

LOI DE CROISSANCE, SUR PLANT DE RIZ, D'UNE POPULATION
ENDOPHYTE D'*HIRSCHMANNIELLA SPINICAUDATA* (NEMATODA:
TYLENCHOIDEA) EN FONCTION D'UN INOCULUM VARIABLE

PAR

G. MERNY

Centre O.R.S.T.O.M. d'Adiopodoumé — Côte d'Ivoire

Dans le cas d'*Hirschmanniella spinicaudata*, endoparasite du riz, la pénétration dans les jeunes plantules en fonction de l'importance de l'inoculum s'ajuste à la fonction:

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

Si l'on considère comme population initiale (P_1) non plus l'inoculum mais le nombre d'individus avant pénétré, la population finale (P_f) ne s'exprime plus, en fonction de P_1 , par la relation d'Obenshain, tirée de l'équation de Verhulst Pearl mais par une hyperbole équilatère avant pour equation.

$$P_f = \frac{P_1 + \frac{d}{c}}{\frac{a}{c} P_1 + \frac{b}{c}}$$

dans laquelle $\frac{d}{c}$ représente le plus petit inoculum avec lequel on peut s'attendre à voir une population se développer. Ce cas de sous-population aux très faibles inoculums est attribué à la faible probabilité qu'a un inoculum inférieur à $\frac{d}{c}$ de contenir une femelle fécondée ou un mâle et une femelle avant des chances de se rencontrer.

Qu'il s'agisse de migrateurs ou d'endoparasites fixés, les études portant sur la croissance d'une population de nématodes partent toujours d'une population exophyte, composée soit d'individus préexistants dans un sol sous forme d'une population établie soit d'un inoculum artificiel ajouté au sol au début de l'expérience.

Hirschmanniella spinicaudata, parasite commun dans les rizières de Côte d'Ivoire, peut accomplir tout son cycle à l'intérieur des racines, tous les stades du développement étant capables d'y entrer ou d'en sortir.

Si l'on considère, au départ, une population exophyte existant au voisinage des racines de la plante hôte, le premier acte de la croissance ultérieure de cette population va être l'entrée dans les racines d'une certaine proportion des individus qui la constituent.

Considérant que seuls font partie de l'inoculum réel les individus pénétrant dans les racines, nous avons étudié la croissance de populations endophytes d'importances variables, artificiellement établies.

25 FEV. 1974

O. R. S. T. O. M.

Collection de Référence

n° 6688P hy 10

De jeunes plants de riz de la variété "Moroberekan", issus de graines mises à germer deux semaines plus tôt, ont été plantés dans de petits récipients de 47 cc sur un mélange de sable lavé et d'une solution nutritive (Hoagland diluée deux fois).

Les nématodes étaient mis en suspension dans la solution nutritive dans laquelle on plongeait le système racinaire des plants de riz avant d'y verser le sable en pluie pour assurer la meilleure répartition possible des parasites dans le milieu. Les inoculums utilisés étaient de 30, 100, 300, 1.000, 3.000 et 10.000 nématodes par plant de riz, respectivement. 45 répétitions étant faites par inoculum. Les inoculums étaient préparés par dilutions successives d'une suspension initiale, très concentrée. Avant chaque inoculation des parties aliquotes étaient prélevées, grâce auxquelles on pouvait évaluer les inoculums réels. Ceux-ci étaient, respectivement: 33, 114, 316, 930, 3.510 et 10.280.

Au bout de dix jours, pour chaque inoculum, 20 systèmes racinaires étaient colorés à la fuchsine acide et l'on comptait les individus ayant pénétré dans les racines. Les 25 plants restants étaient transférés, après lavage des racines, dans de petites rizières expérimentales de 2 × 2 m, chaque rizière recevant les 25 plants auxquels on avait appliqué le même inoculum. A maturité on appréciait, pour chaque pied de riz, la population endophyte par la méthode des asperseurs (Seinhorst, 1950) et la population exophyte par élutriation d'échantillons de sol de 1/8 de litre représentant la 320ème partie du volume occupé par la rhizosphère de chaque pied de riz, qui est d'environ 40 litres. La somme des deux grandeurs ainsi obtenues donnait une appréciation de la population finale pour chaque pied. Le Tableau I donne les résultats globaux obtenus par cette méthode.

TABLEAU I

Inoculum mesuré	Population endophyte initiale (N = 20) (Inoculum réel)	Population totale finale (n = 25)
33	4	172
114	5	776
316	20	3.620
930	48	8.797
3.510	115	11.162
10.280	180	12.442

Il est évident que la pénétration n'est pas liée à l'importance de l'inoculum par une relation simple de proportionnalité. La relation entre les deux grandeurs semble répondre à la formule:

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

dans laquelle K représente le nombre maximum de nématodes qui peuvent entrer dans les racines et a et b des coefficients liés à la population de parasites et aux

conditions extérieures, y et x étant respectivement, le nombre d'individus ayant pénétré et l'importance de l'inoculum.

Dans le cas présent, la formule est:

$$y = \frac{270}{1 + \frac{2.339}{x^{0,908}}} \quad (2) \text{ (fig. 1)}$$

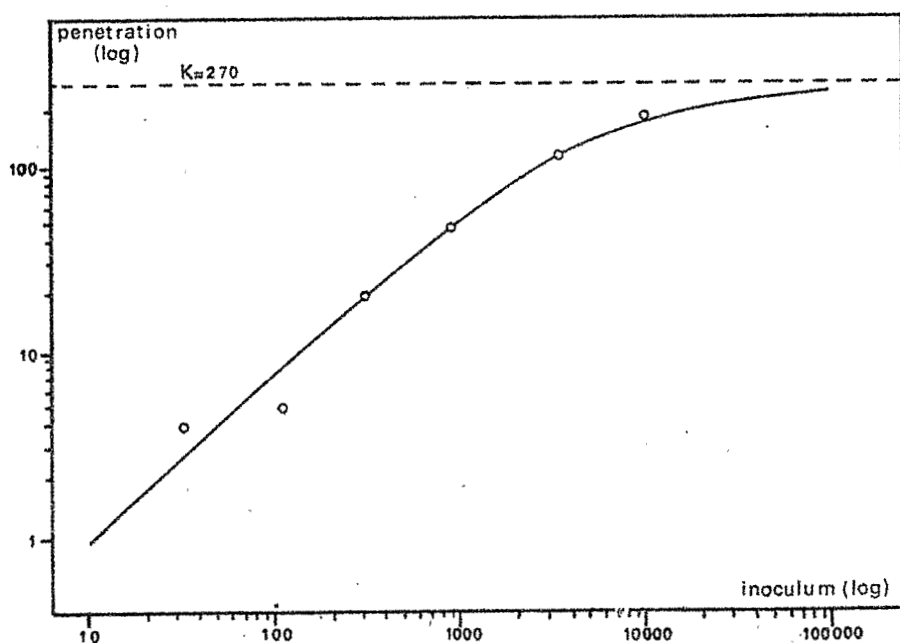


Fig. 1. Pénétration d'*Hirschmanniella spincandata* en fonction de l'inoculum. $y = \frac{270}{1 + \frac{2.339}{x^{0,908}}}$

Une expérience semblable a été faite, à quelques mois d'intervalle, avec une autre population du même parasite. La formule devenait:

$$y = \frac{270}{1 + \frac{731}{x^{0,872}}} \quad (3)$$

Le coefficient K était resté le même, les racines de plants de riz du même âge pouvant accueillir le même nombre d'individus. Les coefficients a et b avaient changé, exprimant une plus grande capacité de pénétration de la population utilisée.

On constate (fig. 1) que les deux points expérimentaux correspondants aux inoculums les plus faibles s'écartent sensiblement de la courbe théorique.

A ce niveau de population, la variabilité des résultats est très grande, par exemple, au niveau d'inoculum égal à 114, le nombre d'individus ayant pénétré a

varié de 0 à 14 et l'erreur relative commise dans le calcul de la moyenne doit être très grande. Aussi, dans les calculs qui vont suivre, a-t-on substitué aux résultats expérimentaux, les chiffres théoriques obtenus en appliquant la formule (2). (Tableau II).

TABLEAU II

Inoculum	Pénétration observée	Pénétration calculée
33	4	2,7
114	5	8,3
316	20	19,9
930	48	47,2
3.510	115	112,0
10.280	180	176,5

Dans les conditions, et c'est le cas présent, où la population finale reste toujours croissante quand l'inoculum augmente, la population finale s'exprime habituellement en fonction de la population initiale, par la relation de Verhulst-Pearl:

$$P_f = \frac{P_i}{b + cP_i} \text{ (Oostenbrink, 1966)}$$

que Seinhorst (1966) formule:

$$P_f = \frac{a E P_i}{(a-1) P_i + E}$$

Pour obtenir la valeur des coefficients b et c , Oostenbrink calcule, pour chaque valeur de P_i , $Z = 1/R = P_i/P_f$, la courbe qui représente Z en fonction de P_i étant une droite puisque:

$$Z = b + c P_i$$

Il suffit alors de calculer la droite de regression de Z en P_i , qui fournit les valeurs de b (ordonnée à l'origine) et de c (pente de la courbe).

Dans le cas présent, si P_i est la population endophyte initiale (que l'on considère comme équivalente chez les systèmes racinaires qui ont été transplantés et chez ceux où elle a été observée), et P_f la population finale, la courbe exprimant Z (P_i/P_f) en fonction de P_i n'est pas une droite, les valeurs de Z devenant rapidement très élevées pour les faibles valeurs de P_i (figure 2a). La courbe s'ajustant le mieux aux points ainsi obtenus semble être une hyperbole de formule:

$$Z = \frac{a P_i^2 + b P_i}{c P_i + d} \quad (4)$$

admettant une asymptote parallèle à l'axe des Z et d'abscisse égale à $-d/c$ et une asymptote oblique passant par l'origine et de pente égale à a/c

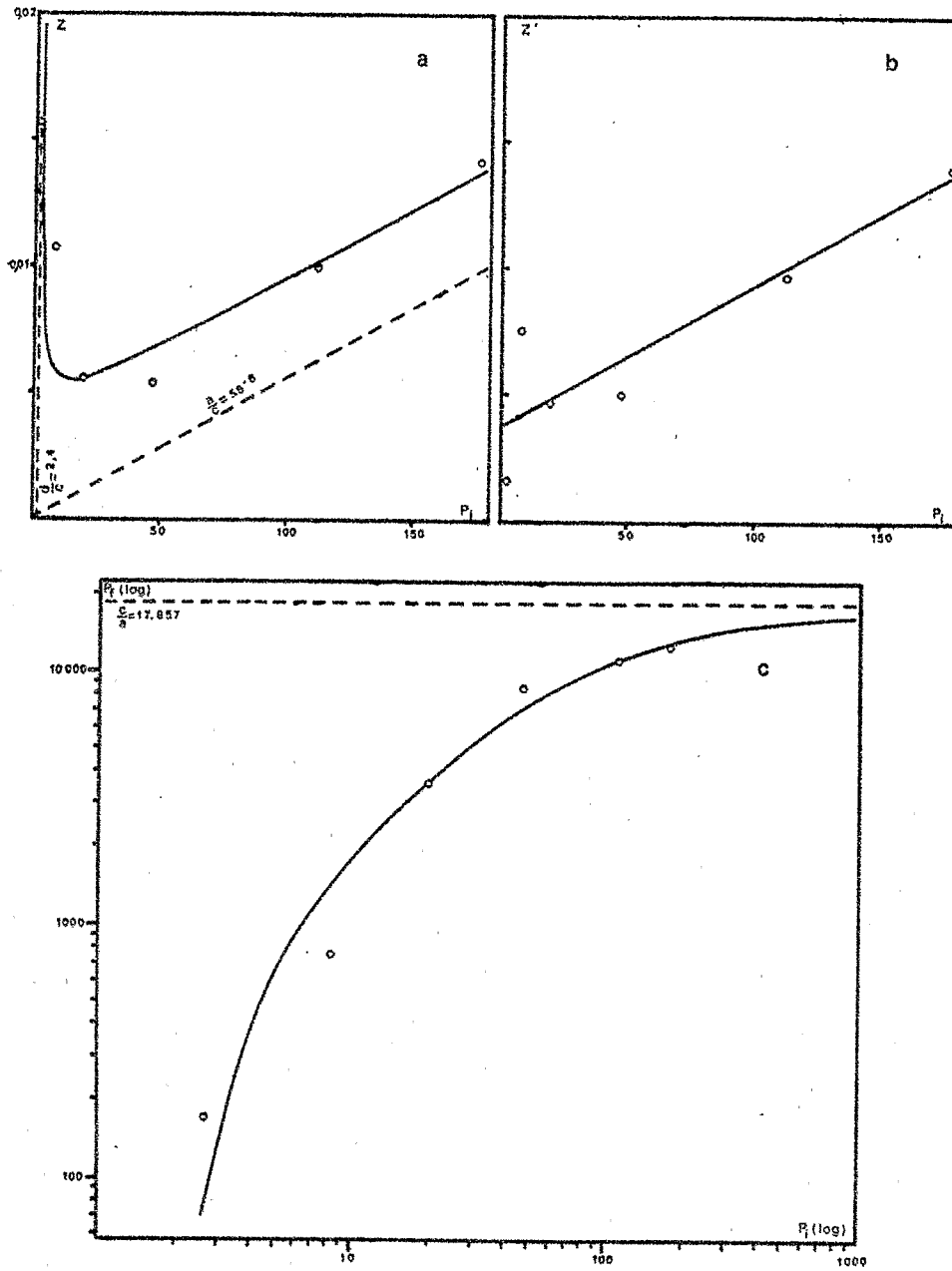


Fig. 2. Dynamique d'une population d'*Hirschmanniella spinicaudata*, P_1 exprimant un inoculum endophyte.

a — Courbe $Z = \frac{0,000056 P_1^2 + 0,00375 P_1}{P_1 - 2,4}$

b — Courbe $Z' = \frac{0,000056 P_1 + 0,00375}{P_1 - 2,4}$

c — Courbe $P_t = \frac{0,000056 P_1 + 0,00375}{P_1 - 2,4}$

Les ronds blancs indiquent les points expérimentaux.

Si l'équation (4) est exacte, P_r en fonction de P_i doit être exprimé par la relation:

$$P_r = \frac{P_i'}{Z} = \frac{cP_i + d}{aP_i + b} = \frac{P_i + \frac{d}{c}}{\frac{a}{c}P_i + \frac{b}{c}} \quad (5)$$

dont la courbe représentative est une hyperbole équilatère dont les asymptotes ont respectivement pour abscisse et pour ordonnée: $-\frac{b}{a}$ et $\frac{c}{a}$.

Si l'on pose $Z' = \frac{P_i + d/c}{P_r}$, Z' en fonction de P_i s'exprime par la relation:

$$Z' = \left(P_i + \frac{d}{c} \right) \left(\frac{\frac{a}{c}P_i + \frac{b}{c}}{P_i + \frac{d}{c}} \right) = \frac{a}{c}P_i + \frac{b}{c} \quad (6)$$

C'est alors une droite.

D'après les points expérimentaux de la figure 2a, il est visible que $-\frac{d}{c}$ a une valeur comprise entre 2 et 2,7. Par approximations successives, il est possible de déterminer la valeur de $-\frac{d}{c}$ pour laquelle les points représentant Z' en fonction de P_i s'alignent le mieux. Ici, $-\frac{d}{c}$ peut être considéré comme peu différent de 2,4 (fig. 2b) le calcul de la droite de régression fournissant $\frac{b}{c} = 0,00375$ et $\frac{a}{c} = 0,000056$ (fig. 2b).

Dans l'équation (4), on peut diviser chacun des membres du 2ème terme par c.

On a

$$Z = \frac{\frac{a}{c}P_i^2 + \frac{b}{c}P_i}{P_i + \frac{d}{c}} = \frac{0,000056 P_i^2 + 0,00375 P_i}{P_i - 2,4}$$

La courbe théorique s'ajuste, de façon satisfaisante, aux points expérimentaux (fig. 2a).

La courbe représentant P_r en fonction de P_i doit avoir pour équation:

$$P_r = \frac{P_i + \frac{d}{c}}{\frac{a}{c}P_i + \frac{b}{c}} = \frac{P_i - 2,4}{0,000056 P_i + 0,00375} \quad (\text{fig. 2c})$$

Les points expérimentaux s'ajustent, de façon satisfaisante à cette courbe. Comme précédemment, les deux points correspondant aux inoculums les plus faibles s'écartent sensiblement. Ceci peut s'expliquer par le fait qu'ils se situent dans une région de la courbe où il suffit d'une faible variation de l'inoculum réel pour

obtenir une variation importante de la population finale. En fait ces deux points s'ajusteraient mieux si l'on considérait les inoculums observés (4 et 5) plutôt que les inoculums théoriques (2.7 et 8.3).

Ainsi, dans le cas d'*Hirschmanniella spinicaudata*, espèce bisexuée chez qui la proportion de mâles et de femelles est voisine de 1, et si l'on considère comme population initiale le nombre moyen, par pied de riz, de nématodes ayant pénétré dans les racines avant transplantation, l'équation de Verhulst-Pearl ne rend pas compte, au moins pour les faibles inoculums, des relations entre la population finale et la population initiale, celles-ci étant liées par une relation du type

$$P_f = \frac{P_i + \frac{d}{c}}{\frac{a}{c} P_i + \frac{b}{c}}$$

dont la courbe représentative est une hyperbole équilatère.

La différence essentielle entre cette relation et celle de Verhulst-Pearl est l'introduction du coefficient $\frac{d}{c}$ qui représente le plus petit inoculum théorique pour lequel on peut espérer le développement d'une population, parce qu'au dessous de cette valeur il y a peu de probabilités pour que cet inoculum contienne une femelle gravide ou un mâle et une femelle ayant des chances de se rencontrer.

Si l'on considère la figure 2a, il est évident que le taux de reproduction ($P_f/P_i = 1/Z$) passe par un maximum correspondant à peu près à un inoculum d'environ 15 individus ayant pénétré par pied. Seinhorst (1968) a également observé des taux de multiplication particulièrement bas avec de faibles populations initiales de *Rotylenchus uniformis* et les attribue aussi aux faibles chances de fécondation des femelles.

Kort (1962) avait déjà constaté que, dans le cas d'*Heterodera rostochiensis*, avec des inoculums composés de kystes, les taux de reproduction étaient anormalement bas aux faibles inoculums. Il attribuait ce phénomène au fait que, chez les *Heterodera*, la proportion de mâles a tendance à être basse dans les faibles populations, le nombre de femelles fécondées augmentant ainsi très rapidement avec la population initiale.

SUMMARY

Law of growth on rice plants of an endophytic population of Hirschmanniella spinicaudata (Nematoda: Tylenchoidea) as a function of a variable inoculum

When the population dynamics of endoparasitic nematodes is studied, the exophytic inoculum is always considered as the initial population (P_i). In fact, only the individuals which have actually penetrated will give rise to a population inside the roots.

In the case of *Hirschmanniella spinicaudata*, endoparasite of rice, the number of nematodes which penetrate the roots (y) for a given inoculum (x) fits the equation:

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

If the number of individuals that have penetrated the roots is considered as the true inoculum (P_i) the final population (P_f) is no longer related to P_i by the Oostenbrink equation derived from the law of Verhulst-Pearl but corresponds to the following hyperbolic function:

$$P_f = \frac{P_i + \frac{d}{c}}{\frac{a}{c}P_i + \frac{b}{c}}$$

— d/c being the smallest inoculum which has a chance to give rise to a population.

If Oostenbrink's Z coefficient (P_i/P_f) is plotted against P_i the curve is no longer a straight line but a hyperbola corresponding to the function

$$Z = \frac{\frac{a}{c}P_i^2 + \frac{b}{c}P_i}{P_i + \frac{d}{c}}$$

The vertical asymptote corresponds to $P_i = -d/c$.

The coefficient — d/c can be evaluated and, by plotting the new coefficient Z' ($= P_i + d/c \cdot P_f^{-1}$) against P_i , a regression line can be obtained and the coefficients a/c and b/c calculated.

The fact that underpopulations are observed with very small inocula is attributed to the fact that inocula smaller than d/c have little probability of yielding a fertilized female.

RÉFÉRENCES CITÉES

- KORT, J. (1962). Effect of population density on cyst production in *Heterodera rostochiensis* Woll. *Nematologica* 7, 305-308.
- OOSTENBRINK, M. (1966). Major characteristics of the relation between nematodes and plants. *Med. Landb. Hogesch. Wageningen*, 66, 1-45.
- SEINHORST, J. W. (1950). De betekenis van de toestand van de grond voor het optreden van aantasting door het stengelaaltje (*Ditylenchus dipsaci* (Kühn) Filipjev). *Tijdschr. Pl. Ziekt.* 56, 291-349.
- (1966). The relationships between population increase and population density in plant parasitic nematodes. I. Introduction and migratory nematodes. *Nematologica* 12, 157-169.
- (1968). Underpopulation in plant parasitic nematodes. *Nematologica* 14, 549-553.