

## Réactions biochimiques provoquées par trois nématodes phytoparasites dans les racines de *Musa acuminata* (groupe AAA) variétés Poyo et Gros Michel

Thierry MATEILLE \*

ORSTOM, 01 B.P. V51, Abidjan 01, Côte-d'Ivoire.

Accepted for publication 27 September 1993.

**Résumé** – Trois nématodes parasites du bananier, *Radopholus similis*, *Helicotylenchus multicinctus* et *Hoplolaimus pararobustus*, ont été inoculés à des vitro-plants de *Musa acuminata* (triploïde AAA), variétés Poyo et Gros Michel, cultivés en conteneurs. L'évolution des concentrations racinaires en indoles et phénols totaux, ainsi que les activités peroxydasique, polyphénoloxydasique et lyasique ont été mesurées en fonction des niveaux de populations racinaires en nématodes. Ces études ont été appuyées par des observations histologiques. Les deux variétés indemnes de nématodes présentent des voies métaboliques similaires mais d'intensité variable. La sensibilité de la variété Poyo à *R. similis* est due à une forte activité polyphénoloxydasique. La variété Gros Michel, moins sensible à ce nématode, se caractérise par une forte activité peroxydasique. La voie des polyphénols est certainement plus intense sur Poyo que sur Gros Michel. D'autre part, *H. multicinctus* et *H. pararobustus* ne modifient pas le métabolisme phénolique. Les réactions biochimiques de *M. acuminata* aux attaques des nématodes dépendent donc à la fois de la variété de bananier et de l'espèce de nématode.

**Summary – Biochemical reactions in roots of *Musa acuminata* (AAA Cavendish group) cv. Poyo and Gros Michel infested by three nematodes** – Three banana-parasitic nematodes, *Radopholus similis*, *Helicotylenchus multicinctus* and *Hoplolaimus pararobustus*, were inoculated on vitro-plants of *Musa acuminata* (AAA triploid) cv. Poyo and Gros Michel reared in containers. The evolution of concentration of total phenols and indols, and of peroxidase, polyphenoloxidase and lyase activities was related to nematode densities in the roots. Histochemical measurements confirmed these observations. The same metabolic pathways occurred in healthy plants of both cultivars but they were more intense in one than the other. Compatibility of Poyo to *R. similis* was due to a high polyphenoloxidase activity. Gros Michel, which is less compatible to this nematode, was characterized by a higher peroxidase activity. The polyphenol pathway was more intense in Poyo than in Gros Michel. On the other hand, *H. multicinctus* and *H. pararobustus* did not change the phenol metabolism significantly. It is concluded that compatibility of *M. acuminata* to phytoparasitic nematodes depends both on the cultivars and the nematode species.

**Mots clés :** bananier, comportement variétal, *Helicotylenchus multicinctus*, *Hoplolaimus pararobustus*, métabolisme phénolique, *Radopholus similis*.

La variabilité génétique des bananiers du groupe tripléide AAA est très réduite et ne permet pas une grande diversification des variétés en exploitation bananière. Sur le plan pathologique, les variétés du sous-groupe Cavendish diffèrent de celles du sous-groupe Gros Michel par leur sensibilité à divers pathogènes. En ce qui concerne les nématodes phytoparasites, les variétés Cavendish sont plus sensibles à *Radopholus similis* et *Helicotylenchus multicinctus* (Gowen, 1976), *Pratylenchus coffeae* (Pinochet & Rowe, 1978) et *P. brachyurus* (Gupta, 1975) que les autres et sont très sensibles à *Meloidogyne incognita* et *M. javanica* (Davide & Marasigan, 1985; Zem & Lordello, 1981). L'étude histopathologique des racines de bananier infestées par ces nématodes a été

faite sur les variétés Cavendish (Blake, 1961, 1966; Whitehead, 1959; Zuckerman & Strich-Harari, 1964), mais aucune étude biochimique n'a été menée sur les réactions physiologiques des bananiers aux nématodes.

Étudiant les réactions d'hypersensibilité dues aux Heteroderidae, Giebel (1974) a montré que le degré de résistance ne dépendait pas de la concentration totale en phénols mais du rapport monophénols/polyphénols, un taux élevé favorisant la résistance. Par ailleurs, l'activité AIA oxydasique dépendrait de ce rapport, les polyphénols agissant comme inhibiteurs de cette enzyme. Les études conduites sur la résistance aux nématodes (Arrigoni, 1979; Roy, 1981; Giebel, 1982; Zacheo *et al.*, 1982; 1983) ont révélé l'intervention majeure des méta-

\* Adresse actuelle : ORSTOM, B.P. 1386, Dakar, Sénégal.

bolismes phénolique et indolique, accompagnés par une stimulation de l'activité peroxydasique et une diminution de l'activité polyphénoloxidasique.

Fargette et Quénéhervé (1988) ont montré que *R. similis* and *H. multicinctus* sont les nématodes endoparasites les plus dangereux sur bananier en Côte-d'Ivoire. Depuis l'enquête menée par Luc et Vilardebó (1961), *Hoplolaimus pararobustus* a été rencontré dans l'ensemble des plantations de ce pays. Au cours d'études précédentes, Mateille (1992) a montré que le développement des populations des nématodes *R. similis*, *H. multicinctus* et *H. pararobustus* est différent sur les var. Poyo (sous-groupe Cavendish) et Gros Michel (sous-groupe Gros Michel), et que la croissance végétative de ces variétés dépend de l'espèce infestante (Mateille, 1993). Ces deux variétés, triploïdes pures, ont la même origine génétique (espèces sauvages *Musa acuminata*) mais présentent des sensibilités différentes à *R. similis* (Wehunt *et al.*, 1978).

Le but de cette étude était de vérifier que les réactions biochimiques des deux variétés à *R. similis* correspondent au modèle peroxydase/polyphénoloxydase (Fig. 1) établi par Giebel (1982) et de comparer ces réactions à celles induites par *H. multicinctus* et *H. pararobustus*.

## Matériels et méthodes

### ÉTUDES NÉMATOLOGIQUES

Des vitro-plants de *Musa acuminata* (triploïdes AAA) var. Poyo et Gros Michel, comportant environ trois feuilles, ont été transplantés dans des conteneurs de 2 dm<sup>3</sup> remplis d'un substrat composé de terre sableuse et de mésocarpe fibreux broyé de noix de coco dans les

proportions 2/3-1/3. Les conteneurs étaient installés sous une ombrière dans les conditions climatiques tropicales naturelles de la Côte d'Ivoire (75 % d'humidité atmosphérique, 12 heures de photopériode [226 W/m<sup>2</sup>] à 32 °C et 12 heures à 25 °C). Les plants ont été inoculés une semaine après avec des suspensions de 1000, 5000 ou 10 000 *Radopholus similis*, *Helicotylenchus multicinctus* ou *Hoplolaimus pararobustus* élevés précédemment en conteneurs sur des vitro-plants de la variété Poyo. Les nématodes avaient été extraits des racines (Seinhorst, 1950) deux jours avant inoculation. L'inoculum contenait des proportions variables de juvéniles, femelles et mâles. Chaque combinaison nématode-inoculum-variété était répétée cinq fois. Deux mois après l'inoculation, six grammes de racines ont été prélevés sur chaque plant pour les analyses biochimiques. Les nématodes ont été extraits du reste des racines. La population finale de nématodes par plant fut estimée par la moyenne des nombres totaux de nématodes extraits des racines sur chacune des cinq répétitions.

### ANALYSES BIOCHIMIQUES

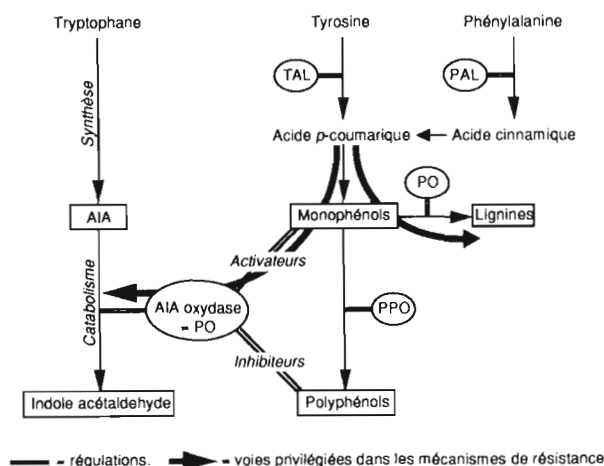
Toutes les analyses ont été effectuées sur des extraits racinaires bruts. L'analyse de chaque extrait a été répétée trois fois et la valeur moyenne a été attribuée à chaque extrait.

**Acide indole-3 acétique (ALA) :** il s'agit plus exactement du dosage de l'ensemble des substances indoliques. Un gramme de racine a été broyé à l'aide d'un homogénéisateur dans 20 ml d'éthanol à 95 %, à 5 °C (Meudt & Gaines, 1967). Le broyat a été filtré à travers un papier Whatman n° 1, puis l'extrait centrifugé 10 min à 15 000 t/min et le surnageant conservé à -18 °C.

Le dosage colorimétrique utilisait le réactif de Salkowsky (Pilet, 1961), composé de 368 ml/l d'H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> pur et de 18 ml/l de FeCl<sub>3</sub> 0,5 M, en solution aqueuse. L'extrait (2 ml) a été dosé avec 2 ml de réactif. La lecture a été faite au spectrophotomètre à 528 nm après 1 heure à l'obscurité, à température ambiante, par rapport à une gamme étalon d'AIA en solution dans l'éthanol à 95 %. La concentration en indoles totaux a été exprimée en µg/g de matière sèche et rapportée en pour cent de la concentration trouvée dans les racines de la variété Poyo indemne de nématodes, considérée comme référence.

**Phénols :** un gramme de racine a été broyé à l'aide d'un homogénéisateur dans 20 ml d'éthanol à 95 %, à 5 °C (Ferraz *et al.*, 1984). Les débris végétaux ont été filtrés à travers un papier Whatman n° 1, puis l'extrait a été centrifugé 10 min à 15 000 t/min et le surnageant conservé à -18 °C.

Le dosage colorimétrique utilisait le réactif de Folin et Ciocalteu (Marigo, 1973) en solution aqueuse (pH 7). L'extrait (0,5 ml) a été dosé en solution dans l'eau



**Fig. 1.** Voies du métabolisme des indoles et phénols et régulations enzymatiques impliquées dans les interactions plante-nématodes selon Giebel (1982). (AIA = acide indol-3 acétique; PO = peroxydases; PPO = polyphénoloxidasases; PAL = phénylalanine ammonia-lyases; TAL = tyrosine ammonia-lyases.)

(6,5 ml) avec 1 ml de réactif. Après 3 min d'agitation, la réaction a été arrêtée avec 2 ml d'une solution à 20 % de carbonate de sodium. La lecture a été faite au spectrophotomètre à 765 nm après 15 min à 40 °C et à l'obscurité, par rapport à une gamme étalon d'acide chlorogénique. La concentration en phénols totaux a été exprimée en µg/g de matière sèche et rapportée en pour cent de la concentration trouvée dans les racines de la variété Poyo indemne de nématodes, considérée comme référence.

**Activités enzymatiques :** les techniques utilisées ont été adaptées de celles développées sur d'autres tissus de bananier (Griffiths, 1959; Palmer, 1963) ou sur d'autres plantes. Pour chaque type d'enzymes, un gramme de racine a été broyé à l'aide d'un homogénéiseur à 5 °C dans 20 ml de tampons spécifiques. Les débris végétaux ont été filtrés à travers un papier Whatman n° 1, puis l'extrait centrifugé 10 min à 15 000 t/min à 5 °C. Les conditions de dosage des activités peroxydasique (PO), polyphénoloxidasique (PPO), phénylalanine ammonia-lyasique (PAL) et tyrosine ammonia-lyasique (TAL) sont résumées au Tableau 1. Les activités enzymatiques ont été exprimées en pourcentage de l'activité de l'enzyme correspondante trouvée dans les racines de la variété Poyo indemne de nématodes, considérée comme référence.

Les corrélations entre les concentrations indoliques et phénoliques et les activités enzymatiques ont été testées ( $r$  = coefficient de corrélation) et analysées par le test de Fisher ( $p \leq 0.05$ ).

#### HISTOLOGIE DES RACINES

**Nématodes et tissus lignifiés :** des coupes manuelles de racines fraîches ont été colorées à la safranine et au fast-green (Sass, 1951). La safranine colore les parois cellulaires lignifiées en rouge alors que le fast-green teint les parois celluloses en vert.

**Tableau 1.** Conditions expérimentales pour l'analyse des activités enzymatiques (PO = peroxydases; PPO = polyphénoloxydases; PAL = phénylalanine ammonia-lyases; TAL = tyrosine ammonia-lyases; DOPA = 3,4-dihydroxyphénylalanine; L-Phe = L-phénylalanine; L-Tyr = L-tyrosine).

| Enzymes                         | PO                                                          | PPO                                                         | PAL                            | TAL                            |
|---------------------------------|-------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|
| Volume d'extrait racinaire brut | 50 µl                                                       | 100 µl                                                      | 200 µl                         | 300 µl                         |
| Tampon                          | Sodium cacodylate<br>0,1 M-pH 5,3<br>CaCl <sub>2</sub> 5 mM | Sodium cacodylate<br>0,1 M-pH 7,6<br>CaCl <sub>2</sub> 5 mM | Borate<br>0,1 M-pH 8,7         | Borate<br>0,1 M-pH 9           |
| Substrat                        | Gaiacol 80 mM<br>H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> 0,75 %       | DOPA 40 mM                                                  | L-Phe 50 mM                    | L-Tyr 10 mM                    |
| Incubation                      | 1 min à 5 °C                                                | 1 min à 5 °C                                                | 90 min à 40 °C                 | 90 min à 40 °C                 |
| Densité optique                 | 470 nm                                                      | 480 nm                                                      | 270 nm                         | 333 nm                         |
| Référence                       | Chance & Maehly<br>(1955)                                   | Bzrozowska <i>et al.</i><br>(1978)                          | Takayoshi & Kawamura<br>(1964) | Takayoshi & Kawamura<br>(1964) |

**Localisation tissulaire des phénols :** selon la méthode de Regaud (Langeron, 1949), des fragments racinaires frais ont été plongés pendant 4 jours dans une solution de bichromate de potassium à 3 % (11 vol.) et de formaldéhyde à 37 % (4 vol.). Une postchromatisation de 7 jours a ensuite été réalisée dans une solution de bichromate de potassium à 3 %, suivie d'un rinçage à l'eau pendant 24 h. Des coupes de racines ont été exécutées manuellement. Les substances phénoliques apparaissent de couleur brune.

**Localisation tissulaire des PPO :** selon la technique de Bloch (Policard *et al.*, 1957), des coupes manuelles de racines fraîches ont été plongées 24 heures à l'obscurité dans une solution aqueuse à 0,2 % de DOPA. L'activité PPO se traduit par une coloration noirâtre.

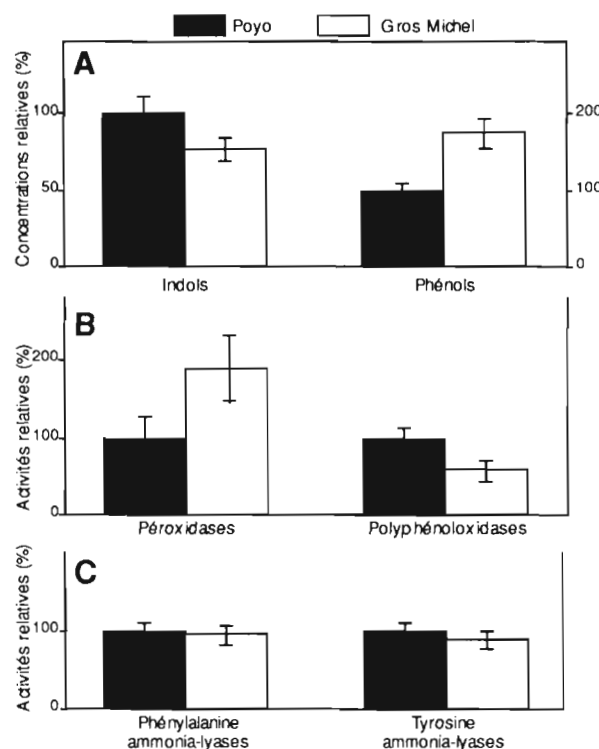
#### Résultats

##### ANALYSES BIOCHIMIQUES DES RACINES DE VARIÉTÉS POYO ET GROS MICHEL INDEMNES DE NÉMATODES

Dans les racines indemnes de nématodes, l'analyse des substances indoliques a montré que ces composés sont plus concentrés dans la var. Poyo que dans la var. Gros Michel. Par contre, la concentration en substances phénoliques est plus importante dans les racines de la var. Gros Michel (Fig. 2 A). L'activité PO est plus élevée dans les racines de Gros Michel, alors que l'activité PPO est plus intense dans les racines de la var. Poyo (Fig. 2 B). Les activités des deux lyases sont similaires dans les racines des deux variétés (Fig. 2 C).

##### INFLUENCE DE *R. SIMILIS* SUR LA CONCENTRATION EN SUBSTANCES INDOLIQUES ET PHÉNOLIQUES ET SUR LES ACTIVITÉS ENZYMATIQUES

Chez la var. Poyo infestée par *R. similis*, la concentration en indoles est constante quel que soit le niveau



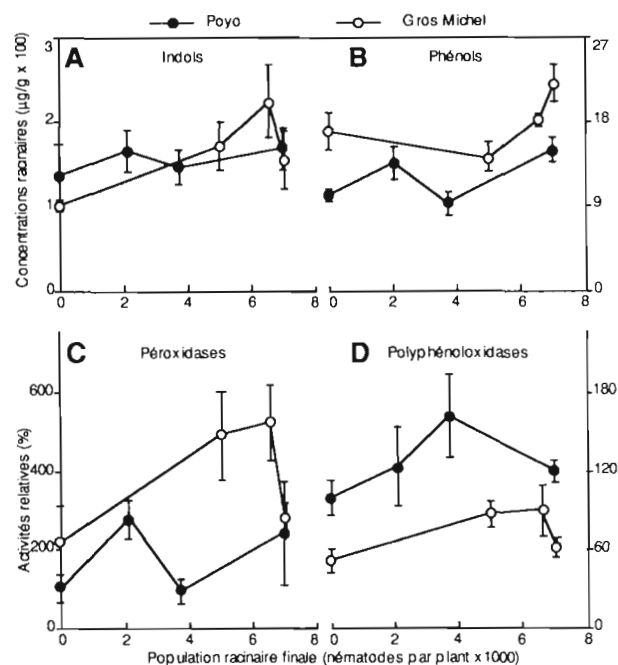
**Fig. 2.** Concentrations indoliques et phénoliques (A), activités péroxidasique et polyphénoloxidasique (B) et phénylalanine et tyrosine ammonia-lyasique (C) dans les racines de bananiers var. Poyo et Gros Michel indemnes de nématodes, exprimées en pour cent des données correspondantes mesurées dans les racines de bananiers Poyo indemnes de nématodes et considérées comme référence (les barres représentent les erreurs standard).

d'infestation des racines. Sur la variété Gros Michel, cette concentration augmente significativement avec le niveau d'infestation, jusqu'à un seuil (environ 7000 nématodes/plant) au-dessus duquel elle aurait tendance à chuter (Fig. 3 A).

La concentration en substances phénoliques évolue irrégulièrement dans les racines de la var. Poyo en fonction de la population racinaire. Chez la var. Gros Michel, cette concentration est peu sensible au niveau d'infestation, sauf pour les infestations les plus élevées dans le cas desquelles elle est fortement accrue (Fig. 3 B).

Alors que l'activité PO évolue irrégulièrement dans les racines de la var. Poyo, elle est d'autant plus importante que le niveau d'infestation est élevé dans les racines de la variété Gros Michel. Mais elle est plus faible dans le cas des plus fortes infestations (Fig. 3 C).

Alors que l'activité PPO ne varie plus significativement sur la var. Poyo, elle croît légèrement avec le niveau d'infestation sur la var. Gros Michel, mais diminue dans le cas des plus fortes populations parasitaires (Fig. 3 D).



**Fig. 3.** Effets de *Radopholus similis* sur les concentrations indoliques (A) et phénoliques (B), et sur les activités péroxidasique (C) et polyphénoloxidasique (D) dans les racines de bananiers var. Poyo et Gros Michel (les barres représentent les erreurs standard).

Les activités PAL et TAL restent constantes quel que soit le niveau d'infestation dans les racines des deux variétés (données non montrées).

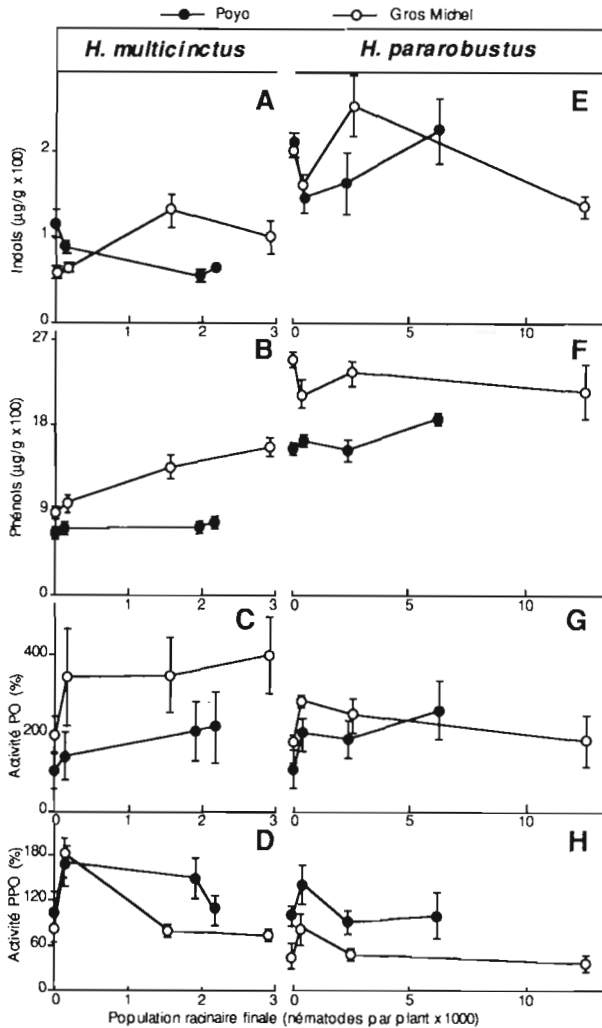
#### EFFETS COMPARATIFS D'*H. MULTICINCTUS* ET D'*H. PARAROBUSTUS*

Dans le cas d'*H. multicinctus*, plus la population est élevée, plus la concentration en indoles baisse dans les racines des bananiers Poyo (Fig. 4 A). Au contraire, sur la var. Gros Michel, nous avons mesuré une augmentation de la concentration en indoles. La population d'*H. multicinctus* ne modifie pas la concentration en phénols sur Poyo, alors que cette concentration augmente dans les racines de la variété Gros Michel avec l'abondance des parasites (Fig. 4 B).

*H. multicinctus* ne modifie pas significativement l'activité PO sur les deux variétés (Fig. 4 C). Cette espèce entraîne une augmentation d'activité PPO sur les deux variétés, mais les populations plus importantes provoquent une chute d'activité, plus importante sur la var. Gros Michel (Fig. 4 D).

Enfin, les activités PAL et TAL ne varient pas quel que soit le niveau de la population endoracinaire (données non montrées).

En présence d'*H. pararobustus*, la concentration indolique varie irrégulièrement sur la var. Gros Michel. Si de faibles nombres de nématodes diminuent significativement la concentration indolique sur la var. Poyo, cette



**Fig. 4.** Effets d'*Helicotylenchus multicinctus* et d'*Hoplolaimus pararobustus* sur les concentrations indoliques (A, E) et phénoliques (B, F), et sur les activités peroxydasique (C, G) et polyphénoloxidasique (D, H) dans les racines de bananiers var. Poyo et Gros Michel (les barres représentent les erreurs standard).

dernière concentration ne varie pas significativement avec des populations du nématode plus importantes (Fig. 4 E). Cette espèce n'entraîne pas de modification de la concentration phénolique chez les deux variétés (Fig. 4 F). Les évolutions des activités PO et PPO restent pratiquement constantes (Fig. 4 G, H). Enfin, les activités PAL et TAL ne varient pas quel que soit le niveau de la population endoracinaire (données non montrées).

#### RELATIONS ENTRE LES DIVERS FACTEURS ANALYSÉS

Dans les racines de la var. Poyo infestée par *R. similis*, les concentrations racinaires en indoles et en phénols étaient significativement corrélées ( $r = 0,9$ ;  $p = 0,049$ ).

On détectait aussi une synergie phénols-PO ( $r = 0,96$ ;  $p = 0,023$ ). Dans les racines de la var. Gros Michel, les activités PAL et TAL étaient synergiques ( $r = 0,98$ ;  $p = 0,011$ ) ainsi que l'activité PO qui évoluait à l'inverse de la concentration en phénols ( $r = 0,97$ ;  $p = 0,015$ ).

Aucune corrélation entre les concentrations indoliques et phénoliques et les activités enzymatiques n'a été détectée dans les racines des deux variétés infestées par *H. multicinctus* ou par *H. pararobustus*.

#### OBSERVATIONS HISTOCHIMIQUES

La coloration au bichromate de potassium des coupes de racines de la var. Poyo indemne de nématodes a révélé la présence de nombreuses cellules brunâtres dans le parenchyme vasculaire, dont certaines étaient appri-mées aux vaisseaux du xylème, et de quelques-unes dans le parenchyme cortical. Dans le cas de *Fusarium oxysporum* (Mace, 1963) ces cellules contiennent des substances phénoliques : à l'intérieur de la vacuole, les phénols sont compartimentés en structures globulaires qui peuvent s'aggréger. Des cellules identiques ont été observées dans les racines de la var. Gros Michel, mais elles étaient plus nombreuses que dans les racines de la var. Poyo, dans les deux parenchymes. L'infestation des racines de la var. Poyo par *R. similis* n'a apporté aucun changement visible. Mais, dans les racines de la var. Gros Michel, des globules brunâtres sont apparus dans les cellules situées autour des tissus nécrosés. Dans les racines des deux variétés infestées par *H. multicinctus*, de grandes cellules brunes sont apparues dans le parenchyme cortical autour des nécroses superficielles causées par les nématodes. Enfin, aucune modification tissulaire n'a été détectée dans le cas d'une infestation par *H. pararobustus*.

L'observation des coupes de racines colorées à la 3,4-dihydroxyphénylalanine (DOPA) a révélé une activité PPO dans les cellules corticales des racines de la var. Poyo, alors qu'aucune coloration n'est visible dans les racines de la var. Gros Michel. Aucune des trois espèces de nématode n'entraîne de modification dans les racines des deux variétés.

La coloration des coupes de racines à la safranine et au fast-green n'a révélé aucune coloration des parois cellulaires dans les racines de la var. Poyo infestées par *R. similis*, alors que, dans les racines de la var. Gros Michel, une coloration rosée des parois est apparue sur les cellules voisines des lésions. Une très légère coloration a été notée dans les racines des deux variétés infestées par *H. multicinctus* ou par *H. pararobustus*.

#### Discussion

Toutes les activités enzymatiques ont été mesurées sur des extraits racinaires bruts. Cela veut dire que ces activités correspondent à des groupes d'enzymes à modes d'action voisins, en mélange dans les échantillons. On ne peut donc que soupçonner les types de réactions qu'elles régulent. En second lieu, les concen-

trations mesurées de produits tels que l'AIA et ses dérivés (indoles totaux) et les phénols totaux, sont le reflet du niveau du flux de ces éléments dans les racines, à un instant précis et pour une population de nématodes donnée. L'évolution, positive ou négative, de ces éléments traduit l'activité globale de leur métabolisme.

En l'absence de toute infestation par les nématodes, et compte tenu des réactions chimiques qui interfèrent au niveau du métabolisme phénolique, il est possible d'interpréter les différences entre les deux variétés de la manière suivante : chez les deux variétés, existe un métabolisme phénolique actif, dépendant des activités PAL et TAL. Qualitativement, ce métabolisme est identique sur les deux variétés, mais quantitativement, des voies métaboliques sont plus intenses dans l'une ou l'autre des variétés. Sur la var. Poyo, la plus sensible des deux, c'est l'activité PPO qui prédomine : la voie des phénols serait plutôt déviée vers une oxydation des monophénols en polyphénols. Dans la var. Gros Michel, cette activité est faible, et l'activité PO plus forte. La voie des phénols serait donc déviée autrement (lignification?). Tout ceci pourrait expliquer, entre autres, la plus forte concentration d'AIA et de ses dérivés chez la var. Poyo, par inhibition de l'AIA oxydase par les polyphénols, et au contraire par une baisse de cette concentration sur la var. Gros Michel, l'absence de polyphénols levant l'inhibition.

En présence des nématodes, les concentrations en indoles et phénols et les activités enzymatiques mesurées après deux mois d'infestation ont été rapportées aux quantités de nématodes présents et non aux populations initiales puisque les taux de multiplication des trois espèces de nématodes varient selon le degré de sensibilité des deux variétés de bananier, mais sans rapports proportionnels avec les niveaux d'inoculation (Mateille, 1992), et selon l'état physiologique des plants (Mateille, 1993).

Dans le cas d'une infestation par *R. similis*, ce seraient les activités PO et PPO qui déterminent les différences de réaction des deux variétés vis-à-vis de cette espèce. Sur la var. Poyo, la synergie des flux en indols et phénols pourrait traduire l'action inhibitrice des polyphénols sur l'AIA oxydase, elle-même de structure peroxydasique, d'où la synergie phénols-PO. Sur la var. Gros Michel, les deux lyases évoluent en synergie. Les deux voies de synthèse des phénols à partir de la phénylalanine et de la tyrosine sont donc activées par *R. similis*. Par ailleurs, l'augmentation de la concentration en indoles indépendante de la variation de la concentration en phénols indique que le métabolisme hormonal n'est sujet à aucune régulation provenant du métabolisme des phénols. L'activité PO et la concentration en phénols évoluent de façon inverse. Compte tenu de la faible activité polyphénoloxydasique et de l'intervention accrue des peroxydases, la voie des polyphénols ne serait pas sollicitée. Le flux des phénols, d'abord constant, puis renforcé par de fortes populations de nématodes, concernerait le méta-

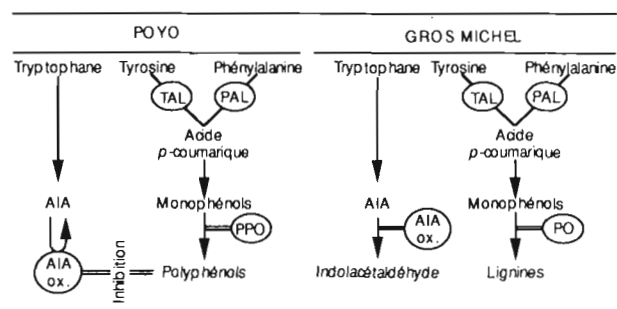


Fig. 5. Voies privilégiées du métabolisme phénolique sur les var. Poyo et Gros Michel parasitées par *Radopholus similis*.

bolisme monophénolique. Les monophénols n'agiraient donc pas sur l'AIA oxydase, ou très faiblement s'ils participent rapidement à la lignification des tissus. Tous ces phénomènes seraient mis en place dès le début de l'infestation par *R. similis*. Tout se passe donc comme si *R. similis* accentuait le métabolisme phénolique existant chez chacune des variétés indemnes de nématodes (Fig. 5). Mais, cette accentuation aurait des limites chez la var. Gros Michel (chute des concentrations en indoles et des activités PO et PPO pour les plus fortes populations), phénomène à relier à l'affaiblissement physiologique des plants soumis à une pression parasitaire trop importante.

Dans le cas d'une infestation par *H. multicinctus*, cette espèce ne modifierait pas significativement les métabolismes des deux variétés, les perturbations observées traduisant plus une réaction à la présence des nématodes qu'une réaction au développement des populations. On notera tout de même, chez la var. Gros Michel, l'augmentation des phénols observée histologiquement par une multiplication des cellules à phénols dans le cylindre central autour des nécroses superficielles.

Dans le cas d'une infestation par *H. pararobustus*, il n'y a pas de modification majeure et durable du métabolisme phénolique.

## Conclusion

Les voies métaboliques étudiées sont présentes chez les deux variétés. Mais leur expression en terme d'activité est plus ou moins accentuée selon la variété : le métabolisme phénolique emprunterait plutôt la voie des polyphénols chez la var. Poyo, alors que cette voie serait moins sollicitée chez la var. Gros Michel. Tous les facteurs étudiés sont donc présents dans les deux variétés mais n'apparaissent pas en quantité équivalente. L'origine des différences entre les variétés et entre les effets de chaque nématode dépend du niveau d'activité des enzymes de régulation.

Les enzymes les plus sollicitées sont représentées par le couple PPO/PO. Ces deux enzymes coexistent toujours chez les deux variétés. Selon des travaux antérieurs (Roy, 1981; Giebel, 1982; Premachandran & Dasgupta,

1983), la compatibilité des plants vis-à-vis du nématode pourrait être attribuée à une activité accrue des PPO favorisant la synthèse de polyphénols. Ceci serait renforcé par leur action inhibitrice sur la dégradation de l'AIA. Ces phénomènes sont en accord avec l'hypothèse avancée dans le cas de la var. Poyo parasitée par *R. similis*. Une moindre compatibilité se manifeste avec la var. Gros Michel infestée par cette espèce : il y a alors intervention d'une activité accrue des peroxydases.

Le métabolisme secondaire des deux variétés n'est pas modifié par *H. pararobustus*. Des perturbations sont provoquées par *H. multicinctus* mais elles sont plus liées à la présence du nématode qu'à sa multiplication. La var. Gros Michel réagirait davantage aux lésions faites mécaniquement par le nématode qu'aux dégâts induits par des relations nutritionnelles. Par contre, le métabolisme secondaire de chacune des variétés est accentué par *R. similis*, c'est-à-dire que la var. Poyo ne peut contrecarrer l'effet du nématode, alors que la var. Gros Michel renforce son mécanisme de défense. L'incompatibilité du bananier vis-à-vis des nématodes résulte, au moins partiellement, de réactions biochimiques au niveau du métabolisme secondaire : ces réactions dépendent à la fois de la variété de bananier et de l'espèce du nématode.

## Références

- ARRIGONI, O. (1979). A biological defense mechanism in plants. In : Lamberti, F. & Taylor, C.E. (Eds). *Root-knot nematodes* (Meloidogyne species). Systematics, biology and control, New York, Academic Press : 457-467.
- BLAKE, C. D. (1961). Root rot of bananas caused by *Radopholus similis* (Cobb) and its control in New South Wales. *Nematologica*, 6 : 295-310.
- BLAKE, C. D. (1966). The histological changes in banana roots caused by *Radopholus similis* and *Helicotylenchus multicinctus*. *Nematologica*, 12 : 129-137.
- BZROZOWSKA, J., HANOWER, P. & LIORET, C. (1978). Étude du mécanisme de la coagulation du latex d'*Hevea brasiliensis* : systèmes enzymatiques impliqués dans le processus. I. Phenol oxydases. *Physiol. vég.*, 16 : 231-234.
- CHANCE, B. & MAEHLY, A. C. (1955). Assay of catalases and peroxydases. In : Colowick, S. P. & Kaplan, N. O. (Eds). *Methods in enzymology*, Vol. 2, New York, Academic Press : 764-775.
- DAVIDE, R. G. & MARASIGAN, L. Q. (1985). Yield loss assessment and evaluation of resistance of banana cultivars to the nematodes *Radopholus similis* Thorne and *Meloidogyne incognita* Chitwood. *Philipp. Agric.*, 68 : 335-349.
- FARGETTE, M. & QUÉNÉHERVÉ, P. (1988). Populations of nematodes in soils under banana, cv. Poyo, in the Ivory Coast. 1. The nematofauna occurring in the banana producing areas. *Revue Nématol.*, 11 : 239-244.
- FERRAZ, E. C., DE A., ORCHARD, J. E. & LOPEZ, A. S. (1984). Resposta da pimenteira-do-reino à infestação por *Meloidogyne incognita* em relação ao teor de fenóis totais. *Revista Theobroma*, 14 : 217-227.
- GIEBEL, J. (1974). Biochemical mechanisms of plant resistance to nematodes : a review. *J. Nematol.*, 6 : 175-184.
- GIEBEL, J. (1982). Mechanism of resistance to plant nematodes. *An. Rev. Phytopath.*, 20 : 257-279.
- GOWEN, S. R. (1976). Varietal responses and prospects for breeding nematode resistant banana varieties. *Nematropica*, 6 : 45-49.
- GRIFFITHS, L. A. (1959). Detection and identification of the polyphenoloxidase substrate of the banana. *Nature*, 184 : 59-59.
- GUPTA, J. C. (1975). Evaluation of various treatments and varietal resistance for the control of banana nematodes. *Haryana J. hort. Sci.*, 4 : 152-156.
- LANGERON, M. (1949). *Précis de microscopie*. Paris, Masson, 1430 p.
- LUC, M. & VILARDEBÓ, A. (1961). Les nématodes associés aux bananiers cultivés dans l'Ouest Africain. 1<sup>re</sup> partie : les espèces observées. *Fruits*, 16 : 205-219.
- MACE, M. E. (1963). Histochemical localization of phenols in healthy and diseased banana roots. *Physiol. Plant.*, 16 : 915-925.
- MARIGO, G. (1973). Sur une méthode de fractionnement et d'estimation des composés phénoliques chez les végétaux. *Analysis*, 2 : 106-110.
- MATEILLE, T. (1992). Comparative development of three banana-parasitic nematodes on *Musa acuminata* (AAA group) cv. Poyo and Gros Michel vitro-plants. *Nematologica*, 38 : 203-214.
- MATEILLE, T. (1993). Growth and leaf tissue analysis of *Musa acuminata* (AAA group) cv. Poyo and Gros Michel vitro-plants infested by banana-parasitic nematodes. *Trop. Agric., Trinidad* (in press).
- MEUDT, W. J. & GAINES, T. P. (1967). Studies on the oxidation of indole-3-acetic acid by peroxydase enzymes. I. Colorimetric determination of indole-3-acetic acid oxidation products. *Plant Physiol.*, 42 : 1395-1399.
- PALMER, J. K. (1963). Banana polyphenoloxidase. Preparation and properties. *Plant Physiol.*, 508-513.
- PILET, P.-E. (1961). *Les phytohormones de croissance. Méthodes, chimie, biochimie, physiologie, applications diverses*. Paris, Masson, 774 p.
- PINOCHET, J. & ROWE, P. R. (1978). Reaction of two banana cultivars to three different nematodes. *Pl. Dis. Repr.*, 62 : 727-729.
- POLICARD, A., BESSIS, M. & LOCQUIN, M. (1957). *Traité de microscopie. Instruments et techniques*. Paris, Masson, 610 p.
- PREMACHANDRAN, D. & DASGUPTA, D. (1983). A theoretical model for plant-nematode interaction. *Revue Nématol.*, 6 : 311-314.
- ROY, T. K. (1981). Biochemical aspects of host-parasite relationships in plant parasitic nematodes. *Proc. Indian natn. Sci. Acad.*, B47 : 919-936.
- SASS, J. E. (1951). *Botanical microtechnique*. Ames, Iowa, Iowa State College Press, 228 p.

- SEINHORST, J. W. (1950). De betekenis van de toestand van de grond voor het optreden van aanstasting door het stengelaaftje (*Ditylenchus dipsaci* (Kühn) Filipjev). *Tijdschr. PlZiekt.*, 56 : 292-349.
- TAKAYOSHI, H. & KAWAMURA, I. (1964). Enzymes of aromatic biosynthesis. In : *Modern methods of plant analysis* 7, Berlin, Göttingen & Heidelberg, Springer Verlag : 260-285.
- WEHUNT, E. J., HUTCHISON, D. J. & EDWARDS, D. I. (1978). Reaction of banana cultivars to the burrowing nematode *Radopholus similis*. *J. Nematol.*, 10 : 368-370.
- WHITEHEAD, A. G. (1959). *Hoplolaimus angustalatus* n. sp. (Hoplolaiminae : Tylenchida). *Nematologica*, 4 : 99-105.
- ZACHEO, G., ARRIGONI-LISO, R., BLEVE-ZACHEO, T., LAMBERTI, F. & ARRIGONI, O. (1983). Mitochondrial peroxidase and superoxide dismutase activities during the infection by *Meloidogyne incognita* of susceptible and resistant tomato plants. *Nematol. medit.*, 11 : 107-114.
- ZACHEO, G., BLEVE-ZACHEO, T. & LAMBERTI, F. (1982). Role of peroxidase and superoxide dismutase activity in resistant and susceptible tomato cultivars infested by *Meloidogyne incognita*. *Nematol. medit.*, 10 : 75-80.
- ZEM, A. C. & LORDELLO, L. G. E. (1981). Meloidoginose da bananeira (sintomas e susceptibilidade de cultivares). *Anais E.S.A. "Luiz de Queiroz"*, 38 : 875-883.
- ZUCKERMAN, B. M. & STRICH-HARARI, D. (1964). The life stages of *Helicotylenchus multicinctus* (Cobb) in banana roots. *Nematologica*, 9 : 347-353.