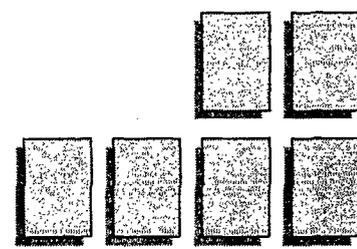


T D M
TRAVAUX ET DOCUMENTS
MICROFICHÉS



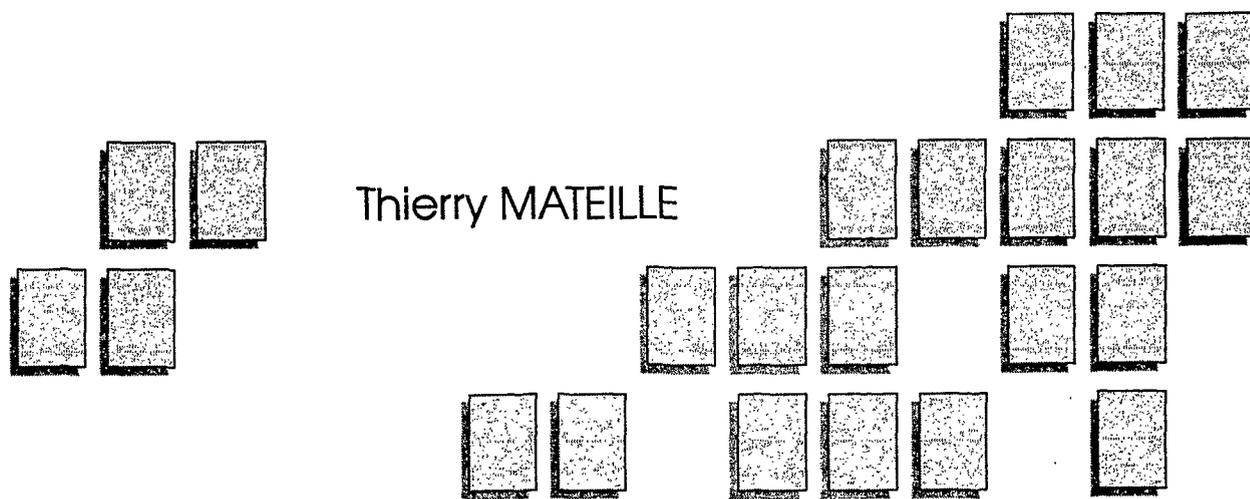
N° 79

F 4



CONTRIBUTION À L'ÉTUDE DES RELATIONS
HÔTE-PARASITE ENTRE LE BANANIER
MUSA ACUMINATA (GROUPE 'AAA')
ET TROIS NÉMATODES PHYTOPHAGES :
RADOPHOLUS SIMILIS, *HELICOTYLENCHUS MULTICINCTUS*
ET *HOPLOLAIMUS PARAROBUSTUS* (TYLENCHIDA)

Thierry MATEILLE



ORSTOM
Editions

Etudes et Thèses

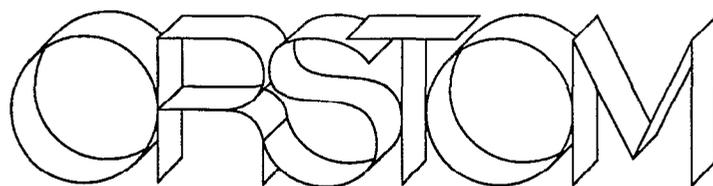
**CONTRIBUTION A L'ETUDE DES RELATIONS
HOTE-PARASITE ENTRE LE BANANIER
MUSA ACUMINATA (GROUPE 'AAA') ET TROIS
NEMATODES PHYTOPHAGES : *RADOPHOLUS
SIMILIS*, *HELICOTYLENCHUS MULTICINCTUS*
ET *HOPLOLAIMUS PARAROBUSTUS*
(TYLENCHIDA).**

Thierry MATEILLE

19 FEV. 1992

ORSTOM Fonds Documentaire
N° : 34.984 ex 2
Cote : A

TDM 79



Editions de l'ORSTOM

INSTITUT FRANÇAIS DE RECHERCHE SCIENTIFIQUE
POUR LE DÉVELOPPEMENT EN COOPÉRATION

Collection :

Travaux et Documents Microédités

PARIS 1992

ISBN : 2-7099-1079-9

© ORSTOM

F 4

«La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2
« et 3 de l'article 41, d'une part, que les «copies ou reproductions
« strictement réservées à l'usage privé du copiste et non des-
« tinées à une utilisation collective» et, d'autre part, que les
« analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et
« d'illustration, «toute représentation ou reproduction intégrale,
« ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses
« ayants droit ou ayants cause, est illicite» (alinéa 1er de l'article 40).

« Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé
« que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par
« les articles 425 et suivants du Code pénal.»

à Denise,

Pierre,

et Marie.

Merveille de science qui me dépasse,
hauteur où je ne puis atteindre.
Ps 139, 6

AVANT-PROPOS

Ces recherches, soutenues par le Département "Milieux et Activités Agricoles" de l'ORSTOM (Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération), ont été effectuées au Laboratoire de Nématologie du Centre ORSTOM d'Adiopodoumé (Côte d'Ivoire), dans le cadre du programme "Relations hôtes-parasites" de l'Unité de Recherche "Parasites et ravageurs en relation avec la plante et le milieu". Ces travaux ont été conduits sous l'autorité scientifique de la Commission Scientifique "Sciences du monde végétal" de l'ORSTOM. Que Monsieur le Directeur Général de l'ORSTOM, Messieurs les Responsables du Département et de l'Unité de Recherche, et Messieurs les Présidents de la Commission Scientifique me permettent de leur exprimer mes plus vifs remerciements.

Monsieur le Professeur M. DRON est mon Responsable de thèse. Il a accueilli mon travail avec beaucoup de sollicitude et d'intérêt. Il me fait l'honneur de présider le jury. Je suis heureux de pouvoir lui exprimer toute ma reconnaissance.

Monsieur A. COLENO, dont l'attitude à mon égard a toujours été bienveillante, a été responsable de ma thèse alors que ses fonctions le lui permettaient encore. Il m'est aujourd'hui particulièrement agréable de lui exprimer ma plus vive gratitude.

Je remercie sincèrement Madame F. PERSON-DEDRYVER et Monsieur A. DALMASSO qui ont bien voulu distraire de leur temps pour juger ce travail.

Monsieur G. de GUIRAN, a accepté la direction scientifique de cette thèse. Il a su, par son expérience de la phytonématologie en milieu tropical et sa connaissance étendue de cette matière, me prodiguer des conseils fondamentaux. Il a, de plus, toujours été d'un soutien moral très appréciable. Qu'il trouve ici les remerciements d'un disciple reconnaissant.

Monsieur J.-P. GEIGER a accepté de siéger au jury de cette thèse. Certains des travaux ont été exécutés au Laboratoire de Phytopathologie du Centre ORSTOM d'Adiopodoumé dont il était responsable. Sa disponibilité et ses conseils m'ont été d'un grand réconfort. Qu'il soit, à tous ces titres, profondément remercié.

La rédaction de cette thèse a été réalisée au Laboratoire de Nématologie de l'Antenne ORSTOM d'Antibes. Je tiens à témoigner ma gratitude à son responsable, Monsieur G. GERMANI, qui a mis à ma disposition tous les moyens techniques nécessaires à cette entreprise.

J'exprime aussi mes plus vifs remerciements à Monsieur H. CHRESTIN, responsable du Laboratoire de Physiologie Végétale du Centre ORSTOM d'Adiopodoumé, dans lequel ont été réalisées les expériences de biochimie, ainsi qu'à tous ses collègues.

Je ne saurais oublier Monsieur le Professeur A. DAVID, qui m'a initié à l'expérimentation et a guidé mes premiers pas dans la recherche, en m'accueillant dans son laboratoire pour y réaliser le Diplôme d'Etude Approfondies. Je lui suis infiniment reconnaissant de l'éducation scientifique qu'il m'a transmise.

Que Messieurs D. SALLE, B. FONCELLE, S. FOLKERTSMA et T. ADJOVI, qui ont contribué généreusement à ces travaux, agrément toute ma reconnaissance.

Je remercie également Messieurs R. HUGON, J.-L. SARAH, F. COTE et C. TEISSON, chercheurs de l'Institut de Recherche sur les Fruits et Agrumes (CIRAD) pour l'appui technique qu'ils m'ont apporté.

J'adresse toute ma sympathie à mes collègues de laboratoire, A. ADIKO, P. CADET, J. CHAUDRON, M. FARGETTE, P. GNONHOURI, C. NETSCHER, P. QUENEHERVE et P. TOPART, qui ont toujours su créer une ambiance de travail faite de bonne humeur, et ma gratitude à ceux d'entre eux qui m'ont apporté leur concours à diverses occasions.

J'exprime aussi mes remerciements à toutes les sociétés ivoiriennes de production bananière qui ont largement soutenu financièrement ces recherches, et aux planteurs qui m'ont toujours accueilli sur leurs plantations avec amabilité et intérêt scientifique.

Enfin, je remercie M. GOHI, J. AWOH, F. DIEA, G. KOUGNON, A. SAWADOGO, G. N'DEKRE, H. KOUDOU et F. BI BALAIS, du Laboratoire de Nématologie du Centre ORSTOM d'Adiopodoumé, pour leur collaboration technique indispensable.

SOMMAIRE

	Pages
AVANT-PROPOS	5
SOMMAIRE	7
PRESENTATION	9
INTRODUCTION	13
Le bananier	15
1. Espèces et évolution des <i>Musa</i> .	15
2. Anatomie, croissance et multiplication du bananier	18
3. Les variétés Poyo et Gros Michel	20
Les nématodes parasites du bananier	23
1. <i>Radopholus similis</i> (Cobb, 1893) Thorne, 1949.	23
2. <i>Helicotylenchus multicinctus</i> (Cobb, 1893) Golden, 1956.	25
3. <i>Hoplolaimus pararobustus</i> (Schuurmans Stekhoven & Teunissen, 1938) Sher, 1963.	25
Perturbations anatomo-physiologiques associées aux attaques de nématodes	29
1. La nutrition minérale et l'eau	30
2. La photosynthèse	31
3. La respiration et les biosynthèses	33
4. Exsudats racinaires et attraction	36
La résistance aux nématodes	39
1. Terminologie concernant les relations plantes-nématodes	39
2. Les mécanismes	40
3. Critères d'évaluation	40
4. Les facteurs physiologiques de l'incompatibilité aux nématodes	41
5. Les perturbations histo-chimiques	55
6. Les sources de résistance	56
7. Le point sur les Musacées	57
Les champignons telluriques associés aux nématodes sur bananier	61
Présentation des travaux	63
MATERIELS ET METHODES	65
Le matériel biologique	67
1. Obtention et culture du matériel végétal indemne de nématodes	67
2. Obtention et élevage des parasites	72
Méthodes d'analyse	77
1. Analyses minérales et organiques des feuilles	77
2. Analyses biochimiques	77
3. Analyses histologiques	82
Mesures de la végétation	85
1. Expérimentation en vases de végétation	85
2. Expérimentation en bananeraie	85

RESULTATS	89
Micropropagation du bananier et élevage monoxénique des nématodes	91
1. Micropropagation du bananier	91
2. Elevage monoxénique des nématodes sur pousses de bananier	94
3. Synthèse	97
Etiologie des nécroses racinaires	103
1. Contenu des nécroses en nématodes et champignons	103
2. Infestations nématodes-champignons <i>in vitro</i>	107
3. Synthèse	108
Etude de la pathogénie des nématodes sur les variétés Poyo et Gros Michel	113
1. Etude de la pénétration des nématodes	113
2. Etude du développement des populations	115
3. Observations des nématodes <i>in situ</i>	124
4. Impact sur la croissance végétative des bananiers	128
5. Synthèse	140
Réactions physio-pathologiques des variétés Poyo et Gros Michel	157
1. Les pigments photosynthétiques	157
2. La composition minérale et organique foliaire	158
3. L'acide indol-3 acétique et ses dérivés	161
4. Les phénols racinaires	164
5. Activités enzymatiques racinaires	166
6. La lignification des tissus	175
7. Synthèse	175
Essai d'interprétation des interactions métaboliques	191
1. <i>Radopholus similis</i>	192
2. <i>Helicotylenchus multicinctus</i>	194
3. <i>Hoplolaimus pararobustus</i>	195
4. Synthèse	195
Effets de la physiologie de la plante sur le parasitisme	197
1. Incidences de la défoliation des rejets	198
2. Incidences de la substitution hormonale des feuilles	200
3. Synthèse	200
SYNTHESE & REFLEXIONS	209
1. Les relations plante-nématode - système <i>in vitro</i>	211
2. Participation des nématodes dans les nécroses racinaires	213
3. Les relations plante-nématode - système <i>in vivo</i>	213
4. Défense de la plante et métabolisme secondaire	218
5. Influence de la plante sur les nématodes	219
Les perspectives d'avenir	221
BIBLIOGRAPHIE	225
Liste des illustrations	247
Résumé/Summary	251

PRESENTATION

Les premières exportations de bananes datent de 1870. Les Etats Unis d'Amérique étaient les plus gros importateurs avec 740 000 tonnes, à partir de l'Amérique Centrale (Aries & Cadillat, 1944). A cette époque, le bananier était en Europe une plante presque inconnue; la banane restait un fruit exotique ne parvenant qu'exceptionnellement dans les pays tempérés. Aujourd'hui l'exportation mondiale atteint environ 6,5 millions de tonnes (F.A.O., 1986). Cet accroissement de la production mondiale est évidemment dû, d'une part à la dissémination des variétés dans toutes les régions tropicales à partir des régions d'origine situées principalement en Asie, d'autre part aux améliorations incessantes des techniques culturales, à l'accroissement des connaissances sur les exigences écologiques du bananier ainsi qu'au clonage et à l'amélioration des variétés.

Mais l'intensification de la culture bananière s'est accompagnée d'une spécialisation et d'un développement des maladies, phénomènes accrus par des échanges internationaux de matériel végétal parasité, sans règles ou contrôles phytosanitaires.

Parmi les maladies du bananier, les maladies fongiques sont principalement causées par *Fusarium oxysporum* f.sp. *cubense*, agent de la maladie racinaire "de Panama" ou "Wilt disease" et par *Mycosphaerella musicola*, agent de la maladie foliaire "de Sigatoka" ou "Cercosporiose"; les bactérioses, dues essentiellement à *Pseudomonas solanacearum*, causent la maladie "de Moko" ou "Bacterial wilt" et les viroses sont à l'origine du "Bunchy top" ou de la "Mosaïque"(virus CMV). Les insectes les plus nuisibles sont les larves de *Cosmopolites sordidus* ("Charançon" du bananier) et les Thrips. Enfin, les nématodes sont à l'origine de baisses importantes de rendement, pouvant aller jusqu'à la mort de la plante; contrairement aux autres parasites, ils sont présents dans toutes les régions bananières. Le nématode le plus universellement connu sur bananier est *Radopholus similis*. Il est à l'origine de pertes très sévères en Amérique du Sud et Centrale, aux Antilles, en Afrique (Est, Ouest et Centre), et en Asie.

En 1893, Cobb extrayait ce nématode de racines de *Musa sapientum* aux Iles Fiji et le décrivait sous le nom de *Tylenchus similis*. En 1939, Mallamaire l'identifiait en Afrique de l'Ouest sous l'appellation *Anguillulina similis*. Enfin, Thorne (1949) lui donnait le nom de *Radopholus similis* qu'il a gardé depuis. Le rôle de ce nématode dans le déclin de la végétation

des bananeraies avait été soupçonné très tôt (Ashby, dans Champion, 1963), mais il fallu attendre l'apparition des premiers nématicides de contact (fumigants du sol pour la plupart) pour estimer de manière plus précise l'impact économique de ce nématode (Vilardebo, 1959 et 1960; Loos, 1961; Blake, 1969). D'autres espèces de nématodes parasites du bananier furent alors décrites et leurs dégâts évalués; *Helicotylenchus multicinctus*, *Hoplolaimus pararobustus*, *Meloidogyne* spp., *Pratylenchus coffeae*, *Rotylenchulus reniformis* sont les plus dommageables (Stover & Fielding, 1958; Luc & Vilardebo, 1961; Perry *et al.*, 1962).

Entre les années 1960 et 1980, l'industrie chimique proposa des molécules nématicides endotherapiques (Blake, 1972; Tarte & Pinochet, 1981; Vilardebo, 1981 et 1984; Jones & Milne, 1982; Edmunds, 1984). On assista aussi à une amélioration des méthodes de lutte. Des techniques étaient développées pour assainir le matériel de plantation, comme le parage des souches (Loos & Loos, 1960; Broadley, 1979), le séchage naturel de leur écorce (Quénéhervé & Cadet, 1985), le traitement à l'eau chaude (Melin & Vilardebo, 1973; Broadley, 1979) ou enfin le trempage (Jones & Reynolds, 1980) ou l'enrobage (Guérout *et al.*, 1965; Guérout, 1975; Mateille *et al.*, 1988b) avec des produits nématicides.

Parallèlement, l'emploi des jachères ainsi que la submersion des plantations ont été envisagés (Loos, 1961; Colbran, 1964; Maas, 1969; Edmunds, 1970; Stoyanov, 1971; Roman *et al.*, 1974; Salas *et al.*, 1976; Jacq & Fortuner, 1978; Rajendran *et al.*, 1979; Sarah *et al.*, 1983, Mateille *et al.*, 1988a).

Enfin, les techniques de culture et de multiplication *in vitro* ont permis l'obtention de matériel sain (Berg & Bustamante, 1974; Ma *et al.*, 1978; Cronauer & Krikorian, 1984; Hwang *et al.*, 1984; Bakry *et al.*, 1985; Vuylsteke & de Langhe, 1985; Escalan & Teisson, 1987).

Si tous ces travaux concernent la recherche de moyens de lutte à court terme, un grand nombre d'études ont été menées parallèlement sur l'écologie des nématodes du bananier. Elles ont permis de rentabiliser les traitements chimiques par une meilleure connaissance des effets climatiques sur leur efficacité (Jamarillo & Figueroa, 1974; Shafiee & Mendez, 1975; McSorley & Parado, 1981; Hutton, 1978; Hugon *et al.*, 1984, Quénéhervé, 1988b & c). La nature des populations de nématodes et leur développement ont été étudiés selon l'influence des types de sols (Stover & Fielding, 1958; Ayala & Roman, 1963; Varghese & Nair, 1968; Davide, 1980; McSorley & Parrado, 1981; Quénéhervé, 1988). Enfin, les rapports avec la croissance et la physiologie du bananier ont été abordés (Melin & Vilardebo, 1973; Jamarillo & Figueroa, 1974; Hugon *et al.*, 1984).

Mais s'il est vrai que ces études ont apporté des progrès considérables dans le domaine de la protection de la culture bananière vis à vis des nématodes, il reste évident que toutes les techniques de lutte actuelles ont des limites car elles n'ont pas permis un assainissement satisfaisant des bananeraies, résultat d'autant plus décevant que le coût des traitements est très élevé, et non sans inconvénients écologiques. Devant cette impasse, la recherche ou la création de variétés résistantes devenaient un objectif important.

Les cultivars triploïdes, correspondant aux bananes d'exportation, furent testés et reconnus comme sensibles aux nématodes (Wehunt & Edwards, 1968; Stover, 1972; Roman, 1978; Tarté & Pinochet, 1981). Les criblages de variétés révélèrent en fait des degrés de sensibilité différents entre les cultivars, plutôt que des caractères de résistance. (Gowen, 1976; Whyte, 1978). La complexité génétique des cultivars triploïdes et la forte labilité de leurs caractères amenèrent les chercheurs à diriger leurs études sur les diploïdes, d'autant plus que ces derniers renferment des cultivars dits résistants (Wehunt *et al.*, 1978), séminifères, qui offrent donc des possibilités d'amélioration génétique, chose impossible avec les triploïdes parthénocarpiques et stériles.

Mais des études plus poussées montrèrent que la résistance ne s'appliquait pas à tous les nématodes parasites du bananier (Pinochet & Rowe, 1978), même entre divers pathotypes d'une même espèce (Roman, 1978), indiquant par là la complexité de la relation plante-nématode.

Dans ce contexte, il fut envisagé que la résistance puisse être due à la somme de divers mécanismes biologiques : propriétés mécaniques des tissus parasités (racines et rhizomes), intervention de substances biochimiques (enzymes par exemple), variation de la composition des exsudats racinaires, etc. (Pinochet & Rowe, 1978).

L'analyse bibliographique révèle très vite l'absence d'étude approfondie et la méconnaissance de la pathologie du bananier due aux nématodes. Certes, quelques recherches ont été effectuées sur les cycles biologiques des nématodes les plus importants comme *R. similis* et *H. multicinctus* (Du Charme & Birchfield, 1956; Zuckerman & Strich-Harari, 1964; Blake, 1966; Stoyanov, 1967) et sur les relations hôte-parasite (Loos & Loos, 1960). Mais ces dernières ont toujours été limitées à des descriptions histologiques rudimentaires : l'aspect physiopathologique a été peu ou pas examiné. Ceci a donc motivé notre contribution à l'étude des modalités du parasitisme des nématodes sur vitro-plants de bananier.

INTRODUCTION

LE BANANIER

1. ESPECES ET EVOLUTION DES MUSA

Les bananiers appartiennent à l'ordre des Scitaminales (Chadefaud & Emberger, 1960). Cet ordre regroupe cinq familles dont celle des Musacées. Cette famille se subdivise en trois sous-familles dont celle des *Musoïdeae* comprenant les genres *Musa* et *Ensete* (Tab. 1).

Tableau 1 : position du genre *Musa* dans les monocotylédones (Chadefaud & Embergé, 1960; Simmonds, 1960).

ORDRE	FAMILLES	GENRES
SCITAMINALES	MUSACEES	<i>Musa</i> <i>Ensete</i>
	STRELITZIACEES	<i>Ravenala</i> <i>Phenakospermum</i> <i>Strelitzia</i> <i>Heliconia</i>
	LOWIACEES	<i>Orchidanta</i>
	CANNACEES	<i>Canna</i>
	ZINGIBERACEES	50 genres
MARANTHACEES	12 genres	

Cheesmann (1948) a réparti les espèces du genre *Musa* en quatre sections : les *Australimusa*, dont le représentant le plus connu est *Musa textilis* cultivé pour ses fibres (Uphof, 1959), et les *Callimusa* à nombre chromosomique $2n = 20$, les *Rhodochlamys* et les *Eumusa* à nombre chromosomique $2n = 22$.

C'est cette dernière section qui renferme tous les bananiers à fruits. Parmi les espèces de cette section, deux seulement sont à l'origine des variétés actuelles, à savoir *Musa acuminata* Colla et *Musa balbisiana* Colla. Ces espèces diploïdes (Cheesman & Larter, 1935), qui possèdent des génomes notés respectivement AA et BB, sont fertiles et se sont croisées à l'état sauvage. On connaît assez mal les processus génétiques qui ont conduit aux variétés actuelles. Quatre mécanismes ont dû intervenir : l'hybridation et la polyploïdie, la parthénocarpié, et la stérilité

gamétique. Ces deux derniers résultent sans doute de mutations. L'absence de méiose au niveau des gamètes femelles a permis la formation de triploïdes et de tétraploïdes.

M. acuminata est à l'origine de tous les bananiers parthénocarpiques, seule ou avec la participation de *M. balbisiana*. La multiplication végétative par rejets assurait la pérennité de ces bananiers ainsi que la conservation du génotype (à quelques mutations près). Aujourd'hui, la caractérisation électrophorétique des estérases permet de contrôler la stabilité des génotypes (Horry, 1985). Stover & Simmonds (1987) ont classé les variétés selon leur génome de la manière suivante (Tab. 2) :

- diploïdes AA : on y trouve la variété Figue sucrée, banane dessert par excellence mais fragile à l'exportation.

- diploïdes AB : il n'existe qu'un hybride naturel, le Ney poovan originaire de l'Inde.

- triploïdes AAA : ce groupe comprend les variétés à fruits doux les plus cultivées pour l'exportation, dont la Gros Michel, les variétés du sous-groupe Cavendish (dont la variété Robusta ou Poyo), celles du sous-groupe Red et la Yangambi.

- triploïdes AAB : ce groupe renferme des variétés à fruit doux, mais surtout l'important sous-groupe des Plantains, variétés à cuire.

- triploïdes ABB : un représentant est le Bluggoe, plus connu sous la dénomination de Cacambou, variété à cuire.

- tétraploïde AB BB : seul le Klue Teparod trouvé en Thaïlande possède ce génome.

Il n'existe pas de triploïde BBB pur.

D'un point de vue économique, les triploïdes AAA et AAB sont les plus importants; le groupe AAA renferme toutes les variétés douces les plus exportées avec 2,7 millions de tonnes pour l'Amérique du Sud (Colombie, Equateur), 2,3 millions de tonnes pour l'Amérique Centrale (Costa Rica, Panama, Honduras), 400 000 tonnes pour les Antilles, 190 000 tonnes pour l'Afrique (Côte d'Ivoire, Cameroun, Cap Vert, Ethiopie, Madagascar, Somalie), 740 000 tonnes pour les Philippines (F.A.O., 1986).

Les Plantains du groupe AAB, cultivés dans toute la zone tropicale, sont considérés comme plantes vivrières et constituent souvent dans ces régions la base de l'alimentation humaine. Ainsi, la production annuelle en Côte d'Ivoire est d'environ 1,15 millions de tonnes, ce qui représente 21% de la production alimentaire globale (Chataigner, 1979).

Tableau 2 : évolution des *Eumusa* (Stover & Simmonds, 1987).

PARENTS	EVOLUTION	GENOMES	GROUPES	SOUS GROUPES	VARIETES
	Hybridation	Diploïdes	AA		Figue sucrée
			AB		Ney poovan
<i>Musa acuminata</i> Colla AA	Polyploïdie	Triploïdes	AAA	Gros Michel	Gros Michel
				Cavendish	Dwarf cavendish Giant cavendish Robusta (ou Poyo) Pisang masak hijau
				Red	Red Green red
				Yangambi	Yangambi
				AAB	Plantain Type "French plantain" Type "Horn plantain"
<i>Musa balbisiana</i> Colla BB					Pisang kelat Mysore Silk Pome Maia maoli
				ABB	Bluggoe Pisang awak
				Tétraploïdes	ABBB

Du point de vue génétique, la parthénocarpie et la stérilité gamétique de ces cultivars économiquement importants représentent une impossibilité apparente à l'amélioration. Apparente en effet, car un espoir est permis grâce à la variété Gros Michel : sa stérilité femelle n'est pas complète et l'hybridation à l'aide de pollen de *M. acuminata* permet d'obtenir des graines qui donnent des plantes viables mais très peu nombreuses. L'hybridation avec la variété Gros Michel comme parent femelle conduit à la formation de tétraploïdes et de triploïdes, ces derniers étant les plus robustes et donc les plus fréquents (Simmonds, 1960). La voie d'amélioration génétique par mutations provoquées a été peu explorée (Vakili, 1962, 1967; Menendez, 1973).

2. ANATOMIE, CROISSANCE ET MULTIPLICATION DU BANANIER

Champion (1963) résumait que "le bananier est une herbe de grande taille, dont chaque pseudo-tige donne un régime unique, puis meurt, remplacée par des ramifications latérales (ou rejets). La pérennité est assurée par voie végétative".

Le bananier, monocotylédone (Deysson, 1967), est une plante herbacée géante à aspect arborescent (Fig.1). Il présente une vraie tige enterrée très courte appelée improprement, mais couramment, bulbe ou rhizome. Les feuilles se développent à l'extrémité supérieure de cette tige souterraine, et l'imbrication des gaines foliaires, selon une phyllotaxie hélicoïdale à structure pentagonale (De Langhe, 1961), forme le pseudo-tronc, terminé par le bouquet foliaire.

La formation des feuilles et la croissance des limbes ont lieu entièrement dans le pseudo-tronc (Skutch, 1930, Barker & Steward, 1962a). Elles sont soumises aux conditions climatiques et varient selon les cycles de la culture (Lassoudière, 1978).

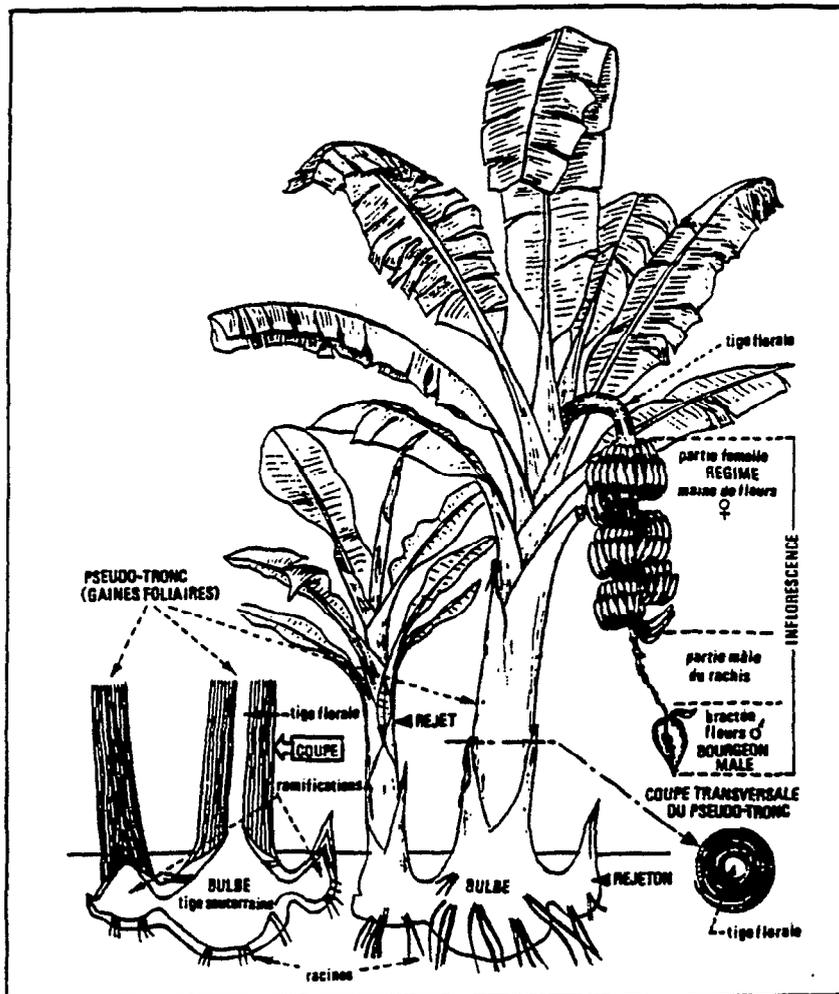
L'inflorescence se forme au niveau de la tige souterraine à partir du méristème apical (Barker & Steward, 1962b). Elle remonte tout le pseudo-tronc et sort au centre du bouquet foliaire. La hampe florale se courbe vers le bas, les bractées s'ouvrent, et découvrent les fleurs regroupées en "mains". Les ovules avortent précocement et les ovaires augmentent de volume sans fécondation (parthénocarpie) donnant naissance aux fruits appelés "doigts". L'ensemble des mains constitue le régime.

Le bulbe est le centre vital du bananier où s'insèrent les feuilles, d'où naît le bourgeon floral, où se multiplient les rejets et, enfin, d'où partent les racines (Fig. 1). Il est formé d'une zone interne constituée par un parenchyme médullaire, réserve énergétique du bananier, et d'une zone corticale de protection. Entre les deux zones se trouve une assise génératrice appelée couche de Mangin (Skutch, 1932).

Les racines se forment à partir de cette assise génératrice et traversent le cortex des bulbes. Elles apparaissent au fur et à mesure de la croissance du bulbe, donc à des niveaux de plus en plus élevés, donnant un aspect radial au système racinaire. La vitesse de croissance des racines est très rapide, de 2 à 4 centimètres par jour pour la variété Gros Michel (Lavigne, 1987). Comme l'émission racinaire, elle dépend de l'âge du bananier, des dates de plantations liées aux conditions climatiques, de la fertilisation, des caractéristiques hydriques des sols et du parasitisme (Champion & Olivier, 1961; Moreau & Le Bourdellès, 1963; Beugnon & Champion, 1966; Turner, 1970; Lassoudière, 1971, 1978; Lavigne, 1987). La répartition

spatiale du système racinaire est relativement superficielle (Gousseland & Lavigne, 1984) et elle dépend de la structure des sols (Summerville, 1939).

Figure 1 : représentation schématique d'un bananier à la fructification et de ses rejets (d'après Champion, 1963).



A la base des feuilles, sur le bulbe, se forment des bourgeons axillaires dont les plus externes, qui sont aussi les plus anciens et les moins bloqués mécaniquement par les gaines foliaires, vont se développer en rejets, assurant ainsi la pérennité de la plante (Lassoudière, 1979). Pendant une période très variable, pouvant aller au delà de la floraison du pied-mère, celui-ci exerce une dominance sur ses rejets fils (Lassoudière, 1980) dont le système foliaire se développe lentement et ne s'épanouit pas : c'est la phase dite du "rejet à feuilles lancéolées". Puis, cette dominance est levée, ce qui se traduit par un élargissement des feuilles du rejet qui

prend alors son indépendance nutritionnelle. Plusieurs rejets se forment autour du pied-mère, mais, dans la pratique, un seul sera conservé et les autres recépés (ou œilletonnés, dit-on) pour le cycle suivant (Subra & Guillemot, 1961). Cette multiplication végétative engendre ainsi des générations successives de rejets (appelés cycles) dont les périodes de développement se chevauchent: une souche plantée, ou pied mère, donnera une couronne de rejets fils, qui formeront à leur tour des rejets.

3. LES VARIETES POYO ET GROS MICHEL

Notre choix s'est porté sur ces deux variétés pour deux raisons essentielles. Tout d'abord à cause de leur intérêt économique, puisqu'elles appartiennent aux deux sous-groupes (respectivement Cavendish et Gros Michel) les plus largement cultivés pour l'exportation. Ensuite, parce qu'elles présentent des sensibilités différentes aux pathogènes telluriques (nématodes et champignons), bien qu'elles dérivent de la même espèce sauvage *Musa acuminata* et soient toutes deux des triploïdes AAA. De récents travaux de tests de sensibilité ont porté sur de nombreuses variétés de bananiers, et ont conclu à l'existence de variétés très peu sensibles. Mais les critères d'évaluation de la résistance et de comparaison des variétés sont trop aléatoires et les résultats trop contradictoires entre les auteurs. La plupart d'entre elles sont diploïdes.

La variété Poyo est classée dans les formes moyennes ou semi-géantes du sous-groupe Cavendish. Elle est connue en Inde et en Malaisie, abondante à Madagascar, très répandue en Guadeloupe, moins en Martinique. Elle fut réintroduite de manière importante sur la côte occidentale de l'Afrique, devenant majoritaire en Côte d'Ivoire et supplantant la variété Gros Michel au Cameroun. Cette variété se caractérise par sa taille moyenne, un système foliaire peu étendu, des régimes cylindriques et compacts, avec des doigts longs. C'est une variété à forte productivité, souvent choisie pour sa rusticité. Son cycle végétatif est assez court. Une des raisons principales de son adoption est sa résistance à la "maladie de Panama", causée par le champignon *Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense*. Elle est cependant très sensible aux autres parasites (*Cosmopolites sordidus*, *Mycosphaerella* sp., virus) et aux nématodes (Luc & Vilardebo, 1961).

La variété Gros Michel, originaire de Malaisie, est une des plus universellement connues et cultivées, surtout en Amérique Continentale (du Mexique au sud de l'Equateur), puis dans

toute la zone des Caraïbes. Elle se distingue de la variété Poyo par une taille plus grande, ainsi qu'un feuillage plus étendu, de couleur plus claire. Elle est malheureusement très sensible à la "maladie de Panama", mais moins sensible aux nématodes que la variété Poyo.

Dans tous ces pays, ces variétés portent des noms différents, rendant plus difficile l'identification et la classification botanique (Tab. 3).

Tableau 3 : synonymes des variétés Poyo et Gros Michel (Von Lœseke, 1950; Champion, 1967; Stover & Simmonds, 1987).

	REGIONS ET PAYS	VARIETES	
REFERENCES	Jamaïque Trinidad	Gros Michel Gros Michel	Robusta Giant Fig
AMERIQUE	GRANDES ANTILLES	Guineo gigante Guaran	
	ANTILLES FRANCAISES Guadeloupe Martinique	Raimbaud Makanguia Figue Baudin	Poyo Grande Naine
	ANTILLES ANGLAISES Dominique	Badalie La rose.	Porto Rique
	GUYANES Française Anglaise Hollandaise	Bacove beurre Cayenne wakenamm	Congo
	AMERIQUE CONTINENTALE Colombie	Platano roatan Banano Habano Guineo	
PACIFIQUE	Australie	Fiji banana	Tall mons mari William's hybrid
	Nouvelle Guinée	Disu Avabakor	Saina Lugiria
AFRIQUE	NORD & OUEST Egypte Guinée Côte d'Ivoire	Americani Banane baobab	Poyo Poyo
	CENTRALE Cameroun Mayumbe	Gros Michel Lecote	Poyo
	ORIENTALE Somalie Madagascar Zanzibar	Zanzibarina	Tsi ambo tsi iva Mtwike
ASIE	INDES Ceylan Inde	Anamalu Singapuri	Peda pachcha arati
	SUD-EST Birmanie Thaïlande Malaisie	Thihunwe Klue kom tong Pisang ambon Pisang bunga	Pisang buai

LES NEMATODES PARASITES DU BANANIER

Depuis la première signalisation d'un nématode sur bananier, plus de 138 espèces appartenant à 39 genres ont été décrites comme associées aux musacées. Bien sûr, parmi ces espèces, le degré d'association avec le bananier est très divers et peut aller d'une simple présence à un parasitisme ubiquiste. Mais il dépend aussi des diverses formes de leur biologie liées aux types d'habitats. Ainsi, il existe les nématodes "ectoparasites" qui s'alimentent sur les racines sans y pénétrer, et les nématodes "endoparasites", sédentaires et fixés sur, ou à l'intérieur des racines, ou migrants, se déplaçant et se nourrissant dans le cortex racinaire. Ces divers comportements sont aussi réglés par des modalités nutritionnelles particulières (Dropkin, 1969). Mais il est évident que ces comportements induisent des nocivités variables qui se traduisent par des impacts économiques très distincts. Les espèces, dont la pathogénicité envers le bananier, et par conséquent l'impact économique, a été démontrée, sont peu nombreuses mais constamment associées à cette plante. Il s'agit de *Radopholus similis*, *Helicotylenchus multicinctus*, *Pratylenchus* sp., *Meloidogyne* sp. et *Rotylenchulus reniformis*. En Côte d'Ivoire, où a été effectuée cette étude, Fargette et Quénéhervé (1988) ont classé les nématodes rencontrés en trois groupes : ceux qui sont à la fois abondants et fréquents (*R. similis*, *H. multicinctus* et *Meloidogyne incognita* (endoparasites), auxquels il faut rajouter *Hoplolaimus pararobustus* (endoparasite) et *Cephalenchus emarginatus* (ectoparasite); ceux qui sont rares mais nombreux quand on les rencontre (*Pratylenchus coffeae* et *R. reniformis*); puis tous les autres rares et peu abondants. Ceci explique notre choix qui s'est porté sur les trois endoparasites (*R. similis*, *H. multicinctus* et *H. pararobustus*) certainement les plus importants économiquement dans ce pays, et dont les deux premiers sont mondialement redoutés.

1. *RADOPHOLUS SIMILIS* (Cobb, 1893) Thorne, 1949.

R. similis (Fig. 2a-d) est répandu dans toutes les régions tropicales et sub-tropicales, à l'exception d'Israël, des Canaries, de Chypre, de Crète et de Taiwan (Roman, 1986). Il est actuellement considéré comme un des plus dangereux nématodes pathogènes du bananier dans

la plupart des régions productrices (Wehunt & Edwards, 1968). Parmi les *Musa* économiquement importantes, la grande majorité des bananiers à fruits doux et des plantains sont sensibles (Luc & Vilardebo, 1961; Wehunt *et al.*, 1965), ainsi que les bananiers à fibres (*Musa textilis*). Sa dissémination a été favorisée par les transferts de matériel végétal infesté entre les pays producteurs (Blake, 1972).

Les effets visibles ou mesurables de *R. similis* sur le bananier sont le ralentissement de la croissance (émission foliaire, floraison, maturation des fruits), la diminution du poids des régimes (Wehunt & Edwards, 1968; Maas, 1969), le mauvais ancrage des bananiers dans le sol, alors plus sensibles aux tornades tropicales.

L'histopathologie a été étudiée par Blake (1961; 1966). *R. similis* pénètre dans une racine entre les cellules du parenchyme cortical, les perfore, s'alimente du cytoplasme des cellules et crée ainsi des cavités. Ces cavités fusionnent au fur et à mesure de la progression du nématode, et forment alors des lésions caractéristiques de couleur rouge-brun. Ces lésions peuvent atteindre le cylindre central de la racine sans toutefois y pénétrer, l'endoderme agissant comme une barrière au nématode. *R. similis* peut migrer depuis les racines vers le cortex des rhizomes (Loos & Loos, 1960). Occasionnellement, il peut parasiter la base des feuilles les plus externes qui se trouve juste au dessous de la surface du sol (Wehunt & Edwards, 1968).

Le cycle biologique de ce parasite dure 20 à 25 jours à une température moyenne de 24 à 32°C sur *Tephrosia candida* (Loos, 1962). Tous les stades juvéniles et les femelles sont infectieux. Sa reproduction est généralement amphimictique (Van Weerd, 1960) mais la parthénogenèse existe aussi (Brooks & Perry, 1962). Les femelles pondent 4 à 5 œufs par jour pendant deux semaines; les œufs éclosent 8 à 10 jours après. Dix à treize jours séparent le stade larvaire du stade adulte (Loos, 1962). *R. similis* est considéré comme un endoparasite migrateur (son cycle biologique peut se dérouler entièrement dans les tissus racinaires où il se déplace).

En 1956, Du Charme & Birchfield ont défini deux pathotypes de *R. similis*, en terme de préférence d'hôte, la race bananier parasitant le bananier, et la race citrus parasitant le bananier et les citrus. Ces races ont été redéfinies selon leurs nombres chromosomiques, respectivement 4 et 5 pour la race bananier et la race citrus (Huettel & Dickson, 1981; Huettel *et al.*, 1984), leurs profils enzymatiques et préférences d'hôtes (Huettel *et al.*, 1983 a & b). La "race citrus" a été récemment nommée *Radopholus citrophilus* (Huettel *et al.*, 1986). Mais cette classification taxonomique nécessite une clarification car, d'une part une race bananier à 5 chromosomes a été trouvée sur plantain à Porto Rico (Rivas & Roman, 1985), d'autre part il existerait pour la race

bananier plusieurs "biotypes", en terme de taux de reproduction dépendant des préférences d'hôtes (Pinochet, 1979b; Tarté *et al.*, 1980).

2. *HELICOTYLENCHUS MULTICINCTUS* (Cobb, 1893) Golden, 1956.

Ce nématode (Fig. 2e-h) est présent dans toutes les régions bananières du monde, même là où *R. similis* est absent (Strich-Harari *et al.*, 1966). L'association *R. similis*-*H. multicinctus* est courante dans les zones où les conditions climatiques (température et pluviosité) sont favorables à la culture du bananier. Dans les zones moins favorables, *H. multicinctus* devient le principal parasite. Ce nématode est responsable de baisses importantes de rendement (Minz *et al.*, 1960; Colbran & Saunders, 1961; Edmunds, 1969).

H. multicinctus pénètre dans la racine et détruit pour se nourrir les cellules du cortex racinaire, provoquant de petites lésions nécrosées (Luc & Vilardebo, 1961; Zuckerman & Strich-Harari, 1964; Blake, 1966). On distingue ces lésions de celles causées par *R. similis* par le fait qu'elles sont très superficielles et qu'elles n'atteignent pas le cylindre central de la racine (Stover, 1972). Les transformations cytologiques peuvent être un rétrécissement cytoplasmique, une déformation, voire la rupture des parois cellulaires et l'accroissement des noyaux (Blake, 1966).

L'espèce est bisexuée et se reproduit par amphimixie. Tous les stades sont présents à l'intérieur des racines, et les œufs mettent environ 48 heures pour éclore (Zuckerman & Strich-Harari, 1964).

3. *HOPLOLAIMUS PARAROBUSTUS* (Schuurmans Stekhoven & Teunissen, 1938) Sher, 1963.

Ce nématode (Fig. 2i-l) est présent dans de nombreux pays d'Afrique, généralement associé au bananier (Whitehead, 1959; Sher, 1963). Plus précisément en Côte d'Ivoire, ce nématode s'est étendu abondamment sur toutes les bananeraies en l'espace d'une trentaine d'années (Luc & Vilardebo, 1961; Fargette & Quénéhervé, 1988). Bien que sa nocivité ne soit pas encore reconnue, cette expansion suscite une attention nouvelle, ce qui explique sa prise en compte ici.

Whitehead (1959) a décrit succinctement les symptômes racinaires sur bananier. Les cellules du cortex racinaire se nécrosent juste autour de la tête du nématode, formant une "pustule" brun-noir qui éclatera par la suite en lésion ouverte. Bien qu'il fût décrit comme un ectoparasite, la tête enfouie dans la racine et le reste du corps à l'extérieur, il présente, sur bananier, un comportement endoparasite.

Figure 2 : Morphologie des nématodes *Radopholus similis*, *Helicotylenchus multicinctus* et *Hoplolaimus pararobustus*.

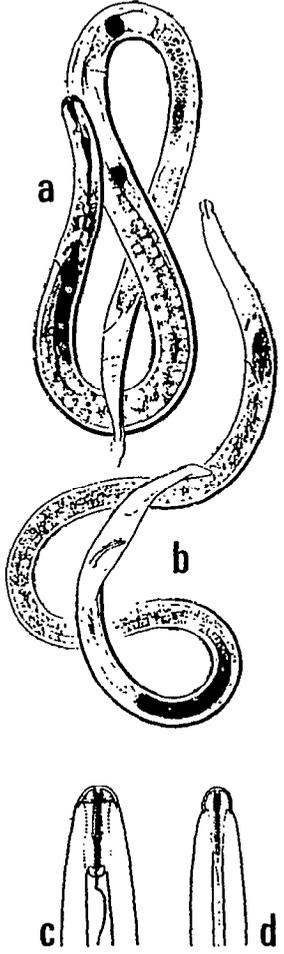
a-d : *R. similis* (a = femelle; b = mâle; c = tête de femelle; d = tête de mâle) d'après Orton Williams et Siddiqi (1973).

e-h : *H. multicinctus* (e = femelle; f = tête de femelle; g = queue de femelle; h = queue de mâle) d'après Siddiqi (1973).

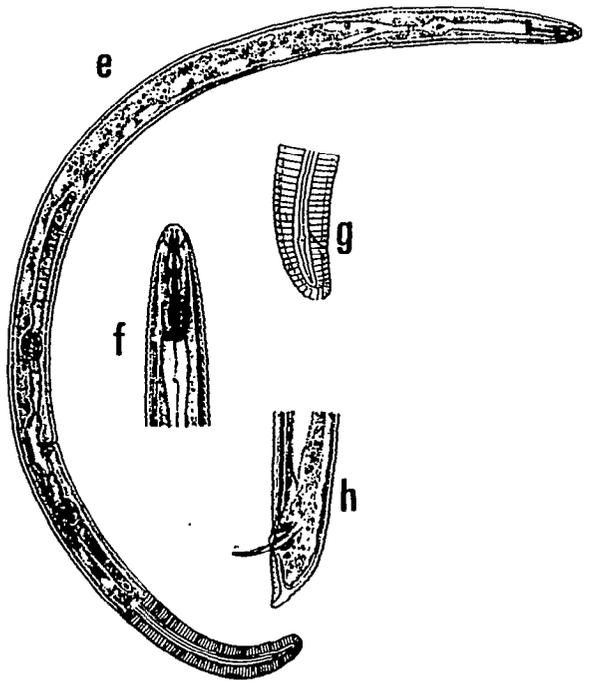
i-l : *H. pararobustus* (i = femelle; j = tête de femelle; k = queue de femelle; l = queue de mâle, d'après Siddiqi (1974).

Echelles :	a, b :	1cm = 25µm	c, d :	1cm = 12,5µm
	e :	1cm = 25µm	f, g, h :	1cm = 12,5µm
	i :	1cm = 70µm	j, k, l :	1cm = 18µm

*RADOPHOLUS
SIMILIS*



*HELICOTYLENCHUS
MULTICINCTUS*



*HOPLOLAIMUS
PARAROBUSTUS*

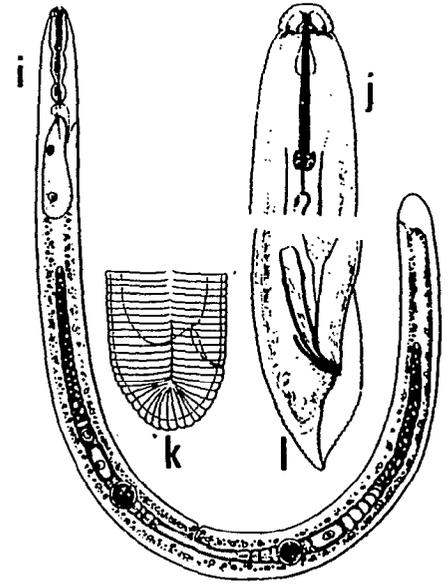


Figure 2

PERTURBATIONS ANATOMO- PHYSIOLOGIQUES ASSOCIEES AUX ATTAQUES DE NEMATODES

Comparativement au nombre important de travaux menés et de résultats déjà acquis sur la physiopathologie de la plante due aux champignons, virus ou bactéries (Friend & Threlfall, 1976; Ingram & Williams, 1982; Goodman *et al.*, 1986), les études sur la pathologie due aux nématodes sont moins nombreuses parce que plus récentes (Mountain, 1960; Krusberg, 1963; Dropkin, 1980; Gommers, 1981; Roy, 1981). Et à ce titre, le nématologiste reconnaît devoir puiser son inspiration auprès des autres disciplines phytopathologiques, aussi bien pour la méthodologie que pour le mécanisme étudié. En effet, que l'on s'adresse à la plante entière, à l'un de ses organes ou à la cellule, bien des symptômes histo et physiopathologiques dus aux nématodes peuvent être comparés à ceux provoqués par d'autres parasites. La raison de la rareté des recherches est simple : le nématologiste s'est plus intéressé à lutter contre l'accroissement des populations qu'à essayer de comprendre les mécanismes de la pathologie et à rechercher les fondements de la sensibilité. Cependant, l'urgence de l'amélioration génétique et de la sélection variétale a récemment stimulé de nouveaux travaux sur les mécanismes de défense (Arrigoni, 1979; Premachandran & Dásgupta, 1983*c*), sur la résistance (Giebel, 1974 et 1982; Luc & Reversat, 1985; Dalmasso *et al.*, 1987; Fassuliotis, 1987), sur l'incompatibilité (Kaplan & Davis, 1987; Lewis, 1987), et sur la tolérance (Wallace, 1987*a*) aux nématodes.

Ce chapitre aurait pu être un rappel élémentaire des travaux les plus significatifs en rapport avec les recherches abordées. Mais vu la rareté des synthèses faites sur la physiopathologie due aux nématodes, le caractère dispersé des résultats décrits dans la littérature, et compte-tenu du fait que ce domaine est quasiment inexploré sur bananier, il nous a semblé utile de faire une étude bibliographique exhaustive sur la pathologie des plantes associée aux nématodes. Dépassant la simple énumération, l'objectif poursuivi consistera à structurer les connaissances acquises afin d'en dégager les mécanismes généraux d'impact des nématodes sur la physiologie de la plante.

Les recherches menées en nématologie s'adressent d'une part à la nutrition minérale, en relation avec l'alimentation hydrique, à la photosynthèse et à la respiration, d'autre part au métabolisme secondaire.

Une autre étude, à la frontière entre la biologie du nématode et son impact parasitaire, concerne les mécanismes d'attraction des nématodes par les exsudats racinaires.

1. LA NUTRITION MINERALE ET L'EAU

Les éléments minéraux sont absorbés en même temps que l'eau et suivent le même trajet racinaire (poils absorbants, parenchyme cortical, endoderme et vaisseaux) grâce à des mécanismes de perméabilité cellulaire par diffusion, osmose, translocation, etc. Ils entrent dans la constitution des éléments "plastiques", agissent à l'état de sels dans les phénomènes d'osmose, de turgescence et de maintien du pH, et jouent le rôle de catalyseurs au niveau de nombreuses réactions enzymatiques.

L'influence des nématodes sur les mouvements hydriques a été étudiée avec beaucoup de difficultés car les techniques directes de mesure des flux hydriques, couramment utilisées pour les feuilles et tiges, ne sont pas transposables aux racines en place. Les effets sont multiples et l'action des nématodes se fait sentir à plusieurs niveaux, tels que le potentiel hydrique foliaire, le fonctionnement stomatique, la transpiration, ou la conductivité racinaire (Wilcox-Lee & Loria, 1987a). Le simple calcul du bilan hydrique de plants d'avoine fortement infestés par *Heterodera avenae* et *Tylenchorhynchus dubius* ou de trèfle infestés par *Heterodera trifolii* révéla que la consommation totale en eau des plants était diminuée et la proportion de matière sèche augmentée (Seinhorst, 1981). Plus précisément, des mesures indirectes de l'impédance membranaire ont permis de mettre en valeur l'effet des nématodes sur la pénétration intraracinaire de l'eau (Kaplan *et al.*, 1976; Kimpinski, 1979). Puis, la mesure de la pression de succion des exsudats a permis de révéler une diminution de la conductivité racinaire dans des plants de haricot infestés par *Meloidogyne hapla* (Wilcox & Loria, 1986; Wilcox-Lee & Loria, 1987b) ou dans des plants de pomme de terre infestés par *Pratylenchus penetrans* (Kotcon & Loria, 1986). Dans le cas d'une infestation de *Pinus thunbergii* par *Bursaphelenchus xylophilus* (parasite du tronc), la diminution de la conductivité dans le xylème se traduit par une altération du métabolisme des cellules adjacentes aux trachéides (Ikeda & Suzuki, 1984).

La relation stress hydrique-nutrition minérale fut mise en évidence par les nombreux travaux effectués sur la pomme de terre par l'équipe de recherche du Dr. Trudgill, et résumés par Evans *et al.* (1977) : l'action de *Globodera rostochiensis* ne limiterait pas directement l'absorption des ions par la plante, mais l'eau serait moins absorbée à cause d'un développement racinaire réduit. Il s'ensuivrait un déficit minéral (N, P, K, Mg). Des conclusions analogues ont été établies dernièrement par Fatemy et Evans (1986 *a & b*). La concentration en calcium est alors augmentée en réponse à la baisse du potassium et à la déshydratation (Trudgill, 1980; Been & Schomaker, 1986), ou à cause d'une rupture de l'endoderme par les nématodes, tissu qui empêche normalement la voie apoplastique de pénétration du calcium (Price & Sanderson, 1984). Les nématodes induisent donc un déséquilibre dans la composition minérale des plants infestés. Ainsi, l'application d'un nématicide au champ permet d'accroître dans les feuilles d'ananas la teneur en éléments minéraux de plus du tiers (Guérout, 1971). *Meloidogyne incognita* perturbe la distribution des ions dans des plants de tomate, en provoquant des déficiences en éléments utiles Na⁺ et K⁺, et en intoxiquant les plants par une absorption accrue de Cl⁻ (Edongali & Ferris, 1980). Ce déséquilibre existe aussi entre les différents organes de la plante (Barth *et al.*, 1983; Melakeberhan *et al.*, 1987 et 1988; Rao *et al.*, 1988), mais est variable selon le nématode (Viglierchio, 1987). Enfin, il a été démontré que les nématodes entravent aussi l'absorption des oligo-éléments (Boneti *et al.*, 1982).

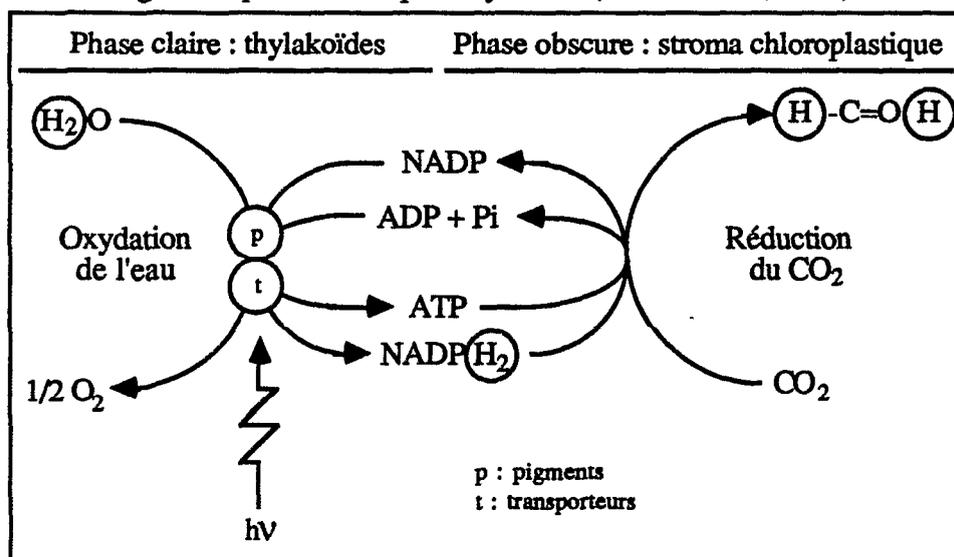
Une des différences entre variétés sensibles et résistantes proviendrait d'une modification des rapports ioniques (Bains *et al.*, 1984), certainement en relation avec de plus larges perturbations physiologiques de la plante. La tolérance aux nématodes peut aussi être due à une compensation de la réduction de croissance de la plante par une activation de l'absorption minérale (Nasr *et al.*, 1980; Price *et al.*, 1982; Spiegel *et al.*, 1982).

2. LA PHOTOSYNTHESE

Elle consiste en la formation chloroplastique de glucides à partir du gaz carbonique atmosphérique et de l'eau : $6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2$. Elle peut être considérée comme une oxydoréduction entre l'eau, qui s'oxyde pendant la phase claire où l'énergie lumineuse est nécessaire, et le CO₂, qui est réduit pendant la phase obscure. Mais cette oxydoréduction n'a lieu que par l'intermédiaire d'un transport d'électrons couplé à une source d'énergie

(phosphorylation oxydative de l'ADP en ATP) et d'un système oxydoréducteur à NADP (Fig.3).

Figure 3 : phases de la photosynthèse (Lafond *et al.*, 1988).



Les fonctions photosynthétiques de la plante peuvent alors être perturbées à plusieurs niveaux. Tout d'abord, les plantes sensibles présentent une altération, et donc une réduction, des pigments chlorophylliens actifs, capteurs de l'énergie lumineuse, en chlorophyllide et phytol par une chlorophyllase : c'est la chlorose observée sur des plantes infectées par des virus (Jockush & Jockush, 1968). La production d'électrons (4 pour 4 molécules de chlorophylle excitées) pour la réduction du NADP⁺ (transformation de l'énergie lumineuse en énergie chimique) d'une part et pour l'oxydation de H₂O d'autre part, sera alors diminuée. Par ailleurs, le transfert d'électrons sur NADP⁺ et la photophosphorylation acyclique de l'ADP seraient perturbées, soit à cause d'une réduction du nombre des cytochromes transporteurs d'électrons, soit à cause d'une substance toxique (Montalbini & Buchanan, 1974) du type dichlorophénylméthylurée (DCMU) ou *o*-phénanthroline, inhibiteurs spécifiques du transport électronique non cyclique dans les chloroplastes. Enfin, l'assimilation de CO₂ peut être altérée par une réduction de la diffusion stomatique du gaz, à relier avec les stress hydriques concomitants (Duniway & Slatyer, 1971).

Cette dernière hypothèse est adoptée par de nombreux auteurs qui ont analysé la fixation de CO₂ par des plantes infestées par les nématodes *Meloidogyne* spp. (Loveys & Bird, 1973; Bird & Loveys, 1975, Melakeberhan *et al.*, 1984) en relation avec l'âge de l'hôte et le stade du parasite (Melakeberhan *et al.*, 1985; 1986) ou *G. rostochiensis* (Franco, 1980, Fatemy *et al.*,

1985). Cependant Bird (1974) pensait plutôt à l'influence indirecte d'une insuffisance hormonale en cytokinines ou gibbérellines. De même, Wallace (1974) et Melakeberhan *et al.* (1988) ont montré que la fixation du CO₂ pouvait être liée à la nutrition minérale, et Nagesh et Dhawan (1988) ont observé, sur des plants de blé inoculés avec *H. avenae*, que la déficience chlorophyllienne allait de pair avec la réduction de l'assimilation de CO₂ et la nutrition minérale. Une déficience analogue en chlorophylle a été mesurée sur du riz infesté par *Hirschmaniella mucronata*, *Hoplolaimus indicus* et *Pratylenchus indicus* (Prasad *et al.*, 1982).

Il apparaît donc que les niveaux d'intervention des nématodes sur la photosynthèse sont divers, et vraisemblablement très liés. Mais, comme l'a reconnu Wallace (1987b), les informations sont trop éparses, et les mécanismes physiologiques mis en cause trop vastes, pour établir une règle générale sur l'action des nématodes.

3. LA RESPIRATION ET LES BIOSYNTHESES

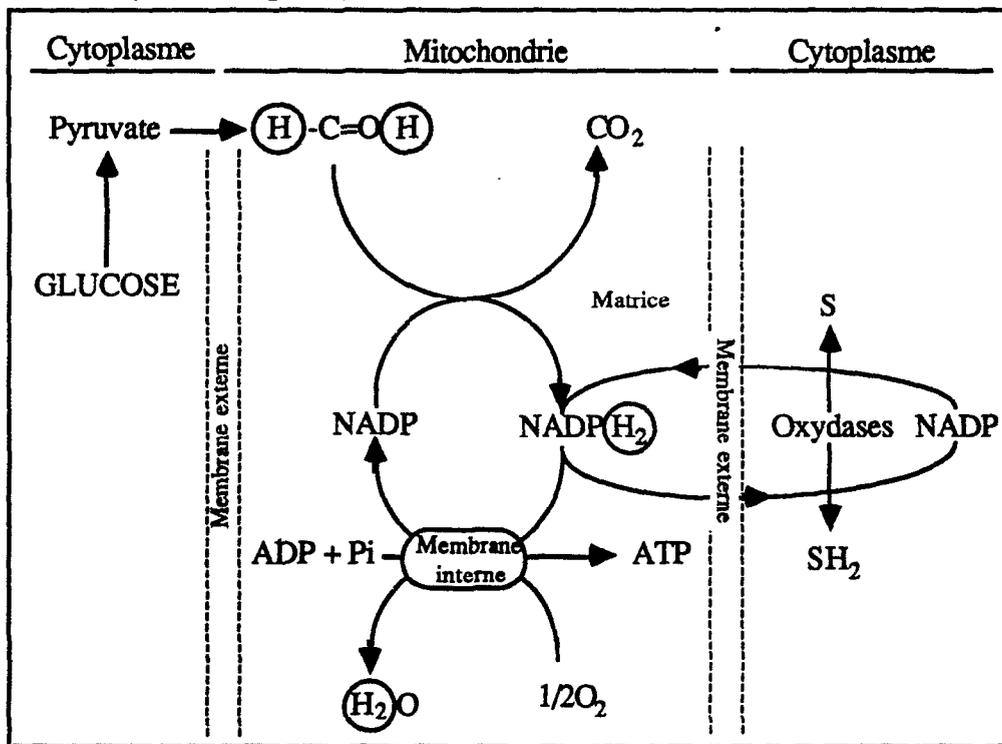
3.1. La respiration

Elle correspond à la dégradation des métabolites carbonés (glucides pour la plupart) qui sont finalement oxydés en CO₂ et H₂O avec libération d'énergie mise en réserve sous forme d'ATP. Les mécanismes cataboliques empruntent la voie de la glycolyse puis du cycle de Krebs, ou celle des pentoses, et consistent en une succession de déshydrogénations puis de décarboxylations. Ces réactions mettent en œuvre des déshydrogénases qui sont couplées à des coenzymes transporteurs d'hydrogène comme le NADP. Puis le NADP réduit (NADPH) est réoxydé directement dans la chaîne des cytochromes par des cytochrome oxydases, ou dans le système non cytochromique d'oxydations terminales, couplé à des enzymes de type peroxydases, polyphénol oxydases, ascorbate oxydases, glycolate oxydases et catalases (Fig. 4).

Dans les plantes infestées par des virus (Kato & Misawa, 1972), par des bactéries (Huang & Goodman, 1985) ou par des champignons (Verleur, 1968), la réaction la plus communément observée est une augmentation de l'activité respiratoire des tissus parasités, activité exprimée en terme de consommation d'oxygène. Afin de préciser les mécanismes mis en jeu, il est apparu que la stimulation de l'activité respiratoire portait essentiellement sur l'activation d'un grand nombre d'enzymes qui interviennent dans les différents catabolismes. C'est souvent par l'emploi d'inhibiteurs enzymatiques qu'ont été définies les enzymes impliquées. Ainsi, Krupka (1959) a obtenu une diminution de la consommation en O₂ grâce au

fluorure de sodium, inhibiteur de l'énolisation du 2-phosphoglycérate en phosphoénolpyruvate dans la glycolyse. De même, Swamy (1964) a confirmé l'importance du cycle de Krebs dans la respiration de l'arachide atteinte de cercosporiose en utilisant l'acide malonique, compétiteur de la succinate déshydrogénase. Par ailleurs, il est possible d'incriminer le cycle des pentoses dans la respiration en dosant le $C^{14}O_2$ provenant du glucose marqué au C^{14} sur le carbone 1 de la fonction $H-C=O$ (Daly *et al.*, 1961). Il y aurait alors activation des glucose-6-phosphate et 6-phosphogluconate déshydrogénases.

Figure 4 : étape respiratoire mitochondriale (Lafond *et al.*, 1988).



En outre, la phosphorylation oxydative de l'ADP en ATP est constamment associée à la glycolyse, au cycle de Krebs, et au cycle des pentoses. Le découplément de la phosphorylation peut être à l'origine d'une assimilation accrue d'oxygène par des feuilles de blé atteintes par la rouille (Pozsar & Kiraly, 1958).

Le dernier système qui peut être perturbé est le système NADPH non cytochromique par activation d'oxydases comme l'ascorbate oxydase ou la polyphénol oxydase, dans le cas de la rouille ou d'autres atteintes fongiques du blé (Kiraly & Farkas, 1957; Farkas & Kiraly, 1962).

Concernant les nématodes, des modifications de l'intensité respiratoire ont été mesurées sur des racines de blé infestées par *H. avenae* (Davy de Virville *et al.*, 1984). Ces modifications sont plus en rapport avec la croissance des racines qu'avec leur activité métabolique propre. Poskuta *et al.* (1986) ont fait les mêmes constatations sur du soja infesté par *Heterodera glycines*. Quant aux fondements physiologiques de l'activation de la respiration, Endo & Veech (1969) ont mesuré la stimulation d'enzymes respiratoires sur soja infesté par *M. incognita*. Cette activation est plus forte sur des plantes résistantes aux nématodes (Zacheo & Molinari, 1987 *a & b*), en relation avec les phénomènes d'hypersensibilité (Zacheo *et al.*, 1982). Seraient en cause les peroxydases et les polyphénoloxydases (Bajaj *et al.*, 1985; Zacheo & Bleve-Zacheo, 1987) désignant le système NADPH non cytochromique comme une des voies métaboliques les plus modifiées en présence de nématodes.

3.2. La protéogenèse et la nucléogenèse

L'influence des nématodes sur la synthèse des amino-acides et sur la protéogenèse n'a fait l'objet que d'études descriptives de dosages en relation avec le parasitisme : les résultats obtenus n'expliquent donc rien sur le principe actif des nématodes. Howell et Krusberg (1966) avaient décrit une augmentation quantitative de nombreux amino-acides dans les galles formées par *Ditylenchus dipsaci* sur des racines de luzerne et pois, en rapport avec un accroissement de la concentration azotée. Doney *et al.* (1971), travaillant sur la betterave à sucre, limitaient cette augmentation à la glutamine, le glutamate et l'aspartate en rapport avec les taux d'infestation d'*Heterodera schachtii*. Des résultats semblables étaient obtenus sur *Ficus carica* infesté par *Xiphinema index* (Poehling *et al.*, 1980). Mais il peut aussi y avoir synthèse de nouveaux acides aminés, comme cela a été révélé sur des plants de jute (*Corchorus capsularis* L.) infestés par *Meloidogyne javanica* (Saxena, 1972). En 1985, Freire et Bridge faisaient état de nombreuses perturbations sur poivrier infesté par *M. incognita*, mais aucun lien entre elles ne leur a permis de dégager de principe général sur l'action des nématodes. A l'échelle des protéines, Arya et Tiagi (1982) ont montré qu'il y avait accumulation de ces composés dans les galles formées par *M. incognita* sur carotte, dans le parenchyme périgalleux (Tyagi *et al.*, 1981) ou dans les cellules géantes (Singh *et al.*, 1984), et plus précisément dans les plastides cellulaires (Bleve-Zacheo *et al.*, 1982). Des relations directes ont été établies, par exemple entre l'indice de galles, le niveau d'infestation en nématodes et la concentration en protéines totales dans les galles produites sur *Hibiscus esculentus* (Chatterjee & Sukul, 1981), ou entre la population infestante initiale de *Criconemella xenoplax* et la quantité d'acides aminés totaux

dans les racines de pêchers (Nyczepir *et al.*, 1987). Selon cet auteur, on pourrait évaluer le degré d'infestation en parasites par un dosage protéique racinaire.

La plupart des études entreprises sur les acides nucléiques ont été menées dans le cas d'infestations par les *Heteroderidae*. En effet, l'originalité de ces nématodes sédentaires (*Meloidogyne* spp. et *Heterodera* spp.) est qu'ils induisent des tissus nourriciers sous forme de syncytia dont l'activité nucléaire est très intense. Cela se traduit par une stimulation de la synthèse d'ADN et d'ARN (Bird, 1972, Masood & Saxena, 1980, Arya & Tiagi, 1985b), principalement dans les cellules géantes (Singh *et al.*, 1984) par divers procédés, dont l'accumulation de phosphore (Ishibashi & Shimizu, 1970) qui rentre dans la constitution du groupement phosphoryle intermédiaire entre deux nucléotides. Cette activité nucléaire se répercute sur une activation de la protéogenèse (Chylinska *et al.*, 1972). Cependant, il s'avère que les relations entre l'infestation parasitaire et la nucléogenèse sont diverses : les proportions des bases puriques et pyrimidiques n'évoluent pas dans le même sens (Premachandran & Dasgupta, 1983a et b; Parthasarathy & Dasgupta, 1984).

Des observations analogues ont été faites avec les *Dorylaimidae*. Les ectoparasites *Xiphinema* sp. et *Longidorus* sp. induisent une multiplication d'ADN et d'ARN (Epstein, 1974; Griffiths *et al.*, 1982, Griffiths & Robertson, 1984a), et on trouve même quelques cellules binucléées qui résultent de mitoses sans cytokinèse (Griffiths & Robertson, 1984b). En fait, ces modifications évoluent dans le temps, et à la suractivité nucléaire en début d'infestation succède une dégénérescence (Griffiths & Robertson, 1983). Dans le cas de ces nématodes vecteurs de virus, des doutes sont tout de même avancés quant à l'origine de l'augmentation des acides nucléiques dans les racines suite à l'injection possible de matériel nucléaire viral (Epstein, 1974).

4. EXSUDATS RACINAIRES ET ATTRACTION

Bien qu'il soit admis depuis longtemps que la dispersion des nématodes dans un champ se fasse par l'eau d'irrigation, la submersion accidentelle, le travail de l'homme, les animaux, ou même le vent, il fut démontré que ces parasites pouvaient aussi effectuer de longues distances dans le sol (Harrison & Smart, 1975a; Prot, 1978a). De nombreux travaux révélèrent que les racines attiraient les nématodes (Bird, 1959; Chen & Rich, 1963; Prot, 1980) essentiellement au niveau des régions d'élongation cellulaire (Bird, 1962, Lavalée & Rohde,

1962, Pitcher, 1967) et des primordia secondaires (Kämpfe, 1960). Evidemment, l'orientation et le déplacement des nématodes dépendent des types de sols (Rode, 1962), donc de leurs caractéristiques physico-chimiques telles que l'état de compaction (Wallace, 1961b), les gradients de température (Klinger, 1972; Pinkerton *et al.*, 1987), le potentiel électrochimique (Croll, 1967) dû à un gradient ionique d'éléments minéraux (Prot, 1978b, 1979a), le pH (Jairajpuri & Azmi, 1978) et le gradient d'humidité (Blake, 1962; Harrison & Smart, 1975b; Prot, 1979b).

Mais cette attraction dépend de la nature de l'hôte (Viglierchio, 1961) et de son état physiologique (Lownsberry & Viglierchio, 1961). L'utilisation, d'une part de sols ayant 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), d'autre part d'eau de trempage de racines de riz (Lee & Evans, 1973), a prouvé ces phénomènes d'attraction par les exsudats racinaires. Lownsberry et Viglierchio (1961) montrèrent que les agents attractifs des exsudats étaient dialysables, et Bird (1962) précisa que les acides ascorbique, gibérellique et glutamique étaient attractifs. Enfin, de nombreux travaux prouvèrent que le gaz carbonique diffusé par les racines, et plus précisément un gradient de CO₂ (Klingler, 1972), ou diffusé par d'autres micro-organismes intraracinaires (Edmunds & Mai, 1967), représentait aussi un stimulus d'attraction.

La pénétration des nématodes dans une racine induit une modification qualitative et quantitative des exsudats racinaires. Ainsi, l'analyse chimique d'exsudats racinaires de tomate infestée par *M. incognita* a indiqué une diminution globale de la concentration en acides aminés et une augmentation de la concentration en sucres, plus spécialement en polysaccharides (Wang & Bergeson, 1974). Mais l'analyse chromatographique a révélé la disparition de glucose, de thréonine, sérine et histidine, et d'acide citrique. Des résultats semblables ont été obtenus sur la sève brute.

L'incidence des nématodes sur les divers métabolismes des plantes est donc indéniable. Ils perturbent l'absorption et le transport de l'eau ainsi que des éléments minéraux et organiques dans les racines, dérèglent le fonctionnement photosynthétique, modifient le métabolisme glucidique et protéique. Cependant, toutes ces recherches sont ponctuelles et dispersées, et n'ont pas encore permis de distinguer les effets directs de leurs conséquences. Aucune loi générale ne peut donc être établie.

LA RESISTANCE AUX NEMATODES

1. TERMINOLOGIE CONCERNANT LES RELATIONS PLANTES-NEMATODES

La terminologie reprend celle de la phytopathologie. Pour définir la résistance, nous adopterons les définitions données par Cook et Evans (1987), elles-mêmes empruntées à Robinson (1969) et Russel (1978) : "le terme de *résistance* décrit exclusivement l'effet de la plante hôte sur la reproduction du nématode : une plante *complètement résistante* ne permet aucune reproduction, et une plante *non-résistante* ou *sensible* permet la multiplication du nématode; les plantes *partiellement résistantes* entretiennent des taux de reproduction intermédiaires."

Donc les termes de résistance et de sensibilité qualifient l'hôte par rapport à la notion de développement des populations de nématodes.

Par contre, la notion de dégât fait appel à une autre terminologie. Cook et Evans (1987) disent que "la *tolérance* n'est pas un type de résistance et l'usage de ce terme devrait être limité à la description des préjudices causés à l'hôte : une plante *tolérante* subit peu de dégâts malgré une forte infestation alors qu'une plante *non tolérante* subit plus de dégâts". Bien sûr, il existe une relation avec la résistance puisque "la réduction de la croissance racinaire induite par les dégâts peut réduire le taux de multiplication du nématode et, de la même façon, la réduction du taux de multiplication dû au caractère de résistance" - intermédiaire dans ce cas là - "de la plante peut lui conférer une tolérance".

Cependant, une confusion est souvent faite sur l'emploi du terme de résistance, en intégrant les notions de mécanismes de défense de la plante; les uns l'appliquent à un caractère inné (ce caractère est toujours exprimé avec ou sans agression parasitaire), et les autres à un caractère adapté (l'expression de ce caractère est induite par l'agression parasitaire). Apparaissent alors deux nouveaux termes, l'incompatibilité et la compatibilité. Kaplan et Davis (1987) utilisent les termes "*incompatible* pour désigner les interactions qui, dans les plantes résistantes, empêchent le développement des nématodes, *compatible* pour identifier les interactions favorables au développement des nématodes dans les plantes sensibles."

En résumé, nous parlerons de :

- résistance ou sensibilité si l'on fait référence à l'évolution des populations de nématodes qui parasitent la plante.
- tolérance ou non tolérance si l'on fait référence à l'état de la plante parasitée (symptômes et dégâts).
- incompatibilité ou compatibilité si l'on fait référence aux mécanismes physiologiques et aux régulations métaboliques, innés ou induits, de la plante parasitée.

2. LES MECANISMES

La résistance peut prendre des formes variables puisqu'il a été remarqué de nombreux cas de résistance à plusieurs nématodes (Rebois *et al.*, 1970), ou à un ensemble de pathogènes différents (Gomez *et al.*, 1983), comme des cas de résistance réduite à un seul nématode.

Les mécanismes peuvent être pré ou post-infectieux.

Les mécanismes pré-infectieux (qui définissent plus une immunité qu'une résistance) concourent à l'inaptitude des nématodes à pénétrer dans les racines. Elle peut être due à la barrière mécanique de certains épidermes racinaires (Rohde, 1965) ou à la synthèse par la plante d'exsudats racinaires non attractifs, répulsifs ou même toxiques aux nématodes, contenant des substances allélochimiques.

Dans les mécanismes post-infectieux, la plante hôte répond à la pénétration profonde ou au développement des nématodes. Cette réponse peut être encore la synthèse de substances toxiques (phytoalexines par exemple). Le second type de réaction (qui peut être aussi une conséquence du premier) est l'hypersensibilité qui consiste en la mort des cellules végétales contigües au parasite. Enfin, les tissus parasités peuvent dévier leur métabolisme soit pour rétablir une intégrité anatomique des tissus lésés, soit pour arrêter la progression du parasite par intoxication, ou en lui offrant un environnement inadéquat. Parmi ces mécanismes de défense, ce sont les deux premiers (toxines et hypersensibilité) qui ont été les plus étudiés.

3. LES CRITERES D'EVALUATION

Ils sont multiples, empêchant très souvent toute comparaison et tout rapprochement soit en fonction du parasite, soit en fonction de l'hôte. Pour les *Meloidogyne*, par exemple, il s'agit

de l'index de galles dont l'échelle varie selon les utilisateurs (Barker, 1985), ou la fécondité des femelles (Fassuliotis, 1979); pour les *Heterodera*, c'est la production de femelles matures (Bingefors, 1982); pour les *Ditylenchus*, la fécondité des femelles; donc des critères incomplets, ou mal définis du point de vue de la standardisation de l'évaluation de la résistance, et qui vont dépendre de l'espèce du nématode mais aussi de son pathotype, de la taille de l'inoculum, de la plante, de l'environnement, etc.

4. LES FACTEURS PHYSIOLOGIQUES DE L'INCOMPATIBILITE AUX NEMATODES

Cette étude bibliographique a été conduite de la même manière que celle qui concernait les perturbations physiologiques, à savoir un examen exhaustif de la littérature et une structuration des connaissances acquises, afin d'en dégager les mécanismes généraux de défense des plantes vis à vis des nématodes parasites.

4.1. Les acides aminés et acides nucléiques

a) Acides aminés

Quelques travaux ont porté sur de simples dosages d'acides aminés en rapport avec le pouvoir des plantes à favoriser un développement parasitaire. Mahmood et Saxena (1985), ayant travaillé sur les amino-acides totaux, précisèrent que les variétés de tomate et d'aubergine, qui contiennent peu d'acides aminés avant et après inoculation avec *Rotylenchulus reniformis*, permettent une plus forte multiplication du parasite. Mais à l'opposé, ce nématode ne se développe pas sur des cultivars à très haute teneur en acides aminés. Des études plus explicatives ont été abordées autour de fonctions métaboliques complexes : en 1975, Hanounik et Osborne constataient une augmentation de la teneur en 16 amino-acides, dont 12 précurseurs de la biosynthèse de la nicotine, dans des plants de tabac infestés par *M. incognita*, et cela davantage sur des variétés résistantes, laissant entrevoir la possibilité d'intervention de cet alcaloïde dans les phénomènes de résistance.

Un autre acide aminé, la proline, a fait l'objet de plusieurs travaux en relation avec la résistance aux nématodes, dans le cadre des réactions d'hypersensibilité avec les nématodes sédentaires, et dans le cas des nématodes endoparasites migrants comme *R. similis* (Hanks & Feldman,

1963). Cet acide aminé provient de l'hydrogénation et de la cyclisation de l'acide glutamique, lui-même issu de l' α -cétoglutarate, intermédiaire du cycle de Krebs. Parmi les enzymes lytiques appartenant aux nématodes (Krusberg, 1960), Giebel (1982) a suggéré l'intervention directe d'une protéase des nématodes qui lyserait les protéines végétales en acides aminés, dont la proline. Lewis et McClure (1975), et Meon *et al.* (1978) ont montré que l'infestation de racines par *Meloidogyne* entraînait une accumulation de proline dans les galles au profit de la nutrition et de la reproduction du nématode. Cette accumulation serait plus faible dans des variétés résistantes, mais l'origine du phénomène demeure inconnue. Une molécule analogue, l'hydroxyproline, constituant de la paroi cellulaire issu de l'oxydation de la proline, serait aussi impliquée dans la résistance (Zacheo *et al.*, 1977), mais la réaction des variétés résistantes est très diverse, pouvant aller dans le sens d'une accumulation ou d'une diminution de cet acide aminé. Plus précisément, la quantité d'hydroxyproline mitochondriale ne variant pas en fonction des degrés de résistance, Arrigoni *et al.* (1981) ont suggéré une relation entre son métabolisme et l'activité de la chaîne respiratoire mitochondriale, via l'acide ascorbique qui est utilisé pour la synthèse de l'hydroxyproline (Arrigoni *et al.*, 1979).

b) Acides nucléiques

Raja et Dasgupta (1986) ont étudié l'évolution des acides nucléiques. Ils ont mesuré que l'infestation de pois d'Angole par *M. incognita* provoquait une synthèse *de novo* d'ARN messager plus importante dans la variété résistante que dans la variété sensible, et ont observé une synchronisation de cette synthèse avec un accroissement d'activité et de concentration de macromolécules comme des lignines, des peroxydases et polyphénoloxydases. Ils ont ainsi confirmé que l'introduction du parasite provoque la synthèse de types additionnels d'ARN, prouvant l'activation de gènes au niveau transcriptionnel, et conduisant en fin de compte à la synthèse de macromolécules qui influencent le devenir de l'hôte infesté.

Cependant, si ces travaux mettent en évidence l'existence de fonctions adaptatives à l'agression d'un nématode, la sélection variétale a permis, depuis de nombreuses années, de caractériser un certain nombre de gènes de la résistance pour plusieurs plantes économiquement importantes, comme la pomme de terre, le blé, l'orge, l'avoine, le seigle, le soja, la tomate, le tabac, la luzerne, la vigne, les prunus, et les citrus (Sidhu & Webster, 1981; Cook & Evans, 1987). Bien que ces gènes, uniques et dominants pour la plupart, soient bien connus, le ou les processus métaboliques de défense qu'ils mettent en œuvre restent actuellement ignorés, et leur isolement n'a pu être obtenu.

4.2. Le métabolisme hormonal

On a reconnu très tôt que la formation des galles par les nématodes du genre *Meloidogyne* était induite par des substances de croissance multiples appartenant à la plante, mais produites peut-être aussi par le nématode (Yu & Viglierchio, 1964). Ceci a cependant été obtenu par des techniques aléatoires et demande confirmation. Généralement, cette substance est une auxine, ou une molécule voisine, et le type d'auxine trouvée dans les galles serait corrélé à celle de la plante et à celle du nématode (Viglierchio & Yu, 1968; Orion, 1973). Les substances produites par le nématode diffèreraient d'une espèce à l'autre au sein d'un même genre. Dans le cas d'une infestation par *G. rostochiensis*, Kaczmarek et Giebel (1979) ont constaté une similitude entre l'effet du nématode et celui d'un apport d'acide indol acétique (AIA) sur la mitose nucléaire.

Il peut s'agir aussi d'une régulation cytokinique. Ainsi, Bird et Loveys (1980) ont mesuré, sur des plants de tomate infestés par *M. javanica*, une augmentation de cytokinine dans les racines et les exsudats au cours du développement du nématode. Cette augmentation serait renforcée par la synthèse de substances voisines effectuée par le parasite lui-même. Au niveau de la plante entière, des symptômes de fasciation, comparables à ceux provoqués par un déséquilibre hormonal auxinique, cytokinique ou gibbérellique, ont été observés sur *Lilium henryi* infesté par *D. dipsaci* (Stumm-Tegethoff, 1986). Cependant, le déséquilibre hormonal provoqué par le nématode peut se faire selon des tendances variables, voire une diminution de l'activité cytokinique dans le cas du souci ou de la vigne parasités par *Longidorus africanus* (Epstein, 1972).

Un troisième groupe de substances hormonales est représenté par l'éthylène et les molécules voisines. L'infestation de plants de tomate par *M. javanica* provoque une augmentation de la production d'éthylène, et coïncide avec l'augmentation du poids des galles. L'exposition de racines excisées à de l'éthylène accélère la croissance des galles (Glazer *et al.*, 1983). Ces mêmes auteurs ont mesuré deux à trois fois plus d'acide 1-aminocyclopropane-1-carboxylique, précurseur de l'éthylène, dans des plants infestés, et ont vérifié que l'aspersion d'inhibiteurs de la production d'éthylène, ou de son action, élimine les symptômes pathologiques sur les racines (Glazer *et al.*, 1984). Selon ces auteurs, l'éthylène permet une expansion du parenchyme cortical, ce qui accroît le volume des galles, et freine la lignification du xylème et des fibres du cylindre vasculaire dans la galle (Glazer *et al.*, 1985).

La comparaison de variétés sensibles et résistantes a montré que l'activité hormonale était supérieure dans les plants sensibles (Fagbenle & Filonow, 1986). Sawhney et Webster

(1975) ont expérimenté que l'application conjointe d'acide naphthalène acétique ou de kinétine augmente la sensibilité de plants de tomate sensibles ou résistants à *M. incognita*, étude corroborée par celle de Fassuliotis et Bhatt (1982) pour lesquels l'apport d'hormones exogènes dans le milieu de culture modifie l'expression de la résistance de variétés d'aubergine. Mais Kochba et Samish (1971) ont mesuré que les racines de pêcheurs résistants, traités soit avec une auxine soit avec une cytokinine, portaient autant de galles que les racines de plants sensibles et pouvaient abriter plus de femelles, mais que la fécondité des femelles restait inférieure. De même, Sawhney et Webster (1975) ont noté que, sur les plants de tomate résistants ainsi traités, les juvéniles n'arrivaient pas à maturité. Cela montre que la résistance n'est pas complètement brisée par l'apport hormonal, et que les hormones ne sont pas les seules substances à intervenir. Cela corrobore les conclusions d'Orion (1974) et de Glazer et Orion (1984), à savoir que les substances hormonales peuvent agir sur le nématode lui-même sans affecter la structure des galles et la physiologie de la plante.

Badra *et al.* (1980) ont précisé ce travail : la multiplication du parasite est plus forte sur des plants de goyave traités avec des substances hormonales. Mais il n'y a pas de rapport entre le taux d'infestation racinaire et le nombre de galles. L'analyse des substances phénoliques indique que le quotient mono/polyphénols semble intervenir dans la formation des galles, les monophénols étant antagonistes de l'AIA (Giebel, 1970) alors que les polyphénols sont synergétiques.

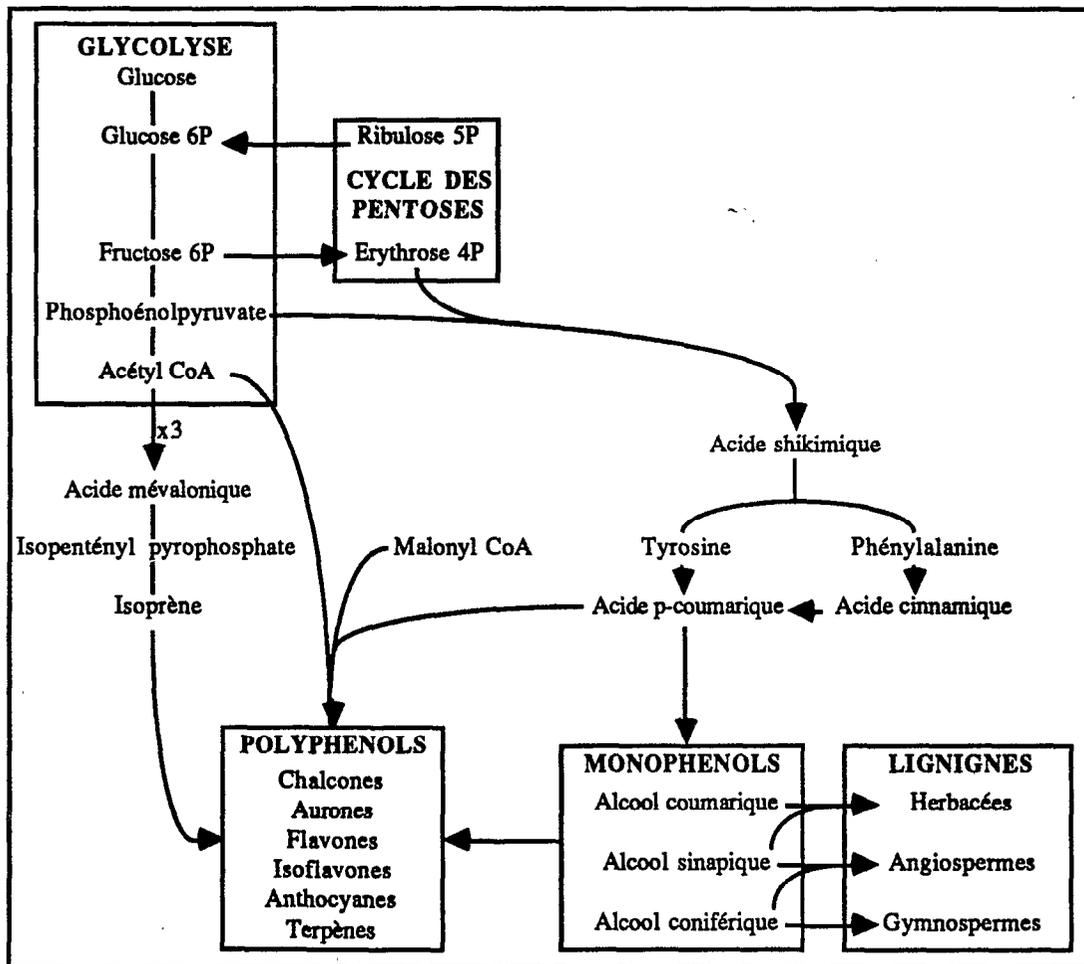
Nous avons vu que les réactions des plantes pouvaient être variables. L'aspersion d'éthrel (stimulateur de la production d'éthylène par la plante) sur des manguiers induit une résistance des plants à *R. reniformis* en faisant baisser les populations infestantes et en favorisant une androgénèse (Badra & Khattab, 1982). Les auteurs soupçonnent une relation avec le quotient auxine/monophénols, l'éthylène étant connu comme activateur d'enzymes phénoliques. Il apparaît donc qu'une relation entre le métabolisme hormonal et le métabolisme phénolique soit impliquée dans les phénomènes de résistance.

4.3. Le métabolisme des phénols

Schématiquement, le métabolisme des phénols emprunte trois voies de biosynthèse qui vont aboutir à la production de substances dont les modes d'action dans les mécanismes de défense de la plante à l'agression parasitaire sont différents. Ce sont (i) la formation de monophénols (alcools cinnamiques ou phénylpropanoïdes) par la voie de l'acide shikimique, qui participent directement à la synthèse des lignines, (ii) la formation de polyphénols (chalcones, auronnes, flavones et isoflavones, et anthocyanes), par la voie du malonyl CoA ou

par hydroxylation des monophénols, (iii) la voie du mévalonate par condensation de trois molécules d'acétyl CoA, qui conduit à la formation des isoprènes, puis des terpènes toxiques dont les phytoalexines (Fig. 5).

Figure 5 : voies de biosynthèse des composés phénoliques (Goodman *et al.*, 1986).



Wilski et Giebel (1966), et Giebel (1974), ont soupçonné l'intervention d'enzymes produites par le nématode activant des réactions biochimiques. Ainsi, l'activation de la synthèse des phénols serait assurée d'une part par hydrolyse directe de glycosides en monophénols par des β -glucosidases du nématode, associées à des β -glucosidases et des phosphatases de la plante (Giebel, 1979), d'autre part par hydrolyse de protéines en acides aminés, dont la tyrosine et la phénylalanine.

a) Les toxines et les phytoalexines

Mécanisme pré-infectieux : langage de substances dans les exsudats

Les plantes peuvent se protéger des nématodes par le langage de substances répulsives dans les exsudats (Kaplan & Keen, 1980, Veech, 1981). C'est le cas des racines d'*Asparagus officinalis* qui synthétisent l'acide asparagique, glycoside à propriétés nématicides (Rohde & Jenkins, 1958), ou des racines de *Tagetes patula* qui produisent des α -terthiènes (Motsinger *et al.*, 1977) dont l'activité est plus controversée (Hackney & Dickerson, 1975). Un autre mécanisme d'incompatibilité plante-nématode a été trouvé sur concombre. Cette plante est capable de synthétiser un triterpène toxique appelé cucurbitacine (Haynes & Jones, 1976), qui agirait sur le taux d'attraction des nématodes, sans perturber la pénétration de ceux qui atteignent les racines.

Dans d'autres cas, l'amendement de plants de tomate en tourteaux de ricin, de moutarde ou de neem (*Azadirachta indica* Juss.) entraîne une augmentation des composés phénoliques dans les racines, composés qui pourraient être excrétés et avoir une action répulsive sur les nématodes (Singh *et al.*, 1983).

Mécanisme post-infectieux

Un des domaines les plus particulièrement étudiés, aussi bien au Japon (Oku, 1988) qu'aux Etats Unis, est celui des *Pinus* parasités par *B. xylophilus*. En 1984, Shaheen *et al.* ont démontré que le bois de pin infesté par ce nématode contient une phytotoxine, absente dans les pins indemnes du parasite. Elle est synthétisée très tôt, augmente et s'accumule dans le bois au cours de l'infestation. Elle cause la mort de plantules de pin, et pourrait agir en gênant les mouvements hydriques dans la plante. Il s'agit probablement de plusieurs toxines qui ont été identifiées comme des composés benzoïques, alcooliques ou acétoniques (Ueda *et al.*, 1984). Introduit dans les milieux d'élevage axénique de *B. xylophilus*, cet extrait cause une paralysie temporaire du nématode (Bolla *et al.*, 1984). Bentley *et al.* (1985) ont isolé un extrait dont la substance active immobilisatrice serait un carbohydrate, et qui contient aussi quelques traces de phénols. Sur *Pinus densiflora*, Odani *et al.* (1985) ont détecté une activité cellulase dans les extraits.

Connues depuis près de 50 ans, les phytoalexines constituent un second type de substances toxiques. En nématologie, les recherches ont débuté il y a environ deux décennies. En 1971, Abawi *et al.* décrivaient la production de phaséoline par des haricots infestés par *P. penetrans*. Mais cette substance antifongique est sans effet sur le nématode. Plus tard, trois grands groupes de substances ont été mis en évidence; il s'agit des composés du groupe coumestrol, du groupe glycéollique et du groupe terpénique (Veech, 1982). Rich *et al.* (1977)

ont montré que deux variétés de haricot, l'une sensible et l'autre résistante à *Pratylenchus scribneri*, contenaient des substances du premier type (coumestrol et psoralidine) en faible quantité, mais l'infestation stimulait leur production chez la variété résistante, essentiellement au niveau des lésions.

Le second type de phytoalexines a été étudié par Kaplan *et al.* (1980 *a & b*) : une variété de soja résistante à *M. incognita* et sensible à *M. javanica* ne produisait de la glycéolline que dans le cas d'une infestation par la première espèce. De plus, cette substance a un effet nématostatique sur la première espèce et pas sur la seconde, d'où la spécificité entre l'agent causal et l'effet. Elle agirait sur l'oxygénation des juvéniles. Cette substance s'accumule tout près de la tête du nématode (Huang & Barker, 1986) dans les cellules du cylindre central de la racine.

Enfin, le troisième type d'alexines a été mis en évidence par Veech et McClure (1977) sur coton. Ils ont noté, au cours de la croissance des plants, une production constante de gossypol et d'autres aldéhydes terpéniques dans les variétés sensibles et résistantes à *M. incognita* non infestées (il s'agirait donc d'un caractère acquis), mais en quantité plus importante dans les variétés résistantes. L'infestation par le nématode abaisserait le taux de ces substances dans les variétés sensibles, et l'augmenterait dans les variétés résistantes (Veech, 1978) par accumulation dans l'endoderme et le cylindre central autour du nématode (Veech, 1979). Selon la concentration, ces substances terpéniques peuvent être nématostatiques ou létales. En outre, il est possible de les retrouver en solution dans la rhizosphère de la plante (Hedin *et al.*, 1984).

b) Les phénols

Wallace (1961*a*) et De Maeseneer (1964) décrivaient l'apparition d'acide chlorogénique dans les feuilles de chrysanthème infestées par *Aphelenchoides ritzemabosi*, et de *Ficus* infestés par *A. fragariae*. Ces phénols seraient responsables du brunissement des feuilles et seraient libérés dans la plante sous l'action d'enzymes produites par le nématode comme les β -glucosidases (Wilski & Giebel, 1966). Ceci fut confirmé par Gill et Uppal (1977) dans des feuilles de *Zinnia elegans* qui contenaient plus de phénols totaux quand les plants étaient infestés. Une étude sur les différents organes de plants de tomate indique qu'après leur synthèse dans les feuilles, les composés phénoliques seraient transportés vers les racines (Bajaj & Mahajan, 1977). Toujours sur des plantes sensibles, Badra et Elgindi (1979) ont interprété la diminution du taux d'infestation en *Tylenchulus semipenetrans* de citrus amendés en engrais azotés (nitrate et sulfate d'ammonium, et urée) par une production accrue de composés phénoliques.

De là, il était facile de soupçonner l'intervention du métabolisme phénolique dans les mécanismes de défense de la plante et de résistance. Hung et Rohde (1973) ont montré que la production de phénols augmentait avec le degré de résistance de variétés de tomate parasitées par *M. incognita* et *P. penetrans*. Ils ont observé une accumulation de phénols dans l'endoderme racinaire et identifié l'acide chlorogénique comme le phénol majoritaire. La même corrélation fut établie avec d'autres espèces de *Meloidogyne* (Singh & Choudhury, 1973) ou d'autres nématodes (Mahmood & Saxena, 1986b). Des preuves furent apportées. Des plants de tomate sensibles à *M. javanica*, traités avec des composés phénoliques, contenaient autant de phénols que des plants résistants, et ils étaient beaucoup moins attaqués que des plants non traités (Sitaramaiah & Pathak, 1979). D'autre part, un traitement à l'acide ascorbique, antioxydant, éliminait la coloration typique des lésions causées par *P. penetrans* sur plantes fourragères, coloration due à une oxydation des phénols (Townshend & Stobbs, 1981).

L'évolution de la synthèse des phénols a été étudiée par Mahmood et Saxena (1986a) sur des tomates parasitées par *R. reniformis*. Dans les plants non infestés, la concentration en phénols augmentait avec l'âge des plantules. Dans les plants infestés, leur concentration était plus grande mais sans rapport avec l'âge des plants à l'inoculation. Puis leur concentration croissait jusqu'à une limite supérieure. Il y avait une corrélation négative entre le taux initial de phénols et son augmentation d'une part, et le taux de multiplication du nématode d'autre part. De même, une céréale résistante à *M. incognita* ou *M. javanica* avait une concentration en phénols supérieure à celle d'une variété sensible. Après infestation, la production de phénols est supérieure dans la variété résistante (Rezk *et al.*, 1987).

Cependant, la relation phénols-résistance présente des formes diverses. Ainsi, il y a eu synthèse accrue de phénols totaux dans des plants de poivre infestés par *M. incognita*, mais sans changement de la sensibilité de la plante. Dans ce cas, il s'agissait essentiellement de polyphénols (Ferraz *et al.*, 1984). Au contraire, dans des plants de pois d'Angole infestés par *R. reniformis*, il n'y a eu d'augmentation de la concentration en phénols que dans les plants résistants (Thakar & Yadav, 1985 et 1986). On peut aussi n'obtenir aucune modification du taux de phénols quel que soit le taux d'infestation et le niveau de résistance sur du niébé parasité par *M. incognita* (Singh & Reddy, 1985).

Dans le cas de la pomme de terre parasitée par *G. rostochiensis*, Evans et Stone (1977) avaient interprété que les tannins contenus dans les kystes permettaient aux œufs de rester viables pendant au moins vingt années dans le sol. Mondy *et al.* (1985) ont démontré que les phénols étaient moins concentrés dans les tubercules des variétés résistantes. Ils interprètent l'accumulation des phénols dans les variétés sensibles comme une réaction au stress causé par

le nématode, et pensent que les variétés résistantes empêchent les femelles de former des kystes normalement constitués en tannins.

c) La lignification

Issues des monophénols de la voie shikimique, les lignines représentent une barrière naturelle tant à l'avancée plus profonde des parasites dans les tissus qu'à la dissolution des parois cellulaires par les enzymes cellulolytiques de ces parasites. En 1982, Yoshihara *et al.* isolaient et identifiaient une substance, synthétisée par des racines et stolons de pomme de terre infestés par *G. rostochiensis*, comme appartenant à la famille des lignines. Très récemment, Robinson *et al.* (1988) ont observé, en microscopie en fluorescence, l'accumulation de composés phénylpropanoïques (précurseurs des lignines) le long du trajet du nématode dans des racines de pomme de terre infestées par *G. rostochiensis* et *G. pallida*. Grâce à la même technique, Arya et Tiagi (1985a) avaient décrit, dans des racines de carotte infestées par *M. incognita*, la présence de lignines dans les parois cellulaires des syncytia, dans les tissus adjacents au nématode, et dans les cellules nécrosées le long de son trajet. Ils avaient précisé que les contenus cellulaires des tissus nécrosés contenaient de la subérine, alors que la périphérie des galles renfermait de la cutine et les parois cellulaires beaucoup de cellulose. Avant ces techniques nouvelles de microscopie, Giebel *et al.* (1970) avaient visualisé une accumulation de composés, répondant positivement à différentes colorations des lignines, dans des racines de pomme de terre parasitées par *G. rostochiensis*. Ils avaient précisé que cette accumulation se situait près de la tête du nématode, et plus spécialement au niveau de ses pores excréteurs, suggérant l'intervention de substances élaborées par le nématode (du type β -glucosidases ?) comme éliciteurs de la synthèse des lignines. De la même façon, Ahmad et Chen (1983) avaient décrit sur des racines de luzerne infestées d'*Hoplolaimus galeatus*, et colorées à la safranine -coloration spécifique des lignines- et au fast green, un brunissement de la zone de pénétration du nématode ainsi que de son trajet. Une analyse chromatographique avait permis d'identifier de la phénylalanine et de la coumarine, précurseurs des lignines, aussi bien dans les racines infestées que dans les racines indemnes, mais avait révélé la présence de deux autres composés fluorescents non identifiés dans les racines infestées.

4.4. Les régulations enzymatiques et les liaisons métaboliques

Les derniers travaux menés sur les perturbations qu'entraînent les nématodes sur le métabolisme végétal montrent à l'évidence qu'elles ne sont pas uniques ou spécifiques, mais plutôt que les désordres physiologiques sont divers et affectent plusieurs fonctions certainement

synergiques ou consécutives les unes aux autres (Jayaprakash *et al.*, 1981; Tyagi *et al.*, 1981; Prasad *et al.*, 1982; Singh *et al.*, 1984; Gokte *et al.*, 1988; Rao *et al.*, 1988). Afin de comprendre ces phénomènes complexes, de nombreux travaux ont été initiés sur la régulation enzymatique des mécanismes et leur relation avec le caractère de résistance (Fig. 6), mais précisons que la plupart des études concernent les réactions d'hypersensibilité rencontrées essentiellement avec les nématodes sédentaires.

a) Les peroxydases (PO)

Elles catalysent l'oxydation de composés par le peroxyde d'hydrogène : $AH_2 + H_2O_2 \rightarrow A + 2H_2O$. Elles interviennent donc dans de très nombreuses réactions du métabolisme. En ce qui concerne la réaction des plantes aux nématodes, on les rencontre au niveau de la synthèse des lignines à partir des monophénols, ou associées aux polyphénol oxydases dans la synthèse des polyphénols, et enfin pour l'hydroxylation de la proline.

De façon constante, la pénétration d'un nématode dans une racine entraîne une augmentation de l'activité PO. Acedo et Rohde (1971) avaient montré que des composés phénoliques s'accumulaient dans les lésions causées par *P. penetrans* sur des racines de chou et que les tissus situés à leur périphérie présentaient une activité PO accrue. Huang *et al.* (1971) ont décrit deux pics d'activité de l'enzyme dans des racines de tomate infestées par *M. incognita*, l'un coïncidant avec l'initiation des cellules géantes et leur hyperplasie, l'autre lors du développement des femelles. Avec l'ectoparasite *L. africanus*, Epstein (1972) a mesuré une augmentation d'activité dans les cellules corticales des racines de souci et de vigne.

La comparaison de tomates sensibles et résistantes à *M. incognita* a révélé que, sur plants non infestés, l'activité PO est supérieure dans la variété résistante, et, qu'après inoculation, elle augmente dans les deux variétés mais moins rapidement dans la variété sensible (Chen & Chang, 1980). Mohanty *et al.* (1986) ont obtenu le même résultat sur pois, mais ont observé l'apparition de nouveaux isozymes de la PO sur les deux variétés après infestation. Ce phénomène n'est pas constant puisque Haseeb *et al.* (1983) n'ont pas remarqué d'augmentation d'activité sur *Solanum nigrum* parasitée par *M. incognita*.

Il est une PO particulière qui catalyse l'oxydation respiratoire du NADPH en $NADP^+$ couplée à la libération d'anions superoxyde O_2^- (Halliwell, 1977). Ces anions sont toxiques : connus pour leur implication probable dans la mort rapide des cellules animales, ils pourraient aussi être la cause des nécroses associées aux réactions d'hypersensibilité chez les végétaux. La superoxyde dismutase (SOD), qui catalyse la dismutation du superoxyde en peroxyde ($2O_2^- + 2H^+ \rightarrow H_2O_2 + O_2$), diminue ou supprime la formation des anions. Elle agit donc à l'inverse de

la PO. Après infestation de pois par *Heterodera goettingiana*, l'activité de la SOD augmente dans les plants sensibles alors qu'elle diminue dans les plants résistants, et ceci inversement à l'activité PO (Arrigoni *et al.*, 1981). Ces changements d'activité ont été observés dans les mitochondries et les microsomes pour la première enzyme, et seulement dans les microsomes pour la seconde. Le même travail effectué sur pomme de terre parasitée par *Globodera pallida* et *G. rostochiensis* (Zacheo *et al.*, 1987), et sur tomate parasitée par *M. incognita* (Zacheo *et al.*, 1982) a débouché sur un constat identique. Mais l'analyse des activités en fonction du temps (Zacheo *et al.*, 1983) a révélé que la suractivité PO dans les plants résistants est passagère (maximum atteint 10 jours après inoculation, suivi d'une chute d'activité) alors qu'elle est invariable dans les plants sensibles. Par contre, l'activité SOD augmente dans les plants sensibles et diminue dans les plants résistants. Il est donc admis que le quotient d'activité PO/SOD déterminerait l'établissement d'un mécanisme de résistance dans le cas de nématodes sédentaires. Ce couplage inverse PO/SOD a aussi été révélé dans une réaction non hypersensible : Yamada (1987) a étudié la peroxydation lipidique des membranes cellulaires sur des pins parasités par *B. xylophilus*. Il a mesuré une augmentation de la concentration racinaire de malondialdéhyde, indicateur de la peroxydation des lipides, associée à une élévation du taux de protéines solubles, de l'activité PO (plus rapide dans le xylème que dans le parenchyme cortical), et à une diminution de la SOD dans le xylème. Parmi ces protéines, les protéines riches en hydroxyproline agiraient comme matrice de la lignification catalysée par les peroxydases (Zacheo *et al.*, 1988). Cependant, l'activité de ces enzymes est sensible à une hausse de température, rendant la résistance réversible (Zacheo *et al.*, 1988).

b) Les polyphénoloxydases (PPO)

Les deux enzymes les plus importantes sont la tyrosinase qui catalyse l'oxydation des monophénols ($\text{monophénol} + 1/2\text{O}_2 \rightarrow o\text{-diphénol}$) et la laccase qui catalyse l'oxydation des *o*-diphénols ($o\text{-diphénol} + 1/2\text{O}_2 \rightarrow o\text{-quinone} + \text{H}_2\text{O}$).

Ahuja & Ahuja (1980) n'avaient pas détecté d'activité PPO dans des racines de tomate parasitées par *M. incognita*, mais avaient pu la doser dans d'autres cultures (aubergine, gombo et calebasse). De leur côté, Patel *et al.* (1987) n'avaient pas décelé de modification d'activité. En fait, Ganguly et Dasgupta (1984 et 1988) ont mesuré une légère baisse d'activité tout de suite après l'inoculation de plants de tomate. Mais elle est suivie d'une augmentation d'activité, aussi bien dans une variété sensible que résistante. Il y a aussi apparition d'isozymes nouveaux dans les deux variétés, mais, à la longue, certains d'entre eux perdraient de leur activité dans la variété sensible. En 1982, Giebel et Dopierala ont mesuré une plus forte activité PPO dans les

racines de pommes de terre résistantes à *G. rostochiensis*, mais seulement après infestation par le nématode. C'est à dire qu'en l'absence de parasite, l'activité est identique dans les variétés sensibles et les variétés résistantes. Bien que les mécanismes d'intervention de ces enzymes soient mal connus, El-Sherif *et al.* (1980) ont mis en évidence un couplage à des systèmes d'oxydo-réduction.

c) Les ammonia-lyases

La phénylalanine ammonia-lyase (PAL) et la tyrosine ammonia-lyase (TAL) catalysent la désamination de la phénylalanine et de la tyrosine respectivement en acide cinnamique et en acide *p*-coumarique. Elles interviennent donc en amont des peroxydases et des polyphénol oxydases dans les processus de formation des nécroses.

Giebel (1973) fut le premier à étudier les modifications d'activité PAL et TAL dans le cas de réactions d'hypersensibilité causées par *G. rostochiensis* sur pomme de terre. Dans des plants sensibles, l'activité PAL diminuait avec l'âge des plants mais elle était plus forte sur les plants infestés. Il observait le même phénomène sur les plants résistants seulement en début d'infestation, suivi d'une augmentation tardive. De plus, l'activité était plus importante dans la variété résistante, même sans infestation. Concernant la TAL, il a observé les phénomènes inverses. Après traitement des plants sensibles avec les acides coumariques et cinnamiques, il a obtenu une diminution du développement des populations de *G. rostochiensis*. La diminution de l'activité PAL après infestation d'une variété sensible a ensuite été confirmée par Chylinska et Knypl (1975) sur racines de carotte parasitées par *M. hapla*. Mais ce caractère de résistance attribué à ces enzymes est réversible par une augmentation de température (Brueske, 1980).

d) L'interface hormonale

Giebel a étudié, sur pomme de terre parasitée par *G. rostochiensis*, l'interface phénols-acide indol acétique (AIA) et l'interface proline-AIA.

Concernant la première interface, Giebel (1970) a trouvé qu'il n'y avait pas de relation entre le degré de résistance et le taux de phénols totaux, mais qu'une corrélation existait avec le quotient monophénols/polyphénols, un rapport élevé favorisant davantage une résistance. L'étude parallèle de l'oxydation de l'AIA en indolacétaldéhyde a montré que l'activité de l'AIA oxydase dépendait de ce quotient, les polyphénols étant plutôt inhibiteurs. De plus, l'expression de l'AIA oxydase dépendrait aussi de l'acidité du milieu, une diminution du pH intracellulaire au niveau des variétés résistantes favorisant son activité (Giebel *et al.*, 1979). Knypl *et al.* (1975) ont démontré, sur carotte parasitée par *M. hapla*, que la concentration en phénols augmentait

dans les racines et que l'activité AIA oxydase y diminuait, mais pas de façon constante dans le temps. Ganguly et Dasgupta (1980) ont alors vérifié que l'activité AIA oxydase dans les plantes sensibles n'était pas due à l'apparition de nouveaux isozymes, et que ces enzymes avaient les mêmes propriétés, qu'elles soient dosées dans des plantes infestées ou pas. Cependant, les pics d'élution de l'AIA oxydase coïncidant avec ceux de la PO, cette dernière pourrait jouer un double rôle selon son type d'expression dans les mécanismes de défense. Bajaj *et al.* (1983; 1985) ont résumé en disant que les PPO augmentent l'oxydation des orthodihydroxyphénols en quinones (polyphénols), qui inhibent les enzymes hydrolytiques. Quant à la seconde interface, Giebel et Stobieka (1974) ont avancé que le degré de résistance pouvait aussi être sous la dépendance du rapport proline/hydroxyproline, l'hydroxyproline étant un agent inhibiteur de l'activité hormonale de l'AIA, alors que la proline inverserait cette inhibition.

En conclusion, la formation des nécroses dans le cas des variétés résistantes provient d'une lignification intense et d'une perte d'activité de l'AIA. La lignification est due, non seulement à l'apparition de monophénols à partir des glucosides végétaux hydrolysés par les β -glucosidases du nématode, mais encore à l'activité de la PAL et de la TAL. La perte d'activité de l'AIA serait consécutive à une destruction par l'AIA oxydase sous la dépendance de la balance mono/polyphénols, et à une perte d'activité directe sous la dépendance de la balance proline/hydroxyproline.

Il faut tout de même préciser que ces phénomènes existent essentiellement dans le cas des réactions d'hypersensibilité rencontrées avec les nématodes sédentaires du type des *Heteroderidae*. Peut-être sont-ils mieux étudiés avec ces nématodes en vertu de leur caractère sédentaire (la barrière lignifiée est plus facile à mettre en place). Cependant, dans le cas des nématodes migrants, comme les *Pratylenchidae*, bien des mécanismes physiologiques de la pathologie sont comparables.

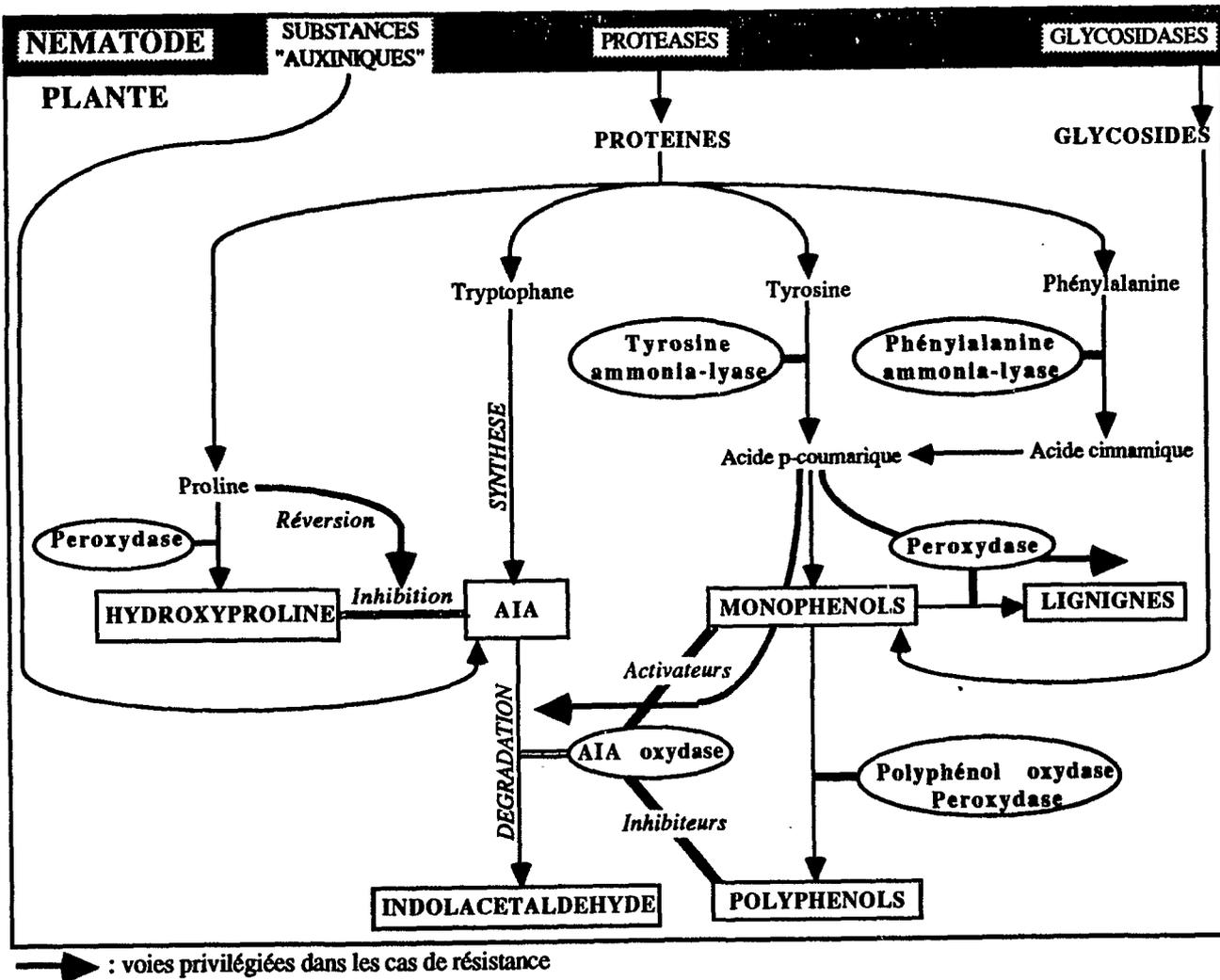


Figure 6 : diagramme des régulations enzymatiques possibles intervenant dans la relation plante-nématode (d'après Roy, 1981; Giebel 1982; Premachandran & Dasgupta, 1983c).

5. LES PERTURBATIONS HISTO-CHIMIQUES

Dans le cas des *Heteroderidae*, Giebel *et al.* (1970) avaient observé un épaississement membranaire des cellules de racines de pomme de terre adjacentes au nématode *G. rostochiensis*, et une expansion radiale de ce phénomène aux cellules proches. Cet épaississement serait dû à l'accumulation membranaire de substances qui réagissent à la coloration des lignines.

Récemment, Khan et Haseeb (1984) notaient que, sur des racines de gombo, les oxydases étaient plus concentrées au niveau du cortex et des faisceaux vasculaires. Mais, elles étaient absentes au niveau de plants infestés par *M. incognita*. Ils n'avaient pu détecter la présence de peroxydases. Sur tomate parasitée par le même nématode, Haseeb *et al.* (1986) avaient observé une plus forte concentration d'oxydases et de lignines sur la variété résistante, et cela au niveau du cortex et des faisceaux vasculaires. A nouveau, les peroxydases n'avaient pu être détectées. Les auteurs émettaient l'hypothèse d'une trop faible concentration de ces enzymes.

Pour ce qui concerne les nématodes à lésion, *P. penetrans* a fait l'objet de nombreuses études. Pitcher *et al.* (1960) avaient trouvé que les tissus racinaires de pommiers et de pêchers les plus concentrés en phénols sont aussi les plus attaqués par ce nématode. Sur céleri, l'endoderme renferme plus de phénols que l'épiderme et le cortex (Townshend, 1963). *P. penetrans* traverse toutes les couches racinaires, jusqu'à l'endoderme, et ces tissus se nécrosent sur le trajet du nématode. Acedo et Rohde (1971) ont précisé que les phénols s'accumulent dans l'endoderme en avant de la zone trophique du nématode. Cela indique que la production de phénols n'est pas seulement due à la lésion mécanique des cellules par le nématode, mais qu'il existe certainement une production à distance régie par des mécanismes physiologiques. Ceci fut confirmé sur la luzerne, en culture *in vitro* (Townshend & Stobbs, 1981) : la présence de polyphénols a été observée dans les cellules endommagées par le nématode. La coloration résulte de l'oxydation des phénols, impliquant la formation de substances semblables à la lignine. Si les phénols sont maintenus sous leur forme réduite à l'aide de l'acide ascorbique, les lésions ne sont pas visibles. La coloration se développe dans l'épiderme et les cellules du parenchyme cortical lésées par le nématode, et plus encore dans l'endoderme et le cylindre central, bien que ces deux tissus ne soient pas infestés.

La comparaison de variétés de tomate sensibles et résistantes à *P. penetrans* (Hung & Rohde, 1973) a montré que ce nématode cause au début une lésion superficielle identique sur les deux variétés. Puis il pénètre dans le cylindre central de la racine, sur la variété sensible, alors qu'il

reste confiné dans le cortex sur la variété résistante. Parallèlement, l'acide chlorogénique, plus concentré sur la variété résistante, s'accumule dans l'endoderme. Les composés d'oxydation de l'acide chlorogénique par le nématode seraient un frein à sa progression.

Sur la luzerne, Ahmad et Chen (1983) ont mis en évidence l'induction du métabolisme des lignines par *H. galeatus*. Ce nématode détruit l'épiderme et le cortex, puis s'oriente vers les tissus vasculaires qui brunissent. Ces tissus renferment de la coumarine et de la phénylalanine, précurseurs des lignines par action de la phénylalanine ammonia-lyase.

Cependant, l'identification tissulaire des multiples substances impliquées dans les métabolismes de réaction des plantes aux nématodes, reste fortement dépendante d'une part de la sensibilité des tests de coloration, d'autre part de l'instabilité de ces substances après la confection des coupes, surtout pour ce qui concerne les substances enzymatiques.

6. LES SOURCES DE RESISTANCE

6.1. Les espèces sauvages

Elles ont toujours constitué une ressource potentielle d'individus résistants. Mais il est souvent difficile de les croiser selon les méthodes conventionnelles à cause d'incompatibilités sexuelles (niveaux de ploïdie différents, etc.). Quand le croisement est un succès, l'hybride est souvent stérile et ne peut plus être amélioré. Cependant, l'utilisation d'espèces sauvages a réussi dans le cas de la pomme de terre, de la tomate et du tabac (Hawkes, 1977; Fassuliotis, 1982).

6.2. L'induction de mutations

L'irradiation des graines ou l'utilisation de mutagènes chimiques ont permis d'obtenir des variants (Bhatnagar *et al.*, 1985, Burton & Hanna, 1977). Mais la résistance est aussi facilement réversible (Tellhelm & Stetler, 1984).

6.3. Les biotechnologies

La régénération des plantes à partir d'organes, de tissus ou de cellules végétales est une voie d'obtention de variants somatiques résistants (Litz, 1986). Une autre méthode est la recombinaison génétique par hybridation somatique après fusion de protoplastes, méthode

appliquée entre *Solanum melongena*, sensible aux nématodes, et *S. sisymbriifolium*, résistante (Gleddie *et al.*, 1986).

7. LE POINT SUR LES MUSACEES

Wehunt *et al.* (1965, 1978) notaient que le sous-groupe Gros Michel était moins sensible à *R. similis*, en terme de taux d'infestation, que le sous-groupe Cavendish. Après eux, Rajendran *et al.* (1979) indiquaient que le cultivar Anaikomban (AAA), dénomination srilankaise du cultivar Gros Michel (Champion, 1967) était indemne de *R. similis*, conclusion peut-être un peu rapide vu les résultats plus nuancés de Davide & Marasigan (1985). La sensibilité aux autres nématodes fut aussi mesurée. Ainsi, parmi les variétés testées vis à vis de *R. similis* et *H. multicinctus* par Gowen (1976), celles du sous-groupe Cavendish apparaissent comme les plus sensibles. Ce même groupe serait sensible à *Pratylenchus coffeae* (Pinochet & Rowe, 1978) et *P. brachyurus* (Gupta, 1975), très sensible à *M. incognita* ou *M. javanica* (Zem & Lordello, 1981; Davide & Marasigan, 1985). D'ailleurs, en testant un représentant de quatre génotypes différents, Claudio et Davide (1967) n'ont pas trouvé de résistance à *M. incognita*.

Bien que ces résultats soient intéressants, ils sont à prendre avec quelques précautions, d'une part à cause des méthodes et critères utilisés pour classer les cultivars, d'autre part à cause de l'influence du milieu sur la relation parasitaire. En effet, seuls deux critères sont constamment choisis : soit le dénombrement des nématodes ayant pénétré dans les racines (Gowen, 1976; Pinochet & Rowe, 1978; Zem *et al.*, 1981; Zem & Lordello, 1981; Ravichandra & Krishnappa, 1985), soit celui des lésions superficielles (Wehunt *et al.*, 1965; Pinochet & Rowe, 1979; Zem *et al.*, 1981; Davide & Marasigan, 1985; Ravichandra & Krishnappa, 1985). Le premier dénombrement est ramené à l'unité de poids de racine, le second, à un indice de lésions à cinq niveaux. Or le premier critère est très variable, selon l'origine des racines (Quénéhervé & Cadet, 1982), et le second, très subjectif, car d'une part les agents responsables des lésions peuvent être divers, d'autre part il est rarement corrélé au premier. Ceci a été récemment démontré par Hugon et Picard (1988) qui ont conclu qu'à un instant donné, sur trois types de taches racinaires classées selon leur couleur, un seul était représentatif de l'infestation en nématodes. Par ailleurs, ces niveaux d'infestation peuvent être variables en fonction du stade physiologique des plantes, de la texture des sols et de leur

composition chimique (Davide, 1980). Donc l'aptitude d'un bananier à être moins attaqué qu'un autre (lésions) ne lui confère pas automatiquement une qualité de résistance.

Du point de vue histochimique, si le champ d'investigation est totalement vierge en nématologie, de nombreuses études ont déjà été menées en mycologie. La plupart des travaux ont porté sur le champignon racinaire *Fusarium oxysporum* f. *cubense*, responsable entre autres de lésions racinaires et bulbaires profondes. Ce champignon sporule dans le xylème, et les conidies sont véhiculées par le courant ascendant de transpiration, les plus petites pouvant passer à travers des ponctuations membranaires des vaisseaux. La taille de ces ponctuations, qui va déterminer la quantité de spores transportées de proche en proche, peut être considérée comme un critère de sensibilité ou de résistance (Beckman *et al.*, 1961). Le tissu racinaire va réagir à la progression du champignon en occluant les vaisseaux d'abord par un "gel" puis par des tyloses. Sur une variété résistante, le "gel" persiste jusqu'à ce que les vaisseaux soient définitivement fermés par les tyloses, alors que sur une variété sensible, le "gel" est dégradé avant, libérant la lumière des vaisseaux (Beckman *et al.*, 1962). Cette réaction tissulaire n'est pas identique pour d'autres formes de *F. oxysporum*, telles que *pisi* et *lycopersici* (Beckman & Halmos, 1962). Le "gel" est formé à partir de polymères des parois cellulaires, essentiellement d'hémicellulose B, élément plus abondant au niveau des variétés résistantes qu'au niveau des variétés sensibles (Zaroogian & Beckman, 1968), mais aussi d'arabinose, de glucose, de xylose, et d'acide uronique (VanderMolen *et al.*, 1986). Sa synthèse dépend de nombreux facteurs, comme les changements diurnes du pH intraracinaire, en relation avec la concentration en CO₂ (Beckman, 1969 *a & b*).

La synthèse du tylose dans le xylème est stimulée par l'AIA. Les phénols pourraient aussi contribuer à sa synthèse : la dopamine, phénol majoritaire dans les racines de bananier Gros Michel, n'interfère pas sur l'activité auxinique, et la protégerait d'une oxydation par l'AIA oxydase (Mace & Solit, 1966).

Sur la variété Gros Michel, ces substances phénoliques sont concentrées dans des cellules éparses du parenchyme cortical et du parenchyme médullaire, apprimées aux vaisseaux du xylème, et aussi dans le phloème primaire (Mace, 1963). Les phénols sont compartimentés en éléments globulaires autour de la vacuole, sur sa face interne. Ces éléments s'agrègent et forment une couche continue tapissant la cavité vacuolaire (Beckman & Mueller, 1970). Les sites de synthèse des phénols n'ont pas encore été déterminés, mais l'abondance de plastides dans les cellules à phénols, et la présence d'un reticulum endoplasmique au contact de ces plastides, laissent entrevoir le rôle éventuel de ces organites cellulaires (Mueller & Beckman,

1974). L'oxydation des phénols est attribuée à un système polyphénol-oxydasique. Les peroxydases et les cytochrome-oxydases peuvent, en outre, participer à ces oxydations (Mace & Wilson, 1964), des peroxydases ayant été détectées dans les faisceaux du phloème et le xylème alterne centripète (Mace, 1964).

Cependant, à l'inverse des résultats décrits avec les champignons racinaires, les études histologiques, entreprises sur les nématodes du bananier, n'indiquent pas d'envahissement du cylindre central par ces parasites (Loos, 1962; Blake, 1966 et 1972; Pinochet, 1978). Mais, de manière presque constante sur cette plante, les lésions causées par les nématodes constituent un terrain privilégié d'invasion des racines par les champignons telluriques, dont F. oxysporum. On ne peut alors écarter la possibilité d'une synergie entre ces organismes pathogènes et, par conséquent, d'effets conjoints, compétitifs, ou successifs sur la croissance et la productivité de la plante.

LES CHAMPIGNONS TELLURIQUES ASSOCIES AUX NEMATODES SUR BANANIER

De nombreux travaux ont illustré une association entre les nématodes phytoparasites et les champignons telluriques et ont montré que les nématodes étaient les premiers parasites à pénétrer dans les racines, créant ainsi des voies privilégiées pour les infestations fongiques. Mais la part de chacun des parasites dans la pathologie du bananier n'a jamais été étudiée.

La structure des communautés de nématodes parasites du bananier est déterminée par les caractéristiques physico-chimiques des sols (Quénéhervé, 1988 *a, b & c*). D'autre part, la nature des populations fongiques peut être liée à celle des populations de nématodes. C'est ainsi que Booth et Stover (1974) indiquaient que *Cylindrocarpon musae* est communément associé à *R. similis*, et représente 15 à 50% de la microflore isolée de racines de bananiers en Amérique Latine et aux Antilles Françaises. Par ailleurs, Stover (1966) mentionnait que *Fusarium solani* et *Rhizoctonia* sp. prédominaient dans les lésions racinaires, causées ou non par les nématodes : il s'avérait que *F. solani* était fréquent dans les lésions à *R. similis*, et *Rhizoctonia* sp. dans les lésions à *H. multicinctus*. En 1980, Pinochet et Stover ont isolé des champignons à partir de lésions dues à *P. coffeae* : *Acremonium stromaticum* et *C. musae* représentaient 74% des échantillons. Pour Booth et Stover (1974), la pénétration de *C. musae* dans les racines ne serait possible que par l'intermédiaire de blessures superficielles; mais sa pathogénie a été démontrée en l'absence d'autres parasites (Pinochet & Stover, 1980*a*). Enfin, il semble que les types d'associations soient semblables sur d'autres groupes génétiques de *Musa* sp. comme les Plantain (Pinochet, 1979*a*; Pinochet & Stover, 1980*b*).

L'impact de l'association nématodes-champignons sur le bananier a été étudiée depuis longtemps. Newhall (1958), Loos (1959), et Loos et Loos (1960) avaient conclu que l'expression de la maladie de Panama causée par *F. oxysporum* f.sp. *cubense* sur la variété Gros Michel était considérablement accélérée en présence de *R. similis*; l'invasion des racines par ce champignon serait activée par l'établissement de conditions nutritives favorables à son développement, conditions créées par le premier parasite qu'est le nématode (Blake, 1966 et 1969; Rajaram, 1979). La croissance de la plante et son rendement s'en trouvent alors d'autant plus affectés (Sikora & Schlösser, 1973).

Une étude précise de l'ensemble de la littérature sur ce sujet montre une imperfection dans les méthodes utilisées pour inventorier les types d'associations. En effet, si les expérimentations passent par l'isolement systématique des champignons des lésions racinaires, il n'en est pas de même pour les nématodes. Une lésion est supposée contenir tel ou tel nématode simplement par son aspect (Stover, 1966) ou bien l'évaluation des nématodes est faite après extraction globale des racines (Sikora & Schlösser, 1973), mais jamais aucun nématode n'a été identifié après son extraction des lésions. Cela laisse supposer quelques variations dans les interprétations. Ensuite, les auteurs se sont basés sur les fréquences des associations pour conclure à des affinités nématodes-champignons (Booth & Stover, 1974; Stover, 1966; Pinochet & Stover, 1980a), sans savoir en fait si ces associations étaient aléatoires ou non. Enfin, l'étude biologique de l'infestation des champignons avec ou sans nématode n'a été abordée que sous l'aspect des dégâts occasionnés, et jamais sous l'angle physiologique.

Actuellement, nous n'avons donc aucune donnée sur la spécificité des associations (influence des variétés de bananiers, des types de sol, de l'espèce du nématode, impacts pathologiques du champignon avec ou sans nématode, comparaison des pathogénies des deux parasites). Nous voyons combien le problème de la résistance aux nématodes se complique à partir du moment où il n'est plus le seul parasite en cause, et combien ces études deviennent importantes si l'on veut comprendre les composantes de la sensibilité du bananier.

PRESENTATION DES TRAVAUX

Une des conditions premières pour étudier le système plante-nématode était de contrôler chaque élément du complexe, et de pouvoir maîtriser les inoculations. Cela n'était possible que grâce à l'utilisation de matériel végétal indemne du nématode étudié. La micropropagation du bananier était la seule solution envisageable. Elle permettait l'obtention à la fois de matériel sain et d'un système d'étude *in vitro* et *in vivo* de la pathogénie des nématodes. La première étape a donc consisté à améliorer et simplifier les quelques techniques existantes, afin d'adapter les conditions optimales d'élevage des parasites au développement *in vitro* des pousses (intrans nutritionnels et stimulateurs de croissance, conditions physiques de la culture) et de maîtriser le sevrage des vitro-plants en serre. Ceci nous a amenés naturellement à étudier le comportement des trois nématodes *R. similis*, *H. multicinctus* et *H. pararobustus* en élevage axénique sur pousses de bananier, pour la mise au point d'un test précoce de résistance.

L'absence de coloration des lésions provoquées par les nématodes en culture *in vitro* nous a conduits à vérifier la responsabilité des nématodes dans la nécrose des tissus racinaires de bananiers *in situ*. En effet, l'écosystème tellurique d'une bananeraie est très complexe, la pénétration des nématodes dans les racines pouvant s'accompagner de l'introduction d'autres micro-organismes pathogènes opportunistes dont les plus fréquents sont représentés par les champignons. On a donc étudié le "contenu nématologique et fongique" des lésions dans le cas de populations plurispécifiques comme on les rencontre sur cette culture en Afrique, afin de lever une ambiguïté, parfois polémique, sur la part respective des nématodes et des champignons dans la pathologie racinaire.

La preuve étant faite sur la responsabilité des nématodes dans la nécrose des tissus et sur les dégâts macroscopiques que représentent les lésions, l'étude de la pathogénie des nématodes et de la pathologie comparée des deux variétés à sensibilité différente (Poyo et Gros Michel) s'imposait. Dans ce cas, cette étude faisait à nouveau appel à l'utilisation de vitro-plants, inoculés en conditions contrôlées. Les premiers travaux ont d'abord porté sur la description de l'évolution des dégâts histologiques causés par les trois nématodes. Ensuite, nous avons mesuré l'évolution des populations monospécifiques de nématodes et leur impact sur la croissance des vitro-plants. Enfin, une évaluation des effets sur la physiologie de la plante fut établie, tant du point de vue du métabolisme nutritionnel (photosynthèse et nutrition minérale et

organique) que du métabolisme secondaire de défense de la plante. Le but poursuivi était alors de décrypter les caractères de différenciation des deux variétés vis à vis du parasitisme par les nématodes, en relation avec les dégâts histologiques causés.

Enfin, si la notion d'impact des parasites sur la plante est bien connue, celle de la plante sur le parasite est moins étudiée. Pourtant elle peut apporter bien des informations sur les relations de résistance, de tolérance ou de sensibilité. Ainsi, une étude effectuée au champ et portant sur l'incidence de l'hormonage des bananiers sur les populations de nématodes parasites a permis de comprendre le rôle joué par la physiologie de la plante sur la biologie des nématodes.

Deux notions importantes se dégagent de ces travaux : d'une part le degré de sensibilité d'une variété de bananier est spécifique de l'espèce de nématode qui la parasite, d'autre part l'évolution de la population d'un nématode est soumise spécifiquement à la physiologie du bananier.

MATERIELS & METHODES

LE MATERIEL BIOLOGIQUE

1. OBTENTION ET CULTURE DU MATERIEL VEGETAL INDEMNÉ DE NEMATODES

Les effets des nématodes sur le bananier n'ont été que partiellement étudiés parce qu'il était jusqu'alors impossible de contrôler les infestations, toutes les bananeraies étant infestées. Ces parasites étant capables d'infester les tissus superficiels des rhizomes, et de s'y déplacer, les techniques anciennes de multiplication du matériel de plantation (production de pousses adventives [Hamilton, 1965] ou de rejets sur souches [Barker, 1959]) ne garantissaient pas l'absence de nématodes. Aujourd'hui, les techniques de culture *in vitro* le permettent. Les objectifs de la micropropagation sont doubles : obtenir du matériel de plantation indemne de nématodes pour son utilisation en culture bananière (étude des modalités de la réinfestation en bananeraie) et constituer un système expérimental d'étude des relations hôte-parasite.

1.1. Micropropagation du bananier

De nombreux auteurs ont décrit des méthodes de micropropagation de plusieurs cultivars de bananier à partir de bourgeons (Berg & Bustamante, 1974 ; De Guzman *et al.*, 1980 ; Vessey & Rivera, 1981 ; Bower & Fraser, 1982 ; Dore Swamy *et al.*, 1982 ; Mante & Tepper, 1983 ; Cronauer & Krikorian, 1984 ; Hwang *et al.*, 1984 ; Sun, 1985 et Vuylsteke & De Langhe, 1985), ou d'organes reproducteurs (Ma *et al.*, 1978 ; Bakry & Rossignol, 1985 ; Bakry *et al.*, 1985). Mais les techniques d'avenir sont représentées par l'embryogenèse somatique (Cronauer & Krikorian, 1987 ; Escalant & Teisson, 1987 et 1988) ou la culture de protoplastes (Bakry, 1984 ; Chen & Ku, 1985).

La méthode présentée ici a consisté à améliorer et à simplifier les différentes étapes de la culture et de la multiplication *in vitro* du bananier à partir de bourgeons, tout en créant des plants à haut potentiel d'acclimatation après le sevrage en pépinière. Un effort particulier a aussi porté sur les phases d'acclimatation et d'élevage qui constituent généralement un stress physiologique pour les plants.

a) Le matériel végétal

Les bourgeons apicaux et axillaires de feuilles sont prélevés à l'emporte-pièce sur les rejets et sont débarrassés de deux ou trois écailles foliaires externes ; l'explant est alors constitué par le méristème apical, quelques écailles foliaires et un fragment de tissu parenchymateux du bulbe sous-jacent, l'ensemble mesurant environ 2 mm de diamètre sur 4 mm de hauteur.

Environ 50 bourgeons sont trempés pendant 10 min dans 100 ml d'une solution d'hypochlorite de sodium commercial (eau de Javel) dilué à 0,25% de NaOCl, additionnée de 0,1 ml de Tween 80 servant de mouillant. Les bourgeons sont ensuite rincés trois fois à l'eau distillée stérile. Enfin, ils sont coupés en deux ou quatre fragments selon leur taille.

b) Micropropagation

Elle comporte deux étapes : une première phase d'induction des méristèmes et de multiplication en masse des bourgeons; puis une phase d'allongement et d'enracinement des pousses. Ces étapes sont conduites sur le milieu minéral de base de Murashige et Skoog (1962) gélosé à 0,8% d'agar (milieu MS).

L'induction des méristèmes est conduite sur ce milieu additionné d'une phytohormone cytokinique caulogène (Tab. 4), la benzyladénine (BA), à plusieurs concentrations. Ce milieu s'appellera "milieu de multiplication" (MSM). Nous avons testé l'effet d'une auxine, l'acide naphthalène acétique (ANA) à la concentration de 21,5 μM , en combinaison avec la cytokinine. L'acide ascorbique (ou vitamine C) est utilisé à la concentration de 50 mg.l^{-1} afin d'empêcher le brunissement des milieux par oxydation des substances phénoliques excrétées par les explants. En effet, l'apparition de substances brunes dans le milieu est un facteur limitant la croissance des bourgeons. Le bananier contient de façon naturelle beaucoup de substances phénoliques qui s'oxydent facilement dès qu'un tissu est blessé (Palmer, 1963), par exemple à l'occasion d'attaques parasitaires (Beckman & Mueller, 1970). Dans le cas de cultures de tissus, l'excrétion de ces substances dans le milieu provient de l'altération des cellules superficielles abîmées soit par la division des bourgeons lors de la première mise en culture, soit par le nettoyage des explants lors des repiquages successifs. L'acide ascorbique empêche l'oxydation de ces composés.

Les cultures sont placées sous lumière continue (20 W.m^{-2}) à 30°C .

Dès que des touffes de bourgeons feuillés sont formées, chaque bourgeon est isolé et repiqué pour la multiplication en masse. Cette phase est conduite dans les mêmes conditions nutritives et physiques de culture que l'induction.

Le retrait de la cytokinine du milieu et la réduction de moitié de la concentration en saccharose favorisent l'élongation et l'enracinement des pousses. Ce milieu d'allongement-enracinement, appelé milieu MSA (Tab. 4) est solidifié avec 0,7% d'agar. Les cultures sont placées sous une photopériode de 12 heures (Gro Lux 20 ± 2 W.m⁻²) à 30°C et 12 heures d'obscurité à 27°C.

Tableau 4 : composition des milieux de micropropagation du bananier

COMPOSITION	MILIEU MSM Induction et multiplication	MILIEU MSA Allongement et enracinement
Macroéléments MS	+	+
Microéléments MS	+	+
FeEDTA	+	+
	mg/l	mg/l
Thiamine HCl	0,1	0,1
Pyridoxine HCl	0,1	0,1
Acide nicotinique	0,5	0,5
Myo-inositol	100	100
Glycine	2	2
Hydrolysate de caséine	500	500
Tyrosine	200	200
Acide ascorbique	50	0
Benzyladénine	22,5 µM	0
Saccharose	20 g/l	10 g/l
Agar	0,8%	0,7%
pH	5,8	5,8

1.2. Elevage des vitro-plants en serre

a) Conditions expérimentales

L'élevage se déroule sous abri ouvert et ombré à 50%, dans les conditions climatiques naturelles de basse Côte d'Ivoire; le climat est tropical humide, caractérisé par quatre saisons : deux saisons pluvieuses (avril-juillet et octobre-novembre avec des pluviométries moyennes respectives de 1310 et 325 mm) et deux saisons sèches (août-septembre et décembre-mars avec des pluviométries moyennes respectives de 120 et 270 mm).

La température moyenne est de 26,4°C, la moyenne des minima étant de 22,5°C et celle des maxima de 30°C.

L'humidité relative moyenne varie de 64% en janvier à 76% en juin.

C'est en août que le rayonnement solaire global est le plus bas (136 W.m^{-2}) et en mars qu'il est le plus élevé avec 226 W.m^{-2} (Station météorologique O.R.S.T.O.M. Adiopodoumé, 1948-1981).

Sous ombrière à 50%, l'humidité relative est en général supérieure à 70%; les températures moyennes varient de 25 à 32°C et le rayonnement solaire de 60 à 250 W.m^{-2} .

b) Phase d'acclimatation

Les plantules sont repiquées en godets (segments de tube PVC) de 250 ml disposés dans des miniserres BHR (Société Bouillard), à raison de 30 godets par serre, sur un mélange de terre sableuse, traitée à la chaleur humide à 80°C pendant 6 h, et de bourre broyée de noix de coco, dans les proportions 1/3-2/3 (Tab. 5).

Ce second composant (mésocarpe fibreux) a été préalablement tamisé à 4 mm pour éliminer les fibres. Après repiquage, le mélange est saturé d'eau et le couvercle des miniserres fermé. L'humidité relative est maintenue à saturation pendant une semaine.

Le couvercle des mini-serres est ensuite relevé progressivement, en deux jours, en fonction de l'humidité extérieure maintenue par des aspersion. L'acclimatation dure environ deux semaines.

c) Phase d'élevage

Les plants sont repiqués en motte dans des seaux en plastique contenant 2 litres du mélange de terre de forêt et de bourre de coco broyée non tamisée dans les mêmes proportions que précédemment.

La nutrition du bananier, pendant l'élevage, a été estimée par rapport aux besoins du bananier adulte. D'après Martin-Prevel et Charpentier (1963), les apports devraient être en moyenne de 10 à 20 fois supérieurs aux besoins : les besoins en potassium sont assez élevés ($\text{K}^+ = 8823 \text{ meq}$) et l'azote est utilisé immédiatement ($\text{NO}_3^- = 6428 \text{ meq}$); les besoins en phosphore ne sont pas importants ($\text{H}_2\text{PO}_4^- = 303 \text{ meq}$). L'apport de l'azote doit donc être échelonné, ce qui nous a fait opter pour l'emploi d'un engrais à libération lente. Nous avons pallié le défaut de potassium par du KCl. Les doses ont été calculées en retenant l'équilibre N-P-K de Martin-Prevel & Charpentier pour la culture hydroponique du bananier, mais en se basant sur des apports 4 fois inférieurs. Ainsi, la fertilisation est assurée d'une part par incorporation dans le substrat d'un engrais à libération lente (9g d'Osmocote 18-11-10) et de chlorure de potassium (13 g), d'autre part par pulvérisations trois fois par semaine d'engrais foliaire (Bayfolan 0,2%).

Tableau 5 : composition du substrat pour l'acclimatation et l'élevage en serre des vitro-plants de bananier.

ANALYSE		TERRE	COCO
GRANULOMETRIE	Refus > 2 mm	0,00	
	Argile 0-2 µm	9,80	
	Limons fins 2-20 µm	2,10	
	Limons grossiers 20-50 µm	3,30	
	Sables fins 50-200 µm	23,10	
	Sables grossiers 200-2000 µm	60,10	
COMPLEXE ABSORBANT meq/100 g avec 20 g de sol et mg++ 250 ml de CH ₃ COO (NH ₄) MpH 7	Ca++	0,57	3,26
	Mg++	0,22	4,53
	K+	0,02	8,07
	Na+	0,02	6,33
	Total	0,84	22,04
T (Ca à pH 7) 100 S/T		4,65	30,10
		18,07	74,18
CATIONS DE RESERVE meq/100 g	Ca++	1,21	6,29
	Mg++	1,89	6,78
	K+	1,2	10,56
	Na+	0,54	7,16
	Total	4,84	30,79
FERTILITE	P ₂ O ₅ Ass. Olsen		0,1%
	P ₂ O ₅ Total NO ₃ H	0,13%	0,13%
pH	pH H ₂ O	4,70	6,90
	pH KCl	3,90	6,26
MATIERE ORGANIQUE (%)	Totale	1,90	29,34
	C	11,18	17
	N	0,63	0,28
	C/N	17,74	60,71
RAPPORT SOL/EAU	Humidité 105°C	1%	11,10%
	Perméabilité		35,04 cm/h.
Capacité de rétention du mélange 1/3-2/3		0 à 10 cm	72,20%
		10 à 20 cm	42,30%

L'autre facteur limitant est le besoin en eau. En effet, compte-tenu de l'ETM élevée du bananier adulte en plantation (Meyer & Schoch, 1976), de la surface foliaire des vitroplants (0,2 m²) et

de la faible capacité de rétention en eau du substrat (Tab. 5), nous avons eu recours à une aspersion et à des irrigations fréquentes mais de faibles volumes (50 ml/plant/jour).

Pendant cette période, on assiste au passage d'une forme juvénile à une forme adulte : les feuilles allongées et pointues deviennent larges et arrondies, et un système de racines primaires épaisses et de racines secondaires disposées en peigne apparaît. Les plants atteignent, 2 mois après le transfert, 30 à 40 cm de haut pour 8 feuilles; ils peuvent alors être transférés au champ. Dans les conditions optimales de multiplication et de culture que nous avons pu déterminer, nous obtenons, après le sevrage des pousses en pépinière, un taux de reprise proche de 100%.

Ainsi, les trois stades de production des vitro-plants de bananiers (plants en culture in vitro, plants en phase d'acclimatation et plants en phase d'élevage) ont été utilisés comme systèmes expérimentaux d'élevage des nématodes et d'étude de leur pathogénie.

2. OBTENTION ET ELEVAGE DES PARASITES

2.1. Prélèvement des échantillons en bananeraie

Selon la méthode d'échantillonnage décrite par Quénéhervé et Cadet (1986), tous les organes du bananier (pied-mère et rejets) sont séparés les uns des autres et regroupés par génération, après arrachage complet de la plante (Fig. 7). Les racines sont prélevées au hasard autour des bulbes.

2.2. Extraction des nématodes

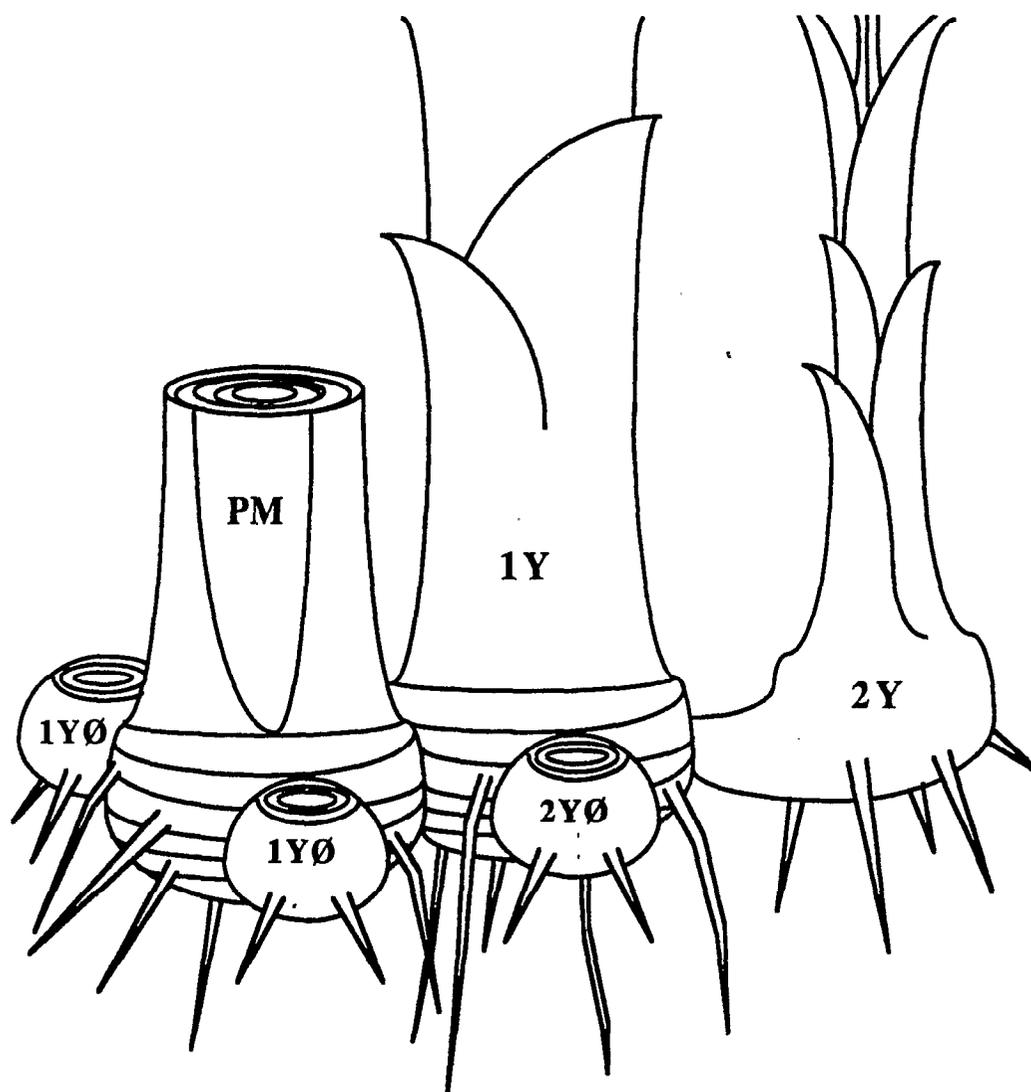
a) Extraction à partir du sol

Le principe utilisé est la séparation densimétrique des particules par élutriation du sol, selon la technique de Seinhorst (1962).

b) Extraction à partir des racines en chambre à brouillard

La méthode suivie consiste en une extraction des nématodes des racines placées dans une chambre à brouillard, selon la technique de Seinhorst (1950).

Figure 7 : agencement des générations successives des rejets d'un bananier.



PM = pied mère; 1,2 = génération; Y = rejet; Ø = rejet recépé

c) Extraction à partir des racines à l'eau oxygénée

La technique employée est celle de Gowen et Edmunds (1973). Nous l'avons appliquée pour l'extraction des nématodes contenus dans les lésions racinaires. Après lavage des racines à l'eau, les fragments racinaires qui présentent des lésions sont déposés dans des tubes à essais contenant 10 ml d'une solution d'eau oxygénée (H_2O_2 30%) à 1% et placés à l'obscurité à 27-30°C. Les nématodes sont identifiés 24 heures après.

2.3. Elevage des nématodes

a) Elevage monoxénique

Après extraction à partir des racines ou des cortex de souches de bananiers ou de sol de bananeraie, les nématodes sont isolés espèce par espèce et sont trempés pendant 18 heures dans une solution antibiotique de sulfate de streptomycine à 0,1%. Après un rinçage dans l'eau distillée stérile, ils sont déposés en goutte à la surface des milieux de culture à raison de 10 femelles par pousse. Les élevages sont placés sous les mêmes conditions physiques de température et de lumière que la culture des explants végétaux seuls.

- sur rondelles de carotte

Nous avons appliqué cette technique pour *R. similis* et l'avons empruntée à plusieurs auteurs (O'Bannon & Taylor, 1968; Boncato & Davide, 1980; Koshy & Sosamma, 1980; Reise *et al.*, 1987). Des racines tubérisées de carottes (*Daucus carota*) sont lavées à l'eau puis immergées 10 secondes au plus dans de l'éthanol à 95°, et enfin flambées très rapidement. Après épluchage des carottes, plusieurs rondelles d'environ 1 cm d'épaisseur sont coupées et déposées dans des flacons, à la surface du milieu composé d'agar 1% en solution aqueuse (pH 5,8). Les cultures sont placées à l'obscurité, à 28°C. Les nématodes sont inoculés après une semaine de culture.

- sur racines excisées de gombo

Nous avons appliqué cette technique à *R. similis* et *H. pararobustus* et l'avons empruntés à Feder (1958), Feder *et al.* (1962), et Myers *et al.* (1965). Après stérilisation de 100 graines de gombo (*Abémoschus esculentus*) dans 100 ml de chlorure mercurique 0,2% pendant 2 min, et triple rinçage à l'eau distillée stérile, les graines sont mises à germer en boîtes de Pétri, sur le milieu minéral de base de Murashige et Skoog (1962) complété avec 20 g.l⁻¹ de saccharose, 0,5M de kinétine et 0,5M d'acide indolyl acétique, et solidifié avec 1,5% d'agar. Les cultures sont placées à l'obscurité à 28°C. Après que la racine séminale se soit développée et ramifiée, la partie aérienne des plantules est coupée au ras de la surface du milieu. Les nématodes sont alors inoculés.

Nous n'avons pas pu élever *H. multicinctus* à l'aide de cette méthode. Elle représente cependant la première technique d'élevage *in vitro* d'*H. pararobustus*.

- sur pousses feuillées et enracinées de bananier

La seule référence d'élevage de nématodes parasites du bananier sur tissus de cette plante est celle de Brown & Vessey (1985) qui ont élevé *R. similis* et *H. multicinctus* sur cal de pulpe de banane. Ces auteurs ont noté qu'une semaine après inoculation, l'inoculum de *R. similis* s'était multiplié, alors que les *H. multicinctus* n'avaient pas survécu. Ils attribuèrent

ce résultat à la biologie différente de ces deux nématodes. Aucune expérimentation n'a encore été entreprise avec *H. pararobustus*. Nous avons inoculé les trois espèces sur pousses feuillées et enracinées de bananier cv.'Poyo' cultivées dans les conditions physico-chimiques décrites précédemment (cf.§ 1.1.) à raison de 10 femelles par pousse.

b) Elevage en serre sur bananier

H. multicinctus n'ayant pu être élevé *in vitro*, il a été extrait du sol ou des racines de bananiers. *R. similis* et *H. pararobustus* provenaient des élevages monoxéniques. Les nématodes ont été inoculés aux vitro-plants de bananiers en phase d'élevage, 3 semaines après le transfert des vitro-plants en serre, soit après 1 semaine d'élevage. La taille de l'inoculum varie selon les expérimentations.

2.4. Isolement et culture axénique des champignons

L'isolement des champignons associés aux nématodes est réalisé à partir des racines de bananiers cv. 'Poyo' collectées au champ. Des fragments racinaires, qui présentent des lésions superficielles, sont choisis, lavés à l'eau et désinfectés en surface pendant 2 minutes dans une solution d'hypochlorite de sodium (NaOCl 1%), puis 2 minutes dans une solution de sulfate de streptomycine à 0,7%, et enfin rincés à l'eau distillée stérile.

Les lésions racinaires, tirets rouge-brun longs de 0,5 cm au plus, sont prélevées, ouvertes longitudinalement, puis déposées en boîtes de Pétri sur milieu malt à 2% complété en sulfate de streptomycine à 0,3%, et gélosé à 1,5% d'agar.

2.5. Inoculation *in vitro* combinée des nématodes et des champignons

Deux semaines après inoculation des nématodes issus d'élevages monoxéniques, les champignons sont inoculés à la surface des milieux, à l'aide d'un enseigneur.

METHODES D'ANALYSE

1. ANALYSES MINERALES ET ORGANIQUES DES FEUILLES

Les feuilles, séchées et broyées, sont passées au four à 450°C. Les cendres sont minéralisées à l'acide chlorhydrique et à l'acide fluorhydrique. Les concentrations en calcium (Ca), magnésium (Mg) et potassium (K) sont déterminées par spectrométrie d'absorption atomique. Le phosphore (P) est analysé par spectrométrie d'émission de plasma. Le carbone (C) et l'azote (N) sont déterminés par chromatographie gazeuse après combustion des extraits à 1100°C. Toutes les concentrations sont exprimées en pourcentage de matière sèche.

2. ANALYSES BIOCHIMIQUES

2.1. Dosage des chlorophylles a et b et des carotènes totaux

La troisième feuille émise avant la dernière, notée "Feuille III" d'après la numérotation citée par Lassoudière (1978), est prélevée, et un fragment de limbe de 1g est coupé au niveau de la partie centrale de la feuille correspondant à la zone de "l'échantillon international de référence EIR" décrit par Martin-Prével (1980). Ce fragment est destiné au dosage des chlorophylles a et b, et des carotènes totaux.

Les pigments sont extraits selon la technique de McKinney (1941). Un gramme de limbe frais est broyé à froid à l'ultra-turax, dans 20 ml d'acétone à 80%. Après 10 min de centrifugation à environ 15 000 t.min⁻¹, le surnageant est récupéré et dosé au spectrophotomètre à 470, 646 et 663 nm dans des cuves en quartz de 1 ml et de 10 mm de trajet optique. Les concentrations (µg.ml⁻¹ d'extrait) en chlorophylles et carotènes sont calculées d'après les formules de Lichtenthaler & Wellburn (1983) :

$$[\text{Chlorophylles a}] = 12,21 \text{ DO}_{663} - 2,81 \text{ DO}_{646}$$

$$[\text{Chlorophylles b}] = 20,13 \text{ DO}_{646} - 5,03 \text{ DO}_{663}$$

$$[\text{Carotènes}] = (1\ 000 \text{ DO}_{470} - 3,27 \text{ Ca} - 104 \text{ Cb})/229$$

puis exprimées en µg.mg⁻¹ de matière sèche.

2.2. Dosage des phénols

Badra & Elgindi (1979) préconisent un trempage des racines pendant 48 heures dans de l'éthanol à 95°, à 5°C. Une technique plus rapide consiste à broyer 1g de racine à l'ultra-turax dans 20 ml d'éthanol à 95°, à 5°C (Ferraz *et al.*, 1984), de filtrer les débris végétaux à travers un kleenex, puis de centrifuger 10 min à 15 000 t.min⁻¹. L'extrait est conservé à -18°C.

Le dosage colorimétrique utilise le réactif de Folin & Ciocalteu (Marigo, 1973) en solution aqueuse (pH 7). L'extrait (0,5 ml) est dosé en solution dans l'eau (6,5 ml) avec 1ml de réactif. Après 3 min d'agitation, la réaction est arrêtée avec 2 ml d'une solution à 20% de carbonate de sodium. La lecture est 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 à 1 mg.ml⁻¹. Les dosages sont réalisés en cuves à usage unique de 1 ml et de 10 mm de trajet optique. La concentration en phénols totaux est exprimée en µg.g⁻¹ de matière sèche.

2.3. Dosage de l'acide indol-3 acétique

Il s'agit plus exactement du dosage de l'acide indol-3 acétique (AIA) avec ses produits d'oxydation. Un gramme de racine est broyé à l'ultra-turax dans 20 ml d'éthanol à 95°, à 5°C (Meudt & Gaines, 1967). Les débris végétaux sont filtrés à travers un kleenex, puis l'extrait est centrifugé 10 min à 15 000 t.min⁻¹ et le surnageant est conservé à -18°C.

Le dosage colorimétrique utilise le réactif de Salkowsky (Pilet, 1961), composé de 368 ml.l⁻¹ d'H₂SO₄ pur et de 18 ml.l⁻¹ de FeCl₃ 0,5M, en solution aqueuse. L'extrait (2 ml) est dosé avec 2 ml de réactif. La lecture est faite au spectrophotomètre à 528 nm après 1 heure à l'obscurité, à température ambiante, par rapport à une gamme étalon d'AIA à 1 mg.ml⁻¹ en solution dans l'éthanol à 95°. Les dosages sont réalisés en cuves à usage unique de 1 ml et de 10 mm de trajet optique. La concentration en indols totaux est exprimée en µg.g⁻¹ de matière sèche.

2.4. Mesure des activités enzymatiques

2.4.1. Mise en évidence d'une activité enzymatique

Afin de mettre en évidence l'existence d'une activité enzymatique dans le matériel végétal, trois milieux réactionnels témoins sont réalisés pour chaque enzyme étudiée :

- T1 contenant substrat et tampon, témoin d'une éventuelle réaction chimique non enzymatique.
- T2 contenant tampon et extrait enzymatique : la présence du produit final signifierait qu'il est déjà présent dans l'extrait.

- T3 contenant substrat et extrait enzymatique dénaturé par la chaleur, témoin que l'enzyme est nécessaire pour la formation du produit.

Par rapport à ces trois milieux réactionnels témoins, est testé le milieu réactionnel à doser contenant substrat et extrait enzymatique.

Tous les dosages sont réalisés en cuve à quartz de 1ml et de 10mm de trajet optique, à partir d'extraits de 20 ml de tampon contenant 1 g de racines, et sont répétés trois fois pour chaque échantillon.

a) activité peroxydase

L'activité peroxydase (PO, EC 1.11.1.7) est mesurée en utilisant le gaiacol comme substrat (Chance & Maehly, 1955) qui est oxydé par l'eau oxygénée (concentration finale 0,75%) en composé rouge-orangé. Le milieu d'incubation contient le tampon cacodylate de sodium 0,1M additionné de CaCl₂ 5mM (les PO sont calcium dépendantes). La cinétique de la réaction est enregistrée au spectrophotomètre à 470 nm.

b) activité polyphénol oxydase

L'activité O-diphénol oxydase (O-DPO, EC 1.14.18.1) est mesurée en utilisant la DOPA comme substrat (Bzrozowska *et al.*, 1978), oxydée en composé gris-noir. Le milieu d'incubation contient le tampon cacodylate de sodium 0,1M additionné de CaCl₂ 5mM (les PPO sont aussi calcium dépendantes). La cinétique de la réaction est enregistrée au spectrophotomètre à 480 nm.

c) activités phénylalanine et tyrosine ammonia-lyases

Les activités phénylalanine ammonia-lyase (PAL, EC 4.3.1.5) et tyrosine ammonia-lyase (TAL, EC 4.3.1.6) sont mesurées en utilisant respectivement la L-phenylalanine (L-Phe) et la L-tyrosine (L-Tyr) comme substrats (Takayoshi & Kawamura, 1964). Le principe réactionnel consiste en une désamination des acides aminés en acides précurseurs des lignines:



Le milieu d'incubation contient le tampon borate 0,1M. La cinétique de la réaction est enregistrée au spectrophotomètre à 270 nm pour l'acide cinnamique et à 333 nm pour l'acide coumarique, après avoir ajouté 100 µl d'HCl 5N pour 1 ml de milieu de réaction, afin d'arrêter la réaction, et avoir fait sédimenter les protéines par centrifugation à 10 000 g pendant 5 min.

2.4.2. Recherche des conditions optimales pour la mesure des activités enzymatiques

Bien que les protocoles expérimentaux soient au point pour la plupart des activités enzymatiques mesurées, il a été nécessaire d'adapter les conditions expérimentales aux tissus de racines de bananier.

a) linéarité en fonction du temps

- peroxydase : le tampon est ajusté à pH 5,5, et la concentration finale en gaiacol est 80mM. Le milieu réactionnel est composé de 950 µl de substrat et 50 µl d'extrait enzymatique. Les mesures sont faites toutes les 30 s pendant 7 min.

- polyphénol oxydase : le tampon est ajusté à pH 7,5 et la concentration finale en DOPA est 50mM. Le milieu réactionnel est composé de 900 µl de substrat et 100 µl d'extrait enzymatique. Les mesures sont faites toutes les minutes pendant 15 min.

- phénylalanine et tyrosine ammonia-lyases : le tampon est ajusté à pH 9. Les concentrations finales sont de 20mM en L-Phe et de 10mM en L-Tyr. Les milieux réactionnels sont composés respectivement de 800 et 700 µl de chacun des substrats et de 200 et 300 µl d'extrait enzymatique. Plusieurs mesures sont faites pendant 3 heures.

Les activités sont exprimées en mDO.

b) effet du pH

- peroxydase : le tampon cacodylate 0,1M ajusté aux pH 5 - 5,5 - 6 - 6,5 et 7 est comparé au tampon citrate 0,1M ajusté aux pH 3 - 3,5 - 4 - 4,5 - 5 - 5,5 et 6. La concentration finale en gaiacol est 80mM. Le milieu réactionnel est composé de 950 µl de substrat et 50 µl d'extrait enzymatique. La mesure est faite après 1 min de réaction.

- polyphénol oxydase : le tampon cacodylate 0,1M ajusté aux pH 5,5 - 6 - 6,5 - 7 et 7,5 est comparé au tampon phosphate 0,2M ajusté aux pH 6 - 6,5 - 7 - 7,5 et 8. La concentration finale en DOPA est 50mM. Le milieu réactionnel est composé de 900 µl de substrat et 100 µl d'extrait enzymatique. La mesure est faite après 1 min de réaction.

- phénylalanine et tyrosine ammonia-lyases : le tampon borate 0,1M ajusté aux pH 8 - 8,5 - 9 - 9,5 et 10 est comparé au tampon Tris HCl 0,1M ajusté aux pH 7 - 7,5 - 8 - 8,5 et 9. Les concentrations finales sont de 20mM en L-Phe et de 10mM en L-Tyr. Les milieux réactionnels sont composés respectivement de 800 et 700 µl de chacun des substrats et de 200 et 300 µl d'extrait enzymatique. La mesure est faite après 90 min de réaction.

Les activités sont exprimées en $\text{mDO} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{ml}^{-1}$ d'extrait racinaire.

c) évaluation du volume optimal des extraits enzymatiques à doser

Le but étant la standardisation de l'expérimentation, nous n'avons pas cherché à connaître la concentration protéique des extraits, mais nous nous sommes cantonnés à évaluer les volumes d'extraits enzymatiques à doser.

- peroxydase : le tampon cacodylate 0,1M est fixé à pH 6, et la concentration finale en gaiacol est 80mM. Les volumes d'extraits enzymatiques varient de 10 à 300 µl pour 1000 µl de milieu réactionnel. La mesure est faite après 1 min de réaction.

- polyphénol oxydase : le tampon cacodylate 0,1M est fixé à pH 7,5, et la concentration finale en DOPA est 50mM. Les volumes d'extraits enzymatiques varient de 30 à 200 µl pour 1000 µl de milieu réactionnel. La mesure est faite après 1 min de réaction.

- phénylalanine et tyrosine ammonia-lyases : le tampon borate 0,1M est fixé à pH 8,8, et les concentrations finales sont de 20mM en L-Phe et de 10mM en L-Tyr. Les volumes d'extraits enzymatiques varient de 50 à 500 µl pour 1000 µl de milieu réactionnel. La mesure est faite après 90 min de réaction.

Les activités sont exprimées en mDO.min⁻¹.

d) concentration du substrat

- peroxydase : le tampon cacodylate est fixé à pH 6. Le milieu réactionnel est composé de 50 µl d'extrait enzymatique et de 950 µl de substrat dont la concentration finale varie de 2,5 à 100mM. La mesure est faite après 1 min de réaction.

- polyphénol oxydase : le tampon cacodylate est fixé à pH 7,5. Le milieu réactionnel est composé de 100 µl d'extrait enzymatique et de 900 µl de substrat dont la concentration finale varie de 5 à 40mM. La mesure est faite après 1 min de réaction.

- phénylalanine et tyrosine ammonia-lyases : le tampon borate est fixé à pH 8,8. Les milieux réactionnels sont composés de 200 et 300 µl d'extrait enzymatique pour respectivement 800 et 700 µl de L-Phe et L-Tyr dont les concentrations finales varient de 1 à 50mM. La mesure est faite après 90 min de réaction.

Les activités exprimées en mDO.min⁻¹.ml⁻¹.

3. ANALYSES HISTOLOGIQUES

3.1. Coloration des nématodes dans les racines

Il est possible d'observer les nématodes *in situ* dans les racines par coloration. Byrd *et al.* (1983) ont développé une technique utilisant l'hypochlorite de sodium à 1,5% pour la décoloration des racines. Les nématodes sont colorés à la fuchsine acide $3,5\text{g.l}^{-1}$ en solution dans l'acide acétique dilué à 25%.

Les racines sont conservées dans de la glycérine acidifiée par l'acide chlorydrique 5N puis étalées entre deux plaques de verre pour l'observation.

3.2. Histologie des tissus parasités

Les observations des tissus et des nématodes en microscopie photonique ont été effectuées à partir de coupes confectionnées soit manuellement sur tissus frais ou fixés, soit mécaniquement à l'aide d'un microtome sur tissus fixés.

Dans ce second cas, les tissus ont subi plusieurs traitements (Johansen, 1940). Les racines étaient immergées dans une solution fixatrice préparée à base d'éthanol à 70° (90%), d'acide acétique (5%) et de formaldéhyde à 37% (5%). Les échantillons ont été déshydratés dans des bains d'éthanol de degrés croissants (entre 50 et 100°). Après remplacement de l'éthanol par le toluène, les échantillons étaient progressivement imprégnés par de la paraffine en passant dans deux bains intermédiaires de toluène/paraffine, dans les proportions 2/1 puis 1/2. Enfin, les échantillons ont été inclus dans la paraffine. Des coupes semi-fines (15-20 μm) ont été réalisées à l'aide d'un microtome et déposées sur une lame dans une solution d'adhésif de Haupt (gélatine 10g.l^{-1} , phénol 20g.l^{-1} et glycérine 15ml.l^{-1}) avec quelques gouttes de formaldéhyde à 4%.

Les coupes de tissus frais ou fixés sont placées dans des bains de coloration spécifiques des éléments recherchés.

a) Nématodes et tissus lignifiés

Les coupes de tissus frais ou fixés ont été colorées à la safranine et au fast-green (Berlyn & Miksche, 1976). La safranine colore les parois cellulaires lignifiées en rouge alors que le fast-green teint les parois cellulaires en vert. Une autre technique a consisté à tremper des coupes de tissus frais dans du bleu coton en solution dans du lactophénol, ceci pour colorer les nématodes (De Guiran, 1960), mais aussi les champignons qui pourraient être présents dans les tissus atteints (Langeron, 1945).

b) Localisation tissulaire des phénols

Les échantillons frais ont été plongés pendant 4 jours dans une solution de bichromate de potassium à 3% (11v.) et de formaldéhyde à 37% (4v.) selon la méthode de Regaud (Langeron, 1949). Une post-chromatisation de 7 jours a ensuite été réalisée dans une solution de bichromate de potassium seul. Les substances phénoliques apparaissent de couleur brune.

c) Localisation tissulaire des peroxydases

Les peroxydases (PO) catalysent le transfert d'ions H^+ d'un donneur (la benzidine, par exemple) vers un accepteur (l'eau oxygénée). Le procédé suivi est celui d'Isaac & Winch (1947) : les coupes de tissus frais ont été plongées dans un tampon phosphate 0,1M (pH 6) contenant 0,75 ml.l⁻¹ d'eau oxygénée 30% et 0,01M de benzidine. L'addition de 5% de chlorure d'ammonium précipite le produit de la réaction et augmente la résolution. L'activité PO est révélée par une coloration bleue.

d) Localisation tissulaire des polyphénol oxydases

Ces enzymes (PPO) ont été révélées en présence de 3,4-dihydroxyphénylalanine (DOPA) selon la technique de Bloch (Policard *et al.*, 1957) : les tissus frais ont été placés 24 heures à l'obscurité dans une solution aqueuse à 0,2% de DOPA. L'activité PPO se traduit par une coloration noirâtre.

MESURES DE LA VEGETATION

1. EXPERIMENTATION EN VASES DE VEGETATION

1.1. Mesures en cours d'expérimentation

Des mesures hebdomadaires ont permis de suivre l'évolution du nombre total de feuilles émises, de la surface foliaire de chaque feuille estimée en fonction de la longueur L du limbe et de sa plus grande largeur l par la formule de Simmonds $S = 0,8.L.l$ (Stover & Simmonds, 1987), du rapport foliaire L/l , et du diamètre des faux troncs au niveau du collet.

1.2. Mesures en fin d'expérimentation

a) Sur le système foliaire :

Le poids frais P_f du reste du limbe, et son poids sec P_s (après séchage pendant 12 heures à 120°C) ont été mesurés pour déterminer la proportion de matière sèche P_s/P_f .

b) Sur le système racinaire :

Un indice de densité racinaire a été calculé par le rapport du nombre total de racines sur le diamètre du bulbe portant ces racines. La densité du système racinaire secondaire a été estimée par le rapport du nombre total de racines secondaires sur la longueur du fragment de racine principale porteur de ces racines secondaires. Les poids frais et sec des deux types de racines ont été mesurés. Ces mesures ont été faites sur une racine primaire par plant.

Les protocoles expérimentaux de cette étude sont schématisés sur la figure 8.

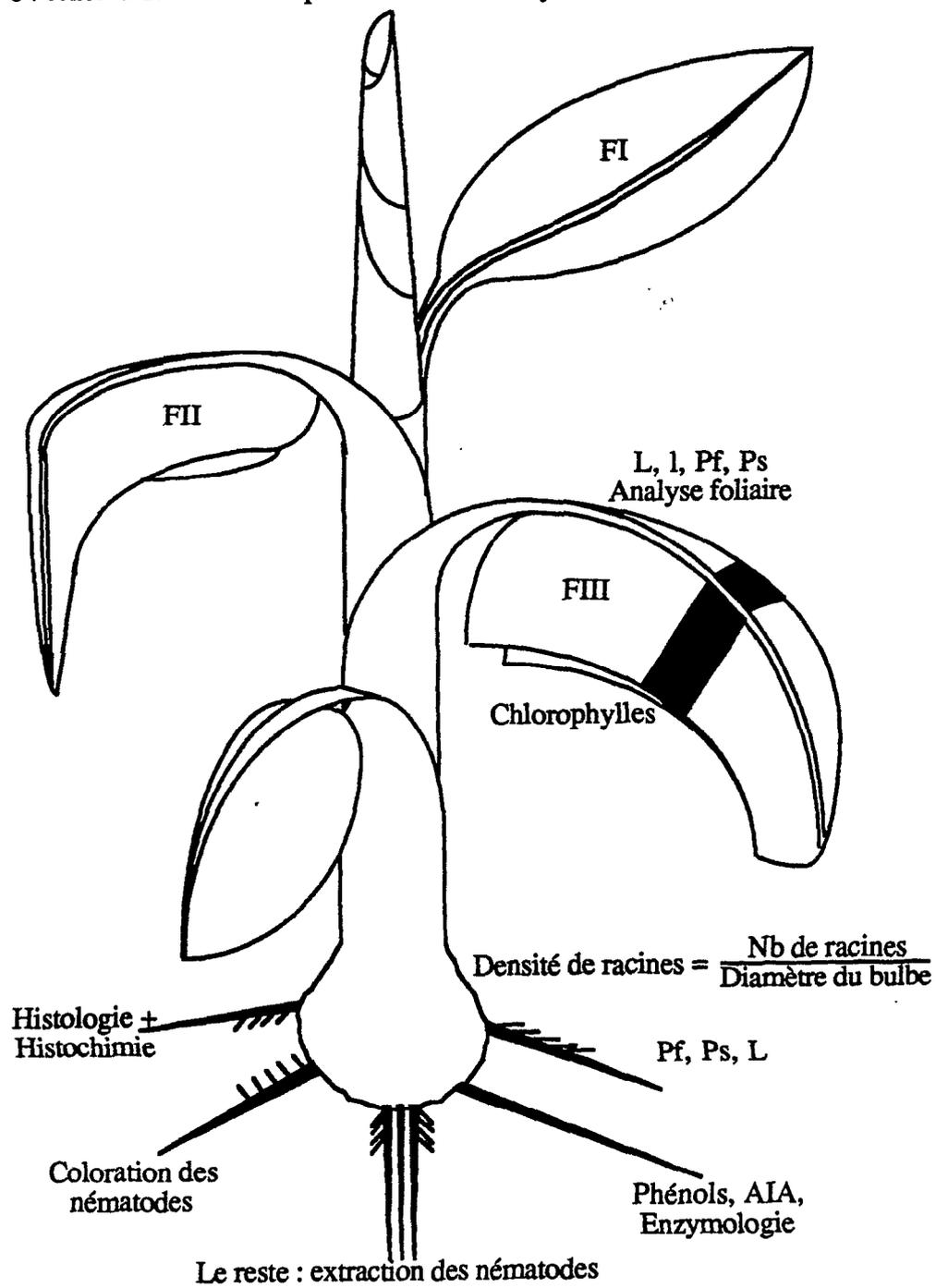
2. EXPERIMENTATION EN BANANERAIE

2.1. Le dispositif

Le dispositif expérimental *in situ* était installé en blocs de Fisher à six répétitions. Les parcelles élémentaires avaient une surface de 10×12 m.

Les bananiers, tous de la variété Poyo, étaient plantés suivant un espacement de $2 \times 2,5$ m. Cela correspond à une densité de plantation standard de 2000 plants à l'hectare.

Figure 8 : schéma des différents prélèvements et analyses effectués sur un plant de bananier.



2.2. Les mesures

Comme précédemment, elles concernent une évaluation de la densité de racine par bulbe, et une évaluation de la section moyenne des racines primaires estimée par le rapport du volume de la racine (lui même évalué par immersion dans l'eau) sur sa longueur.

RESULTATS

MICROPROPAGATION DU BANANIER ET ELEVAGE MONOXENIQUE DES NEMATODES

1. MICROPROPAGATION DU BANANIER

L'un des buts étant l'élevage *in vitro* des nématodes sur pousses de bananier, il nous fallait trouver les conditions optimales d'élevage des parasites sans toutefois perturber le développement *in vitro* des pousses. Les intrants nutritionnels dans les milieux de culture, tels que les substances de croissance hormonales et les sucres (sources carbonées), ainsi que les conditions de luminosité des substrats, peuvent être des facteurs de perturbation des élevages.

1.1. Multiplication

Pour l'induction des méristèmes et la multiplication de masse, la benzyladénine (BA) a été testée aux concentrations de 4,5 - 9 - 22,5 et 45 μM , en combinaison avec l'acide naphthalène acétique (ANA) à la concentration de 21,5 μM .

L'effet de l'ANA, en combinaison avec la BA, s'est avérée inutile, et l'apport de cette hormone a nécessité une forte concentration de BA (45 μM) pour initier une caulogénèse (Tab. 6). Sans auxine, la concentration la plus élevée de cytokinine a initié des bourgeons adventifs, augmentant ainsi le taux de multiplication, mais les explants se sont hypertrophiés, puis sont morts. Nous avons donc écarté l'emploi de l'ANA, et avons retenu la BA à la concentration de 22,5 μM . Dans ces conditions, le taux de multiplication moyen était de 2,8 toutes les trois semaines, correspondant au rythme des repiquages (Pl. 1a).

1.2. Allongement et enracinement.

Pour améliorer l'allongement et l'enracinement, nous avons testé trois systèmes de culture :

- le premier système (système de référence) consistait à placer les cultures sous une photopériode de 12 heures suivie de 12 heures d'obscurité.

Tableau 6 : effets du complexe acide naphthalène acétique/benzyladénine sur la multiplication axénique des pousses de bananier.

Acide naphthalène acétique (μM)	Benzyladénine (μM)	Apparition de la caulogenèse (jours)	Taux maximal de multiplication
0	4,5	97	1,06
	9	60	2,83
	22,5	52	3,66
	45	45	5,78
21,5	4,5	Callogenèse	Pas de multiplication
	9	Callogenèse	Pas de multiplication
	22,5	Callogenèse	Pas de multiplication
	45	56	1,1

- le second consistait à ajouter 0,5% de charbon actif dans le milieu et à placer les cultures sous les mêmes conditions d'éclairage que précédemment.

- le troisième consistait à couler un opercule de milieu charbonné à 0,5% à la surface des milieux, à placer la base des tubes de culture dans des boîtes opaques afin de protéger le système racinaire de la lumière, et à placer le tout sous les mêmes conditions d'éclairage que précédemment.

Si le charbon entraîne la nécrose des pousses, le système racinaire des survivantes est plus développé (Tab. 7). Dans le cas où seule la surface du milieu est tapissée d'une couche de milieu noirci au charbon actif et la base des récipients placée à l'obscurité, la qualité de l'enracinement est améliorée par un développement accru du système racinaire secondaire (Pl. 1b) et 97,9% des pousses s'enracinent, dont près de 80% en deux semaines (Fig. 9). Dans ces conditions, les plants ont atteint 10 cm de hauteur pour 8 feuilles en 6 à 8 semaines (Pl. 1c) : ils peuvent alors être transférés en pépinière (Pl. 1d).

1.3. Commentaires

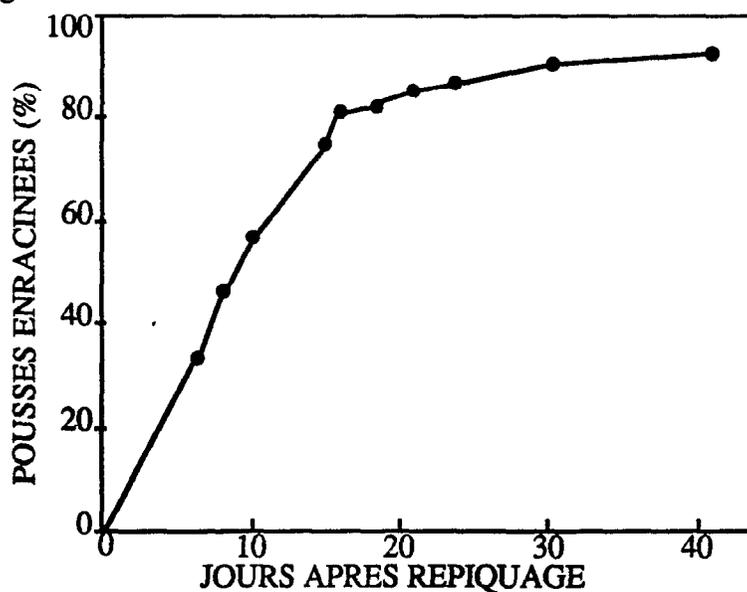
Généralement, les auteurs emploient une auxine, soit en association avec une cytokinine, soit seule, selon la phase de croissance des explants étudiée (caulogenèse ou rhizogenèse). Nos essais montrent que l'usage d'une auxine n'est pas indispensable et que nous pouvons orienter l'organogenèse vers une caulogenèse en présence d'une cytokinine; mais une forte concentration en cytokinine induit des méristèmes adventifs; bien que cela ait permis une production accrue de bourgeons, nous risquons de provoquer des anomalies génétiques pouvant induire des modifications physiologiques ou morphologiques. De toute manière, les fortes concentrations en cytokinine étaient nécosantes à long terme.

Tableau 7 : influence du milieu nutritif et de l'obscurité sur la croissance et l'enracinement axénique des pousses de bananier.

Conditions de culture	Plants nécrosés (%)	Pousses enracinées (%)	Racines primaires			Racines secondaires	
			Nombre	Longueur (cm)	Avec racines secondaires (%)	Nb par racine primaire	Distance entre deux racines (cm)
Milieu MSA	18,7	64,6	7	5,92	42,86	5	3,55
Milieu MSA + charbon 0,5%	35,4	58,3	8	6,07	37,5	11	1,49
Milieu MSA + obscurité	2,1	97,9	8	5,06	50	11	1,04
Test de Kruskal-Wallis			NS	NS	NS	S à 5%	S à 5%

NS = différences non significatives. S = différences significatives. — : groupe homogène.

Figure 9 : évolution du taux d'enracinement *in vitro* à l'obscurité.



L'allongement et l'enracinement sont réalisés au cours d'une même étape sans aucune phytohormone; il semble que le sevrage cytokinique ait un effet identique à une diminution de l'équilibre cytokinine/auxine par addition d'auxine dans le milieu. Ce sevrage offre l'avantage de durcir les pousses en les habituant très tôt à l'absence des phytohormones. L'allongement est aussi favorisé par une diminution de la concentration en saccharose : l'appauvrissement du

milieu de culture en hydrates de carbone se traduit par un accroissement de la surface foliaire, améliorant ainsi la photosynthèse.

Le facteur limitant de l'enracinement est la lumière. Nous avons montré que l'obscurité permettait une meilleure qualité de l'enracinement; le charbon actif, connu pour ses effets adsorbants et régulateurs de la croissance *in vitro* (Wheatherhead *et al.*, 1979) diminue la survie des explants.

Nous avons donc ainsi obtenu un support de culture adapté à l'élevage des nématodes, à savoir des pousses morphologiquement bien constituées (système foliaire très développé, système racinaire très fourni avec racines secondaires), mais surtout physiologiquement capables de vivre déjà en autotrophie partielle vis à vis de la source carbonée, et complète vis à vis des régulations hormonales. Ceci était important à réaliser afin que ces conditions interfèrent le moins possible avec le comportement biologique des nématodes à élever.

2. ELEVAGE MONOXENIQUE DES NEMATODES SUR BANANIER

Le but poursuivi était d'une part d'assurer une production massale et standardisée des nématodes et leur séparation en espèces et en pathotypes, d'autre part de mettre au point un système précoce de criblage des variétés de bananier vis à vis des nématodes parasites.

2.1. Biologie et reproduction des nématodes

Huit jours après l'inoculation *in vitro* de 10 femelles de chacun des trois nématodes sur les pousses de bananier, la coloration des nématodes à la fuchsine acide a clairement montré que les *R. similis* ont profondément pénétré à l'intérieur des racines, et seulement dans les racines primaires (Pl. 2a). Par contre, *H. multincinctus* et *H. pararobustus* (Pl. 2b) n'ont que la partie antérieure de leur corps engagée dans les racines.

Dès les 15 premiers jours après l'inoculation de *R. similis*, nous avons observé un brunissement progressif des plantules (Pl. 2c) qui a débuté par les feuilles externes pour s'étendre ensuite aux feuilles plus internes. Le développement du système racinaire s'est arrêté, et les racines ont rapidement noirci.

Quatre vingt jours après l'inoculation des nématodes, les pousses étaient entièrement brunes et mourantes. Nous avons alors observé qu'un grand nombre de nématodes étaient dispersés dans le milieu de culture, et que beaucoup étaient immobiles et concentrés près des extrémités

racinaires très desquamées. Nous n'avons pas vu de lésions rouge-brun à la surface des racines, comme on les voit au champ. Enfin, l'évaluation des populations finales de nématodes (Tab. 8) a révélé que les populations initiales d'*H. pararobustus* et *H. multincinctus* ne se sont pas multipliées. A l'opposé, nous avons extrait près de 16000 *R. similis* par pousse après 80 jours d'élevage.

Tableau 8 : effectifs moyens des populations de nématodes extraits du milieu nutritif et des racines 80 jours après leur inoculation sur pousses de bananier cultivées *in vitro*.

Nématodes	Nombre de nématodes extraits de la gélose*				Nombre de nématodes extraits des racines*			
	Juveniles	Males	Femelles	Total	Juveniles	Males	Femelles	Total
<i>H. multincinctus</i>	0	1±1	2±1	2±1	6±2	1±1	6±2	13±4
<i>H. pararobustus</i>	2±1	0	5±1	6±2	2±1	0	2±1	4±2
<i>R. similis</i>	179±11	35±5	175±9	387±17	7404±77	1330±35	7113±76	15847±113

* Moyennes de 15 répétitions avec erreurs standard.

2.2. Commentaires

Les observations faites sur ces trois nématodes en élevage monoxénique sur pousses de bananier montrent des différences de comportement et de développement entre *R. similis* d'une part et *H. multincinctus* et *H. pararobustus* d'autre part.

Sur bananiers au champ, *H. pararobustus* et *H. multincinctus* sont connus comme pouvant réaliser leur cycle de développement à l'intérieur des racines (Whitehead, 1959; Zuckerman & Strich-Harari, 1964). Mais, *in vitro*, les rares individus qui pénètrent l'épiderme racinaire se comportent comme des ectoparasites, alors que *R. similis* ne modifie pas son type de parasitisme endoracinaire : ces deux attitudes peuvent expliquer leurs capacités de reproduction. Brown et Vessey (1985) n'avaient pu élever *H. multincinctus* sur cal de pulpe de banane, et ils avaient conclu à l'inadaptation des conditions de culture à la biologie et au type d'habitat de ce nématode. Il s'avère donc que nos conditions d'élevage, très différentes de celles de Brown et Vessey (1985) quant au matériel végétal, mais plus proches quant au milieu de culture, sont aussi inadaptées à l'élevage d'*H. multincinctus* et d'*H. pararobustus*.

Bien que la production de *R. similis* soit excellente grâce à cette technique d'élevage, l'intolérance à *R. similis* est trop forte et la mort des pousses trop rapide comparée au cycle biologique du nématode (3-4 semaines) pour permettre une étude de la pathologie des pousses de bananier. Pour le généticien, ce modèle apparaît donc inadapté au criblage des variétés

comme cela a déjà été fait avec d'autres nématodes (Lauritis, *et al.*, 1982; Orion & Pilowsky, 1984) : seule serait possible la caractérisation des variétés immunes. Il est donc malavisé, par cette technique, de décider du caractère sensible ou résistant des cultivars, ou de comparer plusieurs pathotypes du nématode (capacités reproductives et pathogénicités) sur un même cultivar. Enfin, l'inadaptation de ce système aux autres nématodes parasites du bananier empêche son utilisation comme test précoce et standard de résistance. Pour ces deux raisons essentielles (trop grande sensibilité du matériel végétal à *R. similis*, et non développement des deux *Hoplolaimidae*), nous avons été contraints d'abandonner ce système d'étude, pour nous servir plutôt des vitro-plants en vases de végétation, plus proches des conditions naturelles.

Il apporte cependant des indications intéressantes sur les modalités du parasitisme de *R. similis*. En effet, la mort rapide des pousses inoculées avec ce nématode prouve son effet pathogène sur bananier. Mais, nous n'avons pas observé de coloration des lésions qui est due *in vivo* à l'oxydation de composés phénoliques présents dans les racines de bananier. Trois hypothèses peuvent être avancées :

- les processus du métabolisme secondaire ne seraient pas initiés par *R. similis*; *in vivo*, ils seraient provoqués par d'autres pathogènes comme des champignons ou des bactéries présents dans la rhizosphère du bananier. Cette hypothèse sera écartée à la suite des observations que nous avons faites ultérieurement (cf. chapitre suivant), et qui ont révélé la présence majoritaire des nématodes seuls.
- *R. similis* est capable d'initier le métabolisme secondaire, mais la manifestation colorée de l'oxydation des phénols ne se ferait pas dans les conditions de moindre aérobose des milieux gélifiés.
- la composition phénolique des racines ou, tout simplement, la physiologie des pousses de bananiers cultivées *in vitro* sont différentes de celles de plants de bananiers cultivés en vases de végétation ou en bananeraie. Il est vrai qu'à ce stade, le matériel végétal présente une forme juvénile (système racinaire chevelu et fin, feuilles allongées et pointues), la forme adulte (système racinaire épais implanté radialement sur un bulbe, feuilles larges à extrémité arrondie) n'apparaissant que beaucoup plus tard au cours de l'élevage des pousses en serre.

3. SYNTHÈSE

Depuis environ 30 années, les chercheurs pratiquent couramment des élevages monoxéniques sur tissus végétaux et utilisent ce système pour l'étude de la pathologie des nématodes phytoparasites. Près de 60 espèces différentes, appartenant à 15 familles, ont été travaillées. Mais, les 3/4 des travaux n'ont porté que sur la moitié des espèces appartenant à 3 familles, celle des *Heteroderidae*, celle des *Pratylenchidae* et celle des *Tylenchidae*. Plus encore, pour chaque famille respectivement, seuls *Meloidogyne incognita*, *Pratylenchus penetrans* et *Ditylenchus dipsaci* ont fait l'objet de la majorité des essais. C'est dire, malgré l'apparente diversité des travaux, la pauvreté des enseignements acquis. Il faut noter aussi que seuls 10% des travaux concernent des nématodes ectoparasites avec un taux de réussite faible.

On constate en fait que la quasi totalité des essais a été pratiquée sur milieu gélosé, milieu assez anaérobie, et que tous les milieux nutritifs utilisés sont plus adaptés à la culture du matériel végétal qu'aux nématodes, cela malgré de nombreuses modifications des milieux de base; pour mémoire, on dénombre actuellement 18 solutions minérales utilisées pour l'élevage monoxénique des nématodes, presque toutes dérivées de 4 d'entre elles, celle de Knop, de White (1943), de Steinhart *et al.* (1961), et de Murashige et Skoog (1962). Les modifications essentielles apportées à ces solutions résident dans les concentrations des macro-éléments (sans changement des balances ioniques), et dans le choix des micro-éléments et des éléments organiques.

Comment expliquer les mauvais résultats obtenus avec les ectoparasites ? En 1971, Zuckerman constatait que des nématodes des genres *Belonolaimus*, *Criconemoides*, *Helicotylenchus*, *Hemicycliophora*, *Paratylenchus*, *Longidorus*, *Trichodorus*, ou *Xiphinema*, n'avaient encore pu être élevés monoxéniquement. Or il fut découvert que de nombreux facteurs (tels que la qualité d'hôte du tissu végétal, ou la composition des milieux) pouvaient affecter à la fois le comportement et le développement des nématodes en élevage, comme le déterminisme sexuel (Viglierchio & Croll, 1968), ou le taux de reproduction (McClure & Viglierchio, 1966). Ces facteurs, encore inconnus chez les nématodes phytoparasites, seraient, par exemple dans le cas de *Caenorhabditis briggsae*, nématode libre du sol, des substances de type protéique telle une globuline (Sayre *et al.*, 1961). On comprend alors que les nématodes endoparasites, qui peuvent réaliser la totalité de leur cycle biologique à l'intérieur des tissus en culture et y trouver toutes les conditions adaptées à leur développement, sont moins touchés que les nématodes ectoparasites qui doivent réaliser obligatoirement presque tout leur cycle dans le substrat.

Cette étude a montré que R. similis est pathogène, et qu'il conserve en monoxénie son comportement biologique endoparasite connu in vivo. Mais la coloration des lésions n'apparaît pas. D'autre part, H. multicinctus et H. pararobustus ne sont pas parasites in vitro sur bananier.

Deux voies de recherche complémentaires ont été ensuite envisagées. L'une concerne l'identification du contenu des lésions de racines de bananier en nématodes et champignons afin de voir *in situ* la contribution respective de chacun des deux protagonistes dans l'établissement des lésions, suivie d'une vérification du caractère pathogène des nématodes en l'absence de tout autre parasite, réalisée en conditions *in vitro*. L'autre concerne l'étude des effets histophysiologiques de chacun des trois nématodes sur les vitro-plants de bananiers, en relation avec le développement des populations, et en fonction de la sensibilité de deux variétés.

Planche 1 : Micropropagation du bananier.

a : touffe de bourgeons feuillés de bananier en phase de multiplication.

b : système racinaire de bananier obtenu *in vitro*.

c : micropropagation du bananier :

1-2 = phases d'initiation du bourgeonnement.

3-6 = phases de multiplication et de production massale.

7-9 = phases simultanées d'allongement et d'enracinement.

d : acclimatation des pousses de bananier en serre.

Planche 1 : Micropropagation du bananier.

a : touffe de bourgeons feuillés de bananier en phase de multiplication.

b : système racinaire de bananier obtenu *in vitro*.

c : micropropagation du bananier :

1-2 = phases d'initiation du bourgeonnement.

3-6 = phases de multiplication et de production massale.

7-9 = phases simultanées d'allongement et d'enracinement.

d : acclimatation des pousses de bananier en serre.

Planche 1

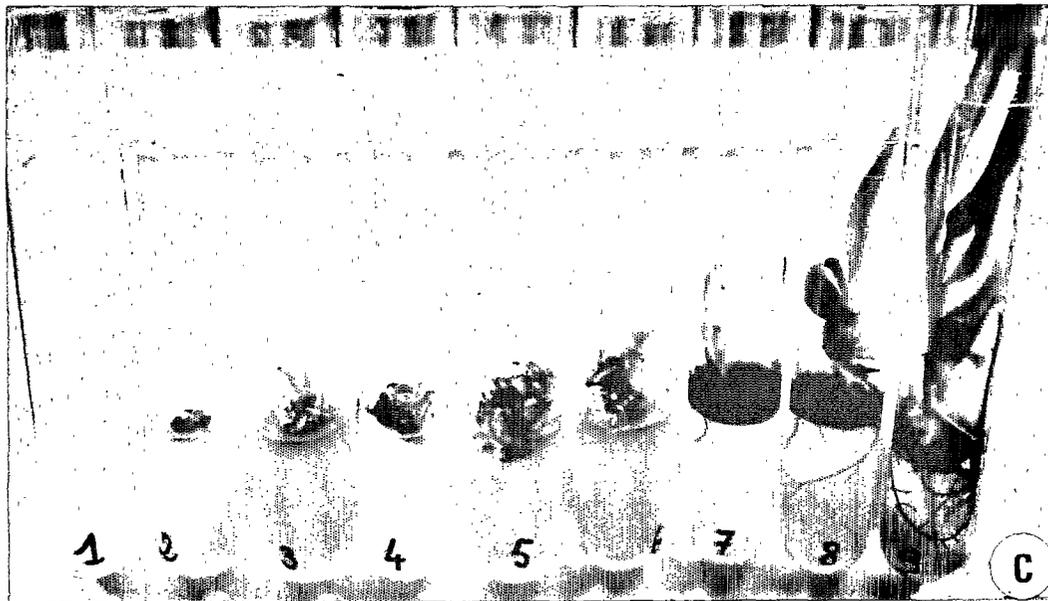
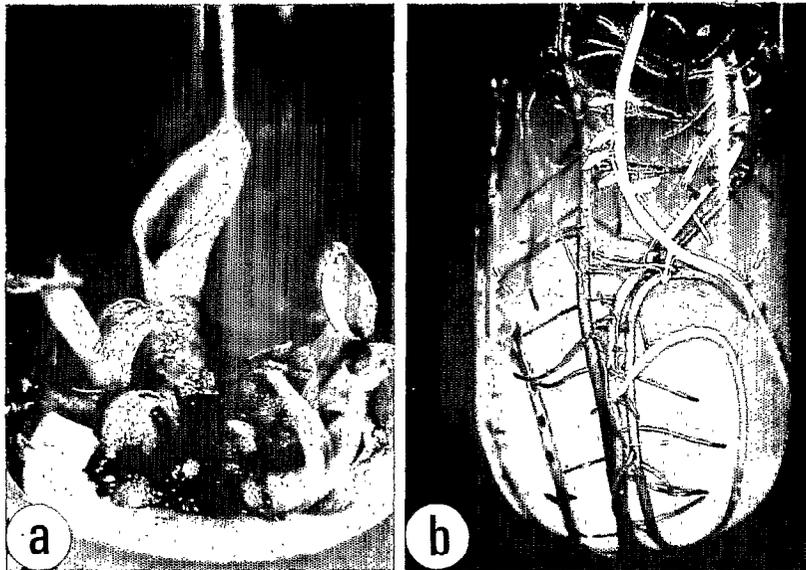


Planche 2 : Elevage monoxénique des nématodes sur pousses de bananier.

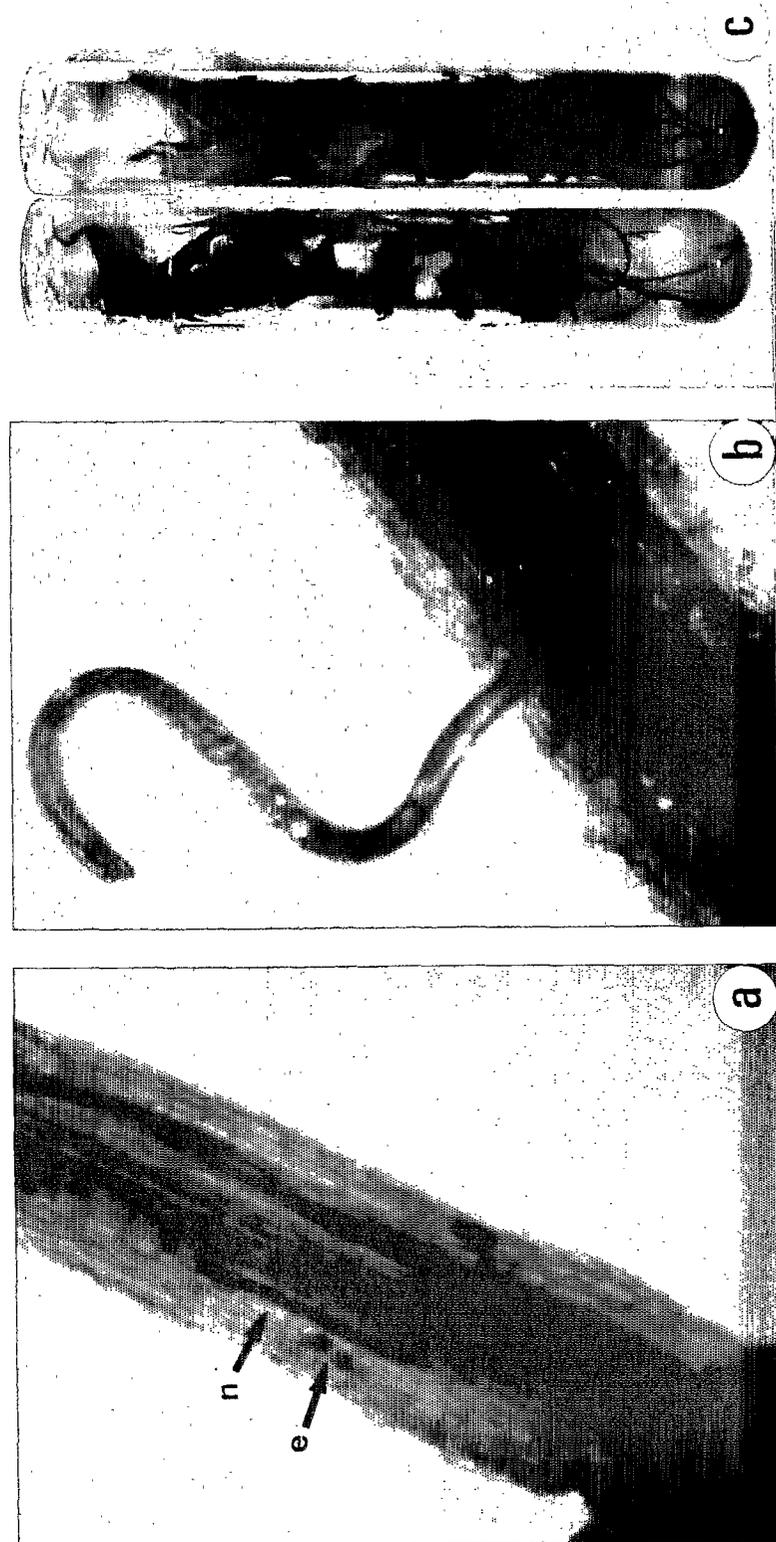
a : spécimens de *R. similis* colorés à la fuchsine acide dans les racines (n = nématode; e = œufs; 1cm = 100µm).

b : femelle d'*H. pararobustus* parasitant une racine (1cm = 100µm).

c : effets de *R. similis* sur la croissance des pousses (à gauche : pousse non infestée; à droite : aspect d'une pousse 15 jours après inoculation de 10 femelles).

Planche 2 : Elevage monoxénique des nématodes sur pousses de bananier.
 a : spécimens de *R. similis* colorés à la fuchsine acide dans les racines (n = nématode; e = œufs; 1cm = 100µm).
 b : femelle d'*H. pararobustus* parasitant une racine (1cm = 100µm).
 c : effets de *R. similis* sur la croissance des pousses (à gauche : pousse non infestée; à droite : aspect d'une pousse 15 jours après inoculation de 10 femelles).

Planche 2



ETIOLOGIE DES NECROSES RACINAIRES

La pénétration des nématodes dans les racines s'accompagne généralement de l'introduction d'autres micro-organismes dont les champignons telluriques. Afin de faire la lumière sur la responsabilité de chacun des protagonistes dans la nécrose des tissus superficiels de la racine, l'étude préliminaire a consisté à identifier le "contenu nématologique et cryptogamique" des nécroses. Cette étude est basée sur une prospection réalisée au niveau de plusieurs bananeraies. Elle a ensuite été suivie d'une expérimentation en conditions *in vitro* sur pousses de bananier afin de vérifier le caractère pathogène des deux parasites inoculés seuls ou ensemble.

1. CONTENU DES NECROSES EN NEMATODES ET CHAMPIGNONS

Des racines ont été prélevées au hasard sur 50 bananiers de la variété Poyo dans quatre bananeraies ivoiriennes, différant les unes des autres par le type de sol. Elles étaient situées dans trois régions, à Azaguié (sol sableux), à Aboisso (sol limoneux), et dans la vallée du Niéky aux lieux-dits Agbo (sol argileux) et Yace (sol tourbeux). L'analyse physico-chimique des sols de ces quatre sites est donnée dans le tableau 9.

Après avoir été rincés à l'eau, deux fragments par racine, portant des nécroses superficielles (Pl. 3a), ont été choisis. Une nécrose par fragment a été isolée, puis coupée longitudinalement en deux parties (Fig. 10), l'une servant à l'isolement des champignons et l'autre, à l'extraction à l'eau oxygénée des nématodes. La présence ou l'absence des nématodes et des champignons a été notée dans un tableau de contingence, et la spécificité des associations a été analysée statistiquement par le test χ^2 .

1.1. Infestation globale des racines en nématodes

L'extraction, en chambre à brouillard, des nématodes des fragments racinaires prélevés sur les quatre types de sols, a permis d'identifier les trois endoparasites les plus fréquents et abondants sur bananier, en Côte d'Ivoire, à savoir *Helicotylenchus multicinctus*, *Hoplolaimus pararobustus* et *Radopholus similis* (Fig. 11). La population d'*H. multicinctus* était plus importante dans les sols à haute teneur en matière organique que sur les sols plus minéraux où

R. similis était prédominant. *H. pararobustus* était rare partout, n'excédant pas 30 nématodes par gramme de racine (cas des tourbes).

Tableau 9 : analyse physico-chimique des sols de bananeraie sur lesquels se sont déroulées les prospections.

Structure	Azaguié	Aboisso	Agbo	Yace
% Argiles 0-2 µm	8,7	21,7	61,2	0
% Limons 2-20 µm	7,8	26,8	20,3	0
% Limons 20-50 µm	17	23,2	0,2	0
% Sables 50-200 µm	39,5	17,5	0,2	0
% Sables 200-2000 µm	22	5,5	0,2	0
% H ₂ O	1	2,2	3	-
% Matière organique	2,9	2,5	14,2	pure
pH H ₂ O	4,9	5,9	4	3,4
pH KCl	4,5	5,4	3,5	3
% C	0,66	1,5	11	39,7
% N	0,05	0,14	0,55	1,55
C/N	13,2	10,7	20	25,6

- : donnée manquante

1.2. Fréquence des nécroses contenant des nématodes (Fig. 12A)

L'extraction des nématodes des nécroses révéla la présence des mêmes espèces. Nous remarquons cependant que, quel que soit le type de sol, *R. similis* était présent dans la plupart des nécroses (36 à 58,5%), suivi par *H. multicinctus* (21,5 à 30%). Les nécroses contenant *H. pararobustus* étaient les plus rares. Mais il est important de noter que la proportion des nécroses ne contenant aucun nématode était élevée, jusqu'à 30% sur sol tourbeux. Il était possible de trouver deux des trois nématodes ou les trois réunis dans une même nécrose, mais ces cas étaient extrêmement rares ($\leq 4\%$).

1.3. Fréquence des nécroses contenant des champignons (Fig. 12B)

Les champignons isolés des nécroses appartiennent à sept genres; il s'agit d'*Aspergillus* spp. (dont *A. niger*), de *Cylindrocarpon musae*, *Fusarium* spp. (dont *F. oxysporum*), *Penicillium* spp., *Rhizoctonia* spp. (dont *R. solani*), *Rhizopus* spp. et *Trichoderma* spp. (dont *T. viride*). La grande majorité des nécroses contenant des champignons étaient infestées par *F. oxysporum* (29 à 43%), indépendamment du type de sol. Les autres espèces infestaient 11 à 36% des nécroses, mais la fréquence de chacune d'elles n'excédait pas 6%. Cependant, malgré

la diversité des espèces trouvées, surtout sur sols sableux et argileux, une forte proportion de nécroses (32 à 55%) ne contenait pas de champignon. Nous n'avons jamais isolé deux ou plusieurs champignons d'une même nécrose.

Figure 10 : méthode d'isolement des champignons et d'extraction des nématodes d'une même nécrose.

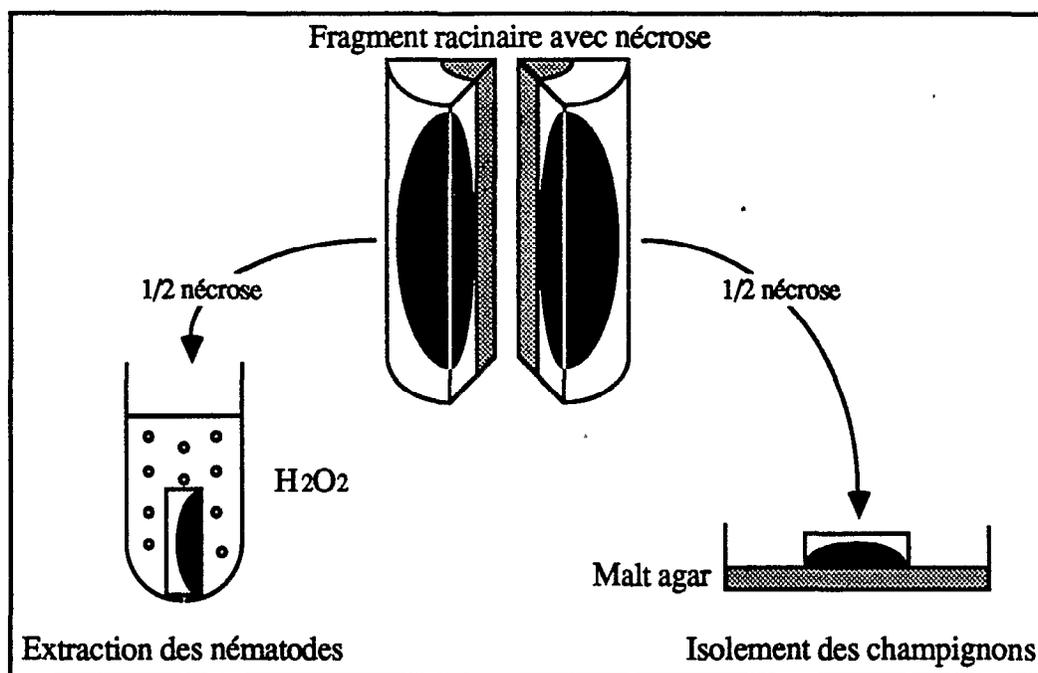


Figure 11 : infestation racinaire en nématodes endoparasites selon le type de sol.

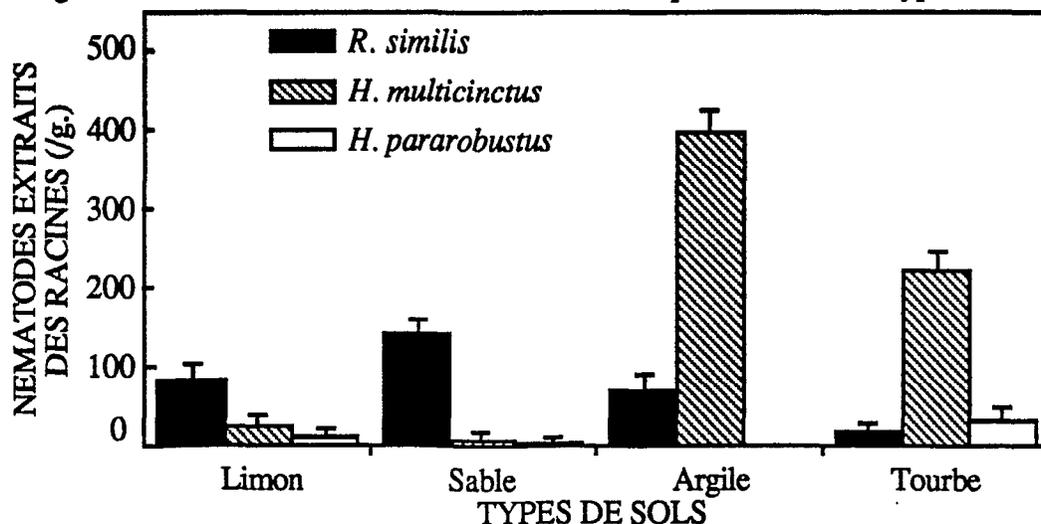
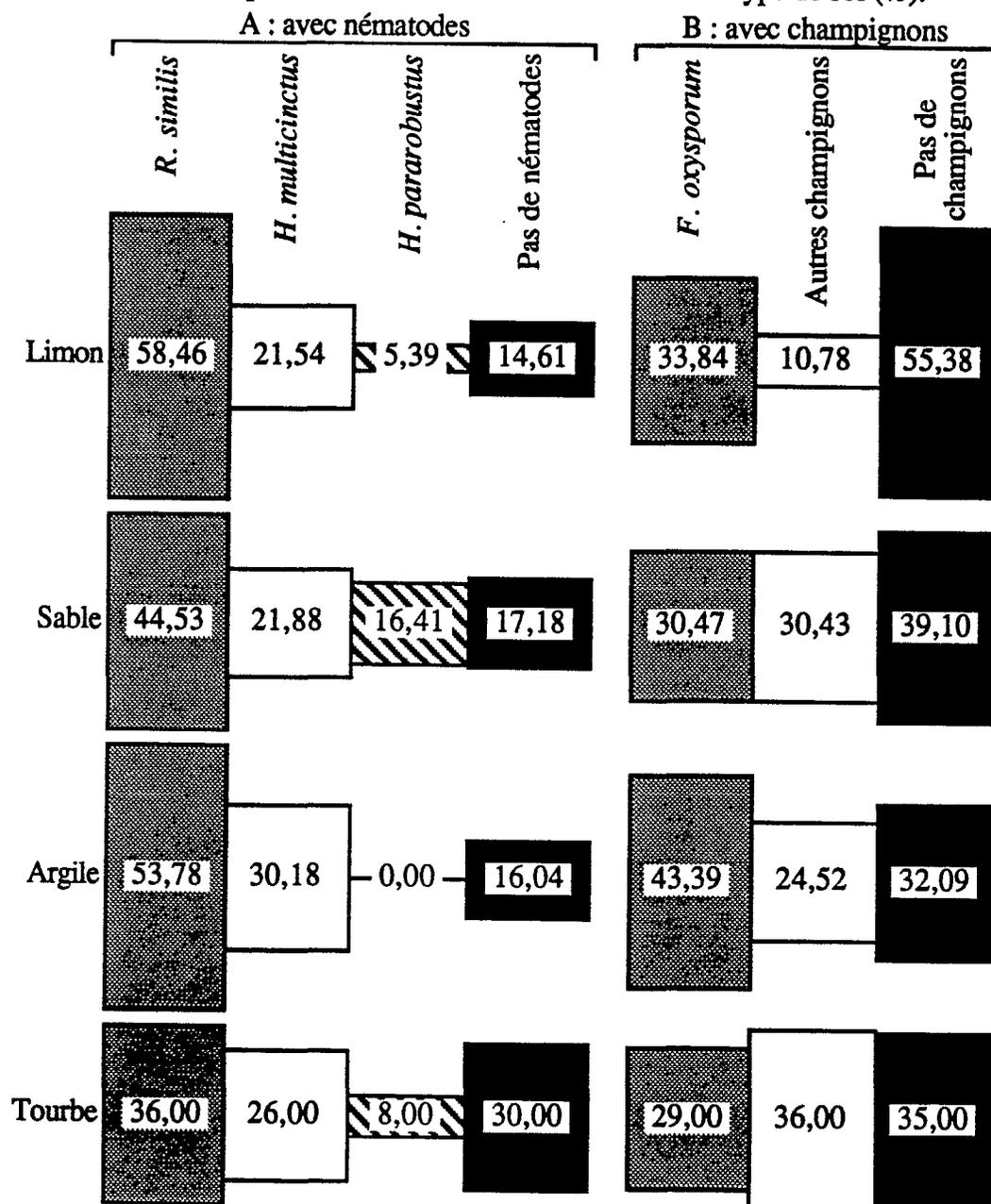


Figure 12 : répartition des nécroses racinaires selon le type de sol (%).



1.4. Fréquence des nécroses contenant à la fois nématodes et champignons (Tab. 10)

Les nécroses contenant *R. similis* et *F. oxysporum* étaient les plus nombreuses sur tous les types de sols, suivies par celles contenant *H. multincinctus* et *F. oxysporum*, excepté sur sable où ces deux associations étaient aussi fréquentes. Tous autres champignons cumulés,

c'était avec *R. similis* sur argile que leur association était la plus fréquente, mais elle n'excédait pas 13,2% des nécroses. Il faut remarquer que les nécroses avec nématodes et sans champignon étaient très nombreuses, représentant, sur sol limoneux, jusqu'au tiers des nécroses à *R. similis*, et jusqu'à la moitié des nécroses, tous nématodes confondus. D'autre part, 3 à 8% des nécroses ne contenaient que *F. oxysporum* sans nématode. Enfin, nous n'avons isolé aucun pathogène de 6 à 10% des nécroses.

Le test χ^2 appliqué aux associations les plus fréquentes (nématode-*F. oxysporum*) a montré que la présence des deux pathogènes est aléatoire (probabilité > 5%), sauf dans le cas de l'association *H. multincinctus*-*F. oxysporum* sur sable.

Tableau 10 : répartition par type de sol des nécroses racinaires contenant à la fois nématodes et champignons (%).

Sol	Champignons	Nématodes			
		<i>H. multincinctus</i>	<i>H. pararobustus</i>	<i>R. similis</i>	Aucun
Limon	<i>F. oxysporum</i>	6,15* [0,42]	1,54 [0,67]	20,77 [0,76]	5,38
	Autres	2,31	0,77	5,39	2,31
	Aucun	13,08	3,08	32,30	6,92
Sable	<i>F. oxysporum</i>	10,15 [0,02]	5,47 [0,61]	11,72 [0,55]	3,13
	Autres	4,68	7,02	10,93	7,80
	Aucun	7,05	3,92	21,88	6,25
Argile	<i>F. oxysporum</i>	13,20 [0,73]	0,00	24,53 [0,44]	5,66
	Autres	6,60	0,00	13,20	4,72
	Aucun	10,38	0,00	16,05	5,66
Tourbe	<i>F. oxysporum</i>	6,00 [0,47]	0,00	15,00 [0,06]	8,00
	Autres	9,00	3,00	12,00	12,00
	Aucun	11,00	5,00	9,00	10,00

* Pourcentage des lésions échantillonnées.

Les données entre crochets représentent les probabilités χ^2

2. INFESTATIONS NEMATODES-CHAMPIGNONS *IN VITRO*

Une infestation *in vitro* de *R. similis* a causé, sur les feuilles externes, un jaunissement, puis un brunissement (Pl. 3b), qui s'est étendu progressivement aux feuilles les plus internes. Le collet des pousses a bruni, la croissance racinaire s'est ralentie, et les racines ont noirci.

Quand *F. oxysporum* a été inoculé seul, on a observé dans le même temps des symptômes racinaires identiques mais moins prononcés, ainsi qu'un brunissement du collet. Mais les feuilles sont restées vertes. Par contre, après inoculation des deux pathogènes l'un après l'autre (nématodes puis champignon), le collet et toutes les feuilles ont rapidement pourri. Des symptômes semblables ont été observés après une inoculation de *R. similis* et *R. solani* (Pl. 3c).

3. SYNTHÈSE

Des travaux semblables rapportent l'isolement de champignons des nécroses soit sans extraction simultanée des nématodes, les espèces de nématodes étant alors identifiées par rapport à la forme des nécroses (Stover, 1966), soit après extraction globale des nématodes des racines (Sikora & Schlösser, 1973).

Or en Côte d'Ivoire, la diversité des peuplements de nématodes sur bananier rend impossible l'identification des espèces par une simple observation des nécroses. De plus, notre étude montre qu'il n'y a pas de relation quantitative entre l'abondance des nécroses (classées selon leur contenu nématologique) et l'abondance des populations infestant l'ensemble d'une racine. En effet, alors qu'*H. multincinctus* était plus abondant dans les racines sur les "sols organiques" et *R. similis* dans les racines sur "sols minéraux", la plupart des nécroses contiennent *R. similis*, quel que soit le type de sol. Bien que la structure des communautés nématologiques soient déterminées par les caractères physico-chimiques des sols (Quénéhervé, 1988), *R. similis* serait donc responsable de la majorité des nécroses recensées.

Mais alors, quelle importance donner aux espèces, comme *H. multincinctus* sur "sols organiques", qui constituent la plus grande part de la population infestante des racines sans pour autant être reliées à des phénomènes de nécroses? Sans écarter le caractère pathogène de ce nématode, la nécrose superficielle des tissus par *H. multincinctus* (Stover, 1972) serait une manifestation secondaire. En corollaire, la rareté, voire l'absence de nécroses, ne doit pas faire sous-estimer le potentiel infectieux d'un nématode dans une racine. Ceci remet nettement en cause la standardisation des critères de différenciation des variétés de bananiers basées sur le comptage des nécroses racinaires (Wehunt *et al.*, 1965; Pinochet & Rowe, 1979; Zem *et al.*, 1981; Davide & Marasigan, 1985; Ravishandra & Krishnappa, 1985).

Quant aux champignons telluriques, Laville (1964) avait, au Cameroun, identifié *Rhizoctonia* et *Fusarium*, plus spécialement *F. solani* et *F. oxysporum*, comme les genres les plus répandus dans les nécroses racinaires. Il réalisa son étude sur des sols volcaniques assez organiques (6 à 10% de matière organique) et presque neutres (pH 6,1 à 7,2). En Côte d'Ivoire, Brun et Laville (1965) n'avaient pas trouvé le genre *Rhizoctonia*, et ils rapportaient que 35% des champignons isolés des nécroses étaient des *Fusarium*, *F. solani* pour la plus part. Leur étude fut conduite sur un sol sablo-gravillonnaire pauvre en matière organique et plutôt acide. Nous confirmons donc que les *Fusarium* sont largement répandus dans les bananeraies ivoiriennes, en faveur cependant de *F. oxysporum*, et que la structure des sols n'influence pas leur présence dans les racines. La différence entre nos résultats et ceux de Brun et Laville peut provenir d'une modification de l'équilibre des *Fusarium* à la suite de l'évolution de la culture bananière entre ces deux études.

Au sujet des associations nématodes-champignons sur bananier, plusieurs auteurs ont attribué un caractère de spécificité à l'association de ces deux pathogènes (Booth & Stover, 1974; Stover, 1966; Pinochet & Stover, 1980a). Or notre étude montre que même si l'association *R. similis*-*F. oxysporum* est la plus fréquente, la présence simultanée des deux pathogènes est aléatoire. En d'autres termes, la présence d'un nématode donné n'implique pas forcément celle d'un champignon particulier, leur présence étant plus spécifique de la plante hôte. La notion d'affinité potentielle est donc à revoir.

Nous avons vu que 25 à 48,5% des nécroses n'abritaient que des nématodes. Ces parasites sont certainement les plus impliqués dans la formation des nécroses. D'autre part, 8 à 20% d'entre elles ne contiennent que des champignons, et 6 à 10% sont "vides" : ces nécroses ont donc été causées par d'autres micro-organismes telluriques, ou par des contraintes mécaniques sur les racines, ou enfin par un foyer de nématodes qui n'a pas pu s'y maintenir à cause des conditions de nécrose cellulaire impropres à son développement.

En culture dixénique, nématodes et champignons provoquent une mort des pousses plus rapide qu'en culture monoxénique. Quand il est inoculé seul, chaque pathogène induit des troubles physiologiques. Mais les dégâts causés par le nématode sont supérieurs à ceux causés par le champignon. Notons d'ailleurs qu'une grande part des symptômes causés par le champignon seul peut provenir de son contact direct avec le collet des pousses, puisqu'il a été inoculé à la surface du milieu. Ceci a été confirmé dans le cas de *Trichoderma viride* qui ne provoque qu'un rougissement de la surface des racines sans autre symptôme apparent (Pl. 3d).

Enfin, c'est la première fois que *Cylindrocarpon musae* est signalé sur le continent africain associé au bananier. Ce champignon a été décrit par Booth et Stover (1974) sur le groupe Cavendish. Depuis, il a été signalé comme étant associé à *R. similis* aux Philippines, au Costa Rica, en Guadeloupe et Martinique, au Panama, en Colombie et en Equateur, probablement disséminé par le transport des souches. Il survivrait dans le sol sous forme de chlamydospores, et provoque un pourrissement des racines et des rhizomes (Brayford, 1987). Cependant, sa présence occasionnelle (dans 2,3% des nécroses) comparée à celle de *F. oxysporum*, n'en fait pas encore un facteur à risque.

Cette étude prouve l'implication des nématodes dans la nécrose précoce des tissus superficiels des racines et confirme que les nématodes, et plus particulièrement R. similis, sont pathogènes en l'absence de tout autre parasite potentiel.

L'étude pathologique qui suit portera sur la description et la caractérisation des perturbations tant histologiques que physiologiques, induites par des populations monospécifiques, en relation avec leur développement. A ce stade, une autre variable sera introduite, à savoir la comparaison de deux variétés, à sensibilités différentes vis à vis du nématode *R. similis*.

Planche 3 : Association nématodes-champignons sur racines de bananier.

a : fragments de racines de bananiers portant des nécroses superficielles.

b : effets de *R. similis* et de *F. oxysporum* sur des pousses de bananiers cultivés *in vitro* (T = témoin non inoculé; R = inoculation avec *R. similis*; F = inoculation avec *F. oxysporum*; R+F = inoculation combinée des deux parasites).

c : effets de *R. similis* et de *R. solani* sur des pousses de bananiers cultivés *in vitro*.

d : coloration *in vitro* des racines de bananier par *T. viride*.

Planche 3 : Association nématodes-champignons sur racines de bananier.

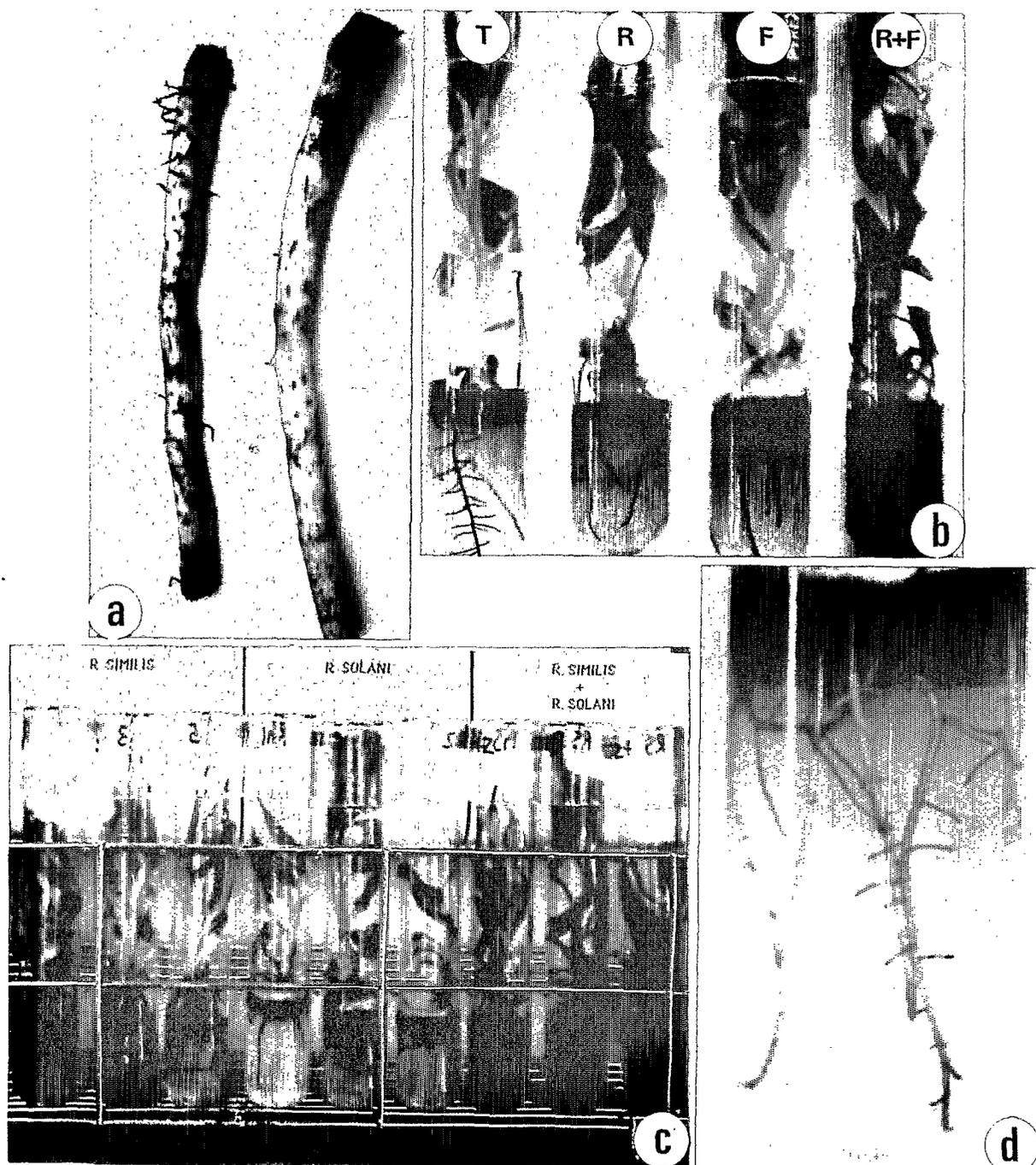
a : fragments de racines de bananiers portant des nécroses superficielles.

b : effets de *R. similis* et de *F. oxysporum* sur des pousses de bananiers cultivés *in vitro* (T = témoin non inoculé; R = inoculation avec *R. similis*; F = inoculation avec *F. oxysporum*; R+F = inoculation combinée des deux parasites).

c : effets de *R. similis* et de *R. solani* sur des pousses de bananiers cultivés *in vitro*.

d : coloration *in vitro* des racines de bananier par *T. viride*.

Planche 3



ETUDE DE LA PATHOGENIE DES NEMATODES SUR LES VARIETES POYO ET GROS MICHEL

1. ETUDE DE LA PENETRATION DES NEMATODES

Cette étude a porté sur les trois nématodes *R. similis*, *H. multincinctus* et *H. pararobustus* inoculés sur les deux variétés Poyo et Gros Michel. Cinq cent nématodes ont été inoculés sur chaque vitro-plant, maintenu en godet de 250ml après trois semaines d'acclimatation. Les plants ont été dépotés 1, 3, 7, 14 et 21 jours après l'inoculation à raison de cinq répétitions par couple variété/nématode. Nous avons suivi la cinétique de pénétration des nématodes par coloration dans les racines à la fuchsine acide.

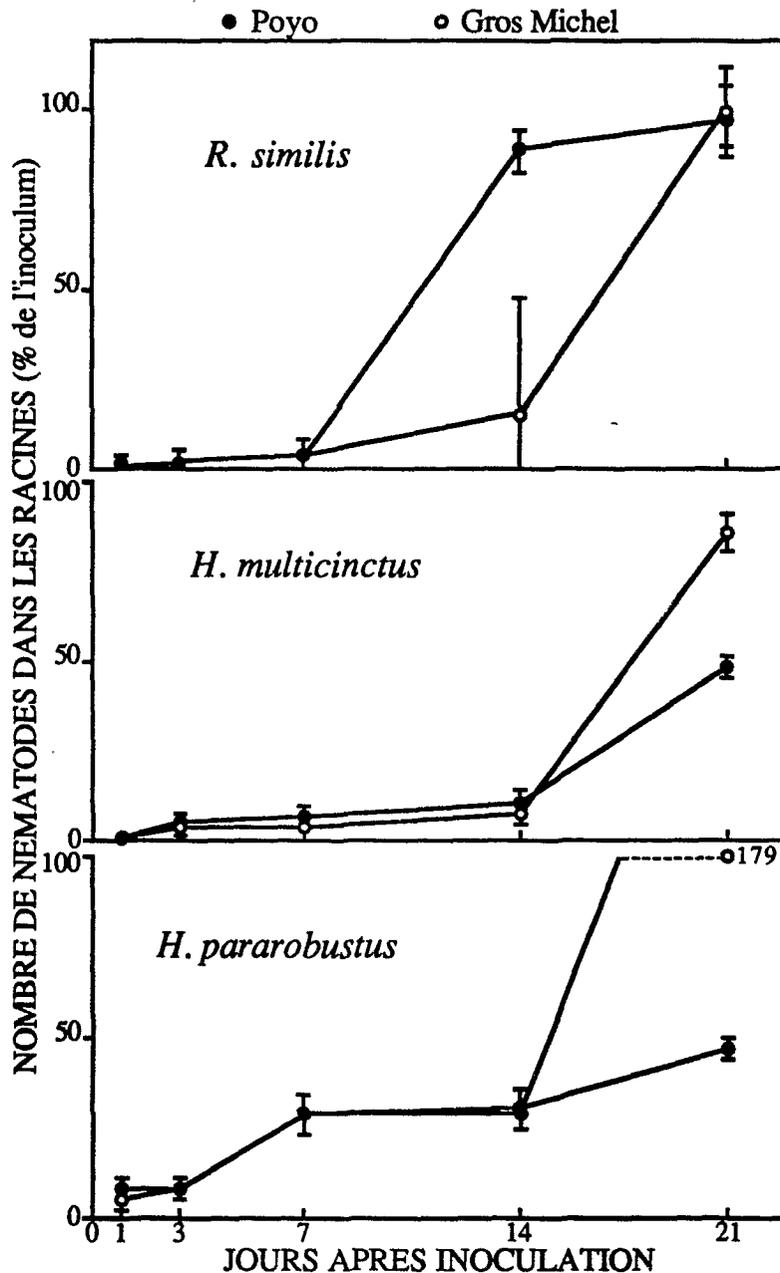
L'apparition de *R. similis* et *H. multincinctus* dans les racines n'a pas été immédiate, alors que les premiers *H. pararobustus* ont pénétré dès l'inoculation (Fig. 13).

Les pénétrations de *R. similis* dans les racines des deux variétés ont été faibles au cours de la première semaine. Ensuite, la quasi totalité de la population inoculée a infesté les racines sur la variété Poyo au cours de la seconde semaine. Dans le même temps, la pénétration dans la variété Gros Michel restait faible. Au cours de la troisième semaine, on assiste à une augmentation de la population de *R. similis* dans la variété Gros Michel.

La pénétration d'*H. multincinctus* dans les racines est restée très faible pendant deux semaines (environ 15% de la population inoculée) et identique sur les deux variétés. Puis le taux d'infestation a augmenté pendant la troisième semaine, significativement plus sur la variété Gros Michel que sur la variété Poyo.

Quant à *H. pararobustus*, deux semaines après inoculation, sa pénétration était encore faible et identique sur les deux variétés. Mais, pendant la troisième semaine, alors que peu de nématodes infestaient encore les racines de la variété Poyo, on pouvait déjà déceler une multiplication de la population sur Gros Michel.

Figure 13 : évolution de la pénétration des nématodes dans les racines de bananier des variétés



L'aptitude des nématodes à pénétrer dans les racines est donc variable selon l'espèce : sur Gros Michel, la pénétration de *R. similis* est plus lente. Celles d'*H. multicinctus* et d'*H. pararobustus* sont d'abord faibles, sur les deux variétés, puis plus importantes sur Gros Michel. Comme on a inoculé des populations dont les individus étaient en majorité des femelles gravides, une nouvelle pénétration par la seconde génération peut apparaître dès le 14ème jour.

Cela expliquerait l'augmentation brutale du niveau d'infestation des racines en *H. pararobustus* au cours de la troisième semaine, sur la variété Gros Michel.

2. ETUDE DU DEVELOPPEMENT DES POPULATIONS

Cette étude a porté sur les mêmes nématodes et variétés que dans l'étude précédente. Les plants ont été inoculés avec 1000, 5000 et 10000 individus par plant après trois semaines d'acclimatation, soit une semaine après le repiquage en vases de 2 litres. Les plants ont été dépotés 2 mois après l'inoculation, à raison de 5 répétitions par objet (variété/nématode/inoculum), et nous avons évalué les taux d'infestation des bananiers.

2.1. Multiplication des populations

R. similis est capable d'infester à la fois les racines et les rhizomes, alors que *H. multincinctus* et *H. pararobustus* ne sont que des parasites racinaires, quelques rares individus étant décelés au niveau des rhizomes.

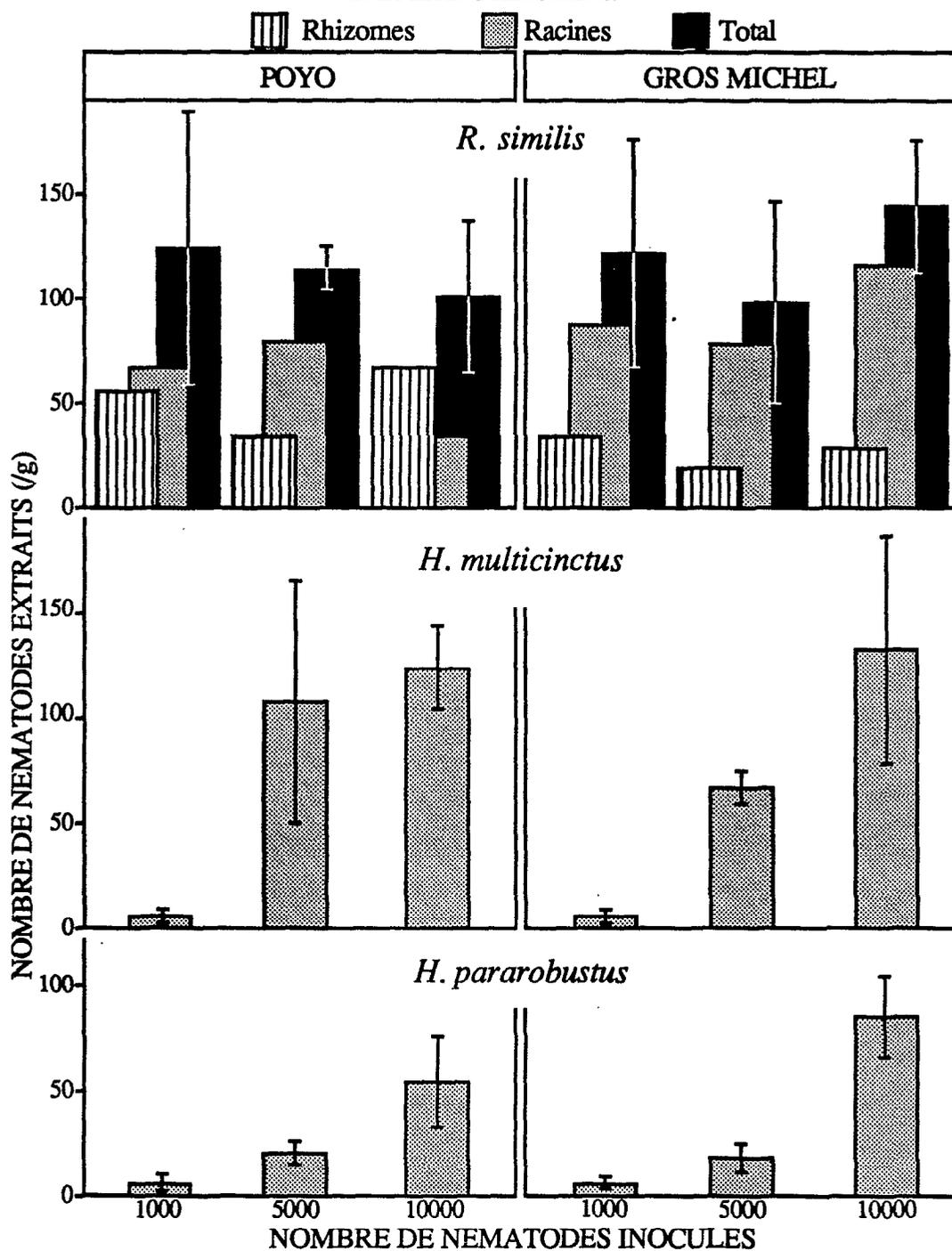
Par ailleurs, les résultats peuvent être exprimés soit par unité de poids (expression d'une densité la plus généralement utilisée), soit par plant, cette seconde expression tenant alors compte de la population dans le sol, qui représente un potentiel infestant pour la génération suivante, et de la masse totale des tissus infestés.

a) densités des populations (Fig. 14)

Comparativement aux racines, le rhizome des bananiers Poyo abrite des populations de *R. similis* importantes. Tous tissus végétaux confondus (racines+rhizome), les densités de populations ne diffèrent pas selon l'inoculum. Sur la variété Gros Michel, la proportion des populations racinaires est plus élevée que celle des populations du rhizome. Les densités d'infestation sont voisines de celles observées sur la variété Poyo, et équivalentes quel que soit l'inoculum.

En ce qui concerne *H. multincinctus*, la densité de population, très faible dans le cas du plus faible inoculum, augmente avec le niveau d'inoculation. Cependant, la multiplication de l'inoculum 5000 serait plus forte sur la variété Poyo.

Figure 14 : densités des populations (nombre de nématodes par gramme de tissu frais) après deux mois d'infestation.



De même pour *H. pararobustus*, les densités d'infestation des deux variétés augmentent avec la taille de l'inoculum. Mais, au plus fort inoculum, le nématode se multiplierait davantage sur la variété Gros Michel que sur l'autre.

b) populations par plant

L'expression des niveaux de populations par plant (Fig. 15) intègre les composantes "sol" et "masse des tissus infestés". On constate alors que la part représentée par le sol est négligeable, voire nulle, quel que soit le nématode, le niveau d'inoculum, et la variété de bananier. De plus, dans le cas de *R. similis*, le potentiel infestant représenté par le rhizome, est très faible, et cela sur les deux variétés. Donc, dans tous les cas, le système racinaire abrite l'essentiel des populations de nématodes.

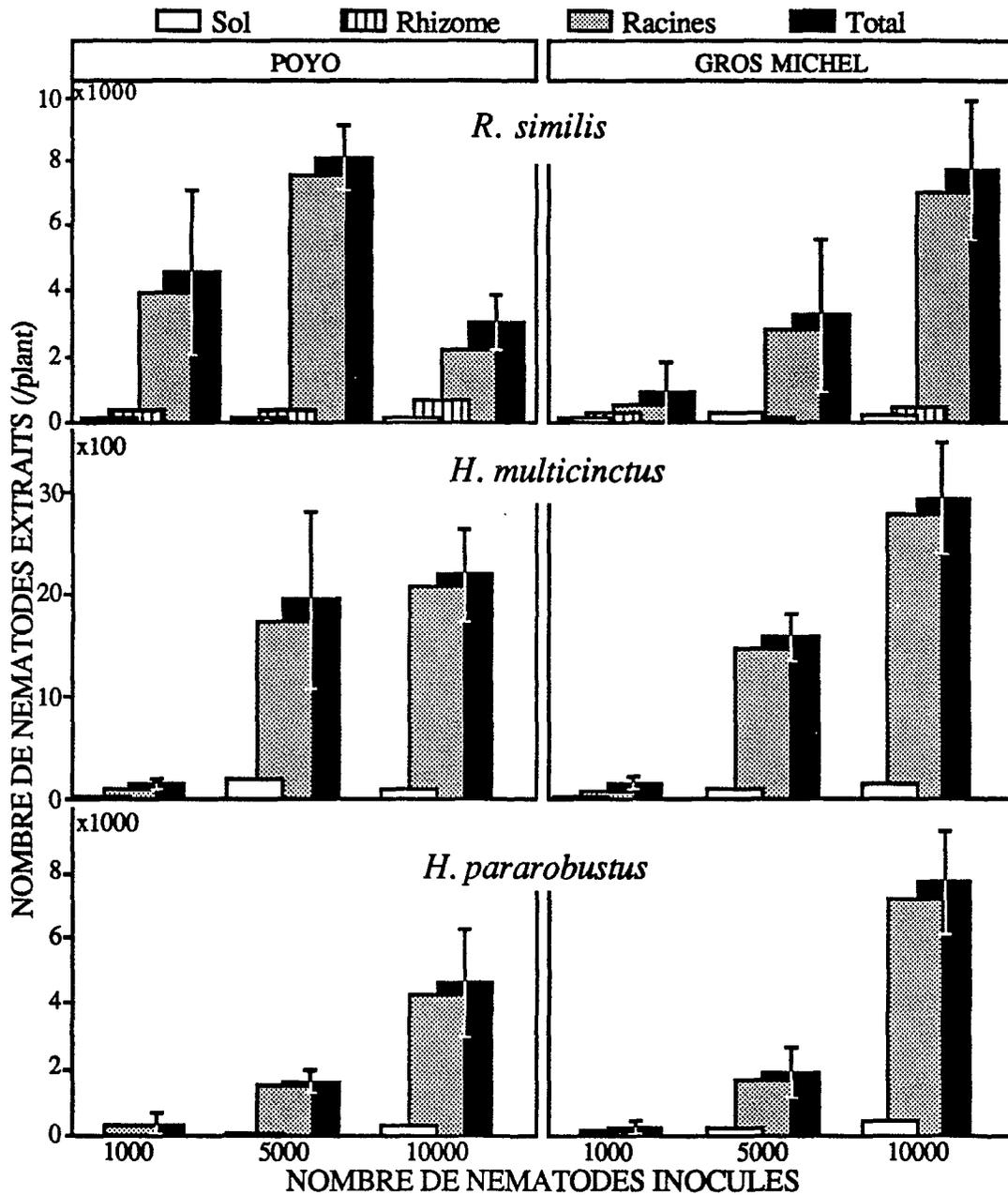
Pour *R. similis*, on remarque qu'au niveau d'inoculum de 10000 individus, le développement sur la variété Poyo n'a pu se poursuivre, et cela de manière significative. Par contre, sur la variété Gros Michel, les deux plus faibles inoculum se sont moins développés que sur la variété Poyo, et inversement pour l'inoculum 10000. Le taux de multiplication (population finale/population initiale) révèle (Tab. 11), sur la variété Poyo, une diminution de ce taux conjointement à l'augmentation de l'inoculum. La réduction de la population se retrouve au niveau de la variété Gros Michel, quel que soit l'inoculum.

Pour *H. multincinctus*, même si les populations sont d'autant plus élevées que les inoculum sont grands (Fig. 15), les taux de multiplication (Tab. 11) sont très faibles et ne diffèrent pas d'une variété à l'autre.

Quant à *H. pararobustus*, les taux de multiplication ont augmenté avec l'inoculum et ont tendance à être plus élevés sur la variété Gros Michel.

On constate que, comparativement au type d'expression précédent (densité de population), les ordres de grandeur des niveaux de populations de *R. similis* et *H. pararobustus* sont équivalents, et beaucoup plus faibles pour *H. multincinctus*. D'autre part, cette expression apporte beaucoup plus d'information sur le développement des inoculums, ceci étant caractéristique avec *R. similis*.

Figure 15 : niveaux des populations (nombre de nématodes par plant) après deux mois d'infestation.



c) répartition spatiale des populations racinaires (Fig. 16)

Par coloration des nématodes dans les racines, nous avons comparé la répartition spatiale des nématodes entre les racines secondaires et les racines primaires. On a distingué, pour ces dernières, une zone proximale au rhizome, portant les racines secondaires, et une zone distale dépourvue de système secondaire, mais recouverte seulement de poils absorbants.

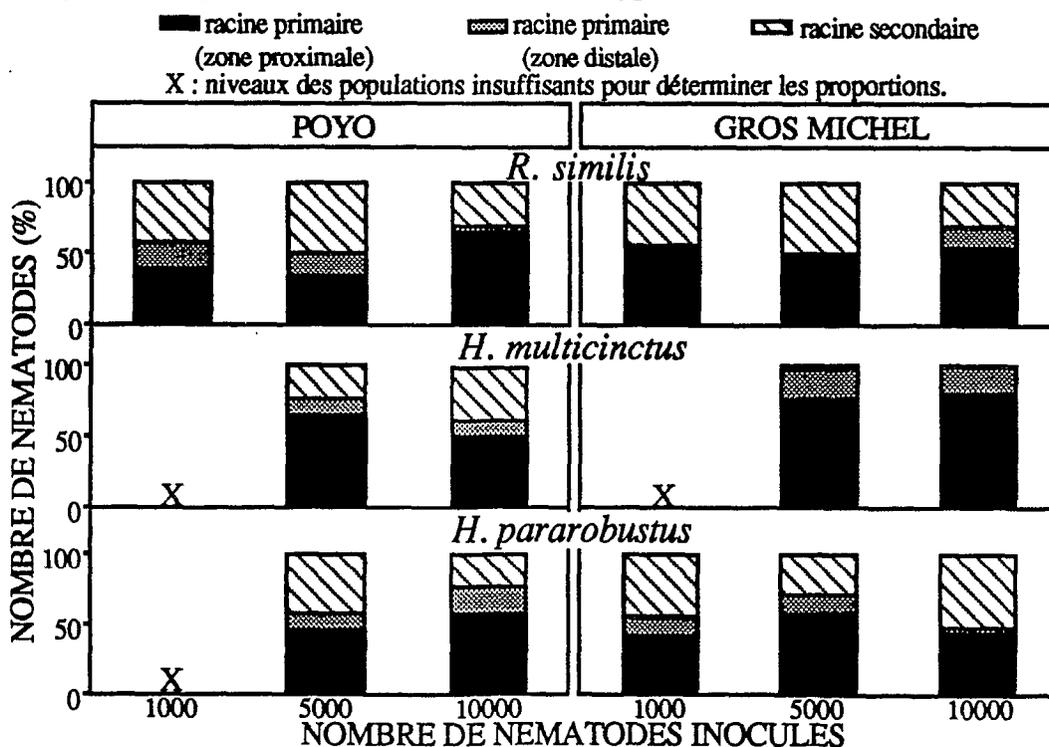
Tableau 11 : taux de multiplication des populations de nématodes après deux mois d'infestation.

Variété	Inoculum	Objet	Taux de multiplication		
			<i>R. similis</i>	<i>H. multincinctus</i>	<i>H. pararobustus</i>
Poyo	1000	P1	2,83	0,13	0,83
	5000	P2	1,65	0,38	1,04
	10000	P3	0,38	0,22	1,51
Gros Michel	1000	G1	0,67	0,17	0,75
	5000	G2	0,65	0,31	1,24
	10000	G3	0,79	0,29	2,52
Test de Kruskal-Wallis			S	NS	S
Classement de Dunn			P1		G3
			P2		P3
			G3		G2
			G1		P2
			G2		P1
			P3		G1

NS : différences non significatives. S : différences significatives à 5%.

— : groupe homogène.

Figure 16 : répartition des nématodes selon le type de racine et la zone racinaire.



Dans tous les cas, nous constatons que la zone distale des racines primaires est très peu infestée. Nous remarquons que la zone proximale d'une racine primaire et ses racines secondaires se partagent équitablement le reste de la population, sauf dans le cas d'*H. multincinctus* sur la variété Gros Michel, dont les racines secondaires sont presque indemnes. Cette répartition est indépendante du niveau d'inoculation.

d) composition démographique des populations

Il nous a paru intéressant d'évaluer les proportions des trois formes (femelles, mâles et juvéniles) dans les populations de nématodes. Nous avons décelé un certain nombre de variations selon le milieu infesté (sol, racines et rhizomes) et selon le nématode considéré.

En ce qui concerne *R. similis* (Tab. 12), les femelles représentaient toujours la majorité des individus extraits. Le sol contenait une plus forte proportion de mâles que les racines et le rhizome. La quantité d'inoculum n'a jamais modifié ces proportions, mais la nature de la variété a déséquilibré significativement le rapport femelles/juvéniles en faveur des femelles pour la variété Gros Michel. Dans les racines et le rhizome, les proportions étaient inchangées.

Tableau 12 : répartition des formes de *R. similis* selon les milieux (sol, racines et rhizomes) infestés.

<i>R. similis</i>			Sol			Racines			Rhizomes		
Variété	Inoculum	Objet	Femelles	Mâles	Juvéniles	Femelles	Mâles	Juvéniles	Femelles	Mâles	Juvéniles
Poyo	1000	P1	55,24	26,85	17,91	69,83	7,88	22,29	71,74	8,09	20,16
	5000	P2	55,50	18,97	25,53	57,97	8,20	33,83	60,01	9,78	30,22
	10000	P3	55,48	34,94	9,58	62,11	8,35	29,55	67,69	8,42	23,89
Gros Michel	1000	G1	70,73	29,06	0,21	53,74	8,83	37,43	58,33	6,29	35,38
	5000	G2	84,90	15,10	0,00	62,45	7,87	29,69	73,77	7,30	18,93
	10000	G3	73,82	25,50	0,68	55,54	7,20	37,26	62,69	8,13	29,18
Test de Kruskal-Wallis			S	NS	S	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Classement de Dunn			G2		P2						
			G3		P1						
			G1		P3						
			P2		G3						
			P3		G1						
			P1		G2						

NS : différences non significatives. S : différences significatives à 5%.

— : groupe homogène.

Ni l'inoculum, ni la variété n'ont modifié la composition sexuelle des populations d'*H. multincinctus* (Tab. 13). Cependant, alors que le sol était essentiellement infesté par les femelles,

la quantité de juvéniles extraits des racines était très supérieure.

Tableau 13 : répartition des formes d'*H. multincinctus* selon les milieux (sol et racines) infestés.

<i>H. multincinctus</i>			Sol			Racines		
Variété	Inoculum	Objet	Femelles	Mâles	Juvéniles	Femelles	Mâles	Juvéniles
Poyo	1000	P1	60,99	0,00	39,01	9,07	5,29	85,64
	5000	P2	65,60	2,45	31,95	9,82	2,97	87,22
	10000	P3	69,28	1,78	28,94	7,6	3,39	89,01
Gros Michel	1000	G1	69,92	1,54	28,54	9,86	4,21	85,93
	5000	G2	68,69	1,98	29,33	9,80	3,48	86,71
	10000	G3	66,89	1,55	31,56	7,48	5,92	86,60
Test de Kruskal-Wallis			NS	NS	NS	NS	NS	NS

NS : différences non significatives.

Quant à *H. pararobustus* (Tab. 14), la composition des populations était identique dans le sol et les racines, la part de juvéniles étant la plus importante, et celle des mâles la plus faible. Comme pour les deux espèces précédentes, la taille de l'inoculum n'a pas perturbé l'équilibre. Par contre, la proportion des mâles a significativement augmenté sur la variété Gros Michel, dans le sol et les racines, sans doute au dépens des juvéniles dont la proportion a eu tendance à diminuer.

Tableau 14 : répartition des formes d'*H. pararobustus* selon les milieux (sol et racines) infestés.

<i>H. pararobustus</i>			Sol			Racines		
Variété	Inoculum	Objet	Femelles	Mâles	Juvéniles	Femelles	Mâles	Juvéniles
Poyo	1000	P1	-	-	-	7,69	3,78	88,53
	5000	P2	10,83	2,92	86,24	10,53	2,52	86,95
	10000	P3	12,24	2,93	84,83	12,31	2,92	84,77
Gros Michel	1000	G1	12,88	9,89	77,22	13,12	10,14	76,75
	5000	G2	11,26	8,87	79,88	11,21	8,89	79,90
	10000	G3	8,30	8,48	83,22	8,27	8,52	83,21
Test de Kruskal-Wallis			NS	S	NS	NS	S	NS
Classement de Dunn				G1 G2 G3 P3 P2		G1 G2 G3 P1 P3 P2		

NS : différences non significatives. S : différences significatives à 5%.

- : niveaux des populations insuffisants pour le calcul des proportions.

— : groupe homogène.

2.2. Commentaires

Après deux mois d'infestation, la réduction de la population de *R. similis* sur les plants de la variété Poyo s'explique par une incapacité des plants à permettre la survie des parasites à la suite d'un affaiblissement végétatif trop rapide sous l'influence d'une pression parasitaire trop élevée. Il apparaît donc que les bananiers Poyo âgés de trois semaines (après la sortie *in vitro*) ne peuvent supporter des inoculum supérieurs à 1000 nématodes par plant.

Par contre, la variété Gros Michel freine considérablement la multiplication de *R. similis*; mais, avec le plus fort inoculum, la multiplication du parasite est possible, ce qui suggère une levée partielle de la résistance sous la pression de populations importantes.

Des différences apparaissent au niveau tissulaire. Même si le potentiel infestant que représente le rhizome est négligeable par rapport à l'ensemble de la plante, les *R. similis* y sont plus concentrés (au dépens des racines) sur la variété Poyo que sur la variété Gros Michel. Ce tissu pourrait constituer un foyer de multiplication et un refuge pour *R. similis* au moment où l'activité physiologique des racines diminue sous l'effet de la pression parasitaire.

La répartition des formes est identique à la fois dans les racines et le rhizome. Elle n'est modifiée ni par la pression parasitaire, ni par le type de variété. Les mâles, minoritaires dans ces deux tissus végétaux, sont plus nombreux dans le sol, surtout par rapport aux femelles. Cette observation confirme le rôle secondaire joué par les mâles dans la reproduction de *R. similis* qui est essentiellement parthénogénétique (Brooks & Perry, 1962). La maturation des juvéniles en femelles a lieu dans les racines, et une grande partie de la population effectue la totalité de son cycle de développement à l'intérieur des racines.

La variété Gros Michel accroît significativement dans le sol la proportion de femelles au dépens des juvéniles. Sur cette variété, la proportion de juvéniles dans les tissus végétaux est très élevée. Cela reviendrait à dire que, sur la variété Gros Michel, la maturation des juvéniles pourrait être plus lente dans les racines, et/ou que la pénétration des nouvelles femelles dans les racines serait plus faible. Ceci irait dans le sens des résultats obtenus lors de l'étude sur la pénétration.

Les deux variétés sont sensibles à *H. pararobustus*, puisqu'elles multiplient autant ces nématodes, et la variété Gros Michel aurait tendance à l'être plus que la variété Poyo. Ces variétés sont, dans la limite des inoculum choisis pour l'expérience, d'autant plus multiplicatrices que l'inoculum est élevé. On peut l'expliquer par un cycle relativement long d'*H. pararobustus*, et par le fait que les femelles présentes dans l'inoculum apportent une descendance qui croît géométriquement avec la taille de l'inoculum, et que leur ponte est très échelonnée dans le temps.

La répartition équivalente des formes d'*H. pararobustus* dans le sol et les racines montre que toutes les formes du nématode sont capables de migrer d'un milieu à l'autre, indiquant un comportement endoparasite moins strict que pour *R. similis*. En outre, si les niveaux des populations globales sont identiques, la variété a une influence sur la composition des formes. La variété Gros Michel semble favoriser le développement des juvéniles vers le sexe mâle.

La variété Gros Michel favorise la pénétration d'*H. multincinctus* dans les racines par rapport à la variété Poyo, mais les variétés n'ont pas d'influence sur la multiplication de ce nématode, ni sur la structure sexuelle des populations : les mâles d'*H. multincinctus* sont plus nombreux dans les racines que dans le sol, suggérant que l'accouplement serait endoracinaire. Dans les racines, les juvéniles sont plus représentés que les femelles (et inversement dans le sol). Cela indique que la plus grande partie de la ponte se situerait dans les racines.

Tous les tissus racinaires ne sont pas colonisés par les nématodes. La zone distale des racines primaires est très peu parasitée. Or on sait que les nématodes phytoparasites sont le plus souvent attirés par les zones d'élongation racinaire situées juste en amont des coiffes (Lindford, 1939; Wieser, 1955; Kämpfe, 1960; Pitcher, 1967). Mais les racines de bananier croissent très rapidement, jusqu'à 5cm par jour en bananeraie (Lassoudière, 1971). Dans ces conditions, on comprend que la zone d'élongation se "déplace" trop vite pour permettre aux nématodes d'y pénétrer. Par contre, on peut expliquer l'absence d'*H. multincinctus* dans les racines secondaires de la variété Gros Michel par une inaptitude physiologique de ces tissus au parasitisme, ou une attraction très supérieure des racines primaires. En tout état de cause, il s'agit de la seule différence de comportement variétal vis à vis d'*H. multincinctus*.

Enfin, les taux de multiplication des nématodes et l'évolution des populations qui en découle varient d'un parasite à l'autre. Nous possédons peu d'informations sur la longueur de leurs cycles biologiques. Loos (1962) a estimé celui de *R. similis* à 20-25 jours sur *Tephrosia candida*. Les cycles des nématodes ectoparasites sont généralement plus longs que ceux des endoparasites. Ceux du genre *Helicotylenchus* ne sont pas connus, ni celui d'*H. pararobustus*. Mais ceux d'autres espèces du genre *Hoplolaimus* ont été évalués à 25-27 jours pour *H. indicus* sur sorgho (Dasgupta *et al.*, 1970), et jusqu'à 45-49 jours pour *H. columbus* sur soja (Fassuliotis, 1969). De plus, alors que *R. similis* pond jusqu'à 70 œufs (Loos, 1962), *H. multincinctus* en pond une trentaine (Zuckerman & Strich-Harari, 1964) et *H. pararobustus* une vingtaine (observation personnelle sur racines excisées de gombo). La multiplication plus lente d'*H. multincinctus* et d'*H. pararobustus* par rapport à celle de *R. similis* peut s'expliquer par leurs cycles plus longs, par leur fécondité plus faible, et par leur passage obligatoire par le sol qui retarde les infestations suivantes.

Ces résultats montrent qu'il existe une différence de sensibilité aux nématodes phytoparasites entre les deux variétés, et que les modalités du parasitisme dépendent à la fois de la variété et de l'espèce de nématode.

3. OBSERVATIONS DES NEMATODES *IN SITU*

Les nématodes ont été observés à l'intérieur des racines soit par observation directe des racines après coloration des nématodes à la fuchsine acide, soit par observation de coupes histologiques colorées, ou non, à la safranine et au fast-green, ou au bleu coton.

Rappelons (Riopel & Steeves, 1964) que les racines de bananier ont la structure de racines des monocotylédones. Le parenchyme cortical est composé de trois zones (Pl. 4). La zone externe est constituée de grandes cellules de forme géométrique séparées par de petits espaces intercellulaires. L'autre, intermédiaire, est représentée par un parenchyme lacunaire à grandes lumières; les lacunes sont limitées par un ou deux alignements de grandes cellules. Enfin, la zone interne est composée d'un parenchyme radial à cellules arrondies, alignées et de taille croissante dans le sens centrifuge.

Le parenchyme cortical est séparé du cylindre central par un endoderme à parois très épaisses en fer à cheval.

Le cylindre central est composé d'un parenchyme médullaire à petites cellules, au centre duquel sont disposés des massifs de phloème alternant avec des faisceaux du xylème (protoxylème spiralé) dont les derniers vaisseaux différenciés (métaxylème réticulé ou scalariforme) sont très larges.

Cette anatomie racinaire est, en microscopie optique, identique pour les deux variétés Poyo et Gros Michel.

3.1. *Radopholus similis* :

Sur la variété Poyo, on observe, à la surface des racines, une nécrose très locale du tissu superficiel, qui correspond au point de pénétration du nématode. Il est très rare de trouver des individus dans ces tissus nécrosés. Les coupes histologiques indiquent que ces nécroses superficielles sont sous-épidermiques et de forme ellipsoïde, dont le grand axe est parallèle à l'axe de la racine (Pl. 5a).

Après la traversée de l'épiderme, *R. similis* se dirige en profondeur, en écartant ou en perforant

les cellules du parenchyme cortical externe. Il y forme de grandes cavités qui fusionnent avec les lacunes du parenchyme lacunaire (Pl. 5b). Ces cavités traversent le parenchyme cortical interne, et vont jusqu'au contact du cylindre central (Pl. 5c). L'intégrité de l'endoderme et du péricycle est détruite : les nématodes peuvent alors migrer dans le parenchyme médullaire, et même dans les vaisseaux du xylème (Pl. 5d). Mais cela ne concerne que les vaisseaux périphériques. Les tissus parasités sont peu souvent nécrosés, ou, tout au moins, les nécroses apparaissent postérieurement à l'infestation. Dans le cylindre central, on observe toujours une obturation de la lumière des vaisseaux par une substance opaque (Pl. 5e), souvent accompagnée d'une hypertrophie des cellules périphériques (Pl. 5f). Les femelles pondent leurs œufs à l'intérieur de la racine, au fur et à mesure de leur progression. Ceci se traduit par un chapelet d'œufs (Pl. 6a). Le sens de la migration dans la racine est aléatoire. L'invasion des racines secondaires peut se faire directement à partir du parenchyme cortical de la racine primaire, lors de la percée de celui-ci par la racine secondaire (Pl. 6b).

Chez la variété Gros Michel, on observe les mêmes symptômes de nécroses superficielles, mais celles-ci sont beaucoup plus circonscrites que sur la variété Poyo. Autour des cellules nécrosées, les cellules corticales s'hypertrophient et leur cytoplasme apparaît très clair (Pl. 6c). *R. similis* reste confiné dans le parenchyme cortical (le cylindre central n'est pas atteint), mais l'habitus des parasites est le plus souvent bouclé ou spiralé (Pl. 6d). Des globules apparaissent dans la zone trophique des nématodes (Pl. 6e), ainsi qu'à la périphérie des tissus nécrosés (Pl. 6f). Ces nécroses sont d'une coloration toujours plus intense que sur la variété Poyo, et apparaissent plus tôt.

3.2. *Helicotylenchus multincinctus* :

Quelle que soit la variété, on observe une nécrose locale du tissu superficiel, en dessous du point de pénétration du nématode (Pl. 7a). Cette nécrose s'approfondit dans le parenchyme cortical externe. Elle est de couleur rouge-brun, et ne concerne que quelques couches cellulaires (Pl. 7b). Elle abrite souvent des nématodes. *H. multincinctus* ne dépasse pas cette zone du parenchyme : il ne va pas plus en profondeur, et n'atteint pas les zones lacunaires et internes du parenchyme cortical (Pl. 7c). Les cellules les plus proches de la zone d'infestation accroissent leur taille, ce qui a pour effet une compression du cytoplasme des cellules voisines. L'habitus des nématodes est le plus souvent bouclé (Pl. 7d). Les femelles pondent leurs œufs dans la racine, sous forme d'amas d'œufs (Pl. 7e). Très souvent, le nématode occupe l'intérieur d'une cellule qu'il a percée auparavant, et y dépose ses œufs (Pl. 7f). Le sens de la migration dans la racine est aléatoire.

Une seule différence est décelée entre les deux variétés. Sur la variété Poyo, une pigmentation rouge-brun diffuse dans les parois épaissies des cellules voisines des zones nécrosées (Pl. 8a), et on assiste à une pigmentation uniforme du cytoplasme des cellules nécrosées (Pl. 8b). Sur la variété Gros Michel, cette pigmentation est plus tardive, et il apparaît d'abord des globules et des vacuoles rouge-brun intracytoplasmiques (Pl. 8c).

3.3. *Hoplolaimus pararobustus*

Quelle que soit la variété, le parasitisme d'*H. pararobustus* est extrêmement superficiel (Pl. 9a). Il provoque une nécrose brune, ouverte, qui correspond au point de pénétration du nématode (Pl. 9b).

Après la traversée de l'épiderme, *H. pararobustus* adopte dans le parenchyme cortical une position soit parallèle à l'axe central de la racine (Pl. 9c), soit transverse, en s'enroulant autour de la racine (Pl. 9d). Il reste confiné à la périphérie du parenchyme cortical externe, et migre le long de la racine. On constate à la fois un écrasement des tissus nécrosés et un accroissement des cellules périphériques à la nécrose (Pl. 9e). Au cours de leur migration, les femelles pondent leurs œufs dans le parenchyme, de façon éparse (Pl. 9f). Le sens de la migration dans la racine est aléatoire.

Les mêmes observations peuvent être faites au niveau des racines de la variété Gros Michel, dans lesquelles on décèle cependant la présence de nombreux mâles (Pl. 9g).

3.4. Commentaires

L'impact des nématodes sur les tissus racinaires diffère selon l'espèce, d'une part par rapport à la topographie des zones parasitées, d'autre part par rapport aux modalités des perturbations histologiques observées.

En ce qui concerne la topographie des infestations, *R. similis* peut migrer dans toutes les couches tissulaires des racines. Blake (1966) avait précisé que ce nématode était présent dans tous les tissus racinaires sauf dans le cylindre central, l'endoderme semblant jouer le rôle d'une barrière. Ses expériences avaient porté sur la variété Dwarf Cavendish, appartenant au même sous-groupe botanique que la variété Poyo. Nos observations montrent que ce nématode peut, seulement pour la variété Poyo, pénétrer dans cette zone. Cependant, nous avons détecté la présence d'un champignon dans les vaisseaux du xylème (Pl. 10). Les champignons telluriques, tels que *Fusarium oxysporum*, causent eux-aussi des nécroses racinaires profondes, et des recherches ont prouvé leur migration intrastélaire. On peut donc se demander lequel des deux parasites (nématode ou champignon) facilite l'accès du cylindre central à

l'autre. Blake (1966) a précisé que, lors d'une infestation combinée de *R. similis* et *F. oxysporum*, seul le champignon pénètre dans la stèle. S'il est vrai que l'endoderme constitue un obstacle à ce nématode, celui-ci pourrait le franchir après une simple fragilisation physiologique de ce tissu par le champignon. Quant à l'obstruction des vaisseaux, elle peut être due au champignon (Beckman *et al.*, 1962) bien que celui-ci n'ait pas été identifié. On ne peut savoir si elle est provoquée par le nématode puisque qu'il s'agit d'une observation ponctuelle. Celui-ci modifie tout de même l'anatomie des vaisseaux, l'hypertrophie de leurs cellules périphériques n'ayant pas été observée avec un champignon seul. La différence essentielle entre les deux variétés est l'absence de nématode dans le cylindre central de la variété Gros Michel.

Comparés à *R. similis*, *H. multincinctus* reste confiné dans la zone externe du parenchyme cortical, et *H. pararobustus* a une position sous-épidermique. Donc, bien qu'ils soient tous considérés comme des endoparasites sur bananier, la situation d'*H. multincinctus* et d'*H. pararobustus* est beaucoup plus superficielle. Or ces deux nématodes sont considérés comme des ectoparasites sur les autres plantes. Leur particularité sur bananier est donc sans fondement biologique propre aux nématodes, mais est probablement due à l'épaisseur importante du tissu cortical des racines de cette plante, ainsi qu'à sa "plasticité" vu la grande taille des cellules.

Corrélativement à la topographie des infestations, des différences résident dans les modes de migration des nématodes. Celles-ci sont visibles par les modalités de ponte des nématodes, et par leur habitus.

Sur la variété Poyo, *R. similis* et *H. multincinctus* migrent parallèlement à l'axe longitudinal de la racine. Mais *R. similis* pond ses œufs sous forme de chapelets, alors qu'*H. multincinctus* les pond en amas, comme l'avaient déjà décrit Zuckerman et Strich-Harari (1964), dans la lumière de cellules vidées de leur cytoplasme. D'autre part, si l'habitus de *R. similis* est rectiligne, celui d'*H. multincinctus* est bouclé. Quant à *H. pararobustus*, il peut aussi bien adopter une position parallèle à l'axe racinaire que transverse, ce qui se traduit par une ponte éparse. Son habitus est rectiligne ou bouclé. Ceci est le fait de caractères migratoires différents, *H. multincinctus* et *H. pararobustus* étant beaucoup moins migrants que *R. similis*. Il en découle que *R. similis* aura un pouvoir de colonisation racinaire quasiment interne, beaucoup plus intense que les deux autres nématodes, qui devront se servir d'un passage obligatoire par le sol pour envahir les tissus racinaires sains. Cependant, sur la variété Gros Michel, l'habitus bouclé de *R. similis* atteste que ce nématode est certainement plus gêné dans sa progression intraracinaire que sur la variété Poyo.

Enfin, les différences notées au niveau des dégâts tissulaires signalent aussi des modalités variables entre les nématodes sur la pathologie. Comme l'avait décrit Blake (1966),

R. similis crée de grandes cavités, véritable galeries d'infestation. Sur Poyo, les parois de ces cavités se nécrosent, ainsi que plusieurs couches de cellules adjacentes. La nécrose des cellules est diffuse et n'apparaît pas immédiatement. *H. multicinctus* et *H. pararobustus* ne créent que des nécroses, après modification morphologique des cellules (accroissement de leur taille).

Les différences entre les deux variétés concernent essentiellement R. similis, pour lequel la nécrose des parois des cavités est beaucoup plus intense chez la variété Gros Michel, et ne diffuse pas ou peu vers les cellules adjacentes. A noter aussi l'apparition de globules intracytoplasmiques aussi bien dans le cas de R. similis que d' H. multicinctus chez la variété Gros Michel.

4. IMPACT SUR LA CROISSANCE VEGETATIVE DES BANANIERS

4.1. De *Radopholus similis* :

a) sur le système foliaire

Ayant suivi hebdomadairement la surface des feuilles des plants de bananier, nous avons noté qu'au moment du prélèvement (après deux mois d'infestation) les quatre dernières feuilles émises (feuilles IV, III, II, et I) n'avaient pas terminé leur croissance, ce qui se traduit graphiquement par une décroissance des surfaces (Fig. 17). La surface des feuilles précédentes (V à X) était linéairement d'autant plus petite qu'elles étaient anciennes. Ces observations s'appliquaient aux deux variétés, sans différence entre elles.

Sur les bananiers Poyo infestés par *R. similis*, la surface de chaque feuille est diminuée, souvent de façon significative (feuilles II à VII). Mais on n'a jamais discerné l'effet des différents niveaux d'inoculation. Sur la variété Gros Michel, les surfaces foliaires des plants infestés avaient tendance à être supérieures ou égales pour les feuilles qui avaient cessé leur croissance, et inversement pour les autres feuilles, sans effet de la taille de l'inoculum.

Le calcul du rapport longueur/largeur des feuilles de la variété Poyo (Fig. 18) a révélé que les valeurs croissaient linéairement ($y = 2,25 - 0,037x$, $r = 0,97$) au fur et à mesure de l'apparition des feuilles. L'infestation des bananiers par *R. similis* n'a pas affecté cette croissance (pentes identiques) mais a significativement diminué les niveaux du rapport (ordonnée inférieure à l'origine), sans effet cependant de la taille de l'inoculum (équation moyenne $y = 2,02 - 0,031x$, $r = 0,93$).

Sur la variété Gros Michel, les proportions étaient plus constantes, quel que soit l'âge des

feuilles, et indépendantes de la présence de *R. similis* et du niveau d'inoculation (équation moyenne $y = 2,05 - 0,01x$, $r = 0,61$).

Figure 17 : incidence de *R. similis* sur les surfaces foliaires de plants de bananiers inoculés aux quatre effectifs suivants :

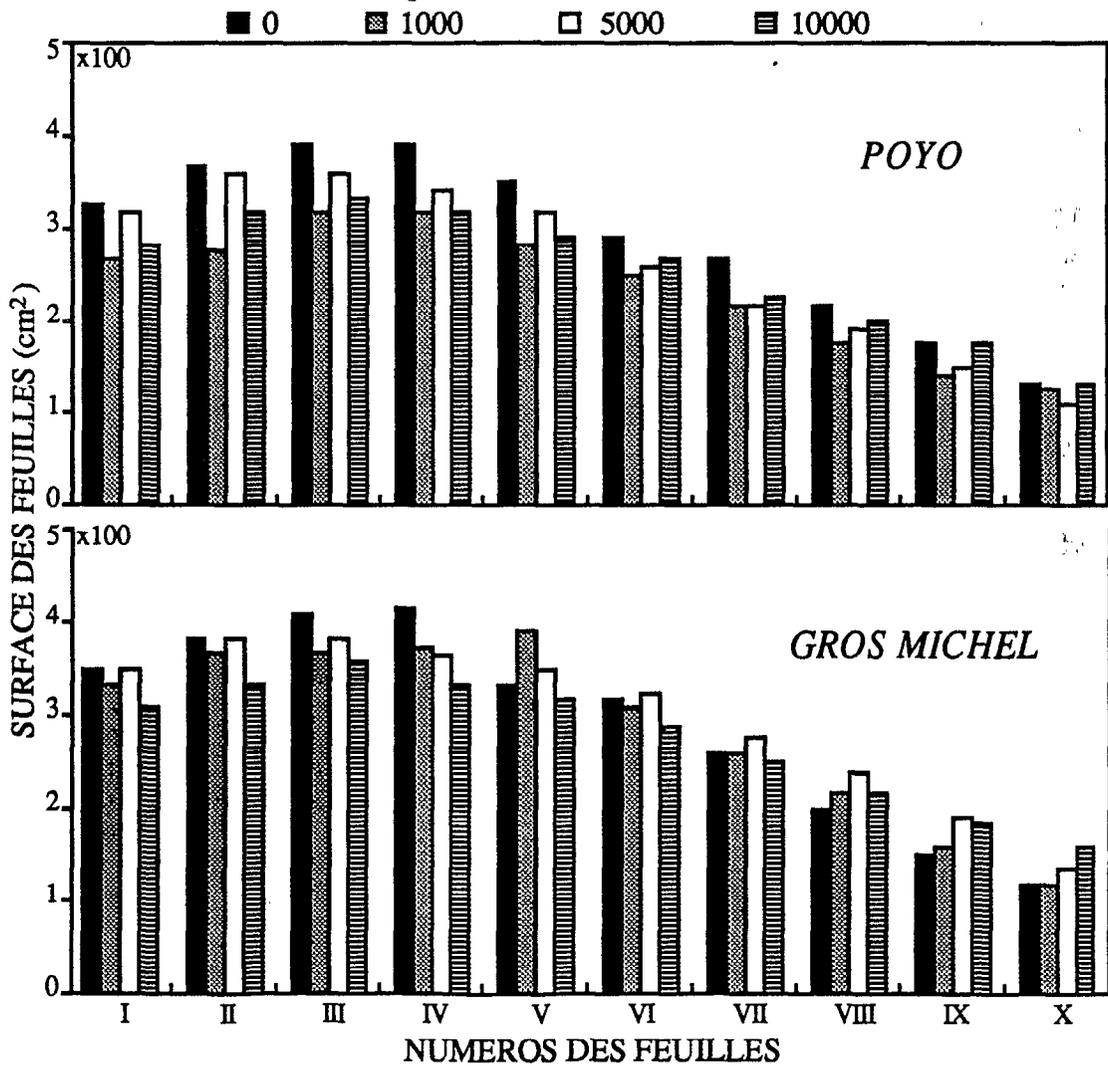
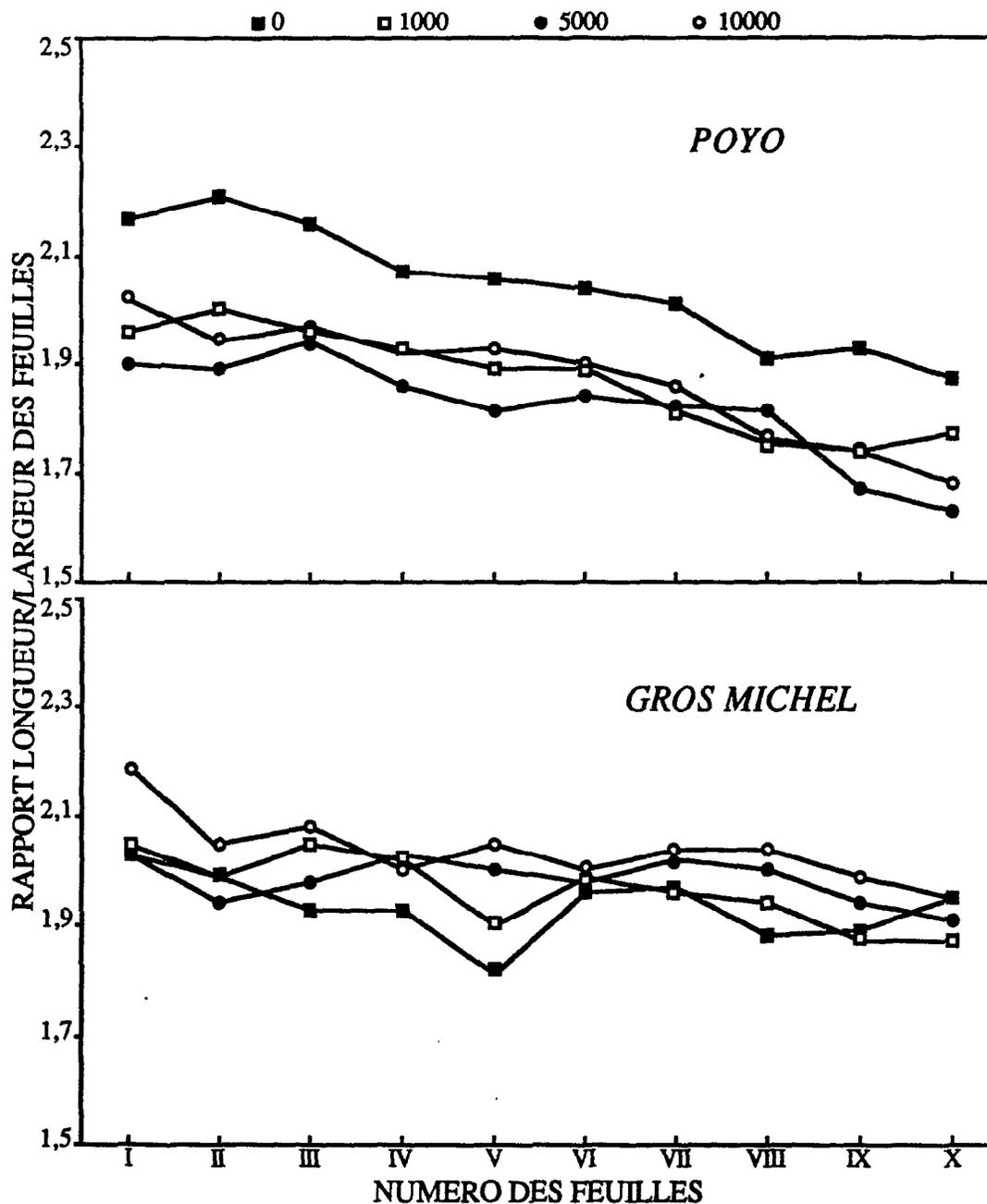


Figure 18 : incidence de *R. similis* sur la proportion longueur/largeur des feuilles de plants de bananiers inoculés aux quatre effectifs suivants :



Il en découle bien sûr que la surface foliaire totale des plants infestés est plus réduite sur la variété Poyo que sur la variété Gros Michel (Tab. 15). Par contre, le nombre de feuilles et la vitesse d'émission ne sont pas modifiées. Quant à l'accroissement du collet et le taux de matière sèche, ils ne dépendent pas de la variété, et le parasitisme n'a aucune incidence.

b) sur le rhizome (Tab. 15)

Les taux de matière sèche des systèmes racinaires primaires et secondaires ne diffèrent pas entre les deux variétés, infestées ou pas. Notons tout de même que la teneur en eau est le plus souvent supérieure dans le système primaire.

La densité racinaire représente un caractère variétal, celle du système primaire étant inférieure sur la variété Poyo, et inversement pour le système secondaire. Mais celle du système primaire ne varie pas avec le niveau d'inoculation. Par contre, le parasitisme a eu une action sur le système secondaire, tendant à la diminuer sur Poyo et à l'augmenter sur Gros Michel.

c) commentaires

La surface des feuilles est d'autant plus grande que celles-ci sont nouvelles. Leur croissance est freinée par *R. similis* sur la variété Poyo.

A l'inverse, elle paraît accrue sur la variété Gros Michel, certainement par réaction au parasitisme. Mais la pression parasitaire est sans effet. Plus précisément, ce sont les composantes de la surface (longueur et largeur) qui sont individuellement mises en cause. *R. similis* ne modifie pas leur évolution sur la variété Gros Michel. Mais il perturbe l'élongation des feuilles de la variété Poyo, déséquilibrant donc le développement foliaire.

L'émission foliaire est inchangée, ainsi que l'état hydrique des limbes.

De même au niveau du système racinaire, *R. similis* freine l'émission de nouvelles radicelles sur la variété Poyo, alors que la variété Gros Michel, qui offre naturellement plus de volume racinaire aux parasites, en développe plus (réponse identique à celle des surfaces foliaires), sans changement également de leur état hydrique.

Tableau 15 : incidences de *R. similis* sur le développement végétatif des vitro-plants de bananiers Poyo et Gros Michel.

<i>R. similis</i>			Système foliaire				Rhizome				
Variété	Inoculum	Objet	Emission foliaire (/semaine)	Surface foliaire totale (cm)	Accroissement du collet (cm/semaine)	Ps/Pf (%)	Diamètre du bulbe (cm)	Racines primaires		Racines secondaires	
								Indice de densité de racines	Ps/Pf (%)	Indice de densité de racines	Ps/Pf (%)
Poyo	0	P0	1,10	2874,69	0,169	10,44	3,46	9,32	6,25	19,21	5,00
	1000	P1	1,05	2319,20	0,166	10,62	3,54	9,05	3,74	15,32	7,42
	5000	P2	1,03	2590,89	0,189	11,12	3,84	8,76	3,44	11,43	4,54
	10000	P3	1,10	2498,68	0,179	10,43	3,83	8,64	5,24	13,10	5,47
Gros Michel	0	G0	0,97	2865,94	0,210	11,53	3,94	11,40	2,79	9,44	5,55
	1000	G1	0,97	2728,12	0,210	12,85	3,88	11,70	3,40	16,25	6,63
	5000	G2	1,05	2969,31	0,192	9,70	3,54	11,80	3,05	15,32	3,70
	10000	G3	1,10	2697,38	0,174	10,20	3,38	13,00	4,75	16,13	4,13
Test de Kruskal-Wallis			NS	S	NS	NS	NS	S	NS	S	NS
Classement de Dunn				G2				G3		P0	
				P0				G2		G1	
				G0				G1		G3	
				G1				G0		G2	
				G3				P0		P1	
				P2				P1		P3	
				P3				P2		P2	
				P1				P3		G0	

Ps : poids de matière sèche. Pf : poids de matière fraîche.

NS : différences non significatives. S : différences significatives à 5%. — : groupe homogène.

4.2. D'*Helicotylenchus multincinctus* :

a) sur le système foliaire

Nous n'avons pas pu distinguer de différence entre les variétés, ni d'incidence des nématodes sur les surfaces foliaires et leurs proportions, qui, comme précédemment, ont évolué linéairement (équation moyenne $y = 2,26 - 0,1x$, $r = 0,98$), en raison inverse de l'âge des feuilles (Fig. 19).

Les écarts significatifs enregistrés sur le nombre de feuilles et leur vitesse d'émission (Tab. 16) sont plus liés à la variété qu'à la présence d'*H. multincinctus* : dans cette expérience, la variété Poyo est apparue végétativement plus développée que la variété Gros Michel. Par contre, les feuilles de cette dernière sont moins hydratées, la proportion de matière sèche étant plus élevée, avec une contribution, mais peu évidente, des nématodes.

b) sur le rhizome (Tab. 16)

Alors que le diamètre des bulbes n'a varié ni d'une variété à l'autre, ni sous l'influence des nématodes, la densité de racines primaires reste liée à la variété, plus élevée sur la variété Gros Michel; la densité des racines secondaires n'est pas touchée.

Enfin, si les taux de matière sèche des racines secondaires ont sensiblement augmenté avec la taille de l'inoculum sur la variété Poyo, ils ont diminué sur la variété Gros Michel. L'état d'hydratation du système primaire est inchangé.

c) commentaires

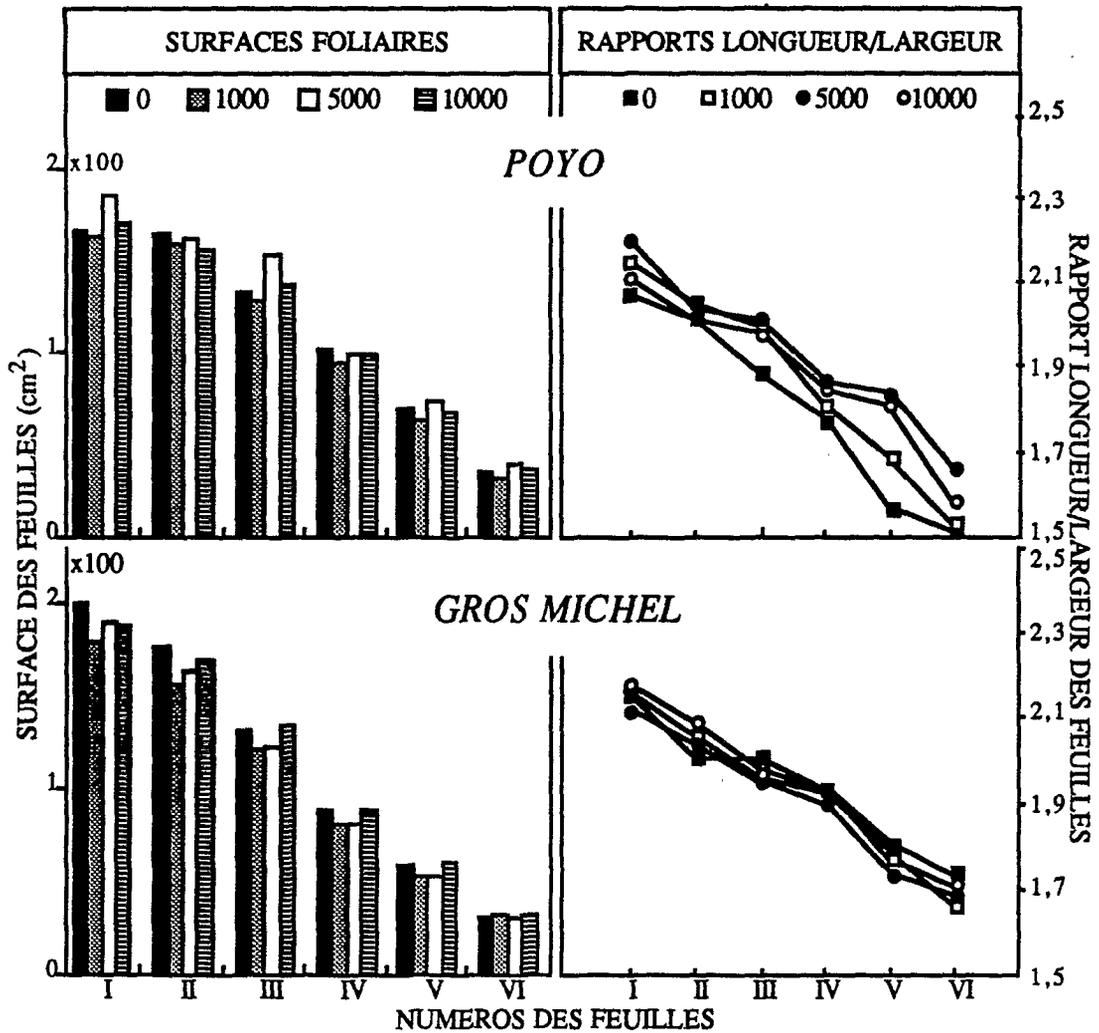
La croissance du système foliaire est très inférieure à celle mesurée dans l'expérience précédente. Cette expérience s'est déroulée en janvier pendant la saison sèche et froide, dite d'Harmatan, au cours de laquelle les températures chutèrent jusqu'à 13°C et le taux d'humidité relative jusqu'à 58%. Il est évident que ces conditions climatiques ont modifié la croissance des bananiers. Les critères agronomiques mesurés au niveau du système foliaire montrent que la variété Poyo est plus robuste et mieux armée contre la sécheresse que la variété Gros Michel, contrairement à l'expérience précédente où les conditions d'humidité étaient normales. Ce comportement variétal est connu depuis longtemps puisqu'il est à l'origine du choix des variétés selon les zones géographiques de plantation. L'effet climatique s'est aussi fait sentir au niveau de la texture des feuilles, celles de la variété Gros Michel étant moins hydratées que celles de la variété Poyo.

Les densités de radicules ont eu tendance à croître avec la pression parasitaire, ce qui prouve une réaction de défense des plants de bananiers au parasitisme d'*H. multincinctus*, effet peut être

renforcé par la sécheresse.

Cependant, outre le frein de croissance causé par les conditions climatiques particulières qui ont prévalu durant cette expérience, il n'est pas possible de distinguer, par rapport à *H. multincinctus*, ces deux variétés, sur lesquelles le parasite a engendré les mêmes perturbations.

Figure 19 : incidence d'*H. multincinctus* sur les surfaces et la proportion longueur/largeur des feuilles de plants de bananiers inoculés aux quatre effectifs suivants :



<i>H. multincinctus</i>			Système foliaire				Rhizome				
Variété	Inoculum	Objet	Emission foliaire (/semaine)	Surface foliaire totale (cm)	Accroissement du collet (cm/semaine)	Ps/Pf (%)	Diamètre du bulbe (cm)	Racines primaires		Racines secondaires	
								Indice de densité de racines	Ps/Pf (%)	Indice de densité de racines	Ps/Pf (%)
Poyo	0	P0	0,60	654,00	0,10	14,92	2,44	8,66	4,89	4,23	5,34
	1000	P1	0,60	627,84	0,18	15,06	2,36	8,89	5,11	3,52	6,68
	5000	P2	0,66	711,10	0,14	13,96	2,48	6,52	4,78	3,73	6,92
	10000	P3	0,66	666,00	0,12	14,50	2,44	7,88	5,71	4,04	7,78
Gros Michel	0	G0	0,60	673,63	0,18	16,07	2,38	10,09	5,16	3,52	4,72
	1000	G1	0,55	602,36	0,18	16,04	2,34	8,76	5,31	3,53	4,10
	5000	G2	0,55	614,08	0,16	13,39	2,50	9,61	4,96	4,28	4,04
	10000	G3	0,60	659,49	0,16	14,50	2,44	10,35	5,11	5,25	5,44
Test de Kruskal-Wallis			S	NS	NS	S	NS	S	NS	NS	S
Classement de Dum			P2			G0		G3			P3
			P3			G1		G0			P2
			P0			P1		G2			P1
			P1			P0		P1			G3
			G0			P3		G1			P0
			G3			G3		P0			G0
			G1			P2		P3			G1
			G2			G2		P2			G2

Ps : poids de matière sèche. Pf : poids de matière fraîche.

NS : différences non significatives. S : différences significatives à 5%.

— : groupe homogène.

Tableau 16 : incidences d'*H. multincinctus* sur le développement végétatif des vitro-plants de bananiers Poyo et Gros Michel.

4.3. *D'Hoplolaimus pararobustus* :

a) sur le système foliaire

L'émission foliaire a été plus rapide qu'au cours des précédentes études, mais beaucoup moins de feuilles ont achevé leur croissance en fin d'expérience (Fig. 20).

Sur la variété Poyo, toutes les feuilles qui ont terminé leur croissance (feuilles IX, VIII et VII) voient leur surface diminuée sous l'influence d'*H. pararobustus* (les différences sont significatives sur les feuilles VII et IX). A l'inverse sur Gros michel, ces feuilles ont leur taille accrue, certainement par réaction au parasitisme. Il est possible que ces réactions dépendent aussi de la taille de l'inoculum. Mais globalement, les surfaces foliaires totales des plants ainsi que l'émission des feuilles sont statistiquement équivalentes entre les variétés (Tab. 17), et *H. pararobustus* n'a pas eu d'effet.

Quant aux dimensions des feuilles (Fig. 21), alors que les rapports longueur/largeur ont augmenté avec la précocité des feuilles (équation moyenne $y = 2,47 - 0,055x$, $r = 0,96$), nous n'avons constaté aucune différence significative entre les deux variétés, ni incidence du parasite.

Comme nous l'avons déjà noté précédemment, l'accroissement du collet est un caractère variétal, non influencé par *H. pararobustus*. Mais le taux de matière sèche des feuilles, identique sur les deux variétés, avait davantage diminué sur la variété Gros Michel que sur Poyo, et cela en rapport avec la pression parasitaire.

b) sur le rhizome (Tab. 17)

Les densités racinaires du système primaire sont liées à la variété, mais *H. pararobustus* n'a pas induit de perturbation particulière.

c) commentaires

Les perturbations induites par *H. pararobustus* sont donc peu nombreuses, puisqu'elles ne concernent que l'état hydrique des feuilles. Cependant, comme nous l'avons vu précédemment, cela est à rapprocher des tailles de populations restées certainement encore trop faible pour déceler un effet sur la croissance des plants.

Figure 20 : incidence d'*H. pararobustus* sur les surfaces foliaires de plants de bananiers inoculés aux quatre effectifs suivants :

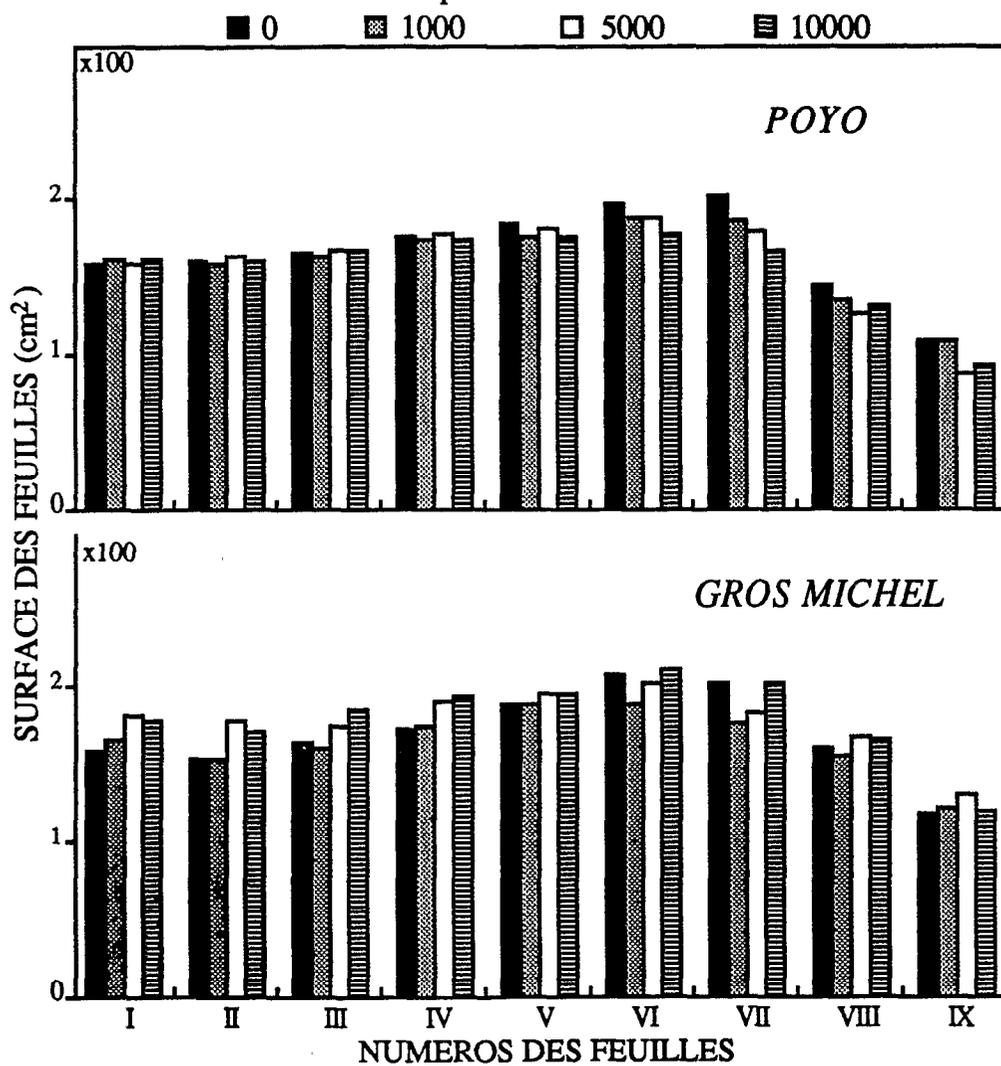
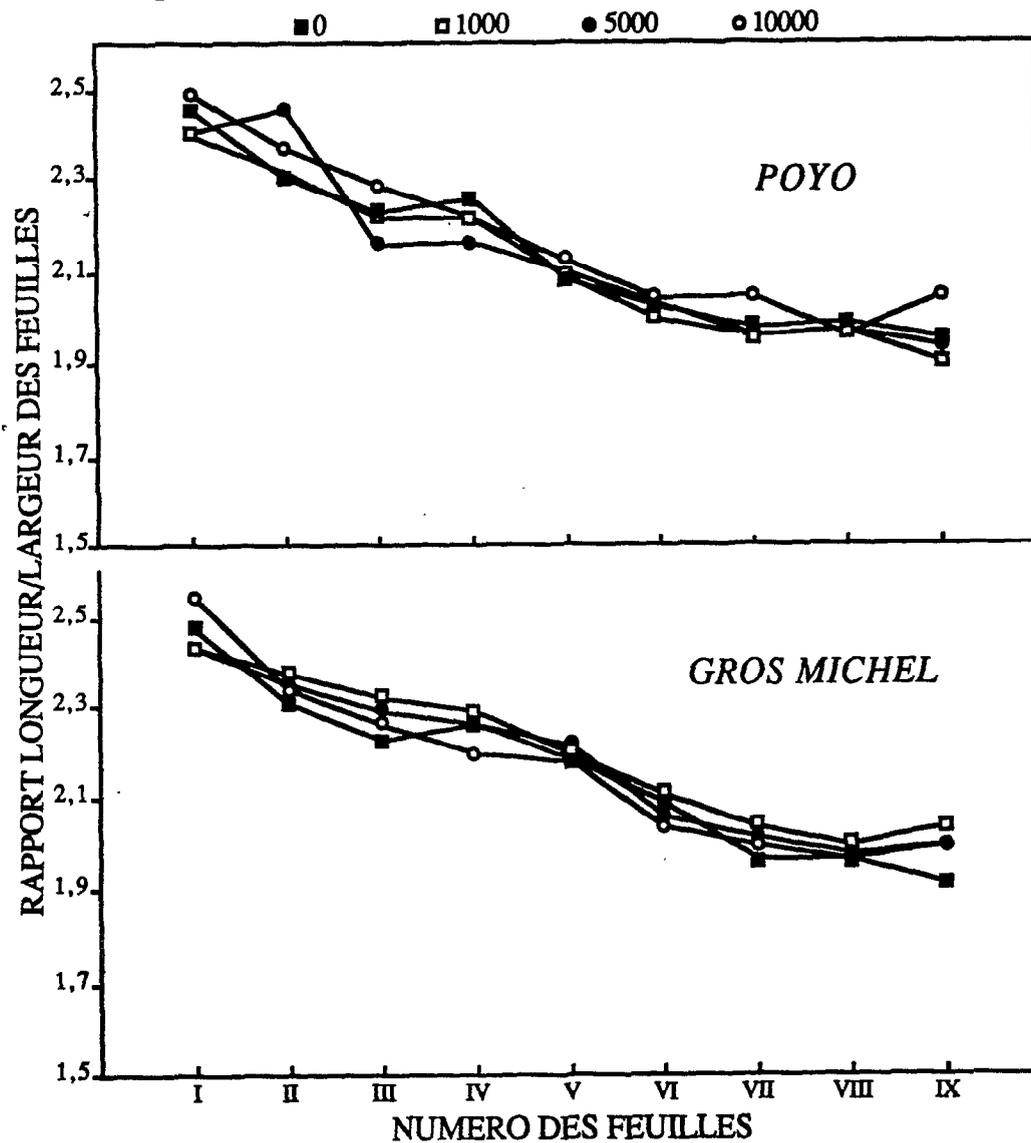


Figure 21 : incidence d'*H. pararobustus* sur la proportion longueur/largeur des feuilles de plants de bananiers inoculés aux quatre effectifs suivants :



<i>H. pararobustus</i>			Système foliaire				Rhizome				
Variété	Inoculum	Objet	Emission foliaire (/semaine)	Surface foliaire totale (cm)	Accroissement du collet (cm/semaine)	Ps/Pf (%)	Diamètre du bulbe (cm)	Racines primaires		Racines secondaires	
								Indice de densité de racines	Ps/Pf (%)	Indice de densité de racines	Ps/Pf (%)
Poyo	0	P0	1,24	1444,68	0,172	14,89	3,78	8,00	5,33	5,35	8,19
	1000	P1	1,16	1381,09	0,183	14,65	3,66	7,43	5,08	5,35	5,28
	5000	P2	1,16	1397,31	0,178	13,93	3,54	8,36	5,23	6,34	7,12
	10000	P3	1,18	1395,90	0,172	14,79	3,68	8,10	6,01	5,32	6,97
Gros Michel	0	G0	1,24	1504,48	0,207	15,20	3,78	10,17	5,00	4,91	10,20
	1000	G1	1,21	1461,05	0,186	14,38	3,74	10,73	4,91	6,38	5,77
	5000	G2	1,21	1579,18	0,212	13,44	3,74	10,05	5,46	6,30	6,80
	10000	G3	1,26	1623,48	0,210	13,07	3,76	10,29	5,52	6,22	6,87
Test de Kruskal-Wallis			NS	NS	S	S	NS	S	NS	NS	NS
Classement de Dunn					G2	G0		G1			
					G3	P0		G3			
					G0	P3		G0			
					G1	P1		G2			
					P1	G1		P2			
					P2	P2		P3			
					P0	G2		P0			
					P3	G3		P1			

Ps : poids de matière sèche. Pf : poids de matière fraîche.

NS : différences non significatives. S : différences significatives à 5%. — : groupe homogène.

Tableau 17 : incidence d'*H. pararobustus* sur le développement végétatif des vitro-plants de bananiers Poyo et Gros Michel.

5. SYNTHÈSE

Les deux variétés de bananiers Poyo et Gros Michel sont sensibles à *R. similis*, *H. multincinctus* et *H. pararobustus*, en ce sens que ces trois nématodes peuvent se développer dans leurs racines. Cependant, les modalités du parasitisme sont différentes sur ces deux variétés.

La première expérience a montré que la pénétration des nématodes *H. multincinctus* et *H. pararobustus* était identique sur les deux variétés, et que la variété Gros Michel était beaucoup moins vite infestée par *R. similis* que la variété Poyo. La faiblesse des niveaux de pénétration d'*H. multincinctus* et *H. pararobustus* est peut-être due à la nature du substrat. En effet, en bananeraie, les densités de populations de ces deux nématodes sont élevées, mais elles restent sous la dépendance de nombreux facteurs d'environnement, comme la structure des sols : *H. multincinctus* préfère les sols acides à haute teneur en matière organique (argiles et tourbes), tandis que *H. pararobustus* affectionne les sols sableux très faiblement organiques (Quénéhervé, 1988).

La seconde expérience a révélé que la multiplication des parasites et leur impact sur la végétation étaient spécifiques à la fois de la variété des plants et de l'espèce du nématode considéré. Bien que les facteurs climatiques aient quelque peu perturbé l'expérience sur *H. multincinctus*, les deux variétés multiplient ce nématode de la même façon. Par contre, si la variété Poyo permet la multiplication de *R. similis*, jusqu'à un certain seuil de tolérance, la variété Gros Michel freine sa pullulation, jusqu'à un certain niveau de population, au delà duquel cet effet est levé. Enfin, la multiplication d'*H. pararobustus* est supérieure sur Gros Michel, et cela d'autant plus que l'inoculum est important, mais certainement dans une limite de tolérance qui n'a pas été atteint.

D'un point de vue agronomique, nous estimons que l'évolution des proportions foliaires (longueur/largeur) et celle de la densité racinaire peuvent être considérées comme deux critères de comparaison de la sensibilité à *R. similis*. Le premier (qui peut être suivi sans destruction du matériel végétal), identique sur les deux variétés non infestées, est perturbé seulement sur la variété Poyo. Le second, qui constitue en soi un caractère variétal, est perturbé différemment sur les deux variétés.

Si la surface foliaire totale des plants varie quel que soit le nématode, chacune des espèces a une action spécifique qui se répercute sur la surface de chaque feuille. Tous les autres caractères végétatifs mesurés évoluent différemment selon le nématode. Enfin, l'influence de l'inoculum

est surtout visible dans le cas de la variété Gros Michel. Ceci voudrait dire que, quelle que soit la nature des perturbations sur cette variété, celle-ci serait, à inoculum égal, plus tolérante que la variété Poyo envers *R. similis*. Ce phénomène est renforcé par des réactions de défense qui se traduisent chez la variété Gros Michel par un surcroît de croissance tissulaire, tant foliaire que racinaire. La variété Poyo, qui ne peut pas supporter des pressions parasitaires trop élevées, est donc moins tolérante.

En bref, les deux variétés sont aussi sensibles à *H. multincinctus*. La variété Gros Michel serait plus multiplicatrice que la variété Poyo pour *H. pararobustus* mais agronomiquement plus tolérante. Elle serait aussi un moins bon hôte de *R. similis* que la variété Poyo, tout en étant agronomiquement plus résistante. Cette mauvaise qualité d'hôte envers *R. similis* entraînerait alors une perturbation du cycle biologique du nématode, par une augmentation anormale du nombre des femelles dans le sol (moindre pénétration dans les racines et moindre multiplication). L'élévation du sex-ratio chez *H. pararobustus*, sur la variété Gros Michel, mérite une expérimentation plus adaptée. Ce phénomène pourrait conduire à une extinction naturelle de la population, ce qui, malgré l'effet multiplicateur, représenterait une qualité particulière de défense. Un tel cas a été signalé pour *Meloidogyne hapla*, espèce qui voit son développement irrémédiablement dirigé vers le sexe mâle dans le cas d'une culture de concombre résistant (Dalmasso & Missonier, 1986).

Les perturbations sur la croissance des systèmes foliaires et racinaires ne font que refléter des troubles physiologiques, et entraîneraient elles-mêmes d'autres conséquences. Un indice nous en est donné par les fluctuations de l'état d'hydratation des racines causées par H. multincinctus et H. pararobustus. Ces nématodes doivent entraîner des dérangements métaboliques, certainement variés selon la variété de bananier et selon l'espèce parasite. Ceci nous amène à étudier l'impact des nématodes sur la physiologie des vitro-plants, et sur les métabolismes mis en place par l'hôte pour se défendre contre l'agression parasitaire.

Planche 4 : Histologie d'une racine primaire non parasitée de bananier Poyo (coupe transversale; 1cm = 110 μ m).

Abréviations :

eep = parenchyme cortical externe; lcp = parenchyme cortical lacunaire; icp = parenchyme cortical interne; en = endoderme; pc = péricycle; pm = parenchyme médullaire; xv = vaisseaux du xylème.

Planche 4 : Histologie d'une racine primaire non parasitée de bananier Poyo (coupe transversale; 1cm = 110 μ m).

Abréviations :

ecp = parenchyme cortical externe; lcp = parenchyme cortical lacunaire; icp = parenchyme cortical interne; en = endoderme; pc = péricycle; pm = parenchyme médullaire; xv = vaisseaux du xylème.

Planche 4

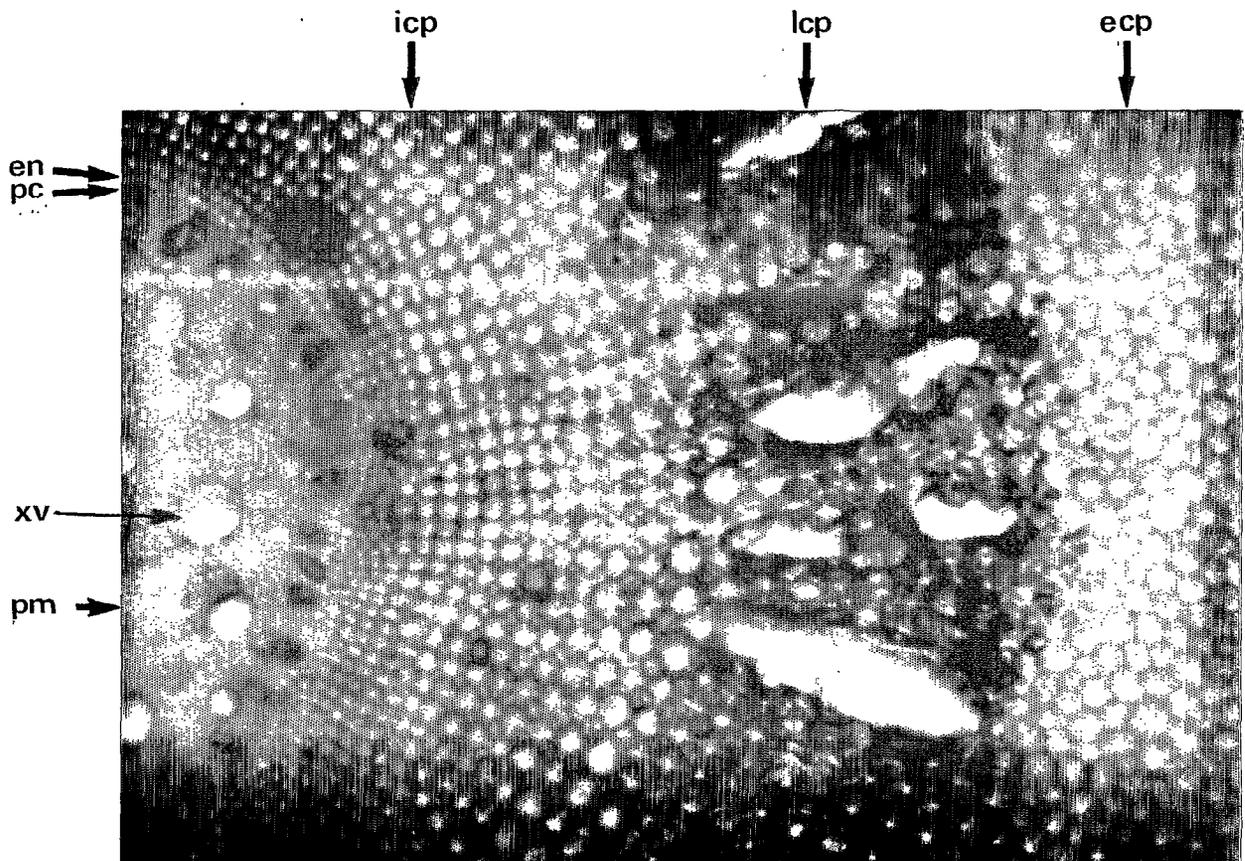


Planche 5 : Histologie de racines de bananier Poyo parasitées par *R. similis*.

a : nécrose sous-épidermique (coupe longitudinale; 1cm = 110 μ m).

b : fusion des cavités faites par le nématode avec les lacunes du parenchyme cortical (coupe transversale; 1cm = 45 μ m).

c : lésion profonde allant jusqu'au cylindre central (coupe transversale; 1cm = 45 μ m).

d : lésion profonde atteignant le cylindre central, et vaisseaux du xylème abritant des nématodes (coupe transversale; 1cm = 45 μ m).

e : obturation des vaisseaux abritant des nématodes (coupe transversale; 1cm = 45 μ m).

f : cellules périphériques hypertrophiées des vaisseaux (coupe transversale; 1cm = 45 μ m).

Abréviations :

icp = parenchyme cortical interne; mp = parenchyme médullaire; xv = vaisseaux du xylème; n = nématode; ca = cavité.

Planche 5 : Histologie de racines de bananier Poyo parasitées par *R. similis*.

a : nécrose sous-épidermique (coupe longitudinale; 1cm = 110 μ m).

b : fusion des cavités faites par le *nématode* avec les lacunes du parenchyme cortical (coupe transversale; 1cm = 45 μ m).

c : lésion profonde allant jusqu'au cylindre central (coupe transversale; 1cm = 45 μ m).

d : lésion profonde atteignant le cylindre central, et vaisseaux du xylème abritant des *nématodes* (coupe transversale; 1cm = 45 μ m).

e : obturation des vaisseaux abritant des *nématodes* (coupe transversale; 1cm = 45 μ m).

f : cellules périphériques hypertrophiées des vaisseaux (coupe transversale; 1cm = 45 μ m).

Abréviations :

icp = parenchyme cortical interne; mp = parenchyme médullaire; xv = vaisseaux du xylème; n = *nématode*; ca = cavité.

Planche 5

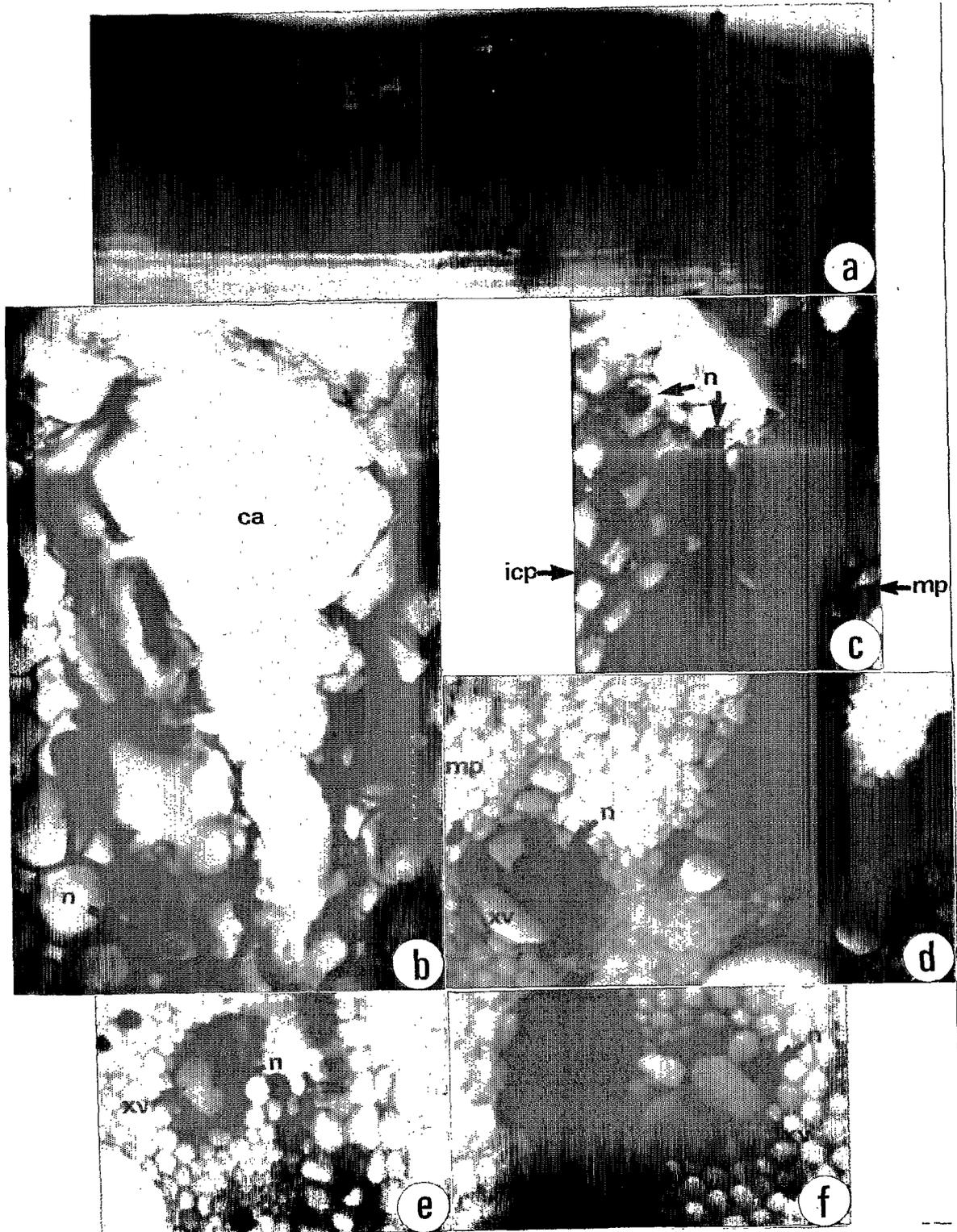


Planche 6 : Histologie de racines de bananier Poyo (a-b) et Gros Michel (c-f) parasitées par *R. similis*.

a : migration rectiligne et ponte d'une femelle dans la racine (racine étalée; 1cm = 150 μ m),

b : infestation des racines secondaires directement par les racines primaires (racine étalée; 1cm = 600 μ m).

c : hypertrophie des cellules adjacentes à la nécrose (coupe transversale; 1cm = 110 μ m).

d : habitus bouclés ou spiralés des nématodes (racine étalée; 1cm = 600 μ m).

e : globules intracytoplasmiques apparaissant autour du nématode (coupe transversale; 1cm = 45 μ m).

f : globules intracytoplasmiques apparaissant autour des nécroses (coupe transversale; 1cm = 45 μ m).

Abréviations :

ecp = parenchyme cortical externe; n = nématode; e = œufs; g = globules.

Planche 6 : Histologie de racines de bananier Poyo (a-b) et Gros Michel (c-f) parasitées par *R. similis*.

a : migration rectiligne et ponte d'une femelle dans la racine (racine étalée; 1cm = 150 μ m).

b : infestation des racines secondaires directement par les racines primaires (racine étalée; 1cm = 600 μ m).

c : hypertrophie des cellules adjacentes à la nécrose (coupe transversale; 1cm = 110 μ m).

d : habitus bouclés ou spiralés des nématodes (racine étalée; 1cm = 600 μ m).

e : globules intracytoplasmiques apparaissant autour du nématode (coupe transversale; 1cm = 45 μ m).

f : globules intracytoplasmiques apparaissant autour des nécroses (coupe transversale; 1cm = 45 μ m).

Abréviations :

ecp = parenchyme cortical externe; n = nématode; e = œufs; g = globules.

Planche 6

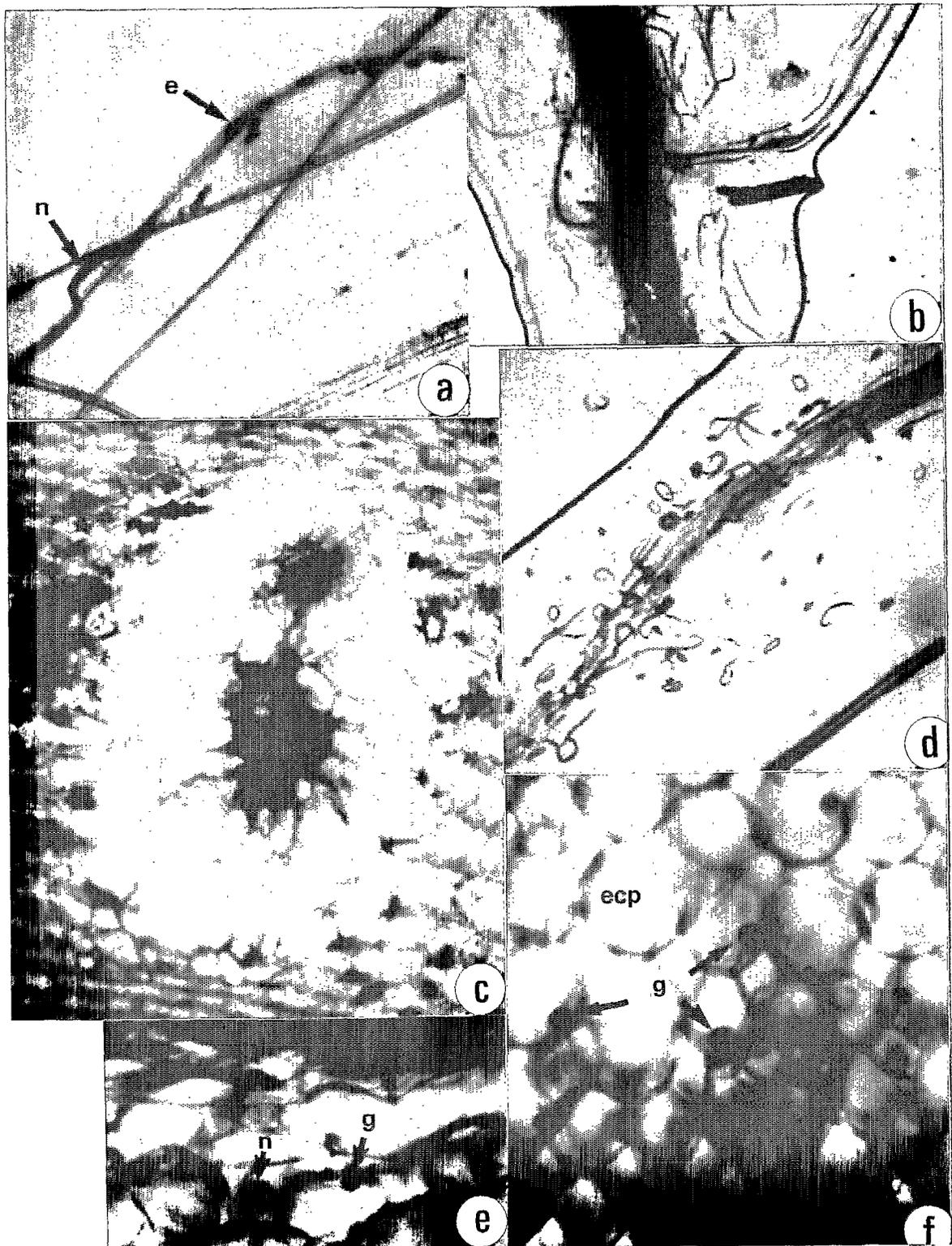


Planche 7 : Histologie de racines de bananier Poyo parasitées par *H. multicinctus*.

a : nécrose sous-épidermique (coupe transversale; 1cm = 45µm).

b : cellules parenchymateuses nécrosées (coupe longitudinale; 1cm = 110µm).

c : nécrose des cellules du parenchyme cortical externe (coupe transversale; 1cm = 45µm).

d : habitus bouclés ou spiralés des nématodes (racine étalée; 1cm = 600µm).

e : amas d'œufs (racine étalée; 1cm = 45µm).

f : ponte d'œufs dans une cellule parenchymateuse (coupe transversale; 1cm = 45µm).

Abréviations :

n = nématode; e = œufs; ps = point de pénétration.

Planche 7 : Histologie de racines de bananier Poyo parasitées par *H. multicinctus*.

a : nécrose sous-épidermique (coupe transversale; 1cm = 45 μ m).

b : cellules parenchymateuses nécrosées (coupe longitudinale; 1cm = 110 μ m).

c : nécrose des cellules du parenchyme cortical externe (coupe transversale; 1cm = 45 μ m).

d : habitus bouclés ou spirales des nématodes (racine étalée; 1cm = 600 μ m).

e : amas d'œufs (racine étalée; 1cm = 45 μ m).

f : pont de œufs dans une cellule parenchymateuse (coupe transversale; 1cm = 45 μ m).

Abréviations :

n = nématode; e = œufs; ps = point de pénétration.

Planche 7

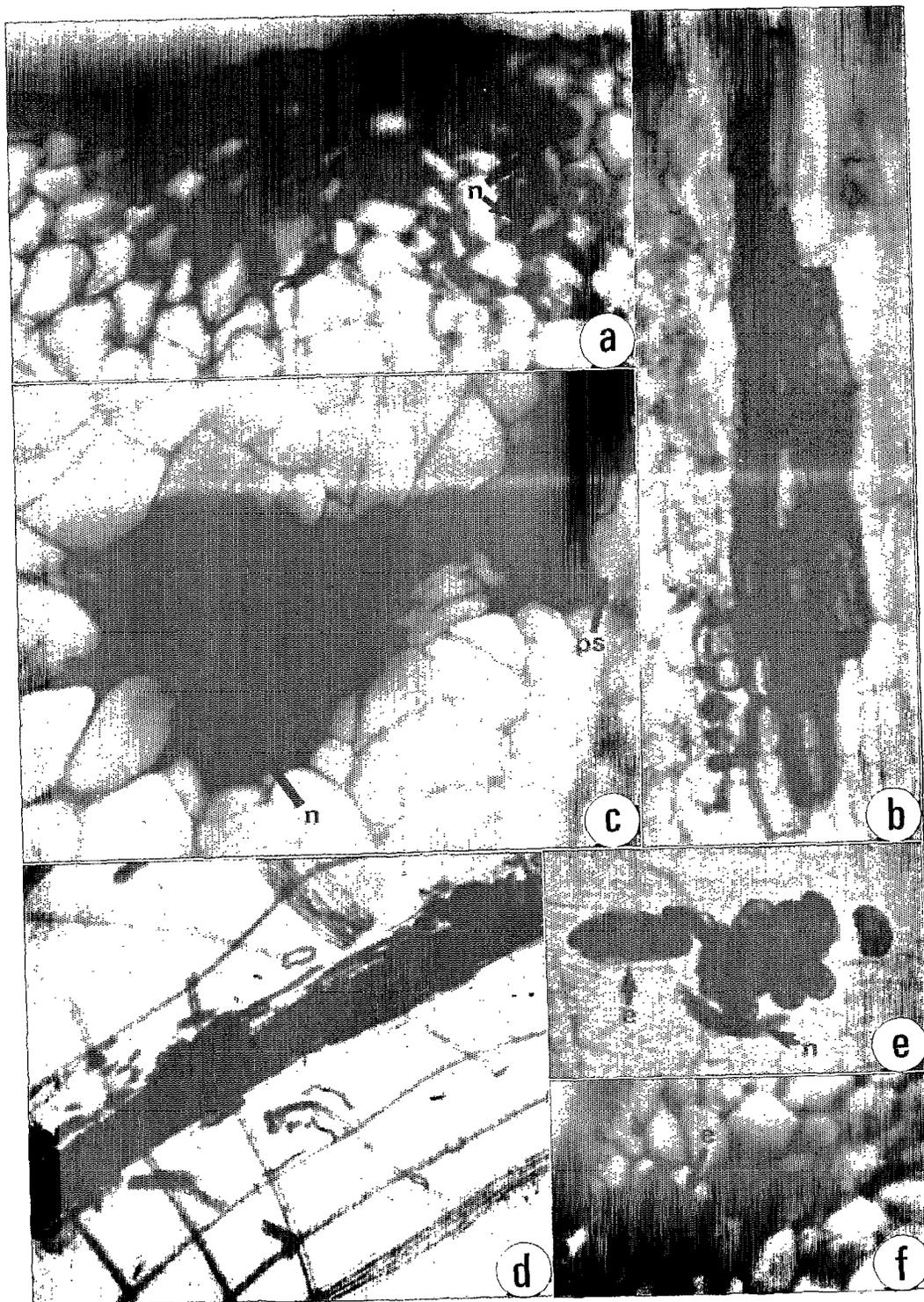


Planche 8 : Histologie de racines de bananier Poyo (a-b) et Gros Michel (c) parasitées par *H. multicinctus*.

a : nécrose parenchymateuse avec épaissement et pigmentation des parois cellulaires (coupe transversale; 1cm = 45µm).

b : pigmentation uniforme des cellules nécrosées (coupe longitudinale; 1cm = 10µm).

c : globules et vacuoles intracytoplasmiques (coupe longitudinale; 1cm = 45µm).

Abréviations :

g = globules.

Planche 8 : Histologie de racines de bananier Poyo (a-b) et Gros Michel (c) parasitées par *H. multicinctus*.

a : nécrose parenchymateuse avec épaissement et pigmentation des parois cellulaires (coupe transversale; 1cm = 45 μ m).

b : pigmentation uniforme des cellules nécrosées (coupe longitudinale; 1cm = 10 μ m).

c : globules et vacuoles intracytoplasmiques (coupe longitudinale; 1cm = 45 μ m).

Abréviations :

g = globules.

Planche 8



Planche 9 : Histologie de racines de bananier Poyo (a-f) et Gros Michel (g) parasitées par *H. pararobustus*.

a : localisation superficielle du nématode et nécrose sous-épidermique (coupe transversale; 1cm = 45µm).

b : nécrose ouverte située en dessous du point de pénétration (coupe transversale; 1cm = 45µm).

c : habitus droit du nématode parallèle à l'axe de la racine (racine étalée; 1cm = 250µm).

d : habitus bouclé du nématode (racine étalée; 1cm = 110µm).

e : écrasement des tissus de la nécrose (coupe transversale; 1cm = 45µm).

f : ponte éparse des œufs (racine étalée; 1cm = 250µm).

g : mâles parasitant une racine (racine étalée; 1cm = 110µm).

Abréviations :

c = cylindre central; n = nématode; e = œufs; sp = spicules; ps = point de pénétration.

Planche 9 : Histologie de racines de bananier Poyo (a-f) et Gros Michel (g) parasitées par *H. pararobustus*.

a : localisation superficielle du nématode et nécrose sous-épidermique (coupe transversale; 1cm = 45µm).

b : nécrose ouverte située en dessous du point de pénétration (coupe transversale; 1cm = 45µm).

c : habitus droit du nématode parallèle à l'axe de la racine (racine étalée; 1cm = 250µm).

d : habitus bouclé du nématode (racine étalée; 1cm = 110µm).

e : écrasement des tissus de la nécrose (coupe transversale; 1cm = 45µm).

f : ponte éparses des œufs (racine étalée; 1cm = 250µm).

g : mâles parasitant une racine (racine étalée; 1cm = 110µm).

Abréviations :

c = cylindre central; n = nématode; e = œufs; sp = spicules; ps = point de pénétration.

Planche 9

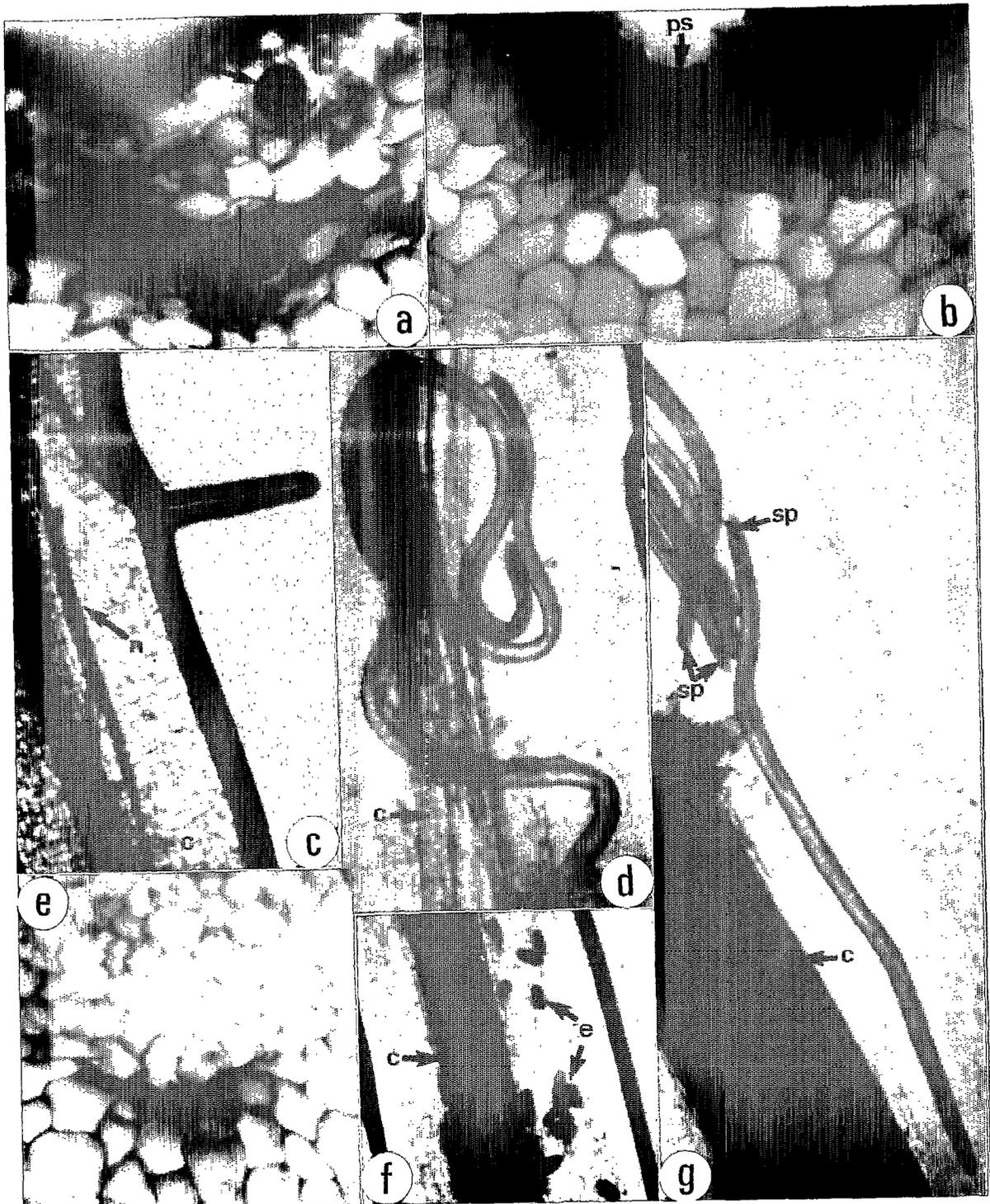


Planche 10 : Histologie d'une racine de bananier Poyo parasitée par *R. similis* et abritant un champignon dans le cylindre central (coupe transversale; 1cm = 45µm).

Abréviations :

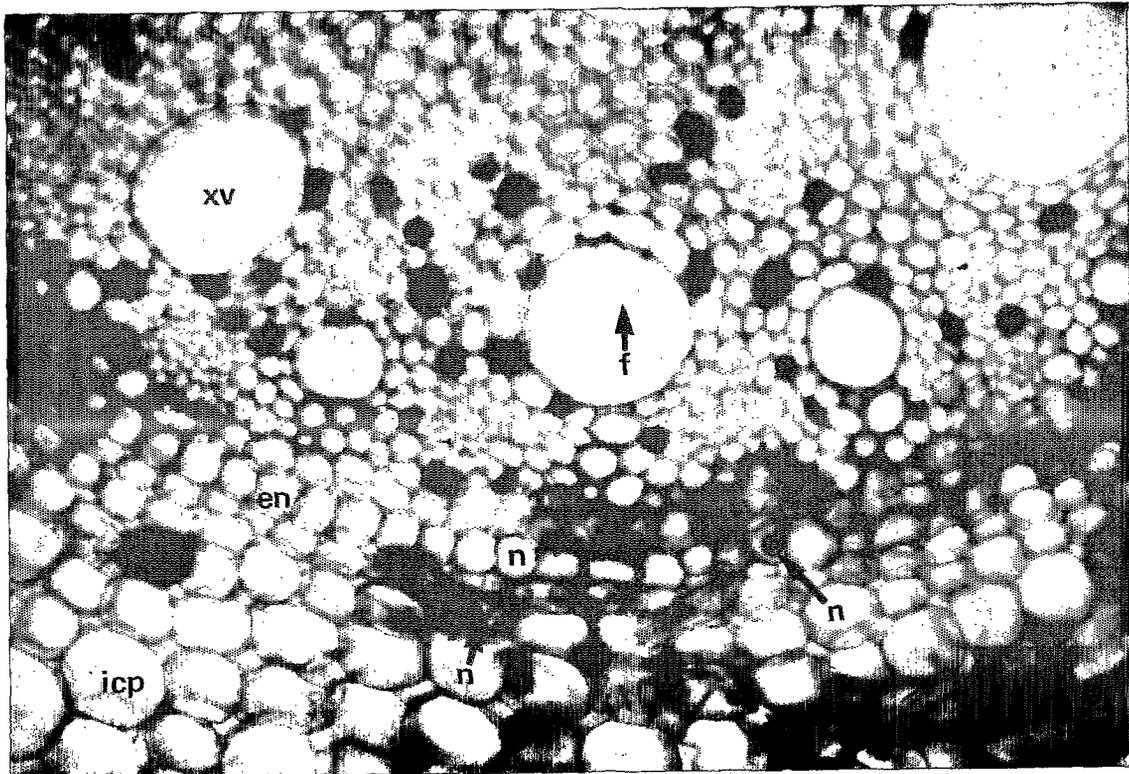
icp = parenchyme cortical interne; en = endoderme; xv = vaisseaux du xylème; n = nématode; f = champignon.

Planche 10 : Histologie d'une racine de bananier Poyo parasitée par *R. similis* et abritant un champignon dans le cylindre central (coupe transversale; 1cm = 45 μ m).

Abréviations :

icp = parenchyme cortical interne; en = endoderme; xv = vaisseaux du xylème; n = nématode; f = champignon.

Planche 10



REACTIONS PHYSIO-PATHOLOGIQUES DES VARIETES POYO ET GROS MICHEL

Deux types d'effets des nématodes sur la physiologie de la plante ont été évalués : d'une part les effets décelables à distance des tissus racinaires atteints, d'autre part les effets directs sur la physiologie racinaire liée aux mécanismes de défense de la plante.

Pour l'évaluation du premier type d'effets, nous avons mesuré l'incidence des nématodes sur la physiologie foliaire, en prenant comme marqueurs les pigments photosynthétiques (chlorophylles et carotènes), et les éléments minéraux et organiques. Nous avons vu dans l'introduction que les nématodes réduisaient, sur de nombreuses plantes, la fixation du CO₂, et que cette réduction allait de pair, selon les cas, avec une déficience chlorophyllienne, ainsi qu'avec une altération de l'assimilation minérale (elle-même à relier avec un stress hydrique).

Pour l'évaluation du second type d'effets, nous avons mesuré l'incidence des nématodes sur quelques réactions métaboliques racinaires, mises en place par la plante pour lutter contre l'infestation, en prenant comme marqueurs l'hormone AIA (acide indol-3 acétique), les composés phénoliques totaux, et des activités enzymatiques connues pour leur intervention, ou leur disparition selon l'enzyme, dans les mécanismes de nécrose des tissus parasités. Certains de ces métabolites ont été dépistés histologiquement par coloration spécifique.

Ces évaluations ont été faites pour chacun des trois nématodes, en fonction des niveaux des populations infestantes (nombre de nématodes intraracinaires par plant), et en relation avec le type de variété.

1. LES PIGMENTS PHOTOSYNTHETIQUES

En règle générale, la concentration en chlorophylles a et b des feuilles de rang III est supérieure dans la variété Gros Michel (Fig. 22). La concentration en carotènes totaux est identique dans les deux variétés. Les proportions des deux chlorophylles sont restées stables et égales en moyenne à 74% pour la chlorophylle a et 26% pour la chlorophylle b, quelle que soit la variété, avec ou sans nématode. Mais nous voyons que la concentration chlorophyllienne peut varier d'une expérience à l'autre, certainement en fonction des conditions d'ensoleillement.

Sur des plants infestés par *R. similis*, la concentration en chlorophylles a et b aurait tendance à augmenter chez la variété Gros Michel. Chez cette variété, la concentration chlorophyllienne diminue au-dessus d'un niveau d'infestation de 5000 nématodes. Quant aux carotènes totaux, leur concentration n'est pas modifiée, mise à part l'influence des fortes populations sur la variété Gros Michel.

H. multinctus et *H. pararobustus* n'ont induit aucune modification des concentrations en chlorophylles et carotènes.

Nous constatons que le métabolisme photosynthétique des feuilles ne paraît guère altéré par les nématodes, malgré de fortes populations infestantes. Il peut même être stimulé en réponse à une pression parasitaire exercée par *R. similis* (chez la variété Gros Michel). Quoiqu'il en soit, les voies terminales de synthèse des chlorophylles ne sont jamais déséquilibrées, les proportions entre les divers pigments demeurant constantes.

2. LA COMPOSITION MINÉRALE ET ORGANIQUE FOLIAIRE

2.1. Composition minérale des feuilles

Sur les bananiers non infestés, il nous est apparu que les concentrations en éléments minéraux étaient variables d'une expérience à l'autre (Fig. 23), sans doute en raison de l'influence des éléments minéraux contenus dans l'amendement. Les niveaux de concentration ne sont donc pas comparables entre les deux variétés, et seule est possible l'étude de l'évolution des concentrations en fonction des niveaux d'infestation de nématodes sur chaque variété.

L'analyse statistique (test de rang de Kruskal-Wallis) a révélé que si *R. similis* induit une diminution en phosphate et potassium sur la variété Poyo, leurs concentrations ont tendance à augmenter sur la variété Gros Michel, jusqu'à un seuil de populations infestantes au-dessus desquelles elles chutent brutalement. *H. pararobustus* aurait tendance à induire l'effet inverse sur la variété Poyo. En revanche, il est sans influence sur la variété Gros Michel. *H. multinctus* ne perturbe pas les concentrations de ces deux éléments.

R. similis diminue la concentration calcique sur la variété Gros Michel. Cet élément ne varie pas sous l'influence d'*H. multinctus* et d'*H. pararobustus*.

Figure 22 : influence des nématodes sur les concentrations des pigments photosynthétiques suivants :

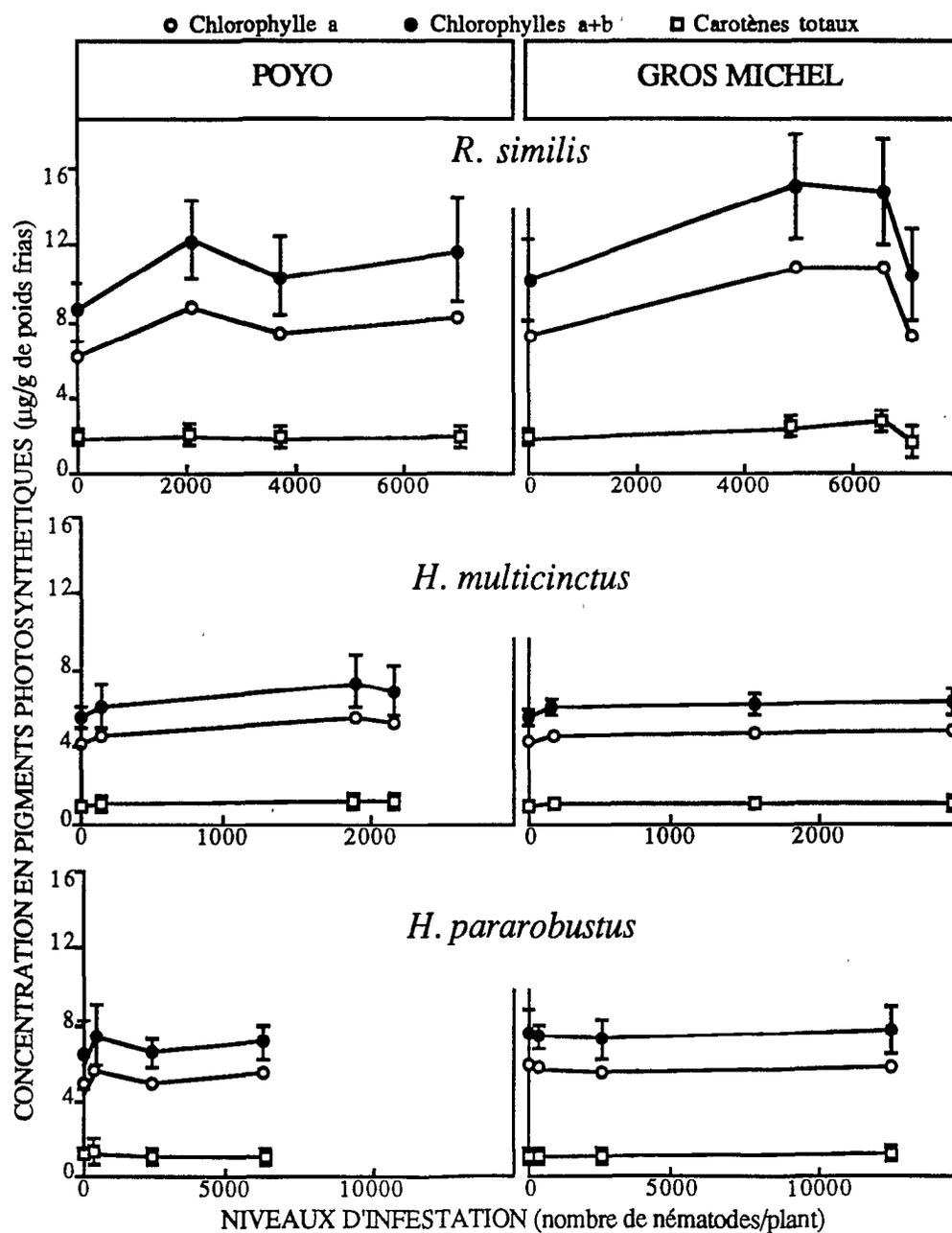
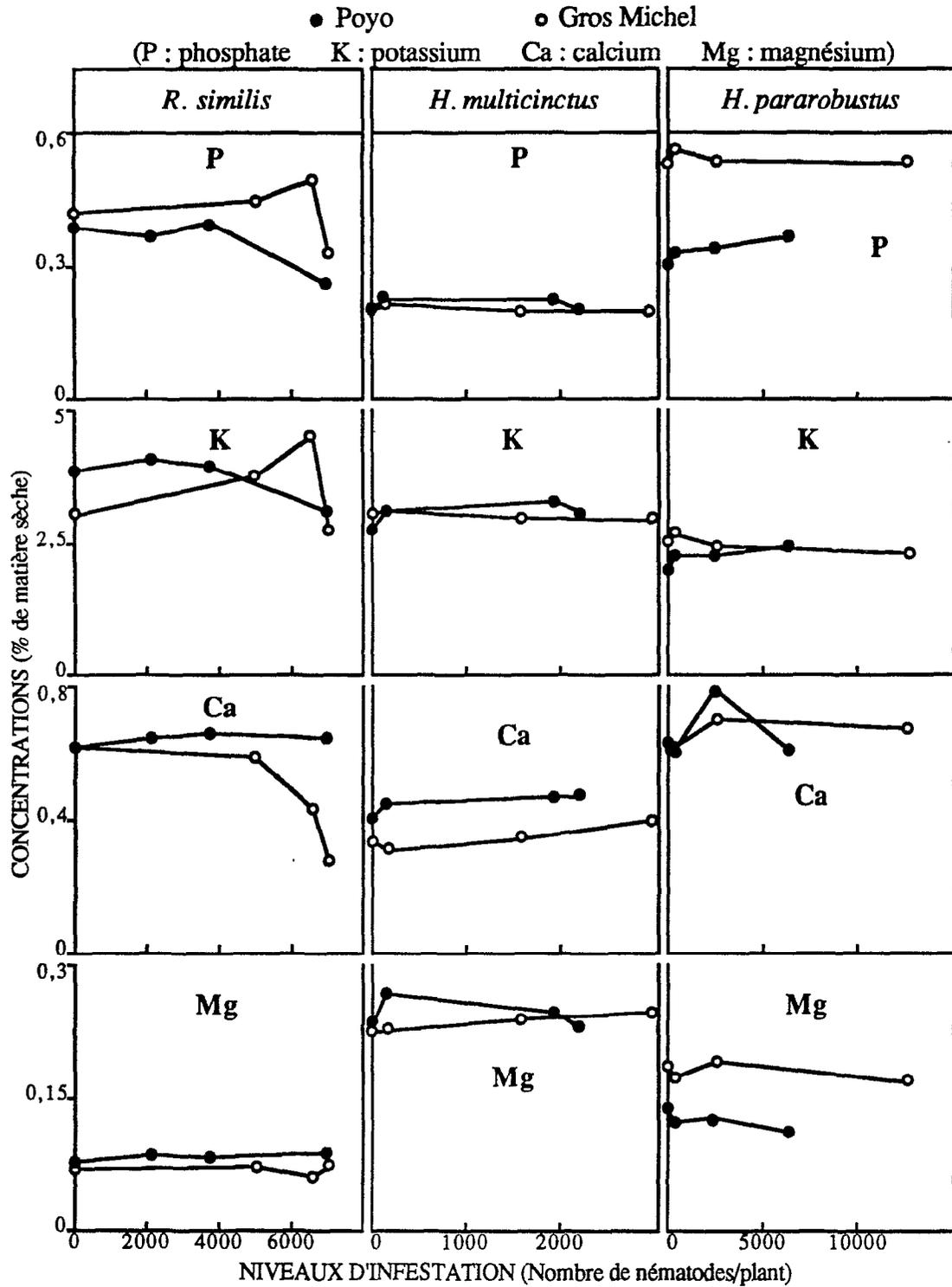


Figure 23 : influence des nématodes sur la composition minérale des feuilles des bananiers :



Enfin, ni *R. similis* ni *H. pararobustus* ne perturbent la concentration foliaire en magnésium des deux variétés. Par contre, *H. multincinctus* freine l'absorption de cet élément sur la variété Poyo; il est sans effet sur la variété Gros Michel.

L'analyse des tests de régression a montré que si les concentrations en phosphate et potassium évoluent différemment sous l'influence de chacun des trois nématodes, elles évoluent dans le même sens sur chaque variété, c'est-à-dire que les rapports des concentrations sont constants. Il existerait donc une balance P/K qui se maintiendrait quel que soit le nématode.

2.2. Composition des feuilles en éléments organiques

Quel que soit le nématode inoculé, la composition en carbone et azote des feuilles évolue identiquement sur les deux variétés (Fig. 24). Il n'y a donc pas d'effet variétal. L'analyse statistique ne permet pas d'identifier d'effet marquant des nématodes. Il semblerait tout de même que de faibles populations soient stimulantes, et qu'inversement les plus fortes réduisent les concentrations.

3. L'ACIDE INDOL-3 ACETIQUE ET SES DERIVES

Dans ce type de parasitisme (nématodes à lésions), l'AIA et ses dérivés sont considérés comme des marqueurs de l'activité rhizogène. L'analyse colorimétrique des substances racinaires à noyau indol, l'acide indol-3 acétique (AIA) et ses dérivés, a montré (Fig. 25), qu'en l'absence de nématodes, ces composés sont plus concentrés dans la variété Poyo que dans la variété Gros Michel.

Chez la variété Poyo infestée par *R. similis*, la concentration en indols reste constante quel que soit le niveau de la population de nématodes. Sur la variété Gros Michel, cette concentration a tendance à augmenter avec le niveau d'infestation, jusqu'à un seuil (environ 6500 nématodes/plant) au-dessus duquel la concentration en indols chute.

Dans le cas d'*H. multincinctus*, plus le niveau de population est élevé, plus la concentration en indols baisse dans les racines des bananiers Poyo. Au contraire, sur la variété Gros Michel, nous avons mesuré une augmentation de la concentration en indols, limitée cependant pour les plus fortes populations (> 1500 nématodes par plant).

Figure 24 : influence des nématodes sur la composition en matière organique des feuilles des bananiers :

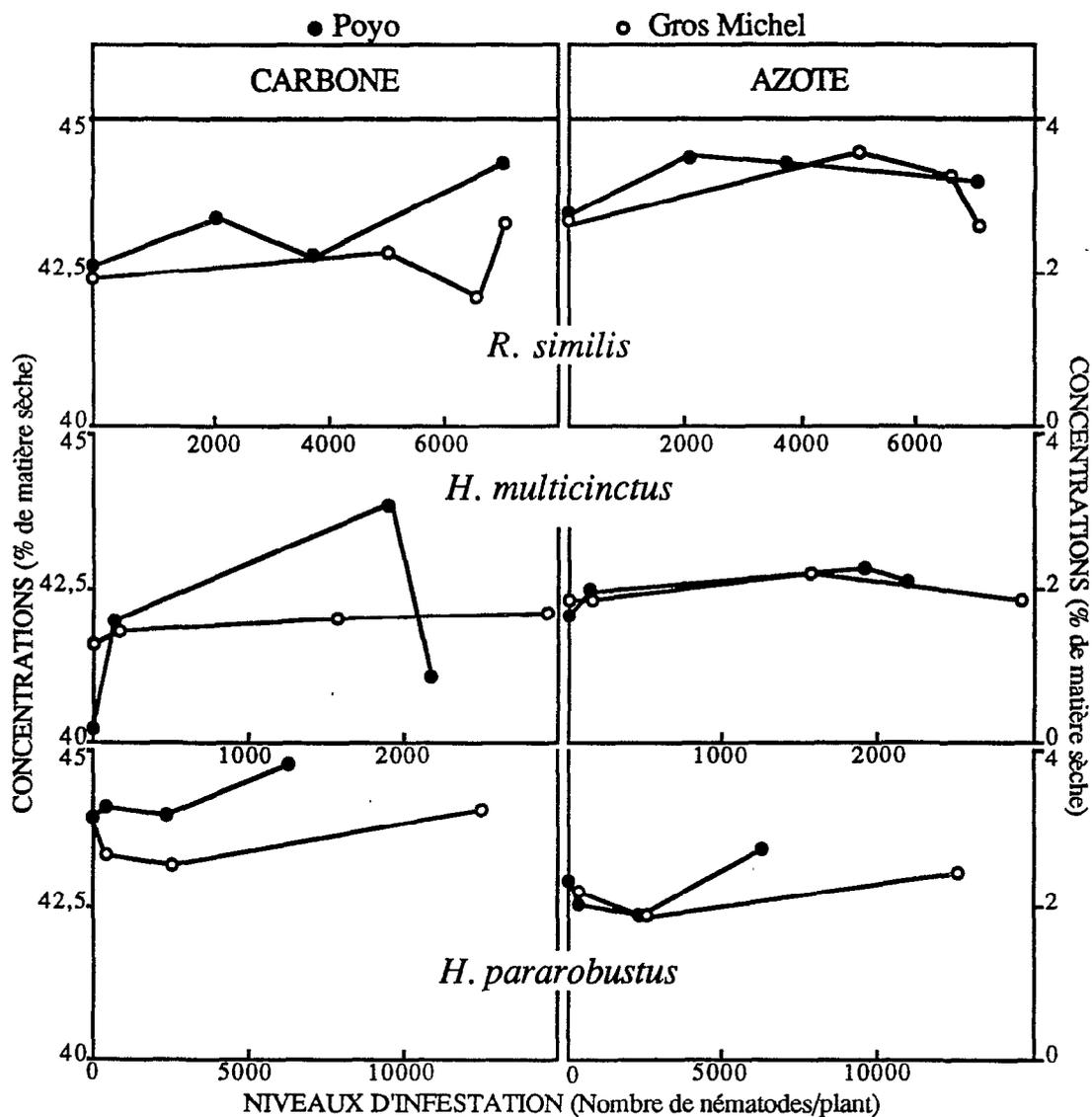
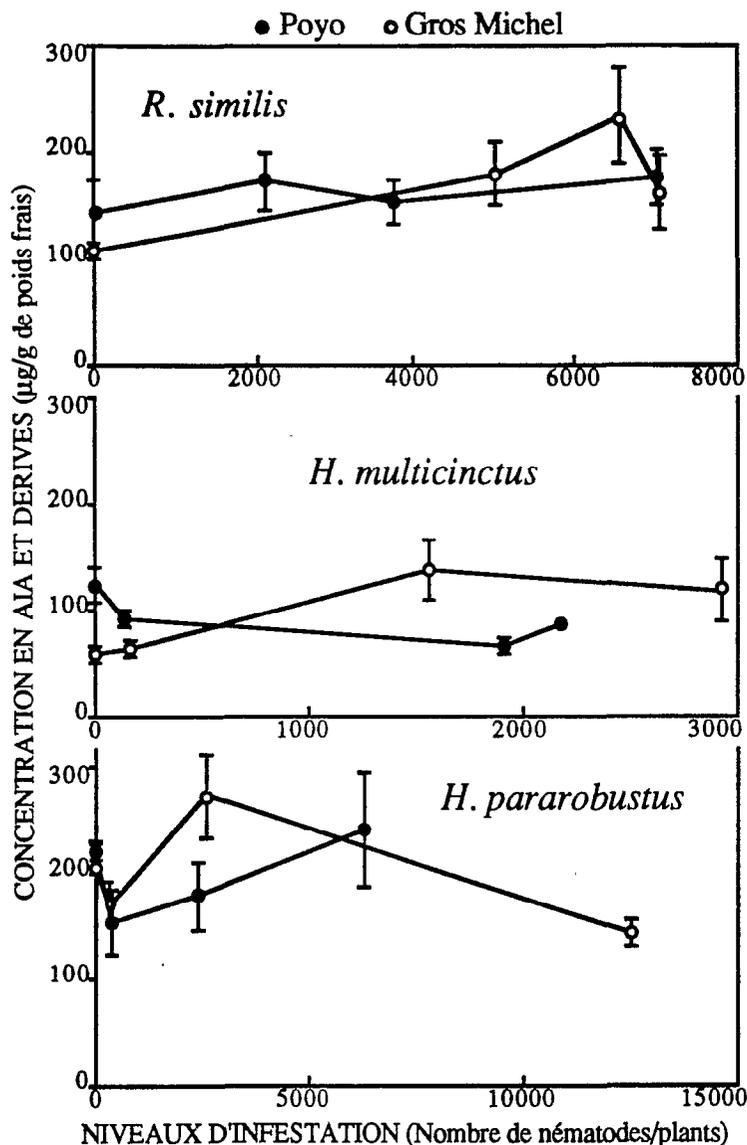


Figure 25 : influence des nématodes sur la concentration racinaire en indols des variétés :



Enfin, une faible infestation par *H. pararobustus* induit une diminution de la concentration hormonale. Mais l'augmentation de la population stimule la production de substances indoliques sur les deux variétés. Cependant, de trop fortes populations inversent la situation sur Gros Michel. N'ayant pas obtenu des niveaux de populations aussi élevés sur Poyo que sur Gros Michel, nous ne savons pas quelle influence auraient eu les fortes populations sur Poyo.

Le métabolisme de l'AIA et de ses dérivés, dont l'intensité diffère d'une variété à l'autre, est donc perturbé par chaque nématode de manière spécifique. Sur la variété Poyo, il est

peu modifié avec *R. similis*; il est stimulé par *H. pararobustus*, et affaibli par *H. multincinctus*. Bien que le métabolisme indolique soit moins intense chez la variété Gros Michel en l'absence de parasite, il s'avère plus actif après infestation. Mais cette activité peut être brisée lorsque le parasitisme s'intensifie sous l'effet de fortes populations. On ne constate pas ce phénomène sur Poyo.

4. LES PHENOLS RACINAIRES

L'analyse colorimétrique des substances phénoliques racinaires a montré (Fig. 26), qu'en l'absence de nématodes, ces composés sont moins concentrés dans la variété Poyo que dans la variété Gros Michel.

Pour *R. similis*, nous avons noté une fluctuation de la concentration des phénols sur Poyo, dont le niveau moyen demeure constant. Sur la variété Gros Michel, cette concentration est peu sensible à l'accroissement des populations, sauf pour des pressions parasitaires élevées qui provoquent son augmentation.

La population d'*H. multincinctus* ne modifie pas la concentration en phénols sur Poyo, alors que cette concentration croît dans les racines de la variété Gros Michel avec l'abondance des parasites. Les concentrations sont dans ce cas très différentes entre les deux variétés.

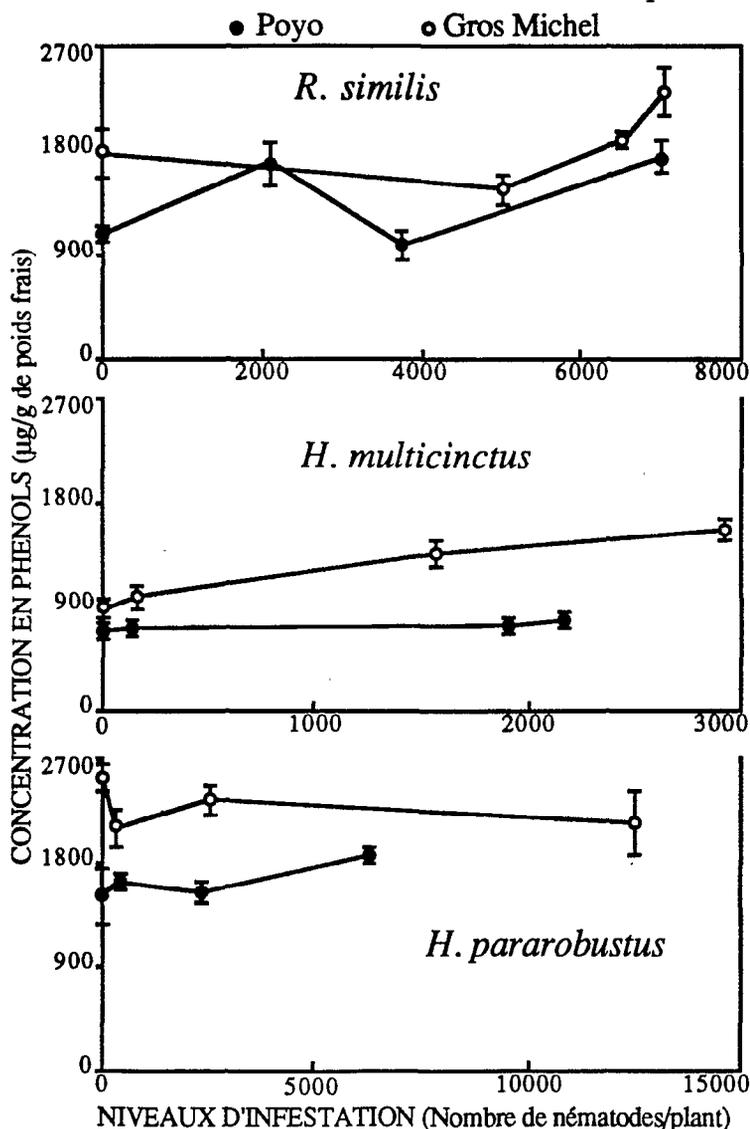
Quant à *H. pararobustus*, il semble que ce nématode n'entraîne pas de modification de la concentration phénolique chez la variété Poyo. S'il entraîne une diminution de la concentration chez la variété Gros Michel, celle-ci reste indépendante du niveau d'infestation.

Le métabolisme des phénols est donc lié à la fois à la variété et au nématode. La concentration en phénols sur la variété Poyo est invariable quelle que soit l'identité du nématode et son abondance dans les racines. Par contre, sur la variété Gros Michel, les trois nématodes agissent différemment : la concentration phénolique diminue avec *H. pararobustus*, mais sans intervention de la pression parasitaire, alors qu'elle augmente sensiblement avec *H. multincinctus*, et dans le cas de fortes infestations en *R. similis*.

L'étude histo-chimique, par coloration au bichromate de potassium, a révélé la présence de plusieurs cellules, colorées en rouge-brun, dans le cylindre central des racines de bananier Poyo (Pl. 11a). Quelques rares cellules colorées sont également détectées dans la zone interne du parenchyme cortical (Pl.11b). Dans le cylindre central, certaines d'entre elles sont apprimées aux vaisseaux du xylème (Pl.11c). D'après Beckman et Mueller (1970), les phénols sont

compartimentés en éléments globulaires autour de la vacuole, sur sa face interne. Ces éléments s'agrègent et forment une couche continue tapissant la cavité vacuolaire (Pl. 11d).

Figure 26 : influence des nématodes sur la concentration racinaire en phénols totaux des variétés



Sur la variété Gros Michel, on a observé exactement les mêmes types de cellules, mais elles sont beaucoup plus nombreuses, à la fois dans le cylindre central et dans la zone interne du parenchyme cortical (Pl. 12a).

A la suite d'une infestation de bananiers Poyo par *R. similis*, hormis la coloration brune des tissus nécrosés, nous n'avons décelé aucune pigmentation nouvelle ni dans le cortex (Pl.

12b), ni dans le cylindre central, même si celui-ci est infesté (Pl. 12c). Par contre, dans les racines de la variété Gros Michel, nous avons observé, dans les cellules voisines des nécroses, des globules de même couleur que les cellules pigmentées (Pl. 12d).

Après infestation par *H. multicinctus* des racines de bananier Poyo, apparaissent de grosses cellules colorées à la périphérie du parenchyme médullaire, de part et d'autre des pôles ligneux (Pl. 13a), ainsi qu'à proximité des lésions superficielles dans la zone externe du parenchyme cortical (Pl. 13b). Les mêmes observations ont été faites sur la variété Gros Michel

Par contre, aucune modification n'a été décelée après infestation par *H. pararobustus*.

5. ACTIVITES ENZYMATIQUES RACINAIRES

Parmi les activités enzymatiques que nous avons mesurées (peroxydases, polyphénol oxydases et phénylalanine/tyrosine ammonia-lyases), seules les polyphénol oxydases ont fait l'objet de travaux sur bananier. Cependant, ces études n'ont concerné que les tissus pulpaire des fruits. La maturation des bananes s'accompagne généralement d'une modification du métabolisme des phénols en relation avec celle des polyphénol oxydases (Jayaraman & Ramanuja, 1987). Griffiths (1959) fut le premier à détecter et identifier les polyphénol oxydases dans les bananes. Sa technique fut améliorée ensuite par Palmer (1963), et Galeazzi *et al.* (1981) donnèrent les caractéristiques physico-chimiques de ces enzymes. Ensuite, parmi les peroxydases, seule l'activité AIA oxydase dans les racines de bananier a fait l'objet d'une étude par Mace (1967).

Il nous a donc fallu standardiser les techniques de dosage enzymatique, mises au point sur d'autres tissus ou d'autres végétaux, et les adapter aux racines du bananier. Vu le nombre d'échantillons à doser, et vu le but de l'expérimentation, consistant à comparer ces échantillons, nous avons opté pour un dosage sur extrait racinaire brut. Les techniques de dosage des activités enzymatiques sont décrites dans le chapitre "Matériel et Méthodes".

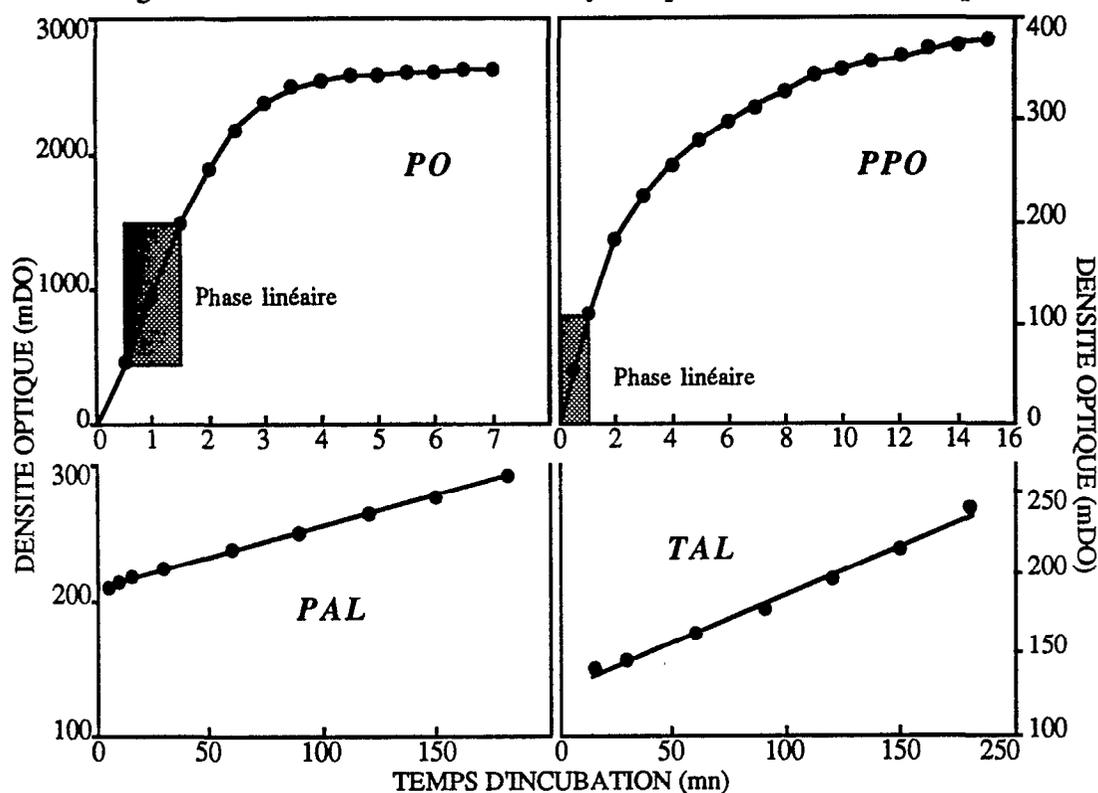
5.1. Détermination des conditions optimales d'activité

a) Linéarité en fonction du temps (Fig. 27)

Après une activité exponentielle pendant les 30 premières secondes, l'activité peroxydase PO n'est linéaire que pendant 1 minute. L'activité O-diphénol oxydase (polyphénol oxydase PPO) n'est linéaire que pendant la première minute. Enfin, les formations d'acide

cinnamique et d'acide coumarique (activités lyases PAL et TAL) sont linéaires pendant plus de 3 heures.

Figure 27 : évolution des activités enzymatiques en fonction du temps.



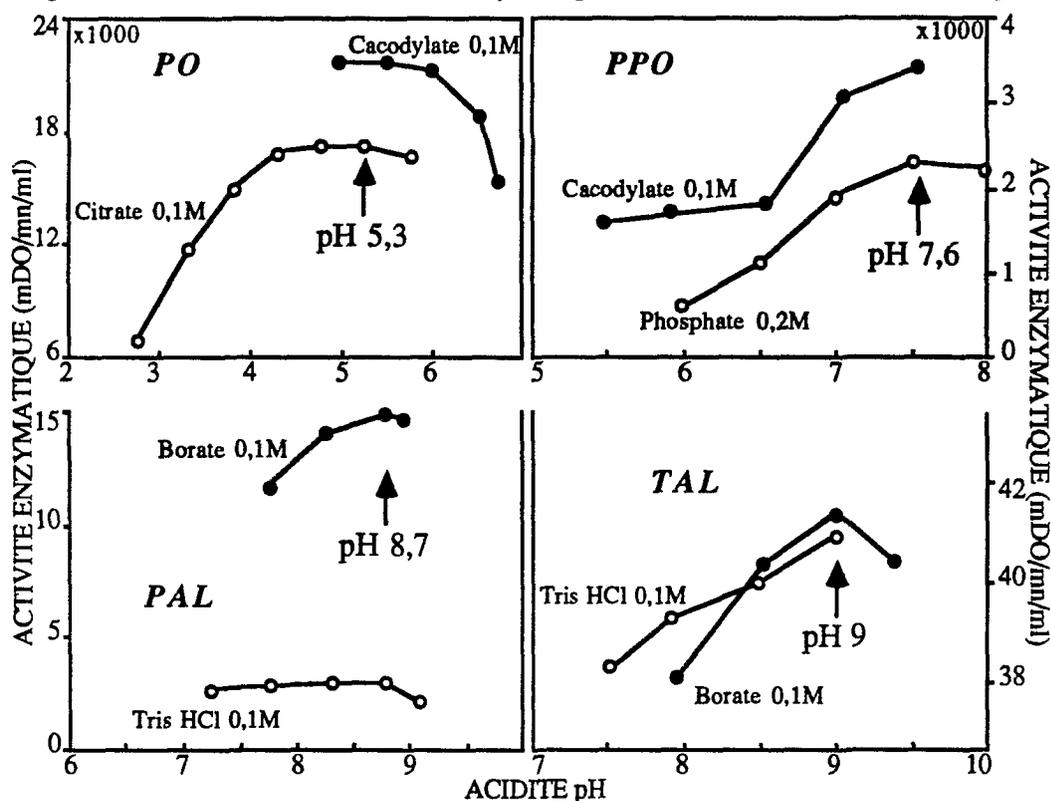
b) Effets du pH (Fig. 28)

L'activité PO est maximale entre les pH 5 et 5,5 et elle est plus importante dans le tampon cacodylate 0,1M que dans le tampon citrate 0,1M. Dans la gamme des pH testés, les PPO sont plus actives dans le tampon cacodylate 0,1M que dans le tampon phosphate 0,2M mais ce dernier indique que le maximum d'activité est atteint au-dessus d'un pH 7,5. L'activité PAL est très supérieure dans le tampon borate 0,1M que dans le tampon Tris HCl 0,1M et son maximum se situe entre les pH 8,5 et 9. L'activité TAL est maximale dans le tampon borate 0,1M à pH 9.

c) Evaluation du volume d'extrait racinaire à doser (Fig. 29)

L'activité PO est linéaire jusqu'à un volume de 200µl. L'activité PPO est linéaire au moins jusqu'à un volume de 250µl. L'activité PAL est linéaire jusqu'à un volume de 350µl. Enfin, l'activité TAL est linéaire au moins jusqu'à un volume de 500µl.

Figure 28 : évolution des activités enzymatiques en fonction du tampon et du pH.

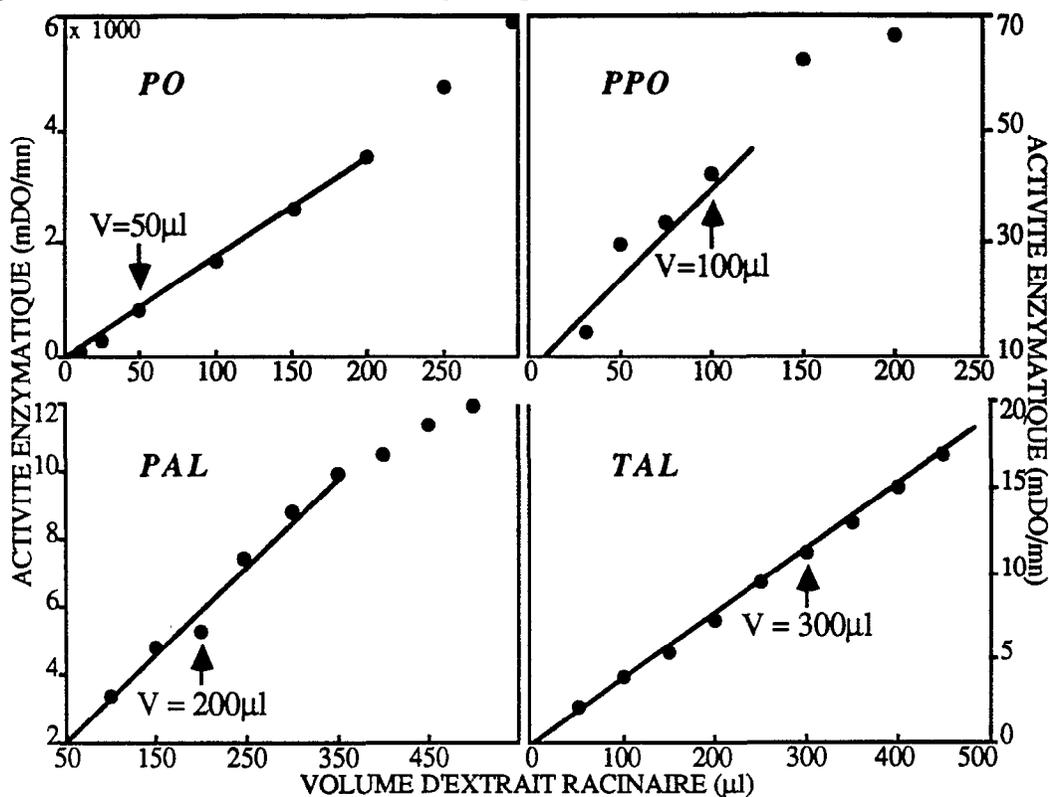


d) Evaluation de la concentration en substrat

Pour les 4 enzymes étudiés, nous n'avons pas atteint les vitesses maximales des réactions enzymatiques, et cela malgré de fortes concentrations en substrat (Fig. 30). Dans le cas de la TAL, la tyrosine est insoluble pour des molarités supérieures à 10 μ M à 40°C, température d'incubation; il est donc inutile de tester des concentrations plus fortes de ce substrat.

Nous nous sommes donc fixés aux concentrations maximales employées, le but étant de comparer des activités selon un protocole standardisé. Pour ce faire, nous avons affecté l'indice 100 aux activités enzymatiques enregistrées sur les échantillons provenant des bananiers Poyo non infestés, et exprimé les activités enregistrées sur les autres échantillons par rapport à cet indice.

Figure 29 : évolution des activités enzymatiques en fonction du volume d'extrait racinaire.

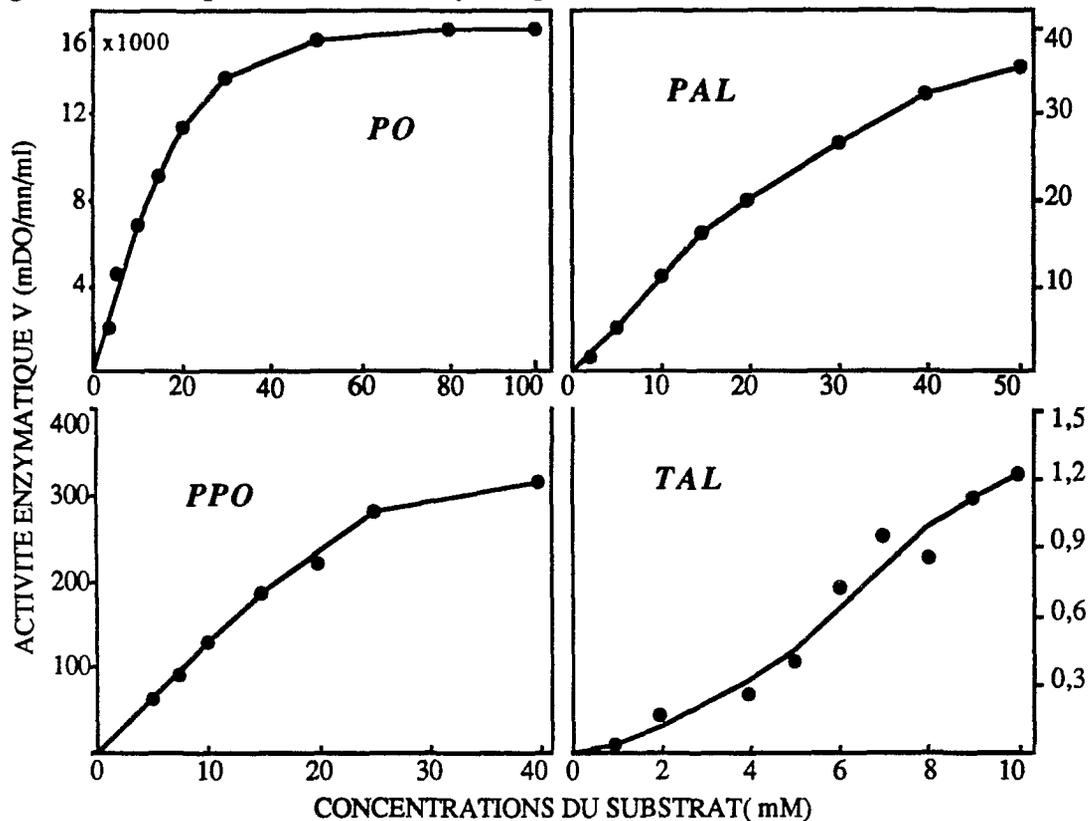


e) conditions adoptées pour les dosages de routine

Ces travaux préliminaires nous ont permis de fixer les conditions de dosages pour les études comparatives de routine. Ces conditions sont :

Enzymes	Temps d'incubation	Tampon Molarité et pH	Volume d'extrait racinaire brut	Substrat et concentration
PO	1mn	Cacodylate 0,1M - pH 5,3	50µl	Gaiacol 80mM H2O2 0,75%
PPO	1mn	Cacodylate 0,1M - pH 7,6	100µl	L-Dopa 40mM
PAL	90mn	Borate 0,1M - pH 8,7	200µl	L-Phe 50mM
TAL	90mn	Borate 0,1M - pH 9	300µl	L-Tyr 10mM

Figure 30 : cinétique des activités enzymatiques en fonction des concentrations en substrat.



5.2. Les activités peroxydase (Fig. 31)

Sur bananiers indemnes de nématodes, nous avons constaté que l'activité PO est toujours plus élevée sur Gros Michel que sur Poyo.

Quand les bananiers sont infestés par *R. similis*, on observe un accroissement d'activité enzymatique sur la variété Gros Michel, alors qu'elle reste assez stable sur la variété Poyo. Mais pour les plus fortes populations, l'activité PO est plus faible sur Gros Michel.

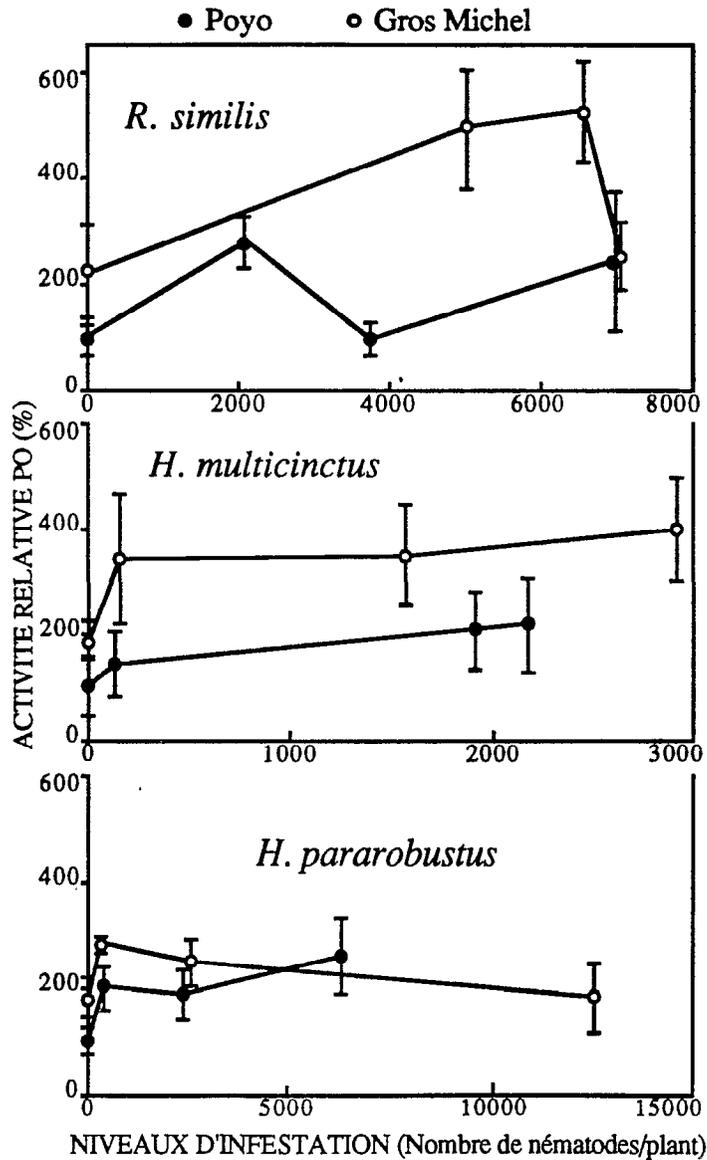
Dans le cas d'une infestation par *H. multicinctus*, ce nématode provoque une augmentation de l'activité PO sur les deux variétés, mais l'accroissement de la population intraracinaire n'apporte pas de modification d'activité.

Quant à *H. pararobustus*, de faibles populations entraînent une augmentation d'activité enzymatique. Mais, après l'augmentation de l'infestation, cette activité enzymatique a tendance à se stabiliser sur les deux variétés, sans différences entre elles.

Donc, les faibles populations de nématodes ont tendance à stimuler l'activité PO, tandis que les fortes populations ont des effets divers : cette activité, insensible à *H. multicinctus* et *H.*

pararobustus sur les deux variétés, évolue différemment sous l'influence de *R. similis* : peu variable sur Poyo, elle croît sur Gros Michel, avec une baisse possible face à une pression parasitaire élevée.

Figure 31 : influence des nématodes sur les activités peroxydase racinaires des variétés :

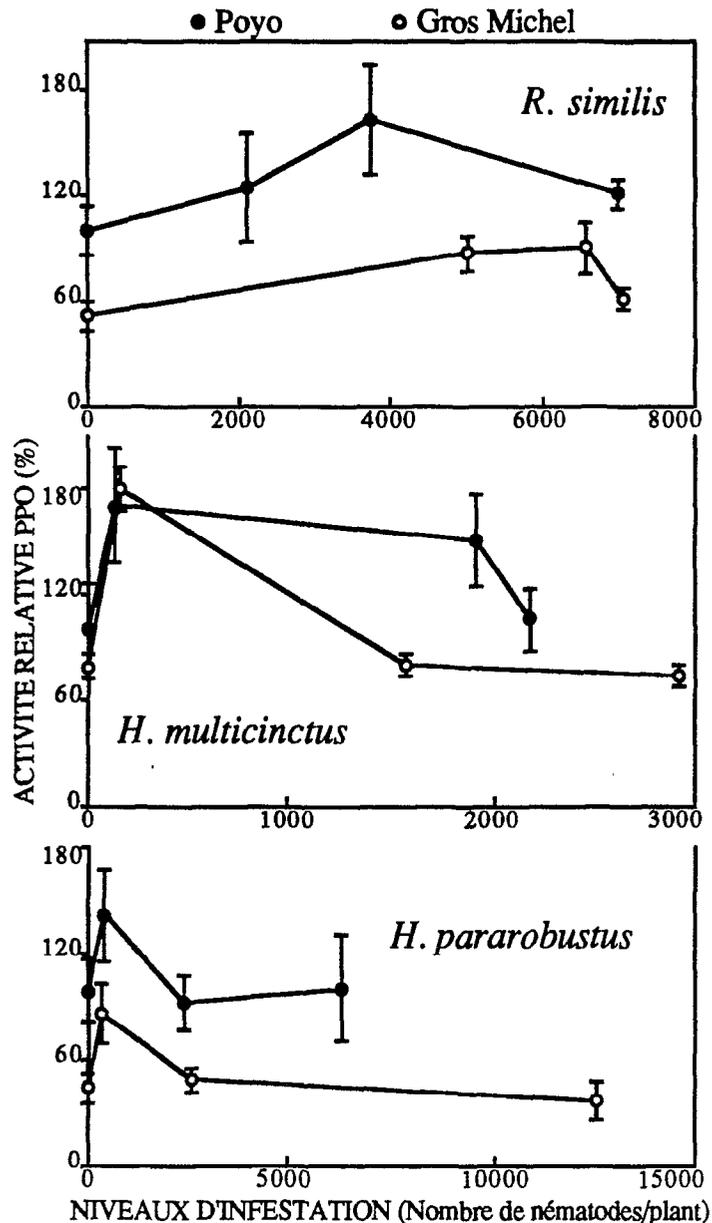


L'étude histo-chimique des peroxydases ne nous a fourni aucun résultat satisfaisant car le procédé utilisé (coloration à la benzidine) ne nous a pas permis de déceler d'activité dans les tissus frais.

5.3. Les activités polyphénol oxydase

L'activité PPO mesurée dans les racines des bananiers non infestés est faible dans la variété Gros Michel (Fig. 32).

Figure 32 : influence des nématodes sur les activités polyphénol oxydase racinaires des variétés



Après infestation par *R. similis*, cette activité enzymatique croît légèrement avec le niveau d'infestation sur les deux variétés. Mais, pour les plus fortes populations parasitaires, on constate une baisse d'activité qui débute plus tôt dans le cas de la variété Poyo.

L'infestation par *H. multincinctus* entraîne une augmentation d'activité PPO sur les deux variétés. Mais des inoculum plus forts provoquent une chute d'activité, plus importante sur la variété Gros Michel que sur la variété Poyo.

Enfin, l'évolution de l'activité PPO est identique sur les deux variétés après une infestation par *H. pararobustus* : une faible population parasite est stimulante, mais son accroissement induit une baisse d'activité.

Il s'avère donc que, quelle que soit l'espèce de nématode, sa présence stimule l'activité de la PPO. Mais, l'augmentation des populations infestantes s'accompagne toujours d'une diminution d'activité, excepté dans le cas de *R. similis*.

L'étude histo-chimique, par coloration à la dopamine, a montré la présence d'une activité dans les cellules corticales des racines de bananier Poyo (Pl. 14a), par pigmentation du cytoplasme repoussé à la périphérie de la cellule (Pl. 14b). Cette coloration concerne essentiellement la zone médiane lacunaire et la zone interne du parenchyme cortical (Pl. 14c). A l'inverse, aucune pigmentation n'a été révélée dans les tissus racinaires de la variété Gros Michel.

Après infestation de bananiers Poyo par les trois nématodes, les parois des cellules voisines des nécroses sont, à l'intérieur, tapissées d'une couche noire qui correspond au cytoplasme pigmenté (Pl. 15 a, b & c). Sur la variété Gros Michel, l'introduction des nématodes n'entraîne pas de pigmentation nouvelle (Pl. 15d).

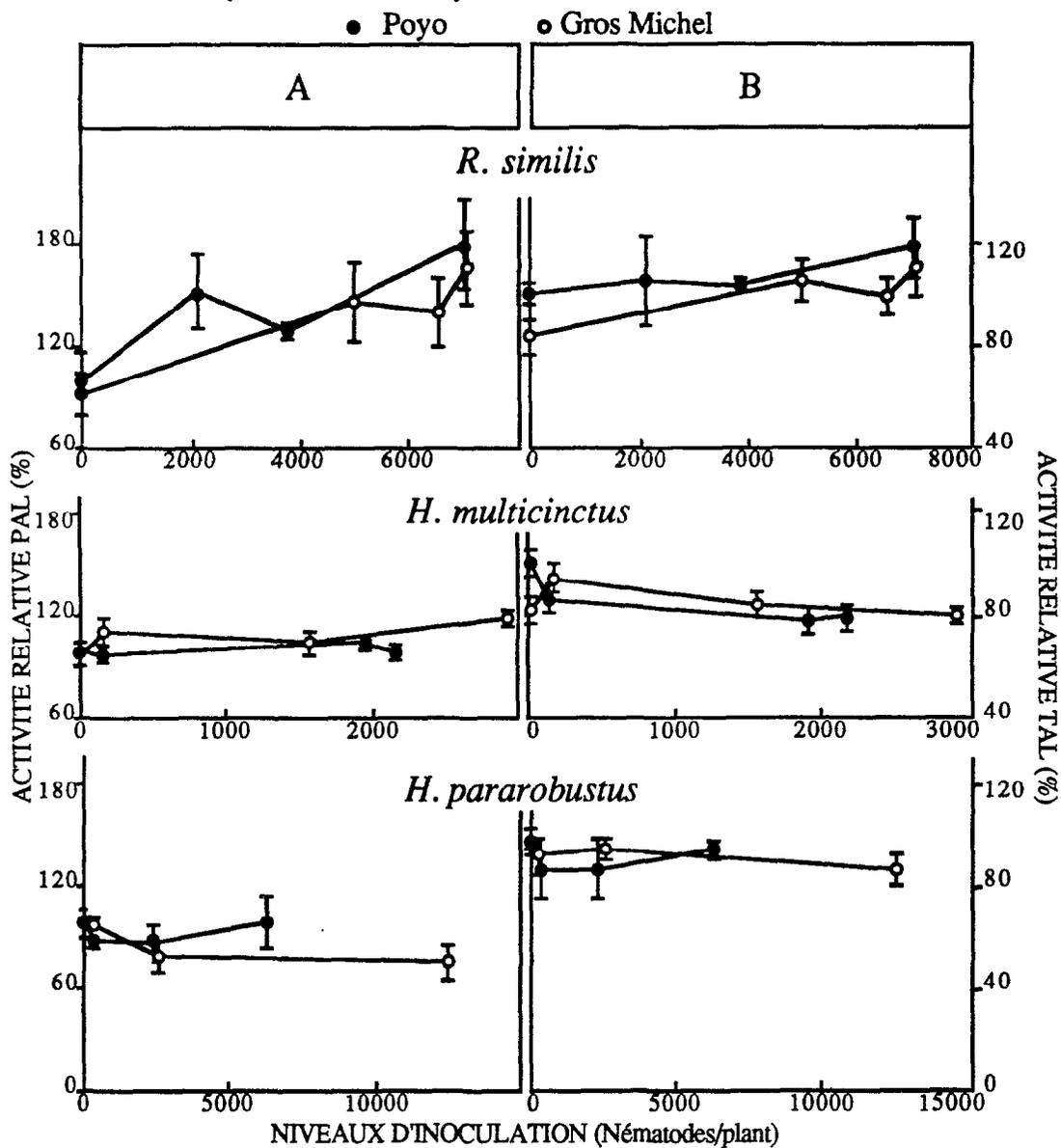
5.4. Les activités phénylalanine et tyrosine ammonia-lyases

Si l'activité PAL (Fig. 33A) est identique sur les deux variétés, celle de la TAL (Fig. 33B) est le plus souvent inférieure sur la variété Gros Michel.

Les deux activités augmentent légèrement en présence de *R. similis*, mais l'accroissement de la population infestante n'entraîne aucune modification; cela est vrai sur les deux variétés.

Avec *H. multincinctus*, on constate une réponse différente des deux types de lyases : l'activité PAL reste constante sur les deux variétés. L'activité TAL diminue légèrement chez Poyo et augmente chez Gros Michel en présence du nématode mais ne dépend pas de la taille de la population infestante.

Figure 33 : influence des nématodes sur les activités phénylalanine ammonia-lyase (A) et tyrosine ammonia-lyase (B) racinaires des variétés :



Donc, il y aurait modification de ces activités lyase en présence des nématodes, mais elles ne seraient pas sensibles à l'augmentation des populations.

6. LA LIGNIFICATION DES TISSUS

La révélation des lignines à la safranine (en rose-rouge) et des celluloses au fast green (en vert) nous a permis de faire les observations suivantes. Dans le cas d'une infestation par *R. similis*, aucune lignification des tissus n'est décelée sur les racines de la variété Poyo (Pl. 16a), alors qu'une coloration rosée des parois cellulaires est perceptible au niveau des cellules voisines des lésions, sur les racines de la variété Gros Michel (Pl. 16b).

Après infestation par *H. multicinctus* et *H. pararobustus* de bananiers Poyo ou Gros Michel, les parois des cellules environnant la zone d'infestation se colorent en rose, indiquant la lignification de ces tissus (Pl. 16 c & d).

7. SYNTHÈSE

7.1. Les marqueurs foliaires

Les pigments photosynthétiques et les éléments minéraux et organiques traduisent l'état de la plante pour un parasitisme donné (type de nématode et abondance). On s'attendrait d'ailleurs à ce que les métabolismes qui les concernent soient ralentis par les nématodes. Or la plupart d'entre-eux sont au contraire inchangés voire même stimulés, peut-être activés pour pallier l'effet des nématodes. La légère stimulation de la concentration chlorophyllienne des feuilles en est un exemple. Elle ne peut constituer un marqueur de l'effet des nématodes sur les variétés de bananier. A moins que, comme l'avancent Swain et Prasad (1988, 1989) avec le modèle riz-*Meloidogyne graminicola*, elle n'indique, dans le cas de la variété Gros Michel attaquée par *R. similis*, une activité métabolique de compensation et ne contribue à la tolérance ou tout au moins à une meilleure défense de cette variété. En ce qui concerne la composition minérale des feuilles, les concentrations mesurées sont voisines de celles habituellement attribuées au bananier (Moreira *et al.*, 1986), excepté pour le phosphate trouvé plus concentré et le calcium plus dilué sur les vitro-plants. Martin-Prével (1980) a souligné, dans une synthèse sur la nutrition minérale du bananier, l'importance de la nutrition potassique. Il semble que seul *R. similis* perturbe l'absorption de cet élément. De plus, sur bananier, la nutrition magnésienne dépend de la fertilisation potassique; elle pourrait donc être compromise par *R. similis*. Celui-ci pourrait également influencer sur la réponse à la fertilisation phosphatée et agir sur l'absorption calcique.

Veerannah *et al.* (1976), qui avaient travaillé sur des bananiers "apparemment" indemnes ou infestés par des populations de nématodes en mélange, avaient mesuré une augmentation en phosphate et en potassium, une diminution en magnésium et une stabilité en calcium, sous l'effet des quatre nématodes prépondérants. Nous voyons que ces évolutions dépendent du type de nématode, et de la variété de bananier.

La composition en éléments organiques des feuilles est équivalente entre les deux variétés et les nématodes n'ont pas eu d'effet significatif sur leur évolution. Il semble tout de même que la plante réponde au parasitisme par un accroissement de la concentration carbonée et azotée limité par les plus fortes populations.

7.2. Les marqueurs racinaires des réactions de défense

Nous avons étudié l'AIA et ses dérivés, les phénols et certains enzymes du métabolisme secondaire. Présents dans la plante indemne, ces composés sont souvent impliqués dans les mécanismes de défense des plantes. Leur expression va dépendre du nématode infestant et de la variété qu'il parasite. De ce point de vue, ces facteurs seraient des caractères adaptatifs.

Il apparaît que le nématode *R. similis* est stimulateur de la plupart des activités enzymatiques étudiées sur les deux variétés, mais que pour des populations élevées, cette tendance peut être inversée. C'est le cas des peroxydases sur Gros Michel ou des polyphénol oxydases sur Poyo et Gros Michel.

Il est difficile, pour chaque nématode, de distinguer les variétés par rapport aux activités des deux lyases.

Par contre, une distinction apparaît entre les variétés au niveau de l'activité des peroxydases et des polyphénol oxydases. Si les faibles populations des trois nématodes stimulent ces deux activités enzymatiques, l'accroissement de la pression parasitaire n'a pas du tout les mêmes effets. Alors que l'activité peroxydasique n'est pas affectée par *H. multicinctus* et *H. pararobustus*, ces nématodes inhibent l'activité des polyphénol oxydases chez les deux variétés. Pour ce qui concerne *R. similis*, les activités peroxydase (toujours supérieure sur Gros Michel) et polyphénol oxydase (toujours supérieure sur Poyo) peuvent être un critère de différenciation des variétés par rapport à leur degré de compatibilité à ce nématode.

Reste à comprendre comment tous ces éléments évoluent l'un par rapport à l'autre, et comment les nématodes interviennent sur ce puzzle. Partant des données précédentes, nous

allons tenter d'avancer un ou plusieurs schémas de régulation métabolique par l'analyse des régressions possibles entre les diverses variables mesurées.

Planche 11 : Localisation des phénols dans les racines non parasitées de bananier Poyo.

a : cellules à phénols situées dans le cylindre central (coupe longitudinale; 1cm = 45 μ m).

b : cellules à phénols situées dans le cylindre central et dans le parenchyme cortical interne (coupe transversale; 1cm = 45 μ m).

c : cellule à phénols apprimée aux vaisseaux du xylème (coupe longitudinale; 1cm = 45 μ m).

d : idem (coupe longitudinale; 1cm = 10 μ m).

Abréviations :

icp = parenchyme cortical interne; c = cylindre central; en = endoderme; xv = vaisseaux du xylème; sx = xylème scalariforme; nu = noyau; phc = cellule à phénols.

Planche 11 : Localisation des phénols dans les racines non parasitées de bananier Poyo.

a : cellules à phénols situées dans le cylindre central (coupe longitudinale; 1cm = 45 μ m).

b : cellules à phénols situées dans le cylindre central et dans le parenchyme cortical interne (coupe transversale; 1cm = 45 μ m).

c : cellule à phénols apprimée aux vaisseaux du xylème (coupe longitudinale; 1cm = 45 μ m).

d : idem (coupe longitudinale; 1cm = 10 μ m).

Abréviations :

icp = parenchyme cortical interne; c = cylindre central; en = endoderme; xv = vaisseaux du xylème; sx = xylème scalariforme; nu = noyau; phc = cellule à phénols.

Planche 11

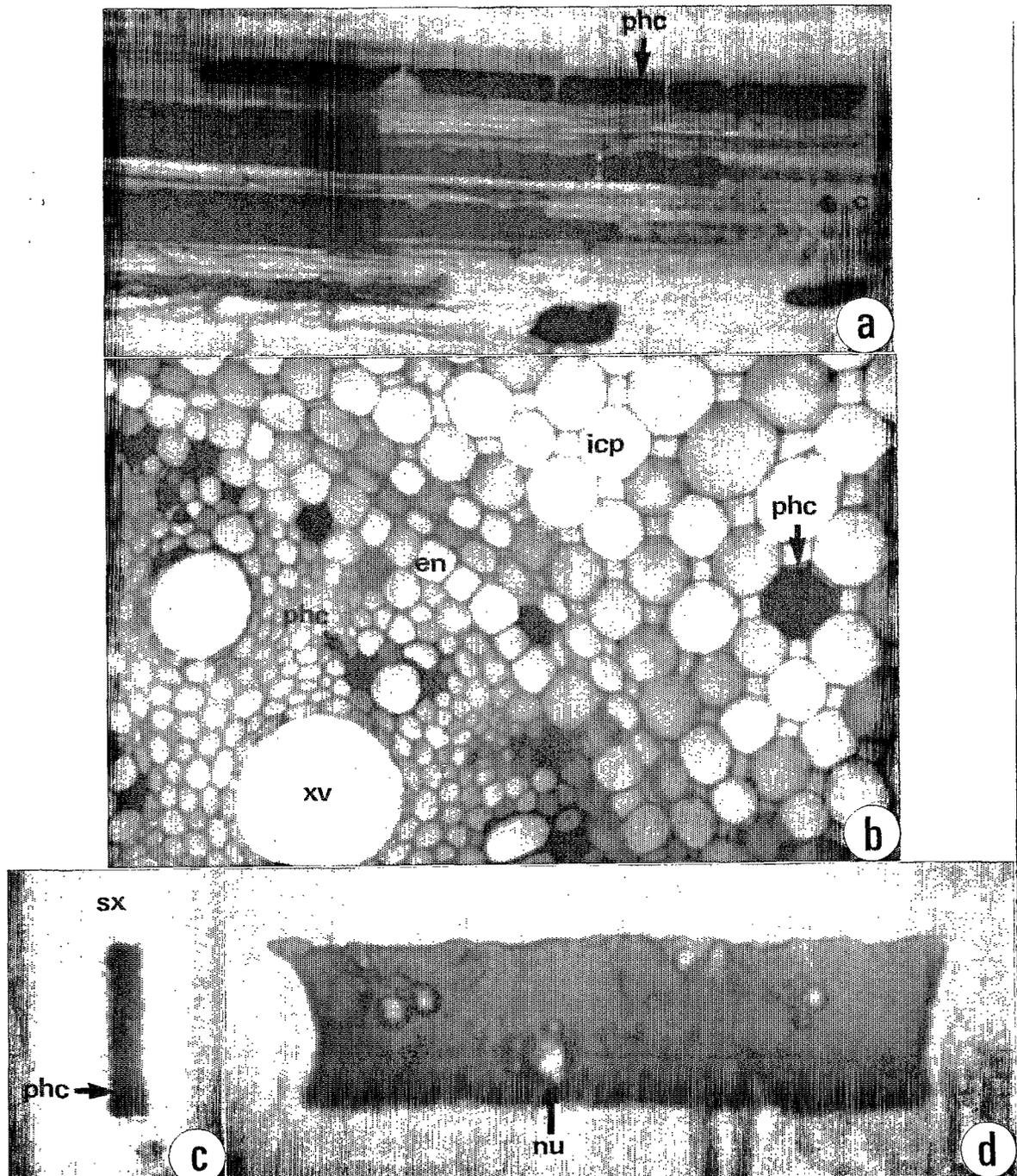


Planche 12 : Localisation des phénols dans les racines de bananiers.

a : cellules à phénols situées dans le cylindre central et dans le parenchyme cortical interne d'une racine non parasitée de bananier Gros Michel (coupe transversale; 1cm = 45µm).

b : nécrose du parenchyme cortical d'une racine de bananier Poyo parasitée par *R. similis* (coupe longitudinale; 1cm = 45µm).

c : nécrose du cylindre central d'une racine de bananier Poyo parasitée par *R. similis* (coupe transversale; 1cm = 45µm).

d : nécrose du parenchyme cortical et globules phénoliques dans une racine de bananier Gros Michel parasitée par *R. similis* (coupe transversale; 1cm = 45µm).

Abréviations :

ecp = parenchyme cortical externe; icp = parenchyme cortical interne; mp = parenchyme médullaire; xv = vaisseaux du xylème; n = nématode; e = œufs; g = globules; phc = cellule à phénols.

Planche 12 : Localisation des phénols dans les racines de bananiers.

a : cellules à phénols situées dans le cylindre central et dans le parenchyme cortical interne d'une racine non parasitée de bananier Gros Michel (coupe transversale; 1cm = 45µm).

b : nécrose du parenchyme cortical d'une racine de bananier Poyo parasitée par *R. similis* (coupe longitudinale; 1cm = 45µm).

c : nécrose du cylindre central d'une racine de bananier Poyo parasitée par *R. similis* (coupe transversale; 1cm = 45µm).

d : nécrose du parenchyme cortical et globules phénoliques dans une racine de bananier Gros Michel parasitée par *R. similis* (coupe transversale; 1cm = 45µm).

Abréviations :

eCP = parenchyme cortical externe; icp = parenchyme cortical interne; mp = parenchyme médullaire; xv = vaisseaux du xylème; n = nématode; e = œufs; g = globules; phc = cellule à phénols.

Planche 12

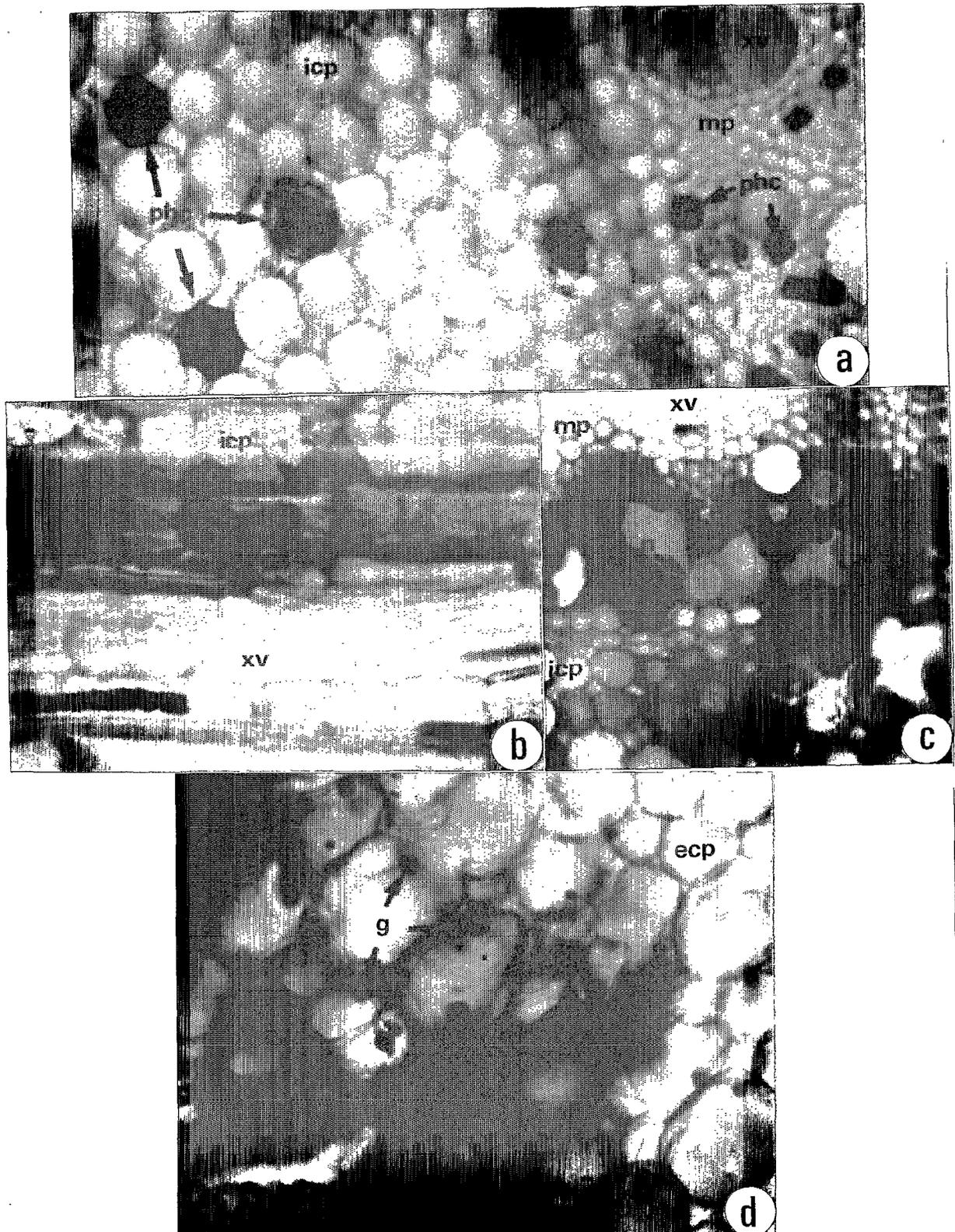


Planche 13 : Localisation des phénols dans les racines de bananiers Poyo parasitées par *H. multicinctus*.

a : cellules à phénols situées dans le cylindre central (coupe transversale; 1 cm = 45 μ m).

b : nécroses et cellules à phénols situées dans le parenchyme cortical externe (coupe transversale; 1 cm = 110 μ m).

Abréviations :

ecp = parenchyme cortical externe; icp = parenchyme cortical interne; mp = parenchyme médullaire; phc = cellule à phénols.

Planche 13 : Localisation des phénols dans les racines de bananiers Poyo parasitées par *H. multicinctus*.

a : cellules à phénols situées dans le cylindre central (coupe transversale; 1cm = 45 μ m).
b : nécroses et cellules à phénols situées dans le parenchyme cortical externe (coupe transversale; 1cm = 110 μ m).

Abréviations :

ecp = parenchyme cortical externe; icp = parenchyme cortical interne; mp = parenchyme médullaire; phc = cellule à phénols.

Planche 13

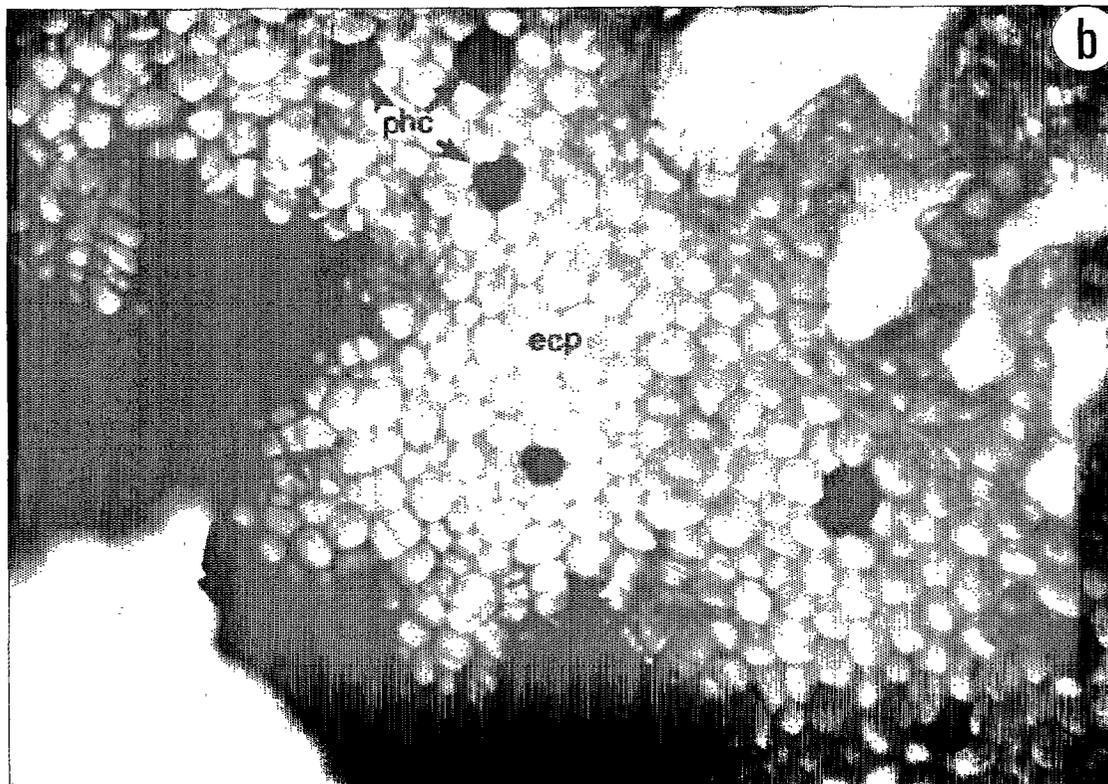
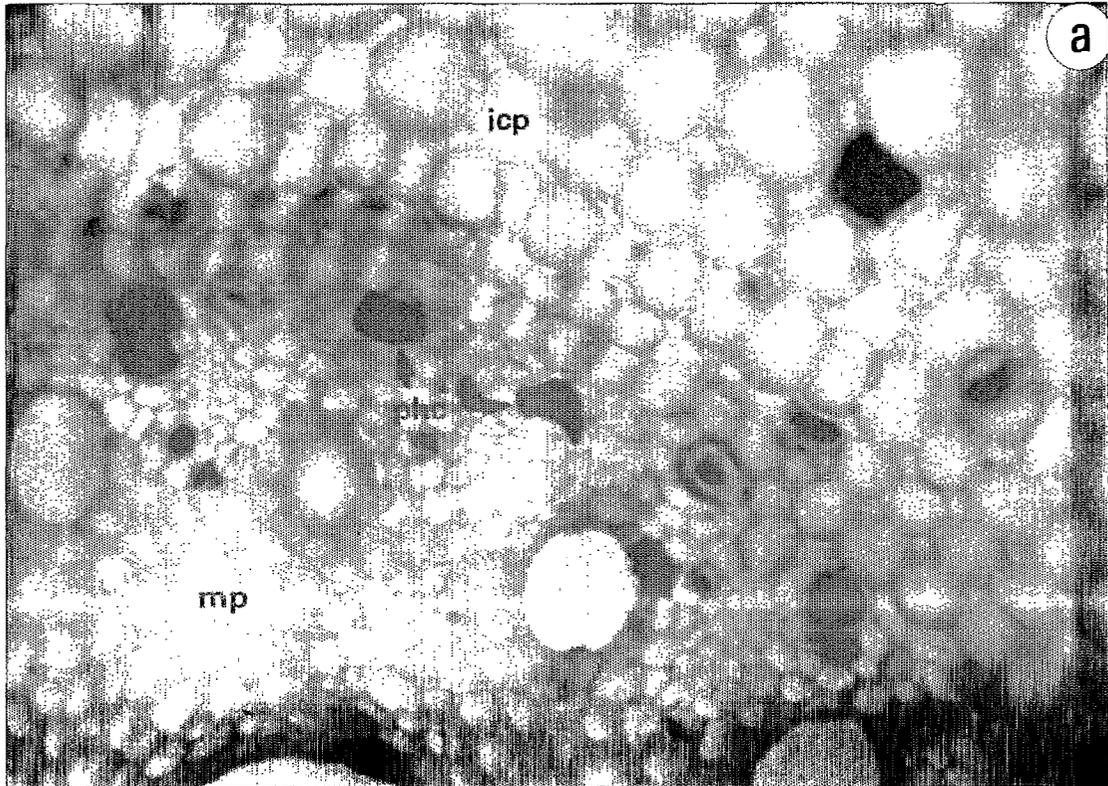


Planche 14 : Localisation des polyphénol oxydases dans les racines non parasitées de bananier Poyo.

a : pigmentation cytoplasmique des cellules du parenchyme cortical (coupe longitudinale; 1 cm = 45 μ m).

b : pigmentation cytoplasmique d'une cellule parenchymateuse (coupe longitudinale; 1 cm = 10 μ m).

c : pigmentation des parenchymes corticaux lacunaire et interne (coupe longitudinale; 1 cm = 45 μ m).

Abréviations :

ecp = parenchyme cortical externe; lcp = parenchyme cortical lacunaire; nu = noyau.

Planche 14 : Localisation des polyphénol oxydases dans les racines non parasitées de bananier Poyo.
a : pigmentation cytoplasmique des cellules du parenchyme cortical (coupe longitudinale; 1 cm = 45 μ m).
b : pigmentation cytoplasmique d'une cellule parenchymateuse (coupe longitudinale; 1 cm = 10 μ m).
c : pigmentation des parenchymes corticaux lacunaire et interne (coupe longitudinale; 1 cm = 45 μ m).

Abréviations :

ecp = parenchyme cortical externe; lcp = parenchyme cortical lacunaire; nu = noyau.

Planche 14

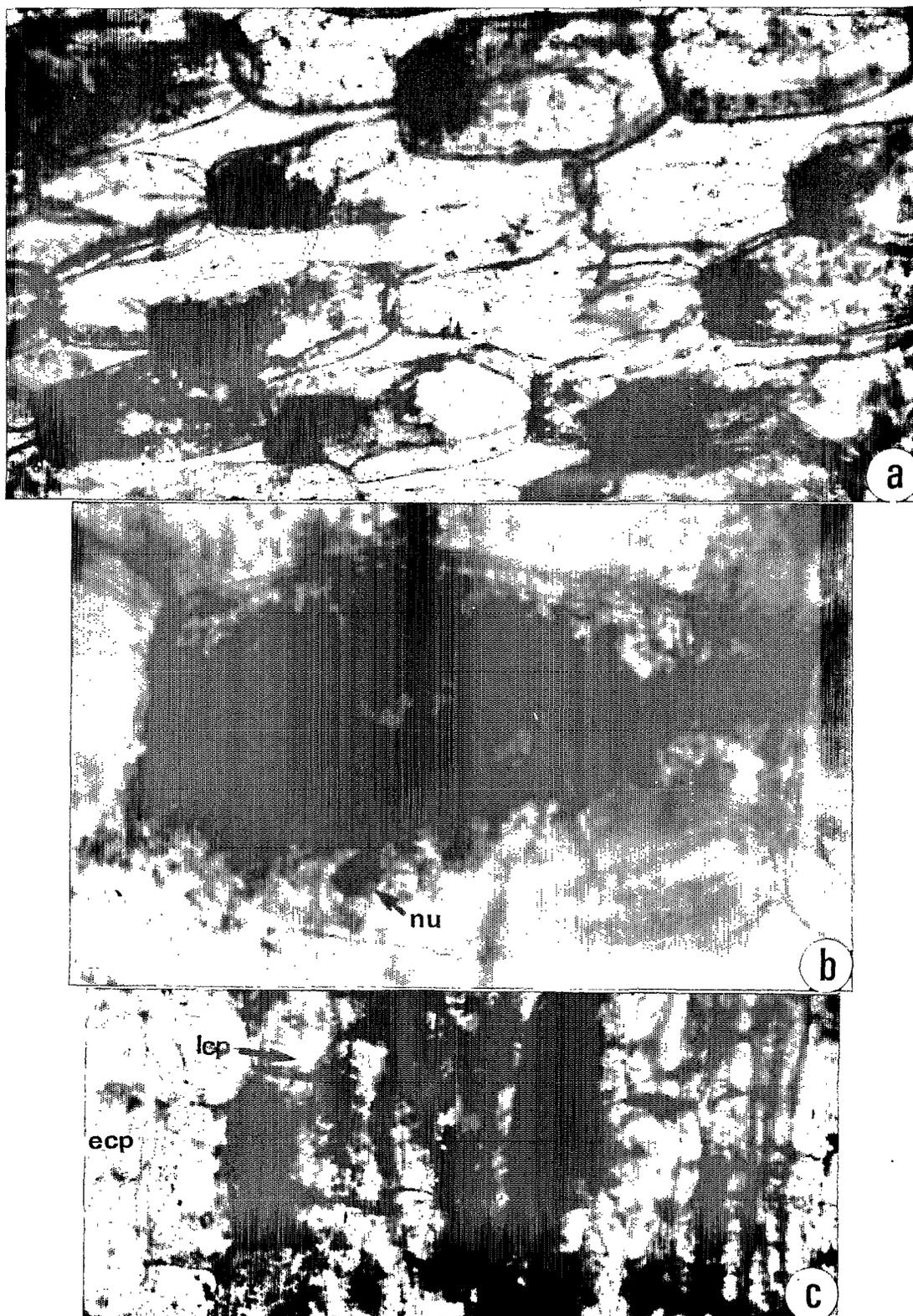


Planche 15 : Localisation des polyphénol oxydases dans les racines parasitées de bananiers.

a : pigmentation cytoplasmique du parenchyme cortical d'une racine de bananier Poyo parasitée par *R. similis* (coupe transversale; 1cm = 45µm).

b : pigmentation cytoplasmique du parenchyme cortical d'une racine de bananier Poyo parasitée par *H. multinctus* (coupe transversale; 1cm = 45µm).

c : pigmentation cytoplasmique du parenchyme cortical d'une racine de bananier Poyo parasitée par *H. pararobustus* (coupe transversale; 1cm = 45µm).

d : pigmentation cytoplasmique du parenchyme cortical d'une racine de bananier Gros Michel parasitée par *H. multinctus* (coupe longitudinale; 1cm = 110µm).

Abréviations :

cyt = cytoplasme; n = nématode.

Planche 15 : Localisation des polyphénol oxydases dans les racines parasitées de bananiers.

a : pigmentation cytoplasmique du parenchyme cortical d'une racine de bananier Poyo parasitée par *R. similis* (coupe transversale; 1cm = 45µm).

b : pigmentation cytoplasmique du parenchyme cortical d'une racine de bananier Poyo parasitée par *H. multicinctus* (coupe transversale; 1cm = 45µm).

c : pigmentation cytoplasmique du parenchyme cortical d'une racine de bananier Poyo parasitée par *H. pararobustus* (coupe transversale; 1cm = 45µm).

d : pigmentation cytoplasmique du parenchyme cortical d'une racine de bananier Gros Michel parasitée par *H. multicinctus* (coupe longitudinale; 1cm = 110µm).

Abréviations :

cyt = cytoplasme; n = nématode.

Planche 15

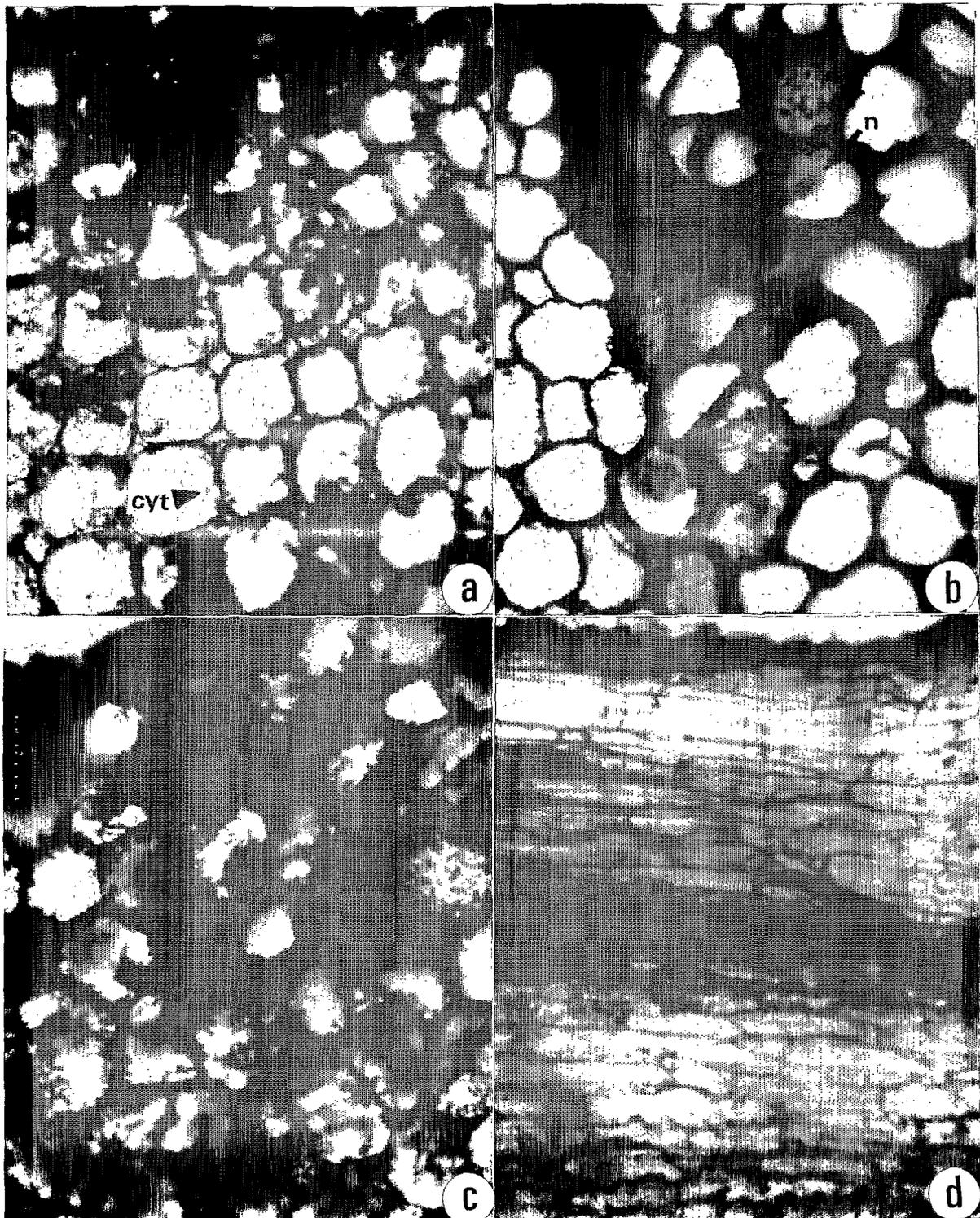


Planche 16 : Lignification des tissus racinaires parasités.

a : lésion d'une racine de bananier Poyo parasitée par *R. similis* (coupe transversale; 1cm = 45µm).

b : lésion et nécrose d'une racine de bananier Gros Michel parasitée par *R. similis* (coupe transversale; 1cm = 45µm).

c : nécrose d'une racine de bananier Poyo parasitée par *H. multicinctus* (coupe transversale; 1cm = 45µm).

d : nécrose d'une racine de bananier Poyo parasitée par *H. pararobustus* (coupe transversale; 1cm = 45µm).

Abréviations :

n = nématode; lw = parois lignifiées.

Planche 16 : Lignification des tissus racinaires parasités.

a : lésion d'une racine de bananier Poyo parasitée par *R. similis* (coupe transversale; 1cm = 45µm).

b : lésion et nécrose d'une racine de bananier Gros Michel parasitée par *R. similis* (coupe transversale; 1cm = 45µm).

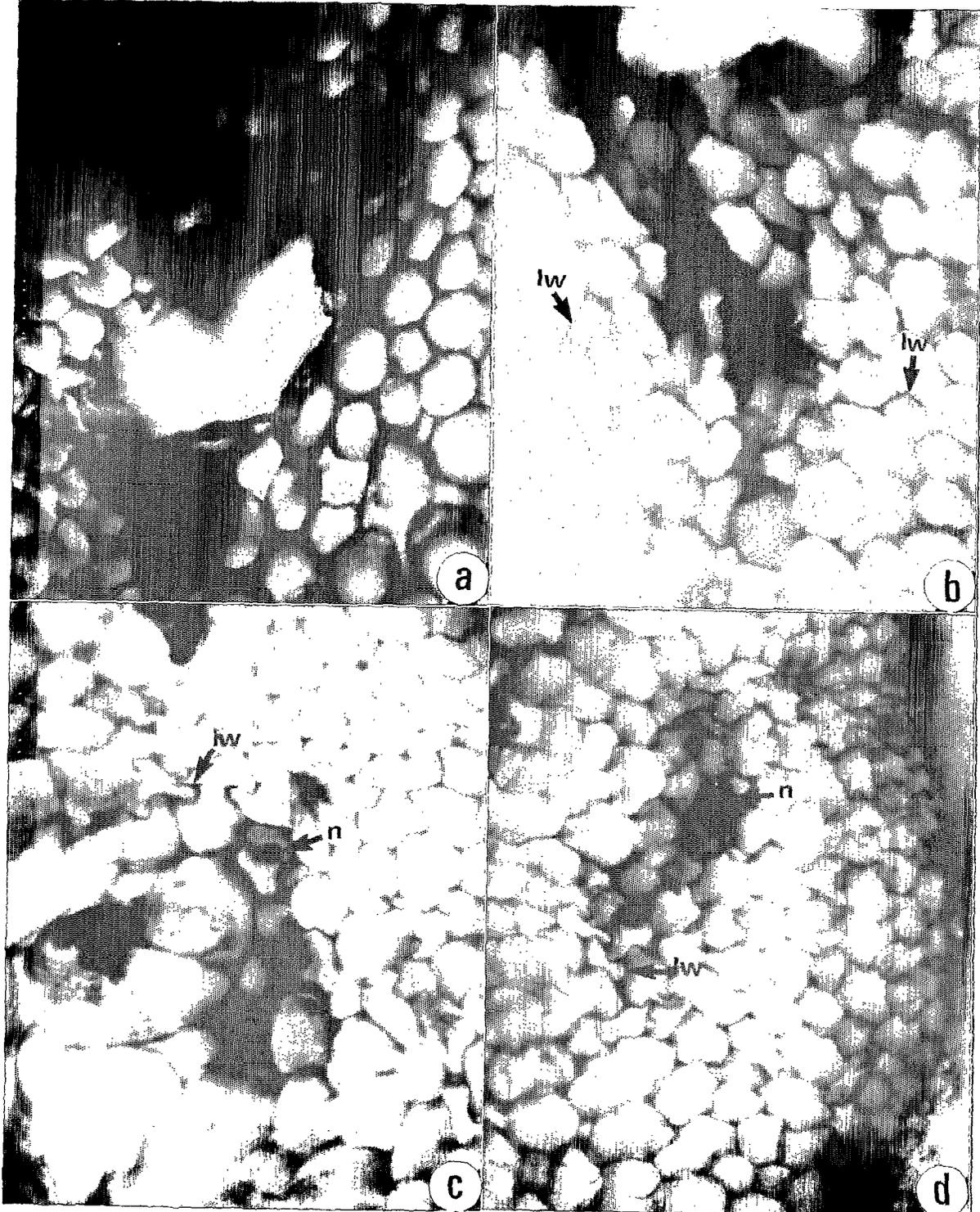
c : nécrose d'une racine de bananier Poyo parasitée par *H. multinctus* (coupe transversale; 1cm = 45µm).

d : nécrose d'une racine de bananier Poyo parasitée par *H. pararobustus* (coupe transversale; 1cm = 45µm).

Abréviations :

n = nématode; lw = parois lignifiées.

Planche 16



ESSAI D'INTERPRETATION DES INTERACTIONS METABOLIQUES

A ce stade de l'étude, il est nécessaire de faire deux rappels essentiels. Tout d'abord, 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, sans pouvoir établir de conclusion péremptoire. En second lieu, les concentrations mesurées de produits tels que l'AIA et ses dérivés (indols 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 infestante 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 (Fig. 34).

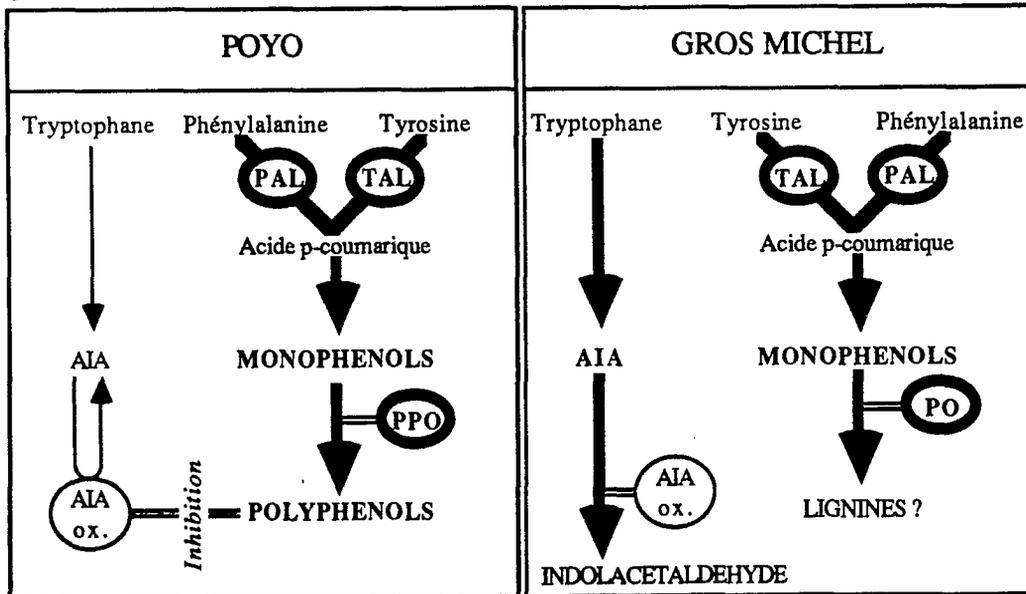
Dans les deux variétés, il y a un métabolisme phénolique actif, dépendant des activités PAL et TAL. Qualitativement, ce métabolisme est identique sur les deux variétés, mais quantitativement, des voies métaboliques sont plus intenses dans l'une ou l'autre des variétés. Sur la variété Poyo, la plus sensible 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 variété 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 hausse de la concentration d'AIA et de ses dérivés chez la variété Poyo, par inhibition de l'AIA oxydase par les polyphénols, et au contraire par une baisse de cette concentration sur la variété Gros Michel, l'absence de polyphénols levant l'inhibition.

Nous avons essayé, en fonction de la variété, d'interpréter les évolutions des facteurs physiologiques qui interviennent dans le métabolisme secondaire par l'analyse statistique. Pour ce faire, nous avons attribué l'indice 100 aux données enregistrées sur les bananiers non infestés, et rapporté à cet indice celles enregistrées sur les bananiers infestés.

0,015; a = -8,1). Sur cette variété, l'évolution de la concentration en indols est indépendante de toutes les autres variables.

Compte tenu des résultats décrits dans le chapitre précédent, ce sont les activités PO et PPO qui déterminent les différences de réaction des deux variétés vis à vis de *R. similis*. Sur Poyo (Fig.35), l'activité PPO naturelle est augmentée par le parasitisme. Selon le schéma précédent, on peut supposer qu'une activation de la voie des polyphénols est initiée à la fois au niveau de la phénylalanine et de la tyrosine (activités PAL et TAL augmentées). 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.

Figure 35 : hypothèses des voies métaboliques activées par *R. similis* sur les variétés :



Les voies de synthèse activées par le nématode apparaissent en gras.

Sur la variété Gros Michel, les deux lyases évoluent en synergie et leurs activités sont accrues. Les deux voies de synthèse des phénols sont donc activées par *R. similis*. Par ailleurs, l'indépendance totale du métabolisme hormonal et l'augmentation (même faible) de la concentration en indols indiquent un fonctionnement du métabolisme hormonal, mais qui n'est sujet à aucune régulation provenant du métabolisme des phénols. L'activité PO et la concentration en phénols évoluent de façon inverse. Selon le schéma précédent, et compte-tenu de la faible activité polyphénol oxydasique, la voie des polyphénols ne serait pas sollicitée (Fig. 35). Le flux des phénols, d'abord constant, puis renforcé par de fortes populations de nématodes, concernerait le métabolisme monophénolique, avec intervention accrue des

peroxydases. Les monophénols n'agiraient donc pas sur l'AIA oxydase, ou très faiblement s'ils participent rapidement à la lignification des tissus.

Notons que 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 les métabolismes phénoliques existant chez les variétés indemnes de nématodes.

2. *HELICOTYLENCHUS MULTICINCTUS*

Sur la variété Poyo, la seule synergie concernerait l'activité TAL et la concentration en indols ($r = 0,93$; $p = 0,033$). Toutes deux diminuent à la suite d'une infestation par *H. multicinctus*. L'activité PAL reste constante. Les activités PO et PPO sont passagèrement stimulées, puis se maintiennent, et la synthèse des phénols reste constante.

Sur la variété Gros Michel, les quantités d'indols et de phénols augmentent. Mais aucune synergie n'est décelable.

Compte tenu de ces observations, *H. multicinctus* ne modifierait pas très significativement les métabolismes des deux variétés (Fig.36). Il faut cependant distinguer la stimulation passagère des activités PPO dans la variété Poyo et PO dans la variété Gros Michel qui traduit plus une réaction à la présence des nématodes qu'une réaction au développement des populations. On notera aussi, dans la variété Gros Michel, l'augmentation des phénols que nous avons observée histologiquement par une multiplication des cellules à phénols dans le cylindre central, et surtout autour des nécroses superficielles : cela se manifestait par l'apparition de vacuoles dans ces cellules. L'augmentation de l'activité PO et de la concentration phénolique traduit donc une réaction de défense, comme avec *R. similis*. A l'inverse, les étapes initiales de la synthèse des phénols à partir de la tyrosine et de la phénylalanine ne sont pas stimulées par *H. multicinctus*.

Enfin, un nouveau phénomène apparaît : il s'agit de la perte d'activité TAL qui va de pair avec la dégradation de l'AIA sur la variété Poyo. Y-aurait-il un lien entre la synthèse d'AIA et le métabolisme de la tyrosine ? On sait que l'hydroxylation de la tyrosine conduit à la dihydroxyphénylalanine, elle-même oxydée par la tyrosinase en dopaquinone, précurseur indolique. Cette voie de synthèse de l'AIA pourrait exister chez le bananier et être perturbée par *H. multicinctus*.

3. *HOPLOLAIMUS PARAROBUSTUS*

H. pararobustus induit un accroissement de la concentration indolique et une hausse d'activité PPO sur Poyo; mais cette dernière est passagère. Sur Gros Michel, sa présence stimule l'activité PO qui ne varie pas avec l'augmentation des populations. Notons que la synthèse des phénols n'est perturbée sur aucune des deux variétés, les activités PAL et TAL restant inchangées. Toutes les modifications sont indépendantes l'une de l'autre.

Avec *H. pararobustus*, il n'y a donc pas de modification majeure et durable du métabolisme phénolique.

4. SYNTHÈSE

Il faut bien avoir à l'esprit que les voies métaboliques étudiées sont présentes de manière identique 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 variété Poyo, alors que cette voie serait moins sollicitée chez la variété 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.

Le première groupe d'enzymes concerne les lyases dont l'activité est accrue seulement par *R. similis*. Ces enzymes sont responsables de la synthèse des phénols, davantage stimulée sur la variété Gros Michel que sur la variété Poyo. Ceci est d'ailleurs confirmé par l'apparition de globules phénoliques dans les cellules parenchymateuses des racines de Gros Michel. Les lyases mises à part, *H. multincinctus* active aussi la synthèse des phénols, phénomène confirmé par l'apparition de cellules contenant des vacuoles à phénols autour des nécroses superficielles.

Le second ensemble est représenté par le couple PPO/PO. Ces deux groupes d'enzymes coexistent toujours chez les deux variétés. Selon les travaux menés par Roy (1981), Giebel (1982) et Premachandran et Dasgupta (1983c), nous pourrions attribuer la compatibilité des plants 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 compatibles avec

l'hypothèse avancée dans le cas de la variété Poyo parasitée par *R. similis*. Une moindre compatibilité se manifeste avec la variété Gros Michel infestée par *R. similis* : il y a alors intervention d'une activité accrue des peroxydases. Il faut tout de même noter que les faibles populations d'*H. multincinctus* et *H. pararobustus* induiraient une réaction passagère de la plante (compatibilité chez la variété Poyo et incompatibilité chez la variété Gros Michel).

En conclusion, nous constatons que le métabolisme secondaire des deux variétés n'est pas modifié par *H. pararobustus*. Des perturbations sont provoquées par *H. multincinctus* mais elles sont plus liées à la présence du nématode qu'à sa multiplication. La variété 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 variété Poyo ne peut contrecarrer l'effet du nématode, alors que la variété Gros Michel renforce son mécanisme de défense. L'incompatibilité du bananier vis à vis des nématodes est donc liée à la variété mais aussi à l'espèce parasite.

*Le caractère d'incompatibilité à *R. similis* est adaptatif puisque ce nématode l'amplifie. Mais il est aussi spécifique d'une espèce puisque seul ce nématode le déclenche. Cette spécificité peut provenir soit de la biologie des nématodes liée à la topographie histologique des tissus parasités (les cellules à phénols sont situées essentiellement dans la zone interne du parenchyme cortical atteint par *R. similis* seul) soit d'une relation nutritionnelle entre le bananier et le nématode liée au cortège de substances digestives produites par le parasite.*

EFFETS DE LA PHYSIOLOGIE DE LA PLANTE SUR LE PARASITISME

Si les nématodes sont connus pour les dégâts qu'ils causent aux plantes, et les études précédentes en sont une illustration, il ne faut pas exclure pour autant l'existence d'une relation de type symétrique, en ce sens que le développement du nématode dépend aussi du régime physiologique de la plante et de son état, eux-mêmes influencés par son environnement agro-climatique.

C'est un de ces effets que nous avons tenté de décrire, afin de déterminer comment un état donné de la plante pouvait influencer des nématodes différents. Pour ce faire, nous avons eu recours à l'ablation totale du système foliaire de certains rejets d'un même bananier, suivi, ou non, par l'application d'une hormone, le 2,4-D, normalement utilisée comme herbicide.

L'expérimentation s'est déroulée en bananeraie sur un terrain sableux (Tab. 24) de la station de l'ORSTOM d'Adiopodoumé en Côte d'Ivoire.

Tableau 18 : analyse physico-chimique du sol de la station ORSTOM d'Adiopodoumé (Côte d'Ivoire).

% Argiles 0-2 μm	9,8
% Limons 2-20 μm	2,1
% Limons 20-50 μm	3,3
% Sables 50-200 μm	23,1
% Sables 200-2000 μm	60,1
% H ₂ O	1
% Matière organique	1,9
pH H ₂ O	4,7
pH KCl	3,9
% C	1,1
% N	0,06
C/N	18,3

Compte tenu de l'agencement des générations successives des rejets d'un bananier (cf. § "Matériel et Méthodes"), deux mois après la plantation de souches infestées de la variété Poyo, le plus grand des rejets de première génération (1Y) apparus autour de chaque souche ou pied-mère (PM) a été retenu comme pied fructifère; ses frères ont été coupés à la base de leur

pseudo-tronc (1YØ), éliminant ainsi tout leur système foliaire, mais sans toucher à l'apex terminal. Cette ablation a été entretenue mensuellement pour empêcher la repousse du cœur. Il en a été de même après la sortie des rejets de deuxième génération (2Y) autour du rejet 1Y sélectionné. Sur d'autres bananiers, en plus de l'ablation des feuilles, nous avons appliqué sur la section une pâte de paraffine contenant une dose herbicide de $3.10^{-3}M$ d'acide 2,4 dichlorophénoxyacétique (2,4-D), qui empêche la repousse du cœur des rejets coupés (Wright, 1959).

Précisons que le sol ne contenait au départ aucun des nématodes parasites majeurs du bananier. Ceux-ci ont donc été apportés avec les bulbes.

Quel que soit l'organe considéré, il n'est apparu aucune différence significative sur la densité racinaire de chaque organe (Fig. 36A) ou sur la section des racines (Fig. 36B). Ces deux facteurs sont restés presque constants au cours du temps, n'indiquant par là aucune influence climatique ou physiologique du bananier, excepté l'influence de la coupe du fruit (correspondant à l'ablation du bourgeon floral terminal) sur la section racinaire. Dans le cas de la densité racinaire, cela suggère que l'émission racinaire et le développement des bulbes, avant la coupe, croissent linéairement. Il est cependant apparu que sur les rejets de première génération 1YØ, la défoliation, suivie ou pas par l'application du 2,4-D, ralentissait l'émission racinaire.

On en a donc déduit que le système racinaire primaire global du bananier n'est pas modifié par l'élimination du système foliaire, ou par sa substitution au moyen d'une substance hormonale.

1. INCIDENCES DE LA DEFOLIATION DES REJETS

1.1. Sur le développement des populations de *R. similis* (Fig. 37)

De façon générale, les taux d'infestations augmentent avec les émissions successives d'organes, quels que soient le traitement et le tissu considéré (racines ou rhizome).

A la plantation, *R. similis* était absent dans le sol; il a donc été apporté par le cortex des pieds-mères (PM). Or, dans ce tissu, deux mois plus tard, au moment de l'ablation des feuilles des rejets, seuls quelques individus ont été décelés. La population y est restée très faible, et est demeurée inchangée après la défoliation des rejets fils (1YØ). Par contre, dans les racines du PM nouvellement formées, on a observé une très faible multiplication qui n'a pas été affectée par l'ablation des feuilles sur les 1YØ.

Chez les rejets de première génération (1Y), la défoliation a provoqué une prolifération du parasite dans le rhizome des rejets maintenus intacts, alors qu'il a eu l'effet contraire dans les racines. Chez les rejets recépés, la multiplication dans les racines était pratiquement la même que chez les rejets intacts, alors qu'elle était très inférieure dans le rhizome.

Chez les rejets de deuxième génération (2Y), l'ablation des feuilles n'a eu aucune action sur les populations des parasites dans les racines des rejets demeurés intacts. Par contre, chez les rejets défoliés, le développement du nématode a été fortement diminué. Dans le rhizome, on peut faire la même constatation sur les rejets intacts, avec cependant un niveau sensiblement plus élevé dans le cas d'un bananier recépé. Mais, à la différence de ce qui se passait à la génération précédente, la multiplication du parasite était fortement stimulée chez les rejets défoliés.

Il est clair que les effets de cette ablation foliaire sur le développement des populations de *R. similis* sont très différents d'une génération d'organes à l'autre.

Remarquons enfin que, quel que soit le tissu parasité, ces effets n'ont pas toujours été immédiats. De plus nous observons, sur les rejets 1Y et 2Y, que les courbes de développement cumulé des populations de nématodes suivent une fonction sigmoïde dont les changements de pente coïncident à peu près avec la floraison et la récolte du fruit du rejet 1Y sélectionné; ce qui veut dire que le taux de croissance de la population globale de *R. similis* croît en période de préfloraison du rejet, se stabilise pendant la période de floraison et de maturation du fruit, et, enfin, baisse après la récolte.

1.2. Sur le développement des populations d'*H. multincinctus* (Fig. 38A)

De façon générale, les taux d'infestations diminuaient avec les générations successives d'organes.

A la plantation, *H. multincinctus* était absent dans le sol; il a donc été apporté avec les souches de plantation. En cours de végétation, nous avons mesuré une forte pullulation des parasites dans les racines des PM après ablation foliaire sur les rejets 1Y.

L'augmentation, due à la défoliation, des niveaux de population dans les racines des rejets 1Y et 2Y intacts, appréciable chez les rejets 1Y, devenait nulle chez les rejets 2Y. Mais, dans les racines des rejets défoliés, les populations atteignaient un niveau important chez les rejets 1YØ, et plus élevé encore chez les rejets 2YØ.

2. INCIDENCES DE LA SUBSTITUTION HORMONALE DES FEUILLES

2.1. Sur le développement des populations de *R. similis* (Fig. 39)

Chez le PM d'un bananier recépé, l'hormone n'a eu aucune incidence sur le développement de *R. similis*, qui est resté très faible, tant dans les racines que dans le rhizome.

Chez les rejets 1Y maintenus intacts, elle diminuait sensiblement la population dans les deux types de tissus. Par contre, la population proliférait aussi bien dans les racines que dans le rhizome des rejets hormonés.

Chez les rejets 2Y maintenus intacts, la population racinaire était plus faible pour un bananier hormoné, tandis qu'elle restait inchangée dans le rhizome. D'autre part, l'infestation des racines des rejets hormonés était rétablie, et celle du rhizome fortement stimulée.

2.2. Sur le développement des populations d'*H. multicinctus* (Fig. 38B)

Ces populations proliféraient davantage sur les organes des bananiers traités, mais sans différence entre les rejets intacts ou hormonés. Remarquons que cette prolifération n'est apparue qu'après un temps de latence qui augmente avec les générations successives de la plante.

3. SYNTHÈSE

Nous avons vu que le système racinaire, dans la rhizosphère proximale aux rhizomes, n'avait subi aucune modification notable après l'ablation du système foliaire des rejets 1Y et 2Y surnuméraires, ou de leur hormonage. Or, nous constatons que les populations de nématodes ont réagi différemment par rapport à une évolution unique du système racinaire. Dans ce cas, le développement des populations n'est plus exclusivement lié à la quantité de tissus (racines ou rhizomes) susceptibles d'être parasités, mais aussi, selon l'espèce de nématode considérée, à la sensibilité de ces tissus, en relation avec l'activité physiologique des organes du bananier auxquels ils appartiennent.

On remarque que les taux d'infestation de *R. similis* croissent avec les générations successives des organes, c'est à dire avec le degré de juvénilité des tissus. D'autre part, les populations diminuent dans les organes en voie de disparition : elles sont très faibles au niveau de la souche et chutent dans les rejets défoliés rattachés à la souche. Le cas des rejets de seconde génération est différent, car ils sont toujours en relation avec le rejet fils conservé

vivant, à partir duquel ils puisent leurs ressources (Teisson, 1970); c'est pourquoi *R. similis* s'y développe malgré l'ablation des feuilles. Dans le même sens, ce nématode se multiplie abondamment sur les rejets conservés, d'autant plus que leur croissance est stimulée par la défoliation des rejets frères.

Par ailleurs, l'évolution des populations de *R. similis* est liée aux stades végétatifs du bananier. Le mécanisme de la floraison commence par la montée de la fleur dans le pseudo-tronc du rejet maintenu, depuis son rhizome; il y a arrêt d'émission racinaire pendant cette période. Cela confirme que *R. similis* est dépendant de la physiologie racinaire, elle même liée à la physiologie épigée de la plante. La récolte du fruit, qui correspond à l'ablation du bourgeon floral du bananier, s'accompagne toujours d'un dépérissement du pied fructifère, dépérissement renforcé par le recépage immédiat de ce rejet : ceci se traduit alors par une baisse des populations de *R. similis*.

Par contre, l'hormonage maintient une activité physiologique des rhizomes des rejets traités malgré l'interruption de croissance de ces rejets, et favorise alors le développement de *R. similis*.

Quant à *H. multinctus*, il semble se comporter en fonction du développement de *R. similis*. Nous savons que *R. similis* est très inféodé au bananier, alors qu'*H. multinctus* possède une gamme d'hôtes plus étendue. Nous voyons que *R. similis* est très sensible à la vigueur physiologique des tissus qu'il parasite. Dans ces conditions, le parasitisme d'*H. multinctus* apparaît comme secondaire par rapport à celui de *R. similis*, à savoir qu'il s'installe et se développe partout où les foyers de *R. similis* s'éteignent, et inversement : les niveaux d'infestation diminuent avec les générations successives d'organes, les populations se développent sur les organes dépérissants, et l'hormonage des rejets ne modifie pas leur évolution. Donc, si *R. similis* semble "choisir sa cible", *H. multinctus* colonise indifféremment tout tissu végétal, à condition qu'il ne soit pas en compétition avec *R. similis*.

Bien que les nématodes soient doués de mobilité et que, par conséquent, ils puissent se déplacer à distance de rejets en rejets, notre interprétation de l'évolution géographique des populations de nématodes (Fig. 40 & 41) s'appuie sur le fait que tous les organes sont parasités au fur et à mesure de leur apparition, et que le développement des foyers est alors sous la dépendance de l'activité physiologique de l'organe qui les abrite.

Quelques travaux ont abordé l'effet de la défoliation des plantes sur les populations de nématodes. Certains concernent les études d'impact de prairies sur les nématodes libres du sol (Smolik & Dodd, 1983; Ingham & Detling, 1984). Au sujet des nématodes phytoparasites, la défoliation de l'hôte (Triantaphyllou, 1960), ainsi que la suppression de la source carbonée en

culture monoxénique (McClure & Viglierchio, 1966), masculinisent les larves de *Meloidogyne* sp. De même, Cadet *et al.* (1975) ont remarqué que la défoliation de plants de riz induisait une masculinisation des juvéniles d'*Heterodera oryzae*. Outre cet effet sur la différenciation sexuelle des stades juvéniles des nématodes, la défoliation peut aussi avoir une incidence sur le développement embryonnaire du parasite, en augmentant par exemple le pourcentage de diapause d'œufs de *Meloidogyne incognita* (De Guiran, 1980).

Nous confirmons donc l'impact d'un tel traitement sur la biologie des nématodes. Mais si les auteurs précédents suggèrent l'intervention du métabolisme glucidique sur la qualité d'hôte des plantes parasitées, notre étude montre que d'autres interventions, comme celle du métabolisme hormonal, sont possibles, et peuvent être une composante de la sensibilité du bananier aux nématodes.

Figure 36 : évolution de la densité racinaire (A) et de la section des racines (B) sur des bananiers dont le système foliaire des rejets surnuméraires est :

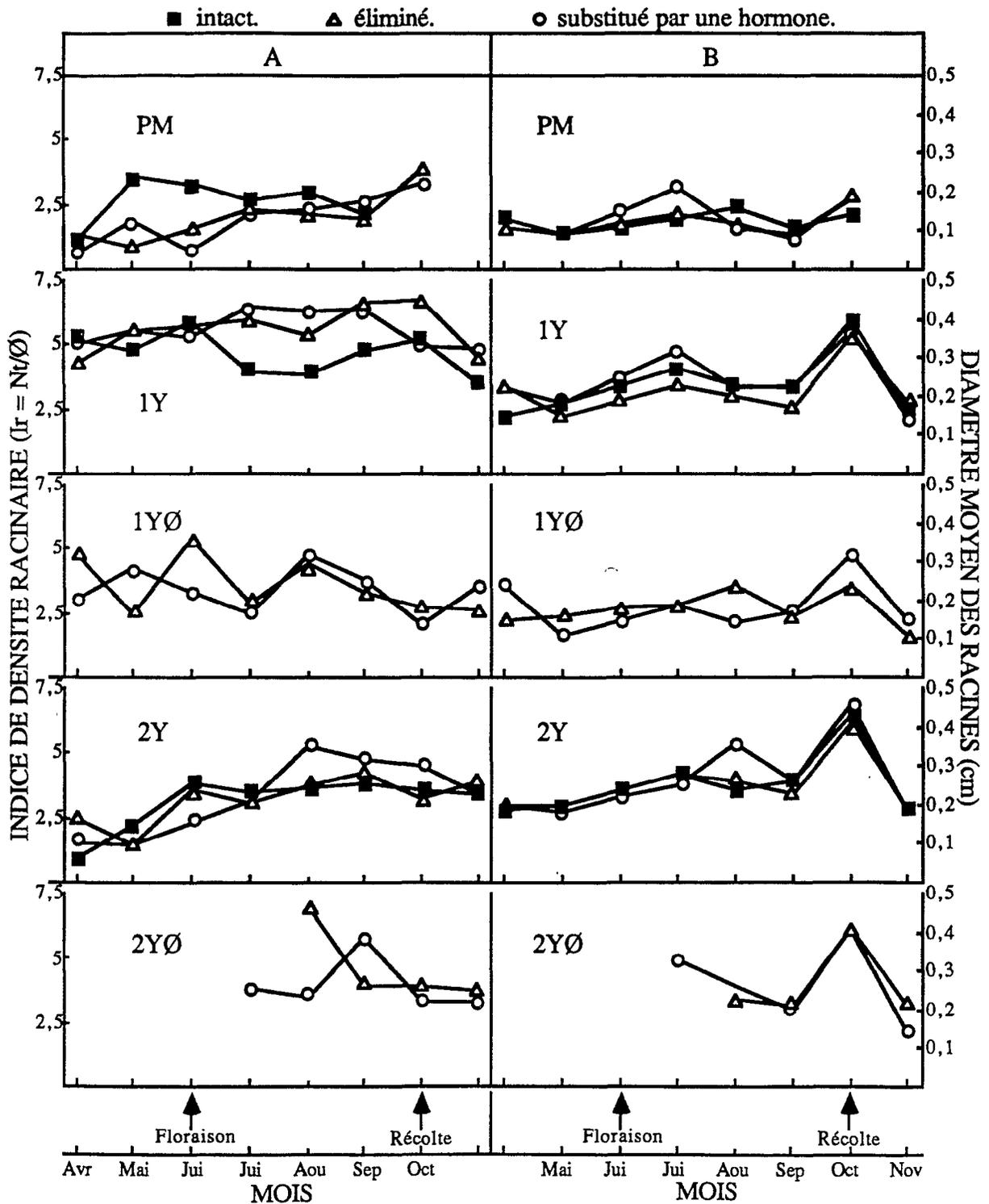


Figure 37 : évolutions cumulées des populations de *R. similis* dans les racines (A) et dans le rhizome (B) des organes :

- d'un bananier dont les rejets surnuméraires sont intacts.
- ▲ intacts d'un bananier dont les rejets surnuméraires ont été défoliés.
- défoliés.

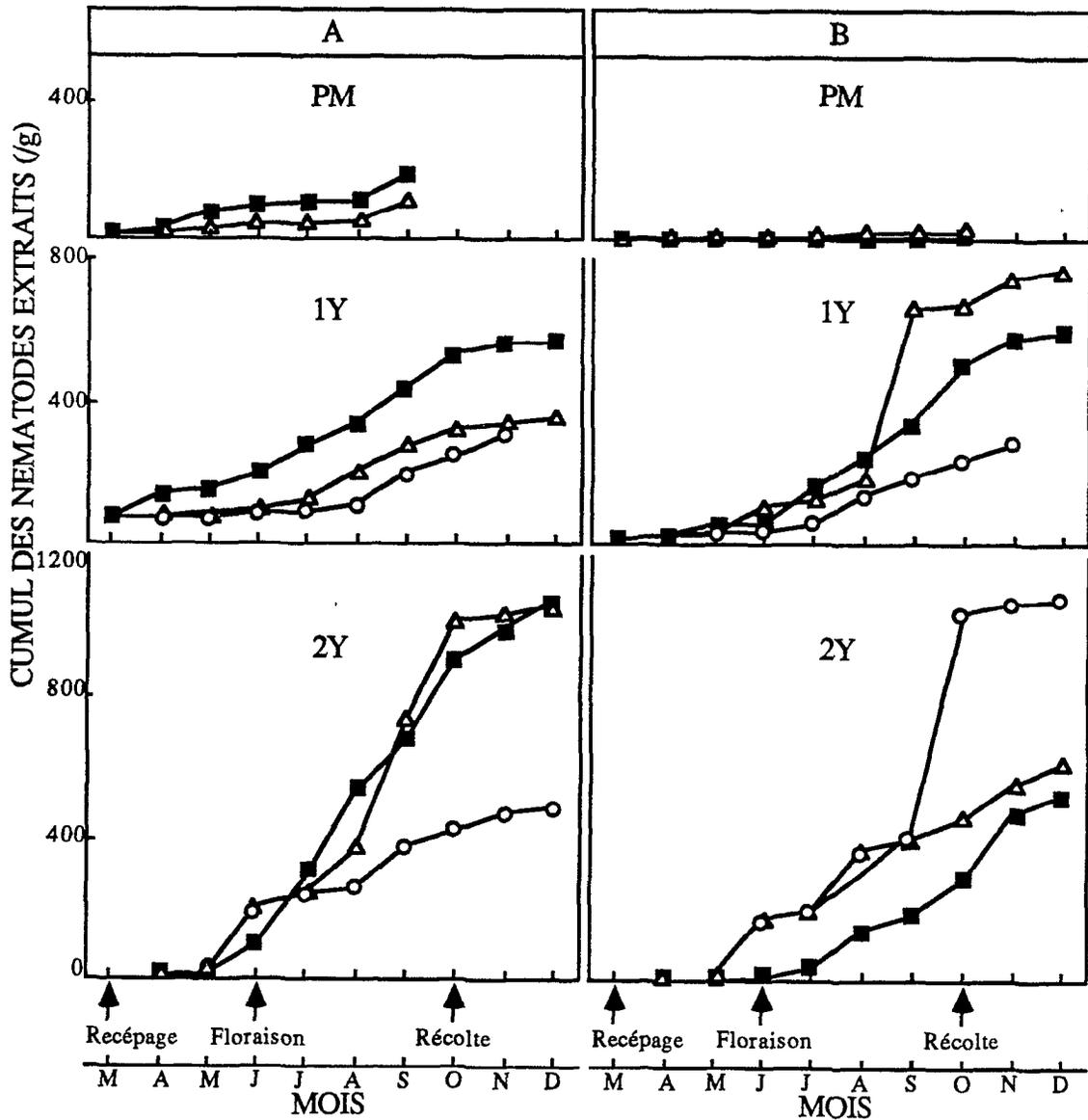


Figure 38 : évolutions cumulées des populations d'*H. multicinctus* après défoliation simple (A) ou défoliation suivie d'un hormonage (B) dans les racines des organes :

- d'un bananier dont les rejets surnuméraires sont intacts.
- ▲ intacts d'un bananier dont les rejets surnuméraires ont été défoliés.
- défoliés.

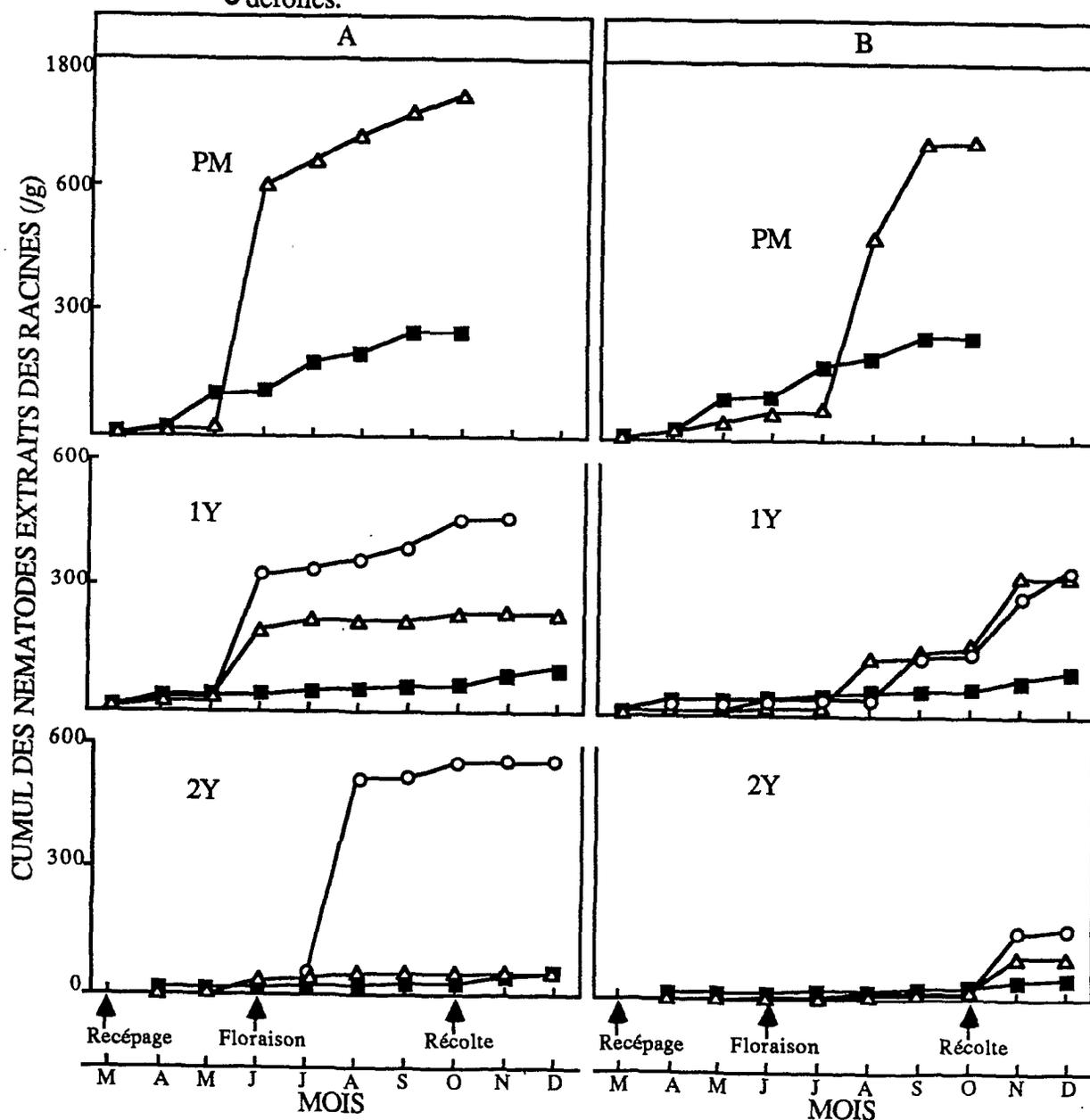


Figure 39 : évolutions cumulées des populations de *R. similis* dans les racines (A) et dans le rhizome (B) des organes :

- d'un bananier dont les rejets surnuméraires sont intacts.
- ▲ intacts d'un bananier dont les rejets surnuméraires ont été défoliés et hormonés.
- défoliés et hormonés.

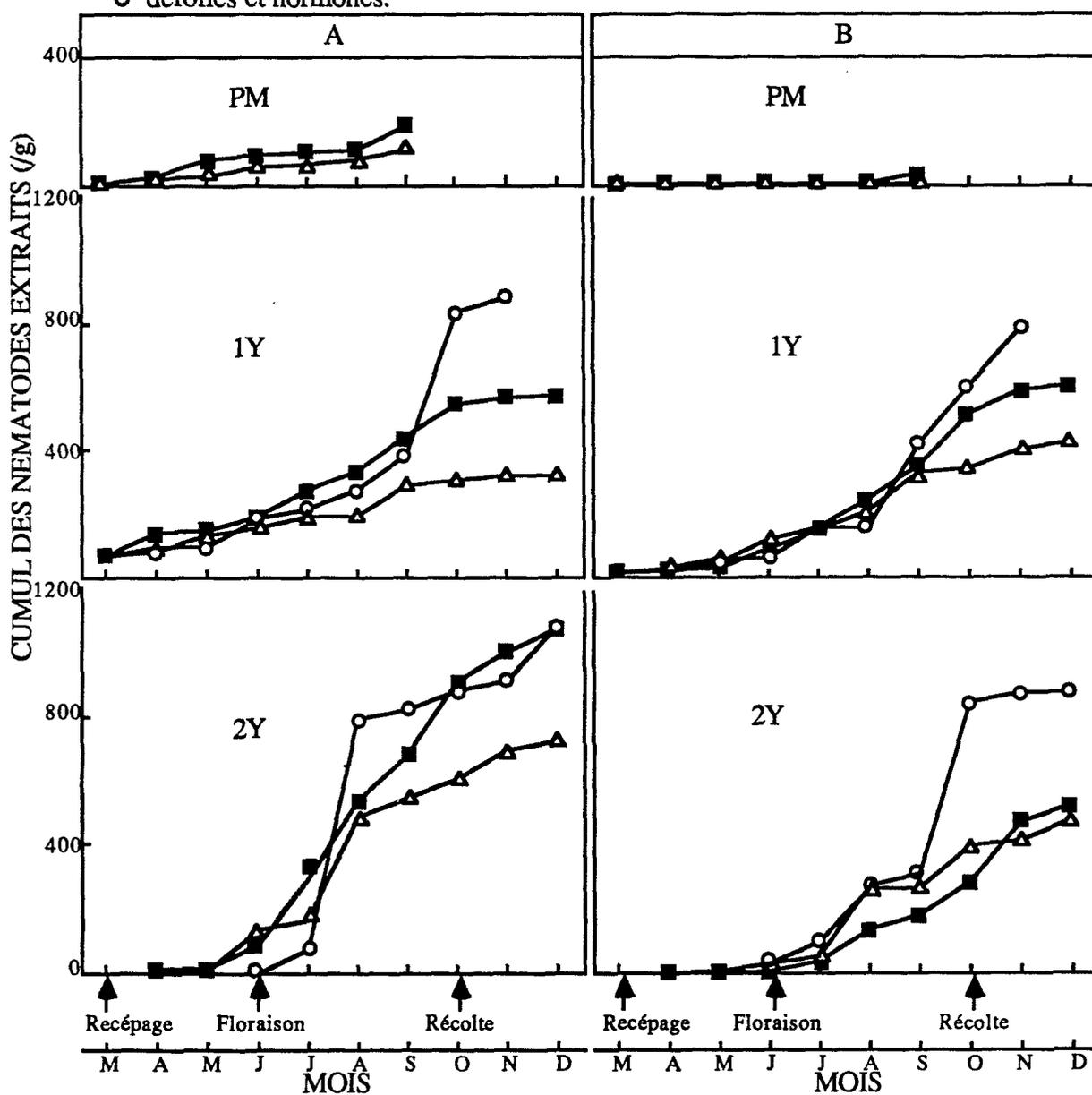


Figure 40 : interprétation de l'évolution des foyers d'infestation sur les bananiers après défoliation des rejets :

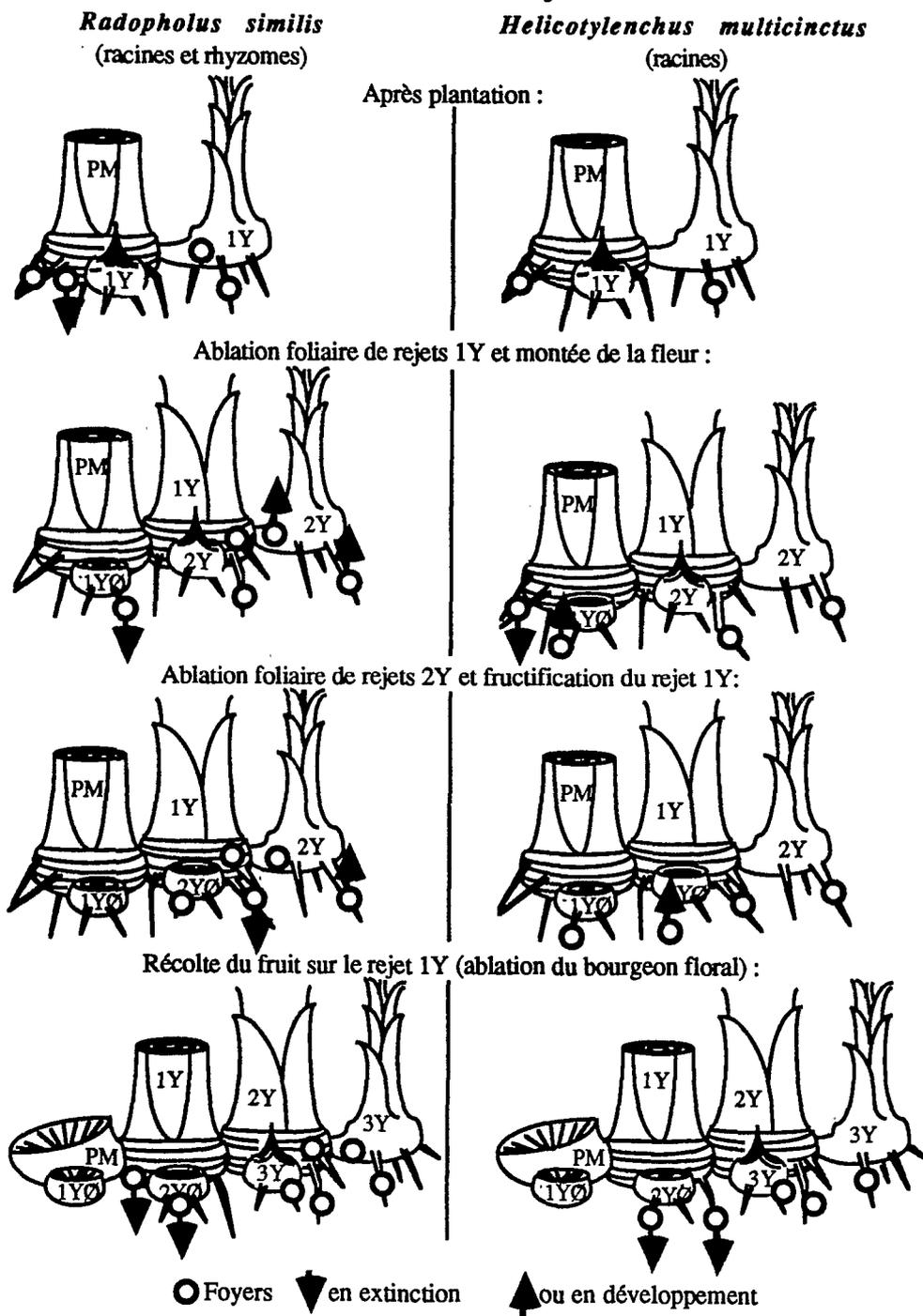
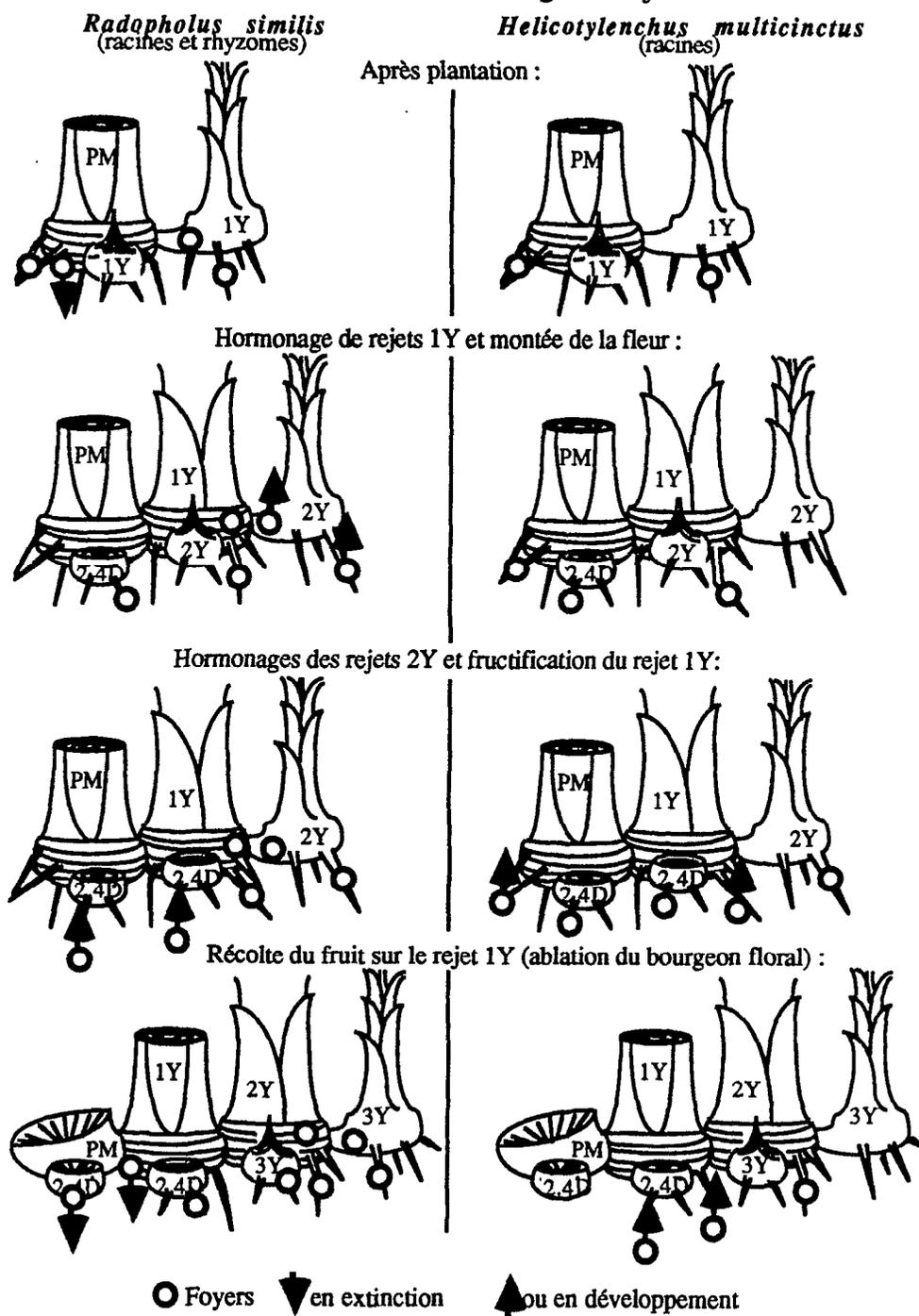


Figure 41 : interprétation de l'évolution des foyers d'infestation sur bananiers après l'ablation des feuilles et l'hormonage des rejets.



SYNTHESE & REFLEXIONS

Les objectifs que nous poursuivions étaient doubles : obtenir du matériel de plantation indemne de nématodes et constituer un système expérimental. Le premier ayant été atteint, se posait rapidement la question de savoir quels avantages les vitro-plants de bananiers sensibles allaient apporter à la culture bananière. Car, si ce résultat met un terme à l'utilisation de souches ou de rejets infestés (essentiellement par *R. similis*), il ne résout pas le problème de l'assainissement des sols. Actuellement, deux techniques de lutte sont pratiquées. L'une concerne le traitement chimique des sols, l'autre la lutte culturale. Avec la première technique, le contrôle des populations n'est pas total. Comme il agit sur toutes les espèces en présence, les résidus d'inoculum après traitement restent polyspécifiques, et, par la suite, les populations retrouvent leur ancien équilibre. Avec la seconde technique, actuellement représentée par la jachère et la submersion (quand celle-ci est réalisable bien sûr), le contrôle des populations est beaucoup plus profond, voire total pour certaines espèces telle que *R. similis*. Il ne l'est malheureusement pas pour toutes, ce qui a pour effet de déséquilibrer le pool parasitaire en faveur d'espèces plus secondaires, comme *H. multicinctus* et *H. pararobustus*, dont l'impact peut alors prendre de l'importance (en l'absence de *R. similis* comme en Israël, *H. multicinctus* représente la principale cause de pertes de rendements [Minz *et al.*, 1960]). D'où la nécessité d'apprécier l'incidence de ces nématodes sur les vitro-plants de bananiers.

1. LES RELATIONS PLANTE-NEMATODE - SYSTEME *IN VITRO*

Il a d'abord fallu résoudre le problème des contraintes du système d'élevage *in vitro*, à savoir établir des conditions d'élevage des nématodes adaptées à la culture des vitro-plants. Ceci a consisté en un sevrage hormonal total, en une diminution de la concentration en hydrates de carbone, et la mise à l'obscurité du système racinaire, ce qui n'a affecté ni la croissance ultérieure des plants en serre (conformité morphologique des plants), ni leurs caractéristiques végétatives et productives au champ.

Cependant, ces conditions de culture *in vitro*, bien qu'améliorées, n'ont pas été favorables à toutes les espèces, car si l'on a obtenu une forte multiplication de *R. similis*, *H. multicinctus* et *H. pararobustus* ne se sont pas développés. Ce résultat représente la première différence de comportement entre les espèces, par rapport aux conditions d'élevage. Il indique que les trois nématodes étudiés n'ont pas les mêmes exigences quant au milieu. Ensuite, alors que ces espèces sont toutes considérées comme endoparasites sur bananier, les rares *H. multicinctus* et

H. pararobustus qui ont survécu se sont comportés comme des ectoparasites, attitude qu'ils ont sur les autres cultures. Cette caractéristique observée *in vitro* peut expliquer, par rapport aux conditions d'élevage, leur inaptitude à se multiplier. A l'inverse, la croissance démographique de *R. similis* est si intense que l'affaiblissement des plants est foudroyant. La trop grande fragilité des plants, qui masque l'évolution progressive des dégâts, empêche toute comparaison entre variétés.

Un autre aspect devrait être pris en compte. Il s'agit de la qualité d'hôte des plantules *in vitro*. En effet, rien ne nous permet actuellement de nous assurer d'une part de la conformité génétique des plantules par rapport aux pieds mères, d'autre part de l'expression de toutes les composantes de la résistance dans ces plantules. Les travaux menés par Pool et Irizarry (1985) sur la variété Grande Naine indiquent que les mutations génétiques atteignent 5 à 19% des plants. Malheureusement, ces distorsions ne sont visibles que sur des plants ayant acquis une conformation adulte. Mais, sans aller jusqu'à la mutation de caractères, les différences morphologiques existant entre les plantules *in vitro* (stade juvénile avec feuilles lancéolées et chevelu racinaire) et les plants transférés au champ (stade adulte avec feuilles élargies et racines radiales) traduisent des différences physiologiques. Le passage d'un stade à l'autre pourrait s'accompagner de l'acquisition de fonctions nouvelles, susceptibles d'interférer avec l'expression de la résistance ou de la sensibilité vis à vis des parasites. Serait-ce le cas pour ce qui concerne le métabolisme phénolique des pousses, aucune coloration des nécroses superficielles n'étant visible *in vitro* ? A moins qu'elle ne soit due *in vivo* à d'autres parasites ? Ce fait nouveau nous a conduit à vérifier le rôle joué par les nématodes dans l'établissement des nécroses superficielles par l'étude de leur contenu en nématodes et champignons.

Toutes ces observations (trop grande sensibilité des plantules, standardisation des tests impossibles à cause des biologies différentes entre les nématodes) et ces craintes (méconnaissance du matériel végétal servant à tester le degré de résistance in vitro) ne permettent pas l'étude du comportement variétal du bananier en conditions monoxéniques. Il serait donc malavisé d'adopter le système in vitro pour le criblage précoce des variétés de bananier. Ceci peut être considéré comme une recommandation vis à vis des améliorateurs.

2. PARTICIPATION DES NEMATODES DANS LES NECROSES RACINAIRES

L'inventaire des nématodes et des champignons dans les nécroses racinaires prélevées sur des bananiers *in situ*, a révélé que l'environnement lié au type de sol n'influçait pas le contenu nématologique et cryptogamique de ces nécroses.

Parmi les associations nématodes-champignons, celles composées de *R. similis* et *Fusarium oxysporum* sont les plus nombreuses. Mais, quelle que soit la structure polyspécifique des communautés de nématodes, les nécroses superficielles abritent majoritairement *R. similis* seul. Quand nématodes et champignons sont inoculés *in vitro* sur des pousses de bananier Poyo, il s'avère que les dégâts causés par *R. similis* sont supérieurs à ceux causés par *F. oxysporum*. Bien sûr, l'inoculation des deux parasites induit un affaiblissement rapide des pousses.

Ces deux expériences montrent bien l'effet pathogène de R. similis seul.

3. LES RELATIONS PLANTE-NEMATODE - SYSTEME *IN VIVO*

A ce stade de l'étude, nous avons introduit la composante variétale, par comparaison de deux variétés triploïdes AAA dérivant de la même espèce sauvage *Musa acuminata* mais appartenant à deux sous-groupes botaniques différents, à savoir la variété Poyo du sous-groupe Cavendish, et la variété Gros Michel du sous-groupe portant le même nom. Mais, outre leurs similitudes phylogéniques, ces deux variétés sont connues pour leur différence de qualité d'hôte à *R. similis*, la variété Gros Michel étant moins sensible que la variété Poyo.

Deux voies de recherche ont été suivies. La première a consisté à identifier le caractère parasite et pathogène des trois nématodes *R. similis*, *H. multincinctus* et *H. pararobustus*, par (i) l'étude de l'évolution des populations de chacun des trois nématodes, (ii) l'étude de l'incidence des nématodes sur la croissance végétative du bananier, (iii) l'étude de l'incidence des nématodes sur deux fonctions du métabolisme primaire de la plante (absorption minérale et organique, et photosynthèse). La seconde s'est adressée au métabolisme secondaire en réaction au parasitisme, par des études histo et physiopathologiques racinaires.

3.1. Evolution des populations et dégâts racinaires

Le bilan des observations peut se résumer ainsi :

a) *R. similis* :

Sa pénétration est plus lente et sa multiplication moins importante sur la variété Gros Michel. En cas de trop fortes populations, celles-ci peuvent ne pas se développer sur Poyo à cause d'un affaiblissement excessif de la plante, mais se multiplier sur Gros Michel, provoquant une rupture de la résistance. Le cycle du parasite est totalement endoracinaire. Mais la migration du nématode, continue et rectiligne dans les racines de la variété Poyo (pontes en chapelets), semble freinée dans celles de la variété Gros Michel (habitus bouclés et individus dispersés). La structure démographique des populations est essentiellement de sexe femelle, ce qui est en accord avec le caractère quasi parthénogénétique de ce nématode (Brooks & Perry, 1962). Le type de variété n'influe pas sur cette structure, mais modifie la situation géographique des divers stades, entre sol et racines. Sur la variété Poyo, *R. similis* provoque des lésions sur toute l'épaisseur du parenchyme cortical et atteint le cylindre central. Les tissus lésés se nécrosent à leur périphérie. Sur la variété Gros Michel, il reste confiné dans la parenchyme cortical, les lésions étant cernées de nécroses moins diffuses, elles-mêmes entourées de cellules hypertrophiées. Les cellules nécrosées renferment des globules brunâtres.

b) *H. multinctus* :

Sa pénétration et sa multiplication sont faibles mais identiques sur les deux variétés. Le cycle du parasite est à la fois intraracinaire et tellurique. La migration racinaire discontinue du nématode (habitus bouclés et pontes en amas) et la structure démographique bisexuelle sont identiques sur les deux variétés. *H. multinctus* parcourt la racine dans la zone externe du parenchyme cortical, les nécroses étant superficielles. Les dégâts sont identiques sur les deux variétés, mais on voit apparaître des globules et des vacuoles de couleur rouge-brun dans les racines nécrosées de la variété Gros Michel.

c) *H. pararobustus* :

Sa pénétration est faible sur les deux variétés, sa multiplication sensiblement plus importante sur la variété Gros Michel. Le cycle du parasite est à la fois endoracinaire et tellurique, et sa migration racinaire continue, sans influence de la variété. Mais la structure démographique est modifiée par la nature de la variété, une concentration de mâles étant observée dans les racines de la variété Gros Michel. *H. pararobustus* a une situation intraracinaire très superficielle, juste en dessous de l'épiderme : elle peut être rectiligne, ou

transverse, enroulée autour de la racine, ce qui explique une ponte très diffuse. Ce nématode provoque des nécroses superficielles affleurant la surface racinaire. Les dégâts sont identiques sur les deux variétés.

Un rapprochement est à faire sur le mode de parasitisme des nématodes entre ces observations et celles faites *in vitro*. Nous avons vu précédemment qu'*H. multicinctus* et *H. pararobustus* avaient un comportement ectoparasite en élevage monoxénique. *In vivo*, ces deux nématodes ont une phase endoparasite au cours de leur cycle, mais leur situation est très superficielle, ainsi que leurs dégâts tissulaires. Donc, bien qu'ils soient définis comme endoparasites sur bananier, il est prudent d'attribuer la phase endoracinaire de leur cycle à la constitution particulière des racines des bananiers adultes, racines qui possèdent un parenchyme cortical épais et turgescents, favorisant la pénétration totale du corps du nématode.

*La biologie des trois nématodes n'est pas identique sur les deux variétés. Les différences concernent à la fois les modes de pénétration et de multiplication, les structures démographiques, l'évolution géographique des parasites et les dégâts tissulaires qu'ils induisent. Il est confirmé que les deux variétés diffèrent par leur sensibilité à R. similis, mais on ne peut en dire autant d'*H. multicinctus* et d'*H. pararobustus* qui, à quelques critères près, semblent les parasiter de manière analogue.*

3.2. Incidences sur la croissance végétative

Les dimensions et la croissance du système foliaire sont identiques pour les deux variétés. Les trois nématodes n'agissent pas sur l'émission des feuilles. S'il n'a pas été possible de détecter l'incidence d'*H. multicinctus* et d'*H. pararobustus* sur le développement des feuilles, *R. similis* agirait sur les deux composantes de la surface (longueur et largeur) des feuilles de la variété Poyo.

Le système racinaire (rhizome et racines) constitue un caractère variétal, la rhizosphère étant plus développée sur la variété Gros Michel. Les nématodes agissent différemment sur le développement racinaire, *R. similis* freinant l'émission des racelles sur la variété Poyo, et la stimulant sur la variété Gros Michel. *H. multicinctus* a tendance à la diminuer sur Poyo, et est sans effet sur Gros Michel. *H. pararobustus* n'entraîne aucune modification.

L'impact des nématodes n'est donc pas semblable sur le système racinaire d'une part et foliaire d'autre part. Le développement du système racinaire, directement soumis à la pression parasitaire, réagit probablement à l'infestation : il peut être stimulé comme c'est le cas pour *R.*

similis sur la variété Gros Michel, plus résistante. Mais on ne peut pas dire si c'est en réaction à la diminution de la population infestante par la variété, ou si cela est lié à l'induction d'un mécanisme de défense spécifique à la variété.

Par contre, l'évolution du système foliaire est irrémédiable. Celui-ci est révélateur de l'état de santé de la plante, état qui empire, malgré l'accroissement du volume racinaire pour contrecarrer l'action des nématodes.

3.3. Incidences sur le métabolisme primaire

Comme dans le cas de la croissance végétative, les perturbations de la photosynthèse et de l'assimilation organique vont souvent dans le sens d'une augmentation d'activité. Ceci se traduit par un léger accroissement des concentrations en pigments photosynthétiques (supérieur sur la variété Gros Michel) et en carbone et azote. C'est encore un exemple de réaction positive de la plante au parasitisme.

Les effets sur l'absorption minérale sont très divers et diffèrent selon le nématode. On retiendra que, excepté l'absorption du calcium diminué par *H. multincinctus* sur la variété Poyo, les *Hoplolaimidae* ne perturbent pas l'absorption minérale du bananier. Par contre, *R. similis* diminue l'absorption en potassium et en phosphate sur Poyo, et en calcium sur Gros Michel. Il est important de constater que, quelles que soient les perturbations en P et K, la balance P/K reste toujours constante. Ce dernier point montre que *R. similis* n'agit pas directement sur l'absorption minérale, mais qu'il induit une perturbation physiologique commune, due par exemple à la destruction de l'intégrité du tissu racinaire. La diminution de l'absorption calcique sur la variété Gros Michel met en évidence le rôle possible de cet élément dans les mécanismes de défense de cette variété vis à vis de *R. similis* : certaines enzymes intervenant dans les métabolismes de résistance sont calcium-dépendantes.

Les trois nématodes, R. similis, H. multincinctus et H. pararobustus, sont individuellement pathogènes en terme d'impact sur la croissance végétative des bananiers. Ce résultat est nouveau si l'on tient compte des conditions expérimentales. En effet, c'est grâce à la micropropagation du bananier que nous avons pu obtenir des plants indemnes et étudier l'effet des nématodes sur le bananier, avec des inoculations contrôlées. D'autre part, pour R. similis et H. multincinctus, les données agronomiques connues à ce jour concernaient essentiellement des critères de longueur de cycle de production et de rendement. Nous avons pu mesurer, grâce à ces conditions contrôlées et grâce à la miniaturisation du système expérimental, des critères végétatifs plus précis. Ensuite, l'emploi de populations monospécifiques permet désormais de

lever les doutes sur l'effet de chaque espèce, doutes liés à la polyspécificité des populations indigènes. Enfin, ces résultats révèlent pour la première fois l'effet pathogène d'*H. pararobustus* sur bananier. Ses dégâts tissulaires avaient été succinctement décrits (Whitehead, 1959) et son importance économique reste inconnue. Si son expansion géographique avait seule suscité l'attention (Fargette & Quénéhervé, 1988) sa nocivité est maintenant reconnue.

Ces résultats amènent deux réflexions, l'une sur le choix des techniques de lutte culturale, l'autre sur l'amélioration variétale.

Si les jachères ou la submersion n'agissent que sur une ou quelques espèces, cela ne fait que déplacer le problème sur les autres espèces maintenues. Quand les populations étaient soumises à un équilibre écologique régi, entre autres, par des compétitions interspécifiques, les unes étaient considérées comme importantes (*R. similis* étant le leader), les autres très secondaires (comme *H. pararobustus*), en terme d'effectifs. Le déséquilibre que pourrait entraîner l'emploi d'une jachère par exemple (suppression de l'espèce dominante) renverserait les effectifs et pourrait alors renforcer l'impact d'une espèce secondaire devenue majeure. D'où l'importance du choix de la plante dans l'emploi des jachères. Le problème est identique dans le cas des submersions (Mateille *et al.*, 1988b) qui permettent un assainissement total du sol en *R. similis* mais qui n'empêche pas la survie de foyers d'*H. multicinctus* et d'*H. pararobustus*.

Le même problème se pose pour la recherche de variétés résistantes. Nous voyons que les effets pathogènes des nématodes sont variables selon l'espèce et selon la variété. Il apparaît que le comportement variétal vis à vis de *R. similis* ne s'applique pas à *H. multicinctus* et *H. pararobustus*. Nous confirmons là les travaux de Pinochet et Rowe (1978) qui ont observé le même phénomène entre *R. similis* d'une part et *Pratylenchus coffeae* ou *Meloidogyne incognita* d'autre part. D'où le risque de la sélection variétale vis à vis d'un seul nématode (l'accent est actuellement mis sur *R. similis*) qui exposera la variété sélectionnée à l'agressivité d'une autre espèce, et/ou modifiera l'équilibre des communautés de nématodes en sa défaveur.

4. DEFENSE DE LA PLANTE ET METABOLISME SECONDAIRE

Nous basant sur les travaux précédemment accomplis avec d'autres plantes et d'autres nématodes, nous avons tenté d'identifier et de comprendre les effets de *R. similis*, *H.*

multicinctus et *H. pararobustus* sur quelques fonctions métaboliques impliquées dans les mécanismes de résistance de la plante, essentiellement en période de post-infestation. Nous avons postulé la mise en cause du métabolisme phénolique, et nous avons essayé de le vérifier.

Dans un premier temps, nous avons pu constater que les variétés Poyo et Gros Michel différaient par l'activité de leur métabolisme phénolique. La première contient moins de phénols totaux, l'activité polyphénol oxydase (PPO) y est moins intense, l'activité peroxydase (PO) l'est davantage. Les activités phénylalanine ammonia-lyase (PAL) et tyrosine ammonia-lyase (TAL) sont identiques dans les deux variétés. L'activité associée du métabolisme hormonal indique une concentration moindre en indols (dont l'acide indol-3 acétique ou AIA) dans la variété Poyo. Conformément aux relations existant entre ces divers éléments (synthèse des phénols et régulations) l'activité phénolique est donc plus importante dans la variété Gros Michel, variété la moins sensible. Dans les deux variétés, les voies métaboliques peuvent être résumées ainsi :

- 1) synthèse des monophénols à partir de la tyrosine et de la phénylalanine, régulée respectivement par la TAL et la PAL. A partir des monophénols,
 - 2) synthèse des polyphénols, régulée par les PPO. Ces polyphénols peuvent inhiber l'AIA oxydase qui catabolise l'AIA.
 - 3) ou synthèse de lignines, régulée par les PO, et dégradation de l'AIA en indolacétaldéhyde.
- La variété Poyo privilégie le second embranchement, alors que la variété Gros Michel privilégie le troisième.

Sur chacune des deux variétés, chaque nématode induit des modifications liées à l'espèce. Cela se traduit, avec *R. similis*, par une stimulation du flux phénolique couplée à une activité PAL et TAL accrue sur la variété Gros Michel. Cette synthèse de phénols correspondrait à l'apparition des globules brunâtres dans les cellules adjacentes aux nécroses profondes. A cela s'ajoute une hyperactivité PO qui, pour certaines d'entre elles, pourrait justifier une lignification des tissus et provoquerait une cicatrisation plus rapide et plus forte des tissus abîmés. Sur la variété Poyo, la suractivité PPO indique la synthèse de polyphénols à partir de monophénols. Ces polyphénols interféreraient avec le métabolisme hormonal. La résistance partielle de la variété Gros Michel à *R. similis* serait due à une toxicité des phénols au nématode (phénomène illustré par la mauvaise migration des parasites dans la racine), et/ou au rétablissement plus rapide de l'intégrité des tissus lésés (phénomène illustré par la formation des globules phénoliques autour des nécroses).

Au contraire, *H. multincinctus* et *H. pararobustus* modifieraient peu ces interactions métaboliques, excepté l'apparition de phénols dans le parenchyme cortical de la variété Gros Michel parasité par *H. multincinctus*.

Si la relation plante-nématode est régie par le comportement variétal (ceci est illustré avec R. similis) elle n'en dépend pas moins de la nature de l'espèce infestante, puisque que la variété Gros Michel serait aussi compatible à H. multincinctus et H. pararobustus que la variété Poyo. Les interactions qui existent entre le nématode et la plante sont donc multiples, et cela prouve qu'une relation nutritionnelle est mise en jeu. Les trois nématodes ne parasitent pas les mêmes tissus racinaires qui pourraient avoir des métabolismes secondaires différents, et donc des compatibilités spécifiques. Cela peut aussi provenir d'une qualité nutritionnelle de la plante qui ne va pas satisfaire tous les types de nématodes.

5. INFLUENCE DE LA PLANTE SUR LES NEMATODES

L'expérience d'ablation foliaire des rejets de bananiers Poyo, suivie ou non d'un traitement hormonal, a révélé comment la plante pouvait affecter directement la reproduction de *R. similis*. En effet, nous avons remarqué que si ces traitements n'affectaient pas rapidement la croissance du système racinaire, ils perturbaient le développement des foyers de ce nématode. Nous avons constaté que ces perturbations sont liées à l'activité physiologique des rejets qui les abritent : quand ils sont affaiblis par l'ablation foliaire, les foyers s'éteignent, alors qu'ils se maintiennent sur les rejets intacts. Ceci a ensuite été confirmé par le développement des foyers sur les rejets défoliés mais traités par une hormone (2,4 D). Par contre, *H. multincinctus*, dont l'effectif est plus faible que celui de *R. similis* sur les rejets physiologiquement actifs, se développe même sur les rejets affaiblis par la défoliation. Il s'agit donc d'un impact nutritionnel de la plante dont l'activité physiologique peut affecter *R. similis* et pas *H. multincinctus*.

Ces liaisons préférentielles, entre un nématode et un tissu végétal selon son état physiologique, montrent la symétrie de la relation hôte-parasite. Ces liaisons laissent entrevoir la complexité des rapports avec la plante, complexité renforcée par son apparente spécificité vis

à vis de l'espèce de nématode infestante. D'où la difficulté de rechercher une résistance polyspécifique.

LES PERSPECTIVES D'AVENIR

Luc et Reversat (1985) décrivaient ainsi les particularités des problèmes nématologiques tropicaux : "les raisons plus directement liées aux données du parasitisme des nématodes tropicaux constituent des obstacles plus sérieux. Parmi ceux-ci on peut ranger l'existence des infestations multiples (...d') une véritable compétition entre deux espèces ou groupes d'espèces (...et d'une) variabilité géographique des peuplements". Dans le domaine de la culture bananière, Quénéhervé (1987) précisait qu'"à l'intérieur du genre *Musa*, (...) des différences de comportement en terme de qualité d'hôte (sensibilité, résistance, tolérance, ...) peuvent être souvent observées selon le cultivar utilisé. Cette qualité d'hôte (excepté la résistance) peut varier pour un même cultivar placé dans des conditions d'environnement et édaphiques différentes. Cet auteur confirmait que "la nématofaune associée au bananier (...) se présente sous forme de communautés polyspécifiques dont la structure varie avec la localisation géographique et l'environnement. A l'intérieur d'une même espèce comme *R. similis*, il est aussi possible de trouver différents pathotypes. (...) Parmi tous les aspects de la recherche exposés, il paraît essentiel que la priorité soit donnée (i) aux études physiologiques (agrophysiologie de la plante hôte, physiologie de la relation hôte-nématodes; (ii) aux études génétiques (...) visant l'amélioration des variétés résistantes ou tolérantes (...)"

Nous voyons combien une recherche sur l'amélioration variétale est difficile puisque la résistance à un nématode donné ne s'étend pas à d'autres nématodes, même s'ils ont des comportements biologiques similaires comme *R. similis* et *Pratylenchus coffeae* (Pinochet, 1988). De plus, les réactions métaboliques des plantes vis à vis des nématodes migrants ne sont pas aussi nettes que leurs réactions d'hypersensibilité vis à vis des nématodes sédentaires du groupe des *Heteroderidae* (*Meloidogyne*, *Heterodera* et *Globodera*). Il faut donc encore approfondir l'analyse du processus de résistance.

Tout d'abord, les travaux sur le comportement variétal doivent s'étendre à l'ensemble des variétés de bananiers, avec le souci de la qualité des critères d'évaluation de la résistance ou de la tolérance (ceux qui sont actuellement utilisés sont pour l'instant très peu fiables), et l'établissement de la fiche signalétique de chaque variété sur son degré de résistance vis à vis des principaux parasites (le danger actuel vient de l'exclusivité donnée à *R. similis*). Des variétés intéressantes existent; il s'agirait de préciser leurs caractéristiques. Des recherches ont

été entreprises sur une variété diploïde AA, la Pisang Jari Buaya, totalement résistante à *R. similis* (Pinochet & Rowe, 1978). Une descendance a pu être obtenue par recombinaison (cette variété est fertile). L'un des clones a été retenu pour sa résistance à *R. similis*, mais il est sensible à *P. coffeae*. Aucun test n'a actuellement été pratiqué sur les autres clones issus de cette variété, clones qui, par ailleurs, présentent de bon caractères de résistance à la "cercosporiose jaune" (*Mycosphaerella musicola*). Une autre variété fait actuellement l'objet de travaux (Sarah, communication personnelle) : il s'agit de la variété Yangambi (triploïde AAA du sous-groupe Ibota). Bien qu'elle ne soit pas totalement résistante à *R. similis*, elle présente le seuil de résistance maximale observé jusqu'alors, et possède de très bonnes qualités vis à vis de la "cercosporiose noire" (*Mycosphaerella fijiensis*). Cependant, rien n'est connu sur leur comportement par rapport à d'autres espèces de nématodes, ni sur leurs caractères d'incompatibilité physiologique par rapport à *R. similis*. Des recherches concertées devraient aboutir à une meilleure connaissance de ces variétés.

En second lieu, la caractérisation qualitative des substances phénoliques et des enzymes de régulation devient une nécessité. Notre étude s'est limitée à des classes de produits (phénols totaux par exemple). Il est important de connaître la nature des substances mises en cause dans la résistance, ce qui permettrait d'établir une relation entre le polymorphisme phénolique et enzymatique des bananiers et leur caractère de résistance. Ceci reviendrait à découvrir des marqueurs de la résistance. Cette recherche pourrait être favorisée par les connaissances déjà acquises sur l'organisation génétique dans le genre *Musa* (Horry, 1989) par analyse chimiotaxonomique du polymorphisme phénolique et enzymatique. D'ores et déjà, cette étude indique un écart prononcé entre les profils flavoniques des variétés Poyo et Gros Michel : le sous-groupe Cavendish, auquel appartient la première, présentant un niveau de méthylation très inférieur au sous-groupe Gros Michel. L'identification de tels marqueurs pourrait aussi lever la difficulté d'appréciation d'un seuil de nuisance des nématodes. Comment résoudre les cas d'indépendance entre le taux d'infestation en nématodes et l'état nécrotique des racines, entre les dégâts visibles et les manifestations physiologiques, si ce n'est en recourant à des facteurs physiologiques précoces ?

Une troisième voie de recherche concernerait l'identification des causes premières des mécanismes de résistance. En effet, nous avons vu que les réactions de la plante aux nématodes pouvaient soit être induites par l'agression des tissus (nécroses superficielles causées par *H. multicinctus* et *H. pararobustus*, lésions profondes causées par *R. similis*), soit dépendre d'une relation nutritionnelle entre le nématode et les tissus racinaires. Dans le premier cas il s'agit

d'une réaction mécanique, dans l'autre d'un rapport entre les besoins nutritionnels du nématode et la qualité de l'alimentation qui lui est proposée.

A cette recherche serait associée une étude sur la production de toxines par la plante. L'analyse restreinte aux phénols totaux ne nous permet pas d'écarter la possibilité de synthèse de phytotoxines. Nous n'avons pas identifié le contenu des globules ou des vacuoles qui apparaissent dans les cellules périphériques aux nécroses. Ceux-ci ont simplement réagi à une coloration des phénols. Il n'est à priori pas exclu qu'ils appartiennent à ce groupe phénolique.

Les problèmes dus aux nématodes phytoparasites en culture bananière sont apparus alors que la nématologie était une science récente, limitée à l'étude faunistique et taxonomique. Très vite, les impératifs économiques ont poussé la recherche et le développement à mettre en œuvre des moyens de protection. Si les résultats furent très encourageants, voire spectaculaires, ils cantonnèrent le raisonnement nématologique à un schéma rapide : évaluation des baisses de rendement, observation de la présence de nématodes, puis traitement. Cette vision simplifiée traverse, par empirisme, de vastes domaines mal connus et peu ou pas étudiés jusqu'alors. Ce raisonnement s'est souvent soldé par des effets contradictoires, voire des échecs. Cette étude s'inscrit comme un trait d'union entre ces travaux épars et vise à combler les lacunes. Mais les résultats obtenus appellent à dépasser cette finalité pour mieux comprendre les tenants de la relation entre les nématodes et le bananier.

BIBLIOGRAPHIE

- ABAWI G.S., VAN ETTEN, H.D. & MAI, W.F. (1971). Phaseollin production by *Pratylenchus penetrans* in *Phaseolus vulgaris*. *J. Nematol.*, 3 : 301.
- ACEDO, J.R. & ROHDE, R.A. (1971). Histochemical root pathology of *Brassica oleracea capitata* L. infected by *Pratylenchus penetrans* (Cobb) Filipjev and Schuurmans Stekhoven (*Nematoda* : *Tylenchidae*). *J. Nematol.*, 3 : 62-68.
- AHMAD, M. & CHEN, T.A. (1983). Histological and biochemical pathology of alfalfa roots infected by *Hoplolaimus galeatus* (Cobb, 1913) Thorne (1935). *Pak. J. Nematol.*, 15 : 14-17.
- AHUJA, S. & AHUJA, S.P. (1980). Effects of root-knot nematode *Meloidogyne incognita* infection on the peroxidase and polyphenoloxidase activities in the roots of selected vegetables crops. *Nematol. medit.*, 8 : 207-210.
- ARIES, P. & CADILLAT, R. (1944). Le commerce de la banane dans le monde, en France et dans les colonies françaises. *Document I.F.A.C., Paris*.
- ARRIGONI, O. (1979). A biological defense mechanism in plants. Dans : Lamberti, F. & Taylor, C.E. (Ed.) *Root-knot nematodes (Meloidogyne species). Systematics, biology and control*. Acad. Press : 457-467.
- ARRIGONI, O., ZACHEO, G., ARRIGONI-LISO, R., BLEVE-ZACHEO, T. & LAMBERTI, F. (1979). Relationship between ascorbic acid and resistance in tomato plants to *Meloidogyne incognita*. *Phytopathol.*, 69 : 579-581.
- ARRIGONI, O., ZACHEO, G., BLEVE-ZACHEO, T., ARRIGONI-LISO, R. & LAMBERTI, F. (1981). Changes in superoxidizedismutase and peroxidase activities in pea roots infested by *Heterodera goettingiana*. *Nematol. medit.*, 9 : 189-195.
- ARYA, M. & TIAGI, B. (1982). Changes in total proteins in three carrot cultivars infested with *Meloidogyne incognita*. *Indian J. Nematol.*, 12 : 398-400.
- ARYA, M. & TIAGI, B. (1985a). Autofluorescent substances in root-knots induced by *Meloidogyne incognita* on *Daucus carota* L. *Indian J. Nematol.*, 15 : 14-17.
- ARYA, M. & TIAGI, B. (1985b). Nucleic acid changes in three carrot cultivars infested with *Meloidogyne incognita*. *Indian J. Nematol.*, 15 : 21-25.
- AYALA, A. & ROMAN, J. (1963). Distribution and host range of the burrowing nematode in Puerto Rican soils. *J. Agric. Univ. P. Rico*, 47 : 28-37.
- BADRA, T. & ELGINDI, D.M. (1979). The relationship between phenolic content and *Tylenchulus semipenetrans* populations in nitrogen-amended citrus plants. *Revue Nématol.*, 2 : 161-164.
- BADRA, T. & KHATTAB, M.M. (1982). Chemically-induced resistance to *Rotylenchulus reniformis* by ethephon growth regulant and relevant pathometabolites in mango seedlings. *Nematol. medit.*, 10 : 49-56.
- BADRA, T., KHATTAB, M.M. & STINO, G. (1980). Influence of sub- and supra-optimal concentrations of some growth regulators on growth of guava, phenol status, nitrogen concentration and numbers of *Meloidogyne incognita*. *Nematologica*, 26 : 157-162.
- BAINS, S.S., JHOOTY, J.S. & SHARMA, N.K. (1984). The relation between catio-ratio and host-resistance to certain downy mildew and root-knot diseases. *Plant and Soil*, 81 : 69-74.
- BAJAJ, K.L., ARORA, Y.K. & MAHAJAN, R. (1983). Biochemical differences in tomato cultivars resistant and susceptible to *Meloidogyne incognita*. *Revue Nématol.*, 6 : 143-154.
- BAJAJ, K.L. & MAHAJAN, R. (1977). Phenolic compounds in tomato susceptible and resistant to *Meloidogyne incognita* (Kofoid et White) Chitwood. *Nematol. medit.*, 5 : 329-333.
- BAJAJ, K.L., SINGH, P. & MAHAJAN, R. (1985). Changes induced by *Meloidogyne incognita* in superoxide dismutase, peroxidase and polyphenol oxidase activity in tomato roots. *Biochem. Physiol. Pfl.*, 180 : 543-546.
- BAKRY, F. (1984). Choix du matériel à utiliser pour l'isolement de protoplastes de bananier (*Musa* spp.) Musacées. *Fruits*, 39 : 449-452.
- BAKRY, F., LAVARDE-GUIGNARD, F. ROSSIGNOL, L. & DEMARLY, Y. (1985). Développement de pousses végétatives à partir de la culture *in vitro* d'explants inflorescentiels de bananiers (*Musa* sp., Musacées). *Fruits*, 40 : 459-465.
- BAKRY, F. & ROSSIGNOL, L. (1985). Analyse des capacités de callogenèse et d'organogenèse obtenues à partir de différents tissus de bananiers (*Musa* sp., Musacées). *Fruits*, 40 : 697-708.
- BARKER, K.R. (1985). Nematode extraction and bioassays. Dans : Barker, K.R., Carter, C.C. & Sasser, J.N. (Ed.), *An advanced treatise on Meloidogyne. II. Methodology*, IMP : 19-35.

- BARKER, W.G. (1959). A system of maximum multiplication of the banana plant. *Trop. Agric.*, 36 : 275-284.
- BARKER, W.G. & STEWARD, F.C. (1962a). Growth and development of the banana plant. I. The growing regions of the vegetative shoot. *Ann. Bot.*, 26 : 389-411.
- BARKER, W.G. & STEWARD, F.C. (1962b). Growth and development of the banana plant. II. The transition from the vegetative to the floral shoot in *Musa acuminata* cv. Gros Michel. *Ann. Bot.*, 26 : 413-423.
- BARTH, P., STELZER, R. & WYSS, U. (1983). Veränderungen des Mineralstoffhaushaltes in Zuckerrüben nach Befall durch den Zystennematoden *Heterodera schachtii*. *Kali-Briefe (Büntehof)*, 16 : 627-638.
- BECKMAN, C.H. (1969a). Plasticizing of walls and gell induction in banana root vessels infected with *Fusarium oxysporum*. *Phytopathol.*, 59 : 1477-1483.
- BECKMAN, C.H. (1969b). The mechanics of gel formation by swelling of simulated plant cell wall membranes and perforated plates of banana root vessels. *Phytopathol.*, 59 : 837-843.
- BECKMAN, C.H. & HALMOS, S. (1962). Relation of vascular occluding reactions in banana roots to pathogenicity of root-invading fungi. *Phytopathol.*, 52 : 893-897.
- BECKMAN, C.H., HALMOS, S. & MACE, M.E. (1962). The interaction of host, pathogen, and soil temperature in relation to susceptibility to *Fusarium* wilt of bananas. *Phytopathol.*, 52 : 134-140.
- BECKMAN, C.H., MACE, M.E., HALMOS, S. & McGAHAN, M.W. (1961). Physical barriers associated with resistance in *Fusarium* wilt of bananas. *Phytopathol.*, 51 : 507-515.
- BECKMAN, C.H. & MUELLER, W.C. (1970). Distribution of phenols in specialized cells of banana roots. *Phytopathol.*, 60 : 79-82.
- BEEN, T.H. & SCHOMAKER, C.H. (1986). Quantitative analysis of growth, mineral composition and ion balance of the potato cultivar Irene infested with *Globodera pallida* (Stone). *Nematologica*, 32 : 339-355.
- BENTLEY, M.D., MAMIYA, Y., YATAGAI, M. & SHIMIZU, K. (1985). Factors in *Pinus* species affecting the mobility of the pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*. *Ann. Phytopathol. Soc. Japan*, 51 : 556-561.
- BERG, L.A. & BUSTAMANTE, M. (1974). Heat treatment and meristem culture for the production of virus-free bananas. *Phytopathol.*, 64 : 320-322.
- BERLYN, G.P. & MIKSCH, J.M. (1976). *Botanical microtechnique and cytochemistry*. Iowa State Univ. Press, Ames, Iowa.
- BEUGNON, M. & CHAMPION, J. (1966). Etude sur les racines du bananier. *Fruits*, 21 : 309-327.
- BHATNAGAR, C.P., HANDA, D.K. & MISHRA, A. (1985). Prospects of utilizing mutation breeding in inducing nematode resistance in chickpea. *Int. Chickpea Newsletter*, 12 : 5-7.
- BINGEFORS, S. (1982). Nature of inherited nematode resistance in plants. Dans : Harris, K.F. & Maramorosch, K. (Ed.), *Pathogens, vectors and plant diseases*, Acad. Press, New York : 187-217.
- 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 larvæ of *Meloidogyne javanica* relative to roots. *Nematologica*, 8 : 275-287.
- BIRD, A.F. (1972). Quantitative studies on the growth of syncytia induced in plants by root-knot nematodes. *Int. J. Parasitol.*, 2 : 157-170.
- BIRD, A.F. (1974). Plant response to root-knot nematode. *Ann. Rev. Phytopathol.*, 12 : 69-85.
- BIRD, A.F. & LOVEYS, B.R. (1975). The incorporation of photosynthetates by *Meloidogyne javanica*. *J. Nematol.*, 7 : 111-113.
- BIRD, A.F. & LOVEYS, B.R. (1980). The involvement of cytokinins in a host-parasite relationship between the tomato (*Lycopersicon esculentum*) and a nematode (*Meloidogyne javanica*). *Parasitology*, 80 : 497-505.
- BLAKE, (1961). Root rot of bananas caused by *Radopholus similis* (Cobb) and its control in New South Wales. *Nematologica*, 6 : 295-310.
- BLAKE, C.D. (1962). Some observations on the orientation of *Ditylenchus dipsaci* and invasion of oat seedlings. *Nematologica*, 8 : 177-192.
- BLAKE, C.D. (1966). The histological changes in banana roots caused by *Radopholus similis* and *Helicotylenchus multicinctus*. *Nematologica*, 12 : 129-137.
- BLAKE, C.D. (1969). Nematode parasites of banana and their control. Dans : Peachey J.E. (Ed.), *Nematodes of tropical crops*, Tech. Commun. Commonw. Bur. Helminth., 40 : 109-132.

- BLAKE, C.D. (1972). Nematode diseases of banana plantations. Dans : Webster, J.M. (Ed.), *Economic nematology*. Acad. Press, London : 245-267.
- BLEVE-ZACHEO, T., ZACHEO, G., MELILLO, M.T. & LAMBERTI, F. (1982). Crystal-like structures in plastids of tomato roots, infested by *Meloidogyne incognita*. *Nematol. medit.*, 10 : 91-99.
- BOLLA, R., SHAHEEN, F. & WINTER, R.E.K. (1984). Effect of phytotoxin from nematode-induced pinewilt on *Bursaphelenchus xylophilus* and *Ceratocystis ips*. *J. Nematol.*, 16 : 297-303.
- BONCATO, A.A. & DAVIDE, R.G. (1980). *Radopholus similis* on Cavendish banana in Davao del Norte : II. Culture and pathogenicity. *Phil. Agr.*, 63 : 120-125.
- BONETI, J.I.S., FERRAZ, S., BRAGA, J.M. & OLIVEIRA, L.M. (1982). Influencia do parasitismo de *Meloidogyne exigua* sobre a absorção de micronutrientes (Zn, Cu, Fe, Mn e B) e sobre o vigor de mudas de cafeeiro. *Fitopatologia Brasileira*, 7 : 192-197.
- BOOTH, C. & STOVER, R.H. (1974). *Cylindrocarpon musae* sp. nov., commonly associated with burrowing nematode (*Radopholus similis*) lesions on bananas. *Trans. Br. Mycol. Soc.*, 63 : 503-507.
- BOWER, J.P. & FRASER, C. (1982). Shoot tip culture of Williams bananas. *Subtropica*, 3 : 13-16.
- BRAYFORD, D. (1987). *Cylindrocarpon musae*. CMI descriptions of pathogenic fungi and bacteria n°927. *Mycopathologia*, 100 : 127-128.
- BROADLEY, R.A. (1979). Non-volatile nematicides for control of burrowing nematode in banana plantations in north Queensland. *Austral. J. Exp. Agric. Anim. Husbandry*, 19 : 626-630.
- BROOKS, T.L. & PERRY, V.G. (1962). Apparent parthenocarpic reproduction of the burrowing nematode *Radopholus similis* (Cobb) Thorne. *Soil Crop Sci. Soc. Flor. Proc.*, 22 : 160-162.
- BROWN, S.M. & VESSEY, J.C. (1985). Rearing of *Radopholus similis* on banana fruit callus. *Revue Nématol.*, 8 : 188-189.
- BRUESKE, C.H. (1980). Phenylalanine ammonia-lyase activity in tomato roots infected and resistant to the root-knot nematode, *Meloidogyne incognita*. *Physiol. Pl. Pathol.*, 16 : 409-414.
- BRUN, J. & LAVILLE, E. (1965). Etude de la mycoflore des racines du bananier 'Poyo'. II. Côte d'Ivoire, Guadeloupe, Mali. *Fruits*, 20 : 123-128.
- BURTON, G.W. & HANNA, W.W. (1977). Performance of mutants induced in sterile triploid turf bermudagrass. *Mutation Breeding Newsletter*, 9 : 4.
- BYRD, D.W., KIRKPATRICK, T. & BARKER, K.R. (1983). An improve technique for clearing and staining plant tissue for detection of nematodes. *J. Nematol.*, 15 : 142-143.
- BZROZOWSKA, J., HANOWER, P. & LIORET, C. (1978). Etude du mécanisme de la coagulation du latex d'*Hevea brasiliensis* : systèmes enzymatiques impliqués dans le processus. I. Phenol oxydases. *Physiol. Vég.*, 16 : 231-234.
- CADET, P., MERNY, G. & REVERSAT, G. (1975). Facteurs affectant le déterminisme du sexe chez *Heterodera oryzae* (Nematoda : Tylenchoidea). *Cah. ORSTOM, Sér. Biol.*, 10 : 207-214.
- CHADEFAUD, M. & EMBERGER, L. (1960). *Traité de Botanique Systématique. II. Les végétaux vasculaires*. Masson (Ed.), Paris, 1539p.
- CHAMPION, J. (1963). *Le bananier*. Ed. Maisonneuve & Larose, Paris. 263 p.
- CHAMPION, J. (1967). *Notes et documents sur les bananiers et leur culture. I. Botanique et génétique des bananiers*. Ed. SETCO, Paris. 214 p.
- CHAMPION, J. & OLIVIER, P. (1961). Etudes préliminaires sur les racines de bananier. *Fruits*, 16 : 371-374.
- CHANCE, B. & MAEHLY, A.C. (1955). Assay of catalases and peroxydases. Dans : Colowick, S.P. & Kaplan, N.O. (Eds), *Methods in enzymology, V II* : .
- CHATAIGNER, J. (1979). L'économie de la banane plantain en Côte d'Ivoire. *Montpellier, Série Etudes et Recherches*, n°44, 68p.
- CHATTERJEE, A. & SUKUL, N.C. (1981). Total protein content of galled roots as an index of root-knot nematode infestation of lady's finger plants. *Phytopathol.*, 71 : 372-374.
- CHEESMAN, E.E. (1948). Classification of the bananas. III. Critical notes on the species *M. paradisiaca*, *M. sapientum*. *Kew Bull. n°2* : 146-153.
- CHEESMAN, E.E. & LARTER, L.N.H. (1935). Genetical and cytological studies of *Musa*. III. Chromosome numbers in the *musaceae*. *J. Genetic*, 30 : 175-184.
- CHEN, T.A. & RICH, A.E. (1963). Attraction of *Pratylenchus penetrans* to plant roots. *Pl. Dis. Rptr.*, 47 : 504-507.

- CHEN, W.H. & KU, Z.C. (1985). Isolation of mesophyll cells and protoplasts and protoplasts fusion and culture in banana. *J. of Agric., Ass. of China*, 129 : 56-67.
- CHEN, Y.H. & CHANG, D.C.N. (1980). A study of the histochemical and fine structural changes induced by southern root-nematodes in tomato. *Natl. Sci. Couc. Monthly, ROC*, 8 : 813-826.
- CHYLINSKA, K.M. & KNYPL, J.S. (1975). Decreased phenylalanine ammonia-lyase and ribonuclease activity in side roots of carrot infested with the northern root-knot nematode. *Nematologica*, 21 : 129-133.
- CHYLINSKA, K.M., KNYPL, J.S. & BRZESKI, M.W. (1972). Stimulated protein and RNA synthesis in carrot infested with the northern root-knot nematode *Meloidogyne hapla* Chitw. *Bul. Acad. Pol. Sci. Biol.*, 20 : 209-212.
- CLAUDIO, M.Z. & DAVIDE, R.G. (1967). Pathogenicity and identity of root-knot nematodes on five varieties of banana. *Phil. Agric.*, 51 : 242-251.
- COBB, N.A. (1893). Nematodes, mostly Australian and Fijian. *Macleay Mem.Vol. Linn. Soc. N.S.W.* : 252-308.
- COLBRAN, R.C. (1964). Cover crops for nematode control in old banana land. *Queensland J. Agric. Sci.*, 21 : 233-236.
- COLBRAN, R.C. & SAUNDERS, G.W. (1961). Nematode root-rot of bananas. *Qd. Agric. J.*, 87: 22-24.
- COOK, R. & EVANS, K. (1987). Resistance and tolerance. Dans Brown, R.H. & Kerry, B.R., *Principles and practice of nematode control in crops*. Acad. Press London : 179-231.
- CROLL, N.A. (1967). The mechanism of orientation in nematodes. *Nematologica*, 13 : 17-22.
- CRONAUER, S. & KRIKORIAN, A.D. (1984). Multiplication of *Musa* from excised stem tips. *Annals of Botany*, 53 : 321-328.
- CRONAUER, S. & KRIKORIAN, A.D. (1987). Adventitious shoot production from calloid cultures of banana. *Plant Cell Rpts.* , 6 : 443-445.
- DALMASSO, A. & MISSIONIER, J. (1986). La lutte intégrée contre les nématodes des cultures : intérêt des variétés résistantes. *Phytoma*, 378 : 13-16.
- DALMASSO, A., LECOQ, H. & PITRAT, M. (1987). La résistance des plantes aux ravageurs et aux maladies. Dans : Delucchi (Ed.), *Protection intégrée : quo vadis?*, Parasitisme 86 : 85-104.
- DALY, J.M., BELL, A.A. & KRUPKA, L.R. (1961). Respiratory changes during development of rust diseases. *Phytopathol.*, 51 : 461-471.
- DASGUPTA, D.R., NAND, S. & SESHADRI, A.R. (1970). Culturing, embryology and life history studies on the lance nematode, *Hoplolaimus indicus*. *Nematologica*, 16 : 235-248.
- DAVIDE, R.G. (1980). Influence of cultivar, age, soil texture and pH on *Meloidogyne incognita* and *Radopholus similis* on banana. *Pl. Dis. Rptr.*, 64 : 571-573.
- 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. *Phil. Agr.*, 68 : 335-349.
- DE GUZMAN, E.V., DECENA, A.C. & UBALDE, E.M. (1980). Plantlet regeneration from unirradiated and irradiated banana shoot tip tissues cultured *in vitro*. *Phil. Agr.*, 63 : 140-146.
- DE LANGHE, E. (1961). La phyllotaxie du bananier et ses conséquences pour la compréhension du système rejetonnant. *Fruits*, 16 : 429-441.
- DE MAESENEER, J. (1964). Leaf-browning of *Ficus* spp., new host plants of *Aphelenchoides fragariae* (Ritzema bas). *Nematologica*, 10 : 403-408.
- DAVY DE VIRVILLE, J., CHAUVEAU, M. & PERSON-DEDRYVER, F. (1984). Modifications de la croissance et de l'intensité respiratoire de racines de blé infectées par *Heterodera avenae* Woll. *Agronomie*, 4 : 813-818.
- DEYSSON, G. (1967). *Cours de Botanique Générale. Tome 2. Organisation et classification des plantes vasculaires. II Systématique*. Deysson (Ed.), Paris.
- DONEY, D.L., FIFE, J.M. & WHITNEY, E.D. (1971). Quantitative relationships of three free amino-acids in fibrous roots of nematode infected sugarbeet. *J. A.S.S.B.T.*, 16 : 341-347.
- DORE SWAMY, R., SRINIVASA RAO, N.K. & CHACKO, E.K. (1982). Tissue-culture propagation of banana. *Scientia Hort.*, 18 : 247-252.
- DROPKIN, V.H. (1969). Cellular responses of plants to nematode infections. *Ann. Rev. Phytopathol.* 7: 101-122.

- DROPKIN, V.H. (1980). *Introduction to plant nematology*. A Wiley-Interscience Publication, John Wiley & Sons New York, Chichester, Brisbane, Toronto, 293.
- DU CHARME, E.P. & BIRCHFIELD, W. (1956). Physiological races of the burrowing nematode. *Phytopathol.*, 46: 615-616.
- DUNIWAY, J.M. & SLATYER, R.O. (1971). Gas exchange studies on the transpiration and photosynthesis on tomato leaves affected by *Fusarium oxysporum* f.sp. *lycopersici*. *Phytopathol.*, 61 : 1377-1381.
- EDMUNDS, J.E. (1969). Plant nematode problems of the Windward Islands. In : Peachey, J.E. (Ed.), *Nematodes of tropical crops*. Tech. Commun. Commonw. Bur. Helm., 40 : 142-148.
- EDMUNDS, J.E. (1970). Effect of fallowing on banana nematodes and on crop yield. *Trop. Agric. Trin.*, 47 (4) : 315-319.
- EDMUNDS, J.E. (1984). A review of banana research and development in English-speaking Caribbean. *Fruits*, 39: 38-42.
- EDMUNDS, J.E. & MAI, W.F. (1967). Effect of *Fusarium oxysporum* on movement of *Pratylenchus penetrans* towards alfalfa roots. *Phytopathol.*, 57 : 468-471.
- EDONGALI, E.A. & FERRIS, H. (1980). Effects of salinity and *Meloidogyne incognita* infection on the distribution of sodium (Na⁺), potassium (K⁺) and chloride (Cl⁻) in tomatoes. *Libyan J. Agric.*, 9 : 115-122.
- EL-SHERIF, M.A., BELAL, M.H. & BADRA, T. (1980). Über die Polyphenoloxydase bei gesunden sowie von *Rotylenchulus reniformis* Lin. et Ol. und *Meloidogyne incognita* Chit. (*Nematoda*) befallenen tomaten. *Anz. Schädlingskde., Pflanzenschutz, Umweltschutz*, 53 : 10-13.
- ENDO, B.Y. & VEECH, J.A. (1969). The histochemical localization of oxidoreductive enzymes of soybeans infected with the root-knot nematode *Meloidogyne incognita acrita*. *Phytopathol.*, 59 : 418-425.
- EPSTEIN, E. (1972). Biochemical changes in terminal root galls caused by an ectoparasitic nematode, *Longidorus africanus* : phenols, carbohydrates and cytokinins. *J. Nematol.*, 4 : 246-250.
- EPSTEIN, E. (1974). Biochemical changes in terminal root galls caused by an ectoparasitic nematode, *Longidorus africanus* : nucleic acids. *J. Nematol.*, 6 : 48-52.
- ESCALANT, J.V. & TEISSON, C. (1987). Comportement *in vitro* de l'embryon isolé du bananier *Musa* species. *Fruits*, 42 : 333-342.
- ESCALANT, J.V. & TEISSON, C. (1988). Embryogenèse somatique chez *Musa* sp. *C.R. Acad. Sci. Paris*, t. 306, Sér. III : 277-281.
- EVANS, K. & STONE, A.R. (1977) A review of the distribution and biology of the potato cyst-nematodes *Globodera rostochiensis* and *G. pallida*. *Pans*, 23 : 178-189.
- EVANS, K., TRUDGILL, D.L. & BROWN, N.J. (1977). Effects of potato cyst-nematodes on potato plants. V. Root system development in lightly and heavily infected susceptible and resistant varieties, and its importance in nutrient and water uptake. *Nematologica*, 23 : 153-164.
- FAGBENLE, H.H. & FILONOW, A.B. (1986). Endogenous cytokinin activity in roots of peanuts susceptible and resistant to *Meloidogyne hapla*. *Phytopathol.*, 76 : 1139.
- F.A.O. (1986). L'économie mondiale de la banane, 1970-1984. Structure, fonctionnement et perspectives. *Document Etude F.A.O., Développement économique et social*, n°57, 90pp.
- FARGETTE, M. & QUENEHERVE, 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.
- FARKAS, G.L. & KIRALY, Z. (1962). Role of phenolic compounds in the physiology of plant diseases and disease resistance. *Phytopath. Z.*, 44 : 105-150.
- FASSULIOTIS, G. (1969). *Hoplolaimus columbus*. Dans : Willmott, S., Gooch, P.S., Siddiqi, M.R. & Franklin, M. (Ed.), *C.I.H. descriptions of plant parasitic nematodes*; CAB, London : 6 (81).
- FASSULIOTIS, G. (1979). Plant breeding for root-knot nematodes. Dans : Lamberti, F. & Taylor, C.E. (Ed.), *Root-knot nematodes (Meloidogyne species) : systematics, biology and control*, Acad. Press, New York : 425-453.
- FASSULIOTIS, G. (1982). Plant resistance to root-knot nematodes. *South. Coop. Ser. Bull.*, 276 : 33-49.
- FASSULIOTIS, G. (1987). Genetic basis of plant resistance to nematodes. Dans : Veech, J.A. & Dickson, D.W. (Ed.), *Vistas on nematology* : 364-371.

- FASSULIOTIS, G. & BHATT, D.P. (1982). Potential of tissue culture for breeding root-knot nematode resistance into vegetables. *J. Nematol.*, 14 : 10-14.
- FATEMY, F. & EVANS, K. (1986a). Growth, water uptake and calcium content of potato cultivars in relation to tolerance of cyst nematodes. *Revue Nématol.*, 9 : 171-179.
- FATEMY, F. & EVANS, K. (1986b). Effects of *Globodera rostochiensis* and water stress on shoot and root growth and nutrient uptake of potatoes. *Revue Nématol.*, 9 : 181-184.
- FATEMY, F., TRINDER, P.K.E., WINGFIELD, J.N. & EVANS, K. (1985). Effects of *Globodera rostochiensis*, water stress and exogenous abscisic acid on stomatal function and water use of Cara and Pentland Dell potato plants. *Revue Nématol.*, 8 : 249-255.
- FEDER, W.A. (1958). Aseptic culture of the burrowing nematode, *Radopholus similis* (Cobb) Thorne on excised okra root tissues. *Phytopathol.*, 48 : 392-393.
- FEDER, W.A., HUTCHINS, P.C. & WHIDDEN, R. (1962). Aseptic growth of *Radopholus similis* (Cobb) Thorne on okra root callus tissue. *Flor. Sta. Hort. Soc.*, : 74-76.
- 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. *Rev. Theobroma.*, 14 : 217-227.
- FRANCO, J. (1980). Effect of potato cyst-nematode, *Globodera rostochiensis*, on photosynthesis of potato plants. *Fitopatologia*, 15 : 1-6.
- FREIRE, F.C.O. & BRIDGE, J. (1985). Biochemical changes induced in roots and xylem sap of black pepper by *Meloidogyne incognita*. *Fitopatol. Bras.*, 10 : 483-497.
- FRIEND, J. & THRELFALL, D.R. (1976). *Biochemical aspects of plant-parasite relationships*. Acad. Press London, New York, San Francisco, 354p.
- GALEAZZI, M.A.M., SGARBIERI, V.C. & CONSTANDINIDES, S.M. (1981). Isolation, purification and physicochemical characterization of polyphenoloxidases (PPO) from Dwarf variety of banana (*Musa cavendishii*, L). *J. Food Sci.*, 46 : 150-155.
- GANGULY, S. & DASGUPTA, D.R. (1980). Purification and some properties of peroxidase and IAA-oxidase from resistant and susceptible varieties of *Lycopersicon esculentum* infested with root-knot nematode *Meloidogyne incognita*. *Indian J. Nematol.*, 10 : 189-204.
- GANGULY, S. & DASGUPTA, D.R. (1984). Sequential development of polyphenol oxidase (EC. 1.14.18.1.) in resistant and susceptible tomatoes inoculated with the root-knot nematode, *Meloidogyne incognita*. *Nematol. medit.*, 12 : 15-22.
- GANGULY, S. & DASGUPTA, D.R. (1988). Polyphenol oxidase from "apparently healthy" roots of tomato variety Pusa Ruby infected by *Meloidogyne incognita*. *Indian J. Nematol.*, 18 : 154-155.
- GIEBEL, J. (1970). Phenolic content in roots of some solanaceae and its influence on IAA-oxydase activity as an indicator of resistance to *Heterodera rostochiensis*. *Nematologica*, 16 : 22-32.
- GIEBEL, J. (1973). Phenylalanine and tyrosine ammonia-lyase activities in potato roots and their significance in potato resistance to *Heterodera rostochiensis*. *Nematologica*, 19 : 1-6.
- GIEBEL, J. (1974). Biochemical mechanisms of plant resistance to nematodes : a review. *J. Nematol.*, 6 : 175-184.
- GIEBEL, J. (1979). A hypothetical role of both plant β -glucosidase and phosphatase in host tissue response to *Globodera rostochiensis*. *Bull. Acad. Pol. Sci., Ser. Sci. Biol.*, 27 : 341-344.
- GIEBEL, J. (1982). Mechanism of resistance to plant nematodes. *Ann. Rev. Phytopathol.*, 20 : 257-279.
- GIEBEL, J. & DOPIERALA, U. (1982). Phenol-oxidase activity in resistant and susceptible potato roots infected with the golden nematode (*Globodera rostochiensis* Woll.). *Prace Naukowe IOR Poznan*, 24 : 23-26.
- GIEBEL, J., JACKOWIAK, N. & ZIELINSKA, L. (1979). Indoleacetic acid decarboxylase in resistant and susceptible potato roots infected with *Globodera rostochiensis*. *Bull. Acad. Pol. Sci., Sér. Sci. Biol.*, 27 : 335-339.
- GIEBEL, J., KRENZ, J. & WILSKI, A. (1970). The formation of lignin-like substances in roots of resistant potatoes under the influence of *Heterodera rostochiensis* larvae. *Nematologica*, 16 : 601.
- GIEBEL, J. & STOBIECKA, M. (1974). Role of amino acids in plant tissue response to *Heterodera rostochiensis*. I. Protein prolin and hydroxyproline content in roots of susceptible and resistant solanaceous plants. *Nematologica*, 20 : 407-414.
- GILL, J.S. & UPPAL, D.S. (1977). Phenolic and sugar contents of *Zinnia elegans* leaves infested with *Aphelenchoides ritzemabosi*. *Indian J. Nematol.*, 7 : 157-159.

- GLAZER, I., APELBAUM, A. & ORION, D. (1984). Reversal of nematode-induced growth retardation in tomato plants by inhibition of ethylene action. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 109 : 886-889.
- GLAZER, I., APELBAUM, A. & ORION, D. (1985). Effect of inhibitors and stimulators of ethylene production on gall development in *Meloidogyne javanica*-infected tomato roots. *J. Nematol.*, 17 : 145-149.
- GLAZER, I. & ORION, D. (1984). Influence of urea, hydroxyurea, and thiourea on *Meloidogyne javanica* and infected excised tomato roots in culture. *J. Nematol.*, 16 : 125-130.
- GLAZER, I., ORION, D. & APELBAUM, A. (1983). Interrelationships between ethylene production, gall formation, and root-knot nematode development in tomato plants infected with *Meloidogyne javanica*, 15 : 539-544.
- GLEDDIE, S., KELLER, W.A. & SETTERFIELD, G. (1986). Production and characterization of somatic hybrids between *Solanum melongena* L. and *S. sisymbriifolium* Lam. *Theor. Appl. Genetics*, 71 : 613-621.
- GOLDEN, A.M. (1956). Taxonomy of the spiral nematodes (*Rorylenchus* and *Helicorylenchus*), and the development stages and host-parasite relationships of *R. buxophilus*, n.sp., attacking boxwood. *Maryland Ag. Exp. Stn Bull.*, A85 : 28pp.
- GOKTE, N., DASGUPTA, D.R. & SWARUP, G. (1988). Studies on some biochemical and histochemical changes in *Anguina tritici*-infected tissues. *Indian J. Nematol.*, 18 : 99-103.
- GOMEZ, P.L., PLAISTED, R.L. & THURSTON, H.D. (1983). Combining resistance to *Meloidogyne incognita*, *M. javanica*, *M. arenaria*, and *Pseudomonas solanacearum* in potatoes. *Amer. Pot. J.*, 60 : 353-360.
- GOMMERS, F.J. (1981). Biochemical interactions between nematodes and plants and their relevance to control. *Helm. Abstracts, Ser. B*, 50 : 9-24.
- GOODMAN, R.N., KIRALY, Z. & WOOD, K.R. (1986). *The biochemistry and physiology of plant disease*. University of Missouri Press, Columbia, 435p.
- GOUSSELAND, J. & LAVIGNE, C. (1984). Enracinement et émission racinaire du bananier (Giant Cavendish cv 901) dans les andosols de la Guadeloupe. *Fruits*, 39 : 107-111.
- GOWEN, S.R. (1976). Varietal responses and prospects for breeding nematode resistant banana varieties. *Nematropica*, 6 : 45-49.
- GOWEN, S.R. & EDMUNDS, J.E. (1973). An evaluation of some simple extraction techniques and the use of hydrogen peroxide for estimating nematode populations in banana roots. *Pl. Dis. Rptr.*, 57 : 678-681.
- GRIFFITHS, B.S. & ROBERTSON, W.M. (1983). Nuclear changes induced by the nematode *Longidorus elongatus* in root-tips of ryegrass, *Lolium perenne*. *Histochem. J.*, 15 : 927-934.
- GRIFFITHS, B.S. & ROBERTSON, W.M. (1984a). Morphological and histochemical changes occurring during the life-span of root-tip galls on *Lolium perenne* induced by *Longidorus elongatus*. *J. Nematol.*, 16 : 223-229.
- GRIFFITHS, B.S. & ROBERTSON, W.M. (1984b). Nuclear changes induced by the nematode *Xiphinema diversicaudatum* in root-tips of strawberry. *Histochem. J.*, 16 : 265-273.
- GRIFFITHS, B.S., ROBERTSON, W.M. & TRUDGILL, D.L. (1982). Nuclear changes induced by nematodes *Xiphinema diversicaudatum* and *Longidorus elongatus* in root-tips of perennial ryegrass, *Lolium perenne*. *Histochem. J.*, 14 : 719-730.
- GRIFFITHS, L.A. (1959). Detection and identification of the polyphenoloxidase substrate of the banana. *Nature*, 184 : 59-59.
- GUEROUT, R. (1971). Importance relative des champignons du sol et des nématodes sur la croissance des ananas. *Fruits*, 26 : 287-293.
- GUEROUT, R. (1975). Banana corm coating with nematicidal mud : a preplant treatment. *Nematropica*, 5 : 22.
- GUEROUT, R., VILARDEBO, A. & SANOGO, M. (1965). Traitement par pralinage des souches de bananiers. Effets phytotoxiques et actions nématicides. *C.R. Trav. Cong. Prot. Cult. Trop. Marseille* : 685-687.
- GUIRAN, G. de (1960). Coloration des nématodes dans les tissus végétaux par le bleu coton à froid. *Nematologica*, 12 : 646-647.
- GUIRAN, G. de (1980). Facteurs induisant chez *Meloidogyne incognita* un blocage du développement des œufs considéré comme une diapause. *Revue Nématol.*, 3 : 61-69.
- GUPTA, J.C. (1975). Evaluation of various treatments and varietal resistance for the control of banana nematodes. *Haryana J. Hort. Sci.*, 4 : 152-156.

- HACKNEY, R.W. & DICKERSON, O.J. (1975). Marigold, castor bean, and chrysanthemum as controls of *Meloidogyne incognita* and *Pratylenchus alleni*. *J. Nematol.*, 7 : 84-90.
- HALLIWELL, B. (1977). Generation of the of the superoxide radical during the peroxidatic oxidation of NADH by catalase at acid pH values. *FEBS Letters*, 80 : 291-293.
- HAMILTON, K.S. (1965). Reproduction of banana from adventitious buds. *Trop. Agric.*, 42 : 69-73.
- HANKS, R.W. & FELDMAN, A.W. (1963). Comparison of free amino acids and amides in roots of healthy and *Radopholus similis*-infected grapefruit seedlings. *Phytopathol.*, 53 : 419-422.
- HANOUNIK, S.B. & OSBORNE, W.W. (1975). Influence of *Meloidogyne incognita* on the content of amino acids and nicotine in tobacco grown under gnotobiotic conditions. *J. Nematol.*, 7 : 332-336.
- HARRISON, R.E. & SMART, G.C., Jr. (1975a). Movement of *Trichodorus christiei* and *Trichodorus proximus* through soil towards roots of tomato plants. *J. Nematol.* : 7 : 323-324.
- HARRISON, R.E. & SMART, G.C., Jr. (1975b). Vertical distribution of *Trichodorus christiei* and *Trichodorus proximus* relative to soil moisture. *J. Nematol.* : 7 : 324.
- HASEEB, A., KHAN, A.M. & SAXENA, S.K. (1983). Studies on histochemical changes induced by the root-knot nematode, *Meloidogyne incognita* in *Solanum nigrum* root. *Indian J. Nematol.*, 13 : 113-115.
- HASEEB, A., KHAN, A.M. & SAXENA, S.K. (1986). The histochemical localization of oxidase, peroxidase and lignin in the roots of tomato infected by the root-knot nematode, *Meloidogyne incognita*. *Indian J. Nematol.*, 16 : 263.
- HAWKES, J.G. (1977). The importance of wild germplasm in plant breeding. *Euphytica*, 26 : 615-621.
- HAYNES, R.L. & JONES, C.M. (1976). Effects of the *Bi* locus in cucumber on reproduction, attraction, and response of the plant to infection by the southern root-knot nematode. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 101 : 422-424.
- HEDIN, P.A., SHEPHERD, R.L. & KAPPELMAN, A.J., Jr. (1984). Evaluation of cotton polyphenols as factors of resistance to root-knot nematode and *Fusarium* wilt. *J. Agric. Food Chem.*, 32 : 633-638.
- HORRY, J.-P. (1985). Mise au point d'une technique de caractérisation de quelques génotypes de bananiers (*Musa* .sp.) cultivés *in vitro* par électrophorèse des estérases. *Fruits*, 40 : 785-788.
- HORRY, J.-P. (1989) Chimiotaxonomie et organisation génétique dans le genre *Musa*. *Fruits*, 44 : 455-475; 509-520.
- HOWELL, R.K. & KRUSBERG, L.R. (1966). Changes in concentrations of nitrogen and free and bound amino acids in alfalfa and pea infected by *Ditylenchus dipsaci*. *Phytopathol.*, 56 : 1170-1177.
- HUANG, C.S., LIN, L.H. & HUANG, S.P. (1971). Alterations in peroxidase activities induced by root-knot nematode on tomato. *Bot. Bull. Acad. Sinica*, 12 : 74-83.
- HUANG, J.-S. & BARKER, K.R. (1986). Radioimmunoassay of glyceollin I in soybean roots infected with race 1 of *Heterodera glycines*. *Phytopathol.*, 76 : 1139.
- HUANG, J.S. & GOODMAN, R.N. (1985). Recognition of pathogenic and saprophytic bacteria by tobacco leaf cells, reflected as changes in respiratory rates. *Acta Phytopath. Hung.*, 20 : 7-15.
- HUETTEL, R.N. & DICKSON, D.W. (1981). Karyology and oogenesis of *Radopholus similis* (Cobb) Thorne. *J. Nematol.*, 13 : 16-20.
- HUETTEL, R.N., DICKSON, D.W. & KAPLAN, D.T. (1983a). Biochemical identification of two races of *Radopholus similis* by starch gel electrophoresis. *J. Nematol.*, 15 : 338-344.
- HUETTEL, R.N., DICKSON, D.W. & KAPLAN, D.T. (1983b). Biochemical identification of two races of *Radopholus similis* by polyacrylamide gel electrophoresis. *J. Nematol.*, 15 : 345-348.
- HUETTEL, R.N., DICKSON, D.W. & KAPLAN, D.T. (1984). Chromosome number of populations of *Radopholus similis* from North, Central, and South America, Hawaiï and Indonesia. *Revue Nématol.*, 7 : 113-116.
- HUETTEL, R.N., KAPLAN, D.T. & DICKSON, D.W. (1986). Characterization of a new burrowing nematode population, *Radopholus citrophilus* from Hawaiï. *J. Nematol.*, 18 : 50-54.
- HUGON, R., GANRY, J. & BERTHE, G. (1984). Dynamique de population du nématode *Radopholus similis* en fonction du stade de développement du bananier et du climat. *Fruits*, 39 : 251-253.
- HUGON, R. & PICARD, H. (1988). Relations spatiales entre taches et nécroses racinaires et nématodes endoparasites chez le bananier. *Fruits*, 43 : 491-497.
- HUNG, C.L. & ROHDE, R.A. (1973). Phenol accumulation related to resistance in tomato to infection by root-knot and lesion nematodes. *J. Nematol.*, 5 : 253-258.
- HUTTON, D.G. (1978). Influence of rainfall on some plantain nematodes in Jamaica. *Nematropica*, 8 : 34-39.

- HWANG, S.C., CHEN, C.L., LIN, J.C. & LIN, H.L. (1984). Cultivation of banana using plantlets from meristem culture. *HortScience*, 19 : 231-233.
- IKEDA, T. & SUZAKI, T. (1984). Influence of pine-wood nematodes on hydraulic conductivity and water status in *Pinus thunbergii*. *J. Jap. For. Soc.*, 66 : 412-420.
- INGHAM, R.E. & DETLING, J.K. (1984). Plant-herbivore interactions in a North American mixed-grass prairie. III. Soil nematode populations and root biomass on *Cynomys ludovicianus* colonies and adjacent uncolonised areas. *Oecologia*, 63 : 307-313.
- INGRAM, D.S. & WILLIAMS, P.H. (1982). *Advances in plant pathology. Vol.1.*
- ISAAC, W.E. & WINCH, N.H. (1947). Guaiacol-hydrogen peroxide and benzidine-hydrogen peroxide colour reactions in beans (*Phaseolus vulgaris* L.). *J. Pomol.*, 27 : 23-27.
- ISHIBASHI, N. & SHIMIZU, K. (1970). Gall formation by root-knot nematode, *Meloidogyne incognita* (Kofoid et White, 1919) Chitwood, 1949, in the grafted tomato plants, and accumulation of phosphates on the gall tissues. *Appl. Ent. Zool.*, 5 : 105-111.
- JACQ, V. & FORTUNER, R. (1978). La diminution du nombre de nématodes parasites du bananier lors d'une submersion accidentelle : une conséquence d'une sulfato-réduction bactérienne ? *C.R. Sc. Acad. Agric. France*, 64 : 1248-1252.
- JAIRAJPURI, M.S. & AZMI, M.I. (1978). Aggregation and repulsion of nematodes at pH gradients. *Nematol. medit.*, 6 : 107-112.
- JAMARILLO, R. & FIGUEROA, A. (1974). Analisis arminico de la densidad de poblacion de *Radopholus similis* (Cobb) Thorne en la zona de Guapiles, Costa Rica. *Turrialba*, 24 : 402-407.
- JAYAPRAKASH, A., RAO, Y.S. & MOHANDAS, C. (1981). Biochemical changes in rice associated with the rice-root nematode, *Hirschmanniella oryzae* infestations. *Cur. Sci.*, 50 : 186-187.
- JAYARAMAN, K.S. & RAMANUJA, M.N. (1987) Changes in polyphenoloxidase and other endogenous factors during ripening in some banana varieties. *J. of Food Sc. Tech.*, 24 : 67-71.
- JOCKUSH, H. & JOCKUSH, B. (1968). Early cell death caused by TMV mutants with defective coat proteins. *Molec. Gen. Genet.*, 102 : 204-209.
- JOHANSEN, D.A. (1940). *Plant microtechnique*. McGraw-Hill Book Co., New York, 523p.
- JONES, R.K. & MILNE, D.L. (1982). Nematode pests of bananas. Dans : Keetch, D.P. & Heyns, J. (Ed.), *Nematology in Southern Africa*, Depart. Agric. Fish., Pretoria : 30-37.
- JONES, R.K. & REYNOLDS, R.E. (1980). *Radopholus similis*, burrowing nematode, in banana planting material. *Subtropica*, 1 : 9-12.
- KACZMARECK, U. & GIEBEL, J. (1979). Disturbances of plant cell mitosis caused by *Globodera rostochiensis* and some plant tissue substances. *Bull. Acad. Pol. Sci., Ser. Sci. Biol., Cl.V*, 27 : 969-974.
- KAMPFE, L. (1960). Die räumliche Verteilung des Primärbefalls von *Heterodera schachtii* Schmidt in den Wirtswurzeln. *Nematologica*, 5 : 18-26.
- KAPLAN, D.T. & DAVIS, E.L. (1987). Mechanisms of plant incompatibility with nematodes. Dans : Veech, J.A. & Dickson, D.W. (Ed.), *Vistas on nematology* : 267-276.
- KAPLAN, D.T. & KEEN, N.T. (1980). Mechanisms conferring plant incompatibility to nematodes. *Revue Nématol.*, 3 : 123-134.
- KAPLAN, D.T., KEEN, N.T. & THOMASON, I.J. (1980a). Association of glyceollin with the incompatible response of soybean roots to *Meloidogyne incognita*. *Physiol. Pl. Pathol.*, 16 : 309-318.
- KAPLAN, D.T., KEEN, N.T. & THOMASON, I.J. (1980b). Studies on the mode of action of glyceollin in soybean incompatibility to the root-knot nematode, *Meloidogyne incognita*. *Physiol. Pl. Pathol.*, 16 : 319-325.
- KAPLAN, D.T., TATTER, T.A. & ROHDE, R.A. (1976). Reduction of electrical resistance in sunflower roots infected with lesion nematodes. *Phytopathol.*, 66 : 1262-1264.
- KATO, S. & MISAWA, T. (1972). Studies on the infection and the multiplication of plant viruses. VI. Analysis of metabolic changes in tobacco tissue infected with cucumber mosaic virus. *Ann. Phytopath. Soc. Jap.*, 38 : 342-349.

- KHAN, A.M. & HASEEB, A. (1984). Histological localization of certain enzymes in the roots of *Abelmoschus esculentus* induced by *Meloidogyne incognita*. *Environment and biotic-interaction. Proc. VIth All India Symposium of Environmental Biologists, Dec. 1981. Dattagupta, A.K. & Maleyvar, R.P. (Eds.)*.
- KIMPINSKY, J. (1979). Root lesion nematodes in potatoes. *Amer. Potato J.*, 56 : 79-86.
- KIRALY, Z. & FARKAS, G.L. (1957). On the role of ascorbic oxidase in the parasitically increased respiration of wheat. *Arch. Biochem. Biophys.*, 66 : 474-485.
- KLINGLER, J. (1972). The effect of single and combined heat and CO₂ stimuli at different ambient temperatures on the behavior of two plant-parasitic nematodes. *J. Nematol.*, 4 : 95-100.
- KNYPL, J.S., CHYLINSKA, K.M. & BRZESKI, M.W. (1975). Increased level of chlorogenic acid and inhibitors of indolyl-3-acetic acid oxidase in roots of carrot infested with northern root-nematode. *Phys. Pl. Pathol.*, 6 : 51-64.
- KOCHBA, J. & SAMISH, R.M. (1971). Effect of kinetin and 1-naphthylacetic acid on root-knot nematodes in resistant and susceptible peach rootstocks. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 96 : 458-461.
- KOSHY, P.K. & SOSAMMA, V.K. (1980). Culturing of burrowing nematode, *Radopholus similis*, on carrot discs. *Indian J. Nematol.*, 10 : 247-249.
- KOTCON, J.B. & LORIA, R. (1986). Influence of *Pratylenchus penetrans* on plant growth and water relations in potato. *J. Nematol.*, 18 : 385-392.
- KRUPKA, L.R. (1959). Metabolism of oats susceptible to *Helminthosporium victoriae* and victorin. *Phytopathol.*, 49 : 587-594.
- KRUSBERG, L.R. (1960). Hydrolytic and respiratory enzymes of species of *Ditylenchus* and *Pratylenchus*. *Phytopathol.*, 50 : 9-22.
- KRUSBERG, L.R. (1963). Host response to nematode infection. *Ann. Rev. Phytopathol.*, 1 : 219-240.
- LAFON, J.-P., THARAUD-PRAYER, C. & LEVY, G. (1988). *Biologie des plantes cultivées. Tome 1. Organisation. Physiologie de la nutrition. Technique et documentation Lavoisier, Paris, 238p.*
- LANGERON, M. (1945). *Précis de mycologie. Masson (Ed.), Paris, 676p.*
- LANGERON, M. (1949). *Précis de microscopie. Masson (Ed.), Paris, 1430p.*
- LASSOUDIÈRE, A. (1971). La croissance des racines du bananier. *Fruits*, 26 : 501-512.
- LASSOUDIÈRE, A. (1978). Quelques aspects de la croissance et du développement du bananier Poyo en Côte d'Ivoire.
- I. Matériel végétal et méthodes d'études. *Fruits*, 33 : 293-313.
 - II. Le système radical. *Fruits*, 33 : 314-338.
 - III. Le faux tronc et le système foliaire. *Fruits*, 33 : 373-412.
 - IV. L'inflorescence. *Fruits*, 33 : 457-491.
 - V. Conclusions générales et applications aux techniques culturales. *Fruits*, 33 : 492-503.
- LASSOUDIÈRE, A. (1979). Comportement du bananier Poyo en second cycle. I. Rejetonnage et multiplication végétative. *Fruits*, 34 : 645-658.
- LASSOUDIÈRE, A. (1980). Comportement du bananier Poyo en second cycle. IV. Mise en évidence d'interactions entre rejet et pied-mère et entre rejets frères. *Fruits*, 35 : 69-93.
- LAURITIS, J.A., REBOIS, R.V. & GRANNEY, L.S. (1982). Screening soybean for resistance to *Heterodera glycines* using monoxenic cultures. *J. Nematol.*, 14 : 593-594.
- LAVALLEE, W.H. & ROHDE, R.A. (1962). Attractiveness of plant roots to *Pratylenchus penetrans* (Cobb). *Nematologica*, 8 : 252-260.
- LAVIGNE, C. (1987). Contribution à l'étude du système racinaire du bananier. Mise au point de rhizotrons et premiers résultats. *Fruits*, 42 : 265-271.
- LAVILLE, E. (1964). Etude de la mycoflore des racines du bananier 'Poyo'.
- I. Etude du système racinaire. *Fruits*, 19 : 435-449.
 - II. Principales données géographiques, climatiques et pédologiques de la région où se situe l'étude. *Fruits*, 19 : 521-528.
- LEE, Y.B. & EVANS, A.A.F. (1973). Correlation between attractions and susceptibilities of rice varieties to *Aphelenchoides besseyi* Christie, 1942. *Kor. J. Pl. Prot.*, 12 : 147-151.
- LEWIS, S.A. (1987). Nematode-plant compatibility. Dans : Veech, J.A. & Dickson, D.W. (Ed.), *Vistas on nematology* : 246-252.
- LEWIS, S.A. & McCLURE, M.A. (1975). Free amino acids in roots of infected cotton seedlings resistant and susceptible to *Meloidogyne incognita*. *J. Nematol.*, 7 : 10-15.

- LICHTENTHALER, H.K. & WELLBURN, A.R. (1983). Determination of total carotenoids and chlorophylls a and b. Extracts in different solvents. *Biochem. Soc. Trans.*, 603 : 591-592.
- LINDFORD, B.M. (1939). Attractiveness of roots and excised shoot tissues to certain nematodes. *Proc. Helm. Soc. Wash.*, 6 : 11-18.
- LINEWEAVER, H. & BURK, D. (1934). The determination of enzyme dissociation constants. *J. Amer. Chem. Soc.*, 56 : 658-666.
- LITZ, R.E. (1986). Germplasm modification and its potential for finding new sources of resistance to diseases. *J. Nematol.*, 18 : 18-22.
- LOOS, C.A. (1959). Symptom expression of Fusarium Wilt disease of the Gros Michel banana in the presence of *Radopholus similis* (Cobb, 1893) Thorne, 1949 and *Meloidogyne incognita acrita* Chitwood, 1949. *Proc. Helm. Soc. Wash.*, 26 : 103-111.
- LOOS, C.A. (1961). Eradication of the burrowing nematode, *Radopholus similis*, from bananas. *Pl. Dis. Rept.*, 45 : 457-461.
- LOOS, C.A. (1962). Studies on the life-history and habits of the burrowing nematode, *Radopholus similis*, the cause of black-head disease of banana. *Proc. Helm. Soc. Wash.*, 29 : 43-52.
- LOOS, C.A. & LOOS, S.B. (1960). The blackhead disease of bananas (*Musa acuminata*). *Proc. Helm. Soc. Wash.*, 27 : 189-193.
- LOVEYS, B.R. & BIRD, A.F. (1973). The influence of nematodes on photosynthesis in tomato plants. *Physiol. Plant Pathol.*, 3 : 525-529.
- LOWNSBERY, 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. & REVERSAT, G. (1985). Possibilités et limites des solutions génétiques aux affections provoquées par les nématodes sur les cultures tropicales. *C.R. Acad. Agri. France*, 71 : 781-791.
- LUC, M. & VILARDEBO, A. (1961). Les nématodes associés aux bananiers cultivés dans l'Ouest Africain. 1ère Partie, *Fruits*, 16 : 205-219. 2ème Partie, *Fruits*, 16 : 261-279.
- MA, S.S., SHII, C.T. & WANG, S.O. (1978). Regeneration of banana plants from shoot meristem tips and inflorescence sections *in vitro*. *XXth International Congress of Horticulture of Sidney*, n°1369.
- MAAS, P.W.T. (1969). Two important cases of nematode infestation in Surinam. Dans : Peachey, J.E. (Ed.), *Nematodes of tropical crops*. Tech. Commun. Commonw. Bur. Helm., 40 : 149-154.
- MACE, M.E. (1963). Histochemical localization of phenols in healthy and diseased banana roots. *Physiol. Plant.*, 16 : 915-925.
- MACE, M.E. (1964). Peroxidases and their relation to vascular browning in banana roots. *Phytopathol.*, 54 : 1033-1034.
- MACE, M.E. (1967). Indoleacetic acid oxidase activity in banana roots. *Can. J. Bot.*, 45 : 945-948.
- MACE, M.E. & SOLIT, E. (1966). Interactions of 3-indoleacetic acid and 3-hydroxytyramine in *Fusarium* wilt of banana. *Phytopathol.*, 56 : 245-247.
- MACE, M.E. & WILSON, E.M. (1964). Phenol oxidases and their relation to vascular browning in *Fusarium*-invaded banana roots. *Phytopathol.*, 54 : 840-842.
- MAHMOOD, I. & SAXENA, S.K. (1985). Changes in amino acid content in different cultivars of tomato and eggplant as a result of infection with *Rotylenchulus reniformis* Linford & Oliveira 1940. *Bangladesh J. Bot.*, 14 : 1-6.
- MAHMOOD, I. & SAXENA, S.K. (1986a). Effect of age of tomato seedlings at time of inoculation with *Rotylenchulus reniformis* on growth and changes in phenolics in plants and reproduction of the nematode. *Pak. J. Nematol.*, 4 : 27-33.
- MAHMOOD, I. & SAXENA, S.K. (1986b). Relative susceptibility of different cultivars of tomato to *Rotylenchulus reniformis* in relation to changes in phenolics. *Revue Nématol.*, 9 : 89-91.
- MALLAMAIRE, A. (1939). La pourriture vermiculaire du bananier de Chine causée par *Anguillulina similis* Goodey, en Afrique Occidentale Française, *Agronomie Coloniale*, 28 : 33-42; 28 : 65-75.
- MANTE, S. & TEPPER, H.P. (1983). Propagation of *Musa textilis* NEE plants from apical meristem slices *in vitro*. *Plant, Cell, Tissue and Organ Culture*, 2 : 151-159.

- MARIGO, G. (1973). Sur une méthode de fractionnement et d'estimation des composés phénoliques chez les végétaux. *Analisis*, 2 : 106-110.
- MARTIN-PREVEL, P. (1980). La nutrition minérale du bananier dans le monde. 1ère Partie, *Fruits*, 35 : 503-518. 2ème Partie, *Fruits*, 35 : 583-593.
- MARTIN-PREVEL, P. & CHARPENTIER, J.-M. (1963). Symptômes de carences en éléments minéraux chez le bananier. *Fruits*, 18 : 221-247.
- MASOOD, A. & SAXENA, S.K. (1980). Nucleic acid changes in three tomato varieties infected with *Meloidogyne incognita*. *Indian J. Nematol.*, 10 : 102-104.
- MATEILLE, T., FONCELLE, B. & FERRER, H. (1988a). Lutte contre les nématodes du bananier par submersion du sol. *Revue Nématol.*, 11 : 235-238.
- MATEILLE, T., QUENEHERVE, P. & TOPART, P. (1988b). Nematicidal treatment of banana AAA cv. Poyo planting material by corm coating. *Revue Nématol.*, 11 : 89-92.
- McCLURE, M.A. & VIGLIERCHIO, D.R. (1966). The influence of host nutrition and intensity of infection on the sex ratio and development of *Meloidogyne incognita* in sterile agar cultures of excised cucumber roots. *Nematologica*, 12 : 248-258.
- McKINNEY, G. (1941). Absorption of light by chlorophyll solutions. *J. Biol. Chem.*, 140 : 315-322.
- McSORLEY, R. & PARRADO, J.L. (1981). Population fluctuations of plant-parasitic nematodes on bananas in Florida. *Proc. Flor. State Hort. Soc.*, 94 : 321-323.
- MELAKEBERHAN, H., BROOKE, R.C. & WEBSTER, J.M. (1986). Relationship between physiological response of French beans of different age to *Meloidogyne incognita* and subsequent yield loss. *Plant Pathology*, 35 : 203-213.
- MELAKEBERHAN, H., BROOKE, R.C., WEBSTER, J.M. & D'AURIAS, J.M. (1985). The influence of *Meloidogyne incognita* on the growth, physiology and nutrient content of *Phaseolus vulgaris*. *Physiol. Plant Pathol.*, 26 : 259-268.
- MELAKEBERHAN, H., WEBSTER, J.M. & BROOKE, R.C. (1984). Improved techniques for measuring exchange rate of *Meloidogyne* infected bean plants. *Nematologica*, 30 : 213-221.
- MELAKEBERHAN, H., WEBSTER, J.M. & BROOKE, R.C. (1985). Response of *Phaseolus vulgaris* to a single generation of *Meloidogyne incognita*. *Nematologica*, 31 : 190-202.
- MELAKEBERHAN, H., WEBSTER, J.M., BROOKE, R.C. & D'AURIAS, J.M. (1988). Effect of KNO₃ on CO₂ exchange rate, nutrient concentration and yield of *Meloidogyne incognita* infected beans. *Revue Nématol.*, 11 : 391-397.
- MELAKEBERHAN, H., WEBSTER, J.M., BROOKE, R.C., D'AURIAS, J.M. & CACKETTE, M. (1987). Effect of *Meloidogyne incognita* on plant nutrient concentration and its influence on the physiology of beans. *J. Nematol.*, 19 : 324-330.
- MELIN, P. & VILARDEBO, A. (1973). Nématicide et désinfection à l'eau chaude dans la lutte contre *Radopholus similis* en bananeraie. *Fruits*, 28 : 843-849, 909-912.
- MENENDEZ, T. (1973). A note on the effect on ethyl methane sulphate on *Musa acuminata* seeds. In: *I.A.E.A. Proc. on Induced Mutations in Vegetatively Propagated Plants*, Vienna : 85-89.
- MEON, S., FISHER, J.M. & WALLACE, H.R. (1978). Changes in free proline following infection of plants with either *Meloidogyne javanica* and *Agrobacterium tumefaciens*. *Physiol. Pl. Pathol.*, 12 : 251-256.
- 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.
- MEYER, J.-P. & SCHOCH, P.G. (1976). Besoins en eau du bananier aux Antilles. Mesure de l'évapotranspiration maximale. *Fruits*, 31 : 3-19.
- MINZ, G., ZIV, D. & STRICH-HARARI, D., 1960. Decline of banana plantations caused by spiral nematodes, in the Jordan valley, and its control by DBCP. *Ktavim. Rehovot*, 10 (3/4): 147-157.
- MOHANTY, K.C., GANGULY, A.K. & DASGUPTA, D.R. (1986). Development of peroxidase (EC. 1.11.1.7) activities in susceptible and resistant cultivars of cowpea inoculated with the root-knot nematode *Meloidogyne incognita*. *Indian J. Nematol.*, 16 : 252-256.
- MONDY, N.I., CHANDRA, S. & EVANS, W.D. (1985). Enzymatic discoloration and phenolic content of potato tubers from cultivars resistant and susceptible to the golden nematode. *Amer. Potato J.*, 62 : 207-213.

- MONTALBINI, P. & BUCHANAN, B.B. (1974). Effects of rust infection on photophosphorylation by isolated chloroplasts. *Physiol. Pl. Pathol.*, 4 : 191-196.
- MOREAU, B. & LE BOURDELLES, J. (1963). Etude du système racinaire du bananier "Gros Michel" en Equateur. *Fruits*, 18 : 71-74.
- MOREIRA, R.S., HIROCE, R. & SAES, L.A. (1986). An analysis of twelve nutrients in the internal and external leaf samples of fifty banana cultivars. *Fruits*, 41 : 669-673.
- MOTSINGER, R.E., MOODY, E.H. & GAY, C.M. (1977). Reaction of certain French marigold (*Tagetes patula*) cultivars to three *Meloidogyne* spp. *J. Nematol.*, 9 : 278.
- MOUNTAIN, W.B. (1960). Theoretical considerations of plant-nematode relationships. Dans : Sasser, J.N. & Jenkins, W.R. (Ed.), *Nematology*, Univ. California Press : 419-431.
- MUELLER, W.C. & BECKMAN, C.H. (1974). Ultrastructure of the phenol-storing cells in the roots of banana. *Physiol. Pl. Pathol.*, 4 : 187-190.
- MURASHIGE, T. & SKOOG, F. (1962). A revised medium for rapid growth and bioassay with tobacco tissue culture. *Physiol. Plant.*, 15 : 473-497.
- MYERS, R.F., FEDER, W.A. & HUTCHINS, P.C. (1965). The rearing of *Radopholus similis* (Cobb) Thorne on grapefruit, okra, and alfalfa root callus tissues. *Proc. Helm. Soc. Wash.*, 32 : 94-95.
- NAGESH, M. & DHAWAN, S.C. (1988). Effect of inoculum density of *Heterodera avenae* on photosynthetic efficiency, chlorophyll, and mineral contents of wheat. *Indian J. Nematol.*, 18 : 40-43.
- NASR, T.A., IBRAHIM, I.K.A., EL-AZAB, E.M. & HASSAN, M.W.A. (1980). Effect of root-knot nematodes on the mineral, amino acid and carbohydrate concentrations of almond and peach rootstocks. *Nematologica*, 26 : 133-138.
- NEWHALL, A.G. (1958). The incidence of panama disease of banana in the presence of the root-knot and the burrowing nematodes (*Meloidogyne* and *Radopholus*). *Pl. Dis. Repr.*, 42 : 853-856.
- NYCZEPIR, A.P., REILLY, C.C. & OKIE, W.R. (1987). Effect of initial population density of *Criconemella xenoplax* on reducing sugars, free amino acids, and survival of peach seedlings over time. *J. Nematol.*, 19 : 296-303.
- O'BANNON, J.H. & TAYLOR, A.L. (1968). Migratory endoparasitic nematodes reared on carrot discs. *Phytopathol.*, 58 : 385.
- ODANI, K., SASAKI, S., NISHIYAMA, Y. & YAMAMOTO, N. (1985). Early symptom development of the pinewilt disease by hydrolytic enzymes produced by the pinewood nematodes. Cellulase as a possible candidate of the pathogen. *J. Jap. For. Soc.*, 67 : 366-372.
- OKU, H. (1988). Role of phytotoxins in pinewilt disease. *J. Nematol.*, 20 : 245-251.
- ORION, D. (1973). Studies on plant root-knot nematode interrelationships. *OEPP/EPPO Bull.*, 9 : 67-71.
- ORION, D. (1974). An inhibitory effect of phosphon D on the development of the root-knot nematode *Meloidogyne javanica*. *Nematologica*, 20 : 415-418.
- ORION, D. & PILOWSKY, M. (1984). Excised tomato root culture as a tool for testing root-knot nematode resistance. *Phytoparasitica*, 12 : 71-73.
- ORTON WILLIAMS, K.J. & SIDDIQI, M.R. (1973). *Radopholus similis*. Dans Willmott, S., Gooch, P.S., Siddiqi, M.R. & Franklin, M. (Ed.) : *C.I.H. descriptions of plant parasitic nematodes*, Set 2, No. 16. Common. Inst. Helminth., St. Albans, England.
- PALMER, J.K. (1963). Banana polyphenoloxidase. Preparation and properties. *Plant Physiol.*, : 508-513.
- PARTHASARATHY, S. & DASGUPTA, D.R. (1984). Changes in ³²P labelled RNA fractions from tomato roots inoculated with the root-knot nematode, *Meloidogyne incognita* (Kofoid & White) Chitwood. *J. Nuclear Agric. Biol.*, 13 : 10-15.
- PATEL, Y.C., PATEL, D.J. & SHUKLA, Y.M. (1987). Biochemical changes due to root-knot nematodes trapping in castor root. *Int. Nematol. Network Newsl.*, 4 : 3-4.
- PERRY, V., HUGUES, I.W. & MANUEL, E.A. (1962). Some plant nematodes of Bermuda. *Proc. Soil Crop Sci. Soc. Fla.*, 22 : 135-138.
- PILET, P.-E. (1961). *Les phytohormones de croissance. Méthodes, chimie, biochimie, physiologie, applications diverses*. Masson, Paris, 774p.
- PINKERTON, J.N., MOJTAHEDI, H., SANTO, G.S. & O'BANNON, J.H. (1987). Vertical migration of *Meloidogyne chitwoodi* and *M. hapla* under controlled temperature. *J. Nematol.*, 19 : 152-157.

- PINOCHET, J. (1978). Histopathology of the root lesion nematode, *Pratylenchus coffeae* on plantains, *Musa* AAB. *Nematologica*, 24 : 337-340.
- PINOCHET, J. (1979a). Nematode-fungus associations in bananas and plantains. *J. Nematol.*, 11 : 311.
- PINOCHET, J. (1979b). Comparison of four isolates of *Radopholus similis* from Central America on Valery bananas. *Nematropica*, 9 : 40-43.
- PINOCHET, J. (1988). Comments on the difficulty in breeding bananas and plantains for resistance to nematodes. *Revue Nématol.*, 11 : 3-5.
- PINOCHET, J. & ROWE, P.R. (1978). Reaction of two banana cultivars to three different nematodes. *Pl. Dis. Rptr.*, 62 : 727-729.
- PINOCHET, J. & ROWE, P.R. (1979). Progress in breeding for resistance to *Radopholus similis* on bananas. *Nematropica*, 9 : 76-77.
- PINOCHET, J. & STOVER, R.H. (1980a). Fungi in lesions caused by burrowing nematodes on bananas and their root and rhizome rotting potential. *Trop. Agric.(Trinidad)*, 57 : 227-232.
- PINOCHET, J. & STOVER, R.H. (1980b). Fungi associated with nematode lesions on plantains in Honduras. *Nematropica*, 10 : 112-115.
- PITCHER, R.S., PATRICK, Z.A. & MOUNTAIN, W.B. (1960). Studies on the host-parasite relations of *Pratylenchus penetrans* (Cobb) to apple seedlings. *Nematologica*, 5 : 309-314.
- PITCHER, 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.
- POEHLING, H.M., WYSS, U.R. & NEUHOFF, V. (1980). Microanalysis of free amino acids in the aseptic host-parasite system of *Ficus carica* and *Xiphinema index* (Nematoda). *Physiol. Pl. Pathol.*, 16 : 49-62.
- POLICARD, A., BESSIS, M. & LOCQUIN, M. (1957). *Traité de microscopie. Instruments et techniques*. Masson (Ed.), Paris, 608p.
- POOL, D.J. & IRIZARRY, H. (1985). "Off-type" banana plants observed in a commercial planting of Grand Nain propagated using the *in vitro* culture technique. *Proc. VIIth. ACORBAT Meeting, Costa Rica, 23-27 Sept. 85* : 99-102.
- POSKUTA, J.W., DROPKIN, V.H. & NELSON, C.J. (1986). Photosynthesis, photorespiration, and respiration of soybean after infection with root nematodes. *Phytosynthetica*, 20 : 405-410.
- POZSAR, B.I. & KIRALY, Z. (1958). Effect of rust infection on oxidative phosphorylation of wheat leaves. *Nature*, 182 : 1686-1687.
- PRASAD, J.S., RAMANA, K.V. & RAO, Y.S. (1982). Metabolic changes in rice due to migratory endoparasitic root nematodes. *J. Res. Assam Agric. Univ.*, 3 : 72-75.
- PREMACHANDRAN, D. & DASGUPTA, D. (1983a). Changes in nucleotide composition of the plant RNA during infection by *Meloidogyne incognita*. *Nematol. medit.*, 11 : 73-78.
- PREMACHANDRAN, D. & DASGUPTA, D. (1983b). Changes in nucleic acids and ribonuclease in tomato plants during infection by the root-knot nematode, *Meloidogyne incognita*. *Revue Nématol.*, 6 : 33-38.
- PREMACHANDRAN, D. & DASGUPTA, D. (1983c). A theoretical model for plant-nematode interaction. *Revue Nématol.*, 6 : 311-314.
- PRICE, N.S., CLARKSON, D.T. & HAGUE, N.G.M. (1982). The uptake of potassium and phosphorus in oats infested with the cereal cyst nematode, *Heterodera avenae* Woll. *Revue Nématol.*, 5 : 321-325.
- PRICE, N.S. & SANDERSON, J. (1984). The translocation of calcium from oat roots infected by the cereal cyst nematode *Heterodera avenae* (Woll.). *Revue Nématol.*, 7 : 239-243.
- PROT, J.-C. (1975). Recherches concernant le déplacement des juvéniles de *Meloidogyne* spp. vers les racines. *Cah. ORSTOM, Sér. Biol.*, 10 : 251-262.
- PROT, J.-C. (1978a). Vertical migration of four natural populations of *Meloidogyne*. *Revue Nématol.*, 1 : 109-112.
- PROT, J.-C. (1978b). Behaviour of juveniles of *Meloidogyne javanica* in salt gradients. *Revue Nématol.*, 1 : 135-142.
- PROT, J.-C. (1979a). Influence of concentration gradients of salts on the behaviour of four plant parasitic nematodes. *Revue Nématol.*, 2 : 11-16.
- PROT, J.-C. (1979b). Horizontal migrations of second stage juveniles of *Meloidogyne javanica* in sand in concentration gradients of salts and in a moisture gradient. *Revue Nématol.*, 2 : 17-21.
- PROT, J.-C. (1980). Migration of plant-parasitic nematodes towards plant roots. *Revue Nématol.*, 3 : 305-318.

- QUENEHERVE, P. (1987). Problems and outlook on nematological research on *Musa* sp. in Côte d'Ivoire. Proc. INIBAP Workshop, "Les nématodes et le charançon du bananier", Burundi, 7-11 December 1987.
- QUENEHERVE, P. (1988a). Population of nematodes in soils under banana cv. Poyo in the Ivory Coast. 2. Influence of soil texture, pH and organic matter on nematode populations. *Revue Nématol.*, 11 : 245-251.
- QUENEHERVE, P. (1988b). Population of nematodes in soils under banana cv. Poyo in the Ivory Coast. 3. Seasonal dynamics of population in mineral soil. *Revue Nématol.*, 12 : 149-160.
- QUENEHERVE, P. (1988c). Population of nematodes in soils under banana cv. Poyo in the Ivory Coast. 4. Seasonal dynamics of population in organic soil. *Revue Nématol.*, 12 : 161-170.
- QUENEHERVE, P. & CADET, P. (1982). Sampling problems of endoparasitic nematodes of two tropical perennial crops : sugarcane and banana. *XVth Int. Symp. S.E.N., St. Andrews, Scotland, Aug.30th-Sept.3d 1982 (Abstr.)*.
- QUENEHERVE, P. & CADET, P. (1985). Etude de la dynamique de l'infestation en nématodes transmis par les rhizomes du bananier cv. Poyo en Côte d'Ivoire. *Revue Nématol.*, 8 : 257-263.
- QUENEHERVE, P. & CADET, P. (1986). Une nouvelle technique d'échantillonnage pour l'étude des nématodes endoparasites du bananier. *Revue Nématol.*, 9 : 95-97.
- RAJA, A. & DASGUPTA, D.R. (1986). Enhanced synthesis of messenger RNA in relation to resistance-expression in cowpea (*Vigna unguiculata*) infected with the root-knot nematode, *Meloidogyne incognita*. *Revue Nématol.*, 9 : 35-48.
- RAJARAM, B. (1979). Biochemical association between infection of *Hoplolaimus seinhorsti* Luc, 1958, and development of *Fusarium oxysporum* f. sp. *vasinfectum* (Atk) Snyder & Hansen on cotton. *Indian Zool.*, 3 : 135-138.
- RAJENDRAN, G., NAGANATHAN, T.G. & VADIVELU, S. (1979). Studies on banana nematodes. *Indian J. Nematol.*, 9 : 54.
- RAO, Y.S., JAYAPRAKASH, A. & MOHANTY, J. (1988). Nutritional disorders in rice due to infestation by *Heterodera oryzicola* and *Meloidogyne graminicola*. *Revue Nématol.*, 11 : 375-380.
- RAVICHANDRA, N.G. & KRISHNAPPA, K. (1985). Reaction of banana cultivars popularly grown in Karnataka to the burrowing nematode, *Radopholus similis* (Cobb, 1893) Thorne 1949. *Indian J. Nematol.*, 15 : 1985.
- REBOIS, R.V., EPPS, J.M. & HARTWIG, E.E. (1970). Correlation of resistance in soybeans to *Heterodera glycines* and *Rotylenchulus reniformis*. *Phytopathol.*, 60 : 695-700.
- REISE, R.W., HUETTEL, R.N. & SAYRE, R.M. (1987). Carrot callus tissue for culture of endoparasitic nematodes. *J. Nematol.*, 19 : 387-389.
- REZK, M.A., IBRAHIM, I.K.A. & IBRAHIM, A.A.M. (1987). Effect of root-knot nematodes on the phenolic contents of barley and wheat. *Nematol. medit.*, 15 : 259-263.
- RICH, J.R., KEEN, N.T. & THOMASON, I.J. (1977). Association of coumestans with the hypersensitivity of Lima bean roots to *Pratylenchus scribneri*. *Physiol. Pl. Pathol.*, 10 : 105-116.
- RIOPEL, J.L. & STEEVES, T.A. (1964). Studies on the roots of *Musa acuminata* cv. Gros Michel. 1. The anatomy and development of main roots. *Ann. Bot.*, 28 : 475-494.
- RIVAS, X. & ROMAN, J. (1985). Desarrollo postembrionario de una población de *Radopholus similis* de Puerto Rico. *Nematropica*, 15 : 37-41.
- ROBINSON, M.P., ATKINSON, H.J. & PERRY, R.N. (1988). The association and partial characterization of a fluorescent hypersensitive response of potato roots to the potato cyst nematodes *Globodera rostochiensis* and *G. pallida*. *Revue Nématol.*, 11 : 99-107.
- ROBINSON, R.A. (1969). Disease resistance terminology. *Rev. Appl. Mycol.*, 48 : 593-606.
- RODE, H. (1962). Untersuchungen über das Wandervermögen von Larven des Kartoffelnematoden (*Heterodera rostochiensis* Woll.) in Modellversuchen mit verschiedenen Bodenarten. *Nematologica*, 7 : 74-82.
- ROHDE, R.A. (1965). The nature of resistance in plants to nematodes. *Phytopathol.*, 55 : 1159-1162.
- ROHDE, R.A. & JENKINS, W.R. (1958). Basis for resistance of *Asparagus officinalis* var. *altilia* L., to study root nematode *Trichodorus christiei* (Allen, 1957). *Univ. Maryland Agric. Expt. Sta. Bull.*, A-97 : 1-20.
- ROMAN, J. (1978). Nematodos del bananero y el platanero. In : *Fitonematología Tropical*, Mayagüez, Porto Rico, Edit. Univ. Puerto Rico : 93-110.

- ROMAN, J. (1986). Plant parasitic nematodes that attack bananas and plantains. Dans Union Carbide (Ed.), *Plant parasitic nematodes of bananas, citrus, coffee, grapes, and tobacco* : 7-19.
- ROMAN, J., RIVAS, X. & RODRIGUEZ, J. (1974). Control de los nematodos del platano por rotacion con yerba Pangola. *Nematropica*, 4 : 4-5.
- ROY, T.K. (1981). Biochemical aspects of host-parasite relationships in plant parasitic nematodes. *Proc. Indian Nat. Sci. Acad.*, B47 : 919-936.
- RUSSEL, G.E. (1978). *Plant breeding for pest and disease resistance*. Butterworth (Ed.), London.
- SALAS, J.A., OYUELA, R. & STOVER, R.H. (1976). Effect of fallow on the burrowing nematode (*Radopholus similis*) of bananas. *Pl. Dis. Repr.*, 60 : 863-866.
- SARAH, J.-L., LASSOUDIÈRE, A. & GUEROUT, R. (1983). La jachère nue et l'immersion du sol : deux méthodes intéressantes de lutte intégrée contre *Radopholus similis* (Cobb) dans les bananeraies des sols tourbeux de Côte d'Ivoire. *Fruits*, 38 : 35-42.
- SAWHNEY, R. & WEBSTER, J.M. (1975). The role of plant growth hormones in determining the resistance of tomato plants to the root-knot nematode, *Meloidogyne incognita*. *Nematologica*, 21 : 95-103.
- SAXENA, A.P. (1972). Studies on free amino acid content in *Meloidogyne javanica* Treub and in root-knots of jute plant. *Z. Parasitenk.*, 40 : 101-105.
- SAYRE, F.W., HANSEN, E.L., STARR, D.J. & YARWOOD, E.A. (1961). Isolation and partial characterization of a growth-control factor. *Nature*, 190 : 1116-1117.
- SCHUURMANS STEKHOVEN, J.H. & TEUNISSEN, R.J.H. (1938). Nématodes libres terrestres. Mission de Witte (1933-1935). *Expl. Parc Nat. Albert*, 22 : 229pp.
- SEINHORST, J.W. (1950). De betekenis van de toestand van de grond voor het optreden van aanstasting door het stengelaaltje (*Ditylenchus dipsaci* (Kühn) Filipjev). *Tijdschr. PlZiekt*, 56 : 292-349.
- SEINHORST, J.W. (1962). Modifications of the elutriation method for extracting nematodes from soil. *Nematologica*, 8 : 117-128.
- SEINHORST, J.W. (1981). Water consumption of plants attacked by nematodes and mechanisms of growth reduction. *Nematologica*, 27 : 34-51.
- SHAFIEE, M.F. & MENDEZ, J.M. (1975). Estudios sobre tres poblaciones y fluctuaciones estacionales de *Radopholus similis* en platano, *Musa* sp.. *Ciencias, Univ. Habana, Ser. II, San. Veg.*, n°12, 12 pp.
- SHAHEEN, F., WINTER, R.E.K. & BOLLA, R.I. (1984). Phytotoxin production in *Bursaphelenchus xylophilus*-infected *Pinus sylvestris*. *J. Nematol.*, 16 : 57-61.
- SHER, S.A. (1963). Revision of the *Hoplolaiminae* (Nematoda). II. *Hoplolaimus* Daday, 1905 and *Aorolaimus* N. Gen. *Nematologica*, 9 : 267-295.
- SIDDIQI, M.R. (1973). *Helicotylenchus multicinctus*. Dans Willmott, S., Gooch, P.S., Siddiqi, M.R. & Franklin, M. (Ed.) : *C.I.H. descriptions of plant parasitic nematodes*, Set 2, No. 16, Common. Inst. Helminth., St. Albans, England.
- SIDDIQI, M.R. (1974). *Hoplolaimus pararobustus*. Dans Willmott, S., Gooch, P.S., Siddiqi, M.R. & Franklin, M. (Ed.) : *C.I.H. descriptions of plant parasitic nematodes*, Set 3, No. 33, Common. Inst. Helminth., St. Albans, England.
- SIDHU, G.S. & WEBSTER, J.M. (1981). Genetics of plant-nematode interactions. Dans : Zuckerman, B.M. & Rohde, R.A., *Plant parasitic nematodes, Vol. III* : 61-87.
- SIKORA, R.A. & SCHLOSSER, E. (1973). Nematodes and fungi associated with root systems of bananas in a state of decline in Lebanon. *Pl. Dis. Repr.*, 57 : 615-618.
- SIMMONDS, N.W. (1960). Notes on banana taxonomy. *Kew Bull.*, 14 : 198-212.
- SINGH, B. & CHOUDHURY, B. (1973). The chemical characteristics of tomato cultivars resistant to root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.). *Nematologica*, 19 : 443-448.
- SINGH, D.B. & REDDY, P.P. (1985). Nature of resistance to *Meloidogyne incognita* in cowpea, *Vigna unguiculata*. *Nematol. medit.*, 13 : 127-132.
- SINGH, D.B., REDDY, P.P. & SYAMASUNDAR, J. (1984). Histological, histopathological and histochemical investigations on root-knot nematode resistant and susceptible lines of cowpea. *Nematol. medit.*, 12 : 213-219.
- SINGH, S.P., PANT, V., KHAN, A.M. & SAXENA, S.K. (1983). Attractiveness of *Meloidogyne incognita* larvae to roots of tomato and changes in biochemical content of plants as affected by oilcakes and nematicides. *Nematol. medit.*, 11 : 115-118.

- SITARAMAIA, K. & PATHAK, K.N. (1979). Effect of phenolics and an aromatic acid on *Meloidogyne javanica* infecting tomato. *Nematologica*, 25 : 281-287.
- SKUTCH, A.F. (1930). On the development and the morphology of the leaf of banana (*Musa sapientum* L.). *Amer. J. Bot.*, 17 : 252-271.
- SKUTCH, A.F. (1932). Anatomy of the axis of the banana. *Bot. Gaz.*, 43.
- SMOLIK, J.D. & DODD, J.L. (1983). Effect of water and nitrogen, and grazing on nematodes in a shortgrass prairie. *J. Range Mgmt.*, 36 : 744-748.
- SPIEGEL, Y., COHN, E. & KAFKAFI, U. (1982). The influence of ammonium and nitrate nutrition of tomato plants on parasitism by the root-knot nematode. *Phytoparasitica*, 10 : 33-40.
- STEINHART, C.E., STANDIFER, L.C. & SKOOG, F. (1961). Nutrient requirements for in vitro growth of spruce tissue. *Amer. J. Bot.*, 48 : 465-472.
- STOVER, R.H. (1966). Fungi associated with nematode and non-nematode lesions on banana roots. *Can. J. Bot.*, 44 : 1703-1710.
- STOVER, R.H. (1972). Banana, plantain and abaca diseases. *Kew, England, Commonw. Mycol. Inst.*, 316pp.
- STOVER, R.H. & FIELDING, M. (1958). Nematodes associated with root injury of *Musa* spp. in Honduran banana soils. *Pl. Dis. Repr.*, 42 : 938-940.
- STOVER, R.H. & SIMMONDS, N.W. (1987). *Bananas*. 3rd Edition. Tropical Agriculture Series, 468 pp.
- STOYANOV, D., (1967). Especies de nematodos parasitos del platanó en Cuba y posibilidades de control. *Revista Agric., Cuba*, 1 (3) : 9-47.
- STOYANOV, D. (1971). Control de los nematodos parasitos del platanó por medio de rotaciones y su duración en tierra sin hospederos. *Rev. Agric., Cuba*, 4 : 75-80.
- STRICH-HARARI, D., MINZ, G. & PELED, A. (1966). The spread of spiral nematodes in banana roots and their control. *Israel J. Agric. Res.*, 16 : 89-94.
- STUMM-TEGETHOFF, B.F.A. (1986). Plant growth hormones as intermediates in stem fasciation caused by nematodes in *Lilium henryi*. *Nematologica*, 32 : 234-245.
- SUBRA, P. & GUILLEMOT, J. (1961). Contribution à l'étude du rhizome et des rejets du bananier. *Fruits*, 16 : 19-23.
- SUMMERVILLE, W.A.T. (1939). Root distribution of the banana. *Queensland Agric. J.*, 10 : 376-392.
- SUN, Y.F. (1985). Propagation of various *Musa* species by tissue culture method. *J. of Agric., Assoc. China*, 130 : 52-57.
- SWAIN, B. & PRASAD, J.S. (1988). Chlorophyll content in rice as influenced by the root-knot nematode, *Meloidogyne graminicola* infection. *Curr. Sci.*, 57 : 895-896.
- SWAIN, B. & PRASAD, J.S. (1989). Photosynthetic rate in rice as influenced by the root-knot nematode, *Meloidogyne graminicola* infection. *Revue Nématol.*, 12 : 431-432.
- SWAMY, R.N. (1964). Respiration in *Cercospora*-infected groundnut tissues. Part II. Effect of some enzyme inhibitors and 2,4-dinitrophenol on respiration. *Indian J. Exp. Biol.*, 2 : 193-197.
- TAKAYOSHI, H. & KAWAMURA, I. (1964). Enzymes of aromatic biosynthesis. Dans : Springer Verlag (Ed.), Berlin, Göttingen, Heidelberg, *Modern methods of plant analysis*, 7 : 260-285.
- TARTE, R., GABRIELLI, C., AGUILAR, J.A., SOLANO, M. & CORDERO, D. (1980). Differences in frequency of morphological variants and in host preferences among populations of the banana race of *Radopholus similis*. *Nematropica*, 10 : 73-74.
- TARTE, R. & PINOCHET, J., (1981). Problemas nematológicos del platanó. Contribuciones recientes a su conocimiento y combate. *U.P.E.B., Panama*, 32pp.
- TEISSON, C. (1970). Conduction vers un bananier d'éléments minéraux absorbés par son rejet. *Fruit*, 25 : 451-454.
- TELLHELM, E. & STETLER, H. (1984). Mutability of the character nematode resistance in potato. *Archiv für Züchtungsforschung*, 14 : 423-426.
- THAKAR, N.A. & YADAV, B.S. (1985). Phenolics in pigeonpea roots confer resistance to reniform nematode. *Int. Pigeonpea News.*, 4 : 47-48.
- THAKAR, N.A. & YADAV, B.S. (1986). Role of total phenols in pigeonpea resistance to reniform nematode. *Indian J. Nematol.*, 16 : 261-262.
- THORNE, G. (1949). On the classification of the *Tylenchida*, new order (*Nematoda*, *Phasmidia*). *Proc. Helm. Soc. Wash.*, 16 : 37-73.
- TOWSHEND, J.L. (1963). The pathogenicity of *Pratylenchus penetrans* to celery. *Can. J. Pl. Sci.*, 43 : 70-74.

- TOWSHEND, J.L. & STOBBS, L. (1981). Histopathology and histochemistry of lesions caused by *Pratylenchus penetrans* in roots of forage legumes. *Can. J. Plant Pathol.*, 3 : 123-128.
- TRANTAPHYLLOU, A.C. (1960). Sex determination in *Meloidogyne incognita* Chitwood, 1949 and intersexuality in *M. javanica* (Treub, 1885) Chitwood, 1949. *Annls. Inst. Phytopath. Benaki, N.S.*, 3 : 12-31.
- TRUDGILL, D.L. (1980). Effect of *Globodera rostochiensis* and fertilizers on the mineral content and yield of potato plants. *Nematologica*, 27 : 34-51.
- TURNER, D.W. (1970). Banana roots. *Agric. Gaz. N.S.W., August* : 472-473.
- TYAGI, A., RATNAM, B.V. & TYAGI, K. (1981). Histochemical studies of tomato root galls caused by *Meloidogyne incognita*. *Indian Phytopathol.*, 34 : 96-99.
- UEDA, T., OKU, H., TOMITA, K., SATO, K. & SHIRAIISHI, T. (1984). Isolation, identification, and bioassay of toxic compounds from pine trees naturally infected by pinewood nematode. *Ann. Phytopath. Soc. Japan*, 50 : 166-175.
- UPHOF, J.C.T. (1959). *Dictionary of Economic Plants*. Engelmann (Ed.), New York.
- VAKILI, N.G. (1962). Colchicine-induced polyploidy in *Musa*. *Nature*, 4827 : 453-454.
- VAKILI, N.G. (1967). The experimental formation of polyploidy and its effect in the genus *Musa*. *Amer. J. Bot.*, 54 : 24-36.
- VANDERMOLEN, G.E., LABAVITCH, J.M. & DE VAY J.E. (1986). *Fusarium*-induced vascular gels from banana roots. A partial chemical characterization. *Physiol. Plant.*, 66 : 298-302.
- VAN WEERDT, L.G. (1960). Studies on the biology of *Radopholus similis* (Cobb, 1893) Thorne, 1949. III. Embryology and post-embryonic development. *Nematologica*, 5 : 43-51.
- VARGHESE, K.C. & NAIR, M.R.G.K. (1968). Studies on the population fluctuations of soil nematodes associated with banana in Kerala State. *Agric. Res. J. Kerala*, 6 : 108-112.
- VEECH, J.A. (1978). An apparent relationship between methoxy-substituted terpenoid aldehydes and the resistance of cotton to *Meloidogyne incognita*. *Nematologica*, 24 : 81-87.
- VEECH, J.A. (1979). Histochemical localization and nematotoxicity of terpenoid aldehydes in cotton. *J. Nematol.*, 11 : 240-246.
- VEECH, J.A. (1981). Plant resistance to nematodes. Dans : Zuckerman, B.M. & Rohde, R.A. (Eds.), *Plant parasitic nematodes, Vol. III*. Acad. Press, London : 377-403.
- VEECH, J.A. (1982). Phytoalexins and their role in the resistance of plants to nematodes. *J. Nematol.*, 14 : 2-9.
- VEECH, J.A. & McCLURE, M.A. (1977). Terpenoids aldehydes in cotton roots susceptible and resistant to the root-knot nematode, *Meloidogyne incognita*. *J. Nematol.*, 9 : 225-229.
- VEERANNAH, L., RAJAGOPAL, P., RAMADOSS, R., THIRUMALAISWAMY, K. & CHINNA RAJAN, A.M. (1976). Impaired nutrition of banana infested by nematodes. *Indian J. Hort.*, 33 : 41-43.
- VERLEUR, J.D. (1968). Regulation of carbohydrate and respiratory metabolism in fungal diseased plants or injury. Dans : Hirai, T., Hidaka, Z. & Uritani, I. (Ed.), *Phytopath. Soc. Jap., Tokyo* : 275-285.
- VESSEY, J.C. & RIVERA, J.A. (1981). Meristem culture of bananas. *Turrialba*, 31 : 162-163.
- VIGLIERCHIO, D.R. (1961). Attraction of parasitic nematodes by plant root emanations. *Phytopathol.*, 51 : 136-142.
- VIGLIERCHIO, D.R. (1987). Elemental distribution in tissues of plants heavily infected with nematodes. *Nematologica*, 33 : 433-450.
- VIGLIERCHIO, D.R. & CROLL, N.A. (1968). Host resistance reflected in differential nematode population structures. *Science*, 161 : 271-272.
- VIGLIERCHIO, D.R. & YU, P.K. (1968). Plant growth substances and plant parasitic nematodes. II. Host influence on auxin content. *Exp. Parasitol.*, 23 : 88-95.
- VILARDEBO, A. (1959). Note sur la lutte contre les nématodes du bananier en Guinée. *Fruits*, 14 : 125-126.
- VILARDEBO, A. (1960). Premiers essais de lutte contre les nématodes du bananier en Guinée Française. *IVth Int. Cong. of Crop Protection, Hamburg*.
- VILARDEBO, A. (1981). Applications des résultats de recherches de lutte contre la nématose du bananier due à *Radopholus similis* Cobb dans l'Ouest Africain. *Nematologica*, 11 : 193-206.
- VILARDEBO, A. (1984). Problèmes scientifiques posés par *Radopholus similis* et *Cosmopolites sordidus* en cultures bananières des zones francophones de production. *Fruits*, 39 : 227-233.

- VON LOESECKE, H.W. (1950). *Bananas. Chemistry, physiology, technology*. Economic crops. Kertesz Ed.
- VUYLSTEKE, D. & DE LANGHE, E. (1985). Feasibility of *in vitro* propagation of bananas and plantains. *Trop. Agric.*, 62 : 323-328.
- WALLACE, H.R. (1961a). Browning of chrysanthemum leaves infested with *Aphelenchoides ritzemabosi*. *Nematologica*, 6 : 7-16.
- WALLACE, H.R. (1961b). The orientation of *Ditylenchus dipsaci* to physical stimuli. *Nematologica*, 6 : 222-236.
- WALLACE, H.R. (1974). The influence of root-knot nematode, *Meloidogyne javanica* on photosynthesis and on nutrient demand by roots of tomato plants. *Nematologica*, 20 : 27-33.
- WALLACE, H.R. (1987a). A perception of tolerance. *Nematologica*, 33 : 419-432.
- WALLACE, H.R. (1987b). Effects of nematode parasites on photosynthesis. Dans : Veech, J.A. & Dickson, D.W. (Ed.), *Vistas on nematology* : 253-259.
- WANG, E.L.H. & BERGESON, G.B. (1974). Biochemical changes in root exudate and xylem sap of tomato plants infected with *Meloidogyne incognita*. *J. Nematol.*, 6 : 194-202.
- WEHUNT, E.J. & EDWARDS, D.I., 1968. *Radopholus similis* and other nematode species on banana. Dans : Smart, Jr., G.C. & Perry, V.G. : *Tropical Nematology*. Gainesville : University of Florida Press, pp.1-19.
- WEHUNT, E.J., HUTCHISON, D.J. & EDWARDS, D.I. (1965). Reaction of *Musa acuminata* to *Radopholus similis*. *Phytopathol*, 55 : 1082.
- 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.
- WEISHER, B. (1959). Experimentelle Untersuchungen über die Wanderung von Nematoden. *Nematologica*, 4 : 172-186.
- WHEATHERHEAD, M.A., BURDON, J. & HENSHAW, G.G. (1979). Effects of activated charcoal as an additive to plant tissue culture media : part II. *Z. Pflanzenphysiol.*, 94 : 399-405.
- WHITE, P.R. (1943). *A handbook of plant tissue culture*. Jacques Cattel Press (Ed.), Landcaster, Pennsylvania.
- WHITEHEAD, A.G. (1959). *Hoplolaimus angustalatus* n. sp. (*Hoplolaiminae* : *Tylenchida*). *Nematologica*, 4 : 99-105.
- WHYTE, E.B. (1978). Comparative assessment of nematode populations in twelve banana cultivars. *An. Rep., Banana Board, Jamaica* : 34-35.
- WIESER, W. (1955). The attractiveness of plants to larvae of root-knot nematodes. I. The effect of tomato seedlings and excised roots on *Meloidogyne hapla* Chitwood. *Proc. Helm. Soc. Wash.*, 22 : 106-112.
- WILCOX, D.A. & LORIA, R. (1986). Water relations, growth, and yield in two snap bean cultivars infected with root-knot nematode *Meloidogyne hapla* (Chitwood). *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 111 : 34-38.
- WILCOX-LEE, D.A. & LORIA, R. (1987a). Effects of nematode parasitism on plant-water relations. Dans : Veech, J.A. & Dickson, D.W. (Ed.), *Vistas on nematology* : 260-266.
- WILCOX-LEE, D.A. & LORIA, R. (1987b). Effects of soil moisture and root-knot nematode, *Meloidogyne hapla* (Chitwood), on water relations, growth, and yield in snap bean. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 112 : 629-633.
- WILSKI, A. & GIEBEL, J. (1966). β -glucosidase in *Heterodera rostochiensis* and its significance in resistance of potato to this nematode. *Nematologica*, 12 : 219-224.
- WRIGHT, J.O. (1959). A note on pruning of bananas with 2,4-dichlorophenoxyacetic acid. *Trop. Agric. (Trinidad)*, 36 : 285.
- YAMADA, T. (1987). Lipid peroxydation during the development of Pinewilt disease. *Ann. Phytopath. Soc. Japan*, 53 : 523-530.
- YOSHIHARA, T., YAMAGUSHI, K. & SAKAMURA, S. (1982). A lignan-type stress compound in potato infected with nematode (*Globodera rostochiensis*). *Agric. Biol. Chem.*, 46 : 853-854.
- YU, P.K. & VIGLIERCHIO, D.R. (1964). Plant growth substances and plant parasitic nematodes. I. Root-knot nematodes and tomato. *Exp. Parasitol.*, 15 : 242-248.
- 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. mediterr.*, 11 : 107-114.

- ZACHEO, G. & BLEVE-ZACHEO, T. (1987). Stimulation of respiratory pathways in tomato roots infested by *Meloidogyne incognita*. *Physiol. Mol. Plant Pathol.*, 30 : 461-466.
- 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.
- ZACHEO, G., BLEVE-ZACHEO, T. & PRICOLO, G. (1987). Metabolic changes in enzyme levels in potato roots infested by potato cyst-nematodes, *Globodera pallida* (Pa3) and *Globodera rostochiensis* (Ro1). *Nematol. medit.*, 15 : 293-302.
- ZACHEO, G., LAMBERTI, F., ARRIGONI-LISO, R. & ARRIGONI, O. (1977). Mitochondrial protein-hydroxyproline content of susceptible and resistant tomatoes infected by *Meloidogyne incognita*. *Nematologica*, 23 : 471-476.
- ZACHEO, G. & MOLINARI, S. (1987a). Relationship between root respiration and seedling age in tomato cultivars infested by *Meloidogyne incognita*. *Ann. appl. Biol.*, 111 : 589-595.
- ZACHEO, G. & MOLINARI, S. (1987b). Changes in oxygen uptake of mitochondria from susceptible and resistant tomato roots infested by *Meloidogyne incognita*. *Nematol. medit.*, 15 : 315-321.
- ZACHEO, G., MOLINARI, S. & PACODA, D. (1988). Hydroxyproline-rich proteins and peroxydases in tomato roots infested by root-knot nematode. *Nematol. medit.*, 16 : 235-237.
- ZACHEO, G., PRICOLO, G. & BLEVE-ZACHEO, T. (1988). Effect of temperature on resistance and biochemical changes in tomato inoculated with *Meloidogyne incognita*. *Nematol. medit.*, 16 : 107-112.
- ZAROOGIAN, G.E. & BECKMAN, C.H. (1968). A comparison of cell wall composition in banana plants resistant or susceptible to *Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense*. *Phytopathol.*, 58 : 733-735.
- ZEM, A.C., ALVES, E.J., LORDELLO, L.G.E. & MONTEIRO, A.R. (1981). Susceptibilidade das bananeiras Prata e Mysore aos nematoides *Radopholus similis* e *Helicotylenchus multicinctus*. *Anais da E.S.A. "Luiz de Queiroz"*, 38 : 569-577.
- ZEM, A.C. & LORDELLO, L.G.E. (1981). Meloidoginose da bananeira (sintomas e susceptibilidade de cultivares). *Anais da 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.
- ZUCKERMAN, B.M. (1971). *Gnotobiology*. Dans : Plant parasitic nematodes. III. Cytogenetics, host-parasite interactions and physiology. Zuckerman, B.M., Mai, W.F. & Rohde, R.A. (Ed.), *Acad. Press, New York & London*.

LISTE DES ILLUSTRATIONS

Pages

FIGURES

Figure 1 :	Représentation schématique d'un bananier à la fructification et de ses rejets (Champion, 1963).	19
Figure 2 :	Morphologie des nématodes <i>Radopholus similis</i> , <i>Helicotylenchus multicinctus</i> et <i>Hoplolaimus pararobustus</i> .	27
Figure 3 :	Phases de la photosynthèse (Lafond <i>et al.</i> , 1988).	32
Figure 4 :	Etape respiratoire mitochondriale (Lafond <i>et al.</i> , 1988).	34
Figure 5 :	Voies de biosynthèse des composés phénoliques (Goodman <i>et al.</i> , 1986).	45
Figure 6 :	Diagramme des régulations enzymatiques possibles intervenant dans la relation plante-nématode.	54
Figure 7 :	Agencement des générations successives des rejets d'un bananier.	73
Figure 8 :	Schéma des différents prélèvements et analyses effectués sur un plant de bananier.	86
Figure 9 :	Evolution du taux d'enracinement <i>in vitro</i> à l'obscurité.	93
Figure 10 :	Méthode d'isolement des champignons et d'extraction des nématodes d'une même nécrose.	105
Figure 11 :	Infestation racinaire en nématodes endoparasites selon le type de sol.	105
Figure 12 :	Répartition des nécroses racinaires selon le type de sol (%).	106
Figure 13 :	Evolution de la pénétration des nématodes dans les racines de bananier des variétés Poyo et Gros Michel.	114
Figure 14 :	Densités des populations (nombre de nématodes par gramme de tissu frais) après deux mois d'infestation.	116
Figure 15 :	Niveaux des populations (nombre de nématodes par plant) après deux mois d'infestation.	118
Figure 16 :	Répartition des nématodes selon le type de racine et la zone racinaire.	119
Figure 17 :	Incidence de <i>R. similis</i> sur les surfaces foliaires de plants de bananiers inoculés aux quatre effectifs suivants : 0, 1000, 5000, 10000.	129
Figure 18 :	Incidence de <i>R. similis</i> sur la proportion longueur/largeur des feuilles de plants de bananiers inoculés aux quatre effectifs suivants : 0, 1000, 5000, 10000.	130
Figure 19 :	Incidence d' <i>H. multicinctus</i> sur les surfaces et la proportion longueur/largeur des feuilles de plants de bananiers inoculés aux quatre effectifs suivants : 0, 1000, 5000, 10000.	134
Figure 20 :	Incidence d' <i>H. pararobustus</i> sur les surfaces foliaires de plants de bananiers inoculés aux quatre effectifs suivants : 0, 1000, 5000, 10000.	137
Figure 21 :	Incidence d' <i>H. pararobustus</i> sur la proportion longueur/largeur des feuilles de plants de bananiers inoculés aux quatre effectifs suivants : 0, 1000, 5000, 10000.	138
Figure 22 :	Influence des nématodes sur les concentrations des pigments photosynthétiques suivants : chlorophylle a, chlorophylles a+b, carotènes totaux.	159
Figure 23 :	Influence des nématodes sur la composition minérale des feuilles des bananiers Poyo et Gros Michel.	160
Figure 24 :	Influence des nématodes sur la composition en matière organique des feuilles des bananiers Poyo et Gros Michel.	162
Figure 25 :	Influence des nématodes sur la concentration racinaire en indols des variétés Poyo et Gros Michel.	163
Figure 26 :	Influence des nématodes sur la concentration racinaire en phénols totaux des variétés Poyo et Gros Michel.	165
Figure 27 :	Evolution des activités enzymatiques en fonction du temps.	167
Figure 28 :	Evolution des activités enzymatiques en fonction du tampon et du pH.	168
Figure 29 :	Evolution des activités enzymatiques en fonction du volume d'extrait racinaire.	169
Figure 30 :	Cinétique des activités enzymatiques en fonction des concentrations en substrat.	170

Figure 31 :	Influence des nématodes sur les activités peroxydase racinaires des variétés Poyo et Gros Michel.	171
Figure 32 :	Influence des nématodes sur les activités polyphénol oxydase racinaires des variétés Poyo et Gros Michel.	172
Figure 33 :	Influence des nématodes sur les activités phénylalanine ammonia-lyase et tyrosine ammonia-lyase racinaires des variétés Poyo et Gros Michel.	174
Figure 34 :	Hypothèses des voies privilégiées du métabolisme phénolique sur les variétés Poyo et Gros Michel.	192
Figure 35 :	Hypothèses des voies métaboliques activées par <i>R. similis</i> sur les variétés Poyo et Gros Michel.	193
Figure 36 :	Evolution de la densité racinaire et de la section des racines sur des bananiers dont le système foliaire des rejets surnuméraires est intact, éliminé, substitué par une hormone.	203
Figure 37 :	Evolutions cumulées des populations de <i>R. similis</i> dans les racines et dans le rhizome des organes : - d'un bananier dont les rejets surnuméraires sont intacts. - intacts d'un bananier dont les rejets surnuméraires ont été défoliés. - défoliés.	204
Figure 38 :	Evolutions cumulées des populations d' <i>H. multincinctus</i> après défoliation simple ou défoliation suivie d'un hormonage dans les racines des organes : - d'un bananier dont les rejets surnuméraires sont intacts. - intacts d'un bananier dont les rejets surnuméraires ont été défoliés. - défoliés.	205
Figure 39 :	Evolutions cumulées des populations de <i>R. similis</i> dans les racines et dans le rhizome des organes : - d'un bananier dont les rejets surnuméraires sont intacts. - intacts d'un bananier dont les rejets surnuméraires ont été défoliés et hormonés. - défoliés et hormonés.	206
Figure 40 :	Interprétation de l'évolution des foyers d'infestation sur bananiers après la défoliation des rejets surnuméraires.	207
Figure 41 :	Interprétation de l'évolution des foyers d'infestation sur bananiers après la défoliation des rejets surnuméraires et à leur hormonage.	208

TABLEAUX

Tableau 1 :	Position du genre <i>Musa</i> dans les monocotylédones (Chadefaud & Emberger, 1960; Simmonds, 1960).	15
Tableau 2 :	Evolution des <i>Eumusa</i> (Stover & Simmonds, 1987).	17
Tableau 3 :	Synonymes des variétés Poyo et Gros Michel (Von Læseke, 1960; Champion, 1967; Stover & Simmonds, 1987).	22
Tableau 4 :	Composition des milieux de micropropagation du bananier.	69
Tableau 5 :	Composition du substrat pour l'acclimatation et l'élevage en serre des vitro-plants de bananier.	71
Tableau 6 :	Effets du complexe acide naphthalène acétique/benzyladénine sur la multiplication axénique des pousses de bananier.	92
Tableau 7 :	Influence du milieu nutritif et de l'obscurité sur la croissance et l'enracinement axénique des pousses de bananier.	93
Tableau 8 :	Effectifs moyens des populations de nématodes extraits du milieu nutritif et des racines 80 jours après leur inoculation sur pousses de bananier cultivées <i>in vitro</i> .	95
Tableau 9 :	Analyse physico-chimique des sols de bananeraie sur lesquels se sont déroulées les prospections.	104
Tableau 10 :	Répartition par type de sol des nécroses racinaires contenant à la fois nématodes et champignons (%).	107

Tableau 11 :	Taux de multiplication des populations de nématodes après deux mois d'infestation.	119
Tableau 12 :	Répartition des stades de <i>R. similis</i> selon les milieux (sol, racines et rhizomes) infestés.	120
Tableau 13 :	Répartition des stades d' <i>H. multincinctus</i> selon les milieux (sol et racines) infestés.	121
Tableau 14 :	Répartition des stades d' <i>H. pararobustus</i> selon les milieux (sol et racines) infestés.	121
Tableau 15 :	Incidences de <i>R. similis</i> sur le développement végétatif des vitro-plants de bananiers Poyo et Gros Michel.	132
Tableau 16 :	Incidences d' <i>H. multincinctus</i> sur le développement végétatif des vitro-plants de bananiers Poyo et Gros Michel.	135
Tableau 17 :	Incidences d' <i>H. pararobustus</i> sur le développement végétatif des vitro-plants de bananiers Poyo et Gros Michel.	139
Tableau 18 :	Analyse physico-chimique du sol de la station ORSTOM d'Adiopodoumé (Côte d'Ivoire).	197

PLANCHES PHOTOGRAPHIQUES

Planche 1 :	Micropropagation du bananier.	99
Planche 2 :	Elevage monoxénique des nématodes sur pousses de bananier.	101
Planche 3 :	Association nématodes-champignons sur racines de bananier.	111
Planche 4 :	Histologie d'une racine primaire non parasitée de bananier Poyo (coupe transversale).	143
Planche 5 :	Histologie de racines de bananier Poyo parasitées par <i>R. similis</i> .	145
Planche 6 :	Histologie de racines de bananier Poyo et Gros Michel parasitées par <i>R. similis</i> .	147
Planche 7 :	Histologie de racines de bananier Poyo parasitées par <i>H. multincinctus</i> .	149
Planche 8 :	Histologie de racines de bananier Poyo et Gros Michel parasitées par <i>H. multincinctus</i> .	151
Planche 9 :	Histologie de racines de bananier Poyo et Gros Michel parasitées par <i>H. pararobustus</i> .	153
Planche 10 :	Histologie d'une racine de bananier Poyo parasitée par <i>R. similis</i> et abritant un champignon dans le cylindre central.	155
Planche 11 :	Localisation des phénols dans les racines non parasitées de bananier Poyo.	179
Planche 12 :	Localisation des phénols dans les racines de bananiers.	181
Planche 13 :	Localisation des phénols dans les racines de bananiers Poyo parasitées par <i>H. multincinctus</i> .	183
a :	cellules à phénols situées dans le cylindre central (coupe transversale).	
b :	nécroses et cellules à phénols situées dans le parenchyme cortical externe (coupe transversale).	
Planche 14 :	Localisation des polyphénol oxydases dans les racines non parasitées de bananier Poyo.	185
Planche 15 :	Localisation des polyphénol oxydases dans les racines parasitées de bananiers.	187
Planche 16 :	Lignification des tissus racinaires parasités.	189

Abréviations des planches :

ep = épiderme; ecp = parenchyme cortical externe; lcp = parenchyme cortical lacunaire; icp = parenchyme cortical interne; c = cylindre central; en = endoderme; pc = péricycle; mp = parenchyme médullaire; xv = vaisseaux du xylème; sx = xylème scalariforme; ph = phloème; ca = cavité; nu = noyau; cyt = cytoplasme; v = vacuole; n = nématode; e = œufs; sp = spicules; ps = point de pénétration; g = globules; f = champignon; phc = cellule à phénols; lw = parois lignifiées.

RESUME

La pathologie du bananier (*Musa acuminata*, groupe AAA) due aux nématodes *Radopholus similis*, *Helicotylenchus multicinctus* et *Hoplolaimus pararobustus* est étudiée sur les variétés Poyo (sous-groupe Cavendish) et Gros Michel (sous-groupe Gros Michel). Elle est décrite d'une part par l'étude du développement *in vitro* et *in vivo* des populations de ces parasites, d'autre part par l'étude *in vivo* de l'incidence des nématodes sur la croissance des bananiers et sur deux fonctions du métabolisme (absorption minérale et organique, et photosynthèse). Certains aspects du métabolisme phénolique intervenant en réaction au parasitisme, et l'étude de l'impact nutritionnel de la plante sur le développement des populations de nématodes sont considérés. Les résultats indiquent que la relation hôte-parasite est spécifique de ses deux composantes : la variété Gros Michel est moins sensible à *R. similis* que la variété Poyo, et le comportement variétal vis à vis d'*H. multicinctus* et *H. pararobustus* est identique entre les deux variétés. La sensibilité est liée à la compatibilité physiologique entre l'hôte et le parasite : après infestation par *R. similis*, la variété Gros Michel renforce son métabolisme phénolique, alors qu'aucune des deux variétés ne réagit, ou très peu, à *H. multicinctus* et *H. pararobustus*. Le parasitisme du bananier est lié aux relations nutritionnelles : une mauvaise activité physiologique de la plante perturbe le développement des foyers de *R. similis*, alors qu'elle ne gêne pas la multiplication d'*H. multicinctus*.

MOTS CLES : nématodes; bananier; relations hôte-parasite; élevage monoxénique; nécroses racinaires; physiopathologie; sensibilité variétale; *Radopholus similis*; *Helicotylenchus multicinctus*; *Hoplolaimus pararobustus*.

SUMMARY

The pathology of banana (*Musa acuminata*, groupe AAA) caused by nematodes, *Radopholus similis*, *Helicotylenchus multicinctus* and *Hoplolaimus pararobustus* is studied on Poyo (Cavendish sub-group) and Gros Michel (Gros Michel sub-group) varieties. *In vitro* and *in vivo* development of parasite populations, and *in vivo* effects of nematodes on banana growth and on mineral-organic absorptions and photosynthesis are discussed. On the other hand, stimulation of phenolic pathways in response of parasitism, and plant nutrition effects on nematode populations, are considered. Results show that the host-parasite relation is specific to its two components : Gros Michel is more resistant to *R. similis* than Poyo, and the two variety behaviors are the same related to *H. multicinctus* and *H. pararobustus*. The sensibility depends on the physiological compatibility between the host and the parasite : after *R. similis* infestation, the phenolic metabolism is intensified on Gros Michel, even though the two varieties do not react, or very slightly, to *H. multicinctus* et *H. pararobustus*. Banana parasitism depends on nutrition relations : a bad physiological plant activity disturbs the development of *R. similis* infection, even though *H. multicinctus* multiplication is not changed.

KEY WORDS : nematodes; banana; host-parasite relationships; monoxenic rearing; root necrosis; physiopathology; varietal sensibility; *Radopholus similis*; *Helicotylenchus multicinctus*; *Hoplolaimus pararobustus*.