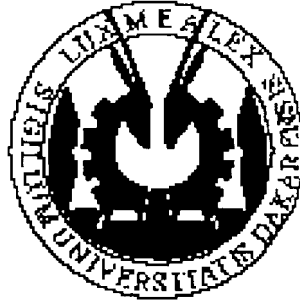


CC-0 435

n° d'ordre 30

Université Cheikh Anta Diop de Dakar

Faculté des Sciences et Techniques



THÈSE

présentée par

Mamadou Thiam DIOP

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

Ecologie de l'infestation de
Meloidogyne javanica (Treub, 1885),
Chitwood, 1949 (Nematoda) par
l'actinomycète parasitoïde *Pasteuria penetrans*
Sayre & Starr, 1985.

soutenue le 22 Mai 1998 devant la Commission d'Examen :

Président : Bhen Sikina TOGUEBAYE

Membres : Cheikh Tidiane BA
Thierry MATEILLE
Danamou MOUNPORT
Saliou NDIAYE

à

mon père, ma mère

ma grand-mère. omar

ma famille

mes ami(e)s

AVANT-PROPOS

Les travaux présentés dans ce mémoire ont été menés au Laboratoire de Nématologie de l'ORSTOM à Dakar, dans le cadre conjoint du Groupement d'Intérêt Scientifique "LINNE : Lutte Intégrée et NÉmatologie" (Département de Biologie Animale de l'UCAD, ISRA, ENSA, DPV, ORSTOM) et du projet de recherche CEE-STD3 "Biocontrol of damaging root-knot nematode (*Meloidogyne* spp.) pests of staple food and cash crops by including suppressive soils with the bacterial parasite *Pasteuria penetrans*".

J'exprime toute ma gratitude à Monsieur le Professeur B.S. TOGUEBAYE, responsable du Département de Biologie Animale de la Faculté des Sciences et Techniques de l'UCAD, pour avoir accepté de présider la commission d'examen.

Que le Dr. D. MOUNPORT, Maître de Conférence du même département, trouve ici toute ma reconnaissance pour avoir accepté de diriger mes travaux à la Faculté et surtout pour ses conseils et ses encouragements.

Je remercie le Dr C. T. BA, Maître de Conférence du même département, d'avoir accepté de juger ce travail.

Je sais profondément gré à Monsieur le Professeur S. NDIAYE, responsable du Département des Productions Végétales à l'ENSA de Thiès, de tout ce qu'il m'a apporté aussi bien sur le plan scientifique dans l'approfondissement des méthodes statistiques que sur le plan moral pour m'avoir, lui et sa famille, entouré et encouragé par son amitié. Par la même occasion, je remercie l'ENSA de Thiès, et plus particulièrement Monsieur M. FALL, d'avoir mis des parcelles expérimentales et du personnel à ma disposition.

J'exprime toute ma reconnaissance au Dr. T. MATEILLE, responsable du Laboratoire de Nématologie de l'ORSTOM à Dakar et animateur du programme "Organismes Parasites et Antagonistes des Nématodes", pour avoir su supporter les caprices d'un jeune étudiant en quête de savoir et savoir-faire scientifiques. Je lui dois la rigueur scientifique et le dévouement.

Je remercie la Communauté Européenne et, à travers elle, tous les animateurs scientifiques du projet CEE et le Dr. D. TRÜDGILL (SCRI, Ecosse) en particulier.

Que les Drs. A. CIANCIO (Centre National de Recherche, Institut de Nématologie Agricole, Italie) et M. PHILLIPS (SCRI, Ecosse) trouvent ici toute ma gratitude pour leur collaboration dans l'analyse des données, ayant ainsi largement contribué à l'originalité de ce travail.

Des remerciements privilégiés vont à tout le personnel du laboratoire, Mme J. LOPEZ et Messieurs Y. DIABANG, L. DIÉDHIOU, J.H. DIEME, M. DIOUF, S.B. NDIAYE, M. SAGNA et R. SARRA, pour sa compétence technique et sa collaboration quotidienne.

Je remercie également à Mme. C. VILLENAVE et MM. P. CADET, J.-L. CHOTTE, J. CHAUDRON et J. FARDOUX pour leur disponibilité et leur bienveillance.

Je remercie enfin les étudiants de ma promotion, et plus particulièrement ceux avec qui j'ai partagé cette période de formation doctorale au Laboratoire de Nématologie, pour leur soutien moral et leur disponibilité.

SOMMAIRE

INTRODUCTION	1
SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE	4
LES CULTURES MARAÎCHÈRES AU SÉNÉGAL	5
1. <i>TYPLOGIE ET PRODUCTION</i>	5
2. <i>PARASITES ET PRÉDATEURS</i>	6
2.1. Les virus	6
2.2. Les bactéries	6
2.3. Les champignons	6
2.4. Les insectes	6
2.5. Les nématodes	7
2.6. Les acariens	8
2.7. Les méthodes de lutte	9
LES NÉMATODES DU GENRE <i>MELOIDOGYNE</i>	10
1. <i>BIO-SYSTÉMATIQUE</i>	10
1.1. <i>Meloidogyne arenaria</i>	11
1.2. <i>Meloidogyne incognita</i>	11
1.3. <i>Meloidogyne javanica</i>	13
1.4. <i>Meloidogyne mayaguensis</i>	13
2. <i>CYCLE DE DÉVELOPPEMENT</i>	13
3. <i>MÉTHODES DE LUTTE</i>	15
3.1. Méthodes chimiques	15
3.2. Méthodes physiques	16
3.3. Méthodes culturales	16
3.4. Méthodes biologiques	17
L'ACTINOMYCÈTE PARASITOÏDE <i>PASTEURIA PENETRANS</i>	18
1. <i>SYSTÉMATIQUE</i>	18
2. <i>CYCLE DE DÉVELOPPEMENT ET BIOLOGIE</i>	19
2.1. La phase libre dans le sol	19
2.2. L'adhésion des sporanges sur les nématodes	20
2.3. La pénétration	21
2.4. Le développement dans le nématode	21
3. <i>SPÉCIFICITÉ VIS À VIS DES NÉMATODES</i>	24
4. <i>INCIDENCE DU MILIEU TELLURIQUE SUR LE PARASITISME</i>	25
4.1. Effet de la température	25
4.2. Effet de l'acidité du sol	26
4.3. Effet de l'humidité du sol	26
4.4. Effet de la texture et de la structure du sol	26
5. <i>INFLUENCE DE LA PLANTE HÔTE DU NÉMATODE PARASITÉ</i>	26
5.1. Incidence des exsudats racinaires	26
5.2. Incidence de la nutrition des nématodes sur la germination des spores	27
6. <i>POTENTIEL AGRONOMIQUE DE PASTEURIA PENETRANS</i>	27
PRÉSENTATION DES TRAVAUX	28
MATÉRIEL & MÉTHODES	30
LE MATÉRIEL VÉGÉTAL ET LE SOL	31
1. <i>LE MATÉRIEL VÉGÉTAL</i>	31
1.1. Les solanacées	31
1.2. Les malvacées	32
1.3. Les cucurbitacées	32
1.4. Les liliacées	32

1.5. Les légumineuses.....	32
1.6. Les graminées.....	32
2. LE SOL.....	33
MÉTHODES D'ANALYSE.....	34
1. ANALYSE DES POPULATIONS DE NÉMATODES.....	34
1.1. Extraction des nématodes du sol.....	34
1.2. Extraction des racines.....	34
1.3. Dénombrement.....	34
1.4. Caractérisation des espèces de <i>Meloidogyne</i>	35
3. ANALYSE DES POPULATIONS DE PASTEURIA PENETRANS.....	35
3.1. Détection de <i>P. penetrans</i> dans le sol.....	35
3.2. Extraction des spores des femelles de <i>Meloidogyne</i> spp.....	35
4. ECHANTILLONNAGE AU CHAMP.....	35
4.1. Données météorologiques.....	35
4.2. Dispositifs.....	36
4.3. Echantillonnage nématologique.....	37
5. EXPERIMENTATIONS EN SERRE.....	37
6. MÉTHODES D'ANALYSE STATISTIQUES.....	38
6.1. Les descripteurs.....	38
6.2. Comparaison de deux moyennes.....	38
6.3. Comparaison de plusieurs moyennes.....	38
6.4. Corrélation entre populations totales de <i>M. javanica</i> et populations parasitées par <i>P. penetrans</i>	39
RÉSULTATS.....	40
SENSIBILITÉ DE PLANTES MARAÎCHÈRES ET PLUVIALES À <i>MELOIDOGYNE JAVANICA</i>	41
1. SENSIBILITÉ DES PLANTES MARAÎCHÈRES.....	41
1.1. Symptômes.....	41
1.2. Densités des populations.....	42
1.3. Développement des populations.....	42
2. SENSIBILITÉ DE CULTURES PLUVIALES.....	43
2.1. Symptômes.....	43
2.2. Densités des populations.....	44
2.3. Développement des populations.....	44
3. SENSIBILITÉ DE LA TOMATE SELON LE PRÉCÉDENT CULTURAL.....	45
3.1. Effets d'un précédent "culture pluviale".....	45
3.2. Effets d'un précédent "culture maraîchère".....	47
4. COMPARAISON DES SENSIBILITÉS.....	47
ÉVOLUTION DES POPULATIONS DE <i>MELOIDOGYNE JAVANICA</i> AU CHAMP.....	50
1. EFFETS DE SUCCESSIONS DE CULTURES SENSIBLES.....	50
1.1. Protocole d'étude.....	50
1.2. Évolutions des populations de <i>Meloidogyne javanica</i> au cours des trois cycles culturaux.....	50
1.3. Évolution des populations de <i>M. javanica</i> au cours de chaque cycle cultural.....	52
1.4. Synthèse : développement des populations de nématodes et comparaison des cycles de culture.....	57
2. EFFETS DE ROTATIONS DE CULTURES À SENSIBILITÉS DIFFÉRENTES.....	58
2.1. Protocole d'étude.....	58
2.2. Évolution des populations de <i>Meloidogyne javanica</i> au cours des sept cycles culturaux.....	58
2.3. Évolution des populations de <i>Meloidogyne javanica</i> au cours de chaque cycle cultural.....	60
2.4. Synthèse : développement des populations de nématodes et comparaison des cycles de culture de tomate.....	73
INFESTATION DE <i>MELOIDOGYNE JAVANICA</i> PAR <i>PASTEURIA PENETRANS</i>	75
1. INCIDENCE DES DENSITÉS INITIALES EN JUVÉNILES DE <i>MELOIDOGYNE JAVANICA</i> ET EN SPORES DE <i>PASTEURIA PENETRANS</i>	75
1.1. Symptômes.....	76
1.2. Développement des populations de <i>Meloidogyne javanica</i>	76
1.3. Infestation par <i>Pasteuria penetrans</i>	77
2. INCIDENCE DE LA PLANTE HÔTE SUR L'INFESTATION PAR <i>PASTEURIA PENETRANS</i>	78
2.1. Objectifs et protocole.....	78
2.2. Symptômes.....	78

2.3. Développement de la population de <i>Meloidogyne javanica</i>	79
2.4. Infestation par <i>Pasteuria penetrans</i>	79
3. <i>INCIDENCE D'UN PRÉCÉDENT CULTURAL SUR L'INFESTATION PAR PASTEURIA PENETRANS</i>	80
3.1. Objectifs et protocole.....	80
3.2. Production de <i>Pasteuria penetrans</i>	80
4. <i>SYNTHÈSE</i>	81
ÉVOLUTION AU CHAMP DES POPULATIONS DE <i>MELOIDOGYNE JAVANICA</i> PARASITÉES PAR <i>PASTEURIA PENETRANS</i>	84
1. <i>EFFETS DE SUCCESSIONS DE CULTURES SENSIBLES</i>	84
1.1. Objectifs	84
1.2. Évolution des populations de juvéniles de <i>M. javanica</i> parasités par <i>P. penetrans</i>	84
2. <i>EFFETS DE ROTATIONS DE CULTURES À SENSIBILITÉS DIFFÉRENTES</i>	89
2.1. Protocole d'étude.....	89
2.2. Évolution des populations de juvéniles de <i>M. javanica</i> parasités par <i>P. penetrans</i>	89
3. <i>SYNTHÈSE</i>	100
APPROCHE DE MODÉLISATION DE L'INFESTATION DE <i>MELOIDOGYNE JAVANICA</i> PAR <i>PASTEURIA PENETRANS</i>	104
1. <i>LES MODÈLES DE RÉGULATION DES POPULATIONS</i>	104
1.1. Le modèle de Lotka-Volterra.....	104
1.2. Le modèle de Nicholson et Bailey.....	105
1.3. La théorie de Andrewartha et Birch.....	105
1.4. La méthode d'analyse graphique de Varley et Gradwell	105
1.5. Le modèle <i>G</i> d'Anderson et May (1981).....	106
1.6. Les méthodes de régression et de corrélation.....	106
2. <i>ÉVOLUTIONS TEMPORELLES COMPARÉES DES POPULATIONS TOTALES DE MELOIDOGYNE JAVANICA ET DES POPULATIONS PARASITÉES PAR PASTEURIA PENETRANS</i>	107
2.1. Application du modèle de Lotka-Volterra.....	107
2.2. Évolution de l'intensité du parasitisme des juvéniles.....	107
3. <i>MÉCANISMES DE DENSITÉ-DÉPENDANCE ENTRE MELOIDOGYNE JAVANICA ET PASTEURIA PENETRANS</i>	111
3.1. Évolution de la proportion de juvéniles parasites en fonction de la densité de <i>M. javanica</i>	111
3.2. Étude de la densité-dépendance.....	115
SYNTHÈSE GÉNÉRALE	122
INCIDENCE DE LA SENSIBILITÉ ET DES ALTERNANCES CULTURALES SUR LE DÉVELOPPEMENT DE <i>MELOIDOGYNE JAVANICA</i>	123
1. <i>INCIDENCE D'UNE ALTERNANCE DE CULTURES A SENSIBILITES DIFFERENTES</i>	124
2. <i>INCIDENCE D'UNE SUCCESSION DE CULTURES SENSIBLES</i>	125
RÉGULATION DES POPULATIONS DE <i>MELOIDOGYNE JAVANICA</i> PAR <i>PASTEURIA PENETRANS</i>	126
1. <i>Influence de la plante sur l'infestation de Meloidogyne javanica par Pasteuria penetrans</i>	126
2. <i>Mise évidence d'une corrélation entre Meloidogyne javanica et Pasteuria penetrans</i>	127
3. <i>Essai de "modélisation" du complexe parasitaire Meloidogyne javanica - Pasteuria penetrans</i>	129
4. <i>Conséquences agronomiques</i>	131
PERSPECTIVES	133
BIBLIOGRAPHIE	135

INTRODUCTION

Les cultures vivrières et les cultures de rente sont une des principales ressources économiques du Sénégal. Mais, du fait de la rareté des pluies et de la réduction des surfaces cultivables, le développement des cultures est de plus en plus difficile. Ainsi, les cultures maraîchères, implantées dans certaines régions, comme celle des Niayes, depuis de nombreuses années, conquièrent de nouvelles zones, traditionnellement occupées par des cultures pluviales. Dans ces nouvelles régions, comme le Pays Sereer, elles induisent une diversification des activités paysannes et, par conséquent, apportent de nouvelles sources financières aux paysans pendant la saison sèche.

Mais partout, le développement des cultures maraîchères se heurte à de nombreuses contraintes, parmi lesquelles, la maîtrise de l'eau et principalement les agressions parasitaires. Les nématodes constituent, après les insectes, le second groupe zoologique parasite le plus important en effectifs. Les espèces phytoparasites causent des dégâts importants sur toutes les cultures entraînant des baisses importantes de rendements. Au Sénégal, environ une vingtaine de genres et d'espèces de nématodes parasites des cultures maraîchères ont été répertoriés (Diop, 1994). Certains, connus pour leur pathogénie sur les cultures vivrières et les cultures de rente, ont été signalés pour la première fois sur cultures maraîchères. Ceci s'explique par l'exploitation maraîchère des zones de culture pluviale.

Au sein des peuplements de nématodes, les espèces du genre *Meloidogyne*, connues pour leur pathogénicité sur les cultures maraîchères (Netscher, 1970; Prot, 1984; Mateille *et al.*, 1995), représentent le groupe le plus important. Leurs espèces sont fréquentes et abondantes quelle que soit la plante maraîchère, la zone géographique, climatique ou pédologique considérée.

La détermination spécifique par l'électrophorèse des β -estérases, a permis d'identifier quatre espèces au Sénégal : *M. arenaria*, *M. incognita*, *M. javanica* et *M. mayaguensis* (Diop, 1994). *M. mayaguensis* a été signalée pour la première fois au Sénégal. C'est une espèce très virulente car elle s'attaque à toutes les espèces maraîchères considérées jusqu'alors comme résistantes aux espèces du genre *Meloidogyne*.

Plusieurs méthodes de lutte ont été mises au point dans le monde contre ces nématodes. Elles sont surtout chimiques, physiques, variétales, génétiques ou biologiques. Certaines d'entre elles, comme les méthodes chimiques, sont très efficaces. Elles présentent néanmoins de gros inconvénients soit à cause de leur effet nocif sur l'environnement et l'homme, soit à cause de leur coût trop élevé les rendant inaccessibles au paysan. Leurs applications nécessitent un niveau de technicité élevé dont ne dispose pas toujours le paysan. C'est pourquoi les méthodes culturales (rotations de plantes à sensibilités différentes) ont été jusqu'alors les plus défendues et recommandées.

Parmi les organismes utilisés en lutte biologique, *Pasteuria penetrans* Sayre & Starr, 1985 est un actinomycète parasite obligatoire des nématodes, et du genre *Meloidogyne* en particulier. Ce micro-organisme du sol a été rencontré assez fréquemment au Sénégal mais peu

abondamment. Sa distribution semble être affectée par différents facteurs telluriques abiotiques, ainsi que par la plante-hôte des espèces de *Meloidogyne* (Mateille *et al.*, 1995).

L'influence de la plante pourrait se situer à deux niveaux : la nature des exsudats racinaires favoriserait ou non l'attachement des spores de *P. penetrans* sur la cuticule des nématodes, ou bien, et surtout, l'évolution des populations du nématode, liée à la sensibilité de la plante, déterminerait indirectement l'évolution de la production de l'actinomycète à cause du caractère obligatoire du parasitisme de *P. penetrans*.

Mais, toutes ces méthodes de lutte se sont implicitement fixées comme objectif l'éradication des nématodes, ce qui est pratiquement impossible. C'est pourquoi, les recherches actuelles ont été orientées vers une gestion des populations de nématodes afin de les maintenir à des niveaux tolérables, en faisant appel aux méthodes intégrées. Ainsi avons-nous envisagé, dans la présente étude, une méthode associant la lutte biologique à la lutte culturale permettant de contrôler durablement le développement des populations de *Meloidogyne* spp. en jouant à la fois sur la sensibilité des plantes et sur leurs capacités à améliorer l'efficacité des populations natives du parasitoïde *P. penetrans*.

SYNTHÈSE
BIBLIOGRAPHIQUE

LES CULTURES MARAÎCHÈRES AU SÉNÉGAL

1. TYPOLOGIE ET PRODUCTION

Les cultures maraîchères sont une des plus anciennes cultures pratiquées au Sénégal. Les premiers jardins maraîchers sont apparus dans la presqu'île du Cap-Vert dès le 19^{ème} siècle. La situation du maraîchage est variable d'une région à l'autre (CDH, 1980). Cependant les cultures sont essentiellement développées dans quatre régions :

- la région des Niayes comprend la région de Dakar et le littoral Nord-Ouest compris entre Dakar et Saint-Louis. Par le nombre d'exploitants et la diversité des légumes produits, elle constitue la première région productrice. Dans cette zone, le maraîchage est facilité par l'existence de "niayes" caractérisés par des dépressions où affleure la nappe phréatique (céanes).
- la région de Thiès représente le secteur le plus important après la zone des Niayes. Les exploitations y sont regroupées autour des centres urbains desservis par le réseau routier à savoir Kayar, Noto, Mboro, Fass Boye, Diogo et Lompoul. Dans certaines zones, l'activité maraîchère a lieu après la saison chaude et humide (hivernage), période durant laquelle les terrains sont occupés par des cultures pluviales céréalières ou arachidières.
- la région de Louga est faiblement productrice bien que disposant de ressources naturelles.
- la région de Saint-Louis et du fleuve Sénégal. En plus du secteur traditionnel, il existe une activité industrielle représentée essentiellement par la SOCAS (Société des Conserves Alimentaires du Sénégal) et par la SAED (Société d'Aménagement et d'Exploitation des Terres du Delta).

Trois types d'exploitations se distinguent selon les surfaces cultivées et les objectifs poursuivis par les exploitants :

- petites exploitations familiales, occupant des surfaces inférieures à 0,5 ha. La production est en grande partie auto-consommée. Seul le surplus de production est vendu.
- exploitations moyennes occupant entre 0,5 et 20 ha. Elles appartiennent soit à des particuliers soit à des Groupements d'Intérêt Économique (G.I.E.). Leur équipement est plus performant et leurs activités sont orientées par des objectifs de commercialisation.
- exploitations modernes agro-industrielles. Ce sont de grandes exploitations supérieures à 20 ha. Elles utilisent des moyens de productions modernes.

2. PARASITES ET PRÉDATEURS

Ils constituent un réel frein au développement de la production maraîchère aussi bien dans les régions de tradition maraîchère que dans les régions nouvellement conquises par ces cultures.

2.1. Les virus

Il en existe plusieurs formes. Leur transmission est mécanique ou vectorielle par les insectes, des nématodes ou des champignons inférieurs comme les Archimycètes ou les Myxomycètes (Messiaen *et al.*, 1991). Les seules parties des plantes indemnes de viroses sont les méristèmes caulinaires. Ainsi, le virus responsable du "Tomato Yellow Leaf Curl virus" de la tomate est transmis par l'insecte *Bemisia tabaci* (Ordre des Diptères). Ses dégâts sont peu importants dans le nord du Sénégal, mais très importants dans le sud.

2.2. Les bactéries

Les bactéries parasites de plantes sont classées en cinq genres dont quatre se rencontrent au Sénégal. Il s'agit des genres *Corynebacterium*, *Pseudomonas*, *Xanthomonas* et *Erwinia*. Les bactérioses causées sont diverses et varient d'un genre à l'autre ainsi qu'au sein d'un même genre.

2.3. Les champignons

Aucune partie des plantes n'est épargnée par les maladies dues aux champignons. Il existe plusieurs genres et espèces phytoparasites. Citons en exemple :

-*Pseudoperonospora cubensis*, responsable du mildiou chez le melon.

-*Erysiphe cichoracearum*, responsable de l'oidium du melon.

- *Stemphylium* sp. sur aubergine africaine (*Solanum aethiopicum* cv. Jaxatu), *Stemphylium botryosum* sur oignon, *Stemphylium solani* sur tomate.

- *Rhizoctonia solani* et *Alternaria solani* sur tomate.

- *Leveillula taurica* sur tomate et aubergine africaine.

2.4. Les insectes

Les insectes représentent le groupe le plus important du règne animal (environ 70 %). Une dizaine d'ordres renferment les insectes phytophages. Ils s'attaquent à toutes les parties des plantes. Sur les cultures maraîchères au Sénégal, nous citerons principalement :

* *Thrips tabaci* : il appartient à l'ordre des Thysanoptères (thrips). Il est répandu dans le monde entier. Mais il est plus abondant dans les zones à climat sec et chaud. Il est très polyphage. Il se rencontre sur les Solanacées, les Crucifères, les Légumineuses, les Composées, les Cucurbitacées, etc. Les larves et les adultes sucent la sève et détruisent la chlorophylle

affaiblissant ainsi la plante et par conséquent diminuant son rendement (Appert & Deuse, 1982). Il est également dangereux comme vecteur de viroses.

* *Helioverba armigera* : ce sont des Lépidoptères de la famille des Noctuidées. Ils ont une distribution plus restreinte que celle des thrips. De moeurs nocturnes, ils sont cependant aussi polyphages que les thrips et s'attaquent pratiquement aux mêmes plantes. A cause de la grande faculté migratrice de l'adulte, de l'importante fécondité des femelles et de l'extrême polyphagie de la chenille, *H. armigera* constitue une espèce très dangereuse.

* *Bemisia tabaci* communément appelée mouche blanche appartenant à l'ordre des Diptères. Très cosmopolites, ce sont de minuscules mouches entièrement recouvertes de cires blanches. Les plantes hôtes sont nombreuses et variées comme pour les précédentes espèces. Les dégâts causés par ces mouches résultent soit de l'effet mécanique des piqûres, soit de la toxicité de la salive injectée, soit enfin de l'inoculation de virus pathogènes (Leaf Curl et la mosaïque de la tomate).

SYSTÉMATIQUE DES INSECTES PHYTOPHAGES

- I. Sous-classe des Polynéoptères:
 1. Ordre des Isoptères (Termites).
 2. Ordre des Orthoptères (Sauterelles, Grillons).
 3. Ordre des Dermaptères (Forficules).
- II. Sous-classe des Paranéoptères:
 4. Ordre des Thysanoptères (Thrips).
 5. Ordre des Hétéroptères (Punaises).
 6. Ordre des Homoptères (Pucerons, Cochenilles, Cicadelles).
- III. Sous-classe des Oligonéoptères:
 7. Ordre des Coléoptères (Charançons, Chrysomèles, Scarabées).
 8. Ordre des Lépidoptères (Papillons).
 9. Ordre des Diptères (Mouches).
 10. Ordre des Hyménoptères (Fourmis).

Les six premiers ordres renferment des insectes hétérométaboles, les trois derniers des insectes holométaboles.

2.5. Les nématodes

Après les insectes, ils représentent les parasites les plus importants. C'est le deuxième groupe animal en nombre. Au Sénégal, au moins une vingtaine de genres appartenant à une dizaine de familles différentes classées dans trois ordres (Tylenchida, Dorylaimida et Triplonchida) ont été signalées (Netscher, 1970; Diop, 1994; Mateille *et al.*, 1995, Mounport, comm. pers.). Mais les nématodes du genre *Meloidogyne* restent prédominants quelle que soit la période de l'année (Prot, 1984) et causent les dégâts les plus importants. La nocuité des nématodes se manifeste par un affaiblissement du végétal dont les fonctions sont altérées par l'action mécanique et par la sécrétion enzymatique du stylet des nématodes. Par ailleurs, les nématodes inoculent des virus et peuvent favoriser la contamination et le développement des bactéries et des champignons.

La systématique générique des nématodes phytoparasites rencontrés sur les cultures maraîchères au Sénégal se présente comme suit :

I. Ordre des Tylenchida

1. Famille des Heteroderidae

- *Meloidogyne* Goeldi, 1892

- *Heterodera* Schmidt, 1871

2. Famille des Belenolaimidae

- *Tylenchorhynchus* Cobb, 1913

3. Famille des Pratylenchidae

- *Pratylenchus* Filipjev, 1936

- *Hirschmaniella* Luc & Goodey, 1964

4. Famille des Criconematidae

- *Criconemella* De Grisse & Loof, 1965

- *Hemicriconemoides* Chidwood & Birchfield, 1957

5. Famille des Hoplolaimidae

- *Hoplolaimus* Von Daday, 1905

- *Aorolaimus* Sher, 1963

- *Scutellonema* Andrassy, 1958

- *Helicotylenchus* Steiner, 1945

- *Rotylenchulus* Lindford & Oliveira, 1940

6. Famille des Tylenchidae

- *Tylenchus* Bastian, 1865

II. Ordre de Dorylaimida

Famille des Longidoridae

- *Xiphinema* Coob, 1913

- *Longidorus* (Micoletzky, 1922) Filipjev, 1934

III. Ordre des Triplonchida

Famille des Trichodoridae

- *Trichodorus* Cobb, 1913

D'autres genres et espèces n'ont pu être déterminés par Netscher (1970). C'est le cas des genres appartenant à la famille des Neotylenchidae et des Aphelenchidae. Nous préciserons plus loin le cas des espèces du genre *Meloidogyne*.

2.6. Les acariens

Ce sont de minuscules arthropodes appartenant à la classe des Arachnides. On les appelle couramment "araignées rouges". Leur action sur les végétaux se traduit par des galles, des décolorations du feuillage. Quatre familles d'acariens renferment des phytoparasites. Il s'agit des Tetranychidés, des Tarsonémidés, des Tenuipalpidés et des Eupodidés. L'acariose la plus répandue est l'acariose bronzée causée par *Polyphagotarsonemus latus* de la famille des Tarsonémidés. Cette espèce est très cosmopolite dans les régions tropicales et subtropicales. Ses dégâts se traduisent par un brunissement et une nécrose de la partie inférieure de la feuille qui se plisse progressivement. On la rencontre sur les jeunes pousses, les jeunes rameaux et les feuilles âgées.

Cette revue des parasites de cultures maraîchères n'est toutefois pas exhaustive. En effet il existe d'autres parasites ou prédateurs des cultures maraîchères, tels que les oiseaux, les

sautériaux, les criquets pélerins, etc.; mais leur importance économique est plus faible que celle des organismes ci-dessus présentés.

2.7. Les méthodes de lutte

Pour l'essentiel, ce sont les méthodes chimiques qui sont les plus pratiquées surtout dans le cas des insectes.

L'autre grand secteur de développement de méthodes de lutte concerne la lutte génétique par sélection de variétés résistantes aux pathogènes et parasites.

Les méthodes culturales ont été principalement développées dans les pays en voie de développement; elles mettent en oeuvre des rotations de cultures à qualités d'hôte variables ou introduisent les jachères et préconisent l'enfouissement de matière organique pour lutter contre les pathologies racinaires. Ces mêmes pathologies sont parfois contrôlées à l'aide de techniques physiques utilisant la chaleur ou la submersion des terres.

Enfin, des essais de contrôle avec des organismes vivants ont été mis en place. C'est le cas par exemple de la lutte contre *Helicoverba armigera* avec *Trichogramma* spp., *Bacillus thuringiensis* ou *Nosema* spp. *B. thuringiensis* est aussi très efficace contre les principaux ravageurs du chou que sont *Plutella xylostella* et *Hellula undalis*.

LES NÉMATODES DU GENRE *MELOIDOGYNE*

Au Sénégal, les nématodes du genre *Meloidogyne* Goeldi, 1892 sont connus aussi bien des spécialistes que des petits paysans. Ceci est dû aux symptômes caractéristiques des galles racinaires que les paysans appellent "chapelets" (*kourous* en wolof). Ces nématodes sont ubiquistes et se rencontrent donc aussi bien dans les régions tropicales et intertropicales que dans les régions tempérées. Il sont aussi très polyphages.

1. BIO-SYSTÉMATIQUE

Les nématodes du genre *Meloidogyne* sont des phytoparasites de la Classe des Secernentea von Listow, 1863. Leur systématique a été souvent remise en question depuis la révision du genre. Après celle de Luc *et al.* (1988), la systématique du genre se présente comme suit :

<u>Ordre</u> :	Tylenchida Thorne, 1949.
<u>Sous-ordre</u> :	Tylenchina Thorne, 1949.
<u>Super famille</u> :	Tylenchoidea Örley, 1880.
<u>Famille</u> :	Heteroderidae Filipjev & Schuurmans Stekhoven, 1941.
<u>Sous-famille</u> :	Meloidogyninae Skarbilovich, 1959.

Plusieurs méthodes ont été utilisées pour étudier leur taxonomie. La méthode la plus courante était l'étude des figures périnéales chez les femelles. Ces structures cuticulaires montrent des stries entourant la vulve et l'anus et formant des sortes d'"empreintes digitales". Cette méthode a été utilisée par Netscher (1970).

À cette méthode morphologique est associée la technique des gammes de plantes hôtes : un éventail de plantes hôtes et non-hôtes et/ou résistantes permettent de caractériser les espèces présentes dans un peuplement par la présence de galles (Sasser, 1954).

Plus récemment, l'étude électrophorétique des protéines et des isoenzymes de différentes populations de *Meloidogyne* a permis de caractériser les espèces du genre (Bergé & Dalmasso, 1975). Les isoenzymes permettant de mieux décrire la variabilité, aussi bien interspécifique qu'intraspécifique, sont les β -estérases (Janatini *et al.*, 1982). Fargette (1987a) a montré qu'aucun des facteurs tels que la génération des oeufs, l'âge des juvéniles et des femelles, l'âge

de la plante n'avait d'effet sur l'expression des bandes estérasiques. En Afrique de l'Ouest, l'étude de différentes populations provenant de plusieurs pays (Fargette, 1987b) a montré l'existence de huit profils estérasiques.

D'autres critères sont utilisés, mais plus rarement, pour la systématique de *Meloidogyne*. C'est le cas de la mesure, chez les juvéniles, de l'épaisseur et de la longueur de la queue et de sa portion hyaline (Jepson, 1987).

Plus de soixante-dix espèces appartenant au genre *Meloidogyne* ont été décrites dans le monde. Au Sénégal, seules quatre espèces ont été signalées (Diop, 1994). Il s'agit de :

- *M. arenaria* (Neal, 1889) Chitwood, 1949
- *M. incognita* (Kofoid & White, 1919) Chitwood, 1949
- *M. javanica* (Treub, 1885) Chitwood, 1949
- et *M. mayaguensis* Rammah & Hirschman, 1988.

Ces espèces présentent des caractéristiques biologiques différentes quant à leur distribution et à leurs spécificités d'hôte.

1.1. *Meloidogyne arenaria*

Elle est caractérisée par une figure périnéale transversalement ovoïde (Figure 1C). Cette figure présente de nombreuses stries courtes désordonnées, fines et modérément séparées. Le nombre de stries augmente lorsque l'on se rapproche des lignes latérales (Thorne, 1961). Son profil estérasique (Fargette, 1987b) présente deux bandes proches, d'épaisseur moyenne, et de rapports de migration (R_m) de 0,79 et 0,85 (Figure 2).

C'est l'espèce la moins pathogène des quatre. Elle parasite environ 150 espèces de plantes (Netscher, 1970). Au Sénégal (Diop, 1994), elle n'a été rencontrée que dans 7% des échantillons. Elle est observée le plus souvent en populations et n'a été retrouvée en mélange avec d'autres espèces qu'avec *M. javanica*, dans 1,3% des cas. On l'a rencontrée plus fréquemment sur chou, rarement sur tomate. Mais elle est très développée sur l'aubergine africaine (*Solanum aethiopicum*). Elle est peu répandue quel que soit le type de sol.

1.2. *Meloidogyne incognita*

Sa figure périnéale est ronde ou ovale (Figure 1A). Les stries forment des arcs hauts et irréguliers. Ces arcs sont composés de lignes ondulées. La portion intérieure de l'arc situé au dessus de l'anus est marquée par des stries brisées formant des zigzags (Thorne, 1961). Le champ latéral est indistinct. Son profil estérasique présente deux bandes (Fargette, 1987b), l'une épaisse de R_m 0,71, l'autre fine de R_m 0,76, donc moins migratrices que les bandes du profil de *M. arenaria* (Figure 2).

Cette espèce est parasite de nombreuses espèces de plantes (environ 280) dont les espèces maraîchères. Au Sénégal (Diop, 1994), elle est présente dans 30 % des échantillons. Le plus souvent, ses populations sont rencontrées associées à celles de *M. javanica* (11,5%). Elle

est présente sur toutes les cultures principales à savoir la tomate, le gombo, l'aubergine africaine, le chou et la pomme de terre. Comme *M. arenaria*, elle est plus fréquente sur le chou. Ses populations sont très développées sur pomme de terre. On l'a fréquemment rencontrée dans les sols halomorphes de la vallée du fleuve Sénégal. Elle est par contre rare dans le sol sableux des Niayes.

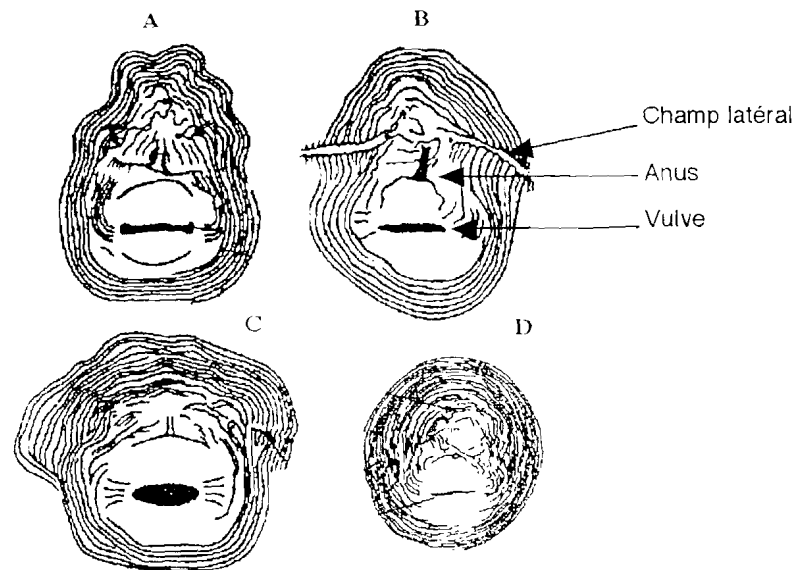


Figure 1: Figures périnéales de *M.arenaria* (C), *M. incognita* (A) et de *M. javanica* (B), *M. mayaguensis* (D), (Chidwood, 1949; Rammah & Hirschmann, 1988).

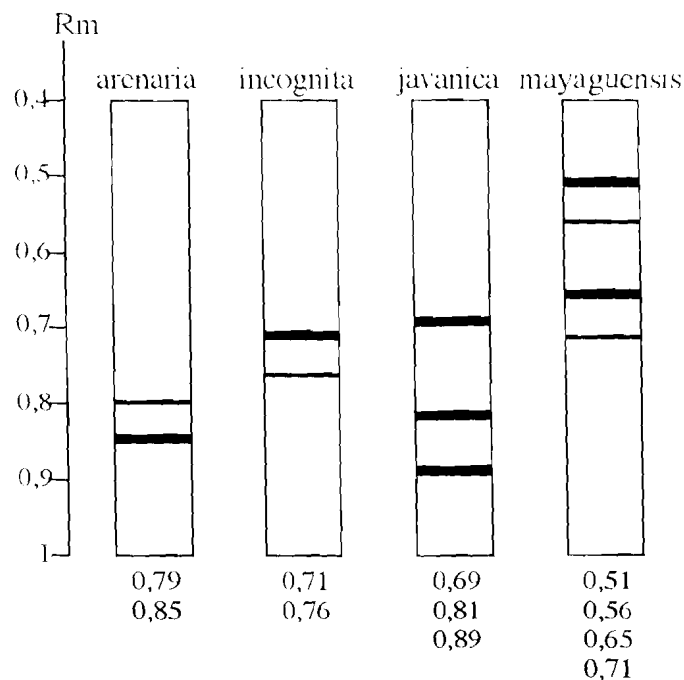


Figure 2 : profils estérasiques des espèces de *Meloidogyne* rencontrées au Sénégal (Diop, 1994).

1.3. *Meloidogyne javanica*

La figure périnéale de *M. javanica* est dorso-ventralement ovoïde (Figure 1B). Elle est composée de stries modérément fines, continues et nettement séparées. Les stries sont séparées latéralement par une double incisure visible formant le champ latéral. Son profil estérasique présente trois bandes épaisses, dont deux proches l'une de l'autre, respectivement de Rm 0,69; 0,81 et 0,89 (Figure 2).

Cette espèce parasite environ 400 espèces de plantes.

Au Sénégal (Diop, 1994), elle est l'espèce dominante. Elle est représentée dans 70% des échantillons et parasite toutes les cultures. Sa distribution est très homogène. L'aubergine africaine est la culture la plus infestée par cette espèce. Elle est abondante dans tous les types de sols, même dans les sols halomorphes.

1.4. *Meloidogyne mayaguensis*

Fargette (1987b) avait détecté, de manière assez fréquente un profil estérasique à quatre bandes (Figure 2) de Rm 0,51; 0,56; 0,65; 0,71 sur des souches provenant de l'Afrique de l'Ouest. Elle l'avait dénommé profil pVI et l'avait assimilé au phénotype VS1-S1 (very slow) de *M. enterolobii* trouvé en Chine et d'une espèce non alors identifiée de *Meloidogyne* trouvée à Porto Rico (Esbenshade & Triantaphyllou, 1985).

Cette espèce, initialement décrite à Porto Rico (Rammah & Hirschmann, 1988), a été signalée très récemment à Trinidad (Bala, comm. pers.) et au Burkina Faso (Sawadogo, comm. pers.). Au Sénégal (Diop, 1994), de par sa fréquence (près de 30%) et son abondance, cette espèce constitue une réelle menace pour les cultures maraîchères quand on sait qu'elle est en mesure de se développer sur les variétés résistantes aux autres espèces de *Meloidogyne*. Elle a été rencontrée plus fréquemment dans la région de Cap Vert (53%) et dans la région de Niayes (41%) où elle est très abondante. Par contre, elle est très peu répandue dans la vallée du Sénégal (25%) et dans le Pays Sereer (10%).

2. CYCLE DE DÉVELOPPEMENT

Il se décompose en 6 étapes (Figure 3). Le cycle débute par la ponte d'oeufs dans une substance gélatineuse. Quelques heures après la ponte, un juvénile de premier stade (J1) se développe dans l'oeuf (de Guiran & Netscher, 1970). Ce juvénile subit une première mue pour donner un juvénile de deuxième stade (J2) vermiforme. C'est ce dernier qui sera libéré lors de l'éclosion des oeufs. À une température de 28°C, l'intervalle ponte-éclosion dure sept à neuf jours (Netscher, 1970).

présence de fortes infestations racinaires ou dans des populations âgées (Netscher, 1970). La femelle est un endoparasite sédentaire. Elle est piriforme à sphérique. Le mâle n'est pas indispensable à la reproduction de l'espèce : la reproduction de *Meloidogyne* est parthénogénétique.

3. MÉTHODES DE LUTTE

Pour lutter contre les nématodes du genre *Meloidogyne*, plusieurs méthodes chimiques, physiques, culturales et biologiques sont préconisées.

3.1. Méthodes chimiques

Plusieurs produits de synthèse sont employés pour lutter contre les nématodes en général et les *Meloidogyne* en particulier. Ils sont classés en nématicides fumigants et non fumigants (Lamberti, 1979; Johnson, 1985a). Les premiers développements datent de 1943 avec l'introduction du DD (dichloropropane-dichloropropène).

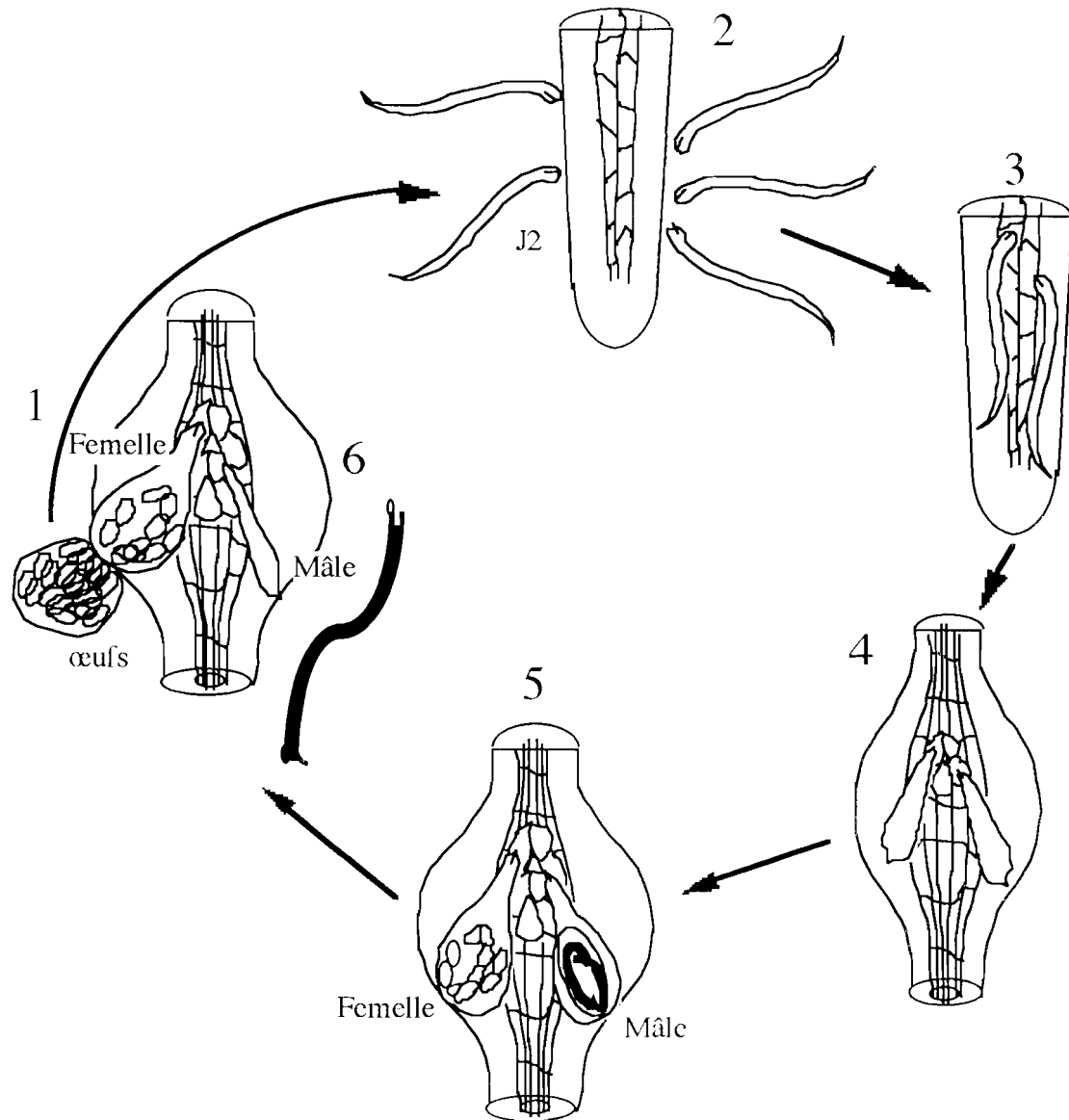
Les fumigants sont volatiles et produisent des vapeurs qui tuent les nématodes (Johnson, 1985a). Ces vapeurs diffusent dans le sol, se mélangent à l'eau des interstices puis pénètrent le nématode entraînant ainsi sa mort.

Parmi les fumigants, le 1,3 dichloropropène (1,3-D) est actuellement le plus utilisé. Il améliore les rendements en tomates infestées par *M. incognita* d'environ 51% à un taux d'application de 150 l/ha et de 121% avec 200 l/ha (Lamberti & Cirulli, 1970; Lamberti, 1971). Des produits bromés (dibromochloropropane, éthylène dibromide, bromure de méthyle) sont aussi d'excellents fumigants, mais leur utilisation est aujourd'hui proscrite à cause des risques de toxicité à la fabrication et de pollution bromée des nappes phréatiques.

Les non-fumigants sont hydrosolubles et leur distribution se fait par incorporation et par percolation dans le sol. Ils entrent directement en contact avec le nématode qu'ils tuent. Ils ne sont pas toxiques aux plantes pour lesquelles ils ont été préconisés (Johnson, 1985b). Dans ce groupe, l'aldicarbe, le carbofuran, l'oxamyl sont très utilisés pour la lutte contre *Meloidogyne*. Appliqués à un taux de 10 à 1000 ppm, l'aldicarbe et le carbofuran sont très toxiques et inhibent l'éclosion des larves (Khan & Alan, 1985).

Une combinaison de nématicides fumigants et non-fumigants présente un grand intérêt pour le contrôle de *Meloidogyne*. Rodríguez-Kabana *et al.* (1985) ont ainsi montré que l'association aldicarbe/1,3-D améliorerait les rendements en arachide mise en place dans un sol infesté par *M. arenaria* par rapport à un traitement avec une seule des deux molécules.

Malgré les résultats satisfaisants obtenus la plupart du temps, l'utilisation des produits de synthèse en culture maraîchère doit se faire avec beaucoup de précautions. En effet, ils



- 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).

Le juvénile J2 est le stade infestant. Il se déplace dans le sol vers les racines sous l'effet des gradients de concentration en exsudats racinaires et en CO_2 . Lorsqu'il rencontre une racine hôte, il y pénètre par les parties tendres et à intenses activités métaboliques comme les apex. Il se nourrit pendant deux semaines et subit trois autres mues pour donner soit un mâle, soit une femelle. Entre la deuxième et la troisième mue, il perd son stylet et ne se nourrit pas (de Guiran & Netscher 1970).

Le déterminisme sexuel dépend largement des conditions du milieu. Lorsqu'elles sont défavorables, les juvéniles se développent préférentiellement en mâles. Tel est le cas en

peuvent avoir des activités secondaires soit phytotoxiques (Rodríguez-Kabana-Kabana *et al.*, 1985), soit dangereuses pour l'homme. Compte tenu de son coût et du niveau de technicité qu'elle nécessite pour l'application des molécules, la lutte chimique a beaucoup de mal à se développer dans les pays en voie de développement.

Le nématicide idéal doit apporter à la plante une protection durable, posséder une forte teneur en matière active et avoir une forte efficacité contre les nématodes à faible dose. Or cela n'est pas le cas de la plupart des produits de synthèse nécessitant des applications répétées sur un pas de temps parfois très court. Par ailleurs, le produit nématicide doit être non-phytotoxique, faiblement toxique aux mammifères et ne doit pas présenter, ou très peu, de résidus dans les produits de récolte.

3.2. Méthodes physiques

Elles peuvent être utilisées comme moyens thérapeutiques ou prophylactiques. Le contrôle par la chaleur en est le principe de base. C'est ainsi qu'une "solarisation" du sol permet d'obtenir de très bons résultats sur les populations de *Meloidogyne* spp. Ainsi, Stevens *et al.* (1988) ont obtenu une réduction de près de 92% d'une population de *M. incognita* sur une culture de patate douce. Il a été préconisé aussi de plonger des tubercules de pommes de terre dans de l'eau chaude avant les semis. La submersion par l'eau est aussi très efficace (Sikora *et al.*, 1989) mais elle ne peut être réalisée que dans des zones inondables.

3.3. Méthodes culturales

De Guiran & Netscher (1970) ont séparé les méthodes culturales en deux classes. L'une consiste à "transformer le sol par des amendements pour le rendre moins favorable au parasite" et l'autre "à priver le parasite de nourriture".

Dans le premier cas, des organes ou des extraits de plusieurs plantes peuvent être employés. C'est ainsi que :

- les feuilles ou les amandes de graines de neem (*Azadirachta indica*) entraînent une diminution des populations de *M. arenaria* sur des plants de tomates (Rossner & Zebitz, 1986).
- des extraits alcooliques de parties aériennes de *Datura* spp., *Ipomea* spp., *Tagetes* spp. et *Lawsonia* spp. peuvent entraîner une mortalité de 67 à 100% des juvéniles de *M. javanica* (Kumari *et al.*, 1987).
- l'utilisation d'*Azolla pinnata* comme biofertilisant pour le gombo, réduit l'infestation de *M. incognita* sur celui-ci (Thakar *et al.*, 1987).

Dans le second cas, des systèmes de cultures sont mis en place pour lutter contre les nématodes. Raymundo (1985) définit les systèmes culturaux en fonction des séquences de cultures en place. C'est ainsi qu'il distingue deux types de séquences selon l'espace et le temps. Les séquences spatiales correspondent à l'arrangement des différentes cultures dans une surface donnée, alors que les séquences temporelles font référence à la distribution des cultures sur une

période donnée. C'est dans ce dernier cas que l'on classe les rotations et successions culturales ainsi que la jachère et les cultures à intermittence.

La rotation culturale est la plus pratiquée. Elle correspond à une alternance de cultures non-hôtes ou résistantes permettant de priver ainsi les nématodes de nourriture, avec des cultures moyennement sensibles. C'est ainsi que la mise en place d'une culture de coton avant l'arachide permet de mieux contrôler les populations de *M. arenaria* (Rodríguez-Kabana-Kabana *et al.*, 1987) et des alternances d'aubergine et d'arachide, de *Crotolaria* spp., et de *Panicum maximum* permettent de contrôler *M. incognita* (Netscher, 1983). Au Sénégal, il a été montré que l'installation d'une culture d'arachide avant la tomate entraîne une amélioration du rendement de cette dernière (Netscher, 1983).

Cependant, pour améliorer l'efficacité des rotations, certains facteurs devraient être pris en compte, tels que :

- le choix des cultures entrant dans la séquence en termes de sensibilité aux espèces de *Meloidogyne* d'une part, et de l'importance économique des cultures en termes de bénéfice intrinsèque et de besoins saisonniers d'autre part.
- l'adaptation des cultures à l'environnement et des systèmes de culture aux conditions sociales.

3.4. Méthodes biologiques

Il existe plusieurs organismes prédateurs ou parasites des nématodes du genre *Meloidogyne*. Parmi ceux-ci on rencontre :

- des nématodes (i) prédateurs carnivores appartenant essentiellement à l'ordre des Mononchida, (ii) suceurs de la famille des Diplogasteridae, (iii) omnivores de la famille des Dorylaimidae, (iv) à effets toxiques (Aphelenchidae).
- des insectes comme les collemboles (*Entomobryoides dissimilis*, *Sinella caeca*)
- des acariens prédateurs d'invertébrés (*Hypoaspis aculeifer*, *Asca* spp.) ou de nématodes (*Alliphis* spp., *Alicorhagia* spp.).

Mais si la prédation de ces organismes est indiscutable, leur effet sur les populations de nématodes sont inconnus.

- les champignons prédateurs et parasites : certains parasitent les oeufs des nématodes comme *Paecilomyces lilacinus*, alors que d'autres parasitent les stades juvéniles et adultes. Ce dernier groupe s'attaque aux nématodes soit en produisant des spores adhésives comme *Catenaria anguillulae*, soit en piégeant les nématodes à l'aide d'un hyphes mycélien en forme de boucle comme *Arthrobotrys* spp. et *Dactylhela doedycoides* (Duddington, 1957).
- les bactéries et actinomycètes tels que *Pasteuria penetrans*.

L'ACTINOMYCÈTE PARASITOÏDE *PASTEURIA PENETRANS*

Cet organisme procaryotique est un parasite de plusieurs genres et espèces de nématodes.

1. SYSTÉMATIQUE

Il a été décrit pour la première fois comme un sporozoaire (protozoaire) dans la cavité générale de *Pratylenchus pratensis* par Thorne (1940). Celui-ci l'avait dénommé *Duboscqia penetrans*. Ce parasite a été par la suite retrouvé sur de nombreux autres nématodes (Allen, 1957; Kuiper, 1958). Il a alors été classé parmi les microsporidies. Williams (1960) fut le premier à proposer de classer ce micro-organisme parmi les Haplosporea. Ce que confirmèrent les travaux de Mankau & Imbriani (1975a) du fait de l'absence de filaments polaires (Prasad & Mankau, 1969).

Mankau (1974) trouva de nombreuses similitudes en comparant *D. penetrans* et *Bacillus popillae* responsable du "milky disease" chez les insectes. En 1975, en examinant *D. penetrans* en microscopie électronique, Mankau en reconnut la nature procaryotique ainsi que des caractéristiques bactériennes : la septation, l'enveloppement du protoplaste, le développement du cortex et la formation de la paraspore par *D. penetrans* sont des phénomènes pratiquement identiques à ceux se produisant chez les *Bacillus* et chez les autres bactéries formant des endospores. Il est rebaptisé alors *Bacillus penetrans*.

Mais certains des caractères de *B. penetrans* le distinguent des autres bactéries tels que :

- le thalle végétatif filamenteux n'est pas typique des *Bacillus*.
- les spores ne sont pas flagellées.
- toutes les tentatives de culture sur milieu synthétique ont échoué contrairement aux autres bactéries du genre *Bacillus*.

Après la révision de Sayre et Starr (1985), il a été classé dans le genre *Pasteuria* du fait de certaines ressemblances avec *Pasteuria ramosa* Metchnikoff, 1888.

Il existe actuellement une réelle confusion quant à l'existence d'espèces ou de souches de *P. penetrans*. Mais, qu'il s'agisse d'espèces ou de souches, il existe maintenant trois appellations selon les hôtes et la morphométrie :

- *P. penetrans sensu stricto* est réservé à l'hyperparasite des nématodes du genre *Meloidogyne*.
- *P. thornei* est le parasite des nématodes du genre *Pratylenchus* (Sayre *et al.*, 1988).

- *P. nishizawae* a été décrit sur les genres *Heterodera* et *Globodera* (Sayre, *et al.* 1991).

Par la suite plusieurs autres parasites du genre ont été signalés sur d'autres espèces et genres de nématodes. Mais, bien qu'ils aient été décrits sur des hôtes différents et qu'ils aient une morphologie différente, on est amené à parler plutôt de souches ou membres du groupe *P. penetrans sensu lato* que d'espèces (Ciancio, 1991; Ciancio *et al.*, 1994).

2. CYCLE DE DÉVELOPPEMENT ET BIOLOGIE

Selon Mankau & Imbriani (1975b) et Sayre & Starr (1988), *P. penetrans* présente un cycle de développement en quatre phases (Figure 4) :

- la phase libre dans le sol.
- l'adhésion des sporanges sur les nématodes.
- la pénétration de l'hyphes bactérien dans la cavité générale des nématodes.
- le développement dans le nématode (développement végétatif d'un thalle et sporulation).

2.1. La phase libre dans le sol (Figure 5 C)

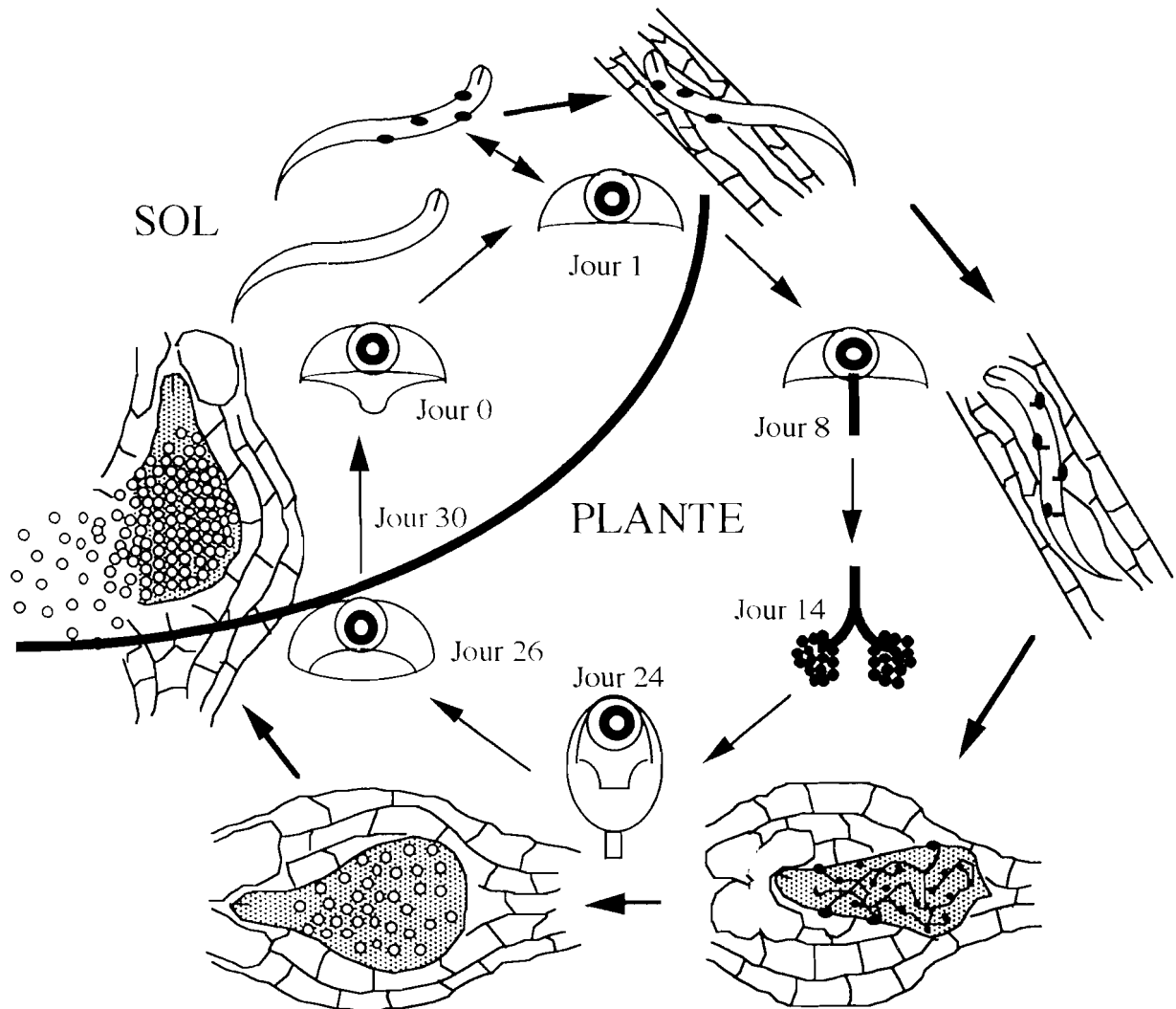
Elle constitue le stade de conservation et d'infestation. On trouve le sporange dans le sol, immobile. Il est très résistant à la dessiccation, et peut survivre plusieurs années dans le sol (Prasad & Mankau, 1969).

Au microscope à balayage, deux formes se distinguent. L'une présente une membrane plissée qui entoure le sporange. La seconde résulte d'un "décalottage" du sporange, la membrane glissant autour, ce qui se traduit par une zone sphérique entourée d'un bourrelet.

Le sporange mesure entre 3,5 et 4 μm , et présente une structure interne dense, sphérique à l'apex (Figure 5D). L'endospore mesurant 1,7 μm de diamètre est unique dans le sporange. Elle est constituée d'un protoplaste entouré d'un cortex et de manteaux. Une région fibrillaire, adjacente à l'endospore, s'étend latéralement à partir de celle-ci. L'ensemble, endospore et région fibrillaire est entouré d'une membrane exosporiale ou exosporium qui sépare l'endospore du contenu granulaire externe. Ce dernier, avec la région fibrillaire, constitue la paraspore.

L'ultrastructure de l'endospore mûre est identique à celle des autres bactéries produisant des endospores. Par contre, la paraspore est complexe. Le devenir du matériel opaque aux électrons situé dans la région parasporale n'a pas été déterminé. Il sert peut-être de réserve nutritive utilisée quand la spore mûrit, ou bien contribue à la nature adhésive de la surface du sporange. En effet, le contenu granulaire de la paraspore devient moins dense, dégénère puis disparaît. L'endospore s'entoure alors de la membrane sporangiale.

Le devenir de ces sporanges, alors libres dans le sol, n'est pas encore connu. N'étant pas mobiles, leur dispersion dans le sol dépend en grande partie de l'infiltration de l'eau dans le sol, des labours, et, à moindre échelle, de l'activité dans le sol des populations d'invertébrés. Quand il y a des nématodes, ces sporanges mûrs peuvent alors s'attacher sur ces derniers.



Jour 0 = spore libre de *Pasteuria penetrans* et juvénile de *Meloidogyne* spp.

Jour 1 = adhésion des spores sur le juvénile et pénétration du juvénile parasité 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 bactérien 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 *Pasteuriapenetrans* (Sayre & Starr, 1988).

2.2. L'adhésion des sporanges sur les nématodes

Les sporanges libres dans le sol s'attachent uniquement aux nématodes hôtes. Certains auteurs, comme O'Brien (1980) ou Stirling (1984), pensent que l'effet du parasitisme ne commence qu'à la pénétration; d'autres, tels que Mankau & Imbriani (1975b), pensent que l'on

peut avoir des nématodes parasités du seul fait de l'attachement de nombreuses spores. En effet quand un nématode est parasité par 30 à 40 spores, il est très gêné dans sa mobilité et devient inactif alors qu'aucune pénétration n'a encore eu lieu. Les sporanges pourraient diffuser des substances toxiques dans l'hôte (parasitisme interne). Thorne (1940) a même proposé qu'une étape du parasitisme était externe, le sporange collé à la cuticule du nématode se nourrissant de l'épiderme, et une autre interne après que la spore ait percé le nématode.

Selon certaines observations, les sporanges s'attacheraient sur des régions particulières du nématode tels que les champs latéraux et les amphides, où des substances chimiques peuvent exsuder. D'autres observations (Mankau *et al.*, 1976) indiquent que les sporanges de *P. penetrans* sont souvent localisés dans la région antérieure du nématode, près de l'ouverture buccale qui fournit une surface d'attachement suffisante. En fait, les sporanges s'attachent partout sur la cuticule.

Lors de l'adhésion, le bourrelet formé par la paraspore s'étale sur la cuticule du nématode pour bien fixer l'endospore. La paroi sporangiale, ou la paraspore, doit avoir une fonction dans l'adhésion (Mankau & Imbriani, 1975b; Mankau & Prasad, 1977). Or le sporange, en forme de coupe, s'attache toujours par sa partie basale. On suppose que des substances d'adhésion telles que les lectines se situent uniquement dans cette partie de la paroi sporangiale, le manteau du sporange ne semblant pas impliqué dans le phénomène d'adhésion. Ce qui est sûr, c'est qu'une sorte de matière adhésive emballe la spore, et qu'elle semble spécifique de certains genres, ainsi que de certaines espèces, et même de certains stades juvéniles du nématode.

2.3. La pénétration

Aux sites d'adhésion entre le sporange et la surface du nématode, la cuticule est légèrement entaillée. Les fibres parasporales du sporange s'insèrent dans l'épicuticule, et la continuité avec le glycocalyx (polyosides entrant dans la constitution de la cuticule et constituant un revêtement à l'extérieur de celle-ci) est rompue. Toutefois, il n'y a pas, à proprement parler, de déformation de la structure cuticulaire du nématode. Un tube germinatif pénètre la cuticule, l'hypoderme, atteint les muscles et arrive jusqu'à la cavité générale (pseudocoelome). Selon Mankau & Imbriani (1975b), le tube germinatif n'agirait pas par le biais de forces physiques, mais grâce à une action enzymatique. Une fois que le tube germinatif ait traversé la cuticule, la spore va pénétrer dans la cavité générale du nématode par le biais de ce tube et pouvoir germer et se reproduire.

2.4. Le développement dans le nématode

La germination de la spore survient huit jours après que le nématode parasité soit entré dans la racine et ait commencé à se nourrir dans la plante hôte (phase de croissance active du nématode). *P. penetrans* semble parfaitement synchronisé avec le développement et la physiologie des *Meloidogyne* (il y a toutefois des exceptions à ce genre, comme *M. acronea*).

Dans le pseudocoelome, le tube germinatif se ramifie en une structure filamenteuse, grossièrement sphérique au début avec des rameaux irréguliers. Cette structure végétative constitue le thalle qui plus tard s'élargit et semble se répandre en tous sens, ce qui lui vaut le nom de colonie mère. Le thalle est composé d'une série d'hyphes, sorte de filaments. Les hyphes vont se cloisonner petit à petit par la mise en place de septa.

La septation délimite des cellules individuelles, ou cellules hyphales, ou encore cellules végétatives. Le septum se forme grâce à la croissance de la membrane hyphale la plus interne ainsi que la membrane protoplasmique. Le processus commence avec l'involution et la croissance de la membrane protoplasmique, suivi par des dépôts périphériques de matériel membranaire entre les deux couches de la membrane. Le septum mûr est identique, d'aspect et de dimension, à la membrane interne de l'hyphe. Les mésosomes, caractéristiques des cellules bactériennes, sont fréquemment associés aux septa.

Les cellules végétatives ainsi formées font 0,2 à 0,24 μm sur 4 à 10 μm . Ces cellules végétatives du thalle sont ultrastructurellement typiques des procaryotes.

La germination de la spore et la formation d'un thalle semblent plus typiques des champignons que des bactéries. Cependant, un examen attentif de la cellule végétative révèle des caractéristiques bactériennes : présences d'un mésosome, d'un nucléoïde, absence d'organites membranaires.

La sporulation représente la conversion des cellules végétatives en spores. Elle apparaît tandis que le thalle végétatif prolifère. Le premier signe de sporulation est un léger élargissement de la pointe distale du thalle ramifié dichotomiquement. Le deuxième signe de sporulation est le changement de forme des cellules végétatives, devenant ovales. Durant ces changements, le sporange se sépare de l'hyphe parental. En effet, la continuité de la portion interne de la paroi cellulaire avec le septum permet la fragmentation du thalle végétatif: la portion externe de la paroi se rompt, sans perte de l'intégrité de la paroi cellulaire.

C'est ainsi que se fragmente le thalle, donnant naissance à des colonies filles, indépendantes de la colonie mère. Ce processus de lyses internes se produit périodiquement pendant le développement végétatif du parasitoïde. Au fur et à mesure, les colonies filles, constituées de sporanges en formation, sont elles-mêmes lysées. Finalement, on obtient des tétrades de sporanges, puis des doublets et enfin un sporange unique.

La maturation de la spore: après ces quelques modifications structurales, un septum se forme dans le jeune sporange et isole le premier tiers supérieur de la cellule (spore antérieure, future endospore) de la partie inférieure (paraspore). Le matériel nucléaire est venu se placer dans la spore antérieure, à l'apex du sporange, et est donc séparé de la paraspore par le septum composé d'une double membrane. Là, il se condensera au centre de l'endospore. Le septum, formé selon un processus similaire à la septation dans une cellule végétative, continue de se

développer autour du matériel nucléaire, et finit par envelopper complètement le protoplaste de la spore antérieure, engendrant les membranes interne et externe de l'encospe.

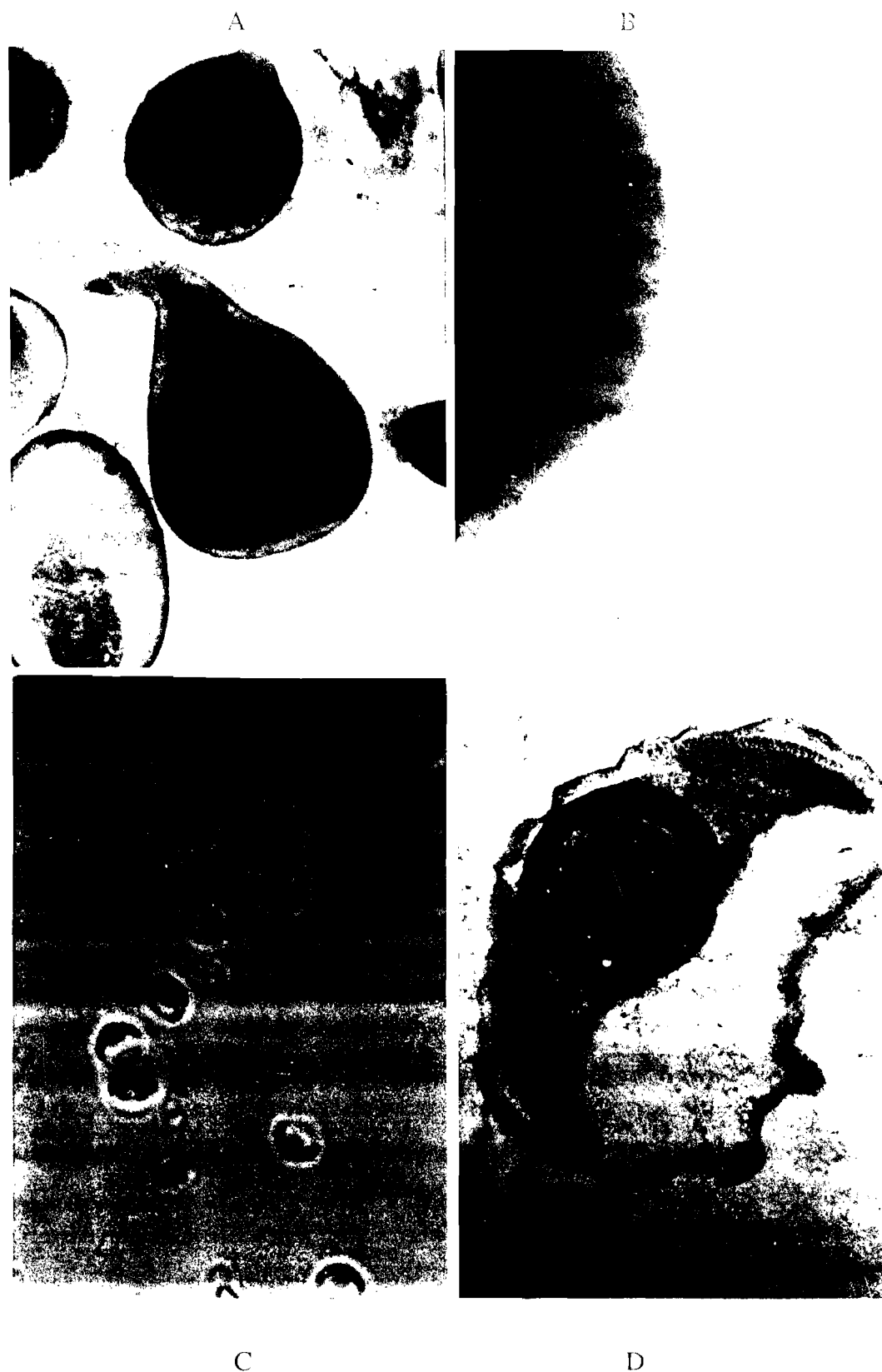


Figure 5: Femelle de *Meloidogyne javanica* parasitée par *Pasteuria penetrans* (A, 1cm = 100 μ m) ou libérant des spores (B, 1cm = 30 μ m); spores de *Pasteuria penetrans* (C, 1cm = 5 μ m); coupe transversale d'une spore en M.E.T. (D, 1cm = 0,5 μ m).

Entre ces deux membranes, se forme le cortex, lui-même divisé en deux couches : une couche corticale interne et une couche corticale externe.

Pour terminer son développement, l'endospore s'entoure extérieurement d'un manteau, qui se divise en trois parties, interne, moyen et externe de l'endospore. Pendant la maturation, et parallèlement à la formation de l'endospore, la paraspore développe des fibres parasporales, qui s'entourent, avec l'endospore d'une membrane : l'exosporium. Les fibres parasporales se différencient à partir d'une substance granulaire transparente aux électrons.

Une fois l'endospore entourée de toutes ses parois et les fibres parasporales pleinement développées, le corps parasporal se résorbe et devient la partie concave qui s'attachera au nématode. Le sporange a alors une forme en coupe. À ce stade, le sporange est mûr. Il est constituée d'une endospore d'où rayonnent les fibres parasporales, le tout enveloppé de la membrane exosporale.

Il n'y a pas chez *P. penetrans* de glycogène et d'inclusions lipidiques habituellement observés chez les autres espèces de *Bacillus*; la paraspore n'est pas caractéristique de ce genre (à cause probablement de la spécificité parasitaire), et la morphologie des endospores de *P. penetrans* est unique. De plus, les étapes du cycle de développement de *P. penetrans* sont remarquablement similaires à celles de *P. ramosa* Metchnikoff, 1888. Il est donc difficile de se prononcer sur le classement de cette bactérie parasite dans le genre *Bacillus* ou dans le genre *Pasteuria*.

Précisons là que le terme de spore est improprement mais couramment appliqué au sporange. C'est aussi, par commodité, le terme général que nous emploierons.

3. SPÉCIFICITÉ VIS À VIS DES NÉMATODES

Les membres du groupe *P. penetrans* ont été recensés sur 263 espèces de nématodes appartenant à 116 genres répartis dans 9 ordres (Sturhan, 1988; Ciancio *et al.*, 1994; Subbotin *et al.*, 1994). Cependant il a été noté une certaine spécificité de *P. penetrans* par rapport à ses hôtes probables. Cette spécificité est mise en relation avec plusieurs facteurs.

En premier lieu, la nature biochimique de l'interaction cuticulaire entre *P. penetrans* et ses hôtes probables a été recherchée. Davies *et al.* (1990), ont observé des différences dans les protéines de surface de plusieurs populations de spores de *P. penetrans*. Cette différence est à l'origine de la spécificité des spores vis à vis de l'hôte. Par ailleurs, il existe des sites récepteurs au niveau de la cuticule des nématodes. Ces sites sont de nature protéinique. Par exemple sur la cuticule de *M. incognita*, il a été trouvé 2 types de protéines, l'une de grande taille (80 kDa) et l'autre plus petite (43 kDa) (Davies & Danks, 1992). La protéine de grande taille est responsable de la fixation des spores. D'autres substances comme la N-acétylglucosamine ou

l'acide N-acétylmuraminique ont été observées sur la cuticule des spores de *P. penetrans* (Davies & Danks, 1993).

En outre, le fait de n'être resté en contact pendant très longtemps qu'avec une seule espèce ou un genre, entraîne chez les spores de *P. penetrans* une spécificité vis à vis de cet hôte. Alors, il se développe une certaine résistance des autres hôtes probables (Stirling & White, 1982; Spaul, 1984; Channer & Gowen, 1992; Davies *et al.*, 1994).

Cependant, il existerait une certaine corrélation entre les dimensions de la spore (la taille de l'endospore et du corps central) et l'épaisseur de la cuticule du nématode (Ciancio, 1991). Mais il n'en est pas de même entre la spécificité parasitaire de *P. penetrans* et les dimensions de la spore (Ciancio *et al.*, 1994).

Toutefois, pour mieux préciser cette notion de spécificité de *P. penetrans*, des études taxonomiques biochimiques et/ou moléculaires devraient compléter les études morphologiques et biologiques. Par ailleurs, la détermination de la spécificité d'attachement devrait être complétée par l'aptitude de *P. penetrans* à accomplir son développement complet dans son hôte.

4. INCIDENCE DU MILIEU TELLURIQUE SUR LE PARASITISME

4.1. Effet de la température

La plupart des travaux menés pour étudier l'influence de la température sur la relation *Meloidogyne* spp.-*P. penetrans*, ont porté essentiellement sur la fixation et, dans une moindre mesure, sur le développement du parasitoïde.

C'est ainsi que la gamme de températures comprise entre 15 et 30°C est considérée comme idéale pour une bonne fixation des spores sur la cuticule des nématodes. C'est à 25°C que le maximum de spores adhère à la cuticule (Stirling, 1981). Selon le même auteur, la durée du cycle de développement des spores est affectée par la température : elle est de 20 à 30 jours à 30°C et de 85 à 100 jours à 20°C. Ces températures sont en fait les températures optimales pour la motilité des juvéniles de *Meloidogyne* ainsi que pour leur développement (Prot & Van Gundy, 1981). À 25°C, la motilité des juvéniles atteint son maximum et, par conséquent, la probabilité de contact entre les juvéniles et les spores est augmentée. De même à 30°C, le développement des espèces de *Meloidogyne* est maximal.

Les spores de *P. penetrans* peuvent résister à des températures très élevées (Dutky & Sayre, 1978). Sayre (1980) a observé une fixation des spores entre 60 et 120°C, mais le nombre de spores fixées est très faible et elles ne se développent pas ultérieurement. Au delà de 120°C, la fixation n'a plus lieu.

4.2. Effet de l'acidité du sol

Très peu de travaux ont été réalisés pour étudier son influence sur l'interaction dans le complexe parasitaire. Cependant, la fixation des spores sur la cuticule des nématodes n'est pas affectée à des pH compris entre 4,5 et 8,5 (O'Brien, 1980). De même, lorsque les spores ont subi une sonication, leur fixation est meilleure aux pH neutres (Davies *et al.*, 1988).

4.3. Effet de l'humidité du sol

L'humidification des spores augmente leur efficacité à l'adhésion (Brown & Smart, 1984). Par ailleurs, des cycles de dessèchement et d'humidification des spores favorisent leur adhésion (O'Brien, 1980).

4.4. Effet de la texture et de la structure du sol

La proportion de juvéniles parasités est variable selon la nature physico-chimique du sol. En effet, *P. penetrans* est plus abondant dans les sols sablo-argileux que dans les sols sableux et les sols argileux (Mateille *et al.*, 1995, 1996). De même, Spaul (1984) observe que les spores de *P. penetrans* sont plus nombreuses dans les sols légers que dans les sols lourds. La teneur en argile jouerait un rôle important dans la rétention des spores. Ainsi la teneur de 10% en argile d'un sol constituerait l'optimum pour une meilleure infestation des juvéniles (Mateille *et al.*, 1996).

5. INFLUENCE DE LA PLANTE HÔTE DU NÉMATODE PARASITÉ

La proportion de juvéniles parasités par *P. penetrans* est supérieure sous culture d'aubergine africaine (*Solanum aethiopicum*) que sous culture de tomate ou de pomme de terre (Mateille *et al.* 1995). En effet, la fréquence de juvéniles parasités varie selon la plante (Hewlett *et al.*, 1994; Tzortzakakis *et al.*, 1995) et même, dans une certaine mesure, selon la famille botanique (Ko *et al.*, 1995).

Cette influence de la plante se situe à 2 niveaux.

5.1. Incidence des exsudats racinaires

Une plante sensible exerce une certaine attraction sur les juvéniles de *M. javanica* (Prot, 1976), leur déplacement pouvant être orienté par un gradient de substances émises dans les exsudats racinaires (Prot, 1975). Ces exsudats pourraient favoriser le contact entre les juvéniles et les spores par augmentation de la mobilité des juvéniles et, par conséquent, de la probabilité de fixation des spores. Mais ils pourraient également intervenir sur la fixation des spores elle-même par l'intermédiaire de mécanismes auxiliaires biochimiques (ponts polysaccharidiques).

5.2. Incidence de la nutrition des nématodes sur la germination des spores

La germination des spores n'intervenant qu'après pénétration racinaire et fixation des juvéniles du nématode sur le cylindre central, il est probable que des substances végétales déclenchent la germination et/ou régulent la production de spores dans la femelle.

6. POTENTIEL AGRONOMIQUE DE *PASTEURIA PENETRANS*

Plusieurs travaux ont été menés pour étudier la capacité de *P. penetrans* à contrôler les populations de *Meloidogyne*. En conditions contrôlées, aussi bien la pénétration, l'infestation de la plante hôte (estimée par l'indice de galles) que le niveau des populations de *Meloidogyne* spp. ont été réduits dans de nombreux cas (Brown & Smart, 1985; Sekhar & Gill, 1990; Davies *et al.*, 1991). En effet, lorsque les juvéniles sont fortement encombrés par des spores, leur motilité est très faible et, par conséquent, la pénétration et l'infestation sont réduites (Davies *et al.*, 1991). En outre, la baisse des niveaux de populations observée s'explique par le fait que la femelle parasitée ne produit plus d'œufs mais plutôt des spores (Prasad & Mankau, 1969), réduisant ainsi les nouvelles générations de juvéniles.

L'efficacité de *P. penetrans* est accrue lorsqu'il est associé à d'autres méthodes de lutte. L'efficacité de *P. penetrans* n'est pas affectée par l'utilisation de substances chimiques et cette association améliore aussi bien les rendements que la biomasse de la plante (Brown & Nordmeyer, 1985; Sekhar & Gill, 1991). De même, l'association de *P. penetrans* avec une lutte culturale (résistance variétale ou rotations) diminue considérablement les populations de *Meloidogyne* spp. (Chen *et al.*, 1994). Enfin, la combinaison de plusieurs organismes parasites spécifiques des différents stades de développement des nématodes est très prometteuse : citons l'association de *P. penetrans* avec *Paecilomyces lilacinus*, champignon parasite des œufs (Jatala *et al.*, 1980, 1981; Franco *et al.*, 1981; Dube & Smart, 1987; Zaki & Maqbool, 1991; Dube, 1989, 1990, 1994).

PRÉSENTATION DES TRAVAUX

P. penetrans représente un potentiel réel pour lutter contre les nématodes du genre *Meloidogyne*. Mais l'hétérogénéité de la répartition et l'efficacité de cet organisme est jugée comme un frein à son développement en tant qu'outil de lutte biologique. Ainsi, la recherche des causes de ces hétérogénéités invitent à dépasser la simple mise au point d'un produit biologique pour étudier et comprendre le déterminisme des interactions mésologiques et biologiques sur un complexe microbiologique tellurique parasitaire. La réussite de la lutte biologique ne dépend pas seulement de la connaissance des organismes (nématode - parasitoïde) concernés, mais aussi de celle des conditions biotiques et abiotiques favorables aux mécanismes d'antibiose. Cette recherche cognitive donnera les moyens de développer, à terme, une recherche finalisée sur les méthodes de gestion agronomique du milieu permettant d'améliorer l'efficacité des populations indigènes de *P. penetrans*.

La dynamique des populations de *P. penetrans* intègre deux données de base : le taux de parasitisme des juvéniles de *Meloidogyne* spp. par les spores et la production de spores par les femelles de *Meloidogyne*. Nous avons vu que le premier facteur était très lié à l'environnement tellurique; l'étude du comportement de *P. penetrans* dans le sol et la mise au point des méthodes de dosage décrites précédemment sont donc fondamentales; mais ce facteur est aussi lié à la densité de juvéniles dans le sol. La production de spores est lié d'une part au taux de maturation des juvéniles en femelles et d'autre part au taux de germination des spores de *P. penetrans* dans les juvéniles, lui-même relatif au taux d'encombrement des juvéniles en spores. Tous les éléments cités (densité de juvéniles, maturation des juvéniles, germination des spores) sont directement dépendants de la plante hôte du nématode : la dynamique de production de *P. penetrans* est donc tributaire de la sensibilité et de compatibilité physiologique de la plante vis à vis du nématode, d'où le recours à des plantes à sensibilités différentes au nématode pour étudier les dynamiques de production de *P. penetrans* et de régulation de *Meloidogyne* spp.

Ainsi, notre étude portera non seulement sur l'influence de la plante sur le développement du complexe parasitaire *M. javanica* - *P. penetrans* (*M. javanica* étant l'espèce la plus fréquente et abondante au Sénégal), mais également sur la corrélation entre les populations de ces deux parasites en fonction de la sensibilité de la plante.

Pour ce faire, l'évolution des juvéniles de *M. javanica* parasités ou non a été suivie en conditions naturelles de manière décadaire dans deux situations différentes d'alternances de cultures. Dans la première, l'objectif était de suivre le devenir des populations de juvéniles dans une alternance de cultures sensibles, conditions a priori favorables au développement continu

des populations de nématodes. Dans la seconde, l'objectif était de suivre le devenir des populations de juvéniles dans une alternance de cultures sensibles et non sensibles faite pour casser les rythmes de développement du nématode et étudier la répercussion sur le parasitisme par *P. penetrans*. Le but ultime était de pouvoir préciser les mécanismes populationnels qui régissent le développement du complexe parasitaire : (i) extinction des populations de nématodes (mais quelle conséquence pour le parasitoïde ?); (ii) équilibre entre les deux protagonistes; (iii) relation de densité-dépendance.

Ceci nous a conduit à comparer préalablement la sensibilité des plantes employées, même si, pour certaines d'entre elles, leur sensibilité vis à vis de *M. javanica* est connue, et à évaluer les taux de production de *P. penetrans* en conditions contrôlées.

Pour vérifier ces hypothèses et tenter d'établir un modèle de développement de *P. penetrans*, nous avons fait appel à des modèles mathématiques le plus souvent utilisés en entomologie pour comprendre l'éthologie des insectes et, plus généralement, leur écologie. Ces modèles trouvent aussi leur application en lutte biologique (modèles proie-prédateur) car lorsque l'on connaît l'évolution d'une population d'insectes en présence de ses parasites ou prédateurs, il devient possible d'intervenir au moment opportun sans briser l'équilibre du milieu naturel dans lequel vivent les organismes.

Au delà de ces objectifs scientifiques, les différentes alternances culturales envisagées devraient nous permettre de faire des choix appropriés d'itinéraires culturaux comme outils de lutte non seulement culturale mais aussi biologique contre les populations de nématodes. Nous y voyons là une méthode agronomique tout à fait originale pour améliorer l'efficacité des populations natives de *P. penetrans* en culture maraîchère. Ainsi, une gestion raisonnée des facteurs du milieu basée essentiellement sur la maîtrise des systèmes et itinéraires culturaux (rotations culturales, diversité variétale), jetterait les bases d'un contrôle méso-biologique "furtif" pour le paysan et tout à fait conforme à une agriculture durable respectueuse de l'environnement.

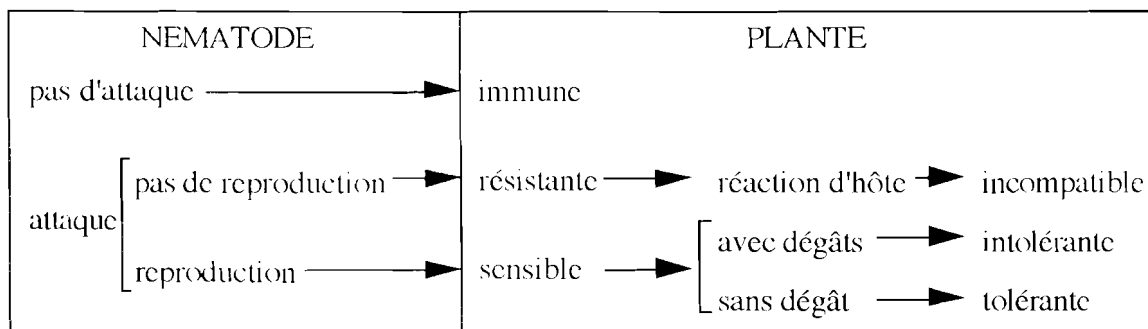
MATÉRIEL & MÉTHODES

LE MATÉRIEL VÉGÉTAL ET LE SOL

1. LE MATÉRIEL VÉGÉTAL

Plusieurs espèces végétales ont été retenues en fonction de leur sensibilité aux espèces de *Meloidogyne*. Elles appartiennent à des familles différentes comme les solanacées, les malvacées, les cucurbitacées, les liliacées, les légumineuses et les graminées.

En nématologie, le caractère de sensibilité au sens large se définit de plusieurs manières en fonction du développement des parasites et de celui de la plante. Tout d'abord, une plante est qualifiée d'hôte lorsque des nématodes sont identifiés comme parasitant des racines mais sans toutefois présager de la multiplication éventuelle de la population. On parlera alors, selon Cook & Evans (1987), de résistance ou de sensibilité si l'on fait référence à l'évolution des populations de nématodes qui parasitent la plante, et de tolérance ou de non tolérance si l'on fait référence à l'état (symptômes et dégâts) de la plante parasitée. Selon Kaplan & Davis (1987), on parlera d'incompatibilité ou de compatibilité si l'on fait référence aux mécanismes physiologiques et aux régulations métaboliques de la plante parasitée, induits par le nématode.



Dans le cas de *Meloidogyne*, la sensibilité se détecte, avant toute évaluation d'effectifs, par la présence sur les racines de galles induites par le développement endoracinaire des juvéniles de second stade en femelles.

1.1. Les solanacées

La tomate (*Lycopersicon esculentum*) : toutes les variétés de tomate utilisées sont sensibles aux différentes espèces de *Meloidogyne*. Il s'agissait essentiellement des variétés Roma et Heinz. Pour les études au champ, la tomate représentait la culture de référence. Adaptées aux climats secs, ces deux variétés étaient cultivées entre Octobre et Avril. En conditions contrôlées de serre, la tomate a été utilisée d'une part pour élever les populations de

M. javanica saines ou parasitées par *P. penetrans* et produire les inoculums de ces deux organismes, d'autre part pour réaliser les diverses études.

L'aubergine africaine ou Jaxatu (*Solanum aethiopicum*) : la variété Soxna utilisée est, elle aussi, très sensible aux nématodes du genre *Meloidogyne*. C'est la variété la plus cultivée au Sénégal. Son cycle est assez long (114-145 jours), permettant au moins deux récoltes.

1.2. Les malvacées

Une seule espèce appartenant à cette famille a été utilisée : le gombo (*Abelmoschus esculentus*). C'est une espèce très sensible aux nématodes du genre *Meloidogyne*. Plante annuelle, elle est cultivée aussi bien en saison humide qu'en saison sèche. Cependant sa croissance est ralentie quand la température nocturne est inférieure à 15°C en saison sèche.

1.3. Les cucurbitacées

La pastèque (*Citrullus vulgaris*), très sensible aux espèces de *Meloidogyne*, est tolérante à une large gamme de températures, mais le mûrissement des fruits nécessite des conditions de sécheresse. Une humidité excessive peut affecter la floraison et favoriser le parasitisme foliaire.

1.4. Les liliacées

L'oignon (*Allium cepa*) est un mauvais hôte des espèces de *Meloidogyne*. La plupart des variétés sont cultivées pendant la saison sèche (Octobre à Mars) car leur croissance est affectée quand la température nocturne est inférieure à 20°C. Cependant, il existe des variétés telle que le cv. Violet-de-Galmy adaptées aux saisons humides.

(> Frustrable selon

1.5. Les légumineuses

Elles présentent un intérêt agronomique à cause de leurs capacités de symbiose avec des bactéries fixatrices d'azote. Parmi elles, l'arachide (*Arachis hypogea*) est en outre une plante piège pour certaines espèces de *Meloidogyne* (excepté *M. arenaria*) alors que d'autres, comme le Niébé (*Vigna sinensis*) y sont très sensibles.

1.6. Les graminées

Le mil (*Pennisetum typhoides*) cv. Souna III, cultivé pendant la saison humide en rotation avec les cultures maraîchères, ne serait pas hôte des espèces de *Meloidogyne*.

2. LE SOL

Le sol utilisé pour les expériences en conditions contrôlées a été prélevé sur la station expérimentale de l'Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie de Thiès (ENSA), là où ont été également installés les essais de dynamique des populations en conditions naturelles.

L'ENSA est située sur le plateau de Thiès, seul relief de ladite région (Zanté, 1983). Les sols, peu différenciés, ont une texture sablo-limoneuse en surface. Leurs caractéristiques physico-chimiques sont résumées dans le tableau 1.

Tableau 1: caractéristiques physico-chimiques du sol de la station expérimentale de l'ENSA de Thiès.

Granulométrie (%)		Bases échangeables (% meq)	
argiles	9,59	calcium	7,47
limons fins	1,84	magnesium	1,09
limons grossiers	4,74	sodium	0,10
sables fins	51,61	potassium	0,27
sables grossiers	31,40	capacité d'échange	5,40
Matière organique (%)		Potassium assimilable (% meq)	165,8
carbone	3,01	Points de flétrissement (%)	
azote	0,41	pF2	6,92
matière organique	5,11	pF3	4,15
pH (H₂O)	7,23	pF4	3,01

MÉTHODES D'ANALYSE

1. ANALYSE DES POPULATIONS DE NÉMATODES

1.1. Extraction des nématodes du sol

Les nématodes sont extraits du sol selon la méthode d'élutriation de Seinhorst (1962), basée sur la sédimentation des particules dans l'eau. Une fraction de 250 cm³ de sol est mise en suspension dans une colonne d'eau. Pour mieux séparer les particules entre elles, un courant d'eau ascendant est réalisé à travers la colonne pendant 30 mn pour remonter les nématodes qui sont ensuite récupérés dans un seau.

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

1.2. Extraction des racines

Les racines sont lavées sous un courant d'eau faible. Un indice de galles est donné à chaque système racinaire selon la grille de Zeck (1971).

Les nématodes sont extraits des racines selon la méthode de Seinhorst (1950). Une certaine masse de racines, dont on déterminera le poids sec après extraction, est placée sur un tamis grossier posé dans une boîte munie d'un trop-plein. L'ensemble est disposé dans une enceinte sous un brouillard d'eau. Les nématodes sortent des racines pourrissantes (phénomène naturel) 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; pour ces espèces, on ne recueille pas la population infestante mais sa descendance (infestation potentielle). Une, puis deux semaines après, la suspension contenant les nématodes et quelques débris végétaux est versée dans un tamis recouvert d'un papier "kleenex" afin de purifier la suspension comme après l'élutriation du sol.

1.3. Dénombrement

Il se fait au microscope stéréoscopique (grossissement x40). Les comptages sont effectués sur une partie aliquote de 5 cm³ dans une lame ouverte quadrillée (Merny & Luc, 1969). Les résultats sont exprimés en nombre de nématodes par dm³ de sol ou par gramme de racines sèches.

1.4. Caractérisation des espèces de *Meloidogyne*

Les espèces sont caractérisées par électrophorèse et révélation des isozymes estérases des femelles (Bergé & Dalmaso, 1975). Cette technique a permis de révéler que les parcelles d'essai étaient infestées par une population de *M. javanica*. Cette espèce a été mise en élevage sur tomate cv. Roma pour la confection d'inoculum servant aux études en conditions contrôlées.

3. ANALYSE DES POPULATIONS DE *PASTEURIA PENETRANS*

3.1. Détection de *P. penetrans* dans le sol

Pour détecter la présence de *P. penetrans* et estimer son abondance, on dénombre les juvéniles de *Meloidogyne* parasités ainsi que le nombre de spores par juvénile. La détection est faite au microscope photonique au grossissement $\times 50$ et le comptage des spores fixées sur la cuticule des juvéniles est effectué au grossissement $\times 120$. Le nombre de nématodes infestés est rapporté au dm^3 de sol ou en % de la population totale de juvéniles.

3.2. Extraction des spores des femelles de *Meloidogyne* spp.

Les racines de plantes infestées par *Meloidogyne* spp. sont lavées et découpées en fragments d'environ 1 cm. 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, pectine-transéliminase et hémicellulases 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 par impulsions brèves. Après digestion enzymatique des tissus racinaires et mixage, 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 de *Meloidogyne* sont broyées dans le tube Eppendorf à l'aide d'un micropilon. La concentration de spores dans la suspension (par femelle ou par ml de suspension) est déterminée après 3 comptages sur cellule de Mallassez.

4. ECHANTILLONNAGE AU CHAMP

4.1. Données météorologiques

Les essais ont été menés sur la station expérimentale de l'ENSA de Thiès qui se situe à 5 km à l'Est de la ville de Thiès sur la route Thiès-Bambey (14°45-14°50 N; 16°45-16°50 W). La région de Thiès appartient à la zone climatique sahélo-soudanienne (Zanté, 1983) qui se

caractérisée par une seule saison humide de juillet à septembre, avec des précipitations très faibles et déficitaires sur les six dernières années, et des températures élevées toute l'année (Tableau 2). Le cycle des saisons influence beaucoup l'humidité relative avec un maximum en août ainsi que la pluviométrie avec un maximum en septembre (Figure 6).

Tableau 2: données météorologiques de la station de l'ENSA de Thiès de 1990 à 1995 (moyennes annuelles).

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	415,4
1991	24,9	27,7	34,3	70	252
1992	24,8	27	34	73	364,6
1993	25,5	27,6	34,6	69	259,9
1994	25,2	27,3	35,4	76	474
1995	26,2	27,6	36,2	84	292

* à 10-50 cm du sol

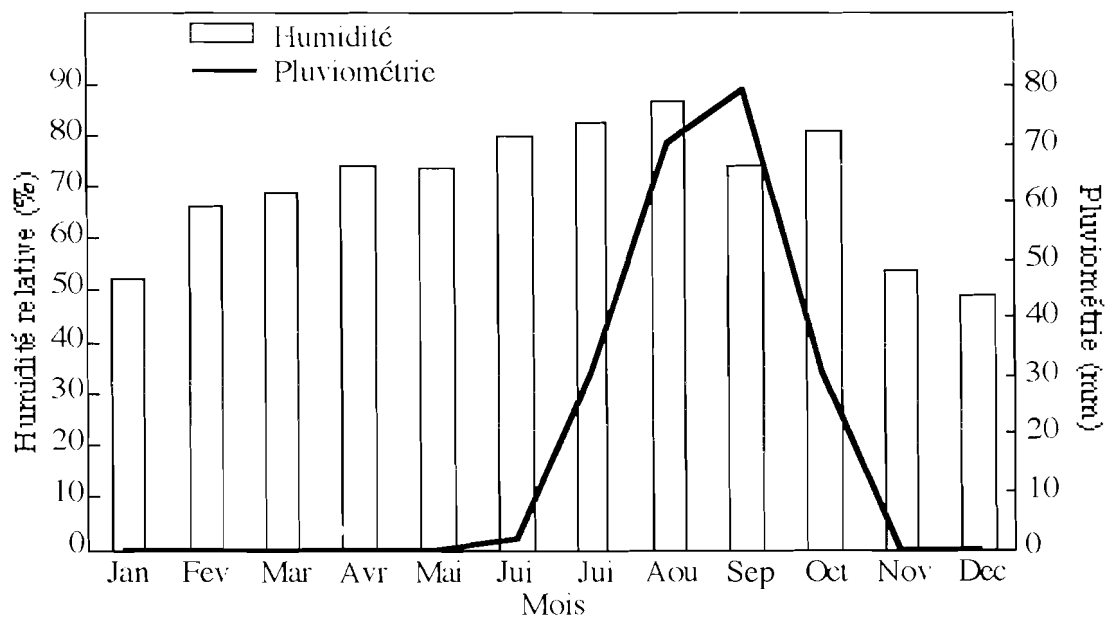


Figure 6 : distribution mensuelle de l'humidité relative et de la pluviométrie moyenne mensuelle des 6 dernières années.

4.2. Dispositifs

Les dispositifs utilisés sont les blocs complètement randomisés de Fisher. Ils permettent de mieux prendre en compte l'hétérogénéité spatiale (distribution agrégée) des populations de nématodes.

Sur les deux essais menés au champ, 6 blocs ont été utilisés. Les parcelles élémentaires étaient de 4 x 5 m² et séparées par des allées de 1m. Un tirage aléatoire (Stat-ITCF) a été exécuté pour déterminer la disposition des différents objets comparés (Figure 7).

Selon les espèces végétales, nous avons procédé soit au repiquage (tomate, aubergine africaine et oignon), soit au semis direct (mil, arachide, gombo et pastèque). Pour chaque espèce, les normes agronomiques de plantation et de culture ont été respectées.

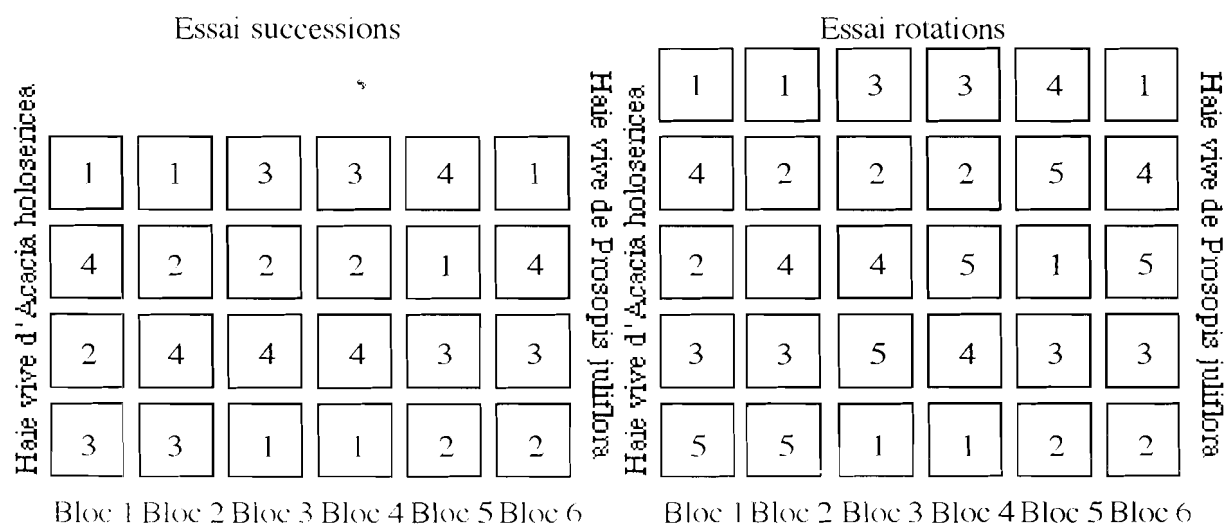
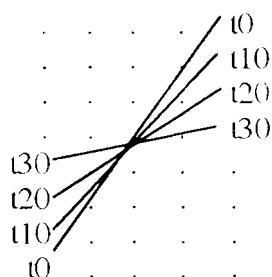


Figure 7 : dispositif des essais menés au champ (1, 2, ... = objets comparés).

4.3. Échantillonnage nématologique

Quelle que soit la culture, les prélèvements de sol et de racine ont été effectués tous les 10 jours. Il s'agissait d'un échantillonnage systématique sur deux plants par parcelle élémentaire, chacun situé sur les deux lignes externes, et diagonalement opposés.



Les deux échantillons prélevés étaient rassemblés en un seul échantillon de référence par parcelle.

5. EXPERIMENTATIONS EN SERRE

En conditions contrôlées, les essais ont été menés en pots de 1,5 dm³ remplis de terre autoclavée (140°C, 40 mn) provenant de la parcelle expérimentale de l'ENSA de Thiès. Toutes

les espèces végétales ont été repiquées et inoculées une semaine après repiquage avec des juvéniles de *M. javanica* parasités ou non par *P. penetrans* provenant d'élevages. Les pots ont été disposés en randomisation complète à 6 répétitions. Les plants ont reçu un arrosage quotidien de 100 ml, sans fertilisation.

6. MÉTHODES D'ANALYSE STATISTIQUES

6.1. Les descripteurs

Les paramètres mesurés dans le sol étaient le nombre total de juvéniles et le nombre de juvéniles parasités par *P. penetrans*. Ce dernier paramètre était subdivisé en deux classes d'encombrement : i) les juvéniles parasités par 1 à 10 spores et ii) les juvéniles parasités par plus de 10 spores. Les paramètres mesurés dans les racines étaient le nombre de spores par femelle ou par gramme de racines sèches.

Les paramètres calculés étaient :

- le rapport de la population finale sur la population initiale pour déterminer le taux de multiplication.
- le pourcentage de juvéniles parasités établi aussi bien pour le nombre total de juvéniles parasités que pour les deux classes d'encombrement.
- les populations cumulées de juvéniles.

Afin de réduire les hétérogénéités d'effectifs des populations de juvéniles, la transformation normalisante $\log_{10}(x+1)$ a été appliquée à tous les effectifs de juvéniles.

6.2. Comparaison de 2 moyennes

La comparaison de deux populations a porté sur les estimateurs moyens comparés à l'aide du test U de Man-Whitney, test non paramétrique basé sur la classification des données en rang.

6.3. Comparaison de plusieurs moyennes

Pour distinguer plusieurs populations par une seule variable, nous avons utilisé l'analyse de la variance (Anova) à un facteur ou bien le test non paramétrique de Kruskal-Wallis. Pour une Anova significative, les groupes homogènes ont été reconstitués avec le test de Newman-Keuls au seuil de 5%.

Pour distinguer plusieurs populations par une variable répétée dans le temps (évolution temporelle), nous avons utilisé l'analyse de la variance multidimensionnelle (AnovaM). Le test de Roy a permis de distinguer les différences entre les populations sur l'ensemble de l'essai et entre deux dates successives (test sur les écarts de croissance).

6.4. Corrélation entre populations totales de *M. javanica* et populations parasitées par *P. penetrans*

L'évolution temporelle des populations de *M. javanica* et de celle de son hyperparasite *P. penetrans* pourrait se rapprocher du modèle proie-prédateur de Lotka-Volterra (Lotka, 1934). Toutefois, il n'est pas possible de l'appliquer tel quel car la densité de la proie (*P. penetrans* dans le sol) n'est pas encore techniquement quantifiable. C'est pourquoi nous avons eu recours aux juvéniles de *M. javanica* parasités comme variable représentative globale de la mortalité des juvéniles.

La relation de densité-dépendance a été étudiée par la méthode graphique de Varley & Gradwell (1960). Il s'agit d'étudier l'évolution de la densité des populations de *M. javanica* à la date $t+1$ en fonction de la densité à la date t .

Par ailleurs, nous avons étudié l'évolution du pourcentage de juvéniles parasités en fonction de la population totale moyenne de *M. javanica* sur la durée totale d'un cycle cultural afin d'identifier l'effet interdépendant de la sensibilité de la plante sur ces deux populations (prédateur et proie).

Les corrélations entre *M. javanica* et *P. penetrans* ont été en grande partie étudiées avec des tests de régression simple, ou multiple lorsqu'on s'intéressait aux deux classes d'encombrement en *P. penetrans*. Le test d'Anova indique si la régression est significative et le coefficient de détermination r^2 est un indice qui nous permet de voir la proportion dans laquelle le phénomène étudié est significatif.

RÉSULTATS

SENSIBILITÉ DE PLANTES MARAÎCHÈRES ET PLUVIALES À *MELOIDOGYNE JAVANICA*

La sensibilité à *M. javanica* des plantes utilisées dans les études qui vont suivre (tomate, aubergine africaine, gombo, pastèque, oignon, niébé, mil et arachide) est connue. Cependant, l'objectif de cette étude était de comparer leur niveau de sensibilité afin de comprendre, plus tard dans les expérimentations au champ, l'incidence de la sensibilité sur la production de *P. penetrans*.

1. SENSIBILITÉ DES PLANTES MARAÎCHÈRES

Cette évaluation a été faite sur la tomate, l'aubergine africaine et le gombo. La pastèque n'a pas été prise en compte dans cette étude à cause des difficultés de culture en pots (plante rampante). Les expérimentations ont été menées en vases de végétation (cf. chapitre "Matériels & Méthodes"). Chaque plant a reçu un inoculum de 1000 juvéniles de deuxième stade de *M. javanica*. Les plants ont été prélevés cinq semaines après l'inoculation des juvéniles. Un indice de galle a été affecté à chaque plant, puis les taux d'infestation des racines et du sol ont été évalués après extraction des nématodes, permettant enfin le calcul d'un taux de multiplication.

1.1. Symptômes

Après cinq semaines de développement de la population de *M. javanica*, correspondant à un cycle de multiplication, la densité des symptômes racinaires exprimée par l'indice de galle (Figure 8) était importante sur les trois plantes comparées (5 à 7 sur l'échelle de Zeck) ; cependant les galles étaient significativement plus nombreuses sur les racines de gombo que sur les racines de tomate et d'aubergine africaine.

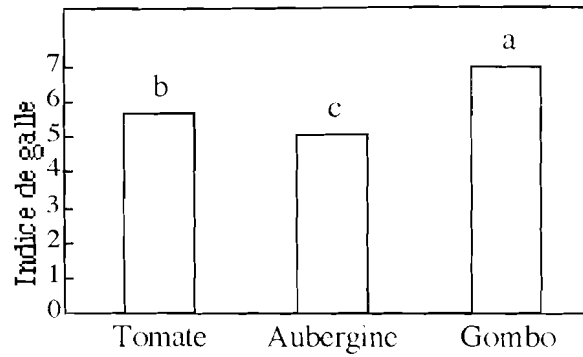


Figure 8 : indices de galle relevés sur les différentes cultures maraichères.

1.2. Densités des populations

La population extraite du sol était huit fois moins importante sur gombo que sur tomate et presque 200 fois moins sur aubergine africaine (Figure 9A). Les infestation racinaires (Figure 9B) étaient très élevées : la densité de nématodes était plus importante sur gombo que sur tomate. Les racines d'aubergine africaine étaient significativement moins parasitées.

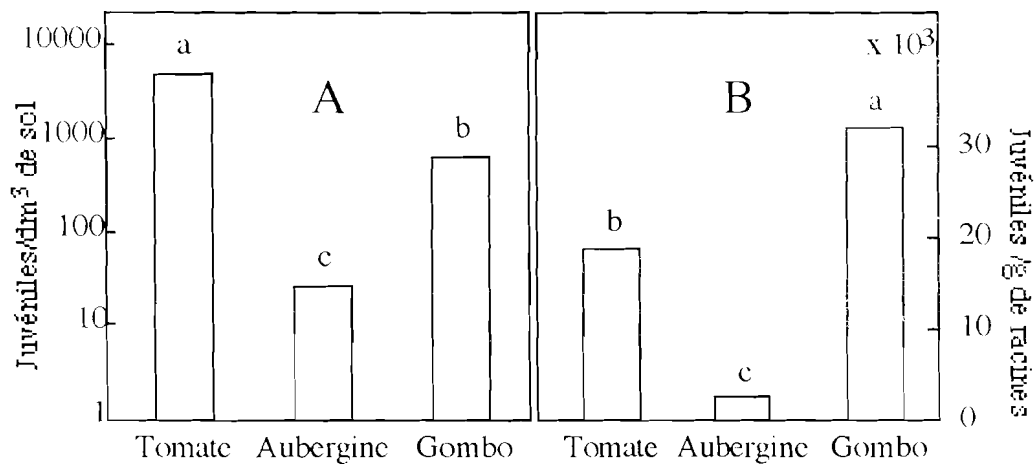


Figure 9 : populations finales dans le sol (A) et dans les racines (B) sur les différentes cultures maraichères.

1.3. Développement des populations

Le cumul des populations extraites du sol et des racines a permis d'évaluer la population finale par plant et, par conséquent, le taux de multiplication. Ainsi, cinq semaines après l'inoculation des juvéniles, l'inoculum a été multiplié par 40 sur la tomate et 43 sur le gombo (différence non significative) et par seulement 8 sur l'aubergine africaine (Figure 10).

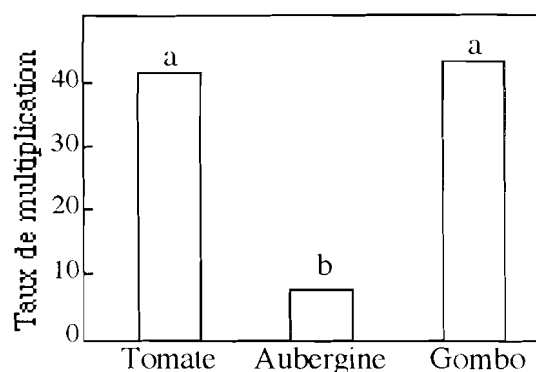


Figure 10 : taux de multiplication (Pf/Pi) de *Meloidogyne javanica* sur les différentes cultures maraîchères (les histogrammes portant la même lettre ne sont pas significativement différents, $p > 5\%$).

2. SENSIBILITÉ DE CULTURES PLUVIALES

Cette évaluation a été faite sur le niébé, l'oignon, le mil et l'arachide. Les expérimentations ont été menées en vases de végétation (cf. chapitre "Matériels & Méthodes"). Chaque plant a reçu un inoculum de 500 juvéniles de second stade de *M. javanica*. Les plants ont été prélevés cinq semaines après l'inoculation des juvéniles. L'indice de galle, les taux d'infestation des racines et le taux de multiplication des populations ont été calculés comme précédemment.

2.1. Symptômes

Après cinq semaines de développement de la population de *M. javanica*, l'indice de galle (Figure 11) était en moyenne égal à 2,3 sur le niébé, alors qu'aucune galle n'était visible sur les racines des autres plantes.

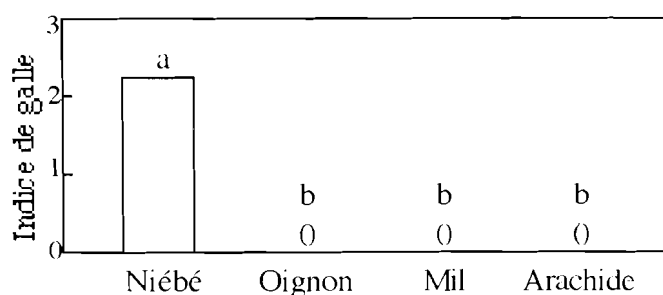


Figure 11 : indices de galle relevés sur les différentes cultures pluviales (les histogrammes portant la même lettre ne sont pas significativement différents, $p > 5\%$).

2.2. Densités des populations

Sur niébé, la population de juvéniles extraits du sol (Figure 12A) était faible (26 nématodes/dm³). En revanche, la population extraite des racines était très élevée (Figure 12B). Sur les autres plantes, aucun juvénile n'a été dénombré dans le sol et les racines.

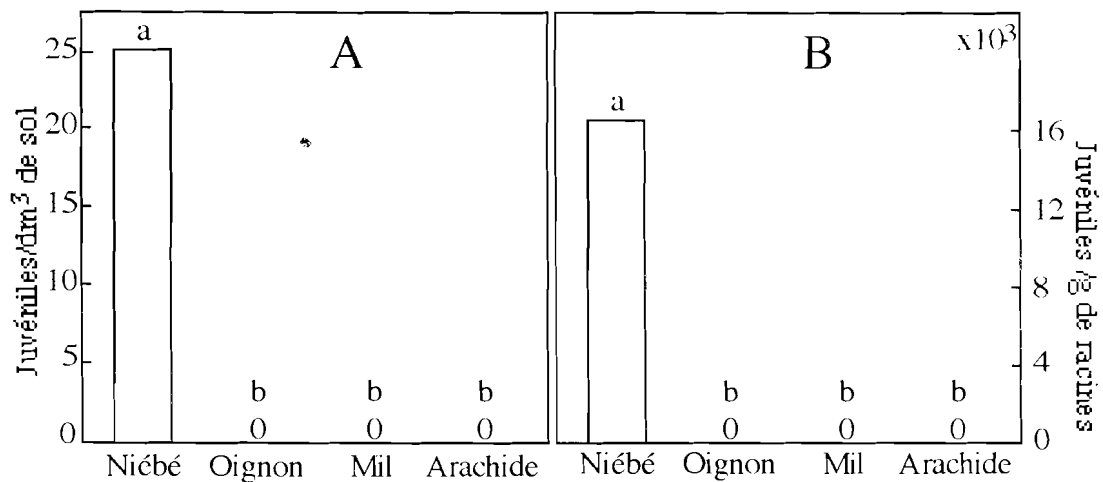


Figure 12 : populations finales dans le sol (A) et dans les racines (B) sur les différentes cultures pluviales (les histogrammes portant la même lettre ne sont pas significativement différents, $p > 5\%$).

2.3. Développement des populations

Par conséquent, la population de *M. javanica* inoculée a "disparu" sur oignon, mil et arachide après cinq semaines d'infestation, alors qu'elle s'est multipliée par 32 sur le niébé (Figure 13).

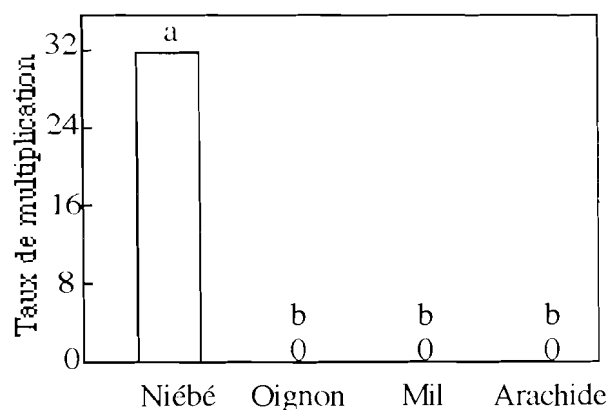


Figure 13 : taux de multiplication (P_f/P_i) de *Meloidogyne javanica* sur les différentes cultures pluviales (les histogrammes portant la même lettre ne sont pas significativement différents, $p > 5\%$).

3. SENSIBILITÉ DE LA TOMATE SELON LE PRÉCÉDENT CULTURAL

L'objectif de cette étude était d'évaluer la variabilité de la sensibilité d'une plante à *M. javanica* en fonction du précédent cultural.

Pour ce faire, deux expérimentations ont été menées, en considérant comme précédent les cultures pluviales précédemment étudiées pour l'une et les cultures maraîchères pour l'autre. Dans les deux cas, un précédent tomate a été pris comme témoin.

Toutes ces plantes ont été cultivées en vase de végétation (cf. chapitre "Matériels et Méthodes") pendant trois semaines puis dépotées. Des plants de tomate ont ensuite été repiqués dans les mêmes pots. Une semaine après le repiquage, 100 juvéniles de *M. javanica* ont été inoculés à chaque plant.

3.1. Effets d'un précédent "culture pluviale"

Les quatre précédents culturaux comparés étaient l'arachide, l'oignon, le mil et le niébé. Ils étaient eux-mêmes rapprochés d'un précédent tomate choisi comme témoin de référence.

Densités des populations

Une semaine après inoculation, le taux de pénétration des juvéniles dans les racines de tomate, évalué après coloration des racines à la fuchsine acide était différent selon le précédent cultural (Figure 14A). Faible après une culture de mil (12% de l'inoculum), il était similaire après tomate (témoin) ou arachide (30 à 32%), et significativement plus élevé après niébé et oignon (40 à 44%).

Quatre semaines après l'inoculation, l'infestation du sol (Figure 14B) était très significativement élevée après une culture de niébé. Par contre, elle était faible après les cultures d'oignon et mil et quasiment nulles après tomate (témoin) et arachide.

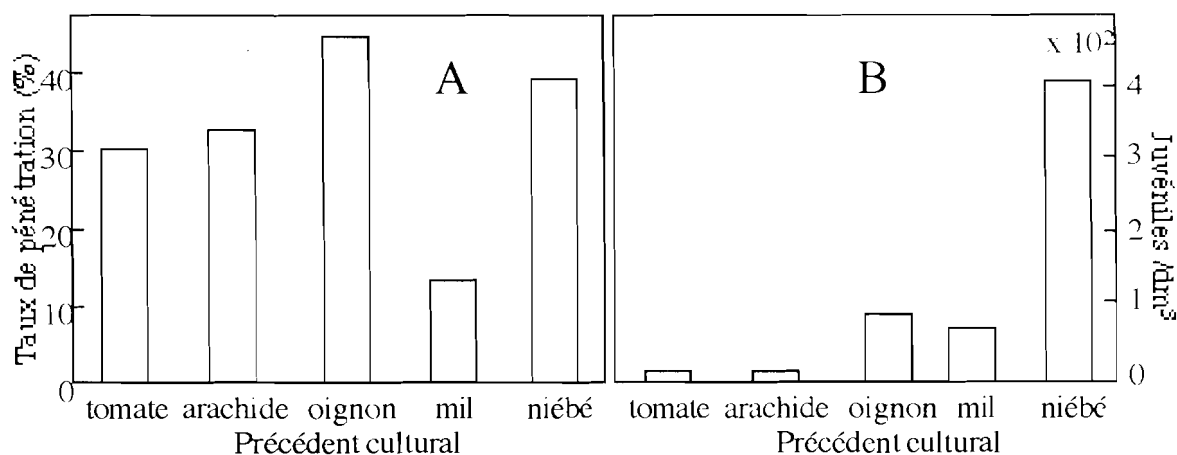


Figure 14 : taux de pénétration (% de l'inoculum) une semaine après inoculation (A) et population finale dans le sol (B) de *Meloidogyne javanica* dans des plants de tomate cultivés après divers précédents culturaux

Symptômes

Quatre semaines après l'inoculation, les galles étaient significativement moins nombreuses après tomate (témoin) et mil qu'après niébé (Figure 15). Le nombre de galles trouvé sur arachide et oignon était intermédiaire.

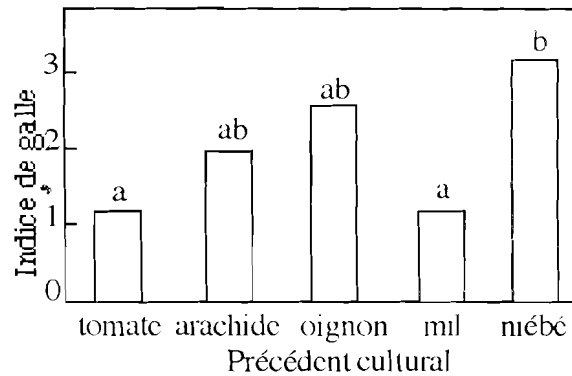


Figure 15 : indices de galle relevés sur les plants de tomate après divers précédents culturaux (les histogrammes portant la même lettre ne sont pas significativement différents, $p > 5\%$).

Développement racinaire

Les mesures des poids secs racinaires ont été faites sur des plants de tomates cultivés après les divers précédents culturaux mais non inoculés (pas d'impact des nématodes). Après une semaine de culture (Figure 16A), les systèmes racinaires des plants de tomate étaient beaucoup plus développés après oignon et puis arachide, qu'après mil et niébé. C'est après une culture de tomate (témoin) que la croissance racinaire de la tomate était la plus faible. Après quatre semaines de culture (Figure 16B), les systèmes racinaires étaient significativement plus développés après oignon puis arachide qu'après les autres cultures.

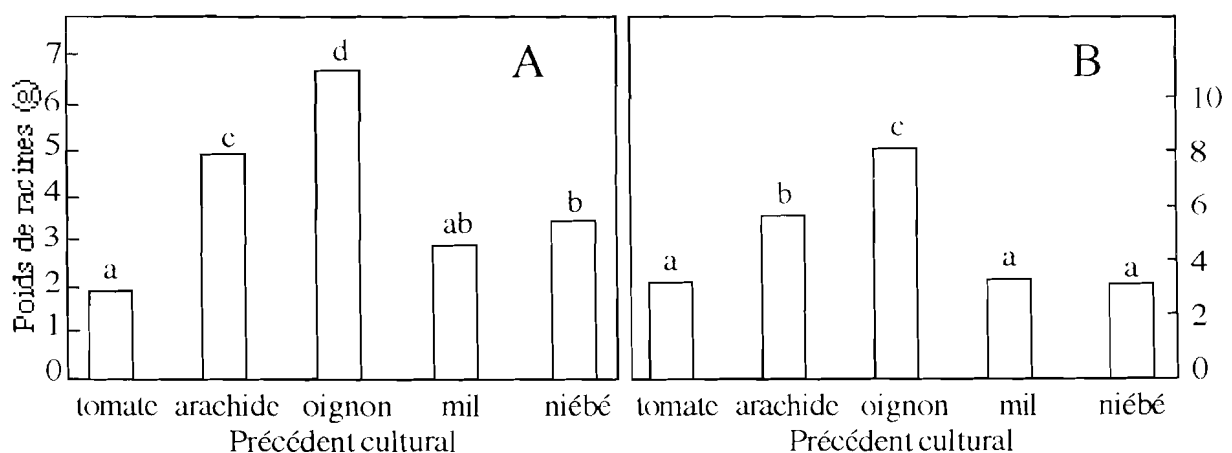


Figure 16 : incidence du précédent sur le développement racinaire de la tomate une (A) et quatre (B) semaines après le repiquage (les histogrammes portant la même lettre ne sont pas significativement différents, $p > 5\%$).

3.2. Effets d'un précédent "culture maraîchère"

Les quatre précédents culturaux comparés étaient la tomate, l'aubergine africaine, la pastèque et le gombo.

Quatre semaines après l'inoculation des juvéniles de *M. javanica*, le système racinaire des plants de tomate était identique quel que soit le précédent cultural (Tableau 3). En revanche, toutes les données nématologiques variaient en fonction du précédent : les galles étaient beaucoup plus nombreuses après une culture d'aubergine et de pastèque qu'après une culture de tomate ou de gombo. La densité de femelles était supérieure après aubergine africaine et pastèque qu'après les autres cultures, ce qui a eu comme conséquence une augmentation significative de leur descendance traduite par une variation significative du taux de multiplication (population finale dans le sol / inoculum) dans le sol.

Tableau 3: incidence du précédent cultural sur l'infestation de plants de tomate par *Meloidogyne javanica* et sur le développement du système racinaire (les chiffres suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes, $p > 5\%$).

Précédent cultural	Indice de galle	Femelles par g de racines	Juvéniles par dm^3 de sol (log [x+1])	Taux de multiplication dans le sol	Poids du système racinaire (g)
Tomate	1,62 bc	18,17 b	3,49 a	3,55 c	3,2
Aubergine	7,07 a	91,82 a	3,97 a	30,15 a	5,57
Pastèque	3,67 b	55,33 ab	3,75 a	19,06 ab	3,73
Gombo	0,81 c	13,09 b	2,29 b	6,61 bc	3,81
<i>Probabilité Anova</i>	<i>0,0008</i>	<i>0,004</i>	<i>0,003</i>	<i>0,005</i>	

4. COMPARAISON DES SENSIBILITÉS

Dans le cas des cultures maraîchères, toutes les plantes testées sont sensibles à *M. javanica* puisqu'elles ont favorisé l'augmentation des populations de nématodes. Cependant, les niveaux de sensibilité sont variables selon la plante. Ainsi, l'aubergine africaine apparaît beaucoup moins sensible à *M. javanica* que la tomate et le gombo. Le nombre de galles plus faible sur l'aubergine africaine indique que cette plante serait moins sensible à la pénétration des juvéniles de *M. javanica* et/ou ne permettrait pas un développement aussi rapide des juvéniles en femelles.

Les taux de multiplication sur tomate et gombo sont identiques. Cependant, ils résultent de taux d'infestation racinaires et telluriques différents. Cela peut s'expliquer par un cycle biologique du nématode plus court sur la tomate que sur le gombo: cinq semaines après l'inoculation des juvéniles (premier cycle de multiplication), une proportion importante d'œufs

de la génération suivante auraient déjà éclos dans le sol sous tomate, alors que l'éclosion serait plus tardive sous gombo, expliquant une infestation racinaire plus élevée.

Par conséquent, dans ces conditions expérimentales contrôlées, il est possible de classer ces cultures par ordre décroissant de sensibilité de la manière suivante : tomate \geq gombo > aubergine africaine.

Dans le cas des cultures pluviales, deux groupes de plantes se distinguent fortement : d'une part le niébé qui s'avère très sensible à *M. javanica*, d'autre part l'oignon, le mil et l'arachide qui sont résistantes à cette espèce. La sensibilité du niébé est légèrement plus faible que celle de la tomate ou du gombo, mais plus importante que celle de l'aubergine africaine. Bien que l'oignon puisse être un hôte occasionnel, mais d'importance très limitée, des espèces de *Meloidogyne* (Netscher & Sikora, 1990), il n'a pas, dans nos conditions expérimentales, permis la survie de *M. javanica*. L'absence de symptômes signifie que les juvéniles inoculés n'ont pas pu pénétrer dans les racines ou ne s'y sont pas développés en femelles.

Dans le cas du mil, la présence de certaines espèces du genre *Meloidogyne* comme *incognita*, *acrona* et *naasi* a été signalé au voisinage de la rhizosphère de cette plante (Swarup & Sosa-Moss, 1990). *M. javanica* a cependant été signalé sur le mil (Handa *et al.*, 1971). Il ne sera par contre pas considéré comme une plante hôte de cette espèce (pas de pénétration des juvéniles). Enfin, l'arachide est connue pour ses propriétés de résistance à quelques espèces de *Meloidogyne* dont *M. javanica*. Les mécanismes mis en jeu n'empêchent pas les juvéniles de pénétrer dans les racines (attraction racinaire effective), mais arrêtent leur migration intraracinaire par lignification des tissus corticaux (hypersensibilité), les empêchant par conséquent de se nourrir. D'où l'absence de galle sur les racines et l'épuisement des populations de *Meloidogyne* dans le sol. C'est ainsi qu'a été développée la rotation arachidière en culture maraîchère (Netscher, 1974; 1983).

L'étude du développement végétatif et de la sensibilité d'une plante sensible, en l'occurrence la tomate, après un précédent cultural donne des informations complémentaires. Le développement racinaire de la tomate ne semble pas être modifié par la nature du précédent cultural lorsque celui-ci est une culture sensible. En revanche, il est stimulé par une culture d'oignon ou d'arachide. L'arachide, légumineuse fixatrice d'azote, est connue pour son effet phytostimulant et peut expliquer ce phénomène. Par contre, le niébé, qui présente les mêmes capacités de fixation d'azote, ne permet qu'une stimulation passagère du développement végétatif perceptible après une semaine de culture, mais qui a disparu après quatre semaines. L'oignon est un cas particulier que l'on ne peut interpréter que par la libération dans le sol de substances phytostimulantes.

Ces effets phytostimulants ont alors une incidence significative sur le parasitisme intraracinaire puisque la pénétration des juvéniles dans les racines de tomate et, en conséquence,

le nombre de femelles développées, sont accrus après les précédents oignon, arachide et niébé. Il y a donc une relation directe entre l'infestation des racines et le volume racinaire qui définit un taux d'invasion proportionnel à la surface totale de racines offerte aux nématodes. De nombreux travaux révèlent que les racines attirent les nématodes (Bird, 1959; Chen & Rich, 1963; Prot, 1980) essentiellement au niveau des régions d'élongation cellulaire (Bird, 1962; Lavallec & Rohde, 1962; Picher, 1967) et des primordia secondaires (Kämpfe, 1960). Donc plus les racines sont développées, plus les sites de pénétration sont denses et plus les racines seront envahies.

Cela dit, cette relation n'est pas la seule mise en jeu puisque les précédents de culture sensibles, qui ne modifient pas le développement racinaire de la tomate, ont une influence sur son parasitisme. Alors que l'aubergine africaine et la pastèque stimulent le parasitisme sur la culture de tomate suivante, le gombo aurait tendance au contraire à le diminuer (mais l'effet n'est pas significatif). Il faut voir là la participation probable de substances libérées dans les exsudats racinaires des plantes utilisées en précédent et qui pourraient être assimilées par les racines de tomate, les rendant plus attractives aux nématodes. En effet, l'attraction dépend de la nature de l'hôte (Viglierchio, 1961) et de son état physiologique (Lownsberry & Viglierchio, 1961). L'utilisation de sols ayant déjà porté des cultures de pomme de terre ou de canne à sucre (Weisher, 1959), de mil (Luc *et al.*, 1969) ou de tomate (Prot, 1975) a prouvé ces phénomènes d'attraction par les exsudats racinaires qui sont toutefois variables selon la nature de la culture. Lownsberry et Viglierchio (1961) montrèrent que les agents attractifs des exsudats étaient dialysables, donc facilement translocables à travers les membranes tissulaires de l'épiderme racinaire.

ÉVOLUTION DES POPULATIONS DE *MELOIDOGYNE JAVANICA* AU CHAMP

1. EFFETS DE SUCCESSIONS DE CULTURES SENSIBLES

1.1. Protocole d'étude

Objectif : étudier l'effet de successions de cultures maraîchères sensibles à *M. javanica* sur le développement de la population de nématodes.

Objets comparés

Il s'agissait de comparer différentes situations (Tableau 4) :

Succession 1 = succession de cultures d'aubergine africaine et de tomate.

Succession 2 = culture continue de tomate.

Succession 3 = succession de cultures de pastèque et de tomate.

Succession 4 = succession de cultures de gombo et de tomate.

Tableau 4 : descriptif des successions comparées.

Cycles	1	2	3
Successions			
1	Aubergine	Tomate	Aubergine
2	Tomate	Tomate	Tomate
3	Pastèque	Tomate	Pastèque
4	Gombo	Tomate	Gombo

1.2. Évolutions des populations de *Meloidogyne javanica* au cours des 3 cycles culturaux.

À quelques exceptions près, l'évolution des populations de *M. javanica* apparaît identique entre les quatre successions étudiées (Figure 17). Cependant, au cours des cycles 1 et 3 qui mettent en jeu des cultures différentes, les niveaux d'infestations sont très variables.

Au cours du premier cycle, les populations de nématodes se sont beaucoup plus multipliées sur aubergine africaine et sur tomate que sur gombo et pastèque. Au cours du second cycle, caractérisé par une culture de tomate quelque soit la succession, les populations se sont toutes multipliées de manière équivalente (population finale = environ 5000 nématodes /dm³ de sol). Enfin, au cours du dernier cycle, les populations de *M. javanica* se sont beaucoup moins développées qu'au cours du premier cycle qui mettait en jeu les même cultures.

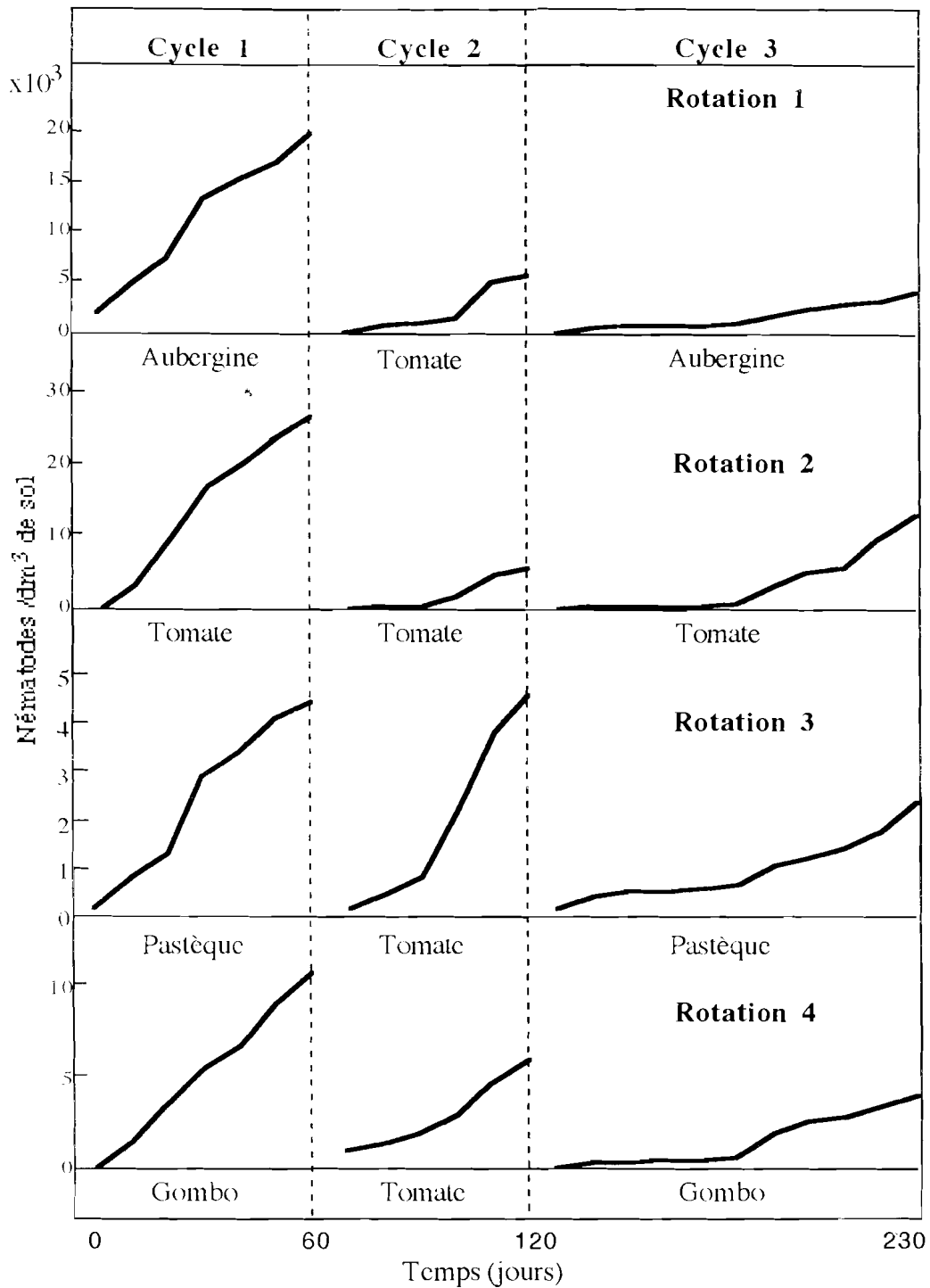


Figure 17 : évolution des populations telluriques cumulées de *Meloidogyne javanica* au cours des trois cycles culturaux sur quatre successions culturales différentes.

Tout au long de l'expérimentation, la baisse constante des populations au cours des trois successions est tout à fait caractéristique. Cependant ce phénomène était variable selon la succession : le test de Roy a montré qu'entre le premier et le deuxième cycle, la succession 3 (pastèque - tomate - pastèque) a multiplié les populations de *M. javanica* de manière différente des successions 1 et 2, et qu'entre le deuxième et le troisième cycle, les niveaux des populations observés étaient différents entre les successions 2 et 3 (Tableau 5).

Tableau 5 : Classification selon la méthode de Roy.

	Cycle 1- Cycle 2	Cycle 2 - Cycle 3
Successions	1-3	2-3
différentes	2-3	
Scuil	0,54	0,56

Sur l'ensemble de l'essai, c'est avec la culture continue de tomate (succession 2) que les niveaux les plus élevés ont été obtenus, alors que les niveaux les plus faibles ont été constatés avec la succession 3 intégrant la pastèque (Figure 18).

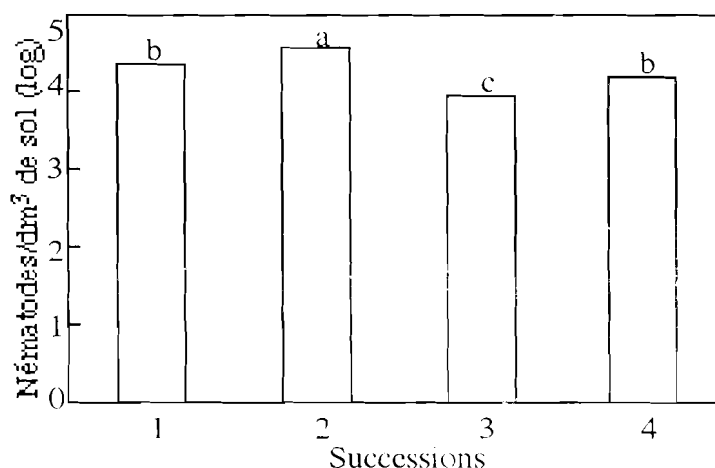


Figure 18 : populations telluriques cumulées sur l'ensemble des successions (les histogrammes suivis d'une même lettre ne sont pas significativement différents, $p > 5\%$).

1.3. Évolution des populations de *M. javanica* au cours de chaque cycle cultural

a) premier cycle :

Au cours de ce cycle, le dispositif de l'essai nous a amené à comparer quatre cultures maraîchères : l'aubergine africaine, la tomate, la pastèque et le gombo.

Les populations de *M. javanica* se sont multipliées sur tomate et aubergine africaine au cours des 30 premiers jours de culture (Figure 19), avec cependant une latence de 20 jours sur l'aubergine africaine. Ensuite, nous avons observé une diminution des populations jusqu'à la fin du cycle cultural. Sur gombo, la population de *M. javanica* s'est faiblement développée, et quasiment de manière constante. Enfin, la culture de pastèque n'a fait qu'entretenir la population initiale, le pic de multiplication observé au trentième jour n'étant pas significatif.

Tableau 5 : Classification selon la méthode de Roy.

	Cycle 1- Cycle 2	Cycle 2 - Cycle 3
Successions	1-3	2-3
différentes	2-3	
Seuil	0,54	0,56

Sur l'ensemble de l'essai, c'est avec la culture continue de tomate (succession 2) que les niveaux les plus élevés ont été obtenus, alors que les niveaux les plus faibles ont été constatés avec la succession 3 intégrant la pastèque (Figure 18).

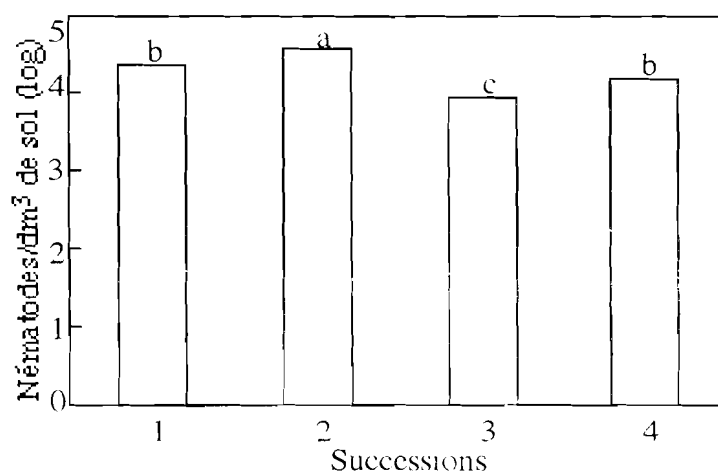


Figure 18 : populations telluriques cumulées sur l'ensemble des successions (les histogrammes suivis d'une même lettre ne sont pas significativement différents, $p > 5\%$).

1.3. Évolution des populations de *M. javanica* au cours de chaque cycle cultural

a) premier cycle :

Au cours de ce cycle, le dispositif de l'essai nous a amené à comparer quatre cultures maraîchères : l'aubergine africaine, la tomate, la pastèque et le gombo.

Les populations de *M. javanica* se sont multipliées sur tomate et aubergine africaine au cours des 30 premiers jours de culture (Figure 19), avec cependant une latence de 20 jours sur l'aubergine africaine. Ensuite, nous avons observé une diminution des populations jusqu'à la fin du cycle cultural. Sur gombo, la population de *M. javanica* s'est faiblement développée, et quasiment de manière constante. Enfin, la culture de pastèque n'a fait qu'entretenir la population initiale, le pic de multiplication observé au trentième jour n'étant pas significatif.

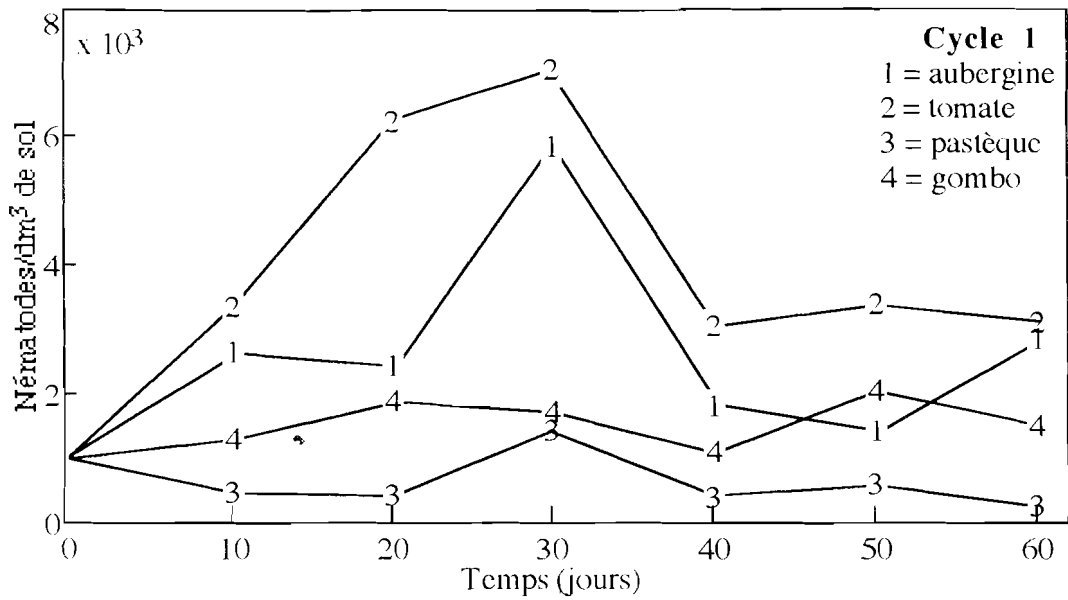


Figure 19 : évolution des populations telluriques de *Meloidogyne javanica* au cours du premier cycle cultural.

L'analyse statistique des populations cumulées en fin de cycle a confirmé que les cultures de tomate avait significativement permis un meilleur développement des populations de *M. javanica* que les cultures d'aubergine africaine et de gombo. Et la culture de pastèque a le moins multiplié cette population (Figure 20).

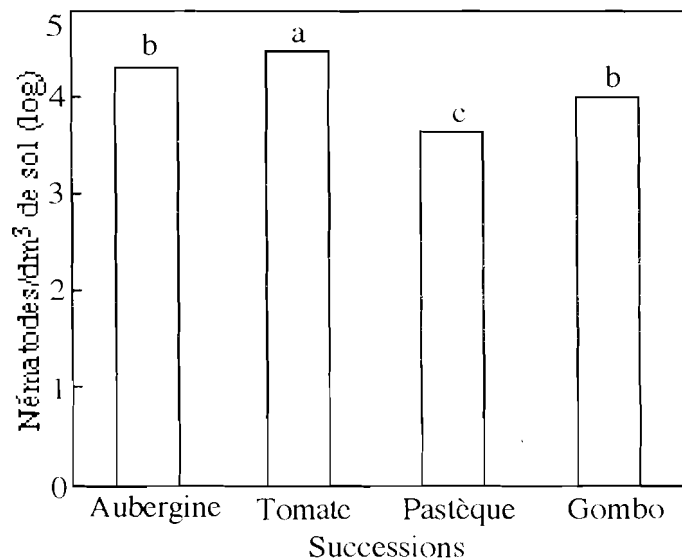


Figure 20 : populations telluriques cumulées de *Meloidogyne javanica* à la fin du premier cycle cultural (les histogrammes suivis d'une même lettre ne sont pas significativement différents, $p > 5\%$).

Commentaire

Ce cycle cultural a été relativement court (2 mois). Cependant, il permet de distinguer deux groupes de cultures : d'une part l'aubergine africaine et la tomate qui ont fortement multiplié les populations de *M. javanica*, d'autre part le gombo et la pastèque qui les ont multipliées plus faiblement ou pas du tout au cours du cycle cultural. Le mode de plantation peut expliquer cette dichotomie : en effet, alors que les plants de tomates et d'aubergine

africaine ont été repiqués après 4 semaines de pépinière, ceux de gombo et de pastèque proviennent de semis directs dans les parcelles expérimentales infestées de *M. javanica*. Par conséquent, la germination et le développement juvénile des plants de gombo et de pastèque ont très certainement été perturbés par l'infestation initiale élevée en nématodes (1100 / dm³ de sol). Les plants ainsi affaiblis physiologiquement n'ont pas permis la multiplication des parasites au cours de leur croissance. A l'inverse, les plants de tomate et d'aubergine africaine déjà pourvus d'un système racinaire développé ont pu résister à l'agression parasitaire au moment du repiquage. On trouve là un exemple de tolérance des plantes aux nématodes correspondant à leur stade de développement physiologique.

A l'exception du gombo, un pic de multiplication a été observé au trentième jour de culture. Cependant, l'analyse de la variance ne permet de distinguer les niveaux des populations entre les cultures qu'aux 20^{ème}, 40^{ème} et 50^{ème} jours de culture (Tableau 6). Cela est très certainement dû à l'hétérogénéité parcellaire de l'infestation des plants.

Tableau 6: effectifs moyens (log[x+1]) de juvéniles de *Meloidogyne javanica* dans le sol à chaque date de prélèvement au cours du 1^{er} cycle cultural (les données suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes, p > 5%).

Successions	Dates de Prélèvements (jours)						
	0	10	20	30	40	50	60
1 = aubergine	3,03	3,40	3,38 ab	3,50	3,03 ab	3,09 ab	3,24
2 = tomate	3,03	3,13	3,80 a	3,71	3,33 a	3,53 a	3,25
3 = pastèque	3,03	2,61	2,62 c	3,10	2,63 b	2,75 b	2,50
4 = gombo	3,03	3,01	2,99 bc	3,16	2,93 ab	3,21 ab	2,62
<i>Probabilité ANOVA</i>		0,075	0,0003	0,122	0,037	0,018	0,29

b) deuxième cycle

Le deuxième cycle a mis en jeu une culture de tomate sur toutes les parcelles.

Sur toutes les successions, on a observé une augmentation des niveaux des populations de *M. javanica* 40 jours après le repiquage, suivie immédiatement par une diminution en fin de cycle (Figure 21). Les différences mesurées entre les successions tout au long du cycle cultural n'étaient pas significatives.

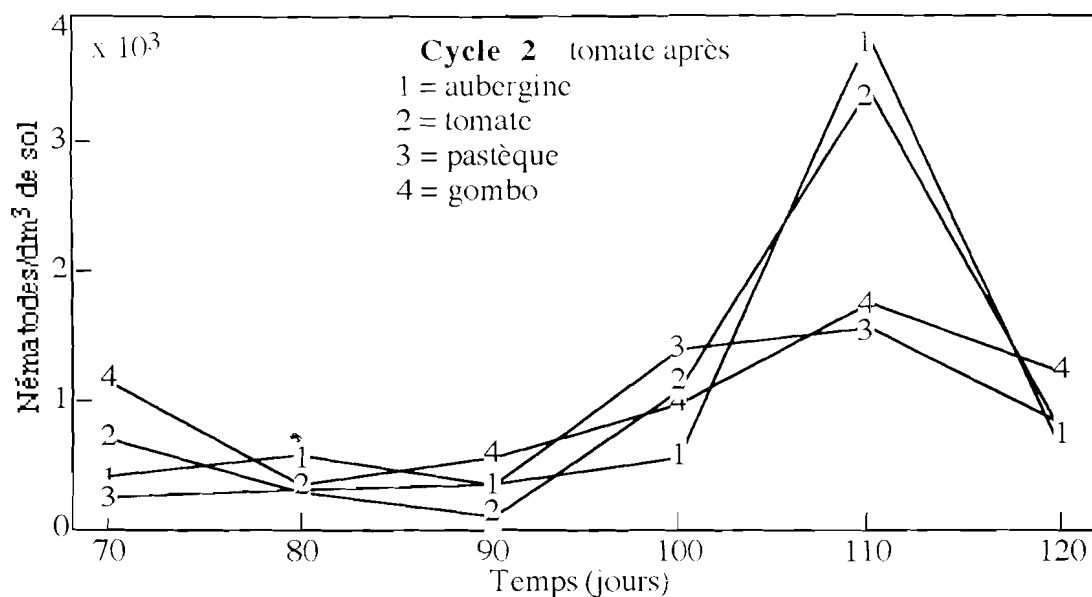


Figure 21 : évolution des populations telluriques de *Meloidogyne javanica* au cours du deuxième cycle cultural.

Commentaire:

L'uniformité des dynamiques des populations tant du point de vue temporel (synchronie) que du point de vue démographique indique que ce cycle de tomate a effacé les différences observées au cours du cycle précédent. Cependant, les niveaux d'infestation atteints au cours de ce cycle sont très inférieurs (environ 50%) à ceux atteints sur l'aubergine africaine et la tomate au cours du cycle précédent : la pression parasitaire produite par ces cultures a certainement affaibli la culture de tomate suivante qui n'a pu multiplier la population de nématodes dans les mêmes conditions que précédemment.

c) troisième cycle

Les cultures mises en jeu au cours de ce cycle sont identiques au premier, à savoir l'aubergine africaine, la tomate, la pastèque et le gombo.

Quelle que soit la culture, les populations de *M. javanica* sont restées faibles pendant près de 7 semaines. C'est donc à la fin du deuxième mois de culture que les populations se sont multipliées, essentiellement sur la tomate, et plus faiblement sur l'aubergine africaine et le gombo. La population de *M. javanica* était presque constante tout au long de la culture de pastèque (Figure 22).

Mais, indépendamment des niveaux d'infestation, le développement des populations était synchrone entre les quatre cultures comparées.

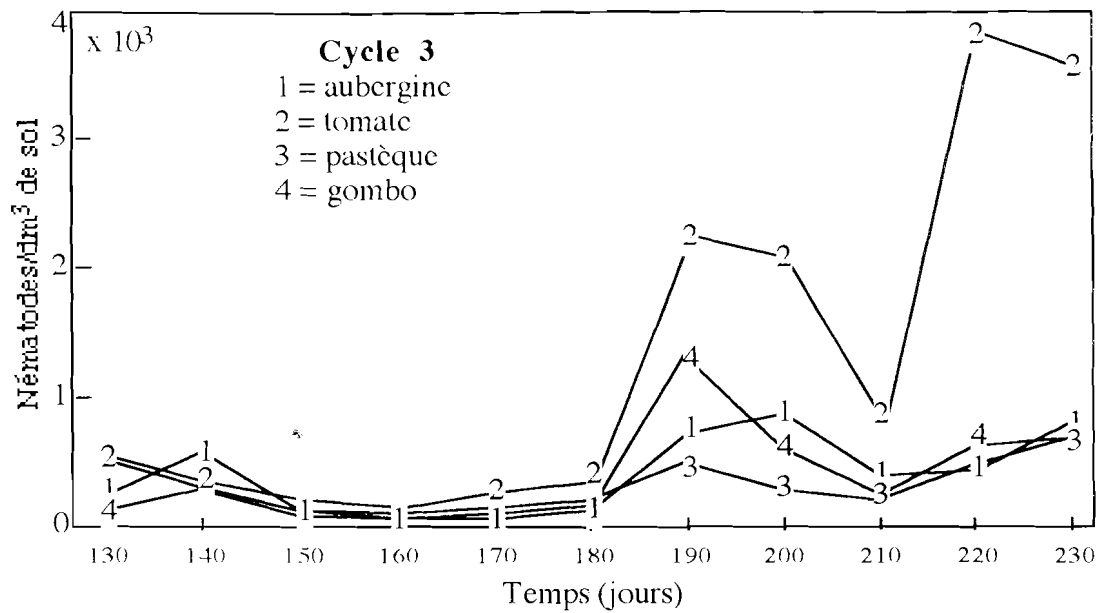


Figure 22 : évolution des populations telluriques de *Meloidogyne javanica* au cours du troisième cycle.

Sur l'ensemble du cycle cultural, l'analyse statistique indique des différences significatives des niveaux cumulés d'infestation entre les cultures et distingue ainsi trois groupes (Figure 23) : la tomate sur laquelle la population de *M. javanica* s'est fortement multipliée, la pastèque responsable de la plus faible multiplication des nématodes, et un groupe intermédiaire constitué par le gombo et l'aubergine africaine.

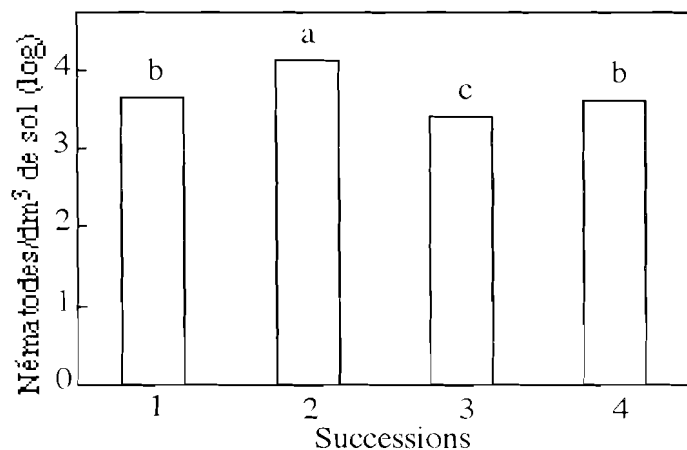


Figure 23 : populations telluriques cumulées de *Meloidogyne javanica* à la fin du troisième cycle cultural (les histogrammes suivis d'une même lettre ne sont pas significativement différents, $p > 5\%$).

Commentaire:

Comme au cours du cycle précédent, l'activité parasitaire ne s'est développée qu'en fin de cycle cultural. Cette activité s'est manifestée par deux pics de multiplication au cours des 50 derniers jours de culture. Compte tenu de la durée moyenne du cycle biologique de *M. javanica* (28 jours), on peut penser que cette période a été marquée par deux cycles de développement

des nématodes. Se pose alors la question de l'inactivité parasitaire au cours de la première moitié du cycle cultural.

Ce cycle cultural permet à nouveau de distinguer les niveaux de sensibilité à *M. javanica* des quatre cultures comparées. Cependant, excepté le cas de la culture continue de tomate, nous observons une nouvelle diminution des populations de nématodes au cours de ce cycle par rapport au cycle précédent.

1.4. Synthèse : développement des populations de nématodes et comparaison des cycles de culture

Cette étude montre clairement que la sensibilité des plantes aux nématodes du genre *Meloidogyne* est un caractère variable selon la plante. Mais, à cela s'ajoute des phénomènes de tolérance ou d'intolérance en fonction des niveaux des populations atteints au cours de la culture. Ainsi, la diminution constante des populations sur l'ensemble des trois cycles culturaux reflète l'incapacité des plantes sensibles à multiplier des populations trop élevées de nématodes. Ce phénomène est très souvent rencontré en conditions contrôlées lorsque des inoculum croissants sont appliqués à des plantes sensibles. Ainsi, Mateille (comm. pers.) avait constaté une inversion du pouvoir multiplicateur de *Radopholus similis* par des bananiers sensibles inoculés avec plus de 1000 individus et expliquait ce phénomène par l'incapacité des plants à permettre la survie des nématodes à la suite d'un affaiblissement végétatif des plants soumis à une pression parasitaire trop élevée. Cependant, il semble que ce phénomène soit variable en fonction du niveau de sensibilité, puisque la tomate paraît plus apte à multiplier les populations élevées de *M. javanica* que l'aubergine africaine, le gombo et la pastèque.

Dans ces conditions expérimentales au champ, il est possible de classer ces cultures par ordre décroissant de sensibilité de la manière suivante : tomate > aubergine africaine et gombo > pastèque.

L'autre observation importante est l'effet homogénéisant de la culture intercalaire de tomate sur les populations de *M. javanica* quel que soit le précédent cultural. Il semble donc qu'aucun effet "mémoire" du précédent ne soit détectable dans une succession de cultures sensibles. Cela rejoint l'hypothèse précédente qui tend à indiquer que le taux de multiplication d'une population n'est pas proportionnel à son niveau initial lorsque celui-ci est trop élevé (Seinhorst, 1966).

2. EFFETS DE ROTATIONS DE CULTURES À SENSIBILITÉS DIFFÉRENTES

2.1. Protocole d'étude

Objectif : étudier l'effet de rotations de cultures maraîchères sensibles à *M. javanica* et de cultures pluviales présentant divers degrés de sensibilité sur le développement de la population de nématodes.

Objets comparés

Il s'agissait de comparer différentes situations (Tableau 7) :

Rotation 1 = cultures sensibles dont une légumineuse.

Rotation 2 = cultures sensibles et cultures résistantes pièges.

Rotation 3 = cultures sensibles et cultures pluviales mauvaises hôtes.

Rotation 4 = cultures sensibles et pluviales débutant par une friche d'abandon.

Rotation 5 = cultures sensibles, mauvaises hôtes et pluviales incluant une jachère nue.

Tableau 7 : descriptif des rotations comparées.

Saisons	sèche	humide	sèche		humide	sèche	
Cycles	1	2	3	4	5	6	7
Rotations							
1	Tomate	Niébé	Tomate	Tomate	Niébé	Tomate	Tomate
2	Tomate	Arachide	Tomate	Tomate	Arachide	Tomate	Tomate
3	Tomate	Mil	Tomate	Tomate	Mil	Tomate	Tomate
4	Abandon	Arachide	Tomate	Tomate	Mil	Tomate	Tomate
5	Tomate	Oignon	Tomate	Tomate	Jachère nue	Tomate	Tomate

2.2. Évolution des populations de *Meloidogyne javanica* au cours des sept cycles cultureux

Les populations de *M. javanica* semblent évoluer de la même façon quelle que soit la rotation étudiée (Figure 24). Lors du premier cycle cultural qui mettait en jeu une culture de tomate (dans 4 des 5 rotations comparés) et des plantes adventices (friche d'abandon), on a constaté une multiplication des populations (taux de multiplication = population finale / population initiale) faible mais significative.

Au cours du cycle cultural suivant qui mettait en jeu diverses cultures pluviales et une culture d'oignon, toutes les populations de *M. javanica* ont baissé, sauf sur la culture de niébé qui a, au contraire, multiplié la population de nématodes.

Au cours du troisième cycle cultural qui mettait en jeu une culture de tomate dans toutes les rotations, les populations de *M. javanica* se sont à nouveau multipliées, et ont même atteint

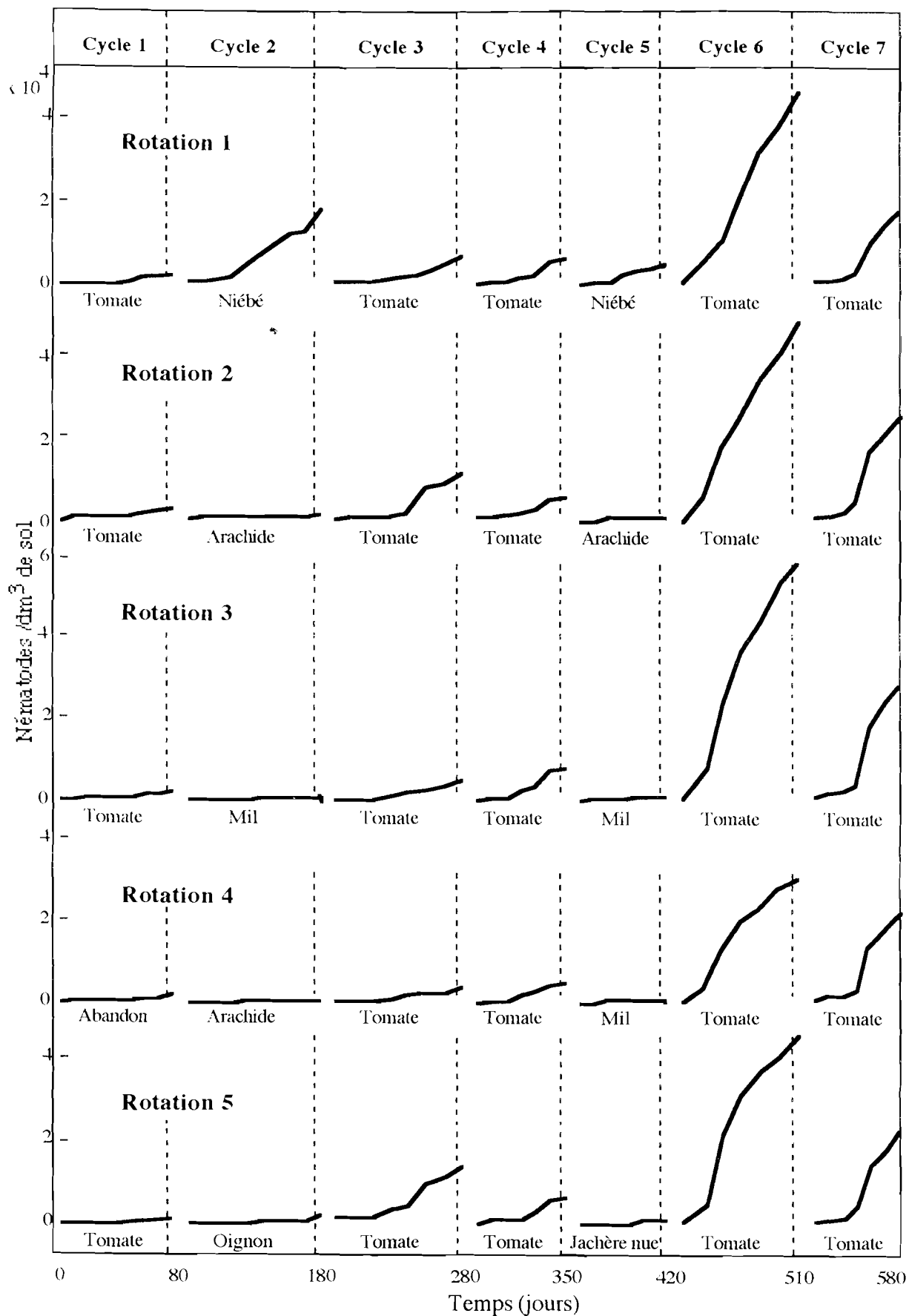


Figure 24: évolution des populations telluriques cumulées de *Meloidogyne javanica* au cours des 7 cycles culturels sur les 5 rotations culturelles différentes.

des niveaux supérieurs à celles du premier cycle. En revanche, les populations se sont moins développées au cours de la culture de tomate suivante (quatrième cycle).

Après une nouvelle installation des cultures pluviales (cinquième cycle cultural), on a encore observé une diminution des populations de nématodes. En outre, les niveaux atteints sur la culture de niébé étaient moins importants que lors du deuxième cycle cultural.

Enfin, au cours des deux derniers cycles de culture (tomate), les populations se sont à nouveau multipliées, beaucoup plus qu'au cours des deux cultures de tomate précédentes (cycles 3 et 4). Mais, comme précédemment, les niveaux des populations atteints au cours de la première culture de tomate (cycle 6) étaient plus importants que ceux atteints au cours de la seconde (cycle 7).

Notons toutefois que les niveaux de populations sont différents entre les cinq rotations étudiées et entre les cultures. Globalement, c'est avec la rotation composée exclusivement de cultures sensibles (rotation 1) que la multiplication (Plus Petite Amplitude Significative = 1,51 pour 5 moyennes) des populations de *M. javanica* a été la plus forte (Figure 25). A l'inverse, la rotation composée de la plus grande variété de cultures (rotation 4) a eu tendance (différence non significative) à être la moins sensible.

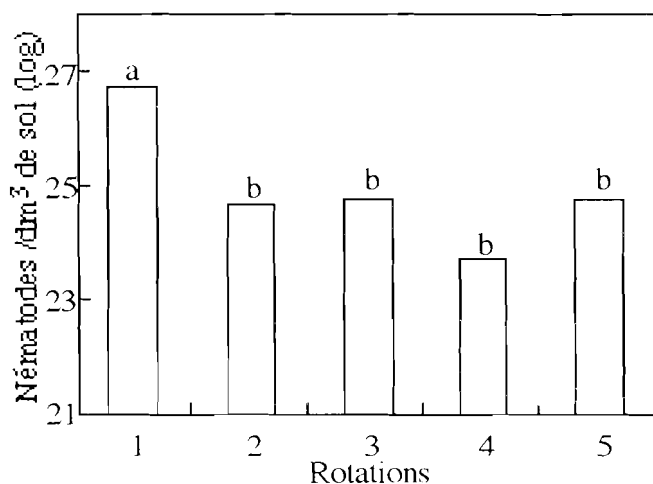


Figure 25 : populations telluriques cumulées de *Meloidogyne javanica* sur l'ensemble des rotations étudiées (les histogrammes suivis d'une même lettre ne sont pas significativement différents, $p > 5\%$). Rotations 1, 2, 3, 4, 5 = voir la légende dans le tableau.

2.3. Évolution des populations de *Meloidogyne javanica* au cours de chaque cycle cultural

a) premier cycle :

Au cours de ce cycle, le dispositif de l'essai nous amène à comparer deux situations (Figure 26) : une culture de tomate et une friche d'abandon composée essentiellement d'espèces végétales sauvages comme *Amaranthus* spp., *Boerhaavia diffusa*, *Cassia tora*, *Comelina* sp.,

Crotolaria sp., *Dactyloctenium aegyptium*, *Eragrostis* sp., *Hibiscus sabdariffa*, *Hyptis suaveolens*, *Luffa aegyptiaca* et *Portulaca* sp.

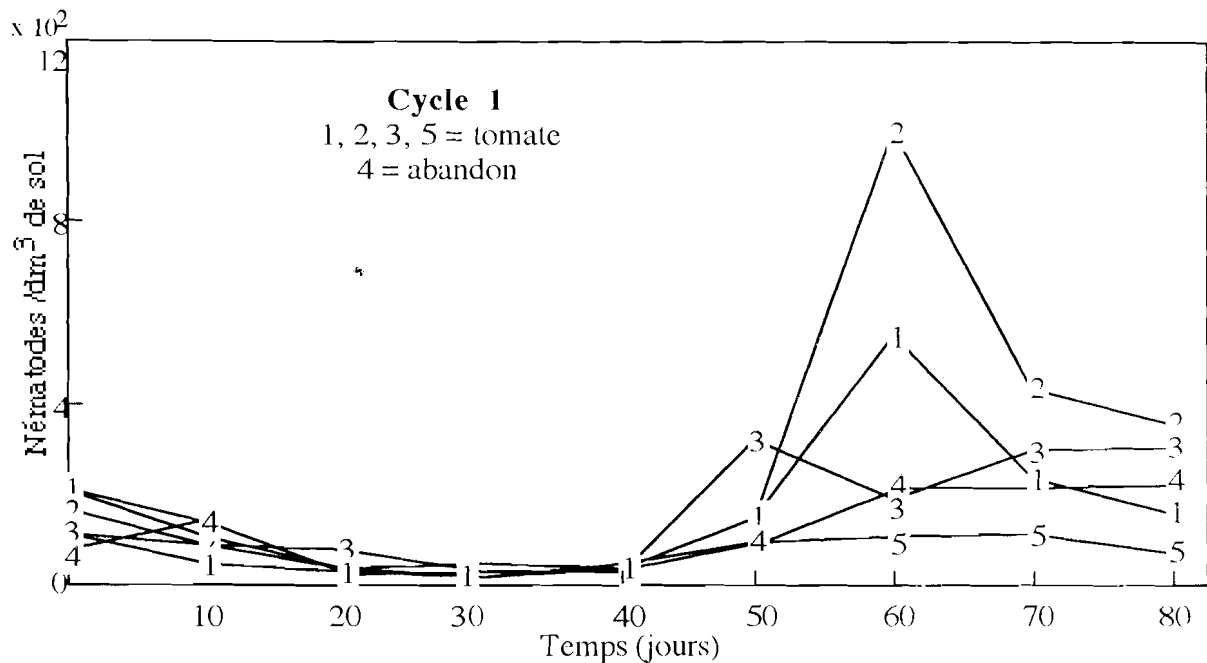


Figure 26 : évolution des populations telluriques de *Meloidogyne javanica* au cours du premier cycle cultural

Quelle que soit la plante (tomate ou adventices), les faibles populations initiales de *M. javanica* ont baissé tout au long des 40 premiers jours de culture. Elles ont augmenté ensuite pour atteindre leur maximum 20 à 30 jours après, puis ont baissé à nouveau jusqu'à la récolte, excepté sur les parcelles d'adventices sur lesquelles les niveaux d'infestation sont restés assez constants.

Commentaire : les différences observées entre les 4 cultures de tomate ne sont pas significatives après comparaison multiple selon la méthode d'analyse multidimensionnelle de la variance. Elles révèlent cependant le caractère hétérogène et agrégatif de la distribution spatiale des nématodes dans le sol (Seinhorst, 1982). L'analyse globalisante des 4 cultures de tomate (Figure 27) suit la même évolution temporelle que celle décrite précédemment. Cette évolution est typique de celle des populations de *Meloidogyne* spp. dans le sol : une première phase de diminution des effectifs qui correspond à la pénétration des juvéniles dans les racines, suivie d'une phase de multiplication consécutive à la reproduction intraracinaire des nématodes, et enfin une phase de diminution des populations provoquée par une baisse d'activité physiologique des plantes pendant leur fructification. En outre, l'analyse non paramétrique (test de Man-Whitney) des effectifs n'indique aucune différence entre l'évolution des populations de nématodes sur la culture de tomate et celle sur les adventices. Ceci ne peut s'expliquer que par la sensibilité de nombreuses adventices, particulièrement *Amaranthus* spp. et *Boerhaavia diffusa*, à *Meloidogyne* spp. (Goodey et al., 1965).

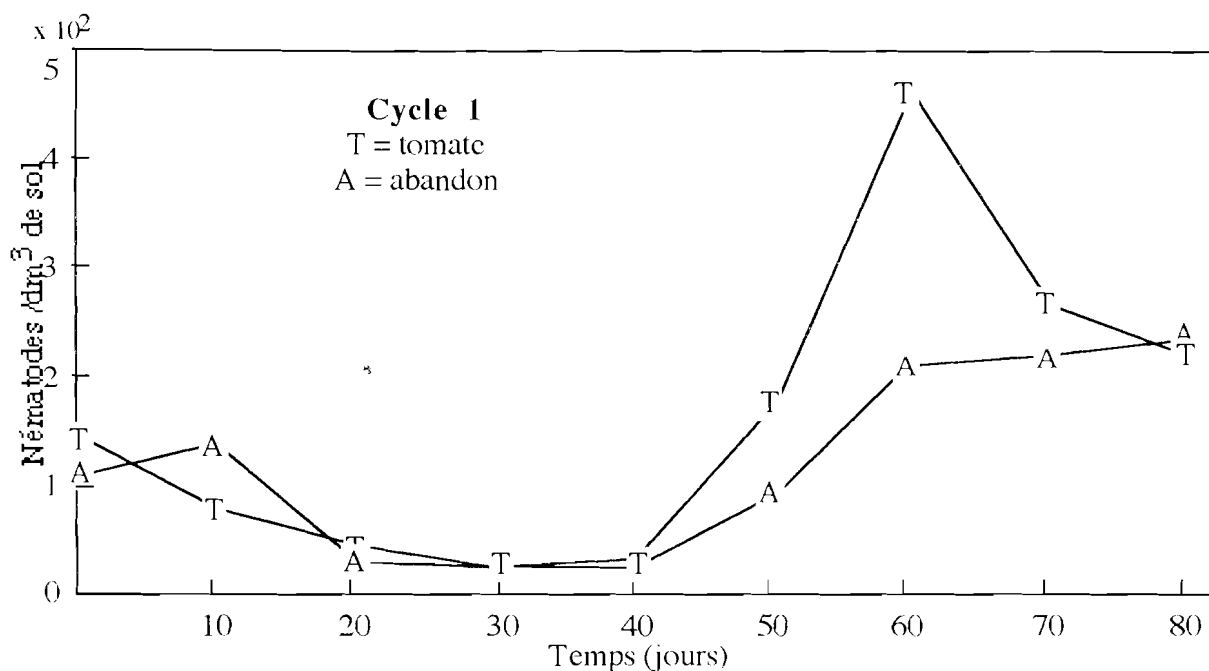


Figure 27: évolution des populations telluriques de *Meloidogyne javanica* au cours du premier cycle cultural.

b) deuxième cycle

Le deuxième cycle cultural a mis en jeu des cultures pluviales (arachide, mil) ou adaptées aux saisons humides (niébé, oignon).

Deux évolutions des populations de *M. javanica* se distinguent : d'une part celles qui se sont développées sur niébé, d'autre part celles qui se sont développées sur arachide, mil et oignon. En effet, les populations de *M. javanica* se sont multipliées sur niébé pendant 60 jours environ et ont atteint des niveaux encore plus élevés que ceux atteints par les populations au cours du cycle précédent sur tomate. En revanche, les populations ont fortement diminué dans le sol sous toutes les autres cultures en se maintenant à des niveaux 20 fois plus faibles que sur niébé (Figure 28).

Excepté les prélèvements à 140 et 150 jours, les niveaux des populations de juvéniles ne sont pas différents entre les cultures du second groupe (Tableau 8).

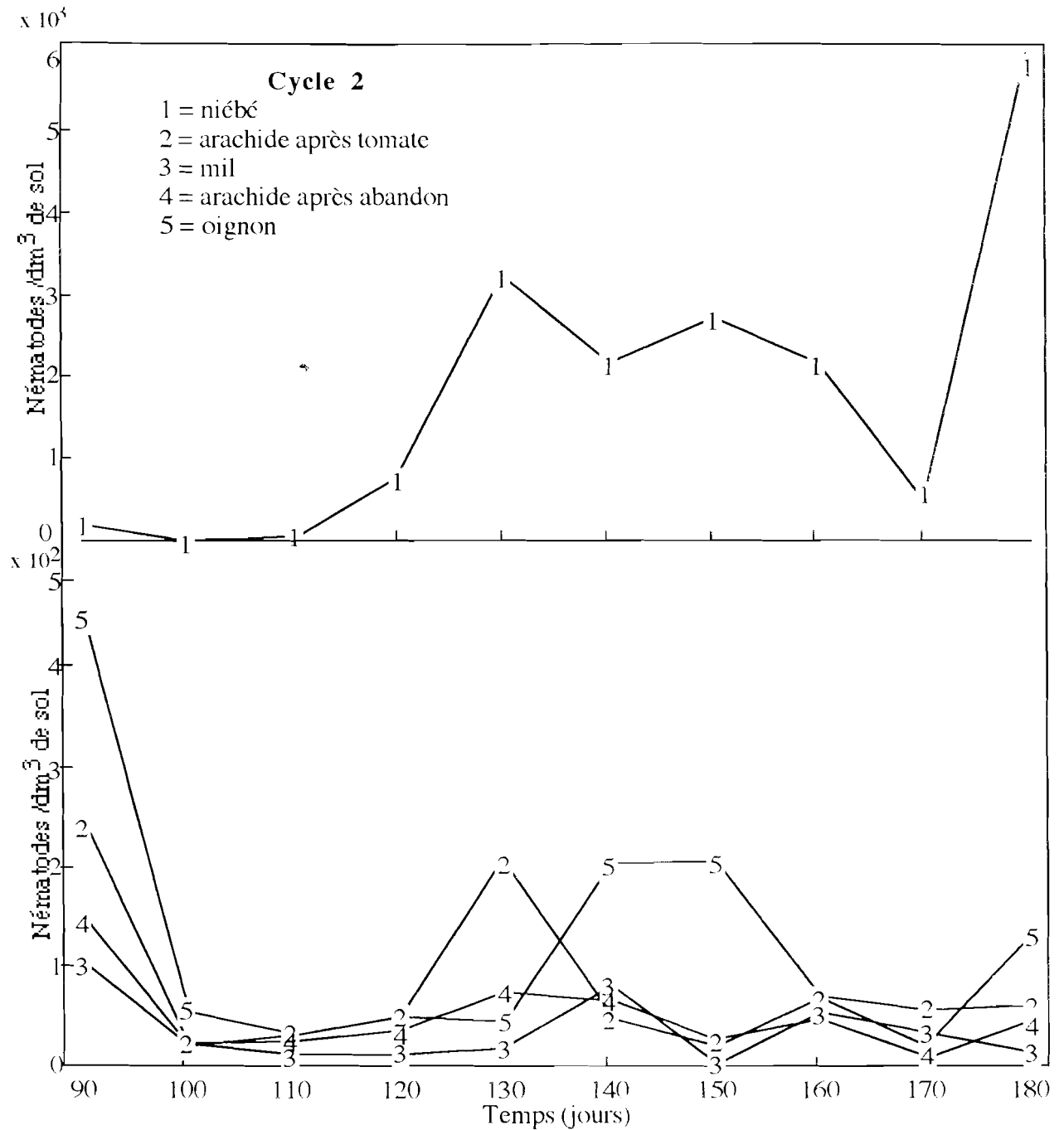


Figure 28 : évolution des populations telluriques de *Meloidogyne javanica* au cours du second cycle cultural

Commentaire : les populations initiales de *M. javanica* étaient pratiquement identiques après le précédent cycle de tomate. Leur développement ultérieur dépend alors de la sensibilité des cultures.

Sur niébé, l'évolution temporelle des populations telluriques est tout à fait semblable à celle que l'on peut analyser sur des cultures sensibles, conformément aux trois phases décrites précédemment sur tomate. Cependant, les niveaux d'infestation atteints sur le niébé témoignent du caractère plus tolérant de cette culture à *Meloidogyne* spp. que celui de la tomate, tolérance

certainement liée à une compensation physiologique (fixation azotée chez les légumineuses) de l'agression parasitaire.

Sur les autres cultures, l'évolution temporelle des populations telluriques est caractéristique de celle que l'on peut analyser sur les cultures non sensibles. Plusieurs mécanismes peuvent être mise en jeu :

- résistance par hypersensibilité, comme dans le cas de l'arachide : cette plante met en place un mécanisme d'hypersensibilité à l'agression parasitaire qui empêche la progression intraracinaire des juvéniles de *Meloidogyne* spp. par lignification des tissus périphériques aux nécroses superficielles.

- faible qualité d'hôte, comme dans le cas du mil ou de l'oignon : le métabolisme racinaire de cette plante n'est pas adapté à la nutrition des nématodes du genre *Meloidogyne*.

Dans tous les cas, ces plantes ne sont pas immunes à *M. javanica*, puisqu'elles déprécient les populations sans les éradiquer : elles se comportent comme des hôtes passagers maintenant un foyer latent de juvéniles infestants.

Tableau 8 : effectifs moyens (log [x+1]) de juvéniles de *Meloidogyne javanica* dans le sol à chaque date de prélèvement au cours du second cycle cultural (dans une même colonne, les données suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différents, p > 5%).

Rotations	Dates de prélèvement (jours)									
	90	100	110	120	130	140	150	160	170	180
1 = niébé	1,78	1,06	1,57	2,39 a	2,77 a	3,25 a	3,05 a	2,94 a	2,49 a	3,35 a
2 = arachide	2,19	1,12	0,095	1,48 ab	1,51 b	0,93 c	1,01 bc	0,93 b	0,58 b	0,97 b
3 = mil	1,91	1,02	0,73	0,65 b	0,87 b	1,61 bc	0,12 c	1,65 b	0,70 b	0,57 b
4 = arachide	1,78	0,99	1,22	1,48 ab	1,32 b	1,47 bc	1,03 bc	1,05 b	0,41 b	1,41 b
5 = oignon	2,20	1,11	0,97	1,11 ab	1,43 b	2,04 b	1,59 b	1,78 b	1,31 b	1,21 b
<i>Probabilité</i>										
ANOVA	0,44	0,98	0,33	0,02	0,002	0,0001	0,0001	0,0005	0,0004	0,001

c) troisième cycle

Le troisième cycle a mis en jeu une culture de tomate sur toutes les parcelles.

Dans les racines (Figure 29), la multiplication des populations est apparue environ 30 jours après le repiquage des plants de tomate. Dans la majorité des cas, cette multiplication s'est poursuivie pendant 40 jours, pour diminuer en fin de cycle. Mais trois groupes d'évolution des populations se sont différenciés : la population observée après abandon-arachide est restée relativement faible; les populations observées après arachide ou oignon se sont fortement multipliées après 40 jours de culture; les populations observées après niébé ou mil ne se sont multipliées que 10 à 20 jours plus tard.

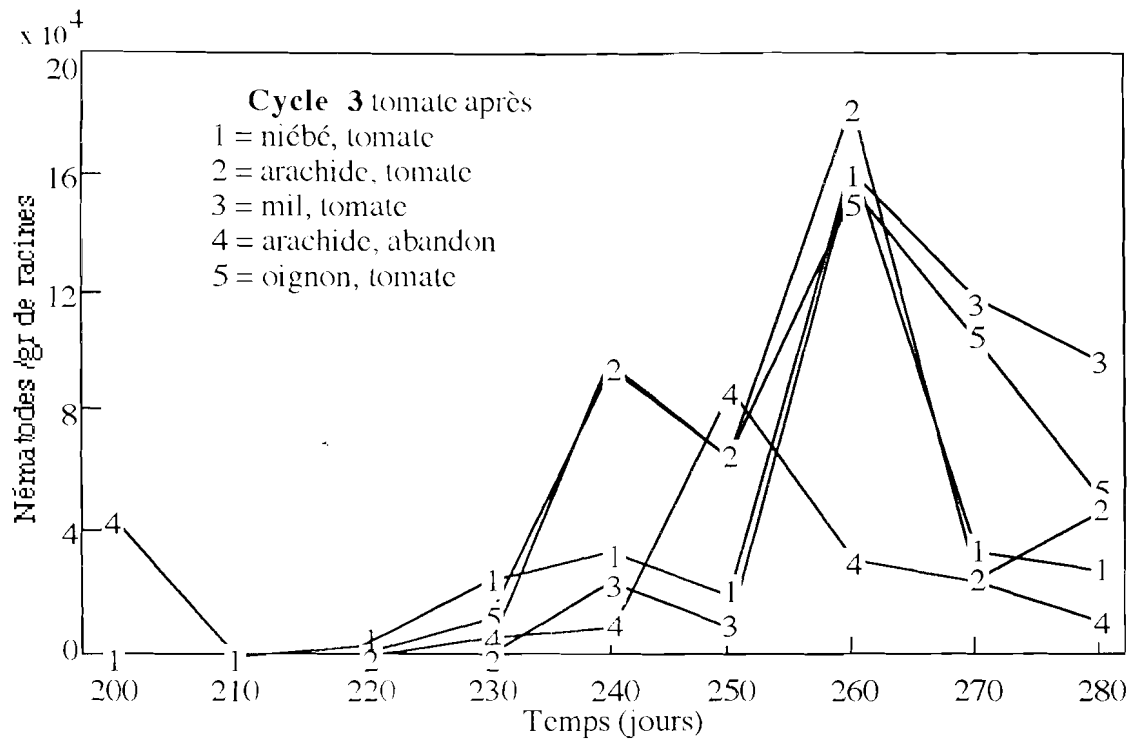


Figure 29 : évolution des populations racinaires de *Meloidogyne javanica* au cours du troisième cycle cultural.

Dans le sol (Figure 30), toutes les populations étaient faibles en début de cycle, sauf après oignon. En effet, nous avons observé une légère augmentation (non significative) des populations en fin de cycle précédent sur cette culture. Les populations ont augmenté 30 jours après le début du cycle après la culture de niébé, et 10 jours plus tard dans les autres cas.

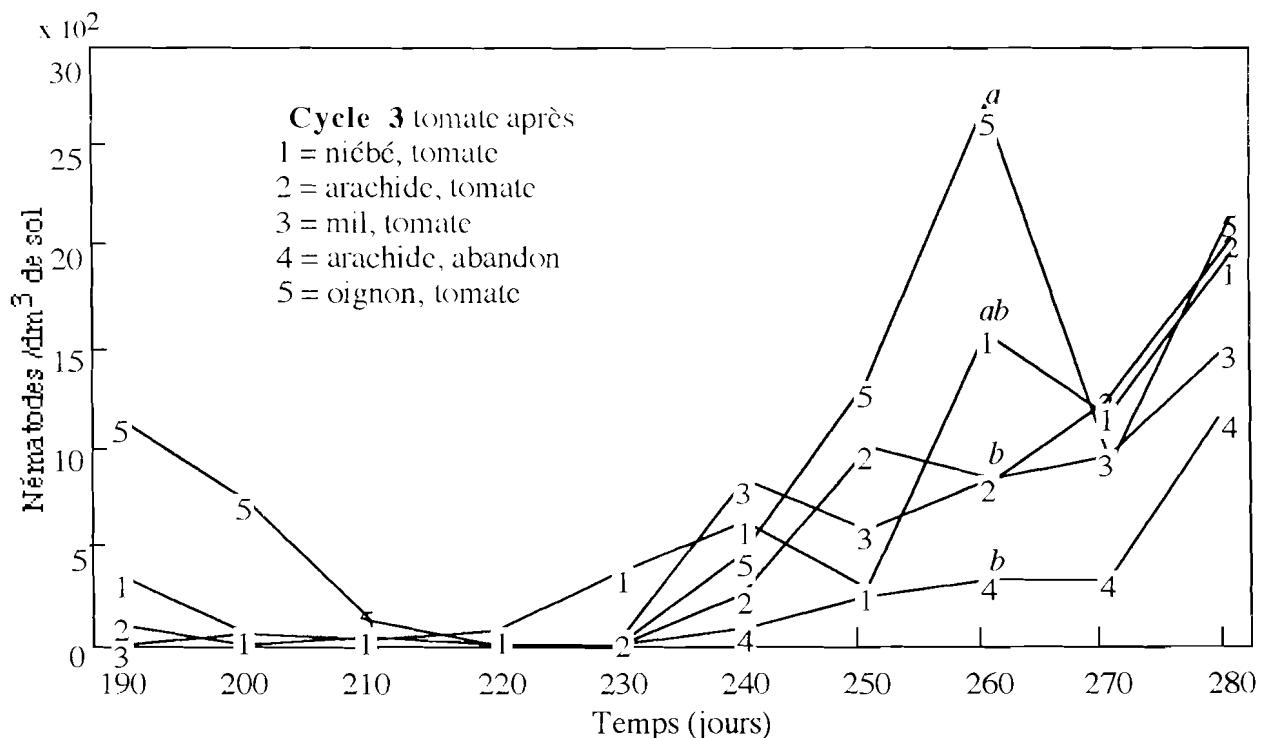


Figure 30 : évolution des populations telluriques de *Meloidogyne javanica* au cours du troisième cycle cultural (à 260 jours, les valeurs suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes, $p > 5\%$).

Contrairement à la situation qui a prévalu au cours du premier cycle, à savoir une diminution des populations en fin de cycle, toutes les populations de juvéniles se sont multipliées tout au long de ce cycle cultural, mais à des niveaux divers (Figure 31) : les plus élevés obtenus après niébé ou oignon, ensuite ceux obtenus après mil ou arachide, et enfin le plus faible obtenu après abandon-arachide.

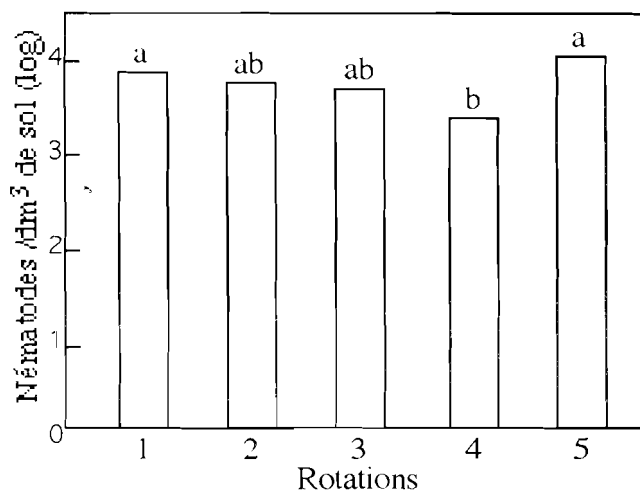


Figure 31 : populations telluriques cumulées de *Meloidogyne javanica* à la fin du troisième cycle cultural (les histogrammes suivis d'une même lettre ne sont pas significativement différents, $p > 5\%$). Rotations 1, 2, 3, 4, 5 = voir la légende dans la figure .

Commentaire : du point de vue temporel, on constate une certaine synergie des évolutions entre les racines et le sol en fonction des rotations, ce qui s'explique naturellement par l'alternance spatiale de l'infestation entre le sol et les racines.

Le précédent cultural est déterminant sur l'évolution des populations au cours du cycle suivant. Dans le cas d'un précédent cultural sensible à *M. javanica*, tel que le niébé, on observe une multiplication forte et précoce des populations. Par contre après des précédents non sensibles à *M. javanica*, le développement des populations n'est pas identique selon le précédent immédiat (arachide, mil, oignon), ni même selon le précédent initial (abandon-arachide, tomate-arachide). Les niveaux d'infestation initiaux ne sont donc pas les seuls en cause, et il semble que le sol de ces précédents culturaux permettent, certainement indirectement via le développement de la culture de tomate, une prolifération accrue des populations de *M. javanica*.

d) quatrième cycle

Le quatrième cycle cultural met à nouveau en jeu une culture de tomate, quelle que soit la rotation.

Aussi bien dans le sol (Figure 32) que dans les racines (Figure 33), les populations de *M. javanica* se sont, à quelques exceptions près, développées de manière synchrone quelle que soit la rotation précédente. Les différences des niveaux d'infestation observées n'étaient pas significatives (ANOVA multidimensionnelle). L'évolution des populations dans le sol était

décalée d'environ 10 jours sur celle observée dans les racines. Enfin, notons que les niveaux d'infestation étaient plus faibles qu'au cours du cycle de tomate précédent.

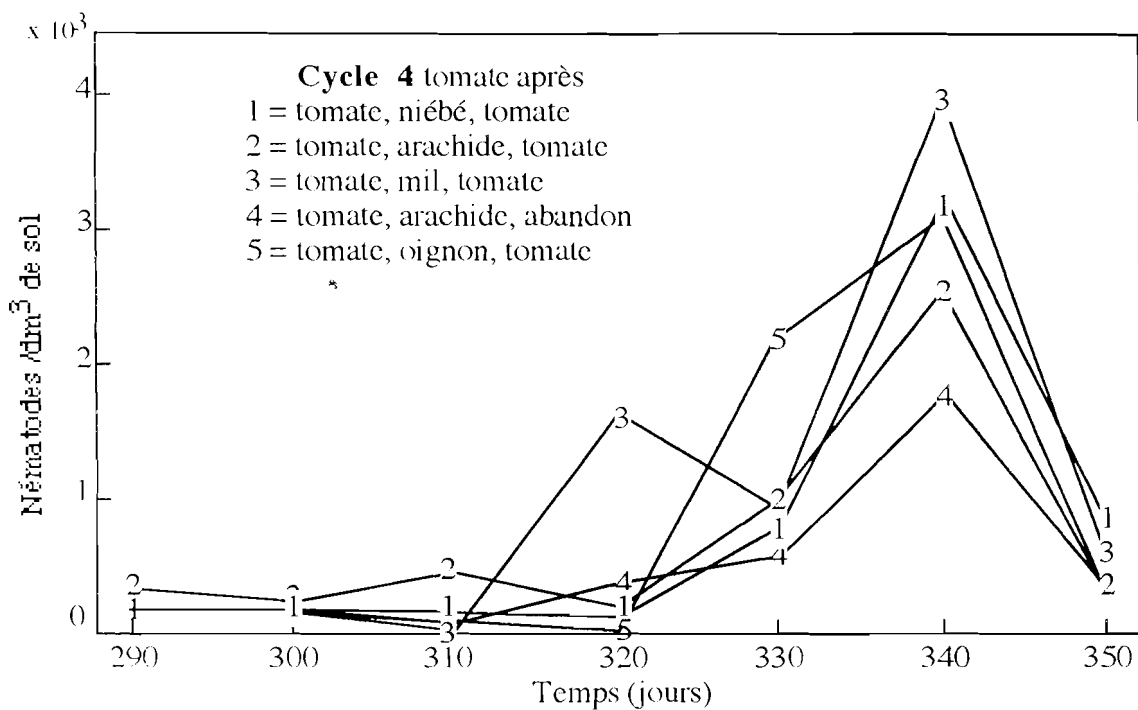


Figure 32: évolution des populations telluriques de *Meloidogyne javanica* au cours du quatrième cycle cultural.

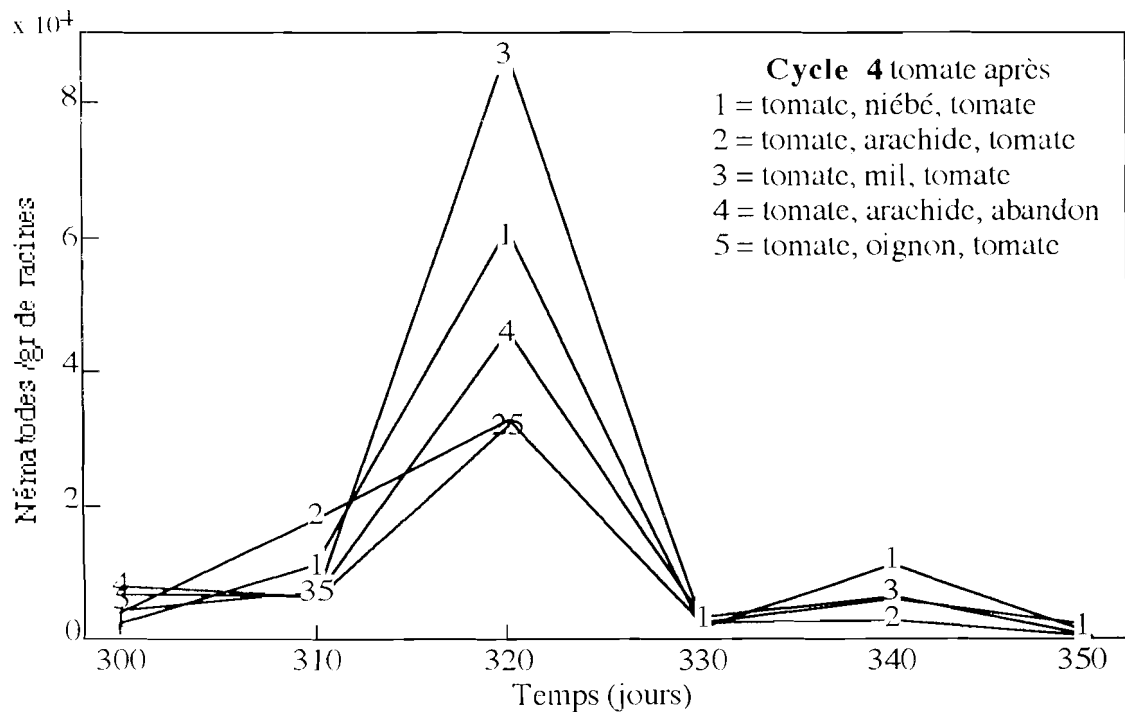


Figure 33 : évolution des populations racinaires de *Meloidogyne javanica* au cours du quatrième cycle cultural.

Commentaire : l'évolution des populations observées au cours de ce cycle est tout à fait caractéristique des plantes sensibles. Le retard de l'infestation dans le sol correspond tout simplement aux décalages des phases racinaires et telluriques du cycle biologique de *M. javanica*, l'infestation du sol (juvéniles de génération G) répondant à l'infestation racinaire de la génération précédente (G-1). L'uniformité des dynamiques indique que ce cycle de tomate a homogénéisé toutes les différences observées précédemment. Mais la multiplication plus faible des populations qu'au cours du cycle précédent serait dû à un phénomène très répandu de régulation négative des populations par intolérance : une trop forte pression parasitaire affaiblit la plante qui ne peut multiplier la population de parasites au cycle suivant.

e) cinquième cycle

Le cinquième cycle cultural a remis en jeu les mêmes cultures pluviales que précédemment (arachide, mil) ou adaptées aux saisons humides (niébé), et une jachère nue sur laquelle les prélèvements ont été effectués avec du retard.

Comme au cours du second cycle cultural, deux évolutions des populations de *M. javanica* se distinguent (Figure 34) : d'une part celles qui se sont développées sur niébé (niveau d'infestation important), d'autre part celles qui se sont développées sur arachide, mil et jachère nue (niveaux d'infestation faibles). En outre, dans ce groupe, aucune différence n'a été observée entre les rotations (Figure 35).

Commentaire : la dualité entre plantes sensibles (niébé) et plantes non sensibles (mil) ou pièges (arachide) apparaît à nouveau au cours de ce cycle. Le résultat obtenu sur les parcelles mises en jachère nue peut paraître aberrant. En fait, le maintien d'un inoculum est dû à l'apparition répétée d'adventices sensibles malgré les désherbages manuels successifs.

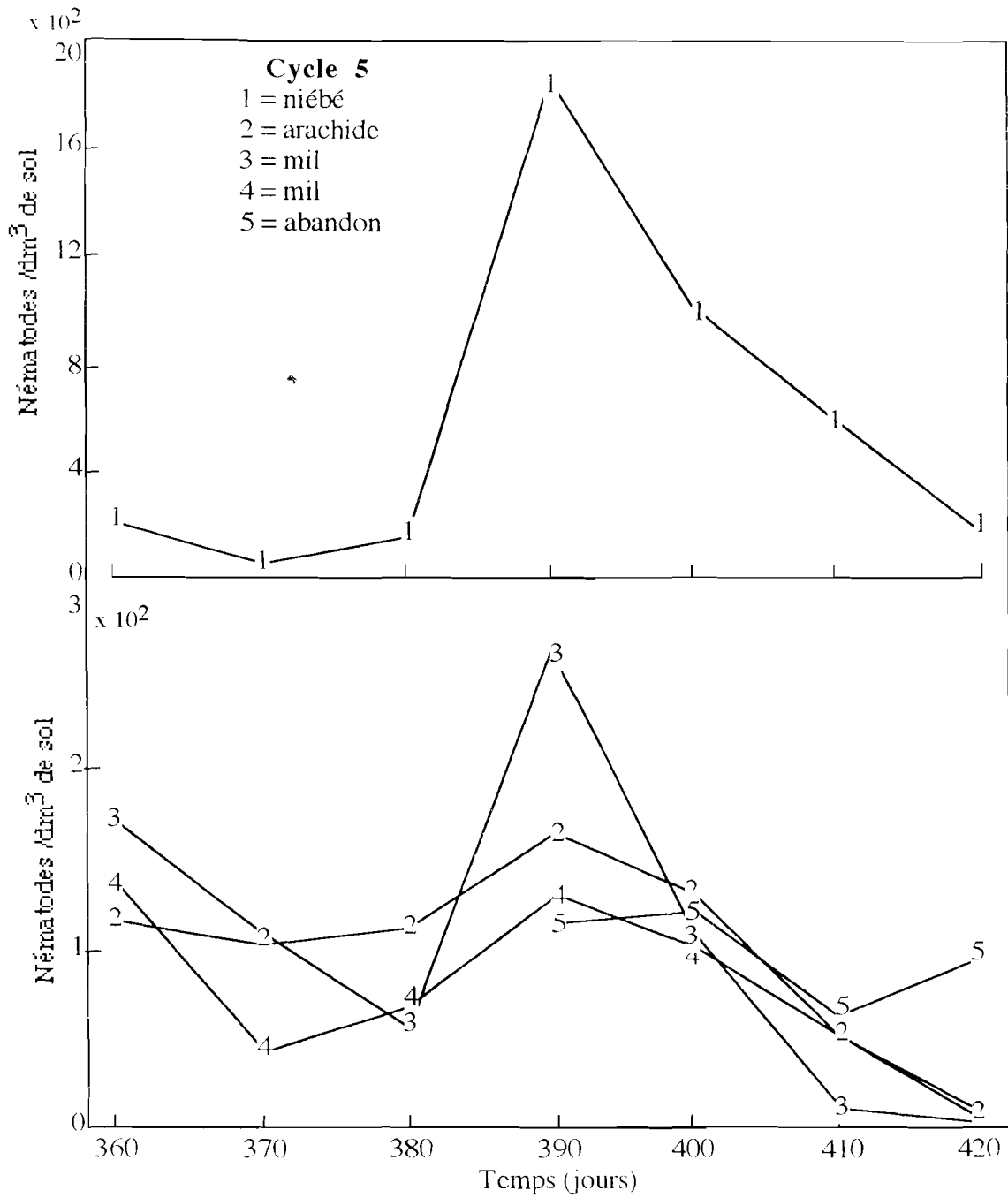


Figure 34 : évolution des populations telluriques de *Meloidogyne javanica* au cours du cinquième cycle cultural.

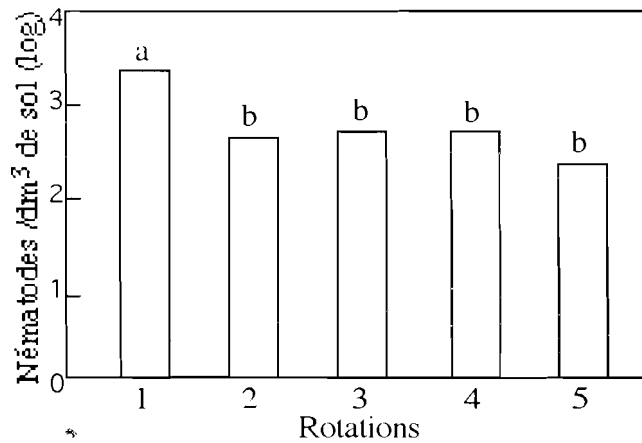


Figure 35 : populations telluriques cumulées de *Meloidogyne javanica* à la fin du cinquième cycle cultural (les histogrammes suivis d'une même lettre ne sont pas significativement différents, $p > 5\%$). Rotations 1, 2, 3, 4, 5 = voir la légende dans la figure .

f) sixième cycle

Comme dans le troisième cycle, il a mis en jeu une culture de tomate quelle que soit la rotation.

Dans tous les cas, le développement de l'infestation racinaire était rapide (dès le 20 ème jour après le repiquage) et surtout très important (Figure 36). Il a eu pour conséquence une augmentation de l'infestation tellurique 10 jours après (Figure 37). Mais il n'a été relevé aucune différence des niveaux d'infestation tant dans les racines que dans le sol entre les diverses rotations.

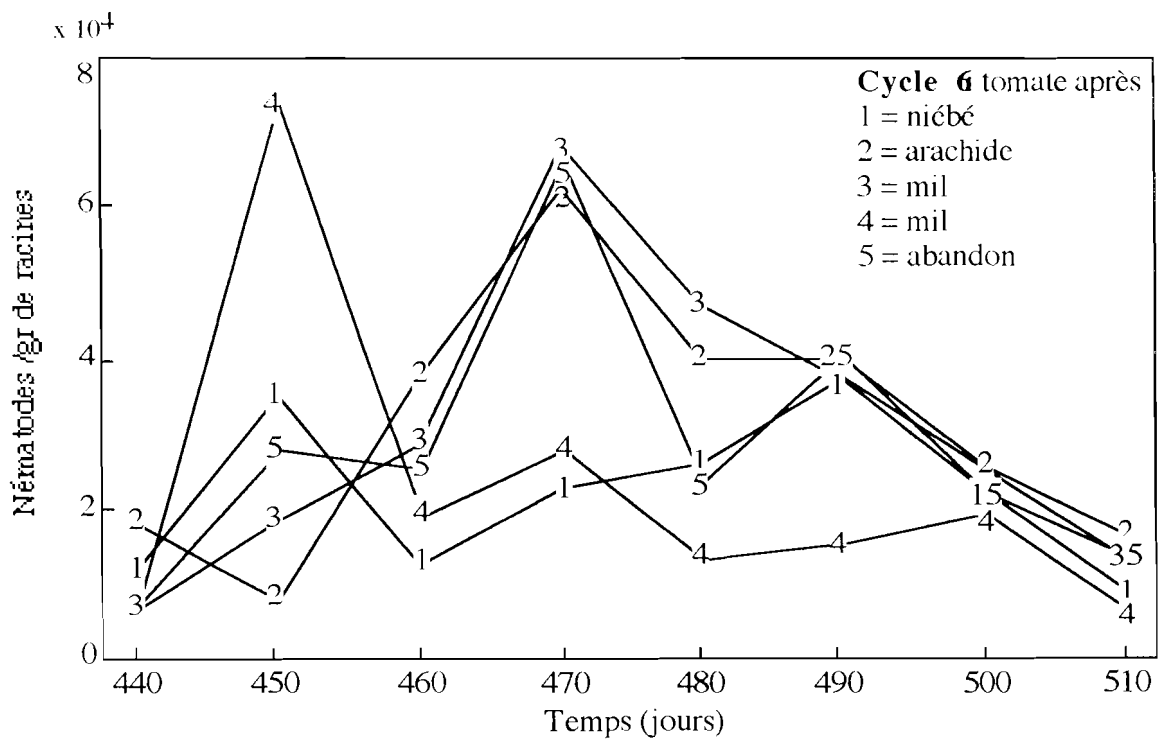


Figure 36 : évolution des populations racinaires de *M. javanica* au cours du sixième cycle cultural.

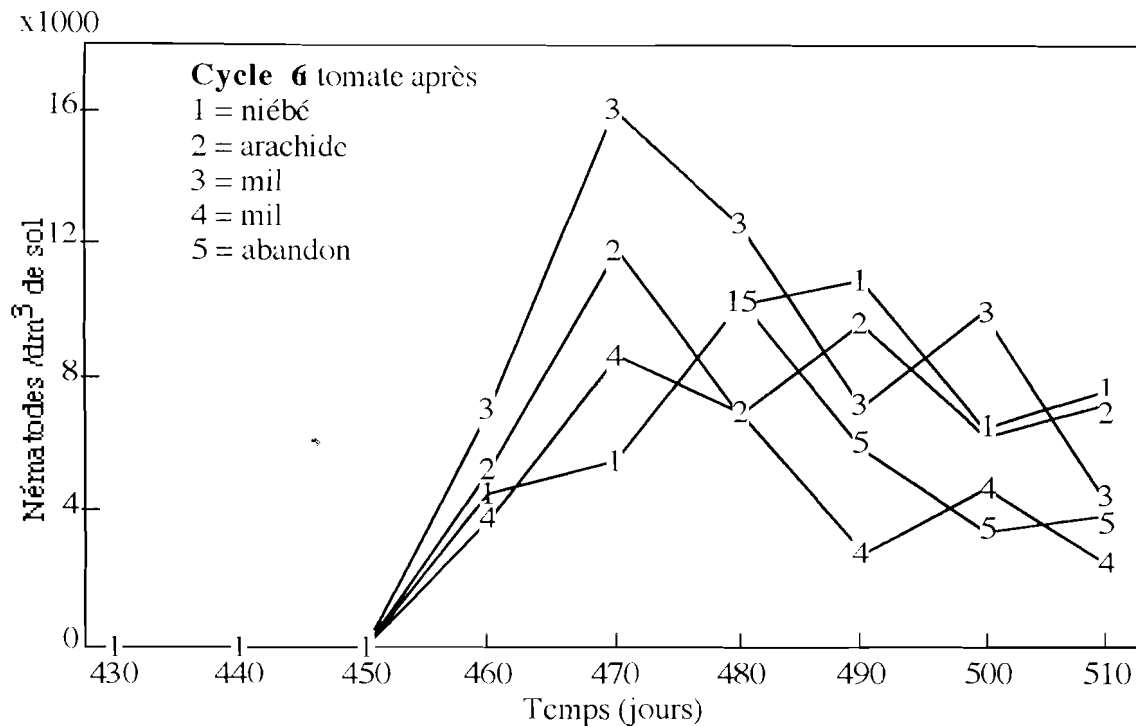


Figure 37 : évolution des populations telluriques de *Meloidogyne javanica* au cours du sixième cycle cultural.

Commentaire : il semble donc qu'il n'y ait pas eu d'effet du précédent cultural sur le développement des populations de *M. javanica* sur la culture de tomate. L'homogénéité de ces résultats s'explique en grande partie par l'hétérogénéité spatiale grandissante de l'infestation entre les diverses répétitions d'une même rotation. Cela dit, il semble que le développement des populations racinaires soient plus faibles après une culture de niébé qu'après les autres cultures. Le cas de la rotation 4 qui inclue la plus grande variété de cultures semble aussi donner des résultats intéressants.

g) septième cycle

Le septième cycle cultural met à nouveau en jeu une culture de tomate, quelle que soit la rotation. L'évolution des populations de *M. javanica* est parfaitement synchrone quelle que soit la rotation précédente, aussi bien dans le sol (Figure 38) que dans les racines (Figure 39). Cependant, les niveaux d'infestation de la tomate appartenant à la rotation incluant le niébé (rotation 1) étaient significativement plus faibles que ceux observés dans les autres cas (Figure 40).

Commentaire : comme dans le cas du quatrième cycle cultural, la synchronie des évolutions de populations indique que cette culture de tomate semble avoir effacé toutes les différences observées au cours des cycles précédents. Cependant, des différences dans les niveaux d'infestation perdurent et montrent l'effet résiduel du niébé. En fait, la rotation qui inclue cette culture correspond à une culture continue de plantes sensibles (tomate et niébé) qui

développe de telles populations de nématodes que les plantes qui suivent s'affaiblissent et ces populations ne parviennent plus à les multiplier.

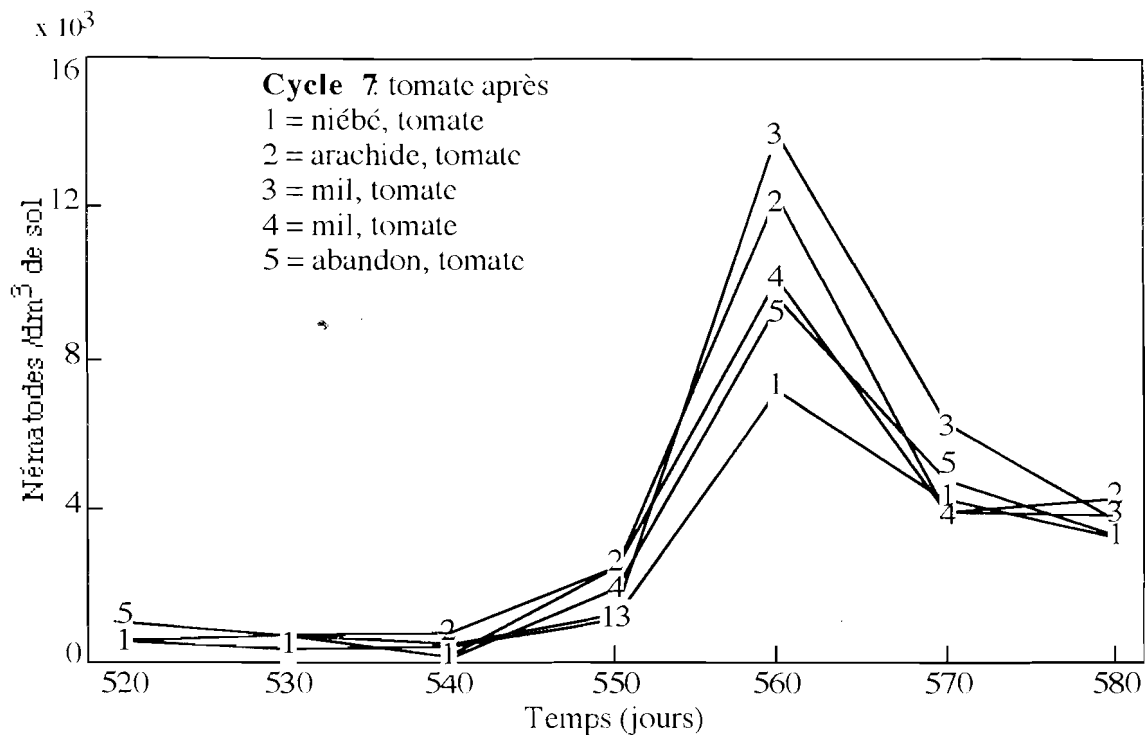


Figure 38 : évolution des populations telluriques de *Meloidogyne javanica* au cours du septième cycle cultural.

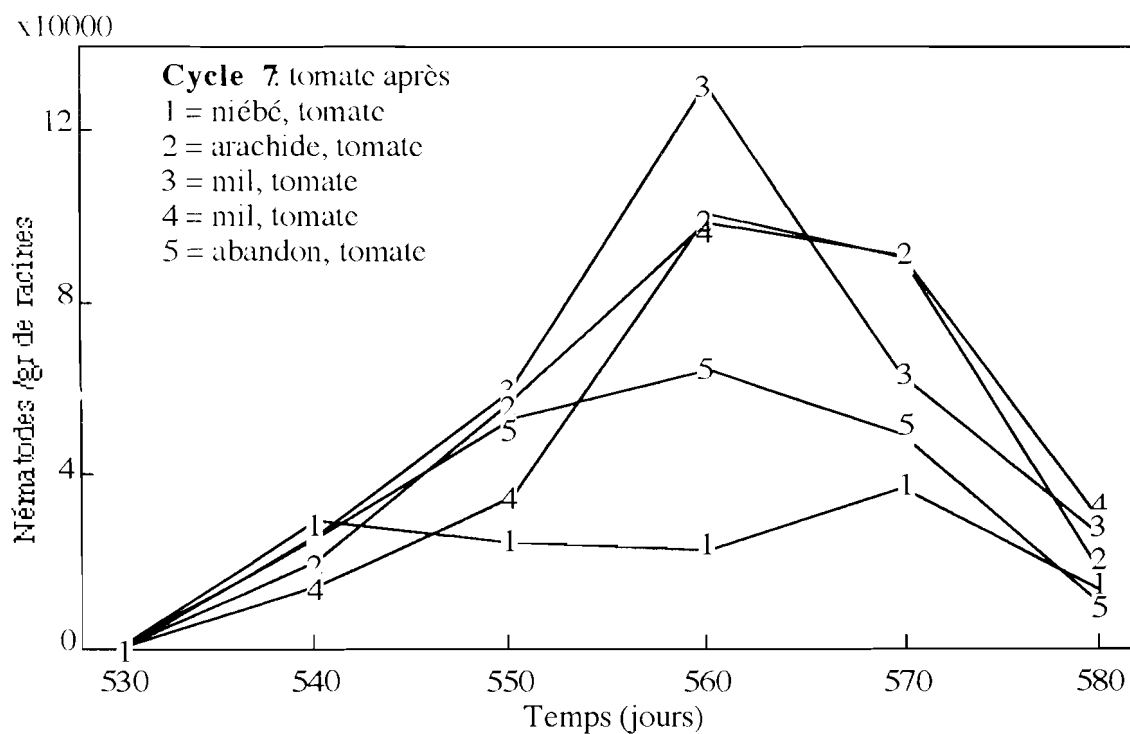


Figure 39 : évolution des populations racinaires de *Meloidogyne javanica* au cours du septième cycle cultural.

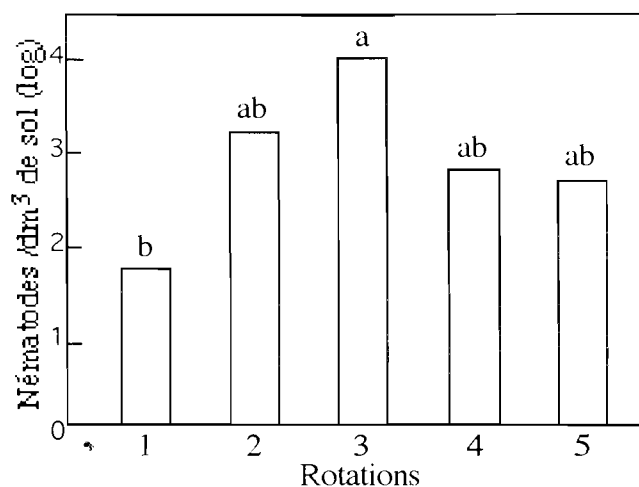


Figure (40) : populations telluriques cumulées de *Meloidogyne javanica* à la fin du septième cycle cultural (les histogrammes suivis d'une même lettre ne sont pas significativement différents, $p > 5\%$). Rotations 1, 2, 3, 4, 5 = voir la légende dans la figure 39.

2.4. Synthèse : développement des populations de nématodes et comparaison des cycles de culture de tomate

Cette étude permet de distinguer trois types d'évolution des populations de *M. javanica* :

- les évolutions sur un cycle de cultures sensibles à la suite d'un précédent sensible : exemple du premier cycle de tomate, des cycles de niébé et des cycles de tomate après niébé ou tomate. Dans ces cas, les populations de *M. javanica* suivent une dynamique très classique qui correspond à un déroulement normal des cycles biologiques du nématode : baisse des niveaux de population dans le sol due à la pénétration des juvéniles dans les racines; production de la nouvelle génération de juvéniles après 30 à 40 jours; baisse en fin de cycle cultural due à une perte d'activité physiologique de la plante hôte.
- les évolutions sur un cycle de cultures non sensibles : exemple des cultures de mil, d'arachide et d'oignon. Dans ces cas, les populations de *M. javanica* diminuent jusqu'à un niveau non détectable dans le sol.
- les évolutions sur un cycle de tomate après un cycle de cultures non sensibles. Dans ces cas, la dynamique des populations de *M. javanica* n'est pas comparable à celle qui se produit dans le premier cas. On observe des évolutions qui semblent dépendre du précédent cultural.

Ainsi, les populations de *M. javanica* se sont fortement développées (Figure 41) sur les cycles de tomate mis en place juste après les cultures non sensibles (cycles 3 et 6). En outre, les taux de multiplication étaient beaucoup plus élevés après une culture de mil et/ou d'arachide (rotations 2, 3 et 4) qu'après une culture de niébé, d'oignon ou une jachère (rotations 1 et 5). En revanche, les taux de multiplication étaient faibles sur les cycles de tomate mis en place après une culture identique (cycles 4 et 7).

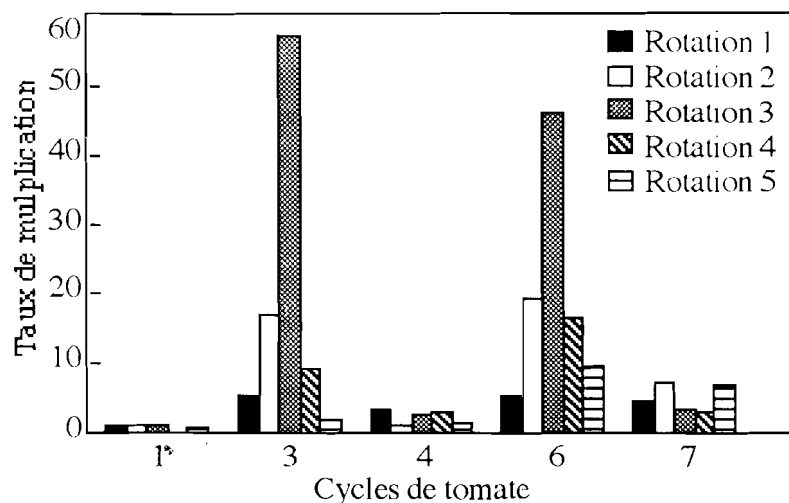


Figure 41 : taux de multiplication (Pf/Pi) des populations de *Meloidogyne javanica* à la fin des différents cycles de tomate.

Ce résultat est tout à fait comparable à celui observé dans l'étude des populations de *M. javanica* au cours de successions de cultures sensibles : la capacité d'une plante sensible à multiplier des inoculums faibles et, au contraire, son incapacité à multiplier des inoculums élevés. Ce phénomène peut avoir au moins deux explications : d'une part l'incapacité physiologique d'une plante, à un stade végétatif donné, à surmonter une pression parasitaire trop élevée, d'autre part une régulation naturelle de la population initiale soumise à une compétition géographique vis à vis des sites de pénétration potentiel des juvéniles dans les racines.

Cela dit, l'évolution croissante des populations de *M. javanica* au fur et à mesure des cycles culturaux est, toutes rotations confondues, tout à fait significative (Figure 42).

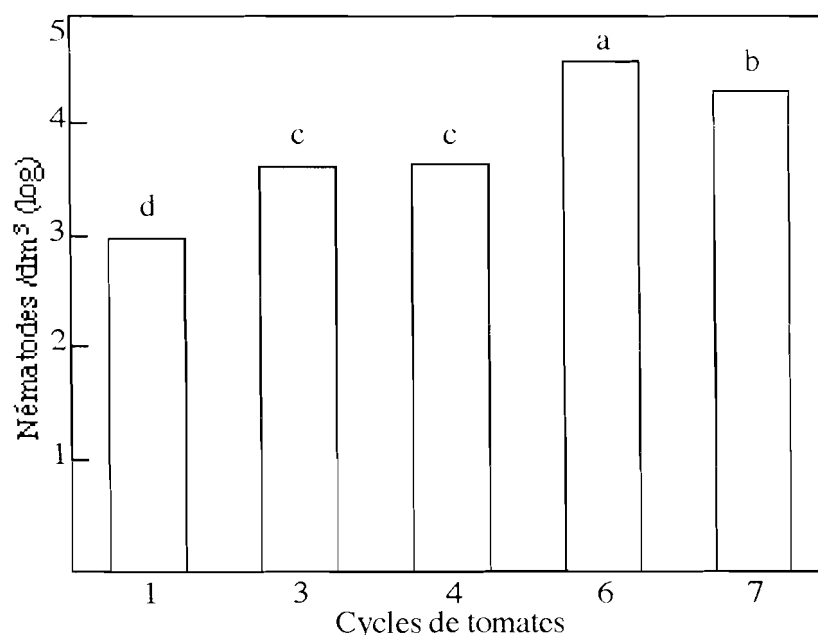


Figure 42 : populations telluriques cumulées de *Meloidogyne javanica* à la fin de chaque cycle de tomate toutes rotations confondues (les histogrammes suivis d'une même lettre ne sont pas significativement différents, $p > 5\%$).

INFESTATION DE *MELOIDOGYNE* *JAVANICA* PAR *PASTEURIA* *PENETRANS*

Lors de prospections dans les régions maraîchères du Sénégal (Matcille *et al.*, 1995) il a été observé que les proportions de juvéniles de *Meloidogyne* spp. parasités par *P. penetrans* étaient variables selon la culture. Deux hypothèses avaient été émises : *i*) la plante agirait sur l'attachement des spores sur les juvéniles dans le sol par le biais de ses exsudats racinaires (effet direct) dont les composants glucidiques participeraient aux mécanismes d'adhésion cuticulaire lectine-sucres, ou bien *ii*) le degré de sensibilité de la plante à *Meloidogyne* spp. (effet indirect) déterminerait le développement des populations de nématodes qui fixerait celui des populations de *P. penetrans* (complexe de parasitismes obligatoires).

L'objet de ces études est de comprendre les mécanismes dynamiques des populations qui déterminent la production de *P. penetrans* en fonction des populations de *M. javanica* et de montrer l'incidence de la plante sur cette production, afin de pouvoir établir les bases d'un modèle de dynamique de population proie-prédateur adapté au complexe *Meloidogyne - Pasteuria*.

Dans ce chapitre, nous essaierons de déterminer, en conditions contrôlées, les éléments de base constitutifs de la production de *P. penetrans* : effet des densités initiales en *M. javanica*, sensibilité de la plante hôte, incidence du précédent cultural.

1. INCIDENCE DES DENSITÉS INITIALES EN JUVÉNILES DE *MELOIDOGYNE JAVANICA* ET EN SPORES DE *PASTEURIA PENETRANS*

Cette étude avait pour objectif d'évaluer les capacités de production en spores de *P. penetrans* par *M. javanica*, et de préciser l'effet de l'encombrement initial des juvéniles en spores sur cette production.

Pour ce faire, des inoculums variables en juvéniles de *M. javanica* et en spores de *P. penetrans* (Tableau 9) ont été apportés à des plants de tomate une semaine après leur repiquage en pots (cf. chapitre "Matériels et méthodes").

Tableau 9: descriptif des inoculum de *Meloidogyne javanica* et de *Pasteuriapenetrans* appliqués.

Objets	Nombre de juvéniles de <i>M. javanica</i>	Nombre de spores de <i>P. penetrans</i>
M1P0	$3 \cdot 10^2$	0
M1P1	$3 \cdot 10^2$	$3 \cdot 10^5$
M1P2	$3 \cdot 10^2$	$3 \cdot 10^7$
M2P0	$3 \cdot 10^3$	0
M2P1	$3 \cdot 10^3$	$3 \cdot 10^5$
M2P2	$3 \cdot 10^3$	$3 \cdot 10^7$

Les plants ont été prélevés et les analyses effectuées cinq semaines après l'inoculation.

1.1. Symptômes

Le nombre de galles (Figure 43) était significativement supérieur dans le cas de l'inoculum en *M. javanica* le plus important (M2 = 3000 juvéniles).

Dans ce cas, le niveau de l'inoculum en *P. penetrans* ne semble pas avoir eu d'effet. En revanche, l'apport croissant de spores de *P. penetrans* a eu tendance à diminuer l'indice de galles lorsque les plants de tomate ont reçu les plus faibles inoculum de *M. javanica* (M1 = 300 juvéniles).

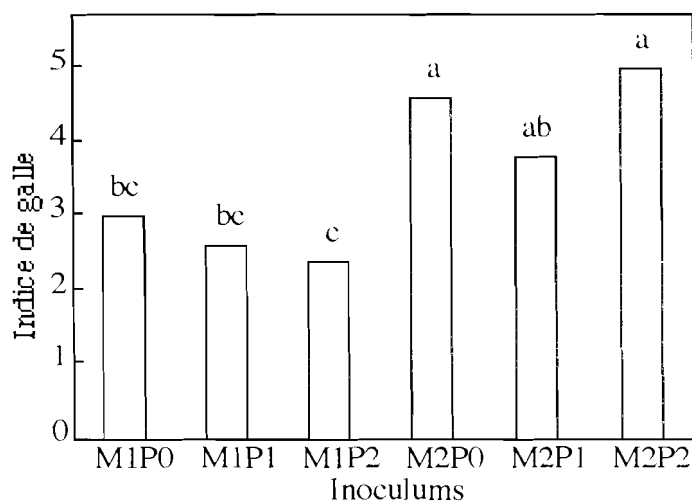


Figure 43: indices de galle relevés sur des plants de tomate inoculés avec diverses quantités de juvéniles de *Meloidogyne javanica* et de spores de *Pasteuriapenetrans* (les histogrammes suivis d'une même lettre ne sont pas significativement différents, $p > 5\%$).

1.2. Développement des populations de *Meloidogyne javanica*

Que ce soit dans le sol (Figure 44A) ou dans les racines (Figure 44B), les niveaux d'infestation en *M. javanica* étaient plus importants dans le cas de l'inoculum élevé en *M. javanica* (M2), mais la taille de l'inoculum en *P. penetrans* ne semble pas avoir eu d'effet.

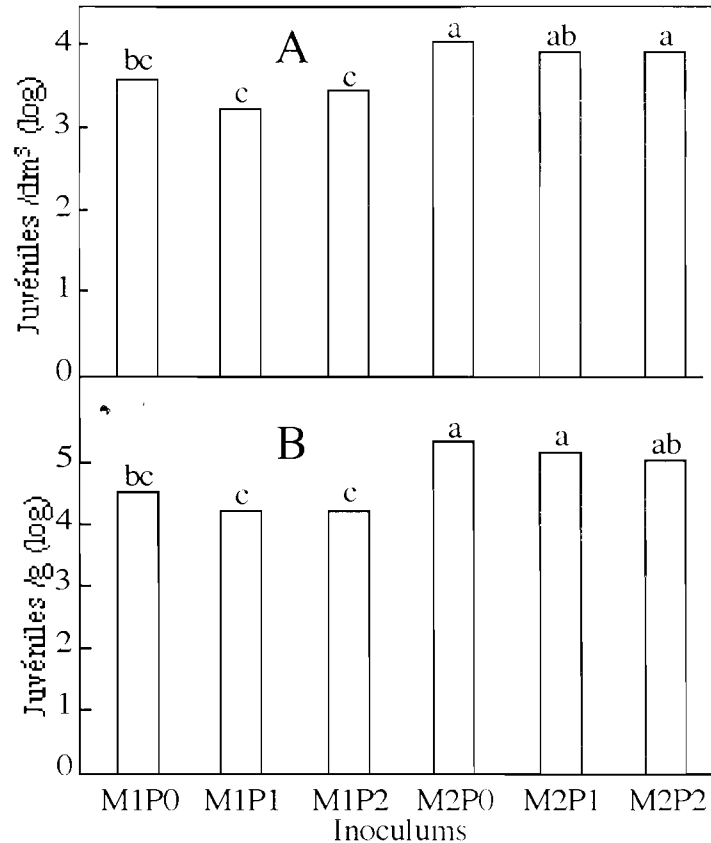


Figure 44 : populations finales dans le sol (A) et dans les racines (B) des plants de tomate inoculés avec diverses quantités de juvéniles de *Meloidogyne javanica* et de spores de *Pasteuria penetrans* (les histogrammes suivis d'une même lettre ne sont pas significativement différents, $p > 5\%$).

Cependant, il s'avère qu'en absence de *P. penetrans* (Tableau 10), l'inoculum le plus élevé en *M. javanica* (M2 = 3000 juvéniles) s'est moins multiplié que l'inoculum le plus faible (M1 = 300 juvéniles); dans tous les cas, les deux inoculums de *M. javanica* se sont moins multipliés en présence de *P. penetrans*.

Tableau 10 : taux de multiplication (P_f/P_i) selon les inoculums en *Meloidogyne javanica* et en *Pasteuria penetrans* (les données suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes, $p > 5\%$).

Inoculums	M1P0	M1P1	M1P2	M2P0	M2P1	M2P2
Taux de multiplication	98,1 a	33 b	30,7 b	33,6 b	21,3 bc	19,9 c

1.3. Infestation par *Pasteuria penetrans*

Quelque soit le niveau d'inoculum en *M. javanica*, le niveau de l'inoculum en *P. penetrans* n'a eu aucun effet sur le pourcentage de juvéniles parasités (Figure 45). Par contre, la proportion de juvéniles parasités était très significativement supérieure dans le cas de l'inoculum le plus faible en *M. javanica* (M1).

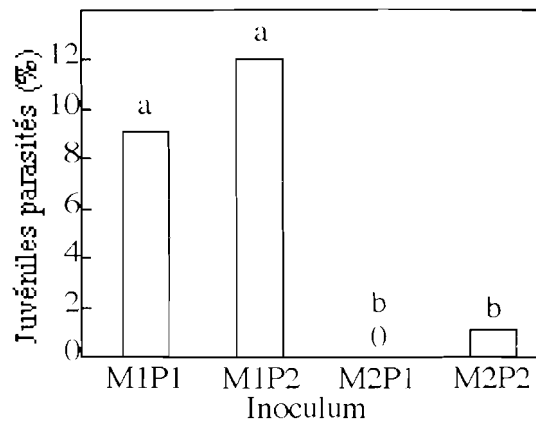


Figure 45 : pourcentages de juvéniles parasités dans le sol des plants de tomate inoculés avec diverses quantités de juvéniles de *Meloidogyne javanica* et de spores de *Pasteuriapenetrans* (les histogrammes suivis d'une même lettre ne sont pas significativement différents, $p > 5\%$).

2. INCIDENCE DE LA PLANTE HÔTE SUR L'INFESTATION PAR *PASTEURIA PENETRANS*

2.1. Objectifs et protocole

L'objectif de cette étude était d'étudier la variabilité de la production des *P. penetrans* en fonction de la sensibilité de la plante hôte à *M. javanica*. Les plantes hôtes étaient la tomate, l'aubergine africaine et le gombo. L'inoculum de *M. javanica* était composé de 1000 juvéniles par pot dont 70% étaient parasités par *P. penetrans*. Cet inoculum était confectionné à partir d'une suspension de $10^6 \cdot \text{ml}^{-1}$ spores de *P. penetrans* pour 1000 juvéniles de *M. javanica*. Les plants ont été prélevés cinq semaines après leur inoculation.

2.2. Symptômes

Les galles étaient significativement plus abondantes sur les racines de tomate que sur les racines des deux autres cultures, qui ne montre aucune différence significative entre elles (Figure 46).

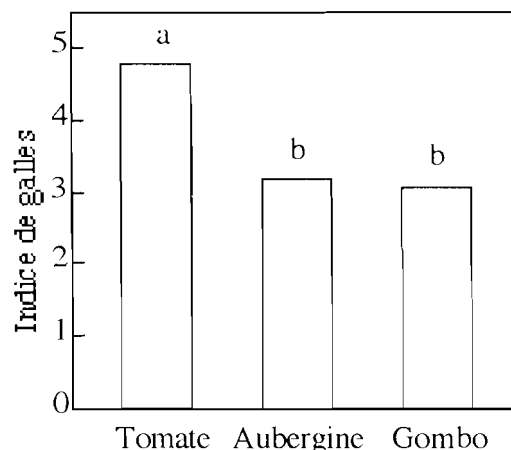


Figure 46 : indices de galles relevés sur les différentes cultures maraîchères infestées par des juvéniles de *Meloidogyne javanica* parasités par *Pasteuriapenetrans* (les histogrammes suivis d'une même lettre ne sont pas significativement différents, $p > 5\%$).

2.3. Développement de la population de *Meloidogyne javanica*

Cinq semaines après l'inoculation, la population de juvéniles était significativement plus importante dans le sol (Figure 47A) et dans les racines (Figure 47B) de tomate. Dans le cas particulier de l'infestation racinaire, les racines d'aubergine africaine étaient moins parasitées que les racines de gombo. En conséquence, le taux de multiplication (Pf/Pi) des juvéniles de *M. javanica* était très supérieur sur tomate que sur gombo puis aubergine africaine (Figure 48).

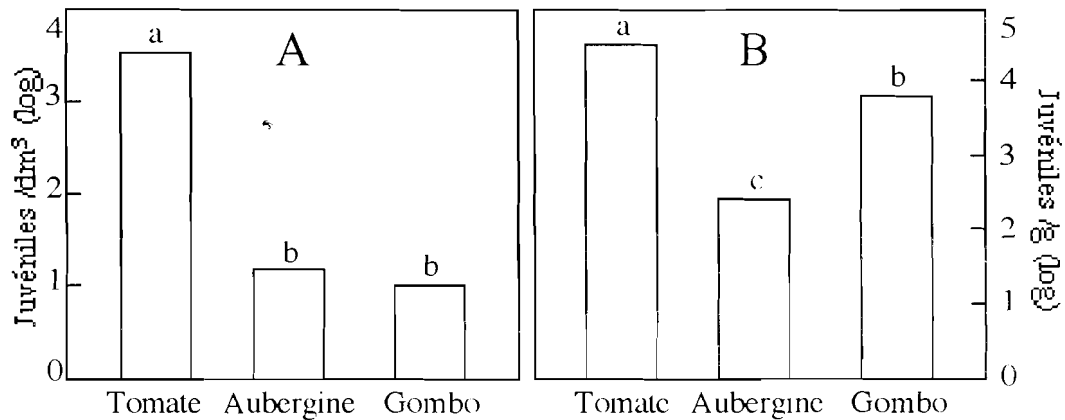


Figure 47 : populations finales dans le sol (A) et dans les racines (B) sur les différentes cultures maraichères infestées par des juvéniles de *Meloidogyne javanica* parasités par *Pasteuriapenetrans* (les histogrammes suivis d'une même lettre ne sont pas significativement différents, $p > 5\%$).

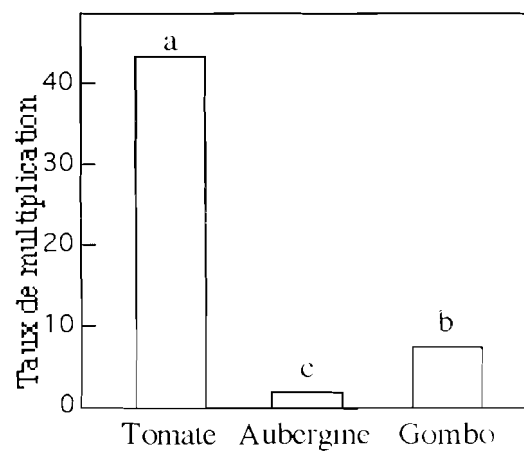


Figure 48 : taux de multiplication (Pf/Pi) sur les différentes cultures maraichères infestées par des juvéniles de *Meloidogyne javanica* parasités par *Pasteuriapenetrans* (les histogrammes suivis d'une même lettre ne sont pas significativement différents, $p > 5\%$).

2.4. Infestation par *Pasteuria penetrans*

Aucun juvénile de *M. javanica* n'était parasité par *P. penetrans* dans le sol prélevé sur les plants de gombo (Figure 49A et B). En revanche, c'est sur tomate que les juvéniles parasités étaient les plus nombreux et que la proportion de juvéniles parasités sur la population totale était la plus importante.

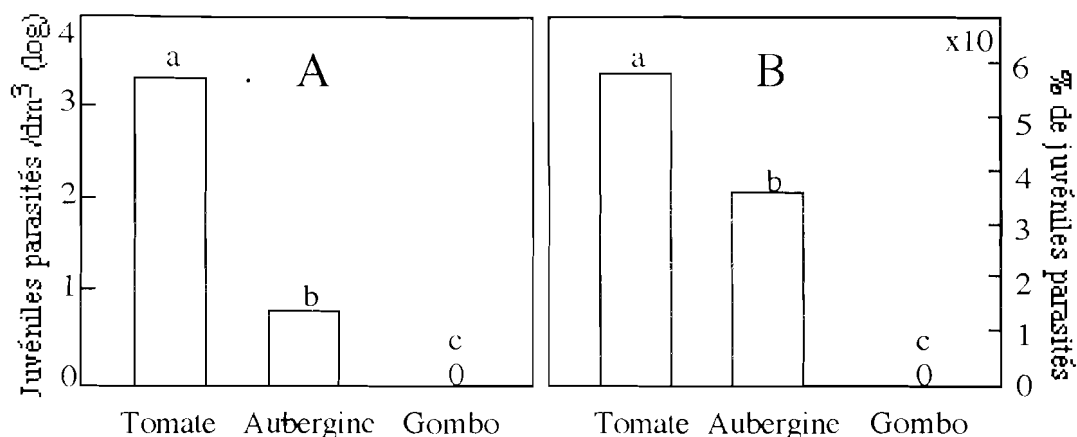


Figure 49 : population finale (A) et pourcentage (B) de juvéniles de *Meloidogyne javanica* parasités par *Pasteuria penetrans* sur les différentes cultures maraîchères (les histogrammes suivis d'une même lettre ne sont pas significativement différents, $p > 5\%$).

3. INCIDENCE D'UN PRÉCÉDENT CULTURAL SUR LA PRODUCTION DE PASTEURIA PENETRANS

3.1. Objectifs et protocole

Cette étude avait pour objectif d'étudier l'effet de précédents culturels sur la production de *P. penetrans* par *M. javanica* parasitant des racines de tomate.

Le protocole expérimental était identique à celui mis en place pour l'étude de l'effet des précédents de cultures sensibles sur le parasitisme de plants de tomate (cf. chapitre "Sensibilité de plantes maraîchères et pluviales à *Meloidogyne javanica*"). Les précédents de cultures non sensibles (arachide, mil et oignon) n'ont pas été testés puisqu'ils ne multipliaient pas *M. javanica*.

Dans cette étude, l'inoculum de *M. javanica* était composé de 500 juvéniles par pot dont 70% étaient parasités par *P. penetrans*. Cet inoculum était confectionné à partir d'une suspension de 10^6 ml^{-1} spores de *P. penetrans* pour 1000 juvéniles de *M. javanica*. Les plants ont été prélevés quatre semaines après l'inoculation.

3.2. Production de *Pasteuria penetrans*

La production de *P. penetrans* a été évaluée par le nombre de juvéniles de la deuxième génération parasités par *P. penetrans* dans le sol et par l'effectif de spores contenues dans les femelles.

Par comparaison au précédent tomate, la population de juvéniles parasités était significativement plus importante après un précédent aubergine africaine ou un précédent gombo (Figure 50). En revanche, le précédent pastèque ne favoriserait pas le parasitisme de *M. javanica* par *P. penetrans*.

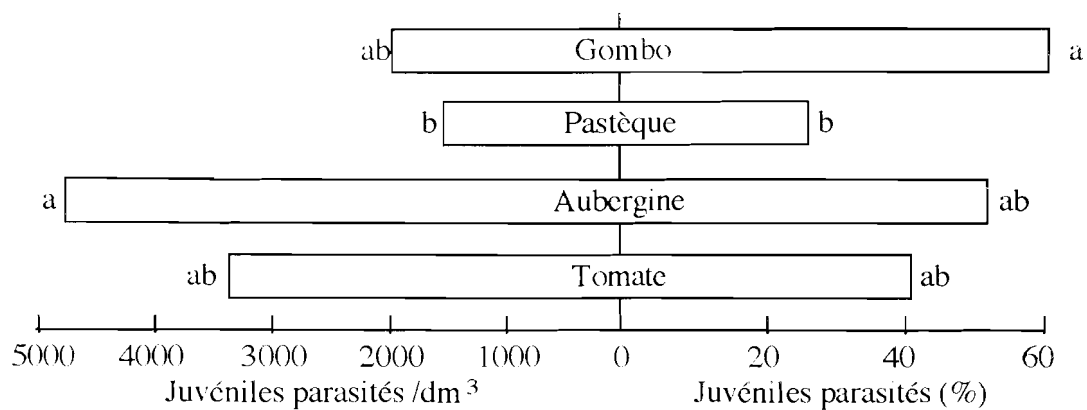


Figure 50 : incidence du précédent cultural sur le parasitisme de *Meloidogyne javanica* par *Pasteuriapenetrans* (les histogrammes suivis d'une même lettre ne sont pas significativement différents, $p > 5\%$).

L'effectif moyen de spores de *P. penetrans* dans les femelles de *M. javanica* était très important dans le cas d'un précédent pastèque, atteignant plus de 2,5 millions de spores (Figure 51). C'est après une culture de tomate que cet effectif était le plus faible avec un peu plus de 500 000 spores par femelle. Les effectifs étaient intermédiaires après aubergine africaine et gombo.

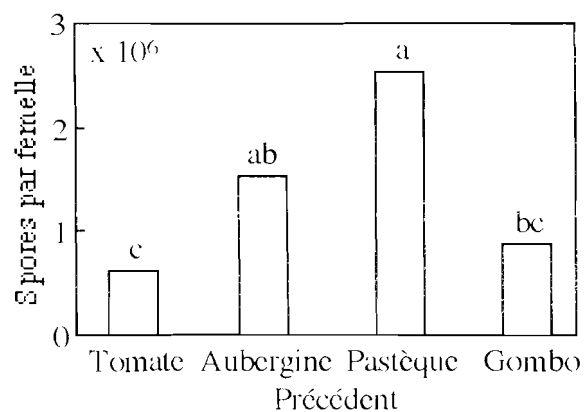


Figure 51 : incidence du précédent cultural sur la production de *Pasteuriapenetrans* par les femelles de *Meloidogyne javanica* (les histogrammes suivis d'une même lettre ne sont pas significativement différents, $p > 5\%$).

4. SYNTHÈSE

Dans les conditions expérimentales utilisées, il est clair que l'efficacité de *P. penetrans* n'est pas lié à la taille de sa population, mais plus à la densité de spores inoculées par juvénile de *M. javanica*, et surtout à l'effectif de la population en juvéniles de *M. javanica* et du pouvoir de la plante à multiplier cette population.

En effet, comme nous l'avons noté dans une étude précédente, les plantes, à un stade donné, peuvent être considérablement affaiblies par des inoculums trop élevés et, de ce fait, moins aptes à multiplier ces inoculums. C'est ainsi que l'inoculum de 3000 juvéniles a été 3 fois

moins multiplié que l'inoculum de 300 juvéniles. Mais *P. penetrans* a mieux contrôlé l'inoculum faible que l'inoculum élevé puisqu'il a réduit le premier de 66 à 69% alors qu'il n'a réduit le second que de 36 à 41%, les densités de *P. penetrans* (nombre de spores pour un juvénile inoculé) étant plus élevées dans le premier cas. Il serait donc possible, selon le niveau des populations en nématodes, d'établir une relation de proportionnalité entre la densité de spores inoculées par juvénile et le taux de multiplication de la population de *M. javanica*, à condition d'étendre la gamme d'inoculum en *M. javanica* et en *P. penetrans* (Figure 52). Cette relation serait du type :

$$Pf/Pi = Ti - \text{Log } D$$

avec Ti = taux de multiplication d'une population initiale "i" sans *Pasteuria* et D = densité de spores dans le sol par juvénile.

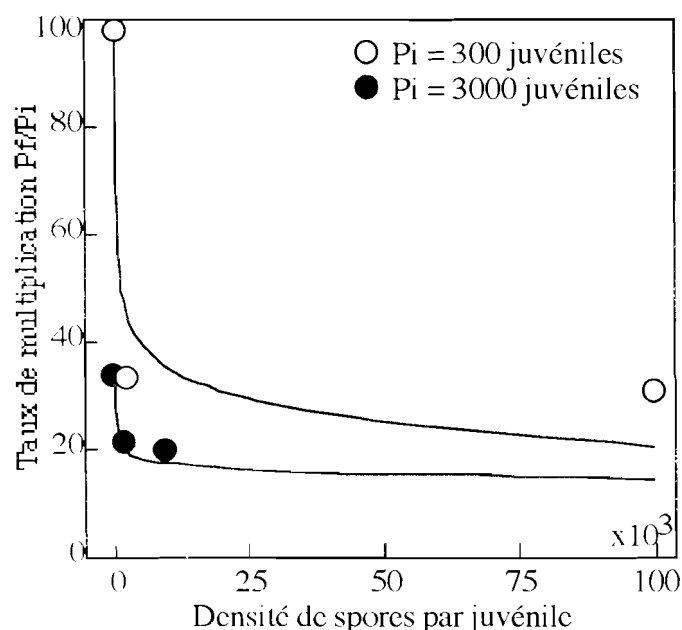


Figure 52 : évolution du taux de multiplication de la population de *Meloidogyne javanica* en fonction de la densité de spores de *Pasteuria penetrans* par juvénile et du niveau de la population initiale en juvéniles.

Les plantes hôtes de *M. javanica* ont des effets tout à fait évidents sur la production de *P. penetrans*. Ces effets varient selon la plante : les trois cultures utilisées (tomate, aubergine africaine et gombo) illustrent trois effets différents.

La tomate présente non seulement le plus fort potentiel de multiplication de *M. javanica*, mais a permis aussi la plus forte production de spores de *P. penetrans* qui s'est traduite par un pourcentage élevé de juvéniles parasités dans la deuxième génération. A l'opposé, le gombo, certes moins sensible à *M. javanica* mais qui a tout de même décuplé l'inoculum entre les deux générations, n'a permis aucune production de *P. penetrans*. En revanche, l'aubergine africaine, qui a montré la plus faible sensibilité à *M. javanica*, a permis une production intermédiaire de *P. penetrans*. Par conséquent, l'aubergine africaine présenterait, dans les conditions expérimentales utilisées, une productivité en *P. penetrans* (taux de multiplication de *M. javanica* / pourcentage de juvéniles parasités) près de 20 fois supérieure à celle de la tomate. Ce résultat

est à rapprocher des observations faites lors d'une enquête dans les zones maraîchères du Sénégal (Mateille *et al.*, 1995) qui a révélé que les plus fortes concentrations de juvéniles de *Meloidogyne* spp. parasités par *P. penetrans* se trouvaient sous culture d'aubergine africaine. Cet effet de la plante hôte à *Meloidogyne* spp. sur le parasitisme par *P. penetrans* a aussi été observé par Hewlett *et al.* (1994), Tzortzakakis *et al.* (1995) et Ko *et al.* (1995).

Outre la plante hôte, les précédents culturels ont aussi des effets très marqués sur la production de *P. penetrans*. Cela se traduit par une productivité de spores beaucoup plus importante après aubergine africaine ou gombo qu'après tomate. Cet effet peut s'expliquer par une amélioration de l'activité physiologique racinaire de la tomate par les exsudats racinaires des cultures précédentes. Cette intensification physiologique aurait pour conséquence une meilleure attraction racinaire des juvéniles (augmentation du taux de pénétration des juvéniles entraînant une augmentation du nombre de femelles parasitées par *P. penetrans*), et/ou une meilleure nutrition des juvéniles favorisant la germination de *P. penetrans* dans le nématode (augmentation du nombre de spores par femelle), qui, rappelons le, n'interviendrait qu'après que le nématode ait commencé à se nourrir dans la racine (Sayre, 1980).

Le cas de la pastèque est plus difficile à comprendre puisque ce précédent culturel permet une production très importante de spores par femelle de *M. javanica* alors que le pourcentage de juvéniles parasités est faible. Ce précédent pourrait ralentir le cycle biologique de *M. javanica* : le jour du prélèvement, les femelles saines auraient encore produit peu d'oeufs (d'où une population de juvéniles faible dans le sol) et les femelles parasitées ne se seraient pas encore déchirées (effectif de spores élevé dans les femelles) pour répandre les spores dans le sol (pourcentage faible de juvéniles parasités).

ÉVOLUTION AU CHAMP DES POPULATIONS DE *MELOIDOGYNE* *JAVANICA* PARASITÉES PAR *PASTEURIA PENETRANS*

Après avoir tenté de déterminer, en conditions contrôlées, les éléments de base qui déterminent la production*de *P. penetrans*, nous nous proposons maintenant de voir, en conditions naturelles du champ, comment évolue dans le temps cette production en fonction de la sensibilité de la plante et du précédent cultural.

1. EFFETS DE SUCCESSIONS DE CULTURES SENSIBLES

1.1. Objectifs

Il s'agissait d'étudier l'effet de successions de cultures sensibles sur l'évolution des populations telluriques de juvéniles de *M. javanica* parasités par *P. penetrans*. Le protocole (plantes maraîchères, sensibles à *M. javanica*, et successions comparées) était identique à celui de l'étude précédente sur l'évolution des populations totales de *M. javanica* (cf. Chapitre "Évolution des populations de *Meloidogyne javanica* au champ"), à savoir :

Cycles	1	2	3
Successions			
1	Aubergine	Tomate	Aubergine
2	Tomate	Tomate	Tomate
3	Pastèque	Tomate	Pastèque
4	Gombo	Tomate	Gombo

1.2. Évolution des populations de juvéniles de *M. javanica* parasités par *P. penetrans*

a) premier cycle:

Les populations de juvéniles parasités sont restées relativement constantes sur les cultures de pastèque et de gombo tout au long du cycle cultural (Figure 53). Par contre, sur aubergine africaine et tomate, on distingue deux phases: une première phase de croissance pendant les 30 premiers jours, puis une phase décroissante jusqu'à la fin du cycle cultural.

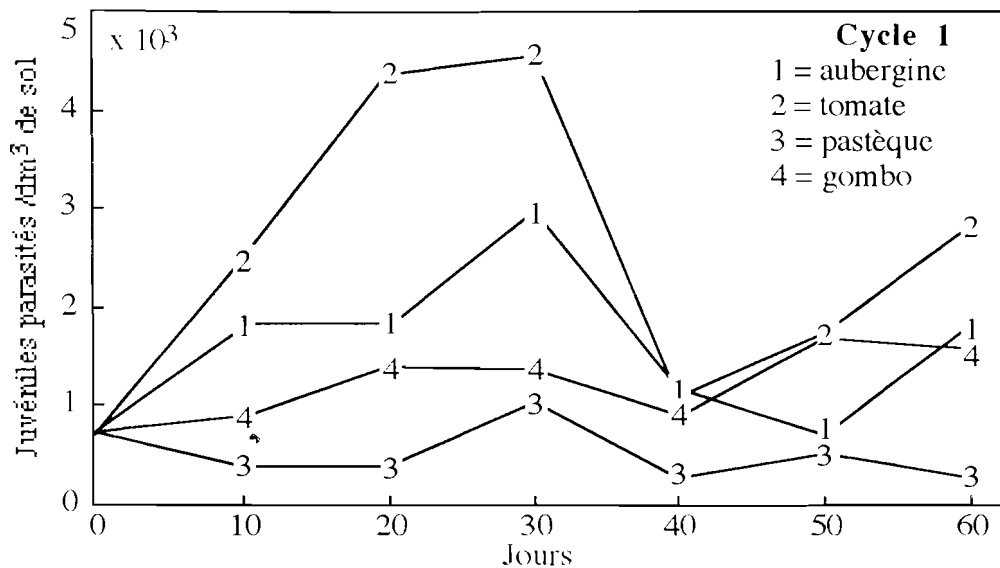


Figure 53 : évolution des populations telluriques de *Meloidogyne javanica* parasitées par *Pasteuriapenetrans* au cours du premier cycle cultural.

En revanche, l'évolution de la proportion de juvéniles parasités (nombre de juvéniles parasités / nombre total de juvéniles) était relativement constante (entre 50 et 80%) tout au long du cycle cultural et n'était jamais différente entre les 4 cultures quelle que soit la date de prélèvement (Figure 54). Cependant, les proportions mesurées sur tomate et aubergine africaine étaient le plus souvent situées dans les valeurs les plus faibles, alors que celles mesurées sur pastèque et gombo étaient souvent situées dans les valeurs les plus fortes.

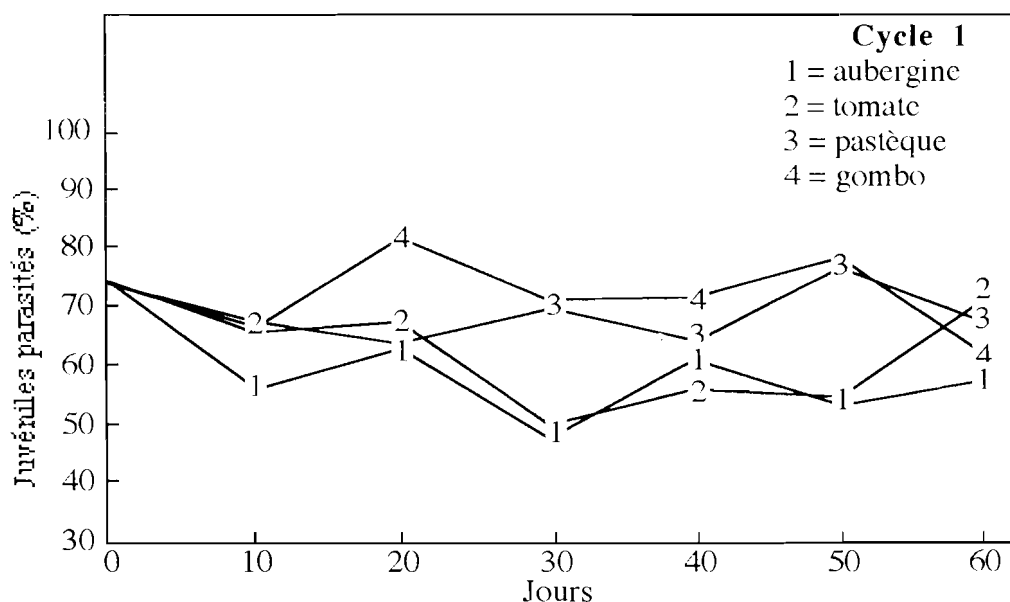


Figure 54 : évolution de la proportion de juvéniles de *Meloidogyne javanica* parasités par *Pasteuriapenetrans* au cours du premier cycle cultural.

Commentaire:

Sur les deux solanacées (tomate et aubergine africaine), l'évolution des populations de juvéniles de *M. javanica* parasités par *P. penetrans* est caractéristique de l'évolution de populations saines: croissance en début de cycle cultural sur une durée équivalente au cycle du nématode (30 jours environ), puis décroissance de la population certainement due à l'affaiblissement physiologique de la plante hôte en fin de cycle cultural.

Mais la proportion de juvéniles parasités reste constante au cours du temps, ce qui veut dire que le nombre de juvéniles parasités par *P. penetrans* suit l'évolution du nombre de juvéniles totaux. Cependant, il semblerait que la proportion de juvéniles parasités serait plus élevée sur pastèque et gombo alors que la multiplication des juvéniles est moins importante sur ces cultures.

b) deuxième cycle:

Le deuxième cycle a mis en jeu une culture de tomate sur toutes les parcelles.

Au cours de ce cycle, les populations de juvéniles de *M. javanica* parasités par *P. penetrans* étaient environ 3 fois moins importantes qu'au cours du cycle précédent (Figure 55). Mais, leur évolution était à peu près identique quelle que soit le précédent cultural: croissance des populations au cours des 40 premiers jours, puis forte diminution juste en fin du cycle cultural.

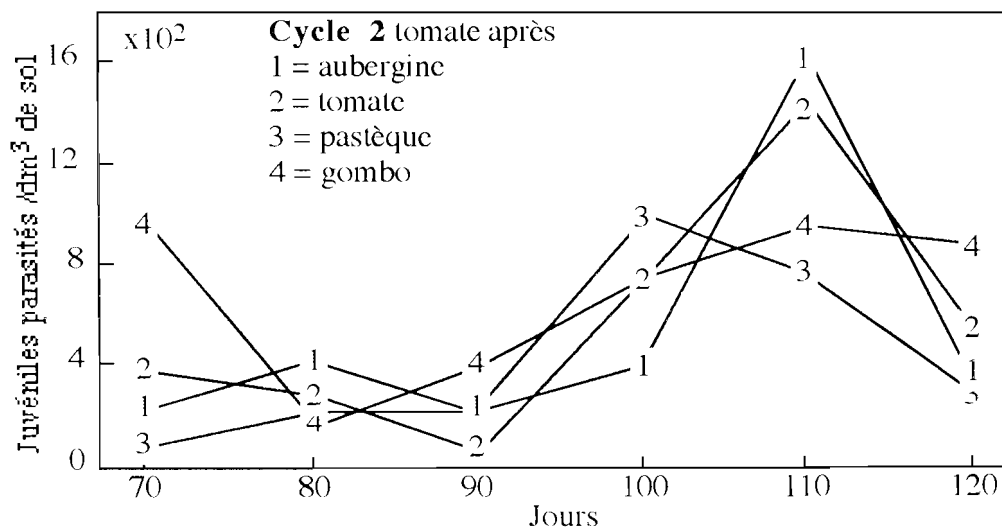


Figure 55 : évolution des populations telluriques de *Meloidogyne javanica* parasitées par *Pasteuria penetrans* au cours du deuxième cycle cultural.

Cependant, bien qu'aucune différence significative n'ait été détectée, les proportions de juvéniles parasités, globalement identiques à celles mesurées au cours du cycle précédent (50 à 80%), étaient variables dans le temps (Figure 56). Après aubergine africaine et pastèque, les proportions de juvéniles parasités ont augmenté au cours des 20 premiers jours, puis diminué. Nous avons observé la dynamique inverse après gombo. Après tomate, les proportions de juvéniles parasités étaient très fluctuantes.

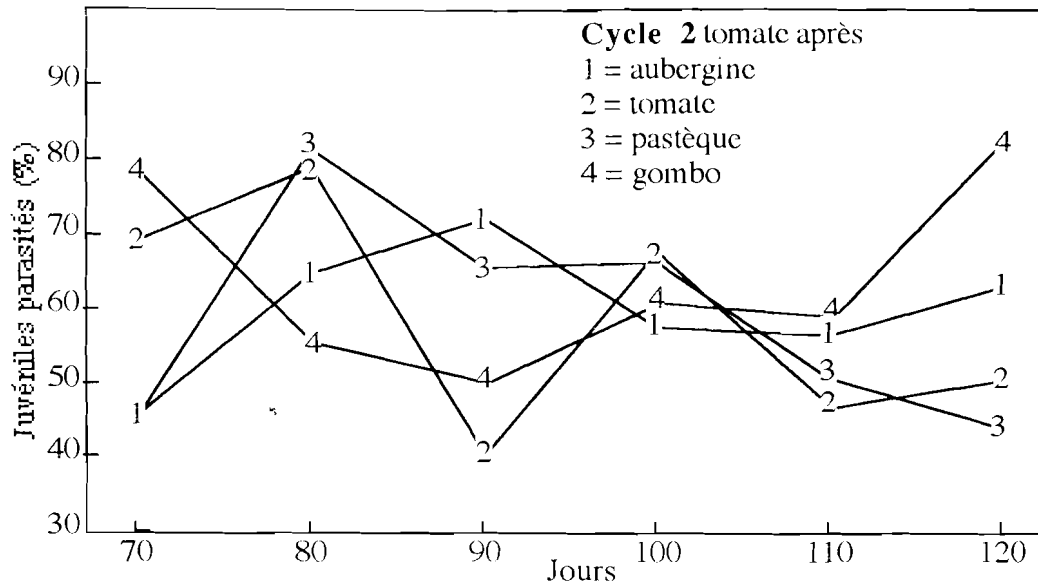


Figure 56 : évolution de la proportion de juvéniles de *Meloidogyne javanica* parasités par *Pasteuriapenetrans* au cours du deuxième cycle cultural.

Mais la proportion moyenne de juvéniles parasités sur l'ensemble du cycle était significativement plus importante après gombo qu'après les autres cultures (Figure 57).

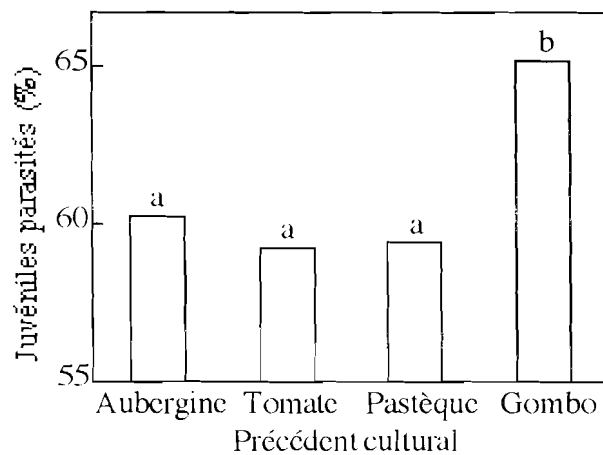


Figure 57 : proportions moyennes de juvéniles de *Meloidogyne javanica* parasités par *Pasteuriapenetrans* sur l'ensemble du deuxième cycle cultural (les histogrammes suivis d'une même lettre ne sont pas significativement différents, $p > 5\%$).

Commentaire

La culture de tomate semble effacer les différences observées au cours du cycle précédent entre les dynamiques de populations de juvéniles parasités sur les différentes cultures. Cependant, il est possible de détecter un "effet mémoire" du précédent cultural sur la proportion de juvéniles parasités: ainsi, la proportion supérieure de juvéniles parasités détectée sur gombo au cours du cycle précédent aurait permis une production plus importante des spores de *P. penetrans* dans le sol, entraînant un taux de parasitisme plus élevé des juvéniles de *M. javanica* produits au cours de ce cycle de tomate.

c) troisième cycle:

Les cultures mises en jeu au cours de ce cycle sont identiques au premier, à savoir l'aubergine africaine, la tomate, la pastèque et le gombo.

Les populations de *M. javanica* parasités ne se sont développées qu'au cours de la deuxième moitié du cycle cultural (Figure 58). Mais, elles se sont significativement plus développées sur tomate que sur les autres cultures après le 60ème jour de culture.

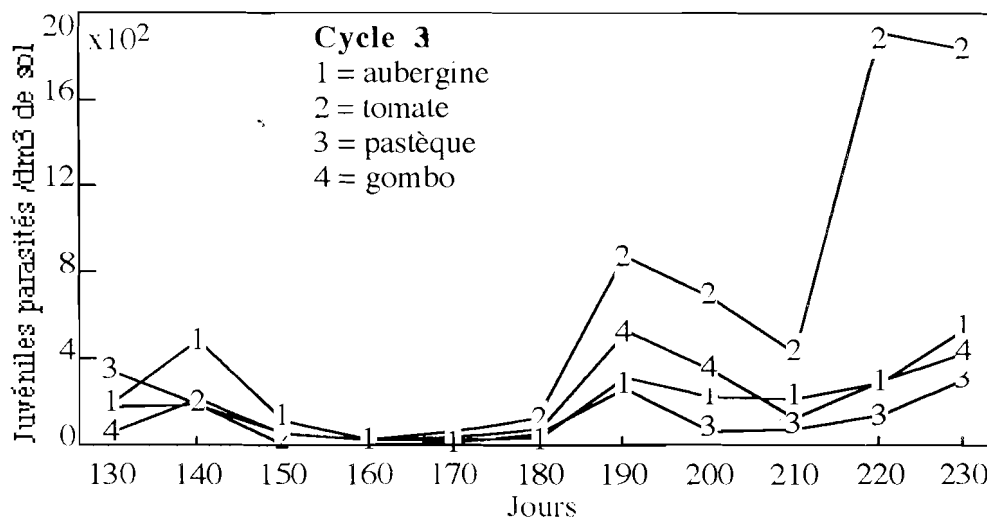


Figure 58: évolution des populations telluriques de *Meloidogyne javanica* parasités par *Pasteuriapenetrans* au cours du troisième cycle cultural.

Cependant, l'évolution des proportions de juvéniles parasités par *P. penetrans* n'était pas significativement différente entre les quatre cultures (Figure 59). Cependant, la proportion moyenne de juvéniles parasités sur l'ensemble du cycle cultural était plus élevée sur gombo et aubergine africaine. Notons tout de même une variabilité de l'infection par *P. penetrans* dans le temps: après une augmentation passagère au cours des 10 premiers jours, la proportion de juvéniles parasités ont diminué au cours des 20 jours suivants. Par la suite, le taux de parasitisme est resté relativement constant entre 40 et 70%.

Commentaire

Aux niveaux d'infection près, les différences d'évolution des populations de juvéniles de *M. javanica* parasités par *P. penetrans* observées entre les cultures sont identiques à celles observées au cours du premier cycle cultural: développement plus important sur tomate que sur les autres cultures. Il en va de même pour les proportions de juvéniles parasités qui auraient tendance à être plus importantes sur gombo. Mais les différences sont beaucoup moins fortes qu'au cours du premier cycle cultural, sans doute à cause d'un "effet mémoire" du précédent tomate commun au quatre situations comparées qui a eu, dans ce cas, un effet homogénéisant.

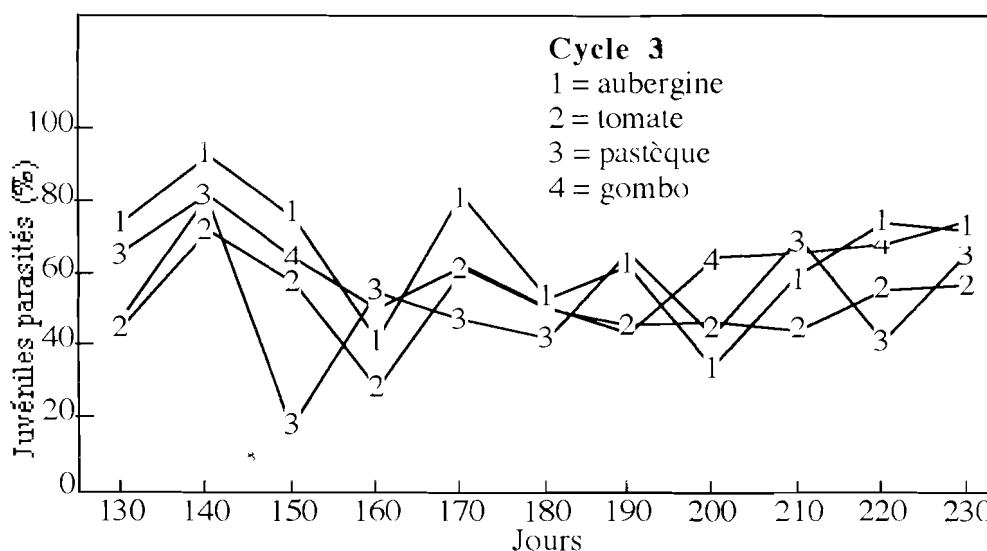


Figure 59 : évolution de la proportion de juvéniles de *Meloidogyne javanica* parasités par *Pasteuria penetrans* au cours du deuxième cycle cultural.

2. EFFETS DE ROTATIONS DE CULTURES À SENSIBILITÉS DIFFÉRENTES

2.1. Protocole d'étude

Il s'agissait d'étudier l'effet de rotations de cultures sensibles et de cultures pluviales sur l'évolution des populations telluriques de juvéniles de *M. javanica* parasités par *P. penetrans*. Le protocole (cultures et rotations comparées) était identique à celui de l'étude précédente sur l'évolution des populations totales de *M. javanica* (cf. Chapitre "Évolution des populations de *Meloidogyne javanica* au champ", p 57), à savoir :

Saisons	sèche	humide	sèche		humide	sèche	
Cycles	1	2	3	4	5	6	7
Rotations							
1	Tomate	Niébé	Tomate	Tomate	Niébé	Tomate	Tomate
2	Tomate	Arachide	Tomate	Tomate	Arachide	Tomate	Tomate
3	Tomate	Mil	Tomate	Tomate	Mil	Tomate	Tomate
4	Abandon	Arachide	Tomate	Tomate	Mil	Tomate	Tomate
5	Tomate	Oignon	Tomate	Tomate	Jachère nue	Tomate	Tomate

2.2. Évolution des populations de juvéniles de *M. javanica* parasités par *P. penetrans*

a) premier cycle:

Au cours de ce cycle, le dispositif de l'essai nous amenait à comparer deux situations: une culture de tomate et une friche d'abandon composée d'adventices.

Malgré le pic de multiplication de la population de juvéniles de *M. javanica* parasités au 10ème jour sur tomate et des niveaux de populations relativement faibles, les populations ne se

sont développées qu'à partir du 40^{ème} jour et n'étaient pas différentes entre les parcelles cultivées en tomate et celles sous friche d'abandon (Figure 60).

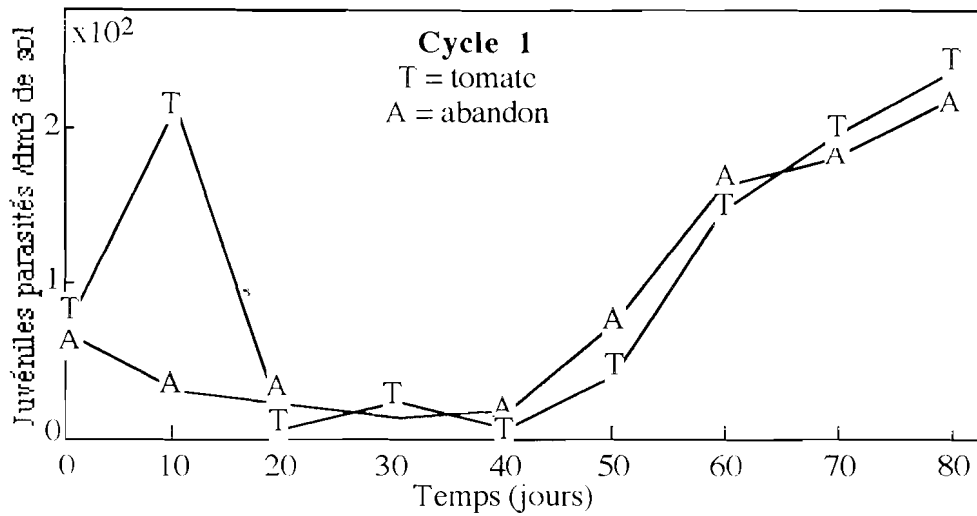


Figure 60 : évolution des populations telluriques de juvéniles de *Meloidogyne javanica* parasités par *Pasteuria penetrans* au cours du premier cycle cultural.

Par rapport aux populations totales de *M. javanica*, les proportions de juvéniles parasités ont diminué pendant les 20 premiers jours de culture, puis ont augmenté jusqu'au terme du cycle cultural (Figure 61). Mais aucune différence significative n'a été détectée entre la culture de tomate et la friche d'abandon.

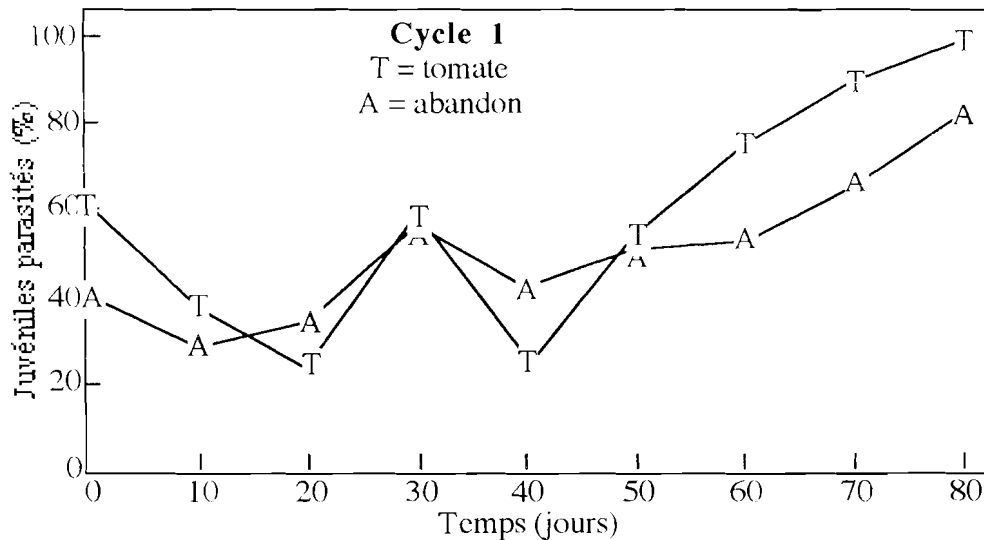


Figure 61 : évolution de la proportion de juvéniles de *Meloidogyne javanica* parasités par *Pasteuria penetrans* au cours du premier cycle cultural.

Commentaire

Certaines des adventices de la friche (*Amaranthus* spp. et *Boerhaavia diffusa*) sont sensibles à *M. javanica*, ce qui explique que la population de *M. javanica* parasités se soit autant

multiplié sur ces adventices que sur tomate. On fait, dans ce cas, la même lecture que celle faite sur les populations totales de *M. javanica* (cf. Chapitre "Évolution des populations de *Meloidogyne javanica* au champ"). Cependant, on observe que la concentration dans le sol en juvéniles parasités par *P. penetrans* est croissante tout au long du cycle cultural. Il n'y a donc pas seulement une relation de proportionnalité linéaire entre la production de juvéniles de *M. javanica* et le parasitisme par *P. penetrans* mais plutôt une relation de proportionnalité exponentielle qui doit s'expliquer par une surproduction de spores de *P. penetrans* dans le sol. Ainsi, la majorité des juvéniles sont parasités en fin de cycle.

b) deuxième cycle:

Le deuxième cycle cultural a mis en jeu des cultures pluviales (arachide, mil) ou adaptées aux saisons humides (niébé, oignon).

Comme dans le cas des populations totales, nous pouvons distinguer deux types d'évolutions des populations de *M. javanica* parasités, d'une part celles qui se sont développées sur niébé, d'autre part celles qui se sont développées sur les autres cultures (Figure 62). Sur niébé, la population s'est développée pendant 50 jours environ puis a diminué jusqu'à 10 jours avant la récolte. Sur les autres cultures (arachide, mil et oignon), les populations de juvéniles parasités ont très rapidement diminué et se sont maintenues à des niveaux d'infestation très faibles (< 100 juvéniles /dm³ de sol) tout au long du cycle cultural.

Les proportions de juvéniles parasités par *P. penetrans* ont diminué de près de 50% pendant les 20 premiers jours de culture (Figure 63). Ensuite, alors qu'elles sont restées constantes tout au long du cycle sur arachide, mil et oignon (entre 30 et 60%). Elles sont revenues à leur niveau initial sur niébé, mais les différences observées avec les autres cultures ne sont pas significatives.

Commentaire

Les différences observées entre les deux groupes de cultures (niébé et autres) sur l'évolution des populations de juvéniles parasités par *P. penetrans* proviennent de la différence de sensibilité des plantes concernées: le niébé est une plante sensible à *M. javanica* alors que les autres ne le sont pas (cf. Chapitre "Évolution des populations de *Meloidogyne javanica* au champ").

La diminution de toutes les proportions de juvéniles parasités pendant les 20 premiers jours de culture peut être attribuée à la diminution initiale de toutes les populations de juvéniles dans le sol, elle-même due à la pénétration des juvéniles du sol dans les racines (cas du niébé) ou à l'épuisement des populations dans le sol (cas des autres plantes non sensibles). Mais cette diminution n'est pas constante. En outre, il est important de constater que les différences observées en terme d'effectifs de juvéniles (totaux ou parasités) entre le niébé et les autres cultures ne se traduisent pas en terme de taux de parasitisme: ils sont sensiblement équivalents

sur toutes les cultures (sensibles ou pas), ce qui veut dire que le maintien de faibles populations de juvéniles dans le sol sur les cultures non sensibles (arachide, mil et oignon) permet tout de même une forte production de base de *P. penetrans*, certainement à cause d'une densité de spores par juvénile plus élevée.

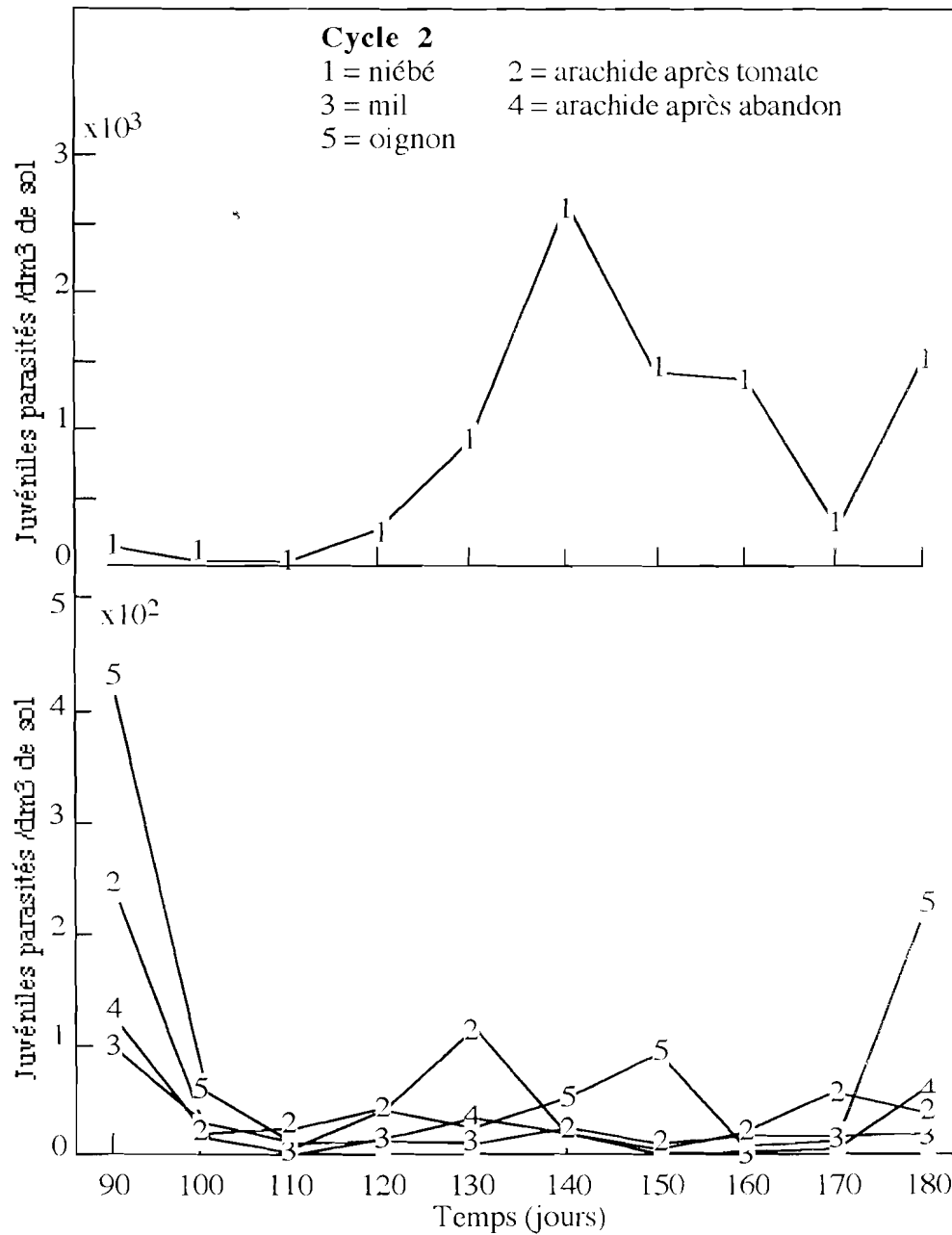


Figure 62 : évolution des populations telluriques de juvéniles de *Meloidogyne javanica* parasités par *Pasteuria penetrans* au cours du deuxième cycle cultural.

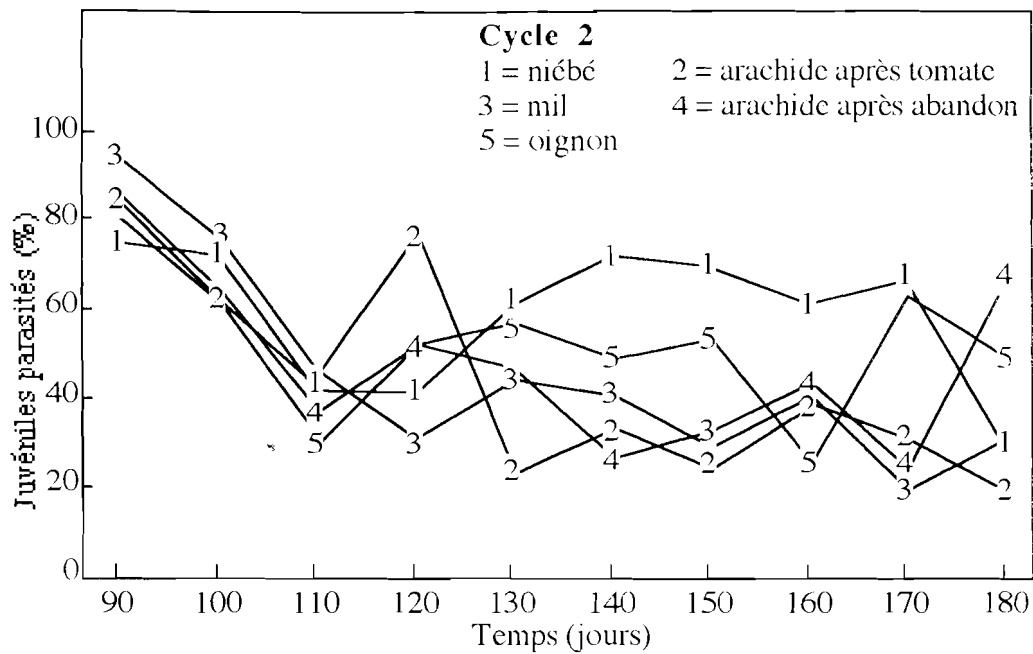


Figure 63 : évolution des proportions de juvéniles de *Meloidogyne javanica* parasités par *Pasteuriapenetrans* au cours du deuxième cycle cultural.

c) troisième cycle:

Le troisième cycle a mis en jeu une culture de tomate sur toutes les parcelles.

Toutes les populations de juvéniles parasités étaient faibles en début de cycle ou ont diminué comme à la suite de la culture d'oignon (Figure 64). Les populations n'ont augmenté que 30 à 40 jours après le début du cycle et ont atteint des niveaux maximums significativement différents selon le précédent cultural: le plus élevé a été obtenu après oignon et les plus faibles après niébé, arachide ou mil. Les populations ont ensuite chuté en fin de cycle.

Mais, en terme de proportions de juvéniles parasités, les niveaux de parasitisme par *P. penetrans* étaient identiques quel que soit le précédent cultural tout au long du cycle (Figure 65). Cependant, nous avons noté que les proportions de juvéniles parasités ont globalement augmenté au cours du cycle d'environ 30 à 40%.

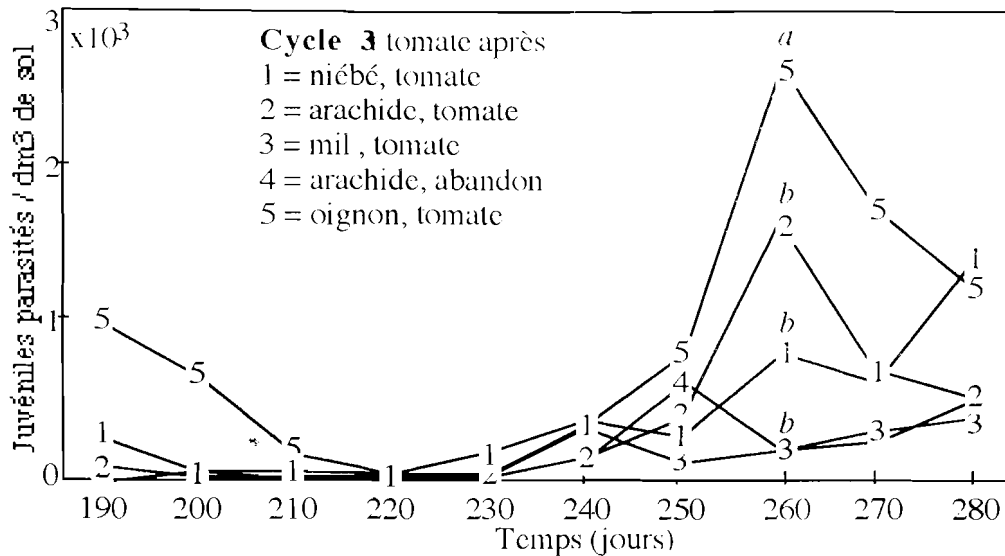


Figure 64 : évolution des populations de *Meloidogyne javanica* parasités par *Pasteuria penetrans* au cours du troisième cycle cultural. A 260 jours, les valeurs suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes ($p > 5\%$).

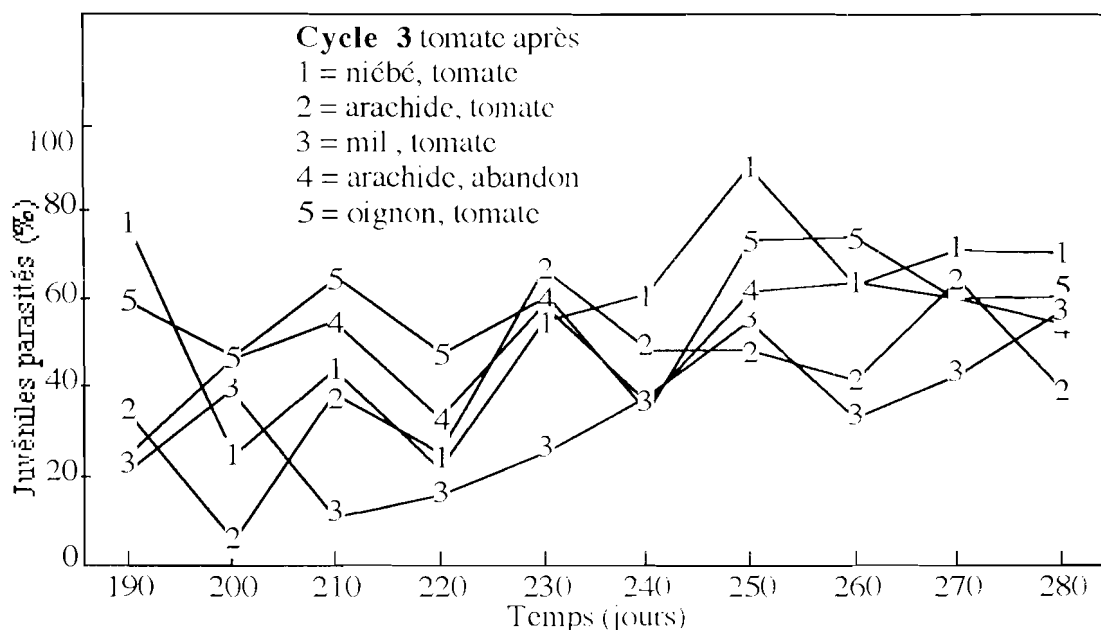


Figure 65 : évolution des proportions de juvéniles de *Meloidogyne javanica* parasités par *Pasteuria penetrans* au cours du troisième cycle cultural.

Commentaire:

À nouveau, les différences significatives observées sur les effectifs de nématodes parasités entre les précédents culturaux disparaissent lorsqu'on les transforme en pourcentages des populations totales. Cela dit, nous observons des dynamiques différentes entre les situations comparées: globalement, la proportion de juvéniles parasités est constante après oignon, croissante après mil ou arachide, alors qu'elle présente une phase de diminution après niébé pendant environ 30 jours. On détecte par conséquent un "effet mémoire" du précédent cultural sur l'évolution globale du parasitisme des juvéniles par *P. penetrans*.

d) quatrième cycle:

Le quatrième cycle met à nouveau en jeu une culture de tomate, quelle que soit la rotation. Les populations de *M. javanica* parasités par *P. penetrans* se sont développées de manière synchrone quelles que soient les rotations précédentes (Figure 66), et sans différence significative entre elles. Leur développement a été constant jusqu'à dix jours avant la fin du cycle cultural.

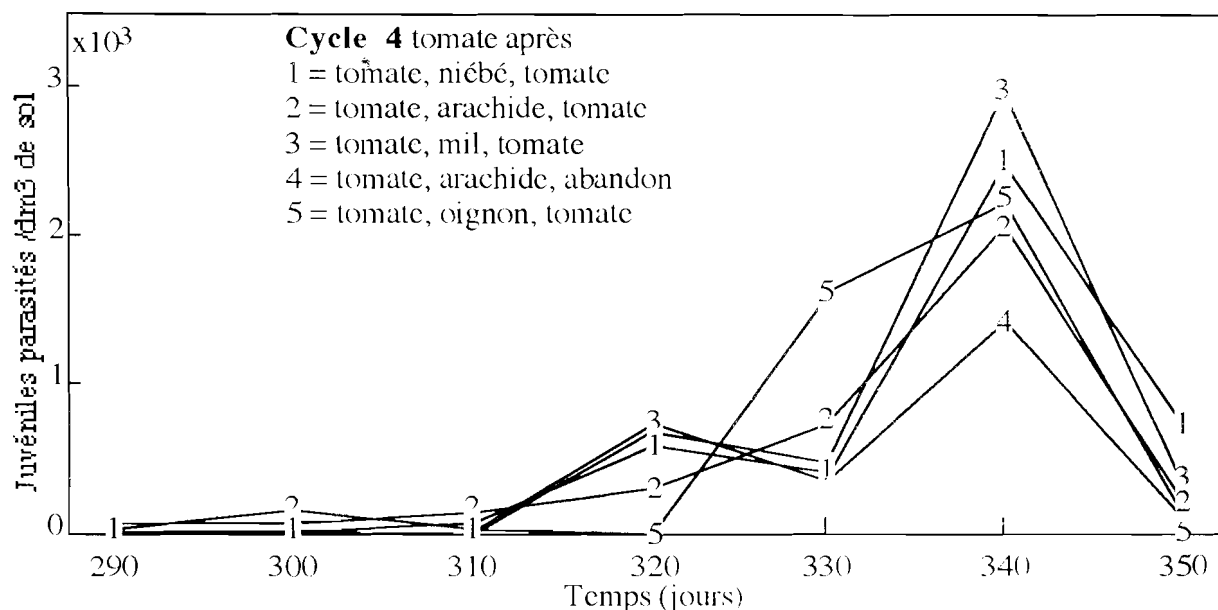


Figure 66 : évolution des populations de *Meloidogyne javanica* parasités par *Pasteuria penetrans* au cours du quatrième cycle cultural.

La synchronisation des dynamiques et l'équivalence des niveaux ont été aussi observées sur les pourcentages de juvéniles parasités (Figure 67). Cependant, nous avons constaté une phase de diminution de l'ensemble des proportions pendant les 30 premiers jours du cycle, suivie d'une augmentation jusqu'aux niveaux initiaux.

Commentaire

L'uniformité des dynamiques indique que ce second cycle de tomate a homogénéisé toutes les différences observées précédemment. La baisse des proportions de juvéniles parasités au cours des 30 premiers jours correspond à des niveaux de populations faibles et constants. Cette baisse du parasitisme peut donc s'expliquer par une chute de la production de spores de *P. penetrans* due à l'absence de multiplication de la population de juvéniles de *M. javanica* pendant cette période. La production de spores n'a alors repris qu'après celle des juvéniles (environ 10 jours).

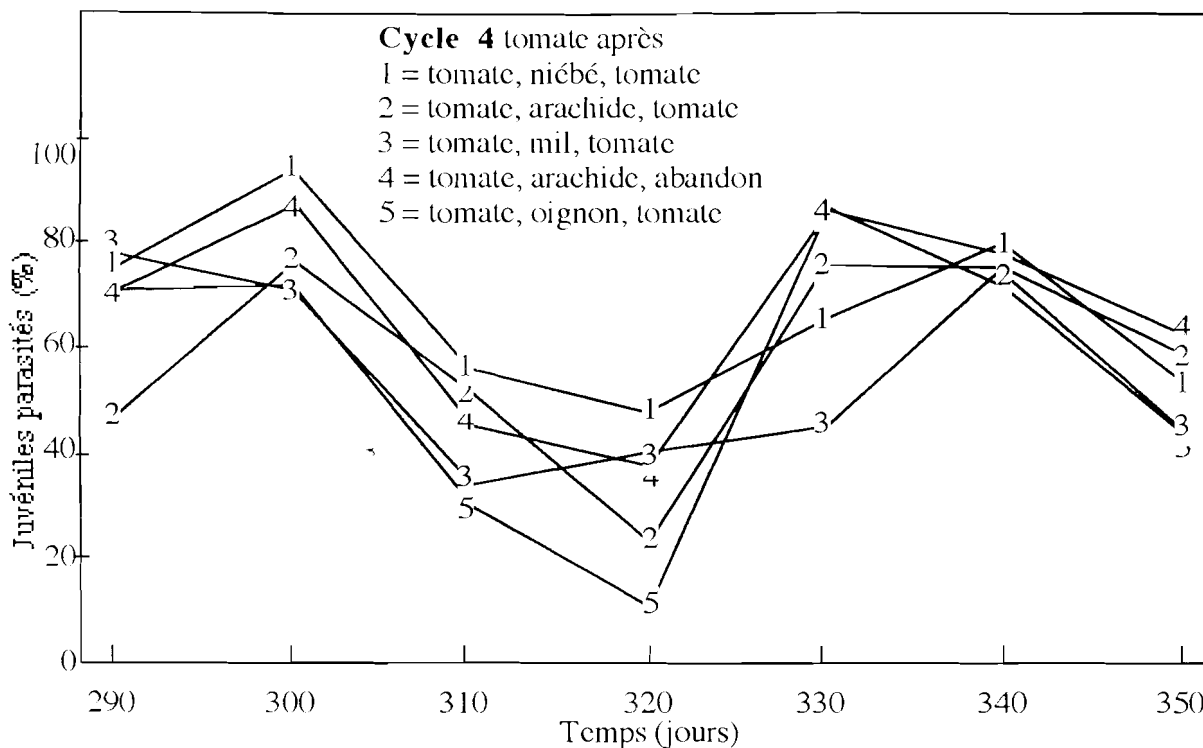


Figure 67 : évolution des proportions de juvéniles de *Meloidogyne javanica* parasités par *Pasteuriapenetrans* au cours du quatrième cycle cultural.

e) cinquième cycle:

Le cinquième cycle de culture a remis en jeu les mêmes cultures que le second cycle. On a observé le même type de dynamique des populations qu'au cours du deuxième cycle, à savoir un développement dix fois plus intense sur niébé que sur les autres cultures (Figure 68). Quelle que soit la culture, un pic de croissance a été mesuré 30 jours après le début du cycle.

L'évolution des pourcentages de juvéniles parasités par *P. penetrans* était équivalent sur toutes les cultures comparées (Figure 69). Cependant, nous avons observé que les évolutions des pourcentages était décroissantes tout au long du cycle cultural.

Commentaire:

Bien que les populations de juvéniles parasités se développent significativement plus sur niébé, les proportions de juvéniles parasités et leurs évolutions sont équivalentes. Ceci peut s'expliquer par le fait que bien que les cultures de mil et arachide ne soient pas sensibles à *M. javanica*, nous avons tout de même observé une faible croissance des juvéniles sur ces cultures. Par conséquent, les taux de parasitisme par *P. penetrans* ont été équivalents quels que soient les niveaux des populations.

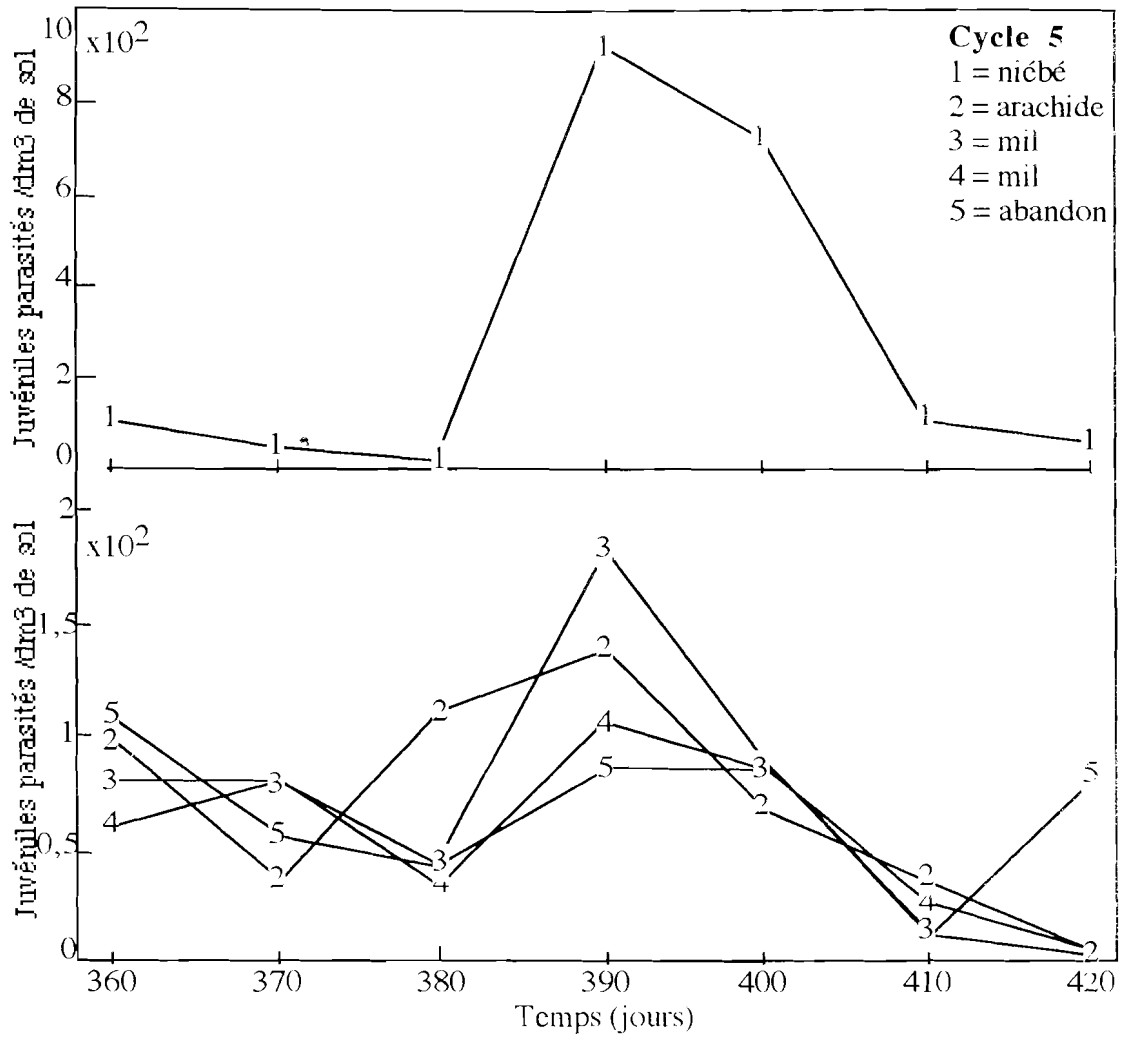


Figure 68 : évolution des populations de *Meloidogyne javanica* parasités par *Pasteuriapenetrans* au cours du cinquième cycle cultural.

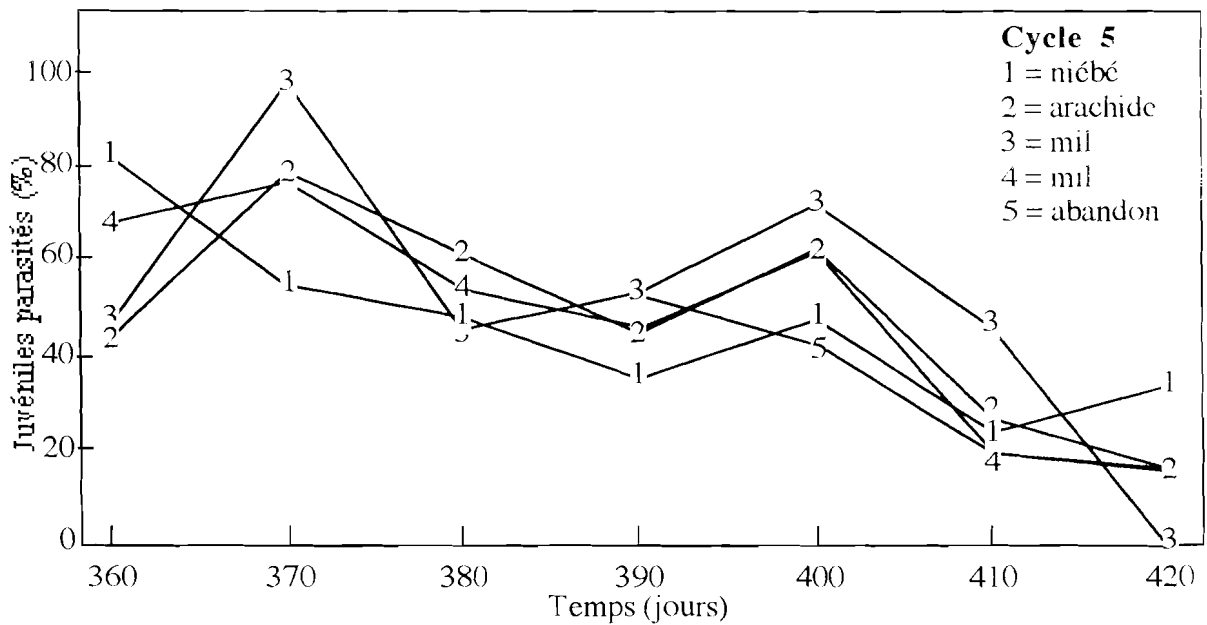


Figure 69 : évolution des proportions de juvéniles de *Meloidogyne javanica* parasités par *Pasteuriapenetrans* au cours du cinquième cycle cultural.

f) sixième cycle:

Comme au cours du troisième cycle, il a mis en jeu une culture de tomate après toutes les cultures de rotation.

Les populations de juvéniles parasités ont augmenté dans tous les cas de précédent cultural mais significativement plus après niébé qu'après les autres cultures de rotation (Figure 70).

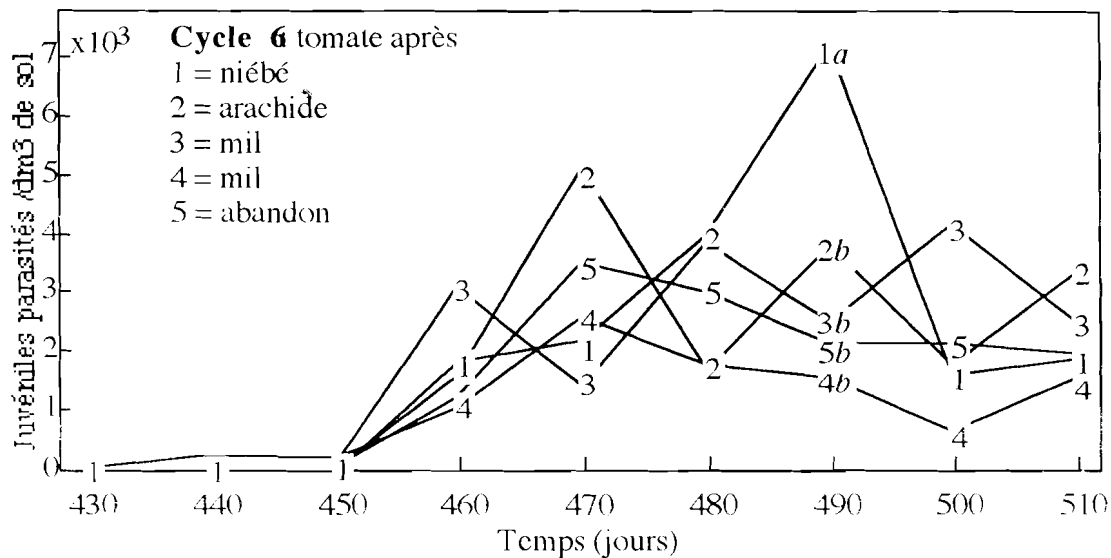


Figure 70 : évolution des populations de *Meloidogyne javanica* parasités par *Pasteuriapenetrans* au cours du sixième cycle cultural.

Bien que les proportions de juvéniles parasités aient eu tendance à diminuer globalement après niébé et abandon, et à augmenter après les autres précédents, les différences observées à chaque date de prélèvement n'étaient pas significatives (Figure 71).

Commentaire:

La grande variabilité des résultats obtenus sur l'évolution des populations de juvéniles de *M. javanica* parasités par *P. penetrans* explique en grande partie celle mesurée sur les proportions de juvéniles parasités.

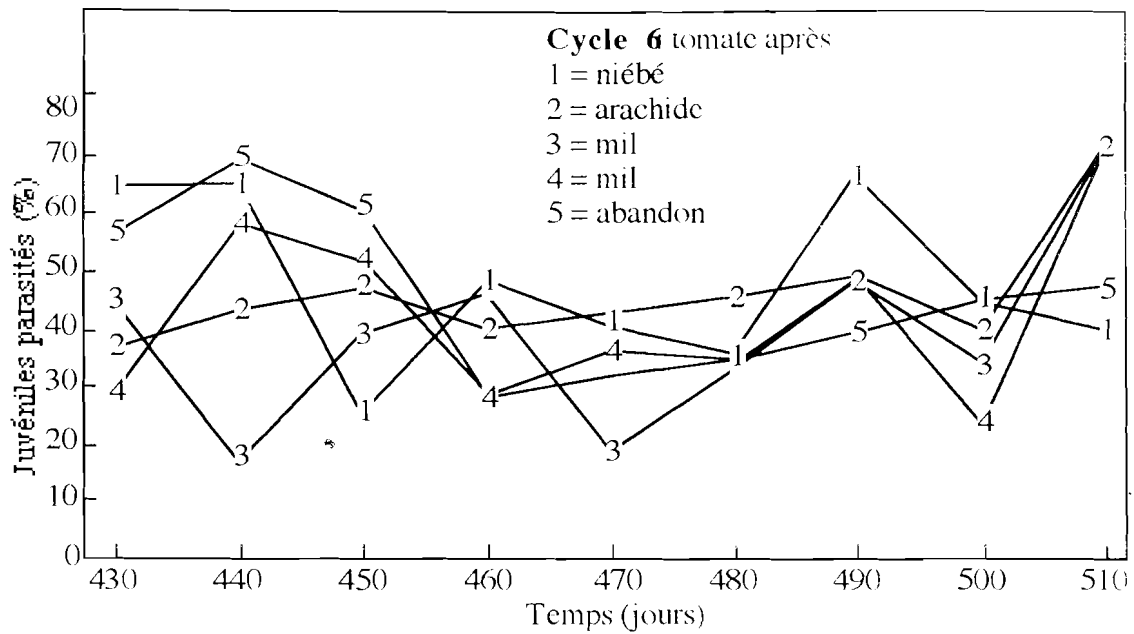


Figure 71 : évolution des proportions de juvéniles de *Meloidogyne javanica* parasités par *Pasteuriapenetrans* au cours du sixième cycle cultural.

g) septième cycle:

Ce cycle a mis en jeu à nouveau une culture de tomate.

Toutes les évolutions des populations de juvéniles parasités étaient synchrones et les niveaux des populations à chaque date de prélèvement étaient identiques quelle que soit la rotation comparée (Figure 72).

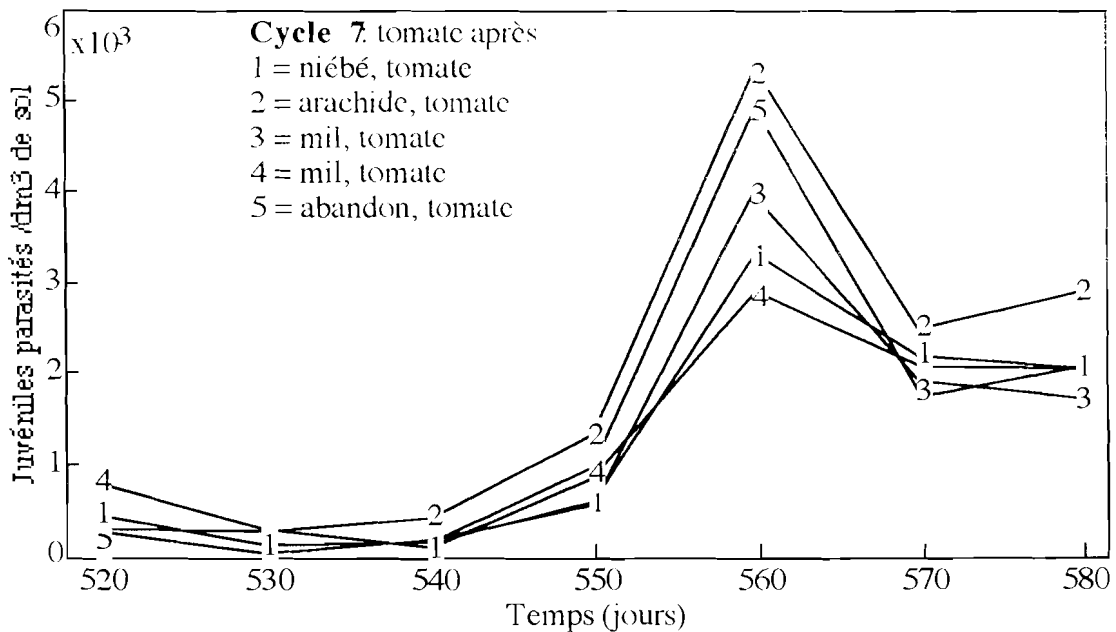


Figure 72 : évolution des populations de *Meloidogyne javanica* parasités par *Pasteuriapenetrans* au cours du septième cycle cultural.

Quelle que soit la rotation précédente, l'évolution des proportions de juvéniles parasités est restées globalement constante tout au long du cycle cultural, sans différence significative entre les rotations comparées (Figure 73).

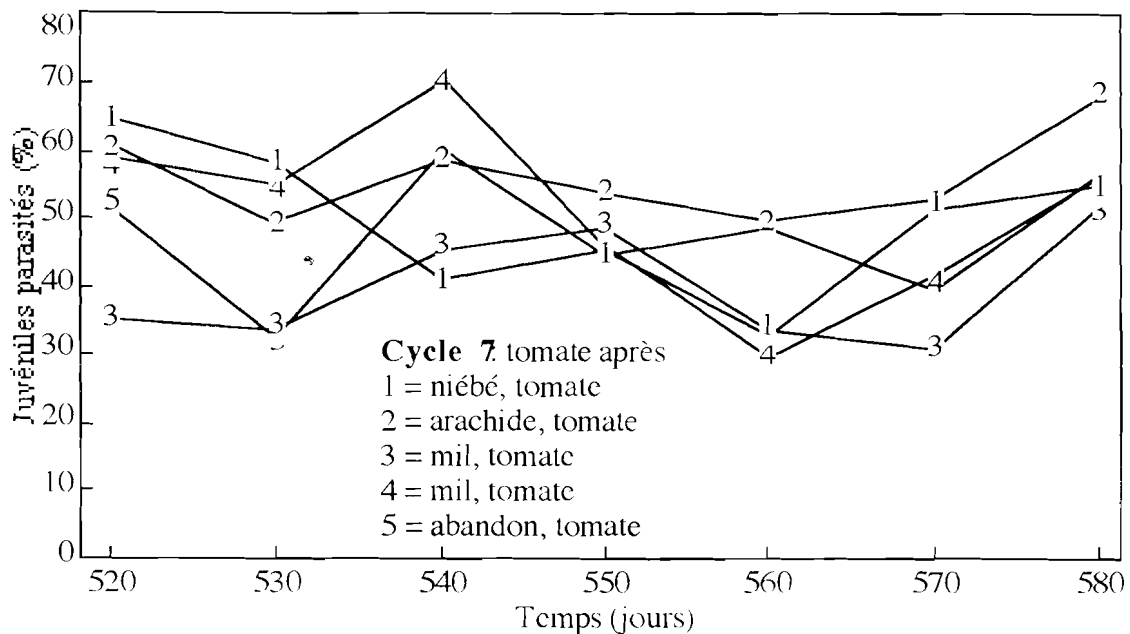


Figure 73 : évolution des proportions de juvéniles de *Meloidogyne javanica* parasités par *Pasteuriapenetrans* au cours du septième cycle cultural.

Commentaire:

L'historique des parcelles ne semble avoir aucun effet ni sur l'évolution des populations ni sur les proportions de *M. javanica* parasités par *P. penetrans*.

3. SYNTHÈSE

Globalement, les dynamiques des populations de juvéniles de *M. javanica* parasités par *P. penetrans* sont très comparables à celles des populations totales de juvéniles, aux niveaux d'infestation près. En revanche, l'étude de l'évolution des proportions de juvéniles parasités est beaucoup plus intéressante.

Dans le cadre de l'étude sur la succession de cultures sensibles (tomate, pastèque, gombo et aubergine africaine), nous relevons l'effet du précédent cultural, qui concerne essentiellement le gombo. L'effet stimulateur de ce précédent a été noté en conditions contrôlées (cf. chapitre précédent) et renforce l'hypothèse du rôle des exsudats racinaires d'un précédent cultural sur la production de spores de *P. penetrans* au cours de la culture suivante. Au cours des trois cycles de culture, il est tout à fait possible que les exsudats racinaires aient aussi, soit favorisé les mécanismes d'attachement des spores sur la cuticule des nématodes par l'intermédiaire des composants polysaccharidiques des exsudats sur les relations lectine-sucre, soit favorisé une microagrégation du sol par l'intermédiaires de bactéries (Rovira, 1956 a, b;

Hebbar *et al.*, 1992), améliorant ainsi la porosité du sol rhizosphérique et la rétention des spores (Dabiré, comm. pers.).

L'étude sur la rotation de cultures sensibles (tomate, niébé et adventices) et de cultures résistantes ou mauvais hôtes (arachide, mil et oignon), procure plus d'informations sur l'effet des cultures sur la production de *P. penetrans*, mais à condition de globaliser les évolutions sur les deux groupes de cultures (Figure 74).

Sur toutes les plantes sensibles, l'évolution de la proportion de juvéniles parasités, de forme sigmoïdale, est presque systématiquement identique quelle que soit la culture sensible considérée : elle débute toujours par une phase de décroissance, suivie par une phase de croissance ou de stagnation et s'achève par une phase de décroissance. Cette évolution est certainement influencée par les rythmes des cycles biologiques de *M. javanica* et par la croissance végétative des plantes : les proportions diminuent pendant que les juvéniles accomplissent le premier cycle de développement (30 premiers jours) à l'intérieur des racines, période pendant laquelle aucune spore de *P. penetrans* n'est produite. La production de spores ne commence et n'augmente qu'au fur et à mesure des nouvelles générations de juvéniles de *M. javanica*. Enfin, cette production ralentit quand l'augmentation des juvéniles diminue à cause de l'affaiblissement physiologique des plantes en fin de cycle cultural.

Au cours des cycles de rotation avec des plantes résistantes ou mauvais hôtes, l'évolution des proportions de juvéniles parasités est très différente de celle observée sur des cultures sensibles. Au cours du premier cycle de rotation (cycle 2), cette évolution est d'abord décroissante, comme sur une plante sensible, mais cette diminution est beaucoup plus longue. Cette phase correspondrait aussi à une diminution brutale et durable des populations de *M. javanica* aussi bien sur arachide (résistante) que sur mil (mauvais hôte). Cependant, les populations de *M. javanica* ne sont pas complètement éradiquées sur ces cultures, et les populations qui réussissent à se maintenir assurent alors une production de *P. penetrans* suffisamment importante pour que la proportion de juvéniles parasités augmente (phase de croissance terminale) et soit supérieure à celle observée sur la culture sensible (niébé). Au cours de la deuxième rotation (cycle 5), les proportions de juvéniles parasités restent constantes puis chutent en fin de cycle, mais elles sont toujours supérieures à celles observées sur la culture sensible.

L'évolution des proportions de juvéniles parasités sur les cultures sensibles (tomate) après les cycles de rotations (cycles 3 et 6) sont toujours différents selon le précédent cultural. Elle n'est donc pas liée directement à la sensibilité de la plante, mais dépendrait également d'un effet résiduel du précédent cultural, certainement à travers l'activité des exsudats racinaires des précédents sur le parasitisme, tel que nous l'avons vu précédemment. Cela dit, cet effet "mémoire" peut rapidement s'estomper au cours d'une nouvelle culture sensible (cycle 4).

Enfin, il est intéressant de constater que, lorsqu'on considère la succession de plantes sensibles (tomate - niébé), les niveaux atteints par les proportions de juvéniles parasités, et surtout les pentes de croissance au cours de la seconde phase, sont de plus en plus faibles au fur et à mesure des cycles de culture. Cette diminution progressive est certainement liée à celle des populations totales de juvéniles observée (cf. Chapitre «Résultats : Evolution des populations de *M. javanica* au champ») et que nous avons attribué à une incapacité progressive des cultures à multiplier des populations de nématodes trop élevées.

En revanche, les proportions de juvéniles parasités sont beaucoup plus constantes sur l'ensemble des cycles de cultures dans le cas des rotations avec des cultures résistantes ou mauvais hôtes, et, par conséquent, la production de *P. penetrans* est certainement plus "durable" dans un système de culture intégrant des rotations que dans un système continu de cultures sensibles.

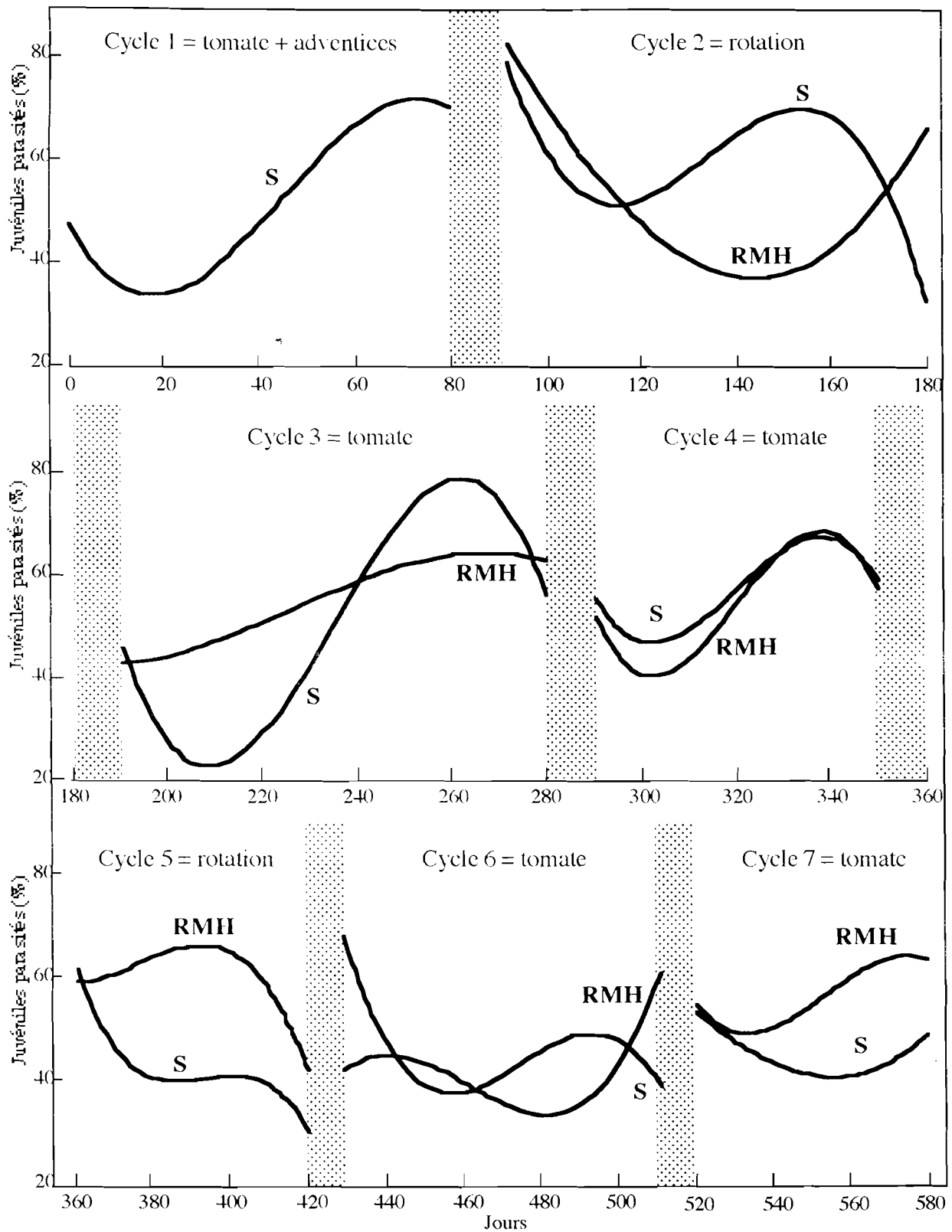


Figure 74 : évolution moyenne des proportions de juvéniles de *Meloidogyne javanica* parasités par *Pasteuria penetrans* au cours des sept cycles culturaux (S = rotations incluant des plantes sensibles : tomate, niébé; RMH = rotations incluant des plantes résistantes ou mauvais hôtes : arachide, mil, oignon. Les barres grisées représentent les périodes d'interculture).

APPROCHE DE MODÉLISATION DE L'INFESTATION DE *MELOIDOGYNE* *JAVANICA* PAR *PASTEURIA PENETRANS*

L'étude des mécanismes de régulation des populations est une préoccupation constante des écologistes, et des applications pratiques en lutte biologique ont découlé de leurs observations théoriques. L'étude de la dynamique des populations de *M. javanica* et de son parasitoïde *P. penetrans* pourrait être assimilée à ces mécanismes régulationnels. Il existe plusieurs modèles mathématiques de dynamique permettant de prévoir ces phénomènes.

1. LES MODÈLES DE RÉGULATION DES POPULATIONS

1.1. Le modèle de Lotka-Volterra

C'est l'un des premiers modèles mathématiques élaborés (Lotka, 1934) pour expliquer les fluctuations d'abondance plus ou moins cycliques observées dans certaines populations naturelles ou expérimentales d'organismes (Figure 75). Il permet de décrire les interactions entre une espèce proie et son prédateur (ou parasite). Des équations différentielles font ressortir d'une part l'effet de la prédation pour ce qui concerne la proie et d'autre part la notion de densité dépendance pour le prédateur :

$$\text{- pour la proie : } dX/dt = a.X - b.X^2 - c.XY$$

Dans cette équation, le premier terme ($a.X$) correspondrait à une croissance du modèle logistique de la proie en l'absence de ses prédateurs ou parasites. À cela s'ajoute un terme d'auto limitation négatif ($-b.X^2$) car l'espèce proie ne croit pas indéfiniment même en l'absence de ses antagonistes. Enfin, dans cette équation est décrite l'influence de la prédation par un terme négatif ($-c.XY$).

Les termes a , b et c sont des constantes positives invariables dans le temps vis-à-vis des densités des deux populations : a est un coefficient de croissance positif, b un coefficient d'auto-limitation et c un coefficient de contrôle mutuel entre les deux populations.

$$\text{- pour le prédateur ou le parasite : } dY/dt = a'.Y + c'.XY$$

En l'absence de proies ou d'hôtes, la population antagoniste montre une décroissance exponentielle (représentée par le terme $a'.Y$). En sa présence, elle augmente à un taux proportionnel aux taux de rencontres (XY) : a' est un coefficient de décroissance et c' un coefficient de contrôle mutuel entre les deux populations.

La principale critique faite au modèle de Lotka-Volterra tient au fait que le nombre d'individus varie de manière discontinue et l'existence de générations rend les variations également discrètes

en fonction du temps (Dajoz, 1974). En outre, les relations hôtes-parasites ne se font pas hasard et la fréquence des rencontres n'est pas une simple fonction de leur abondance.

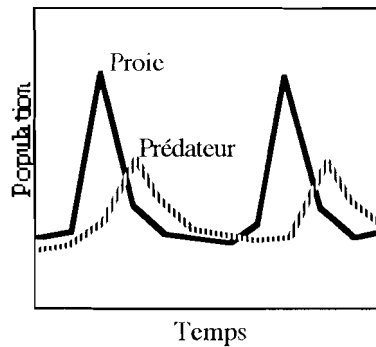


Figure 75 : schéma représentatif du modèle de Lotka-Volterra

1.2. Le modèle de Nicholson et Bailey

C'est une extension du modèle de Lotka-Volterra (Nicholson & Bailey, 1935) établi essentiellement pour expliquer les relations entre les insectes entomophages et leurs hôtes. Il est difficile de l'appliquer à d'autres groupes d'animaux. Le postulat de ces auteurs est que les populations sont dans un état d'équilibre avec le milieu. Cet état d'équilibre n'est pas statique mais plutôt dynamique, constamment remis en cause et constamment rétabli.

1.3. La théorie de Andrewartha et Birch

Ces auteurs rejettent la division des facteurs du milieu en facteurs dépendants et indépendants de la densité (Andrewartha & Birch, 1954). Ils expliquent la limitation des nombres d'individus d'une population naturelle de trois façons: i) par la raréfaction des ressources naturelles, ii) par l'inaccessibilité de celles-ci et, enfin, iii) par le temps trop court durant lequel le taux de croissance est positif.

1.4. La méthode d'analyse graphique de Varley et Gradwell

Ces auteurs ont mis au point une méthode pour pouvoir comparer les générations entre elles (Varley & Gradwell, 1960). Pour cela, la mortalité à chaque génération est exprimée par un indice K qui représente le logarithme du rapport des densités de populations avant (pop_{n-1}) et après (pop_n) l'intervention du facteur de mortalité:

$$K = \log (pop_{n-1} / pop_n)$$

Cet indice K est alors porté graphiquement en fonction du logarithme de la population à chaque génération. Il s'agira de définir par la suite, les différents stades de développement de l'hôte et de suivre les différentes valeurs de K dans le temps. Cette méthode graphique permet de détecter le mode d'action des facteurs de mortalité. Ainsi, plusieurs cas de figure peuvent être observés (Dajoz, 1974) :

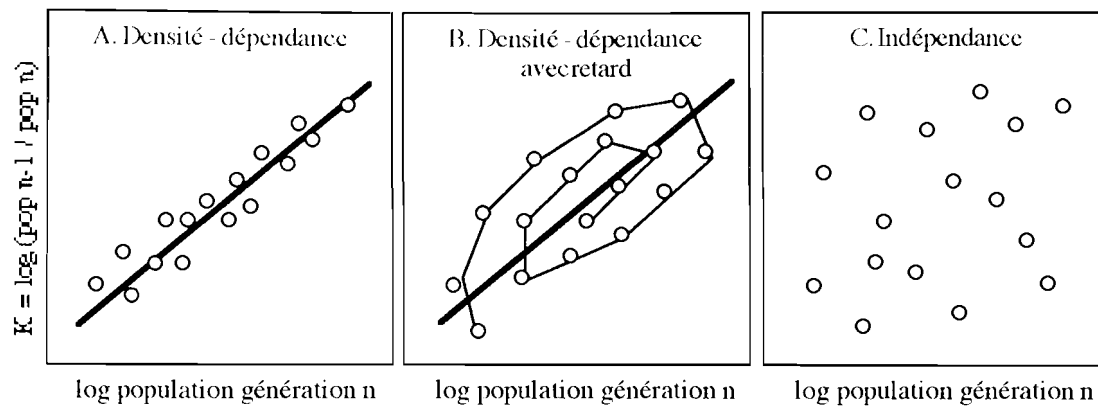


Figure 76 : schémas représentatifs de la densité-dépendance.

- si les points calculés sont alignés suivant une droite (Figure 76A) soit de pente positive soit de pente négative, on dira que les facteurs de mortalité étudiés sont dépendants ou inversement dépendants de la densité.
- si les points sont disposés suivant un cercle ou une spirale (Figure 76B), ce sont encore des facteurs de mortalité dépendants de la densité mais qui interviennent avec un certain retard ("delayed density dependent factors").
- si les points sont disposés sans ordre (Figure 76C), les facteurs de mortalité sont indépendants de la densité.

Cette méthode graphique est surtout employée en entomologie.

1.5. Le modèle *G* d'Anderson et May (1981)

Ces auteurs ont utilisé un modèle pour l'étude de la dynamique des microparasites présentant des stades infestants libres. Selon eux, ce stade infestant est très important dans le cycle de développement du microparasite, car il assure la transmission d'un hôte à un autre. Il n'est pas toujours adéquat d'attribuer la réussite de l'infestation d'un hôte à la simple probabilité d'une rencontre entre l'hôte et le parasite (facteur cXY). Il faudrait plutôt suivre l'évolution du parasite en considérant son cycle de développement, le taux de production de stades libres infestants et enfin, son mode de transmission.

Ce modèle s'applique aux virus, aux protozoaires, aux bactéries et aux champignons parasites.

1.6. Les méthodes de régression et de corrélation.

Dans le cas qui nous intéresse, il s'agit de représenter la proportion de juvéniles parasités par *P. penetrans* en fonction de la population totale de juvéniles de *M. javanica*. Les tests de régression permettent d'étudier les relations existantes entre ces deux variables et les tests de corrélation permettent d'étudier dans quel ordre ces deux variables varient.

2. EVOLUTIONS TEMPORELLES COMPAREES DES POPULATIONS TOTALES DE *MELOIDOGYNE JAVANICA* ET DES POPULATIONS INFESTÉES PAR *PASTEURIA PENETRANS*

2.1. Application du modèle de Lotka-Volterra

L'évolution de la population totale de juvéniles de *M. javanica* et de la population de juvéniles parasités par *P. penetrans* a été suivie sur une culture continue de tomate (cf "Essai succession de cultures sensibles"). On observe que l'évolution du nombre de juvéniles parasités était quasiment synchrone avec celle de l'effectif total des juvéniles de *M. javanica* (Figure 77). Cela laisse supposer que le parasitisme de *P. penetrans* est tributaire de la densité des juvéniles de *M. javanica* dans le sol.

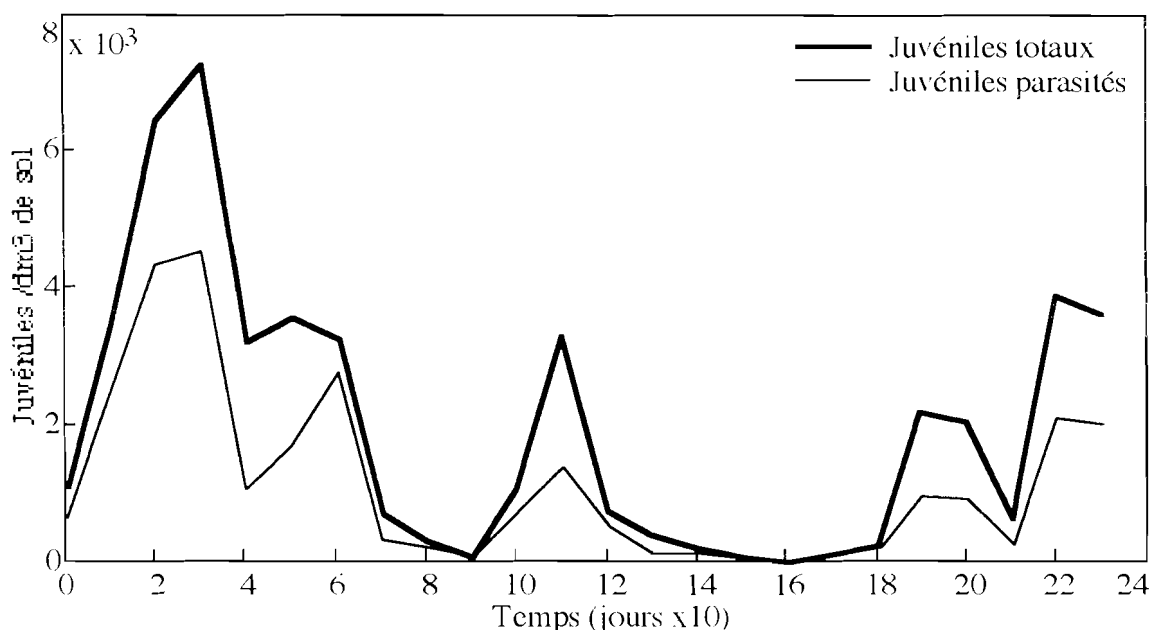


Figure 77: évolution de la population totale de juvéniles de *Meloidogyne javanica* et de la population de juvéniles parasités par *Pasteuria penetrans*.

2.2. Evolution de l'intensité du parasitisme des juvéniles

Pour mieux évaluer cette évolution, nous avons considéré deux classes de parasitisme de *P. penetrans*, l'une constituée des juvéniles parasités avec 1 à 10 spores, l'autre constituée des juvéniles parasités avec plus de 10 spores. La considération de classes d'encombrement a été motivée par le fait que l'adhésion des spores n'est pas constante parce que des spores peuvent se détacher de la cuticule des juvéniles (Ratnasoma *et al.*, 1991; de Silva *et al.*, 1996), et le choix de ces deux classes a été motivé par le fait qu'un encombrement supérieur à 10 spores réduit la pénétration des juvéniles (Davies *et al.*, 1991).

a) évolution au cours de la succession des cultures sensibles

Au cours de la culture continue de tomate (Figure 78A), les proportions de juvéniles parasités par 1 à 10 spores ont évolué, la plupart du temps, dans le même sens que les effectifs

de juvéniles totaux. En revanche, les proportions de juvéniles parasités par plus de 10 spores ont presque systématiquement évolué en sens inverse que celles de l'autre classe, à quelques décalages de temps près.

Au cours de la succession à aubergine africaine (Figure 78B), contrairement à la situation précédente, les 2 classes présentaient des dynamiques différentes entre elles ainsi qu'avec celle de la population totale de *M. javanica*. Ainsi, à une augmentation de la population de *M. javanica* correspondait une baisse de la proportion de juvéniles parasités par 1 à 10 spores. Par contre, les oppositions entre les deux classes d'encombrement qui sont apparues au cours du premier cycle d'aubergine africaine se sont estompées au cours des cycles suivants de tomate et d'aubergine.

Au cours de la succession à pastèque (Figure 78C), on a observé, comme précédemment, que l'opposition entre les deux classes d'encombrement notée au cours du premier cycle de pastèque avait disparu par la suite.

Au cours de la succession à gombo (Figure 78D), l'opposition entre les deux classes d'encombrement n'a été visible qu'après la moitié du second cycle de culture (tomate). Sur le premier cycle de gombo, les proportions des 2 classes variaient dans le même sens en opposition avec la population totale de juvéniles.

b) sur des cultures de rotations

Dans le cas de la majorité des cultures résistantes (arachide) ou mauvais hôte (mil et oignon), les proportions de juvéniles parasités ont diminué en début de cycle cultural conjointement à une baisse des populations de nématodes (Figure 79).

Sur la culture d'arachide, la proportion de juvéniles parasités par plus de 10 spores a considérablement diminué tout au long du cycle cultural indépendamment des variations de la population totale de juvéniles. En revanche, la proportion de juvéniles parasités par moins de 10 spores semble avoir évolué en sens inverse de la population totale de juvéniles. Notons que la proportion de juvéniles parasités par plus de 10 spores était toujours inférieure à l'autre.

Sur une culture de mil, comme précédemment, la proportion de juvéniles parasités par moins de 10 spores a évolué en sens inverse de la proportion de juvéniles parasités par plus de 10 spores.

Sur la culture d'oignon, la proportion de juvéniles parasités par plus de 10 spores a évolué dans le même sens que la population totale de *M. javanica*, malgré les niveaux très faibles de cette dernière. En revanche, l'autre classe était constante pendant presque tout le cycle de culture et n'a augmenté qu'en fin de cycle. Au cours de la majeure partie du cycle, les proportions des deux classes étaient sensiblement équivalentes.

Sur une culture de niébé, la dynamique des deux classes de parasitisme ont encore une fois évolué en opposition l'une par rapport à l'autre. Cependant, nous n'avons pas observé de correspondance particulière entre l'évolution d'une des deux classes et celle de la population totale de *M. javanica*.

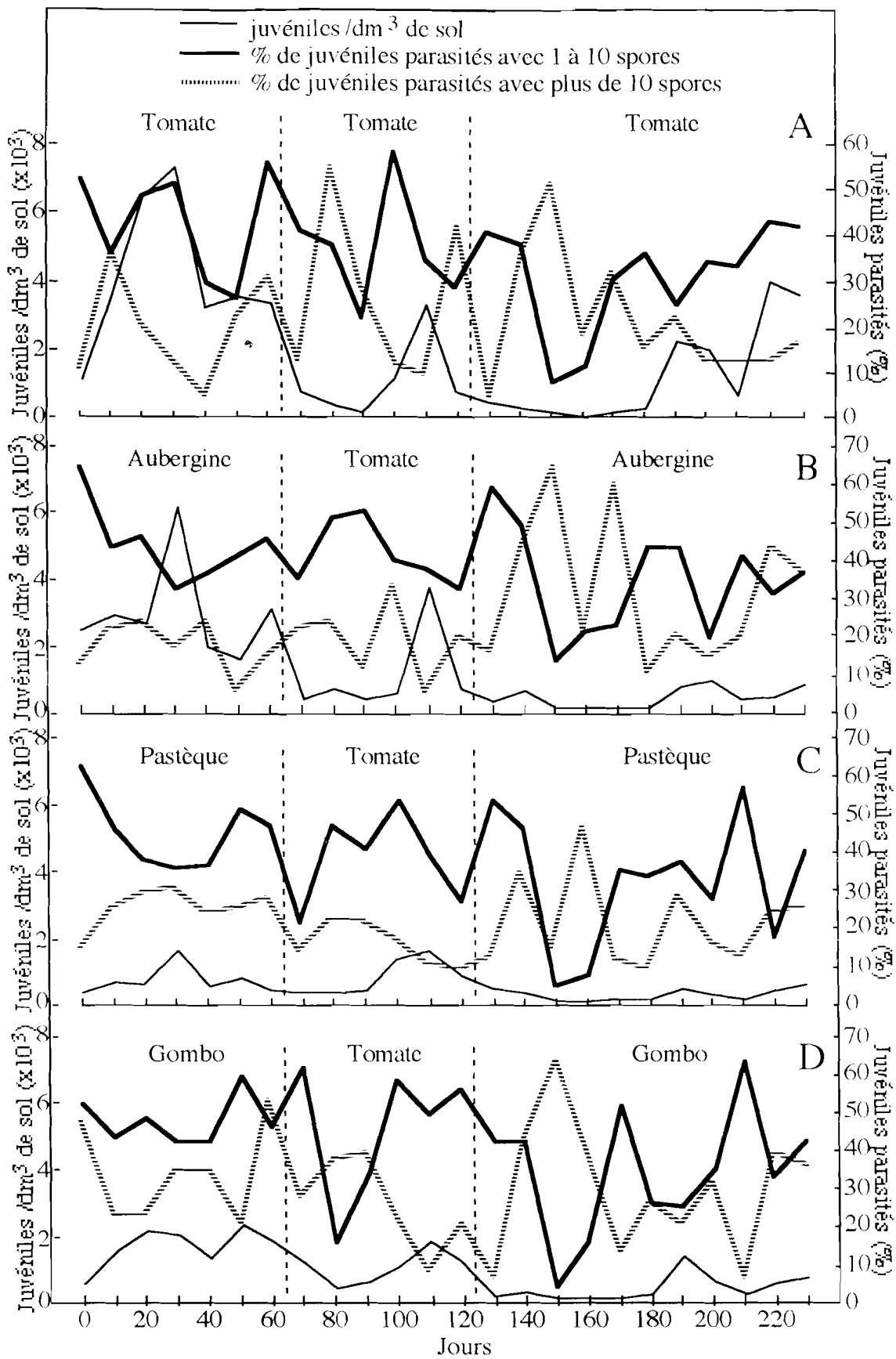


Figure 78 : évolution des populations totales de juvéniles de *Meloidogyne javanica* dans le sol et des proportions de juvéniles parasités par *Pasteuriapenetrans* sur les quatre successions (A à D) de cultures sensibles.

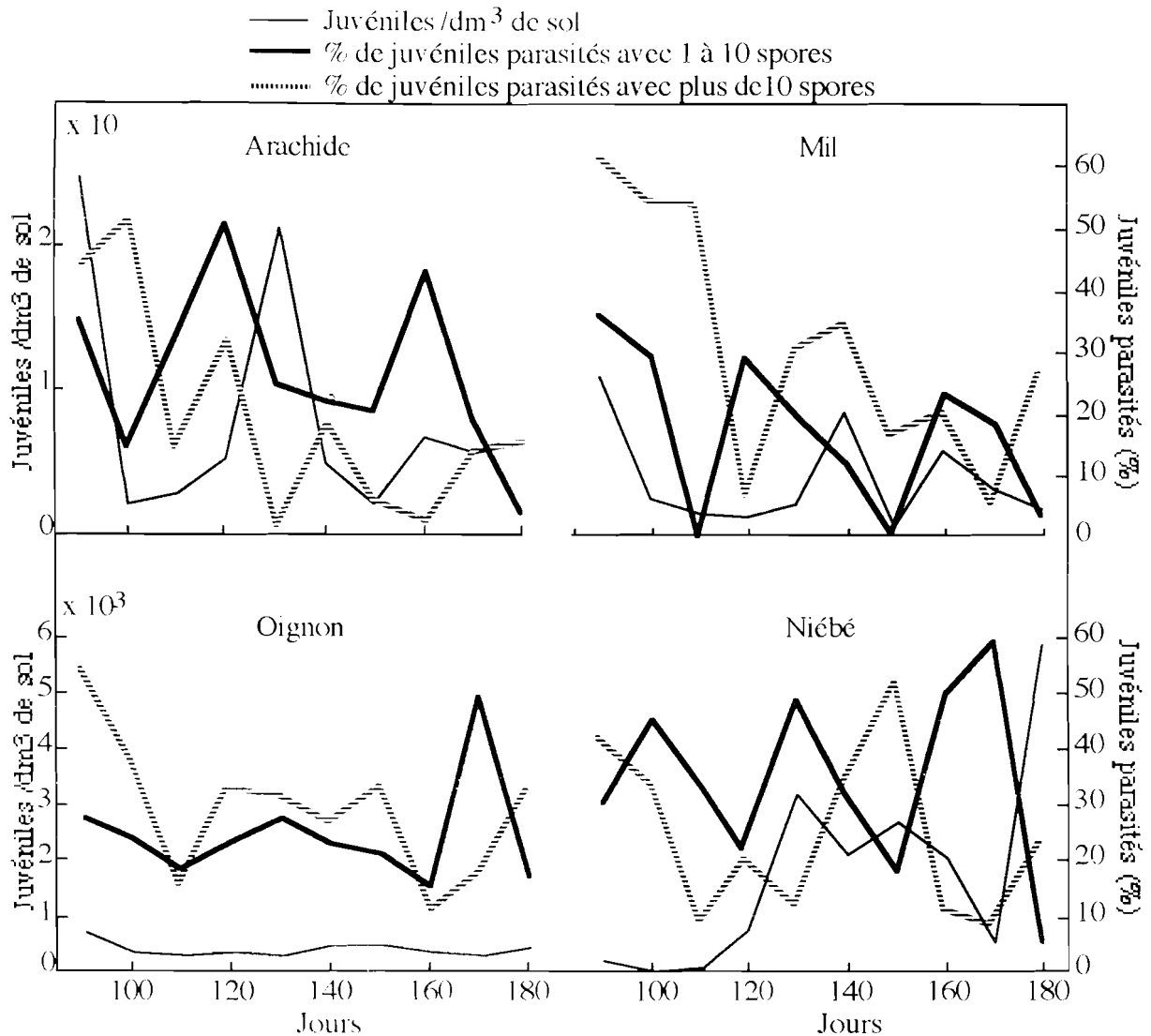


Figure 79: évolution des populations totales de juvéniles de *Meloidogyne javanica* dans le sol et des proportions de juvéniles parasités par *Pasteuriapenetrans* sur les cultures de rotation.

Commentaire

La variation des niveaux d'infestation des juvéniles dans le temps pourrait s'expliquer par des alternances de fortes productions de spores de *P. penetrans* réduisant le nombre de juvéniles totaux et, inversement, de faibles productions de spores. En outre, à une concentration donnée de spores libres dans le sol correspondrait une augmentation ou une réduction du nombre de juvéniles de *M. javanica* qui jouerait ensuite sur les niveaux d'infestation de *P. penetrans*.

En effet, en conditions contrôlées en serre, nous avons observé que la proportion de juvéniles parasités variait en fonction non seulement de la densité initiale de *M. javanica*, mais aussi de la concentration initiale de spores de *P. penetrans*. Ici, nous voyons que ce phénomène se double de mécanismes dynamiques d'attachement qui dépendraient directement du rapport entre la densité de juvéniles et la densité de spores présents dans le sol.

Sur les cultures sensibles, il apparaît globalement que les populations de juvéniles parasités par moins de 10 spores évoluent dans le même sens que les populations totales, alors que les populations de juvéniles parasités par plus de 10 spores évoluent en sens inverse. Ceci est caractéristique sur une culture continue, mais est quelque peu perturbé lorsque des cultures différentes se succèdent, certainement à cause de petits décalages dans le cycle de *M. javanica*.

Ainsi, lorsque les populations totales de *M. javanica* sont élevées, c'est la classe de juvéniles parasités par moins de 10 spores qui devient importante. Par contre, lorsque les densités de *M. javanica* sont faibles, c'est plutôt la classe de juvéniles parasités par plus de 10 spores qui est importante.

Ces mécanismes dynamiques s'expliqueraient par des phénomènes de "concentration" et de "dilution" de l'infestation des juvéniles par les spores de *P. penetrans*. Ciancio (comm.pers.) parle de "nettoyage" des spores. Lorsque le sol contient peu de juvéniles de *M. javanica*, la concentration en spores par juvénile est élevée, ce qui va se traduire par un taux d'encombrement important. Au contraire, lorsque le sol est très infesté en juvéniles, la concentration en spores par juvénile diminue, ce qui va se traduire par un taux d'encombrement faible.

Sur les cultures résistantes ou mauvais hôtes, ces phénomènes alternatifs n'existent pas, ou très peu car la population de juvéniles de *M. javanica* est décroissante de manière continue. On se trouverait donc en présence du seul phénomène de "concentration" des spores dans le sol due à la décroissance des populations de juvéniles.

3. MÉCANISMES DE DENSITÉ-DÉPENDANCE ENTRE *MELOIDOGYNE JAVANICA* ET *PASTEURIA PENETRANS*

3.1. Évolution de la proportion de juvéniles parasités en fonction de la densité de *M. javanica*

Une étude de densité-dépendance confronte toujours les populations de l'hôte et de son parasite. Dans le cas du modèle particulier *Meloidogyne* spp. - *P. penetrans*, l'indisponibilité de techniques d'extraction et de dénombrement des spores libres dans le sol ne permet pas d'évaluer les populations effectives de *P. penetrans* dans le sol. Nous sommes donc à nouveau contraints, en acceptant une erreur certainement importante, à considérer la proportion de juvéniles parasités comme un indice de la densité de *P. penetrans*.

Dans l'analyse des données qui va suivre, nous travaillerons sur les populations moyennes de juvéniles et sur les proportions moyennes de juvéniles parasités par cycle cultural afin de voir de quelle manière les changements culturels influencent ces données.

3.1.1 Au cours des successions de cultures sensibles

Les populations moyennes de juvéniles de *M. javanica* ont diminué au cours des différentes successions culturales, excepté dans le cas de la succession à pastèque (Figure 80C) au cours de laquelle elles sont restées presque constantes. Dans le même temps, la proportion de juvéniles parasités par *P. penetrans* a diminué, sauf au cours de la succession à aubergine africaine (Figure 80A). Dans le cas de la culture continue de tomate (Figure 80B), la proportion de juvéniles parasités n'a diminué qu'entre le deuxième et le troisième cycle cultural. En règle générale, il apparaît que la culture de tomate qui intervient en seconde position dans les successions à cultures différentes (successions 1, 3 et 4) entraîne toujours une diminution importante de la proportion de juvéniles parasités.

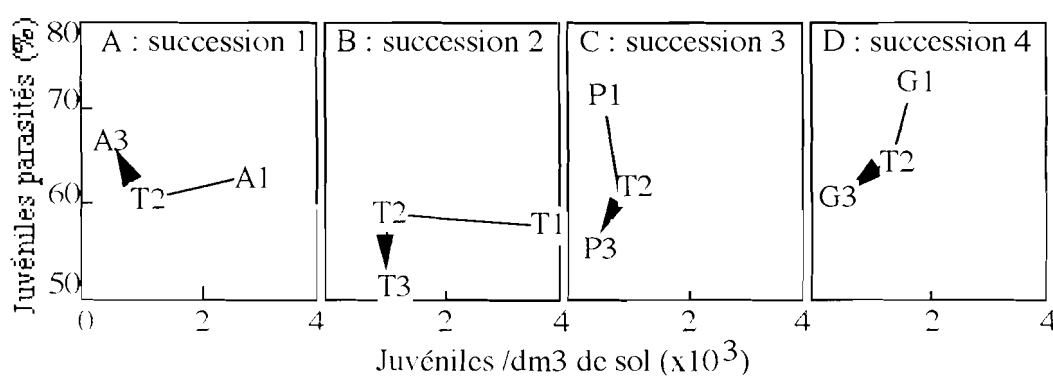


Figure 80 : évolution par cycle de la proportion moyenne de juvéniles de *Meloidogyne javanica* parasités par *Pasteuriapenetrans* en fonction de la population moyenne de juvéniles (A = aubergine africaine; T = tomate; P = pastèque; G = gombo; 1, 2, 3 = cycles successifs).

Commentaire:

Bien que ces successions soient faites avec des cultures sensibles, l'évolution de la proportion de juvéniles parasités en fonction de la population de *M. javanica* est différente selon les types de successions.

La baisse des niveaux des populations de *M. javanica*, observée au cours de la majorité des successions peut s'expliquer facilement par l'efficacité de *P. penetrans*, la probabilité pour que les femelles produisent plutôt des spores de *P. penetrans* que des oeufs étant élevée (Prasad & Mankau, 1969; Mankau & Imbriani, 1975b; Sayre & Starr, 1988). Mais, cela s'accompagne généralement par une diminution du parasitisme puisqu'il y a de moins en moins de juvéniles capables d'assurer la production de *P. penetrans*. Donc, à terme, les successions à gombo ou pastèque, ainsi qu'une culture continue de tomate, ne seraient pas favorables au développement durable de *P. penetrans*.

Seule la succession incluant l'aubergine africaine permettrait à la fois une diminution de la populations de juvéniles et une concentration du parasitisme par *P. penetrans*. Un autre phénomène, indépendant de la sensibilité de la plante, pourrait alors intervenir. L'hypothèse de l'intervention des exsudats racinaires dans les mécanismes d'attachement peut à nouveau être avancée (cf. les études précédentes en conditions contrôlées).

3.1.2 Au cours des rotations de cultures

On a pu distinguer trois situations différentes :

- le cas d'une rotation de cultures sensibles, comme celle incluant le niébé (Figure 81A) : le passage du premier (tomate) au second (niébé) cycle de culture s'est accompagné d'une augmentation de la population totale de juvéniles et d'une diminution de la proportion de juvéniles parasités. Le passage du second au troisième et quatrième cycles (tomate) s'est fait dans le sens inverse. Entre les troisième, quatrième et cinquième (niébé) cycles, la population totale de juvéniles n'a pas changé. En revanche, la proportion de juvéniles parasités a diminué. Ensuite, le passage au sixième cycle (tomate) s'est accompagné d'une très forte augmentation de la population de juvéniles et d'une forte diminution de la proportion de juvéniles parasités. Enfin, entre les sixième et septième cycles (tomate) la population de juvéniles a diminué et la proportion de juvéniles parasités légèrement augmenté. Globalement, nous avons constaté que les cycles de niébé entraînaient une diminution de la proportion de juvéniles parasités d'environ 10%. Sur l'ensemble des cycles, la variation de la proportion de juvéniles parasités a été d'environ 20%.

- le cas de la rotation multiple incluant l'oignon et la jachère nue (Figure 81B) : les trois premiers cycles de culture ont permis une augmentation faible à la fois de la population totale de juvéniles et de la proportion de juvéniles parasités (environ 10%). Les deux cycles suivants (tomate et jachère nue) ont conduit à une légère diminution de la population totale de juvéniles sans modification de la proportion de juvéniles parasités. Ensuite, la population de juvéniles s'est considérablement multipliée entre les cinquième et sixième cycles (tomate) avec une diminution de la proportion de juvéniles parasités. Le passage au septième cycle (tomate) s'est enfin accompagné d'une diminution à la fois de la population totale et de la proportion parasitée. Globalement, si les cultures de rotations ont maintenu les populations de juvéniles à des niveaux très bas, la culture d'oignon n'a amélioré la proportion de juvéniles parasités que de 5% et la jachère nue n'a pas modifié cette proportion.

- le cas de la rotation avec des cultures résistantes ou mauvais hôtes (Figure 81C) : l'évolution des populations totales de juvéniles et de la proportion de juvéniles parasités ont été identiques au cours des rotations à arachide ou à mil. Les deux rotations d'arachide ou de mil ont diminué les populations totales de juvéniles, mais surtout, ont augmenté la proportion de juvéniles parasités d'environ 10%. Dans ce cas, si le passage à une culture de tomate (T3 et T6) après mil ou arachide s'accompagne d'une augmentation de la population de juvéniles et d'une diminution de la proportion de juvéniles parasités, la succession d'une nouvelle culture de tomate (T4 et T7) s'accompagne des effets inverses. Sur l'ensemble des cycles, la variation de la proportion de juvéniles parasités a été plus importante que dans les cas précédents (environ 30%).

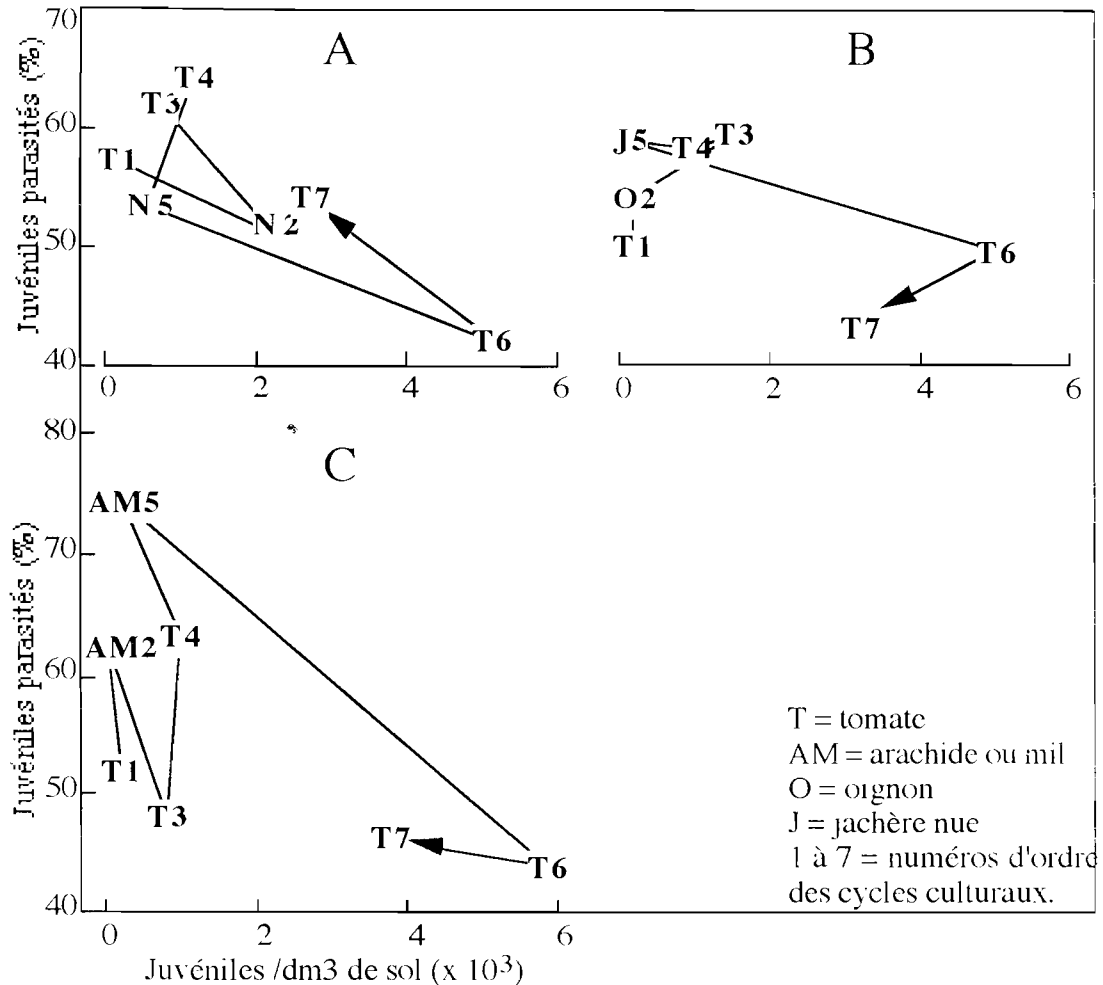


Figure 81 : évolution par cycle de la proportion moyenne de juvéniles de *Meloidogyne javanica* parasités par *Pasteuria penetrans* en fonction de la population moyenne de juvéniles (A = rotation à mélabé; B = rotation à oignon et jachère nue; C = rotation à arachide ou mil).

Commentaire:

Quelle que soit la rotation, le sixième cycle cultural de tomate a entraîné une forte multiplication des populations de *M. javanica*. Ceci pourrait être dû à des facteurs stochastiques extérieurs au système de culture comme les conditions climatiques ou les pratiques culturales telles que le labour. Mais cette variation pourrait aussi s'expliquer par la situation nématologique au cours du cycle cultural précédent au cours duquel les niveaux des populations étaient les plus faibles (N5, J5 et AM5). On peut penser qu'à la fin de ces cycles les spores de *P. penetrans* étaient concentrées sur peu de juvéniles, permettant leur pullulation et, par conséquent, le "nettoyage" du sol en spores. L'installation d'une culture sensible (T6) a permis une forte multiplication des juvéniles sans production excessive de *P. penetrans*.

On remarque qu'il s'est établi des équilibres, entre la proportion de juvéniles parasités par *P. penetrans* et la population totale de *M. javanica*, liés aux types de rotations. L'équilibre le plus stable concerne la rotation à oignon et jachère nue. Cependant, les niveaux de parasitisme par *P. penetrans* y ont été les plus faibles. Remarquons que si l'oignon a permis

une légère concentration en *P. penetrans*, la jachère nue n'a eu une action que sur la population totale de juvéniles.

L'introduction du niébé dans la rotation se traduit graphiquement par une distribution globalement linéaire négative qui s'ordonne selon une spirale. Cette distribution spiralée traduit une dépendance retardée entre la production de *P. penetrans* et la multiplication de *M. javanica*, mais sa pente négative traduit une diminution constante du parasitisme.

En revanche, l'introduction d'une culture d'arachide ou de mil entraînerait le déséquilibre le plus important entre le développement de *M. javanica* et celui de *P. penetrans* en faveur du second : en diminuant les populations de juvéniles dans le sol, elle favorise une concentration des spores qui se traduit par une augmentation très significative de la proportion de juvéniles parasités. Cet effet est qualitativement assez proche de celui obtenu avec l'oignon mais son rendement est beaucoup plus important. Il est enfin intéressant d'observer qu'après une culture non sensible (AM2 et AM5), la première culture sensible (T3 et T6) "sert" à produire des juvéniles de *M. javanica*, avant que la seconde culture sensible (T4 et T7) ne "serve" à produire des spores de *P. penetrans*. Ce qui rejoint l'hypothèse précédente de dépendance entre la production de *P. penetrans* et la multiplication de *M. javanica* mais elle est précisée en montrant que cette dépendance serait discontinue et liée aux cycles biologiques des deux organismes, ce qui confirme évidemment le caractère obligatoire du parasitisme de *P. penetrans*.

3.2. Étude de la densité-dépendance

3.2.1) application du modèle de Varley-Gradwell

Comme nous l'avons vu précédemment, ce modèle fait appel au taux de mortalité du prédateur exprimé par l'indice $K = \log (\text{pop}_{n-1} / \text{pop}_n)$.

Dans le cas des nématodes du genre *Meloidogyne*, seuls les juvéniles et les mâles sont énumérables, les femelles étant endoracinaires, donc absentes du sol. Mais les mâles sont généralement rares et ne sont jamais parasités par *P. penetrans*. En outre, ce facteur K est la somme de tous les k_i qui interviennent dans la mortalité, dont *P. penetrans*. C'est pourquoi, les populations de juvéniles sains ont été préférées aux populations de juvéniles totaux pour le calcul des indices de mortalité, car elles tiennent évidemment compte de l'effet de *P. penetrans* (juvéniles sains = juvéniles totaux - juvéniles parasités), la population des juvéniles parasités pouvant être considérée comme morte pour la génération suivante, puisque les femelles qui en sont issues ne donnent pas d'oeufs (ou très rarement).

Dans le cas des successions de cultures sensibles à *M. javanica* (Figure 82), l'indice de mortalité a , à quelques exceptions près et quelle que soit la culture, évolué de manière cyclique (ordonnancement des valeurs sur une spirale) avec l'effectif de la population de juvéniles à chaque prélèvement, décrivant ainsi des alternances de multiplication et de diminution de la population. La pente de la droite de régression était toujours négative.

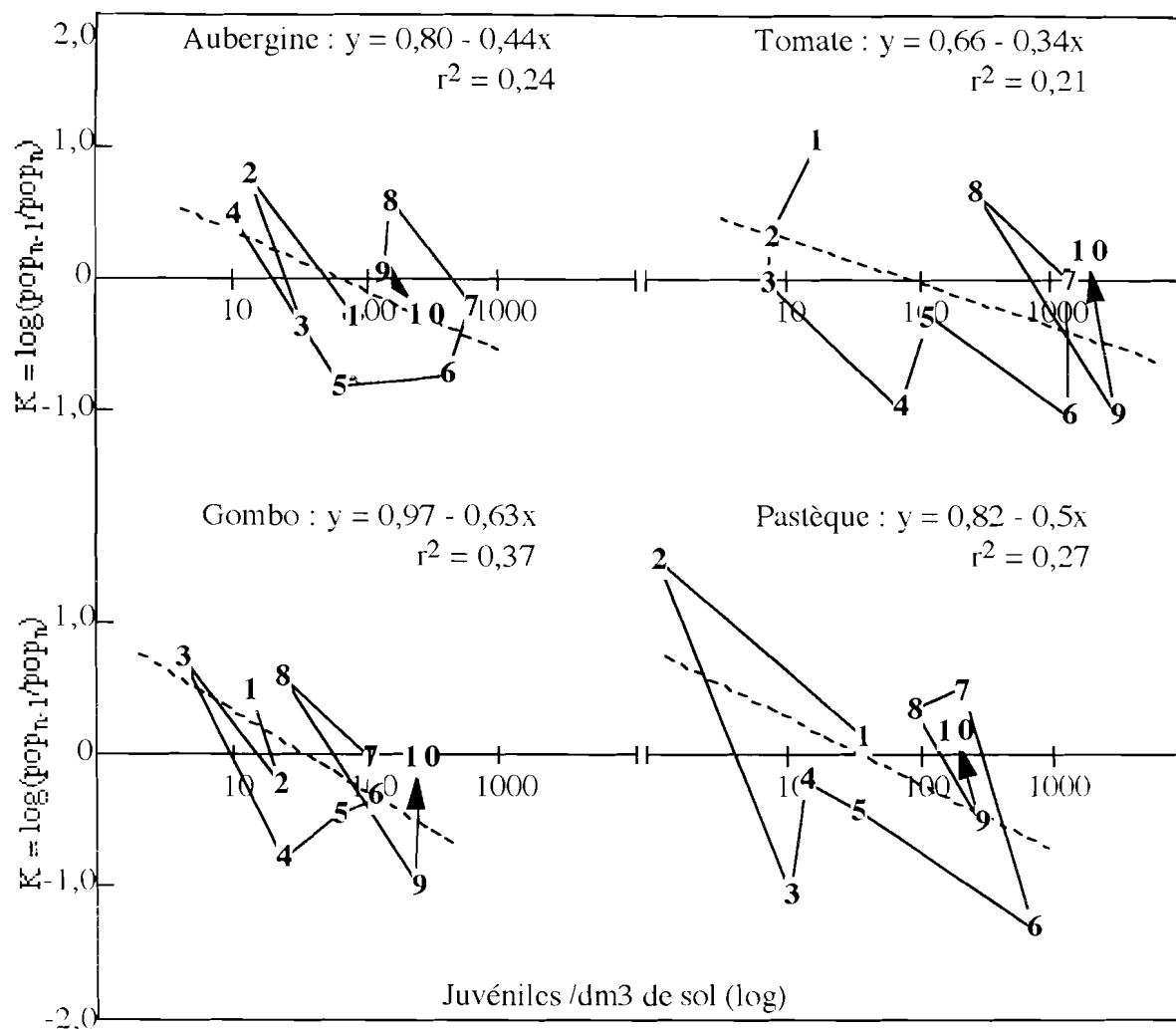


Figure 82 : évolution du facteur de mortalité K en fonction de la population de juvéniles de *Meloidogyne javanica* à chaque date de prélèvement (1 à 10) au cours du troisième cycle cultural de la succession de cultures sensibles (--- = droite de régression).

Dans le cas des cultures de rotation (Figure 83), l'indice de mortalité a aussi évolué de manière cyclique, quelle que soit la culture, et quelle que soit la sensibilité de la culture à *M. javanica*. La pente des droites de régression était toujours négative, mais plus importante dans le cas de l'arachide et du mil que du niébé. Les coefficients de corrélation étaient plus élevés sur arachide et mil, traduisant une dispersion plus faible des indices de mortalité, et la distribution des indices était beaucoup plus concentrée que sur niébé.

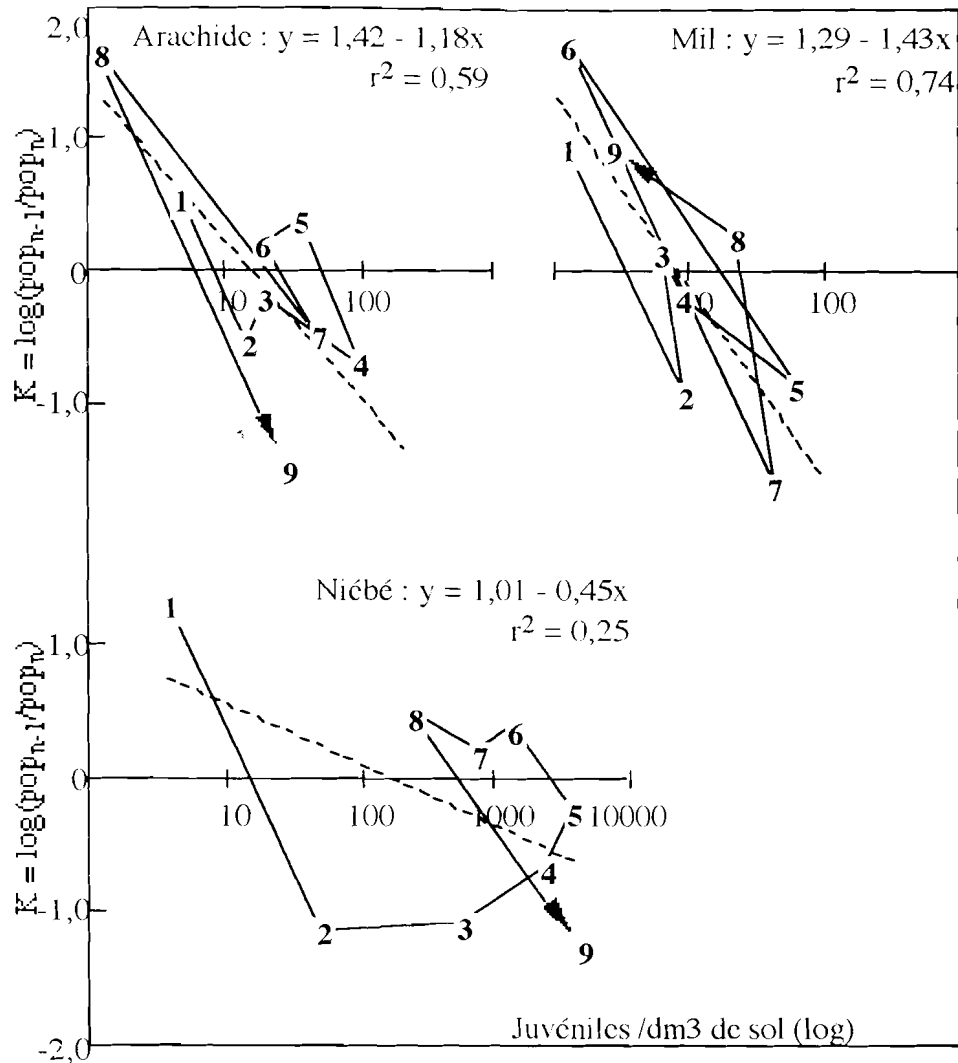


Figure 83 : évolution du facteur de mortalité K en fonction de la population de juvéniles de *Meloidogyne javanica* à chaque date de prélèvement (1 à 9) sur trois cultures sensibles et non sensibles au cours du second cycle de la rotation (--- = droite de régression).

Commentaire :

Rappelons que la dispersion des indices de mortalité d'une population prédatrice traduit le degré de dépendance des effectifs du prédateur vis-à-vis des facteurs de mortalité représentés par leur proie. La distribution ordonnée des indices selon une spirale et la période du phénomène traduisent le décalage entre le développement du prédateur et celui de sa proie (delayed density dependent factors).

Dans les cas présents, l'alignement approximatif des indices de mortalité suivant une droite indique que les facteurs responsables de la mortalité des juvéniles sont dépendants de la densité, c'est à dire que le nombre d'individus éliminés est proportionnel à la densité de la population. La pente des droites est chaque fois négative, indiquant que le nombre d'individus éliminés diminue lorsque la densité de la population augmente, et inversement. Ces caractères sont indépendants de la culture.

Cependant, la pente des droites varie selon le degré de sensibilité de la culture à *M. javanica*. Ainsi, les pentes sont inférieures à 1 dans le cas des cultures sensibles et supérieures à 1 dans le cas des cultures non sensibles. Ceci est essentiellement dû à l'amplitude des densités de population observées qui sont significativement plus importantes sur les cultures sensibles que sur les autres.

La distribution spiralée des indices de mortalité indique un mécanisme de dépendance retardée, c'est à dire que l'effet du facteur de mortalité intervient avec un temps de retard sur la population. Là encore, les deux groupes de culture se distinguent, à savoir que la distribution des indices est approximativement concentrique dans le cas des cultures non sensibles, alors que, sur les cultures sensibles, elle se déplace vers les effectifs croissants de la population de juvéniles au fur et à mesure des prélèvements successifs.

3.2.2) application de la méthode de régression simple

Cette méthode permet d'étudier le type de corrélation qui peut exister entre la population de *M. javanica* et celle de juvéniles parasités par *P. penetrans*. Les analyses ont porté sur l'ensemble des échantillons, toutes cultures confondues, prélevés au cours de la rotation des cultures sensibles et non sensibles. Une première analyse a concerné l'ensemble des juvéniles parasités, alors qu'une seconde analyse a concerné les deux classes d'encombrement définies précédemment.

La première analyse a montré qu'il existait une forte corrélation ($p < 0,0001$) entre les effectifs totaux de juvéniles de *M. javanica* et les effectifs de juvéniles parasités par *P. penetrans* (Figure 84). Elle était identique quelle que soit le type de rotation employée. La droite de régression moyenne était du type : $\text{Log}(y) = 0,93 \text{ Log}(x) - 0,11$ ($r^2 = 0,94$). Cela voudrait dire que le parasitisme des juvéniles de *M. javanica* par *P. penetrans* se développe ($y = 1$ nématode parasité) dès le seuil de 1,5 juvénile par dm^3 de sol de façon linéaire ($y = 0,78 \cdot x^{0,93}$) par rapport à la population totale de juvéniles.

Si l'on subdivise la proportion de juvéniles parasités en deux classes de parasitisme (juvéniles parasités par moins ou plus de 10 spores), on a observé le même phénomène quelle que soit la rotation étudiée (Figure 85A), à savoir qu'il y a toujours un seuil inférieur et un seuil supérieur du pourcentage de juvéniles parasités par plus ou moins de 10 spores. Mais, toutes cultures confondues, alors que le seuil inférieur de la proportion de juvéniles parasités par plus de 10 spores était égal à 0 et que le seuil supérieur a considérablement diminué dès que la population de juvéniles augmentait (diminution de 75% entre 1 et 1000 juvéniles par dm^3 de sol), le seuil supérieur de la proportion de juvéniles parasités par moins de 10 spores a diminué plus faiblement et le seuil inférieur a sensiblement augmenté (il n'était donc jamais nul). Pour des niveaux d'infestation du sol en *M. javanica* les plus importants, cette classe de parasitisme est restée constante.

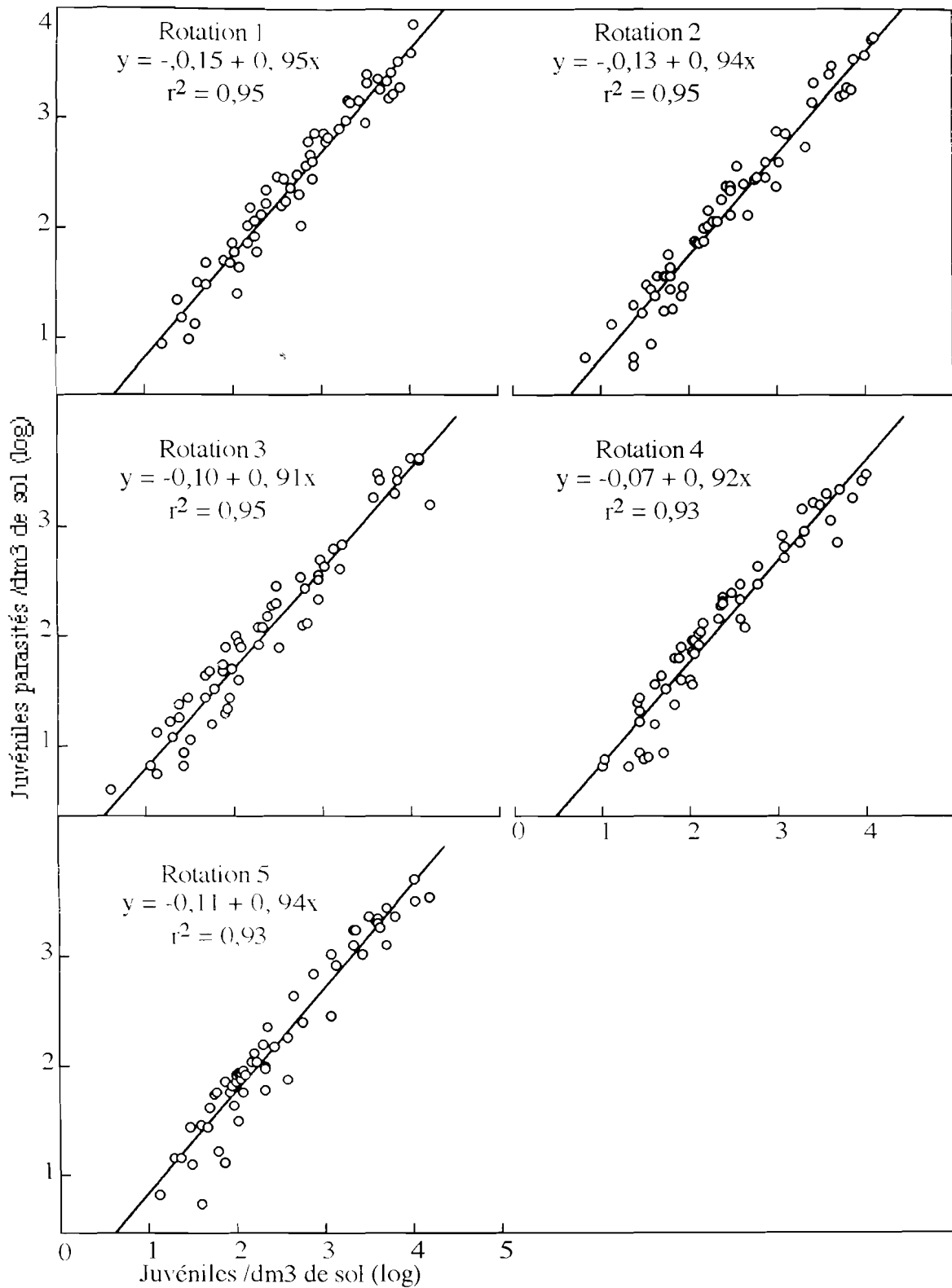


Figure 84 : corrélation entre les effectifs de juvéniles de *Meloidogyne javanica* parasités par *Pasteuria penetrans* et les effectifs totaux de juvéniles au cours des cinq rotations comparées.

En terme d'effectifs, les populations de juvéniles parasités sont proportionnelles aux effectifs totaux (Figure 85B). Mais le taux de croissance de la classe des juvéniles parasités par moins de 10 spores est significativement supérieur à celui de l'autre classe.

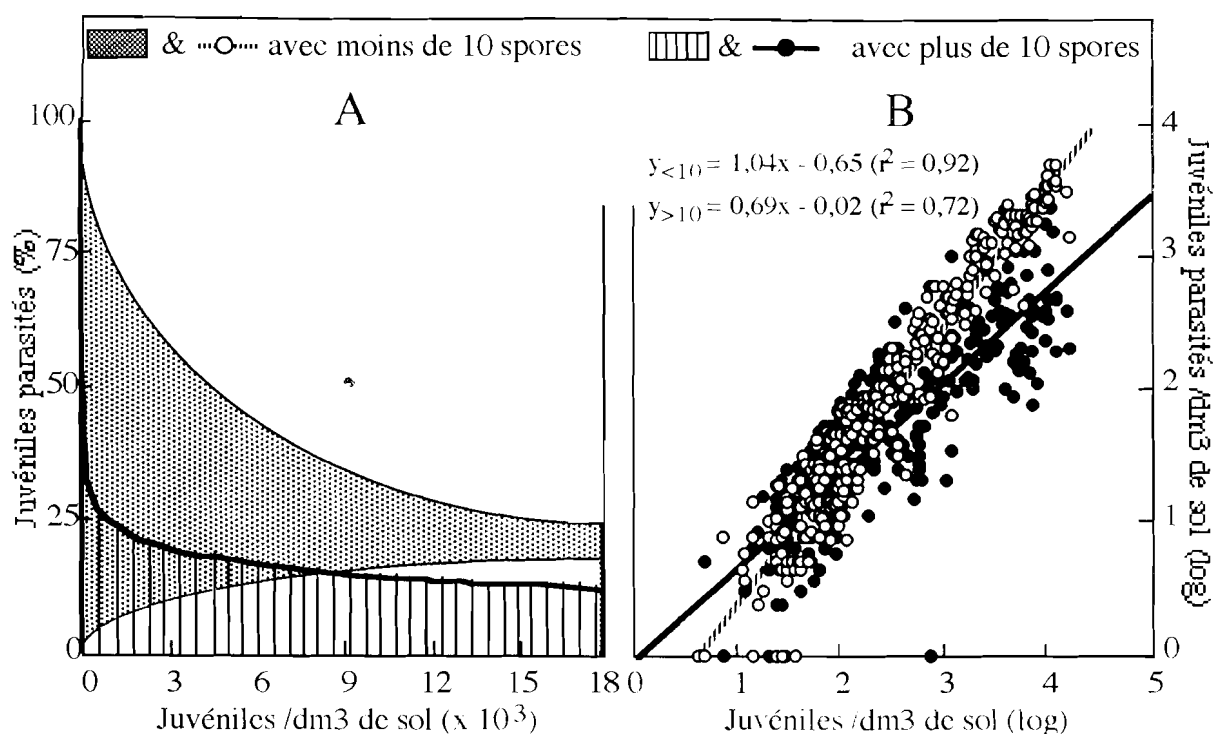


Figure 85 : évolution de la population de juvéniles de *Meloidogyne javanica* parasités par *Pasteuriapenetrans* en fonction de l'effectif total de juvéniles et de l'encombrement en spores sur l'ensemble des rotations (A = évolution du pourcentage de juvéniles parasités en fonction de l'effectif total; B = évolution des effectifs).

Commentaire:

La relation de densité-dépendance entre la densité totale de *M. javanica* et la proportion de juvéniles parasités par *P. penetrans* est évidente. Mais, la corrélation est la même quelle que soit la rotation (analyse de la covariance multivariée des coefficients de régression : $p = 0,091$). En moyenne, le taux de parasitisme pourrait être prédit en fonction de la densité de *M. javanica* selon l'équation générale suivante :

$$\text{Log}(\text{densité de juvéniles parasités}) = a \cdot \text{Log}(\text{densité de juvénies totaux}) + \text{constante}$$

Le coefficient de régression a est égal à 0,93 dans le cadre de notre étude. La valeur de ce coefficient indique le type de densité-dépendance (Liljeström & Bernstein, 1990) qui, dans le cas de la relation *M. javanica*-*P. penetrans* serait du type direct ($a < 1$). Il en est de même pour la proportion de juvéniles parasités par plus de 10 spores ($a = 0,69$). Par contre, la corrélation entre la proportion de juvéniles parasités par moins de 10 spores et la densité totale de *M. javanica* serait du type inverse puisque le coefficient de régression est supérieur à 1 ($a = 1,04$). Le résultat obtenu sur les juvéniles parasités par plus de 10 spores est à nuancer car les forts encombrements des juvéniles en spores de *P. penetrans* perturbent leur mobilité (Davies *et al.*, 1991). Or la technique d'extraction utilisée (Scinhorst, 1962) est basée sur la mobilité des nématodes. Par conséquent, il est possible que plus les juvéniles sont encombrés et moins il est possible d'en extraire. Mais ce biais technique ne peut expliquer à lui seul la forte diminution de

cette classe de parasitisme lorsque les populations de juvéniles croissent. On peut admettre que dans le sol, ces juvéniles gênés dans leur mobilité, ne peuvent atteindre les racines pour y pénétrer. Par conséquent, ils participeraient au contrôle de la population de *M. javanica* mais très peu à la production des générations futures de spores de *P. penetrans*, représentant alors une proportion importante de spores perdues. En revanche, c'est la classe des juvéniles parasités par moins de 10 spores qui serait responsable de la production constante de spores dans le sol.

SYNTHÈSE GÉNÉRALE

INCIDENCE DE LA SENSIBILITÉ ET DES ALTERNANCES CULTURALES SUR LE DÉVELOPPEMENT DE *MELOIDOGYNE JAVANICA*

En matière de lutte culturale contre n'importe quel parasite de plante, il a toujours été préconisé l'utilisation de plantes non sensibles au parasite. Dans le cas présent, les tests de sensibilité à *M. javanica* s'imposaient alors pour toutes les cultures que nous avons envisagé d'employer dans les alternances culturales.

Les espèces maraîchères, comme la tomate, le gombo, l'aubergine africaine, utilisées dans nos expériences, ont toutes multiplié les populations de *M. javanica*, mais à des degrés divers. Il a ainsi été possible d'établir une classification de ces cultures maraîchères en fonction de leur sensibilité (taux de multiplication du nématode) à *M. javanica* : la tomate s'est révélée la plus sensible des trois; vient ensuite le gombo puis l'aubergine africaine. Les dégâts (présence de galles) commis par *M. javanica* aux deux premières espèces en font des cultures économiquement sensibles (Netscher & Sikora, 1990). En outre, la variété cv. Roma de tomate que nous avons employée dans toutes nos expériences est une des plus sensibles à toutes les espèces de *Meloidogyne*.

Dans le cas des cultures pluviales (arachide, mil, niébé et oignon), seul le niébé a permis une multiplication des populations de nématodes : aucun développement de *M. javanica* n'a été observé sur les autres cultures, même si certains auteurs ont recensé cette espèce sur ces plantes. Par exemple, *M. arenaria* et *M. hapla* ont été considérées avec *M. javanica* comme les principales espèces de *Meloidogyne* parasites de l'arachide (Minton & Baujard, 1990), mais cette espèce ne cause aucun dégât au Sénégal (Netscher, 1975). Quant au mil, nous n'avons pas observé de galles sur les racines comme l'ont rapporté Handa *et al.* (1971). Enfin, le développement de *M. javanica* sur oignon est très limité et très localisé (Netscher & Sikora, 1990). Par contre, *M. javanica* est, avec *M. incognita*, la principale espèce parasite du niébé (Sikora & Greco, 1990).

Aucune des trois cultures arachide, mil ou oignon ne sont immunes aux nématodes. Elles sont toutes trois de mauvais hôtes malgré des mécanismes différents de défense vis à vis de *M. javanica*. Il est probable que les réactions de ces plantes à des inoculum contrôlés soient différentes de celles des mêmes plantes placées en conditions naturelles et soumises fréquemment, dans les pays chauds, à des pressions parasitaires élevées, induisant une "fragilisation" de la résistance des plantes aux nématodes (Mateille, comm. pers.). Mais en général, ces plantes ne permettent pas une multiplication de *M. javanica*.

C'est pourquoi ces plantes non-sensibles sont-elles habituellement utilisées en rotation avec les cultures maraîchères sensibles. Cependant, comme l'a signalé Netscher (1974) dans le cas d'une rotation avec l'arachide, il ne faudra utiliser les cultures non-sensibles que préventivement au risque de voir se développer certaines "souches" qui pourraient devenir virulentes (contournement de la résistance). L'autre facteur à contrôler est la présence de plantes refuges ou même sensibles telles qu'*Amaranthus viridis* qui peut contrecarrer l'effet bénéfique d'une rotation culturale ou même donner le résultat opposé à celui escompté par l'usage d'une jachère d'abandon, tel que nous l'avons observé au cours de l'un des essais au champ.

1. INCIDENCE D'UNE ALTERNANCE DE CULTURES À SENSIBILITÉS DIFFÉRENTES

Après la mise en place des cultures non-sensibles, les niveaux des populations de *M. javanica* ont fortement baissé sur le mil, l'arachide et dans une moindre mesure, sur l'oignon. Netscher (1974, 1975) avait observé que les niveaux des populations de *Meloidogyne* spp. baissaient systématiquement pendant une culture d'arachide, et même beaucoup plus rapidement que dans un sol nu. Cependant la replantation d'une culture sensible, comme la tomate, entraîne une multiplication des populations de juvéniles supérieure à celle observée avant le cycle de la culture non-sensible. Autrement dit, même si, effectivement, une culture non-sensible permet une diminution conséquente des populations de *M. javanica* (d'où leur utilisation conseillée en lutte culturale), la culture sensible qui suit peut très bien rétablir les niveaux d'infestation initiaux, voire les augmenter au fur et à mesure des cycles de cultures sensibles successifs. McSorley *et al.* (1994) ont également observé cet effet au cours d'une alternance de rotations incluant l'aubergine et n'ont observé aucune différence significative entre les différentes rotations aussi bien sur les niveaux des populations de *M. arenaria* que sur l'indice de galles. Cela semble suggérer que les rotations de cultures non-sensibles n'auraient pas d'effet rémanent sur la culture sensible suivante qui aurait, en outre, la capacité de multiplier davantage la population de nématodes, selon deux hypothèses (Mateille, 1992) : une plante sensible multiplie mieux un petit inoculum qu'un inoculum élevé et une plante sensible physiologiquement active multiplie mieux un inoculum qu'une plante souffrante. Cela expliquerait les meilleurs rendements de tomate (données ne figurant pas dans ce mémoire) obtenus après plutôt qu'avant la culture non-sensible malgré des niveaux d'infestation très supérieurs. Par contre, le second cycle de tomate qui suit peut induire à la fois une certaine baisse des niveaux d'infestation et des rendements, à cause, selon la même hypothèse que précédemment, de l'incapacité physiologique de la plante à supporter et, par conséquent, à multiplier, une pression parasitaire trop forte.

Cela nous amène à considérer qu'en lutte culturale, la rotation n'est que partiellement efficace et devrait être immédiatement suivie par d'autres méthodes comme l'utilisation de variétés résistantes, avant la mise en place de variétés sensibles.

2. INCIDENCE D'UNE SUCCESSION DE CULTURES SENSIBLES

Contrairement à la situation précédente, toutes les cultures employées ont été sensibles à *M. javanica*. De plus, l'évolution des populations de *M. javanica* était différente au cours des trois cycles de cultures.

Les niveaux des populations n'étaient pas les mêmes selon le mode de mise en place des cultures. Ils étaient élevés sur les cultures repiquées (tomate et aubergine africaine), alors qu'ils sont restés très bas tout au long du cycle cultural sur les cultures semées directement (gombo et pastèque).

Comme dans le cas des rotations avec des cultures non-sensibles, l'intercalation d'une culture de tomate annule l'effet de la culture précédente sur l'évolution des populations. Il n'y a aucun effet mémoire, la population ne réagissant qu'à la culture présente.

La baisse constante des niveaux des populations au cours des trois cycles de cultures quelle que soient leur composition pourrait être imputée à la pratique culturale qui, d'un point de vue nématologique, équivaut à une culture continue sensible (voir l'hypothèse précédente sur la "fatigue" physiologique des plantes soumises à une pression parasitaire importante), mais aussi à l'efficacité probable d'organismes parasites des nématodes tels que *P. penetrans*.

RÉGULATION DES POPULATIONS DE *MELOIDOGYNE JAVANICA* PAR *PASTEURIA PENETRANS*

En étudiant le développement du champignon *Rhizoctonia solani* et de son hyperparasite *Laetisaria arvalis* sur la betterave (*Beta vulgaris* L.), Allen *et al.* (1985) ont montré qu'il était possible de contrôler la population de *R. solani*, mais posaient une série de questions concernant l'hôte (la culture), le parasite et enfin l'hyperparasite, dont les réponses aideraient à une meilleure utilisation potentielle de l'hyperparasite :

- la relation entre le parasite et son hyperparasite est-elle du type densité-dépendance ?
- existe-t-il un état d'équilibre naturel stable ?
- est-il possible de réduire le niveau des populations du parasite ?
- quel est la nature de la distribution des deux organismes (parasite et hyperparasite) ?
- quels sont les effets des facteurs environnementaux sur ces organismes et sur leurs interactions ?

L'étude de la relation existant entre les populations de *M. javanica* et de *P. penetrans* s'assimile au modèle de Allen *et al.* (1985) typique du modèle général proie (hôte) - prédateur (parasite). Dans notre étude, *M. javanica* est l'hôte et *P. penetrans* le parasite.

1. INFLUENCE DE LA PLANTE SUR L'INFESTATION DE *MELOIDOGYNE JAVANICA* PAR *PASTEURIA PENETRANS*

Nos travaux ont porté essentiellement sur l'étude de l'influence de la plante qui a été le seul facteur biotique de l'environnement considéré.

Des prospections nématologiques, réalisées dans diverses régions de cultures maraîchères au Sénégal, ont révélé une correspondance entre la nature de la culture maraîchère et l'abondance de juvéniles de *Meloidogyne* spp. infestés par *P. penetrans* : ainsi, la proportion de juvéniles infestés est plus importante sous une culture d'aubergine africaine que sous une culture de tomate (Diop, 1994; Mateille *et al.*, 1995). Hewlett *et al.* (1994), Ko *et al.* (1995), Tzortzakakis *et al.* (1995), et Giannakou & Gowen (1996) avaient aussi fait des observations similaires. En conséquence, nos travaux confirment cet effet de la plante sur la relation des deux microorganismes aussi bien en conditions naturelles qu'en conditions contrôlées.

Nous avons aussi observé que la sensibilité de la plante, mais aussi la pratique culturale (alternance des sensibilités) avaient également une influence sur les proportions de juvéniles

infestés par *P. penetrans*, prouvant que le développement de la population de *P. penetrans* avait deux composantes : une production de spores directement liée au développement de la population de *M. javanica* à cause du caractère obligatoire du parasitisme (plus il y aura de *M. javanica* et plus il y aura de *P. penetrans*, et inversement), une concentration (ou inversement une dilution) des spores dans le sol en fonction de la concentration en juvéniles.

Les populations de *M. javanica* sont effectivement réduites par *P. penetrans*. En effet, les études réalisées en conditions contrôlées ont montré que les niveaux des populations de *M. javanica* sont fortement diminuées en présence de *P. penetrans* par rapport à des situations sans *P. penetrans*. Elles confirment l'efficacité de *P. penetrans* observée sur diverses espèces de *Meloidogyne*, efficacité qui se manifeste soit par la réduction de la pénétration des juvéniles parasités du fait du fort encombrement (Stirling *et al.*, 1990), soit par la baisse de la densité de juvéniles de la génération suivante (O'Brien, 1980; Sayre, 1980; Raj & Mani, 1988; Sayre & Starr, 1988). Car dans ce dernier cas, les femelles issues de juvéniles parasités ne produisent pas des oeufs mais plutôt des spores (Sayre & Starr, 1985).

2. MISE EVIDENCE D'UNE CORRELATION ENTRE MELOIDOGYNE JAVANICA ET PASTEURIA PENETRANS

L'objectif de ces études était de suivre l'évolution des populations de *P. penetrans* à travers la proportion de juvéniles infestés, en "jouant" conjointement sur la sensibilité des cultures à *M. javanica* et sur les alternances des niveaux de sensibilité.

Or, il existe sur la parcelle expérimentale occupée un certain équilibre entre les densités des populations de *M. javanica* et les niveaux d'infestation en *P. penetrans*. Cet équilibre se matérialise par le regroupement des valeurs, quel que soit la date de prélèvement, sur la représentation graphique de la proportion de juvéniles parasités en fonction de la population totale de juvéniles de *M. javanica*. Comparativement à d'autres modèles, ce regroupement des données est plutôt situé dans une zone correspondant à des effectifs de *M. javanica* faibles à moyens (Ciancio, 1996). Cela signifierait par conséquent que la proportion de juvéniles infestés resterait relativement constante au cours des 59 dates de prélèvement. Cet équilibre pourrait s'expliquer par le fait que la parcelle expérimentale était régulièrement mise ou remise en culture avec des cultures sensibles à *M. javanica*, pratiques favorables au développement de *P. penetrans*.

Cette hypothèse d'équilibre entre les deux populations reste valable même si l'on observe une interaction de type densité-dépendance temporelle entre *M. javanica* et *P. penetrans*. Cette relation de densité-dépendance a été également soupçonnée par Spaull (1981) sur canne à sucre et Verdejo-Lucas (1992) avait observé une fluctuation saisonnière identique

entre les populations de *M. incognita*, *M. arenaria*, *M. hapla* et celle de *P. penetrans*. Ciancio (1995, 1996) fut le premier à modéliser la relation de densité-dépendance entre *Xiphinema diversicaudatum*, *Tylenchulus semipenetrans*, *Heterodera goettingiana* et *P. penetrans*. La haute signification des tests de régression et de corrélation entre l'effectif total de *M. javanica* et l'effectif de juvéniles infestés, ou la proportion de ceux-ci, prouve l'existence d'une liaison très forte entre ces deux paramètres, et permet de "modéliser" la relation de densité-dépendance entre *M. javanica* et *P. penetrans*.

D'autres méthodes d'analyses plus précises, nécessitant des outils informatiques plus puissants, nous auraient permis de vérifier cette relation de densité-dépendance. C'est le cas des modèles linéaires généralisés qui peuvent s'appliquer au modèle biologique étudié. Ces modèles nous auraient permis de prendre en considération plusieurs autres facteurs comme le climat, la nature de la culture, ou la saison, ou une combinaison aléatoire des trois.

De l'analyse par les tests de régression et de corrélation, il ressort que l'effectif de juvéniles infestés augmente en même temps que l'effectif total de juvéniles. Cependant, l'effectif total de juvéniles diminue lorsque la proportion de juvéniles infestés augmente. En d'autres termes, une proportion importante de juvéniles infestés contrôle efficacement la population totale de juvéniles qui diminue.

En subdivisant la population des juvéniles infestés en deux classes selon le taux d'encombrement en spores de *P. penetrans*, nous avons constaté que la corrélation est plus forte entre l'effectif total de juvéniles et la proportion de juvéniles infestés par plus de 10 spores qu'avec la proportion de juvéniles infestés par moins de 10 spores. De plus, après avoir appliqué la méthode de Varley & Gradwell (1963) qui consiste à tester la régression entre la proportion de juvéniles infestés par plus de 10 spores et l'effectif total de juvéniles de *M. javanica*, et vice-versa, on a noté une forte signification du test appliqué dans les deux sens, approuvant l'existence d'une relation de densité-dépendance entre les deux paramètres étudiés. En revanche, l'absence de corrélation entre la proportion de juvéniles infestés par moins de 10 spores et l'effectif total de juvéniles s'explique par la constance moyenne de cette proportion quel que soit l'effectif total. Nous en concluons que les taux d'encombrement supérieurs à 10 spores par juvénile seraient plutôt responsables du contrôle direct des populations de *M. javanica* (mort des juvéniles avant leur entrée dans les racines due à une gêne de leurs mouvements ondulatoires), alors que les taux d'encombrement inférieurs ne perturberaient pas la migration et la pénétration des juvéniles dans les racines et seraient donc responsables de la production continue des générations successives des spores de *P. penetrans* dans le sol.

3. ESSAI DE "MODELISATION" DU COMPLEXE PARASITAIRE *MELOIDOGYNE JAVANICA* - *PASTEURIA PENETRANS*

Après la mise en évidence de l'existence d'une corrélation entre *M. javanica* et de son parasitoïde, leur interaction pourrait se résumer et s'expliquer de la sorte (Figure 86) :

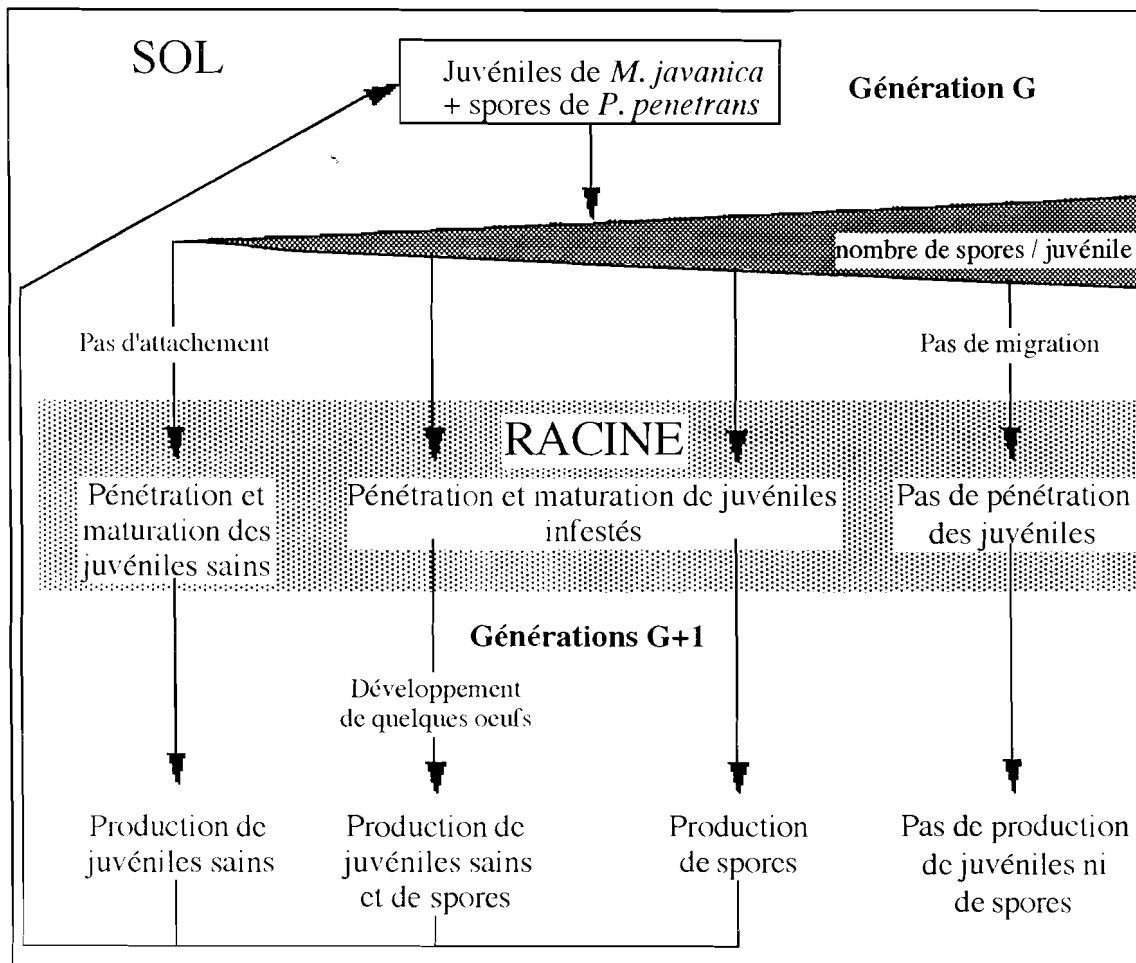


Figure 86 : dynamique de l'infestation des juvéniles de *Meloidogyne javanica* par *Pasteuria penetrans* selon l'encombrement des juvéniles en spores.

1/ en début d'analyse, il y a dans le sol des effectifs donnés de juvéniles de *M. javanica* et de spores de *P. penetrans*.

2/ installons une plante sensible à *M. javanica*. La plante attire alors (Prot, 1976) une partie des juvéniles vers les racines. Ils seront infestés par une fraction des spores lors de leur migration. Il reste alors dans le sol une population de juvéniles et de spores. A priori, la distribution des spores sur les juvéniles devrait être homogène. En fait, nous savons que les taux de pénétration des juvéniles dans les racines d'une plante sensible sont très élevés. Par conséquent, on peut estimer que le taux de diminution de la population de juvéniles dans le sol est plus importante que celui des spores de *P. penetrans*. Cela induirait un phénomène de concentration des spores par rapport aux effectifs de juvéniles non pénétrés qui expliquerait l'augmentation de la

proportion de juvéniles parasités par plus de 10 spores au dépens de la fraction des juvéniles infestés par moins de 10 spores. Cette évolution divergente des deux classes d'encombrement se poursuit jusqu'à la production d'une nouvelle génération de juvéniles et de spores. Mais, la concentration des spores sur peu de juvéniles entraîne une réduction de l'effectif de spores dans le sol.

3/ à la fin du premier cycle de développement de *M. javanica* (environ 30 jours après), la nouvelle génération de *M. javanica* commence à être produite et à être infestée par des spores de *P. penetrans*. Cet apport de juvéniles dans le sol entraîne un épuisement du stock de spores dans le sol, mais l'effectif accru de juvéniles entraîne une "dilution" de l'attachement des spores: le taux d'augmentation de la population de juvéniles dans le sol est plus important que celui des spores de *P. penetrans*. C'est donc la fraction des juvéniles infestés par moins de 10 spores qui devient la plus importante. Le stock de spores diminuerait de plus en plus et la probabilité pour que les juvéniles rencontrent des spores s'amoinerait.

La diminution du taux d'attachement (proportion de juvéniles infestés) et du taux d'encombrement (nombre de spores par juvénile) aurait deux origines possibles :

- les spores de la nouvelle génération seraient produites en même temps que les juvéniles mais ne seraient pas suffisamment matures pour infester les juvéniles. En effet, les spores émises par les femelles de *Meloidogyne* spp. n'auraient pas terminé tout le processus de maturation qui est soumis à différents facteurs de l'environnement parmi lesquels le pH (O'Brien, 1980; Davies *et al.*, 1988), l'humidité du sol (O'Brien, 1980) et à la température (Stirling, 1981). L'attachement n'aurait lieu que plus tard.

- les spores seraient produites avec un certain retard par rapport à l'émission des juvéniles puisque l'émission des spores ne se fait qu'après décomposition complète des femelles et des tissus racinaires environnants.

Cela expliquerait l'effet de "densité-dépendance retardée" observé sur les cultures sensibles grâce à l'étude de l'indice modifié de mortalité K des juvéniles de *M. javanica* par le test de Varley & Gradwell (1960).

4/ une fois les nouvelles spores devenues aptes à s'attacher sur les juvéniles, deux cas peuvent s'observer :

- l'effectif des juvéniles dans le sol est très élevé et leur production est continue (éclosion étalée dans le temps) comme sur une plante sensible. Dans ce cas, les juvéniles seront faiblement encombrés par des spores et la probabilité pour que les premiers juvéniles rencontrent des spores sera plus importante que celle pour les derniers juvéniles émis dans le sol. On observera alors une augmentation de la proportion des juvéniles parasités par moins de 10 spores et une réduction de celle des juvéniles plus encombrés.

- l'effectif des juvéniles dans le sol est faible comme sous une plante non-sensible. Dans ce cas les juvéniles seront fortement encombrés car la probabilité de rencontre des juvéniles avec les spores sera importante.

5/ en fin de cycle cultural, nous avons toujours observé une baisse des populations de *M. javanica* et de la proportion de juvéniles infestés par *P. penetrans*. Cela pourrait être une réponse à l'activité prédatrice de *P. penetrans* accrue par la décomposition des racines en fin de cycle cultural, mais aussi à la baisse naturelle des populations de nématodes couramment observée en fin de cycle végétatif de la plante hôte à cause d'une modification de son état physiologique en période de floraison et de récolte. On remarque d'ailleurs que les deux classes d'encombrement évoluent dans le temps avec un certain décalage dû à celui qui existe entre la production de juvéniles et celle des spores malgré des cycles biologiques synchrones.

Mais, bien que l'évolution du complexe *M. javanica*-*P. penetrans* soit largement tributaire de la sensibilité de la plante au nématode, cette sensibilité ne suffit pas à expliquer les différents taux d'infestation en *P. penetrans* observés entre les cultures sensibles. Mateille *et al.* (1995) ont pensé à l'intervention soit des exsudats racinaires, composés en grande partie de composés hydrocarbonés, dans les mécanismes d'attachement cuticulaire faisant intervenir des liaisons lectines - sucres, soit de facteurs nutritionnels du nématode sur la germination des spores après la pénétration du nématode dans la racine (Sayre, 1980). C'est ainsi que Giannakou & Gowen (1996) ont observé que la production de spores était différente selon la plante hôte de *M. javanica* et donc liée à un facteur intrinsèque à la plante.

4. CONSÉQUENCES AGRONOMIQUES

La sensibilité des plantes aux nématodes du genre *Meloidogyne* est la première composante agronomique à maîtriser. Deux grands types de pratiques culturales prédominent au Sénégal : la culture continue comme dans la région des Niayes, et l'alternance avec des cultures pluviales comme dans le Pays Sercer dans le centre-ouest du pays.

Le système de culture continue, imposé par des facteurs agro-économiques particuliers et de pratique très ancienne, est certainement le système le plus difficile à modifier puisque la plupart des cultures sont sensibles à *Meloidogyne* spp. Seule une alternance avec des cycles de variétés résistantes (hybrides fixés), d'espèces maraîchères peu ou pas sensibles (oignon, choux, fraise, etc.) ou d'espèces florales non-hôtes voire nématofuges (*Tagetes* spp. par exemple), pourrait être envisagée.

La rotation avec des cultures pluviales dans les zones de culture bimodale entre la saison sèche et la saison pluvieuse offre un panel plus étendu de solutions à cause même du choix des cultures de rotation. Cependant, elle nécessite une connaissance parfaite des niveaux de

sensibilité des diverses cultures mises en jeux, et des conséquences des cultures pluviales sur les populations de nématodes pour la culture sensible suivante : on ne préconisera pas la succession de deux cultures sensibles après une culture pluviale; on ne permettra qu'un seul cycle dont les rendements sont augmentés, mais on reviendra à une culture moins sensible, soit pluviale soit maraîchère selon les besoins économiques du moment.

La culture continue de plantes maraîchères apparaît comme défavorable à la production de *P. penetrans*, car la multiplication intense du nématode conduit, en fait, à un épuisement de la population de *P. penetrans* par "dilution" de l'infestation des juvéniles. C'est effectivement dans les régions de culture continue, comme dans les Niayes, que l'abondance de *P. penetrans* est la plus faible (Diop, 1994, Mateille *et al.*, 1995).

Par contre, l'intercalation d'une culture pluviale non-sensible conduit à une concentration des spores de *P. penetrans* dans le sol. C'est effectivement dans les régions du Sénégal caractérisés par des systèmes de culture bimodaux que *P. penetrans* est le plus abondant. En outre, *P. penetrans* ayant besoin du nématode pour se reproduire, la culture sensible qui suit une culture pluviale va servir à multiplier le nématode (l'hôte) qui produira ensuite son parasite. Par conséquent, la productivité en *P. penetrans* du système de culture se divise en deux composantes : l'attachement dont le rendement optimal sera assuré sous culture pluviale et la production de spores qui sera assurée par la production de juvéniles sous culture sensible, mais avec un délai pouvant aller jusqu'à un cycle de culture.

PERSPECTIVES

Les études développées ici révèlent bien évidemment des lacunes qui se sont imposées d'elles-mêmes tant elles sont liées aux modèles biologiques étudiés.

La première contrainte est la durée réduite des cycles de culture maraîchère qui ne nous permet pas de distinguer plus précisément la part de réduction des populations de *M. javanica* par *P. penetrans* de celle de réduction naturelle des populations en fin de cycle. Cette ambiguïté ne peut être levée qu'en suivant les populations de *M. javanica* et de *P. penetrans* sur des cultures sensibles pérennes telles que certaines espèces forestières (acacia par exemple).

La seconde contrainte est la prise en compte du plus grand nombre de variables stochastiques comme les données climatiques, mais aussi la variation des caractéristiques physico-chimiques du sol au cours des successions culturales qui sont des facteurs de "déplacement" de l'hétérogénéité spatiale des populations de nématodes sur les parcelles d'étude.

La troisième contrainte est une meilleure évaluation des effectifs de chaque organisme à chaque stade de leur développement afin de pouvoir établir les différentes composantes k_i de l'indice de mortalité K définis par Varley & Gradwell (1960) et, mieux encore, préciser les variables nécessaires au développement du modèle d'Anderson et May (1981), plus proche des modèles biologiques considérés (Figure 87), puisqu'il prend mieux en compte les cycles de développement, les stades libres et infestants et les modes de transmission.

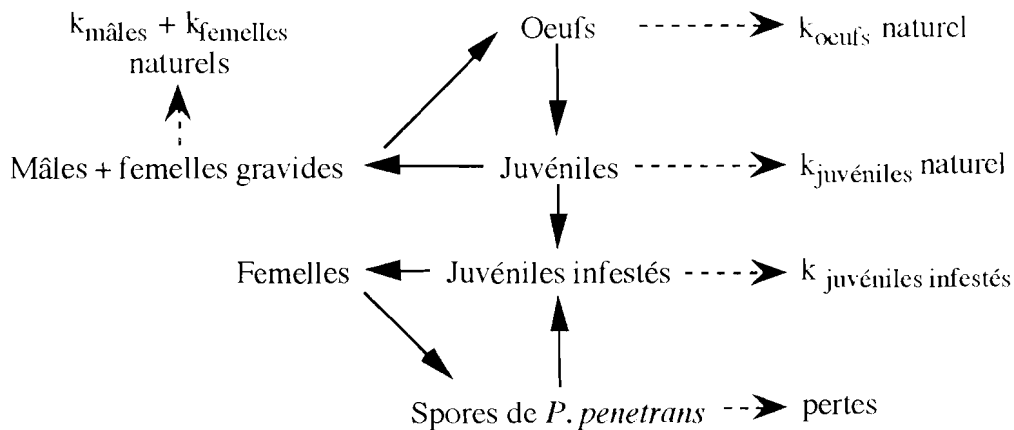


Figure 87 : dynamique de l'infestation des juvéniles de *Meloidogyne javanica* par *Pasteuriapenetrans* selon le modèle d'Anderson et May (1981).

Cependant, toute la difficulté est de pouvoir évaluer les effectifs de tous les stades (oeufs, juvéniles, adultes) et états (juvéniles, mâles, femelles) de *Meloidogyne* spp. en conditions naturelles du champ, et d'évaluer les stocks réels en spores de *P. penetrans* dans les femelles et dans le sol et les pourcentages de germination des spores dans les juvéniles. Les études développées par notre équipe de recherche pour adapter à *P. penetrans* des méthodes de détection et le dosage physique, biologique, biochimique et moléculaire des micro-organismes telluriques non-cultivables vont dans ce sens.

Sur le plan agronomique, il serait intéressant de valider des itinéraires culturaux appropriés aussi bien à la gestion culturale des populations de *Meloidogyne* spp. qu'à la gestion biologique par *P. penetrans* dans divers systèmes de culture maraîchers caractéristiques des différentes régions productrices.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN, M.F., BOOSALIS M.G., KERR, E.D., MULDOON, A.E. & LARSEN, H.J. (1985). Population dynamic of sugar beets, *Rhizoctonia solani*, and *Laetisaria arvalis*: Responses of host, plant pathogen, and hyperparasite to perturbation in the field. *Appl. Environ. Microbiol.*, 50: 1123-1127.
- ANDERSON, R. M. & MAY, R.M F.R.S. (1981). The population dynamics of microparasites and their invertebrate host. *Infectious diseases of invertebrates*, 291: 451-510.
- ANDREWARTHA, H.G. & BIRCH, L.C. (1954). *The distribution and abundance of animals*. The University of Chicago Press, Chicago, 782p.
- APPERT, J & DEUSE J. (1982). Les ravageurs des cultures vivrières et maraîchères sous les tropiques. Maissonneuve & Agence de Coopération Culturelle et Technique (Eds), France, 420p.
- BERGE, J.B. & DALMASSO, A. (1975). Caractéristiques biochimiques de quelques populations de *Meloidogyne hapla* et *Meloidogyne* spp. *Cah. ORSTOM Sér. Biol.*, 10: 263-271.
- BIRD, A.F. (1959). The attractiveness of roots to the plant parasitic nematodes *Meloidogyne javanica* and *M. hapla*. *Nematologica*, 4: 322-335.
- BIRD, A.F. (1962). Orientation of the larvae of *Meloidogyne javanica* relative to roots. *Nematologica*, 8: 275-287.
- BROWN, S.M. & NORDMEYER, D. (1985). Synergistic reduction in root galling by *Meloidogyne javanica* with *Pasteuria penetrans* and nematicides. *Revue Nématol.*, 8: 285-286.
- BROWN, S.M. & SMART, G.C. (1984). Attachment of *Bacillus penetrans* to *Meloidogyne incognita*. *Nematropica*, 14: 171-172.
- BROWN, S.M. & SMART, G.C., (1985). Root penetration by *Meloidogyne incognita* juveniles infected with *Bacillus penetrans*. *J. Nematol.*, 17: 123-126.
- CDH (1980). *Les cultures maraîchères au Sénégal*. 265 p.
- CHANNER, A.G. & GOWEN, S.R. (1992). Selection for increased host resistance and increased pathogen specificity in *Meloidogyne-Pasteuria penetrans* interaction. *Fund. Appl. Nematol.*, 15: 331-339.
- CHEN, S., DICKSON, D.W. & WHITTY, E.B. (1994). Response of *Meloidogyne* spp. to *Pasteuria penetrans*, fungi and cultural practices in tobacco. *J. Nematol.*, 26: 620-625.
- CHEN, T.A. & RICH, A.E. (1963). Attraction of *Pratylenchus penetrans* to plants roots. *Pl. Dis. Rptr.*, 47: 504-507.
- CHIDWOOD, B. G. (1949). A revision of the genus *Meloidogyne* Goeldi, 1887. *Proc. Helminthol. Soc. Wash.*, 16: 90-104.
- CIANCIO, A. (1991). Relationship between spore dimensions and body cuticle thickness in *Pasteuria penetrans*-infected nematodes. *J. Nematol.*, 23: 525 [Abstr.].
- CIANCIO, A. (1995). Density-dependant parasitism of *Xiphinema diversicaudatum* by *Pasteuria penetrans* in a naturally infested field. *Phytopathology*, 85: 144-149.
- CIANCIO, A. (1996). Time delayed parasitism and density-dependence in *Pasteuria* spp. and host nematode dynamics. *Nematropica*, 26: 251.
- CIANCIO, A., BONSIGNORE, R., VOVLAS, N. & LAMBERTI, F. (1994). Host records and spore morphometrics of *Pasteuria penetrans* group parasites of nematodes. *J. Invert. Pathol.*, 63: 260-267.
- COOK, R. & EVANS, K. (1987). Resistance and tolerance. In: Brown, R.H. & Kerry, B.R. (Eds) *Principles and practice of nematode control in crops*. Academic Press, London.: 179-231.
- DAJOZ, R. (1974). *Dynamique des populations*. Masson & Cie (Eds), Paris, 301p.
- DAVIES, K.G. & DANKS, C. (1992). Interspecific differences in the nematode surface coat between *Meloidogyne incognita* and *Meloidogyne arenaria* related to the adhesion of the bacterium *Pasteuria penetrans*. *Parasitol.*, 105: 475-480.
- DAVIES, K.G. & DANKS, C. (1993). Carbohydrate/Protein interaction between the cuticle of infective juveniles of *Meloidogyne incognita* and spores of the obligate hyperparasite *Pasteuria penetrans*. *Nematologica*, 39: 53-64.
- DAVIES, K.G., KERRY, B.R. & FLYNN, C.A. (1988). Observation on the pathogenicity of *Pasteuria penetrans*, a parasite of the root-knot nematodes. *Ann. Appl. Biol.*, 112: 491-501.
- DAVIES, K.G., LAIRD, V. & KERRY, B.R. (1991). The motility, 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. & PERSIDIS, A. (1990). The characterisation of *Pasteuria penetrans* using polyclonal antibody and its effect on spore attachment to the second stage juveniles of *Meloidogyne incognita*. *Nematologica*, 36: 343.
- DAVIES, K.G., REDDEN, M. & PEARSON, T.K. (1994). Endospore heterogeneity in *Pasteuria penetrans* related to plant-parasitic nematodes. *Lett. Appl. Microbiol.*, 19: 370-373.
- DIOP, M.T. (1994). Les nématodes parasites des cultures maraîchères au Sénégal. Distribution de *Pasteuria penetrans*, actinomycète parasite des nématodes du genre *Meloidogyne*. Mémoire de D.E.A., Université Cheikh Anta Diop de Dakar, 36pp.
- DUBE, B.N. (1989). Biological control of *Meloidogyne javanica* by *Paecilomyces lilacinus* and *Pasteuria penetrans*. *Proceedings Integrated Pest Management in Subtropical and Tropical Cropping System*, Frankfurt, Germany, 2: 639-645.
- DUBE, B.N. (1990). An integrated biocontrol of *Meloidogyne javanica* by *Paecilomyces lilacinus*, *Pasteuria penetrans* and an organic amendment (cattle manure). *Nematologica*, 36: 346.
- DUBE, B.N. (1994). Integrated application of *Paecilomyces lilacinus*, *Pasteuria penetrans* and cattle manure for control of *Meloidogyne javanica*. *J. Nematol.*, 26: 543.
- DUBE, B.N. & SMART, G.C. (1987). Biological control of *Meloidogyne incognita* by *Paecilomyces lilacinus* and *Pasteuria penetrans*. *J. Nematol.*, 19: 222-227.
- DUDDINGTON, C.L. (1957). *The friendly fungi. A new approach to the eelworm problem*. Faber and Faber Limited (Eds), London, 188p.
- DUTKY, E.M. & SAYRE, R.M. (1978). Some factors affecting infection of nematodes by bacterial spore parasite *Bacillus penetrans*. *J. Nematol.*, 10: 255 [Abstr.].
- ESBENSHADE, P.R. & TRIANTAPHYLLOU, A.C. (1985). Electrophoretic methods for the study of root-knot nematode enzymes. In: Baker K.R., Carter C.C. & Sasser, J.N. (Eds) *An advanced treatise on Meloidogyne. II. Methodology*. IMP, North Carolina State University Graphics, USA : 75-123.
- FARGEITE, M. (1987a). Use of esterase phenotype in the taxonomy of the genus *Meloidogyne*. 1. Stability of the esterase phenotype. *Revue Nématol.*, 10: 39-43.
- FARGEITE, M. (1987b). Use of esterase phenotype in the taxonomy of the genus *Meloidogyne*. 2. Esterase phenotype observed in West African populations and their characterisation. *Revue Nématol.*, 10: 45-56.
- FRANCO, J., JATALA, P. & BOCANGEL, M. (1981). Efficiency of *Paecilomyces lilacinus* as a biocontrol agent of *Globodera pallida*. *J. Nematol.*, 13: 438-439.
- GIANNAKOU, O. & GOWEN, S.R. (1996). The development of *Pasteuria penetrans* as affected by different plant hosts. *Pest & Diseases*, :393-398.
- GOODEY, J.B., FRANKLIN, M.T. & HOOPER, D.J. (1965). *The nematode parasites of plants catalogued under their host*. C.A.B., Farnham Royal, Bucks, England, 214 p.
- HANDA, D. K., MATHUR, B. N. AND BIARGA, L. P. (1971). Occurrence of root-knot on pearl millet. *Indian J. Nematol.*, 1: 244.
- HEBBAR, K.P., GUENIOT, B., HEYRAUD, A., COLIN-MOREL, P., HEULIN, T., BALANDREAU, J & RINAUDO, M. (1992). Characterisation of exopolysaccharides produced by rhizobacteria. *Appl. Microbiol. Biotechnol.*, 38, 248-253.
- HEWLETT, T.E., COX, R., DICKSON, D.W. & DUNN, R.A. (1994). Occurrence of *Pasteuria* spp. in Florida. *J. Nematol.*, 26: 616-619.
- JANATINI, A., BERGE, J.B., TRIANTAPHYLLOU, A.C. & DALMASSO, A. (1982). Nouvelles données sur l'utilisation des isoestérases pour l'identification des *Meloidogyne*. *Revue Nématol.*, 5: 147-154.
- JATALA, P., KALTENBACH, R., BOCANGEL, M., DEVAUX, A.J. & CAMPOS, R. (1980). Field application of *Paecilomyces lilacinus* for controlling *Meloidogyne incognita* on potatoes. *J. Nematol.*, 12: 226-227
- JATALA, P., SALAS, R., KALTENBACH, R. & BOCANGEL, M. (1981). Multiple application and long-term effect of *Paecilomyces lilacinus* in controlling *Meloidogyne incognita* under field conditions. *J. Nematol.*, 13: 445.
- JEPSON, S.B. (1987) *Identification of root-knot nematodes (Meloidogyne species)*. C.A.B. International, Wallingrad, 265 p.
- JOHNSON, A.W. (1985a). The role of nematicide in nematode management. In: Sasser, J.N. & Carter, C.C. (Eds.), *An advanced treatise on Meloidogyne, Volume 1: Biology and control*; North Carolina State University Graphics, Raleigh : 249-267.

- JOHNSON, A.W. (1985b). Specific crop rotation effects combined with cultural practices and nematicides. *In: Sasser, J.N. & Carter, C.C. (Eds) An advanced treatise on Meloidogyne. Volume 1: Biology and control.* North Carolina State University Graphics, Raleigh : 284-301.
- KÄMPFE, L. (1960). Die räumlich Verteilung des Primärbefalls von *Heterodera schachtii* Schmidt in den Wirtswurzeln. *Nematologica*, 5: 18-26.
- KAPLAN, D.T. & DAVIS, E.L. (1987). Mechanism of plant incompatibility with nematodes. *In: Veech J.A. & Dikson, D.W. (Eds), Vistas on nematology*, Society of Nematologists, Hyattsville : 267-276.
- KHAN, A.A. & ALAN, M.M. (1985). Control of *Meloidogyne incognita* on tomato by chemical dip. *Pak. J. Nematol.*, 3: 105-109.
- KO, M.P., BERNARD, E.C., SCHMITT, D.P. & SIPES, B.S. (1995). Occurrence of *Pasteuria*-like organisms on selected plant-parasitic nematodes of pineapple in the Hawaiian Islands. *J. Nematol.*, 27: 395-408.
- KUIPER, K. (1958). Parasitering van aaltjes door protozoën. *Tijdschr. Plantenziekten*, 64: 122-123.
- KUMARI, R., VERMA, K.K., DHINDSA, K.S. & BHATTI, D. S. (1987). Screening of aerial parts of *Datura*, *Ipomea*, *Tagetes* and *Lawsonia* for their nematicidal control activity on *Meloidogyne*. *Agric. Sci. Digest India*, 7: 213-216.
- LAMBERTI, F. (1971). Prove di Lotta chimica contro i nematodi galligeni del Pomodoro in Puglia. *Phytiatr. Phytopharm. Circum-medit.*, 3: 140-146.
- LAMBERTI, F. (1979) Chemical and cultural methods of control. *In: Lamberti, F. & Taylor, C.E. (Eds) Root-knot nematodes (Meloidogyne species): Systematics, biology and control.* Academic Press, London : 477.
- LAMBERTI, F. & CIRULLI, M. (1970) Prove preliminari di Lotta a nematodi del gen. *Meloidogyne* su Pomodoro con due nematocidi sperimentali. *Italia Agric.*, 107: 721-723.
- LAVALLEE, W.H. & RHODE, R.A. (1962). Attractiveness of plant roots to *Pratylenchus penetrans* (Cobb). *Nematologica*, 8: 252-260.
- LILJESTRÖM, G. & BERNSTEIN, C. (1990). Density dependence and regulation in the system *Nezara viridula* (L.) (Hemiptera: Pentatomidae), host and *Trichopoda giacomellii* (Blanchard) (Diptera: Tachinidae), parasitoid. *Oecologia*, 84: 45-52.
- LOFKA, A.J. (1934). Théorie analytique des associations biologiques. *Actual. Sci. Ind.*, 187: 4-40.
- LOWNSBERRY, B.F. & VIGLIERCHIO, D.R. (1961). Importance of response of *Meloidogyne hapla* to an agent from germinating tomato seeds. *Phytopathol.*, 51: 219-221.
- LUC, M., LESPINAT, P. & SOUCHAUD, B. (1969). Marquage direct de *Hemicycliophora paradoxa* par le phosphore radioactif. Utilisation pour l'étude des déplacements des nématodes phytoparasites dans le sol. *Nematologica*, 15: 35-43.
- LUC, M., MAGGENTI, A.R. & FORTUNER, R. (1988). A reappraisal of Tylenchina (Nemata). 9. The family Heteroderidae Filipjev & Shuurmans Stekhoven, 1941. *Revue Nématol.*, 11: 159-176.
- MANKAU, R. (1974). A "milky" disease of plant-parasitic nematodes caused by a bacterium. *XII Symposium International of Nematology, Granada* : 66.
- MANKAU, R. (1975). *Bacillus penetrans* n. comb. causing a virulent disease of plant-parasitic nematodes. *J. Invert. Pathol.*, 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) Life-cycle of an endoparasite in some tylenchid nematodes. *Nematologica*, 21: 89-94
- MANKAU, R., IMBRIANI, J.L. & BELL, A.H. (1976). SEM observations on nematode cuticule penetration by *Bacillus penetrans*. *Indian J. Nematol.*, 8: 179-181.
- MANKAU, R. & PRASAD, N. (1977). Infectivity of *Bacillus penetrans* in plant parasitic nematodes. *Indian J. Nematol.*, 9: 40-45.
- MATEILLE, T. (1992). Traitements fumigants mécanisés en culture bananière. Efficacité nématicide et effets secondaires du dichloropropène. *Phytoma*, 445: 61-64.
- 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.

- MATEILLE, T., DUPONNOIS, R., DABIRE, K., NDIAYE, S. & DIOP, M. T. (1996). Influence of the soil on the transport of *Pasteuria penetrans*, parasite of nematodes of the genus *Meloidogyne*. *Eur. J. Soil Biol.*, 32: 81-88.
- MCSORLEY, R., DICKSON, D.W., HEWLETT, T.E. & FREDERICK, J.J. (1994). Effects of tropical rotation crops on *Meloidogyne arenaria* population densities and vegetable yields in microplots. *J. Nematol.*, 26 : 175-181.
- MERNY, G. & LUC, M. (1969). Les techniques d'évaluation des populations dans le sol. In: Lamotte, M. & Bourlière, F. (Eds.). *Problèmes d'écologie: L'échantillonnage des peuplements animaux dans les milieux terrestres*. Masson & Cie, Paris: 257-292.
- MESSIAEN, C.M., BLANCHARD, D., ROUXEL, F. & LAFON, R. (1991). *Les maladies des plantes maraîchères*. INRA (Eds), 552p.
- MINTON, N.A. & BAUJARD, P. (1990). Nematode parasites of peanut. In: Luc, M., Sikora, R. A. & Bridge, J. (Ed.), *Plant parasitic nematodes in Subtropical and Tropical agriculture*: C.A.B. International, London: 285-320.
- NETSCHER, C. (1970). Les nématodes parasites des cultures maraîchères au Sénégal. *Cah. ORTOM, Sér. Biol.* 11: 209-229.
- NETSCHER, C. (1974). L'arachide et le contrôle biologique des nématodes *Meloidogyne* spp dans les cultures maraîchères du Sénégal. *Cr.. Acad. Agric. Fr.* : 1332-1339.
- NETSCHER, C. (1975). Studies on the resistance of groundnut to *Meloidogyne* sp. in Senegal. *Cah. ORSTOM Ser. Biol.*, 3: 227-232.
- NETSCHER, C. (1983). Control of *Meloidogyne incognita* in vegetable by crop rotation in Ivory Coast. *Acta Horticulturae*, 152: 219-225.
- NETSCHER, C & SIKORA, R. A. (1990). Nematode parasite of vegetables. In: Luc, M., Sikora, R. A. & Bridge, J. (Eds.), *Plant parasitic nematodes in Subtropical and Tropical agriculture*. C.A.B. International, London: 237-284.
- NETSCHER, C. & TAYLOR, D. P. (1976). Physiologic variation with the genus *Meloidogyne* and its implications on integrated control. , 269-294.
- NICHOLSON, A. J., & BAILEY, V. A. (1935). The balance of animal populations. *Proc. Zol. Soc. London*, 4, 551-598.
- O'BRIEN, P. C. (1980). Studies on parasitism of *Meloidogyne javanica* by *Bacillus penetrans*. *J. Nematol.*, 12: 234.
- PICHER, R.S. (1967). The host-parasites relations and ecology of *Trichodorus viruliferus* on apple roots, as observed from an underground laboratory. *Nematologica*, 13: 547-557.
- PRASAD, N. & MANKAU, R. (1969). Studies on a sporozoan endoparasite of nematodes. *J. Nematol.*, 1: 301-302.
- PROT J.C. (1975) Recherches concernant le déplacement des juvéniles de *Meloidogyne* spp. vers les racines. *Cah. ORSTOM Ser. Biol.*, 10: 251-262
- PROT, J.C. (1976). Amplitude et cinétique des migrations du nématode *Meloidogyne javanica* sous l'influence d'un plant de tomate. *Cah. ORSTOM Ser. Biol.*, XI: 157-166.
- PROT, J.C. (1980). Migration of plant-parasitic nematodes toward plant roots. *Revue Nématol.*, 3: 305-318.
- PROT, J.C. (1984). A naturally occurring resistance breaking biotype of *Meloidogyne arenaria* on tomato. Reproduction and pathogenicity on tomato cultivars Roma and Rossol. *Revue Nématol.*, 7: 23-28.
- PROT, J.C. & VAN GUNDY, S.D. (1981). Influence of photoperiod and temperature on migrations of *Meloidogyne* juveniles. *J. Nematol.*, 13: 217-220.
- RAJ, M.A. & MANI, A. (1988). Biocontrol of *Meloidogyne javanica* with the bacterial spore parasite *Pasteuria penetrans*. *Int. Nematol. Netw. Newsl.*, 5: 3-4.
- RAMMAH, A. & HIRSCHMANN, H. (1988). *Meloidogyne mayaguensis* n. sp. (Meloidogynidae), a root-knot nematode from Puerto Rico. *J. Nematol.*, 20: 58-69.
- RATNASOMA, H.A., GOWEN, S.R., & HAGUE, N.G.M. (1991). Observations on the detachment of spores of *Pasteuria penetrans* from pre-parasitic second-stage juveniles of *Meloidogyne* spp. *Nematol. Medit.*, 225-227.
- RAYMUNDO, S.A. (1985). Cropping systems research and root-knot nematode control. In: Sasser, J.N. & Carter, C.C. (Eds) *An advanced treatise on Meloidogyne. Volume 1: Biology and control*. North Carolina State University Graphics, Raleigh : 277-281.
- RODRIGUEZ-KABANA, R., IVEY, H. & BACKMANT, P.A. (1987). Peanuts-cotton rotation for the management of *Meloidogyne arenaria*. *J. Nematol.*, 19: 484-486.

- RODRIGUEZ-KABANA, R., WEAVER, C.F. & KING, P.S. (1985). Combination of 1,3-D and aldicarbe for management of *Meloidogyne arenaria* in peanuts. *Nematologica*, 15: 93-106.
- ROSSNER, J. & ZEBIIZ, C.P.W. (1986). Effect of neem products on nematodes and growth of tomato (*Lycopersicon esculentum*) plants. In: Schmutterer, H. & Ascher, K.R.S. (Eds.) *3rd International Neem Conference*, Nairobi, Kenya: 10-15.
- ROVIRA, A. D. (1956a). A study of the development of the root surface microflora during the initial stages of plant growth. *J. Appl. Bacteriol.*, 19: 72 [Abstr.].
- ROVIRA, A. D. (1956b). Plant root excretions in relation to the rhizosphere effect. 1. Nature of the root exudate from oats and peas. *Plant and Soil*, 7: 178.
- SASSER, J.N. (1954). Identificaton and host-parasite relationships of certain root-knot nemaodes (*Meloidogyne* spp.). *Bull. Maryland Agric. Exp. Sta.*, A77: 31.
- SAYRE, R. M. (1980). Biocontrol: *Bacillus penetrans* and related parasites of nematodes. *J. Nematol.*, 12: 260-270.
- SAYRE, R.M. & STARR, M.P. (1985). *Pasteuria penetrans* (ex Thorne,1940), nom. rev., com.n., sp.n., a mycelial and endospore-forming bacterium parasitic in plant-parasitic nematodes. *Proc. Helminth. Soc. Wash.*, 52: 149-165.
- SAYRE, R.M. & STARR, M.P. (1988). Bacterial diseases and antagonism of nematodes. In: Poinar, G.O. & Jansson, H.B. (Eds) *Diseases of nematodes*. CRC Press, Inc., Florida : 69-101.
- SAYRE, R.M., STARR, M.P., GOLDEN, A.M., WERGIN, W.P. & ENDO, B.Y. (1988). Comparison of *Pasteuria penetrans* from *Meloidogyne incognita* with a related mycelial and endospore-forming bacterial parasite from *Pratylenchus brachyurus*. *Proc. Helminth. Soc. Wash.*, 55: 28-49.
- SAYRE, R.M., WERGIN, W.P., SCHMIDT, J.M. & STARR, M.P. (1991). *Pasteuria nishizawae* sp. nov.: a mycelial and endopore-forming bacterium parasitic on cyst nematodes of genera *Heterodera* and *Globodera*. *Res. Microbiol.*, 142: 551-564.
- SEINHORST, J.W. (1950). De betekenis van de toestand von de grond voor het optreden van aanstasting door het stengelaaltje (*Ditylenchus dipsaci* (Kühn) Filipjev). *Tijdschr. PZiekt.*, 56: 292-349.
- SEINHORST, J.W. (1962). Modifications of the elutriation method for extracting nématodes from soil. *Nematologica*, 8: 117-128.
- SEINHORST, J.W. (1966). The relationships between population increase and population density in plant parasitic nematodes. I. Introduction and Migratory nematodes. *Nematologica*, 12: 157-169.
- SEINHORST, J.W. (1982). The distribution of cyst nematodes of *Globodera rostochiensis* in small plots and the resulting sampling error. *Nematologica*, 28: 285-297.
- SEKHAR, N.S. & GILL, J.S. (1990). Penetration and multiplication of *Meloidogyne incognita* as influenced by *Pasteuria penetrans*. *Indian J. Nematol.*, 20: 213-218.
- SEKHAR, N.S. & GILL, J.S. (1991) Efficacy of *Pasteuria penetrans* alone and in combination with carbofuran in controlling *Meloidogyne incognita*. *Indian J. Nematol.*, 21: 61-65.
- SIKORA, R.A. & GRECO, N. (1990). Nematode parasites of food legumes. In: Luc, M., Sikora, R.A. & Bridge, J. (Eds.), *Plant parasitic nematodes in Subtropical and Tropical agriculture*. C.A.B. International, London: 181-236.
- SIKORA, R.A., RECKHAUS, P. & AMADOU, E. (1989). Presence, distribution and importance of plant parasitic nematodes in irrigated agricultural crops in Niger. *Med. Fac. Landb., Rijks. Gent*, 53: 821-834.
- SILVA, de, M.P., PREMACHANDRA, D., & GOWEN, S.R. (1996). Studies on the detachment of spores of *Pasteuria penetrans* attached to its host *Meloidogyne javanica*. *Afro-Asian Journal of Nematology*, 6, 110-113.
- SPAULL, V.W. (1981). *Bacillus penetrans* in South African plant-parasitic nematodes. *Nematologica*, 27: 244.
- SPAULL, V.W. (1984). Observation on *Bacillus penetrans* infecting *Meloidogyne* in sugarcane fields in South Africa. *Revue Nématol.*, 7: 277-282.
- STEVENS, C., KHAN, V., TANG, A.Y. & BONSI, C. (1988) The effect of soil solarisation on growth response and root-knot damage of sweet poptato. *Hort. Sci.*, 23: 827.
- STIRLING, G.R. (1981). Effect of temperature on the 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. SHARMA, R.D. & PERRY, J. (1990). Attachment of *P. penetrans* spores to the root-knot nematode *M. javanica* in soil and its effects on infectivity. *Nematologica*, 36: 246-252.
- STIRLING, G.R. & WHITE, A.M. (1982). Distribution of a parasite of root-knot nematodes in South Australian Vineyard. *Pl. Dis.*, 66: 52-53.
- STURHAN, D. (1988). New host and geographical records of nematodes parasitic bacteria of the *Pasteuria penetrans* group. *Nematologica*, 34: 350-356.
- SUBBOTIN, S.A., STURHAN, D. & RYSS, A. (1994). Occurrence of nematode-parasitic bacteria of the genus *Pasteuria* in the former USSR. *Russian J. Nematol.*, 2: 61-64.
- SWARUP, G. & SOSA-MOSS, C. (1990). Nematode parasites of cereals. In: Luc, M., Sikora, R. A. & Bridge, J. (Eds.), *Plant parasitic nematodes in subtropical and tropical agriculture*. C.A.B. International, London: 109-136.
- THAKAR, N.A., PATEL, H.R. & PATEL, C.C. (1987). Azolla in management of root-knot disease in okra. *Indian J. Nematol.*, 17: 136-137.
- THORNE, G. (1940). *Duboscqia penetrans*, n.sp. [Sporozoa, Microsporidia, Nosematidae], a parasite of the nematode *Pratylenchus pratensis* (de Man) Filipjev. *Proc. Helminth. Soc. Wash.* 7: 51-53.
- THORNE, G. (1961). *Principle of Nematology*. McGraw-Hill Book Company Inc., USA, 553p.
- TZORTZAKAKIS, E.A., CHANNER, A.G., GOWEN, S.R. & GOUMAS, D. (1995). Preliminary studies on the effect of the host plant on the susceptibility of *Meloidogyne* nematodes to spores attachment by the obligate parasite *Pasteuria penetrans*. *Russian J. Nematol.*, 3: 23-26.
- VARLEY, G.C. & GRADWELL, G.R. (1960). Key factors in population studies. *J. Anim. Ecol.*, 29: 399-418.
- VARLEY, G.C. & GRADWELL, G.R. (1963). Predatory insects as density dependent mortality factors. *XVI International Congress of Zoology, Washington*, 240.
- VERDEJO-LUCAS, S. (1992). Seasonal population fluctuations of *Meloidogyne* spp. and the *Pasteuria penetrans* group in kiwi orchards. *Pl. Dis.*, 76: 1275-1279.
- VIGLIERCHIO, D.R. (1961). Attraction of parasitic nematodes by plant root emanations. *Phytopathol.*, 51: 136-142.
- WEISSER, B. (1959). Experimentelle Untersuchungen über die Wanderung von Nematoden. *Nematologica*, 4: 172-186.
- WILLIAMS, J.R. (1960). Studies on the nematode soil fauna of sugarcane field in Mauritius. 5. Notes upon a parasite of root-knot nematodes. *Nematologica*, 5: 37-42.
- ZAKI, M.J. & MAQBOOL, M.A. (1991). Combined efficacy of *Pasteuria penetrans* and other biocontrol agents on the control of root-knot nematode on okra. *Pak. J. Nematol.*, 9: 49-52.
- ZANTE, 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.

Titre: **Ecologie de l'infestation de *Meloidogyne javanica* (Treub, 1885), Chitwood, 1949 (Nematoda) par *Pasteuria penetrans* Sayre & Starr, 1985.**

Nom du candidat: **Mamadou Thiam DIOP**

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

Jury: Président: Bhen Sikina TOGUEBAYE

Membres: Cheikh Tidiane BA
Thierry MATEILLE
Danamou MOUNPORT
Saliou NDIAYE

Résumé: Des études en conditions contrôlées de serre ont permis de comparer la sensibilité de diverses cultures maraîchères (tomate, aubergine africaine [*Solanum aethiopicum*], gombo) et de cultures de rotation (arachide, mil, oignon, niébé) au nématode *Meloidogyne javanica* et d'évaluer la production de *Pasteuria penetrans*, actinomycète parasitoïde de ces nématodes. La sensibilité à *M. javanica* opposait le groupe des cultures sensibles (tomate, aubergine, gombo, niébé) au groupe des cultures non-sensibles (arachide, mil, oignon). La production de spores de *P. penetrans*, impossible sur les cultures non-sensibles, a été plus importante sur l'aubergine africaine que sur la tomate, alors que le gombo n'a permis aucune production. Les cultures ont eu aussi des effets rémanents sur une culture suivante : ainsi la production des spores de *P. penetrans* sur tomate a été beaucoup plus importante après aubergine africaine ou gombo qu'après tomate. Des études au champ effectuées sur un site naturellement infesté en *M. javanica* et en *P. penetrans* ont permis de suivre l'évolution des populations totales de juvéniles de *M. javanica* et des juvéniles infestés par *P. penetrans*, d'une part au cours d'une succession de trois cycles de cultures sensibles, d'autre part au cours d'une rotation de sept cycles de cultures sensibles et non-sensibles. Quelle que soit l'étude, l'évolution des effectifs de juvéniles infestés est assez synchrone de celle des effectifs totaux de juvéniles. Mais, alors qu'une culture continue de plantes sensibles a entraîné une diminution constante des effectifs de juvéniles totaux et infestés par *P. penetrans*, la rotation de cultures sensibles et non-sensibles ont permis une augmentation périodique de ces effectifs. Cependant, l'étude de l'évolution des proportions de juvéniles infestés apporte des précisions sur les interactions entre les populations de *M. javanica* et celles de *P. penetrans*. L'application de méthodes d'analyse des populations hôtes-parasites (facteurs de mortalité, tests de régression et de corrélation) a montré qu'il existait une forte corrélation entre les populations totales de *M. javanica* et celles infestées par *P. penetrans* et que l'interaction serait du type densité-dépendance caractéristique de certaines relations proie-prédateur. Toutefois, plus la plante est sensible à *M. javanica*, plus l'infestation des juvéniles par *P. penetrans* est retardée. L'interaction touche aussi l'encombrement des juvéniles en spores de *P. penetrans*. Ainsi, alors que la proportion de juvéniles infestés par moins de 10 spores était relativement constante quel que soit l'effectif de juvéniles, celle des juvéniles infestés par plus de 10 spores a très significativement diminué. Par conséquent, la première classe de juvéniles contribuerait plutôt à la production de spores de *P. penetrans* tandis que la seconde contrôlerait directement les populations de *M. javanica* dans le sol. Cette approche écologique de l'infestation de *M. javanica* par *P. penetrans* permet de jeter les bases d'une gestion intégrée culturale et biologique des populations de *M. javanica* dans les systèmes de culture maraîchère par la maîtrise des itinéraires culturaux les plus appropriés à la production naturelle de *P. penetrans* et à l'infestation des nématodes.

Mots-clés: écologie, infestation, *Meloidogyne javanica*, *Pasteuria penetrans*, rotations, successions, cultures maraîchères.