

LES NEMATODES DU GENRE *MELOIDOGYNE*, PARASITES DE CULTURES TROPICALES

PAR

G. DE GUIRAN et C. NETSCHER *

SOMMAIRE

	Page
INTRODUCTION	151
I. — CYCLE	153
Sexualité et reproduction	156
II. — SYMPTOMES	157
A. — Symptômes locaux (racines)	157
B. — Symptômes généraux (parties aériennes). Dégâts causés aux plantes	160
C. — Complexes pathogènes	162
III. — SYSTÉMATIQUE	163
Cytologie	165
IV. — RÉPARTITION ET ÉVENTAIL DES PLANTES HOTES	166
V. — PLANTES RÉSISTANTES	168
VI. — ÉCOLOGIE DU PARASITE	170
A. — Phase exophyte	170
1° Survivance aux conditions défavorables	170
2° Éclosion des œufs	171
3° Comportement de la larve libre de deuxième stade	173
4° Attraction par les racines	173
B. — Phase endophyte	175
C. — Conclusion	176
VII. — MÉTHODES DE LUTTE	177
A. — Méthodes biologiques	177
B. — Méthodes prophylactiques	177
C. — Méthodes physiques	178
D. — Méthodes culturales	178
E. — Méthodes chimiques	180

INTRODUCTION

Si les nématodes phytoparasites dans leur ensemble n'ont acquis droit de cité dans la pathologie végétale que depuis une vingtaine d'années, le groupe bien délimité que

* Laboratoire de Nématologie, Centre O.R.S.T.O.M. d'Adiopodoumé, B.P. 20, Abidjan (Côte d'Ivoire).

constituent ceux appartenant au genre *Meloidogyne* est connu depuis beaucoup plus longtemps, non seulement des spécialistes de la défense des cultures, mais des cultivateurs eux-mêmes. Ils le doivent à deux particularités : les symptômes facilement identifiables qu'ils provoquent et leur grande ubiquité.

Les *Meloidogyne* ou « nématodes des racines noueuses » (« root-knot nematodes » des anglo-saxons) entraînent en effet sur les racines des plantes qu'ils parasitent, la formation de renflements caractéristiques ou galles, très facilement reconnaissables et qui peuvent envahir tout le système racinaire en cas d'attaque prononcée. Ils sont de plus extrêmement répandus : on les rencontre dans toute la zone intertropicale et dans les régions tempérées chaudes (pays circum-méditerranéens, par exemple) et il est pratiquement impossible de cultiver une plante sensible dans toutes ces régions sans qu'elle soit atteinte par les *Meloidogyne*. Certaines espèces remontent même assez au Nord en Europe et on les trouve fréquemment dans les serres des pays tempérés froids.

Mais ces caractères n'auraient pas suffi à les faire si bien connaître s'ils ne présentaient un réel danger pour l'agriculture. Les dégâts causés par les *Meloidogyne* sont en effet très importants. Bien que peu de données exactes soient disponibles, les chiffres suivants donnent une idée des pertes causées par ces nématodes.

En 1964, des attaques très graves de *Meloidogyne incognita* ont causé des pertes de \$ 1 000 par acre (CFA 685 000 par ha) aux cultures de pommes de terre dans certaines régions de Caroline du Sud (SCITTERLY & FASSULIOTIS, 1965). Des traitements nématicides ont augmenté les rendements de coton cultivé en terrain infesté par *Meloidogyne* de 50 % en Californie (RASKI & ALLEN, 1953). En Rhodésie, les rendements de tabac sont diminués de 5 à 10 % sur terrains vierges, de 20 à 40 % sur terrain laissé en jachère après culture de tabac, et de 20 à 80 % sur terrains continuellement cultivés en tabac, si on ne traite pas le sol contre les nématodes (DAULTON, 1963).

Le nombre d'espèces végétales sensibles aux *Meloidogyne* est très élevé, non seulement parmi la flore spontanée, ce qui est sans doute la cause de leur ubiquité, mais aussi parmi les plantes tropicales cultivées. Fort heureusement, ces dernières ne présentent pas toutes une forte sensibilité et ne subissent donc pas toutes de dommage important. Mais le tabac, un grand nombre de plantes maraîchères, les Niébés (*Vigna sinensis* Endl.), certaines plantes textiles comme le Kenaf (*Hibiscus cannabinus* L.) sont tous fortement attaqués et paient un lourd tribut aux *Meloidogyne*. D'autres plantes présentent des symptômes moins apparents mais subissent néanmoins de sensibles pertes de récolte. Le problème *Meloidogyne* est donc un des problèmes phytosanitaires les plus aigus en milieu tropical et l'un de ceux pouvant limiter la production agricole, base du développement de ces régions.

Le présent article a précisément pour but d'informer ceux qui, dans les pays francophones, œuvrent à l'amélioration de cette production, spécialement dans le domaine phytosanitaire. Il ne constitue pas une mise au point exhaustive des connaissances acquises sur les nématodes du genre *Meloidogyne*. Ses auteurs ont cherché à mettre l'accent sur leur importance agronomique et sur ce qui, dans leur biologie, peut avoir, présentement ou dans l'avenir, des conséquences sur le plan pratique. Il pourra ainsi constituer une base de référence pour les articles qui seront ensuite rédigés sur les nématodes parasites des cultures tropicales, et dans lesquels le problème *Meloidogyne* devra être abordé.

I. — CYCLE (Fig. 1)

Les femelles adultes de *Meloidogyne* pondent des œufs réunis par une substance gélatineuse en une masse à l'intérieur de laquelle on peut trouver des œufs à tous les stades de leur développement, depuis le stade unicellulaire jusqu'aux larves prêtes à éclore. Le développement d'un œuf entre ces deux stades, prend de sept à neuf jours à 28 °C. Pendant cette période, les nématodes subissent une première mue et les larves qui éclosent sont donc des larves de deuxième stade.

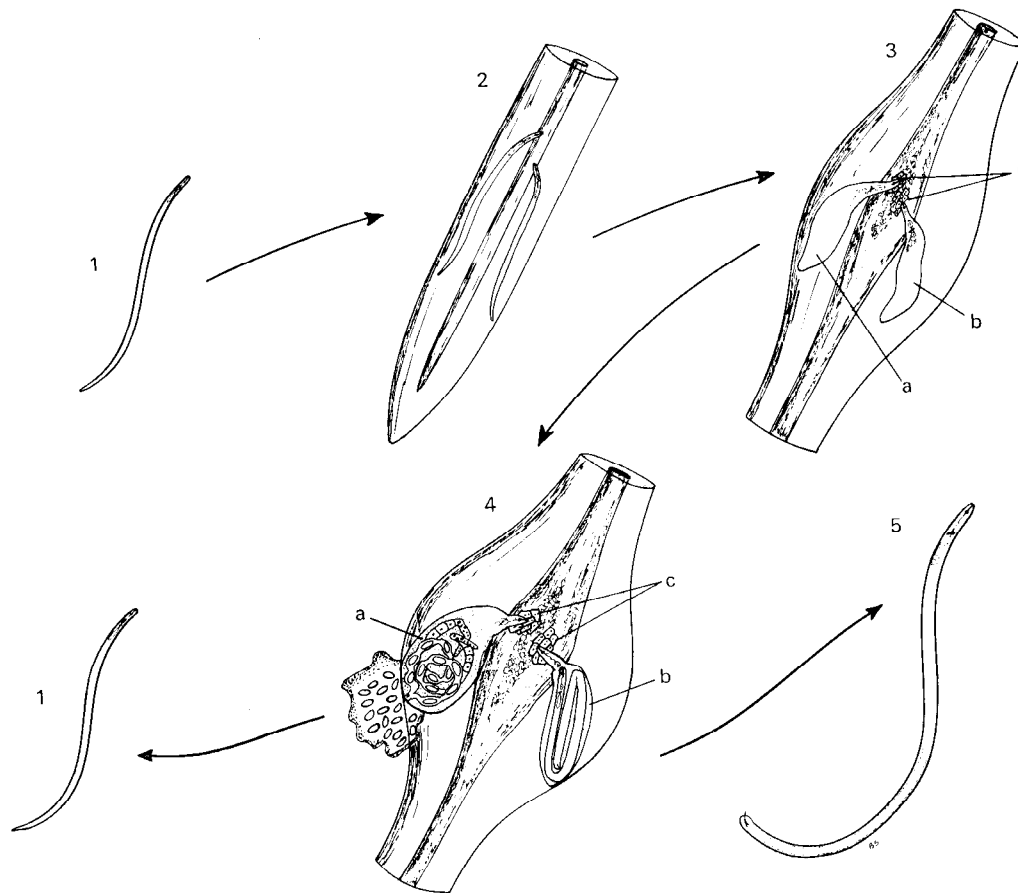


FIG. 1. — Cycle schématisé des *Meloidogyne*. — 1. Larve libre de deuxième stade ; 2. Larve de deuxième stade ayant pénétré dans une racine en croissance ; 3. Galle en début de formation : a-b : larves de deuxième stade renflées ; c : cellules géantes ; 4. Galle contenant : a : femelle adulte ayant pondu ses œufs dans la substance gélatineuse ; b : mâle adulte pelotonné dans les enveloppes larvaires ; c : cellules géantes ; 5. Mâle adulte ayant recouvré sa liberté.

Ces larves (fig. 2 A) sont vermiformes, pointues à l'extrémité postérieure, d'une longueur variant de 0,3 à 0,5 mm et d'environ 10 μ de diamètre. Leur cavité générale est occupée presque totalement par le système digestif qui comprend la bouche, s'ouvrant à l'extrémité antérieure, l'œsophage occupant environ le 1/3 antérieur du corps, puis l'intestin débouchant dans le rectum qui s'ouvre à l'extérieur par l'anus, situé à peu de distance de l'extrémité postérieure. La bouche contient un stylet creux protractile qui sert à percer les cellules végétales.

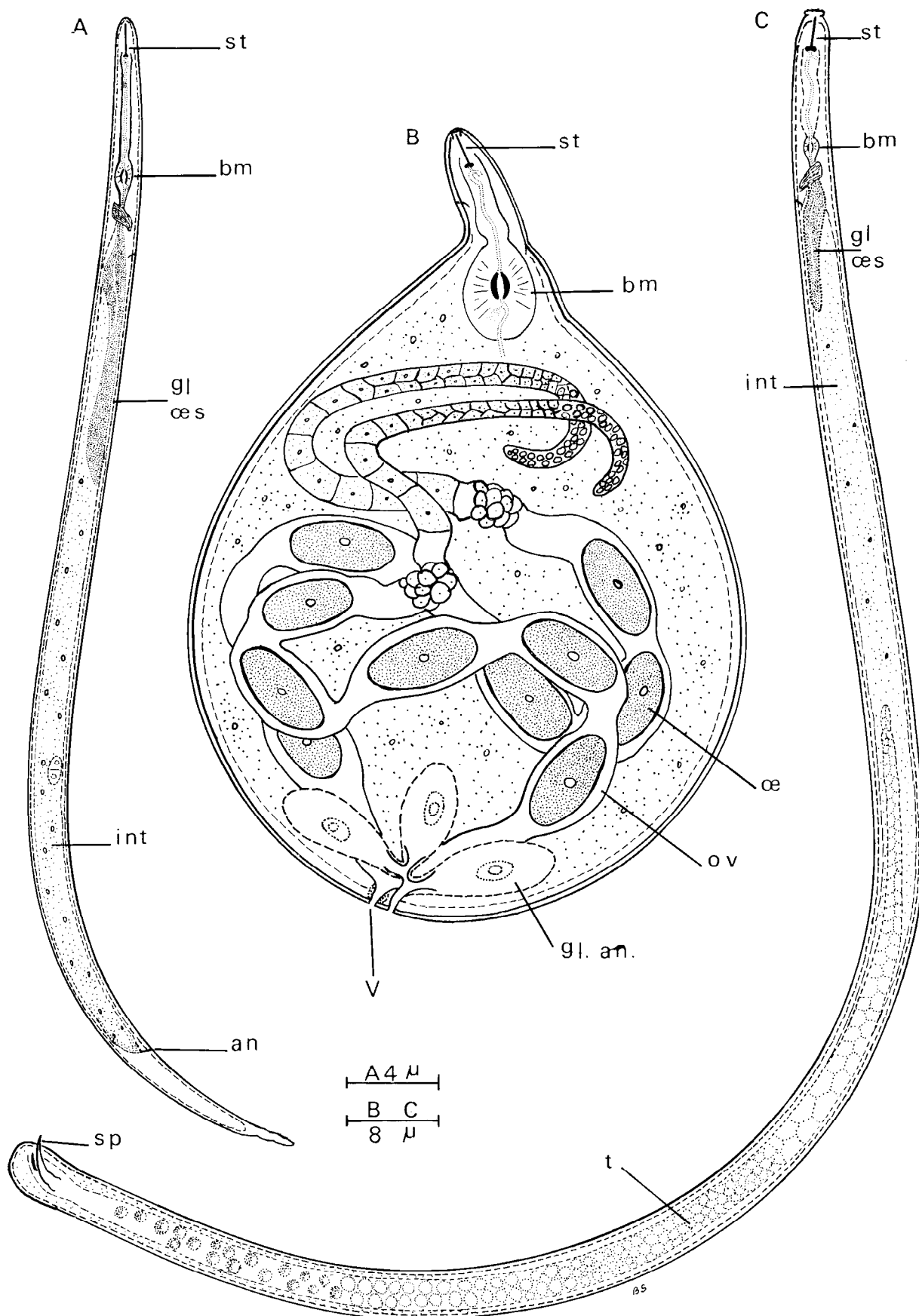


FIG. 2. — *Meloidogyne* sp. A : larve de deuxième stade (stade libre) ; B : femelle adulte ; C : mâle adulte ; an. : anus ; bm : bulbe médian de l'œsophage ; gl. an. : glandes anales ; gl. œs. : glande basale de l'œsophage ; int. : intestin ; œ. : œuf ; ov. : ovaire ; sp. : spicules copulateurs ; st. : stylet ; t. : testicules ; v. : vulve.

L'œsophage est traversé par un canal relié en avant au stylet et débouchant en arrière dans l'intestin. Il comprend d'avant en arrière : un bulbe médian musclicarisé et muni d'une valve, et une partie basale glandulaire. Cette dernière renferme trois glandes : une glande dorsale débouchant en arrière du stylet et deux glandes subventrales débouchant derrière la valve du bulbe médian. Aux deux tiers de la longueur se trouve un primordium génital composé de deux cellules.

Une fois écloses les larves se déplacent dans le sol. Les *Meloidogyne* étant des parasites obligatoires, elles ne peuvent continuer leur cycle et parvenir au stade adulte que si elles peuvent pénétrer à l'intérieur des racines d'une plante hôte. Elles parviennent au voisinage de ces racines par un mécanisme qui sera étudié dans le chapitre consacré à l'écologie du parasite. Elles se groupent généralement autour de la zone sous-apicale des racines en croissance où elles se nourrissent pendant quelques temps sur les cellules dont elles détruisent la paroi par l'action de leur stylet ; elles peuvent alors pénétrer dans les tissus. Le point de pénétration attire souvent d'autres larves et une pénétration massive a lieu à cet endroit.

Ayant pénétré dans la racine, les larves se déplacent à la fois intracellulairement et intercellulairement. Elles parviennent ainsi au voisinage du cylindre central le long duquel elles s'immobilisent, la tête fichée dans le plérome.

LINFORD (1937, 1942) a observé la façon dont se nourrissent les larves. Ces dernières percent la paroi des cellules par des mouvements répétés du stylet, injectant des sécrétions œsophagiennes, puis, après quelques secondes de repos, aspirent le contenu prédigéré des cellules grâce à leur bulbe médian. Les larves se nourrissent ainsi sur les cellules épidermiques, puis sur les cellules corticales, enfin sur celles du cylindre central.

Elles provoquent des modifications anatomiques : déformation du tissu vasculaire, apparition de « cellules géantes », polynuclées, hypertrophie des cellules corticales, le tout aboutissant à la formation des galles caractéristiques, dont la genèse sera étudiée plus loin (cf. symptômes).

Le développement de *M. javanica* a été étudié très en détail par BIRD (1959) dans les racines de tomate. Bien que la durée de ce développement dépende de l'espèce de nématode, de la plante-hôte et de sa physiologie et de facteurs externes comme la température, les différents stades se succèdent toujours de la même manière.

Pendant les deux premières semaines la superficie de la coupe longitudinale des larves est presque triplée. Après deux semaines les larves subissent une deuxième mue. Dans les quatre jours qui suivent, deux mues se font encore. Entre la 2^e et la 4^e mue, le stylet n'est pas présent et les nématodes ne peuvent pas se nourrir. Après la 4^e mue, les *Meloidogyne* ont atteint le stade adulte. Ils se sont alors transformés soit en mâle, soit en femelle. Le stylet est réapparu et les gonades se sont développées.

Les jeunes femelles restent en place et se nourrissent des cellules géantes situées autour de leur tête. Elles pénètrent ces cellules avec leur stylet et y injectent un liquide sécrété par la glande dorsale de l'œsophage. Le bulbe œsophagien aspire ensuite une partie du contenu de la cellule (LINFORD, 1937). Les femelles grossissent rapidement et commencent à pondre des œufs environ trois semaines après la pénétration dans la racine. Elles sont pyriformes à sphériques (fig. 2 B), longues de 500 à 1 200 μ et larges de 300 à 600 μ (sauf *M. brevicauda* qui dépasse largement ces dimensions). La plus grande partie du corps est occupée par les deux ovaires qui débouchent dans le vagin. Dans la partie postérieure six glandes se sont développées qui débouchent dans le rectum. Ces glandes produisent la substance gélatineuse dans laquelle les œufs sont englobés (MAGGENTI & ALLEN, 1960) et qui est émise par l'anus.

Les mâles (fig. 2 C) formés après la 4^e mue, sont pelotonnés à l'intérieur des enveloppes cuticulaires des stades précédents. Ils les percent avec leur stylet et quittent la racine pour se déplacer librement dans le sol. Ils sont vermiformes, longs de 0,8 à 2 mm, avec une queue arrondie. Ils renferment un ou deux testicules débouchant avec l'intestin dans un cloaque où se trouvent deux spicules, organes copulateurs qui font saillie à l'extérieur. Ils possèdent un stylet mais il est probable qu'il ne soit pas fonctionnel et que les mâles ne se nourrissent pas, mais vivent sur les réserves contenues dans la paroi de leur intestin.

Le cycle évolutif, en ce qui concerne les femelles, seules importantes du point de vue parasitisme, comprend donc deux phases : une phase sol ou *phase exophyle* qui va de la ponte à la pénétration des larves dans les racines et une *phase endophyle* qui comprend le développement et la reproduction à l'intérieur des tissus. Dans des conditions favorables le cycle total se déroule en trois ou quatre semaines.

Sexualité et reproduction.

Plusieurs auteurs ont démontré que des espèces de *Meloidogyne* peuvent se reproduire parthénogénétiquement : TYLER (1933a) et DROPKIN (1953), en inoculant des racines de plantes-hôtes avec une seule larve, ont obtenu des femelles avec des masses d'œufs qui contenaient des œufs viables.

Le rôle des mâles n'était pas très clair, mais on avait prouvé, chez les populations étudiées, que la présence des mâles n'était pas indispensable pour assurer à l'espèce sa reproduction. TYLER avait observé que les mâles se formaient en plus grand nombre dans les racines de tomates poussant dans des conditions défavorables ; DROPKIN constatait de son côté que les mâles étaient peu abondants dans des racines de variétés sensibles de soja tandis que dans celles de variétés plus résistantes, leur nombre augmentait par rapport à celui des femelles.

Dans une étude détaillée de l'expression du sexe chez *Meloidogyne* TRIANTAPHYLLOU (1960) a montré que dans les galles très peuplées, beaucoup de mâles étaient présents, mais que dans des racines peu infestées presque toutes les larves se développaient en femelles. Si des racines de tomates infestées sont séparées de la plante et incubées dans une atmosphère saturée d'eau, des larves femelles reconnaissables par la présence de deux gonades subissent un renversement de sexe et deviennent mâles. Ces mâles possèdent deux testicules tandis que les vrais mâles n'en possèdent qu'un. Chez *M. javanica* les mâles se forment en abondance sous des conditions défavorables pour les nématodes et des individus intersexués sont souvent observés.

DAVIDE et TRIANTAPHYLLOU (1967, a, b, 1968) ont démontré que la densité des populations, la température, la nutrition de la plante et l'application d'hydrazide maléique sur ses feuilles ont une influence sur l'expression du sexe chez *M. incognita*.

En général des conditions défavorables pour la plante induisent donc une augmentation dans le taux des mâles. Or, lorsque le nombre des mâles croît, celui des femelles doit décroître, ainsi, par conséquent, que la capacité de la population de se reproduire. La dynamique des populations est donc reliée directement aux conditions qui influent sur l'expression du sexe chez les nématodes.

En ce qui concerne le rôle des mâles dans la reproduction, TRIANTAPHYLLOU (1962) a observé que chez *M. javanica*, espèce parthénogénétique, des femelles fécondées par des mâles contenaient des œufs avec un spermatozoïde mais ce dernier était expulsé avec le globule polaire pendant la maturation de l'œuf. Cela indique que chez les espèces

parthénogénétiques comme *M. javanica*, l'amphimixie, ou réunion des noyaux mâle et femelle, n'a pas lieu, mais ce n'en est pas une preuve formelle et il n'est pas exclu que dans des cas très rares les mâles de ces espèces puissent être fonctionnels.

II. — SYMPTOMES

A. — Symptômes locaux (racines).

Le symptôme primaire, typique d'une infection par *Meloidogyne*, est la présence de galles sur les racines. Ces galles, malgré des différences de taille et de forme, ont toujours le même mode de formation et la même structure de base.

Dès son entrée dans la racine, la larve de deuxième stade provoque, par les sécrétions qu'elle expulse à travers son stylet, l'hypertrophie des cellules corticales. Elle migre ensuite vers la future zone vasculaire le long de laquelle elle vient s'immobiliser, la tête logée dans la partie externe de cette zone. Les quelques cellules entourant la tête de la larve, aux dépens desquelles elle se nourrit, subissent alors une série de modifications qui ont été décrites très en détail par CHRISTIE (1936). Ces cellules s'agrandissent en même temps que leurs noyaux se divisent par mitose, puis les membranes disparaissent entre plusieurs cellules adjacentes, avec coalescence des cytoplasmes. Ceci aboutit à la formation de « cellules géantes » plurinucléées dont BIRD (1962) a montré qu'elle ne pouvaient se former et subsister qu'avec un stimulus permanent émanant de la larve. Réciproquement, la larve ne peut se développer et parvenir à maturité qu'en présence de cellules géantes ; il est donc probable que c'est d'elles et d'elles seules que la larve tire les éléments nutritifs qui lui permettent d'accomplir son développement.

Dans une galle formée sur une jeune racine par une seule larve femelle de *Meloidogyne* (fig. 3) on trouve donc, au centre un renflement du cylindre central où les éléments vasculaires sont fortement déformés et qui contient de quatre à six cellules géantes entourant la tête de l'animal. La partie globuleuse du corps de la femelle est entourée par le parenchyme cortical qui a subi à la fois une hyperplasie et une hypertrophie cellulaires. L'extrémité postérieure de la femelle, où s'ouvre la vulve, affleure à la surface de la galle, et la masse gélatineuse englobant les œufs fait saillie à l'extérieur des tissus de l'hôte (fig. 3).

Les jeunes galles provoquées par les *Meloidogyne* peuvent être aisément distinguées des nodosités bactériennes des Légumineuses. Ces dernières sont situées sur le côté des racines dont elles peuvent être facilement détachées et leur contenu est blanc laiteux à rosâtre. Dans le cas des *Meloidogyne*, c'est la racine elle-même qui est renflée de façon grossièrement isodiamétrale. Lorsqu'on ouvre ces renflements à l'aide d'une fine lame, on peut apercevoir, au sein d'un tissu d'aspect et de turgescence normales, de petites perles blanchâtres, grosses comme une demi tête d'épingle, et qui sont les femelles adultes, renflées, du parasite.

La forme, la taille et l'aspect des galles peuvent varier selon leur âge, la nature de la plante-hôte et l'espèce de *Meloidogyne* en cause. Elles peuvent parfois être absentes malgré la présence de femelles gravides. La racine ne subit pas, dans ce cas, d'hypertrophie ; seules quelques cellules géantes peuvent être observées au point d'infection et la partie postérieure renflée du corps de la femelle est, comme la masse d'œufs, à l'extérieur des tissus.

De tels cas correspondent généralement à des attaques bénignes mais sont d'autant plus dangereux que, tout en assurant la multiplication du parasite, ils sont difficilement décelables. THORNE (1961) estime d'ailleurs qu'ils sont plus nombreux que les cas de parasitisme avec galles et que *M. incognita* peut, par exemple, tuer par milliers de jeunes plants de *Gossypium barbadense* malgré l'absence totale de galle. Il est en tout cas possible que ce mode d'attaque sans réactions tissulaires visibles soit responsable de la persistance du parasite à l'état endémique dans certains milieux. Ainsi les sols des savanes herbeuses de Côte d'Ivoire contiennent toujours un certain nombre de larves de *Meloidogyne* alors que les racines des graminées qui les peuplent paraissent totalement dépourvues de galles.

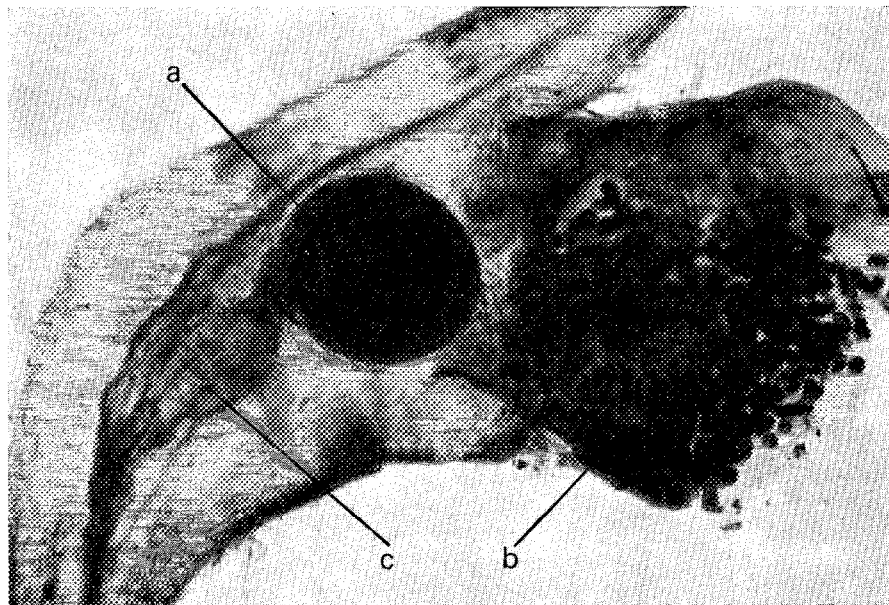


FIG. 3. — Galle provoquée par *Meloidogyne* sp. sur une jeune racine de tabac. Coloration par le bleu coton à froid (de Guiran, 1966 : *Nematologica* 12, 646). a : femelle ; b : masse d'œufs ; c : cellules géantes.

Mais généralement la gravité de l'attaque peut être évaluée d'après l'aspect des racines. Dans les cas bénins, seules les jeunes racines portent quelques galles disséminées. Plus l'attaque est grave plus les galles ont tendance à envahir les racines principales où elles finissent par fusionner tandis que le chevelu radiculaire tend à disparaître. Dans les cas très graves les racines sont réduites à quelques moignons boursoufflés (fig. 4).

Un indice d'infestation est souvent utilisé pour chiffrer le degré d'attaque d'une plante ou d'un ensemble de plantes par *Meloidogyne*. Il consiste à affecter le système radiculaire d'une valeur d'autant plus forte qu'il est plus atteint. L'appréciation personnelle joue évidemment un grand rôle dans l'établissement de cet indice, mais en étalant suffisamment l'échelle des valeurs on peut arriver à une évaluation assez précise et fidèle.

L'échelle suivante peut être utilisée :

0 pas de galles ;

2 quelques petites galles sur les racines secondaires ;

- 4 racines principales atteintes, chevelu abondant avec nombreuses galles ;
- 6 racines principales très atteintes, chevelu très peu abondant avec galles ;
- 8 pas de chevelu, racines principales entièrement couvertes de galles ;
- 1, 3, 5, 7 : valeurs intermédiaires.

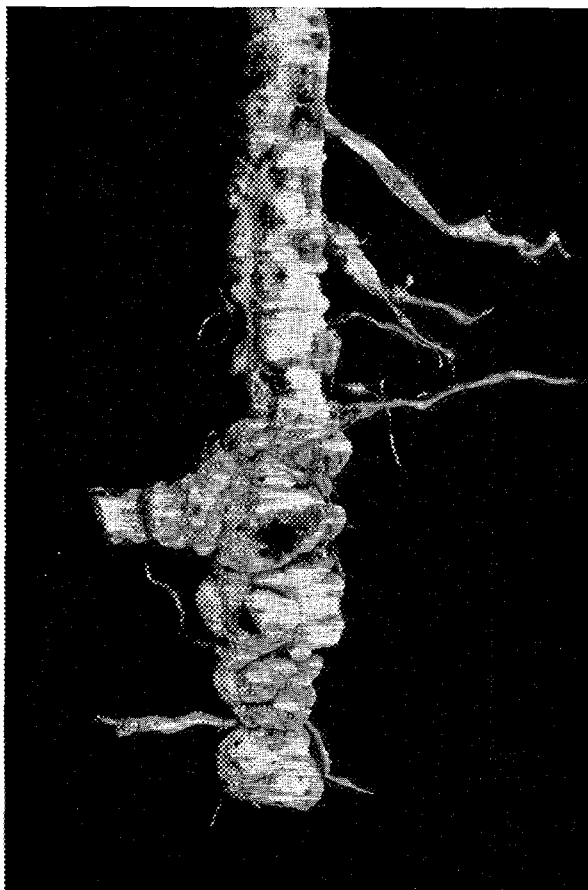


FIG. 4. — Pied de kénaf (*Hibiscus cannabinus* L.) fortement attaqué par *Meloidogyne*.

Cette méthode est particulièrement utile lorsqu'on veut mesurer la sensibilité moyenne d'une espèce végétale, soit en culture, soit lors d'un essai en pot ou au champ. Elle n'est pas d'une grande précision car elle ne fait que traduire quantitativement une estimation qualitative. Mais les méthodes purement quantitatives sont, soit aussi imprécises, soit trop compliquées pour une utilisation agronomique. Or ce qui compte est finalement de savoir dans quelle mesure une plante subit l'agression du parasite. L'indice d'infestation, qui fait intervenir l'abondance des galles et la réduction du système racinaire, donne une évaluation correcte de cette agression.

La taille des galles varie selon les plantes-hôtes. Elles sont d'autant plus volumineuses que la plante demeure longtemps en terre. Les galles croissent en effet avec les racines. Les premières femelles, ainsi que les œufs qu'elles ont pondus, sont englobés dans les tissus.

Certains de ces œufs éclosent et les larves issues de ces éclosions réinfectent la même galle qui peut donc contenir des individus à tous les stades, appartenant à plusieurs générations.

Chez certaines plantes pérennes comme le papayer, les galles peuvent atteindre jusqu'à dix centimètres de diamètre.

Chez les végétaux aux racines peu lignifiées, les galles volumineuses ont tendance à se craqueler en surface. Ces craquelures sont des portes d'entrées aux agents de pourriture secondaires qui envahissent le cortex et en provoquent la décomposition.

Les galles sont souvent accompagnées de modifications dans la croissance des racines. Lorsque les larves pénètrent en grand nombre à l'extrémité d'une jeune racine, il arrive très souvent que le méristème apical soit tué. Des ramifications se développent en amont et les racines prennent alors un aspect buissonneux. Si le sol est très infesté lorsqu'on sème ou repique une plante, les méristèmes apicaux sont systématiquement détruits et le système racinaire ne peut s'établir.

Chez les plantes à racines tubéreuses sensibles à *Meloidogyne*, le tubercule attaqué prend un aspect verruqueux et boursoufflé, parfois craquelé ; sa section permet d'apercevoir les femelles près de la surface. C'est le cas chez la pomme de terre et l'igname. Chez cette dernière plante, la présence du parasite lève la dormance des bourgeons et le tubercule se couvre de racines. Chez la carotte, les *Meloidogyne* provoquent une ramification du pivot.

Certaines plantes réagissent à l'entrée des larves par une nécrose des tissus. Se trouvant entourée de cellules mortes la larve ne peut se nourrir et continuer son développement. Il s'agit d'une réaction d'hypersensibilité qui rend en fin de compte la plante résistante au parasite.

B. — Symptômes généraux (parties aériennes).

Dégâts causés aux plantes.

Il n'existe pas, sur les parties aériennes, de symptômes spécifiques, traduisant sans doute possible le parasitisme de *Meloidogyne*. Il s'agit plutôt d'une déficience générale, consécutive d'une part à l'action du parasite qui modifie le métabolisme de la plante et en détourne une partie à son profit, mais surtout à la réduction du système racinaire qu'entraîne sa présence.

Cette réduction a pour première conséquence une diminution de l'alimentation minérale de la plante. La partie aérienne présente alors un aspect chétif : la croissance est retardée, les feuilles sont réduites et peuvent accuser des symptômes de déficience minérale (chlorose, décoloration, etc.). La floraison et, partant, la fructification, peuvent être fortement diminuées.

L'absence de chevelu racinaire entraîne en outre une perturbation dans l'alimentation en eau : la plante attaquée souffrira plus vite de la sécheresse en montrant des symptômes de flétrissement qui apparaissent sur l'ensemble du feuillage aux heures chaudes de la journée et disparaissent le soir. Si la sécheresse se prolonge, on peut assister à un dessèchement marginal des feuilles et à leur chute prématurée.

Tout ceci amène inmanquablement une diminution de rendement, quelle que soit la partie de la plante qui doit être récoltée. Cette diminution est fonction de la population qui vit aux dépens de la plante et qui tend évidemment à croître lorsqu'on cultive pendant plusieurs années une plante sensible sur un terrain infesté.

Or, il est peu de sols tropicaux qui soient dépourvus de *Meloidogyne*. Nous avons vu que les savanes guinéennes d'Afrique Occidentale sont toujours sporadiquement infestées

malgré l'apparente innocuité des graminées qui les peuplent. Il en est de même, à des rares exceptions près, pour tous les sols cultivables des régions tropicales et tempérées chaudes. Cette ubiquité du parasite tient essentiellement à son caractère polyphage. Nous avons signalé que les nématodes appartenant au genre *Meloidogyne* sans distinction d'espèces, parasitaient plus de deux mille espèces végétales. Les peuplements végétaux naturels ont donc de nombreuses chances de contenir une ou plusieurs espèces sensibles à *Meloidogyne*. Il s'établit cependant un équilibre et il est rare que les larves soient très abondantes dans les sols qui portent ces peuplements naturels.

Lorsque l'on défriche un de ces sols pour y installer une culture sensible, la population de *Meloidogyne* croît dans le sol d'autant plus vite que la plante, le sol et le climat sont plus favorables à sa multiplication. Cependant, sauf dans des cas exceptionnellement favorables, la première récolte est généralement bonne car si la population croît, la plante croît également et a toujours un appareil végétatif, et particulièrement un système racinaire, capable de supporter cette population. Ce qui détermine les dégâts n'est pas tant, en effet, le niveau de la population lui-même, que le rapport de cette population à la quantité de matière végétale disponible.

Plus ce rapport est élevé, plus les rendements ont tendance à baisser jusqu'à un niveau où un équilibre s'établit pour lequel la plante ne peut se développer davantage car le parasite l'en empêche, et la population ne peut continuer à croître faute de nourriture suffisante.

Les dégâts, au cours de la deuxième année de culture et des suivantes, dépendront :

— Des facteurs de multiplication du parasite pendant chaque campagne (plante, sol, climat) ;

— Des possibilités de conservation du parasite dans le sol entre chaque campagne.

Si la conjugaison de ces facteurs est moyennement favorable au parasite, la population croît lentement d'une campagne à l'autre et ce n'est qu'au bout de quelques années que les dégâts se font sentir.

Plus ces facteurs sont favorables au parasite, plus les dégâts apparaissent tôt.

Si, par suite d'une forte multiplication et d'une bonne conservation, le rapport de la population à la masse végétale offerte par les jeunes plants en début de campagne est trop élevé, la croissance des plants est stoppée. Ce phénomène peut se produire dès le début de la deuxième année. Les plants restent alors rabougris, avec un système racinaire réduit à un court pivot boursoufflé. Corrélativement, la population dans le sol a tendance à baisser en raison de ce faible développement végétatif et la récolte suivante peut être meilleure. Ceci peut expliquer qu'entre plusieurs années de récoltes moyennes, se situent une campagne catastrophique avec un arrêt précoce de végétation et une production pratiquement nulle.

Outre sa diminution en quantité que nous venons d'évoquer, la récolte peut également subir une dépréciation du fait des *Meloidogyne*. Cette dépréciation est surtout sensible lorsque la récolte porte sur la partie souterraine de la plante. Les pommes de terre boursoufflées, les tubercules d'ignames verruqueux et couverts de racines, les carottes bifurquées ou ramifiées voient leur valeur marchande fortement diminuée. L'aspect extérieur n'est pas le seul à être déprécié, la qualité du produit peut également être diminuée. La présence du parasite provoque chez la pomme de terre une hydrolyse de l'amidon qui donne aux tubercules un goût sucré peu apprécié. Chez le tabac les feuilles récoltées prématurément, pour éviter le dessèchement marginal, donnent un produit de mauvaise qualité. Enfin la malnutrition générale de la plante amène souvent une diminution de la taille des organes récoltés (tubercules, fruits, feuilles) qui nuit à leur commercialisation.

C. — Complexes pathogènes.

Dans certains cas les nématodes du genre *Meloidogyne* ne se contentent pas de nuire aux plantes par leur action spoliatrice directe : il leur arrive d'aggraver, par leur seule présence, l'action néfaste d'autres agents pathogènes sur les végétaux. On reconnaît ainsi aujourd'hui l'influence des *Meloidogyne* dans de nombreuses affections cryptogamiques ou bactériennes de plantes cultivées, aux premiers rangs desquelles figurent les « Wilts » à *Fusarium* (tomate, tabac, cotonnier, gombo, œillet, pois, mimosa, luzerne, *Vigna sinensis*). D'autres affections cryptogamiques sont également introduites ou favorisées par les *Meloidogyne* : fonte de semis du cotonnier due à *Fusarium oxysporum vasinfectum*, *Pythium debaryanum* et *Rhizoctonia solani* ; Wilt à *Verticillium* du cotonnier ; « Black Shank » du tabac dû à *Phytophthora parasitica* var. *nicotianae* ; pourritures des racines à *Phytophthora* chez le soja et à *Rhizoctonia solani* chez le tabac, pourriture du collet et des racines du gombo. Enfin une affection bactérienne est liée à ces nématodes : le flétrissement du tabac provoqué par *Pseudomonas solanacearum* (« Granville Wilt »).

Les premières indications sur le rôle possible des *Meloidogyne* dans ces affections vinrent des relations observées entre l'intensité des attaques de nématodes d'une part et la fréquence et la sévérité des maladies d'autre part. Des traitements nématicides, en même temps qu'ils diminuaient le nombre des galles, atténuaient l'intensité de la maladie. Enfin des inoculations expérimentales de champignons ou de bactéries se montraient beaucoup plus efficaces en présence de *Meloidogyne* qu'en l'absence de ce parasite.

Toutes ces maladies étant provoquées par des champignons ou des bactéries venant du sol et pénétrant dans la plante par les racines, il était logique de penser que le rôle des *Meloidogyne* consistait à leur ouvrir une porte d'entrée par les blessures qu'ils provoquent (piqûres ou voies de pénétration des larves, emplacement des femelles et des masses d'œufs, crevasses à la surface des galles). Ce mécanisme pouvait également expliquer que des variétés résistantes aux maladies deviennent sensibles en présence de *Meloidogyne*, ce dernier permettait aux champignons ou aux bactéries de franchir une « barrière » externe qui s'opposait seule à leur entrée dans les racines de ces variétés. LUCAS *et al.* (1955) constataient le même degré de Wilt sur une variété résistante de tabac lorsque *Pseudomonas solanacearum* était inoculé soit en présence de *Meloidogyne*, soit en blessant artificiellement les racines.

Il s'avéra cependant que dans d'autres cas le mécanisme était plus complexe. JENKINS et COURSEN (1957) brisaient la résistance de variétés de tomate au wilt fusarien par l'adjonction de *Meloidogyne* au *Fusarium* inoculé, ce que ne pouvait suffire à faire de simples blessures. La présence du nématode provoquait donc une transformation physiologique des tissus qui les rendait réceptifs au champignon.

On a cru un moment que cette transformation était limitée aux tissus hypertrophiés, la dégradation des protéines et des glucides provoquée par la présence de *Meloidogyne* libérant des molécules plus simples et plus facilement métabolisées par les champignons qui pouvaient donc coloniser ces tissus puis les vaisseaux ligneux adjacents. MELENDEZ et POWELL (1967) ont en effet montré que les cellules géantes, entre autres, étaient rapidement et complètement envahies par le mycelium du *Fusarium* responsable du Wilt du tabac qui vidait ces cellules de leur contenu.

Mais BOWMAN et BLOOM (1966) ont réussi à faire pénétrer le *Fusarium* agent du Wilt dans une partie des racines d'un pied de tomate résistant dont l'autre partie seule était inoculée par *Meloidogyne* (« split root technic »). Les transformations physiologiques provoquées par *Meloidogyne* et qui suppriment la résistance au champignon ne

sont donc pas localisées dans les galles mais concernent la plante dans son ensemble. Elles mettent d'ailleurs un certain temps à se manifester dans leur plénitude, puisque de nombreux auteurs signalent, comme PORTER et POWELL (1967) que les symptômes de Wilt du tabac sont beaucoup plus accentués lorsque le *Fusarium* est inoculé deux ou quatre semaines après *Meloidogyne* que lorsque les deux inoculations sont appliquées en même temps. Ces mêmes auteurs signalent également que le Wilt fusarien du tabac ne peut se manifester que lorsque les nématodes sont présents.

Les nématodes du genre *Meloidogyne* ne se contentent donc pas de favoriser l'introduction ou le développement dans une plante d'un autre agent pathogène virulent par lui-même, leur présence est parfois indispensable pour que cet agent soit actif. On peut alors parler de véritable synergie parasitaire.

D'autre part, le fait que la présence de ces nématodes suffise à supprimer la résistance d'une variété à un champignon montre combien ils doivent être pris en considération par les sélectionneurs qui cherchent à mettre au point de telles variétés qui ne seront véritablement résistantes à ces affections cryptogamiques que si elles les ont également aux *Meloidogyne*.

III. — SYSTÉMATIQUE

Tous les nématodes qui provoquent des galles sur les racines étaient autrefois, considérés comme appartenant à une seule espèce : *Heterodera marioni* Cornu. Les autres espèces du genre *Heterodera* n'induisaient pas la formation de galles, mais la paroi externe des femelles durcissait après leur mort, enfermant les œufs dans un organe de résistance aux conditions défavorables. Chez certaines de ces espèces, la femelle pondait également quelques œufs mais à l'extérieur dans une substance gélatineuse. Toutes avaient un éventail de plantes-hôtes restreint, généralement limité à une seule famille.

Heterodera marioni se distinguait des autres espèces du genre par plusieurs caractères : l'absence de formation de kystes à la mort de la femelle, la présence d'une masse d'œufs externe volumineuse, l'induction presque constante de galles sur les racines, enfin un éventail de plantes-hôtes très large : en 1953, on connaissait 1 865 espèces de plantes attaquées et ce nombre n'a fait que croître depuis.

Des observations sur le terrain avaient montré qu'à l'intérieur de l'espèce *Heterodera marioni* existait un certain nombre de races physiologiques. En effet il était possible de démontrer que des populations de différentes origines causaient des symptômes différents sur la même espèce de plante : sur quatorze populations différentes, trois seulement étaient capables de se reproduire sur arachide ; le cotonnier était fortement attaqué par une population et faiblement par trois autres (CHRISTIE & ALBIN, 1944).

A partir de ces observations, complétées par d'autres, CHITWOOD (1949) entreprit une étude morphologique afin de déceler si des différences morphologiques n'étaient pas associées avec des différences physiologiques. Il découvrit qu'il était possible de distinguer cinq espèces et une sous-espèce à l'intérieur de l'« espèce » *Heterodera marioni* qu'il plaçait dans le genre *Meloidogyne* Goeldi, restauré à cette occasion. Les caractères principaux utilisés dans cette étude étaient : la « plaque périnéale », la distance de la base du stylet au débouché de la glande œsophagienne dorsale et la taille et la forme du stylet chez les mâles et les femelles. La plaque périnéale est formée par des stries cuticulaires qui, chez les femelles, entourent la vulve et l'anus. L'ornementation que forment ces stries ressemble vaguement à une empreinte digitale (fig. 5). C'est un des plus importants

caractères pour déterminer les espèces de *Meloidogyne* et qui a servi de base à plusieurs études systématiques (TAYLOR *et al.*, 1953 ; FRANKLIN, 1965).

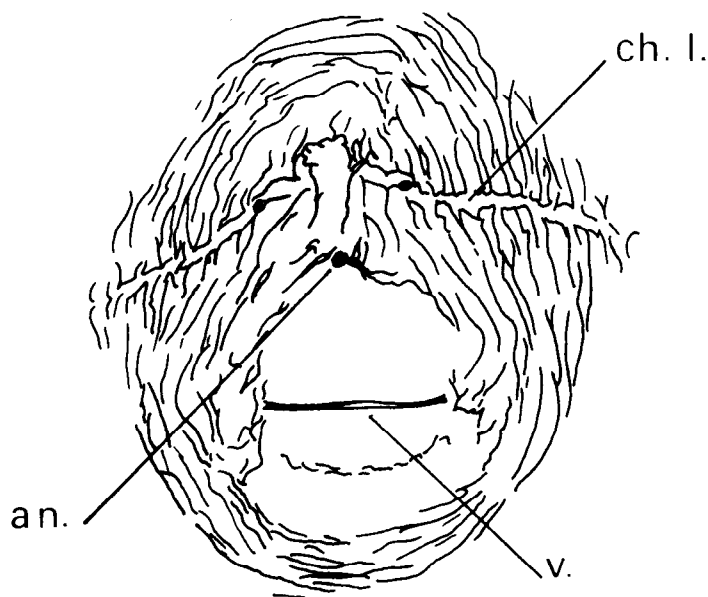


FIG. 5. — Ornementation cuticulaire de la région périnéale chez *Meloidogyne javanica*. an. : anus ; ch. l. : champ latéral ; v. : vulve.

Malheureusement, les plaques périnéales sont très variables à l'intérieur d'une espèce et se ressemblent souvent beaucoup d'une espèce à l'autre, si bien qu'il est parfois impossible de se prononcer sur une détermination si l'on ne dispose pas au minimum d'une dizaine de plaques périnéales. Les choses se compliquent encore du fait que plusieurs espèces sont parfois présentes dans un seul échantillon.

Plusieurs études ont été entreprises sur la variabilité des plaques périnéales à l'intérieur des espèces de *Meloidogyne*, avec des résultats contradictoires. DROPKIN (1953) étudie plusieurs populations descendant chacune d'une seule femelle. En aucun cas, un parent d'une espèce ne produit dans sa descendance d'individus pouvant être déterminés comme appartenant à une autre espèce. Les variations des plaques périnéales dans la descendance d'une seule larve sont en outre moins grandes que celles existant dans une population naturelle de la même espèce. DROPKIN en conclut que la forme générale et certains détails des plaques périnéales sont contrôlés par l'hérédité.

Les observations d'ALLEN (1952), qui constatait que dans la descendance d'une seule femelle de *Meloidogyne incognita* se trouvaient des femelles avec des plaques périnéales de *M. javanica*, sont en contradiction complète avec celles de DROPKIN. Les résultats de travaux mis en train au laboratoire de Nématologie d'Adiopodoumé par l'un des auteurs (C. N.) semblent jusqu'ici confirmer les observations de DROPKIN en ce qui concerne le caractère héréditaire de l'ornementation périnéale qui semble se transmettre de façon homogène d'une femelle à ses descendants. Cependant, il a été observé que cette ornementation était souvent intermédiaire entre celle de deux espèces différentes et que, dans quelques rares cas, le phénomène décrit par ALLEN pouvait se produire. Or, si l'on a pu reprocher à ALLEN la possibilité d'une contamination de ses cultures, en pots, par une

autre espèce de *Meloidogyne*, une telle contamination est impossible dans les travaux actuellement en cours qui se font exclusivement sur cultures de racines de tomates excisées poussant en tubes.

Les difficultés rencontrées dans l'utilisation des plaques périnéales ont conduit à la recherche d'autres caractères permettant d'étayer la différenciation des espèces. Dans une étude récente, WHITEHEAD (1968) a comparé les différents caractères des larves, mâles et femelles de vingt-trois espèces. Il a pu utiliser, pour différencier ces espèces, un certain nombre de caractères morphologiques et biométriques venant s'ajouter aux plaques périnéales, et il a construit une clé de détermination où les caractères les plus utilisés sont la plaque périnéale, la longueur totale des femelles et la longueur des larves.

Malheureusement, il a été constaté au laboratoire d'Adiopodoumé par l'un des auteurs (C. N.) que la longueur des larves se recouvre entre espèces différentes de *Meloidogyne* et il est possible qu'en étudiant un nombre de souches suffisamment grand de chaque espèce on constate qu'une transition continue existe entre espèces voisines pour la plupart des caractères considérés.

La situation taxonomique du genre *Meloidogyne* qui avait semblé clarifiée après le travail de CHITWOOD paraît donc maintenant de nouveau beaucoup moins claire. Il paraît souhaitable de l'étayer par des caractères physiologiques et cytologiques.

Cytologie.

Par des études cytologiques, TRIANTAPHYLLOU (1962, 63, 66, 69) a essayé d'obtenir une meilleure compréhension de la taxonomie du genre *Meloidogyne*. Si on classe selon un ordre croissant les nombres chromosomiques qu'il a comptés chez les différentes espèces, on obtient la série suivante : 30 - 31 - 34 - 36 - 41 - 43 - 44 - 45 - 46 - 48 - 51 et 54. Selon TRIANTAPHYLLOU, il s'agirait d'espèces différentes, caractérisées chacune par un certain degré de polyploïdie. La présence, chez ces espèces polyploïdes, de formes aneuploïdes, c'est-à-dire avec un ou plusieurs chromosomes en plus ou en moins, peut expliquer l'existence de cette série presque continue de nombres chromosomiques.

Les espèces polyploïdes à nombres chromosomiques élevés ont obligatoirement une reproduction parthénogénétique. La maturation des ovocytes se fait par une seule division mitotique sans réduction chromatique. Les ovocytes qui se développeront sans fécondation n'auront donc pas le nombre de chromosomes réduit.

Les trois espèces à nombre chromosomique faible : *M. hapla*, *M. naasi*, *M. graminicola*, se reproduisent différemment. La première division de maturation se déroule selon le mode classique : les chromosomes homologues s'apparient, forment des bivalents et le nombre chromosomique est réduit de moitié. Chez *M. hapla* la deuxième division de maturation se déroule de façon différente selon que l'ovocyte est fécondé ou non. S'il y a fécondation, un globule polaire est émis et le pronucleus ainsi formé fusionne avec le spermatozoïde pour fournir un œuf à $2n$ chromosomes qui entre en division. S'il n'y a pas fécondation, la division suit le même processus mais, à la télophase, les deux groupes comprenant n chromosomes fusionnent en un seul noyau qui contient donc $2n$ chromosomes. Selon qu'il y a eu ou non fécondation, la reproduction peut donc être amphimictique ou parthénogénétique. Les deux autres espèces *M. naasi* et *M. graminicola* se reproduisent par parthénogénèse méiotique mais occasionnellement l'amphimixie est possible chez la dernière espèce.

La répartition des nombres chromosomiques et les divers modes de reproduction ont permis à TRIANTAPHYLLOU d'établir une hypothèse pour expliquer la genèse des différentes espèces de *Meloidogyne*. Le principe fondamental de cette hypothèse est que

les espèces polyploïdes à nombre de chromosomes élevé sont les descendants d'ancêtres amphimictiques diploïde ou peut-être tétraploïde.

Bien que le travail de TRIANTAPHYLLOU ait élucidé en grande partie la systématique et la phylogénie du genre, certains problèmes demeurent.

Tout d'abord, quelques espèces ont le même degré de polyploïdie. Par exemple, *M. incognita* et *M. javanica* sont pentaploïdes et certaines souches de *M. arenaria* et *M. hapla*, espèces qui se ressemblent beaucoup, sont tétraploïdes. En plus, chez *M. hapla*, il existe aussi bien des formes tétraploïdes à parthénogénèse méiotique que des formes pentaploïdes à parthénogénèse mitotique. Il n'est donc pas encore possible, dans les cas douteux, d'identifier à coup sûr une espèce en se basant sur des informations cytologiques.

IV. — RÉPARTITION ET ÉVENTAIL DES PLANTES-HOTES

Des cinq espèces de *Meloidogyne* originellement décrites par CHITWOOD en 1949, quatre ont une répartition très étendue dans le monde. Ces quatre espèces, *M. hapla*, *M. arenaria*, *M. incognita* et *M. javanica*, sont très polyphages et la plupart des dommages causés par les nématodes du genre leur sont attribuables.

M. arenaria a été trouvé dans le sud des Etats-Unis, l'Australie, l'Afrique de l'Ouest (Nigeria, Ghana, Côte d'Ivoire, Sénégal). Environ 150 espèces végétales appartenant à des familles diverses sont attaquées par ce nématode. Citons ici l'arachide, de nombreuses plantes maraîchères et le tabac.

M. incognita et *M. javanica* ont été rencontrés partout dans les pays chauds et même dans les serres des régions tempérées. Les deux espèces ont un éventail de plantes-hôtes important (*M. incognita*: environ 280 plantes-hôtes; *M. javanica*: 400) et beaucoup de cultures importantes, comme le tabac, les cultures maraîchères, des plantes à fibres (Malvacées) sont attaquées. Certaines souches de *M. incognita* constituent un fléau pour la culture du cotonnier aux Etats-Unis.

M. hapla est une espèce très polyphage qui est rencontrée dans les zones tempérées. Sur le continent africain, cette espèce n'a été trouvée qu'en Afrique du Sud et en Afrique de l'Est à des altitudes au-dessus de 2 000 mètres (WHITEHEAD, 1968).

La cinquième espèce de CHITWOOD, qui est en fait l'espèce-type du genre, *M. exigua* Goeldi, 1887, est confinée à l'Amérique du Sud et du Centre où elle parasite essentiellement le caféier d'Arabie. Elle a été accidentellement signalée sur théier, poivron, melon d'eau et *Bidens pilosa*.

Depuis le travail de CHITWOOD, d'autres espèces ont été décrites. En général ces espèces ont une répartition beaucoup plus limitée. Bien que bon nombre d'entre elles s'attaquent à des plantes appartenant à différentes familles, elles sont beaucoup moins polyphages que les espèces de CHITWOOD.

Jusqu'à présent, 27 espèces ont été décrites. La majorité d'entre elles ont été trouvées dans les régions tropicales, mais un certain nombre comme *M. artiella*, *M. naasi*, *M. ardenensis* et *M. litoralis* ont été rencontrés uniquement dans les pays à climat tempéré. Le tableau I indique les espèces tropicales décrites depuis 1949.

Outre son intérêt systématique, la révision de CHITWOOD qui restaurait le genre *Meloidogyne* et y distinguait cinq espèces, avait une grande importance pratique: celle de fixer l'éventail de plantes-hôtes de ces espèces. On pouvait ainsi espérer déterminer les plantes cultivables sans dommage sur un terrain infesté par une espèce bien déterminée de *Meloidogyne*.

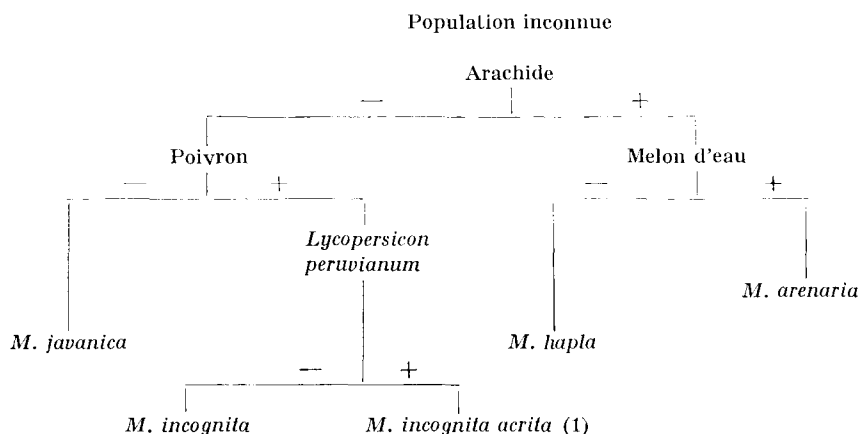
TABLEAU I

Espèces tropicales de *Meloidogyne* décrites depuis la révision de Chitwood (1949)
avec leur répartition et leurs plantes-hôtes

Espèce	Répartition	Hôte-type	Autres plantes-hôtes
<i>acrona</i>	Afrique du Sud	<i>Sorghum vulgare</i>	Graminées, <i>Phaseolus</i> spp., tomate, pomme de terre, <i>Croton tiglium</i> .
<i>africana</i>	Kenya	<i>Coffea arabica</i>	<i>Pyrethrum</i> , maïs, <i>Vigna</i> , girofle.
<i>brevicauda</i>	Ceylan	<i>Camellia sinensis</i>	
<i>coffeicola</i>	Brésil	<i>Coffea arabica</i>	
<i>decalineata</i>	Tanganyika	<i>Coffea arabica</i>	
<i>ethiopica</i>	Tanganyika	<i>Lycopersicon esculentum</i>	<i>Vigna sinensis</i>
<i>graminis</i>	Floride	<i>Stenotaphrum secundatum</i>	Graminées (Sorghum, maïs)
<i>graminicola</i>	Louisiane	<i>Echinochloa colonum</i>	Graminées (riz, <i>Celosia</i>), <i>Phaseolus vulgaris</i>
<i>inornata</i>	Brésil	<i>Glycine hispida</i>	<i>Anthurium andreanum</i> , tabac.
<i>indica</i>	Inde	<i>Citrus</i> sp.	
<i>kikuyensis</i>	Kenya	<i>Pennisetum clandestinum</i>	<i>Vigna sinensis</i>
<i>megadora</i>	Angola	<i>Coffea canephora</i>	<i>Coffea arabica</i> , <i>C. congensis</i> , <i>C. eugenoides</i> .
<i>thamesi</i>	Floride, Afrique du Sud	<i>Boehmeria utilis</i>	Espèce polyphage : légumineuses, Composées, Solanacées, Graminées.
<i>oteifae</i>	Congo	<i>Coffea robusta</i>	<i>Pueraria</i>

D'autre part, l'éventail de plantes-hôtes d'une espèce de *Meloidogyne* étant bien caractérisé, on pouvait déterminer quelle espèce était présente dans un sol en la testant sur certaines plantes correctement choisies. SASSER (1954) avait ainsi conçu une clef permettant de déterminer les quatre espèces les plus courantes de *Meloidogyne* par les réactions d'un certain nombre de plantes (cf. tableau II).

TABLEAU II
Schéma des tests devant permettre l'identification des principales espèces de *Meloidogyne*
d'après SASSER (1954)



L'avantage de cette méthode était qu'un non initié pouvait déterminer quelle espèce de *Meloidogyne* était présente dans un sol donné. Malheureusement, dans bon nombre de cas les populations de *Meloidogyne* sont composées de plusieurs espèces et la clé donnera alors une fausse réponse. De plus, il a été constaté que différentes populations de la même espèce de *Meloidogyne* n'ont pas toujours le même comportement envers une même plante. Par exemple, il existe des populations de *M. arenaria* qui ne se développent pas sur arachide, tandis que d'autres parasitent avec succès cette plante (MINTON, 1963). En Israël, certaines populations de *M. javanica* attaquent les fraisiers (MINZ, 1958); ailleurs, les fraisiers sont résistants à cette espèce.

Il existe donc entre les différentes populations d'une espèce des variations physiologiques souvent liées au parasitisme. L'éventail de plantes-hôtes d'une espèce de *Meloidogyne* n'est donc pas une donnée fixe, mais peut varier avec les différentes populations. Appliquer des résultats obtenus dans une région sans les vérifier dans une autre région est donc à éviter.

V. — PLANTES RÉSISTANTES

Les relations entre les *Meloidogyne* et leurs plantes-hôtes sont certainement très complexes. La transformation de certaines cellules de la racine en cellules géantes, nécessaires au développement et à la reproduction du parasite, est sans doute le résultat

(1) Depuis le travail de SASSER (1954), la plupart des spécialistes s'accordent à considérer comme non fondée, l'existence de la variété *acrita* de *M. incognita*.

d'un équilibre entre l'action du parasite et la réaction de la plante. On peut supposer qu'une rupture de cet équilibre entraîne la résistance de la plante au parasite. Il suffirait peut-être alors d'un léger changement chez la plante ou chez le parasite pour rétablir l'équilibre entre action et réaction des organismes en jeu, autrement dit pour rétablir le parasitisme. On peut alors comprendre qu'il existe, chez une plante normalement sensible à une espèce de *Meloidogyne*, des variétés résistantes et qu'à leur tour certaines souches de la même espèce de *Meloidogyne* soient capables de parasiter cette variété. Reste à élucider les mécanismes qui rentrent en jeu dans ces transformations.

DROPKIN et NELSON (1960) ont étudié en détail les réactions cytologiques de dix-neuf variétés de Soja à *M. incognita* et *M. arenaria*. Ils classent ces réactions en quatre catégories :

Type 1 : Peu d'hypertrophie et pas de fusion de cellules voisines. Nécrose des cellules situées autour de la tête de la larve. (Associé à réaction d'hypersensibilité.)

Type 2 : Hypertrophie modérée ; fusion entre cellules voisines limitée. Cytoplasme contenant de nombreuses inclusions.

Type 3 : Cellules géantes de taille normale et à parois épaissies mais avec cytoplasme diffus et très vacuolisé.

Type 4 : Grandes unités multinucléées à parois épaisses et à cytoplasme dense.

Le parasite ne se développe normalement et ne se reproduit abondamment que s'il provoque une réaction de type 4. Les types 1, 2 et 3 sont toujours associés respectivement à une absence de développement, à un développement incomplet ou à un développement complet mais à une reproduction très limitée.

De nombreuses études ont été ou sont actuellement effectuées pour tenter d'établir les bases biochimiques de ces réactions chez la plante attaquée. Des analyses comparatives ont permis de connaître les modifications de composition chimique de la racine au cours de la formation des galles. On a pu détecter également la présence de facteurs de croissance comme l'acide indol-acétique. L'apparition des galles serait peut être due à un changement dans l'équilibre entre auxines, cytokinine et gibberelline qui, selon STREET (1961), contrôle la croissance des plantes. DROPKIN *et al.* (1969) ont ainsi démontré que des racines de variétés résistantes de tomate poussant sur milieu gélosé perdent leur résistance après incorporation de cytokinines dans le milieu.

On sait aussi que les nématodes possèdent un système d'enzymes facilitant la pénétration dans les cellules (cellulase, pectinase) ainsi que des enzymes hydrolytiques qui servent probablement à prédigérer le contenu des cellules végétales. Les résultats sont encore très fragmentaires mais les recherches se poursuivent et une connaissance plus complète de la formation des galles permettra certainement une meilleure compréhension des mécanismes de résistance aux *Meloidogyne*.

Sans attendre ces résultats, on a recherché et trouvé des sources de résistance chez un certain nombre de plantes : *Phaseolus*, *Vigna*, *Cucumis*, *Gossypium*, *Glycine*, *Ipomoea*, *Prunus*, *Nicotiana* et *Lycopersicon*.

Parfois, comme chez le haricot, la patate douce et le soja, cette résistance a été obtenue par une sélection massive de variétés cultivées. Dans d'autres cas, la source de résistance provient non pas de l'espèce qu'on veut améliorer mais d'une espèce voisine du même genre. Ainsi certains *Cucumis* sont résistants à *M. incognita* alors que le melon (*Cucumis melo*) y est sensible (FASSULIOTIS, 1968). De même *Lycopersicon peruvianum* est résistant à *M. incognita* tandis que la tomate (*L. esculentum*) est fortement attaquée. Il a fallu dans ce cas incorporer la résistance de l'espèce sauvage dans l'espèce cultivée. Cela a souvent nécessité des techniques spéciales. THOMASON et SMITH (1957) n'ont pu croiser *Lycopersicon peruvianum* et *L. esculentum* qu'en cultivant les embryons hybrides

sur milieu gélosé. Toutes les variétés résistantes de tomate actuellement disponibles sont issues de ce croisement. BURK et DROPKIN (1961) ont transféré la résistance de *Nicotiana repanda* au tabac, espèces non hybridables entre elles, en croisant chacune avec *N. sylvestris*.

Cependant, la grande variabilité physiologique des *Meloidogyne* fait que la résistance à ces parasites est rarement un fait acquis. Ce n'est pas un fait acquis dans l'espace : une variété résistante à une espèce donnée de *Meloidogyne* peut être sensible à une population de la même espèce existant dans une autre région. Mais ce n'est pas non plus un fait acquis dans le temps, car il peut apparaître des races biologiques qui s'avèrent capables d'attaquer les variétés résistantes.

RIGGS et WINSTEAD (1959) ont cultivé pendant quinze mois des tomates résistantes sur de la terre infestée par *M. incognita* et *M. arenaria*. Ils ont pu constater l'apparition de « races B », c'est-à-dire de races biologiques capables de briser la résistance de la variété cultivée. Il avait pu se produire dans ce cas une sélection, les nématodes capables de se reproduire sur la variété résistante donnant une descendance beaucoup plus virulente que la population d'origine.

TRIANAPHYLLOU et SASSER (1960) obtenaient cependant le même résultat avec des populations de *M. incognita* descendant d'une seule femelle. Une telle variabilité dans une population où tous les individus ont la même constitution génétique est difficilement explicable et des études approfondies seront nécessaires pour élucider ce problème.

Selon WINSTEAD et RIGGS (1963), une race B garde sa virulence après un passage de trois ans et demi sur une variété sensible. GILES et HUTTON (1958) ont constaté que les variétés résistantes perdaient leur résistance après cinq ans de culture continue sur un terrain infesté. Il semble cependant que des cultures alternées de variétés sensibles et résistantes limitent le développement des races B.

VI. — ÉCOLOGIE DU PARASITE

Il est important, lorsqu'on considère les effets de l'environnement sur les *Meloidogyne* de distinguer deux phases dans leur cycle : la phase « sol » ou *phase exophyte* qui va de la ponte à la pénétration dans les racines et la *phase endophyte* qui comprend le développement et la reproduction à l'intérieur des tissus.

Pendant la phase exophyte, le parasite sera étroitement soumis aux conditions qui règnent dans le sol. Au cours de la phase endophyte, l'influence du milieu s'exercera à travers et par l'intermédiaire de la plante-hôte.

A. — Phase exophyte.

Le parasite se présente, pendant cette phase, sous deux formes :

- 1° Les œufs réunis en une masse par la substance gélatineuse et qui renferment en fin d'évolution la larve de deuxième stade ;
- 2° Cette même larve de deuxième stade libérée dans le sol par l'éclosion des œufs.

1° *Survivance aux conditions défavorables.*

Masses d'œufs et larves de deuxième stade subissent dans le sol l'influence des facteurs écologiques. Parmi ces derniers, ceux d'ordre physico-chimique peuvent, lorsqu'ils tendent vers des valeurs extrêmes, exercer sur le parasite une contrainte qui

tend à devenir létale. De la capacité des masses d'œufs et des larves à supporter ces contraintes, dépendra le maintien de l'infestation dans le sol en l'absence de plante-hôte et donc les dégâts subis par une culture sensible réinstallée sur le terrain.

La résistance des œufs et des larves à ces contraintes a donc été étudiée soit dans le but d'évaluer la longévité du parasite dans les conditions climatiques marginales, soit pour établir les bases de moyens de lutte par des méthodes physiques.

Les études sur la *température* ont permis de déterminer les limites létales absolues supérieure (50 °C) et inférieure (0 °C) et l'optimum de longévité (10 °C). Aux approches des limites létales absolues, le parasite supporte évidemment d'autant moins bien les températures extrêmes qu'elles sont appliquées plus longtemps. Mais les espèces ou souches de climat froid supportent mieux les températures basses et celles de climat chaud les températures hautes. Une certaine adaptation aux températures extrêmes a été de plus constatée (DAULTON & NUSBAUM, 1961).

Cependant, dans les sols tropicaux cultivables, la température ne semble pas être un facteur limitatif très important dans la longévité des œufs et des larves, d'une part à cause de l'adaptation des souches, d'autre part parce que les valeurs létales inférieures ne sont jamais atteintes et que les valeurs létales supérieures ne jouent que dans les couches superficielles du sol.

L'*humidité du sol* et l'aération, qui lui est liée, apparaissent par contre comme des facteurs beaucoup plus importants. Certains sols subissent en saison sèche une dessiccation prononcée, d'autres sont inondés pendant la saison des pluies (« Niayes » du Sénégal, « Baibohos » de l'Ouest malgache).

Dès 1933, GODFREY *et al.* avaient trouvé que les œufs de *Meloidogyne* gardaient leur pouvoir infestant plus longtemps dans un sol sec que dans un sol humide. LINFORD (1941) confirme que les masses d'œufs introduites dans un sol au point de flétrissement restent vivantes et PEACOCK (1957) constate que les larves n'ont pas la même propriété. Il ressort également de nombreuses observations que la résistance à la dessiccation croît lorsqu'on passe des larves aux œufs isolés, puis aux masses d'œufs, enfin aux masses d'œufs incluses dans des débris de racines, que la dessiccation se produise dans le sol ou à l'air libre.

Dans le sol saturé d'eau la longévité du parasite fait l'objet de données contradictoires. PEACOCK (1957) trouve que les larves résistent plus longtemps que les œufs dans ces conditions, tandis que BROWN (1933) et CHRISTIE (1959) observent le contraire.

Les études au laboratoire ayant montré que les masses d'œufs éclosent sans délai et en presque totalité dans un film d'eau distillée, la théorie généralement admise était la suivante : dans un sol sec l'éclosion des œufs est inhibée et la survivance des œufs est prolongée. Lorsque le sol s'humidifie les œufs éclosent et, lorsque l'humidité est moyenne (capacité au champ), les larves, constamment actives, épuisent leurs réserves et meurent rapidement. Dans un sol saturé d'eau les larves meurent par asphyxie.

Des études plus analytiques ont été effectuées ces dernières années sur l'éclosion des œufs et le comportement des larves libres de deuxième stade. Elles ont montré que les réactions à l'environnement pendant la phase exophyte étaient en réalité plus complexes.

2° *Eclosion des œufs.*

Chez certaines espèces du genre voisin *Heterodera*, les larves ne peuvent sortir des kystes que sous l'effet de substances diffusées dans le sol par les racines. Chez les *Meloidogyne* les œufs éclosent spontanément, on l'a vu, dans l'eau distillée. Dans le sol il peut ne pas en être de même et certains facteurs peuvent y retarder ou y stimuler l'éclo-

sion. VIGLIERCHIO et LOWNSBERRY (1960) ont fait éclore des masses d'œufs en présence de plantules de tomate. Ils obtiennent, selon les espèces, une éclosion de 15 à 30 % supérieure à celle qui se produit dans l'eau distillée. D'autres chercheurs (AHMED & KHAN, 1964 ; SWARUP & PILLAI, 1964) obtiennent une stimulation ou une inhibition variables de l'éclosion en présence de diffusats de racines de plantes-hôtes ou non hôtes mais ces expériences demanderaient à être reprises avec des techniques plus raffinées. JONES et NIRULA (1963) observent de leur côté une éclosion moindre en présence de diffusats de racines de pomme de terre.

Tous ces résultats obtenus *in vitro* sont peu concordants. Ils ne semblent pas indiquer la nécessité de la présence d'une plante-hôte pour lever une quelconque forme de dormance. Les expériences effectuées dans le sol sont à ce point de vue, un peu plus concluantes.

WALLACE (1966a) obtient un pourcentage d'éclosion moins élevé dans un sol non stérilisé que dans le même sol stérilisé aux rayons gamma, sauf si le sol non stérilisé porte des plantules de tomate. L'adjonction de simples diffusats de racine n'a, par contre, aucun effet. L'éclosion serait donc partiellement inhibée dans le sol par l'effet des micro-organismes mais cette inhibition serait levée par la présence d'une plante-hôte. Ceci demanderait cependant à être confirmé par des expériences plus approfondies. On voit là pourtant la possibilité d'une action biologique sur l'éclosion des masses d'œufs.

L'étude de l'influence des facteurs physiques a fourni des données plus détaillées et plus précises, particulièrement celle de l'humidité du sol.

LINFORD (1941), cité plus haut, avait observé que dans un sol au voisinage du point de flétrissement l'éclosion était suspendue, mais que le développement embryonnaire continuait. DROPKIN *et al.* (1958) observent le même phénomène en mettant des masses d'œufs dans des solutions dont la pression osmotique est équivalente à la force de rétention de l'eau dans le sol au point de flétrissement ($pF\ 4,2 = 16$ atmosphères). Dans des solutions biologiquement inertes, l'éclosion des œufs dissociés n'est inhibée qu'à partir de $pF\ 3,6 = 4$ atmosphères (BAXTER & BLAKE, 1969), mais dans un milieu poreux simulant le sol, l'éclosion des masses d'œufs n'est vraiment importante qu'à une humidité moyenne; elle est pratiquement nulle au point de flétrissement et à saturation et très diminuée dès que les macropores se vident d'eau (WALLACE, 1966b).

Dans des conditions expérimentales, le manque d'oxygène est très probablement responsable de l'inhibition d'éclosion dans un sol saturé puisque les œufs sont tués dans un milieu totalement privé d'oxygène (WALLACE, 1968a). Aux champs, il se peut qu'il y ait inhibition avec survie des œufs puisque BROWN (1933) trouve des œufs vivants après vingt-deux mois de séjour dans un champ inondé.

La cause de l'inhibition d'éclosion dans un sol sec est encore controversée. Elle peut être néanmoins supposée d'après les observations de BIRD (1968) sur l'évolution des structures de l'œuf au moment de l'éclosion : lorsque les conditions de l'éclosion sont réunies, la couche interne lipidique de la coque de l'œuf disparaît tandis que la plasticité de la couche interne chitineuse augmente. Ces modifications sont sans doute dues à une action enzymatique de la larve, car de nombreuses granulations apparaissent à ce stade dans le conduit des glandes œsophagiennes. La tension hydrique consécutive à la sécheresse du sol empêcherait l'éclosion en bloquant l'activité enzymatique de la larve au sein de l'œuf. Il reste encore à démontrer quels sont les mécanismes enzymatiques qui entrent en jeu.

La substance gélatineuse qui entoure et réunit les œufs joue certainement un rôle très important dans la résistance à la sécheresse. WALLACE (1968b) a montré que les œufs isolés perdaient rapidement une grande partie de leur pouvoir d'éclosion dans l'air

à 98 % d'humidité relative alors que les masses d'œufs subissaient sans dommage dix jours de ce traitement. La substance gélatineuse constitue donc une barrière entre le milieu extérieur et l'œuf et permet à ce dernier, dans un milieu très sec, de terminer son développement puis d'attendre en état de vie ralentie, le retour de conditions favorables à l'éclosion.

3° *Comportement de la larve libre de deuxième stade.*

Comme les œufs, les larves libres de deuxième stade sont directement soumises aux facteurs écologiques agissant dans le sol, avec la différence qu'elles ne jouissent pas de la protection fournie par la coque de l'œuf et la substance gélatineuse. Comme ces larves sont incapables de se nourrir entre l'éclosion et la pénétration dans les racines, elles doivent vivre sur leurs réserves, constituées en grande partie de matières lipidiques, visibles au microscope sous forme de granulations très réfringentes emplissant la paroi dilatée de l'intestin.

Tout ce qui favorisera l'activité des larves réduira leur longévité en favorisant l'épuisement des réserves. Cet épuisement se traduit par la disparition progressive des granulations lipidiques et l'apparition dans l'intestin de vacuoles qui s'agrandissent. Le nombre et la taille de ces vacuoles permet d'évaluer l'âge « physiologique » des larves (BALMER & CAIRNS, 1963). Le vieillissement physiologique des larves amène une diminution du pouvoir de pénétration dans les racines. Ce vieillissement est plus rapide *in vitro* que dans le sol où il est néanmoins accéléré par une température élevée, le drainage et l'aération du sol, et la présence d'une plante-hôte (VAN GUNDY *et al.*, 1967).

Comme les masses d'œufs, les larves sont donc soumises dans le sol à des stimuli biologiques et physico-chimiques. Il est possible que les microorganismes sécrètent une substance inhibitrice qui ralentisse leur activité. La saturation en eau du sol et la baisse de concentration en oxygène qui en résulte peut conduire à une forme de « quiescence » qui prolonge la vie des larves. La présence d'une plante-hôte tendrait par contre à stimuler leur activité et donc à les éveiller de cette quiescence, les réserves étant alors consommées pour migrer vers les racines et pénétrer dans les tissus (VAN GUNDY *et al.*, 1967).

4° *Attraction par les racines.*

Sur le mécanisme qui permet aux larves de gagner le lieu de pénétration dans la racine, les avis sont partagés. Il ne s'agit en fait que d'un aspect d'un problème plus large : celui de savoir comment les nématodes phytoparasites en général gagnent les racines de leurs hôtes. Deux théories s'affrontent pour expliquer le phénomène. Selon l'une, les nématodes ne subissent pas d'attraction mais se déplacent au hasard dans le sol, les stimuli d'origine radiculaire ne faisant qu'activer leurs mouvements. Ils ont ainsi plus de chances de rencontrer une racine et, l'ayant rejointe, ils seraient maintenus dans son voisinage par un effet de rétention agissant à très faible distance. Selon l'autre, il y a une véritable attraction, les nématodes orientant leur déplacement vers la racine sous l'effet d'un ou plusieurs stimuli, gradient de concentration des sécrétions radiculaire par exemple. Chacune de ces théories est évidemment supportée par des expériences dont certaines sont cependant interprétables selon les deux hypothèses.

En ce qui concerne les larves de *Meloidogyne*, il a été observé très tôt (LINFORD, 1939) qu'elles s'accumulaient autour de la zone sous-apicale des racines en cours de croissance. Dans la recherche des causes de cette accumulation, différents stimuli appliqués artificiellement se sont montrés attractifs (CO₂, champs électriques, potentiels d'oxydo-

réduction), mais il n'est pas certain qu'ils agissent en milieu naturel. Il est malaisé d'autre part d'étudier analytiquement l'attraction par les exsudats radiculaires dont on connaît mal la composition exacte.

Le rôle de ces exsudats paraît cependant indéniable. La zone sous-apicale où se produit l'élongation cellulaire et les points d'émission des racines latérales sont le siège d'une intense activité métabolique qui favorise certainement l'abondante excrétion d'acides aminés observée par PEARSON et PARKINSON (1961) en ces deux endroits. Ce sont ceux où s'accumulent précisément les larves, cette accumulation étant proportionnelle au taux de croissance de la racine. Les larves se rassemblent également à l'endroit d'une blessure ou au point où une autre larve vient de pénétrer dans la racine. Enfin, PEACOCK (1961) supprime l'infection des racines en adsorbant les exsudats sur du charbon activé mélangé au sol. L'effet attractif semble également persister dans le sol, après que la plante en ait été retirée, comme cela a été montré pour d'autres nématodes. (WALLACE, 1958 ; LUC, 1961 ; BLAKE, 1962).

Il semble donc bien qu'il y ait une attraction et que cette attraction soit due aux exsudats radiculaires. Il se peut aussi comme le suggère WALLACE (1963) que lorsque cette attraction ne peut se manifester pour une raison dépendant du sol ou de la plante, les larves gagnent les racines au hasard. Mais WALLACE ne précise pas s'il pense qu'il y a quand même dans ce cas activation. On peut en effet se demander ce qui empêcherait la plante d'attirer les larves dès lors qu'elle pourrait les activer.

Parfois cependant, quel que soit le pouvoir activateur ou attractif qui s'exerce sur elles, les larves voient leurs chances d'atteindre une racine et d'y pénétrer fortement diminuées. On peut interpréter dans ce sens un certain nombre d'expériences destinées à étudier les effets de l'environnement sur le développement de l'infection dans les racines. Ces expériences consistent à introduire des masses d'œufs ou des larves au voisinage de plantes poussant dans des conditions variées et à mesurer au bout d'un certain temps l'« infection » par divers moyens. Or, les conditions étudiées peuvent n'avoir pas tant gêné le développement des femelles dans les tissus et leur reproduction que la possibilité pour les larves de gagner les racines et d'y pénétrer. On a ainsi observé maintes fois sur le terrain et vérifié par des expériences que les attaques de *Meloidogyne* étaient plus fortes sur sols légers que sur sols lourds et que, pour un même sol, le développement de l'infection était maximum à humidité moyenne (capacité au champ). Ceci est sans doute dû à la plus grande facilité qu'ont les larves de se déplacer dans le sol à texture lâche (WALLACE, 1963) mais aussi peut-être à la plus faible aération qui se produit dans les sols lourds dont la teneur en eau est plus élevée pour une même force de rétention (pF). On a vu en effet plus haut que les faibles tensions en oxygène provoquaient une inhibition de l'éclosion des œufs et induisaient une forme de quiescence des larves.

De même, il est connu que les sols riches ou enrichis en matière organique sont défavorables au développement des infections par *Meloidogyne*. Ici encore, c'est sans doute la phase exophyte qui est concernée. LINFORD (1938) proposait pour cela l'explication suivante : la décomposition de la matière organique amène une prolifération de microorganismes qui provoque elle-même une augmentation du nombre de nématodes saprophages. La faune nématologique totale se trouvant augmentée, les organismes prédateurs de nématodes se multiplient et les larves de *Meloidogyne*, qui subissent leurs attaques sans pouvoir se multiplier plus activement, voient leur nombre diminuer. Cet effet défavorable est peut être dû également aux produits de décomposition de la matière organique, dont certains sont toxiques pour les nématodes (SAYRE *et al.*, 1965).

B. — Phase endophyte.

Les conditions étant réunies pour que les larves rejoignent dans le sol la zone sous-apicale des racines où se fait préférentiellement la pénétration, quels seront les facteurs qui favoriseront ou ralentiront le développement de l'infection ?

Celle-ci peut tout d'abord dépendre du taux de pénétration ou « infectivité » des larves dans les racines. Les différentes expériences réalisées *in vitro* ou dans le sol, indiquent que 50 % environ des larves âgées de 24 h pénètrent dans les racines. Il semble que cette proportion varie peu ou pas du tout lorsque l'inoculum croît, toutes choses égales par ailleurs.

Comme autre facteur pouvant faire varier la pénétration *in situ* on ne peut guère citer que l'âge physiologique des larves dont on a parlé plus haut. Encore, VAN GUNDY *et al.* (1967) observent-ils que des larves ayant apparemment épuisé leurs réserves sont capables, en nombre très restreint évidemment, de pénétrer dans les racines et de terminer leur développement.

Le taux de pénétration peut encore dépendre de la plante. Tous les degrés existent entre le taux maximum moyen (environ 50 %) évoqué ci-dessus et une absence totale de pénétration (SASSER & TAYLOR, 1952). Mais il arrive souvent que les larves entrent aussi nombreuses dans les plantes non hôtes que dans les plantes-hôtes (DE GUIRAN, 1959).

Les expériences réalisées pour étudier l'influence de différents facteurs externes sur la pénétration sont difficilement interprétables, la migration vers les racines ayant pu être plus affectée que la pénétration elle-même.

Le développement de l'infection sur une culture dépend aussi des possibilités de développement et de reproduction du parasite dans les racines. Ici encore, c'est la plus ou moins grande sensibilité de l'hôte qui sera le facteur prédominant. Mais pour les cultures les plus sensibles, d'autres facteurs entreront en jeu. Il est cependant difficile d'évaluer dans quelle proportion ces facteurs agissent directement sur le parasite ou indirectement en modifiant l'état physiologique de l'hôte.

TYLER (1933b) a réalisé un travail devenu classique sur l'effet de la température dans le développement de *Meloidogyne*. D'après ses résultats expérimentaux, elle a calculé qu'un nombre constant d' « unités-chaleur » étaient nécessaires pour que le développement s'accomplisse depuis la pénétration jusqu'à maturité, de même que pour celui des œufs depuis la ponte jusqu'à l'éclosion. Cette grandeur constante est calculée en multipliant le nombre d'heures nécessaires au développement par le nombre de degrés centigrades au-dessus d'un seuil qui est la température minimale au-dessous de laquelle le développement ne peut s'accomplir. Ce seuil a été fixé empiriquement à 10 °C. Le développement dans les racines nécessiterait dans ces conditions, 6 500 à 8 000 unités-chaleur (centigrade-heure) et le développement des œufs 5 000 centigrades-heure. Ce travail ayant été fait avant que CHITWOOD reconnaisse plusieurs espèces dans le genre *Meloidogyne*, on ne sait exactement avec quelle espèce travaillait TYLER. Or THOMASON et LEAR (1961) ont montré que les différentes espèces de *Meloidogyne* et parfois même différentes populations à l'intérieur d'une espèce avaient différents optimum de température. DROPKIN (1963) a montré de plus que cet optimum et par conséquent le nombre d' « unités-chaleur » différait pour chaque combinaison hôte-parasite. Néanmoins, pour une population donnée sur un hôte donné, il semble que le concept de TYLER soit valable et MILNE et DU PLESSIS (1964) en déduisent que l'on peut prévoir le temps de développement d'une espèce sur un hôte donné en fonction des variations de température. Ils

donnent pour *Meloidogyne javanica* sur tabac, dans le Transvaal, 56 jours pour le développement complet à 14 °C de moyenne et 21 jours à 26 °C.

La nutrition minérale de l'hôte et son équilibre physiologique ont certainement une grande influence sur le développement du parasite. Mais bien peu de données sont encore disponibles sur ce sujet. D'après OTEIFA (1952), les dommages dus aux *Meloidogyne* seraient liés au niveau de potassium disponible dans la plante et seraient augmentés par une déficience en cet élément. Il en conclut que la fourniture de potassium peut diminuer les dégâts subis par l'hôte. Plusieurs auteurs ont observé qu'une déficience en azote provoque un développement des femelles et une ponte plus rapides. Cette réaction est assimilée par BIRD (1960) à celle qui provoque l'accroissement du nombre des mâles dans des conditions défavorables et serait donc une réaction de défense de l'organisme. RITTER et RITTER (1958) ont observé que les plants de tomate âgés sont plus rapidement envahis et permettent un développement du parasite plus rapide que les plants jeunes. Ils attribuent ce phénomène à un changement physiologique qui se produit pendant le vieillissement et qui rend la plante plus sensible aux *Meloidogyne*.

Mais pour qu'on puisse mieux étudier l'effet de la nutrition minérale de la plante sur le développement des *Meloidogyne*, il faudrait que soit mieux connus les rapports physiologiques, spécialement biochimiques, qui existent entre le parasite et sa plante-hôte.

Or si, comme on l'a vu, quelques enzymes ont été décelés chez les larves, quelques réactions mises en évidence et des hypothèses formulées sur les mécanismes parasitaires, l'ensemble du problème est pratiquement inabordable et représente certainement un champ d'investigation très fertile.

C. — Conclusion.

Le développement d'une population de *Meloidogyne* sur une culture dépend donc de trois possibilités : celle qu'aura le parasite de se conserver dans le sol en attendant qu'une plante-hôte y soit installée, celle de se déplacer pour atteindre les racines de cette plante-hôte, enfin celle d'y pénétrer, de s'y développer et de s'y reproduire.

La conservation dans le sol peut être limitée par un certain nombre de facteurs dont les plus importants en culture tropicale sont l'excès de sécheresse ou d'humidité. Le parasite dans sa phase exophyte peut résister, dans une certaine mesure, à ces conditions défavorables : la sécheresse du sol suspend l'éclosion des œufs et l'excès d'humidité induit une quiescence des larves. Peut-on pour autant parler chez *Meloidogyne* d'une forme d'anabiose, telle que celle qui existe chez les nématodes parasites des parties aériennes (*Aphelenchoides*, *Ditylenchus*, *Anguina*) et qui leur permet de redevenir actif après des années de mort apparente ? Les résultats expérimentaux ne permettent pas de répondre par l'affirmative. Il s'agit plutôt, dans le cas de *Meloidogyne*, de mécanismes permettant au parasite de résister un certain temps pendant lequel le taux de survivance décroît peu à peu. Mais ce taux de survivance paraît être sur le terrain bien supérieur à celui observé *in vitro* et on remarque souvent que l'infection redémarre sur un champ dont les méthodes d'analyse, même les plus perfectionnées, ne permettraient plus d'extraire depuis longtemps, aucune forme du parasite. En fait, une survivance prolongée aux conditions défavorables ne doit concerner qu'un nombre d'individus très faible et dans un état physiologique tel que les méthodes d'analyse utilisées ne peuvent les déceler. Mais le cycle relativement court, surtout en milieu tropical, et le grand pouvoir reproducteur du parasite lui permettent de reconstituer rapidement des populations importantes

et de provoquer sur les cultures des dégâts d'autant plus prononcés que le sol favorisera la migration des larves vers les racines en croissance et que les conditions permettront un développement et une reproduction rapides dans les tissus.

VII. — MÉTHODES DE LUTTE

Comme pour tous les nématodes phytoparasites dont une partie du cycle se déroule dans le sol, il est pratiquement impossible d'éliminer complètement les *Meloidogyne* d'un champ infesté par ce parasite. Les méthodes de lutte auront donc pour but de maintenir la population suffisamment basse pour qu'une culture sensible réinstallée sur ce terrain n'y subisse pas de trop grands dommages. On y parviendra par différents moyens. Les plus efficaces sont ceux qui consistent à atteindre le parasite par des produits toxiques soit dans sa phase exophyte, soit dans sa phase endophyte. Mais ils ont l'inconvénient d'être onéreux et, lorsque la rentabilité des produits récoltés ne permet pas de les utiliser, on devra rechercher d'autres méthodes. Ces dernières viseront alors soit à accentuer les conditions défavorables à la conservation du parasite pendant sa phase exophyte, soit à le priver de plante-hôte pendant suffisamment longtemps pour que la population descende au-dessous du niveau minimum requis pour qu'une plante sensible puisse être à nouveau cultivée sans dégâts.

Nous examinerons successivement ces diverses méthodes par ordre croissant de fréquence d'emploi, en nous contentant cependant de les envisager d'un point de vue général, leurs modalités d'application pouvant varier avec les différents types de cultures.

A. — Méthodes biologiques.

Il existe un certain nombre d'organismes parasites ou prédateurs de nématodes. Les plus connus sont les champignons pièges dont certains, par leur anneau mycélien, prennent les nématodes « au collet » avant de coloniser leur cavité générale. De nombreux protozoaires sont également parasites de nématodes qui sont en outre la proie d'autres animaux : nématodes ou tardigrades. Mais aucune méthode de lutte biologique n'a pu être jusqu'ici mise au point. Cela tient aux difficultés quasi insurmontables rencontrées pour élever les organismes parasites ou prédateurs de façon massive. Or, sans cet élevage massif, il est impossible de provoquer dans le sol une concentration en prédateurs qui permettrait seule une lutte efficace.

B. — Méthodes prophylactiques.

Elles consistent à empêcher la propagation du parasite et à éliminer les sources possibles d'infection. La dissémination peut se faire par le sol, les eaux de précipitation ou d'irrigation et le matériel végétal. On évitera donc le ruissellement des eaux d'un champ infesté vers un champ non infesté, de même que le transport des particules de sol par les chaussures, les outils aratoires et les pneus de tracteurs. Il ne faut pas attendre de résultats spectaculaires de ces précautions ; cependant, elles seront d'une grande importance et devront être respectées scrupuleusement lors des essais de traitement.

Le transport de l'infection par le matériel végétal contaminé est d'une importance plus grande et le fait de le négliger peut aggraver considérablement les dégâts sur une culture. Dans le cas des *Meloidogyne* il consiste surtout dans l'utilisation de matériel de multiplication (tubercules, rhizomes, etc.) hébergeant le parasite ou la transplantation de jeunes plants infectés en pépinière. On devra donc trier très soigneusement ce matériel et éliminer tout organe attaqué ou douteux. Mais le plus sûr moyen sera de le produire sur des terrains très soigneusement débarrassés du parasite, spécialement dans le cas des pépinières dont les plants peuvent héberger de jeunes larves qui passent très facilement inaperçues. Les questions de rentabilité étant ici moins épineuses, on pourra envisager des doses de produits toxiques très élevées qui assureront une élimination presque complète du parasite dans le sol. Cette question sera reprise plus loin, dans le chapitre consacré aux traitements chimiques.

Enfin, dans les terrains de culture, il peut être utile d'éliminer, dès la récolte, les racines infestées demeurées dans le sol par un labourage et un hersage.

C. — Méthodes physiques.

Sur de petites surfaces, on peut envisager un traitement par la chaleur ou l'électricité.

La chaleur est appliquée sous forme de vapeur injectée sous pression dans le sol, l'électricité aux moyens de conducteurs noyés dans le sol. L'un comme l'autre de ces moyens exigent un appareillage lourd, compliqué et coûteux. Ils ne sont utilisables que sur des surfaces restreintes : pépinières de petites dimensions, serres. Ils sont en outre d'une efficacité très relative, et on aura intérêt à leur préférer des traitements chimiques, plus facilement applicables et plus efficaces.

On peut assimiler aux méthodes physiques la lutte par submersion. L'efficacité de cette méthode est controversée. On a vu plus haut que la saturation en eau du sol et la baisse de tension en oxygène qui en résulte, induit d'après VAN GUNDY *et al.* (1957) une forme de quiescence chez les larves mais provoque la mort des embryons au sein des masses d'œufs (WALLACE, 1968a). On a vu aussi que BROWN (1933) signale que les masses d'œufs peuvent survivre vingt-deux mois dans un sol inondé. En fait, il semble que quantitativement, cette survivance ou cette quiescence soit assez limitée et en tout cas inférieure à celle qui se produit dans un sol sec. THAMES et STONER (1953) ont montré que la culture de riz irrigué diminuait davantage l'infestation dans le sol que celle du riz sec. Il peut y avoir eu ici une activation des larves par les racines de riz qui a accéléré leur épuisement et qui ne se produirait pas sur sol inondé non cultivé. Cependant, les auteurs ont observé chacun de leur côté (NETSCHER, 1970 ; DE GUIRAN, 1970) que les plantes sensibles cultivées sur les sols tropicaux régulièrement inondés (« Niayes » du Sénégal, « Baibohos » de Madagascar) étaient généralement peu attaqués par *Meloidogyne*. Cette question mériterait d'être étudiée plus à fond en milieu tropical.

D. — Méthodes culturales.

Elles sont de deux sortes. Les premières consisteront à transformer le sol par des amendements pour le rendre moins favorable au parasite. On peut y parvenir par l'incorporation de matière organique qui favoriserait, on l'a vu, la prolifération d'organismes parasites ou prédateurs des nématodes. L'addition de tourteaux d'oléagineux dans le sol s'est également révélée efficace (SINGH & SITARAMAIAH, 1966) probablement par la libération d'acide butyrique qui est toxique pour les nématodes (SAYRE *et al.*, 1965).

Dans un autre groupe de méthodes culturales on cherchera à priver le parasite de nourriture suffisamment longtemps pour que la population décroisse jusqu'à un niveau compatible avec une bonne récolte. On y parviendra par la jachère, les rotations culturales et, à la limite, par l'emploi de variétés résistantes.

L'emploi de la jachère possède de multiples inconvénients, entre autres celui d'avoir une influence généralement défavorable sur la fertilité des sols. De plus, dans le cas des espèces de *Meloidogyne* les plus répandues, qui sont très polyphages, on aura de grandes chances de voir la végétation spontanée qui se réinstalle sur le terrain, comprendre une ou plusieurs plantes-hôtes qui assureront la persistance, voire la multiplication du parasite.

On aura donc de préférence recours aux rotations culturales qui consistent à intercaler entre deux cultures de plantes sensibles, une ou plusieurs cultures de plantes non hôtes. Ce moyen de lutte est très efficace. C'est le seul utilisable avec de bons résultats lorsque la culture ne supporte pas le coût d'un traitement chimique et qu'aucune variété résistante n'est disponible. Les plantes introduites en rotations devront répondre à certaines exigences :

— Etre rentables, à moins que l'on ne dispose d'étendues de cultures telles que l'on puisse sans inconvénients occuper une grande partie du terrain par des plantes de couverture si aucune plante non hôte intéressante n'est disponible, ce qui est malheureusement souvent le cas ;

— Ne pas avoir d'influence défavorable sur le sol, entre autre sur sa fertilité et sa structure, et ne pas faciliter l'érosion ;

— Ne pas accroître les risques de maladies dues à d'autres agents pathogènes présents dans le sol (bactéries, virus, insectes) ;

— Avoir entre elles, et avec la plante que l'on cherche à protéger, des effets agronomiques compatibles. Par exemple, on évitera de cultiver une plante enrichissant le sol en azote avant une culture de tabac léger.

La pratique des rotations culturales pour lutter contre *Meloidogyne* est assez délicate en raison du caractère très polyphage de ces parasites. Pour diminuer efficacement la population dans le sol, les plantes introduites en rotation ne doivent pas être peu sensibles à *Meloidogyne*, elles doivent y être *totale*ment insensibles. Cela exige que les souches de *Meloidogyne* présentes dans le terrain concerné soient bien connues et que les plantes utilisées aient été testées sur ces souches pour vérifier leur inocuité.

Il n'est donc pas possible de donner de recettes générales de rotation. Chaque type de succession culturale dépendra des souches de *Meloidogyne* incriminées et des impératifs agronomiques propres à chaque région. Il sera d'ailleurs nécessaire, avant de préconiser un type d'assolement, d'effectuer des essais préliminaires, pour déterminer entre autres le temps pendant lequel le terrain devra demeurer exempt de toute culture sensible.

Enfin, la méthode la plus élégante et qui résoudrait définitivement le problème si elle pouvait être généralisée, consiste à utiliser des variétés résistantes. Malheureusement, bien peu de variétés sont encore disponibles et celles qui ont été mises au point sous un climat ne conviennent pas forcément sous un autre. De plus, l'apparition de « races B » qui brisent la résistance de la plante fait que le problème n'est jamais résolu et que la sélection de variétés résistantes est un perpétuel recommencement. Pourtant, l'intérêt de cette méthode est tel qu'un programme de sélection devrait être envisagé dans toutes les régions où des plantes sensibles à *Meloidogyne* sont cultivées de façon intensive.

On peut encore citer, comme méthodes culturales, l'emploi des plantes-pièges et des plantes nématicides. La plante-piège *sensu stricto* est une plante sensible que l'on sème sur le terrain infesté et que l'on arrache avant que les larves qui ont pénétré dans

les racines y aient terminé leur développement. C'est une méthode dont l'efficacité est douteuse et qui, mal appliquée, risque de conduire au résultat exactement inverse de celui recherché.

On a préconisé l'emploi de plantes telles que les Crotalaires dans lesquelles les larves pénètrent sans pouvoir se développer. Mais ces plantes, ne doivent pas être utilisées sans de sérieux essais préalables, car certaines espèces sont des plantes-hôtes de plusieurs espèces ou souches de *Meloidogyne*. Il n'est pas certain, d'autre part, que l'« effet-piège » entre ici tellement en jeu.

Cet « effet-piège » serait par contre le mécanisme par lequel les œillettes d'Inde (*Tagetes* spp.) réduiraient les populations de *Meloidogyne*: WINOTO (1969) a, en effet, montré que l'effet « nématocide » de ces plantes était plus endoradiculaire qu'exoradiculaire. Mais ici encore, des essais préliminaires doivent être effectués car certains *Tagetes* sont des plantes-hôtes de *Meloidogyne*.

E. — Méthodes chimiques.

Ce sont actuellement les plus employés et les plus efficaces, les plus onéreuses également, et elles ne sont utilisables que sur les cultures dont le rendement financier à l'hectare est élevé.

Une première génération de produits a été constituée par des fumigants du sol précédemment utilisés contre d'autres agents pathogènes (sulfure de carbone, cyanamide, formol), mais ils étaient ou peu efficaces, ou trop chers, ou d'un maniement trop délicat. La Chloropicrine était dans ce dernier cas jusqu'à ce qu'on ait mis au point des appareils adaptés à son usage, ce qui lui a donné récemment un regain de faveur en Europe et aux Etats-Unis.

Une deuxième génération de produits vit le jour pendant la deuxième guerre mondiale, avec l'apparition du DD (mélange de dichloropropane et de dichloropropène) auquel ont succédé d'autres dérivés halogénés de carbures d'hydrogène : EDB (dibromure d'éthylène), DBCP (dibromo-chloropropène). Ce sont des produits qui, incorporés dans le sol, s'évaporent lentement et saturent les pores du sol où ils tuent les nématodes par asphyxie. Ils ont l'avantage, sur les produits de la première génération, d'être particulièrement bien adaptés à la lutte contre les nématodes. Ils ne peuvent donner naissance, en raison de leur mode d'action par asphyxie, à aucune forme d'adaptation qui rendrait les nématodes résistants à leur action, comme dans le cas des insectes et de certains insecticides. Le DBCP présentait sur les deux autres, à son apparition, l'avantage d'être beaucoup moins phytotoxique. Il l'est cependant en grande partie vis-à-vis des Solanées qui comptent malheureusement beaucoup d'espèces très sensibles à *Meloidogyne*.

Ces fumigants peuvent être utilisés sous forme liquide, soit pur, soit en concentré émulsifiable. Dans le cas de petite surface, on l'applique alors au pal injecteur. Si de grandes surfaces doivent être traitées, on peut utiliser un appareil tracté ou porté qui débite une quantité constante de liquide pour une même distance parcourue par le tracteur. On peut également les incorporer à l'eau d'irrigation.

Certains fumigants se présentent aussi sous forme de poudre ou de granulés qui peuvent être appliqués comme un engrais et enfouis par une façon culturale légère.

Tous ces produits doivent être appliqués sur un sol ni trop sec, car l'évaporation serait trop rapide, ni trop humide, auquel cas la diffusion se ferait mal. L'idéal est de les appliquer après ou à l'occasion d'un ameublissement du sol et de les faire suivre par un arrosage quand cela est possible, ou à défaut par un roulage.

Deux autres produits de cette génération doivent être mentionnés à part : le N-méthyl-dithiocarbamate de soude (Vapam) et le bromure de méthyle. Tous deux sont trop onéreux pour être employés en grande culture, mais ils possèdent, outre leurs qualités nématicides, une action bactéricide, fongicide, insecticide et herbicide qui les désigne particulièrement pour le traitement des pépinières. Le vapam se présente sous forme de concentré émulsifiable que l'on applique en arrosage. Le bromure de méthyle est un produit volatil très dangereux par sa grande toxicité et son absence d'odeur qui le fait passer inaperçu jusqu'à ce que l'intoxication soit irrémédiable. Mais on le conditionne depuis quelques années en petites « bombes » d'une livre, suffisantes pour traiter 10 m² de semis sous bâche de plastique, ce qui évite les transvasements. On y ajoute également un gaz lacrymogène qui sert d'avertisseur en cas de fuite. Le bromure de méthyle est actuellement le produit le plus sûr pour débarrasser les pépinières de tous les organismes indésirables et on ne saurait trop recommander son emploi d'autant plus que son action rapide et son élimination immédiate permettent d'effectuer les semis 48 heures après le traitement.

Enfin, on assiste actuellement à l'apparition d'une troisième génération de nématicides. Ce sont des produits systémiques, analogues aux thiocarbamates (TEMIK, LAN-NATE) ou organophosphorés (MOCAP, NEMAFOS, NEMACUR). Ils semblent être d'une grande efficacité et présentent l'avantage d'être en même temps insecticides. Toutefois leur usage ne s'est pas encore répandu : ils doivent faire l'objet de nombreux essais préliminaires et surtout ils ont, comme tous les systémiques, l'inconvénient de pouvoir présenter pour l'homme un grave danger d'intoxication par accumulation dans l'organisme. C'est une lourde hypothèque qui ne peut être levée qu'avec le temps et qui doit interdire pour de nombreuses années l'usage de ces produits sur les plantes alimentaires.

REMERCIEMENTS

Les auteurs expriment leurs remerciements à Bernard SOUCHAUD qui a dessiné les figures 1 et 2.

BIBLIOGRAPHIE

- AHMED (A.), KHAN (A. M.) — 1964 — Factors influencing larval hatching in the root-knot nematodes, *Meloidogyne incognita* (Kofoid & White, 1919) Chitwood, 1949 and *M. javanica* (Treub, 1885) Chitwood, 1949. I. Effect of temperature and hydrogen-ion concentration. *Indian Phytopathol.* **17**, 98-101.
- AHMED (A.), KHAN (A. M.) — 1964 — Factors influencing larval hatching in the root-knot nematode, *Meloidogyne incognita* (Kofoid & White, 1919) Chitwood, 1949. II. Effect of root leachates and certain chemicals. *Indian Phytopathol.* **17**, 102-109.
- ALLEN (M. W.) — 1952 — Observations on the genus *Meloidogyne* Goeldi, 1887. *Proc. helminthol. Soc. Washington* **19**, 44-51.
- BALMER (E.), CAIRNS (E. J.) — 1963 — Relation of physiological age of root-knot larvae to infectivity. *Phytopathology* **53**, 621.
- BAXTER (R. I.), BLAKE (C. D.) — 1969 — Some effects of suction on the hatching eggs of *Meloidogyne javanica*. *Ann. appl. Biol.* **63**, 183-190.

- BIRD (A. F.) — 1959 — Development of the root-knot nematodes *Meloidogyne javanica* Treub and *Meloidogyne hapla* Chitwood in the tomato. *Nematologica* **4**, 31-42.
- BIRD (A. F.) — 1960 — The effect of some single elements deficiencies on the growth of *Meloidogyne javanica*. *Nematologica* **5**, 78-85.
- BIRD (A. F.) — 1962 — The inducement of giant cells by *Meloidogyne javanica*. *Nematologica* **8**, 1-10.
- BIRD (A. F.) — 1968 — Changes associated with parasitism in nematodes. III. Ultrastructure of the egg shell, larval cuticle and contents of the subventral oesophageal glands in *Meloidogyne javanica* with some observations on hatching. *J. Parasitol.* **54**, 475-489.
- BLAKE (C. D.) — 1962 — Some observations on the orientation of *Ditylenchus dispaci* and invasion of oat seedlings. *Nematologica* **8**, 177-192.
- BOWMAN (P.), BLOOM (J. R.) — 1966 — Breaking the resistance of tomato varieties to *Fusarium* wilt by *Meloidogyne incognita*. *Phytopathology* **56**, 871.
- BROWN (L. N.) — 1933 — Flooding to control root-knot nematodes. *J. agric. Res.* **47**, 883-888.
- BURK (L. G.), DROPKIN (V. H.) — 1961 — Response of *Nicotiana repanda*, *N. sylvestris*, and their amphidiploid hybrid to root-knot nematodes. *Pl. Dis. Repr* **45**, 734-735.
- CHITWOOD (B. G.) — 1949 — Root-knot nematodes. Part I. A revision of the genus *Meloidogyne* Goeldi 1887. *Proc. helminthol. Soc. Washington* **16**, 90-104.
- CHRISTIE (J. R.) — 1936 — The development of root-knot nematode galls. *Phytopathology* **26**, 1-22.
- CHRISTIE (J. R.) — 1959 — *Plant nematodes. Their bionomics and control*. Univ. Florida Edit., 256 p.
- CHRISTIE (J. R.), ALBIN (F. E.) — 1944 — Host parasite relationships of the root-knot nematode, *Heterodera marioni*. I. The question of races. *Proc. helminthol. Soc. Washington* **11**, 31-37.
- DAULTON (R. A. C.) — 1963 — Controlling *Meloidogyne javanica* in Southern Rhodesia. *Rhodes. J. agric. Res.* **60**, 150-152.
- DAULTON (R. A. C.), NUSBAUM (C. J.) — 1961 — The effect of soil temperature on the survival of the root-knot nematodes *Meloidogyne javanica* and *M. hapla*. *Nematologica* **6**, 280-294.
- DAVIDE (R. G.), TRIANTAPHYLLOU (A. C.) — 1967a — Influence of the environment on development and sex differentiation of root-knot nematodes. I. Effect of infection density, age of the host plant and soil temperature. *Nematologica* **13**, 102-110.
- DAVIDE (R. G.), TRIANTAPHYLLOU (A. C.) — 1967b — Influence of the environment on development and sex differentiation of root-knot nematodes. II. Effect of host nutrition. *Nematologica* **13**, 111-117.
- DAVIDE (R. G.), TRIANTAPHYLLOU (A. C.) — 1968 — Influence of the environment on development and sex differentiation of root-knot nematodes. III. Effect of foliar application of Maleic Hydrazide. *Nematologica* **14**, 37-46.
- DROPKIN (V. H.) — 1953 — Studies on the variability of anal plate patterns in pure lines of *Meloidogyne* spp., the root-knot nematode. *Proc. helminthol. Soc. Washington* **20**, 32-39.
- DROPKIN (V. H.) — 1963 — Effect of temperature on growth of root-knot nematodes in soybean and tobacco. *Phytopathology* **53**, 663-666.
- DROPKIN (V. H.), HELGESON (J. P.), UPPER (C. D.) — 1969 — The hypersensitivity reaction of tomatoes resistant to *Meloidogyne incognita* : reversal by cytokinins. *J. Nematol.* **1**, 55-61.

- DROPKIN (V. H.), MARTIN (G. C.) JOHNSON (R. W.) — 1958 — Effect of osmotic concentration on hatching of some plant parasitic nematodes. *Nematologica* **3**, 115-126.
- DROPKIN (V. H.), NELSON (P.E.) — 1960 — The histopathology of root-knot nematode infections in soybeans. *Phytopathology* **50**, 442-447.
- FASSULIOTIS (G.) — 1968 — Resistance of *Cucumis* species to a root-knot nematode, *Meloidogyne incognita acrita*. *Nematologica* **14**, 6.
- FRANKLIN (M. T.) — 1965 — *Meloidogyne* Root-knot eelworms. In : Southey J. F. : *Plant nematology. Techn Bull Minist. Agric. Fish Fd.* n° 7.
- GILES (J. E.), HUTTON (C. M.) — 1958 — Combining resistance to the root-knot nematode, *Meloidogyne javanica* (Treub) Chitwood, and *Fusarium* wilt in Hybrid tomatoes. *Austral. J. agric. Res.* **9**, 182-192.
- GODFREY (G. H.), OLIVEIRA (J. M.), GITTEL (E. B. H.) — 1933 — The duration of the root-knot nematode, *Heterodera radicolica*, in soil subjected to drying. *Soil Sci.*, **35**, 185-195.
- GUIRAN (G. de) — 1960 — Etude comparative de la pénétration des larves de *Meloidogyne javanica* (Treub, 1885) Chitwood, 1949 et de *Meloidogyne incognita acrita* Chitwood, 1949 dans les racines des plantes hôtes et non hôtes. Résultats préliminaires. *Meded. Landbouwhogesch. OpzoekingsStns Gent.* **25**, 1047-1056.
- GUIRAN (G. de) — 1970 — Nematodes parasites du tabac à Madagascar. *Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Biol.* **11**, 185-206.
- JENKINS (W. R.), COURSEN (B. W.) — 1957 — The effect of root-knot nematodes, *Meloidogyne incognita acrita* and *M. hapla*, on *Fusarium* wilt of tomato. *Pl. Dis. Repr* **41**, 182-186.
- JONES (F. G. W.), NIRULA (K. K.) — 1963 — Hatching tests and counts of primary galls in assessment of nematicides against *Meloidogyne* spp. *Pl. Pathol.* **12**, 148-154.
- LINFORD (M. B.) — 1937 — The feeding of the root-knot nematode in root tissue and in nutrient solution. *Phytopathology* **27**, 824-835.
- LINFORD (M. B.) — 1939 — Attractiveness of roots of excised shoot tissues to certain nematodes. *Proc. helminthol. Soc. Washington* **6**, 11-18.
- LINFORD (M. B.) — 1941 — Some soil moisture relationships of the root knot-nematode. *Phytopathology* **31**, 862.
- LINFORD (M. B.) — 1942 — The transient feeding of root-knot nematode larvae. *Phytopathology* **32**, 580-589.
- LINFORD (M. B.), YAP (F.), OLIVEIRA (J. M.) — 1938 — Reduction of soil populations of the root-knot nematode during decomposition of organic matter. *Soil Sci.* **45**, 127-140.
- LUC (M.) — 1961 — Note préliminaire sur le déplacement de *Hemicycliophora paradoxa* Luc (Nematoda : Criconematidae) dans le sol. *Nematologica* **6**, 95-106.
- LUCAS (G. B.), SASSER (J. N.), KELMAN (A.) — 1955 — The relationship of root-knot nematodes to Granville wilt resistance in tobacco. *Phytopathology* **45**, 537-540.
- MAGGENTI (A. R.), ALLEN (M. W.) — 1960 — The Origin of the Gelatinous Matrix in *Meloidogyne*. *Proc. helminthol. Soc. Washington* **27**, 4-10.
- MELLENDEZ (P. L.), POWELL (N. T.) — 1967 — Histological aspects of the *Fusarium* wilt-root knot complex in flue cured tobacco. *Phytopathology* **57**, 286-292.
- MILNE (D. L.), DU PLESSIS (D. P.) — 1964 — Development of *Meloidogyne javanica* (Treub.) Chit., on tobacco under fluctuating soil temperatures. *S. afr. J. agric. Sci.* **7**, 673-680.

- MINTON (N. A.) — 1963 — Effects of two populations of *Meloidogyne arenaria* on peanut roots. *Phytopathology* **53**, 79-81.
- MINZ (G.) — 1958 — *Meloidogyne javanica* in strawberry roots. *Pl. Prot. Bull. F.A.O.* **6**, 92.
- NETSCHER (C.) — 1970 — Nematodes parasites des cultures maraichères au Sénégal. *Cah. O.R.S.T.O.M., Ser. Biol.* **11**, 207-228.
- OTEIFA (B. A.) — 1952 — Potassium nutrition of the host in relation to infection by a root-knot nematode, *Meloidogyne incognita*. *Proc. helminthol. Soc. Washington* **19**, 99-104.
- PEACOCK (F. C.) — 1957 — Studies on root-knot nematodes of the genus *Meloidogyne* in the Gold Coast. Part II : The effect of soil moisture content on survival of the organism. *Nematologica* **2**, 114-122.
- PEACOCK (F. C.) — 1961 — A note on the attractiveness of roots to plant parasitic nematodes. *Nematologica* **6**, 85-86.
- PEARSON (R.), PARKINSON (D.) — 1961 — The sites of excretion of ninhydrin-positive substances by broad bean seedlings. *Plant and Soil* **13**, 391-396.
- PORTER (D. M.), POWELL (N. T.) — 1967 — Influence of certain *Meloidogyne* species on *Fusarium* wilt development in flue-cured tobacco. *Phytopathology* **57**, 282-285.
- RASKI (D. J.), ALLEN (M. W.) — 1952 — Control of root-knot nematode on cotton. *Pl. Dis. Repr* **37**, 193-196.
- RIGGS (R. D.), WINSTEAD (N. N.) — 1959 — Studies on resistance in tomato to root-knot nematode and on the occurrence of pathogenic biotypes. *Phytopathology* **49**, 716-724.
- RITTER (M.), RITTER (R.) — 1958 — Influence de l'âge de la plante sur le développement de *Meloidogyne*, nématode phytoparasite. *C. R. Acad. Sci.* **246**, 2054-2056.
- SASSER (J. N.) — 1954 — Identification and host-parasite relationships of certain root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp). *Bull Md. exp. Stn* n° A-77, 31 p.
- SASSER (J. N.), TAYLOR (A. L.) — 1952 — Studies on the entry of larvae of root-knot nematodes into roots of susceptible and resistant plants. *Phytopathology* **42**, 474.
- SAYRE (R. M.), PATRICK (Z. A.), THORPE (H. J.) — 1965 — Identification of selective nematicidal components in extract of plant residues decomposing in soil. *Nematologica* **11**, 263-268.
- SINGH (R. S.), SITARAMAIAH (K.) — 1966 — Incidence of root-knot of okra and tomatoes in oil caked amended soils. *Pl. Dis. Repr* **50**, 668-672.
- SITTERLY (W. R.), FASSULIOTIS (G.) — 1965 — Potato losses in South Carolina due to the cotton root-knot nematode, *Meloidogyne incognita acrita*. *Pl. Dis. Repr* **49**, 723.
- STREET (H. F.) — 1961 — The natural auxins of roots. *Advanc. of Sci.* **18**, 13-18.
- SWARUP (G.), PILLAI (M. J.) — 1964 — Root-knot of vegetables. III. Factors affecting hatching of eggs of *Meloidogyne javanica* (Treub, 1885) Chitw. 1949 and *M. incognita* (Kofoid & White, 1919) Chitw., 1949. *Indian Phytopathol.* **17**, 88-97.
- TAYLOR (A. L.), DROPKIN (V. H.), MARTIN (G. C.) — 1955 — Perineal patterns of root-knot nematodes. *Phytopathology* **45**, 26-34.
- THAMES (W. H. Jr.), STONER (W. R.) — 1953 — A preliminary trial of lowland culture rice in rotation with vegetable crops as a mean of reducing root-knot nematode infestations in the Everglades. *Pl. Dis. Repr* **37**, 187-192.
- THOMASON (I. J.), LEAR (B.) — 1961 — Rate of reproduction of *Meloidogyne* spp. as influenced by soil temperature. *Phytopathology* **51**, 520-524.

- THOMASON (I. J.), SMITH (P. G.) — 1957 — Resistance in tomato to *Meloidogyne javanica* and *M. incognita acrita*. *Pl. Dis. Repr* **41**, 180-181.
- THORNE (G.) — 1961 — *Principles of Nematology*. McGraw-Hill edit. New York, 553 p.
- TRIANANTAPHYLLOU (A. C.) — 1960 — Sex determination in *Meloidogyne incognita* Chitwood, 1949 and intersexuality in *M. javanica* (Treub, 1885) Chitwood, 1949. *Ann. Inst. phytopathol. Benaki, N. S.*, **3**, 12-31.
- TRIANANTAPHYLLOU (A. C.) — 1962 — Oögenesis in the root-knot nematode *Meloidogyne javanica*. *Nematologica* **7**, 105-113.
- TRIANANTAPHYLLOU (A. C.) — 1963 — Polyploidy and parthenogenesis in the root-knot nematode *Meloidogyne arenaria*. *J. Morphol.* **113**, 489-499.
- TRIANANTAPHYLLOU (A. C.) — 1966 — Polyploidy and reproductive patterns in the root-knot nematode *Meloidogyne hapla*. *J. Morphol.* **118**, 403-413.
- TRIANANTAPHYLLOU (A. C.) — 1969 — Gametogenesis and the chromosomes of two root-knot nematodes, *Meloidogyne graminicola* and *M. naasi*. *J. Nematol.* **1**, 62-71.
- TRIANANTAPHYLLOU (A. C.), SASSER (J. N.) — 1960 — Variation in perineal patterns and host specificity of *Meloidogyne incognita*. *Phytopathology* **50**, 724-735.
- TYLER (J.) — 1933a — Reproduction without males in aseptic root cultures of the root-knot nematode. *Hilgardia* **7**, 373-388.
- TYLER (J.) — 1933b — Development of the root-knot nematode as affected by temperature. *Hilgardia* **7**, 391-415.
- VAN GUNDY (S. D.), BIRD (A. F.), WALLACE (H. R.) — 1967 — Aging and starvation in larvae of *Meloidogyne javanica* and *Tylenchulus semipenetrans*. *Phytopathology* **57**, 559-571.
- VIGLIERCHIO (D. R.), LOWNSBERRY (B. F.) — 1960 — The hatching response of *Meloidogyne* species to the emanations from the roots of germinating tomatoes. *Nematologica* **5**, 153-157.
- WALLACE (H. R.) — 1958 — Observations on the emergence from cysts and the orientation of larvae of three species of the genus *Heterodera* in the presence of host plants roots. *Nematologica* **3**, 236-243.
- WALLACE (H. R.) — 1963 — *The biology of plant parasitic nematodes*. E. Arnold edit. London, 280 p.
- WALLACE (H. R.) — 1966a — Factors influencing the infectivity of plant parasitic nematodes. *Proc. r. Soc. B*, **164**, 592-614.
- WALLACE (H. R.) — 1966b — The influence of moisture stress on the development, hatch and survival of eggs of *Meloidogyne javanica*. *Nematologica* **12**, 57-69.
- WALLACE (H. R.) — 1968a — The influence of aeration on survival and hatch of *Meloidogyne javanica*. *Nematologica* **14**, 223-230.
- WALLACE (H. R.) — 1968b — The influence of soil moisture on survival and hatch of *Meloidogyne javanica*. *Nematologica* **14**, 231-242.
- WHITEHEAD (A. G.) — 1968 — Taxonomy of *Meloidogyne* (Nematodea : Heteroderidae) with description of four new species. *Trans. zool. Soc. London*, **31**, 263-401.
- WINOTO (R. S.) — 1969 — *Studies on the effect of Tagetes species on plant parasitic nematodes*. Vecnman edit. Wageningen, 132 p.
- WINSTEAD (N. N.), RIGGS (R. D.) — 1963 — Stability of pathogenicity of B biotypes of the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* on tomato. *Pl. Dis. Repr* **47**, 870-871.