

République Algérienne Démocratique et Populaire
Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique

Université Mouloud Mammeri de Tizi-Ouzou
Faculté des Sciences Biologiques et des Sciences Agronomiques
Département d'Agronomie



Polycopié de cours

Nématologie Agricole

Master : Protection des Végétaux

Dr. RAMDINI Ramdane

Chapitre I : Introduction à la Nématologie

1. Historique de la connaissance des nématodes	1
2. Définition de la nématologie	1
3. Caractéristiques d'un nématode	1
3.1. Taille des Nématodes	2
3.2. Milieux de vie des nématodes	2
3.3. Importance numérique des nématodes	2
3.4. Importance économique des nématodes	3
3.5. Nématofaune comme bio indicateur de la qualité des sols	3
3.6. Intérêt des nématodes dans la lutte biologique	4
4. Caractères morphologiques de classification des nématodes phytoparasites	5
5. Classification des Nématodes phytophage selon le régime alimentaire	5

Chapitre II : Morphologie et Anatomie des Nématodes

1. Morphologie externe des nématodes phytoparasites	9
2. Morphologie interne des nématodes	10
2.1. Fourreau épidermique-musculaire	10
2.1.1. Cuticule	11
2.1.2. Épiderme	11
2.1.3. Muscles longitudinaux	11
2.2. Cavité générale	12
2.3. Tube digestif des nématodes phytoparasites	12
2.3.1. Cavité buccale	13
2.3.2. Œsophage	13
2.3.3. Intestin	14
2.4. Appareil excréteur	15
2.5. Système nerveux	15
2.6. Appareil reproducteur	16
2.6.1. Appareil reproducteur femelle	16
2.6.2. Appareil reproducteur mâle	17

Chapitre III : Biologie et écologie des Nématodes

1. Reproduction et cycles de développement	19
1.1. Reproduction	19
1.1.1. Amphimixie	19
1.1.2. Parthénogenèse	19
1.1.3. Hermaphroditisme	19
1.2. Cycles de développement	20
1.2.1. Œuf	21
1.2.2. Juvéniles de 1 ^{er} stade (J1)	22
1.2.3. Juvéniles de 2 ^{ème} stade (J2)	22

1.2.4. Juvéniles de 3 ^{ème} et 4 ^{ème} stade (J3 et J4).....	23
1.2.5. Adulte mâle ou femelle	23
2. Formes de conservation et de résistance des nématodes phytoparasites.....	23
2.1. Formation de kystes	23
2.2. Formation de larves endoparasitaires	24
2.3. Entrée en diapause.....	24
2.4. Migration verticale dans le sol	24
2.5. Adaptations morphologiques	24
2.6. Associations symbiotiques	24
3. Complexe Nématodes–Autres organismes pathogènes.....	24
3.1.Complexe Nématodes–Champignons	25
3.2.Complexe Nématodes–Bactéries.....	25
3.3.Complexe Nématodes–Virus.....	26
4.Parasitisme	26
5.Écologie des nématodes.....	27
5.1.Dissémination des nématodes phytoparasites et les migrations dans le sol	27
5.1.1. Dissémination passive	27
5.1.2. Dissémination active	28
5.1.3. Migration dans le sol	28
5.2.Facteurs influençant la répartition des nématodes phytoparasites	28
5.2.1. Température	28
5.2.2. Humidité.....	28
5.2.3. Texture du sol.....	29
5.2.4. Amendements organiques	29
5.2.5. Plantes hôtes	29

Chapitre IV. Symptômes et Gestion des Nématodes

1. Symptômes d'attaques de nématodes.....	30
1.1.Symptômes sur les parties aériennes	31
1.1.1. Symptômes causés par les nématodes des parties aériennes.....	31
1.1.2. Symptômes causés par les nématodes des racines	32
1.2.Symptômes sur les parties souterraines.....	32
2. Mécanismes de défense de la plante.....	34
2.1. Défense basale de la plante	34
2.2. ETI et la réaction hypersensible de la plante	35
3. Gestion des nématodes	35
3.1.Méthodes réglementaires.....	36
3.1.1. Quarantaine végétale	36
3.1.2. Certification des semences	36
3.2.Méthodes Physiques	36
3.2.1. Traitement à l'eau chaude du matériel de plantation	37
3.2.2. Solarisation.....	37
3.3.Méthodes culturales.....	38

3.3.1. Rotation des cultures	38
3.3.2. Cultures pièges	39
3.3.3. Cultures de couverture	39
3.4.Méthodes chimiques.....	39
3.4.1. Hydrocarbures halogénés	40
3.4.2. Organo-Phosphates.....	40
3.4.3. Dithiocarbomates	40
3.5.Méthodes biologiques	40
3.5.1. Bactéries	41
3.5.2. Champignons.....	41
3.6.Gestion intégrée des nématodes	42
3.7.Gestion intégrée bio-intensive des nématodes	43
3.7.1. Options proactives.....	44
3.7.2. Options réactives	44

1. Historique de la connaissance des nématodes

La connaissance des nématodes parasites de l'homme et des animaux est très ancienne. Néanmoins, celle des nématodes phytoparasites est plus récente, elle est liée à la découverte du microscope. La première espèce de nématode étudiée a été l'anguillule du vinaigre *Turbatrix aceti* (Mueller, 1783). En 1743, Tuberville Needham mettait en évidence le rôle de *Anguina tritici* (Steinbuch, 1799) dans la maladie dite la « Nielle du blé ». Un progrès considérable est accompli plus tard grâce aux deux fondateurs de la nématologie moderne, le Hollandais De Man J. G. (1851-1930) et l'Américain Cobb N.A. (1859-1932).

En Algérie, Trabvi (1915) a découvert pour la première fois trois espèces phytophages dans la région de Mostaganem : sur *Citrus* (*Tylenchulus semipenetrans* (Cobb, 1913)); sur l'aubergine (*Heterodera marioni* = *Meloidogyne* Goeldi, 1889) et sur la vigne et le *Citrus* (*Criconemoides* Taylor, 1936).

2. Définition de la nématologie

La Nématologie est tout à la fois l'étude et la connaissance des nématodes ainsi que la mise en pratique de ces connaissances.

Ainsi, en tant que science consacrée à une catégorie particulière d'agents pathogènes, elle prend place à côté d'autres disciplines telle que l'Entomologie agricole, la Mycologie, la Virologie et la Bactériologie, l'ensemble constituant la Phytopathologie (Prot, 1984).

3. Définition d'un Nématode

D'après Sumenkova (1988), un nématode est un vers rond, généralement allongé en fuseau, il est pourvu d'une organisation simplifiée qui comprend (Fig. 1):

- ❖ Un fourreau épidermo-musculaire délimitant une cavité générale.
- ❖ Un tube digestif composé d'un appareil buccal, d'un œsophage et d'un intestin se terminant par un anus ouvert sur l'extérieur.
- ❖ Un appareil reproducteur.
- ❖ Un système nerveux et un appareil excréteur simplifiés.



Figure 1 : Nématode phytoparasite du genre *Pratylenchus* spp.(Ali, 2015).

A. Aspect général ; B. Stylet.

3.1. Taille des Nématodes

La plupart des nématodes sont de taille microscopique, de 0,3 à 5 mm de longueur sur 0,01 à 0,1 mm de diamètre (Sumenkova, 1988). Certains, comme les Longidoridae, atteignent 4 mm (Coyne *et al.*, 2010), d'autres, en particulier les parasites des mammifères, peuvent être beaucoup plus grands ; c'est le cas de l'*Ascaris* qui peut mesurer jusqu'à 25 cm de longueur.

3.2. Milieux de vie des nématodes

Ils sont présents sous toutes les latitudes, à toutes les altitudes et toutes les profondeurs aussi bien dans le sol, les eaux douces que les océans. Certains vivent libres en se nourrissant de la matière organique en décomposition. D'autres sont prédateurs, vivant aux dépens de bactéries, de champignons ou d'autres nématodes. Beaucoup sont des parasites obligatoires des mammifères (dont l'homme), des oiseaux, des reptiles, des poissons, des insectes ou des végétaux. Il est possible donc de dire que cette classe d'animaux a conquis tous les milieux et tout ce qui vit sur la planète.

3.3. Importance numérique des nématodes

Les nématodes constituent l'un des groupes d'animaux les plus nombreux et les plus répandus dans le sol et les mieux caractérisés d'un point de vue taxonomique (Lee, 2002). C'est le plus grand phylum animal, avec environ 28 500 espèces décrites à ce jour (Hodda, 2022). Cependant, selon Hugot *et al.* (2001), une grande portion (300 000 à 500 000 espèces)

reste encore à décrire. Dans le sol, les nématodes sont les animaux les plus abondants après les protozoaires. Ils comptent de 100 à 1000 individus/gramme de terre, soit de 1 à 30 millions /m² (biomasse = 1 à 30 g/m²) (Floyd *et al.*, 2002). Il est à compter plus de 100 000 individus appartenant à une centaine d'espèces dans 1 cm³ de sol (Gobat *et al.*, 2003).

3.4. Importance économique des Nématodes

L'attention particulière portée aux *Meloidogyne* comme modèle biologique pour de nombreuses études est due à leur impact agro-économique majeur et à leur répartition géographique mondiale sur une large gamme d'hôtes. Plusieurs espèces telles que *M. incognita*, *M. javanica*, *M. arenaria* rencontrent dans toute la zone intertropicale et dans les régions tempérées chaudes (exemple : le bassin méditerranéen). Certaines espèces (exemple : *M. hapla*, *M. chitwoodii*, *M. fallax*) remontent même dans des latitudes Nord faibles et se trouvent fréquemment dans les serres des pays tempérés froids (De Guiran et Netscher, 1970). Ces nématodes sont de redoutables bio-agresseurs parasitant plus de 5500 espèces de plantes (Blok *et al.*, 2008). Ils s'attaquent aussi bien aux grandes cultures (céréales, pommes de terre, betterave, etc.), qu'aux cultures maraîchères, florales et fruitières (Djian-Caporalino *et al.*, 2009). Les galles qu'ils provoquent sur les racines peuvent envahir tout le système racinaire, induisant un flétrissement et un retard de la croissance. En cas d'attaque prononcée, ces dégâts peuvent conduire à la mort de la plante.

Au niveau mondial, les pertes dues à *Meloidogyne* sont estimées à environ 100 milliards de dollars par an (Bird et Kaloshian, 2003).

3.5. Nématofaune comme bio indicateur de la qualité des sols

Les travaux de Neher *et al.* (1995) montrent que les meilleurs indicateurs de l'état sanitaire des sols sont basés sur la structure des communautés de nématodes. De même, l'utilisation des nématodes phytoparasites et prédateurs servent d'indicateurs de l'influence de l'activité humaine sur le sol (Wasilewska, 1997) et de ses caractéristiques physico-chimiques (Pankhurst *et al.*, 2002).

La contribution des nématodes dans le fonctionnement des sols est importante du fait de leur abondance et de leur diversité trophique : décomposeurs secondaires, déterminants des flux de nutriments ou phytoparasites, déterminants de la productivité végétale. De plus, les différentes espèces de nématodes présentent des sensibilités variables aux polluants et aux perturbations anthropiques, en particulier agricoles (Chaussod *et al.*, 1996).

La connaissance de la structure de la communauté nématologique (en particulier des guildes fonctionnelles du sol) et des valeurs prises par les indices nématofauniques renseignent sur :

- ❖ Intensité de différents processus qui se déroulent dans le sol, tels que la décomposition de la matière organique, la minéralisation, la détoxification de polluants ;
- ❖ Structure du réseau trophique (non nématologique) dans le sol : compartiments bactérien et fongique, prédation ;
- ❖ L'état de stabilité du système, les capacités de résistance et de résilience du sol.

3.6. Intérêt des nématodes dans la lutte biologique

Les nématodes parasites d'insectes sont découverts au XVII^e siècle. Néanmoins, ils n'ont réellement éveillé l'intérêt scientifique que depuis environ soixante ans, lorsque leur utilisation potentielle en lutte biologique a commencé à être envisagée. Ce n'est toutefois qu'à partir des années soixante-dix que les recherches ont véritablement pris de l'ampleur. Les premiers résultats concluants sont apparus dans les années 1980, notamment pour la lutte contre divers insectes, dont les charançons (Bedding et Miller, 1981).

Six familles de nématodes entomopathogènes présentent un intérêt particulier :

- dans la classe des **Adenophorea**, la famille des **Mermithidae** ;
- dans la classe des **Secernentea**, les familles des **Allantonematidae**, **Sphaerulariidae**, **Aphelenchoididae**, **Steinernematidae** et **Heterorhabditidae**.

Les nématodes de la classe des **Adenophorea** sont libres dans le sol lorsqu'ils se trouvent au stade infestant. Quant aux nématodes de la classe des **Secernentea**, ils occupent des milieux très diversifiés et peuvent parasiter aussi bien des plantes que des invertébrés ou des vertébrés. Il existe une grande diversité dans la taille des nématodes parasites d'insectes, leur forme, leur hôte ou les relations avec leur hôte. De même, les effets du parasitisme sont très variables, allant de troubles bénins à la mort très rapide de l'insecte. Des effets intermédiaires sont également observés, comme la stérilité, la baisse de fécondité, les perturbations du développement ou encore les aberrations de comportement.

Les familles **Steinernematidae** et **Heterorhabditidae** sont, à l'heure actuelle, les plus prometteuses pour une utilisation en lutte biologique. Ces nématodes, associés à une bactérie symbiotique, présentent un potentiel d'application particulièrement intéressant. Ils peuvent parasiter un très large éventail d'insectes ainsi que certains autres arthropodes, tout en ayant l'avantage de n'attaquer ni les mammifères ni les plantes. La mort de l'hôte intervient rapidement, généralement un à deux jours après l'infestation. De plus, ils se prêtent aisément à l'élevage et peuvent être formulés sous forme de bioinsecticides.

4. Caractères morphologiques de classification des nématodes phytoparasites

Les nématodes ou les vers ronds sont des métazoaires triploblastiques protostomiens appartenant au phylum **NEMATODA** rattaché au super-phylum des Nematelminthes.

Ils sont caractérisés par un corps cylindrique ou fusiforme non métamérisé à symétrie bilatérale (Sumenkova, 1988).

Les nématodes phytoparasites appartiennent à trois ordres : Tylenchida, Aphelenchida et Dorylaimida. Cependant, certains nématodes appartenant à ces ordres ne sont pas considérés comme phytoparasites. Les caractères permettant la différenciation de ces trois ordres sont résumés dans le tableau 1.

Tableau 1. Caractères morphologiques permettant de différencier les trois ordres auxquels appartiennent les nématodes phytoparasites.

Dorylaimida	Tylenchida	Aphelenchida
—Pas de phasmide.	—Phasmides.	—Phasmides.
—Stylet sans boutons basaux.	—Stylet avec boutons basaux.	—Stylet avec boutons basaux.
—Généralement pas d'annélation de la cuticule.	—Annelation de la cuticule.	—Annelation de la cuticule.
—Œsophage fortement muscularisé, pas de bulbe médian.	—Œsophage faiblement muscularisé en 3 ou 4 parties. ❖ Procorpus ❖ Bulbemedian ❖ Isthme ❖ Bulbe basal	—Œsophage faiblement muscularisé en 3 ou 4 parties. ❖ Procorpus ❖ Bulbemedian ❖ Isthme ❖ Bulbe basal
	—Débouché de la glande dorsale situé juste en arrière du stylet	—Débouché de la glande dorsale situé à l'intérieur de bulbe médian.
—5 cellules glandulaires	—Généralement 3 cellules glandulaires.	—Généralement 3 cellules glandulaires.

5. Classification des Nématodes phytophages selon le régime alimentaire

D'après Wasilewska (2006), les nématodes peuvent être classés en plusieurs groupes trophiques en fonction de leur régime alimentaire, à savoir :

➤ **Phytophages « obligatoires »** vivent aux dépens des plantes et peuvent engendrer des problèmes de développement du végétal, exemple : *Paratylenchus* sp., *Tylenchorhynchus* sp.,

Xiphinema sp., *Helicotylenchus* sp., *Longidorus* sp., *Pratylenchus* sp., *Heterodera* sp., *Pratylenchoides* sp. et *Trophorus* sp.

➤ **Phytophages facultatifs** ne se nourrissent pas exclusivement de végétaux, exemple : *Aphelenchus* sp., *Tylenchus* sp., *Ditylenchus* sp., *Aphelenchoides* sp. et *Psilenchus* sp.

Les nématodes de ces deux groupes renseignent sur la nature et l'état de la couverture végétale et, éventuellement, le risque de perte de rendement.

➤ **Bactériveres** se nourrit exclusivement de bactéries, exemple les genres : *Rhabditis* Dujardin, 1845, *Caenorhabditis* Osche, 1952, *Diplogaster* Schultze, 1875, *Alaimus* de Man, 1880.

➤ **Fongivores** se nourrissent exclusivement de champignons, exemple : *Coslenchus* sp., *Diphther* sp.

Les nématodes de ces deux groupes renseignent sur l'état du compartiment microbien du sol, la dynamique de matière organique et le recyclage des nutriments.

➤ **Carnivores** : exemple : *Mononchus*, *Nygolaimus*.

➤ **Omnivores** ont une ressource alimentaire diversifiée, exemple : certain Dorylaimidae (*Dorylaimus*).

Les nématodes de ces deux groupes reflètent les perturbations physiques ou chimiques du milieu.

Ils peuvent être classés selon la partie du végétal infectée, et ils sont scindés en deux groupes :

➤ **Les nématodes des parties aériennes** : ceux qui s'alimentent sur les parties aériennes des plantes.

➤ **Les nématodes des parties racinaires** : ceux qui s'alimentent sur les racines et tubercules souterrains.

Les nématodes phytoparasites peuvent être regroupés selon leur comportement et leur mobilité en trois groupes principaux :

➤ **Endoparasites migrants** : Ce sont des nématodes mobiles qui s'alimentent à l'intérieur des tissus racinaires des plantes. Chez les nématodes endoparasites migrants, tous les stades sont mobiles à l'exception de l'œuf. Les nématodes traversent les tissus végétaux de cellule en cellule, ou peuvent quitter les tissus végétaux à la recherche de nouvelles sources alimentaires.

Au cours de leur migration et de leur alimentation, ces nématodes pondent des œufs soit à l'intérieur du cortex racinaire soit dans le sol environnant les racines. Les cellules

endommagées secrètent des toxines qui peuvent tuer les cellules adjacentes, conduisant à la formation de petites tâches ou de lésions nécrotiques.

Des champignons et des bactéries, agents de pourriture secondaire des racines, sont souvent associés aux déplacements et aux points d'entrée créés par les nématodes endoparasites migrants.

➤ **Endoparasites sédentaires** : Ce sont des nématodes qui, arrivés sur un site nourricier, cessent d'être mobiles et s'alimentent sur ce site nourricier. Les nématodes endoparasites sédentaires sont capables d'envahir les tissus végétaux dès l'éclosion du second stade juvénile, c'est le stade infestant vermiforme. Ils se déplacent dans le sol à la recherche de racines d'une plante hôte, traversent les tissus végétaux afin de trouver un site nourricier. Une fois le site trouvé, le juvénile s'y établit de manière permanente jusqu'à la fin de son cycle de développement en femelle adulte.

Au fur et à mesure de son développement, son corps arrondi prend une forme sphérique, de citron, de rein ou ovoïde. Le nématode s'alimente sur un très petit nombre de cellules, régulées par le nématode lui-même à l'aide de substances de croissance. Certaines espèces (nématodes à kystes et nématodes à galles) conduisent à la formation de cellules géantes à l'intérieur des racines de la plante hôte.

Les mâles demeurent filiformes, se nourrissant à la surface des racines pour quelques jours, pendant lesquels ils peuvent ou non féconder les femelles avant de migrer à nouveau dans le sol pour y mourir.

Les femelles de nématodes endoparasites sédentaires produisent généralement un très grand nombre d'œufs, qui demeurent à l'intérieur de leurs corps (nématodes à kystes : *Heterodera* spp.) ou s'accumulent dans des masses d'œufs (nématodes à galles : *Meloidogyne* spp.) rattachées à leurs corps. Quelques autres espèces sont sédentaires, mais seulement semi-endoparasites, comme le nématode réniforme (*Rotylenchulus* spp.) et le nématode des Citrus (*Tylenchulus semipenetrans*), nématodes qui sont partiellement intégrés dans les tissus racinaires.

➤ **Ectoparasites** : Ce sont des nématodes qui s'alimentent à la surface des tissus racinaires des plantes. Les nématodes ectoparasites s'alimentent de manière externe, à la surface des plantes, généralement sur les poils absorbants ou le tissu cortical externe des racines. Ils se retrouvent souvent en très grand nombre sans que cela soit un problème. Cependant, ils peuvent occasionner de sérieux dommages aux plantes souffrant de stress d'origine biotique ou abiotique (attaque fongique ou faible disponibilité en eau).

Les exemples de nématodes ectoparasites sont : les nématodes annelés (*Criconemoides* spp.), les nématodes spiralés (*Helicotylenchus* spp.) et le nématode agent du bout blanc sur le riz (*Aphelenchoides besseyi*). Il est également bien reconnu que certains nématodes ectoparasites sont des agents importants de transmissions de virus aux plantes (*Xiphinema* spp., *Longidorus* spp., *Trichodorus* et *Paratrichodorus* spp.).

1. Morphologie externe des nématodes phytoparasites

Les nématodes phytoparasites ont généralement une forme en fuseau allongé plus ou moins effilé aux extrémités et de section transversale circulaire. Ils sont généralement incolores et transparents (Fig. 2).

Chez certaines espèces, les femelles ont un corps plus volumineux et piriforme que les mâles, ceci étant provoqué par un développement important des gonades et de leurs annexes. Les mâles sont toujours vermiformes.

La plupart sont invisibles à l'œil nu ; ils mesurent de 0,3 à 5 mm de longueur et 10 à 50 µm de largeur (Sumenkova, 1988 ; Coyne *et al.*, 2010).

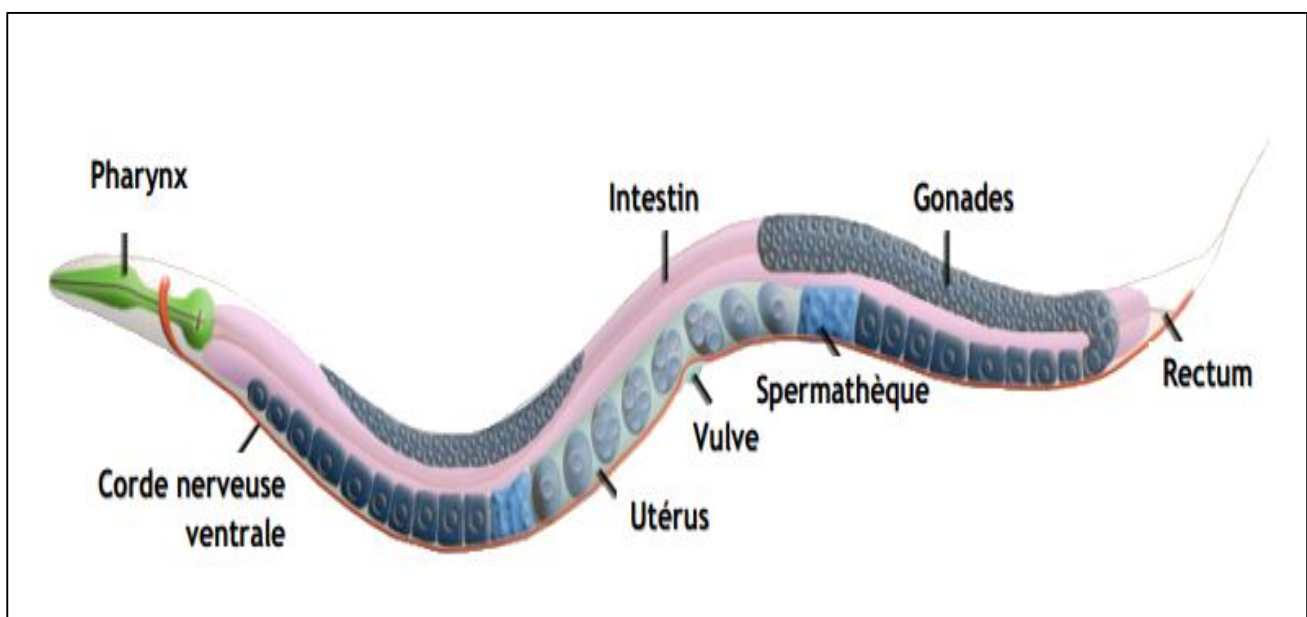


Figure 2 : Aspect général des nématodes

(<https://www.wormatlas.org/hermaphrodite/introduction/mainframe.htm>).

L'enveloppe externe ou cuticule peut être lisse, annelée, ponctuée ou marquée de stries longitudinales ; les anneaux cuticulaires présentent parfois des excroissances fortement développées. La cuticule est marquée de plis longitudinaux qui délimitent les champs latéraux (Fig. 3). Sur la cuticule il est possible aussi de distinguer les terminaisons des organes de perception ; ce sont les amphides et les papilles situées dans la région céphalique et les phasmides souvent localisés à l'arrière du corps (Zunke et Eisenback, 1998).

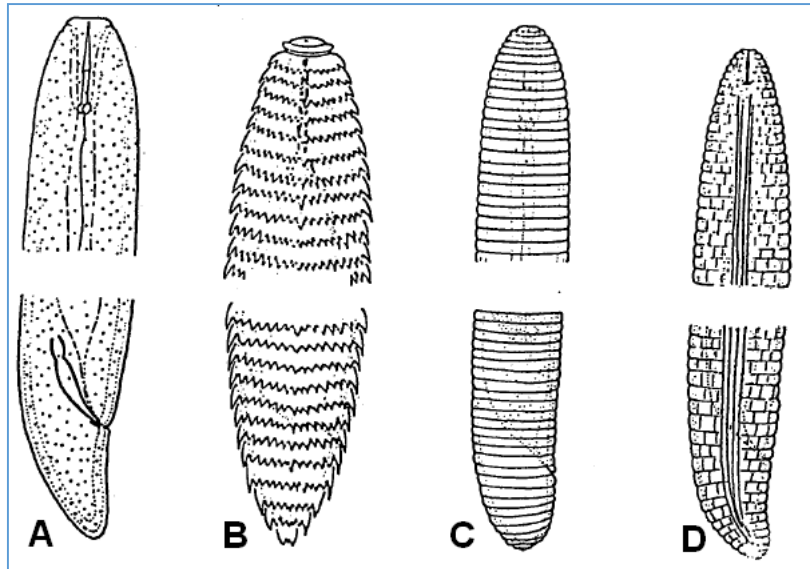


Figure 3 : Différents aspects de la cuticule des nématodes phytoparasites (Ayoub, 1980).

A. ponctuée. **B.** annelée avec anneaux possédant des extensions cuticulaires. **C.** annelée. **D.** annelée avec stries longitudinales et incisures dans le champ latéral.

La région ventrale est facilement reconnaissable étant caractérisée par la présence d'un pore excréteur, de la vulve et de l'anus. Le pore excréteur est situé dans le tiers antérieur du corps. La vulve est médiane chez les individus pourvus de 2 gonades et le plus souvent situés vers l'arrière du corps chez les espèces n'en possédant qu'une seule.

On distingue une région céphalique plus ou moins différenciée et caractérisée par la présence de six lèvres. La région caudale ou post-anale est généralement mieux différenciée (plus effilée) que la région céphalique (Prot, 1984).

2. Morphologie interne des Nématodes

Selon Prot (1984), la coupe transversale d'un nématode montre trois tubes qui sont de l'extérieur vers l'intérieur (Fig. 4) :

- **Enveloppe externe** est formé la cuticule (exosquelette) résistante ;
- **Hypoderme et sous-tendue** formés par un fourreau de muscle qui entoure le tube digestif et les glandes génitales ;
- **Cavité corporelle ou Pseudocœlome.**

2.1.Fourreau épidermo-musculaire

La paroi du corps des nématodes est constituée de trois couches intimement liées, ce sont de l'extérieur vers l'intérieur : la cuticule, l'épiderme et la couche musculaire longitudinale (Dropkin, 1989).

2.1.1. Cuticule

La cuticule des nématodes est constituée de 8 à 9 couches entrecroisées de protéines fibreuses. Cette cuticule doit être suffisamment solide pour protéger le nématode et assez rigide pour former un exosquelette et en même temps assez souple pour permettre les mouvements et les déplacements de l'animal (Curtis *et al.*, 2011).

2.1.2. Épiderme

L'épiderme est formé d'une couche unique constituée d'un petit nombre de rangées de cellules épithéliales. Il entoure totalement le corps et renferme de nombreuses réserves (lipides et glycogène). Il est à l'origine de la sécrétion de la cuticule.

L'épiderme n'est pas d'épaisseur égale : il forme des cordes longitudinales qui sont des bandes faisant saillies dans la cavité générale. Il y a généralement 4 cordes : 1 dorsale, 1 ventrale et 2 latérales plus fortement marquées que les précédentes (Curtis *et al.*, 2011).

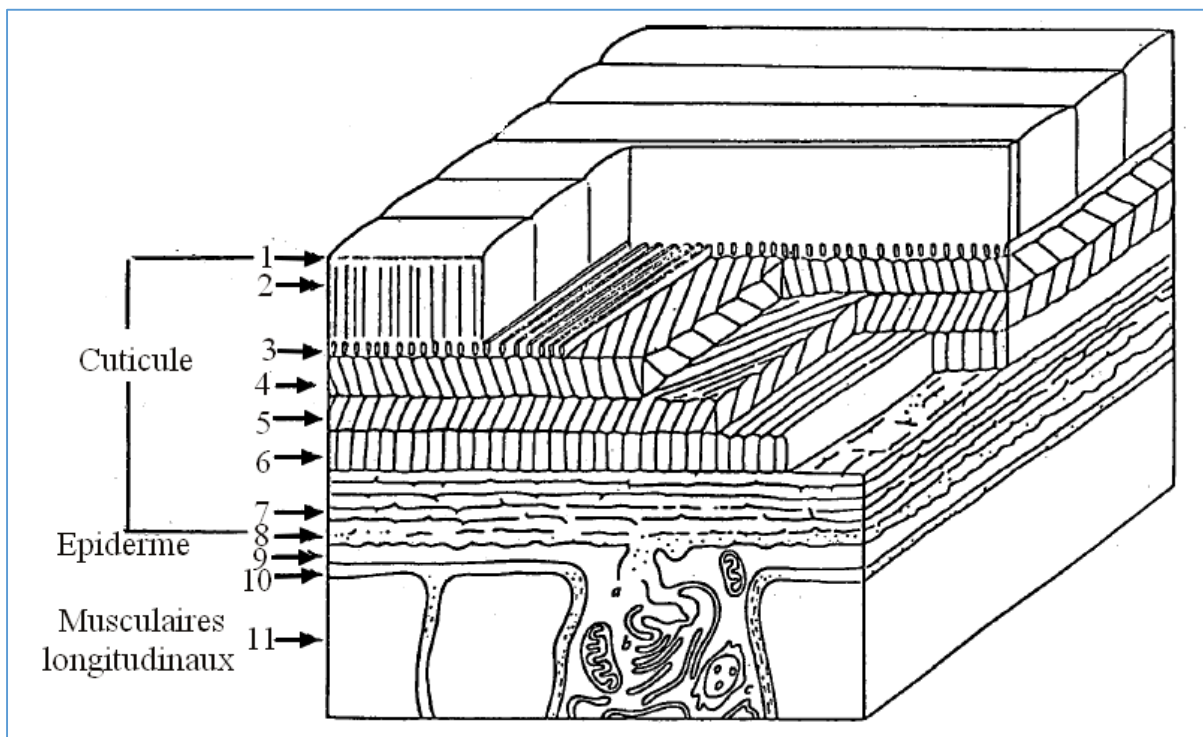


Figure 4 : Structure de la paroi du corps des nématodes (Curtis *et al.*, 2011).

2.1.3. Muscles longitudinaux

La musculature se situe immédiatement en dessous de l'épiderme. Il n'y a qu'une seule couche de muscles longitudinaux. Cette musculature est divisée en quatre champs musculaires par les cordes latérales et médianes.

Les nématodes se meuvent suite à des contractions coordonnées des muscles longitudinaux qui, à quelques exceptions près, induisent un mouvement ondulatoire. S'il n'y a pas de couche musculaire circulaire, il existe néanmoins des muscles transversaux, ce sont les muscles copulateurs, les muscles vulvaires et les muscles anaux (Fig. 5).

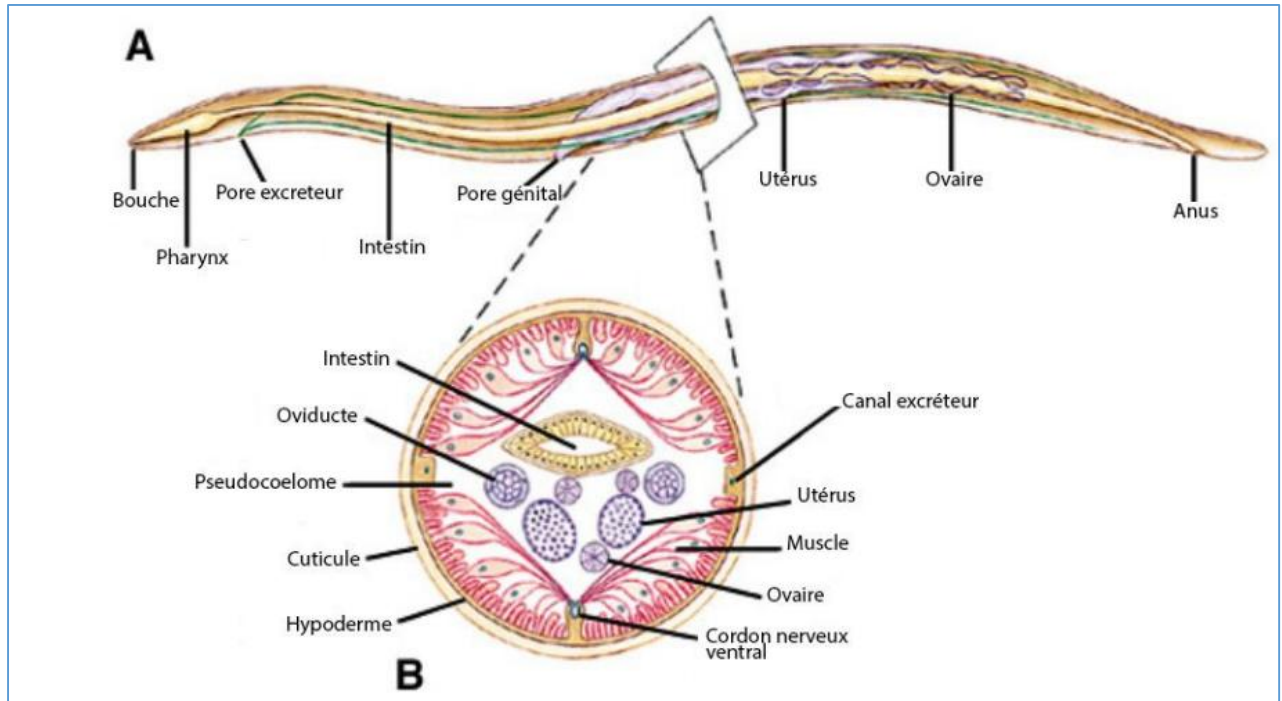


Figure 5 : Schéma de la structure d'un nématode (Hassanally-Goulamhousen, 2021).

A. Morphologie générale d'un nématode illustré par un *Ascaris* femelle. **B.** Coupe transversale mettant en évidence l'organisation schématique d'un nématode.

2.2. Cavité générale

La cavité générale du corps des nématodes contient un tissu fibreux et des cellules mésenchymateuses, elle est remplie d'un liquide de pression osmotique élevée en agissant sur l'exosquelette, cette pression fait que les nématodes conservent leur forme en fuseau (Dropkin, 1989).

2.3. Tube digestif des nématodes phytoparasites typiques (Exemple : Tylenchides)

Selon Prot (1984), le tube digestif des nématodes phytoparasites s'étend de la bouche à l'anus. Il comprend l'œsophage, l'intestin et le rectum (Fig. 6).

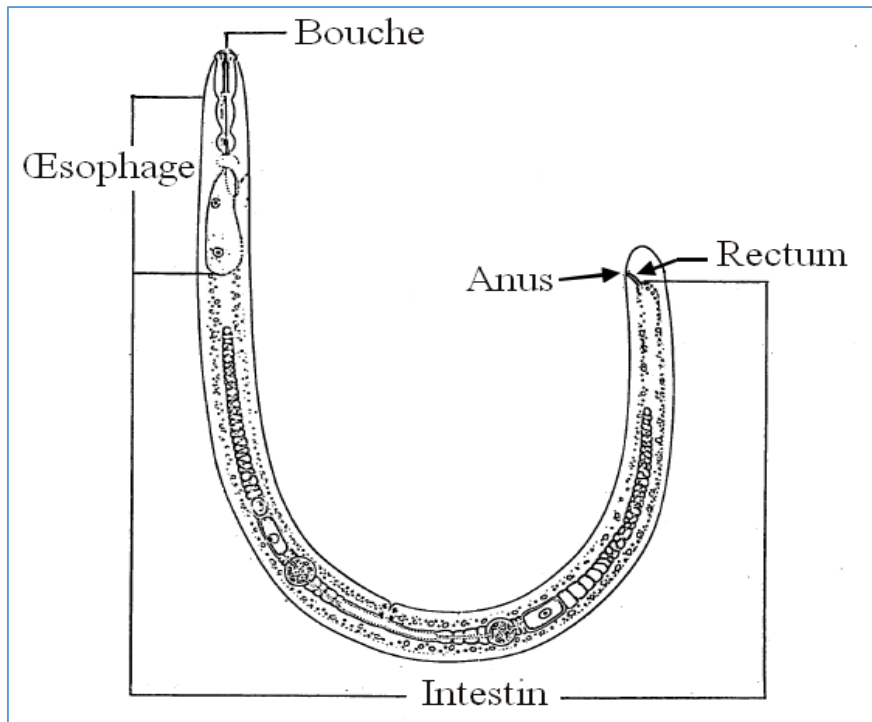


Figure 6 : Tube digestif des nématodes phytoparasites (Prot, 1984).

2.3.1. Cavité buccale

La bouche s'ouvre à l'extrémité antérieure ; elle est pourvue d'un stylet, structure cuticulaire durcie, analogue à une aiguille hypodermique. Des muscles protracteurs insérés d'une part sur les boutons basaux du stylet et d'autre part à l'avant du corps permettent au stylet de faire saillie à l'extérieur de la bouche (Prot, 1984).

Ce stylet permet aux nématodes phytoparasites de perforer les parois des cellules et d'en prélever le contenu dont ils se nourrissent. Le conduit œsophagien part de l'extrémité postérieure du stylet (Fig. 6).

2.3.2. Œsophage

La partie antérieure de l'œsophage est plus ou moins cylindrique ; elle est divisée en un procorpus et un métacorpus aussi appelé bulbe médian. Ce bulbe médian contient une valve sur laquelle s'insèrent des muscles ; il fonctionne comme une pompe qui aspire les aliments à travers le stylet et les refoule dans l'intestin.

L'isthme, parti à section étroite, relie le métacorpus au bulbe basal piriforme. Ce bulbe basal contient trois glandes, une dorsale qui secrète de la salive et deux sub-ventrales (Prot, 1984).

Un canal qui traverse le bulbe médian le relie au conduit œsophagien ; le débouché de ce canal dans le conduit œsophagien est appelé orifice de la glande dorsale et situé près de la

base du stylet. Le bulbe basal est pourvu d'une valve appelée **cardia** qui sépare l'œsophage de l'intestin (Fig. 7).

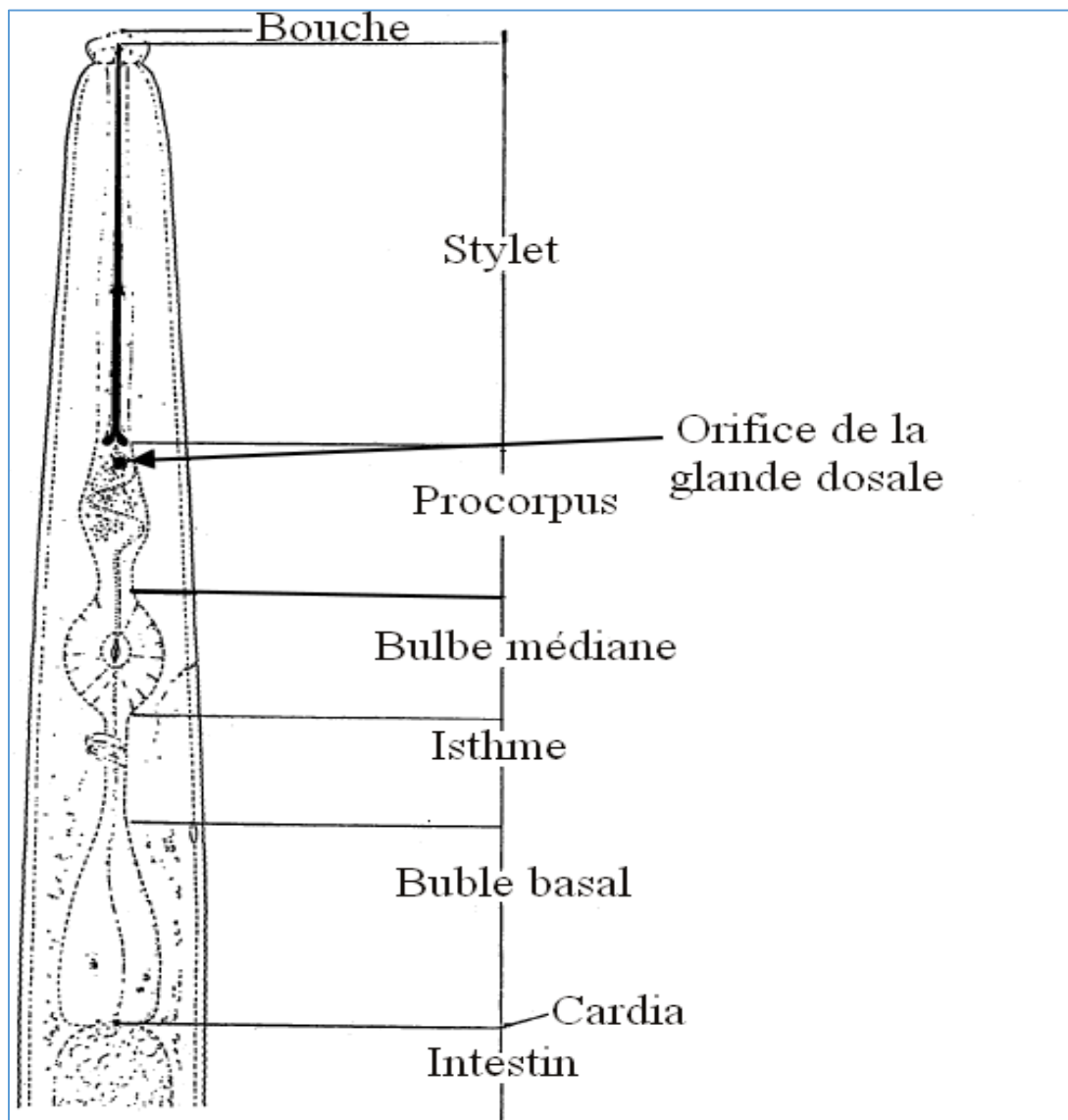


Figure 7 : Œsophage des nématodes de genre *Tylenchides* (Prot, 1984).

2.3.3. Intestin

L'intestin est un simple tube droit constitué d'une seule couche de cellules épithéliales. Les cellules intestinales cumulent plusieurs fonctions :

- ❖ Elles absorbent les éléments nutritifs et les métabolisent,
- ❖ Elles stockent des réserves,
- ❖ jouent aussi le rôle de cellules excrétrices.

L'intestin se termine par un sphincter musculueux qui le sépare du rectum. Le rectum est une invagination cuticulaire. Celui des femelles est un simple tube qui conduit à l'anus.

Chez les mâles le système reproducteur débouche dans le rectum qui est donc transformé en cloaque (Prot, 1984).

2.4.Appareil excréteur

L'appareil excréteur des nématodes phytoparasites est constitué de deux longs canaux latéraux connectés entre eux par un canal transversal lui-même en communication avec le pore excréteur généralement situé à la hauteur du bulbe médian (Fig. 8).

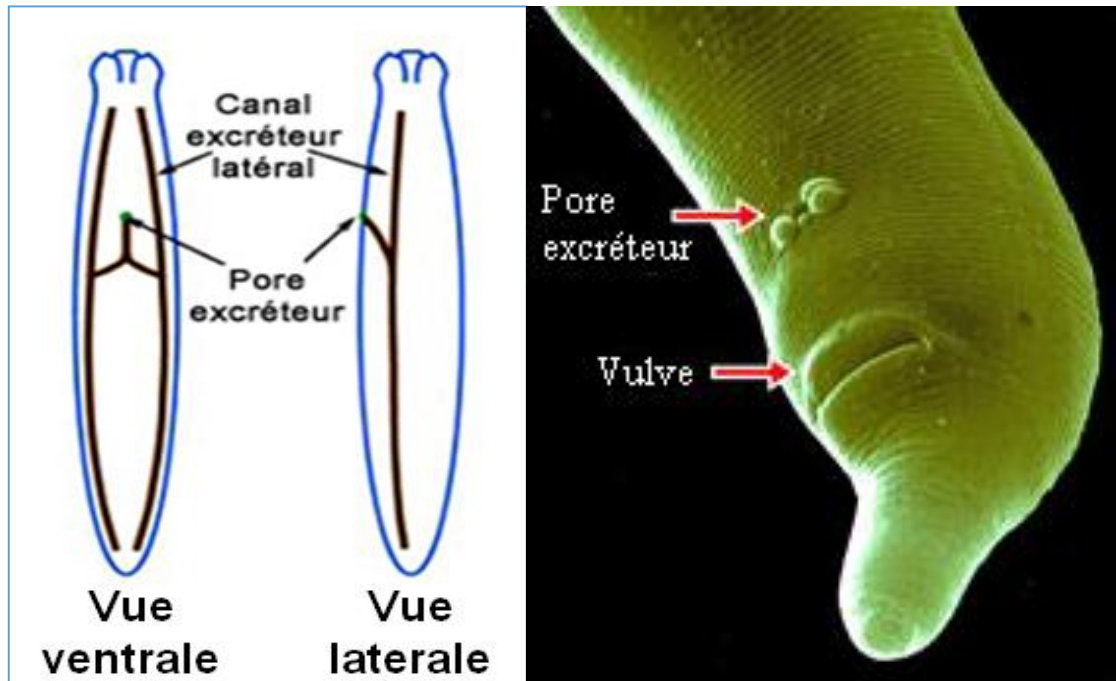


Figure 8 : Appareil excréteur d'un Nématode (Ferraz et Brown, 2016).

2.5.Système nerveux

Il est à distinguer un système nerveux central composé de ganglions nerveux, d'un anneau nerveux, d'une corde neurale ventrale et d'une corde neurale dorsale. L'anneau nerveux est la structure la plus facilement distinguable ; il entoure l'œsophage juste en arrière du bulbe médian. Les différents organes du système nerveux sont connectés entre eux et aux terminaisons nerveuses qui innervent les muscles et les organes des sens (Eisenback, 1985).

Les nématodes possèdent aussi des systèmes nerveux sympathiques ; un œsophagien, un rectal, un entourant les spicules chez le mâle et un associé à la vulve et au vagin chez les femelles.

Les organes des sens sont concentrés dans la région céphalique et dans la région postérieure ; ce sont :

❖ **Les papilles** qui se présentent sous la forme de petites protubérances contenant une fibre nerveuse qui se termine juste sous la surface de la cuticule ou dans une petite cavité ouverte à l'extérieur. Les papilles sont soupçonnées être des mécanorécepteurs et/ou des chimiorécepteurs.

❖ **Les amphides**, au nombre de deux, situées latéralement dans la région antérieure, sont des organes combinant des cellules glandulaires et des terminaisons nerveuses. Elles sont des chimiorécepteurs.

❖ **Une paire de phasmides** généralement placée dans la région postérieure et qui possèdent une structure analogue à celle des amphides (Eisenback, 1985).

2.6.Appareil reproducteur

La présence de la vulve d'une part, des spicules et des ailes caudales d'autre part permet de différencier assez facilement les deux sexes.

2.6.1. Appareil reproducteur femelle

L'appareil reproducteur femelle consiste en une ou deux branches génitales en forme de tubes allongés. Chez les espèces à deux branches génitales (didelphique), la vulve est généralement médiane et l'on distingue alors une branche génitale antérieure et une branche génitale postérieure. Chez les espèces à une seule branche génitale (monodelphique), la vulve est généralement déplacée vers l'arrière du corps (Eisenback, 1985).

La structure de la branche génitale est la même que les espèces soient didelphiques ou monodelphiques.

La paroi de la branche génitale est constituée d'une couche monocellulaire. La branche génitale est divisée en plusieurs régions distinctes. À l'extrémité se trouve l'ovaire avec une zone germinale (zone de division cellulaire) qui produit les oocytes et une zone de croissance dans laquelle les oocytes se transforment en ovules. Entre l'ovaire et l'oviducte se trouve une spermathèque dans laquelle sont stockés les spermatozoïdes. À l'oviducte fait suite l'utérus où les œufs finissent leur formation et chez certaines espèces commencent même leur développement embryonnaire. De l'utérus un vagin court et musculéux conduit à la vulve (Fig. 9).

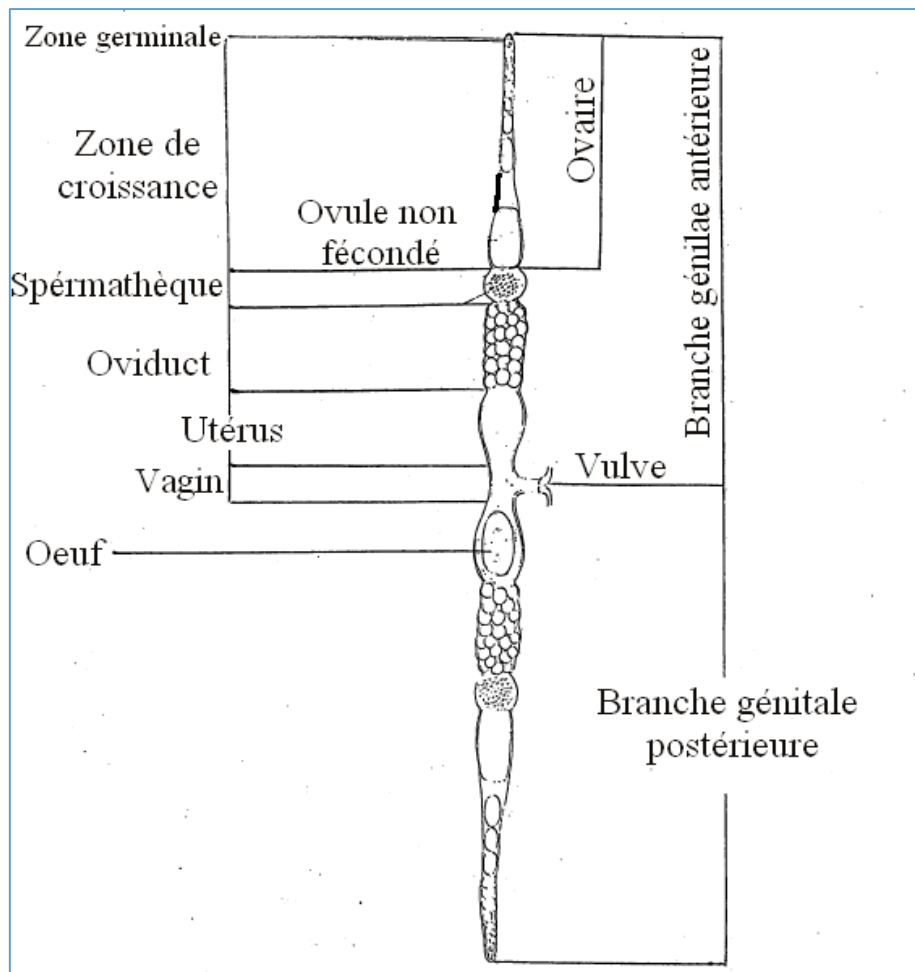


Figure 9 : Appareil reproducteur femelle d'un nématode (Ayoub, 1980).

2.6.2. Appareil reproducteur mâle

Ayoub (1980) rapporte que la branche génitale est construite sur le même modèle que la branche génitale femelle. À l'extrémité, le testicule avec une zone germinale et une zone de développement fournit les spermatozoïdes qui sont stockés dans une vésicule séminale. Le canal déférent unit la vésicule séminale au rectum alors appelé cloaque (orifice commun de l'appareil reproducteur et du tube digestif).

Les mâles possèdent un appareil copulateur les spicules la plupart du temps pourvus d'une pièce accessoire le **gubernaculum** qui leur sert de guide. Ces spicules possèdent une musculature qui leur permet de faire saillie à l'extérieur ; ils ont pour fonction d'ouvrir la vulve de la femelle. Les mâles de certaines espèces ont des ailes caudales ou bursae qui sont des extensions cuticulaires qui maintiennent la femelle pendant la copulation (Fig. 10).

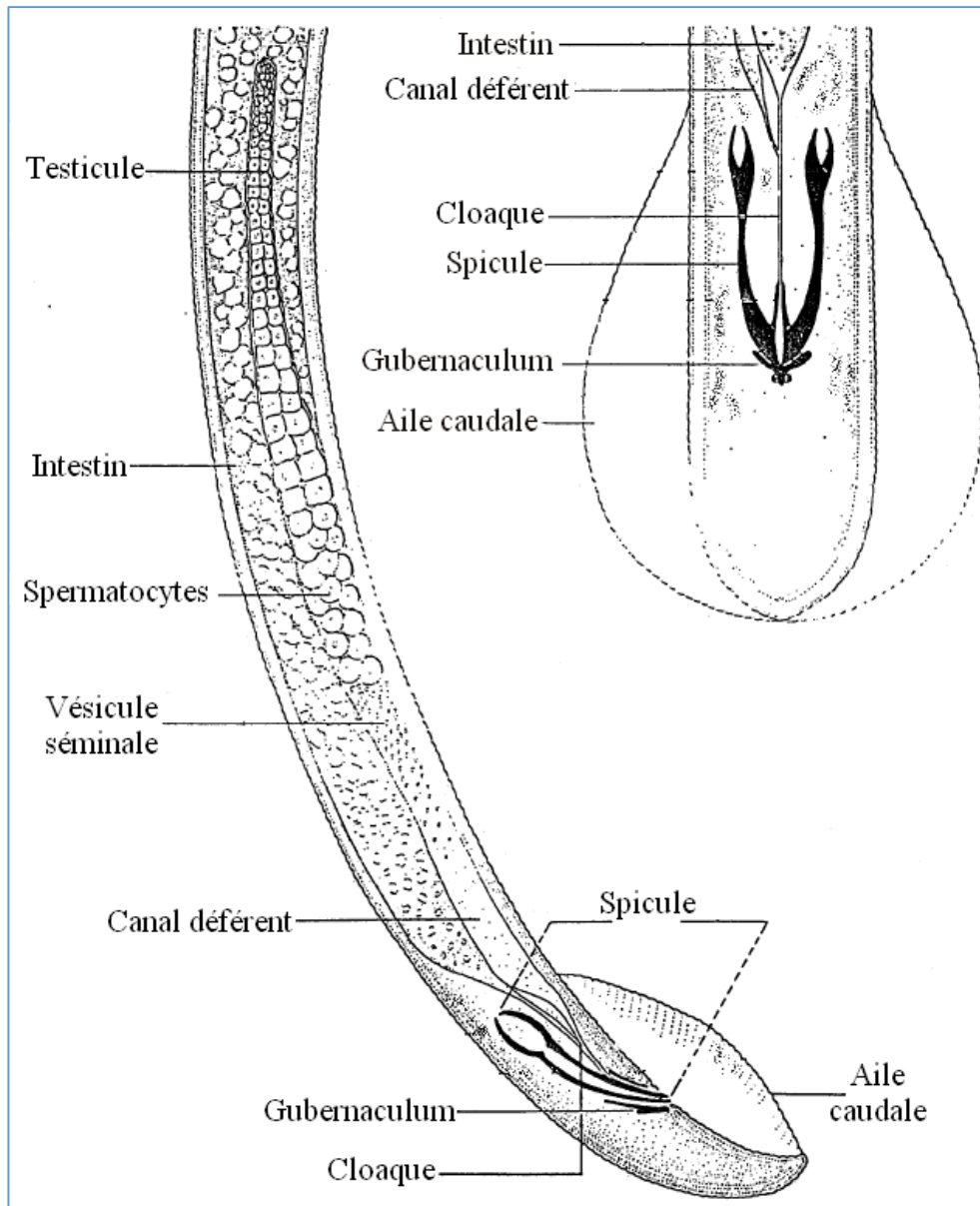


Figure 10 : Appareil génital mâle d'un nématode (Ayoub, 1980).

1. Reproduction et cycles de développement

1.1. Reproduction

Les nématodes présentent différents modes de reproduction qui sont :

1.1.1. Amphimixie

L'amphimixie est un processus de reproduction biologique dans lequel les gamètes, ou cellules reproductrices de deux individus différents se combinent pour former un nouvel organisme. Ce processus est couramment observé chez les organismes sexués, où les gamètes mâles et femelles se fusionnent pour créer un nouvel individu portant un mélange de caractéristiques génétiques de ses deux parents (Prot, 1984).

La plupart des nématodes sont bisexués, cela veut dire qu'il existe pour chaque espèce des femelles et des mâles facilement reconnaissables par leurs caractères sexuels. Les espèces pour lesquelles les mâles et les femelles sont en nombres approximativement égaux se reproduisent par amphimixie constituant la vraie reproduction sexuée.

L'amphimixie est essentielle pour la diversité génétique au sein d'une population, car elle favorise la recombinaison génétique et la variation, ce qui est important pour l'adaptation et l'évolution des espèces (Ferraz et Brown, 2016).

Exemple : *Heterodera glycines*.

1.1.2. Parthénogenèse

La parthénogenèse est un processus de reproduction au cours duquel un ovule non fécondé se développe en un nouvel individu. Contrairement à la reproduction sexuée où les gamètes mâle et femelle se combinent pour former un nouvel organisme, la parthénogenèse ne nécessite pas de fécondation par un spermatozoïde (Grosmaire, 2018).

Les descendants produits par parthénogenèse sont des clones génétiques, car ils héritent uniquement de l'information génétique de la mère. Chez les espèces parthénogénétiques, les mâles sont rares et manquent quelquefois totalement (Ferraz et Brown, 2016).

Exemple : *Meloidogyne arenaria*, *M. incognita*, *M. javanica* et *Pratylenchus brachyurus*.

1.1.3. Hermaphrodisme

Il a été signalé dans plusieurs groupes de nématodes libres et parmi les nématodes phytophages chez *Secernentia* dans la superfamille des Criconematoidea, des nématodes dits annelés, un fait considéré comme une spéculation par plusieurs auteurs en raison du manque de corroboration efficace.

Morphologiquement, les spécimens hermaphrodites ressemblent à des femelles, mais avec des gonades capables de produire des gamètes mâles et femelles. La règle est la formation initiale de spermatozoïdes (= hermaphrodisme protandrique), qui sont entretenus dans la spermathèque, suivis des ovocytes et enfin des ovules, par la même voie que l'amphimixie (Ferraz et Brown, 2016).

Exemple : le genre *Secernentia*

1.2.Cycles de développement

Le cycle de développement d'un organisme est l'histoire complète de sa vie et de ses transformations à partir d'un stade quelconque et jusqu'à la réapparition de ce stade (par exemple de l'œuf au nouvel œuf de la génération suivante).

Les détails des cycles de développement des nématodes phytoparasites diffèrent d'un genre à l'autre et même d'une espèce à l'autre. Ces variations sont entraînées par la multiplicité des sols, des climats et des écosystèmes dans lesquels ils vivent (Smiley et Nicol, 2009). Une autre cause de diversification provient des relations hôtes parasites qui varient avec chaque espèce : certaines ne pénètrent jamais dans les plantes, d'autres se développent dans les racines, d'autres encore parasitent les parties aériennes des végétaux (Fig. 11).

Si les cycles de développement des différentes espèces de nématodes phytoparasites varient par des détails, tous sont basés sur le même mode fondamental qui peut être schématisé comme suit : Œufs, Juvéniles (1^{er} stade J1, 2^{ème} stade J2, 3^{ème} stade J3 et 4^{ème} stade J4) et Adultes (Subbotin *et al.*, 2010).

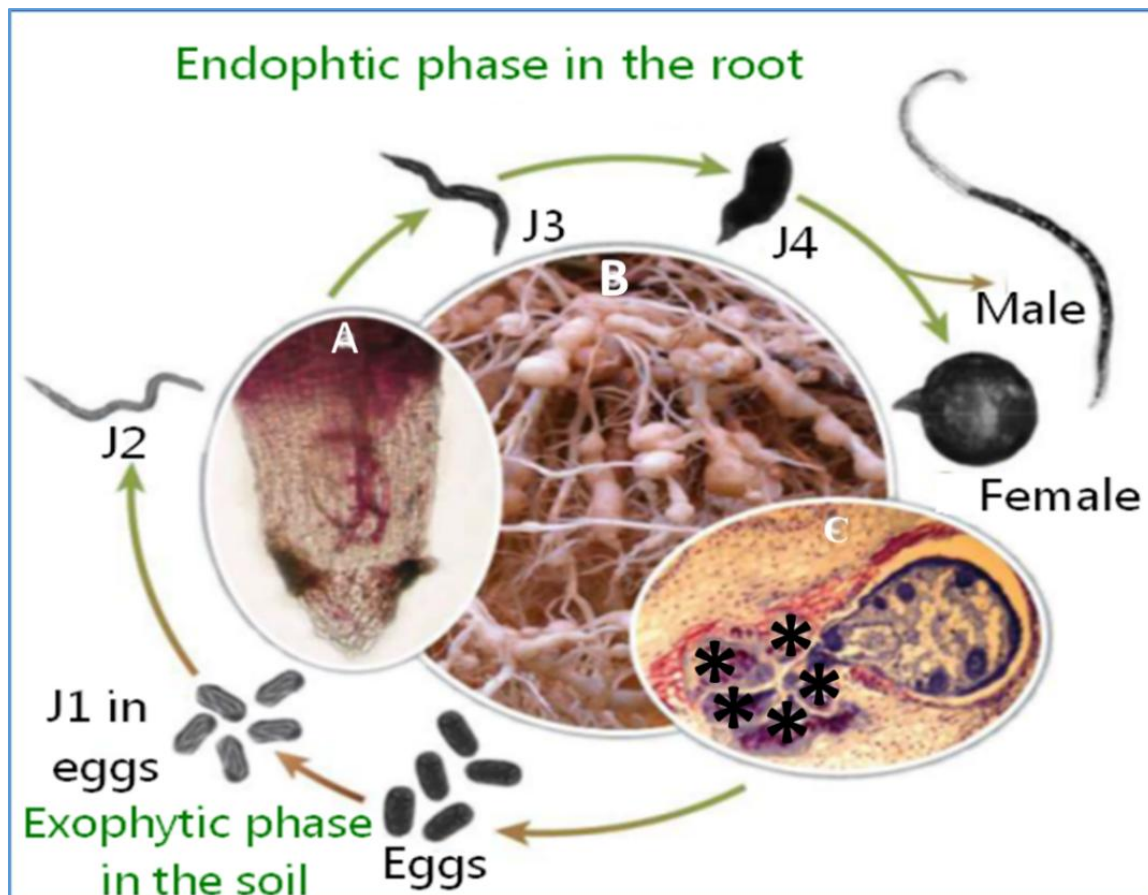


Figure 11 : Cycle de vie d'un nématode à galles parthénogénétique mitotique (Castagnone-Sereno *et al.*, 2013).

(A) Coupe longitudinale d'une pointe de racine montrant des juvéniles de deuxièmes stades (J2) (colorés avec l'acide de fuschin) se retournant au niveau du méristème racinaire pour migrer dans le cylindre vasculaire.

(B) Symptômes typiques (Galles) sur les racines de tomates.

(C) Coupe longitudinale d'une racine infestée montrant une femelle mature et cinq cellules géantes (*) constituant le site d'alimentation du nématode.

1.2.1. Œuf

Trois processus sont impliqués dans le développement de l'œuf ou embryogenèse, à savoir : le clivage, la blastulation et la gastrulation. L'embryogenèse dans l'œuf commence par le clivage du protoplasme, qui se divise pour former des cellules. Deux blastomères, respectivement appelés première cellule somatique (S1) et cellule germinale parentale (P1), sont formés, à partir desquels les tissus du nématode en développement se développent selon un processus complexe (Tylka *et al.*, 1993).

Vers la fin du développement de l'œuf, l'embryon prend une forme cylindrique et devient finalement vermiforme, un juvénile de premier stade (J1) enroulé étant visible à l'intérieur de l'œuf (Fig. 12).

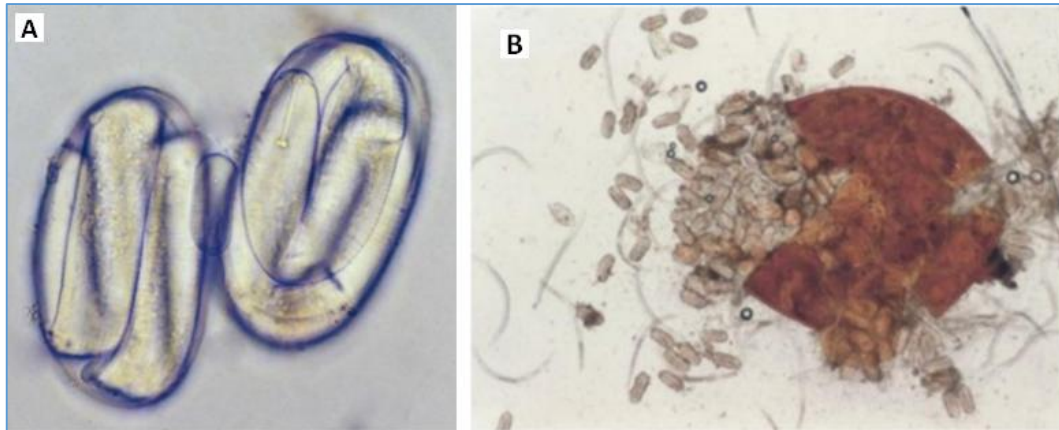


Figure 12 : Œuf des nématodes phytoparasites (Hendrika et Biodun, 2024).

A : Stade larvaire J2 enroulé dans un œuf de nématode à kystes, **B** : Œufs et larves J2 éclos d'un kyste.

1.2.2. Juvéniles de 1^{er} stade (J1)

Le premier stade vermiforme du nématode est visible sous la forme d'une "figure en huit" à l'intérieur de l'œuf, que l'on appelle le premier stade juvénile, ou J1. Avant l'éclosion, il est possible d'observer le J1 en mouvement à l'intérieur de l'œuf. Le développement post-embryonnaire a lieu dans l'œuf et aboutit à la formation du J1, qui subit la première mue pour donner naissance au juvénile de deuxième stade J2. L'éclosion et la mue sont des étapes importantes du processus de développement post-embryonnaire (Smiley et Nicol, 2009).

Il existe des exceptions à cette règle. Par exemple, dans certains genres, comme *Xiphinema index*, et dans le cas des nématodes entomopathogènes, le J1 émerge de l'œuf avant la mue.

1.2.3. Juvéniles de 2^{ème} stade(J2)

La première mue a lieu à l'intérieur de l'œuf et donne naissance au J2, qui rompt ensuite la cuticule de l'œuf et éclot. Le J2 se déplace également à l'intérieur de l'œuf, comme le J1, mais il rompt la cuticule de l'œuf en utilisant son stylet, par lequel sont sécrétées les enzymes des glandes œsophagiennes, pour dissoudre les membranes de la cuticule, créant ainsi une ouverture. Le J2, lorsqu'il émerge par l'ouverture, recherche des racines ou d'autres structures végétales souterraines à infecter (Smiley et Nicol, 2009).

L'éclosion du J2 dépend soit de la réponse d'un stimulus/stimuli de la plante hôte, soit des conditions environnementales (par exemple, une température adéquate, une quantité suffisante d'eau dans le sol). Pour les nématodes à kystes, tels que *Globodera stochiensis* et certaines espèces de *Meloidogyne*, le J2 éclot généralement en présence d'exsudats racinaires de l'hôte qui agissent comme un stimulus.

1.2.4. Juvéniles de 3^{ème} et 4^{ème} stade (J3 et J4)

Le J2 qui éclot de l'œuf ressemble généralement au mâle adulte, à l'exception de sa taille (le mâle adulte étant sensiblement plus grand que le J2), du développement des gonades et d'autres caractéristiques corporelles spécifiques à certains genres et/ou espèces. Le J3 subit ensuite une mue pour devenir un juvénile de quatrième stade (J4) et, finalement, le stade mature ou adulte, qui est soit une femelle, soit un mâle (Smiley et Nicol, 2009).

❖ Mue

Le passage d'un stade de vie au suivant est facilité par la mue, la cuticule de chaque stade de vie étant successivement éliminée pour permettre le développement du stade suivant. Au cours de la mue, toute la cuticule, y compris le revêtement cuticulaire du stomate, du stylet, du pharynx, de la vulve, du cloaque, du rectum, des amphides, des phasmides et du pore excréteur, est éliminée. Pour la plupart des nématodes phytoparasites, le taux de croissance le plus élevé se produit après la dernière mue.

1.2.5. Adulte mâle ou femelle

Chez un grand nombre d'espèces, la femelle adulte dépose les œufs puis meurt. Chez de nombreuses espèces le nombre des cellules qui constituent le corps d'un nématode est prédéterminé, à l'exception des gonades. L'accroissement en taille, après que ce nombre soit atteint, est dû à une augmentation de la taille des cellules et non à une multiplication cellulaire, c'est l'**eutélie** (Tylka *et al.*, 1993).

2. Formes de conservation et de résistance des nématodes phytoparasites

Les nématodes phytoparasites ont développé diverses stratégies de conservation et de survie dans des conditions environnementales variables et pour persister entre les saisons de croissance des plantes. Voici quelques-unes des principales formes de conservation et de survie des nématodes phytoparasites.

2.1. Formation de kystes

Il se rencontre chez les nématodes à kystes du genre *Heterodera* et *Globodera*. Une fois la femelle fécondée elle commence à pondre, une petite quantité d'œufs est expulsée à l'extérieur dans une masse gélatineuse, alors que la grande partie des œufs se développe dans le corps de la femelle. De ce fait cette dernière meurt, le tégument (cuticule) qui était blanc et fragile se durcit après oxydation des polyphénols du tégument et devient brun-foncé pour

former une coque protectrice pour la partie de la ponte demeurée dans le corps de la femelle (Holterman *et al.*, 2006).

Ce kyste est capable de protéger les œufs pendant de nombreuses années, il peut résister longtemps au froid, à la sécheresse et à l'asphyxie.

2.2. Formation de larves endoparasitaires

Certains nématodes phytoparasites peuvent passer une partie de leur cycle de vie en tant que larves endoparasitaires dans les tissus des plantes hôtes. Ils peuvent survivre dans ces tissus même lorsque les conditions du sol sont défavorables (Williamson et Kumar, 2006).

2.3. Entrée en diapause

Les nématodes peuvent entrer en diapause, une forme de dormance, pour survivre aux conditions environnementales défavorables telles que les températures extrêmes ou la sécheresse. Pendant la diapause, leur métabolisme ralentit et ils peuvent rester inactifs pendant de longues périodes (Evans, 1987).

2.4. Migration verticale dans le sol

Certains nématodes peuvent migrer vers des couches de sol plus profondes où les conditions sont plus favorables à leur survie, comme des températures plus stables ou une humidité constante (Prot, 1984).

2.5. Adaptations morphologiques

Les nématodes peuvent présenter des adaptations morphologiques pour résister aux conditions du sol, telles que des structures cuticulaires spéciales ou des adaptations pour survivre à des températures extrêmes (Prot, 1984).

2.6. Associations symbiotiques

Certains nématodes phytoparasites peuvent former des associations symbiotiques avec d'autres organismes du sol, tels que des champignons ou des bactéries, qui peuvent les aider à survivre dans des conditions environnementales difficiles (Akhurst, 1980 ; Sicard *et al.*, 2003).

3. Complexe Nématodes-Autres organismes pathogènes

De nombreuses maladies des plantes sont influencées par des organismes associés. Les nématodes interagissent avec les agents pathogènes du sol en provoquant des complexes pathologiques.

Les interactions bactérie-nématode et champignon-nématode, ainsi que les parasites fongiques et bactériens faiblement parasitaires, peuvent causer des dégâts considérables une fois qu'ils pénètrent dans les racines des plantes. Certaines espèces de nématodes appartenant aux cinq genres *Xiphinema*, *Longidorus*, *Paralongidorus*, *Trichodorus* et *Paratrichodorus* jouent un rôle unique et important en tant qu'agents pathogènes des plantes, car elles transmettent également certains virus à leurs plantes hôtes.

3.1. Complexe Nématodes-Champignons

De nombreuses preuves expérimentales indiquent une interaction biologique entre les nématodes et certains agents pathogènes fongiques du sol. Les nématodes prédisposent les plantes aux agents pathogènes fongiques du sol en modifiant le substrat hôte adapté à la multiplication fongique et en renforçant le mécanisme de pathogénicité chez les plantes hôtes (Reddy, 2021).

Chahal et Chhabra (1984) ont signalé que l'incidence et la gravité de la pourriture des racines du gombo, de la tomate et d'aubergine causée par des champignons du sol tels que *Phomopsis vexans*, *Rhizoctonia solani* et *R. bataticola* étaient augmentées en présence de *M. incognita*. De même, Mai et Abawi (1987) ont découvert que les nématodes endoparasites tels que les nématodes à galles et à kystes sont connus depuis longtemps comme agents pathogènes primaires pour leur capacité à prédisposer les plantes à l'infection par des agents pathogènes secondaires tels que plusieurs espèces de *Rhizoctonia*, *Fusarium* et *Phytophthora*.

D'après Norton (1978), les types d'effets observés dans les relations étiologiques nématodes-champignons sont :

- ❖ Maladie fongique aggravée.
- ❖ Croissance des hôtes entravée.
- ❖ Résistance aux champignons réduite.
- ❖ Champignon supprimé par le nématode.
- ❖ Nématode supprimé par un champignon.
- ❖ Sensibilité accrue aux champignons.

3.2. Complexes Nématodes-Bactéries

Le rôle des nématodes par rapport aux agents pathogènes bactériens est considéré comme celui de provoquer des blessures dans les racines par lesquelles les bactéries peuvent pénétrer dans la plante. Cela semble être le cas dans l'association des nématodes à galles *Meloidogyne incognita* et *M. hapla* avec *Ralstonia solanacearum* et *Agrobacterium tumefaciens*, respectivement.

Il existe des preuves que la bactérie *Rhodococcus fascians* se fixe spécifiquement sur la cuticule du nématode *Aphelenchoides ritzemabosi* et est ainsi transportée vers la plante hôte du fraisier. Différents degrés de déformation des feuilles sont induits conjointement par les deux agents pathogènes (Hawn, 1971).

M. incognita est responsable de la dégradation de la résistance au flétrissement bactérien (*Ralstonia solanacearum*) chez les cultivars résistants de tomate et d'aubergine. Le taux de survie des plants de tomates résistants au flétrissement a été réduit à 33–36 % en présence des deux pathogènes. Naik (2004) a signalé que le poivron et l'aubergine sont sujets à de nombreuses maladies transmises par le sol, parmi lesquelles le flétrissement bactérien (*R. solanacearum*) associé au nématode à galles (*M. incognita*) provoque de graves pertes de récolte.

3.3. Complexe Nématodes-Virus

Hewitt et al. (1958) ont fourni la première preuve expérimentale que *Xiphinema index* agissait comme vecteur du virus des feuilles en éventail de la vigne. Les népovirus, qui sont des particules polyédriques isodiamétriques d'environ 28 nm de diamètre, sont transmis par trois genres *Xiphinema*, *Longidorus* et *Paralongidorus* appartenant aux Longidoridae. Les virus des feuilles en éventail de la vigne et des taches annulaires du fraisier et du framboisier sont transmis par les Longidoridae. Partout dans le monde, la vigne est étroitement associée en tant qu'hôte au nématode poignard *X. index*.

Les tobnavirus, qui sont des particules en forme de bâtonnets courtes et longues (45 à 115 nm et 180 à 210 nm), sont transmis par deux genres *Trichodorus* et *Paratrachodorus* appartenant aux Trichodoridae. Les virus du hochet du tabac et du brunissement précoce du pois, transmis par les Trichodoridae, infectent une large gamme de plantes sauvages et cultivées. Le hochet du tabac provoque des maladies dans les cultures de fleurs bulbeuses économiquement importantes et dans les cultures de pommes de terre. La maladie du brunissement provoque un retard de croissance grave et une mort prématurée dans de vastes zones de culture de pois (Taylor, 1980).

4. Parasitisme

Le déplacement et le développement des nématodes phytoparasites dans le sol sont influencés par sa texture, son aération, sa structure, son humidité et sa température. La présence d'un film d'eau est indispensable pour que les nématodes phytoparasites se déplacent. Mais, compte tenu de leur dimension microscopique, ce déplacement est très limité. En conséquence, les sources principales de dissémination sont les transports de terre

contaminée : chaussures, outils et engins agricoles, eaux de drainage et d'irrigation, poussière de terre, inondations et coulées de boues, etc.

Les juvéniles de 2^{ème} stade et les mâles de toutes les espèces sont migrateurs dans le sol. En revanche, les femelles peuvent être migratrices dans le sol (Exemple : *Helicotylenchus* spp.) ou sédentaires dans (Exemple : *Meloidogyne* spp.) ou sur les racines (Exemple : *Heterodera* spp.).

Des espèces sont ectoparasites, c'est-à-dire que tout le corps reste dans le sol et seul le stylet pénètre dans les tissus végétaux. Dans ce cas, tout leur cycle a lieu dans le sol. D'autres sont endoparasites, c'est-à-dire que le corps peut pénétrer entièrement dans les tissus végétaux. Dans ce cas, leur cycle peut présenter une phase tellurique ou avoir entièrement lieu dans les tissus végétaux.

Enfin, d'autres sont semi-endoparasites (situation intermédiaire), c'est-à-dire que la partie antérieure du nématode pénètre dans les tissus végétaux. Dans ce cas, tout leur cycle a lieu dans le sol.

Selon Emelianoff (2008), il est à déduire que les espèces ectoparasites et semi-endoparasites peuvent être atteintes par des méthodes de lutte par contact (molécules de synthèse ou naturelles), alors que les espèces endoparasites ne peuvent être atteintes que par des procédés systémiques (molécules de synthèse, résistance).

5. Écologie des nématodes

L'écologie est la branche de la biologie qui étudie les relations entre les êtres vivants et les relations de ces derniers avec leur environnement. Les nématodes sont les métazoaires les plus nombreux sur terre, ils se rencontrent sous toutes les latitudes des pôles à l'équateur et à toutes les altitudes et profondeurs. Par ailleurs, toutes ces espèces vivantes comptent au moins une espèce de nématode parmi leurs parasites ou leurs prédateurs. Les nématodes sont donc partie intégrante de tous les écosystèmes.

L'écologie des nématodes phytophages dans leur milieu naturel n'a été que peu étudiée. Ces parasites causant des dégâts importants aux cultures, les nécessités économiques ont fait que les études écologiques ont surtout porté sur les espèces économiquement les plus importantes et dans des milieux transformés par l'agriculture.

5.1. Dissémination des nématodes phytoparasites et les migrations dans le sol

5.1.1. Dissémination passive

Aux champs, la dispersion des nématodes est principalement consécutive à une dissémination passive. Les nématodes phytoparasites sont transportés par le vent, les eaux

d'irrigation et de ruissellement, les hommes et les animaux (Meagher, 1977 ; Duncan et Moens, 2006).

5.1.2. Dissémination active

Une dispersion active de proche en proche peut être observée à la périphérie des populations initiales. Les nématodes peuvent aussi suivre les racines en croissance, ainsi, des propagations de 15 m par an ont été constatées pour *Radopholus similis* dans les plantations d'agrumes (Chabrier, 2008).

5.1.3. Migrations dans le sol

Les nématodes se déplacent, dans le film d'eau situé à la surface des particules de sol, en effectuant une succession de mouvements sinusoïdaux. Ils peuvent se déplacer en absence de tout stimulus, mais leurs déplacements sont amplifiés lorsqu'ils sont soumis à des stimuli extérieurs, la présence d'une plante hôte par exemple.

Les juvéniles de *Meloidogyne* sont capables de parcourir 50 cm dans le sol en 9 jours pour atteindre les racines d'un plant de tomate.

Il a été montré que les nématodes sont attirés par des diffusions racinaires. Par exemple, les juvéniles de *Meloidogyne* s'accumulent dans de la terre provenant de rhizosphère de tomate mise en contact avec une terre témoin, n'ayant pas porté de plante, dans laquelle avaient été déposés les juvéniles (Chabrier, 2008).

5.2. Facteurs influençant la répartition des nématodes phytoparasites

5.2.1. Température

La température est un facteur climatique important, il affecte divers aspects biologiques du nématode à savoir ses déplacements dans le sol et la plante, la durée de son développement, sa fécondité, la fertilité des œufs et sa survie. La plupart des nématodes présentent des températures optimales qui se situent entre 15 et 30 °C (Brodie, 1976).

Meloidogyne incognita meurt à 0 °C et il lui faut une exposition de 2 h de temps à 48 °C pour l'éliminer. Alors que *Meloidogyne hapla* peut survivre plusieurs jours à -5 °C et elle est détruite en 1 h sous une température de 45 °C.

5.2.2. Humidité

Les nématodes sont très actifs dans les sols humides de 40 à 60 %. Ils migrent à travers les particules du sol dans les films d'eaux, mais dans les sols secs ils deviennent inactifs et peuvent mourir par dessiccation. Cependant, les sols saturés en eaux inhibent les

déplacements des nématodes et l'éclosion des œufs à cause du manque d'oxygène, ce qui peut induire également une forme de quiescence des larves (Brodie, 1976).

Scutellonema cavenessi (phytoparasite de l'arachide) et *Aphelenchus avenae* (mycophage) peuvent résister à 09 mois de sécheresse sous forme desséchée.

5.2.3. Texture du sol

Les sols légers et sablonneux sont généralement plus favorables à une large population de nématodes comme les nématodes à kystes (*Globodera*, *Heterodera*) et les nématodes à galles (*Meloidogyne*) que les sols lourds et argileux (Prot et Van Gundy, 1981).

5.2.4. Amendements organiques

Les amendements organiques réduisent les populations de nématodes dans le sol durant leur décomposition, ceci en dégageant des acides gras volatiles toxiques pour les nématodes comme, l'acide acétique et l'acide butyrique.

Ils favorisent également le bon développement des plantes hôtes qui deviennent plus vigoureuses et supportent ainsi mieux les attaques de nématodes.

La matière organique participe au développement des microorganismes antagonistes des nématodes entraînant ainsi leur réduction (Chabrier, 2008).

5.2.5. Plantes hôtes

La plante est un facteur primordial pour le maintien des populations de nématodes dans le sol. En son absence, l'infestation diminue considérablement en six mois. Sa réinstallation fait remonter très rapidement l'infestation notamment en présence d'hôtes sensibles.

La plante hôte affecte la durée de développement du parasite, elle agit sur la dynamique des populations, elle contrôle la fécondité de cette dernière soit en l'augmentant cas d'une plante sensible ; soit en la réduisant cas d'un hôte résistant.

Les exsudats racinaires des plantes hôtes stimulent et intensifient l'éclosion des œufs des nématodes à kyste (*Heterodera* et *Globodera*). Cependant, aucun effet similaire n'a été enregistré pour le genre *Meloidogyne*. Par ailleurs, d'autres plantes présentent des exsudats très toxiques vis-à-vis des nématodes à galles comme le genre *Tagete* (*Tagete patula* et *Tageteminuta*) (Williamson et Kumar, 2006).

Les effets des nématodes parasites de plantes (phytoparasites) sur les cultures sont fréquemment sous-estimés par les agriculteurs et les techniciens agricoles étant donné les symptômes non spécifiques qu'ils produisent, qui sont généralement confondus avec des désordres nutritionnels, un stress hydrique, des problèmes de fertilité du sol : chlorose (déficience en azote), une faible croissance (un manque de fertilité du sol ou de stress hydrique).

Les nématodes phytophages sont des parasites obligatoires occasionnant des dégâts considérables sur les grandes cultures à travers le monde, représentant un coût d'environ 100 milliards d'euros (Sasser *et al.*, 1987 ; Haq *et al.*, 2004). En effet, pratiquement aucune culture n'échappe à l'attaque d'au moins une espèce de nématodes, même s'il existe des différences quantitatives importantes suivant les espèces.

Les coûts engendrés par les attaques de nématodes sont imputables aux :

- ❖ Baisse de rendement ;
- ❖ Problèmes de qualité des plantes (aspect) qui les rendent impropres à la commercialisation ;
- ❖ Augmentations d'irrigation pour pallier les perturbations subies par le système racinaire des plantes parasitées ;
- ❖ Interdictions d'exportation du fait du statut de quarantaine de certaines espèces ;
- ❖ Traitements nématicides très coûteux.

1. Symptômes d'attaques de nématodes

Le plus grand défi lorsqu'il s'agit de reconnaître les nématodes comme responsables des dommages observés sur une culture tient au fait que la plupart d'entre eux ne produisent pas de symptômes spécifiques, faciles à identifier. En effet, les attaques de nématodes sont le plus souvent non spécifiques et facilement confondues avec des symptômes d'origine abiotique ou biotique. Par exemple, les symptômes de chlorose peuvent être dus à une déficience en azote, mais aussi à la présence de nématodes, de la même manière, une faible croissance peut être causée par un manque de fertilité du sol ou de stress hydrique, mais également par la présence de nématodes.

Il est fortement recommandé de rechercher la présence de nématodes lorsque les cultures souffrent de pertes de récolte et montrent l'un ou l'autre des symptômes décrits plus bas. Des informations supplémentaires sur la plante, l'historique de la parcelle et les pratiques culturales, devraient aider à la reconnaissance des possibles nématodes impliqués.

Les symptômes d'attaques de nématodes sont observables sur les parties aériennes comme sur les parties souterraines.

1.1.Symptômes sur les parties aériennes

Les symptômes sur les parties aériennes se divisent en deux catégories : ceux qui sont causés par des nématodes des parties aériennes qui attaquent le feuillage et ceux qui sont causés par des nématodes du sol attaquant les racines.

1.1.1. Symptômes causés par les nématodes des parties aériennes

Ce sont souvent des symptômes spécifiques associés à des nématodes plus aisés à diagnostiquer. Ils comprennent :

- ❖ Formation de galle, ou gonflement anormal des grains (Exemple : *Anguina*) ou des feuilles (Exemple : *Cynipanguina*).
- ❖ Des stries sur feuille, blanchissement et décoloration des feuilles (particulièrement sous climat tempéré) (Exemple : *Aphelenchoides*).
- ❖ Épaississements, crevasses et croissance désorganisée des tissus (Exemple : *Ditylenchus*).
- ❖ Nécrose interne de la tige, association avec un anneau rouge (*Bursaphelenchus cocophilus*) ou nécrose de l'inflorescence.
- ❖ Chlorose/brunissement des feuilles (aiguilles de pin), possible mort de l'arbre (*Bursaphelenchus xylophilus*).



Figure 13 : Symptômes causés par les nématodes des parties aériennes.

1.1.2. Symptômes causés par les nématodes des racines

Les nématodes des racines sont la cause, à des degrés divers, de défauts de croissance des parties aériennes, mais ces symptômes ne sont généralement pas suffisants pour diagnostiquer un problème nématologique.

La plupart de ces symptômes peuvent être le reflet ou confondus avec d'autres problèmes comme une alimentation insuffisante en eau ou une déficience de l'absorption minérale. Ils comprennent :

- ❖ Chlorose (jaunissement) ou toute autre coloration anormale du feuillage.
- ❖ Croissance inégale et réduite.
- ❖ Feuillage fin et peu fourni.
- ❖ Symptômes liés au stress hydrique comme flétrissement de la plante ou enroulement des feuilles.
- ❖ Mort de plantes pérennes ou ligneuses avec peu ou pas de nouvelles feuilles.
- ❖ Réduction de la taille des fruits et des graines.
- ❖ Faiblesse des récoltes.

D'autres symptômes peuvent suggérer une infestation par les nématodes :

- ❖ Mauvaise réponse à l'application des engrais.
- ❖ Une tendance à réagir plus rapidement au stress hydrique que des plantes saines, des difficultés à reprendre après un flétrissement.
- ❖ Peu ou pas de développement du feuillage au début de la nouvelle saison de croissance
- ❖ Problème important d'adventices (fort envahissement), dû à une moindre compétitivité des plantes infestées par les nématodes.
- ❖ Plus grande susceptibilité aux maladies, en raison d'une moindre résistance des plantes infestées par les nématodes.

1.2. Symptômes sur les parties souterraines

Ils sont dus aux nématodes et sont parfois suffisamment spécifiques pour autoriser le diagnostic d'un problème nématologique. L'arrachage des plantes ou le dégagement des racines est nécessaire pour observer les symptômes. Les symptômes comprennent :

- ❖ Formation de galles.
- ❖ Racines raccourcies, épaissies, enflées à leurs extrémités.
- ❖ Lésions sur les racines.
- ❖ Nécroses sur les racines et les tubercules, pourrissement et mort des racines.
- ❖ Crevasses sur racines et tubercules.

- ❖ Présence de kystes ou de ‘perles’ sur les racines.
- ❖ Racines déformées.
- ❖ Architecture racinaire altérée.

➤ **Galles**

Les galles racinaires sont, la plupart du temps, causées par les nématodes à galles (*Meloidogyne* spp.), bien que d'autres nématodes, comme *Nacobbus aberrans*, puissent aussi former des galles. L'alimentation d'autres nématodes, comme *Xiphinema* spp., peut également conduire à la formation d'épaississements ou de galles moins définies, particulièrement à l'extrémité des racines. Les galles varient considérablement selon l'espèce de *Meloidogyne*, la culture et le cultivar, et parfois sont observables sur racines et sur tubercules. Les apparences les plus typiques comprennent (Huang *et al.*, 2005) :

- ❖ Petits épaississements bien individualisés en tête d'épingle.
- ❖ Épaississements massifs de tissus végétaux déformés et coalescents.
- ❖ Renflement des extrémités racinaires.
- ❖ Renflements irréguliers tout au long de la racine.
- ❖ Extrémités racinaires recourbées en forme d'hameçon.
- ❖ Pas de forme visible d'épaississements racinaires autour du site où le nématode est fixé.



Figure 14 : Symptômes sur parties souterraines.

2. Mécanismes de défense de la plante

Les plantes ont développés différents mécanismes de défense pour résister aux attaques des nématodes phytoparasites, qui peuvent affecter leur croissance et leur productivité. Ces mécanismes incluent :

2.1. Défense basale de la plante

Du fait de leur nature sessile, les plantes sont incapables d'éviter les dangers qui les menacent. Ainsi, elles ont développé des mécanismes de défenses différents des animaux. Le système immunitaire des plantes consiste en plusieurs niveaux de réponses constitutives ou inductibles pour faire face aux agents pathogènes auxquels elles sont exposées (Jones et Dangl, 2006).

La réponse constitutive consiste en des propriétés physico-chimiques de la plante telles que la cuticule cireuse des feuilles, les épines, les trichomes, des métabolites secondaires ou encore une lignification de la paroi cellulaire végétale (Thordal-Christensen, 2003). La réponse immunitaire induite de la plante s'active à la suite de la perception d'un signal de danger. Ce signal peut provenir d'un agent pathogène ou de la plante elle-même. Il existe deux catégories de molécules induisant la réponse immunitaire de la plante : les « **Pathogen/Microbial-Associated Molecular Patterns** » (PAMPs/MAMPs) et les Damage« **Associated Molecular Patterns** » (DAMPs). La reconnaissance des PAMPs et des DAMPs se fait par des récepteurs transmembranaires « **Pattern Recognition Receptors** » (PRR). L'interaction entre les PRRs avec les DAMPs ou les PAMPs entraîne une réaction de défense de la plante appelée « **Pattern-Triggered Immunity** » (PTI). La PTI implique l'activation de cascades de signalisation pour la production de « **Reactive Oxygen Species** » (ROS) et d'autres enzymes antimicrobiennes permettant de limiter l'infection (Malinovskiy *et al.*, 2014).

Ce premier niveau de défense constitue une cible pour le développement de méthodes de lutttes face aux nématodes parasites de plantes. En effet, en réaction à la présence du nématode, la plante va induire une réaction de défense, par la déposition de callose autour du stylet du nématode, sans pour autant empêcher sa nutrition (Hofmann *et al.*, 2010). Il a également été montré que la présence d'Ascarosides, une signature moléculaire spécifique aux nématodes, pouvait être perçue par la plante (Manosalva *et al.*, 2015). La perception de ces ascarosides résulte en l'activation de la PTI, notamment par la biosynthèse d'hormones de défense (Manohar *et al.*, 2020).

2.2.ETI et la réaction hypersensible de la plante

Afin de contrer ce premier niveau de défense, les agents pathogènes ont développé une classe de molécules appelées effecteurs et qui ciblent l'apoplasme ou le cytoplasme de la cellule végétale. Cependant, ces effecteurs peuvent être également reconnus par la plante, par des récepteurs appelés protéines de résistances (R). Ces protéines R perçoivent spécifiquement, directement ou indirectement, la présence d'effecteurs d'agents pathogènes et induisent un autre niveau de réponse immunitaire : l'« **Effector-Triggered Immunity** » (ETI) (Jones et Dangl, 2006).

Les effecteurs reconnus par une protéine R sont appelés des effecteurs d'avirulence (Avr). L'interaction entre R et Avr induit une réaction d'hypersensibilité (HR) qui se manifeste par une mort cellulaire programmée et délimitée souvent au niveau du site d'infection, permettant de limiter la propagation de l'agent pathogène (Jones et Dangl, 2006). L'ETI confère ainsi une résistance de la plante face à l'organisme qui possède le gène Avr (codant pour l'effecteur Avr) correspondant au gène R (codant pour la protéine R).

3. Gestion des nématodes

L'objectif principal de la gestion des nématodes est de maintenir leur densité de population aussi basse que possible, car leur éradication totale est impossible donc coexiste avec tous les animaux, dont l'homme.

Compte tenu du coût élevé de la production agricole moderne, la gestion des nématodes est essentielle pour garantir des rendements élevés et une meilleure qualité des cultures. Les avantages directs et indirects de cette gestion incluent une augmentation de la quantité et de la qualité des récoltes, une amélioration de la santé des plantes, réduisant ainsi leur sensibilité aux agents pathogènes et augmentant leur résistance aux conditions de croissance défavorables. De plus, une meilleure gestion des nématodes permet une utilisation plus efficace des nutriments et de l'humidité du sol. Les méthodes réglementaires, physiques, culturelles, chimiques, biologiques et la résistance de l'hôte sont quelques-unes des méthodes de gestion des nématodes sur le terrain qui peuvent être employées efficacement pour maintenir la population de nématodes à un niveau minimum. Une gestion efficace nécessite des combinaisons soigneusement intégrées de plusieurs pratiques, car il n'est pas conseillé de dépendre d'une seule méthode pour contrôler les nématodes.

3.1.Méthodes réglementaires

3.1.1. Quarantaine végétale

La quarantaine légale est la méthode de prévention la plus efficace si une espèce nuisible de nématode n'est pas présente dans une région donnée. De nombreuses tentatives ont été faites pour empêcher l'introduction de nématodes dans des pays par le biais de la quarantaine végétale.

Afin d'empêcher l'introduction de nouveaux organismes nuisibles, les autorités législatives ou autres autorités gouvernementales donnent généralement aux autorités de quarantaine le pouvoir d'établir et d'appliquer des quarantaines de plantes à des fins réglementaires. Ces réglementations empêchent l'introduction de matériel végétal infecté dans des zones protégées où des cultures similaires sont vulnérables à l'infection.

Les restrictions à l'importation ou au mouvement de plantes et de matériel végétal afin d'empêcher l'introduction d'insectes, de champignons ou d'autres parasites susceptibles de détruire les cultures sont édictées par le **Destructive Insects and Pests Act** (loi sur les insectes et parasites destructeurs) de 1914 en Inde.

Des réglementations spécifiques pour les nématodes ont été établies contre le nématode à anneau rouge du cocotier *Bursaphelenchus cocophilus* et les nématodes à kystes de la pomme de terre *Globodera rostochiensis* et *G. pallida*, le nématode à kyste de la betterave sucrière *Heterodera schachtii* et le nématode à kyste du soja *Heterodera glycines*.

3.1.2. Certification des semences

L'utilisation de semences certifiées exemptes de contamination par les nématodes aide à lutter contre ces maladies. La certification des semences visant à produire du matériel végétal dépourvu de nématodes grâce à un traitement à l'eau chaude ou à la culture de tissus méristématiques est une autre procédure légale permettant de lutter contre les ravageurs. Exemple : les semences végétatives de bananes exemptes du nématode fouisseur (*Radopholus similis*), du nématode des lésions (*Pratylenchus coffeae*) et du nématodes à galles (*Meloidogyne* spp.) ; le nématode des bourgeons et des feuilles du fraisier (*Aphelenchoides fragariae*) ; les nématodes à kyste de la pomme de terre (*Globodera rostochiensis*, *G. pallida*) et le nématode des tiges et des bulbes de l'ail (*Ditylenchus dipsaci*) peuvent être produites commercialement grâce à la certification des semences (Reddy, 2021).

3.2.Méthodes physiques

Le traitement thermique est l'une des plus anciennes méthodes de lutte contre les nématodes phytoparasites, ils peuvent être éliminés par la chaleur, la dessiccation,

l'irradiation, une pression osmotique élevée, etc., mais il est plus difficile d'utiliser des méthodes physiques pour éradiquer les nématodes dans le sol et le matériel de plantation. Le traitement du sol à l'échelle du champ est également difficile (Reddy, 2021).

3.2.1. Traitement à l'eau chaude du matériel de plantation

Il est largement utilisé pour tuer les nématodes dans les tissus végétaux avant la plantation et s'est avéré utile pour les bulbes, les cors, les tubercules, les graines et les racines infestés de nématodes de plantes telles que les chrysanthèmes, les fraises, les bananes et les agrumes. Il faut d'abord déterminer les courbes de mortalité du nématode en fonction de la température du temps. Pour ce faire, il faut immerger le matériel infesté de nématodes dans des bains d'eau thermostatés à différentes températures pendant des durées variables. Il faut également obtenir des informations sur la réaction des plantes à la température, car pour que le traitement réussisse, les plantes doivent pouvoir tolérer des températures létales pour les nématodes.

Les nématodes peuvent être tués à 44-48 ° C. Les enzymes des nématodes sont inactivées par une exposition de courte durée à environ 50 °C in vitro. Le trempage des racines nues dans l'eau chaude doit être déterminé spécifiquement pour les différentes espèces de nématodes.

3.2.2. Solarisation

Une autre méthode pour tuer les nématodes par la chaleur est la solarisation du sol. Cette technique consiste à recouvrir le sol humide d'un film plastique pendant les périodes d'ensoleillement et de chaleur intenses. La température du sol est portée à des niveaux (de 5 à 15 °C) létaux pour de nombreux champignons, bactéries, nématodes et graines de mauvaises herbes présents dans le sol. Le rayonnement solaire incident à ondes courtes pénètre la feuille de polyéthylène, mais le rayonnement à ondes longues est empêché de pénétrer dans le sol, ce qui piège la chaleur et entraîne une inactivation thermique, la production de protéines de choc thermique et des lésions thermiques irréversibles. Parmi les autres avantages de la solarisation du sol, on peut citer l'augmentation de la quantité d'azote et d'autres éléments disponibles pour améliorer la nutrition des plantes.

La solarisation du sol est l'un des moyens efficaces pour supprimer les populations de nématodes à galles (*Meloidogyne javanica* et *M. indica*) sur les agrumes et peut être utilisée principalement pendant les journées chaudes.

Une réduction de 37 à 100 % de la population de *Macroposthonia xenoplax* et d'autres nématodes sur pêcher a été obtenue par solarisation du sol en Afrique du Sud (Barbercheck et Von Broembsen, 1986).

Un paillage de polyéthylène blanc pendant 15 jours sur des lits préparés pour la plantation de vigne à bétel a révélé une forte réduction des populations de nématodes en raison de l'augmentation de la température du sol à 44,1 °C (Sivakumar et Marimuthu, 1987).

La solarisation du sol à l'aide de films de polyéthylène transparents et fins pendant 6 semaines a entraîné une réduction allant jusqu'à 72,6 % et 88,5 % des densités de population de *Tylenchorhynchus vulgaris* et *Hoplolaimus indicus*, respectivement, dans les pépinières. Kamra et Gaur (1998) ont rapporté que l'effet de la solarisation sur la réduction de la population de nématodes était renforcé par l'application de tourteau de mahua dans le sol avant la solarisation.

3.3.Méthodes culturales

Les pratiques culturales sont généralement des opérations courantes nécessitant peu ou pas de frais supplémentaires. Elles visent principalement à priver les nématodes d'un hôte, réduisant ainsi leur population par inanition.

La gestion des nématodes repose sur diverses approches culturales, parmi lesquelles la rotation des cultures, la jachère, l'inondation, le paillage, les cultures pièges, le choix de la période de plantation, l'ajout d'amendements organiques, l'association de plantes antagonistes et l'apport d'engrais.

Les plantes médicinales et leurs dérivés jouent également un rôle important dans la réduction des nématodes du sol. Une baisse significative de plusieurs espèces phytoparasites peut être obtenue grâce à l'incorporation de matières organiques (engrais verts, tourteaux, résidus de culture, amendements celluloseux, etc.) ou par la culture de végétaux antagonistes tels que le souci, la moutarde, le sésame ou l'asperge.

3.3.1. Rotation des cultures

La rotation des cultures vise à maintenir les populations de nématodes à un niveau où les dommages causés aux cultures sont minimisés. En cultivant des plantes non hôtes, le nombre de nématodes phytoparasites diminue, et la durée nécessaire pour atteindre cette réduction dépend de la population initiale et du taux de diminution de la population. Les rotations doivent également inclure des cultures économiquement rentables qui ne sont pas sensibles à d'autres nématodes affectant la culture principale.

Des rotations de plus de 3 ans avec du blé, des fraises, du chou, du chou-fleur, des pois, du maïs et des haricots permettent de réduire la population de nématodes à kystes de la pomme de terre à un niveau sûr. En revanche, des rotations de 3 ans avec du pois chiche, du fenugrec et de la carotte permettent de contrôler le nématode à kystes des céréales *Heterodera avenae*.

L'inclusion de plantes non hôtes ou de variétés résistantes (telles que l'ail, l'oignon, la variété de tomate Hisar Lalit, la variété de patate douce Shree Bhadra, etc.) dans les systèmes de culture maraîchers a entraîné une réduction des populations de nématodes à galles et une amélioration des rendements des cultures (Reddy, 2021).

3.3.2. Cultures pièges

Les cultures pièges sont des hôtes de prédilection lorsqu'elles sont cultivées avant la culture principale. Elles améliorent l'efficacité du contrôle en concentrant les nématodes parasites en un seul endroit, puis en détruisant ces cultures et les nématodes associés par arrachage et brûlage.

Le niébé (*Vigna unguiculata*) provoque l'éclosion des œufs de nématodes à galles ; les larves pénètrent dans les racines et se développent jusqu'à un stade immobile. Avant que les nématodes n'atteignent leur stade adulte, la culture est détruite par brûlage.

La *Crotalaria* est très sensible à l'invasion des nématodes à galles, mais empêche le développement des larves en adultes.

Solanum sisymbriifolium agit comme une culture piège et constitue une alternative durable et efficace au contrôle chimique du nématode à kystes de la pomme de terre (**PCN = Potato Cyst Nematode**). Cette plante déclenche l'éclosion des nématodes dans le sol tout en empêchant leur cycle de vie de se compléter, quel que soit le temps pendant lequel elle reste en terre, ce qui en fait une solution totalement sûre contre le PCN (Reddy, 2021).

3.3.3. Cultures de couverture

Les cultures de couverture/engrais verts sont plantées entre les cultures principales et constituent des outils précieux pour la gestion des nématodes ravageurs des cultures, ce qui a un impact positif sur les rendements au fil du temps. Les cultures de couverture de légumineuses de saison chaude sont efficaces pour réduire les populations de certains nématodes phytoparasites en interrompant leur cycle de vie (Vargas-Ayala *et al.*, 2000). Lors d'essais en serre et sur le terrain, la culture de couverture de la fève veloutée a réduit les niveaux de population de plusieurs espèces de nématodes à galles présentes simultanément (Rodriguez-Kabana *et al.*, 1992).

3.4. Méthodes chimiques

Le principal avantage de la lutte chimique par rapport aux autres méthodes est que la population de nématodes est réduite à une très faible densité quelques jours après l'application du produit chimique, ce qui permet au cultivateur de planter une culture peu après le

traitement ou, dans certains cas, au moment du traitement. La plupart des cultures sont particulièrement vulnérables aux attaques de nématodes au stade des semis. Dans le cas des plantes annuelles, la culture développe un bon système racinaire dans le sol traité et arrive à maturité avant que la population résiduelle de nématodes n'ait atteint un niveau susceptible de causer des dommages.

L'utilisation de produits chimiques à grande échelle pour le contrôle des nématodes phytoparasites n'était pas possible avant le début des années 1940, lorsque des fumigants de sol efficaces et économiques, comme le D-D et l'EDB, ont été découverts. Ces produits ont permis aux agriculteurs d'observer des différences spectaculaires en termes de croissance et de rendement grâce à un contrôle efficace des nématodes et autres ravageurs du sol.

Plusieurs nématicides efficaces appartenant aux groupes des organophosphates et des carbamates ont été développés, et les améliorations des méthodes d'application ont permis un contrôle plus économique. La gestion des nématodes par le traitement du sol est une pratique agricole bien établie dans de nombreuses régions du monde.

3.4.1. Hydrocarbures halogénés

Les nématodes sont sensibles aux halogènes et la plupart des nématicides efficaces sont des hydrocarbures halogénés qui comprennent la chloropicrine, le bromure de méthyle, le D-D (Dichloro-Diphényl-Dichloroéthane), l'EDB (Ethylene-Dibromide) et le DBCP (Di-Bromo-Chloro-Propane) (Reddy, 2021).

3.4.2. Organo-Phosphates

La nécessité de disposer de nématicides non phytotoxiques a conduit à l'étude de ce groupe de composés (Phorate, Fensulfothion, Fenamiphos et Ethoprophos) dans l'espoir de trouver un produit capable de lutter contre les nématodes à des doses non préjudiciables pour les plantes (Reddy, 2021).

3.4.3. Dithiocarbamates

Certains produits chimiques de ce groupe (Metham sodium, Aldicarb, Carbofuran, Methomyl et Oxamyl) sont efficaces pour tuer les nématodes (Reddy, 2021).

3.5.Méthodes biologiques

Une gestion efficace des nématodes peut être réalisée par l'utilisation d'agents de contrôle biologique (ennemis naturels comme les prédateurs, les parasites et les pathogènes

tels que les champignons et les bactéries). La lutte biologique peut être renforcée par l'application au sol d'amendements organiques.

3.5.1. Bactéries

La suppression biologique des nématodes phytoparasites à l'aide de bactéries antagonistes (*Pseudomonas fluorescens*, *Pastueria penetrans*, *Bacillus* spp.) et d'actinomycètes (*Streptomyces avermitilis*) prend de plus en plus d'importance en raison de la prise de conscience que de nombreux risques pour l'environnement et la santé sont liés à l'utilisation de produits chimiques.

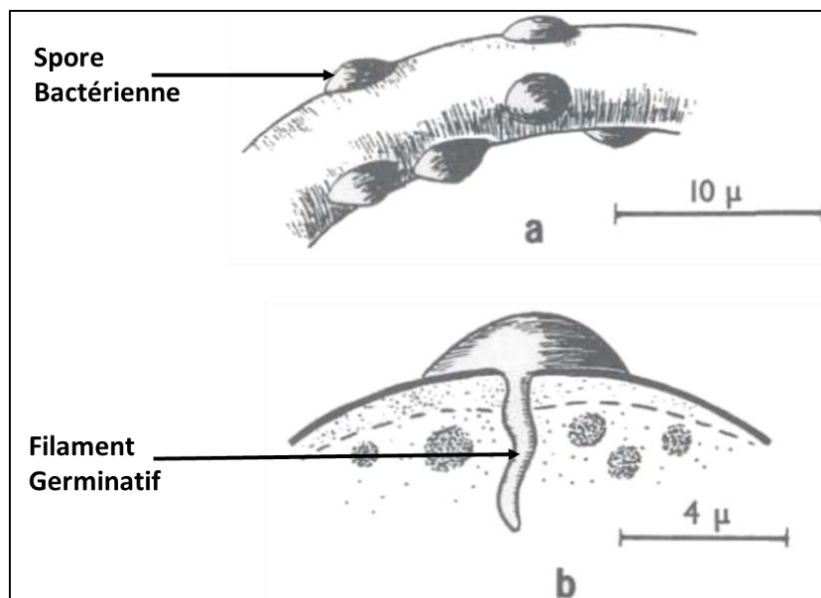


Figure 15 : *Pasteuria penetrans* (Cayrol *et al.*, 1992).

- a. Spores bactériennes collées sur la cuticule du nématode ;
- b. Filament germinatif de la cuticule et d'enfonçant dans le corps de l'hôte.

3.5.2. Champignons

L'utilisation de champignons antagonistes (*Purpureocillium lilacinum*, *Pochonia chlamydosporia*, *Trichoderma harzianum* et *T. viride*) ainsi que de mycorhizes (*Glomus mosseae*, *G. fasciculatum*) pour la suppression biologique des nématodes phytoparasites est très prometteuse. La standardisation des méthodes pour une utilisation efficace des agents de biocontrôle est essentielle afin de développer des stratégies de gestion intégrée des nématodes respectueuses de l'environnement.

Certains agents de biocontrôle ayant démontré leur efficacité dans les champs des agriculteurs et intégrés aux pratiques recommandées sont les suivants (Walia et Chakraborty, 2018) :

❖ L'application de *Purpureocillium lilacinum* dans le sol à raison de 2,5 kg/ha au moment du semis a permis de réduire significativement la population de nématodes réniformes infectant le soja.

❖ L'utilisation d'une souche locale de *Pseudomonas fluorescens* a donné des résultats prometteurs dans la gestion de *Meloidogyne incognita* ainsi que de *Sclerotium rolfsii* sur le soja.

❖ Une gestion efficace du complexe *Pratylenchus thornei* et de la fusariose du pois chiche peut être obtenue par l'application au sol de *Trichoderma harzianum* à raison de 25 kg/ha, combinée à *Pochonia chlamydosporia* à 10 kg/ha, une semaine avant le semis.

❖ Une gestion efficace de *Rotylenchulus reniformis* sur le ricin a été obtenue grâce à l'incorporation au sol de *Pseudomonas fluorescens* à raison de 2,5 kg/ha.

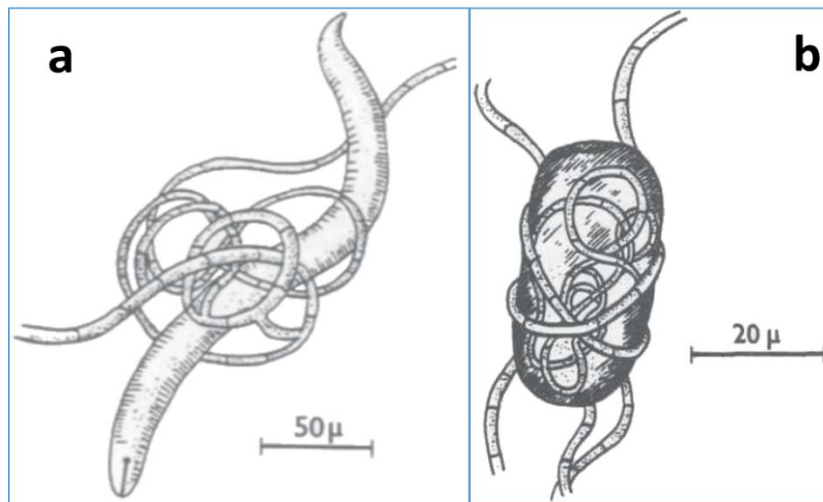


Figure 16 : a. Nématode capturé dans un réseau engluant d'un champignon prédateur ; b. Œuf de nématode parasité par un champignon oviade (Cayrol *et al.*, 1992).

3.6. Gestion intégrée des nématodes

La lutte intégrée contre les ravageurs est système qui associe différentes formes de luttés biologiques, culturales et chimiques toute en minimisant l'utilisation des pesticides de synthèses. Elle permet un passage d'un système réactif, axé sur le traitement, à un système actif et préventif.

La gestion intégrée des nématodes (GIN) comprend la recherche, le développement, le transfert de technologie et la mise en œuvre nécessaires à l'intégration de deux ou plusieurs mesures de contrôle pour gérer une ou plusieurs espèces de nématodes.

L'objectif de la GIN est de réduire et de stabiliser la population de nématodes ravageurs en dessous des niveaux nuisibles, ce qui a des conséquences socio-économiques et environnementales favorables à long terme. La surveillance biologique, la surveillance

environnementale, les systèmes de production agricole, les modèles d'écosystèmes de cultures de nématodes, la conception de systèmes et la mise en œuvre sont quelques-uns des composants des systèmes **INM** (Integrated Nematode Management). Les procédures disponibles pour la conception et la mise en œuvre des systèmes INM sont basées sur les principes d'exclusion, de réduction des populations et de tolérance.

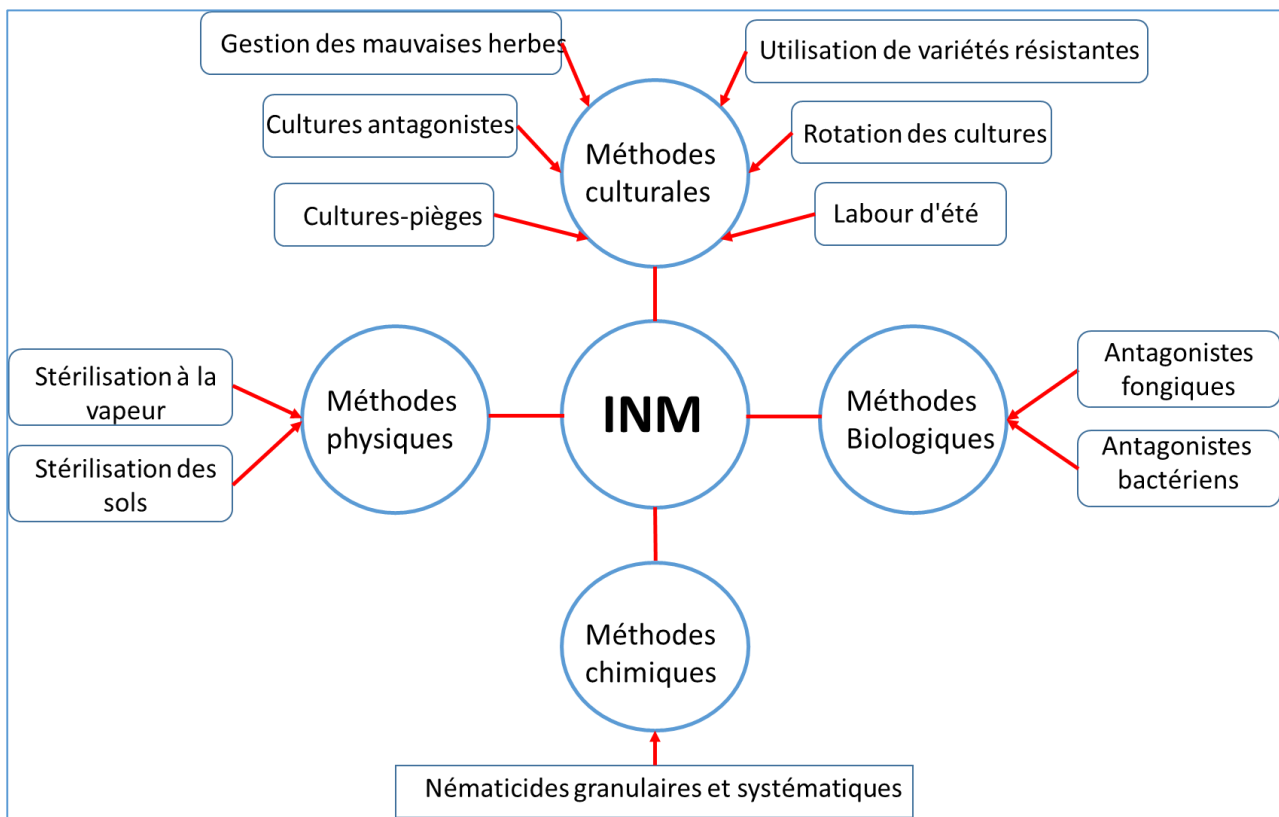


Figure 17 : Différents composants de la gestion intégrée des nématodes (Reddy, 2021).

3.7. Gestion intégrée bio-intensive des nématodes

La gestion intégrée bio-intensive des nématodes (BINM) est une approche systémique de la lutte contre les ravageurs basée sur une compréhension de l'écologie des nématodes. Afin de maintenir les populations de nématodes dans les limites du seuil, la BINM s'appuie sur un diagnostic correct, puis sur une série de tactiques préventives et de contrôles biologiques. Les nématicides à risque réduit sont utilisés si les autres tactiques n'ont pas été suffisamment efficaces, en dernier recours, et en veillant à minimiser les risques. Dans l'approche BINM, l'accent est mis sur des mesures proactives visant à réorganiser l'écosystème agricole à l'avantage de son complexe de parasites et de prédateurs et au détriment des nématodes. Les mesures proactives ou réactives pour la gestion des nématodes sont les deux options de BINM.

3.7.1. Options proactives

Les options proactives, telles que la rotation des cultures et la création d'un habitat pour les organismes bénéfiques, réduisent de façon permanente la capacité de charge de l'exploitation pour le nématode. La capacité de charge est déterminée par des facteurs tels que la nourriture, les abris, le complexe d'ennemis naturels et les conditions météorologiques, qui affectent la reproduction et la survie d'une espèce de nématode. Les options proactives comprennent différentes méthodes culturales utilisées dans les conditions du terrain. Les pratiques proactives comprennent la rotation des cultures, les cultivars résistants, y compris les plantes transgéniques, les semences et les plantes exemptes de maladies, l'assainissement des cultures, l'espacement des plantes, la modification des dates de plantation, les paillis, etc. Les stratégies proactives (contrôles culturels) comprennent :

- ❖ Des sols sains et biologiquement actifs, favorisant une plus grande diversité souterraine.
- ❖ Un habitat pour les organismes bénéfiques, augmentant ainsi la diversité au-dessus du sol.
- ❖ L'utilisation de cultivars adaptés.

3.7.2. Options réactives

Options réactives signifient que l'agriculteur réagit à une situation, comme une population de nématodes causant des dommages économiques, en appliquant une action de suppression à court terme. Parmi ces options réactives, on trouve les méthodes physiques et mécaniques, les amendements organiques, les nématicides chimiques ainsi que les méthodes de lutte biologique appliquées.

Des technologies de gestion intégrée des nématodes (INM), peu coûteuses, respectueuses de l'environnement et pratiquement réalisables, ont été développées, testées sur le terrain chez les agriculteurs et intégrées aux recommandations des universités agricoles d'État (SAUs). Ces technologies sont les suivantes (Walia et Chakraborty, 2018) :

- ❖ Une gestion efficace du nématode à galles du riz (*Meloidogyne graminicola*) peut être obtenue en combinant la solarisation des pépinières avec des films de polyéthylène de 25 µm pendant 15 jours en mai/juin (pour le riz transplanté), ainsi qu'une application au sol de *Carbofuran* à raison de 1 kg de matière active par hectare, 45 jours après la transplantation (DAT).

- ❖ La fumigation du sol avec *Dazomet* à 40 g/m² et *Metham sodium* à 40 ml/m², appliqués respectivement 25 et 15 jours avant la transplantation, a permis le meilleur contrôle

du nématode à galles sur la tomate, le concombre, le poivron et les œillets en conditions protégées.

❖ L'application combinée de tourteau de neem à 100 g/m² et de *Purpureocillium lilacinum* à 50 g/m² s'est révélé la plus efficace pour réduire la population de *Meloidogyne incognita* dans le sol et augmenter le rendement du concombre cultivé sous serre.

❖ Une amélioration du rendement et une réduction de la population de nématodes à galles sur le bananier (*cv. Grande Naine*) ont été obtenues grâce à l'intégration de l'épluchage des rejets, du traitement à l'eau chaude à 55 °C, de l'application au sol de tourteau de neem à 1 kg/plante, de *Pseudomonas fluorescens* à 20 g/m² et de Carbofuran à 0,5 g de matière active par plante.

❖ L'utilisation de *Purpureocillium lilacinum* à 20 kg/arbre associés à un apport de tourteau de ricin à 2 tonnes/ha dans la zone racinaire du grenadier, à intervalles réguliers de six mois, a permis de maintenir la population de nématodes à galles en dessous du seuil économique de nuisibilité.

- Akhurst, R.J. (1980).** Morphological and functional dimorphism in *Xenorhabdus* spp., bacteria symbiotically associated with the insect pathogenic nematodes *Neoaplectana* and *Heterorhabditis*. *Microbiology*, 121 (2): 303–309.
- Ali, N. (2015).** Communautés de nématodes phytoparasites associés à l'olivier : réponse aux forçages anthropiques et environnementaux. Doctoral dissertation. Sciences agricoles. Montpellier SupAgro. 318p.
- Ayoub, S.M. (1980).** Plant Nematology. An Agricultural Training Aid. Nema Aid Publications, P.O Box 23085, Sacramento, California 95823.
- Barbercheck, M.E. and Von Broembsen, S. L. (1986).** Effects of soil solarization on plant-parasitic nematodes and *Phytophthora cinnamomi* in South Africa. *Plant Dis*, 70:945–950.
- Bedding, R. A. and Miller, L. A. (1981).** Use of a nematode, *Heterorhabditis heliothidis*, to control black vine weevil, *Otiorynchus sulcatus*, in potted plants. *Annals of Applied Biology*, 99(3), 211-216.
- Biocyclopedia.** Phylum Nematoda: Roundworms | Pseudocoelomate Animals | The Diversity of Animal Life.
- Bird, D.M. and Kaloshian, I. (2003).** Are roots special? Nematodes have their say. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 62 (2): 115–123.
- Blok, V.C., Jones, J.T., Phillips, M.S. and Trudgill, D.L. (2008).** Parasitism genes and host range disparities in biotrophic nematodes: the conundrum of polyphagy versus specialisation. *BioEssays*, 30 (3): 249–259.
- Brodie, B.B. (1976).** Vertical distribution of three nematode species in relation to certain soil properties. *Journal of Nematology*, 8 (3): 243–247.
- Castagnone-Sereno, P., Danchin, E.G., Perfus-Barbeoch, L. and Abad, P. (2013).** Diversity and evolution of root-knot nematodes, genus *Meloidogyne*: new insights from the genomic era. *Annual review of phytopathology*, 51 (1) : 203–220.
- Chabrier, C. (2008).** *Survie et dissémination du nématode Radopholus similis (Cobb) Thorne dans les sols bruns-rouilles à halloysites (nitisols) : effets de l'état hydrique et des flux hydriques.* Doctoral dissertation, Université des Antilles-Guyane. France.
- Chahal, P.P.K. and Chhabra, H.K. (1984).** Interaction of *Meloidogyne incognita* with *Rhizoctoniasolani* on tomato. *Indian Journal of Nematology*, 14: 56–57.
- Chaussod, R., Breuil, M.C., Echairi, A., Nouaïm, R., Nowak, V. and Ranjard, L. (1996).** La qualité biologique des sols. *Évaluation et implications, Étude et gestion des sols*, 3 : 261–278.
- Coyne, D.L., Nicol, J.M. and Claudius-Cole, B. (2010).** Les nématodes des plantes : Un guide pratique des techniques de terrain et de laboratoire. 82p.
- Curtis, R.H.C., Jones, J.T., Davies, K.G., Sharon, E. and Spiegel, Y. (2011).** Plant nematode surfaces. *In*: Davies, K.G. & Spiegel, Y. (Eds). *Biological Control of Plant-*

- Parasitic Nematodes. Building Coherence Between Microbial Ecology and Molecular Mechanisms, (Dordrecht: Springer Science + Business Media), pp. 115–144.
- De Guiran, G. and Netscher, C. (1970).** Les nématodes du genre *Meloidogyne* parasites de cultures maraîchères au Sénégal. *Cahier ORSTOM, SerieBiologie*, 11 : 151–158.
- Djian-Caporalino, C., Védie, H. and Arrufat, A. (2009).** Gestion des nématodes à galles : lutte conventionnelle et luttés alternatives. L’atout des plantespièges. *Phytoma*, 624 : 21–25.
- Dropkin, V.H. (1989).** Introduction to plant nematology. John Wiley & Sons Inc, New York, NY, USA. 304p.
- Duncan, L.W. and Moens, M. (2006).** Migratory Endoparasitic Nematodes. *In: Perry, R.N., Moens, M. (eds).* Plant Nematology. CAB International Edit., Wallingford Oxon, U.K., pp. 123–152.
- Eisenback, J.D. (1985).** Detailed morphology and anatomy of second-stage juveniles, males, and females of the genus *Meloidogyne* (root-knot nematode). *In: Sasser, J. N. and Carter C. C. (eds).* An advanced treatise on Meloidogyne. Raleigh : North Carolina State University Graphics, pp. 47–78.
- Emelianoff, V. (2008).** *Les problèmes de couple dans les symbioses némato-bactériennes parasites d'insecte.* Doctoral dissertation, Université de Montpellier. France.
- Evans, A.A.F. (1987).** Diapause in nematodes as a survival strategy. *In: Veech, J. A. and Dickson, D. W. (eds).* Vistas on Nematology. Hyattsville, Society of Nematologists Inc., pp. 180–187.
- Ferraz, L.C.C.B. and Brown, D.J.F. (2016).** Nematologia de plantas : fundamentos e importância. Manaus : Norma Editora, Manaus – AM. 251p.
- Floyd, R., Abebe, E., Papert, A. and Blaxter, M. (2002).** Molecular barcodes for soil nematode identification. *Molecular Ecology*, 11: 839–850.
- Gobat, J.M., Aragno, M. and Matthey, W. (2003).** Le sol vivant, 2^e édition revue et complétée. Presses Polytechniques et Universitaires Romandes, Lausanne. 568p.
- Goulamhousen, R.H. (2021).** Étude de l’implication des mécanismes épigénétiques chez le nématode à galles *Meloidogyne incognita*. Thèse de doctorat, Université Côte d'Azur, France.
- Grosmaire, C.D.M. (2018).** Caractérisation du mode de reproduction pseudogame chez l’espèce de nématode *Mesorhabditisbelari*. Thèse de doctorat, Université de Claude Bernard Lyon 1. France.
- Haq, S.K., Atif, S.M. and Khan, R.H. (2004).** Protein proteinase inhibitor genes in combat against insects, pests, and pathogens: natural and engineered phytoprotection. *Archives of biochemistry and Biophysics*, 431 (1): 145–159.
- Hawn, E.J. (1971).** Mode of transmission of *Corynebacteriuminsidiosum* by *Ditylenchusdipsaci*. *Journal of Nematology*, 3 (4): 420–421.

- Hendrika, F. et Biodun, C.C. (2024).** Introduction à la nématologie. Manuel interactif. Chapitre 3. Eds. Inge Dehennin & Antoinette Paula Malan. Bureau de coordination de la nématologie, Université de Gand, Gand, Belgique. 28p.
- Hewitt, W.B., Raski, D.J. and Goheen, A.C. (1958).** Nematode vector of soil-borne fanleaf virus of grapevines. *Phytopathology*, 48: 586–595.
- Hodda, M. (2022).** Phylum Nematoda: a classification, catalogue and index of valid genera, with a census of valid species. *Zootaxa*, 5114 (1) : 1-289. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5114.1.1>
- Hofmann, J., Youssef-Banora, M., De Almeida-Engler, J. and Grundler, F.M. (2010).** The role of callose deposition along plasmodesmata in nematode feeding sites. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 23(5) : 549–557.
- Holterman, M., Van Der Wurff, A., Van Den Elsen, S., Van Megen, H., Bongers, T., Holovachov, O., ... and Helder, J. (2006).** Phylum-wide analysis of SSU rDNA reveals deep phylogenetic relationships among nematodes and accelerated evolution toward crown clades. *Molecular biology and evolution*, 23 (9): 1792–1800.
- Huang, G., Dong, R., Allen, R., Davis, E.L., Baum, T.J. and Hussey, R.S. (2005).** Developmental expression and molecular analysis of two *Meloidogyne incognita* pectatelyase genes. *International journal for parasitology*, 35 (6): 685–692.
- Hugot, J.P., Baujard, P. and Morand, S. (2001).** Biodiversity in helminths and nematodes as a field of study: an overview. *Nematology*, 3:199–208.
- Jones, J.D. and Dangl, J. L. (2006).** The plant immune system. *nature*, 444(7117): 323–329.
- Kamra, A. and Gaur, H. S. (1998).** Control of nematodes, fungi and weeds in nursery beds by soil solarization. *International Journal of Nematology*, 8: 46–52.
- Lee, D.L. (2002).** *The biology of nematodes*. CRC Press. 648p. <https://doi.org/10.1201/b12614>
- Mai, W.F. and Abawi, G.S. (1987).** Interactions among root-knot nematodes and Fusarium wilt fungi on host plants. *Annual Review of Phytopathology*, 25 (1): 317–338.
- Malinovsky, F. G., Fangel, J.U. and Willats, W.G. (2014).** The role of the cell wall in plant immunity. *Frontiers in plant science*, 5 : 1-12. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00178>
- Manohar, M., Tenjo-Castano, F., Chen, S., Zhang, Y.K., Kumari, A., Williamson, V.M., Wang, X., Klessig, D.F. and Schroeder, F. C. (2020).** Plant metabolism of nematode pheromones mediates plant-nematode interactions. *Nature Communications*, 11(1) : 208. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-14104-2>
- Manosalva, P., Manohar, M., Von Reuss, S.H., Chen, S., Koch, A., Kaplan, F., Choe, A., Micikas, R.J., Wang, X., Kogel, K.H. et al. (2015).** Conserved nematode signalling molecules elicit plant defenses and pathogen resistance. *Nature communications*, 6(1) : 7795. <https://doi.org/10.1038/ncomms8795>
- Meagher J.W. (1977).** World dissemination of the cereal-cyst nematode (Heterodera avenae) and its potential as a pathogen of wheat. *Journal of Nematology*, 9 (1): 9–15.

- Naik, D. (2004).** Biotechnological approaches for the management of wilt disease complex in capsicum (*Capsicum annuum* L.) and egg plant (*Solanum melongena* L.) with special emphasis on biological control. Doctoratdesertation, Kuvempu University, Shimoga.
- Neher, D.A.S.L., Peck, J.O. and Campbell, C.L.R. (1995).** Measures of nematode community structure and source of variability among and within fields. *Plant and Soil*, 170: 167–181.
- Norton, D.C. (1978).** Ecology of plant parasitic nematodes. Wiley, New York. 268p.
- Pankhurst, C.E., Doube, B.M. and Gupta, V.V.S.R. (2002).** Biological indicators of soil health. Oxon-New York, CAB International. 451p.
- Prot, J.C. (1984).** Introduction à la nématologie. Office de recherche scientifique et Technique Outre-Mer, Centre de Dakar-Hann, Sénégal. 61p.
- Prot, J.C. and Van Gundy, S.D. (1981).** Effect of soil texture and the clay component on migration of *Meloidogyne incognita* second-stage juveniles. *Journal of Nematology*, 13 (2) : 213–217.
- Reddy, P.P. (2021).** Nematode Diseases of Crops and their Management. Indian Institute of Horticultural Research Bangalore, Karnataka, India. Springer Nature Singapore Pte Ltd. 518p. <https://doi.org/10.1007/978-981-16-3242-6>
- Rodriguez-Kabana, R., Pinochet, J., Robertson, D.G., Weaver, C.F. and King, P.S. (1992).** Horsebean (*Canavalia ensiformis*) and Cortalaria (*Crotalaria spectabilis*) for the Management of *Meloidogyne* spp. *Nematropica*, 22 : 29-35.
- Sasser, J.N. and Freckman, D.W. (1987).** A world perspective on nematology: the role of the society. *In: Veech, J. A. and Dickson, D.W. (eds). Visitas on nematology.* pp. 7–14. Hyattsville, USA, society of nematologistinc.
- Sicard, M., Le Brun, N., Pages, S., Godelle, B., Boemare, N. and Moulia, C. (2003).** Effect of native *Xenorhabdus* on the fitness of their *Steinernema* hosts: contrasting types of interaction. *Parasitology Research*, 91: 520–524.
- Sivakumar, M. and Marimuthu, T. (1987).** Preliminary studies on the effect of solarisation on phytonematodes of betelvine. *Indian Journal of Nematology*, 17 (1) : 58–59.
- Smiley, R.W. and Nicol, J.N. (2009).** Nematodes which challenge global wheat production. *In: Carver, B. F. (eds). Wheat Science and Trade.* Ames, IA, Wiley Blackwell. pp. 171–187.
- Subbotin, S.A., Mundo-Ocampo, M. and Baldwin, J.G. (2010).** Systematics of cyst nematodes (Nematoda: Heteroderinae). *Nematology Monographs and Perspectives* 8B, (Leiden: Brill), 512p.
- Sumenkova, N.I. (1988).** Nematodes of plants and soils: Neotylenchoidea. Brill. 280p.
- Taylor, C.E. (1980).** Nematodes. *In: Harris, K. F. and Marmorosch, K. (eds). Vectors of plant pathogens.* Academic Press, New York, pp. 375–416.

- Thordal-Christensen, H. (2003).** Fresh insights into processes of nonhost resistance. *Current opinion in plant biology*, 6(4) : 351-357. [https://doi.org/10.1016/S1369-5266\(03\)00063-3](https://doi.org/10.1016/S1369-5266(03)00063-3)
- Tylka, G.L., Niblack, T.L., Walk, T.C., Harkins, K.R., Barnett, L. and Baker, N.K. (1993).** Flow cytometric analysis and sorting of Heteroderaglycines eggs. *Journal of nematology*, 25 (4): 596–602.
- Vargas-Ayala, R., Rodríguez-Kábana, R., Morgan-Jones, G., McInroy, J.A. and Kloepper, J.W. (2000).** Shifts in soil microflora induced by velvetbean (*Mucunadeeringiana*) in cropping systems to control root-knot nematodes. *Biological Control*, 17 (1): 11–22.
- Walia, R.K. and Chakraborty, P.K. (2018).** Nematodes problems of crops in India. *ICAR-all India coordinated research project on nematodes in agriculture, New Delhi*. 402p.
- Wasilewska, L. (1997).** Soil invertebrates as bioindicators, with special reference to soil-inhabiting nematodes. *Russian Journal of Nematology*, 5 (2): 113–126.
- Wasilewska, L. (2006).** Changes in the structure of the soil nematode community over long-term secondary grassland succession in drained fen peat. *Applied Soil Ecology*, 32 (2): 165–179.
- Williamson, V.M. and Kumar, A. (2006).** Nematode resistance in plants: the battle underground. *TRENDS in Genetics*, 22 (7): 396–403.
- Zunke, U. and Eisenback, J.D. (1998).** Morphology and ultrastructure. *In: Sharma S. B. (Eds.). The cyst nematodes*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. pp. 31–56.