

**POSSIBILITÉS ET LIMITES
DES SOLUTIONS GÉNÉTIQUES AUX AFFECTIONS
PROVOQUÉES PAR LES NÉMATODES
SUR LES CULTURES TROPICALES**

par M. Luc* et G. Reversat**

pasu dot 12

RÉSUMÉ

Les auteurs décrivent les particularités du parasitisme des nématodes envers les cultures tropicales : gravité des attaques, infestations simultanées par plusieurs espèces, fréquente prédominance des endoparasites migrateurs et des ectoparasites. Ces conditions rendent difficile la création de cultivars nématoto-résistants qui ne sont guère au point que vis-à-vis de certains nématodes sédentaires modifiant la structure cellulaire de l'hôte pour se nourrir. L'adaptation des cultivars nématoto-résistants venant de zones tempérées chaudes aux régions intertropicales pose elle aussi certains problèmes. Il est souhaité que les recherches fondamentales concernant les relations hôte-parasite puissent lever les obstacles ainsi évoqués à la création et à l'utilisation de cultivars nématoto-résistants qui représentent, dans l'absolu, la meilleure solution pour les grandes cultures tropicales.

SUMMARY

**POSSIBILITIES AND LIMITS OF THE GENETIC APPROACH
TO INFESTATIONS CAUSED BY NEMATODES ON TROPICAL CROPS**

The authors describe some characteristics of nematode parasitism in tropical crops i.e. severity of nematode attacks, simultaneous infestations by several species, frequent predominance of migratory endoparasitic and ectoparasitic species. Under these circumstances, it is difficult to select nematode resistant cultivars. Currently such cultivars are mainly known among sessile endoparasitic nematodes which modify the cellular structure of the host for feeding. In tropical areas, the use of nematode resistant cultivars obtained from temperate countries is questionable. Nevertheless it is hoped that a more fundamental approach of the host-parasite relationships will be able to overcome the above-mentioned obstacles to the development and use of resistant cultivars, which would provide the best solution for nematode control in the main tropical crops.

INTRODUCTION

Pourquoi une communication spécialement dévolue aux cultures tropicales ? Dans quelle mesure, concernant le thème de cette réunion, l'approche génétique de la lutte contre les nématodes phytoparasites, ces cultures diffèrent-elles des cultures des zones tempérées ? Les mêmes démarches scientifiques ne seraient-elles pas applicables dans l'un et l'autre cas ?

(*) Nématologiste de l'ORSTOM. Muséum national d'histoire naturelle, Laboratoire des vers, 61, rue de Buffon, 75005 Paris.

(**) Laboratoire de Nématologie, ORSTOM, 70-74, route d'Aulnay, 93140 Bondy.

C.R. Acad. Agri. de France, 1985, 71, n° 7, pp. 781-791, Séance du 22 mai 1985.

Fonds Documentaire IRD



010024344

Ce sont ces questions qui vont être abordées maintenant dans une courte communication qui vise moins à leur donner une réponse qu'à mettre en lumière les problèmes spécifiques s'attachant à la création de cultivars nématore-sistants dans le cas des plantes de grandes cultures, en zone intertropicale.

1. *Importance des nématodes phytoparasites en milieu tropical ; efficacité des traitements nématicides*

Une première particularité a trait à l'importance du parasitisme en milieu tropical. Il est bien connu que, concernant l'homme et les animaux, les maladies parasitaires y sont, par leur gravité et leur étendue, sans commune mesure avec ce qui est observé dans les pays tempérés, et ceci n'est pas uniquement, ni même principalement, dû aux différences dans les conditions d'hygiène, de nutrition ou d'amélioration du paysage rural. Il en est de même pour le parasitisme envers les végétaux. Les attaques de nématodes, en particulier, causent, sur les cultures tropicales, des dégâts beaucoup plus importants qu'en milieu tempéré.

Ceci a pour corollaire les succès immédiats remportés par les traitements nématicides à l'aide de produits chimiques : ainsi, pour nous limiter aux résultats récents des deux équipes de nématologistes de l'ORSTOM (Abidjan et Dakar), peut-on, par ces traitements, augmenter de 50 p.100 le rendement du riz cultivé à sec (14) et de 25 à 30 p.100 celui du riz inondé (8) en Côte-d'Ivoire, de 50 à 100 p.100 ceux de l'arachide du mil et du sorgho dans la zone sahélienne au Sénégal (17), de 30 à 70 p.100 celui de la canne à sucre en Haute-Volta (7), de 80 p.100 celui du maïs fourrager irrigué au Sénégal (30), de 100 à 200 p.100 celui de l'arachide en Haute-Volta (13), etc.

Certaines cultures doivent même obligatoirement être protégées contre les attaques de nématodes : c'est le cas du bananier qui, dans la quasi-totalité des zones de cultures, voit, par suite des attaques de nématodes, son rendement baisser inexorablement en dessous du seuil de rentabilité commerciale, 25 t/h en Côte-d'Ivoire (24). C'est le cas également de l'ananas dans la plupart des zones de culture (19), des *Citrus* en Californie notamment (4). Pour les bananiers du groupe *Sinensis*, l'arachide et les cultures associées au Sénégal, on peut considérer que les nématodes sont le principal facteur de réduction des rendements.

Cette pression parasitaire importante exercée par les nématodes sur les cultures tropicales est causée, ou favorisée, par l'absence d'hiver qui, dans les pays tempérés, déprime la

faune du sol. La longue saison sèche des zones sahéliennes ne joue pas ce rôle car les nématodes y survivent très aisément grâce à leur faculté d'entrer en anhydrobiose (12). Assez grave, cette situation atteint des pays où l'agriculture, loin d'être en surproduction comme dans bon nombre de pays développés de la zone tempérée, constitue bien au contraire l'instrument essentiel de la vie des populations tant pour leur nourriture que pour l'obtention des devises nécessaires aux importations (17).

Les nématodes peuvent donc constituer des obstacles très sérieux au développement des pays tropicaux essentiellement agricoles.

Les traitements chimiques, s'ils sont, comme nous l'avons vu, particulièrement efficaces sur bon nombre de cultures, posent néanmoins certains problèmes. Premièrement, même si rentables, ils sont chers et les produits étant importés, il faut une certaine disponibilité en devises. Deuxièmement, leur application n'est pas toujours techniquement à la portée de l'agriculteur local ; enfin, les produits en général les plus efficaces, les fumigants liquides, tels le DBCP (dichlorobromopropane), l'EDB (dibromure d'éthylène), sont interdits d'usage dans bon nombre de pays tempérés. Ceci se répercute sur les pays tropicaux qui, même s'ils continuent à autoriser ces produits, ont des difficultés à les obtenir et ne peuvent recevoir pour leur usage les secours financiers de certains "donateurs traditionnels", tels l'USAID ou la Banque mondiale. Ils se trouvent, de plus, en butte aux dénonciations des écologistes, toujours vigilants au sujet de l'emploi de tels produits.

Comment se fait-il donc que cette situation, combinant gravité des attaques de nématodes et existence de sérieux obstacles à la lutte chimique, n'ait pas amené à développer en priorité dans ces pays la sélection de cultivars résistant aux nématodes ?

Il y a à cela plusieurs raisons et de différents ordres.

2. Problèmes particuliers aux nématoses tropicales

2.1. Sous-estimation des dégâts

Tout d'abord, il faut reconnaître que, d'une manière générale, la nématologie tropicale accuse un certain retard sur les autres disciplines ressortissant à la défense des cultures, retard normal car, dans beaucoup de pays, elle n'a démarré que plus récemment. De ce fait, le créneau des relations

génétique-défense des cultures était dans bien des cas déjà occupé par les disciplines sœurs de la nématologie. De plus, les agronomes, généticiens ou généralistes, ne sont pas toujours attirés, ni même parfois très convaincus, par des dégâts qui ne sont pas spectaculaires et ne se révèlent dans toute leur ampleur qu'à l'occasion de traitements nématocides ; dans bien des cas d'ailleurs, on attribuera le succès de ceux-ci à d'autres causes qu'aux nématodes. Les champs d'arachide du Sénégal attaqués par divers nématodes, une rizière inondée infestée par *Hirschmanniella oryzae*, apparaissent normaux mais de rendement faible, ce que l'on reliera à la fameuse "fatigue des sols", bien connue des agronomes, et qui n'est en définitive qu'un aveu d'ignorance.

2.2. Les peuplements nématologiques

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*.

2.2.1. Infestations multiples

Il est très rare en effet, en milieu tropical, qu'une plante ne soit attaquée que par une seule espèce de nématode. Certes, en milieu tempéré, on rencontre aussi un cortège d'espèces secondaires associées plus ou moins lâchement à l'espèce principale. Mais, en milieu tropical, il est souvent très difficile de séparer espèce principale et espèces secondaires. Deux cas concrets nous permettront de comprendre pourquoi de telles situations rendent très difficile la création et surtout l'utilisation de cultivars némato-résistants.

En Côte-d'Ivoire et en Haute-Volta, pas moins de dix genres, certains représentés par plusieurs espèces, parasitent la canne à sucre (6). Cette situation se retrouve dans toutes les zones de culture de la canne, mais genres et espèces ne seront pas toujours les mêmes. Certes, on retrouve à peu près partout divers nématodes galligènes (*Meloidogyne* spp.), des *Pratylenchus*, des *Tylenchorhynchus* s. lato, mais ceux-ci peuvent être accompagnés de nématodes à kyste (*Heterodera*), de divers ectoparasites (*Criconemella*, *Xiphinema*, *Paratylenchus*). Il est très difficile de définir une stratégie de sélection dans de telles conditions, car si, par exemple en Haute-Volta, les parasites principaux paraissent être les *Meloidogyne* et les *Pratylenchus* (6), en Afrique du Sud ce sont les *Xiphinema* qui causent le maximum de dégâts (34). Un cultivar résistant à une de ces espèces se verra immédiatement atta-

qué par des espèces présentes dans le sol qui se substitueront à l'espèce ainsi éliminée.

En Extrême-Orient, les racines du riz inondé sont gravement attaquées à la fois par différents *Hirschmanniella* et par *Meloidogyne graminicola* (5), tandis que les parties aériennes le sont par *Ditylenchus angustus* (35).

2.2.2. Compétitions

Pour d'autres cultures, il a pu être défini une véritable compétition entre deux espèces ou groupes d'espèces. C'est le cas de l'ananas en Côte-d'Ivoire. Au début des plantations industrielles, il y a un peu plus de trente ans, différents *Meloidogyne* étaient les parasites les plus graves et les plus répandus (19); l'utilisation en rotation d'une plante-piège pour ces nématodes, la crotalaire, a significativement réduit les attaques de *Meloidogyne*, mais *Pratylenchus brachyurus* s'y est substitué qui constitue maintenant un problème majeur (19). Dans l'hypothèse donc où on aurait pu mettre au point des cultivars d'ananas résistants aux *Meloidogyne*, ils auraient subi le même sort. Dans le cas des bananiers, l'espèce la plus fréquente, très dangereuse, est *Radopholus similis*, mais peuvent se substituer différents *Pratylenchus*. De nombreuses autres cultures sont dans des situations analogues, et la mise au point de cultivars résistants, qui ne peut concerner qu'une espèce (ou quelques espèces d'un seul genre) et dans la mesure où elle serait possible, n'apporterait qu'un répit passager aux attaques de nématodes. Il existe même des cas où des espèces peu abondantes, considérées comme des parasites peu dangereux, peuvent dans certaines conditions faire de graves dégâts; c'est le cas par exemple de *Criconemella onoensis*, décrit de Côte-d'Ivoire; il y est fréquent mais sans conséquence alors qu'en Louisiane et au Texas (21) et plus récemment à l'Île Maurice (10), il semble constituer un obstacle sérieux à la culture du riz inondé.

2.2.3. Variabilité géographique des peuplements

Ces observations, que nous pourrions multiplier, montrent que, pour une culture donnée, dans une région limitée, les infestations multiples rendent déjà difficile la création de cultivars némato-résistants lesquels devaient être doués d'une certaine polyvalence; l'emploi de ces mêmes cultivars dans d'autres régions où le spectre parasitaire est différent compliquera encore le problème. Ceci supposerait d'ailleurs que pour chaque cas parasitaire puissent être créés des cultivars résistants à chaque espèce ou groupe d'espèces et que ces diverses résistances puissent ensuite être combinées. La situation

est en fait beaucoup moins favorable, ce que nous allons examiner maintenant.

3. Les groupes biologiques de nématodes phytoparasites

Nous avons raisonné jusqu'ici comme si l'obtention de cultivars résistants était aussi facile, ou aussi difficile, quel que soit le nématode en cause. Ce n'est apparemment pas le cas. Comme preuve indirecte nous pouvons citer un ouvrage bibliographique traitant de la némato-résistance chez les plantes (2) ; publié en 1978, il comporte 1371 références ; sur ce nombre, 562 concernent les genres *Meloidogyne* et 436 les *Heterodera s.lato* (*Heterodera*, *Globodera* et *Punctodera*), soit pour ces deux groupes réunis, 998 références, ou 72,8 p.100 du total de celles-ci. Certes les recherches de génétique sur la résistance aux nématodes sont plus développées dans les pays tempérés où les *Heterodera s. lato* représentent un danger beaucoup plus grand que dans les zones intertropicales et ceci peut expliquer en partie l'abondance des travaux concernant ce groupe ; mais les *Meloidogyne* sont beaucoup plus répandus et font des dégâts beaucoup plus graves dans les pays chauds. La raison de ce déséquilibre n'est donc pas à chercher dans une opposition entre laboratoires tropicaux et laboratoires tempérés. Elle tient essentiellement, pensons-nous, au mode de relation hôte-parasite qui peut notablement différer d'un groupe biologique à l'autre (15).

3.1. Les nématodes radiculaires sédentaires

Les *Heterodera*, et les genres voisins de nématodes à kyste, les *Meloidogyne*, ou nématodes cécidogènes des racines, et un certain nombre de genres moins importants économiquement sont groupés dans la famille des Heteroderidae. Les représentants de cette famille sont caractérisés par des femelles globuleuses, sédentaires à l'intérieur des racines. Les sécrétions salivaires du nématode induisent au voisinage de sa partie antérieure la transformation des cellules de la racine en une ou plusieurs "cellules géantes" appelées aussi "cellules de transfert". Il s'agit de très grosses cellules, à protoplasme dense, comportant soit plusieurs noyaux de taille normale, soit un seul noyau de très grande taille. Ces cellules de transfert constituent une sorte de placenta drainant dans le végétal les substances nutritives nécessaires au nématode qui les y pompe grâce à la puissante musculature de son oesophage. Or il semble bien que ce mode de nutrition, impliquant une transformation chimique des tissus végétaux, ouvre la possibilité d'incompatibilités biochimiques d'origine généti-

que et que le couple hôte-parasite puisse ainsi offrir prise à la sélection de cultivars résistants (15). Ainsi, comme nous l'avons vu plus haut, la plupart des succès dans cette recherche des variétés résistantes concernent les nématodes impliquant soit des espèces du genre *Heterodera* soit des espèces du genre *Meloidogyne* (2).

Toutefois cette sédentarisation du parasite n'implique pas obligatoirement la possibilité d'obtention de cultivars résistants. Ainsi aucun *Citrus* n'a pu être sélectionné, qui soit résistant à *Tylenchulus semipenetrans*, agent du *slow decline* (4). La situation est similaire pour les *Rotylenchulus*, nématodes polyphages très dangereux dans certains pays tropicaux (Philippines, Ghana).

3.2. Les nématodes radicales endoparasites migrants

A l'opposé, il faut classer le groupe dit des "endoparasites migrants", qui sont en quelque sorte des prédateurs internes.

Ces nématodes, toujours filiformes, peuvent pénétrer dans les racines à n'importe quel stade de leur développement (juvéniles ou adultes) ; ils vident le contenu cellulaire en progressant de proche en proche à l'intérieur du parenchyme radiculaire. Les réactions de l'hôte sont limitées (cellules brunies, phénols) et il n'y a en tout cas aucun phénomène d'adaptation au parasite comme dans le cas des Heteroderidae. On comprend aisément que, dans des cas de ce type, la sélection génétique trouve peu de prise.

Or un très grand nombre de nématodes tropicaux répandus et dangereux se classent dans ce deuxième groupe. Citons dans une liste bien loin d'être exhaustive : les dix-sept espèces d'*Hirschmanniella* qui parasitent le riz inondé dans toutes les régions tropicales du globe et dont l'espèce la plus répandue est *H. oryzae* (33) ; les divers *Pratylenchus*, qui attaquent la canne à sucre, l'ananas, le caféier *arabica*, les ignames, le bananier (23) ; *Scutellonema cavenessi* sur arachide, mil, sorgho, haricot-niébé au Sénégal (17) ; *S. bradys* sur igname en Afrique et dans les Caraïbes (20) ; *Radopholus citrophilus* sur les divers Citrus (22) ; *R. similis* sur bananier (24).

Pour tous ces nématodes, aucun cultivar résistant n'a pu être mis au point, bien que, pour les deux derniers cas cités, les recherches développées en Floride et en Amérique Centrale aient fait l'objet d'un effort soutenu pendant des dizaines d'années. De même, plusieurs dizaines de variétés de riz ont été testées pour leur éventuelle résistance vis-à-vis de *Hirsch-*

manniella oryzae tant en Inde (18), qu'en Afrique (3) ou en Corée (27), sans aucun succès. Certes, on voit apparaître dans la littérature, de temps en temps, une note préliminaire où tel ou tel cultivar "se présente comme" résistant à tel ou tel de ces nématodes et "donne de sérieux espoirs" (16, 26); ces espoirs doivent être déçus car on n'entend généralement plus parler de ces sélections et, en tout cas, aucune d'entre elles n'a-t-elle jamais été commercialisée.

3.3. *Les nématodes radicales ectoparasites*

Cette situation est la même également pour un troisième groupe biologique de nématodes, les ectoparasites.

Ceux-ci peuvent être libres dans le sol et ne venir piquer les racines que de temps en temps, ou bien être fixés par leur stylet ou même la partie avant du corps, de manière plus ou moins continue. Dans l'un ou l'autre cas ce groupe contient des espèces dangereuses dont les différents transmetteurs de virus (Trichodoridae et Longidoridae), certains nématodes parasites du riz tels que *Criconemella onoensis* (21) ou parasite de la canne à sucre tels *Trichodorus christei* (1). Pour aucun de ces nématodes non plus des cultivars résistants n'ont pu être sélectionnés.

3.4. *Les nématodes des parties aériennes*

Cette distinction entre groupes biologiques de nématodes, pour autant qu'elle soit valable, ne paraît pas pouvoir s'appliquer aux nématodes qui parasitent les parties aériennes des plantes. Ceci est dû au fait que la nature exacte de la relation nutritionnelle semble, dans ce cas, encore mal connue. On note cependant que des cultivars de luzerne résistants à *Ditylenchus dipsaci* parasites des tiges ont pu être obtenus (9), ce qui laisse un espoir de succès pour la sélection de variétés de riz résistantes à *Ditylenchus angustus*, grave parasite des tiges du riz en Extrême-Orient (35). De même, ont pu être sélectionnées des variétés de riz résistantes à l'agent de la maladie du *white tip*, *Aphelenchoides besseyi*, qui sévit en Asie, à Madagascar et en Afrique (11).

4. *Utilisation des cultivars résistants aux Meloidogyne en milieu tropical*

Les succès de la sélection de cultivars résistants aux nématodes concernent donc principalement des nématodes qui sévissent en zone tempérée. Beaucoup de ces problèmes, notamment ceux concernant les *Heterodera*, ne constituent pas actuellement en zone tropicale des problèmes majeurs.

Par contre, il est intéressant d'envisager en milieu tropical, où les *Meloidogyne* représentent un facteur limitant du développement des cultures maraîchères, l'utilisation des variétés résistantes mises au point en zone tempérée. Ceci permettrait aux exploitants maraîchers de ces pays de maîtriser rapidement la rentabilité de ces cultures destinées à la consommation locale (équilibre nutritionnel), à l'exportation en frais à contre-saison vers les pays tempérés (source de revenus) et à la conserverie (baisse des importations).

L'utilisation de ces cultivars résistants, qui se répand petit à petit, se heurte cependant à des difficultés inhérentes au milieu. Tout d'abord existe le problème évoqué plus haut que constituent les infestations multiples ; cependant, en culture maraîchère les *Meloidogyne* sont généralement prépondérants et les espèces associées peu dangereuses. Une autre difficulté est liée au fait que la résistance est très souvent brisée par une température des sols dépassant 30°C (15), ce qui est loin d'être exceptionnel. D'autre part, l'usage continu de cultivars résistants provoque une mutation adaptative du nématode, qui devient capable de se multiplier sur les cultivars résistants : il s'agit des "races B" ou races "brisant" la résistance (31). Il a été démontré récemment, et cela constitue un nouveau danger, qu'il existe en zone intertropicale des races B spontanées (28). Ceci est peut-être en relation avec les conditions générales de l'agriculture en milieu tropical. En laissant de côté le cas des cultures mixtes ou associées, dont on imagine aisément quels problèmes parasitaires elles posent, il est rare qu'un champ dévolu à une seule plante soit parfaitement propre : de nombreuses adventices sont présentes, des arbres, des arbrisseaux restent en place qui vont ainsi constituer des foyers naturels de prolifération des nématodes et des systèmes de réinfestation continue (36) ; il est fort possible que des races B naissent et se développent sur cette végétation naturelle pour s'attaquer ensuite aux végétaux "résistants" qui seront cultivés à leur voisinage.

Malgré ces obstacles, l'utilisation de cultivars résistants aux *Meloidogyne* se développe, encore que lentement, dans les pays tropicaux. Mais, pour éviter l'apparition précoce des races B, ils font en général partie d'un schéma de lutte intégrée dont un exemple peut être fourni par les cultures maraîchères du Sénégal (29). Dans le cas de fortes infestations du terrain, à un traitement nématicide à haute dose succèdera la culture d'une plante piège, soit l'arachide (25), soit le fonio (32) pour ramener l'infestation du sol au plus bas niveau possible ;

puis seront cultivés successivement, un cultivar résistant (tomate), des plantes peu sensibles (chou, oignon), enfin des plantes sensibles pour lesquelles les cultivars résistants n'existent pas ou sont inadaptés. Ce schéma demeure valable tant qu'une race B n'aura pas apparu. Le problème majeur de tels programmes de lutte intégrée est d'arriver à convaincre le petit cultivateur de son efficacité. Mais c'est là une question qui sort du champ de la recherche.

CONCLUSION

En résumé, et en conclusion, on peut constater que l'agriculture tropicale, à laquelle les nématodes occasionnent des pertes beaucoup plus importantes que dans les pays tempérés, n'a pas reçu jusqu'à présent des généticiens les secours qu'elle pouvait attendre pour la création de cultivars nématorésistants. On peut constater aussi, et cela est plus grave, que le pronostic de succès de telles mises au point est quelque peu sombre.

Cela ne signifie pas que de telles recherches doivent être abandonnées. L'enjeu est trop important. Les cultivars résistants constituent en effet un moyen de lutte aisée, ne modifiant en rien les séquences du travail agricole, peu coûteux et non polluant.

Mais nous pensons que pour la majorité des cas, la solution ne sera pas trouvée sur le terrain. Elle est maintenant dans les mains des chercheurs dont la démarche plus fondamentale permettra, peut-être, de démonter les mécanismes des relations hôte-parasite et donc de troubler ceux-ci. C'est pourquoi les équipes attachées à ces problèmes dans les pays tempérés portent également les espoirs des agricultures tropicales.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

1. APT W.S., KOIKE H. 1962 - *Phytopathology*, 52, 798-801.
2. ARMSTRONG J.M., JENSEN H.J., 1978 - *Indexed bibliography of nematode resistance in plants*. Sta. Bull. 639. Oregon State University, Corvallis USA.
3. BABATOLA J.O., 1979 - *Nematologica*, 9, 123-128.
4. BAINES R.C., VAN GUNDY S.D., DU CHARME E.P., 1978 - In : *The Citrus Industry, vol. IV, Crop Protection* (W. Reuther, E.C. Calavan, and G.E. Carman, eds). University of California Division of Agricultural Science, pp. 321-345.
5. BRIDGE J., PAGE S.L.J., 1982 - *Revue Nématol.*, 5, 225-232.
6. CADET P., MERNY G., 1978 - *Revue Nématol.*, 1, 53-62.
7. CADET P., QUÉNÉHERVÉ P., MERNY G., 1982 - *Revue Nématol.*, 5, 205-209.
8. CADET P., QUÉNÉHERVÉ P., 1982 - *Revue Nématol.*, 5, 93-102.
9. CAUBEL G., 1983 - *Agronomie*, 3, 94.
10. CHINAPPEN M., - Communication personnelle.
11. CRALLEY E.M., 1952 - *Arkans. Fm. Res.*, 1, 6.
12. DEMEURE Y., 1980 - *Revue Nématol.*, 3, 283-289.

13. DHÉRY M., GERMANI G., GIARD A. - 1976 - Cah. ORSTOM, sér. Biol., (1975), 161-167.
14. DIOMANDÉ M., 1984 - Revue Nématol., 8, 57-63.
15. DROPKIN V.H., 1980 - *Introduction to plant nematology*. New-York, John Wiley & Sons.
16. FORD H.W., FEDER W.A., 1964 - *Circ. Fla. Univ. agric. exp. Stn.*, N° S151, 8 pp.
17. GERMANI G., BAUJARD P., LUC M., 1985 - La lutte contre les nématodes dans le bassin arachidier sénégalais. Paris, ORSTOM.
18. GOKULAPALAN C., NAR M.C., 1983 - *Int. Rice. Res. Newsletter*, 8, 4.
19. GUÉROUT R., 1975 - *Pest. art. new. sum.*, 21, 123-140.
20. GUIRAN G. de, 1971 - In : *Les nématodes des cultures*. Paris, INRA, ACTA.
21. HOLLIS J.P., 1977 - *Nematologica*, 23, 71-78.
22. HUETTEL R.N., DICKSON D.W., KAPLAN D.T., 1984 - *Proc. Helm. Soc. Wash.*, 51, 32-35.
23. LOOF P.A.A., 1978 - *Vaxtskyddsrapporter*, Jordbruk, 5, 50 pp.
24. LUC M., VILARDEBO A., 1961 - *Fruits*, 16, 205-219 et 261-279.
25. NETSCHER C., 1975 - *C.R. Acad. Agric. Fr.*, 60, 1332-1339.
26. OSBORNE R.E., 1963 - *J. agric. Soc. Trin. Tobago*, 63, 35-45.
27. PARKS J.S., HAN S.C., LEE Y.B., 1970 - *Res. Rep. Office Rural Develop. Korea, Pl. Environm.*, 13, 93-98.
28. PROT J.C., 1984 - *Revue Nématol.*, 7, 23-28.
29. PROT J.C., 1984 - *Les nématodes parasites des cultures maraichères*, Paris, ORSTOM.
30. REVERSAT G., GERMANI G., 1985 - *Revue Nématol.*, 8, (sous presse).
31. RIGGS R.D., WINSTEAD N.N., 1969 - *Phytopathology*, 49, 716-724.
32. SARR E., PROT J.C., 1985 - *Revue Nématol.*, 8, (sous presse).
33. SHER S.A., 1968 - *Nematologica*, 14, 243-275.
34. SPAULL V.W., 1981 - *Phytophylactica*, 13, 175-179.
35. TAYLOR A.L., 1969 - In : *Nematodes of tropical crops*. St Albans (G.B.), CAB : 264-268.
36. TAYLOR D.P., NETSCHER C., GERMANI G., 1978 - *Pl. Dis. Rept.*, 62, 276-277.

MUTUALITÉ AGRICOLE

*Union des Caisses Centrales
de la Mutualité agricole*

8-10, rue d'Astorg, Paris-8^e