

**LES NÉMATODES PHYTOPARASITES
DES RIZIÈRES INONDÉES DE CÔTE D'IVOIRE**
**IV - ESSAI D'INTERPRÉTATION MATHÉMATIQUE
DE L'INTENSITÉ DE L'INFESTATION DES RACINES
PAR LES NÉMATODES ENDOPARASITES
EN FONCTION DE L'INOCULUM**

PAR

G. MERNY*

RÉSUMÉ

La formule

$$y = N \left[1 - \left(1 - \frac{a}{N} \right)^n \right]$$

dans laquelle n représente l'inoculum, N le nombre maximum de parasites pouvant pénétrer dans le système racinaire d'une plante et a la probabilité qu'un parasite, mis seul en présence d'un système racinaire, y pénètre semble rendre compte du phénomène.

Il est cependant nécessaire, pour que cette formule soit utilisable, que la variabilité des résultats ne soit pas trop grande.

La variation des deux coefficients N et a quand l'un des éléments du couple « hôte-parasite » est modifié et l'influence, sur ceux-ci, des conditions extérieures doivent être étudiées.

ABSTRACT

The equation :

$$y = N \left[1 - \left(1 - \frac{a}{N} \right)^n \right]$$

in which n is the inoculum, N the absolute maximum number of nematodes able to enter the root system of a plant and a the probability for a single nematode to enter the root system, seems to fit with some experimental results obtained.

* Laboratoire de Nématologie, Centre O.R.S.T.O.M. de Dakar (Sénégal).

However, this formula can be applied only if the number of replications is sufficient to limit the variability of the average penetration for each level of inoculum.

The variation of both coefficients, N and a , when one part of the « host-parasit » system is modified, as well as the influence of external conditions are to be studied.

Les trois premières parties de cette étude sur les nématodes phytoparasites des rizières inondées de Côte d'Ivoire, dont la troisième est publiée en même temps que le présent article, ont fait l'objet d'une thèse de Doctorat d'Etat qui a été soutenue, en juin 1970, devant la Faculté des Sciences d'Abidjan.

Dans la troisième partie, une formule était proposée pour tenter de donner une base mathématique à l'interprétation du phénomène de l'infestation des racines par un endoparasite en fonction de l'importance de l'inoculum. La valeur de cette formule a été mise en doute, à juste titre, par l'un des membres du jury, en ce qui concernait, surtout, la signification biologique des coefficients proposés et la manière de les évaluer.

Ceci a amené l'auteur à repenser ce problème et, au lieu de chercher empiriquement une formule qui s'accorde avec les résultats observés, à essayer d'élaborer un modèle mathématique et de le confronter avec un certain nombre de données expérimentales.

Ce sont les résultats de cette tentative qui sont proposés ici, en annexe, dans la quatrième et dernière partie de cette étude. Il ne s'agit que de l'approche d'un problème vaste et ardu dont tous les aspects sont loin d'avoir été entrevus et dont les conclusions n'ont d'autre ambition que de proposer une voie, une direction de recherche, dans l'étude de cette question. La formule qui va être proposée ci-dessous doit être considérée beaucoup plus comme une hypothèse de travail que comme un résultat définitif.

Considérons une population comprenant n individus d'une espèce de nématode endoparasite, mise en présence d'un système racinaire d'une plante hôte dans un milieu favorable au déplacement des animaux et à leur pénétration dans les racines.

Chacun des parasites constituant la population possède une certaine capacité d'entrer dans une racine, qualité qu'on peut désigner sous le nom d'« agressivité ».

L'agressivité doit être considérée comme une qualité propre à chaque individu. Elle résulte de la tendance, qu'a naturellement tout animal, à chercher le milieu qui lui assurera les conditions optimales pour sa nutrition et sa reproduction. L'animal va donc se déplacer, de façon préférentielle, en direction de la racine si celle-ci émet des substances attractives ou de façon désordonnée, le hasard seul lui permettant alors d'entrer en contact avec une racine. Ce contact étant établi, il va attaquer les tissus végétaux à l'aide de son stylet et faire les mouvements nécessaires pour y introduire son corps.

Le fait qu'un animal pénètre ou non va donc dépendre de deux facteurs :

- 1° sa capacité de se déplacer pour atteindre une racine ;
- 2° sa capacité de pénétrer dans celle-ci une fois qu'il l'a atteinte.

Le premier facteur relève de l'étude des déplacements des nématodes dans le sol, phénomène sur lequel des précisions ont été apportées par les nombreux travaux de WALLACE.

Le deuxième facteur va gouverner la pénétration proprement dite et son étude va être compliquée par le fait qu'il est pratiquement impossible de l'isoler totalement du premier. En fait, quand on met en présence le système racinaire d'une plante hôte et une population exophyte d'un endoparasite, on évalue une « infestation » qui est le résultat de deux phénomènes : le déplacement vers la racine et la pénétration dans celle-ci. Tout au plus peut-on diminuer l'importance du déplacement en adoptant un contenant

de petite taille, réduisant ainsi la distance à parcourir, même pour les animaux les plus éloignés de la racine.

Il est donc permis de considérer, à priori, que l'intensité de l'infestation va dépendre :

1° de la densité de la population autour du système racinaire, donc du nombre plus ou moins grand de parasites qui entreront en contact avec une racine ;

2° de l'état physiologique des animaux, c'est-à-dire de la plus ou moins grande vigueur avec laquelle ils vont pouvoir accomplir les mouvements nécessaires au déplacement et à la pénétration, donc de l'agressivité moyenne de la population ;

3° de la capacité des racines d'accueillir des parasites, donc de la nature (espèce, variété) de la plante et selon toute vraisemblance, de la taille du système racinaire.

Enfin, ces facteurs, qui sont inhérents au parasite ou à la plante, vont pouvoir être modifiés par certaines conditions extérieures (température, humidité ou granulométrie du sol) qui seront plus ou moins favorables aux mouvements divers que les parasites doivent accomplir pour s'approcher des racines et y pénétrer.

Dans une publication antérieure (MERNY, 1972) une formule était proposée pour exprimer l'intensité de l'infestation en fonction de l'importance de l'inoculum exophyte dans des conditions données :

$$y = \frac{K}{1 + \frac{a}{x^b}}$$

dans laquelle x représentait l'inoculum, y l'infestation et K le nombre maximum d'individus pouvant pénétrer dans un système racinaire donné si l'inoculum devient très

grand. Cette équation peut s'exprimer sous la forme $y = \frac{K}{1 + 10^{A - b \log x}}$, dans laquelle $A = \log a$. Elle correspond à une courbe logistique, à cela près que la variable n'est pas x mais $\log x$.

Cette formule présente le premier inconvénient d'être empirique et de n'apporter aucune explication quant aux facteurs qui gouvernent l'intensité de l'infestation.

Son deuxième inconvénient est de nécessiter, à partir d'une première évaluation graphique, le calcul simultané de trois coefficients (K, a et b). Enfin, si la signification biologique du coefficient K est évidente, on ne sait rien de celle des deux autres.

Il nous a donc paru intéressant d'élaborer, à partir d'un modèle mathématique fondé sur un raisonnement biologique, une formule qu'on pouvait, à priori, espérer plus simple et faisant appel à des coefficients dont la signification biologique serait connue.

Considérons, à un moment donné, un système racinaire, ayant une certaine taille, d'une plante connue pour être un bon hôte du parasite. Un certain nombre d'animaux peuvent y pénétrer aisément. On peut penser, et c'est la première hypothèse sur laquelle va reposer tout notre raisonnement, que le nombre d'individus qui pénétreront sera d'autant plus grand que l'inoculum sera de grande taille. La pénétration va donc croître avec l'inoculum. Toutefois la capacité du système racinaire d'héberger des parasites n'est pas illimitée et, si l'inoculum tend vers l'infini, le nombre d'individus qui pénétreront va tendre vers un nombre fini : N. Nous dirons que ce système racinaire a une capacité de N « unités » utilisables par les parasites.

Dans l'élaboration d'un modèle mathématique tendant à exprimer l'infestation en fonction de l'inoculum, le raisonnement va reposer sur une entité, qu'on peut appeler le « nématode moyen » dont l'agressivité est égale à l'agressivité moyenne de la population dont il fait partie. On suppose que cette agressivité n'est pas affectée par la présence des autres nématodes et donc qu'elle restera la même à toutes les densités de population.

Le raisonnement sera identique à celui qu'a suivi SEINHORST (1965) pour exprimer la proportion d'une plante attaquée en fonction de la population et l'on aboutira, comme cet auteur, à un modèle semblable à la courbe de compétition de NICHOLSON (1933).

Considérons maintenant un seul parasite, dont l'agressivité propre est aussi proche que possible de l'agressivité moyenne de la population dont il fait partie, mis en présence de ce système radiculaire dans des conditions définies de granulométrie du substrat, d'humidité et de température et dans un contenant ayant une certaine taille, la probabilité que ce parasite pénètre sera égale à a (compris entre 0 et 1).

Si un seul cas est considéré, l'animal pénétrera ou ne pénétrera pas et le nombre d'unités occupées sera égal à 1 ou à 0. Mais si l'on envisage un grand nombre de cas, le nombre moyen d'unités occupées tendra vers a , soit une proportion $\frac{a}{N}$ du nombre total d'unités disponibles.

Une proportion $\frac{N-a}{N} = 1 - \frac{a}{N}$ des unités disponibles sera alors inoccupée.

Un deuxième animal aura, par définition, les mêmes chances que le premier de pénétrer, il occupera donc, comme lui, une proportion $\frac{a}{N}$ des unités disponibles. La proportion de celles-ci ayant été réduite par l'action du premier, il n'occupera qu'une proportion $\frac{a}{N} \left(1 - \frac{a}{N}\right)$ des unités disponibles.

Une proportion $\frac{a}{N} + \frac{a}{N} \left(1 - \frac{a}{N}\right)$ des unités disponibles sera donc occupée par les deux premiers animaux et la proportion inoccupée sera

$$1 - \frac{a}{N} - \frac{a}{N} \left(1 - \frac{a}{N}\right) = \left(1 - \frac{a}{N}\right)^2$$

Le troisième animal occupera à son tour une proportion du nombre total des unités disponibles égale à :

$$\frac{a}{N} \left(1 - \frac{a}{N}\right)^2$$

et la proportion occupée par les trois premiers animaux sera :

$$\frac{a}{N} + \frac{a}{N} \left(1 - \frac{a}{N}\right) + \frac{a}{N} \left(1 - \frac{a}{N}\right)^2$$

la proportion restant inoccupée étant alors égale à

$$1 - \frac{a}{N} - \frac{a}{N} \left(1 - \frac{a}{N}\right) - \frac{a}{N} \left(1 - \frac{a}{N}\right)^2 = \left(1 - \frac{a}{N}\right)^3$$

La proportion du nombre total d'unités disponibles laissée libre par n animaux sera :

$$\left(1 - \frac{a}{N}\right)^n$$

celle du nombre total d'unités occupées étant alors

$$1 - \left(1 - \frac{a}{N}\right)^n$$

Le nombre d'unités occupées, donc le nombre d'animaux ayant pénétré sera :

$$y = N \left[1 - \left(1 - \frac{a}{N} \right)^n \right] \quad (1)$$

Si l'on est en possession d'une série de couples de résultats expérimentaux : $n_1 y_1$, $n_2 y_2$, etc., il reste à évaluer les coefficients a et N .

De l'équation (1), on peut tirer :

$$y = N - N \left(1 - \frac{a}{N} \right)^n$$

$$N - y = N \left(1 - \frac{a}{N} \right)^n$$

$$\log (N - y) = \log N + n \log \left(1 - \frac{a}{N} \right)$$

$$\log (N - y) - \log N = n \log \left(1 - \frac{a}{N} \right)$$

Si l'on donne à N des valeurs arbitraires d'après une première évaluation et qu'on calcule, pour chaque valeur de y , $\log (N - y) - \log N$, on peut porter, en ordonnées, sur chaque diagramme, les valeurs ainsi obtenues, les valeurs de n correspondantes étant en abscisses. On considère alors comme bonne la valeur N pour laquelle les points représentant $\log (N - y) - \log N$ en fonction de n s'alignent le mieux. Si ces points ne s'alignent pas, quelle que soit la valeur qu'on donne à N , l'équation (1) ne s'applique pas.

Le calcul de la droite de régression, de $\log (N - y) - \log N$ en n fournit $\log \left(1 - \frac{a}{N} \right)$ d'où l'on peut tirer a . Les résultats de quatre expériences concernant deux parasites différents vont être traités de cette manière.

EXPÉRIENCE 1. *Hirschmanniella spinicaudata* sur riz (MERNY, 1972)

L'inoculum est appliqué à de jeunes pieds de riz âgés de 15 jours, cultivés sur un mélange de sable et de solution d'Hoagland diluée deux fois, dans des piluliers d'une contenance de 47 cm³. Après 10 jours, les racines sont lavées et colorées à la fuchsine acide. Après examen à la loupe binoculaire on compte le nombre d'animaux ayant pénétré (tabl. I) pour chaque niveau d'inoculum (moyenne de 20 répétitions).

Il semble évident que, si n augmente indéfiniment, y va tendre vers une grandeur voisine de 200. Si l'on calcule d'après l'équation (2), $\log (N - y) - \log N$, pour des valeurs de N voisines de 200 et qu'on porte, sur des diagrammes, ces valeurs en ordonnées et les valeurs correspondantes de n en abscisses, il apparaît que c'est pour $N = 190$ que les points ainsi obtenus s'alignent au mieux (fig. 1a).

Le calcul de la régression de $\log (N - y) - \log N$ en n fournit la valeur de : $\log \left(1 - \frac{a}{N} \right)$, qui est égale à : $-0,000123 = 1,99988$.

TABLEAU I

N (nombre de nématodes inoculées)	Y (nombre de nématodes t ayant pénétré)
33	4
114	5
316	20
930	48
3 510	115
10 280	180

On a :

$$1 - \frac{a}{N} = 0,9997$$

$$\frac{a}{N} = 0,0003$$

$$a = 0,057$$

Ce qui signifierait, d'après le raisonnement suivi pour élaborer l'équation (1), qu'un seul nématode, mis dans les conditions de l'expérience, en présence d'un système radiculaire a 57 chances sur 1 000 de pénétrer.

Le calcul de la courbe théorique de pénétration en fonction de l'inoculum est alors aisé. Il est exposé au tableau II, dans lequel on calcule successivement :

$$n \log \left(1 - \frac{a}{N} \right)$$

$$10^{n \log \left(1 - \frac{a}{N} \right)}$$

$$1 - 10^{n \log \left(1 - \frac{a}{N} \right)}$$

$$N \left[1 - 10^{n \log \left(1 - \frac{a}{N} \right)} \right]$$

TABLEAU II

(1) n	(2) $n \times 0,000123$	(3) $10^{(2)}$	$1 - (3)$	y calculé	y observé
33	— 0,004059	0,9907	0,0093	1,77	4
114	— 0,014022	0,9682	0,0318	6,04	5
316	— 0,038868	0,9144	0,0856	16,26	20
930	— 0,114390	0,7684	0,2316	44,00	48
3 510	— 0,431730	0,3701	0,6299	119,68	115
10 280	— 1,264440	0,0544	0,9456	179,66	180

La courbe ainsi obtenue est reportée sur la figure 1b et les points expérimentaux s'y alignent de façon satisfaisante.

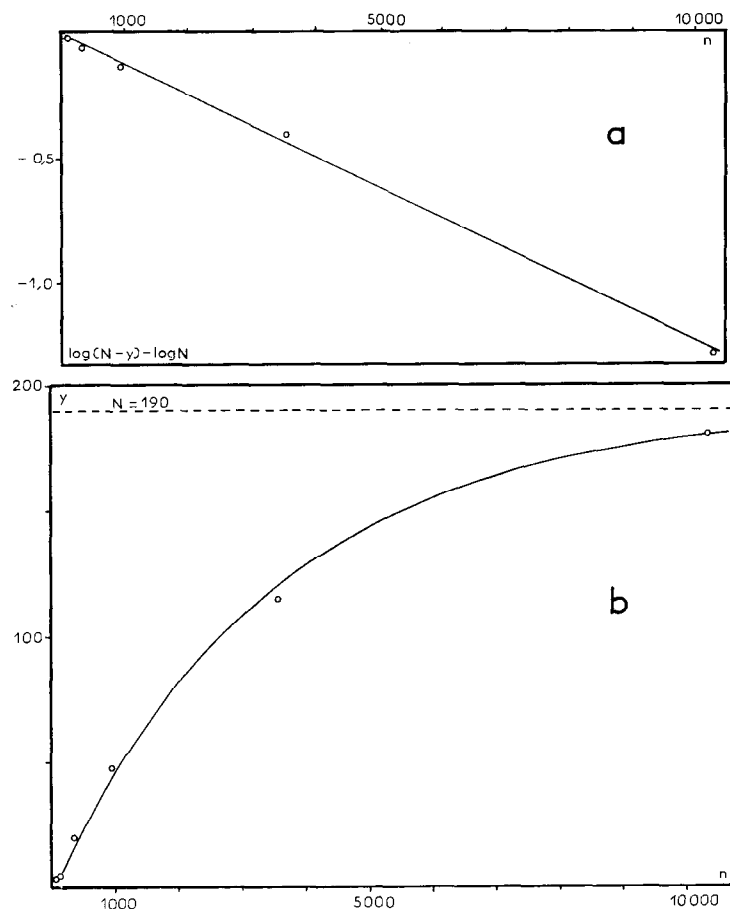


FIG. 1. - Infestation des racines de riz par *Hirschmanniella spinicaudata* (1^{re} expérience). a : $\log(N-y) - \log N$ en fonction de n, pour $N = 190$; b : Infestation en fonction de l'inoculum, courbe calculée et points expérimentaux.

EXPÉRIENCE 2. *Hirschmanniella spinicaudata* sur riz (MERNY, 1972)

Elle était effectuée dans les mêmes conditions que la précédente et le calcul des coefficients a fourni les valeurs suivantes :

$$N = 180.$$

$$a = 0,162 \text{ (fig. 2).}$$

Dans ce cas, le nombre d'unités disponibles dans les racines de riz était sensiblement le même qu'à l'expérience précédente mais les chances qu'avait chaque animal de pénétrer étaient plus grandes (162 contre 57 pour 1 000) cette différence pouvant être due soit à des conditions extérieures plus favorables à l'infestation soit à une plus grande agressivité de la population de parasites.

EXPÉRIENCE 3. *Heterodera oryzae* sur riz (MERNY, 1972)

Dans cette expérience, l'inoculum, composé de juvéniles du deuxième stade, était appliqué à de jeunes plants de riz, dans des piluliers de 47 cm³ comme dans les deux expériences précédentes. Le tableau III donne les infestations observées pour chaque niveau d'inoculum.

Dans ce cas, l'infestation a été très faible et l'une au moins des deux valeurs observées aux deux inoculums les plus forts doit être aberrante puisqu'on a observé une infestation plus forte avec un inoculum de 3 300 individus qu'avec un inoculum de 10 350.

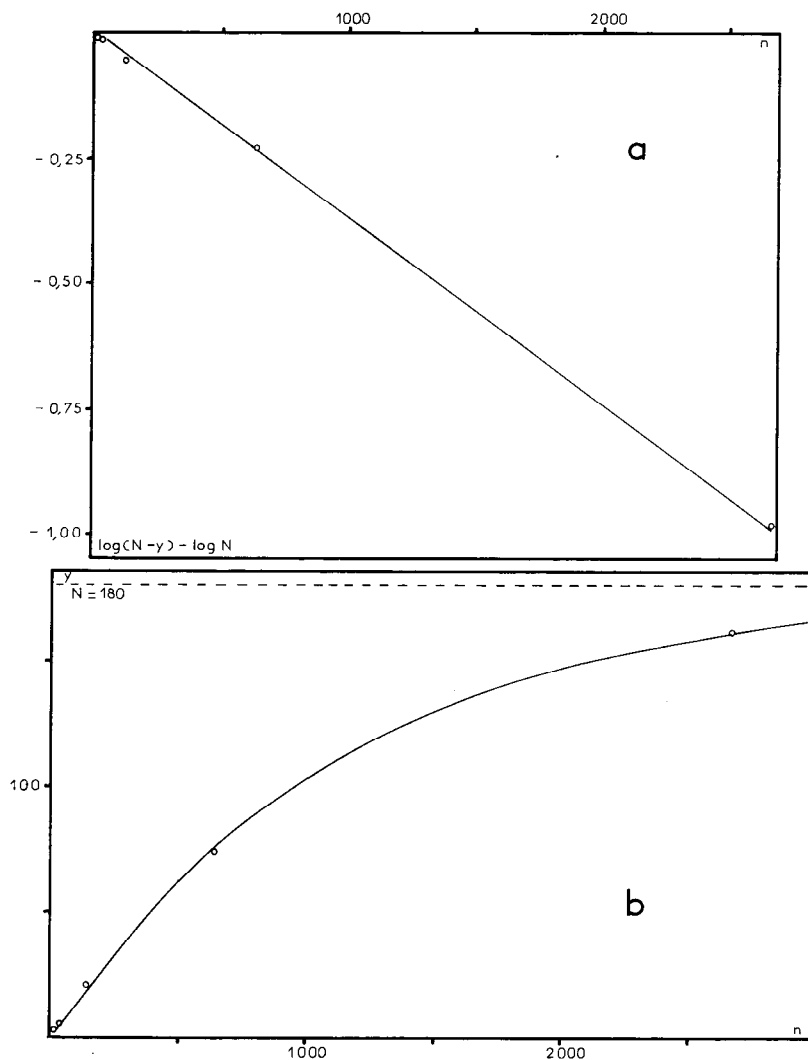


FIG. 2. — Infestation des racines de riz par *Hirschmanniella spinicaudata* (2^e expérience).
a : détermination de N ; b : courbe calculée et points expérimentaux.

TABLEAU III

Inoculum	Nombre d'animaux ayant pénétré (moyenne de 20 répétitions)
36	0,44
108	1,6
384	3,3
1 260	5,5
3 300	18,2
10 350	14,4

Dans ces conditions, il est impossible d'aligner les points représentant $\log(N - y) - \log N$ en fonction de n et l'évaluation du coefficient N devient très malaisée. Il semble (fig. 3a et b) que les points correspondants aux inoculums les plus faibles soient mieux alignés pour $N = 20$ que pour $N = 30$. Si l'on admet 20 comme valeur acceptable de N , on peut calculer la courbe représentant y en fonction de n :

$$y = 20 \left[1 - \left(1 - \frac{0,006}{20} \right)^n \right] \quad (\text{fig.3c})$$

Les points expérimentaux s'ajustent mal à cette courbe et, si l'on considère comme aberrant l'un ou l'autre des points correspondants aux inoculums les plus forts, N variera considérablement. La seule conclusion possible après traitement des résultats de cette expérience est que les chances de pénétrer d'un parasite seul y étaient très faibles : moins de 1%.

EXPÉRIENCE 4. *Heterodera oryzae* sur riz (MERNY, 1972)

L'inoculum était appliqué à des plants de riz âgés de 2 semaines sur sol de forêt, dans des récipients cylindriques de 200 cm³. Dans ces conditions, la pénétration a été, à inoculum égal, nettement plus forte qu'à l'expérience précédente.

TABLEAU IV

Inoculum	Nombre d'animaux ayant pénétré (moyenne de 20 répétitions)
18	1,2
62	4,3
189	10,7
646	14,0
1 560	29,8
5 190	30,3

Là encore, à cause sans doute de la grande variabilité des résultats, l'évaluation de N est assez malaisée. Il semble cependant que la valeur $N = 30,5$ soit assez satisfaisante (fig. 4) et que l'on puisse admettre l'expression :

$$y = 30,5 \left[1 - \left(1 - \frac{0,04}{30,5} \right)^n \right]$$

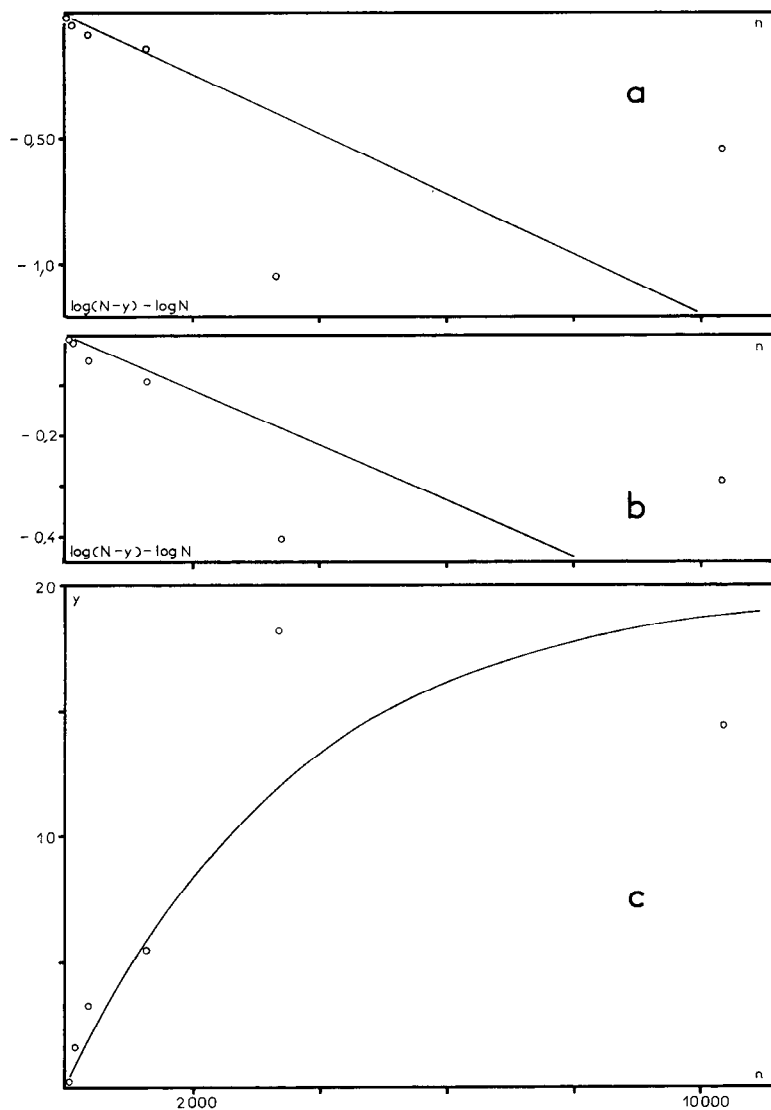


FIG. 3. — Infestation des racines du riz par *Heterodera oryzae* (3^e expérience) ; a et b : essai de détermination de N ; c : courbe calculée et points expérimentaux.

Les points expérimentaux semblent effectivement s'ajuster d'une façon assez satisfaisante à la courbe ainsi calculée (fig. 4b). La probabilité de pénétration d'un seul individu est environ 10 fois plus forte que dans le cas précédent et, bien que la variabilité

soit encore assez forte, il est possible d'évaluer les coefficients a et N avec une marge d'erreur relativement faible.

DISCUSSION :

L'équation :

$$y = N \left[1 - \left(1 - \frac{a}{N} \right)^n \right]$$

qui permet de calculer la courbe représentant l'intensité de la pénétration d'un endoparasite en fonction de l'importance de l'inoculum semble rendre compte du phénomène, à condition que la variabilité des résultats expérimentaux soit faible ou qu'un nombre suffisant de répétitions ait été fait pour réduire la variabilité des moyennes.

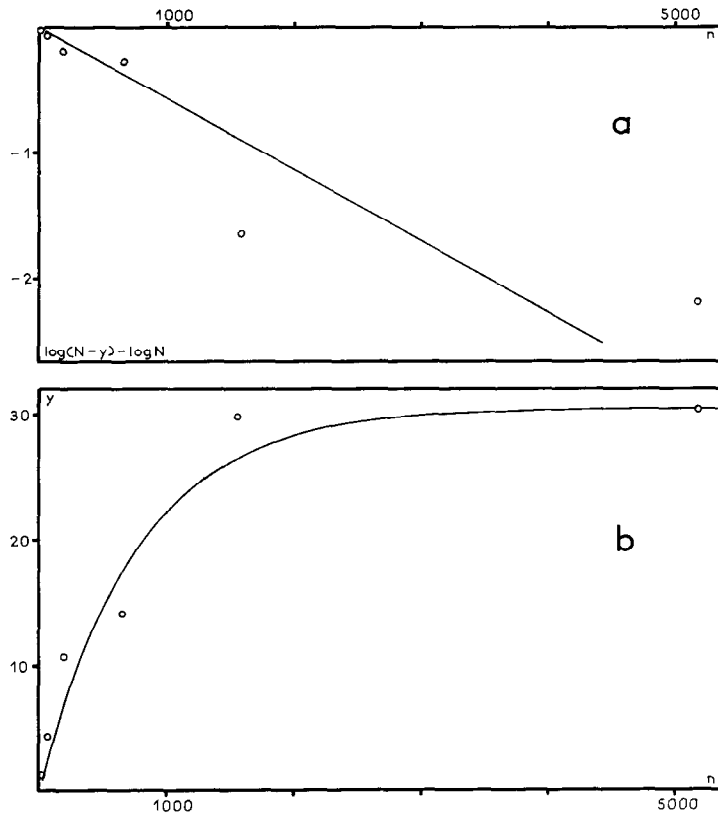


FIG. 4. - Infestation des racines de riz par *Heterodera oryzae* (4^e expérience).
a : détermination de N ; b : courbe calculée et points expérimentaux.

En principe, le coefficient N , qui représente la valeur vers laquelle tend la pénétration quand l'inoculum croît indéfiniment, exprime l'aptitude d'une plante à être pénétrée par un certain parasite alors que le coefficient a , qui représente la probabilité qu'un parasite seul pénètre, exprime l'agressivité de la population de parasites.

En fait, la sensibilité d'un hôte ne peut se définir qu'en fonction d'un certain parasite et parallèlement, l'agressivité d'un parasite ne peut se définir qu'en fonction d'un hôte donné. Il est donc très probable que les deux coefficients sont en réalité caractéristiques d'un certain couple « hôte-parasite » et varieront ensemble si l'un au moins des deux éléments du couple est modifié. Il est possible, cependant, qu'une légère modification d'un des éléments du couple agisse préférentiellement sur l'un des coefficients. Par exemple, on peut espérer que, le parasite restant le même, le fait de passer d'une variété de l'hôte à une autre modifie surtout le coefficient N, alors que, l'hôte étant fixé, si l'on passe d'une race à l'autre du même parasite, c'est surtout le coefficient a qui sera modifié.

Par ailleurs, les conditions extérieures pourront agir de diverses manières sur les deux coefficients.

De nombreuses expériences seront nécessaires avec des hôtes et des parasites divers et dans des conditions extérieures variées pour pouvoir décider dans quelle mesure les coefficients N et a peuvent être utilisés pour caractériser respectivement la plante et le parasite dans le phénomène de l'infestation.

L'auteur remercie vivement le Dr SEINHORST dont les conseils lui ont été précieux.

BIBLIOGRAPHIE

- MERNY (G.) – 1972 – Les nématodes phytoparasites des rizières inondées de Côte d'Ivoire. III. Etudes sur la dynamique des populations de deux endoparasites *Hirschmanniella spinicaudata* et *Heterodera oryzae*. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, n° 16, pp. 31-87.
- NICHOLSON (A. J.) – 1933 – The balance of animal populations. *J. Anim. Ecol.*, 2, pp. 132-178.
- SEINHORST (J. W.) – 1965 – The relations between nematode density and damage to plants. *Nematologica* 11, pp. 137-154.