait une autorégulation de la population de *P. penetrans* en réponse à une baisse de la population de son hôte *M. javanica*. Ceci est d'autant plus plausible que la proportion de spores emprisonnées dans les microagrégats (50-20 μ m) n'est importante que dans les zones de faible infestation en

M. javanica (zone M-P-). L'emprisonnement de ces spores résulterait d'une cascade de phénomènes : protonation, recouvrement des spores par des particules d'argile, inhibition de leurs propriétés physico-chimiques de surface. Leur pouvoir d'adhésion spécifique sur les juvéniles de *Meloidogyne* spp. serait altéré, comme l'a décrit Stotzky (1986) sur des germes bactériens recouverts de petites particules d'argile. En revanche, les spores situées dans des micropores interconnectés (pores rétrécis) à l'intérieur d'un macroagrégat seraient une forme de "quiescence" dont la remise en circulation serait fonction du niveau de la population de *Meloidogyne* spp et du flux d'infiltration de l'eau.

2. INFLUENCE DE LA STRUCTURE DU SOL SUR L'INFESTATION DES JUVÉNILES DE *MELOIDOGYNE JAVANICA*

L'infestation des juvéniles de *Meloidogyne* spp. par les spores de *P. penetrans* dépend aussi de la spécificité parasitaire inter- et intraspécifique du nématode (Stirling, 1985) et des effectifs respectifs des deux organismes. Mais ces conditions relèvent de la densité-dépendance et de la variabilité inter et intraspécifique de *Meloidogyne* spp. et de *P. penetrans*, notions qui ne sont pas prises en considération dans cette étude.

En outre, l'infestation dépend de plusieurs facteurs environnementaux, notamment la texture, la température, l'humidité et l'aération du sol, et surtout de la distance et du temps mis par les juvéniles pour parcourir un compartiment de sol infesté par des spores de *P. penetrans* (Davies *et al.*, 1996). L'infestation est alors liée à l'hétérogénéité de la porosité du sol. Dans un sol structuré, les nématodes se déplacent essentiellement dans les pores entre les agrégats. L'éventualité d'un attachement de spores sur sa cuticule n'est envisageable que s'il traverse des pores contenant des spores. Or, dans les pores, la disponibilité des spores à s'attacher sur les juvéniles est directement liée au phénomène de rétention. Il y aurait alors une certaine compétition entre les propriétés physico-chimiques de la cuticule du nématode et celles de la surface des particules du sol.

Les juvéniles se déplacent plus facilement dans les sols sableux, et ce déplacement est plus linéaire (donc plus rapide) en présence d'une source nutritive (Anderson *et al.*, 1997). Le transit entre le point de départ et la source d'alimentation est si bref que le mécanisme d'adhésion ne se serait pas achevé avant la pénétration. A ceci s'ajoute la faible capacité de rétention en eau de ces sols. Ceci expliquerait la faible infestation des juvéniles observée dans les sols sableux. Au niveau de la parcelle, la texture affecterait aussi l'infestation. En effet, les fractions grossières, notamment les sables grossiers et la fraction $>200\mu\text{m}$ (classe d'agrégats), sont corrélées négativement à l'infestation.

Dans les sols à structure plus organisée, le mouvement et l'activité des microorganismes diminuent avec le potentiel matriciel. Le potentiel matriciel qui limite le mouvement et les

activités des microorganismes ne correspondrait pas à celui nécessaire au vidage de tous les pores, mais plutôt à celui pour lequel le film d'eau serait discontinu (Hamdi, 1971). Plus le potentiel matriciel est bas, plus les spores sont fortement retenues par la tension superficielle de l'eau. De ce fait, les spores ne pourraient se désorber pour s'attacher au nématode qui traverse ces pores. Une bonne capacité de rétention en eau augmenterait le film d'eau qui désorberait les spores qui pourraient participer au processus d'infestation des juvéniles. Ceci expliquerait le fort parasitisme des juvéniles noté dans les zones de la parcelle qui ont une bonne capacité de rétention en eau. En revanche, les pores de petite taille ($<10\mu\text{m}$) ou les pores en cul de sac, même s'ils retiennent aussi bien les spores de *P. penetrans* (par tamassage) que l'eau, ne permettent pas le passage des juvéniles de *Meloidogyne* spp. De ce fait, l'interconnectivité et la taille des pores sont deux aspects de la structure qui vont déterminer la disponibilité des spores de *P. penetrans*, la mobilité des juvéniles du genre *Meloidogyne*, en somme le degré de l'infestation. Cette interconnectivité influencerait directement le pouvoir infestant des spores percolables et lessivables. Les spores percolables et lessivables situées particulièrement dans les pores interconnectés favorables au passage des juvéniles participeraient plus facilement à leur infestation. De plus, les exsudats racinaires sont directement émis sur les particules d'argiles, leur conférant ainsi un rôle attractif (Prot & Van Gundy, 1981; Prot, 1986); de plus, les nématodes se frotteraient aux particules sur lesquelles ils prennent appui (Quénehervé & Chotte, 1996) d'où un contact fréquent et durable entre les spores de *P. penetrans* et les juvéniles qui migrent forcément plus lentement dans un pore qui ne favorise pas leur déplacement.

La fraction ionique influence aussi l'infestation des juvéniles et son effet est difficile à dissocier de celui de l'humidité. L'attachement des spores de *P. penetrans* sur les juvéniles de *Meloidogyne* spp. est de nature électrostatique et hydrophobique (Davies *et al.*, 1996). L'adhésion des spores sur les juvéniles serait d'abord de nature électrostatique suivie d'une adhérence dont la rapidité et la durabilité seraient fonction des cations qui peuvent se fixer sur les sites d'adhésion des spores.

Au champ, il semble que l'effet des ions monovalents Cl^- , Na^+ , K^+ , SO_4^- aient provoqué une réduction de l'infestation des juvéniles par les mécanismes décrits ci-dessus puisqu'ils sont corrélés négativement à l'infestation.

En définitive, les caractéristiques physico-chimiques du sol sont la pièce maîtresse impliquée dans le contrôle des populations de *Meloidogyne* spp. par *P. penetrans*. Cette infestation est liée à :

- l'interconnectivité des pores qui offre une possibilité de rencontre entre les deux organismes.
- le potentiel matriciel qui influence la dispersion et la disponibilité des spores par les phénomènes de rétention et d'interaction de nature électrostatique et ionique (physico-chimique) ou biologique.

En termes écologiques, les spores percolables seraient une forme de dispersion libre de *P. penetrans*, tandis que les spores lessivables, de par leur situation privilégiée dans la fraction argilo-humique qui serait le moteur des activités biologiques dans le sol, seraient la forme favorable (dispersion portée) au contrôle des populations de *Meloidogyne* spp.; l'équilibre entre la population du parasitoïde et celle de l'hôte serait assuré par la "séquestration" des spores à l'intérieur des microsites stables diminuant ainsi l'action parasitaire afin de permettre une multiplication de l'hôte (autorégulation). Mais en réalité, les spores percolables et lessivables proviennent d'un même compartiment : pore interconnecté.

3. MODÉLISATION DE L'INFESTATION DES JUVÉNILES DE MELOIDOGYNE PAR P. PENETRANS EN FONCTION DE LA STRUCTURE DU SOL

En fonction de l'hétérogénéité de la distribution des pores, l'infestation des juvéniles de *Meloidogyne* peut être modélisée (Figure 59). Les spores percolables, lessivables et agrégées se subdivisent en deux groupes :

- les spores percolables 1 et percolables 2
- les spores lessivables 1 et lessivables 2
- les spores agrégées 1 et agrégées 2

Les spores percolables 1 et lessivables 1 sont dans des pores interconnectés favorables au passage du nématode tandis que les percolables 2 et lessivables 2 sont dans des pores rétrécis ou dans des agrégats lâches ne favorisant pas le passage des juvéniles. Enfin, les spores agrégées 1 sont dans des microagrégats clos tandis que les spores agrégées 2 sont dans des pores en cul de sac.

Suivant ce modèle, à un temps donné, il n'y aurait que les populations de spores percolables 1 et les spores lessivables 1 qui contrôlèrent les populations de *M. javanica*. Les autres spores (spores percolables 2, spores lessivables 2 et spores agrégées) étant dans des compartiments (pores rétrécis, pores en cul de sac, pores clos) où elles seraient, à court terme, inaccessibles aux juvéniles à cause de la conformation des pores.

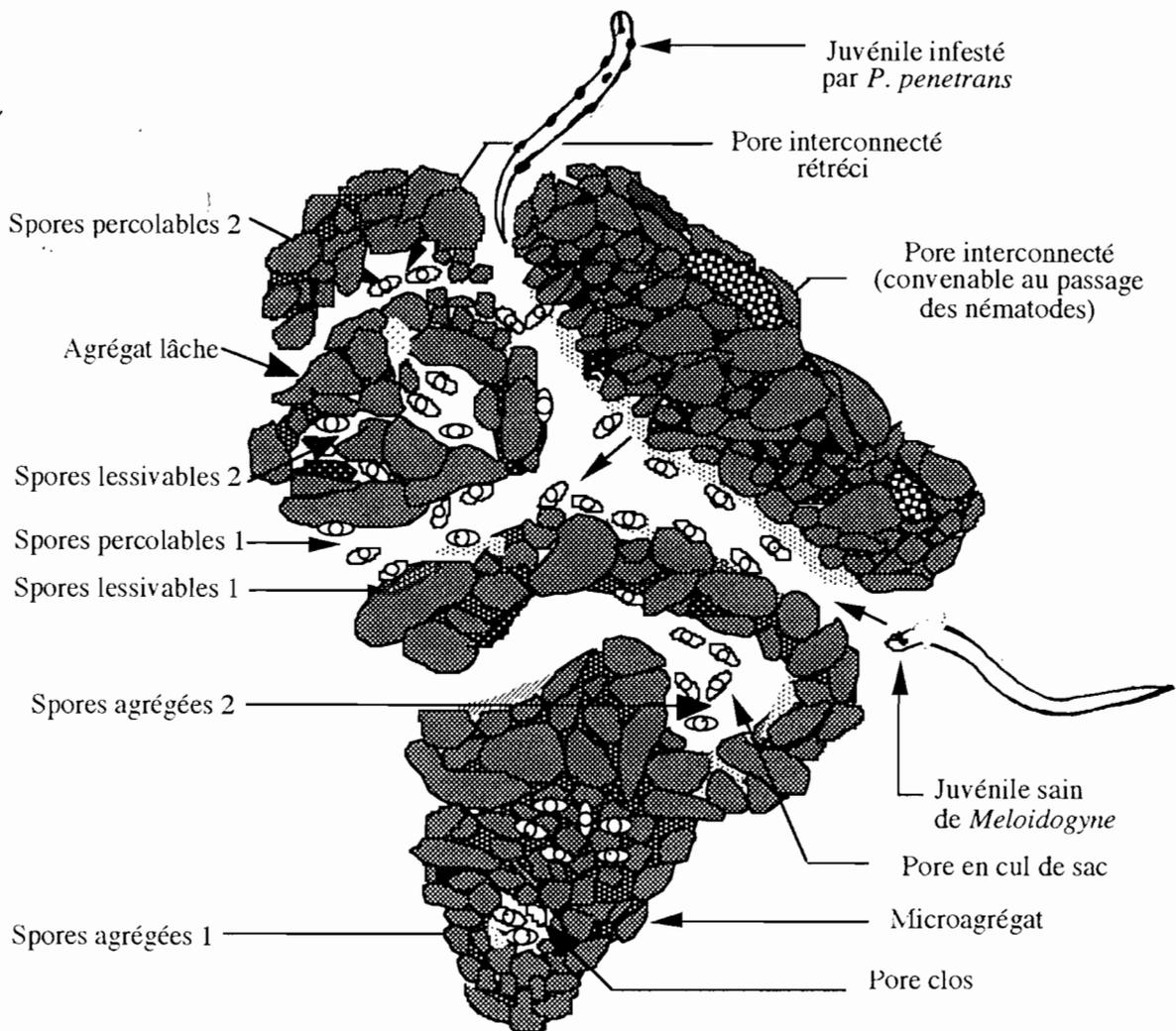


Figure 59. Représentation schématique de la conservation des spores de *Pasteuria penetrans* et de l'infestation des juvéniles de *Meloidogyne javanica* dans le sol.

En revanche, d'un point de vue dynamique (Figure 60), les spores percolables 2 et lessivables 2 pourraient bien, en cas de resaturation du sol en eau et à l'aide des mouvements de diffusion, se retrouver dans des compartiments favorables au déplacement des juvéniles, d'où une probabilité d'infestation. La première perte de spores de la génération 1 avant l'infestation serait essentiellement constituée des spores agrégées. Après l'infestation et avant la pénétration, une seconde perte s'opèrerait à partir des juvéniles surencombrés qui meurent sous la charge parasitaire. Une troisième perte de spores s'effectuerait en cas d'irrigation intense, mais cette fois sur les spores de génération 2.

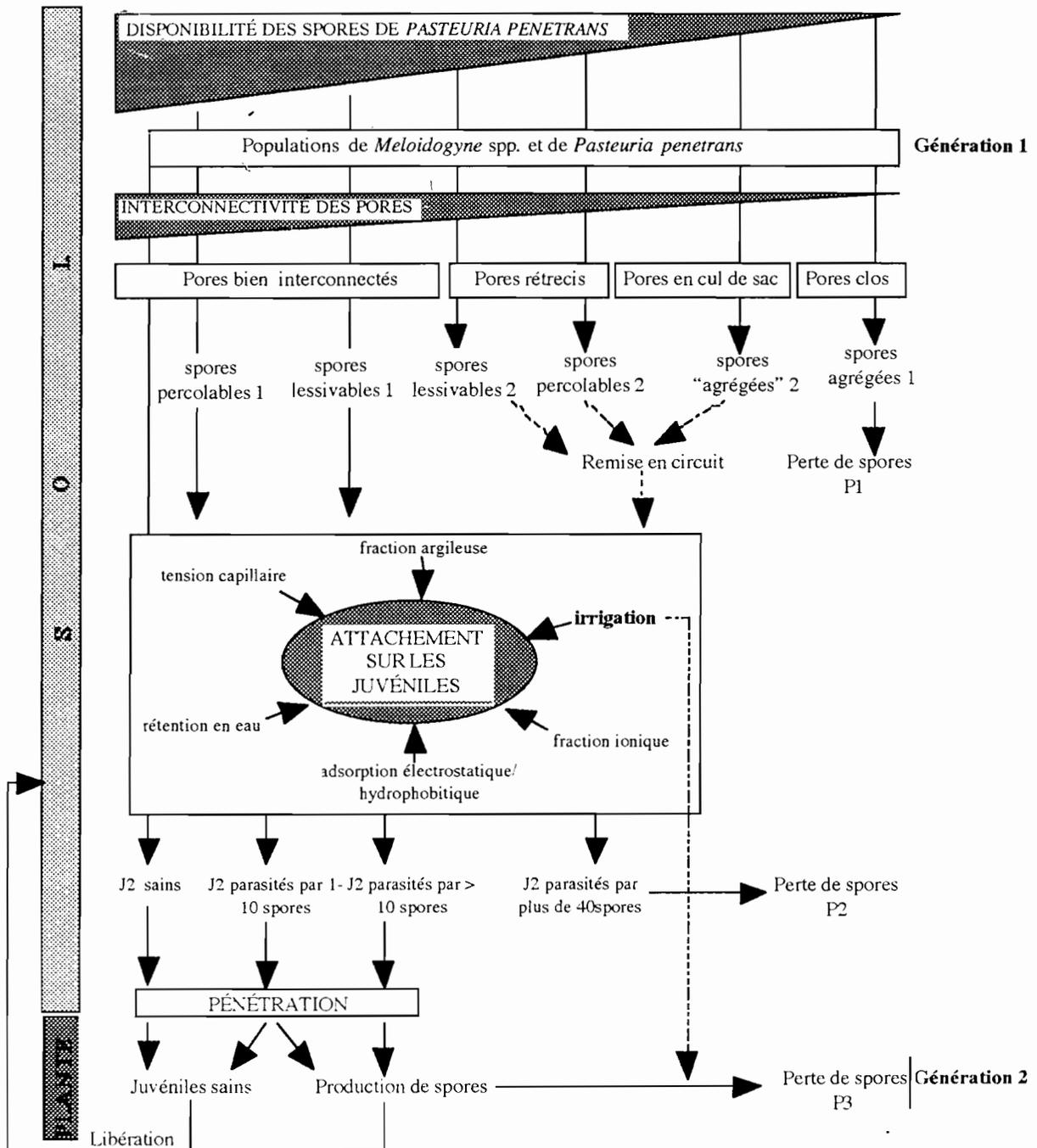


Figure 60. Modélisation de l'influence du sol sur l'infestation des juvéniles de *Meloidogyne javanica* par *Pasteuria penetrans*. (P = perte)

INFLUENCE DE L'AGRÉGATION BACTÉRIENNE DU SOL

Des bactéries productrices d'exopolysaccharides (EPS) appartenant à plusieurs espèces contribuent à la structuration du sol adhérant aux racines, et leur inoculation permet de modifier l'environnement physique de la plante (Alami & Heulin, 1997). En effet, l'inoculation des sols avec les souches bactériennes a augmenté la masse du sol adhérant au système racinaire ce qui s'expliquerait par la production des polysaccharides bactériens à partir des exsudats racinaires qui ont induit une meilleure agrégation du sol (Guckert *et al.*, 1975; Oades, 1977; Gouzou *et al.*, 1993). Mais, dans la présente étude, la qualité structurale apportée par *Pseudomonas mendocina* (souche B23) pourrait être due à la nature de ses sécrétions mucilagineuses qui relieraient les particules du sol (Tisdall, 1991).

La nature différente des exopolysaccharides liée à celle des souches bactériennes expliquerait la variabilité des phénomènes d'agrégation des spores de *P. penetrans*. La souche B23 produirait des molécules de viscosité plus élevée agrégeant plus efficacement les particules. Cette propriété aurait permis de concentrer plus de spores de *P. penetrans* dans la fraction $>200\mu\text{m}$. La structure poreuse et la faible friabilité des agrégats induites par l'inoculation de cette souche bactérienne indiquent que les spores de *P. penetrans* seraient retenues par adsorbance plutôt que par un mécanisme de séquestration à l'intérieur d'un microsite spécifique, comme ce serait le cas dans les sols peu infestés en *M. javanica* (M-P-). À une humidité proche de la capacité au champ, les spores se désorberaient facilement pour participer éventuellement au processus d'adhésion sur la cuticule des juvéniles et ce, d'autant plus que les polysaccharides, bien que présentant des réactions d'hydrophobicité à cause de leur poids moléculaire élevé, ne seraient pas véritablement impliqués dans des interactions de surface. L'effet le plus probable de l'amélioration du taux d'infestation des juvéniles par *P. penetrans* avec l'inoculation de cette souche de *P. mendocina* serait la réduction des forces de liaison entre polysaccharides et spores, favorisant l'attraction des spores sur la cuticule des juvéniles par interaction électrostatique (Davies *et al.*, 1992 ; Afolabi *et al.*, 1995). S'ajouterait à cela une éventuelle digestion de l'exosporium de la spore par les bactéries facilitant davantage l'attachement (Stirling *et al.*, 1986). En revanche, la souche bactérienne de *Pseudomonas* sp. fluorescent (G36) produirait des exopolysaccharides relativement plus volatiles qui n'agrégeraient pas suffisamment les particules entre elles, d'où d'une part un effritement des particules agrégées, et d'autre part une réduction de l'attachement des spores sur les juvéniles.

Apparemment, en dehors de la masse adhérant aux racines, nous serions en présence de souches bactériennes produisant des exopolysaccharides à différents effets. Mais ce ne sont que des résultats biaisés *in vitro* du fonctionnement d'un compartiment complexe et indissociable, le

sol. Dans la nature, les deux effets pourraient être complémentaires et impliqués dans l'équilibre d'une biocénose déterminée.

CONCLUSION

CONCLUSION

Le contrôle des populations de *Meloidogyne* spp. par l'actinomycète parasitoïde *Pasteuria penetrans* varie avec le type de sol. Les sols sableux, bien que favorables à la multiplication de *Meloidogyne*, n'offrent pas les conditions structurales optimales à une bonne infestation des juvéniles. En fait, ces sols, de par leur structure particulière, facilitent la mobilité des juvéniles en raccourcissant leur temps de migration vers les racines d'une plante hôte, ce qui réduit le temps d'exposition des juvéniles aux spores de *P. penetrans*. À l'inverse, les sols argileux (vertisols), de par leur structure dite "battante", réduisent à la fois la mobilité des juvéniles et la disponibilité des spores de *P. penetrans* (par rétention intramatrielle ou physico-chimique), ce qui ne favorise pas l'infestation. Les structures intermédiaires des sols sablo-argileux semblent réunir les conditions structurales de mobilité des juvéniles et de disponibilité des spores optimales à l'infestation.

Cette variation, liée à la nature du sol, est amplifiée par l'irrigation qui est un facteur de déséquilibre de la structure du sol. Les fortes irrigations diminuent le stock de *P. penetrans* dans le sol par lessivage des fractions fines matricielles, entraînant une baisse de l'infestation et, par conséquent, une faible reproduction de *P. penetrans*.

Alors que la distribution des spores de *P. penetrans* dans les différents compartiments du sol est densité-dépendante et semble être un facteur de régulation de l'équilibre des populations de l'hôte (*Meloidogyne*) et de son parasite (*Pasteuria*), le degré d'attachement des spores sur la cuticule des juvéniles est en relation étroite avec l'hétérogénéité structurale, de l'interconnectivité et du potentiel hydrique des pores.

L'action de certaines souches bactériennes (*Pseudomonas* spp.) s'est avérée très bénéfique sur la structure du sol et sur la conservation des spores de *P. penetrans* dans la rhizosphère, ce qui améliore le contrôle de *M. javanica* dans le sol inoculé avec cette souche.

CONSÉQUENCES AGRONOMIQUES

Les conclusions de cette étude nous permettent d'expliquer les faibles niveaux d'infestation des juvéniles de *Meloidogyne* spp. observés dans les périmètres maraîchers des sols Dior du Sénégal d'une part, et de l'irrégularité du contrôle des populations de *Meloidogyne* spp. par *P. penetrans* suivant les zones agro-climatiques d'autre part.

Les recommandations agronomiques directes de cette étude sont :

1 : l'amélioration de la structure du sol par des labours profonds après chaque cycle cultural et par l'apport d'éléments colloïdaux (argilo-humiques).

2 : la gestion de l'irrigation des périmètres maraîchers, à court terme pour optimiser l'infestation des juvéniles de *Meloidogyne* spp. pendant la première phase du cycle cultural avant leur

pénétration dans les racines, et à long terme dans le souci du "Long-term Management and Clay dispersibility" des Anglo-saxons (Curtin *et al.*, 1994). En effet, cette notion prône un contrôle rigoureux de l'irrigation des surfaces cultivées pour éviter une dispersion de la fraction argilo-colloïdale des sols dans le but d'assurer un maintien durable de la structure des sols cultivés.

PERSPECTIVES DE RECHERCHES

D'un point de vue analytique, il aurait été nécessaire d'appliquer des modèles statistiques permettant d'établir un semi-variogramme afin de faire le "krigeage" des données pédologiques puis de les corrélérer à l'infestation (modèle linéaire généralisé).

D'un point de vue scientifique, nos travaux pourraient dans l'avenir s'orienter vers :

- une étude sélective de la matière organique, surtout d'origine humique, pouvant contribuer à la fois à améliorer la structure du sol et l'infestation des juvéniles par *P. penetrans*.
- des études sur la dynamique de l'eau pendant l'irrigation et pendant le ressuyage.
- des études sur la porosité et la taille des spores
- des études sur l'adsorption et la désorption des spores des particules de sol en rapport avec les argiles
- l'étude de la biodiversité des microorganismes améliorant la structure des sols tout en favorisant une bonne infestation des juvéniles de *Meloidogyne* spp. par *P. penetrans*.
- l'étude et la caractérisation des exopolysaccharides d'origine bactérienne impliqués dans l'amélioration de la structure du sol.
- l'association aux cultures maraîchères d'espèces végétales pérennes peu sensibles à *Meloidogyne* spp. Ces plantes, par une production continue de spores de *P. penetrans* maintiendraient la population de *P. penetrans* à un niveau stable afin de réguler efficacement les populations de *Meloidogyne* spp.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AFOLABI, P., DAVIES, K. G. & O'SHEA, P.-S. (1995). The electrostatic nature of the spore of *Pasteuria penetrans*, the bacterial parasite of root-knot nematodes. *J. Appl. Bacteriology*, 79 : 244-249.
- ALAMI, Y. & HEULIN, T. (1997). Rôle des bactéries productrices d'exopolysaccharides dans l'agrégation du sol rhizosphérique. (Abst). *Colloque Rhizosphère AIX497*, 26-27 Novembre, 1997, Aix en Provence.
- ANDERSON, A. R. A., YOUNG, I. M., SLEEMAN, B. D., GRIFFITHS, B. S. & ROBERTSON W. M. (1997). Nematode movement along a chemical gradient in a structurally heterogeneous environment. 1. Experiment. *Fundam. & Appl. Nematol.*, 20 (2) : 157-163.
- ARCHER, S. A. (1976). Ethylene and fungal growth. *Trans. Br. mycol. Soc.*, 67 : 325-326.
- BARRON, G. L. (1977). The nematode Destroying Fungy. *Canadian Biological Publications Ltd*, Guelph.
- BARRON, G. L. & DIERKES, Y. (1977). Nematophagous fungi : *Hohenbue helia*, the perfect state of *Nematoctonus*. *Can. J. Bot.*, 55 : 3054-3062.
- BASHAN, Y. & LEVANONY, H. (1988). Active attachment of *Azospirillum brasilense* Cd to quartz sand and to a light textured soil by protein bridging. *J. Gen. Microbiol.*, 134 : 2269-2279.
- BAXTER, R. I. & BLAKE, C. D. (1969). Some effects of suction on the hatching eggs of *Meloidogyne javanica*. *Ann.appl. Biol.*, 63 : 183-190.
- BERGE, J. B. & DALMASSO, A. (1975). Caractéristiques biochimiques de quelques populations de *Meloidogyne hapla* et *Meloidogyne* spp. *Cah. ORSTOM, Sér. Biol.*, 10 : 263-271.
- BERTHOU, F., BA-DIALLO, A., DE MAYER, L. & De GUIRAN, G. (1989). Caractérisation chez les nématodes *Meloidogyne* Goeldi (Tylenchida) de types virulents vis à vis du gène *Mi* de la tomate dans deux zones maraîchères au Sénégal. *Agronomie*, 9 : 877-884.
- BERTRAND, A. R. & SORR, K. (1962). The effects of rainfall intensity on soil structure and migration of colloidal materials in soils. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 26 : 297-300.
- BIRD, A. F. & BRISBANE, P. G. (1988). The influence of *Pasteuria penetrans* in field soils on the reproduction of root-knot nematodes. *Revue Nematol.*, 11 : 75-81.
- BIRD, A. F. (1960). The effect of some single elements deficiencies on the growth of *Meloidogyne javanica*. *Nematologica*, 5 : 78-85.
- BIRD, A. F. (1986). The influence of the actinomycete *Pasteuria penetrans* on the host-parasite relationship of the plant-parasite nematode *Meloidogyne javanica*. *Parasitol.*, 93 : 571-580.
- BIRD, A. F. (1988). A technique for staining the endospores of *Pasteuria penetrans*. *Revue Nematol.*, 11 (3) : 364-365.
- BIRD, A. F., BRISBANE, P. G., Mc CLURE, S. C. & KIMBER, W. L. (1990). Studies on the properties of the spores of some population of *Pasteuria penetrans*. *J. Invert. Pathol.*, 55 : 169-178.
- BITTON, G. N., LAHAV, G. N. & HENIS, Y. (1974). Movement and retention-of *Klebsiella aerogenes* in soil columns. *Plant Soil*, 40 : 373-380.
- BONNEAU, M. & SOUCHIER, B. (1979). Pédologie 2 : Constituants et propriétés du sol (Eds Masson) 459 p.
- BRISBANE, P. G. & ROVIRA, A. D. (1988). Mecanisms of inhibition of *Gaeumannomyces graminis* var. tritici by fluorescent pseudomonads. *Plant Pathol.*, 37 : 104-111.
- BROCK, T. D. (1970). Biology of microorganisms Eds; Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey; 750 p.
- BURGESS, A. (1950). The downward movement of fungal spores in sandy soil. *Trans. Br. Mycol. Soc.*, 33 : 121-126.
- CANNING, E. U. (1973). Protozoal parasites as agents for biological control of plant-parasitic nematodes. *Nematologica*, 19 : 342-351.
- CAYROL, J. C. (1983). Lutte biologique contre les *Meloidogyne* au moyen d'*Arthrobotrys irregularis*. *Revue Nématol.*, 6 : 265-273.
- CHAN, R. & GILL, J. S. (1994). Effect of abiotic factors on spore attachment of *Pasteuria penetrans* to juvenile of *Meloidogyne incognita*. *Indian J. of Nematol.*, 24 : 195-199
- CHEN, Z. X., DICKSON, D.W., Mc SORLEY, R., MITCHELL, D. J. & HEWLETT, T. E. (1996). Suppression of *Meloidogyne arenaria* race 1 by soil application of endospores of *Pasteuria penetrans*. *Journal of Nematology*, 28 : 159-168.

- CHITWOOD, B. G. (1949). Root-knot nematodes. Part I. A revision of the genus *Meloidogyne* Goeldi 1887. *Proc. Helminth. Soc. Wash.*, 16 : 90-104.
- CHOTTE, J. L., JOCTEUR MONROZIER, L., VILLEMEN, G. & TOUTAIN F. (1992). Effet du mode de dispersion du sol sur la localisation de la biomasse microbienne. Cas d'un vertisol. *Cah. ORSTOM, sér. Pédol.*, vol. XXVII, n° 1, 1992 : 81-95.
- CHRÉTIEN, J. (1986). Rôle du squelette dans l'organisation des sols. Conséquences sur les caractéristiques de l'espace poral des sols sur arène et sur terrasse fluviale. Thèse d'Etat, Dijon, 412p.
- CHRISTIE, J. R. (1936). The development of root-knot nematode galls. *Phytopathology*, 26 : 1-22.
- CIANCIO, A. (1996). Time delayed parasitism and density-dependence in *Pasteuria* spp. and host nematodes dynamics. *Nematropica*, 26 : 251.
- COBB, N. A. (1906). Fungus Maladies of the sugar Cane with Notes on Associated Insects and Nematodes, Hawaiï an Sugar Plantes Association Bulletin, 5. 2° ed., Honolulu : Hawaiian Sugar Plantes Association.
- CRAUN, G. F. (1985). A summary of waterborne illness transmitted through contaminated groundwater. *J. Environ. Health*, 48 : 122-127.
- CRIDLAND, J. V. & THONEMANN, P. C. (1984). Dispersal of motile bacteria from plane layer. *Biophysic J.*, 46 : 781-788.
- CURTIN, D., CAMPBELL, C. A., ZENTNER, R. P. & LAFOND, G. P. (1994). Long-term managment and clay dispersibility in two Haploborolls in Saskatchewan. *Soil Science Society of America Journal*, vol., 58 (3) : 962-967.
- CURTIN, D., STEPPUHN, H., MERMUT, A. R. & SELLES, F. (1995). Sodicity in irrigated soils in Saskatchewan : Chemistry and structural stability. *Can. J. Soil Sci.*, 75 : 177-185.
- CUTLER, D. & CRUMP, B. (1935). Problems in Soil Microbiology. Ed. Masson, Paris 407p.
- DABIRÉ, K. R. (1995). Incidence du sol sur la relation antagoniste entre les nématodes du genre *Meloidogyne* et l'actinomycète parasitoïde *Pasteuria penetrans*.. *Mémoire de D.E.A. de Biologie animale*, Université Cheich Anta Diop, 63p.
- DABIRÉ, K. R., MATEILLE, T., NDIAYE, S., DIOP, M. T. & DUPONNOIS, R. (1996). Influence of the soil on the availability of *Pasteuria penetrans* to parasitize nematodes genus *Meloidogyne*. *Third International Nematology Congress. Pointe-à-Pitre, Guadeloupe, 7:7-12 Juillet 1996*. In: *Nematropica*, 26 (3) : 252.
- DAVET, P. (1996). Vie microbienne du sol et production végétale. (Eds) INRA 367p.
- DAVIES, K. G., AFOLABI, P. & O'SHEAP, P. S. (1996). Adhesion of *Pasteuria penetrans* to the cuticle of root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) inhibited by fibronectin : a study of electrostatic and hydrophobicity interactions. *Parasitology*, 112 : 553-559.
- DAVIES, K. G., KERRY, B. R. & FLYNN, C. A. (1988). Observations on the pathogenicity of *Pasteuria penetrans*, a parasite of root-knot nematodes. *Ann. appl. Biol.*, 112 : 491-501.
- DAVIES, K. G., LAIRD, V. & KERRY, B. R. (1991). The mobility, development and infection of *Meloidogyne incognita* encumbered with spores of the obligate hyperparasite *Pasteuria penetrans*. *Revue Nématol.*, 14 : 611- 618.
- DAVIES, K. G., ROBINSON, M. P. & LAIRD, V. (1992). Proteins involved in the attachment of a hyperparasite *Pasteuria penetrans* to its plant-parasitic nematode host, *Meloidogyne incognita*. *J. Invert. Pathol.*, 59 : 18-23.
- De GUIRAN, G. (1970). Le problème *Meloidogyne* sur tabac à Madagascar. *Cah. ORSTOM, Sér. Biol.*, 11 : 187-208.
- De GUIRAN, G. & NETSCHER, C. (1970). Les nématodes du genre *Meloidogyne* parasites de cultures maraîchères au Sénégal. *Cah. ORSTOM, Sér. Biol.*, 11 : 151-158.
- DEMEURE, Y. (1978). Les causes de survie de certains nématodes phytoparasites (*Scutellonema cavenessi* et *Meloidogyne javanica*) pendant la saison sèche dans le sahel sénégalais. *Thèse de l'Université de Lyon I*, France, 105p.
- DICKSON, D. W., MITCHELL, D. J., HEWLETT, T. E., OOSTENDORP, M. & KANNWISCHER-MITCHELL, M. E. (1991). Nematodes-suppressive soil from a peanut field. *Journal of Nematology*, 23 : 526 (Abstr).
- DIOP, M. T. (1998). Ecologie de l'infestation de *Meloidogyne javanica* (Treub, 1885) Chidwood, 1949 (Nematoda) par l'actinomycète parasitoïde *Pasteuria penetrans*, Sayre & Starr, 1985. Thèse de 3° cycle. Université Cheikh Anta Diop, Dakar. 140p.

- DOMMERGUES, Y. & MANGENOT, F. (1970). *Ecologie microbienne du sol*. Masson, Paris, pp. 360.
- DROPKIN, V. H., HELGESON, J. P. & UPPER, C. D. (1969). The hypersensitivity reaction of tomatoes resistant to *Meloidogyne incognita* : reversal by cytokinins. *J. Nematol.*, 1 : 55-61.
- DUCHAUFOR, P. (1991). *Pédologie. Sol, végétation, environnement*. Masson, Paris. 288p.
- DUCLAUX, E. (1898). *Traité de Micobiologie*. Masson, Paris. (Ed.) 400p
- DUPONNOIS, R., GARBAYE, J., BOUCHARD, D. & CHURIN, J. L. (1993). The fungus-specificity of mycorrhization helper bacteria (MHBs) used as an alternative to soil fumigation for ectomycorrhizal inoculation of bare-root Douglas-fir planting stocks with *Laccaria laccata*. *Plant & Soil*, 157 : 257-262.
- DUPONNOIS, R. & MATEILLE, T. (1998). Beneficial effects of *Enterobacter cloacae* and *Pseudomonas mendocina* for biocontrol of *Meloidogyne incognita* (Nematoda : Meloidogynidae) with the endospore-forming bacterium *Pasteuria penetrans*. *Nematology* (Sous presse).
- DUPONNOIS, R., MATEILLE, T., GUEYE, M. (1995). Biological characteristics and effects of two strains of *Arthrobotrys oligopora* from Senegal on *Meloidogyne* species parasitizing tomato plants. *Biocontrol Sci. & Technol.*, 5 : 517-525.
- EDWARDS, A. P. & BREMMER, J. M. (1967). Microaggregates in soil. *J. Soil Science*, 18 : 64-73.
- EDWARDS, W. M., SHIPITALO, M. J., OWENS, L. B. & NORTON, L. D. (1990). Effect of *Lumbricus terrestris* L. burrows on hydrology of continuous no-till corn fields. *Geoderma*, 46 : 73-84
- FARGETTE, M. (1987). Use of esterase phenotype in the taxonomy of the genus *Meloidogyne*. 2. Esterase phenotype observed in west-african populations and their characterization. *Revue Nématol.*, 10 : 45-56.
- FRANKEL, C. (1887). Untersuchungen uber das Vorkommen von Mikroorganismen in verschiedenen Bodenschichten. *Zeitschrift für Hygiene*, 2 : 521-582.
- GAMMACK, S. M., PATERSON, E., KEMP, J. S., CRESSER, M. S. & KILLHAM, K. (1992). Factors affecting the movement of microorganisms in soils. *Soil Biochem.*, 7 : 263-305.
- GANNON, J. T., MINGELGRIN, U. ALEXANDER, M. & WAGENET, R. J. (1991). Bacterial Transport Through Homogeneous Soil. *Soil Biol. Biochem.* Vol. 23 (12) : 1115-1160.
- GATELLIER, C. (1993). Mobilité des microorganismes et activité géomicrobiologique-application à la récupération du pétrole et à la dépollution des aquifères. *C. R. Acad. Agrc., Fr.*, 79(6) : 55-63
- GERMANN, P. F. SMITH, M. S. & THOMAS, G. W. (1987). Kinematic wave approximation to the transport of *Escherichia coli* in the vadose zone. *Water Resour. Res.*, 18 : 363-368.
- GILMORE, S. K. (1970). Collembola predation on nematodes. *Search Agriculture*, 1 : 1-12.
- GODOY, G., RODRIGUEZ-KABANA, R. & MORGAN-JONES, G. (1983). Fungal parasites of *Meloidogyne arenaria* eggs in an Alabama soil. A mycological survey and greenhouse studies. *Nematropica*, 13 : 201-213.
- GOUZOU, L., BURTIN, G., PHILIPPY, R., BARTOLI, F. & HEULIN, T. (1993). Effect of inoculation with *Bacillus polymyxa* on soil aggregation in the wheat rhizosphere : preliminary examination. *Geoderma*, 56 : 479-491.
- GRAY, T. R. G., BAXBY, P., HILL, I.R. & GOODFELLOW, M. (1967). Direct observation of bacteria in soil, p. 172-192. In : T.R.G. Gray and PARKINSON, D. (Eds), *The ecology of soil bacteria*. Liverpool University Press, Liverpool.
- GREEN, J. (1974). Parasites and epibionts of Cladocera. *Trans. Zool. Soc. Lond.*, 32 : 417-515.
- GUCKERT, A., CHONE, T. & JACQUIN, F. (1975). Microflore et stabilité structurale des sols. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 12 : 211-223.
- GUPTA, V. S. R. & GERMIDA, J. J. (1988). Distribution of microbial biomass and its activity in different soil aggregate size classes as affected by cultivation. *Soil Biol. Biochem.*, 20 : 777-786.
- HAMDI, Y. A. (1971). Soil-water tension and the movement of rhizobia. *Soil Biol. Biochem.*, 3 : 121-126.

- HARTMAN, K. M. & SASSER, J. N. (1985). Identification of *Meloidogyne* species on the basis of differential host test and perineal pattern morphology. *In* : Barker, K. R., Carter, C. C. & Sasser, J. N. (Eds.). *An advanced treatise on Meloidogyne. Vol. II . Methodology*. IMP, North Carolina State University Graphics, USA : 69-77.
- HARVEY, R. W. & YOUNG, L. Y. (1980). Enumeration of particles-bound and unattached respiring bacteria in the salt marsh environment. *App. Environ. Microbiol.*, 40 : 156-160.
- HATTORI, T. (1993). Protozoa in Soil Microhabitat. (Ed.) *SK Ser. n°3*. 62p.
- HATTORI, R. & HATTORI, T. (1993). Soil aggregates as microcosms of protozoa biota. *Geoderma*, 5 : 140-143.
- HATTORI, T. & HATTORI, R. (1976). The physical environment in soil microbiology : an attempt to extend principles of microbiology to soil microorganisms. *CRC Crit. Rev. Microbiol.* 4, 423-461.
- HAYNE, R. L. & JONES, C. M. (1976). Effect of the *Bi* locus in cucumber on reproduction, attraction and response of the plant infection by southern root-nematode. *Soc. Hortic. Sci.*, 101 : 422-424.
- HELELIA, A. M. & LETEY, J. (1988). Cationic polymer effects on infiltration rates with a rainfall simulator. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 52 : 242-250.
- HEPPLE, S. (1960). The movement of fungal spores in soil. *Trans. Br. Mycol.*, 43 : 73-79.
- HEWLETT, T. & SERRACIN, M. (1996). *Pasteuria* spp. as Biological Control Agents, Third International Nematology Congress, 1996, *Workshop Manual*, 10p.
- HORNBERG, G. M., MILL, A. L. & HERMAN, J. S. (1992). Bacterial Transport in Porous media : Evaluation using laboratory Observations. *Water Res. Research*, 28 (3) : 915-938.
- HUANG, J. S. (1985). Mechanisms of resistance to root-knot nematodes. *In* : Barker, K. R., Carter, C. C. & Sasser, J. N. (Eds.). *An advanced treatise on Meloidogyne. Vol. I . Biology and Control*. IMP, North Carolina State University Graphics, USA : 165-174.
- HUNG, C. L. & RHODES, R. A. (1973). Phenol accumulation related to resistance in tomato to infection by root-knot and lesion nematodes. *J. Nematol.*, 5 : 253-258.
- HUSSEY, R. S. (1985). Host-parasite relationships and associated physiological changes. *In* : Barker, K. R., Carter, C. C. & Sasser, J. N. (Eds.). *An advanced treatise on Meloidogyne. Vol. I . Biology and Control*. IMP, North Carolina State University Graphics, USA : 143-153.
- HÜTSCH, B. W., WEBSTER C. P. & POWLSON D. S. (1993). Long term effects of nitrogen fertilization on methane oxidation in soil of the Broadbalk wheat experiment. *Soil Biol. Biochem.*, 25: 1307-1315.
- HUYSMAN, F. & VERSTRAETE W. (1993). Water-facilitated transport of bacteria in unsaturated soil columns : influence of cell surface hydrophobicity and soils properties. *Soil Biol. Biochem.* 25, 83-90.
- IMBRIANI, J. L & MANKAU, R. (1977). Ultrastructure of the nematode pathogen *Bacillus penetrans* . *Journal of Invertebrate Pathology*, 30 : 337-347.
- INSERRA, R. N. & DAVIS, D. W. (1983). *Hypoaspis* nr. *aculeifer* : a mite predaceous on root-knot and cyst nematodes. *J. Nematol.*, 15 : 324-325.
- JACKSON, M. L. (1974). Soil Chemical Analysis-Advanced Course, pp. 110-114. Department of Soil Science, University of Wisconsin, Madison.
- JAIRAJPURI, M. S. & AZMI, M. I. (1978). Aggregation and repulsion of nematodes at pH gradients. *Nematol. medit.*, 6 : 107-112.
- JENKINSON, D. S. (1977). Studies on the decomposition of plant material in soil. The effects of plant cover and type soil on the loss of ¹⁴C labelled Ryegrass decomposing under fields conditions. *J. Soil Sci.*, 424-434.
- JIROVEC, O. (1936). Über einige in *Daphnia magnaparasitierende* Mikrosporidien. *Zool. Anz.*, 116 : 136-142.
- JIROVEC, O. (1939). *Dermocystidium vejtdovskyi* n. sp., ein neuer Parasite des Hechtes, nebst einer Bemerkung über *Dermocystidium daphniae*. *Arch. Protistenk*, 92 : 137-146.
- JOHNSON, A. W. (1985). Specific crop rotation effects combined with cultural practices and nematicides. *In* : Barker, K. R., Carter, C. C. & Sasser, J. N. (Eds.). *An advanced treatise on Meloidogyne. Vol. I . Biology and Control*. IMP, North Carolina State University Graphics, USA : 283-301.
- JONES, M. G. K. & PAYNE, H. L. (1978). Early stages of nematode-induced giant cell formation in roots of *Impatiens balsamina*. *J. Nematol.*, 10 : 70-84.

- JONES, R. L. & BACK, R. C. (1983). Monitoring aldicarb residues in Florida soil and water. *Environ. Toxicol. Chem.*, 2 : 269-281.
- JONES, R. W., PETTIT, R. E. & TABER, R. A. (1984). Lignite and stillage : carrier and substrate for application of fungal biocontrol agents to soil. *Phytopathol.*, 74 ; 1167-1170.
- KANAZAWA, S. & FILIP, Z. (1986). Distribution of microorganism, total biomass and enzymes activities in different particles of brown soil. *Micro. Ecol.*, 12 : 205-215.
- KELLERMANN, K. F. & FAWCETT, E. H. (1907). Movement of certain bacteria in soils. *Science*, 25 : 806.
- KERRY, B. R. (1987). Biological control. In Browx, R. H. & Kerry, B. R. (Eds) *Principles and practice of nematode control in crops*. Acad. Press., Australia : 233-263.
- LAHAV, N. & TROPP, D. (1980). Movement of synthetic microspheres saturated columns. *Soil Sci.*, 130 : 151-156.
- LUC, M., MAGGENTI, A. & FORTUNER, R. (1988). A reappraisal of *Tylenchina* (Nemata). 9. The family Heteroderidae Filip'ev & Schuurmans Stekhoven, 1941. *Rev. Nematol.*, 11 (2) : 159-176.
- LYNCH, J. M. & BRAGG, E. (1985). Microorganism and soil aggregate stability. *Adv. Soil Sci.*, 2 : 133-176.
- MANKAU, R. (1975). *Bacillus penetrans* n. comb. causing a virulent disease of plant-parasitic nematodes. *J. of Invertebrate Pathology*, 26 : 333-339.
- MANKAU, R. & IMBRIANI, J. L. (1975a). Morphogenesis of *Bacillus penetrans* in *Meloidogyne* females. *J. Nematol.*, 7 : 326.
- MANKAU, R. & IMBRIANI, J. L. (1975b). The life-cycle of an endoparasite in some Tylenchid nematodes. *Nematologica*, 21 : 89-94.
- MARSHALL, K. C. (1968). Interaction between colloidal montmorillonite and cells of *Rhizobium* species with different ionogenic surfaces. *Biochim. Biophys. Acta*, 156 : 179-186.
- MARSHALL, K. C. (1971). Sorptive interaction between soil particles and microorganisms. In : A.D. M. Mc Laren and J. Skujins (Eds.), *Soil Biochemistry*, vol. 2, pp. 409-445. Marcel Dekker, New-York.
- MARSHALL, T. J. (1959). Relations between water and soil. Commonwealth Agricultural Bureaux, Farnham Toyal, England.
- MATEILLE, T., DIOP, M. T., CADET, P., DUPONNOIS, R. & THIOULOUSE, J. (1994a). Influence of environmental factors on the distribution of nematode populations parasitizing vegetables in Senegal. *22nd International Nematology Symposium, Gent, Belgium, 7-12 Aug. 1994*.
- MATEILLE, T., DUPONNOIS, R., CADET, P., DIOP, M. T. & THIOULOUSE, J. (1994b). Influence of soil factors on the occurrence of *Pasteuria penetrans* infecting *Meloidogyne* spp. on vegetables in Senegal. *22nd International Nematology Symposium, Gent, Belgium. 7-12 August, 1994*.
- MATEILLE, T., DUPONNOIS, R., DABIRE, K., DIOP, M. T. & N'DIAYE, S. (1996). Influence of the soil on the transport of the spores of *Pasteuria penetrans*, parasite of the genus *Meloidogyne*. *European Journal of Soil Biology*, 32 : 81-88
- MATEILLE, T., DUPONNOIS, R. & DIOP, M. T. (1995). Influence des facteurs telluriques abiotiques et de la plante hôte sur l'infection des nématodes phytoparasites du genre *Meloidogyne* par l'actinomycète parasitoïde *Pasteuria penetrans*. *Agronomie*, 15 : 581-591.
- MEHTA, N. C., STREULI, H., MULLER, M. & DEUEL, H. (1960). Role of polysaccharides in soil aggregation. *J. Sci. Food Agric.*, 11 : 40-47.
- MERNY, G. & LUC, M. (1969). Techniques d'échantillonnage des peuplements de nématodes dans le sol. In : Lamotte, M. & Bourlière, F. (Eds.). *Problèmes d'écologie : l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres*, Masson, Paris : 237-272.
- METCHNIKOFF, M. E. (1888). *Pasteuria ramosa* un représentant des bactéries à division longitudinale. *Annls Inst. Pasteur, Paris*, 2 : 165-170.
- MILLER, R. M. & JASTROW, J. D. (1990). Hierarchy of roots and mycorrhizal interactions with soil aggregation. *Soil Biol. Biochem.*, 22 : 579-584.
- MINTON, N. A. & SAYRE, R. N. (1989). Suppressive influence of *Pasteuria penetrans* in Georgia soils on reproduction of *Meloidogyne arenaria*. *Journal of Nematology*, 21 : 574-575 (Abstr.).

- MOREAU, R. (1993). Mécanismes de rétention et de déplacement des microorganismes dans les sols. *C. R. Acad. Agrc., Fr.*, 1993, 79 (6) : 39-46.
- MOZES, N., MARCHAL, F., HERMESSE, M. P., VAN HAECHT, J. L., REULIEUX, L., LEONARD, A. J. & ROUXHET, P. G. (1987). Immobilization of Microorganisms by Adhesion : Interplay of Electrostatic and Non electrostatic Interactions. *Biotechnology and Bioengineering* : 439-450.
- MULLER, R. & GOOCH, P. S. (1982). Organic amendments in nematode control. An examination of litterature. *Nematropica*, 12 : 319-326.
- NETSCHER, C. (1970). Les nématodes parasites des cultures maraîchères au Sénégal. *Cah. ORSTOM, Sér. Biol.*, 11 : 209-229.
- NETSCHER, C. (1973). Etude sur la variabilité de la longueur des larves chez *Meloidogyne incognita* Chidwood, 1949 et *Meloidogyne javanica* Chidwood, 1949. *Cah. ORSTOM, Sér. Biol.*, 21 : 91-95.
- NETSCHER, C. (1975). L'arachide et le contrôle biologique des nématodes. *C. R. Acad. Agric. Fr.*, 60 : 1332-1339.
- NETSCHER, C. & MAUBOUSSIN, J. C. (1973). Résultats d'un essai concernant l'efficacité comparée d'une variété de tomate résistante et de certains nématicides contre *Meloidogyne javanica*. *Cah. ORSTOM, Sér. Biol.*, 21 : 97-102.
- NETSCHER, C. & SIKORA, R. A. (1990). Nematode parasites of vegetables. *In* : Luc, M., Sikora, R. A. & Bridge, J. (Eds.). *Plant parasitic nematodes in subtropical and tropical agriculture*. CAB International, Wallingford : 237-283.
- NETSCHER, C. & TAYLOR, D. P. (1979). Physiologic variation within the genus *Meloidogyne* and its implications on integrated control. *In* : Lamberti, F. & Taylor, C. E. (Eds.). *Root-knot nematodes (Meloidogyne species) : Systematics, Biology and Control*, Academic Press, London : 269-293.
- OADES, J. M. (1977). Mucilages at the root surface. *J. Soil Sci.*, 29 : 1-16.
- ORCHARD, V. A. & COOK, F. G. (1983). Relationship between soil respiration and soil moisture. *Soil Biol. Biochem.*, 15 : 447-453.
- PARKE, J. L., MOEN, R., ROVIRA, A. D. & BOWEN, G. D. (1986). Soil water flow affects the rhizosphere distribution of a see-borne biological control agent, *Pseudomonas fluorescens*. *Soil Biol. Biochem.*, 18 : 583-588.
- PAUL, E. A. & CLARK, F. E. (1989). Soil microbiology and biochemistry. *Academic Press*, San Francisco. pp 365.
- PITTSCHER, R. S. (1979). Facteurs influençant le mouvement des nématodes dans le sol. *In* : Lamberti, F., Taylor, C. E. & Seinhorst, J. W. (Eds.). *Nematodes vectors of plant viruses*. Nato Advanced Study Institutes Series, Sér. A : *Life Sciences*, 2 : 289-408.
- PROT, J. C. (1975a). Amplitude et cinétique des migrations du nématode *Meloidogyne javanica* sous l'influence d'un plant de tomate. *Cah. ORSTOM, Sér. Biol.*, 11 : 151-155.
- PROT, J. C. (1975b). Recherches concernant le déplacement des juvéniles de *Meloidogyne* spp. vers les racines. *Cah. ORSTOM, Sér. Biol.*, 10 : 251-253.
- PROT, J. C. (1978a). Vertical migration of four natural populations of *Meloidogyne*. *Rev. Nematol.*, 1 : 109-112.
- PROT, J. C. (1978b). Influence of concentration gradients of salts on the movement of second stage juveniles of *Meloidogyne javanica*. *Rev. Nematol.*, 1 : 21-26.
- PROT, J. C. (1984). Les nématodes phytoparasites des cultures maraîchères. Dakar USAID (Eds.) 28p.
- PROT, J. C. (1986). Contribution à l'étude des migrations dans le sol des juvéniles de second stage des nématodes du genre *Meloidogyne*. *Thèse Université Paris-Sud*, 1986, 160pp.
- PROT, J. C. & Van GUNDY, S. D. (1981). Effect of soil texture and the clay component on migration of *Meloidogyne incognita* juveniles. *J. Nematol.*, 13 : 213-217.
- QUASTEL, J. H. & SHOFIELD, J. H. (1951). Biochemistry of nitrification in soil. *Bacteriol. Rev.*, 15 : 1-53.
- QUÉNEHERVÉ, P. & CHOTTE, J. L. (1996). Distribution of nematodes in vertisol aggregates under permanent pasture in Martinique. *Applied Soil Ecology*, 4 : 193-200.
- RAMMAH, A. & HIRSCHMANN, H. (1988). *Meloidogyne mayaguensis* n. sp. (Meloidogynidae), a root-knot nematode from Pueorto Rico. *J. Nematol.*, 20 : 58-69.
- RODRIGUEZ- KÁBANA, R., IVEY, H. & BACKMAN, P. A. (1987). Peanut-cotton rotation for the managment of *Meloidogyne arenaria*. *J. Nematol.*, 19 : 484-486.
- RÜHBERG, W. (1933). Über eine Hefeinfektion bei *Daphnia magna*. *Arch. Protistenk.*, 80 : 72-100.

- SANTORO, T. & STOTZKY, G. (1968). Sorption between microbes and clay minerals as determined by electrical sensing zone particles analyzer. *Can. J. Microbiol.*, 14 : 299-307.
- SAPORTA, G. (1990). Probabilités, analyse des données et statistique, Technip, Paris 1990. 451p.
- SASSER, J. N. & CARTER, C. C. (1985). Overview of the International *Meloidogyne* Project 1975-1984. In ; Barker, K. R., Carter, C. C. & Sasser, J. N. (Eds.). *An advanced treatise on Meloidogyne. Vol. I . Biology and Control*. IMP, North Carolina State University Graphics, USA : 19-24.
- SAYRE, R. M. (1980). Biocontrol : *Bacillus penetrans* and related parasites of nematodes. *J. Nematol.*, 12 : 260-270.
- SAYRE, R. M. (1993). *Pasteuria*, Metchnikoff 1888. In : *Bacillus subtilis* and other Gram positive bacteria : Biochemistry, Physiology and Molecular Genetics (ed. A. L. Sonenesein, J. A. Hoch and R. Losicks), pp. 101-111. Washington, DC : *American Society of Microbiol.*
- SAYRE, R. M. & STARR, M. P. (1985). *Pasteuria penetrans* (ex Thorne, 1940) nom. rev., cmb. n, sp. n., a mycelial and endospore forming bacterium parasitic in plant-parasitic nematodes. *Proc. Helm. Soc. Wash.*, 52 : 149-165.
- SAYRE, R. M. & STARR, M. P. (1988). Bacterial diseases and antagonisms of nematodes. In : Poinar, G.O. & Jansson, H. B. (Eds.). *Diseases of nematodes, Vol. I*. CRC Press, USA : 69-101.
- SAYRE, R. M. & WERGIN, W. P. (1977). Bacterial parasite of a plant nematode : morphology and ultrastructure. *J. Bacteriol.*, 129 : 1091-1101.
- SAYRE, R. M. & WERGIN, W. P. (1979). The use of SEM to classify and evaluate the parasites and predators of pest nematodes. *Scanning Electron Microscopy*, 3 : 89-96.
- SAYRE, R. M., WERGIN, W., SCHMIDT, J. M. & STARR, P. (1991). *Pasteuria nishizawae* sp. nov., a mycelial and endospore-forming bacterium parasitic on cyst nematodes of genera *Heterodera* and *Globodera*. *Res. Microbiol.*, 142 : 551-564.
- SEINHORST, J. D. (1962). Modifications of the elutriation method for extracting nematodes from soil. *Nematologica*, 8 : 117-128.
- SEVERSON, K. J., JOHNSTONE, D. L. KELLER, C. K. & WOOD, B. D. (1991). Hydrogeologic parameters affecting vadose-zone microbial distribution. *Geomicrobiol. J.*, 9 : 197-216.
- SITARAMAIAH, K. & SINGH, R. S. (1978). Effect of organic amendment on phenolic contents of soil and plant and response of *Meloidogyne javanica* and its host to related compounds. *Pl. Soil.*, 50 : 671-679.
- SOUTHARD, C. J. & PRIEST, M. F. (1973). Variation in pathogenicity of seventeen isolates of *Meloidogyne incognita*. *J. Nematol.*, 5 : 63-67.
- SPAULL, V. W. (1984). Observations on *Bacillus penetrans* infecting *Meloidogyne* in surgarcane fields in South Africa. *Revue Nematol.*, 7 : 277-282.
- STIRLING, G. R. (1981). Effects of temperature on infection of *Meloidogyne javanica* by *Bacillus penetrans*. *Nematologica*, 27 : 458 - 462.
- STIRLING, G. R. (1984). Biological Control of *Meloidogyne javanica* with *Bacillus penetrans*. *Phytopathol.*, 74 : 55-60.
- STIRLING, G. R. (1985). Host specificity of *Pasteuria penetrans* within the genus *Meloidogyne*. *Nematologica*, 31: 203-209.
- STIRLING, G. R. (1988). Biological Control of plant-parasitic nematodes. In : Poinar, G.O. & Jansson, H.B. (Ed.) : *Disease of nematodes. Vol. 2. CRC. Press, Inc., Florida* : 93-139
- STIRLING, G. R. (1991). Biological control of plant parasitic nematodes : progress, problems and prospects. CAB International, Wallingford, 282p.
- STIRLING, G. R., BIRD, A. F & CAKURS, A. B. (1986). Attachment of *Pasteuria penetrans* spores to the cuticles of root-knot nematodes. *Revue Nematol.*, 9 : 251-260.
- STIRLING, G. R., SHARMA, R. D. & PERRY, J. (1990). Attachment of *Pasteuria penetrans* to the root-knot nematodes *Meloidogyne javanica* in soil and its effects on infectivity. *Nematologica*, 36 : 246-252.
- STIRLING, G. R. & MANKAU, R. (1978). *Dactylella oviparasitica*, a new fungal parasite of *Meloidogyne* eggs. *Mycol.*, 70 : 774-783.
- STIRLING, G. R. & WACHTEL, M. F. (1980). Mass production of *Bacillus penetrans* for the biological control of root-knot nematodes. *Nematologica*, 26 : 308-312.

- STOTZKY, G. (1986). Influence of Soil Mineral Colloids on Metabolic Processes, Growth, Adhesion, and Ecology of Microbes and Viruses. In : *Interactions of soil minerals with natural organics and microbes*. SSSA Special Publication Number 17.
- STOTZKY, G. & BURNS, R. G. (1982). The soil environment : Clay-Humus-Microbes interactions : 105-133. In R. G. Burns and J. H. Slater (Eds.), *Experimental microbial ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- STURHAN, D. (1988). New host and geographical records of nematode-parasitic bacteria of the *Pasteuria penetrans* group. *Nematologica*, 34 : 350-356.
- SUTHERLAND, I. W. (1977). Bacterial exopolysaccharides. Their nature and production, 27-96. In : I. Sutherland (ed) : *Surface carbohydrates of the prokaryotic cell*. Academic Press, London.
- TAN, Y., BOND, W. J. & GRIFFIN, D. M. (1992). Transport of Bacteria during Unsteady Unsaturated Soil Water Flow. *Soil Sci. Society of Am. Journal, Division S-1-Soil Physics*, 56 (5) : 1331-1340.
- TAYLOR, C. E. (1979). *Meloidogyne* interrelationships with microorganisms. In : Lamberti, F. & Taylor, C. E. (Eds.). *Root-knot nematodes (Meloidogyne species) : Systematics, Biology and Control*, Academic Press, London : 375-397.
- THORNE, G. (1940). *Duboscqia penetrans* n. sp. (Sporozoa : Microsporidia, nosematidae), a parasite of the nematode *Pratylenchus pratensis* (de Man) Filipjev. *Proc. Helminthol. Soc. Wash.*, 7 : 51-53.
- TISDALL, J. M. (1991). Fungal hyphae and structural stability of soil. *Austr. J. Soil Res.*, 29 : 729-743.
- TOMASSONE, R., DERVIN, C. & MASSON, J. P. (1993). Biométrie : Modélisation de phénomènes biologiques. Eds, Masson, 553p.
- TORAN, L. & PALUMBO A., V. (1992). Colloid transport through fractured and unfractured laboratory sand columns. *J. Contamin. Hydrol.*, 9 : 289-303.
- TRIANANTAPHYLLOU, A. C. (1969). Gametogenesis and the chromosome of two root-knot nematodes, *Meloidogyne graminicola* and *M. naasi*. *J. Nematol.*, 1 : 62-71.
- TRIANANTAPHYLLOU, A. C. (1985). Cytogenetics, cytotaxonomy and phylogeny of root-knot nematodes. In : Barker, K. R., Carter, C. C. & Sasser, J. N. (Eds.). *An advanced treatise on Meloidogyne. Vol. I . Biology and Control*. IMP, North Carolina State University Graphics, USA : 177-182.
- TZORTZAKAKIS, E. A. & GOWEN, S. R. (1994). Resistance of a population of *Meloidogyne* spp. to parasitism by the obligate parasite *Pasteuria penetrans*. *Nematologica*, 40 : 258-266.
- VAARTAJA, O. (1977). Response of *Pythium ultimum* and other fungi to a soil extract containing an inhibitor with low molecular weight. *Phytopatology*, 67 : 67-71.
- Van GUNDY, S. D. (1985). Ecology of *Meloidogyne* spp. : emphasis on environment factors affecting survival and pathogenicity. In : Barker, K. R., Carter, C. C. & Sasser, J. N. (Eds.). *An advanced treatise on Meloidogyne. Vol. I . Biology and Control*. IMP, North Carolina State University Graphics, USA : 177-182.
- Van GUNDY, S. D., BIRD, A. F. & WALLACE, H. R. (1967). Aging and starvation in larvae of *Meloidogyne javanica* and *Tylenchulus semipenetrans* . *Phytopatology*, 57 : 559-571.
- Van OLPHEN, H. (1977). An introduction to clay colloid chemistry for clay technologists, geologists and soil scientists. 2nd Ed. Wiley-Interscience, New-York.
- VARGAS, R., & HATTORI, R. (1986). Protozoan predation of bacterial cells in soil aggregates. *FEMS Microbiology & Ecology*, 38 : 233-242.
- VIAL, J. & MOREAU, R. (1993). Conséquences sanitaires du devenir des microorganismes dans les sols. *C. R. Acad. Agrc., Fr.*, 1993, 79 (6) : 47-54.
- VINTEN, A. J. A., MINGELGRIN, U. & YARON, B. (1983). The effect of suspended solids in wastewater on soil hydraulic conductivity : II. Vertical distribution of suspended solids. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 47 : 408-412.
- VINTEN, A. J. A. & NYE, P. H. (1985). Transport and deposition of dilute colloidal suspension in soils. *J. Soil Sci.*, 36 : 531-541.
- VOUYOUKALOU, E. (1993). Effect of *Arthrobotrys irregularis* on *Meloidogyne arenaria* on tomato plants. *Fundam. appl. Nematol.*, 16 : 321-324.
- WALLACE, H. R. (1963). The biology of plant parasitic nematodes. Edward Arnold Ltd, London. 266p.

- WALLACE, H. R., HAWKINS, D. M. & Mc DONALD, D. H. (1993). Correlation of edaphic factors with plant parasitic nematode population densities in a forrage field. *J. Nematol.*, 25 : 642- 653.
- WEIBELZAHL-FULTON, E., DICKSON, D.W. & WHITTY, E. B. (1996). Suppression of *Meloidogyne incognita* and *M. javanica* by *Pasteuria penetrans* in field soil. *Journal of Nematology*, 28 : 43-49.
- WIXTED, D. J., LORIA, R. & KOTCON, J. P. (1987). Efficacy of ethoprop on potato and the potential for groundwater contamination. *Journal of Nematology*, 19 : 563-564.
- WOLLUM, A. G. & CASSEL, D. K. (1978). Transport of microorganisms in sand columns. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 42 : 72-76.
- WONG, P. T. W. & GRIFFIN, D. M. (1976). Bacterial movement at high matric potentials (I) in artificial and natural soils. *Soil Biol. Biochem.*, 8 : 215-218.
- YATES, M. V. & YATES, S. R. (1988). Modelling microbial fate in the subsurface environment. *Crit. Rev. Environ. Control*, 17 : 307-344.
- ZANTÉ, P. (1983). Étude pédologique du domaine de l'Institut National du Développement Rural (Thiès-Sénégal). ORSTOM (Eds), 129p.
- ZECK, W. M. (1971). A rating scheme for field evaluation of root-knot nematode infestations. *Pflanzen-Nachricht. Bayer Ag.*, 24 : 141-144.
- ZYMANN, J. & SÖRBER, C. A. (1988). Influence of simulated rainfall on the transport and survival of select indicators organisms in sludge-amended soils. *J. Water Pollut. Control Fed.*, 60 : 2105-2110.

ANNEXES

Annexe 1 : analyses physico-chimiques des 100 échantillons de la parcelle.

N°	Référence échantillon	ANALYSE GRANULOMETRIQUE						CARBONE TOTAL	AZOTE TOTAL	C/N
		argile %	limon fin %	limon gros. %	sable fin %	sable grs. %	total			
1	A1	9,4	1,7	3,8	50,8	33,5	99,2	2,74	0,33	8,3
2	A2	9,7	1,5	4,3	53,0	29,9	98,4	2,79	0,34	8,2
3	A3	8,3	1,1	4,2	51,3	32,7	97,6	2,64	0,31	8,5
4	A4	7,7	0,7	4,0	52,3	33,0	97,7	2,75	0,35	7,9
5	A5	7,9	1,4	4,1	52,6	32,3	98,3	3,10	0,39	7,9
6	A6	8,0	1,3	4,0	52,4	32,6	98,3	3,24	0,47	6,9
7	A7	8,1	1,6	4,5	48,9	35,3	98,4	2,90	0,39	7,4
8	A8	7,7	1,3	4,0	49,6	36,6	99,2	2,22	0,33	6,7
9	A9	8,1	1,6	4,5	51,0	33,3	98,5	3,33	0,44	7,6
10	A10	8,1	1,7	4,4	53,3	31,0	98,5	3,10	0,39	7,9
11	B1	8,8	1,6	3,4	51,3	33,2	98,3	2,56	0,33	7,8
12	B2	9,4	1,6	4,0	50,1	34,1	99,2	2,69	0,34	7,9
13	B3	9,1	1,8	4,0	52,9	31,3	99,1	2,21	0,26	8,5
14	B4	9,3	1,2	4,1	53,4	30,7	98,7	2,57	0,34	7,6
15	B5	9,5	1,4	3,8	53,5	31,0	99,2	3,45	0,45	7,7
16	B6	7,4	1,8	4,2	52,3	32,1	97,8	3,22	0,43	7,5
17	B7	7,7	1,6	4,4	52,5	32,4	98,6	3,26	0,40	8,1
18	B8	7,1	1,3	4,6	52,7	32,0	97,7	2,95	0,36	8,2
19	B9	7,8	1,3	4,8	52,4	31,3	97,6	3,09	0,36	8,6
20	B10	8,0	1,3	5,3	52,3	30,2	97,1	2,97	0,37	8,0
21	C1	9,3	2,1	4,9	50,2	33,9	100,4	2,68	0,37	7,2
22	C2	8,0	0,6	3,8	49,2	36,0	97,6	2,61	0,35	7,5
23	C3	8,4	1,7	4,2	51,3	31,6	97,2	2,92	0,42	7,0
24	C4	8,7	1,9	4,3	51,2	31,9	98,0	3,12	0,47	6,6
25	C5	8,4	1,5	4,1	54,1	29,4	97,5	2,78	0,37	7,5
26	C6	8,9	2,1	4,6	52,0	31,9	99,5	2,84	0,39	7,3
27	C7	7,2	1,4	4,0	53,2	31,9	97,7	2,85	0,35	8,1
28	C8	8,3	2,0	6,4	48,7	34,4	99,8	2,96	0,36	8,2
29	C9	6,4	1,6	6,0	51,8	32,1	97,9	2,65	0,29	9,1
30	C10	6,9	1,7	4,8	52,7	31,8	97,9	2,83	0,33	8,6
31	D1	8,7	1,6	3,4	52,5	31,9	98,1	2,77	0,27	10,3
32	D2	8,5	1,2	3,7	52,0	33,0	98,4	2,58	0,34	7,6
33	D3	8,9	2,1	4,8	49,8	34,4	100,0	2,95	0,40	7,4
34	D4	9,2	1,1	3,9	51,1	33,1	98,4	3,23	0,46	7,0
35	D5	7,9	1,8	4,0	53,1	31,5	98,3	3,03	0,38	8,0
36	D6	10,3	2,0	4,5	52,1	31,7	100,6	3,29	0,44	7,5
37	D7	10,2	1,7	4,7	54,8	29,2	100,6	3,68	0,48	7,7
38	D8	6,8	4,6	5,2	53,4	30,0	100,0	3,56	0,46	7,7
39	D9	7,4	2,6	5,0	51,9	32,6	99,5	3,14	0,43	7,3
40	D10	8,3	2,2	5,3	53,1	31,4	100,3	3,07	0,35	8,8
41	E1	10,4	1,6	3,6	52,3	32,2	100,1	2,73	0,36	7,6
42	E2	9,9	1,4	3,8	53,4	31,3	99,8	2,46	0,31	7,9
43	E3	12,9	0,9	4,6	54,4	29,0	101,8	2,69	0,36	7,5
44	E4	12,5	1,2	4,3	51,7	32,4	102,1	2,71	0,40	6,8
45	E5	12,5	1,2	4,4	52,8	31,5	102,4	2,61	0,35	7,5
46	E6	11,1	2,0	4,4	52,7	31,3	101,5	3,45	0,44	7,8
47	E7	11,7	2,0	5,0	54,0	29,3	102,0	3,51	0,51	6,9
48	E8	9,1	2,7	6,1	52,7	29,8	100,4	3,23	0,46	7,0
49	E9	8,8	2,5	5,7	50,2	33,1	100,3	3,25	0,37	8,8
50	E10	8,6	1,9	5,1	54,8	29,2	99,6	3,32	0,41	8,1
51	F1	9,9	1,3	3,8	55,4	29,0	99,4	2,63	0,31	8,5
52	F2	10,4	1,2	4,0	54,8	29,6	100,0	2,31	0,33	7,0
53	F3	10,3	1,3	3,9	55,9	28,9	100,3	1,94	0,31	6,3

N°	(Suite) Référence échantillon	ANALYSE GRANULOMÉTRIQUE					total	CARBONE	AZOTE	C/N
		argile %	limon fin %	limon gros. %	sable fin %	sable gros. %		TOTAL %	TOTAL %	
54	F4	10,6	1,8	4,5	52,7	31,3	100,9	2,39	0,36	6,6
55	F5	9,6	1,5	4,8	52,6	32,0	100,5	2,32	0,31	7,5
56	F6	8,4	2,0	4,3	51,3	33,4	99,4	2,28	0,33	6,9
57	F7	8,4	2,0	5,1	52,0	32,1	99,6	2,40	0,35	6,9
58	F8	8,7	2,0	5,0	53,3	30,6	99,6	2,70	0,39	6,9
59	F9	9,4	2,2	5,7	51,1	31,2	99,6	2,91	0,38	7,7
60	F10	9,5	2,2	5,2	49,7	32,5	99,1	3,69	0,47	7,9
61	G1	9,8	1,7	4,1	52,1	32,4	100,1	2,96	0,42	7,0
62	G2	8,9	1,7	4,0	50,0	34,9	99,5	2,63	0,38	6,9
63	G3	9,9	1,7	4,8	51,9	31,0	99,3	2,68	0,39	6,9
64	G4	11,7	2,1	5,0	49,8	31,4	100,0	3,86	0,50	7,7
65	G5	9,9	1,9	5,1	51,6	31,3	99,8	3,50	0,48	7,3
66	G6	10,0	1,8	5,1	53,4	29,4	99,7	3,48	0,49	7,1
67	G7	9,1	1,7	5,6	50,9	32,3	99,6	3,21	0,44	7,3
68	G8	9,1	1,9	4,5	51,1	32,6	99,2	3,06	0,40	7,6
69	G9	9,4	2,2	5,8	49,8	32,1	99,3	3,58	0,51	7,0
70	G10	9,2	2,4	5,3	51,5	29,9	98,3	3,80	0,51	7,5
71	H1	9,9	2,0	3,7	50,5	33,7	99,8	3,10	0,39	7,9
72	H2	9,9	1,9	4,1	50,9	33,1	99,9	2,90	0,37	7,8
73	H3	10,6	2,2	4,6	55,6	26,9	99,9	3,05	0,43	7,1
74	H4	15,0	2,7	5,1	46,5	29,3	98,6	4,20	0,72	5,8
75	H5	16,8	2,6	4,9	46,7	27,1	98,1	4,38	0,63	7,0
76	H6	11,3	2,0	5,4	50,4	29,4	98,5	3,02	0,43	7,0
77	H7	9,8	2,1	5,2	51,2	30,4	98,7	2,62	0,39	6,7
78	H8	9,3	2,1	3,0	52,2	32,4	99,0	2,52	0,37	6,8
79	H9	9,8	2,0	6,1	49,9	31,9	99,7	2,61	0,40	6,5
80	H10	8,5	2,3	5,5	50,7	31,9	98,9	3,01	0,46	6,5
81	I1	9,3	1,8	4,3	52,7	31,0	99,1	2,96	0,39	7,6
82	I2	8,2	1,6	4,4	54,8	28,6	97,6	2,53	0,33	7,7
83	I3	7,5	1,1	4,4	52,6	33,3	98,9	2,32	0,31	7,5
84	I4	9,1	1,9	4,6	48,4	35,3	99,3	2,83	0,44	6,4
85	I5	10,2	2,5	5,3	55,2	25,7	98,9	3,19	0,52	6,1
86	I6	9,2	2,1	5,6	53,4	28,6	98,9	2,35	0,39	6,0
87	I7	10,5	1,8	5,7	49,7	30,9	98,6	2,32	0,36	6,4
88	I8	14,8	2,5	5,5	48,8	27,7	99,3	3,39	0,51	6,6
89	I9	13,0	2,5	5,7	48,4	28,8	98,4	3,01	0,46	6,5
90	I10	10,4	2,5	5,9	50,2	30,6	99,6	3,19	0,45	7,1
91	J1	11,5	1,5	4,7	50,6	32,0	100,3	3,17	0,39	8,1
92	J2	9,9	1,5	3,7	52,9	31,3	99,3	3,11	0,38	8,2
93	J3	8,8	1,6	5,1	50,9	32,3	98,7	3,05	0,42	7,3
94	J4	9,6	1,6	5,3	50,5	32,3	99,3	3,21	0,43	7,5
95	J5	8,7	2,2	5,8	49,2	32,9	98,8	3,49	0,48	7,3
96	J6	8,7	2,6	6,8	50,3	31,0	99,4	3,43	0,39	8,8
97	J7	9,4	2,6	6,9	49,8	29,9	98,6	3,35	0,44	7,6
98	J8	17,1	2,5	5,9	46,8	26,4	98,7	4,25	0,60	7,1
99	J9	16,3	2,9	6,5	45,7	26,8	98,2	4,29	0,62	6,9
100	J10	12,5	2,2	6,1	49,0	29,1	98,9	4,11	0,55	7,5

N°	Référence échantillon	PHOSPHORE	BASESECHANGEABLES				CAPACTE D'ECHANGE		pH
		OLSEN-DABIN P ppm	Ca meq%	Mg meq%	Na meq%	K meq%	CEC meq%	Taux de sat.	
1	A1	165,0	8,87	1,06	0,11	0,23	6,26	164	6,75
2	A2	140,5	8,73	1,03	0,11	0,22	5,10	198	6,80
3	A3	141,5	8,13	1,00	0,11	0,20	4,54	208	6,88
4	A4	148,1	8,35	1,05	0,08	0,25	4,74	205	6,88
5	A5	160,1	8,49	1,13	0,10	0,29	4,82	208	6,81
6	A6	143,8	8,77	1,19	0,10	0,35	5,02	207	7,00
7	A7	155,7	7,61	1,09	0,10	0,26	4,98	182	6,95
8	A8	63,2	9,05	1,00	0,10	0,16	4,66	221	6,90
9	A9	117,6	8,29	1,13	0,09	0,31	5,46	180	6,87
10	A10	115,5	7,79	1,11	0,16	0,31	5,62	167	6,83
11	B1	136,2	8,19	0,96	0,10	0,15	5,58	168	7,00
12	B2	155,7	8,63	1,03	0,12	0,18	5,66	176	7,05
13	B3	142,6	8,31	1,01	0,10	0,18	5,92	162	6,93
14	B4	141,6	8,07	1,06	0,11	0,21	6,20	153	7,00
15	B5	130,7	9,29	1,00	0,13	0,19	6,40	166	7,00
16	B6	114,3	8,29	0,90	0,07	0,19	6,36	148	7,00
17	B7	196,0	7,49	0,86	0,06	0,17	5,80	148	6,91
18	B8	128,5	6,85	0,90	0,08	0,17	5,64	142	6,87
19	B9	125,2	6,95	0,75	0,07	0,14	5,80	136	7,00
20	B10	152,5	7,67	1,08	0,10	0,32	6,04	152	7,01
21	C1	153,6	9,55	1,13	0,09	0,26	5,56	198	7,11
22	C2	164,4	8,59	1,01	0,10	0,27	6,08	164	6,98
23	C3	170,9	8,27	1,05	0,09	0,22	6,40	150	7,00
24	C4	160,1	9,05	1,19	0,10	0,24	6,36	166	7,00
25	C5	142,7	8,49	1,13	0,09	0,24	6,40	155	6,90
26	C6	156,8	7,55	1,05	0,08	0,23	5,88	151	6,89
27	C7	127,4	7,89	1,01	0,08	0,21	5,80	158	6,88
28	C8	125,2	7,51	0,90	0,17	0,20	5,76	152	6,82
29	C9	120,9	6,73	0,95	0,07	0,18	5,44	146	6,90
30	C10	147,0	6,93	0,98	0,13	0,24	5,24	158	6,76
31	D1	184,1	7,99	1,05	0,12	0,29	5,92	160	7,01
32	D2	200,4	7,37	0,98	0,15	0,26	5,80	151	7,00
33	D3	228,7	8,17	1,16	0,13	0,42	6,08	163	7,21
34	D4	201,5	8,43	1,17	0,10	0,26	6,80	147	7,10
35	D5	190,6	8,19	1,25	0,10	0,34	6,28	157	7,00
36	D6	188,4	8,31	1,22	0,28	0,40	5,88	174	6,99
37	D7	203,7	7,26	1,27	0,13	0,41	6,24	145	7,21
38	D8	153,6	8,33	1,17	0,13	0,21	6,08	162	7,12
39	D9	149,2	7,57	1,20	0,17	0,50	5,72	165	7,33
40	D10	135,1	6,76	0,91	0,16	0,24	5,36	150	7,32
41	E1	138,3	7,53	0,99	0,19	0,27	5,72	157	7,29
42	E2	156,8	7,04	0,89	0,20	0,17	5,32	156	7,33
43	E3	153,6	6,44	0,87	0,19	0,19	5,48	140	7,20
44	E4	199,3	7,48	1,05	0,16	0,31	5,76	156	7,10
45	E5	145,9	6,52	0,94	0,15	0,28	5,92	133	7,25
46	E6	169,9	8,71	1,33	0,21	0,49	6,08	177	7,31
47	E7	173,2	9,09	1,33	0,25	0,50	6,56	170	7,22
48	E8	107,8	7,28	1,07	0,20	0,30	4,74	187	7,21
49	E9	148,1	8,33	1,19	0,17	0,36	4,54	221	7,22
50	E10	133,9	7,24	1,05	0,13	0,37	4,14	212	7,21
51	F1	137,2	5,68	0,82	0,16	0,28	3,74	185	7,38
52	F2	189,5	5,86	0,86	0,10	0,34	4,14	173	7,38
53	F3	179,7	6,90	0,94	0,08	0,29	4,06	202	7,31
	(Suite)	PHOSPHORE	BASESECHANGEABLES				CAPACTE		

N°	Référence échantillon	OLSEN-DABIN					D'ECHANGE			
		P ppm	Ca meq%	Mg meq%	Na meq%	K meq%	CEC meq%	Taux de sat.	pH	
54	F4	203,7	5,80	0,95	0,06	0,38	3,74	192	7,44	
55	F5	177,5	5,16	0,82	0,09	0,28	3,62	175	7,43	
56	F6	163,4	4,51	0,77	0,09	0,30	3,38	168	7,30	
57	F7	110,0	6,52	0,97	0,03	0,28	4,22	185	7,32	
58	F8	127,5	7,89	1,00	0,03	0,19	4,46	205	7,40	
59	F9	129,6	7,26	1,07	0,05	0,29	4,34	200	7,34	
60	F10	163,4	7,30	1,25	0,10	0,41	4,66	194	7,32	
61	G1	181,9	6,96	0,97	0,08	0,31	4,42	188	7,55	
62	G2	165,5	6,42	0,92	0,07	0,24	4,02	190	7,44	
63	G3	120,9	6,78	1,00	0,03	0,26	4,26	190	7,36	
64	G4	172,1	7,75	1,20	0,03	0,27	4,78	194	7,49	
65	G5	155,7	6,76	1,20	0,04	0,35	4,86	172	7,52	
66	G6	117,7	7,55	1,07	0,04	0,23	5,14	173	7,49	
67	G7	150,3	8,41	1,09	0,03	0,23	5,02	195	7,46	
68	G8	131,8	6,42	1,12	0,06	0,22	4,66	168	7,43	
69	G9	118,7	7,04	1,17	0,07	0,23	5,10	167	7,32	
70	G10	159,0	7,46	1,27	0,07	0,28	5,10	178	7,43	
71	H1	129,6	7,26	1,05	0,06	0,26	5,46	158	7,44	
72	H2	102,4	7,04	0,95	0,04	0,15	5,42	151	7,43	
73	H3	149,2	8,28	1,22	0,12	0,22	5,86	168	7,32	
74	H4	142,7	8,66	1,55	0,06	0,26	7,06	149	7,54	
75	H5	112,2	9,70	1,66	0,07	0,27	7,38	159	7,62	
76	H6	137,3	7,12	1,17	0,06	0,18	5,70	150	7,53	
77	H7	103,5	7,34	1,33	0,09	0,22	5,02	179	7,41	
78	H8	96,9	6,06	1,17	0,07	0,22	4,78	157	7,53	
79	H9	103,5	6,42	1,10	0,05	0,16	5,10	152	7,49	
80	H10	95,8	7,06	0,94	0,05	0,12	4,86	168	7,47	
81	I1	116,6	7,00	1,10	0,11	0,23	5,22	162	7,42	
82	I2	140,5	6,14	1,04	0,11	0,23	5,10	147	7,39	
83	I3	124,2	5,70	0,92	0,07	0,22	4,38	158	7,33	
84	I4	116,5	6,80	1,19	0,05	0,22	5,14	161	7,33	
85	I5	116,5	7,78	1,15	0,07	0,22	5,70	162	7,53	
86	I6	320,2	5,42	0,95	0,05	0,20	4,90	135	7,55	
87	I7	180,8	5,86	1,00	0,05	0,20	5,14	138	7,53	
88	I8	223,2	7,26	1,43	0,14	0,26	6,18	147	7,42	
89	I9	217,8	6,24	1,15	0,07	0,31	5,90	132	7,53	
90	I10	244,0	7,14	1,22	0,04	0,25	6,14	141	7,44	
91	J1	348,5	6,92	0,99	0,14	0,21	5,34	155	7,63	
92	J2	348,5	7,06	0,99	0,07	0,21	5,10	163	7,53	
93	J3	244,0	6,70	1,00	0,07	0,35	5,14	158	7,41	
94	J4	378,0	5,92	0,95	0,06	0,24	5,06	142	7,36	
95	J5	266,9	7,50	1,17	0,05	0,27	5,34	168	7,30	
96	J6	269,1	6,94	1,20	0,09	0,35	4,98	172	7,51	
97	J7	311,6	5,78	1,05	0,10	0,24	4,98	144	7,43	
98	J8	288,6	9,16	1,99	0,16	0,42	8,02	146	7,50	
99	J9	293,0	9,98	2,06	0,10	0,50	7,78	162	7,40	
100	J10	196,1	7,86	1,48	0,08	0,48	6,10	162	7,35	

EXTRAIT 1 5

N°	Référence	Cl	SO ₄	HCO ₃	CO ₃	Ca	Mg	Na	K	Anions	Cations
----	-----------	----	-----------------	------------------	-----------------	----	----	----	---	--------	---------

	Échantillon	meq%	meq/l	meq/l							
1	A1	0,06	0,08	0,09	0,09	0,22	0,06	0,08	0,05	0,6	0,8
2	A2	0,07	0,08	0,08	0,07	0,22	0,06	0,09	0,04	0,6	0,8
3	A3	0,06	0,08	0,06	0,08	0,24	0,07	0,09	0,04	0,6	0,9
4	A4	0,07	0,08	0,07	0,08	0,25	0,08	0,07	0,06	0,6	0,9
5	A5	0,06	0,09	0,08	0,08	0,25	0,08	0,07	0,07	0,6	0,9
6	A6	0,07	0,09	0,08	0,08	0,28	0,10	0,08	0,11	0,6	1,1
7	A7	0,07	0,09	0,08	0,08	0,24	0,08	0,08	0,07	0,6	0,9
8	A8	0,05	0,07	0,07	0,08	0,27	0,08	0,07	0,04	0,5	0,9
9	A9	0,06	0,10	0,08	0,08	0,25	0,09	0,07	0,08	0,6	1,0
10	A10	0,08	0,10	0,09	0,08	0,21	0,07	0,10	0,08	0,7	0,9
11	B1	0,04	0,07	0,07	0,08	0,21	0,05	0,05	0,02	0,5	0,7
12	B2	0,05	0,09	0,09	0,08	0,22	0,06	0,08	0,03	0,6	0,8
13	B3	0,05	0,09	0,07	0,08	0,23	0,06	0,06	0,03	0,6	0,8
14	B4	0,04	0,07	0,05	0,08	0,24	0,07	0,06	0,04	0,5	0,8
15	B5	0,05	0,08	0,08	0,08	0,34	0,08	0,06	0,03	0,6	1,0
16	B6	0,06	0,11	0,07	0,08	0,32	0,09	0,07	0,04	0,6	1,0
17	B7	0,06	0,09	0,08	0,08	0,31	0,08	0,06	0,04	0,6	1,0
18	B8	0,06	0,10	0,09	0,07	0,23	0,07	0,07	0,04	0,7	0,8
19	B9	0,05	0,08	0,08	0,07	0,21	0,05	0,06	0,02	0,6	0,7
20	B10	0,07	0,10	0,10	0,08	0,22	0,07	0,10	0,09	0,7	1,0
21	C1	0,04	0,07	0,11	0,07	0,20	0,06	0,06	0,05	0,6	0,7
22	C2	0,03	0,07	0,08	0,08	0,23	0,06	0,07	0,06	0,5	0,8
23	C3	0,04	0,09	0,08	0,07	0,25	0,07	0,07	0,05	0,6	0,9
24	C4	0,05	0,09	0,09	0,08	0,27	0,08	0,08	0,05	0,6	1,0
25	C5	0,05	0,09	0,08	0,07	0,35	0,08	0,07	0,06	0,6	1,1
26	C6	0,07	0,09	0,07	0,07	0,27	0,08	0,07	0,05	0,6	0,9
27	C7	0,06	0,09	0,07	0,07	0,29	0,08	0,07	0,05	0,6	1,0
28	C8	0,08	0,10	0,08	0,07	0,21	0,05	0,11	0,04	0,7	0,8
29	C9	0,05	0,08	0,08	0,07	0,19	0,06	0,06	0,04	0,6	0,7
30	C10	0,06	0,09	0,10	0,07	0,18	0,06	0,09	0,05	0,6	0,8
31	D1	0,08	0,09	0,23	0,07	0,30	0,08	0,10	0,08	1,0	1,1
32	D2	0,07	0,10	0,19	0,07	0,24	0,07	0,12	0,06	0,9	1,0
33	D3	0,09	0,11	0,26	0,08	0,32	0,11	0,10	0,13	1,1	1,3
34	D4	0,07	0,10	0,24	0,08	0,32	0,10	0,08	0,08	1,0	1,2
35	D5	0,06	0,10	0,19	0,08	0,36	0,12	0,08	0,11	0,9	1,3
36	D6	0,22	0,18	0,27	0,08	0,35	0,11	0,27	0,14	1,5	1,7
37	D7	0,14	0,13	0,23	0,08	0,29	0,11	0,12	0,15	1,2	1,3
38	D8	0,07	0,10	0,23	0,08	0,34	0,10	0,11	0,06	1,0	1,2
39	D9	0,13	0,17	0,31	0,08	0,29	0,11	0,16	0,20	1,4	1,5
40	D10	0,10	0,11	0,21	0,08	0,28	0,07	0,14	0,08	1,0	1,1
41	E1	0,14	0,13	0,23	0,08	0,35	0,09	0,16	0,07	1,1	1,3
42	E2	0,12	0,13	0,18	0,08	0,36	0,07	0,16	0,04	1,0	1,3
43	E3	0,12	0,13	0,20	0,07	0,28	0,07	0,18	0,05	1,0	1,2
44	E4	0,12	0,13	0,28	0,08	0,35	0,09	0,14	0,09	1,2	1,3
45	E5	0,09	0,12	0,19	0,08	0,28	0,08	0,14	0,08	1,0	1,2
46	E6	0,27	0,21	0,37	0,09	0,49	0,16	0,20	0,20	1,9	2,1
47	E7	0,26	0,19	0,40	0,07	0,48	0,16	0,20	0,21	1,8	2,1
48	E8	0,15	0,14	0,27	0,08	0,31	0,1	0,15	0,12	1,3	1,4
49	E9	0,17	0,14	0,25	0,07	0,3	0,09	0,19	0,08	1,3	1,3
50	E10	0,16	0,16	0,41	0,08	0,41	0,13	0,18	0,14	1,6	1,7
51	F1	0,05	0,10	0,26	0,07	0,25	0,07	0,13	0,08	1,0	1,1
52	F2	0,05	0,11	0,26	0,07	0,25	0,07	0,11	0,10	1,0	1,1
53	F3	0,05	0,10	0,27	0,08	0,27	0,08	0,10	0,08	1,0	1,1

(Suite)

EXTRACTION

1/5

N°	Référence échantillon	Cl meq%	SO ₄ meq%	HCO ₃ meq%	CO ₃ meq%	Ca meq%	Mg meq%	Na meq%	K meq%	Anions meq/l	Cations meq/l
54	F4	0,06	0,11	0,29	0,08	0,25	0,08	0,12	0,12	1,1	1,1

55	F5	0,09	0,12	0,25	0,08	0,29	0,08	0,13	0,09	1,1	1,2
56	F6	0,04	0,10	0,22	0,08	0,24	0,07	0,11	0,09	0,9	1,0
57	F7	0,05	0,10	0,33	0,08	0,35	0,11	0,06	0,10	1,1	1,2
58	F8	0,04	0,09	0,31	0,07	0,39	0,10	0,05	0,05	1,0	1,2
59	F9	0,05	0,10	0,35	0,08	0,35	0,11	0,07	0,07	1,2	1,2
60	F10	0,12	0,15	0,42	0,08	0,35	0,14	0,17	0,15	1,5	1,6
61	G1	0,07	0,12	0,37	0,09	0,32	0,09	0,15	0,10	1,3	1,3
62	G2	0,05	0,10	0,34	0,08	0,36	0,10	0,09	0,06	1,1	1,2
63	G3	0,05	0,11	0,33	0,08	0,33	0,10	0,09	0,08	1,1	1,2
64	G4	0,06	0,10	0,42	0,08	0,40	0,13	0,07	0,07	1,3	1,3
65	G5	0,06	0,12	0,38	0,08	0,36	0,14	0,09	0,12	1,3	1,4
66	G6	0,04	0,11	0,42	0,09	0,48	0,14	0,07	0,06	1,3	1,5
67	G7	0,07	0,11	0,43	0,08	0,48	0,14	0,05	0,07	1,4	1,5
68	G8	0,02	0,09	0,37	0,07	0,37	0,12	0,07	0,06	1,1	1,2
69	G9	0,03	0,10	0,49	0,07	0,43	0,14	0,10	0,07	1,4	1,5
70	G10	0,07	0,10	0,37	0,08	0,38	0,13	0,09	0,09	1,2	1,4
71	H1	0,03	0,08	0,37	0,07	0,35	0,10	0,08	0,07	1,1	1,2
72	H2	0,02	0,08	0,31	0,07	0,39	0,09	0,06	0,04	1,0	1,2
73	H3	0,02	0,07	0,43	0,08	0,44	0,12	0,06	0,06	1,2	1,4
74	H4	0,04	0,09	0,51	0,08	0,53	0,11	0,07	0,07	1,4	1,6
75	H5	0,05	0,09	0,57	0,08	0,53	0,16	0,07	0,07	1,6	1,7
76	H6	0,02	0,07	0,33	0,08	0,36	0,10	0,07	0,05	1,0	1,2
77	H7	0,04	0,08	0,40	0,08	0,41	0,12	0,07	0,07	1,2	1,3
78	H8	0,03	0,08	0,33	0,07	0,34	0,11	0,06	0,07	1,0	1,2
79	H9	0,02	0,08	0,33	0,07	0,37	0,10	0,06	0,05	1,0	1,2
80	H10	0,02	0,07	0,36	0,07	0,41	0,09	0,05	0,03	1,0	1,2
81	I1	0,03	0,08	0,31	0,08	0,33	0,08	0,10	0,06	1,0	1,1
82	I2	0,04	0,09	0,24	0,08	0,28	0,08	0,09	0,06	0,9	1,0
83	I3	0,03	0,08	0,30	0,07	0,28	0,08	0,10	0,07	1,0	1,1
84	I4	0,02	0,09	0,35	0,07	0,35	0,11	0,09	0,05	1,1	1,2
85	I5	0,03	0,09	0,46	0,07	0,43	0,12	0,06	0,06	1,3	1,3
86	I6	0,03	0,08	0,30	0,07	0,32	0,10	0,06	0,06	1,0	1,1
87	I7	0,03	0,08	0,29	0,08	0,33	0,10	0,05	0,05	1,0	1,1
88	I8	0,06	0,08	0,45	0,08	0,40	0,14	0,14	0,06	1,3	1,5
89	I9	0,05	0,09	0,35	0,08	0,32	0,11	0,09	0,09	1,1	1,2
90	I10	0,04	0,08	0,38	0,07	0,37	0,12	0,07	0,08	1,1	1,3
91	J1	0,03	0,09	0,35	0,07	0,31	0,07	0,14	0,05	1,1	1,1
92	J2	0,03	0,07	0,32	0,08	0,32	0,08	0,09	0,05	1,0	1,1
93	J3	0,04	0,09	0,33	0,07	0,27	0,08	0,12	0,11	1,1	1,2
94	J4	0,03	0,08	0,29	0,06	0,28	0,08	0,08	0,06	0,9	1,0
95	J5	0,02	0,08	0,49	0,07	0,43	0,13	0,06	0,08	1,3	1,4
96	J6	0,12	0,12	0,40	0,08	0,39	0,13	0,11	0,12	1,4	1,5
97	J7	0,03	0,08	0,23	0,08	0,24	0,07	0,10	0,08	0,8	1,0
98	J8	0,12	0,11	0,54	0,08	0,46	0,16	0,16	0,10	1,7	1,8
99	J9	0,04	0,07	0,74	0,10	0,55	0,20	0,11	0,14	1,9	2,0
100	J10	0,05	0,08	0,40	0,08	0,30	0,11	0,09	0,14	1,2	1,3

N°	Référence échantillon	ACIDITE DECHANGE			p.F		DENSITE RELLE	pH KCl
		Al meq%	2.2 %	3.0 %	4.2 %			
1	A1	0,66	9,1	5,0	2,7	2,62	7,82	
2	A2	0,58	8,4	5,1	2,7	2,61	7,91	
3	A3	0,57	4,8	4,1	2,6	2,61	8,01	
4	A4	0,54	4,5	4,5	2,5	2,62	8,13	
5	A5	0,66	4,8	4,1	2,6	2,63	8,09	
6	A6	0,66	4,7	3,8	2,7	2,61	8,06	
7	A7	0,58	4,8	3,8	2,7	2,62	8,01	
8	A8	0,50	4,2	3,4	2,2	2,62	8,10	
9	A9	0,52	4,9	3,7	2,5	2,62	7,99	
10	A10	0,57	4,6	3,7	2,5	2,61	8,10	
11	B1	0,58	5,2	4,1	2,8	2,61	8,00	
12	B2	0,59	5,0	4,1	2,9	2,62	8,05	
13	B3	0,55	5,5	3,7	3,1	2,65	8,00	
14	B4	0,54	5,3	3,7	2,9	2,61	8,03	
15	B5	0,58	5,4	3,7	3,1	2,61	7,90	
16	B6	0,58	5,2	3,7	2,8	2,61	7,91	
17	B7	0,55	5,1	2,9	2,7	2,62	8,01	
18	B8	0,57	4,8	3,0	2,6	2,61	7,99	
19	B9	0,31	6,3	3,3	2,8	2,61	7,81	
20	B10	0,62	4,8	3,9	2,9	2,62	8,08	
21	C1	0,73	4,9	3,5	2,8	2,62	8,29	
22	C2	0,65	5,2	3,6	3,0	2,62	8,19	
23	C3	0,57	5,5	3,7	3,1	2,64	8,08	
24	C4	0,71	5,7	3,1	3,1	2,62	8,04	
25	C5	0,62	5,5	3,4	2,8	2,61	8,10	
26	C6	0,61	4,7	3,2	2,5	2,62	8,05	
27	C7	0,54	4,7	3,2	2,4	2,61	8,04	
28	C8	0,35	6,5	4,2	2,5	2,59	8,03	
29	C9	0,47	6,5	4,0	2,5	3,14	7,94	
30	C10	0,63	6,3	4,0	2,5	2,89	8,06	
31	D1	0,73	6,9	4,6	3,0	2,63	8,01	
32	D2	0,54	6,3	4,2	2,8	2,63	7,99	
33	D3	0,68	6,6	4,5	2,9	2,62	8,07	
34	D4	0,62	7,2	4,6	3,2	2,62	8,19	
35	D5	0,58	7,5	4,5	3,0	2,59	8,17	
36	D6	0,78	6,9	4,4	2,9	2,58	8,19	
37	D7	0,62	6,8	4,4	2,8	2,64	8,11	
38	D8	0,65	6,2	4,2	2,6	2,61	8,10	
39	D9	0,74	5,8	3,8	2,2	2,68	8,28	
40	D10	0,62	5,9	3,6	2,2	2,62	8,19	
41	E1	0,62	6,4	4,3	3,0	2,62	7,74	
42	E2	0,58	6,0	4,0	2,7	2,62	7,92	
43	E3	0,60	7,0	4,3	2,9	2,62	7,92	
44	E4	0,53	6,5	4,2	2,6	2,62	7,91	
45	E5	0,62	6,8	4,0	2,5	3,55	8,01	
46	E6	0,81	7,2	4,1	2,6	2,61	8,17	
47	E7	0,68	6,9	4,1	2,5	2,62	8,13	
48	E8	0,57	7,0	4,3	2,8	2,65	8,04	
49	E9	0,63	6,5	4,1	2,6	2,65	8,19	
50	E10	0,71	6,5	3,7	2,2	2,63	8,18	
51	F1	0,42	6,8	4,1	2,7	2,64	8,03	
52	F2	0,54	7,0	4,2	2,8	2,62	8,08	
53	F3	0,52	6,5	4,2	3,1	2,63	8,15	
54	F4	0,66	6,8	4,2	3,2	2,64	8,01	

N°	(Suite) Référence échantillon	ACIDITE D'ECHANGE		p.F		DENSITE REELLE	pH KCl
		Al meq%	2.2 %	3.0 %	4.2 %		
55	F5	0,86	8,8	3,9	3,0	2,63	7,93
56	F6	0,68	6,8	4,0	3,2	2,63	7,88
57	F7	0,69	6,0	4,0	2,8	2,61	8,08
58	F8	0,64	6,2	4,0	2,9	2,60	8,14
59	F9	0,66	7,2	4,4	3,2	2,63	8,09
60	F10	0,84	7,9	4,6	3,2	2,60	8,22
61	G1	0,53	8,4	4,3	3,3	2,61	8,22
62	G2	0,68	6,8	3,9	3,0	2,60	8,10
63	G3	0,58	7,6	4,4	3,1	2,61	8,08
64	G4	0,77	8,6	4,9	3,7	2,63	8,02
65	G5	0,66	7,8	4,3	3,4	2,61	8,00
66	G6	0,58	8,1	4,0	3,3	2,62	7,74
67	G7	0,61	8,1	3,7	3,1	2,61	7,91
68	G8	0,62	7,8	3,6	2,8	2,61	7,91
69	G9	0,77	7,1	4,0	3,0	2,60	8,00
70	G10	0,77	8,2	4,0	3,3	2,59	7,94
71	H1	0,58	7,5	4,0	3,4	2,61	8,09
72	H2	0,54	7,7	3,9	3,4	2,60	7,98
73	H3	0,58	8,0	4,5	3,6	2,62	8,10
74	H4	0,66	10,2	6,5	4,9	2,59	8,05
75	H5	0,57	11,3	6,4	5,3	2,58	8,04
76	H6	0,62	9,1	4,6	4,0	2,60	7,91
77	H7	0,69	7,6	4,2	3,3	2,64	8,11
78	H8	0,46	7,7	3,9	2,9	2,62	7,91
79	H9	0,67	8,0	3,8	3,0	2,64	7,88
80	H10	0,58	7,9	3,5	2,8	2,63	7,82
81	I1	0,70	7,4	3,4	3,1	2,62	7,82
82	I2	0,43	6,4	3,3	2,8	2,62	7,82
83	I3	0,58	6,3	2,9	2,6	2,63	7,97
84	I4	0,78	7,3	3,9	2,9	2,62	7,88
85	I5	0,58	8,5	4,7	3,6	2,62	7,91
86	I6	0,69	7,4	3,9	2,9	2,63	7,74
87	I7	0,55	8,0	4,2	3,1	2,63	7,77
88	I8	0,66	10,1	6,4	4,6	2,61	7,69
89	I9	0,57	9,8	5,5	4,0	2,62	7,64
90	I10	0,69	7,9	4,4	3,2	2,61	7,95
91	J1	0,64	7,5	3,9	3,0	2,62	8,00
92	J2	0,77	6,9	3,6	2,8	2,61	8,01
93	J3	0,74	6,7	3,6	2,8	2,63	8,09
94	J4	0,66	7,1	3,9	2,9	2,68	7,83
95	J5	0,67	6,8	3,7	2,8	2,61	8,10
96	J6	0,69	7,2	3,9	2,7	2,55	8,15
97	J7	0,58	7,7	4,3	3,0	2,87	7,87
98	J8	0,61	12,4	7,4	5,1	2,67	7,95
99	J9	0,85	12,3	7,5	5,0	2,36	7,99
100	J10	0,77	9,2	5,0	3,5	2,30	8,08

Annexe 2 : capacité de rétention en eau et porosité des 100 points de la parcelle.

N°	Référence échantillon	Poids F (g)	Poids S (g)	Eau (g)	Densité app.	Densité réel.	Porosité
1	A1	170,9	139,4	31,50	1,42	2,618	0,46
2	A2	177,3	146,8	30,50	1,49	2,611	0,43
3	A3	175,7	146,1	29,60	1,48	2,611	0,43
4	A4	159,1	128,7	30,40	1,31	2,622	0,50
5	A5	170,8	139,5	31,30	1,42	2,626	0,46
6	A6	169,9	138,4	31,50	1,41	2,613	0,46
7	A7	175,6	143,5	32,10	1,46	2,623	0,44
8	A8	181,1	151,7	29,40	1,54	2,618	0,41
9	A9	171,5	136,6	34,90	1,39	2,618	0,47
10	A10	151,1	120,8	30,30	1,23	2,613	0,53
11	B1	176,7	146,7	30,00	1,49	2,612	0,43
12	B2	180,6	147,3	33,30	1,50	2,617	0,43
13	B3	170,7	140,7	30,00	1,43	2,648	0,46
14	B4	176,3	143,2	33,10	1,45	2,612	0,44
15	B5	169	139,4	29,60	1,42	2,609	0,46
16	B6	173,6	139,5	34,10	1,42	2,605	0,46
17	B7	175	146,9	28,10	1,49	2,616	0,43
18	B8	174,4	142,4	32,00	1,45	2,608	0,45
19	B9	168,9	140,8	28,10	1,43	2,611	0,45
20	B10	161,8	135,1	26,70	1,37	2,624	0,48
21	C1	155,1	127,6	27,50	1,30	2,619	0,51
22	C2	164,6	133	31,60	1,35	2,62	0,48
23	C3	175,2	144,2	31,00	1,46	2,642	0,45
24	C4	185,5	151,6	33,90	1,54	2,617	0,41
25	C5	184,5	147,4	37,10	1,50	2,614	0,43
26	C6	175,5	138,9	36,60	1,41	2,617	0,46
27	C7	169,2	132,2	37,00	1,34	2,612	0,49
28	C8	173,9	140,2	33,70	1,42	2,59	0,45
29	C9	169,1	132,9	36,20	1,35	3,138	0,57
30	C10	178,8	144,3	34,50	1,47	2,891	0,49
31	D1	167,3	131,6	35,70	1,34	2,632	0,49
32	D2	160	129,2	30,80	1,31	2,627	0,50
33	D3	160,2	124,3	35,90	1,26	2,617	0,52
34	D4	176,8	142,3	34,50	1,45	2,619	0,45
35	D5	164,2	134,6	29,60	1,37	2,588	0,47
36	D6	159,5	128,5	31,00	1,30	2,584	0,49
37	D7	156,7	125,6	31,10	1,28	2,637	0,52
38	D8	171,9	138,1	33,80	1,40	2,613	0,46
39	D9	148	119,7	28,30	1,22	2,682	0,55
40	D10	150,6	117	33,60	1,19	2,619	0,55
41	E1	158,9	122,2	36,70	1,24	2,617	0,54
42	E2	168,7	136	32,70	1,38	2,624	0,48
43	E3	164,9	134,2	30,70	1,36	2,616	0,49
44	E4	177,9	149,8	28,10	1,52	2,615	0,43
45	E5	175,8	144,5	31,30	1,47	3,554	0,45
46	E6	152,6	120,5	32,10	1,22	2,614	0,54
47	E7	168,4	135,6	32,80	1,38	2,623	0,48
48	E8	181,4	152,1	29,30	1,54	2,649	0,42
49	E9	160,1	126,6	33,50	1,29	2,647	0,52
50	E10	155,5	123,5	32,00	1,25	2,631	0,53
51	F1	172,6	139,4	33,20	1,42	2,643	0,46

N°	(Suite)						
	Référence échantillon	Poids F (g)	Poids S (g)	Eau (g)	Densité app.	Densité réel.	Porosité
52	F2	179,6	149,3	30,30	1,52	2,624	0,42
53	F3	152,8	122,3	30,50	1,24	2,626	0,53
54	F4	173,4	138,8	34,60	1,41	2,642	0,47
55	F5	163,9	132,5	31,40	1,35	2,625	0,49
56	F6	169,3	134,5	34,80	1,37	2,63	0,48
57	F7	174,8	143,4	31,40	1,46	2,605	0,44
58	F8	176	142,5	33,50	1,45	2,599	0,44
59	F9	149,6	115,5	34,10	1,17	2,63	0,55
60	F10	174,2	140,5	33,70	1,43	2,601	0,45
61	G1	159,9	124,1	35,80	1,26	2,61	0,52
62	G2	176	142,6	33,40	1,45	2,601	0,44
63	G3	168,5	134,1	34,40	1,36	2,613	0,48
64	G4	151,9	112,5	39,40	1,14	2,628	0,57
65	G5	168,2	134,1	34,10	1,36	2,612	0,48
66	G6	174	138,9	35,10	1,41	2,619	0,46
67	G7	173,6	139	34,60	1,41	2,608	0,46
68	G8	140,4	108,8	31,60	1,10	2,606	0,58
69	G9	179,6	144,5	35,10	1,47	2,604	0,44
70	G10	149	114,6	34,40	1,16	2,592	0,55
71	H1	159,2	124,7	34,50	1,27	2,607	0,51
72	H2	170,7	137,9	32,80	1,40	2,602	0,46
73	H3	168,7	134,3	34,40	1,36	2,615	0,48
74	H4	171	132,1	38,90	1,34	2,591	0,48
75	H5	168,5	128,7	39,80	1,31	2,578	0,49
76	H6	179,5	147,2	32,30	1,49	2,601	0,43
77	H7	171,2	137,1	34,10	1,39	2,636	0,47
78	H8	165,2	132,5	32,70	1,35	2,62	0,49
79	H9	171,2	137,8	33,40	1,40	2,642	0,47
80	H10	162,1	128,6	33,50	1,31	2,633	0,50
81	I1	170,4	136	34,40	1,38	2,62	0,47
82	I2	176,1	140,3	35,80	1,42	2,617	0,46
83	I3	165,3	133,3	32,00	1,35	2,629	0,49
84	I4	160,9	126,3	34,60	1,28	2,622	0,51
85	I5	160,7	128,6	32,10	1,31	2,619	0,50
86	I6	167,4	135,1	32,30	1,37	2,626	0,48
87	I7	166	130	36,00	1,32	2,628	0,50
88	I8	178,6	140,8	37,80	1,43	2,613	0,45
89	I9	165,3	132	33,30	1,34	2,616	0,49
90	I10	164,5	131,6	32,90	1,34	2,611	0,49
91	J1	180,6	149,1	31,50	1,51	2,617	0,42
92	J2	173,7	139,15	34,55	1,41	2,612	0,46
93	J3	166,8	129,2	37,60	1,31	2,627	0,50
94	J4	164,1	129,4	34,70	1,31	2,683	0,51
95	J5	166,8	136,3	30,50	1,38	2,611	0,47
96	J6	164,4	128,2	36,20	1,30	2,553	0,49
97	J7	174,9	144,5	30,40	1,47	2,868	0,49
98	J8	176,4	143,6	32,80	1,46	2,673	0,45
99	J9	181,4	149,1	32,30	1,51	2,355	0,36
100	J10	155,8	118,4	37,40	1,20	2,297	0,48

Annexe 3 : classe d'agrégats des 100 points de la parcelle.

N°	Référence échantillon	Poids sec (g)				% Poids sec			
		> 200	200-50	50-20	20-0	> 200	200-50	50-20	20-0
1	A1	25,186	13,183	0,94	0,79	62,97	32,96	2,35	1,98
2	A2	24,167	14,033	1,078	0,831	60,42	35,08	2,70	2,08
3	A3	30,843	7,809	0,793	0,701	77,11	19,52	1,98	1,75
4	A4	28,082	9,739	1,105	1,118	70,21	24,35	2,76	2,80
5	A5	29,342	9,015	0,879	0,831	73,36	22,54	2,20	2,08
6	A6	28,266	10,134	0,86	0,932	70,67	25,34	2,15	2,33
7	A7	26,792	11,218	1,57	0,81	66,98	28,05	3,93	2,03
8	A8	26,465	12,092	0,835	0,915	66,16	30,23	2,09	2,29
9	A9	28,944	9,061	0,953	1,121	72,36	22,65	2,38	2,80
10	A10	27,272	11,118	0,945	0,9	68,18	27,80	2,36	2,25
11	B1	30,531	8,468	0,573	0,76	76,33	21,17	1,43	1,90
12	B2	25,812	12,617	1,029	0,835	64,53	31,54	2,57	2,09
13	B3	26,438	11,874	1,124	0,814	66,10	29,69	2,81	2,04
14	B4	29,59	8,847	1,003	0,853	73,98	22,12	2,51	2,13
15	B5	25,163	13,455	0,891	0,783	62,91	33,64	2,23	1,96
16	B6	25,938	12,422	1,048	0,793	64,85	31,06	2,62	1,98
17	B7	28,088	10,004	1,178	0,901	70,22	25,01	2,95	2,25
18	B8	27,492	10,768	1,117	0,897	68,73	26,92	2,79	2,24
19	B9	24,613	13,906	0,917	0,735	61,53	34,77	2,29	1,84
20	B10	27,364	10,427	1,149	1,028	68,41	26,07	2,87	2,57
21	C1	27,695	10,803	0,728	0,848	69,24	27,01	1,82	2,12
22	C2	28,695	9,865	0,9	1,028	71,74	24,66	2,25	2,57
23	C3	28,511	9,575	0,943	0,705	71,28	23,94	2,36	1,76
24	C4	27,127	10,931	1,072	0,957	67,82	27,33	2,68	2,39
25	C5	24,882	13,115	1,193	0,878	62,21	32,79	2,98	2,20
26	C6	30,732	7,498	0,971	0,774	76,83	18,75	2,43	1,94
27	C7	28,077	10,515	0,741	0,822	70,19	26,29	1,85	2,06
28	C8	28,065	11,252	0,958	0,571	70,16	28,13	2,40	1,43
29	C9	26,264	12,103	1,095	0,576	65,66	30,26	2,74	1,44
30	C10	29,449	8,314	1,474	0,97	73,62	20,79	3,69	2,43
31	D1	30,485	8,117	0,878	0,611	76,21	20,29	2,20	1,53
32	D2	27,828	10,721	1,147	0,392	69,57	26,80	2,87	0,98
33	D3	27,685	10,524	1,231	0,642	69,21	26,31	3,08	1,61
34	D4	24,109	12,261	1,257	2,373	60,27	30,65	3,14	5,93
35	D5	22,629	13,807	1,377	2,187	56,57	34,52	3,44	5,47
36	D6	27,291	10,421	1,427	1,202	68,23	26,05	3,57	3,01
37	D7	21,606	15,331	1,001	2,104	54,02	38,33	2,50	5,26
38	D8	28,753	9,719	1,088	0,526	71,88	24,30	2,72	1,32
39	D9	28,01	10,419	1,129	0,647	70,03	26,05	2,82	1,62
40	D10	25,711	14,13	1,22	0,831	64,28	35,33	3,05	2,08
41	E1	30,476	8,223	0,991	0,701	76,19	20,56	2,48	1,75
42	E2	28,308	9,733	1,345	0,675	70,77	24,33	3,36	1,69
43	E3	28,319	9,775	1,26	0,906	70,80	24,44	3,15	2,27
44	E4	28,298	9,982	1,195	0,657	70,75	24,96	2,99	1,64
45	E5	30,198	8,731	0,549	0,746	75,50	21,83	1,37	1,87
46	E6	31,786	6,865	0,732	0,722	79,47	17,16	1,83	1,81
47	E7	28,462	9,965	0,967	0,517	71,16	24,91	2,42	1,29
48	E8	28,785	10,14	0,716	0,426	71,96	25,35	1,79	1,07
49	E9	25,948	11,742	1,194	0,653	64,87	29,36	2,99	1,63
50	E10	29,475	8,71	1,095	0,86	73,69	21,78	2,74	2,15
51	F1	30,371	7,85	1,186	0,638	75,93	19,63	2,97	1,60
52	F2	30,05	8,4	1,134	0,617	75,13	21,00	2,84	1,54
53	F3	27,499	10,828	1,12	0,44	68,75	27,07	2,80	1,10
54	F4	30,15	8,348	1,004	0,638	75,38	20,87	2,51	1,60
55	F5	30,606	7,673	1,019	0,674	76,52	19,18	2,55	1,69

N°	(Suite) Référence échantillon	Poids sec (g)				% Poids sec			
		> 200	200-50	50-20	20-0	> 200	200-50	50-20	20-0
		56	F6	30,354	8,39	0,743	0,478	75,89	20,98
57	F7	31,359	7,036	1,066	0,571	78,40	17,59	2,67	1,43
58	F8	29,555	9,259	0,752	0,436	73,89	23,15	1,88	1,09
59	F9	28,753	9,446	1,116	0,817	71,88	23,62	2,79	2,04
60	F10	31,233	7,383	0,875	0,485	78,08	18,46	2,19	1,21
61	G1	30,354	7,69	1,328	0,74	75,89	19,23	3,32	1,85
62	G2	31,085	7,601	0,84	0,486	77,71	19,00	2,10	1,22
63	G3	29,694	9,037	0,786	0,46	74,24	22,59	1,97	1,15
64	G4	29,926	8,323	1,091	0,518	74,82	20,81	2,73	1,30
65	G5	26,941	11,333	1,096	0,586	67,35	28,33	2,74	1,47
66	G6	27,774	10,586	0,916	0,627	75,89	26,47	2,29	1,57
67	G7	28,687	9,805	0,803	0,658	77,71	24,51	2,01	1,65
68	G8	27,455	10,687	1,139	0,909	74,24	26,72	2,85	2,27
69	G9	24,319	10,404	4,423	0,625	74,82	26,01	11,06	1,56
70	G10	28,184	9,963	2,996	1,021	67,35	24,91	7,49	2,55
71	H1	27,217	10,451	1,597	0,717	69,44	26,13	3,99	1,79
72	H2	26,406	12,2	0,867	0,562	70,72	30,50	2,17	1,41
73	H3	26,191	12,09	1,107	0,546	68,64	30,23	2,77	1,37
74	H4	25,279	12,207	1,413	0,982	60,80	30,52	3,53	2,46
75	H5	28,084	9,975	1,311	0,57	70,46	24,94	3,28	1,43
76	H6	27,719	10,316	1,18	0,711	69,30	25,79	2,95	1,78
77	H7	24,979	12,91	1,305	0,643	62,45	32,28	3,26	1,61
78	H8	27,735	10,868	0,836	0,58	69,34	27,17	2,09	1,45
79	H9	25,826	12,406	1,059	0,72	64,57	31,02	2,65	1,80
80	H10	27,55	10,436	1,503	0,448	68,88	26,09	3,76	1,12
81	I1	29,725	8,753	1,027	0,419	74,31	21,88	2,57	1,05
82	I2	26,794	11,629	1,018	0,519	66,99	29,07	2,55	1,30
83	I3	31,154	7,617	0,59	0,593	77,89	19,04	1,48	1,48
84	I4	26,376	11,941	1,04	0,889	65,94	29,85	2,60	2,22
85	I5	30,068	8,427	0,733	0,532	75,17	21,07	1,83	1,33
86	I6	30,996	7,593	0,927	0,586	77,49	18,98	2,32	1,47
87	I7	27,632	10,303	1,232	1,01	69,08	25,76	3,08	2,53
88	I8	28,013	9,813	1,447	0,892	70,03	24,53	3,62	2,23
89	I9	25,66	12,352	1,141	0,749	64,15	30,88	2,85	1,87
90	I10	30,199	7,79	1,315	0,927	75,50	19,48	3,29	2,32
91	J1	29,395	9,139	0,818	0,768	73,49	22,85	2,05	1,92
92	J2	28,262	10,022	1,057	0,857	70,66	25,06	2,64	2,14
93	J3	27,13	10,905	1,297	0,946	67,83	27,26	3,24	2,37
94	J4	24,096	13,203	0,979	0,785	60,24	33,01	2,45	1,96
95	J5	25,362	12,974	1,095	0,624	63,41	32,44	2,74	1,56
96	J6	25,552	13,083	0,838	0,92	63,88	32,71	2,10	2,30
97	J7	24,945	13,157	1,052	1,03	62,36	32,89	2,63	2,58
98	J8	23,671	14,273	1,135	0,973	59,18	35,68	2,84	2,43
99	J9	24,131	13,699	1,262	1,019	60,33	34,25	3,16	2,55
100	J10	28,926	9,014	1,335	0,81	72,32	22,54	3,34	2,03

Annexe 4. Aide à l'interprétation de la partition.

CONTRIBUTIONS DE VARIABLES QUANTITATIVES

VARIANCE TOTALE = % 10300782592
 VARIANCE INTERCLASSE = % 8533909504.00
 INTER/TOTAL = 0.83

CONTRIBUTIONS DES VARIABLES AUX CLASSES

VAR	MJT	MJP	Por	CR	Irr	Fg1	Fg2	Fg3	Fg4	SPP	Arg	LiF
CL1	-9	0	0	0	0	0	0	0	0	91	0	0
CL2	-51	0	0	0	0	0	0	0	0	-49	0	0
CL3	-4	0	0	0	0	0	0	0	0	96	0	0
CL4	97	0	0	0	0	0	0	0	0	-3	0	0
CL5	100	0	0	0	0	0	0	0	0	-3	0	0

VAR	LiG	SF	SG	Mo	P	Ca	Mg	Na K	CEC	Cl	SO4	pH
CL1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CL2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CL3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CL4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CL5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

VAR	pF2	pF3	pF4	N
CL1	0	0	0	0
CL2	0	0	0	0
CL3	0	0	0	0
CL4	0	0	0	0
CL5	0	0	0	0

CONTRIBUTIONS DES CLASSES AUX VARIABLES

VAR	MJT	MJP	Por	CR	Irr	Fg1	Fg2	Fg3	Fg4	SPP	Arg	LiF
CL1	-2	46	-27	-24	-56	-70	71	0	30	33	4	0
CL2	-8	-4	1	16	23	20	-18	-4	-17	-16	5	1
CL3	-1	1	6	23	-21	-6	4	0	47	49	-13	-7
CL4	23	0	-3	-19	0	2	-4	-1	-3	-2	-1	-30
CL5	66	-48	64	-18	0	-1	3	94	4	0	-78	61

VAR	LiG	SaF	SaG	Mo	Na	Mg	Ca	P	K	CEC
CL1	5	-52	-24	42	-5	77	50	7	-1	72
CL2	-2	6	-2	-17	-2	-20	-23	-4	-12	-16
CL3	72	-15	12	-8	-9	0	-4	41	0	-11
CL4	-21	26	14	0	83	0	23	7	37	1
CL5	0	0	-48	33	-1	3	0	-41	50	0

VAR	Cl	SO ₄	pH	pF2	pF3	pF4	N
CL1	19	61	-68	0	13	10	25
CL2	-2	-25	16	15	4	8	-4
CL3	1	-4	5	-4	1	-13	-30
CL4	78	7	-6	-80	-41	-52	-6
CL5	0	4	5	-1	-41	-17	36

Calcul des centres de gravité

VAR	MJT	MJP	Por	CR	Irr	Fg1	Fg2	Fg3	Fg4	SPP	Arg
CL1	3738.4	69.1	0.5	32.5	31.7	66.9	28.9	2.7	2.2	15194.1	9.7
CL2	3512.4	58.0	0.5	33.2	38.7	70.7	25.4	2.6	1.9	5129.1	9.7
CL3	1712.0	63.0	0.5	34.2	29.3	67.7	27.6	2.6	2.5	29400.0	9.0
CL4	18282.2	60.2	0.5	32.4	37.0	70.5	25.1	2.6	1.9	5400.0	9.5
CL5	36675.0	39.5	0.5	32.1	36.5	69.1	27.2	3.9	2.1	7875.0	8.3
Moy.	6152.6	59.5	0.5	33.0	37.0	69.9	26.1	2.7	2.0	7702.5	9.6

CL1	LiF	LiG	SaF	SaG
CL2	1.8	4.8	51.0	31.3
CL3	1.8	4.7	51.7	31.4
CL4	1.7	5.5	50.8	31.6
CL5	2.2	4.8	51.7	31.8
Moy	1.8	4.7	51.6	31.4

VAR	Mo	P	Ca	Mg	Na	K	CEC	Cl	SO ₄	pH	pF2.2	pF3
CL1	3.2	172.3	8.1	1.2	0.1	0.3	5.9	0.1	0.1	7.1	6.9	4.2
CL2	3.0	164.5	7.3	1.1	0.1	0.3	5.3	0.1	0.1	7.3	7.1	4.2
CL3	2.8	199.3	7.1	1.1	0.1	0.3	5.0	0.1	0.1	7.3	6.6	4.2
CL4	3.0	174.7	8.0	1.1	0.1	0.3	5.5	0.1	0.1	7.2	6.0	3.9
CL5	3.3	138.6	7.4	1.1	0.1	0.3	5.5	0.1	0.1	7.3	6.8	3.8
Moy.	3.0	166.8	7.5	1.1	0.1	0.3	5.4	0.1	0.1	7.2	6.9	4.1

VAR	pF4.2	N
CL1	3.1	0.4
CL2	3.0	0.4
CL3	2.8	0.4
CL4	2.7	0.4
CL5	2.8	0.4
Moy.	3.0	0.4

TITRE : Influence du sol sur l'infestation de *Meloidogyne javanica* (Treub, 1885) Chitwood, 1949 (Nematoda) par l'actinomycète parasitoïde *Pasteuria penetrans* (Thorne, 1940) Sayre & Starr, 1985.

Nom du Candidat : **Kounbobr Roch DABIRÉ**

Nature du diplôme soutenu : **Doctorat 3^{ème} cycle de Biologie Animale**

Jury : Président : Bhen Sikina TOGUEBAYE

Membres : Jean Luc CHOTTE
Thierry MATEILLE
Danamou MOUNPORT
Saliou NDIAYE
Mamadou SECK

Résumé

Des études menées dans un champ naturellement infesté par *Meloidogyne javanica* et *Pasteuria penetrans* ont montré par des analyses multivariées (ACP, Classification Hiérarchique Ascendante, AFD, Analyse de Correspondance) que les facteurs telluriques abiotiques influencent la distribution parcellaire des populations des deux organismes et que le niveau d'infestation des juvéniles de *M. javanica* n'est pas seulement soumis au phénomène de densité-dépendance. En effet, certains facteurs telluriques notamment l'irrigation, la texture, la structure du sol (particulièrement la porosité et la capacité de rétention en eau), et la fraction ionique sont corrélés au taux d'infestation et d'encombrement des juvéniles de *M. javanica* ainsi qu'à la densité des populations de *P. penetrans* dans le sol. En fait, une irrigation intense diminue le taux d'infestation et d'encombrement des juvéniles de *M. javanica* par les spores de *P. penetrans*. En outre, une étude en serre a révélé qu'une forte irrigation provoque un transport vertical important des spores réduisant ainsi le stock de *P. penetrans* dans les couches arables (horizon A). Elle provoque aussi une modification de la structure du sol consécutive au lessivage de la fraction fine (surtout au niveau rhizosphérique). Alors qu'une augmentation de la teneur en d'argile améliore la porosité des sols (en particulier sableux), une concentration en argile trop élevée inhiberait l'attachement des spores sur la cuticule des juvéniles. Les particules d'argile se fixeraient sur la paroi de la spore empêchant son adhésion sur les juvéniles laquelle adhésion serait de nature électrostatique ou hydrophobique. Par ailleurs, l'hétérogénéité structurale du sol est un facteur déterminant dans le contrôle des populations de *M. javanica*. En effet, l'interconnectivité des pores semble être une condition primordiale pour un contact entre les deux organismes. La connaissance des interactions des facteurs abiotiques dans les mécanismes d'infestation des nématodes du genre *Meloidogyne* par *P. penetrans* va permettre d'améliorer les méthodes de lutte biologique contre ces nématodes dans les périmètres maraîchers par une gestion plus rationnelle de l'irrigation et des travaux du sol.

Mots clés : culture maraîchère, irrigation, lutte biologique, *Meloidogyne javanica*, *Pasteuria penetrans*, sol.