

MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE ET DE LA FORÊT
ÉCOLE NATIONALE SUPÉRIEURE AGRONOMIQUE DE MONTPELLIER

MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE
École Nationale Supérieure
Agronomique
BIBLIOTHÈQUE
Place Viala
34000 MONTPELLIER CEDEX
01 24 04

THESE

présentée à l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Montpellier pour obtenir le

Diplôme de DOCTORAT en Sciences Agronomiques
(Chaire de Phytotechnie et d'Amélioration des Plantes, ENSA de Montpellier)

TITRE

**ETUDE DES RELATIONS HOTE-PARASITE: CAS D'UNE
PHANEROGAME HOLOPARASITE (*Orobanche crenata* Forsk)
SUR LEGUMINEUSES.**

Volumel: Texte

par

Brahim BOUHATOUS

(Ingénieur agronome de l'Institut Agronomique et Vétérinaire HassanII, Rabat-Maroc)
(Enseignant-chercheur, Ecole Nationale d'Agriculture de Méknès, Méknès-Maroc)

Soutenue le 28 fevrier 1992 devant le jury composé de:

| | | | | |
|------|------|-------------|---|--------------|
| Mme. | A.M. | CAUWET-MARC | Professeur - Univ. de Perpignan (Perpignan) | Examinatrice |
| MM. | A. | CHARRIER | Professeur - ENSA-INRA (Montpellier) | Président |
| | J. | CHERY | Professeur - ENSA-INRA (Montpellier) | Examinateur |
| | A. | FER | Professeur - Univ. de Nantes (Nantes) | Rapporteur |
| | P. | JACQUARD | Dir.de rech. - CNRS-CEFE (Montpellier) | Examinateur |
| | J. | MAILLET | Maître de conf. - ENSA-INRA (Montpellier) | Examinateur |
| | J.P. | PELTIER | Professeur - Univ. J. FOURIER (Grenoble) | Rapporteur |

THE
304.1

MINISTERE DE L'AGRICULTURE ET DE LA FORET
ECOLE NATIONALE SUPERIEURE AGRONOMIQUE DE MONTPELLIER

THESE

présentée à l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Montpellier pour obtenir le

Diplôme de DOCTORAT en Sciences Agronomiques
(Chaire de Phytotechnie et d'Amélioration des Plantes, ENSA de Montpellier)

TITRE

**ETUDE DES RELATIONS HOTE-PARASITE: CAS D'UNE
PHANEROGAME HOLOPARASITE (*Orobanche crenata* Forsk)
SUR LEGUMINEUSES.**

Volumel: Texte

par

Brahim BOUHATOUS

(Ingénieur agronome de l'Institut Agronomique et Vétérinaire HassanII, Rabat-Maroc)
(Enseignant-chercheur, Ecole Nationale d'Agriculture de Méknès, Méknès-Maroc)

Soutenue le 28 fevrier 1992 devant le jury composé de:

| | | | | |
|------|------|-------------|---|--------------|
| Mme. | A.M. | CAUWET-MARC | Professeur - Univ. de Perpignan (Perpignan) | Examinatrice |
| MM. | A. | CHARRIER | Professeur - ENSA-INRA (Montpellier) | Président |
| | J. | CHERY | Professeur - ENSA-INRA (Montpellier) | Examineur |
| | A. | FER | Professeur - Univ. de Nantes (Nantes) | Rapporteur |
| | P. | JACQUARD | Dir. de rech. - CNRS-CEFE (Montpellier) | Examineur |
| | J. | MAILLET | Maître de conf. - ENSA-INRA (Montpellier) | Examineur |
| | J.P. | PELTIER | Professeur - Univ. J. FOURIER (Grenoble) | Rapporteur |

BIBLIOTHEQUE BOTANIQUE ET
PHYTOSOCIOLOGIQUE DE FRANCE

Souvent, Gabriel et Sarah font du tricycle au jardin public.

C'est là qu'ils ont appris à cueillir des Orobanches.

Gabriel ne sait pas encore lire, mais déjà, il reconnaît le

"O" d'Orobanche, et Sarah essaie de l'imiter.

Ils ont 3 et 2 ans

A ma chérie, Marie-Line

Qui seule, pendant une demi décennie

a assumé avec harmonie

les lourdes charges familiales

et, à plein temps, celles de son travail

Qui seule, par son courage et sa volonté imperturbables

m'a soutenu aux moments difficiles,

et tout au long de ce travail.

Qui seule, par ses permanents encouragements

et son profond désir de voir aboutir ce travail,

m'a permis de m'y consacrer pleinement

Qui seule, dans les jardins publics,

aux bordures des routes, et dans les parcs,

les bois, ou les bibliothèques

a mené la chasse à l'Orobanche, passionnément.

A Babeth et son amitié irremplaçable.

A

ma famille, et à ma belle famille,

mes chers parents, partis avant l'achèvement de cette thèse.

*Line, qui en composant sur le clavier de sa machine ma première demande d'inscription
en thèse, a semé la graine de ce travail,*

*mes soeurs et frères, nièces et neveux, dont je me suis privé pendant toute
la durée de ce travail.*

SOMMAIRE

REMERCIEMENTS

RESUMES

INTRODUCTION GENERALE 1

PARTIE I: ANALYSE DES MANIFESTATIONS DU PARASITISME (HOTE-PARASITE); INFLUENCE DES FACTEURS BIOTIQUES (HOTE ET PARASITE) ET ABIOTIQUES (DATES DE SEMIS).

| | |
|---|----|
| I - INTRODUCTION..... | 3 |
| II - MATERIEL ET METHODE..... | 8 |
| III - RESULTATS..... | 12 |
| A - DYNAMIQUE DE CROISSANCE DES COMPOSANTS DU SYSTEME | |
| PARASITE-RHIZOBIUM-HOTE..... | 12 |
| I - PARASITE..... | 12 |
| 1 - Taux et degré d'infection; date d'infection..... | 12 |
| 2 - Biomasses..... | 15 |
| 3 - Hauteurs des tiges..... | 15 |
| 4 - Conclusion..... | 16 |
| II - MICROSymbiote..... | 17 |
| 1 - Introduction..... | 17 |
| 2 - Matériel et méthodes..... | 19 |
| 3 - Résultats..... | 20 |
| 3.1 - Nombre de nodosités..... | 20 |
| 3.2 - Biomasse des nodosités..... | 22 |
| 3.3 - Conclusion..... | 23 |
| III - HOTE..... | 23 |
| 1 - Introduction..... | 23 |
| 2 - Matériel et méthodes..... | 24 |
| 3 - Résultats..... | 25 |
| 3.1 - Organes végétatifs..... | 25 |
| 3.2 - Organes reproducteurs..... | 28 |
| 3.3 - Plante entière..... | 35 |
| 3.4 - Conclusion..... | 37 |

| | |
|--|----|
| B - PRODUCTION FINALE ET SES COMPOSANTES CHEZ LE PARASITE | |
| ET CHEZ L'HOTE..... | 38 |
| I - PARASITE | 40 |
| 1 - Biomasse et ses composantes | 40 |
| 2 - Rendement en grains et ses composantes | 45 |
| 3 - Conclusion | 47 |
| II - HOTE | 48 |
| 1 - Biomasse aérienne | 48 |
| 2 - Rendement en graines et ses composantes..... | 49 |
| 3 - Conclusion | 53 |

**PARTIE II: ANALYSE COMPAREE DES MANIFESTATIONS DU
PARASITISME (COUPLE HOTE-PARASITE) ET DE LA
COMPETITION INTRASPECIFIQUE (HOTE).**

| | |
|---|----|
| I - INTRODUCTION | 55 |
| II - MATERIEL ET METHODES | 56 |
| III - RESULTATS | 61 |
| 1 - Manifestations chez le parasite | 63 |
| 1.1 - Dynamique d'émergence des tiges du parasite | 63 |
| 1.2 - Phénologie des Orobanches ayant émergé..... | 66 |
| 1.3 - Croissance des tiges | 70 |
| 1.4 - Structure des peuplements d'Orobanche: effectif et biomasse selon les stades | 72 |
| 1.5 - Conclusion | 78 |
| 2 - Manifestations chez l'hôte..... | 79 |
| 2.1 - Dynamique de la morphogénèse | 79 |
| 2.2 - Productions finales chez la plante-hôte: Biomasse et nombre d'organes | 8 |
| 2.3 - Conclusion..... | 98 |

**PARTIE III: INFLUENCE DE LA DENSITE D'INFESTATION PAR
OROBANCHE CRENATA FORSK ET DU VOISINAGE
SUR LA SENSIBILITE A L'INFECTION CHEZ L'HOTE
EN PEUPEMENT MONO ET/OU BISPECIFIQUE**

| | |
|--|----|
| I - INTRODUCTION | 10 |
| II - MATERIEL ET METHODES | 10 |

| | |
|--|------------|
| III - RESULTATS..... | 105 |
| 1 - Sensibilité à l'infection de l'hôte en peuplement monospécifique et en conditions de dose élevée d'infestation par le parasite..... | 105 |
| 2 - Sensibilité à l'infection de l'hôte induit par le voisinage | 106 |
| 3 - Conclusion | 108 |
| | |
| PARTIE IV: ETUDE ISOZYMIQUE DES POPULATIONS D'OROBANCHE CRENATA FORSK SELON LEUR ORIGINE (HOTE-SOURCE, REGION) ET L'HOTE-CIBLE | |
| I - INTRODUCTION | 110 |
| II - MATERIEL ET METHODES..... | 112 |
| 1 - Populations de semences d'Orobanche: origines et échantillonnage des graines | 112 |
| 2 - Cultures hôtes-tests | 113 |
| 3 - Expériences réalisées..... | 113 |
| 4 - Techniques et analyses électrophorétiques..... | 115 |
| 4.1 - Détermination de l'organe à analyser et du tampon d'extraction | 116 |
| 4.2 - Systèmes de migration et systèmes isozymiques..... | 116 |
| 4.3 - Traitement des résultats..... | 117 |
| III - RESULTATS..... | 118 |
| 1 - Variation génétique des origines du parasite | 119 |
| 1.1 - Polymorphisme isozymique et fréquence des bandes..... | 119 |
| 1.2 - Phénotype isozymique | 120 |
| 2 - Apport de l'analyse multivariées..... | 121 |
| 2.1 - Apport de l'AFC..... | 121 |
| 2.2 - Apport de l'AFCVI..... | 122 |
| 3 - Discussion et conclusion..... | 122 |
| | |
| PARTIE V: CONCLUSIONS (Coût de l'holoparasitisme: essai d'évaluation) | |
| 1 - Introduction | 125 |
| 2 - Indice du coût: définition, signification et validation | 125 |
| 2.1 - Définition et signification | 125 |
| 2.2 - Validation: étude de cas | 128 |
| 3 - Conclusions et perspectives..... | 130 |
| | |
| BIBLIOGRAPHIE | 132 |

REMERCIEMENTS

Depuis longtemps, l'abeille sait la beauté de l'Orobanche... Mais, de Targa à Meknès, de Grenoble à Montpellier, et plus loin encore, les hommes en connaissent le danger.

Que ces quelques lignes rendent hommage à ceux et celles qui, d'horizons si divers, ont encouragé, guidé et assisté mes recherches :

M. JACQUARD, Directeur de recherches, par son accueil au laboratoire du CEFÉ Louis Emberger, sa bienveillance, ses conseils attentifs, ses critiques constructives et sa disponibilité constante, même à des moments où ses activités lui laissaient peu de répit. Qu'il veuille bien accepter le témoignage de ma profonde reconnaissance. J'espère de même lui avoir donné quelques satisfactions.

MM. GRIGNAC et CHERY, Professeurs à l'ENSAM de Montpellier, pour la direction scientifique de ce travail, et l'intérêt qu'ils y ont porté, Qu'ils soient vivement remerciés.

M. CHARRIER, Professeur titulaire de la chaire de Phytotechnie et de l'Amélioration des Plantes à l'ENSAM-INRA de Montpellier, pour avoir accepté de juger ce travail et pour l'honneur qu'il m'a fait en présidant le jury. Je le prie de croire en ma plus haute gratitude.

MM. FER et PELTIER, Professeurs respectivement à l'université de Nantes et à J.FOURIER de Grenoble, ont bien voulu accepter de juger ce travail et en assumer la charge de rapporteurs. Leurs critiques pertinentes, leurs suggestions nombreuses m'ont été particulièrement précieuses et utiles dans la phase finale de ce travail. Qu'ils trouvent ici le témoignage de ma plus haute considération et de mes plus vifs remerciements.

Mme CAUWET-MARC, Professeur à l'université de Perpignan et M. MAILLIET, Maître de Conférences à l'ENSA-INRA de Montpellier ont bien voulu accepter d'être membres de jury. Je les en remercie cordialement.

Je tiens à remercier tout particulièrement M. le professeur FER. Qu'il sache que c'est au terme de notre entretien que je décidai de me consacrer à l'étude de l'Orobanche. C'était en 1985, au Laboratoire de Biologie Végétale à l'Université J.FOURIER-Grenoble, alors qu'il s'apprêtait aux nouvelles charges qu'il exerce actuellement au Laboratoire de Physiologie du Parasitisme Végétal à l'Université de Nantes.

De fructueux entretiens avec Mme le Professeur NOUGAREDE, à l'Université P. et M. Curie Paris VI, M. le Professeur BARDIN à l'Université Claude Bernard de Lyon, MM. OBATON, WERY, MONNEVEUX à l'ENSA-INRA de Montpellier, et DUC à l'INRA de Dijon, l'opportunité de collaborer avec M. le Professeur MOLHO et M. CARBONNIER au Muséum de Paris, M. LAFFRAY à l'Université de Créteil, MM. COUCHAT et LASCEVE au CNEA à Cadarache, ont ensuite permis à l'idée de cheminer.

Ma reconnaissance va encore aux responsables de l'ICARDA : Dr. SAXENA, M.C., leader du FLIP en Syrie, et Dr. SOLH, M. représentant au Maroc. Leur soutien et leurs conseils précieux, témoignent de l'intérêt qu'ils portent à mon travail. Qu'ils trouvent ici toute ma reconnaissance, et qu'ils veuillent bien me pardonner de n'avoir pu, pour des raisons diverses, effectuer une partie de ce travail à l'ICARDA, comme nous l'avions souhaité ensemble.

C'est grâce à la confiance et la compréhension de M. ROCHDI, M., directeur de l'Ecole Nationale d'Agriculture de Meknès, et à l'amitié manifestée par l'ensemble de mes collègues du département d'Agronomie et d'Amélioration des Plantes que j'ai pu poursuivre mes recherches en toute liberté. Je voudrais remercier vivement Mme LUMARET, MM. LEBRETON et THIEBAUT pour m'avoir offert leurs conseils, MM. COUVET, DOMMEE et KJELDBERG, ainsi que toute l'équipe du Laboratoire d'Evolution des Systèmes Génétiques.

Mes vifs remerciements à Mme DIGUISTO, pour m'avoir initié avec compétence et rigueur aux techniques d'électrophorèse et pour l'ambiance sympathique qu'elle sait faire régner au laboratoire.

Ma reconnaissance va également à toute l'équipe d'écophysiologie: Fabreguette, Roy, Salager, Laurent, Garnier, Berger, Jordon, pour leur sympathie et leur aide.

Je tiens à remercier plus particulièrement M. Méthy pour ses conseils précieux sur les techniques de mesures fluorimétriques et pour m'avoir permis d'utiliser les appareillages pour réaliser ces mesures.

Que M. Waquant, au laboratoire d'Ecologie de Nutrition Minérale, trouve ici l'expression de toute ma gratitude pour l'intérêt qu'il n'a jamais manqué de manifester pour mon travail et pour m'avoir permis d'utiliser son colorimètre pour le dosage des pigments chlorophylliens.

Toute ma sympathie à Nour-Eddine, Michèle, Henri, Hamid, Abdou, Bouchaib, Franck, pour leur soutien moral et pour leur amitié inestimables.

Ma sympathie ira également à Christine, à Christophe et à Laurent, stagiaires au laboratoire de M. Jacquard, pour s'être laissés séduire par le parasitisme comme sujet de leur stage, pour leur aide fort appréciable, mais aussi pour la spontanéité de leur amitié.

Que MM. Collin, Bastide, Marican, ainsi que toute l'équipe du terrain d'expérience trouvent ici l'expression de toute ma reconnaissance, pour leur aide fort utile pour la conduite et l'exécution des protocoles expérimentaux.

Je remercie vivement, les bibliothécaires du CEFÉ, de l'ENSAM et de l'IB. pour leur compréhension et les facilités qu'ils m'ont accordées.

Mes remerciements les plus vifs vont également à l'équipe du dessin pour ses services multiples.

Mes remerciements iront à toute l'équipe du CNRS de Montpellier, à Mmes CAGGIA, JEANJEAN et TRINQUIE,...

Que Mme BASSE qui a accompagné les dernières heures de cette étude au rythme du clavier de son traitement de texte, soit vivement remerciée.

AUTEUR : Brahim BOUHATOUS

TITRE : Etude des relations hôte-parasite : cas d'une phanérogame holoparasite (*Orobancha crenata* Forsk) sur légumineuses.

Résumé

Phanérogame holoparasite trict *Orobancha crenata* Forsk est l'une des cinq espèces d'*Orobancha* causant de dramatiques dégâts, dans plusieurs régions du monde, sur des espèces cultivées hôtes dont notamment les légumineuses. Pour ces dernières la présence d'*O.crenata* Forsk compromet l'avenir de la culture voire l'interdit.

En maîtriser l'extention nécessite une meilleure connaissance des relations réciproques qui s'établissent entre le parasite et ses hôtes au cours de leur cycle commun.

Des expérimentations, conduites au champ pendant deux années, ont permis de mettre en évidence l'importance prépondérante des facteurs biotiques (cultures hôtes, date d'implantation) et abiotiques (climat de l'année) sur les éléments du système Parasite-Légumineuses-*Rhizobium*

Les manifestations du parasitisme exprimées au cours de la croissance modulaire et de la croissance pondérale des différentes structures (végétatives, reproductives) des trois partenaires ainsi que la nature des relations qui les régissent pendant leur vie commune, varient sous l'influence de la culture hôte et de son environnement d'une part, et selon le niveau d'infestation d'*O.crenata* Forsk d'autre part.

Des effets positifs et/ou négatifs de l'hôte sur le parasite, et des effets depressifs et/ou stimulants du parasite sur l'hôte et sur le microsymbiote ont été mis en évidence.

Ces manifestations du parasitisme ont été également étudiées dans des cultures en pot, pour des populations d'*O crenata* Forsk récoltées dans les conditions précédentes au champ (hôte source et date d'implantation variables). Elles ont été comparées à celles induites par la compétition intraspécifique chez l'hôte. Les résultats ont montré le rôle de l'hôte en tant que "crible" donc d'ordre "trophique", mais également en tant que "source" donc d'ordre "génétique". Des réponses plastiques variées ont été observées selon les différentes espèces hôtes et parasites. Pour un hôte donné, ces réponses varient en intensité selon la population du parasite et en fonction de la densité de peuplement de l'hôte.

Par ailleurs l'effet du voisinage a été étudié sur la sensibilité à l'infection chez des hôtes conduits en peuplement bispécifique, à densité constante et proportions variables. La présence d'un hôte à forte sensibilité à l'infection (fève) augmente l'infection par le parasite chez un partenaire s'infectant peu (pois chiche). Il peut même y avoir infection d'un partenaire ne s'infectant jamais seul (soja).

Chez le parasite l'étude électrophorétique a permis de mettre en évidence une importante variabilité isozymique sur la base de quelques systèmes (PGM, ADH, EST, IDH, PPO, SKDH).

Nous avons, enfin, tenté une approche synthétique de l'holoparasitisme en terme de coût de production du parasite, en calculant le nombre d'unités de croissance de l'hôte, nécessaires pour produire une unité équivalente de croissance du parasite.

Mots-clés : Hôte, parasite, *O.crenata* Forsk, *rhizobium*, légumineuse, infection, voisinage, holoparasitisme, compétition, isozyme, coût de production..

AUTHOR : Brahim BOUHATOUS

TITLE : A study of the host-parasite relations in the *Orobanche crenata* Forsk - legume association.

Summary

The obligate holoparasite *Orobanche crenata* is one of the five species of *Orobanche* which cause severe damage in several regions of the world to their plant host. Their effect is particularly severe for cultivated legumes. In this case the presence of the parasite can actually exclude the possibility of producing the crop.

In order to control the spread and development of the parasite an improved knowledge of the host-parasite relations during the course of the development of the parasite in contact with a host is needed.

In the present study, two years of field trials have shown that a range of biotic (host identity and date of planting) and abiotic (climatic conditions) factors have a marked effect on the three way parasite - host plant - associated *Rhizobium* association.

The symptoms of parasite attack expressed during the modular growth and increase in biomass of the host and the factors which govern the relations among the three partners during the association vary according to the host and its environment and according to the level of parasite infection. Negative and positive effects of the host on the parasite and vice versa were detected.

The effects of parasite attack were also studied in a pot environment using *O. crenata* populations collected from the above experiment, i.e. for which the host identity and date of planting were known. Host plants, free of parasitism, were also grown in intraspecific competition. The results indicated that the host represents both a nutrition source and a means of genetic diversification in the parasite. A plastic response was observed in the different host and parasite species under these conditions. For a given host plant, the effect of the parasite varied depending on the origin of the parasite population, or, on the population density of the host

In addition an effect of plant neighbour on the induction of parasite attack was observed. In the presence of a highly susceptible host plant (broadbean) resulted greater level of infection of a less susceptible host partner (chick pea) and infection were provoked on a partner which does not become infected by the parasite when cultivated alone (soybean).

An electrophoretic investigation of isozyme variation in the parasite showed that marked genetic variation occurs for several enzyme systems (PGM, ADH, EST, IDH, PPO, SKDH).

Finally, a synthetic perspective was taken in terms of the cost of parasite production. The modular growth of the host was quantified in order to determine the number of plant host unities of growth needed to produce an equivalent unit of growth by the parasite.

Key words : Host - parasite, *Orobanche crenata* Forsk, *Rhizobium*, legume, infection, neighbourhood effects, competition, holoparasitism, isozyme, cost of production.

Verfasser : Brahim BOUHATOUS

Titel : Studie von Wirt-Parasit-Beziehungen : Der Fall eines parasitären Phanerogamen (*Orobancha.crenata* Forsk) auf Leguminosen.

Zs.-fassung

Der obligate Vollparasit *Orobancha crenata* Forsk ist eine von fünf *Orobancha*-Arten, die in mehreren Gegenden der Welt ihren Pflanzenwirten erheblichen Schaden zufügen, wobei unter den Nutzpflanzen v.a. die Leguminosen betroffen sind. Für letztere gefährdet das Vorkommen von *O.crenata* Forsk den weiteren Anbau, oder verhindert in sogar.

Um die weitere Verbreitung des Parasiten kontrollieren zu können, ist eine bessere Kenntnis der gegenseitigen Beziehungen zwischen Wirt und Parasit während ihres gemeinsamen Zyklus vonnöten.

Feldexperimente über zwei Jahre habe die hervorragende Bedeutung biotischer (Wirtskulturen, Zeitpunkt der Pflanzung) und abiotischer (Klima des entsprechenden Jahres) Faktoren auf die Teile des Systems Parasit-Leguminose-*Rhizobium* aufgezeigt. Die Symptome des Parasitismus im Verlauf des modulären Wachstums und des Biomassenzuwachses der verschiedenen Strukturen (vegetativ und reproduktiv) der drei Partner, sowie die Art der Wechselbeziehungen, welche sie beherrschen, variieren mit der Wirtskultur und seinen Umweltbedingungen einerseits, und mit dem Infektionsgrade durch *O.crenata* andererseits. Die positiven oder negativen Effekte des Wirtes auf den Parasit und/oder die fördernden/hemmenden Effekte des Parasiten auf den Wirt oder den Mikrosymbiont werden aufgezeigt. Für *O.crenata*-Populationen, die unter entsprechenden Bedingungen im Gelände (Wirtsquelle, variable Pflanzzeit) gesammelt wurden, hat man ebenfalls die Lebensäußerungen des Parasitismus studiert. Sie wurden mit den beim Wirt durch intraspezifische Konkurrenz induzierten verglichen. Die Resultate zeigen die Rolle des Wirtes als Nahrungsquelle (trophisch) und als Quelle genetischer Information.

Die variablen und plastischen Antworten wurden an den verschiedenen Wirts - und Parasitenarten beobachtet. Für einen gegebenen Wirt variieren die Antworten je nach der Parasitenpopulation und als Funktion dessen Besiedlungsdichte. Außerdem wurde der Nachbarschaftseffekt auf die Infektionsanfälligkeit des Wirtes in einer Zweiartenpopulation untersucht, bei konstanter Dichte und variablen Proportionen. Die Anwesenheit eines hochempfindlichen Wirtes (*Vicia faba major*) erhöht auch die Infektiosanfälligkeit eines weniger empfindlichen Partners (*Cicer arietinum*). Es kann sogar zum Befall eines sonst nie betroffenen Wirtes kommen (*Glycine max*).

Beim Parasiten konnte durch eine elektrophoretische Studie eine beachtliche isoenzymatische Variabilität auf der Basis einiger Systeme (PGM, ADH, EST, IDH, PPO, SKDH) festgestellt werden. Wir haben abschließend auf der Grundlage der Produktionskosten des Parasiten einen synthetischen Ansatz versucht, indem wir die Zahl der Wachstumseinheiten des Wirtes, die für eine äquivalente Wachstumseinheit des Parasiten notwendig sind, berechnet haben.

Schlüsselworte : Wirt, Parasit, *O.crenata* Forsk, Wirtsparasitbeziehungen, Beziehungen Wirt-Parasit-*Rhizobium*, Nachbarschaftseffekt, Vollparasitismus, Konkurrenz, Isoenzym, Produktionskosten.

المؤلف : أبراهيم بوحقنوس

العنوان : دراسة العلاقات المتبادلة مابين وظيف (عائل) - متطفل : دراسة حالة التطفل الطي
لهالوك كروناتا (*O. crenata*) على النباتات البقولية

- خلاصة -

إن نوع الهالوك كروناتا (*O. crenata*) متطفل كامل ، هو أحد خمس أنواع من الهالوك التي تسبب أضرار حرجية في مختلف بقاع العالم لعدد من الانواع المزروعة المضيفة وعلى وجه الخصوص الانواع البقولية المزروعة . والنوع المتطفل هذا يمكن أن يحد من انتشار زراعة مثل هذه الانواع البقولية ويمكن أن يبلغ ضرره حداً يميؤه زراعته تماماً . من أجل الحد من انتشار هذا النوع المتطفل تتوجب معرفة العلاقات المتبادلة التي يمكن أن تتواجد مابين المائل (النبات المزروع) والمتطفل (الهالوك) خلال دورة حياتهما المشتركة .

لقد أوضحت التجارب الحقلية على مدى عامين الدور الهام لعن من العوامل الحيوية مثل (تاريخ الزراعة ، نوع المحصول) وكذلك العوامل الفيزيائية مثل الظروف المناخية ، على الجهاز الحيوي والموت من (متطفل - نبات بقولي (عائل) - العقد الآزوتية) . تشير الدراسة إلى أن مظاهر التطفل ، سواء على نواحي الوحدات الأساسية (*nodularea*) أو على نواحي مختلف الوحدات البنوية الخضرية منها أو الرناجية ، للمكونات الجهاز الحيوي السلف الذكر أو على طبيعة العلاقات التي تحدق تواجدهم المشترك ، لهذه المظاهر تتغير تبعاً لتأثير نوعية المائل ومرحلة الخيط من جهة ومنه جهة أخرى تتعلم بدرجات عدوى الإصابة الناتجة عن نبات الهالوك كروناتا ولقد أوضحت الدراسة أيضاً نوعية التأثيرات الإيجابية والسلبية للمائل على المتطفل وكذلك التأثيرات المتبادلة أو المتبادلة للمتلطف على المائل ، وأيضاً درجة تأثيره على العقد الآزوتية

وقد تمت دراسة مظاهر التطفل هذه ضمن أوصاف ، وقد تم الحصول على بذر المتطفل من عمق للمعامل المختلفة من التجارب السابقة الذكر والتي تمت زراعتها في مراحل مختلفة . ومظاهر التطفل هذه قدمت مع نتائج مع تلك الناتجة عن التنافس مابين أفراد النوع الواحد المتعاقبة إلى مائل واحد وقد أوضحت هذه التجارب دور المائل كعامل غذائي وكامل وراثي في آن واحد . وتشير نتائج الدراسة إلى أن مظاهر متباينة سجلت حسب اختلاف المائل والمتطفل ، إن شدة وتباين هذه المظاهر يتبعه نوعية المتطفل أو حسب الكثافة البنائية للمائل المدروس . ومنه جهة أخرى ، تناولت الدراسة أثر علامات التجاور على درجة العدوى ضمن الوساطة مؤلفة من عائلين يتبناها إلى نوعين مختلفين مع ثابت عامل الكثافة الكلي .

يفيد البحث بأن تواجدهم على ذواحيية عدوى عالية كنبات الفول ينشط درجة العدوى الحديثة من قبل المتطفل عند عائل أقل مساهمة مثل نبات الحمص ، وعليه أنه تنال عدوى المتطفل عوامل غير مساهمة مثل فول الصويا . وقد أوضحت دراسة التدرج فورتيك ، وذلك اعتماداً على بعض الأنظمة مثل (*PGH, ADH, EST, IDH, PPO, SKDH*) الإيهوائية

الهامة لبروتينات ايزوميلت عند المتطفل ولقد حاولنا من خلال هذا البحث التمييز وثلثاً تركيبي أو استنباطي ظاهراً التطفل الطي وذلك بحسب قيمة وحدة الإنتاج المتطفل منه طريقتين حسب عدد الوحدات الأساسية المنتجة من قبل المائل واللازمة لإنتاج وحدات أساسية مكافئة من قبل المتطفل

الكلمات المفاتيح :

عائل (مضيف) ، متطفل ، هالوك كروناتا (*O. crenata*) ، عقد آزوتية ، نباتات بقولية ، عدوى ، علاقات التجاور ، التطفل الطي ، التنافس ، ايزوزيم ، قيمة وحدة الإنتاج .

INTRODUCTION GENERALE

INTRODUCTION

En conditions naturelles, les plantes cohabitent en groupes de mêmes espèces ou d'espèces différentes.

Caractérisée par un mode spécifique de vie en communauté, cette cohabitation se fait selon trois types principaux d'association (JACQUARD, 1968 a et b; BOUCHER et *al.*, 1982): la compétition, le parasitisme et le mutualisme, dont la nature et le sens des interférences biologiques respectives sont notés ainsi: -/- ; -/+ ; +/0. L'effet de l'interférence sur le partenaire peut être dépressif (-), stimulant (+) ou neutre (0). La situation -/+ représente le cas-type de l'association hôte-parasite : au sens de PRICE et *al.* (1986), une espèce parasite est définie comme toute espèce qui tire (+), d'une autre espèce vivante (-) ses ressources nutritives. De plus, une bonne partie, sinon la *quasi*-totalité de la vie d'un individu-parasite, doit se passer en association avec l'individu-hôte, chez qui elle se manifeste par des dégâts.

- Les angiospermes parasites, utilisent le mode du parasitisme pour assurer leur développement. Ils sont généralement divisés selon leur mode parasitaire (STEWART et PRESS, 1990), en deux groupes :

- hémi-parasites : parasites facultatifs ou obligatoires, chlorophylliens, qui tirent de leurs hôtes l'eau et les minéraux principalement ;

- holo-parasites : toujours parasites obligatoires, dépourvus de chlorophylle, qui tirent de leurs hôtes la totalité de leurs ressources nutritives.

Ces mêmes groupes sont encore subdivisés selon le site de fixation du parasite sur l'hôte. On distingue :

- le parasite caulinaire, tels la *Cuscuta* (holo-parasite) et le gui (hémi-parasite), se fixant sur la partie aérienne de l'hôte ;

- le parasite racinaire, tels l'*Orobanche* (holo-parasite), et le *Striga* (hémi-parasite) se fixant sur les racines de l'hôte.

Certains parasites représentent de graves problèmes sur des cultures, notamment dans les pays du Tiers-Monde (STEWART et PRESS, 1990) où ils attaquent céréales et légumineuses et provoquent des pertes pouvant atteindre 100 %.

Parmi ces parasites, l'orobanche, représentée par 14 genres et 160 espèces (PRESS et *al.*, 1989), phanérogame holo-parasite, hétérotrophe strict, dépend totalement de son hôte pour se développer.

Plante à la fois supérieure (par son système de reproduction), et primitive (par son système d'exploitation du milieu), elle ajuste avec succès son programme de développement à celui de son hôte, plante supérieure *sensu stricto* (STEWART et *al.*, 1990). Depuis toujours, son nom demeure associé aux légumineuses et aux dégâts qu'elle provoque sur ces espèces, comme le prouve l'étymologie de son nom : *Orobanche*, du grec *Orobos* (vesce) et *agcheïn* (étrangler) (FERRARI, 1984). Cette liaison entre l'*Orobanche* et les légumineuses se retrouve également au niveau de leur co-évolution dans le temps et dans l'espace : la comparaison des figures 01 et 02 montrent en effet une parfaite superposition des distributions géographiques des deux partenaires, dont le berceau commun est le bassin méditerranéen.

L'étude des relations entre le parasite et son hôte, et plus précisément entre *O. crenata* Forsk et les légumineuses, se justifie pour trois raisons majeures :

- leurs conséquences agronomiques : la présence d'*O. crenata* Forsk compromet l'avenir des cultures-hôtes (légumineuses notamment) dans un grand nombre de régions ;

- leurs conséquences sur la stratégie épidémiologique du parasite : la capacité d'infestation et le pouvoir parasitaire d'*O. crenata* Forsk sont impressionnants, tant vis à vis de ses hôtes potentiels que des régions contaminées ;

- enfin, le couple *O. crenata*-légumineuse constitue un modèle biologique d'intérêt évident, dans l'approche des relations hôte-parasite, aussi bien au niveau des mécanismes physiologiques que des stratégies évolutives.

PARTIE I

**ANALYSE DES MANIFESTATIONS DU PARASITISME (HOTE-PARASITE);
INFLUENCE DES FACTEURS BIOTIQUES (HOTE ET PARASITE) ET
ABIOTIQUES (DATES DE SEMIS)**

I - INTRODUCTION

Orobanche crenata Forsk est l'une des cinq espèces du genre *Orobanche*, d'importance agronomique ; son foyer par excellence est le bassin méditerranéen (MUSSELMAN, 1986 b).

Dans cette région du monde (fig. 01), *O. crenata* Forsk représente un fléau particulièrement redoutable pour les cultures vivrières, notamment les légumineuses alimentaires (fève, lentille, pois...).

Les effets de plus en plus drastiques de ce fléau sont signalés depuis longtemps en Afrique du Nord (BOEUF, 1905 ; DUCCELLIER, 1923 ; BLETON, 1943 ; LELIEVRE et REBEILLARD, 1978 ; SCHLUTER et ABER, 1980 ; BOUHATOUS, 1987 b) ainsi qu'au Moyen-Orient (EDGECOMBE, 1970 ; DASTGHEIB et SAGHIR, 1976 ; SCHMITT, 1979 ; JACOBSON, 1986) et au Sud de l'Europe (CUBERO, 1983).

Au Maroc, l'extension d'*O. crenata* Forsk est de plus en plus préoccupante. Elle est inquiétante, d'une part, par la rapidité de contamination de nouvelles régions agricoles, ainsi que de parcelles saines, et par l'accélération de l'infestation, d'autre part, par l'infection de nouvelles cultures-hôtes (BOUHATOUS, 1987 b), mais aussi par l'ampleur des dégâts causés sur la production des principales cultures alimentaires (fève, lentille, petit pois qui représentent 45 % de l'assolement annuel au Maroc).

Vers les années 1980, les dégâts infligés annuellement à ces cultures parasitées s'évaluaient déjà en dizaines, voire en centaines de millions de francs lourds (FAO, 1982).

Selon cette même source, 725 000 ha en région méditerranéenne, et 3,7 millions d'ha (dont quelques milliers d'ha de tournesol parasité par *O. cernua* en Europe de l'Est) sont menacés chaque année.

Sur fève, les pertes sont de 5 à 33 % en Egypte, de 30 à 70 % en Turquie, de 50 à 100 % à Malte et de 50 % (soit 100 millions de *pesetas*, en Espagne (SAUERBORN et SAXENA, 1986).

Au Maroc, les pertes sur la fève, la lentille et le pois sont importantes et augmentent très vite avec les années ; sur fève, on évalue en moyenne de 12 à 25 % les pertes de rendement dans plusieurs régions en 1978-79 (SCHMITT, 1981 ; ABER, 1983), alors qu'en 1976-77 et 1977-78, elles sont de 63 % dans la région de Meknès (LELIEVRE et REBEILLARG, 1978).

Dans cette même région, en 1984-85, les pertes vont de 85 à 100 %, de 50 à 80 % et de 75 à 90 % respectivement pour la fève, la lentille et le pois (BOUHATOUS, 1987 b), tandis que le nombre de parcelles qui y sont infestées paraît plafonner. En effet, on enregistre 70 à 80 % des parcelles infestées en 1978-79 (SCHMITT, 1981) contre 85 % en 1984-85 (BOUHATOUS, 1987 b). Il convient cependant de préciser que ce résultat masque la réalité du phénomène. Un nombre important de parcelles à très haut niveau d'infestation

est déclaré abandonné par les agriculteurs au profit de cultures dites peu sensibles (pois-chiche) ou pas sensibles (tournesol, colza), les cultures sensibles (fève, lentille et pois) étant implantées sur des parcelles peu ou pas infestées, ce qui explique également qu'en 1984-85, année d'enquête, la récolte des parcelles emblavées par ces cultures n'a été totalement détruite que dans 14 % des cas (BOUHATOUS, 1987 b).

Si le bassin méditerranéen (fig. 01) représente le berceau commun à l'*Orobanche* (et de *O. crenata* Forsk en particulier) et aux légumineuses alimentaires : fève, lentille (fig. 02), petit pois et pois chiche, à l'échelle du Maroc (fig. 03), il se situe dans la région du Saïs (Meknès, Fes, Taza). Dans cette région, l'une des plus importantes et plus riches sur le plan agricole (principal grenier de légumineuses alimentaires), une présence sporadique de l'*Orobanche* a été signalée pour la première fois dans la banlieue de Fes (BLETON, 1943).

Une *Orobanche* du nom *O. chrysanthi* Maire, avait été signalée une quinzaine d'années auparavant sur *Cirsium flavispina* Boiss. au bord des ruisseaux subalpins de la chaîne de Bou Iblan, près des prairies dites "Meskeddals" (mises en défense) à 2000-2200 m (EMBERGER et MAIRE, 1927), soit à quelques centaines de kilomètres au Sud de la dite banlieue de Fes. Ces auteurs précisent qu'il s'agit d'une plante nouvelle du Moyen-Atlas, l'hôte lui-même étant un hôte nouveau.

Mais était-ce la même espèce que celle signalée par BLETON en 1943 ?

Les constatations ci-dessus, à la fois impressionnantes et dramatiques, se sont donc succédées en peu de temps. Impressionnants sont la facilité d'adaptation, la capacité d'extension en milieu perturbé, le pouvoir parasitaire de cette plante à fleurs, à la fois supérieure et primitive (supérieure par son système de reproduction et primitive par son système d'exploitation du milieu), ajustant avec succès son programme de développement avec celui d'une plante supérieure *sensu stricto* (STEWART et PRESS, 1990).

La présence de cet holoparasite compromet dramatiquement voire interdit la pratique de la culture séculaire des légumineuses alimentaires, abandonnées par 20 % des agriculteurs enquêtés (BOUHATOUS, 1987b) alors qu'elles représentent une véritable "usine" à protéines et à production biologique d'azote. Cet abandon peut, à moyen ou à long terme, entraîner un déséquilibre, une carence nutritionnelle chez les populations rurales, en particulier.

En effet, ces cultures constituent pour ces populations la principale ressource protéique directe ou indirecte (car c'est aussi une ressource importante pour le bétail). L'abandon de telles cultures dans le système de culture, sous la menace de l'*Orobanche*, se faisant au profit de cultures épuisantes et non fixatrices d'azote (parmi les agriculteurs enquêtés, 47,3 % ont adopté le tournesol, 14,5 % le melon, et seulement 10,9 % le pois chiche (BOUHATOUS, 1987b). Ceci a pour conséquence directe la baisse de fertilité des

sols, la diminution de production du blé (premier aliment de base) dont les cultures légumières constituent le précédent cultural de choix. La majorité des agriculteurs déclare vouloir reprendre les cultures de légumineuses si la menace de l'*Orobanche* était levée, ce qui, en dépit de tous les problèmes qu'elles connaissent, va dans le sens d'une culture de civilisation typiquement méditerranéenne comme l'évoque MOREL-FOURRIER (1986) en ce qui concerne la fève et confirme le regain d'intérêt que connaissent ces cultures ces dernières années (Premier et Deuxième Colloques Internationaux sur fève, lentille, petit pois et pois chiche).

C'est dans ce contexte particulier de sévérité du parasitisme que des recherches couvrant un nombre important et diversifié des moyens de lutte sont entreprises, en vue de contrôler et d'atténuer l'ampleur des dégâts.

On rappelle ici les principales méthodes de lutte :

- contrôle biologique :
 - * par les oies (KIRTCHEV, 1966) ;
 - * les insectes (SANKARAN et RAO, 1966 ; TCHALAKOV et *al.*, 1970 ; GREATHEAD et MILNER, 1971 ; CHAL"KOV, 1973 ; KOVALEV, 1977 ; HORVATH, 1987) ;
 - * les champignons (RAILLO, 1950 ; AMPOVA et *al.*, 1967 ; CEZARD, 1973 ; BEWICK et *al.*, 1987) ;
 - * la résistance variétale (KASASIAN, 1971 ; CUBERO, 1973, 1983 ; GIL et *al.*, 1980 ; VRANCEANU et *al.*, 1981 ; GONZALES-TORRES et *al.*, 1982 ; RADWAN et *al.*, 1988 a, 1988 b ; HERNANDEZ et *al.*, 1984 ; KUKULA et MASRI, 1985 ; AALDERS et PIETERS, 1986, 1987 ; SAUERBORN et SAXENA, 1987 ; KHALAF et EL-BASTAWESY, 1989) ;
- contrôle physique :
 - * l'emploi des antitranspirants (ALEXIEV, 1956 a, 1956 b ; FERRON et COSTES, 1977 ; PRESS et *al.*, 1989) ;
 - * la solarisation (JACOBSON et *al.*, 1980 ; SAUERBORN et SAXENA, 1987) ;
- le contrôle chimique a également été utilisé à l'aide de glyphosate notamment (SCHLUTER et ABER, 1980 ; FER et CAPDEPON, 1984 ; JACOBSON et LEVY, 1986 ; PETZOLDT et SNEYD, 1986 ; ARJONA-BERRAL et *al.*, 1987).
- techniques culturales telles :
 - * l'arrachage (KING, 1966 ; OGBORN, 1972, 1984) ;
 - * les rotations culturales et les cultures pièges (SHAW et *al.*, 1962 ; ALEXIEV, 1966) ;
 - * la fertilisation minérale (LAST, 1960 ; SHAW et *al.*, 1962 ; MATHUR et MATHUR, 1967 ; LUVENOV, 1973 ; PIETERSE, 1979) ;
 - * le travail du sol (TER BORG, 1986 a) ;

* le défoncement (LITCHEV et al., 1965 ; ALEXIEV, 1967) ;

* ou encore, la combinaison de deux ou plusieurs de ces techniques (ALEXIEV 1956 a ; SHAW et al., 1962).

Aucune de ces méthodes ne peut assurer à elle seule un contrôle efficace et total, en toutes circonstances, du parasite. L'interaction entre ce dernier et son environnement d'une part, et l'hôte, d'autre part, est très forte (ABDALLA, 1989).

Par ailleurs, lorsqu'une technique est performante, son coût financier élevé la met souvent économiquement ou pratiquement hors de portée de l'agriculteur, y compris par exemple aux U.S.A (GIRLING et al., 1979) où le parasitisme par *Striga* sévit sur maïs de façon aussi inquiétante que celui d'*Orobanche* sur légumineuses ou sur tournesol.

C'est pourquoi plusieurs auteurs (ALEXIEV, 1956 a, 1961 ; GIRLING et al., 1979 ; KUKULA et MASRI, 1984 ; SAUERBORN et SAXENA, 1987) préconisent des méthodes culturales de lutte dites intégrées, faisant intervenir la combinaison de plusieurs techniques à un même stade ou à des stades différents de l'association hôte-parasite.

La réalisation de ces stades est étroitement dépendante des techniques culturales employées.

La date de semis de l'hôte permet de positionner les différentes phases de son cycle sous des régimes thermo-photopériodiques et hydriques différents, et de modifier ainsi les rapports entre le parasite et son hôte, leurs phénologie et dynamique de croissance respectives. La date de fixation d'*O. crenata* Forsk sur la racine de la fève (*Vicia faba* L., cv. Alameda) implantée entre mi-décembre et mi-janvier coïncide avec l'initiation florale de l'hôte, alors que la fixation a eu lieu au cours de la phase végétative, quelques semaines avant la floraison, pour les semis de mi-novembre et mi-octobre (MESA-GARCIA et GARCIA-TORRES, 1986).

Dans des conditions similaires et des gammes de semis voisines, le premier "accrochage" d'*O. crenata* Forsk a été observé entre 9 et 14 semaines pour les semis précoces (mi-octobre et mi-novembre) et plus précocement en semis plus tardifs chez un groupe d'hôtes de quatre espèces cultivées dont la fève (*Vicia faba* L., cv. Alameda) (ARJONA-BERRAL et al., 1987). Ces auteurs précisent que la fixation d'*Orobanche* s'est déroulée, pendant la phase végétative chez la lentille (*Lens culinaris* L., cv. Castellana) et la vesce (*Vicia sativa* L. cv. Commun), en début de floraison chez le pois (*Pisum sativum* L., cv. Orix) et à différentes phases chez la fève (*Vicia faba* L. cv. Alameda), mais que la date de fixation est encore plus variable entre années qu'entre espèces-hôtes.

Dans les conditions climatiques syriennes, le début de fixation d'*O. crenata* Forsk) sur la racine-hôte (fève et lentille) a été observé fin novembre pour des semis de mi-octobre (SAUERBORN et SAXENA, 1988). Chez la lentille, le même travail montre une faible variation de l'hôte, entre les semis (24-32 jours), à l'exception du plus tardif (57 jours). Il existe une forte variation entre les semis précoces, chez la fève.

Quant à l'émergence de l'*Orobanche*, elle est simultanée pour tous les semis chez la lentille, et relativement précoce en semis tardifs chez la fève, avec des phases accrochage-émergence de l'*Orobanche* nettement plus réduites en semis tardifs pour les deux hôtes.

Comparant l'effet de six dates de semis (octobre-décembre) sur deux cultivars de *Vicia faba* L., RAAIMAKERS et al. (1988) ont observé que l'émergence d'*O. crenata* Forsk a été plus précoce chez le cultivar Giza 2, à floraison légèrement précoce, que chez le cultivar Giza 402. D'après ces mêmes auteurs, le nombre d'*Orobanches* fixées sur la racine-hôte est d'autant plus faible que le semis est tardif, à l'exception de la dernière date. GARCIA-TORRES et al. (1987), ARJONA-BERRAL et al. (1987), SAUERBORN et SAXENA (1988), signalent des résultats similaires. Ces derniers précisent que le nombre d'*Orobanches* varie selon l'hôte = pois > fève > lentille > vesce, avec, respectivement, = 21 > 14 > 10 > 8, comme moyenne sur deux années. Ils observent que le rapport matière sèche *Orobanche*/matière sèche hôte suit le même classement pois > fève > lentille > vesce, alors que la biomasse de l'hôte diminue plus fortement en semis précoce chez la fève, la lentille et la vesce.

Chez la fève et la lentille en semis tardifs, la biomasse d'*Orobanche* diminue fortement (90-95 %) alors que les rendements augmentent (SAUERBORN et SAXENA, 1988). Exprimé en valeur relative (pourcentage du rendement des parcelles saines), le rendement est d'autant plus élevé que la date de semis est tardive (GARCIA-TORRES et al., 1987).

A la lumière de ces travaux, on peut remarquer la grande fluctuation des résultats entre zones géographiques, paramètres analysés et hôtes étudiés. Une variation génétique du parasite n'est pas à exclure. D'une région à l'autre, les populations, même désignées sous la même appellation d'*O. crenata* Forsk peuvent être différentes (ABDALLA, 1982 ; VERKLEIJ et al., 1986 ; VRANCEANU et al., 1986 ; RADWAN et al., 1988 a, 1988 b).

Le présent travail se propose, en fonction de l'hôte et de sa date d'implantation, de préciser les relations hôte-parasite dans les conditions marocaines :

- 1/ En étudiant la démographie, la morphogénèse et la dynamique de croissance du système symbiote-hôte-parasite ;
- 2/ En analysant les effets du parasitisme et leur intensité chez l'hôte et le symbiote ;
- 3/ En analysant la production finale en graines et son élaboration chez l'hôte et le parasite, ainsi que la capacité d'infestation de ce dernier ;
- 4/ En déterminant la co-adaptation des stades phénologiques chez l'hôte et le parasite au cours de leurs cycles respectifs. Ceci permettra d'établir chez l'hôte des stades ou paramètres de croissance comme indices indirects des stades du parasite, notamment

pendant la phase souterraine de ce dernier. Ces stades sont critiques pour le choix d'une méthode de contrôle simple et efficace du parasite ;

5/ En tentant enfin d'établir une ébauche de modélisation des phénomènes de parasitisme de l'*Orobanche* et de réponse de l'hôte.

II - MATERIEL ET METHODE

1 - Conditions expérimentales

Les expériences ont été conduites sur le domaine expérimental de l'Ecole Nationale d'Agriculture de Meknès (Maroc) pendant les campagnes 1985-86 et 1986-87. Le sol est argilo-calcaire à texture légère, d'une profondeur de 70-80 cm, reposant sur une dalle calcaire. Le précédent cultural était une jachère la première année, une légumineuse la deuxième année. La fumure minérale fut exclusivement phospho-potassique. 80 kg/ha de P_2O_5 et K_2O ont été apportés, avec semis, en fumure de fond.

Au cours des expérimentations, les parcelles ont été maintenues indemnes de mauvaises herbes par des désherbages manuels répétés. Les traitements phytosanitaires ont été appliqués régulièrement (tous les 8-10 jours) pour le contrôle de l'antracnose notamment, pour les semis précoces de pois-chiche, et des pucerons chez la fève.

2 - Traitement

La première année (1985-86) les dates de semis ont été : 20 novembre (précoce) ; 20 décembre (intermédiaire) et 20 janvier (tardive). La seconde année (1986-87) les mêmes dates ont été reconduites avec un semis supplémentaire le 20 février. Dans les chapitres "Résultats" de notre étude, ces différents semis seront respectivement notés S1, S2, S3 et S4.

Pour les deux campagnes, quatre cultures-hôtes ont été utilisées : la fève (*Vicia faba major*, cv. Aquadulce), le petit pois (*Pisum sativum* L., cv. Petite Provençale), la lentille (*Lens culinaris* L. cv. L 52) et le pois chiche (*Cicer arietinum* L. cv. Pch 37). De même que pour les semis, ces différentes espèces-hôtes seront, sauf cas explicite, respectivement identifiées F, PP, L, PC dans l'exposé des résultats.

Les semences des deux premières cultures ont été fournies par VITA, celles des deux dernières par l'INRA-MAROC.

Deux niveaux de parasitisme ont été testés :

- zéro gramme et 1,88 gr/m² de semence de parasite (soit 0 et environ 400 000 graines/m²) respectivement pour le témoin et le traité la première année ;
- faible et fort pendant la deuxième année.

Le niveau faible est issu du niveau zéro (témoin), et le niveau fort est obtenu du traité après leur contamination au cours de la première année et en dépit des mesures prises pour éviter celle-ci.

En effet, la première année la parcelle d'essai était indemne de semences d'*Orobanche*, et le traité a été obtenu par infestation artificielle.

La semence du parasite était issue d'un lot de cinq kilos de semence d'*O. crenata* Forsk récoltée sur la fève (*Vicia faba major*, cv. Aquadulce) sur une parcelle de plusieurs hectares dans la région de Meknès, pendant la campagne 1984-85. Les tiges d'*Orobanche* séchées au soleil ont été secouées ; les graines ont été tamisées (à 2 mm) et stockées dans des sachets en plastique en condition d'obscurité à la température ambiante du laboratoire.

Les quantités de semence de parasite à semer dans chaque ligne ont été pesées. Au cours de la première année, de petites quantités de semence (très légère) ont été préalablement mélangées avec du sable fin et sec pour obtenir une bonne répartition et éviter les pertes dues au vent au moment de l'épandage.

Le mélange semence-sable a été épandu sur une profondeur de 15-20 m et sur les côtés d'un sillon profond de 20 à 30 cm et large de 10 à 15 cm, les cinq premiers centimètres d'horizon de surface n'étant pas ensemencés. La partie ensemencée du sillon a été recouverte d'une couche de terre, variable selon la grosseur de la graine-hôte qu'il recevra. Le sillon a reçu alors les graines-hôtes, aussitôt couvertes d'une couche de terre légèrement tassée.

Pour éviter l'assèchement - ces cultures étant conduites normalement en conditions sèches - l'ouverture du sillon a été effectuée au fur et à mesure de l'épandage de la semence de l'hôte et du parasite. Les semis de graines-hôtes ont été réalisés à la main dans le sillon le long d'une ficelle graduée selon la distance entre deux graines voisines, sur la ligne, correspondant ainsi à des densités linéaires de 14, 22, 24 et 100 graines respectivement pour la fève, le pois-chiche, le petit pois et la lentille.

3 - Dispositif

Les traitements ont été combinés factoriellement dans un dispositif expérimental de type *split-plot*. Le niveau d'infestation par le parasite constituait la parcelle principale, à l'intérieur de laquelle ces combinaisons hôte x date de semis (en sous-parcelles ou sous-traitements) étaient affectées au hasard.

Chaque unité expérimentale comportant six lignes longues de cinq mètres et espacées de 0,50 m a été répétée quatre fois, soit 96 et 128 traitements respectivement en 1985-86 et 1986-87. Les deux lignes extérieures, identiques aux quatre autres, jouaient le rôle d'un écran de protection contre d'éventuels effets de bordure.

4 - Mesures

Au cours de la végétation, un suivi régulier (toutes les deux semaines) a été effectué sur le nombre et les biomasses (sèche et fraîche) du parasite, des nodules et des différentes parties (feuilles, tiges, boutons floraux, fleurs, gousses et graines) de la plante-hôte. Chez cette dernière, le suivi a également porté sur le diamètre au collet, la hauteur et la phénologie de la tige principale.

A la récolte, la production finale en matière sèche et en grain, ainsi que leurs composantes respectives, ont été déterminées chez les deux partenaires : plante-hôte et plante-parasite. Une placette, délimitée dès la levée de la culture hôte, a été récoltée dans chaque parcelle élémentaire. Elle était constituée de deux lignes centrales dont le matériel était arraché sur les deux mètres médians (4 m^2), soit 40 % de la parcelle dite utile, sans les bordures. Chaque extrémité de chaque ligne (2,5 m) et les deux lignes extérieures de chaque côté de la placette ont été considérées comme bordure.

Au cours de la végétation, l'échantillon était constitué de quatre plantes par parcelle, prélevées sur les deux placettes de deux pieds situées sur les deux lignes intermédiaires, et choisies au hasard. Les plantes-hôtes de chaque placette ont été déterrées sur une profondeur d'environ trente centimètres, lavées sous un jet d'eau et soigneusement essuyées. La longueur des racines, totale, et colonisée par les nodules et l'*Orobanche*, a été mesurée. Nodules et *Orobanches* ont été ensuite détachés, pesés aussitôt pour déterminer leur poids frais, puis comptés. L'erreur d'échantillonnage pouvait être appréciée en comparant la longueur totale de la racine (LRT) à celle de sa partie colonisée par nodules et *Orobanches* (LRC).

Sur la partie aérienne, on a noté le stade phénologique et séparé les différentes parties de la plante en vue de déterminer les poids frais. Le poids sec a été estimé après passage à l'étuve à 70°C pendant 48 heures, dans la totalité des cas.

La phénologie a été contrôlée *in situ* sur deux placettes comportant cinq pieds chacune, soit au total, 40 tiges principales par traitement. Ces placettes ont été situées sur les deux lignes médianes de chaque parcelle élémentaire. Les tiges principales y ont été baguées dès la fin de la levée de la culture-hôte ; sur ces mêmes tiges on a déterminé également la dynamique de formation et de chute des organes (feuilles, fleurs, gousses). Les résultats ont été traités à l'aide de l'analyse de variance à deux, trois et quatre facteurs, et la comparaison des moyennes est faite selon DUNETT, la première année, et selon NEWMAN-KEULS, la seconde année. Ces analyses ont été effectuées sur les données brutes, sans subir aucune transformation préalable.

5 - Conditions climatiques et sanitaires

Les relevés de la pluviosité et les températures (mini, maxi et moyennes) ont été effectués à la station météorologique de l'ENA située à une dizaine de mètres de la parcelle expérimentale. Les précipitations journalières et les températures (mini, maxi et moyennes) décadaires sont portées sur la figure 1.

La campagne 1985-86 présentait une hauteur des précipitations plus élevée que la normale avec une bonne répartition tout au long de l'expérimentation, de fin octobre 1985 à fin avril 1986. Les dernières décades de décembre 1985 et de janvier 1986, ainsi que la première décade d'avril ont enregistré des quantités importantes de pluie respectivement de 65, 95 et 69 mm.

Les températures *minima* étaient $> 5^{\circ} \text{C}$ et les *maxima* ont augmenté en moyenne du début à la fin du cycle de 15 à 30°C .

Ceci a créé des conditions très favorables au développement des maladies et insectes, tels l'anthracnose chez le pois-chiche, le botrytis et les pucerons chez la fève, le mildiou et l'oïdium chez fève, lentille et pois. Mais, l'application régulière de traitements phytosanitaires a permis un contrôle efficace.

Une forte verse a été observée, notamment chez la lentille, le pois et le pois-chiche. Elle était consécutive au développement végétatif luxuriant de ces dernières cultures et à une forte pluviosité. Il en est de même pour l'abscission des organes floraux consécutives aux températures élevées. Ces phénomènes étaient plus intenses en semis précoces, et quasiment absents, en ce qui concerne la verse, pour la campagne 1986-87.

Au cours de l'année 1986-87, on a enregistré une hauteur pluviométrique (431,5 mm) voisine de la normale (calculée de 1952 à 1984), mais répartie de façon très irrégulière (figure 1b). L'essentiel est tombé pendant les mois de janvier et de février. L'automne a été très faiblement arrosé et le printemps quasiment sec (moins de 40 mm, soit 10 % du total) alors que l'assèchement du profil s'accélérait et les disponibilités hydriques devenaient de plus en plus limitées.

Les températures, voisines de celles de l'année normale, ont très peu varié entre les deux campagnes (BOUHATOUS et *al.*, 1989). Elles étaient cependant très élevées (30 à 40°C) à la fin des expériences.

Les différences climatiques entre les deux expériences portent donc essentiellement sur la pluviosité, plus particulièrement sur la répartition au cours de l'année. Pour un semis donné, l'effet de l'année exprimerait plutôt les disponibilités hydriques.

III - RESULTATS

A - DYNAMIQUE DE CROISSANCE DU SYSTEME DES COMPOSANTS PARASITE-RHIZOBIUM-HOTE

Les relations sociales entre végétaux supérieurs sont définies dans leur nature - neutralisme, coopération, compétition et parasitisme, etc...- à partir de leurs manifestations (JACQUARD, 1968 a).

- 1/ déviations plastiques entraînées par des manifestations de croissance ;
- 2/ évolution du peuplement à la suite d'une lutte d'extermination.

Ces manifestations, qu'elles soient d'ordre plastique ou démographique, peuvent jouer de façon instantanée et/ou à des stades successifs au cours des cycles des partenaires en présence. Pour étudier de telles manifestations, une approche dynamique est donc nécessaire (JACQUARD, 1968 a).

I - PARASITE

Pour caractériser le parasitisme, nous avons déterminé les paramètres suivants :

- Le nombre de plantes-hôtes (% du total observé) ayant au moins une *Orobanche* fixée sur leurs racines (taux d'infection) ;
- le nombre d'*Orobanches* fixées sur les racines des plantes infectées (degré d'infection), nombre ramené au nombre total de plantes observées (degré moyen d'infection) ; - la date de fixation de l'*Orobanche* sur les racines-hôtes (date d'accrochage) ;
- les biomasses, fraîche et sèche, d'une plante d'*Orobanche* ou biomasse raménée à une plante-hôte.

1 - Taux et degré d'infection ; date d'infection

1.1 -Taux d'infection

Les résultats relatifs à ce dernier sont présentés sur la figure 2. Ils montrent une variation forte du taux d'infection entre semis, et plus faible selon la nature de l'hôte. Chez F et PP, une plante sur deux contre seulement trois plantes sur dix chez L sont parasitées en S3. En S1 et S2, toutes les plantes sont parasitées chez les trois hôtes. Le nombre de plantes parasitées augmente depuis l'infection de la première plante pour atteindre les niveaux *maxima* simultanément pour les trois dates de semis, pour chacun des hôtes. Ils sont atteints à la fin des observations (15 mai) chez L, six et huit semaines plus tôt respectivement chez

F et PP. Identique au cours des observations pour S1 et S2, le nombre de plantes parasitées est par contre plus faible en S3, pendant la durée des observations.

Ces différences entre hôtes et entre semis ne semblent pas imputables aux seules différences phénologiques entre plantes-hôtes (voir ci-dessus) mais plutôt au niveau et à l'hétérogénéité d'infestation du sol.

En 1986-87, où les niveaux d'infestation ont été plus élevés, la presque totalité des plantes observées est parasitée dès les premières dates d'observations.

Par ailleurs, on observe chez L une proportion importante de plantes parasitées au stade végétatif, aussi bien pour S1 et S3. Chez F et PP, cette proportion est plus réduite, surtout en S1.

1.2 -Degré d'infection

Le nombre d'*Orobanches* fixées sur les racines-hôtes des plantes parasitées est représenté en fonction du temps sur les figures 3a et 3b. Comme celui des plantes parasitées, ce nombre varie selon la nature de l'hôte et sa date de semis au cours du temps. Le nombre d'*Orobanches* fixées est maximal à la même date (9 avril) chez F et PP, et simultanément pour deux des trois semis. Pour S2, il a été observé deux semaines plus tard (29 avril). Chez PP, ce maximum est plus élevé en S2, plus faible en S3 et moyen en S1 avec, respectivement, 15, 4 et 9 *Orobanches* par plante parasitée.

Par contre, chez F, on observe un degré d'infection plus élevé en S3, plus faible en S2 et moyen en S1 avec des niveaux respectifs de 19, 9 et 15 *Orobanches* par plante parasitée. Ces valeurs maximales sont enregistrées (taux d'infestation maximum), simultanément chez PP et deux semaines plus tard chez F.

Quant à L, le degré d'infection continue à augmenter pour les trois semis. Entre ces derniers, les tendances de variation ne sont pas nettes. On peut cependant noter que l'augmentation n'est sensible qu'à partir du 22 mars pour les trois hôtes et les trois dates de semis testés.

En 1986-87 (figure 3b), la majorité des plantes observées est parasitée dès les premières observations de la date du premier accrochage d'*Orobanche* sur les racines-hôtes.

Le nombre d'*Orobanches* par plante-hôte a été observé, dans le temps comme en 1985-86. Le tableau T1 donne les résultats de l'analyse de variance. L'influence de l'hôte domine (HS) tout au long de l'expérimentation et varie en intensité d'une observation à l'autre. Au début des observations (7 mars), les différences dues à la date de semis sont plus importantes (S) entre les semis S1, S2 et S3 et plus tard (13 avril) entre les semis S3 et S4 (S). Les interactions *Orobanche* x hôte et *Orobanche* x hôte x semis et l'effet du bloc sont absents (S) tout au long du contrôle.

L'effet du niveau d'infestation ne s'est jamais exprimé (S) sur le nombre d'*Orobanches* par plante infestée, sauf vers la fin du contrôle (27 avril).

Toutefois, les graphiques de la figure 3b montrent, à toutes les dates d'observation, que le nombre d'*Orobanches* par plante a une nette tendance à être plus élevé en conditions de plus fort niveau d'infestation. Les différences dues à ce degré d'infestation sont plus grandes chez PP et PC que chez L et F. L'absence de signification, au sens statistique (S), de telles différences d'infection, semble due à la fluctuation trop forte des résultats d'une observation à l'autre. En effet, chez F et L, on observe vers la fin du contrôle et pour tous les traitements, une diminution du nombre d'*Orobanches* par plante, alors que celui-ci ne peut, tout au plus, que rester constant comme cela a été observé à la récolte notamment chez F.

Par rapport à 1985-86, les degrés d'infection atteints en 1986-87 sont considérablement plus élevés, alors que les conditions hydriques sont plus défavorables, et le taux d'infection des plantes-hôtes est voisin de 100 %. On observe, en moyenne, 100 *Orobanches* par plante parasitée contre 15 ; 40 contre 18 ; 20 contre 10 et 1,5 contre 0,1, respectivement chez PP, F, L et PC.

La contamination involontaire issue de l'année 1985-86, semble à l'origine de ces écarts entre années.

En effet, on constate que le degré d'infection enregistré au plus faible niveau d'infestation (témoin + contamination de l'année 1985-86) est supérieur à celui noté chez le traité (1,88 gr/m²) en 1985-86. Les niveaux correspondants sont : 30 *Orobanches* par plante parasitée contre 15 ; 25 contre 18 ; 1,5 contre 0 chez PP, F et PC.

1.3 -Date du premier accrochage d'*Orobanche* et stade phénologique de l'hôte (fig. 4a, b, c)

Chez la lentille, la première *Orobanche* fixée sur la racine-hôte a été notée alors que l'hôte était en pleine phase végétative, bien avant l'apparition du premier bouton floral. En S1 et S2, la totalité des plantes observées est parasitées, alors que seulement 50 % d'entre elles sont au stade bouton floral. En S3, 25 % des plantes observées sont parasitées alors que 50 % se trouvent au stade bouton floral, 40 % lorsque 100 % des plantes se trouvent au stade première fleur, et 50 % alors que 100 % des plantes observées sont au stade première gousse. Pour ce semis tardif, on observe des résultats similaires chez F, L et PP. 50 % des plantes observées sont parasitées quand 50 % seulement se trouvent au stade première fleur, mais aucune plante supplémentaire n'est infectée, même lorsque 100 % des plantes sont au stade première gousse.

On note également que la moitié seulement des plantes est au stade bouton floral, chez PP et moins de 10 % chez F. En S1 et S2, 10 à 15 % des plantes parasitées le sont avant le stade première fleur chez PP et F. Des variations du même ordre sont observées pour l'année 1986-87. Dans le cas de PC, un très faible nombre de plantes observées est

infecté alors que non seulement toutes se trouvent au stade première fleur, mais 50 % ont déjà atteint le stade première gousse.

2 - Biomasses

Les biomasses, sèche et fraîche, d'*Orobanche* ont été déterminées au cours du temps pour les années 1985-86 et 1986-87. Les résultats de l'analyse de variance sont mentionnés dans les tableaux 1 et 2.

Au cours de l'année 1986-87, la biomasse (matière sèche et fraîche) est sous la totale dépendance de la nature de l'hôte lui-même, de la date du semis et de leur interaction. En effet, les différences de production enregistrées dues à ces facteurs sont statistiquement significatives (S à THS) tout au long du contrôle. L'influence de l'hôte et son interaction avec le semis s'exercent plus tard que l'influence du semis. L'interaction avec le niveau d'infestation par l'*Orobanche* est non significative ($P > 5\%$) tout au long des observations.

Les différences induites, sur les poids frais et sec, par le niveau d'infestation (HS) et son interaction avec le semis (HS et S) ne sont importantes qu'à une seule date du contrôle (4 avril).

Les courbes de la figure 6 représentent l'évolution de la biomasse en matière sèche. La production d'*Orobanche* est d'autant plus élevée que le semis est plus précoce. Le niveau atteint dépend de l'hôte. Pour un même hôte, les semis se classent du plus précoce au plus tardif mais les écarts entre semis varient d'un hôte à l'autre. Au niveau d'infestation le plus élevé, la production en matière sèche d'*Orobanche* est légèrement supérieure. Cette production est plus élevée chez F que chez L, PP, PC. La fève et le pois chiche fixent moins d'*Orobanches* mais les individus en sont très gros. L fixe un nombre moyen d'*Orobanches*, aussi grosses que PP qui, lui, en fixe beaucoup.

En ce qui concerne l'année 1985-86 (figure 5), les différences de biomasse sèche d'*Orobanche* en fonction de la nature de l'hôte restent inchangées, pour F, PP et L, mais on note une inversion entre les semis : la biomasse sèche d'*Orobanche* est plus élevée en S1 chez F et PC, mais chez PP et L, elle est plus élevée en S3. Les écarts entre semis S2 et S3 sont très faibles chez F tout au long du contrôle. Pour PP et L, ces écarts ne sont faibles qu'au début du contrôle et à la fin pour PC.

On note ici un effet très important de l'année, probablement conjugué à celui du niveau d'infestation par le parasite.

3 - Hauteurs des tiges

Chez les deux partenaires hôte et parasite, les modifications plastiques enregistrées au niveau de la tige peuvent constituer un indice intéressant pour caractériser la nature et l'intensité des relations qui les lient pendant leur vie associative.

Pour ce faire, nous avons procédé, sur la tige principale de l'hôte, au cours de la croissance, à la mesure de la hauteur en 1985-86 et 1986-87, et à la mesure de la grosseur à la base en 1985-86. Chez l'*Orobanche*, la hauteur de la tige est mesurée à la fin des expériences pour les deux années. Chez les deux partenaires, nous avons distingué la hauteur végétative (sol-première fleur) ne portant aucun organe reproducteur (HV), et la hauteur reproductive (HR) (premier noeud reproducteur-apex) et la hauteur totale (HT = HV + HR).

En 1985-86 (tableau 3a), les hauteurs totale, végétative et reproductive en centimètre ou en pourcentage de la hauteur totale, chez l'*Orobanche*, sont influencées par l'hôte (S à THS). L'effet dû à la date de semis ne s'est pas manifesté sur la hauteur reproductive, mais sur les hauteurs totale (S) et végétative (HS). Sur les trois hauteurs, l'effet dû à l'interaction hôte x dates de semis n'est pas significatif.

Sur la fève (tableau 3b), l'*Orobanche* développe des tiges plus hautes que sur la lentille et le pois avec respectivement $44,8 \text{ cm} > 34,7 = 34,1 \text{ cm}$. Le même classement est observé, entre hôtes, pour la hauteur végétative (en centimètre), mais inversé lorsque cette dernière est exprimée en pourcentage de la hauteur totale : sur la fève et le pois, la hauteur végétative relative est plus importante que sur la lentille avec respectivement $65,8 \% = 58,8 \% > 50,7 \%$. Par contre, la hauteur reproductive relative correspondante est significativement plus importante sur la lentille que sur les deux autres espèces.

La tardivité de la date de semis de l'hôte entraîne une diminution des hauteurs totale et végétative, seulement lorsqu'elles sont exprimées en centimètre.

En 1986-87 (tableau 3a), on note également, sur les hauteurs totale et reproductive mesurées en centimètre chez l'*Orobanche*, des effets marqués de l'hôte (THS), de la date du semis (THS), mais aussi de leur interaction (THS). Sur les hauteurs, l'effet dû au niveau d'infestation par l'*Orobanche* ne s'est pas manifesté, mais on note un effet dû à l'interaction date de semis x niveau d'infestation, et un effet dû à l'interaction hôte x date de semis x niveau d'infestation, respectivement sur la hauteur totale (S) et sur la hauteur reproductive (S). Lorsque cette dernière est exprimée en pourcentage de la hauteur totale, seul l'effet de la date de semis a été observé (THS). La hauteur reproductive est d'autant plus réduite que la date de semis est tardive : on enregistre le classement suivant entre semis : $S1 = S2 > = S3 > = S4$.

Par rapport à l'année 1985-86 (tableau 3b) les valeurs enregistrées en 1986-87 (tableau 3b) sont plus faibles, mais on remarque une reproductibilité des résultats concernant notamment les effets de l'hôte et de sa date de semis.

4 - Conclusion

Les taux et degrés d'infection très élevés en 1986-87 par rapport à 1985-86, mettent en évidence chez l'*Orobanche* une capacité d'infestation considérable.

Des résultats similaires ont été obtenus après contaminations naturelles chez *O. crenata* Forsk sur fève (MESA-GARCIA et al., 1986) et chez *O. fasciculata* Nutt sur *Artemisia caudata* Michx (REUTER, 1986). En effet, la seule contamination "involontaire" -puisque des précautions pour éviter toute contamination supplémentaire des parcelles ont été prises en 1986-87- suffit à multiplier le degré d'infestation par un coefficient allant de 2 à 10, et à porter le taux d'infection à environ 100 %. Pourtant, la vigueur des hôtes était affectée par des conditions climatiques moins favorables à leur développement potentiel.

Selon l'hôte et son environnement, l'accrochage de l'*Orobanche* sur les racines-hôtes débute plus ou moins tôt et se poursuit plus ou moins tard dans le cycle. Le critère "stade phénologique" de l'hôte en tant que repère devient donc inopérant (sauf lorsqu'il est spécifiquement déterminé pour un hôte donné) mais pourrait aussi varier en fonction du couple espèce hôte-espèce *Orobanche* et de leur environnement.

C'est pourquoi le stade première fleur, considéré chez la fève comme repère (SCHLUTER et ABER, 1980) pour l'application d'un traitement chimique (glyphosate) a entraîné des résultats très peu satisfaisants, voire des échecs, en particulier lorsqu'on se base sur ce même stade pour intervenir sur d'autres cultures, telles petit pois et lentille (BOUHATOUS, 1987 b).

La mise au point de nouveaux critères plus performants, plus précoces, et surtout plus synthétiques (mesures fluorimétriques, marqueurs biochimiques, etc...) paraît donc nécessaire.

D'ores et déjà, l'inventaire de l'état d'infestation des parcelles d'une exploitation permet de préconiser un traitement systématique des cultures-hôtes de l'*Orobanche* dans toute parcelle moyennement ou fortement infestée.

Enfin, quel que soit le traitement adopté, l'efficacité en serait accrue par la combinaison de différentes techniques, entre autre la tardivité du semis. C'est donc plutôt en termes d'"itinéraires techniques" que doit être raisonnée la lutte contre l'*Orobanche*.

II - MICROSymbiote

1 - Introduction

Les légumineuses utilisent, pour leur nutrition azotée, deux sources principales : l'assimilation de l'azote nitrique du sol et la fixation biologique de l'azote atmosphérique. Les plantes nodulantes tirent le meilleur profit de ces deux sources, à différents stades physiologiques lors de leur croissance (HARPER, 1974 ; FRANCO et al., 1979).

Après l'épuisement des réserves de la graine et avant la formation des nodosités où s'effectue la réduction de l'azote atmosphérique par le Rhizobium (YOUNG et JOHNSTON, 1988). L'azote minéral du sol constitue l'unique source d'azote pour les

plantules. Prépondérante en début de cycle, l'assimilation de l'azote diminue, alors que la fixation d'azote biologique s'installe progressivement pour dominer au cours de la phase de croissance active. L'intensité d'une telle fixation dépend étroitement des capacités de croissance de la légumineuse-hôte (WERY, 1987 ; YOUNG et JOHNSTON, 1988), de ses capacités photosynthétiques (MINCHIN *et al.*, 1983b ; MARTINEZ *et al.*, 1987 ; HECKMANN et DREVON, 1988 ; YOUNG et JOHNSTON, 1988).

Ces plantes peuvent couvrir une grande partie de leurs besoins azotés par la seule voie de la fixation d'azote atmosphérique, mais dans des proportions très variables : la fève couvrent environ 80 % de ses besoins en fixant biologiquement l'azote de l'air, soit 300 à 400 kg de N/ha pour des rendements de 55 à 75 quintaux/ha de grain (HUBER, 1988). Après un suivi en 1979-80 et 1980-81 à Meknès des variations de l'azote nitrique en sol nu, BENBELLA (1987) a obtenu 126 kg/ha derrière la fève, 63 kg/ha derrière le blé, et 155 kg/ha derrière la jachère, même travaillée.

En comparant les effets des deux précédents culturaux, fève et maïs ensilage, sur le blé d'automne, HUBER (1988) conclut que le premier permettrait une économie de 10 à 30 kg d'N par ha et ce sous les conditions pluvieuses de la Suisse.

Chez le soja, le taux de couverture peut aller de 60 % à quelques pour cent seulement, selon les conditions du milieu (BOUNIOLS *et al.*, 1985). La contribution de la fixation biologique à la couverture des besoins azotés des cultures de légumineuses est très variable en fonction :

- des conditions de culture (MARTINEZ *et al.*, 1987) ;
- des espèces (WERY, 1987 ; MARTINEZ *et al.*, 1987 ; YOUNG and JOHNSTON, 1988) ;
- du stress hydrique (BOUNIOLS *et al.*, 1985 ; SAU et INES-MINGUEZ, 1990) ;
- de la richesse du sol en azote minéral (ANDREWS *et al.*, 1984, 1985 ; ANDREWS, 1986 ; LIEBHARD et MECHTLER, 1986 ; DREVON *et al.*, 1988 ; HUBER, 1988 ; YOUNG et JOHNSTON, 1988), en phosphore (ISRAEL, 1987), en potassium (GOMES *et al.*, 1983), en phosphore, potassium et calcium (EL-HASSANIN et LYND, 1985) et en azote et potassium (WACQUANT *et al.*, 1989).

Chez la fève, comme d'autres cultures, la fixation d'azote est également affectée par la densité de peuplement, l'ombrage et l'humidité du sol (SPRENT et BRADFORD, 1977).

Ainsi donc, si la fixation de l'azote de l'air est maximale au début du remplissage des grains chez toutes les légumineuses à graine (WERY, 1987) elle est indéniablement à un niveau déjà non négligeable avant floraison, notamment chez :

- le pois chiche et le pois (DESCHAMPS et WERY, 1987) ;
- le haricot (WESTERMANN *et al.*, 1981 ; PLADYS et RIGAUD, 1985, 1988),
- le soja (OBATON *et al.*, 1982 ; DREVON *et al.*, 1986) ;
- la fève dont les besoins sont couverts à 25 % par la fixation biologique dès la floraison (DEKHUIJZEN *et al.*, 1981).

La capacité d'infection et le fonctionnement des nodosités (DREVON, 1984 ; RAWSTHORNE et al., 1985 ; CARDINA et al., 1986 ; MOORMAN, 1986 ; LIEBHARD et MECHTLER, 1986 ; CARDINA et HARTWIG, 1988) et la quantité d'assimilats mis à la disposition de ces nodosités par la plante-hôte (MINCHIN et al., 1983 ; WITTY et al., 1983 ; RYLE et al., 1984 ; CARDINA et al., 1986 ; GORDON et al., 1986 ; MARTINEZ et al., 1987) constituent deux éléments principaux de la variation de la fixation d'azote (WERY, 1983). Ces éléments sont affectés par les nombreux facteurs signalés plus haut (WERY, 1987).

Par ailleurs, ces cultures peuvent être parasitées, notamment par l'*Orobanche*. Celle-ci se fixe dès la phase végétative (voir plus haut) sur les racines-hôtes et croît aux dépens des assimilats fournis par la plante-hôte. L'*Orobanche* constitue dès ses premiers stades un véritable puits de N et K (ABER, 1988) et d'hydrates de carbone (WHITNEY, 1973 ; ABER et al., 1983).

Il s'agit donc de déterminer l'influence directe, ou *via* la plante-hôte, de l'*Orobanche* sur la nodulation, la dynamique de l'infection et de croissance des nodosités, en situation de parasitisme et en relation avec la culture-hôte, ainsi qu'avec la date d'implantation dans les conditions du champ.

2 - Matériel et méthode

Nous avons étudié au champ, le nombre et les biomasses des nodosités, ainsi que leur dynamique en absence ou présence du parasitisme en 1985-86 et en 1986-87, sous deux niveaux de parasitisme par l'*Orobanche* (faible et élevé) chez la fève, la lentille, le petit pois et le pois chiche, semés à différentes dates.

Les conditions expérimentales, la méthodologie, et la technique employées ont été détaillées précédemment. Pour chaque traitement, huit plantes ont été déterrées, lavées délicatement sous un faible jet d'eau, soigneusement essuyées puis placées en sachets de polyéthylène ; on a mesuré les longueurs totales, et celles portant des nodosités et des *Orobanches*. Les nodosités, visiblement distincts des nodules d'*Orobanche* (couleur orange intense), sont détachés, remis en sachets, et pesés immédiatement pour déterminer leur poids frais. Ils sont ensuite comptés, puis passés à l'étuve à 70° C, pendant 48 heures avant d'être de nouveau pesés pour obtenir leur poids sec. Le nombre et les biomasses, la longueur des racines qui les portent et la longueur totale des racines sont déterminés pour chaque plante-hôte.

Au cours de l'année 1985-86, le nombre de nodosités a été compté séparément sur les racines latérales et principales.

3 - Résultats

Pour les deux types de racines, les résultats moyens du nombre de nodosités sur les huit plantes ou rapportés à l'unité de surface ont été traités par une analyse de variance (tableaux 4 et 5) et les courbes de réponses sont représentées sur les figures.

3.1 -Nombre de nodosités

En 1985, nous n'avons pas observé sur le nombre de nodosités par plante, de différences significatives dues au parasitisme et à son interaction avec la date de semis, ni au stade première fleur, ni au stade première gousse.

En revanche, c'est au stade première fleur que l'effet de la date de semis est très marqué chez la fève (HS) et chez L (S). Il est très marqué au stade première gousse chez PP (THS) et chez L (HS). Chez PC, l'effet date de semis est non significatif aux deux stades.

Toutefois, la figure 7 montre, chez chaque hôte et à chaque date de semis, une tendance systématique et nette des plantes parasitées à produire moins de nodosités. Les écarts entre plantes parasitées et non parasitées varient selon l'hôte et sa date de semis. Les écarts maximaux sont observés aux moments des pics. Ceux-ci sont atteints simultanément chez les plantes parasitées et chez les plantes non parasitées, chez tous les hôtes, sauf F, quelle que soit la date de semis. F montre, en S2, un pic plus bas (100 contre 160 nodosités par plante) et plus précoce (22 mars contre 9 avril) chez les plantes parasitées. Le rendement final, comme on le verra plus loin, a subi la plus forte réduction chez les plantes parasitées.

Chez F, on peut également noter que le niveau des pics atteints par les plantes parasitées, sensiblement identique en semis S1 et S2, est légèrement supérieur en S3 (figure 7).

De même, on observe chez les plantes non parasitées, des pics voisins entre S2 et S3, mais plus élevés qu'en S1. Ce dernier montre un niveau plus bas, voisin de celui des plantes parasitées en S3.

La simultanéité des pics chez les semis S2 et S3 indiquerait une réduction, chez ce dernier, de la durée de nodulation maximale et donc de la capacité fixatrice d'azote. Cette observation est valable pour tous les hôtes. Ces tendances restent pratiquement inchangées lorsqu'on analyse les résultats en distinguant les racines principales (figure 8) et les racines latérales (figure 9).

Il convient cependant d'apporter certaines précisions concernant ces tendances. Chez F, les pics sont atteints, pour tous les semis, en même temps sur les racines latérales des plantes non parasitées et parasitées. Ces dernières donnent un nombre de nodosités plus faible en S1 et voisin entre S3 et S2. Les plantes non parasitées montrent une production en

nombre de nodosités sur les racines secondaires plus élevée en S3 qu'en S2 et inversement sur les racines principales. Sur ces dernières, comparativement aux racines secondaires, on note, entre plantes parasitées et non parasitées, des écarts quasi négligeables en S3, faibles en S1 et plus élevés en S2. En outre, ces écarts sont observés plus tôt en S2 qu'en S1.

Chez PP, on note, sur les racines latérales, des écarts plus importants et une allure des courbes similaire à celle du nombre de nodosités par plante. La chute du nombre de nodosités chez les plantes parasitées est plus précoce et plus forte en semis intermédiaire sur les racines principales que sur les racines secondaires. Sur celles-ci, la réduction a été observée plus tôt en S1. Sur les deux types de racines en S3, elle est simultanée et voisine.

Chez L, la participation de la racine principale au nombre total de nodosités est plus faible. L'allure des courbes est pratiquement déterminée par le nombre de nodosités produit sur les racines latérales.

Chez PC, les courbes d'évolution des nodosités sur les deux types de racines sont superposables et identiques à celle du nombre de nodosités par plante. Le nombre de nodosités produits sur les racines secondaires est cependant moins important que sur la racine principale.

En 1986-87 (Tableau 5), le nombre de nodosités par plante-hôte est sous la quasi influence de l'hôte (HS à THS) du semis (HS à THS) et de leur interaction (HS à THS).

Par contre, l'influence du degré de parasitisme ne s'est exprimé (HS) qu'à la fin de la nodulation (27 avril). Il en est de même, pour les effets de l'interaction du degré du parasitisme avec l'hôte (HS), le semis (HS) l'hôte x semis (THS).

C'est à cette seule date (27 avril) au cours du développement de l'*Orobanche* (voir plus haut) que l'on a noté des différences significatives entre les deux niveaux, faible et élevé, d'infestation.

En rapportant le nombre de nodosités au m^2 (figure 10), les différences dues au semis et au parasitisme restent identiques à celles notées sur le nombre de nodosités par plante, mais changent selon l'hôte. Semblable pour la fève et le petit pois, la production de nodosités au m^2 est deux fois plus élevée chez le pois chiche et la lentille. Celle-ci tend même à produire davantage que tous les autres hôtes. Ces différences entre hôtes rapportées à la surface sont seulement dues aux différences de densité de peuplement.

En effet, le nombre de nodosités par m^2 étant obtenu en multipliant le nombre de nodosités par plante par la densité de peuplement au m^2 , la densité reste constante pour les semis et les niveaux d'infestation et varie entre les hôtes (voir Matériel et Méthodes).

3.2 - Biomasse des nodosités

Chez la fève, on note sur la biomasse sèche de nodosités par plante un effet très marqué de la date de semis et du parasitisme (HS) au stade première fleur, et de leur interaction (S) au stade première gousse.

Chez le petit pois, des effets plus importants du semis (THS), du parasitisme (THS) et de leur interaction (THS) se manifestent à la première gousse. Seul l'effet semis (S) est observé au stade première fleur.

Chez le pois chiche, les différences sont dues exclusivement, à la date de semis (THS) aux deux stades phénologiques.

A ces stades, chez la lentille, aucun effet, ni du parasitisme, ni du semis, ni de leur interaction n'est significatif ($P > 0,05$) sur la biomasse sèche des nodosités par plante.

En 1985-86, la biomasse des nodosités par plante-hôte et sa dynamique sont représentées sur la figure 11 en fonction de l'hôte, de sa date de semis, en absence ou en présence du parasitisme par l'*Orobanche*.

Chez F, on note une parfaite superposition des courbes de biomasses des nodosités (figure 11) et du nombre de nodosités (figure 10) par plante-hôte.

Cependant, les différences dues aux dates de semis sont plus importantes sur la biomasse des nodosités par plante. Pour un nombre de nodosités voisin, cette biomasse est, chez les plantes non parasitées, plus élevée en S2 qu'en S3 et identique en S3 et S1. Chez les plantes parasitées, on note une production voisine entre les semis précoce et intermédiaire (pour un nombre de nodosités voisin) plus élevée en S3 (pour un nombre de nodosités par plante plus élevé).

En S1, l'effet du parasitisme s'exprime plus tardivement sur la biomasse des nodosités que sur le nombre de nodosités par plante. En S2 et S3, il s'exerce de façon simultanée sur les deux paramètres.

Chez PP, les biomasses sèches de nodosités produites par plante sont moins variables que le nombre de nodosités, mais la tendance, chez les plantes non parasitées, à produire une biomasse plus élevée, demeure nette pour toutes les dates d'échantillonnage.

Chez ces dernières plantes, à l'inverse du nombre de nodosités par plante, la biomasse maximale, légèrement plus élevée en S2 qu'en S1, est observée en même temps pour ces deux semis, et plus tard en S3. Celui-ci montre un niveau plus faible. On observe ces valeurs maximales de matière sèche des nodosités par plante plus précocement chez les plantes parasitées que chez les plantes non parasitées, avec des niveaux plus faibles.

L'écart dû au parasitisme est plus fort en S2 où la réduction de la biomasse des nodosités est constatée plus tôt qu'en S1.

Chez L, les pics de matière sèche de nodosités produite par plante sont également à un niveau très bas, même pour les plantes non parasitées. Mais, chez ces dernières, la chute est moins forte, notamment en S3. Pour celui-ci, les plantes parasitées montrent une

production nettement plus faible, mais quasi constante depuis la première observation. A cette date, la production chute brutalement chez les semis précoce et intermédiaire. Vers la fin du cycle, la production est la même pour les trois semis. Par rapport au nombre de nodosités par plante, la biomasse correspondante est réduite par le parasitisme, plus tôt (deux semaines) en S1 et S2, et en même temps en S3.

Sur PC, on note un comportement identique concernant le nombre de nodosités et leur biomasse par plante. Cependant, en S2, pour un nombre de nodosités par plante plus faible, on enregistre une biomasse sensiblement plus élevée qu'en S1.

En 1986-87 (Tableau 5), la production en matière sèche des nodosités est affectée par le parasitisme (S et HS), l'interaction, l'hôte (HS et HS) notamment au début (7 mars) et à la fin (27 avril) du contrôle. Les effets de l'hôte, du semis et de leur interaction sont significatifs (HS et THS) à toutes les dates d'échantillonnage.

Quant à la biomasse fraîche des nodosités par plante, on observe à la fin de la nodulation (27 avril) des différences significatives (HS) dues au parasitisme et à ses interactions avec l'hôte (HS) ou le semis (HS), et avec hôte x semis (HS), outre les effets significatifs de l'hôte (THS), du semis (THS) et de l'interaction hôte x semis (THS) au cours de toute la nodulation.

3.3 - Conclusion

Le parasitisme affecte donc différemment le nombre de nodosités par plante et leur biomasse sèche. Son influence varie selon la nature de l'hôte, mais également en fonction de sa date d'implantation.

Les phases ascendantes, les pics et les effets du parasitisme ont eu lieu, au cours de la phase végétative, avant le stade premier bouton floral, chez la lentille. Par contre, chez la fève et le pois chiche, pour tous les semis, ils sont constatés pendant la phase reproductive, au-delà même du stade première gousse. Chez ces plantes, la réalisation des stades phénologiques est nettement affectée par la date de semis.

Rapportée au m^2 (figure 12), la biomasse des nodosités et leur nombre suivent la même tendance que lorsqu'ils sont exprimés par plante sous les effets du parasitisme du semis et leur interaction, mais changent entre les hôtes.

III - HOTE

1 - Introduction

Chez les plantes-hôtes utilisées ici comme cultures-tests, l'abscission de 70 à 90 % des organes formés, en même temps que d'autres se mettent en place, est un phénomène naturel bien connu.

Cette chute concerne à la fois les organes reproducteurs (boutons floraux, fleurs, gousses, graines) et les organes végétatifs (feuilles). Ce phénomène peut être sous la dépendance de facteurs intrinsèques ou extrinsèques à la plante, ou encore de l'effet conjugué des deux.

De nombreux auteurs ont étudié l'influence de ces facteurs sur le phénomène de l'abscission comme cause de l'instabilité et comme facteur limitant des rendements potentiels finaux, chez la fève (JACQUIERY, 1977 ; JACQUIERY *et al.*, 1977 ; SJODIN, 1978a ; JACQUIERY et KELLER, 1978 a, 1978 b, 1980 ; CHAPMAN *et al.*, 1978, 1979 ; CHAPMAN et PEAT, 1978 ; DEKHUIJZEN *et al.*, 1981 ; PAPY et BOUHATOUS, 1980 ; DUC et PICARD, 1981 ; BELLUCI *et al.*, 1982 ; KELLERHALS et KELLER, 1984 ; OGBORN, 1984 ; KELLERHALS *et al.*, 1986 ; STEUCKARDT et DIETRICH, 1986 ; BOUHATOUS, 1987 a) et le pois (HUSAIN, 1976 ; DOSTAL, 1967).

Tous ces travaux ont été réalisés en l'absence du parasitisme, par l'*Orobanche* notamment. Le seul travail, à notre connaissance, réalisé en conditions de parasitisme est celui de WOLSWINKEL (1974 a, 1987) qui a étudié l'inhibition totale de la formation et de la croissance des gousses chez la fève (*Vicia faba* L.) parasitée par la *Cuscuta*.

Nous étudierons ici, sur la base des résultats obtenus aux champs pour 1985-86 et 1986-87, les dynamiques du bilan "formation-chute" et de croissance des organes reproducteurs (boutons floraux, fleurs, gousses et graines) et végétatifs (feuilles), ainsi que leur impact sur les productions finales pour des plantes-hôtes de fève, de lentille, de petit pois et de pois chiche, semées à différentes dates ; les cultures étaient conduites en présence ou absence de l'*Orobanche* (1985-86) ou avec des niveaux différents de parasitisme par l'*Orobanche* (1986-87).

En 1985-86, outre les poids, frais et sec, la teneur en eau a été également déterminée pour les feuilles, les tiges, les racines et les gousses.

2 - Matériel et méthode

En 1985-86 et 1986-87, nous avons effectué un suivi régulier sur les organes végétatifs (tiges, feuilles) et reproducteurs (boutons floraux, fleurs, gousses et graines) au cours de leur formation chez la plante-hôte.

A chaque observation, 8 plantes (2 plantes x 2 placettes x 2 blocs) sont prélevées dans chaque traitement. Chaque plante est séparée en partie racinaire (voir ci-dessus) et en partie aérienne. Chacune des deux parties est aussitôt mise dans un sac de polyéthylène afin de limiter les pertes en eau. Au laboratoire situé à une dizaine de mètres du champ d'essai, nous procédons à la pesée du poids frais de la partie aérienne et des différents organes (fleurs, gousses, feuilles, tiges). Nous comptons le nombre de chaque organe, mesurons la hauteur de la tige principale, puis nous pesons après passage à l'étuve à 70°C pendant 48 heures. Lors des observations phénologiques, les organes (boutons floraux, fleurs, gousses

et feuilles) sont également comptés *in situ* (1985-86) sur des placettes (5 plantes x 2 placettes x 4 blocs) destinées au suivi des stades. Ce suivi a porté sur la tige principale baguée dès la levée de la culture-hôte (voir ci-dessus). La méthode *in situ* peut induire des pertes dues aux manipulations lors des observations, mais a l'avantage de porter sur les mêmes individus. La méthode destructive porte sur des individus différents d'une observation à l'autre, mais permet d'éviter l'effet mécanique perturbateur dû à la manipulation. La comparaison des résultats a montré que les effets négatifs propres à chaque démarche étaient faibles. Les résultats de démographie sont issus de la moyenne de deux types d'échantillonnage (8 plantes par méthodes destructive, 40 plantes par méthode *in situ*). Pour améliorer la précision, nous avons considéré la moyenne des deux méthodes (cf. Matériel et méthodes, partie I).

3 - Résultats

3.1 - Organes végétatifs

3.1.1 - Nombres

3.1.1.1 - Tiges (Tableau 6)

En 1985-86, comme en 1986-87, aucun effet significatif ($P > 0,05$) ni du parasitisme par l'*Orobanche*, ni du niveau d'infestation, ou de leurs interactions avec la date de semis de l'hôte, sur le nombre de tiges par plante-hôte, n'est observé.

En 1985-86, les effets sont non significatifs sur le nombre de tiges par plante.

Par contre, en 1986-87, on note des effets très marqués de l'hôte, (THS), de la date de semis (THS) et de l'interaction hôte x semis (THS) à toutes les dates de l'échantillonnage. Ce paramètre est déterminé très tôt et augmente très faiblement depuis le début du cycle, chez tous les hôtes sauf le petit pois. Ce dernier se comporte comme une plante monotige.

En 1986-87, la figure 13 permet d'observer des tendances différentes, notamment en S1. Chez ce dernier, on note pour tous les hôtes, un nombre de tiges par plante plus important et en augmentation plus forte, pendant la ramification. Les plantes plus fortement parasitées montrent une tendance à produire moins de tiges, sauf la lentille en S1. Entre plantes parasitées et plus fortement parasitées, les écarts sont très faibles, augmentent, puis diminuent au début, pendant et à la fin de la ramification. Ces variations sont quelque peu perturbées, chez PP et F, par la forte fluctuation notée chez ces dernières cultures d'une observation à l'autre.

Comparativement à 1985-86, le nombre de tiges par plante enregistré en 1986-87 paraît plus élevé en dépit de conditions climatiques plus défavorables et d'un degré de

parasitisme plus élevé. Le comptage a en effet porté non seulement sur des tiges primaires, secondaires et tertiaires comme en 1985-86, mais aussi sur des tiges d'ordre supérieur.

Ceci expliquerait en partie l'effet du parasitisme plus net en 1986-87 sur le nombre de tiges totales puisque les tiges sont d'autant plus sensibles à l'*Orobanche* qu'elles sont jeunes.

3.1.1.2 - Feuilles

Pour les deux années 1985-86 et 1986-87, le nombre de feuilles et sa dynamique ont été déterminés sur la tige principale. Le nombre de feuilles développé y est principalement sous l'influence de l'hôte (THS), de la date de semis (THS) et de leur interaction (THS) (voir tableau).

En 1985-86 (figure 14a) comme en 1986-87 (figure 14b), les effets dus à la date de semis sont plus réduits à la fin de la production des feuilles ; ceci peut s'expliquer par un rattrapage chez les semis les plus retardés par rapport aux semis les plus avancés. Selon l'hôte, le rattrapage peut être partiel ou total, plus précoce ou plus tardif. Ces rattrapages au niveau de la tige principale sont masqués au niveau de la plante. En effet, en semis plus tardif, le nombre de tiges développées par la plante est beaucoup plus faible (voir ci-dessus). De ce fait, le nombre de feuilles rapporté à la plante est plus faible lorsque le semis est plus tardif.

En 1985-86, les variations du nombre de feuilles sur la tige principale dues au parasitisme par l'*Orobanche* sont nulles (figure 14a).

En 1986-87, les différences enregistrées ne sont significatives ($P > 0,05$) ni pour les deux niveaux du parasitisme, ni pour l'effet de son interaction avec l'hôte ou le semis (tableau 8). Mais la figure 14b permet de remarquer, notamment en semis plus tardif, et à la fin de la croissance, une tendance nette chez les plantes plus fortement parasitées de F, PP et L à produire moins de feuilles sur la tige principale. Ceci indique que l'effet de l'*Orobanche* s'exprime bien sur le nombre de feuilles de la tige principale, et *a fortiori*, probablement sur des tiges d'ordre supérieur non observées ici.

3.1.2 - Biomasses

Les biomasses, sèche et fraîche, des tiges et des feuilles ont été déterminées au niveau de la plante au même moment et sur le même échantillon que les nombres de tiges par plante et de feuilles sur la tige principale analysés précédemment. De plus en 1985-86, la teneur en eau de ces organes a été également déterminée.

3.1.2.1 - Tiges

Pour les deux années, les poids frais et sec de la biomasse des tiges sont largement influencés (HS et THS) par l'hôte, sa date de semis ainsi que par leur interaction (tableaux 10 et 11), mais ils sont différemment affectés par le parasitisme.

En 1986-87, au début de la croissance (21 mars), on note en effet significatif (S) du parasitisme sur le poids frais des tiges alors que le poids sec est affecté (S) par l'interaction hôte x parasite. Plus tard (13 avril), on observe des différences dues au parasitisme encore plus importantes (THS), ainsi qu'à ses interactions avec l'hôte et/ou la date de semis, aussi bien sur le poids frais que le poids sec.

En 1985-86 (tableau 10), la teneur en eau des tiges est également très variable selon l'hôte (THS), le semis (THS) et l'interaction hôte x semis (S).

L'influence du parasitisme s'est exprimée (HS) mais à travers l'interaction hôte x semis x *Orobanche* (HS).

Cependant, par rapport aux plantes non parasitées, les poids frais et sec des tiges peuvent subir, chez les plantes parasitées, des réductions plus ou moins fortes selon l'hôte et la date de semis.

En S1, on enregistre des réductions plus fortes chez F (15 à 29 %) et chez PP (24 à 28 %) que chez L (1 à 15 %). En S3 et S2, on note, respectivement sur les poids frais et sec, des réductions de 22 à 56 % et de 12 à 42 % chez L, de 21 à 57 % et de 13 à 26 % chez PP, et seulement de 2 à 34 % et de 5 à 12 % chez F.

Ces résultats mettent en évidence chez l'hôte, une aptitude spécifique à s'adapter plus ou moins aux conditions du parasitisme.

3.1.2.2 - Feuilles

En 1985-86, la biomasse foliaire est celle de toutes les feuilles présentes sur la plante-hôte, au moment de l'observation (tableau 10).

En 1986-87, nous avons distingué la biomasse des feuilles sénescentes ou desséchées à plus de 50 % (feuilles non vertes) de celle des feuilles non sénescentes et non desséchées à plus de 50 % (feuilles vertes) (tableau 11).

Au cours du cycle de la plante, nous avons également déterminé les poids frais et sec de chaque catégorie de feuilles supposées photosynthétiquement non fonctionnelles et fonctionnelles.

En 1985-86, c'est à la fin avril (29 avril) qu'on note des effets très importants dus au parasitisme par l'*Orobanche* (S et HS) et à ses interactions avec l'hôte (S et HS), avec la date de semis (S et HS) et avec l'hôte x semis (S et HS). Seuls les effets de ces deux dernières interactions étaient importants (S et HS) au début avril (9 avril) sur la teneur en eau des feuilles.

En 1986-87, aucun effet significatif dû au parasite ou à ses interactions avec l'hôte ou la date de semis n'est mis en évidence sur les deux types de feuilles, sauf au 13 avril où cet effet est significatif (HS) sur le poids frais des feuilles vertes. Les influences de l'hôte, du semis et de leur interaction sont importants au cours des deux années et pendant toutes les périodes de contrôle.

3.1.2.3 - Racines

Lors du suivi, pour évaluer la nodulation et la fixation de l'*Orobanche* sur les racines-hôtes, nous avons mesuré la longueur totale (LT) des racines et la longueur de racine colonisée par les nodosités et l'*Orobanche* (LC).

Nous avons également déterminé leurs poids frais et sec (cf. détail plus haut).

En 1986-87, sur les biomasses sèche et fraîche des racines-hôtes, l'effet de l'hôte domine tout au long des observations (HS). Les influences de la date du semis et de son interaction avec l'hôte sont surtout importantes sur le poids sec. Le poids frais n'est affecté de façon significative qu'au 21 mars et au 27 avril par la date de semis et seulement à la fin du contrôle (27 avril) par l'interaction *Orobanche* x hôte.

En 1985-86, des tendances similaires sont observées (tableau 10) concernant les effets des traitements sur les poids frais et sec des racines. On note cependant une teneur en eau plus faible que chez les organes de la partie aérienne : feuilles, tiges, gousses (voir ci-dessus).

3.2 - Organes reproducteurs

3.2.1 - Nombre

3.2.1.1 - Boutons floraux

La figure 15 montre, pour 1985-86, l'évolution du nombre de boutons floraux présents sur la plante au moment de l'observation, en fonction de l'hôte, semé à différentes dates, et en présence et absence du parasitisme par l'*Orobanche*.

Sur la tige principale, le nombre de boutons floraux varie selon que les plantes sont parasitées ou saines. Les différences entre ces dernières sont importantes surtout en S1 et S2 : en S1, on enregistre un nombre plus élevé de boutons floraux chez les plantes non parasitées.

En ce qui concerne les plantes parasitées, chez F en S1 et L en S1 et S3, la réduction est plus forte que chez PP, notamment en S2 et S3.

Par contre, chez PC pour tous les semis, on note une production identique sur les plantes parasitées et non parasitées ; ces dernières montrent, par rapport aux premières, un nombre plus élevé de boutons floraux chez F, L et PP.

Les écarts enregistrés sont plus importants chez F et L et correspondent aux pics des courbes de réponses. Ces pics sont atteints d'autant plus tôt que le semis est plus précoce. Chez L et PC, ils sont observés beaucoup plus tard que chez PP et F. Ces deux dernières cultures montrent également une chute plus tardive et moins brutale.

F et PP semblent garder plus longtemps leurs boutons floraux avant leur chute éventuelle.

Chez L et PC, la formation des boutons floraux semble par contre constituer une phase plus critique car plus réduite.

Elle est cependant plus sensible au parasitisme chez F et L que chez PP.

Chez ces trois hôtes, les résultats paraissent indiquer un effet du parasitisme, précoce et plus important, sur le nombre de boutons floraux portés par la tige principale, alors que celle-ci, émise la première, devrait mieux échapper à l'effet dépressif précoce de l'*Orobanche*.

3.2.1.2 - Fleurs

Le nombre de fleurs porté par la tige principale au moment du comptage n'est pas influencé par le parasitisme de l'*Orobanche* (figure 16).

Seules les plantes parasitées de L montrent un nombre de fleurs légèrement plus faible, notamment à partir de la mi-floraison. Les écarts entre plantes parasitées et non parasitées sont observés à partir des pics en S1 et S2, mais avant les pics en S3. Chez L et PC, même en S1, ces pics sont enregistrés plus tard que chez F et PP semés plus tardivement. Les pics sont retardés par la tardivité du semis. Ils sont atteints simultanément chez F et PP pour chaque semis et chez L pour S1 et S2.

Les niveaux des pics sont également réduits lorsque le semis est tardif. Mais les écarts dus à la tardivité sont plus faibles entre S1 et S2 chez F, et entre S2 et S3 chez PP. Le nombre maximal de fleurs observable sur la tige principale est sensiblement plus élevé chez F que chez L et PC et que chez PP (respectivement 7, 5,5 et 2 fleurs) alors que le nombre maximal de boutons floraux (de 2 à 2,5) est observé chez les quatre hôtes.

Pour les deux paramètres, les pics sont atteints en même temps en S2 et S3, mais avec deux semaines d'écart en S1.

3.2.1.3 - Gousses

Les nombres de gousses, déterminés sur la tige principale en 1985-86, l'ont également été au niveau de la plante entière en 1986-87. Les figures 17 a et 17 b, présentent les résultats des deux années.

En 1985-86, les variations du nombre de gousses par tige principale dues au parasite sont très faibles.

Chez L et PC, on note les mêmes tendances que pour le nombre de fleurs concernant les dates et les niveaux des pics, de la variation selon les semis et selon le parasitisme.

Chez PP, en S2 et S3, on enregistre un niveau maximum identique, avant de chuter simultanément, avec une vitesse voisine. Ceci est observé deux semaines plus tard que pour S1 qui montre un pic légèrement plus élevé, mais commençant à chuter plus tôt et plus rapidement.

Concernant F, l'effet du parasitisme s'est clairement manifesté sur le nombre de gousses depuis le pic en S3 et bien avant le pic en S1.

Il convient de rappeler que cet effet du parasitisme est absent sur le nombre de fleurs, mais qu'il a joué de façon significative sur le nombre de boutons floraux.

Au cours du développement, on peut noter un nombre de gousses voisin de celui des fleurs, légèrement plus élevé que celui des boutons floraux.

En 1986-87 (figure 17 b), la production de gousses au niveau de la plante entière de l'hôte est également sous la dépendance de sa nature (espèce, cultivar) et de sa date de semis ; mais cette production est encore plus sujette à l'effet du parasitisme. Les plantes parasitées donnent une production plus faible que les plantes non parasitées et l'on note les différences dès les premières observations. Elles deviennent de plus en plus importantes vers la fin du contrôle.

Les écarts sont moins importants chez F, mais les tendances restent nettes entre plantes parasitées et saines. Les variations dues aux semis sont plus faibles. Chez L, PP et PC, les variations dues au parasitisme et aux semis sont très marquées.

Comparativement à l'année 1985-86, la production maximale de gousses est plus faible en 1986-87. Une plante entière de fève produit un maximum de 2 à 6 gousses, contre un maximum de 4 à 7 gousses sur la seule tige principale en 1985-86.

Les conditions de pluviosité particulièrement favorables de l'année expliqueraient cette forte production, ainsi que le faible effet du parasitisme constaté plus haut, sur la production de gousses notamment.

3.2.1.4 - Graines

Les différences dues au parasitisme notées au niveau du nombre de graines par plante ne se sont montrées significatives qu'au 13 avril (THS) (tableau 6).

Cependant, la figure 18 montre une production en graines plus élevée chez les plantes saines que chez les plantes parasitées. Les différences entre celles-ci sont importantes, surtout à la mi-formation du grain. Au début ou à la fin de cette formation, on note même, chez les plantes parasitées de certains traitements, une tendance à produire plus de grains.

Chez PP et PC, le nombre de gousses et le nombre de graines par plante varient de façon identique. Chez L et F, ils varient différemment.

Chez L en effet, on note une chute du nombre de grains, alors que le nombre de gousses continue à augmenter. Quant à F, la chute du nombre de grains est plus forte que celle des gousses. PP et PC perdent surtout des gousses non fertiles, ou fertiles en proportions plus faibles. L produit beaucoup de gousses, mais vides en grande partie. Le faible nombre de gousses nouvellement formées ne compense pas totalement les gousses fertiles formées antérieurement puis tombées.

Dans le cas de F, seule la chute des gousses fertiles en proportions importantes peut expliquer la forte chute en grains.

Quant à la réduction des écarts au niveau du nombre de grains par rapport au nombre total de gousses, elle s'expliquerait par la chute des gousses, à la fois vides et fertiles. La proportion de celles-ci n'est pas déterminée.

3.2.2 - Biomasses

Les biomasses, fraîche et sèche, sont déterminées au cours de la croissance des organes en même temps que leur nombre, et seulement pour les gousses en 1985-86, pour les fleurs, les gousses et les graines en 1986-87.

3.2.2.1 - Fleurs

Les biomasses, sèche et fraîche, des fleurs produites par la plante entière, sont largement influencées par l'hôte lui-même, mais également par sa date de semis (THS) et leur interaction (THS) (tableau 12b). Ces effets se sont manifestés tout au long de la floraison. Enregistrées sur les poids frais et sec, les différences dues au niveau du parasitisme étaient significatives (THS) au 27 avril, tandis que celles dues à son interaction avec l'hôte x semis l'étaient (THS) au 21 mars.

La biomasse sèche des fleurs par plante au cours de la floraison est donnée dans la figure 19 en fonction de l'hôte faiblement ou fortement parasité et de sa date de semis.

On peut constater chez tous les hôtes des différences importantes dues au parasitisme, à la fois par leur tendance et par leur amplitude, mais variables selon les semis.

La biomasse est sensiblement plus élevée en S1. Chez ce dernier, la biomasse plus faible enregistrée, notamment en ce qui concerne F et PP, est une conséquence de la date des observations. Celles-ci ont commencé alors que les plantes étaient déjà à la fin floraison en S1.

Par rapport au nombre de fleurs par plante, ces biomasses des fleurs semblent plus affectées par le parasitisme. En S3 et S4, L et PC sont encore en fleur à la fin du contrôle, alors qu'on n'observe plus aucune fleur dans aucun autre traitement.

3.2.2.2 - Gousses

En 1985-86, on enregistre des résultats similaires sur la biomasse sèche des gousses par plante-hôte. Celle-ci est plus faible chez les plantes parasitées que chez les plantes saines.

Pour tous les semis, chez les plantes parasitées de F, le poids frais des gousses est moins sévèrement réduit (25 à 45 %) que le poids sec (33 à 75 %) mais on note des résultats inverses (3 à 44 % contre 13 à 49 %) dans le cas de L. PP montre un poids sec des gousses plus réduit que le poids frais (24 à 53 % contre 14 à 35 %) en S1 et S2 et l'inverse (33 à 47 % contre 36 à 50 %) en S3.

En 1986-87 (tableau 12b) des effets très marqués (HS et THS) de l'hôte, de sa date de semis et de leur interaction sont observés tout au long de la croissance, au niveau de la biomasse sèche de gousses par plante.

Mais les différences dues au niveau du parasitisme ne sont importantes qu'aux seules dates des 7 mars (S) et 4 avril (HS). Les interactions parasite x semis (HS), parasite x hôte (S), et parasite x hôte x semis (THS) ne se manifestent qu'au début de l'échantillonnage (7 mars).

Cependant, la figure 20 montre, chez les plantes plus fortement parasitées, une tendance à produire une biomasse des gousses plus faible. Elle l'est d'autant plus vers la fin de leur croissance. On observe cette tendance chez tous les hôtes et pour toutes les dates de semis. Les écarts entre plantes fortement parasitées et faiblement parasitées varient selon l'hôte et le semis.

3.2.2.3 - Graines

En 1986-87, les effets de l'hôte (S et THS), de sa date de semis (THS) et de leur interaction (S et THS) sur la biomasse sèche des graines (tableau 12b) ne se sont exprimés qu'à la fin du remplissage (13 et 27 avril). Le degré d'infestation et son interaction avec l'hôte ou le semis, ou l'hôte et le semis, ne sont à aucun moment significatifs ($P > 0,05$).

Par contre, les effets de l'hôte (HS à THS), du semis (HS à THS) et de l'interaction hôte x semis (S à THS) sur le poids frais des grains sont observés très tôt (depuis le 21 mars). L'influence du degré d'infestation (S) et celle de ses interactions avec l'hôte (S), le semis (S) et l'hôte et le semis (S) se sont manifestées, mais seulement à la fin (27 avril) du remplissage du grain.

3.2.3 - Distribution verticale sur TP

La plante-hôte comprend une à plusieurs tiges. Chacune de ces tiges est constituée d'unités de croissance et de développement comprenant une feuille, son bourgeon et son entre-noeud. La mise en place des tiges au sein d'une plante et celle des unités de croissance et de développement végétatives (feuilles), reproductives (boutons floraux, fleurs, gousses) sur une tige est échelonnée dans le temps.

De ce fait, sur une plante, à un moment de son cycle, on peut observer des tiges d'âges différents, et sur une même tige d'âge donné, des unités de croissance et de développement de différents âges également. Leur évolution se fait sous des conditions variables au cours de la vie de la plante (voir plus haut).

La réponse des structures, reproductives notamment (boutons floraux, fleurs et gousses) à certains facteurs du milieu (densité de peuplement, structure du peuplement, alimentation hydrique...) a été étudiée (JACQUIERY et KELLER, 1980 ; PAPY et BOUHATOUS, 1980 ; AUSTIN et *al.*, 1981). Par ailleurs, nous avons étudié sur la tige principale les dynamiques du bilan "formation-chute" et de la croissance des organes reproducteurs notamment (boutons floraux, fleurs, gousses) en conditions d'absence ou présence du parasitisme par l'*Orobanche* (voir ci-dessus).

Cette étude a permis de suivre l'évolution des organes présents sur la tige au moment de l'observation en termes de bilan. Cependant, elle ne renseigne pas sur l'importance relative des postes de ce bilan (formation et chute) ni sur l'importance de chaque poste, au niveau des différentes unités reproductives (inflorescences) composant la tige. Des événements, telles les compétitions intra-inflorescence et inter-inflorescence peuvent en effet se dérouler à des intensités variables selon le rang du noeud sur la tige (JACQUIERY et KELLER, 1978 a, 1980 ; CHAPMAN et *al.*, 1978 ; DUC et PICARD, 1981 ; PAPY et BOUHATOUS, 1980) sur fève et féverole.

C'est à cette échelle du noeud sur la tige principale que nous étudierons l'incidence du parasitisme sur la production finale, sa structure et sa dynamique. Celle-ci est reconstituée à partir de critères évalués à la récolte. Dix plantes par parcelle élémentaire (soit 40 pieds par traitement) sont choisies au hasard parmi les plantes récoltées pour déterminer la production finale et ses composantes (voir plus haut). Sur la tige principale de chaque pied, nous comptons le nombre d'organes présents (gousses fertiles, gousses vides, grains) et disparus (boutons floraux, fleurs, gousses < 2 cm).

Ces derniers sont identifiés au niveau de chaque noeud reproducteur à partir de deux critères : la cicatrice de leur point d'attache et la longueur de leur pédoncule sur l'inflorescence. La dimension de la cicatrice et la taille du pédoncule sont très réduits pour les boutons floraux, importants pour les gousses et intermédiaires pour les fleurs. Cette relation a été déterminée au préalable en comparant, au cours du temps, les cicatrices et pédoncules des organes : boutons floraux, fleurs, gousses < 2 cm et gousses > 2 cm qui ont chuté avant d'évoluer vers le stade immédiatement supérieur. Ces organes, marqués par le système de baguage, ont été suivis de façon régulière depuis leur mise en place jusqu'à leur chute. Après cette chute, la croissance des pédoncules et des cicatrices l'a été également. Au niveau de l'inflorescence, cette croissance des cicatrices et des pédoncules reste inchangée après la perte des organes.

Cependant, nous avons groupé les boutons floraux, fleurs et gousses < 2 cm, puis nous avons distingué parmi les gousses > 2 cm, celles qui sont vides (ne contenant pas de grains) de celles qui sont fertiles (contenant au moins 1 grain).

Les résultats obtenus en 1985-86 et 1986-87 sont similaires. Seuls ceux de 1985-86 sont présentés sur la figure 1 pour F et la figure 22 pour PP.

Dans le cas de F, on observe une faible production potentielle d'organes reproducteurs (boutons floraux, fleurs, petites gousses) sur les noeuds les plus jeunes (rangs supérieurs). Pour des noeuds de rang comparable, les plantes parasitées montrent une chute plus forte et plus rapide que les plantes saines. Leur production en gousses (> 2 cm) est également très faible avec une proportion plus grande de gousses non fertiles (vides).

Les différences entre plantes parasitées et saines sont plus marquées pour les noeuds les plus âgés (noeuds inférieurs de la tige) dans les trois semis. Les différences relatives aux dates de semis sont moins importantes. Les pertes d'organes au stade gousse (< 2 cm) sont faibles entre semis et aussi bien chez les plantes parasitées que saines. Elles sont surtout importantes aux stades bouton floral, fleurs et gousses > 2 cm.

En S1 et S3, la totalité des organes produits par les noeuds supérieurs (au-delà du sixième) a chuté aux stades bouton floral et fleur.

A ces stades, la perte correspondante chez les noeuds inférieurs (plus âgés) est très faible. En S1, les plantes non parasitées montrent un nombre de noeuds porteur de gousses plus faible et un nombre de gousses par noeud plus élevé par rapport aux autres semis.

Chez PP, on note une production en gousses fertiles plus grande chez les plantes saines.

Pour tous les semis, les écarts entre celles-ci et les plantes parasitées sont plus forts pour les noeuds de la région médiane de la tige (autour du sixième noeud) et plus faibles pour les noeuds supérieurs (plus jeunes). L'écart est nul en S1 et redevient important en S2 et S3 pour les noeuds inférieurs (plus âgés).

La production et la perte des organes aux stades bouton floral et fleur sont plus importantes chez les plantes parasitées. Les différences entre les plantes parasitées et non parasitées sont croissantes avec l'âge des noeuds (< 3), quel que soit le semis. Le nombre de gousses non fertiles, généralement très faible, est légèrement supérieur chez les plantes parasitées pour les noeuds inférieurs et varie selon les semis : 1 à 4 gousses pour S1, 1 à 7 gousses pour les autres semis. Dans sa partie basale (noeuds plus âgés) le petit pois ne subit une réduction significative qu'en semis tardif et intermédiaire. Cette réduction semble être partiellement compensée par une production plus élevée en gousses des noeuds supérieurs (plus jeunes) en semis précoce.

Le parasitisme par l'*Orobanche* affecte différemment la production des noeuds selon leur âge et en fonction du type de la plante, et, dans une moindre mesure, selon la date de semis.

3.3 - Plante entière (partie aérienne)

Les biomasses aériennes, fraîche et sèche, ont été déterminées seulement en 1985-86. Elles concernent les biomasses de la plante-hôte seule, ou celles de la plante-hôte et de l'*Orobanche*.

3.3.1 - Biomasse

Les effets des facteurs (hôte, semis, hôte x semis) notés précédemment sur les biomasses différentielles des différents organes se retrouvent avec la même intensité sinon plus forte (HS et THS) sur la biomasse sèche aérienne totale (tableaux 6 et 10).

Par contre, les variations de cette dernière dues au parasitisme sont plus fortes (HS). La figure 23 montre, chez tous les hôtes, des différences très grandes (HS) entre plantes saines et plantes parasitées. Ces dernières produisent moins de matière sèche aérienne par plante que les premières, quels que soient la date de semis et l'hôte. Les plantes saines les

moins productives ont une biomasse sèche aérienne plus élevée que les plantes parasitées les plus productives.

Chez les plantes non parasitées de L et PP, la biomasse aérienne sèche est d'autant plus élevée que le semis est tardif. Chez F et PC, à la fin du cycle notamment, ce classement n'est pas respecté : les productions les plus faibles et les plus élevées sont enregistrées respectivement en S3 et S2.

Pour les plantes parasitées, on note des biomasses élevées, moyenne et faible, respectivement en S1, S3 et S2, chez F. Celle-ci montre des pics puis des chutes brutales en même temps chez les plantes parasitées et saines. Les biomasses présentent des paliers plus longs, des chutes plus douces et plus retardées chez PP et, chez L, une situation intermédiaire entre F et PP. Rapportée au m^2 , la biomasse totale aérienne (figure 24) montre des différences entre traitements encore plus grandes, notamment chez L ; mais les effets dus au parasitisme et à la date de semis restent les mêmes que ceux observés au niveau de la plante.

Les chutes de biomasse enregistrées à la fin du cycle sont dues à la perte d'organes (voir plus haut). A ces stades tardifs, cette perte n'est pas compensée par la formation de nouveaux organes.

Concernant le poids frais et la teneur en eau, on peut noter des effets dus aux traitements similaires à ceux observés sur le poids sec (tableau 10).

3.3.2 - Hauteur et grosseur de la tige

En 1985-86, d'après la figure 25a, les plantes parasitées de tous les hôtes présentent un début de ralentissement de la croissance en hauteur, plus ou moins tard dans le cycle, selon la date de semis. Pour un hôte donné, les différences entre semis sont significatives, notamment au stade première fleur, chez F (S) et chez PP (HS), et au stade première gousse chez tous les hôtes (HS et THS). Mais l'effet du parasitisme ne s'est manifesté à aucun des deux stades (tableau 4).

A la récolte, on enregistre sur les hauteurs totales et hauteurs reproductives des effets importants dus à la date de semis, et variables selon l'hôte, mais également des différences significatives induites par le parasitisme et son interaction avec la date de semis de l'hôte. On a observé une hauteur totale réduite chez les plantes de F lorsqu'elles sont parasitées et semées tardivement. Le parasitisme réduit ou stimule leurs hauteurs végétative et reproductrice, exprimées respectivement en centimètre et en nombre de noeuds, en semis précoce notamment (tableau 9).

Les plantes parasitées de PP sont plus courtes en S3 et produisent le même nombre total de noeuds que les plantes saines. Chez les deux types de plantes, le nombre de noeuds (total, végétatif et reproductif) et la hauteur végétative (en centimètre) diminuent lorsque les

semis sont tardifs. La partie reproductive (en centimètre) sur la tige est raccourcie sous l'effet du parasitisme mais seulement en semis tardif (tableau 9).

Une plante parasitée de L développe une hauteur totale et reproductive moins importante que chez la plante saine, notamment en S3. Dans les deux cas, la hauteur végétative d'une plante de L accuse une diminution lorsqu'elle est semée tardivement.

Chez PC, seules les hauteurs totale et reproductive sont réduites par la tardivité du semis. Le parasitisme ne s'est pas manifesté.

En 1986-87 (figure 25b, tableau 8), les mêmes effets sont observés sur les trois hauteurs. L'effet du niveau du parasitisme ne s'est pas davantage manifesté à la récolte, sauf sur la hauteur totale (en centimètre), dès le 27 avril.

En 1985-86, les différences sur la grosseur à la base de la tige sont mises en évidence plus tôt que sur les hauteurs de la tige (figure 26). Les écarts relatifs entre plantes parasitées et saines sont plus importants.

Les plantes parasitées de F ont une tige plus mince à la base que les plantes saines. Entre les deux types de plante, les écarts vont croissant au fur et à mesure du cycle, notamment en S1 et S2. Chez les autres hôtes, PP et L, les différences de grosseur à la base entre plantes parasitées et saines sont faibles, mais probablement en raison de la minceur de tige spécifique à ces espèces.

3.4 -Conclusion

L'intensité du parasitisme et son mode d'action aux différents stades sur la production en nombre d'organes de l'inflorescence est modérée chez les deux types de plante-hôte (fève et petit pois), en fonction de la date de semis.

Par contre, l'influence de l'âge de l'inflorescence est importante et varie selon la plante-hôte. Chez le petit pois, la zone de production maximale est la partie médiane de la région reproductive alors que c'est sur la partie basale (noeuds les plus âgés) que l'essentiel de la production est assurée chez la fève.

L'incidence négative du parasitisme sur la production est particulièrement importante au niveau de ces zones de productions maximales, chez la fève dans les trois semis, chez le petit pois en semis tardif.

On pourrait penser qu'étant mis en place très tôt, les noeuds inférieurs (plus âgés) échappent à l'effet du parasitisme. Cela ne semble être vérifié que chez le petit pois en semis précoce ; la production des plantes non parasitées est à peine plus élevée que celle des plantes parasitées en semis intermédiaire et tardif.

La hauteur végétative mesurée (en nombre de noeuds) est sous contrôle génétique, chez la fève (KELLER, 1974 ; DUC et PICARD, 1981 ; SJODIN, 1978 a et b ; LE GUEN et BERTHELEM, 1981) et elle n'est influencée, ni par la densité de peuplement, ni par la répartition des plantes dans l'espace, ni par l'irrigation chez la fève et la fève (BOUHATOUS, 1979 ; PAPY et BOUHATOUS, 1980).

Mais, lorsqu'elles sont mesurées en centimètre, les hauteurs végétative, reproductive et totale, sont largement influencées par les conditions du milieu, notamment celles citées ci-dessus.

Par ailleurs, COLLINS et WILSON (1974 a,b) concluent que le premier noeud florifère constitue un bon indice de développement pour mesurer le temps d'initiation de la première fleur, en général, et sur le petit pois en particulier.

Ces résultats confèrent un intérêt limité à la mesure de ces différentes hauteurs comme critère d'appréciation du parasitisme : seule la hauteur totale peut être utilisée comme indice de réponse au parasitisme chez l'hôte, mais uniquement à la fin du cycle.

Par contre, la mesure de la grosseur à la base de la plante paraît un indice plus intéressant, notamment chez la fève, avec, toutefois, l'inconvénient d'être délicate, sauf lorsque les expériences sont conduites en serre (conditions contrôlées). Cette mesure peut être effectuée avec une bonne précision, même sur les plantes-hôtes à bases frêles, tels la lentille et le petit pois.

B - PRODUCTION FINALE ET SES COMPOSANTES CHEZ LE PARASITE ET L'HOTE

Dans les précédents chapitres, nous avons analysé différents paramètres de croissance chez l'hôte, le parasite et le symbiote. L'étude a porté sur la démographie et la dynamique de croissance.

Pour chacun des trois partenaires, cette étude a permis, à l'aide des courbes de réponses, d'une part de quantifier l'effet du parasitisme, de déterminer sa date d'installation, ses différentes phases d'intensité et sa durée, et, d'autre part, de caractériser l'évolution relative de chacun des partenaires au cours de leurs phases de développement.

Nous nous efforcerons ici de voir comment sont déterminés, à partir de leur dynamique, les niveaux finaux des paramètres analysés, notamment chez l'hôte et le parasite, à savoir : biomasses, rendement grain et leur composantes respectives.

A la fin des expériences en 1985-86 et en 1986-87, nous avons déterminé la biomasse totale sèche chez les deux partenaires.

Chez l'hôte, seule la biomasse sèche aérienne a été estimée. La masse racinaire n'a pu être déterminée, en raison de l'état de dessiccation du sol.

Chez l'*Orobanche*, nous avons distingué, d'une part, la biomasse des individus émergeant à la surface du sol et formant une hampe florale, celle-ci portant au moins un bouton floral chez tous les individus, et d'autre part, la biomasse des individus n'émergeant pas à la surface du sol, tubercule et bourgeons. En effet, nous avons montré plus haut l'augmentation progressive du nombre d'individus d'*Orobanches* au cours de la dynamique de croissance.

Nous appellerons ces biomasses, respectivement biomasse "aérienne" et biomasse "souterraine". Chez l'*Orobanche*, le qualificatif "racinaire" ne désigne que bulbe et pseudo-racines chez les individus ayant émergé, alors que "souterraine" est utilisé pour désigner toute la plante (bulbe, pseudo-racines et tige) chez les individus encore non émergés.

Par ailleurs, nous désignons par biomasse "aérienne", la biomasse totale des individus émergés, car, dans cette étude, nous n'avons pas distingué chez ces derniers, la biomasse racinaire (bulbe + pseudo-racines) du reste de la plante.

Chez les plantes des deux partenaires, nous avons également déterminé pour les deux années, la biomasse de chaque unité de croissance, puis calculé la fraction (pourcentage de biomasse aérienne) allouée à chaque unité.

En raison du phénomène d'abscission important chez les plantes-hôtes étudiées, les biomasses ont été corrigées en tenant compte des pertes subies par certains organes au cours de leur formation (voir plus haut). Ce phénomène n'existe pas chez l'*Orobanche* : celle-ci ne perd aucun de ses organes une fois formés. L'abscission ne concerne pas non plus les feuilles chez le pois, dont seuls les boutons floraux et fleurs sont touchés. Chez les deux partenaires, la production finale en graines constitue une composante importante pour des raisons spécifiques propres à chacun.

Cette production est l'ultime résultat économique recherché chez l'hôte, tandis que chez le parasite, elle constitue l'élément-clef de la dynamique des populations et de leur capacité d'infestation.

D'un point de vue biologique, pour les deux plantes, la production finale en graines résulte de la synthèse multiplicative d'un ensemble de paramètres. Ces paramètres (ou composantes) sont élaborés successivement ou simultanément au cours des phases de croissance de la plante (voir ci-dessus).

L'intensité de liaison entre le niveau de production en graines et celui de ses composantes varie. Seules certaines composantes (composantes principales) contribuent de façon significative à la production finale en graines. La contribution de chacune des composantes dépend, non seulement de la plante elle-même, mais aussi des conditions environnantes, notamment celles qui prévalent pendant l'élaboration de la composante.

Les résultats sont traités par l'analyse de variance (tableau 1a, 2a, 1b) et les moyennes des traitements sont classées selon NEWMAN-KEULS (tableau 3a, 4a, 4b, 2b,

3b et 4b). Le dispositif adopté est un dispositif factoriel en blocs. L'effet bloc n'est jamais significatif à $P=0,05$.

I - PARASITE

1 - Biomasse et ses composantes (fig. 27, 28, 29a,b)

1.1 - Totale

En 1985-86, on a observé, sur la biomasse sèche totale produite par l'*Orobanche* une influence de l'hôte (THS) et de sa date de semis (HS) (tableaux 13a, 13b).

L'*Orobanche* produit une biomasse totale au m^2 plus élevée sur F (497,5 gr/m^2) que sur PP (159,9 gr/m^2) et sur L (238,2 gr/m^2). Les différences entre les deux dernières valeurs ne sont pas significatives. Cette production a également augmenté en S1 (393,5 gr/m^2). Les différences ne sont pas significatives entre S2 (288,9 gr/m^2) et S3 (213,3 gr/m^2). Lorsqu'on rapporte cette production à la plante-hôte, on retrouve les mêmes résultats qu'au niveau du m^2 : on note un classement décroissant entre semis : $S1 \geq S2 \geq S3$.

Par contre, les différences entre hôtes sont importantes : l'*Orobanche* produit toujours davantage sur F (19,57 $gr/plante$), mais moins sur L (1,01) que sur PP (5,26 gr). Toutes les différences sont significatives (tableau 13a).

En 1986-87 (tableau 13b), sur la biomasse d'*Orobanche* produite au m^2 , on note des effets plus importants, de l'hôte (THS), de sa date de semis (THS) mais également de l'interaction hôte x date de semis (THS), du niveau du parasitisme (HS), de son interaction avec la date de semis (S) et de l'interaction hôte x semis x niveau de parasitisme (THS). Cette dernière interaction rend l'analyse complexe. Soulignons que, sur les plantes-hôtes plus fortement parasitées, la biomasse d'*Orobanche* est plus élevée, notamment en semis précoce (tableau 2b). Ceci suggère que la densité numérique de l'*Orobanche* peut être limitante et explique les cas de sous-compensation ($IC < 1$) au niveau du système hôte-parasite rencontrés plus haut.

1.2 - Souterraine (fig. 27)

Produite par les individus d'*Orobanche* n'ayant pas réussi à émerger à la surface du sol au moment de la récolte, cette biomasse est sous l'influence des mêmes facteurs que la biomasse totale, tant en 1985-86 qu'en 1986-87 (tableau 13a et 13b).

Toutefois, en 1985-86, on a enregistré des productions variables selon la date de semis et selon l'hôte. Sur la plante parasitée de F, la biomasse souterraine d'*Orobanche* est plus importante en S2 qu'en S1 et S3, avec respectivement : $204,5 \text{ gr/m}^2 > = 178,7 \text{ gr/m}^2 > 134,6 \text{ gr/m}^2$.

Sur PP, on note une décroissance lorsque le semis est tardif : $133,3 \text{ gr/m}^2 > = 85,0 \text{ gr/m}^2 > = 48,8 \text{ gr/m}^2$. Ces différences entre semis ne sont pas significatives, sur plante parasitée de L avec 40,9 ; 41,8 et 40,8 gr/m^2 .

En 1986-87, les classements entre semis, pour un hôte donné, sont pratiquement identiques à ceux enregistrés l'année précédente.

Mais la biomasse souterraine d'*Orobanche* est supérieure sur les plantes plus fortement parasitées que sur celles qui le sont moins ($13,66 \text{ gr/m}^2 > 8,68 \text{ gr/m}^2$).

Au vu de ces valeurs, la biomasse souterraine d'*Orobanche* est donc déjà importante en valeur absolue. Mais on peut également s'interroger sur l'importance de la contribution de cette biomasse souterraine d'*Orobanche* à la biomasse totale et donc, sur son importance dans l'analyse des conséquences dues au parasitisme sur l'hôte.

De même, cette biomasse souterraine pourrait également concurrencer la production, en grains notamment, des individus d'*Orobanche* ayant émergé et fixés sur la même plante-hôte.

En 1985-86 (fig. 28), la biomasse souterraine représente plus d'un tiers sur les plantes parasitées de F et PP, et moins d'un tiers sur les plantes parasitées de L. Selon la plante parasitée, cette fraction varie - mais légèrement - en fonction de la date de semis.

En 1986-87, la fraction de la biomasse totale d'*Orobanche* représentée par la biomasse souterraine dépend surtout de l'hôte (HS) et de l'interaction hôte x semis (S). Les différences dues aux effets des autres traitements ne sont pas significatives (tableau 13b).

La biomasse "souterraine" représente une fraction du même ordre qu'en 1985-86. On enregistre un peu plus d'un tiers de la biomasse totale d'*Orobanche* sur PP et L, et un peu moins sur F et PC, avec respectivement $35,9 \% > = 26,46 \% > = 22,6 \% = 15,6 \%$ (tableau 6b).

Toutefois, les différences non significatives, dues au niveau du parasitisme notamment, sont à considérer avec prudence, en raison d'un coefficient de variation élevé.

Cependant, nous pouvons conclure que la biomasse des individus d'*Orobanche* qui n'émergent pas à la surface (tubercules, bourgeons) représente souvent une fraction plus ou moins importante de la biomasse totale, selon la plante-hôte et sa date de semis notamment.

Dans la description des manifestations du parasitisme sur l'hôte en termes de biomasse, cette biomasse souterraine d'*Orobanche* a une importance que l'on ne saurait négliger sans affecter la pertinence de l'analyse.

Dans les travaux réalisés, l'importance de cette biomasse souterraine a été très peu prise en compte par les auteurs, et ce, probablement en raison des difficultés liées à sa mesure (coût, temps, travail...).

1.3 - Aérienne (fig. 28)

En 1985-86, la biomasse "aérienne" d'*Orobanche* au m^2 est plus élevée sur les plantes parasitée de F que sur celles de L, de PP et de PC.

Les valeurs moyennes respectives se classent comme suit : $F = 324,9 \text{ gr/m}^2 > L = 149 \text{ gr/m}^2 = PP = 118,9 \text{ gr/m}^2 > PC = 22,9 \text{ gr/m}^2$.

Cette biomasse aérienne diminue en S3 et S2 par rapport à S1, avec respectivement : $136,5 \text{ gr/m}^2 = 108,1 \text{ gr/m}^2 < 217,2 \text{ gr/m}^2$.

Aussi bien pour les hôtes que pour les semis, on note les mêmes résultats lorsque la biomasse aérienne est rapportée à la plante-hôte.

En 1986-87, on observe, entre les hôtes et les semis, le même classement qu'en 1985-86, mais avec des valeurs beaucoup plus faibles : en effet, on enregistre $74,2 \text{ gr/m}^2 > 33,7 \text{ gr/m}^2 > 20,4 \text{ gr/m}^2 = 11,46 \text{ gr/m}^2$ respectivement sur F, L, PP et PC, et $1,7 \text{ gr/m}^2 < 27,2 \text{ gr/m}^2 < 42,4 \text{ gr/m}^2 < 68,5 \text{ gr/m}^2$ respectivement pour S4, S3, S2 et S1.

Cependant, en raison des interactions significatives, ces classements entre semis peuvent varier selon l'hôte, mais également selon que la plante-hôte est plus fortement parasitée ou moins fortement parasitée. En moyenne, sur les premières, l'*Orobanche* développe une production au m^2 plus élevée que sur les dernières avec respectivement : $40,8 \text{ gr/m}^2 > 29,1 \text{ gr/m}^2$.

Ce résultat suggère qu'en situation de faible densité de tiges d'*Orobanche*, la compensation n'est pas importante, ou que la compétition est faible entre les tiges d'*Orobanche* en densité plus élevée.

La biomasse aérienne de l'*Orobanche* représente une fraction très élevée par rapport à sa biomasse totale.

Ceci amène à s'interroger sur la répartition de la biomasse aérienne entre les différentes unités de croissance et de développement qui la composent. Parmi ces unités, nous considérons trois unités ou groupes d'unités : la tige (canne, écailles, bulbe, "racines"), les fleurs (stipules, corolles, ovaires, stylet, étamines) et les graines.

1.3.1 - Tiges

Pour les deux années d'expérience, la matière sèche des tiges est sous l'influence de l'hôte (THS) et de sa date de semis (HS) (tableaux 13a, 13b). Mais en 1986-87, on note également un effet dû au niveau du parasitisme plus important (HS), une interaction de celui-ci avec la date de semis (THS) et une interaction hôte x date de semis x niveau du parasitisme (THS).

En 1985-86, l'*Orobanche* produit plus de matière sèche de tiges sur F (150,62 gr/m²) que sur L ou PP (53,89 gr/m² = 87,25 gr/m²). Sur tous ses hôtes, l'*Orobanche* produit davantage en S1 qu'en S2 et S3 avec, respectivement : 130,55 gr/m² > 92,31 = 68,89 gr/m².

En 1986-87, on note un classement similaire entre hôtes par rapport à 1985-86 (F = 47,0 > L = 18,12 > PP = 13,6 > PC = 9,1 gr/m²), et entre semis (S1 = 44,6 > S2 = 25,9 > S3 = 1,2 > S4 = 0,9 gr/m²) mais ces classements moyens ne sont pas respectés entre semis pour un hôte donné, ni entre hôtes pour un semis donné, en raison de l'interaction significative entre l'hôte et sa date de semis. L'effet dû au niveau du parasitisme est significatif (fig. 29a, 29b). Mais c'est en S1 seulement que les plantes fortement parasitées permettent à l'*Orobanche* une production plus importante de biomasse.

Quant à la fraction que représente cette biomasse dans la biomasse totale, seul l'effet de l'hôte est significatif (S) en 1985-86 (tableau 13a). Contrairement aux quantités précédemment analysées cette même année, on note en 1986-87 des effets dus au niveau du parasitisme (S) ainsi qu'à l'interaction de ce dernier avec la date de semis de l'hôte (THS) (tableau 13b).

En 1985-86, l'*Orobanche* affecte aux tiges une fraction de sa biomasse plus importante lorsqu'elle se fixe sur PP (57,9 %) que sur F et L (avec 48,4 % = 46,2 %). Comme nous le verrons plus loin, le classement s'inverse chez PP et L par rapport à la fraction affectée aux fleurs.

En 1986-87 (tableau 6b), chez l'*Orobanche*, la fraction de biomasse représentée par les tiges est plus faible sur F en S4 (19,2 % contre 61,3 = 64,5 > = 59 %), et sur PC en S4 et S3 (8,3 % = 4,4 % = < 19,9 % = 29,6 %).

Sur PP, la production est peu variable entre semis (S2 > = S1 = S3 = S4 avec 52,7 % > = 28,5 % = 33,9 % = 25,6 %).

Sur les plantes plus fortement parasitées, l'*Orobanche* affecte aux tiges une fraction de sa biomasse plus élevée, mais en S4 seulement.

1.3.2 - Fleurs

Sur la biomasse sèche des fleurs (capsules, corolles, étamines, stylet...) par m^2 (tableaux 13a, 13b) nous notons une influence plus ou moins forte selon l'année, de l'hôte (THS), de sa date de semis (S à THS). Leur interaction n'est significative (THS) qu'en 1986-87. Le niveau d'infestation peut également exercer une influence variable (S) selon l'hôte et sa date de semis (S).

En 1985-86, on enregistre les classements suivants entre hôtes : $F > L = PP$ et, entre semis : $S1 > S2 = S3$, avec, respectivement : $119,83 > 54,85 = 45,85$ et $98,15 > 63,34 = 55,84 \text{ gr/m}^2$.

Pour la biomasse des fleurs rapportée à une tige d'*Orobanche*, les classements deviennent, chez les hôtes :

$F = L > PP$, et, chez les semis : $S1 = S2 = S3$, avec, respectivement : $37,65 = 41,29 > 32,13$ et $36,28 = 35,82 = 38,97 \text{ gr/tige d'Orobanche}$.

En 1986-87, avec des niveaux de production plus faibles, nous observons le même classement entre hôtes : $F > L > PP = PC$, avec, respectivement : $23,95 > 13,67 > 5,94 = 1,89 \text{ gr/m}^2$, et, entre semis : $S1 > S2 = S3 > S4$ avec : $22,09 > 13,11 = 9,85 > 0,40 \text{ gr/m}^2$; mais l'interaction hôte x semis est significative.

De ce fait, seuls les semis, S1 chez F ($168,08 \text{ gr/m}^2$) et S2 chez L ($30,34 \text{ gr/m}^2$), se distinguent des autres (0 à 15 gr/m^2).

Avec $9,38 \text{ gr/m}^2$ contre $13,35 \text{ gr/m}^2$, on enregistre une biomasse plus faible pour le niveau faible d'infestation.

Exprimé en pourcentage de la biomasse aérienne, la biomasse des fleurs chez le parasite subit les mêmes effets en 1985-86 que lorsqu'elle est rapportée au m^2 . En 1986-87, seuls demeurent les effets de l'hôte (THS), de sa date de semis (THS) et leur interaction (HS) (tableau 13b).

En 1985-86 (tableau 13a), on note le classement suivant entre hôtes : $L > F > PP$ avec, respectivement : $43,81 > 36,42 > 31,99 \%$ et entre semis : $S3 > S2 = S1$, avec $41,40 > 35,65 = 35,18 \%$.

Par rapport à la biomasse des fleurs en gr/m^2 , ce classement est donc inversé entre F et L, et totalement inversé entre les semis.

En 1986-87, le classement entre hôtes dépend de leur date de semis. Mais on note un classement entre semis : $S1 = S2 = S3 > S4$, chez tous les hôtes (F, PP et PC) à l'exception de L, qui seule, montre un classement différent entre semis : $S2 = S3 > S1 > S4$.

O. crenata Forsk, adopte donc des stratégies différentes pour produire ses fleurs, mais également pour leur allouer une fraction de sa biomasse. Ces stratégies diffèrent selon l'hôte et sa date de semis, de même que d'une année à l'autre.

La stratégie concernant notamment l'allocation de la biomasse aux fleurs est la même lorsque la plante est plus fortement ou moins fortement parasitée (21,76 % contre 22,09 %) (tableau 6b).

2 - Rendement en grains et ses composantes

2.1 - Rendement (fig. 28, 29a et b)

En 1985-86, nous avons observé sur la production en graines chez l'*Orobanche* des effets très hautement significatifs dus à l'hôte, à sa date de semis et à l'interaction hôte x semis (tableaux 13a et b).

Seule, chez F, la tardivité du semis entraîne une réduction significative de la production en graines d'*Orobanche*. S1 et S2, produisent une quantité identique (32,09 et 31,54 gr/m²) mais trois fois supérieure à celle enregistrée en S3 (11,69 gr/m²).

En moyenne, sur F, l'*Orobanche* produit respectivement : 2,5 ; 3 et 25 fois plus que sur L, PP et PC. Le classement selon NEWMAN-KEULS est : F > L = PP > PC, avec des quantités respectives de 25,11 > 10,21 = 8,40 > 0,90 gr/m².

En 1986-87, nous notons les mêmes effets que l'année précédente concernant l'hôte, sa date de semis et leur interaction.

Les différences dues au niveau du parasitisme (2,23 contre 3,08 gr/m²) ne sont pas significatives. Mais, sur la production en graines d'*Orobanche*, on observe des effets dus à l'interaction hôte x niveau de parasitisme (S) et hôte x semis x niveau de parasitisme (HS). Bien que l'on note chez tous les hôtes une production plus faible lorsque les plantes sont plus fortement parasitées, les différences ne sont significatives que chez F semée tardivement.

Par rapport à 1985-86, le classement entre hôtes a peu changé (F > L > PP > PC), mais les niveaux de production sont beaucoup plus faibles (6,40 > 2,56 > 1,17 > 0,37 gr/m²) (tableau 6b).

La fraction de la biomasse d'*Orobanche* représentée par la seule matière sèche en grains dépend essentiellement de la plante-hôte. Sur cette composante, pour les deux années, seul l'effet dû à l'hôte est significatif : en 1985-86 (S) et 1986-87 (HS). Pour ces deux années, on enregistre respectivement des classements identiques entre hôtes : L = 9,2 = F = 8,6 > = PP = 6,2 = PC = 5,6 % et F = 9,3 > L = 5,97 > PP = 5,2 > = PC = 1,89 %.

Comparées avec celles des fractions de biomasse attribuées aux tiges et fleurs, ces valeurs montrent que la fraction allouée au grain est considérablement plus faible chez l'*Orobanche*. Nous avons enregistré des valeurs du même ordre, même chez certaines

plantes hôtes (L) normalement sélectionnées pour leur indice de récolte élevé en tant que plantes cultivées.

Une parfaite similitude peut être établie entre les composantes de production chez l'hôte et le parasite. Cependant, l'espèce utilisée d'*O. crenata* Forsk est monotige, et le nombre de graines, particulièrement élevé et de très faible taille, n'a pas été compté. En conséquence, seules deux composantes de la production en graines ont été mesurées : nombre de fruits (nombre de capsules) et matière sèche des graines par capsule.

2.2 - Nombre de capsules

Toutes les fleurs ont donné une capsule, mais celle-ci peut être vide (ne contenant aucune graine) ou fertile. On considère ici le nombre total de capsules (vides et fertiles).

En 1985-86 (tableau 3a), sur ce nombre par tige d'*Orobanche*, seul l'effet de l'hôte est significatif (S).

La production de capsules sur les tiges d'*Orobanche* est plus élevée chez F que chez L et PP. Ces cultures sont classées selon NEWMAN-KEULS comme suit : $F \geq L \geq PP$ avec, respectivement : $31,79 \geq 27,15 \geq 24,44$ capsules par tige d'*Orobanche* (tableau 3b). Ce tableau montre cependant, pour chaque hôte, une tendance à la diminution lorsque le semis est tardif. Cette diminution est encore plus importante tous hôtes confondus. Les différences sont du même ordre qu'entre les hôtes eux-mêmes (31,79 à 24,44 contre 31,16 à 25,53 capsules par tige d'*Orobanche*). Les écarts entre semis sont même plus élevés chez L (34,60 à 24,33 capsules par tige d'*Orobanche*). Pourtant, d'après l'analyse de variance, ces différences ne sont pas significatives.

En 1986-87 (tableau 3a), on note sur le nombre de capsules par tige d'*Orobanche* des effets importants dus à la fois à l'hôte (THS), à sa date de semis (THS) et à leur interaction (THS). Seul l'effet de l'interaction hôte x semis x niveau de parasitisme est significatif (THS). Ni l'influence du niveau du parasitisme, ni celle de son interaction avec l'hôte ou avec le semis ne sont significatives.

On enregistre les classements suivants entre hôtes (tableau 8b) : $PC = 20,13 > F = 16,80 \geq L = 14,24 > PP = 10,54$.

Concernant les semis, le nombre moyen de capsules décroît du plus précoce au plus tardif avec, respectivement : $22,57 = 22,17 > 12,75 > 4,21$.

Ce classement entre semis est strictement conservé en 1986-87 chez F et L mais a changé chez PP et PC.

Pour cette composante, les mêmes tendances se dégagent pour les deux années, notamment en ce qui concerne les hôtes, à l'exception des niveaux de production qui sont plus faibles en 1986-87 qu'en 1985-86.

2.3 - Production par capsule

La matière sèche en graines de la capsule semble être une composante relativement stable. En 1985-86, aucun effet dû à l'hôte, à sa date de semis ou à l'interaction n'a été significatif (tableau 13a). On note pourtant une très grande variabilité entre traitement (de 0,19 à 0,54 grammes par capsule) mais ici, il s'agit de la production moyenne d'une capsule. Or, on obtient des productions très différentes d'une capsule à l'autre.

Pour d'autres raisons, les mêmes résultats (différences non significatives au sens statistique) ont été enregistrés sur la matière sèche en graines rapportée à la tige d'*Orobanche*.

Pour un traitement donné, l'émergence des tiges s'échelonne au cours du temps. La mise en place des organes reproducteurs, dont les capsules, s'échelonne de la base de l'inflorescence à l'apex de celle-ci, ce qui entraîne une production variable d'une capsule à l'autre.

En effet, sur une inflorescence d'*Orobanche*, la production est maximale sur les capsules situées à la base, puis diminue progressivement et peut même s'annuler chez les capsules produites sur la zone apicale de la tige.

Ces deux sources de variations (tiges, capsules) semblent expliquer l'absence de différences significatives au niveau de la production en graines chez l'*Orobanche*.

3 - Conclusion

Ces résultats autorisent à penser que l'*Orobanche* privilégie la stratégie consistant à donner priorité aux tiges et fleurs.

Les tiges constituent un organe de réserve pour les hydrates de carbone (WHITNEY, 1972 a ; ABER et *al.*, 1983 ; ABER, 1988), mais également pour les réserves hydriques (observations personnelles). Gorgée d'eau, la tige d'*Orobanche* se dessèche principalement de la base vers l'apex. La partie de la hampe florale portant les fruits se dessèche en dernier lieu. En conditions de sécheresse sévère (eau limitante, fortes chaleurs), l'apex peut également être totalement desséché, arrêtant ainsi toute production nouvelle d'organes. Le dessèchement des périanthes (corolle) s'effectue de façon identique à celui de la tige, basifuge. Il est surtout lié à l'état de maturation du fruit dans les zones basale et médiane de la hampe.

A l'exception d'une partie du pollen, l'*Orobanche* ne perd aucun de ses organes, une fois formés. Le périanthe reste attaché sur le fruit, quel que soit le stade de développement de celui-ci, depuis son initiation jusqu'à la récolte, y compris lorsque la fleur n'est pas fertilisée (parties apicale ou basale de la tige).

Là encore, on perçoit chez l'*Orobanche*, une stratégie consistant à conserver ses organes afin d'en tirer un profit maximum pour la production en graines : ceci s'effectue selon le principe "source-puits", notamment lorsque l'hôte dépérit totalement.

En effet, le développement de l'*Orobanche* se poursuit souvent de façon normale bien après le total dépérissement de son hôte et ce, grâce à ses propres organes de réserves (ABER, 1988) et à sa capacité à puiser sur les racines de cet hôte, même dépéri. Il est fort probable que l'effort le plus important de l'*Orobanche* consiste à former davantage de graines, et de façon régulière, pour améliorer sa valeur sélective, estimée ici par la quantité de grains. Le développement des grains se poursuit normalement sur une *Orobanche* récoltée après la pollinisation des fleurs (observation personnelle).

La masse sèche totale de l'*Orobanche* est formée à environ 90 % avant sa floraison (SINGH et al., 1971 ; PONCE DE LEON et al., 1974 ; CUBERO, 1983). Le développement important des fleurs, notamment chez *O. crenata* Forsk, constitue, par leur surface évapotranspirante, un moyen supplémentaire pour dériver les assimilats de son hôte (TER BORG, 1986 a). Outre leur rôle attractif pour les pollinisateurs au moment de la floraison, les structures florifères, comme les structures caulinaires sont dotées de cellules stomatiques et de glandes (TUOHY et al., 1986). Un grand nombre de cellules stomatiques est observé sur les faces inférieure et supérieure des bractées chez *O. crenata* Forsk, respectivement 425 et 120 stomates par mm² (TUOHY et al., 1986). On remarque également, que la date de semis n'affecte pas la fraction de la biomasse totale attribuée à la production de graines chez l'*Orobanche*. Elle affecte pourtant la croissance de l'hôte, et donc sa capacité à alimenter l'*Orobanche*, en conditions hydrique et minérale plus limitantes (semis tardif et très tardif). L'hôte intervient donc sur la valeur sélective de l'*Orobanche* autrement que par son seul statut de plante nourricière.

II - HOTE

1 - Biomasse aérienne

1.1 - Totale

Il s'agit de la biomasse sèche de la partie aérienne de la plante-hôte. Elle est déterminée par m² en 1985-86, et par plante en 1985-86 et 1986-87.

Les résultats sont traités par l'analyse de variance (tableaux 14 et 15).

En 1985-86 (tableau 14), les plantes parasitées produisent moins de biomasse aérienne que les plantes saines. L'effet dépressif dû au parasitisme varie pour un hôte donné selon sa date de semis. Les plantes parasitées de F produisent moins en S1 et S2, mais autant que les plantes saines lorsqu'elles sont semées plus tardivement. Chez L et PP, les

plantes parasitées montrent, par rapport aux mêmes plantes saines, une production de matière sèche aérienne plus faible quelle que soit la date de semis.

On peut observer que les plantes saines et parasitées de L produisent au m² autant que leurs homologues de F, en S1 et S2, voire davantage en S3 chez les plantes saines.

Cette tendance s'inverse lorsque la biomasse est rapportée à la plante, en raison des densités de peuplement variables entre hôtes.

En 1986-87 (tableau 16), quel que soit l'hôte, les plantes produisent autant, qu'elles soient fortement ou très fortement parasitées, et semées très précocement ou tardivement. Comparativement à 1985-86 (tableau 18), les niveaux de production sont considérablement affaiblis.

1.2 - Végétative (tiges, pétioles, limbes, enveloppes)

En 1985-86 (tableau 18), par rapport aux plantes saines de F, les plantes parasitées élaborent une biomasse végétative au m² plus faible en S2 et S3 et égale en S1.

Par contre, les plantes parasitées produisent davantage chez L et autant chez PP quel que soit le semis.

On retrouve les mêmes résultats lorsque la biomasse est rapportée à la plante pour un hôte donné. Par rapport à la biomasse totale, on note des différences importantes chez F en S3 et S2, et moindre chez L et PP. Ce résultat suggère que les variations au niveau de la biomasse totale ne s'expliquent pas entièrement par celles enregistrées sur la biomasse végétative.

En 1986-87 (tableau 16), la biomasse végétative par plante varie selon l'hôte et sa date de semis, mais chez F seule, on a enregistré des différences significatives entre semis. L'effet du niveau du parasitisme n'est pas statistiquement significatif sur ce paramètre.

2 - Rendement en graines et ses composantes (fig. 30 a,b,c,d)

2.1 - Rendement

Ces figures présentent les rendements en graines selon l'hôte, parasité ou non, et sa date de semis (en 1985-86). Chez les plantes parasitées de tous les hôtes, on note un rendement plus faible par rapport aux plantes indemnes. Ces différences sont très hautement significatives (tableau 14) et varient selon l'hôte et sa date de semis (THS).

Chez L et PP, la tardivité du semis entraîne une augmentation des rendements, aussi bien chez les plantes parasitées que saines, mais moins forte chez les premières : en effet, les plantes parasitées donnent un rendement maximum (en semis tardif) moins important que le rendement minimum (en semis précoce) des plantes saines. Les différences entre les deux types de plantes sont d'autant plus importantes que le semis est tardif.

Chez F, le rendement des plantes saines est supérieur à celui des plantes parasitées, mais on note, chez les premières, une diminution plus importante des rendements lorsque le semis est retardé. On observe chez F un rendement maximum des plantes saines en S2, suivi d'une chute, et un rendement minimum des plantes parasitées, suivi d'une augmentation. D'où une diminution des écarts entre les plantes saines et parasitées de F, lorsque le semis est tardif, contrairement à L et PP.

Très faiblement parasité, PC montre une augmentation du rendement lorsqu'on retarde sa date de semis.

Il convient de souligner que, pour tous les hôtes, le parasitisme a tendance à diminuer les rendements réalisés, quelle que soit la date de semis. Pour ces cultures, l'intérêt de la date de semis comme technique de lutte est réduit.

En 1986-87, aucun effet significatif dû au degré du parasitisme ou à son interaction avec l'hôte ou le semis n'a pu être mis en évidence sur le rendement en grains de l'hôte (tableau 15).

Par contre, on note des effets très importants dus à l'hôte (THS), à sa date de semis (HS) et à l'interaction hôte x date de semis (HS).

On observe cependant, chez les plantes moins parasitées de tous les hôtes, une nette tendance à donner des rendements en graines supérieurs, mais variable selon le semis, à ceux des plantes fortement parasitées.

On observe un comportement identique chez PP pour les deux années, mais complètement inversé chez PC. Ces comportements sont également inversés entre les deux cultures : la tardivité du semis et la parasitisme induisent, en effet, des réponses contraires chez chacune des cultures. Par ailleurs, on note une diminution progressive du rendement de PC lorsque le semis est retardé, alors qu'il augmentait en 1985-86.

De plus, les rendements diminuent chez les plantes parasitées et saines de PC, mais plus fortement chez les dernières que chez les premières. Les différences se réduisent entre les deux types de plantes pour s'annuler en S4. Par contre, chez PP, ces différences, nulles en S1, vont en croissant et sont maximales en semis très tardif. Pour L et F, on note des réponses intermédiaires, mais très différentes de celles de 1985-86.

Chez L, seul S2 a permis d'obtenir un rendement correct, même chez les plantes parasitées. Chez ces dernières on enregistre des rendements nuls dans tous les autres semis, de même que chez les plantes saines en S1 et S4. En ce dernier, on note également un rendement nul chez les plantes saines et parasitées de F, et équivalent en S1 et S2. En S3, le rendement est maximal chez les plantes saines de F alors qu'en 1985-86, il l'était en S2.

Mais, contrairement à 1985-86, en S1 et S2, les plantes fortement ou moins fortement parasitées donnent un rendement identique en 1986-87.

2.2 - Nombre de tiges

Sur le nombre final de tige par plante-hôte, aucun effet significatif du parasitisme n'a pu être mis en évidence, ni en 1985-86, ni en 1986-87 (tableaux 14 et 15). Cependant, on observe pour les deux années, des effets très importants, concernant l'hôte (THS), sa date de semis (S) et l'interaction hôte-semis (THS).

Les mêmes résultats sont observés au cours de la dynamique de cette composante (voir ci-dessus). Ces résultats s'expliquent puisque le nombre de tiges est, pour l'essentiel, établi tôt au début de cycle, bien avant le parasitisme. Mais certaines tiges, notamment les plus jeunes, moins compétitives, peuvent, après leur mise en place, régresser et disparaître à la fin du cycle de la plante.

Les résultats enregistrés plus haut à ce dernier stade semblent indiquer que le parasitisme n'a pas agi sur la disparition des tiges. Or, il s'agit du stade ultime où est susceptible d'être modifié le nombre final de tiges par plante. Cette composante n'affecte donc pas directement les différences de rendement entre plantes parasitées et saines, mais elle peut intervenir indirectement sur la production par tiges d'autres composantes.

2.3 - Nombre de gousses

En 1985-86 (tableau 17), on enregistre sur le nombre final de gousses par tige-hôte des effets très marqués dus au parasitisme (THS) et à l'interaction parasitisme x date de semis (THS) et très variables selon l'hôte.

La production est systématiquement plus faible chez les plantes parasitées, qui, par rapport aux plantes saines, montrent un écart constant chez F et PP, mais d'autant plus fort que le semis est retardé chez L.

En 1986-87 (tableau 15), le nombre de gousses totales a été décomposé en gousses vides (ne contenant pas de graines) et fertiles (avec au moins 1 graine). L'effet significatif du parasitisme n'a pu être établi sur aucune des trois catégories de gousses. Par contre, sur le nombre de gousses vides et totales, l'effet de l'interaction parasitisme x hôte est significatif (HS).

Les figures 30a, b, c, d montrent les variations du nombre de gousses fertiles par plante-hôte, en fonction de la date de semis, pour différents hôtes, faiblement ou fortement parasités.

Chez F, les plantes moins parasitées donnent une production de gousses fertiles par plante égale à celles des plantes fortement parasitées, dans tous les semis, sauf en S1 où l'on note une production plus faible. Elle est nulle pour les deux plantes en S4.

Chez L, la production de toutes les plantes est nulle en S1 et S4. Elle est par contre maximale en S3 chez les plantes de L faiblement parasitées, ainsi qu'en S2 chez les plantes fortement parasitées. Celles-ci n'ont produit aucune gousse fertile, pas plus en S3 qu'en S4.

Pour les deux types de plantes, le maximum de rendement, a été obtenu en S2. Les variations du rendement, notamment chez les plantes saines, s'expliquent par d'autres composantes. Chez PP et PC, on note une forte influence de la date de semis sur la production des plantes. Lorsque les semis sont précoces (S1, S2 chez PP, et S1, S2, S3 chez PC), les plantes faiblement parasitées produisent moins de gousses fertiles, et inversement lorsque les semis sont plus tardifs (fig. 30c et d). Chez ces dernières cultures, comme chez L, le nombre de gousses fertiles n'explique qu'une partie des variations enregistrées sur le rendement. D'autres composantes interviennent.

2.4 - Nombre de graines

En 1985-86 (tableau 17), le nombre de graines par gousses totales (fertiles + vides) est particulièrement influencé par le parasitisme (THS) et par l'interaction parasitisme x semis (THS). L'effet du semis joue, mais faiblement (S). Tous ces effets varient selon l'hôte.

Comparativement aux plantes saines, les plantes parasitées montrent un nombre de graines par gousse inférieur. Chez F et L, les écarts sont plus grands en S2, et plus réduits en S1 et S3 (fig. 30a et 30c). On note des résultats inversés chez PP (fig. 30b). La tardivité du semis est accompagnée par une augmentation sensible du nombre de graines par gousse chez les plantes, parasitées ou non, de L, PP et PC.

Dans les conditions de l'année 1985-86, le parasitisme affecte l'élaboration du nombre de graines dès les premiers stades de sa formation. Cependant, le niveau potentiel n'est atteint chez aucune des plantes, même saines : en effet, F produit 3 graines seulement au lieu de 8, L, 1 au lieu de 2, PC, 1 au lieu de 2. Seul PP montre un nombre voisin du potentiel (4 au lieu de 5).

En 1986-87 (tableau 15), l'effet du niveau du parasitisme est non significatif sur le nombre de graines par gousse totale. Il en est de même pour les interactions avec l'hôte ou avec la date de semis. Seuls dominant, comme en 1985-86, les effets dus à l'hôte (THS), à sa date de semis (THS) et à leur interaction (THS).

Contrairement à 1985-86, le nombre de gousses par tige et le nombre de graines par gousse varient dans le même sens en 1986-87 (fig. 30a, b, c). La tendance, pour les deux paramètres, est inversée entre les plantes faiblement et fortement parasitées de L et PC. Elle est également inversée chez PP en S1 et S2, mais reste inchangée chez F. Sauf chez L en S2 et S3, le nombre de graines par gousse est plus faible qu'en 1985-86 et le potentiel est encore loin d'être exprimé.

Rapporté à la plante entière ou au m^2 , le nombre de graines est affecté, non seulement par les facteurs ci-dessus, mais aussi par le niveau du parasitisme (S) comme le

montre le tableau 14. A ces deux échelles, les petites différences, s'additionnant, donnent des différences importantes et significatives.

2.5 - Poids de 100 graines

Après étuvage à 70°C pendant 48 heures, la matière sèche (0 % d'humidité) a été déterminée sur cinq lots de 100 graines par traitement pour les années 1985-86 et 1986-87.

En 1985-86 (tableau 17), le poids sec moyen de 100 graines est largement sous la dépendance du parasitisme (THS) et de son interaction avec le semis (THS). Ces effets varient selon l'hôte et la date de semis. On note un poids sec moyen de 100 graines plus élevé chez les plantes saines que chez les plantes parasitées pour tous les hôtes, quelle que soit la date de semis.

En 1986-87 (tableau 15), ces effets sont aussi importants qu'en 1985-86. Le niveau du parasitisme a fortement influencé (THS) le poids sec moyen de 100 graines. De plus, on note un effet significatif de l'interaction du niveau de parasitisme avec l'hôte (S) et de l'hôte avec la date de semis (THS).

La tendance des plantes saines à former de plus grosses graines est nette, mais on note quelques inversions chez PP en S1 et S2 et chez PC et L en S3 et S4.

3 - Conclusion

En 1985-86, les facteurs testés, notamment le parasitisme et ses interactions avec le semis ou avec l'hôte, ont fortement affecté les niveaux finaux des rendements en graines, à travers ceux des principales composantes analysées.

En 1986-87, ces effets sont observés sur certaines composantes, plus ou moins fortement sur d'autres, mais aucun d'eux n'est significatif quant au rendement en graines. L'absence de différences significatives pour le rendement final (alors qu'elles le sont sur au moins certaines de ses composantes) permet de souligner l'ajustement par compensation de ces composantes par la plante.

En 1985-86, la fraction de la biomasse sèche aérienne affectée au grain (indice de récolte = IR) par la plante-hôte est considérablement réduite chez les plantes parasitées par rapport aux plantes saines (tableau 14). Cette réduction varie de façon significative selon l'hôte et la date de semis (tableau 18).

Les plantes parasitées de la fève et du pois affectent à la production en grain une fraction de leurs biomasses aériennes plus réduite que chez leurs homologues saines.

Chez la fève, pour un même type de plantes, cette fraction n'est pas influencée par la date de semis. Chez le pois, on enregistre une augmentation de cette fraction lorsque les deux types de plantes sont semées tardivement. Chez les plantes parasitées de la lentille, la

fraction allouée au grain est sensiblement réduite par rapport aux plantes saines, mais seulement en semis tardif.

En 1986-87, on note à peu près les mêmes tendances qu'en 1985-86, concernant les effets de l'hôte (THS) et de l'interaction hôte x semis (HS) mais avec des différences non significatives (tableau 15) dues au niveau du parasitisme. On observe également chez tous les hôtes, des valeurs considérablement plus faibles par rapport à 1985-86. Elles le sont également dans l'absolu pour tous les hôtes, sauf pour le pois chiche. En effet, ce dernier a présenté des plantes faiblement parasitées et des plantes saines même en 1986-87.

Chez les autres hôtes, un niveau de parasitisme très élevé semble responsable de la faiblesse des valeurs enregistrées.

En 1986, dans une expérience en pots, BOGERS (*loc.cit* TER BORG, 1986 a) a comparé les effets d'*O. crenata* Forsk sur deux cultivars de fève : l'un tolérant, d'origine égyptienne (giza 402) l'autre sensible, d'origine syrienne (Local Large). Il a obtenu des valeurs similaires de la fraction de la biomasse totale des plantes affectée à l'ensemble des fleurs et fruits. Chez les plantes parasitées et saines, ces valeurs sont respectivement de 5 à 30 % et de 12 à 18 % sur le cultivar Giza 402, et nulles sur le cultivar syrien Local Large. Mais l'auteur n'a pas précisé le niveau du parasitisme, ni la part affectée à la biomasse du grain dans fleurs et fruits. Par ailleurs PARKER (1984) rapporte une réduction de 90 % du rendement en grain sur le sorgho parasité par *Striga*. Elle peut atteindre 100 % chez la fève parasitée par l'*Orobanche* (ABER, 1983 ; SCHMITT, 1979).

On peut donc conclure, d'une année à l'autre, à une reproductibilité relative chez le petit pois, mais à une forte fluctuation chez la fève, la lentille et le pois chiche, par rapport à la date de semis, en absence ou présence du parasitisme.

Ceci souligne, non seulement la complexité de mise au point d'une technique de contrôle simple et efficace, mais permet aussi de mieux comprendre l'échec relatif de tentatives techniques précédentes (voir plus haut).

Par ailleurs, une meilleure compréhension, dans leurs dynamiques, des relations hôte-parasite paraît indispensable pour mieux raisonner la mise en oeuvre d'une technique de lutte.

PARTIE II

**ANALYSE COMPAREE DES MANIFESTATIONS DU PARASITISME
(COUPLE HOTE-PARASITE) ET DE LA COMPETITION
INTRASPECIFIQUE (HOTE)**

I - INTRODUCTION

Dans le cours de la première partie, nous avons étudié, sur deux années, les relations hôte-parasite et leurs manifestations chez les deux partenaires pendant leur vie commune, d'une part sous l'influence de facteurs biotiques (hôte) et abiotiques (date de semis de l'hôte) et d'autre part, sous l'influence du niveau d'infestation par le parasite.

Au terme de cette étude, nous avons mis en évidence des différences tant au niveau de la nature des relations hôte-parasite, que de leurs manifestations. Ces différences se sont traduites:

- par des effets positifs et/ou négatifs de l'hôte sur le parasite : productivité, accumulation de biomasse et son allocation aux différentes parties de la plante (grain notamment) précocité et vitesse d'émergence, taux et degré d'infection ;
- par des effets dépressifs et/ou stimulants du parasite sur l'hôte. Ces effets ont été également influencés -dans leur intensité notamment- par les conditions du milieu (date de semis, année) où co-existaient les deux partenaires. Ces résultats sont en accord avec ceux d'autres auteurs : concernant la résistance de *Vicia faba* L. à *O. crenata* Forsk ; CUBERO (1973), NASSIB et al. (1979), ABDALLA (1982), RADWAN et al. (1988 a et b), ont observé l'existence de matériels résistants, mais ont précisé que le niveau de résistance variait selon la saison et la localité géographique. Ceci implique que les différences de l'environnement et/ou la diversité des races chez le parasite pourraient affecter la performance de génotypes résistants de l'hôte.

La variabilité génétique observée dans le genre *Orobanche* est sous l'influence de quatre facteurs importants : la vigueur de l'hôte, le niveau d'autogamie, la variation chromosomique et l'héritabilité de la diversité génétique ("*inherent genetic diversity*") (MUSSELMAN, 1986 a). Ce dernier auteur a rapporté qu'*O. crenata* paraît être allogame. MORENO et al. (1979) suggéraient que de nouvelles populations d'*O. crenata* peuvent résulter de croisements entre races. Sur tournesol (*Helianthus annuus*) de nouvelles races d'*O. cernua* (= *O. cumana*), plus agressives, ont été observées (VRANCEANU et al., 1986).

Utilisant la technique isozymique pour la première fois, VERKLEIJ et al. (1986) ont pu détecter une variabilité génétique élevée au sein et entre *O. crenata* et *O. aegyptiaca*. Les graines de ces espèces avaient été récoltées respectivement sur *Vicia faba* L. et sur *Lens culinaris* en Syrie et semées sur *Vicia faba* L. en chambre de croissance en Hollande.

Treize espèces de *Phelipaea* et vingt espèces d'*Orobanche*, parasites des plantes les plus diverses, et le plus souvent des légumineuses, sont connues en Afrique du Nord (Flore de l'Algérie, BATTANDIER et TRABUT, Alger, 1888-1890).

Au Maroc, ainsi que nous le détaillerons plus loin, nous avons inventorié plusieurs phénotypes d'*Orobanche*, monotige vs. ramifiée, fleurs blanches ou jaunes vs. fleurs

violettes et bleues, d'épi dense vs. lâche, et même quelques individus à fleurs pédonculées ou à corolle très réduite.

Les variations observées dans nos résultats peuvent donc être dues non seulement à la nature de l'hôte, à sa date de semis, mais aussi au parasite, et à l'interaction hôte x parasite. L'hôte constitue un "carrefour évolutif", car situé aussi bien à l'amont qu'à l'aval du parasitisme :

- à l'amont comme "source", parce qu'il conditionne la productivité en graines chez le parasite, et donc sa capacité d'infestation future, sa propagation et enfin sa diversité génétique (nouvelles races), avec, comme conséquence négative pour l'hôte, un prix à payer pour la présence de ce parasite ;
- à l'aval, comme "cible", car l'hôte peut, par différents moyens, éviter, tolérer le parasitisme ou y résister (TER BORG, 1986a et b). Il peut également préférentiellement stimuler la germination des graines et/ou permettre la fixation et/ou assurer la croissance et le développement à terme de certaines "races" ou "populations" parmi l'ensemble de celles qui se trouvent dans la zone "active" de la rhizosphère de ses racines. Ceci peut déterminer une spécificité des relations hôte-parasite ou conduire l'hôte à jouer le rôle de plante "infestante" ou "désinfestante".

Ce qui nous conduit à poser les trois questions suivantes:

- 1/ Quelles sont les manifestations des relations qui s'établissent entre l'hôte et le parasite au cours de leur vie commune ? Ces manifestations du parasitisme chez l'hôte sont-elles comparables aux manifestations de la compétition intraspécifique ?
- 2/ L'hôte exerce-t-il une sélection sur les génotypes d'*Orobanche* ? ou l'*Orobanche* choisit-elle son hôte ?
- 3/ Comment évolue la banque de graines d'*Orobanche* ?

II - MATERIEL ET METHODE (fig. 31)

Les populations d'*O. crenata* que nous avons utilisées sont issues d'expérimentations conduites à Meknès en 1985-86 et 1986-87, (matériel et méthodes décrits dans la première partie).

Ces populations d'*Orobanche* avaient été récoltées sur la fève (*Vicia faba major*, cv : *Aquadulce*), la lentille (*Lens culinaris*, cv : L 24 ou L 54), le pois (*Pisum sativum*, cv : Petite Provençale) et le pois chiche (*Cicer arietinum*, PCH 37 ou PC 46) pour des semis du 20 novembre, 20 décembre, 20 janvier. Ces plantes-hôtes étaient elles-mêmes parasitées par des graines d'*Orobanche crenata* Forsk, récoltées sur fève (*Vicia faba* L. cv : *Aquadulce*) sur une parcelle de quelques hectares dans la région de Meknès (Maroc), soit un total de 24 échantillons (4 hôtes x 3 semis x 2 années).

Les hampes florales d'*Orobanche* ont été récoltées, séchées au soleil, secouées avant de séparer les graines par tamisage ; ces dernières ont été conservées dans l'obscurité à la température du laboratoire.

Nous avons entrepris une série de quatre expériences en pots, de 1988 à 1990 au Centre Louis Emberger à Montpellier. Les conditions climatiques de ces trois années sont représentées par la figure 32.

1 - Expérience 1 (1988)

1.1 - Objectif

C'est l'analyse des manifestations du parasitisme au niveau de l'hôte et du parasite en situation d'infestation par l'*Orobanche* et en comparaison avec les manifestations de la compétition intraspécifique chez l'hôte conduits en peuplements purs de densités variables.

1.2 - Dispositif

Il est constitué par une combinaison factorielle de six cultures-tests, avec quatre populations d'*Orobanche* (en situation du parasitisme) et trois densités de peuplement : 2, 4 et 8 plantes par pot notées respectivement D_2 , D_4 et D_8 (conditions de compétition intraspécifique).

Les quatre populations d'*Orobanche*, sont issues de lots de graines récoltées sur les quatre "hôtes-sources" mentionnés plus haut : fève (F), lentille (L), pois (PP) et pois chiche (PC), en semis précoce (20 novembre 1985 et 1986). Les mêmes cultures ont été reconduites comme cultures "hôtes-cibles" avec, en plus de *Vicia faba major* (cultivar Aquadulce), les deux autres sous-espèces *Vicia faba equina* (cv : F 269) et *Vicia faba minor* (cv : F 111), notées respectivement F_1 , F_2 et F_3 , le principal critère de discrimination des sous-espèces étant la taille de la graine, respectivement grosse, moyenne et petite.

Comportant trois répétitions, l'ensemble des traitements est réparti selon un dispositif expérimental de type *split-plot* avec la culture "hôte-cible" comme parcelle principale, soit un total de 126 unités expérimentales.

L'unité expérimentale est constituée par un pot de végétation de 12 litres (large de 28 cm et profond de 17 cm). Chaque pot est rempli à moitié (5 litres) par un mélange de terre, de sable et de terreau (1:1:1), puis complété avec 5 litres du même substrat, mais sec, mélangé au préalable avec les semences de l'*Orobanche* (200 mg/pot soit environ 50 000 graines/pot). Pour assurer une bonne répartition, les graines d'*Orobanche* sont tout d'abord mélangées avec du sable fin et sec, puis l'ensemble *Orobanche*, sable et substrat secs est mélangé à l'abri du vent puis humidifié à la capacité au champ (H_{cc}). Chaque pot reçoit alors huit graines de l'hôte, stérilisées avec de l'hypochlorite de sodium et prégermées. Au

stade sortie de la radicule, ces graines sont disposées en poquets équidistants de deux graines chacun, puis recouvertes avec une couche de substrat non infesté, humidifié à Hcc et d'épaisseur variable selon la taille de la graine de l'hôte.

Pour éviter des effets précoces de compétition entre les plantules, les poquets sont démariés à raison d'une plante par poquet dès le stade pleine levée (une à deux semaines après le semis du 22 février 1988) : les plantules atteignent alors une hauteur de 2 à 3 cm. Ce démariage est effectué de façon à respecter la densité de peuplement initialement prévue pour l'hôte : 2, 4 et 8 plantes par pot en peuplement pur, et 4 plantes par pot en condition d'infestation par l'*Orobanche*.

Les quantités apportées au semis en éléments azotés, phosphore et potassium ont été calculées pour une production maximale espérée de 100 gr, par plante, racines incluses. L'alimentation hydrique a consisté à ramener les pots à Hcc tous les deux ou trois jours.

1.3 - Mesures

En vue d'analyser la compétition intra-individu, et la variabilité intra-population, on procède comme suit :

Les tiges ont été baguées dès leur émission chez l'hôte et dès leur émergence du sol chez le parasite. Sur chaque tige, on note, à intervalle régulier, chez les deux partenaires : le rang de la tige selon sa position par rapport à la tige principale, le nombre et le niveau des feuilles émises sur la tige, le nombre et le niveau des feuilles portant les inflorescences, le nombre d'organes (boutons floraux, fleurs, gousses, capsules, grains) sur l'inflorescence.

Ces observations concernent surtout les trois sous-espèces de fève (*major*, *equina*, *minor*). L'architecture des autres hôtes, lentille et pois chiche notamment, les rend moins aptes quant à la réalisation de telles mesures.

2 - Expérience 2 (1989)

2.1 - Objectif

Il consiste à vérifier la reproductibilité des résultats de l'expérience 1.

2.2 - Dispositif

C'est une variante de celui de l'expérience 1. Il comporte :

- en plus des populations d'*Orobanche* obtenues sur les cultures-hôtes en semis précoce (20 novembre) et testées en expérience 1, des graines d'*Orobanche* issues de ces mêmes cultures lorsqu'elles étaient conduites en semis intermédiaire (20

décembre) ou en semis tardif (20 janvier). Ceci permet de tester un éventuel effet du milieu induit par la date de semis sur les populations,

- cinq cultures-hôtes seulement, par élimination, chez la fève, de la sous-espèce *equina* pour alléger le dispositif,
- une dose d'infestation 4 fois inférieure à celle de l'expérience 1 (50 mg par pot soit environ 12 500 graines par pot),
- une combinaison factorielle de 12 populations d'*Orobanche* x 5 cultures-hôtes (= 60 traitements),
- un système d'irrigation par goutte à goutte était commandé quotidiennement par un programmateur. Le débit et la durée d'arrosage sont déterminés de façon à assurer une alimentation hydrique non limitante, en maintenant voisine de Hcc l'humidité des pots.

2.3 - Mesures

Les observations ont été plus axées sur l'*Orobanche* que dans l'expérience précédente. Elles portent :

* *au cours de la végétation* sur :

- la phénologie de l'hôte et du parasite ;
- la dynamique de l'émergence et de la croissance en hauteur du parasite ;
- la dynamique de formation des organes reproducteurs sur la plante parasite ;
- la mesure de la chlorophylle foliaire et de la fluorescence chlorophyllienne sur les feuilles d'un hôte (la fève) en présence de l'*Orobanche* et en peuplement de densités variables.

* *à la récolte* sur :

- la répartition de la biomasse entre hôte et parasite ;
- la répartition de la biomasse entre les différentes parties de chaque partenaire en liaison avec leurs productivités en graines.

3 - Expérience 3 (1989)

3.1 - Objectif

Outre les précédents objectifs, on a tenté d'évaluer la capacité d'épuisement d'un stock de graines de semences d'*Orobanche*, provenant d'origines (hôtes) différentes, par une succession de plantes-hôtes dont on teste le pouvoir "désinfestant".

3.2 - Dispositif

Les cultures-hôtes "désinfestantes" sont la fève (*major, equina*), la lentille, le pois et le pois chiche.

Les populations d'*Orobanche* sont celles testées dans l'expérience 1. A la fin de cette expérimentation, le contenu de chaque pot (10 litres) avait été passé dans un tamis électrique à maille moyenne. Après le tamisage de chaque pot, la terre était récupérée sur une toile en plastique, puis mise dans des containers. Le tamis était ensuite soigneusement essuyé : 2 litres de terre fine et sèche étaient passés au tamis puis de nouveau récoltés et placés dans un autre container. Cette terre était utilisée comme témoin, afin de vérifier, d'une part qu'il n'y avait pas eu de pertes de semences d'*Orobanche*, d'autre part qu'il n'y avait pas eu de contamination entre deux pots successifs.

Au moment de l'installation de l'expérience, quatre lots de 2,5 litres sont constitués, puis mélangés chacun que 2,5 litres de substrat sain et sec avant d'ajouter le tout dans chaque pot rempli à moitié du même substrat sain et humidifié à la capacité au champ, ce qui le complète à 10 litres : soit une dose d'infestation 4 fois inférieure à celle de l'expérience 1 et identique à celle de l'expérience 2 (50 mg par pot). Comme dans l'expérience 2, le nouveau substrat comprend seulement de la terre et du sable (2:1). Le terreau aurait rendu difficile la distinction des racines-hôtes et des parties souterraines des *Orobanches* -tubercules et bourgeons- notamment à la fin de l'expérience où ces dernières, en état de sénescence avancée, perdent leur couleur orange intense qui les différencie des nodules ou des débris de terreau.

Chaque pot reçoit alors les graines de l'hôte, selon le même protocole que pour l'expérience précédente. Le dispositif comprend 4 populations d'*Orobanche*, issues de 5 cultures-hôtes (expérience 1, 1988) et supportant à nouveau 5 cultures-hôtes comme cultures "épuisantes" l'année suivante.

L'alimentation hydrique est assurée par le même système de goutte à goutte que pour l'expérience 2.

Pour les expériences 2 et 3, les semis ont été réalisés avec une avance d'environ un mois (20 janvier 1989) par rapport à l'expérience 1 (22 février 1988).

3.3 - Mesures

Elles ont porté essentiellement sur :

- la dynamique d'émergence de l'*Orobanche* ;
- la phénologie de l'hôte et de l'*Orobanche* ;
- les biomasses des deux partenaires à la récolte et leur répartition entre les différentes parties de la plante.

4 - Expérience 4 (1990)

4.1 - Objectif

C'est le même que celui de l'expérience 3, c'est à dire l'évaluation de la vitesse d'épuisement du stock de graines d'*Orobanche* dans le sol.

4.2 - Dispositif

Cette expérience porte sur le double effet résiduel de cultures "désinfestantes", avec un effet cumulé sur deux ans de criblage (expérience 4a) et sur l'effet résiduel d'une seule année de criblage (expérience 4b). Les capacités de désinfestation de ces cultures sont, forte (fève), moyenne (petit pois et lentille) et faible ou nulle (pois chiche). Ces cultures sont utilisées comme cultures-tests sur les mêmes populations d'*Orobanche* que dans les expériences 2 et 3.

Au terme de ces deux expériences, nous avons réutilisé les mêmes pots avec les mêmes substrats intacts et dans les mêmes conditions. Cependant, seule la densité moyenne de peuplement (4 plantes par pot) a été retenue comme témoin, en tant que traitement non parasité. Dans cette expérience, nous n'avons pas étudié la compétition intraspécifique chez l'hôte.

4.3 - Mesures

Elles concernent :

- la phénologie de l'hôte et du parasite ;
- la dynamique d'émergence de l'*Orobanche* ;
- les biomasses des parties aérienne et souterraine de l'*Orobanche* ;
- les biomasses aériennes de l'hôte.

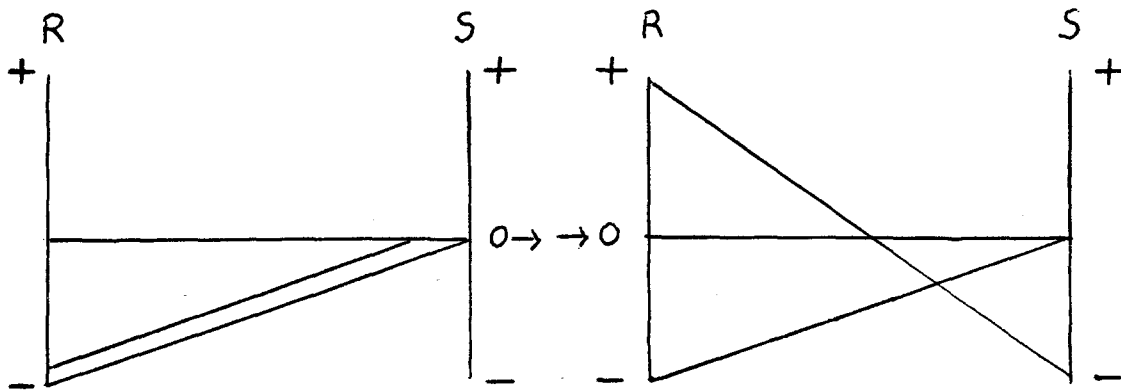
III - RESULTATS

Les relations d'interférence biologique entre végétaux supérieurs sont définies dans leur nature (neutralisme, compétition et parasitisme, etc...) à partir de leurs manifestations (JACQUARD, 1968 b) :

- 1/ déviations plastiques entraînées par des réponses de la croissance ;
- 2/ évolution du peuplement à la suite d'une "lutte d'extermination".

Ces manifestations, qu'elles soient d'ordre plastique ou démographique, peuvent jouer de façon instantanée et/ou à des stades successifs au cours des cycles des partenaires en présence. Pour étudier de telles manifestations, une approche dynamique est donc

nécessaire (JACQUARD, 1968 a et b). Les actions biologiques réciproques possibles entre les partenaires en situation de rencontre (R) ou de séparation (S), et en conditions de compétition (au sens de DONALD, 1963) et de parasitisme auxquelles nous nous intéressons particulièrement, peuvent être schématisées comme suit :



Compétition

Prédation/parasitisme

Représentation graphique de deux situations selon MALCOLM, W.M (*loc. cit.* in JACQUARD, 1968 b)

Nous nous efforcerons donc, dans un premier chapitre, d'étudier, la dynamique des manifestations du parasitisme sur les populations d'*O. crenata* testées, puis sur les cultures-hôtes, en situation de parasitisme, ou en peuplements purs en situation de compétition.

Nous poursuivrons ensuite en comparant, sur la base des valeurs des déviations plastiques relatives (JACQUARD, 1968 b) le parasite, l'hôte parasité, et l'hôte non parasité mais soumis à l'effet du voisinage d'individus de sa propre espèce.

Dans un deuxième chapitre, nous aborderons l'évolution de la "banque de graines" en fonction des facteurs ci-dessus, avant de présenter, dans un troisième et dernier chapitre une conclusion générale pour cette partie.

1 - Manifestations chez le parasite

1.1 - Dynamique d'émergence des tiges du parasite (expériences 1, 1988 et 4, 1990)

Les résultats des expériences 1 (1988) et 4 (1990 a et b) ont été traités par l'analyse de variance et représentés graphiquement (fig. 33, 34, 35 et 36).

Dès le début du contrôle (2 juin), sur le nombre d'*Orobanches* émergées, des effets marqués de l'hôte (THS) et des populations d'*Orobanche* (THS) se sont manifestés très tôt et ont persisté jusqu'à la fin de l'expérience (récolte). Par contre, les effets dus aux interactions hôte-cible x populations d'*Orobanche* (HS et THS) et hôte-cible x année (HS) se sont exprimés très tard, vers la fin de l'expérience. On n'observe, ni effet dû à l'année de récolte des populations d'*Orobanche*, ni dû à l'interaction année x populations d'*Orobanche*.

Lorsqu'elles parasitent F1 (*sp. major*), les populations OPP et OL présentent un nombre d'individus en émergence beaucoup plus important et de façon plus précoce que les populations OPC. Avec trois fois moins de tiges émergées que les populations OPP et OL, la population OF, pourtant récoltée sur le même hôte F1, présente un comportement intermédiaire, voire similaire à celui de OPC. Chez les quatre populations, l'émergence ralentit en même temps et plus brutalement, sauf chez OL où l'on note une progression sensible jusqu'à la récolte. L'essentiel de l'émergence, qui dure quatre semaines, est réalisé pendant les deux premières.

Sur F3 (*sp. minor*), les *Orobanches* émergent en plus grand nombre et plus vite pour OL que pour OPP et OF, et que chez OPC. Cependant, ces différences ne sont statistiquement significatives qu'à la fin de l'expérience, notamment entre OL et OPC. Entre ces deux dernières populations, les populations OPP et OF, avec un comportement identique, occupent une position intermédiaire. Pour les quatre populations, les valeurs enregistrées sur F3 sont plus faibles que pour F1 pendant toute la durée de l'émergence.

Sur F2 (*sp. equina*), on note un comportement identique à celui observé chez F3, pour les quatre populations d'*Orobanche* testées.

Chez la lentille, on enregistre des variations notables par rapport à la fève. L'émergence des *Orobanches* est beaucoup plus lente et également plus faible. Les individus de la population OPP émergent en plus grand nombre et plus rapidement encore que ceux de la population OL, alors que celle-ci a montré, sur *Vicia faba* L., une émergence identique à celle de OPP, voire supérieure.

Chez les populations OF et OPC, nous enregistrons un nombre d'*Orobanches* émergées respectivement très faible et nul.

Sur le pois, en tant qu'hôte-cible, on observe les mêmes résultats que sur la lentille. Sur le pois chiche, il est à souligner que, pour les quatre populations d'*Orobanche* examinées, aucun individu n'a émergé.

D'après le nombre d'émergence d'*Orobanches*, et leur vitesse d'émergence, nous pouvons conclure à :

- un comportement différent des populations testées ;
- une variation selon l'hôte de leur comportement relatif ;
- une variation de comportement plus importante et/ou moins importante, aussi bien entre différentes espèces qu'entre cultivars d'une même espèce.

Dans l'expérience 4a (1990) (fig. 34), nous avons testé pour la deuxième année consécutive des couples hôtes-populations d'*Orobanche* déjà observés lors de l'expérience 1 (1988). Chez les couples testés, aucun effet de l'année (HC₈₈) ou effet résiduel de la deuxième année (HC₈₉) sur l'émergence des *Orobanches* n'a pu être mis en évidence par l'analyse de variance. Seul, l'effet de l'interaction HC₈₈ x HC₈₉ est significatif. Par contre, chez tous les couples testés, les différences dues aux populations d'*Orobanche* sont significatives au premier contrôle (S) et vont croissant jusqu'à la fin de l'expérience.

Sur la fève (*Vicia faba* L., sp. *major*), on observe un comportement voisin de celui noté dans l'expérience précédente. Les *Orobanches* émergent plus précocement et plus nombreuses pour OF et OPP que pour OPC, alors qu'elles occupent une position intermédiaire pour OL.

Sur le petit pois, on constate les mêmes résultats, mais les *Orobanches* émergées sont beaucoup moins nombreuses que sur la fève, avec une inversion entre OF et OL : la première population occupe une position moyenne, la seconde et OPP présentent une émergence maximale. OPC correspond toujours à un nombre minimal d'*Orobanches* émergées.

Sur la lentille, les *Orobanches* qui émergent sont encore moins nombreuses que sur le pois et les différences entre les populations d'*Orobanche* se sont exprimées deux semaines plus tard (deuxième contrôle) que sur la fève et le petit pois. Cependant, on observe une variation du nombre d'*Orobanches* émergeant selon l'hôte-crible de la première année (HC₈₈) mais pas selon l'hôte-crible de l'année précédente (HC₈₉ = L et PP) : après deux années de criblage par F1, les *Orobanches* d'OPP émergent plus nombreuses, lorsque le filtrage a été fait par PP, et moyennement nombreuses par F3. Après ces deux dernières cultures filtrantes, le maximum d'émergence est noté pour OL, alors que le minimum est observé pour OPC, pour tous les hôtes-cribles en 1988 (HC₈₈).

L'expérience 4b (1990) met en comparaison l'effet crible des cultures : fève, lentille et pois sur les mêmes populations OF, OL, OPP, OPC récoltées sur les hôtes respectifs F, L, PP et PC conduits en semis précoce (20 novembre) pendant les deux campagnes 1986 et 1987 (fig. 35).

Nous avons également comparé cet effet cribleur sur les populations récoltées sur ces mêmes hôtes, mais conduits en semis intermédiaire (20 décembre) et tardif (20 janvier) pendant les mêmes campagnes.

Après la deuxième année de criblage, nous n'avons observé, sur le nombre d'*Orobanches* à l'émergence aucun effet crible de l'hôte, ni sur la lentille ($HC_{89} = L$ et F3), ni sur la fève ($HC_{89} = PP$ et F1). Mais cet effet crible s'est manifesté sur le pois ($HC_{89} = F1, F3, L, PP$ et PC) : en effet, sur celui-ci, le nombre d'*Orobanches* émergent est plus élevé après le criblage par PC qu'après celui par L, F1, F3 et enfin PP. Au début de l'émergence, comme à la récolte, les différences entre hôtes-cribles ne sont pas significatives, mais, entre ces hôtes, le classement demeure inchangé du début à la fin de l'émergence des *Orobanches*.

L'effet dû à l'année de récolte des populations d'*Orobanche* n'est significatif pour aucun des trois hôtes (F, PP et L) pas plus que ne s'exprime l'effet dû à la date de semis de l'hôte-source sur le nombre d'*Orobanches* qui émergent.

En revanche, l'effet de l'interaction de la date de semis de l'hôte-source avec les populations d'*Orobanche* est significatif dans le cas du parasitisme de la lentille. Lorsqu'elles sont issues d'hôtes semés précocement, les *Orobanches* émergent plus nombreuses pour OF, suivie de OL puis de OPP et OPC. Ce classement reste à peu près inchangé pendant toute la période de l'émergence des *Orobanches*.

Par contre, récoltées sur les hôtes-sources conduits en semis intermédiaire, les *Orobanches* OF émergent également en plus grand nombre -mais pendant la dernière moitié de la période d'émergence seulement- que les *Orobanches* OL, OPP et OPC. Entre ces trois dernières populations, les différences ne sont pas significatives. Enfin, lorsqu'on les récolte sur les hôtes-sources semés tardivement (20 janvier), les *Orobanches* émergent en faible nombre, quel que soit l'hôte-source.

Quant à l'effet des populations d'*Orobanche*, on note des différences significatives sur chacun des hôtes-cribles testés (F, L et PP). Sur F, le nombre d'*Orobanches* émergées est plus important pour OF, suivie de OL et OPP, puis de OPC, pendant toute la durée de l'émergence des *Orobanches*. Sur PP, on note, du début de l'émergence à la fin de l'expérience, le classement décroissant suivant : $OL = OPP > OF > OPC$.

Ainsi, après la deuxième année de criblage d'un même stock initial (de 50 mg par pot) on enregistre, pour une population donnée, et sur un même hôte-cible, un nombre d'*Orobanches* émergées voisin de celui enregistré après la première année de criblage

(1988), où le stock de semences était quatre fois plus élevé (200 mg par pot). Ceci indique que :

- même après un premier criblage, la dose de 50 mg par pot n'est pas limitante pour le nombre d'*Orobanches* émergées. Par rapport au nombre de graines initiales, le nombre de graines ayant germé sous l'hôte filtrant demeure négligeable, mais suffisant pour assurer l'infestation.
- Le nombre d'*Orobanches* émergées dépend de l'hôte en tant qu'hôte-cible ou hôte-source, donc de la population d'*Orobanche*.
- En tant qu'hôte-crible, l'hôte peut également influencer sur le nombre d'émergences, mais en interaction avec les hôtes-cibles et sources.
- Un arrière-effet (HC₈₉) de même qu'un effet résiduel de l'année précédente (HC₈₈) (en tant qu'hôte-crible) sur le nombre d'*Orobanches* émergées ne se manifestent pas ; cette absence s'explique en partie par le fait que les racines-hôtes étaient exportées à la fin des expériences antérieures et ne sont pas réincorporées dans les expériences 4a et 4b. En effet, ce sont ces racines qui contiendraient les stimulants de la germination (EPLÉE, 1975 ; CHIDLEY et DRENNAN, 1987 a).
- Le nombre d'*Orobanches* émergées, relativement élevé après le criblage par le pois chiche, suggère a priori, que cette espèce n'a pas stimulé la germination des graines d'*Orobanche*, sans quoi le stock initial aurait été réduit.
- Sur le nombre d'*Orobanches* émergées, l'influence de la date de semis de l'hôte-source paraît plus importante que l'effet dû à l'année (climat). La première mettrait en cause, à la fois la température, la photopériode et le régime hydrique, alors que la seconde interviendrait par le seul régime hydrique (voir partie I : résultats). La conséquence directe de ces facteurs serait un développement différent de l'hôte-source.

1.2 - Phénologie des *Orobanches* ayant émergé

1.2.1 - Définitions et abréviations des stades étudiés

Au cours des expériences 4a et 4b (1990), nous avons procédé, sur les *Orobanches* émergées, à un suivi des stades phénologiques. En se basant sur la présence ou l'absence des organes reproducteurs, l'épanouissement des fleurs ou l'état de dessèchement de leurs corolles, nous avons repéré cinq stades phénologiques que nous notons comme suit :

- 1/ VEG : végétatif (aucun organe reproducteur).
- 2/ DF : début floraison (une à trois fleurs).
- 3/ PF : pleine floraison (fleurs bien épanouies avec corolles ne présentant pas de signes prononcés de dessèchement sur la moitié basale de la hampe florale).

- 4/ **DFr** : début fructification (corolles des fleurs desséchées sur le quart inférieur de la hampe).
- 5/ **PFr** : = pleine fructification (corolles des fleurs totalement desséchées sur toute la hampe florale).

Nous avons compté à intervalles réguliers le nombre d'individus à chaque stade pour exprimer son importance relative à différents moments du cycle de l'association hôte-parasite.

1.2.2 - Résultats

Dans l'expérience 4a (1990), lorsque les populations d'*Orobanche* poussent sur la fève, elles montrent des différences phénologiques dues à la fois à leur origine (hôte-source) et à l'effet de l'hôte-crible (HC_{88}). Ces différences se sont manifestées (S) aux stades PF et DFr, deux semaines après l'émergence (deuxième contrôle) puis au stade PFr (THS et HS) deux semaines plus tard (troisième contrôle).

Concernant l'effet crible de l'hôte (HC_{88}), on observe pour les trois stades ci-dessus un nombre d'individus (en pourcentage) plus élevé après le criblage par F (F1, F3) qu'après le criblage par PP, L, PC. Cet effet crible de l'hôte était par contre absent sur le nombre d'*Orobanches* émergées (voir ci-dessus) qui présentait une tendance à la supériorité derrière le pois chiche par rapport aux autres hôtes-cribles PP, L et F1, ces dernières cultures formant un groupe très homogène (tableau 20a).

Trois semaines après le début de l'émergence, un plus grand nombre d'individus d'*Orobanches* émergées de OF sont au stade PF (33,5 %) alors qu'un nombre plus faible l'est chez OPC (10,6 %) et OPP (13,9 %). Entre ces deux extrêmes, OL occupe une position intermédiaire (19,5 %) ; pourtant OPP avait montré un nombre d'*Orobanches* émergées maximal et identique à celui de OF pendant tout le déroulement de l'émergence. Plus tard (deux semaines après), on observe un classement différent entre les populations au stade PFr : $OF > OL \geq OPP \geq OPC$, avec respectivement, $47,9 \% > 31,9 \% \geq 26,4 \% \geq 16,2 \%$ d'individus d'*Orobanches* émergées au stade PFr (tableau 20a).

Ces résultats pourraient indiquer que les différentes populations d'*Orobanche* testées ont des besoins variables, thermiques notamment, pour réaliser leurs stades de développement, ces différences phénologiques ne s'expliquent pas, du moins, pas totalement, par celles de la précocité et de la vitesse de leur émergence.

Lorsque l'hôte-cible est PP, aucun effet résiduel de l'hôte-crible (HC_{88} et HC_{89}) sur les différents stades phénologiques des populations d'*Orobanche* testées ne s'est révélé significatif, comme c'était déjà le cas pour le nombre d'*Orobanches* émergées. Par contre, les différences phénologiques entre populations se sont manifestées plus précocement sur PP (dès le premier contrôle) que sur F (deux semaines après le début d'émergence).

Au stade BF, on peut classer les populations par ordre décroissant de la façon suivante : $OPP \geq OL > OF > OPC$ avec, respectivement $23,6 \% \geq 20,8 \% > 14,4 \% > 5,6 \%$ des individus au stade BF. Les différences entre ces populations ne sont pas significatives pour les autres stades phénologiques.

Dans la seconde expérience (expérience 4b, 1990), nous avons également procédé à un suivi des stades phénologiques des *Orobanches* émergées (tableau 20b).

Sur les stades phénologiques des *Orobanches* émergées chez les populations parasitant F1, l'effet résiduel de l'hôte-crible ($HC_{89} = F1$ et PP), et celui de son interaction avec les populations, tous deux absents au début de l'émergence des *Orobanches*, se sont manifestés deux semaines plus tard (deuxième contrôle). Au troisième contrôle (deux semaines après le précédent), seul l'effet de l'interaction persiste : on observe davantage d'individus aux stades DF et BF après un premier criblage par F1 (17,94 % et 24,72 %) qu'après le criblage par PP (5,13 % et 11,21 %). On constate également qu'après le criblage par F1, les *Orobanches* émergées de OPC sont relativement plus nombreuses au stade DF (44,44 %) que celles de OF (9,16 %), OL (11,51 %) et OPP (6,67 %). Les différences entre ces trois dernières ne sont pas significatives.

Par contre, après le criblage par PP, les différences entre populations (0 à 11,9 %) ne sont pas significatives. Dans les deux cas, on note, deux semaines plus tard, des différences importantes entre les populations, en particulier au stade PF, avec les classements décroissants suivants : $OPC (78,33 \%) = OF (75,83 \%) \geq OL (65,44 \%) = OPP (55,56 \%)$ et $OF (79,71 \%) = OL (75,95 \%) > OPP (39,92 \%) = OPC (44,44 \%)$ respectivement dans le premier cas et dans le deuxième cas.

Ces résultats montrent un développement phénologique plus rapide chez OF, OL, OPP que chez OPC, notamment au cours de la phase adulte (reproductive). En effet, les différences dues à l'effet population (tous hôtes-cribles confondus) se sont manifestées tout au long du contrôle. Au début de celui-ci et au stade BF seulement, OF (11,40 %) se distingue des autres : OL (2,5 %), OPP (0 %) et OPC (0 %). Quatre semaines plus tard, on note, entre les populations, pour le même stade BF, le classement décroissant suivant : $OPP (28,5 \%) > OL (13,3 \%) = OF (9,6 \%) = OPC (8,2 \%)$.

Les différences phénologiques ne se manifestent presque pas entre les populations d'*Orobanche* lorsque celles-ci sont récoltées sur l'hôte-source semé à différentes dates. Là encore, ces différences ne s'expliquent pas par celles notées au cours de l'émergence.

Lorsque les populations d'*Orobanches* testées parasitent PP, on observe un effet résiduel de l'hôte-crible ($HC_{89} = F1, F3, L, PP, PC$). Celui-ci s'exprime presque exclusivement au stade VEG (HS) et au stade BF (S), mais plus fréquemment que chez la fève (voir plus haut). Aux stades plus tardifs (PF), cet effet résiduel de l'hôte-crible s'exprime en interaction avec l'hôte-source (population d'*Orobanche*) mais plus rarement.

Ces mêmes tendances de l'effet de l'hôte-crible sont constatées chez la fève comme hôte-cible ainsi que nous venons de le voir.

Dès le début de l'émergence (premier contrôle), 34 % seulement des individus sont au stade VEG après criblage par L, contre 57 à 74 % après criblage par F1, F3, PP ou PC, alors que semaines plus tard seule F1 diffère (38 %) de tous les autres hôtes-cribles. A la fin du contrôle, l'ensemble de ces hôtes-cribles forme un groupe homogène (0 à 7 %, au stade VEG). A cette date, les différences se manifestent sur le stade BF : on note, entre hôtes-cribles, le classement suivant :

$F1 (7,2 \%) = F3 (7,4 \%) > = L (2,6 \%) = PP (1,95 \%) > = PC (0,6 \%)$.

Deux semaines avant (deuxième contrôle), le classement était alors :

$F3 (16 \%) = PP (14,2 \%) > = PC (11,5 \%) = F1 (10,2 \%) > L (2,8 \%)$.

Concernant l'effet dû aux populations d'*Orobanches* il se manifeste pendant toute la durée du contrôle, d'abord sur les premiers stades (VG, DF), puis sur les stades plus avancés (PF et PFr). Au début du contrôle, on note deux fois plus d'individus au stade DF pour OF (9 %) et OL (8,4 %) que pour OPP (4,6 %) et OPC (0,0 %). Deux semaines après, un individu sur trois est au stade PF pour OF (29,3 %), OL (43,7 %), OPP (38,7 %) et moins d'un individu sur dix pour OPC (9,2 %). Ce classement entre populations est conservé deux semaines après, avec, respectivement, un individu sur deux au stade PFr pour OF (55,5 %), OL (65,3 %), OPP (53,3 %) contre seulement un individu sur cinq pour OPC (18,9 %).

Enfin, nous n'observons aucun effet dû à la date de semis de l'hôte-source dont sont issues les populations d'*Orobanche*.

On peut toutefois remarquer que, lorsqu'on les regroupe, les individus en phase "adulte", au sens de CUBERO (1974) (c'est à dire tous ceux qui sont au moins au stade BF), on constate :

- une absence d'effet résiduel de l'hôte-crible ;
- un effet dû aux populations d'*Orobanche* : les individus "adultes" passent progressivement de 30 % à 90 % chez OF, OPP et OL, et de 10 % à 40 % seulement chez OPC, respectivement du début à la fin du contrôle ;
- un effet dû à la date de semis de l'hôte-source significatif, mais seulement deux semaines après le début de l'émergence des *Orobanches* : les individus émergés passent de 20 % à 75 % puis 95 % pour le semis précoce, et de 20 % à 60 % puis à 78 % pour les semis intermédiaire et tardif.

Chez la lentille, en raison du faible effectif enregistré pour chacun des stades mentionnés plus haut, deux groupes seulement sont considérés : les individus végétatifs d'une part, et les individus reproducteurs d'autre part. Sur ces derniers, aucun effet n'a pu être constaté, ni de l'hôte-crible, ni même de la population d'*Orobanche* ou de la date de semis des hôtes sur lesquelles ces populations ont été récoltées probablement en raison de la forte variabilité intra-traitement puisque les différences enregistrées varient du simple au quintuple dans les deux cas. Par rapport à PP, le nombre d'individus adultes (en pourcentage) est relativement plus faible sur L, à populations d'*Orobanche* ou à dates de semis égales.

Ce résultat semble mettre en évidence l'effet de l'hôte en tant que cible. En effet, sur la lentille, l'émergence était beaucoup plus faible et tardive que sur PP et F.

Concernant les différences de développement phénologique des individus émergés entre les populations d'*Orobanche* testées, nous pouvons conclure que :

- les différences qui sont mises en évidence entre populations portent sur la base de l'importance relative des stades phénologiques ;
- ces différences expriment bien les besoins variables entre populations pour réaliser un stade phénologique donné, puisque la relation entre l'émergence et la réalisation de ce stade n'est pas consistante ;
- ces différences phénologiques peuvent être induites par l'effet cribleur de l'hôte ou par la date de semis de l'hôte-source, mais dans un nombre de cas restreint.

1.3 - Croissance des tiges

** Définitions et abréviations des paramètres mesurés*

Au cours de la croissance des *Orobanches* émergées, la hauteur est mesurée *in situ* et à la fin des expériences. Dans les deux cas, nous distinguons sur la partie émergée de la tige :

- la hauteur de la zone végétative, du sol jusqu'au premier bouton floral (HVa) ;
- la hauteur de la zone reproductrice, du premier bouton floral jusqu'à l'apex (HRa) ;
- enfin, la hauteur totale, du sol de l'apex (HTa).

A la récolte, nous mesurons également :

- la partie non émergée de la tige (Hst : tubercule jusqu'au sol) ;
- la longueur des tiges souterraines non encore émergées (HsT = tubercule jusqu'à l'apex ; HVst : tubercule jusqu'au premier organe reproducteur, HRst : premier organe reproducteur jusqu'à l'apex).

Ces différentes hauteurs sont mesurées sur chaque individu (bagué dès son émergence).

Pour l'étude dynamique de la croissance, nous avons traité seulement les données de l'expérience 1 (1988) et nous présentons les résultats pour un individu moyen. Ces résultats sont traités par l'analyse de variance (tableau) et la hauteur totale est représentée graphiquement (figure 36).

1.3.1 - Croissance au cours de la végétation (fig. 36)

L'effet de l'hôte-cible est très marqué sur les hauteurs, totale et végétative, des tiges émergées (HS à THS) pendant toute la croissance. Il s'exprime également sur la hauteur reproductive en fin de croissance (THS).

Par contre, sur aucune des hauteurs, nous ne notons d'effet significatif, ni des populations d'*Orobanche*, ni de l'année où ces populations ont été récoltées, ni de leur interaction. Pourtant, des effets dus à l'hôte-cible (THS), à la population d'*Orobanche* (HS à THS) et à leur interaction (S à THS) se sont manifestés lors de la dynamique d'émergence de ces tiges d'*Orobanches*.

Dix jours après le début de l'émergence, on note cependant un effet significatif (S) de l'interaction hôte-cible x hôte-source sur HTa, HVa, HRa et plus tard (26 juin) sur HTa seulement.

L'effet hôte-cible n'est pas seulement induit par l'hôte PC, sur lequel aucune tige n'a émergé, mais également par PP. Aux deuxième et troisième contrôles, on peut noter les classements respectifs suivants :

$$F1 \geq F2 = F3 = L \geq PP > PC \text{ et}$$

$$F1 = F2 = F3 = L \geq PP \geq PC.$$

Lorsqu'elles parasitent une sous-espèce donnée de *Vicia faba* L., les populations d'*Orobanche* ne montrent aucune différence de croissance en hauteur moyenne de leur tige. Par contre, lorsqu'elles parasitent PP, les tiges sont plus longues chez OL et OPP que chez OF et OPC, mais également plus chez OPP et OF que chez OL et OPC sur L.

1.3.2 - Croissance finale à la récolte (fig. 36)

A la fin de l'expérience précédente, nous avons constaté, sur les différentes hauteurs (totale, végétative et reproductive) de la tige d'*Orobanche*, les mêmes résultats que ceux précédemment enregistrés au cours de la dynamique de croissance : la partie souterraine (Hst) de la tige représente cependant une fraction importante de la hauteur totale (HTst). L'interaction hôte-cible x population d'*Orobanche* s'est davantage exprimée, notamment sur la hauteur totale et végétative. Mais un effet des populations demeure indécélable.

Après deux années de criblage (expérience 4a, 1990), les différences significatives entre ces mêmes populations d'*Orobanche* parasitant la fève ou le petit pois ne se sont pas davantage manifestées sur la hauteur moyenne de leur tige.

Mais ces différences sont significatives lorsque l'on considère la somme des hauteurs de toutes les tiges (hauteur moyenne x effectif des tiges) : on note, en effet, pour les hauteurs, totale et végétative, des populations, le même classement suivant :

OF = OPP > = OL > = OPC avec, respectivement :

1247 cm = 1134 cm > = 638 cm > = 403 cm et 628 cm = 590,1 cm > = 380,1 cm > = 221,6 cm.

L'effet crible n'est pas significatif sur ces hauteurs, qu'elles soient exprimées en tige moyenne, ou qu'elles correspondent à la somme des tiges.

1.4 - Structure des peuplements d'*Orobanche* : effectif et biomasse selon les stades phénologiques (tableaux 21 et 22, fig. 37 à 39)

En fin des expériences, nous avons étudié les variations des effectifs et des biomasses des individus aux différents stades phénologiques, puis évalué leur contribution à la constitution des peuplements finaux, et à l'élaboration de la biomasse totale finale.

A la récolte, outre les stades phénologiques définis précédemment chez les tiges émergées, nous avons distingué, au niveau des individus d'*Orobanches* souterraines (non émergées), les différents stades suivants :

- 1/ TUB1 : tubercule d'un diamètre < 0,5 cm ;
- 2/ TUB2 : tubercule d'un diamètre compris entre 0,5 cm et 1 cm ;
- 3/ BG1 : bourgeon avec tigelle < 1 cm ;
- 4/ BG2 : bourgeon avec tigelle comprise entre 1 et 2 cm ;
- 5/ VGst : individu souterrain avec tige > 2 cm.

En cas d'effectif réduit, certains de ces stades ont été regroupés :

- 1 et 2 forment le stade tubercule (TUB1 + 2).
- 3 et 4 formant le stade bourgeon (BG1 + 2).
- 1 à 5 formant le stade souterrain (TBV).

Nous distinguons également les biomasses totales et celles des différents organes de chaque partie (aérienne, souterraine ou végétative et reproductive) et nous les définirons plus loin.

1.4.1 - Effectifs à différents stades

Dans l'expérience 1 (1988) (tableaux 21 et 22), nous notons des effets significatifs (HS et THS) dus à l'hôte-cible et à l'hôte-source pour l'ensemble des stades phénologiques, à l'exception du stade VGst. L'interaction est surtout significative (HS) aux premiers stades souterrains (TUB1 et TUB2) ou aériens (VEG et DF) (tableau 21).

En revanche, les effets dus à l'année de récolte des populations d'*Orobanche* ou aux interactions avec l'hôte-cible ou l'hôte-source ne se sont exprimés à aucun stade.

Concernant les nombres d'individus aux stades TUB1 et TUB2 ou leur total (TUB1+2), les différences entre populations d'*Orobanche* sont plus importantes sur F1 que sur F2, F3 et PP en tant qu'hôtes-cibles : OL se distingue nettement de OF et OPP et de OPC (tableau 22).

Sur L et PC, les différences entre populations ne sont pas significatives.

Lorsque l'on considère le stade BG1 + 2, on constate un nombre d'individus :

- plus élevé sur F1 suivi de F2, F3 et OPP puis de L et enfin de PC, comme hôtes-cibles ;
- plus important chez OL suivi de OF et OPP puis d'OPC.

Ces classements sont identiques lorsque l'on considère l'ensemble des individus du stade TBV.

Quant aux stades phénologiques des tiges émergées, on observe :

- 1/ Concernant l'hôte-cible, que F1 présente le maximum d'individus, suivi de :
 - F2 et F3 puis de L, PP et PC au stade BF.
 - F2, F3, L, PP et PC au stade DF.
 - F2 et F3, puis de L, et enfin de PP et PC au stade PF.
- 2/ Concernant les populations, un maximum d'individus chez :
 - OL et OPP suivies de OF puis OPC au stade BF.
 - OL suivie de OPP puis de OF et OPC au stade DF.
 - OL, OPP, OF suivies de OPC au stade PFr.

Lorsque les effectifs des individus aux différents stades phénologiques sont exprimés en valeurs relatives (pourcentage du total), on retrouve généralement les effets précédents dus à l'hôte-cible, à l'hôte-source et à leur interaction. Celle-ci reste cependant plus importante lorsque l'on regroupe les individus souterrains ou les individus émergés (tous stades confondus) ou l'ensemble des deux.

A eux seuls, les individus souterrains représentent 60 à 100 % du total selon les traitements :

Concernant l'hôte-cible, on note que F1 (65,2 %) se démarque des autres (plus de 80 %).

Quant aux populations, OPP (80,7 %) se distingue nettement des autres populations (65 à 70 %). Cependant ces différences entre populations, nulles chez F2, F3 et PC, sont variables chez F1, L et PP avec les classements suivants :

OF = OL > = OPP > OPC pour F1.

OPC > = OF > = OL = OPP pour L.

OL = OPC > = OF = OPP pour PP.

Après une première année de criblage (expérience 3, 1989), les résultats ne montrent sur F1 comme hôte-cible aucun des effets précédemment notés et ces individus souterrains

représentent une fraction moindre (35 à 40 %). Ces effets ne se retrouvent pas davantage sur PP et la fraction représentée par les individus souterrains est plus réduite, mais plus variable entre traitements : (de 7 à 34 % entre hôtes-cribles, et de 2,5 à 30 % entre populations) (tableau 23).

En revanche, sur L comme hôte-cible, l'effet résiduel de l'hôte-crible se manifeste : F3, montrant la fraction la plus forte (87,5 %), diffère de tous les autres hôtes-cribles (moins de 50 %). Les différences entre populations demeurent non significatives (40 à 60 %).

Après deux années successives de criblage (expérience 4a, 1990), on note sur F1, comme hôte-cible, pour des individus souterrains, une fraction maximale chez L comme second-crible (39,5 %) et plus faible chez les autres seconds-cribles (moins de 20 %).

Concernant les populations d'*Orobanche*, on note également une fraction maximale chez OL (36,8 %) et moindre chez les autres (16,7 % à 19,2 %). Par contre, sur PP comme hôte-cible, la fraction maximale représentée par les individus souterrains est enregistrée sur OPC (24 %).

Par ailleurs, dans l'expérience 2 (1989) (tableaux 24 et 25), on constate :

- qu'un individu sur deux est souterrain chez OF, OL et OPP (42 à 55 %) et moins d'un individu sur cinq chez OPC (18 %) ;
- que les différences sont réduites entre hôtes-cribles : F1 (42 %) et F3 (51 %) ;
- que lorsqu'on compare les années de récolte des populations d'*Orobanche*, 42 % des individus sont souterrains pour la récolte de 1986 contre 100 % pour la récolte de 1987 ;
- que lorsque la date de semis de l'hôte varie, l'importance relative des individus souterrains reste la même (43 à 47,8 %).

Après la première année de criblage de ces mêmes populations (expérience 4b, 1990), on constate sur L, hôte-cible, qu'un individu sur trois et un individu sur deux n'émergent pas à la récolte, respectivement après criblage par F3 et par L. On note également beaucoup plus d'individus souterrains chez OF (50 %) que chez OL (28 %) et OPP (20 %) et OPC (20 %).

L'ensemble de ces résultats montre que le classement entre hôtes comme hôtes-cibles ne se retrouve pas chez les populations d'*Orobanche* qui en sont issues. Ces classements varient également, selon que l'on considère les individus souterrains ou les individus émergés. La discrimination entre hôtes-cibles sur la base de leur infectivité et la discrimination entre les populations d'*Orobanches* sur la base de leur capacité d'infection peut être faite précocement ou à la fin de l'expérience. Cependant, leurs niveaux potentiels respectifs d'infectivité et d'infection ne peuvent en aucun cas être évalués précocement.

Quant à l'évaluation à la récolte, elle ne peut se faire sans tenir compte des individus émergés et non émergés.

L'importante variabilité du rapport entre le nombre des individus d'*Orobanches* émergés et celui des individus non émergés rend leur utilisation limitée à des situations particulières. Ainsi, fréquemment utilisé dans cette étude du parasitisme (CUBERO, 1983), notamment pour des raisons de commodité, ces nombres d'individus émergés sont un critère peu pertinent (RADWAN et al., 1988 b). Ceci permet de mieux comprendre pourquoi la liaison de corrélation positive entre les deux effectifs établie par CUBERO (1983) semble très dépendante des conditions expérimentales.

L'analyse des biomasses et de leur importance relative chez ces deux catégories d'*Orobanches* permettra de mieux définir les limites de leur utilisation dans l'approche du parasitisme.

1.4.2 - Biomasses

Nous définissons les différentes biomasses d'*Orobanches* considérées comme suit :

- 1/ MSV_{em} : matière sèche végétative des tiges et bractées des individus émergés.
- 2/ MSR_{em} : matière sèche reproductive des pétales, capsules et grains.
- 3/ MSA_{em} : matière sèche aérienne végétative et reproductive des individus émergés
= 1 + 2.
- 4/ $MSST$: matière sèche souterraine des individus émergés.
- 5/ $MSTA_{em}$: matière sèche souterraine et aérienne des individus émergés = 3 + 4.
- 6/ $MSTBV$: matière sèche totale des individus non émergés : tubercules + bourgeons.
- 7/ $MSOST$: matière sèche totale souterraine des individus émergés et non émergés =
4 + 6.
- 8/ $MSOT$: matière sèche totale des *Orobanches* émergées et non émergées.

D'une façon générale, on retrouve sur les biomasses totale, végétative et reproductive des individus d'*Orobanche* les mêmes effets que précédemment constatés sur leurs effectifs. Ces effets se sont manifestés sur les biomasses lorsqu'elles sont exprimées, en valeur absolue ou relative, par pot ou par individu moyen d'*Orobanche*, et en considérant séparément les stades phénologiques ou en les regroupant.

Concernant les différences entre hôtes-cibles, on note, entre ces derniers, des variations de classements par rapport à ceux enregistrés sur les effectifs, selon les stades ou groupes de stades phénologiques :

- on retrouve les mêmes classements pour les stades TUB1, BG1, BG2 et BG1+2. Il y a moins de groupes pour les stades TUB2 et TUB1+2 ;

- on note également moins de groupes homogènes d'hôtes-cribles (2, rarement 3) aux stades BF, DF et PFr, séparés ou regroupés : pour ces derniers, on observe les mêmes classements entre hôtes-cibles pour les deux biomasses MSV_{em} et MSR_{em} .

Ramenée à une tige moyenne d'*Orobanche*, la variation entre hôtes-cibles est plus grande, mais avec une distinction moins franche entre les différents groupes pour MSA_{em} . Par contre, pour MSTBV, on note une plus nette séparation des groupes (tableau 22).

Dans tous les cas, les variations, lorsqu'elles existent, se manifestent entre groupes intermédiaires d'hôtes-cibles. F1 montre toujours des valeurs maximales et PC des valeurs minimales, excepté pour les individus souterrains dont la biomasse maximale est enregistrée sur L comme hôte-cible, alors qu'elle montrait pourtant un nombre minimum d'individus. Mis à part le cas de L, l'effet densité (nombre total d'*Orobanches* émergées ou souterraines) ne semble pas jouer de façon significative sur la croissance en biomasse de l'individu moyen de ces deux catégories.

Cependant, en valeurs relatives, l'importance de la contribution des individus souterrains à la formation de la biomasse totale est plus faible par rapport à sa contribution à l'effectif total (65 à 100 %) mais varie également selon l'hôte-cible :

- d'environ 30 % chez F1, F2, F3, elle représente plus de 70 % chez L (67,7 %), PP (76 %) et PC (100 %) ;
- elle peut également varier pour un hôte donné selon la population d'*Orobanche* : cette contribution à la biomasse totale, identique entre populations sur F2 et F3 (73,9 %) varie sur les autres hôtes : sur F1, OPC (34 %) se distingue de OF et OPP (78 et 81,7 %) et de OL (67 %). Mais sur L, OPC (100 %) diffère de OL (89,4 %) et de OF (84,8 %) et OPP (70 %). OPP (100 %) diffère seule des autres (0 %) sur PC.

Après un premier criblage de ces mêmes populations parasitant F, nous ne notons aucun effet significatif de l'hôte-crible (HC_{gg}) ni sur les matières sèches : MSOT, MSTBV, MSA_{em} , MSV_{em} , MSR_{em} , ni sur leur répartition (tableau 23).

De même, nous n'observons des différences significatives entre populations que sur MSR_{em} et la part qu'elle représente dans MSA_{em} : OL produit plus de biomasse MSR_{em} que OF, OL et OPP, mais la fraction représentée par cette biomasse n'est que légèrement supérieure chez OL par rapport à OF, OPP et OPC. Cette fraction est cependant très faible (moins de 10 %).

La fraction représentée par MSTBV dans MSOT est d'environ 25 % alors que deux individus sur cinq étaient souterrains. Ces valeurs sur l'hôte-cible F montrent donc une diminution par rapport aux valeurs enregistrées avant le criblage.

Sur PP, on observe des différences entre hôtes-cribles sur les seules biomasses MSOT, MSA_{em} et MSR_{em} . Mais, pour celles-ci, seul PC montre une supériorité par rapport à tous les autres hôtes-cribles. Concernant les individus souterrains sur PP, leur contribution à la biomasse totale est légèrement plus faible (12,5 à 22,9 %) que leur contribution à l'effectif total (2,5 à 30 %).

Sur L, les différences dues aux populations d'*Orobanche* ne se sont pas davantage exprimées. Seul un léger effet de l'hôte-crible est observé sur la fraction représentée par MTBV dans MSOT. Cette fraction est plus importante après criblage par F3 (88 %) par rapport aux autres hôtes-cribles (moins de 40 %).

Lorsque ces populations, après deux criblages successifs (expérience 4a, 1990) parasitent L, on n'observe plus d'effet cribleur de l'hôte ($HC_{89} = L$ ou PP), mais on enregistre des différences significatives entre les populations d'*Orobanche* = OF, OL et OP montrent une supériorité systématique par rapport à OPC, pour toutes les biomasses MSOT, MSTBV, MSA_{em} , MSV_{em} et MSR_{em} . Les différences entre OF, OL et OPP ne sont pas significatives. La fraction de MSOT représentée par MTBV demeure importante (35 à 45 %) même après les deux criblages.

Par ailleurs, dans l'expérience 3 (1989) l'effet hôte-cible s'exprime seulement sur MSOT et MSA_{em} , plus importantes sur F1 que sur F3.

Quant aux différences entre populations d'*Orobanche*, elles sont significatives pour MSOST et MSA_{em} , et également pour $MSST_{em}$ et MSTBV.

- Pour MSOST avec OF = OL > = OPP > = OPC
- Pour MSA_{em} avec OL > = OF = OPP > = OPC
- Pour $MSST_{em}$ avec OL > = OF = OPP > OPC
- Pour MSTBV avec OF = OL = OPP > OPC

Exceptée $MSST_{em}$, on note également sur ces mêmes biomasses, des différences selon l'année de récolte des populations d'*Orobanche* : ces biomasses sont toutes plus importantes pour les récoltes de 1986 par rapport à celles de 1987. Par contre au cours de ces années, lorsque la date de semis de l'hôte-source sur lequel on a récolté l'*Orobanche* varie, elle n'entraîne aucun effet significatif sur aucune des biomasses. Leur importance relative n'est influencée par aucun des facteurs ci-dessus, à l'exception de la fraction représentée par MSTBV. Pour celle-ci, OPP (25,6 %) se démarque nettement des autres (moins de 10 %). Cependant, lorsque l'on considère MSOST ($MSTBV + MSST_{em}$) la fraction qu'elle représente devient plus importante (38 à 62 %). Ce résultat confirme de nouveau l'importance des parties souterraines chez les *Orobanches* dans l'approche du parasitisme.

Après un premier criblage des populations précédentes (tableau 26, expérience 4b, 1990) lorsque celles-ci parasitent F1, on n'observe aucun effet, ni de l'hôte-crible (F1, PP)

ni de la date de semis de l'hôte-source. Seules sont observées des différences entre populations d'*Orobanche*, mais seulement sur MSOT : $OF \geq OL = OPP \geq OPC$. La part de MSTBV dans MSOT demeure importante (48 à 61 %).

Sur PP comme hôte-cible, l'effet crible de l'hôte ne se manifeste pas davantage, ni sur les biomasses produites, ni sur leur importance relative. L'effet de la date de semis de l'hôte-source s'exprime seulement sur les fractions représentées par MSV_{em} , MSR_{em} et la partie grain des individus. Mais on observe des effets très marqués des populations d'*Orobanche* (THS) et de leur interaction avec la date de semis de l'hôte-source (HS à THS) sur MSOT, et sur l'importance relative de toutes les biomasses différentielles, exceptée la fraction représentée par MSTBV : celle-ci est toutefois importante (50 % de MSOT).

Concernant les fractions des différentes biomasses des individus émergés, seule OPC se démarque des autres populations et seul le semis précoce diffère des semis tardif et intermédiaire.

Sur MSOT, on note en général que $OL > OPP = OF > OPC$, mais ce classement change selon l'hôte-crible (interaction significative).

Les différences entre populations sont particulièrement importantes après l'effet crible de PP et de PC.

Enfin, sur L comme hôte-cible, on observe des résultats différents voire inversés par rapport aux précédents. L'effet de l'hôte-crible est toujours absent, mais également celui de la date de semis de l'hôte-source. Les deux effets se sont manifestés seulement sur la fraction de MSTBV, et, à travers leurs interactions respectives avec les populations, cette fraction varie de 0 à 80 %.

Par contre, les différences sont significatives sur les biomasses MSOT, MSA_{em} avec les classements respectifs suivants :

$$OF > OL = OPC > OPP \text{ et } OF > OL = OPP = OPC.$$

1.5 - Conclusion

Concernant donc la croissance en hauteur de la tige aérienne, chez les *Orobanches* émergées, nous pouvons émettre les conclusions suivantes :

- Les différences nettes observées entre les populations d'*Orobanche*, quant à l'émergence des tiges et à la réalisation des stades phénologiques, ne se sont pas exprimées de façon aussi claire au niveau de la croissance en hauteur de la tige moyenne (ni sur la hauteur totale, ni sur les hauteurs végétative et reproductive).
- Sur la hauteur de la tige moyenne (notamment la hauteur totale) seules les différences dues à l'effet de l'hôte-cible se sont révélées importantes, traduisant alors un effet davantage trophique que génétique.

- Il convient de remarquer qu'en valeurs absolues, les hauteurs des tiges sont très faibles : en effet, la hauteur moyenne maximale enregistrée ne dépasse pas 20 cm pendant la période de contrôle. La croissance s'est également déroulée pendant une courte durée (moins de deux mois) au cours de laquelle l'émergence a continué

Au niveau des biomasses et de leurs importances relatives, nous pouvons conclure que :

- les effets des populations d'*Orobanche* et de l'hôte-cible se sont différemment exprimés sur les diverses biomasses et sur leurs importances relatives ;
- la fraction représentée par les individus souterrains peut varier tout en restant d'un niveau toujours élevé ;
- ces résultats s'expliquent moins par l'effet crible de l'hôte (rarement significatif) que par la densité d'infestation (quatre fois moins importante parfois) et les conditions expérimentales, notamment hydriques (humidité des pots maintenue voisine de celle de la capacité au champ). Ces conditions ont en effet permis la production d'une biomasse plus importante.

Ces résultats renforcent les conclusions précédentes sur les individus émergés et/ou non émergés quant à leur prise en compte dans l'étude du parasitisme.

Il est clair que, de par leur importance, les biomasses souterraines doivent être prises en considération, les individus émergés n'exprimant qu'en partie le potentiel biologique du parasite.

2 - Manifestations chez l'hôte

2.1 - Dynamique de la morphogénèse

Dans ce chapitre, il s'agit d'analyser, chez l'hôte, les manifestations dues au parasitisme, d'une part, et de les comparer aux manifestations dues à la compétition intraspécifique (hôte-hôte) d'autre part. Ces manifestations seront étudiées sur la biomasse et sa répartition entre différentes parties de la plante à la fin des expériences, chez tous les hôtes-cibles. Les études porteront également sur la dynamique de croissance des différents modules (tiges) et métamères (feuilles) ainsi que sur la dynamique de chute des feuilles, en particulier chez les trois sous-espèces de *Vicia faba* L. (*major*, *equina* et *minor*) dans l'expérience 1 (1988).

2.1.1 - Morphologie de l'hôte : émission des tiges et des feuilles et croissance en hauteur

Baguée dès son émergence, chaque tige a fait l'objet d'un suivi au cours de sa croissance. Nous avons noté le nombre de feuilles, mesuré la hauteur totale (du sol à l'apex

ou du point d'attache à l'apex) et les longueurs des entre-nœuds. A chaque contrôle, on a noté également le nombre d'organes reproducteurs (boutons floraux, fleurs, gousses) et végétatifs (folioles) présents ou détachés à chaque nœud. L'état de sénescence des folioles est également apprécié sur une échelle allant de zéro (folioles de couleur vert foncé) à cinq (folioles totalement jaunes ou desséchées).

Une tige est considérée présente lorsque, à la base de la feuille, le bourgeon est visible à l'oeil nu. De même, une feuille est considérée émise dès lors que les deux premières folioles sont visibles et distinctes du "bouquet apical". Pour éviter la perturbation de la croissance, les jeunes feuilles figurant sur ce bouquet ne sont pas considérées comme émises. Avant son développement complet, la feuille émise est exprimée en fraction de la feuille "soeur aînée" immédiate (MASLES-MEYNARD, 1982).

Le rang des feuilles est noté de 1 à n, de la base vers l'apex. Enfin, nous caractérisons les tiges par rapport au rang de la feuille sur la tige-mère dont elles sont issues et nous distinguons les différentes tiges suivantes :

- TP : tige principale issue directement de la graine
- Ti : tige primaire issue directement de TP
- Tij : tige secondaire issue directement de Ti
- Tijk : tige tertiaire issue directement de Tij.

Les indices s'interprètent ainsi :

- L'indice i prend les valeurs suivantes : $i = -1, 0, 1, 2, \dots, n$. Les valeurs de i de 1, 2, ... à n correspondent respectivement à la première, deuxième... à la i ème feuille sur TP. Les valeurs 0 et -1 correspondent aux tiges émises sur TP immédiatement plus bas que la première feuille, sur la portion souterraine de la tige principale, comprise entre la graine et la première feuille vraie, probablement au niveau des feuilles cotylédonnaires. Notons que ces deux derniers types (T0 et T-1) ne se manifestent que rarement chez *Vicia faba* L., notamment en conditions de dates de semis très tardives (BOUHATOUS, 1979), ce qui est le cas dans cette expérience (semis réalisé le 22 février). Les tiges sont repérées à partir de la première feuille vraie, car celle-ci présente l'avantage de rester attachée à la TP bien après sa sénescence et même son dessèchement.
- Les indices j et k présentent la même signification que $i = 1, 2, 3, \dots, n$, mais sont considérés respectivement par rapport à T_i et T_{ij} .

2.1.1.1 - Dynamique d'apparition des différentes catégories de tiges chez la plante moyenne

* *Tiges primaires* (T_i) (fig. 40)

Sur ces tiges, les différences entre hôtes-cibles se sont manifestées relativement tôt (premier contrôle), puis augmentent au fur et à mesure du cycle, pour s'inverser à la fin de

celui-ci : on note en effet les classements successifs suivants : $F3 > F2 = F1$ puis $F1 > = F2 > = F3$ et enfin $F2 = F3 > F1$.

Cependant une interaction hôtes-cibles-populations d'*Orobanche* ou avec les densités de peuplement s'est manifestée, mais vers la fin du cycle seulement.

Le nombre de tiges primaires présente une décroissance chez F1 parasitée par OPP, OL et OF vers la fin du cycle, alors que ce nombre plafonne pour les trois densités et OPC.

Ce plafonnement est observé chez F2 pour tous les traitements. Lorsque F2 est parasitée par OF et OL, elle produit quatre fois moins de tiges que lorsqu'elle est parasitée par OPP ou OPC.

Par contre, chez F3, on enregistre surtout un effet dépressif à densité forte et une tendance à la décroissance pour les populations d'*Orobanche*.

Cette décroissance du nombre de tiges primaires notée chez F1 et F3 s'expliquerait par une sénescence, puis une décomposition précoce et rapide des tiges, accentuée par le parasitisme.

* *Tiges secondaires* (Tij) (fig. 41)

On note un effet densité de peuplement plus prononcé qui se manifeste tôt chez F2 et F3. A densité forte (D8), les trois hôtes émettent moins de tiges secondaires qu'à densité faible. A densité moyenne, ils montrent un comportement différent : F1 se ramifie autant à D2 qu'à D4, et F2 autant à D4 qu'à D8, alors que F3 se ramifie à D4 en nombre intermédiaire entre D2 et D8.

Parasitée, F1 se ramifie comme à D8, et deux fois moins qu'à D2 et D4 quelle que soit la population d'*Orobanche*. Par contre, F2 ne montre pas de réduction significative de Tij sous l'effet du parasitisme, probablement en raison de la compétition intraspécifique forte dès la densité moyenne D4.

Par rapport à cette dernière densité, on note même une légère stimulation en conditions de parasitisme mais le nombre de tiges produit reste inférieur à celui réalisé à D2. Cette stimulation est encore plus accentuée chez F3. Le comportement des trois hôtes diffère selon les conditions de compétition intraspécifique, mais également vis à vis des populations du parasite : on note en effet que les Tij sont émises en même temps pour les trois densités et deux semaines plus tard qu'en conditions du parasitisme chez F1. Par contre, les Tij sont émises deux semaines plus tard à densité forte D8 chez F2 et simultanément en conditions de parasitisme et de compétition intraspécifique pour F3.

* *Tiges tertiaires* (Tijk) (fig. 42)

Émises quatre à six semaines plus tard que les Ti et Tij, les Tijk présentent des différences encore plus importantes que les précédentes : F1, soumise à une densité forte (D8) émet nettement moins de Tijk (une par plante) que lorsqu'elle est observée à D2 ou à D4. En conditions de parasitisme, elle ne produit aucune tige tertiaire.

Par contre, chez F2 dans ces mêmes conditions, on enregistre une production de Tijk, mais inférieure à celle obtenue à D4, celle-ci étant comprise entre un maximum produit à D2 et un minimum à D8. Toutefois, les différences entre populations d'*Orobanche* sont faibles.

F3 montre une situation identique à celle de F2, sauf en conditions de parasitisme par OF, où elle ne produit pas de Tijk.

Chez F2 parasitée, on note également l'apparition tardive des Tijk : deux semaines plus tard qu'en peuplement pur et deux semaines plus tôt chez F1 parasitée. Chez ces deux hôtes, la production en Tijk plafonne deux semaines après la première émission, alors qu'elle se poursuit chez F3.

2.1.1.2 - Croissance des tiges primaires (Ti) : émission des feuilles et croissance en hauteur

* *Tige principale* (TP) (fig. 43, 44)

En début de croissance, on observe, notamment chez F1 et F2 conduites à D8, une hauteur légèrement supérieure probablement induite par un effet d'étiollement et donc par une compétition précoce vis à vis de la lumière. Puis, les différences entre traitements s'expriment plus tard, en fin de végétation, mais restent généralement faibles chez les trois hôtes. Concernant le nombre de feuilles, c'est vers la fin du cycle seulement que les différences commencent à s'exprimer, mais faiblement entre traitements à l'exception de F3. La TP de cet hôte montre en effet un nombre de feuilles plus faible à D8 par rapport aux autres traitements, durant toute la croissance (figure 4a).

Ces résultats concordent avec ceux que nous avons précédemment montrés sur la croissance de TP en conditions de parasitisme au champ (partie I : résultats).

* *Tige T-1* (fig. 43, 44)

Par rapport à TP, on observe sur T-1 des différences qui s'expriment plus tôt et vont croissant dans le temps.

Chez F1, ces tiges développent, un nombre de feuilles plus faible à D8 qu'à D2 et D4 et lorsqu'il y a parasitisme par OL, et légèrement plus élevé lorsque F1 est parasitée par OPP et OF.

Chez F3, le nombre de feuilles sur T-1 est également plus faible à D8, maximal à D2 et D4 et intermédiaire en conditions de parasitisme, et sans différences significatives entre populations.

Chez les deux hôtes F1 et F3, l'effet parasitisme est moins prononcé que celui de la compétition intraspécifique (D8).

Chez F2, les différences se sont faiblement exprimées entre traitements.

A densité forte (D8), F1 produit des T-1 plus courtes qu'à D2 et D4, et plus hautes lorsqu'elle est parasitée par OP ou OF. Ces tiges sont aussi hautes qu'à D2 et D4 lorsque F1 est parasitée par OL.

Chez F2, les tiges T-1, de même taille à D8 et D4, sont plus hautes en D2 et moyennes dans toutes conditions de parasitisme.

Par contre, chez F3, on observe des tiges plus hautes à D4 qu'à D2 et D8. Par rapport à D4, leur hauteur est légèrement réduite par le parasitisme.

L'inversion entre D2 et D4 suggère l'intervention de facteurs autres que la densité numérique, telle la compétition intraplante consécutive à la vigueur de développement.

*** Tige T0 (fig. 45, 46)**

On retrouve des différences similaires à celles observées sur T-1.

F1 montre un nombre de feuilles minimal à D8 mais maximal à D2. Par contre, chez F2, on enregistre sur T0 un nombre de feuilles minimal à D4 et maximal à D2 alors que ces nombres étaient respectivement maximal et moyen sur T-1.

Cette inversion entre T0 et T-1 est également observée chez F3.

Concernant la croissance en hauteur de T0, on retrouve, chez tous les hôtes, des classements similaires à ceux précédemment notés entre traitements, mais avec des différences plus marquées. L'effet du parasitisme, plus sévère que sur le nombre de feuilles, varie selon l'hôte : par rapport à D4, OF et OL provoquent une réduction de la hauteur de T0, aussi importante, sinon plus qu'en D8, lorsqu'elles parasitent F1. Par contre, elles provoquent une augmentation plus importante chez F3 et moyenne chez F2. Entre ces deux hôtes, les classements entre OF, OL et OPP sont totalement inversés.

*** Tiges T1 (fig. 45, 46)**

Chez F1, T1 porte un nombre de feuilles plus élevé à densité faible (D2) et moyenne (D4) qu'à densité forte (D8). Parasitée par OL ou OPC, T1 émet aussi peu de feuilles qu'à D8. OPP ou OF accentuent encore davantage cette réduction.

Chez F2, T1 développe plus de feuilles à D2 qu'à D8 et D4. En conditions de parasitisme, OL entraîne une forte dépression, au moins égale à celle enregistrée à D8. Quant à OPP et OPC, elles induisent une certaine augmentation du nombre de feuilles par rapport à D4.

Chez F3, les différences sont moins accentuées, mais on peut noter, par rapport à F2 et F1, le même classement entre densités.

Ce classement s'inverse, à la fois entre populations selon l'hôte, et, par rapport aux densités de peuplements non parasités.

Concernant la croissance en hauteur de T1, on observe une réponse similaire à celle pour le nombre de feuilles produites.

Chez F1, on note cependant une hauteur plus réduite, notamment à D2 (minimale) et pour OPC. Cette réduction à D2 est également plus importante chez F2. On observe également que, parmi les populations, c'est OL qui exerce sur la croissance en hauteur de T1 l'effet le plus dépressif chez F2 et le moins dépressif sur F1 et F3.

*** Tige T2 (fig. 47, 48)**

Les différences observées entre traitements sont encore plus importantes et s'expriment plus tôt que sur les tiges précédentes.

La production de feuilles, lente puis rapide, plafonne au même moment pour tous les traitements, sauf chez F1 à D2 et chez F3, à D8 ou parasité par OPC. F1 montre une progression et F3 une forte reprise après un bref arrêt. Chez les trois hôtes (F1, F2, F3), on note également une hauteur de T2 maximale à D2, mais minimale à D4, pour un nombre de feuilles pourtant à peine inférieur (chez F1 et F3) et même égal (chez F2) à celui noté à D2.

Par ailleurs, on note que lorsque la production de feuilles est en phase accélérée, la croissance en hauteur est lente ; la croissance s'accélère lorsque la production des feuilles ralentit ou plafonne, sauf à D2 chez F1, et à D2 et OPC chez F3, où les progressions sont simultanées.

Comme pour T1, on observe pour T2 un croisement entre les courbes au cours de leur croissance. Ce croisement, très peu fréquent pour le nombre de feuilles, est plus marqué pour la croissance en hauteur, notamment chez F1 et F3, et davantage entre populations du parasite qu'entre densités de l'hôte.

Ce résultat indique une réponse de la plante moins plastique pour le nombre de feuilles que pour la croissance en hauteur. Les deux phénomènes se succèdent dans le temps : production des feuilles d'abord, et donc des entre-noeuds, croissance et allongement de ces derniers ensuite. Cette succession semble bien moins stricte chez les tiges précédentes (T1, T0, T-1) où, au contraire, nous avons noté, dans la majorité des cas, une progression légèrement décalée de la production de feuilles et de la croissance en hauteur.

*** Tige T3 (fig. 47, 48)**

Quasiment absente chez F2, T3 montre de grandes variations entre traitements chez F1 et F3. Par rapport aux précédentes tiges, émises très tôt au début du cycle (dès la première observation) T3 apparaît quatre à cinq semaines plus tard.

Chez F1, T3 est absente pour OL, OF et D8. Elle produit une ou deux feuilles au maximum aux densités D2 et D4, respectivement, et en conditions de parasitisme par OF, OPP ou OPC. Les hauteurs de la tige correspondante sont très réduites chez OP et OPC (moins de 1 cm) et réduites chez D2 et D4 (moins de 3 cm).

Par contre, chez F3, cette tige est absente pour OPP et OF et porte un nombre maximum de feuilles variant de 1 (OL) à 5 feuilles (D2), avec, entre ces deux valeurs,

celles de D4, OPC et OF. On note une hauteur maximale en D2 (5 cm), moyenne en D4 et OF (3 cm) et enfin très faible en OPC et OL (< 1 cm).

On observe également sur T3 la même relation entre croissance en hauteur et production-nombre de feuilles dans le temps que chez T2.

* Tige T4 (fig. 49)

Contrairement à T3, T4, pourtant plus jeune, est plus fréquente chez tous les hôtes, et produit presque autant de feuilles que T3.

Chez F1, T4 émet de 1 feuille (OPP, D8, D4, D2) à deux feuilles (OL, OF). Chez F2 et F3, on note un minimum de feuilles en D8 (moins d'une feuille) mais un maximum en D2 (quatre feuilles) chez F2 et en conditions de parasitisme chez F3 (deux feuilles).

Chez les trois hôtes, T4 est donc plus affectée en conditions de compétition (D8) qu'en conditions de parasitisme. Celui-ci s'exerce cependant différemment selon l'hôte et les populations. Le classement des *Orobanches* varie en effet selon qu'elles parasitent F1, F2 ou F3.

2.1.2 - Dynamique de la chute des folioles : nombre et biomasse

L'évolution des nombres des folioles détachées et leurs biomasses a été déterminée au niveau de la plante moyenne. Les résultats cumulés d'une observation sur la suivante sont traités par l'analyse de variance et représentés sur des courbes en fonction du temps (fig. 50a et 50b).

2.1.2.1 - Nombre de folioles détachées (tableau 27, fig. 50 a)

Sur les nombres cumulés, les différences se sont exprimées seulement à la fin du cycle (15-28 juin) entre les hôtes (S). Par contre, elles se sont manifestées plus tôt (29 mai) sous les effets de la densité de peuplement et du parasitisme (HS et THS). L'interaction entre ces deux facteurs n'est pas significative ($P > 0,05$).

F1 et F2 perdent moins de folioles que F3 pendant toute la durée de la chute. Au début de celle-ci, en situation de parasitisme, la perte, si elle est identique pour toutes les populations à celle causée à faible densité (D2), est par contre plus sévère qu'à D8 et intermédiaire à D4.

Plus tard, en conditions de parasitisme, les plantes perdent progressivement de moins en moins de folioles par rapport à D2 dont la perte est maximale, avant d'atteindre le niveau final minimum enregistré à D8. Les différences entre populations sont significatives pendant une courte phase seulement (du 15 au 22 juin) : OL provoque chez les plantes moins de pertes que OF, OPP et OPC.

2.1.2.2 - Biomasse des folioles détachées (tableau 27, fig. 50b)

Sur celle-ci, on retrouve les effets précédemment notés sur le nombre cumulé de folioles détachées, concernant l'hôte et les populations d'*Orobanche*. Mais à la fin de la chute, l'interaction est significative alors que les effets simples respectifs se sont exprimés plutôt au début du contrôle (2-7 juin). C'est à ce même moment que les différences entre hôtes se sont manifestées sur la biomasse des folioles détachées alors que, concernant leurs nombres, elles se sont exprimées à la fin du contrôle (15-28 juin).

La biomasse cumulée des folioles détachées est plus importante chez F1 pour un nombre moindre de folioles. La perte en biomasse est plus importante pour D2, OPP et OPC, suivies de OF, OL et D4, puis de D8.

Ces classements changent ensuite selon l'hôte : en D2, on enregistre une perte en biomasse systématiquement plus élevée chez F2, plus faible chez F3 et moyenne chez F1. Pour chacun de ces hôtes, la perte en D8 est plus faible qu'en D2 et les pertes enregistrées par OF, OL, OPP et OPC, similaires, sont intermédiaires entre D2 et D8.

En termes de biomasses et de nombre de folioles détachées, nous observons qu'en situation de parasitisme (4 plantes/pot), les plantes semblent perdre autant de folioles qu'en situation de compétition moyenne (D4 = 4 plantes/pot), ou faible (D2 = 2 plantes/pot), mais davantage qu'en situation de très forte compétition (D8 = 8 plantes/pot).

Il s'agit là d'un paradoxe apparent : en effet, la perte relative en folioles (en pourcentage des folioles formées), montrerait des résultats totalement inversés, puisque le nombre final de folioles formées et leurs biomasses sont nettement plus faibles en D8 qu'en conditions de parasitisme, alors qu'ils sont maximaux en D2.

Ces différences s'expliquent donc bien par les résultats observés précédemment sur les productions de tiges et de feuilles de la plante (voir plus haut), et sont en liaison avec la densité numérique pondérée par la vigueur de la plante, ou densité biologique (ROTILI et ZANNONE, 1971).

2.1.3 - Conclusion

Ces résultats permettent de conclure ce qui suit :

- Les effets de compétition et de parasitisme s'exercent davantage sur l'émergence de Tij et Tijk que sur celle de Ti, en raison notamment des dates d'émissions respectives décalées par rapport à l'installation de la compétition et du parasitisme.
- Ces mêmes effets se retrouvent sur l'émergence des feuilles ou la croissance en hauteur des Ti et ce, d'autant plus qu'elles sont jeunes ou en fin de croissance.
- La réponse à la compétition intraspécifique et au parasitisme varie d'un hôte à l'autre. Pour un hôte donné, cette réponse diffère selon la population d'*Orobanche*,

mais également avec la densité de peuplement. Pour certaines populations, l'effet du parasitisme peut être plus dépressif qu'en compétition intraspécifique à la plus forte densité (D8). L'effet stimulant parfois constaté du parasitisme ne compense que très rarement l'avantage obtenu en condition de compétition intraspécifique faible (D2).

- La compétition intraspécifique, plus précoce et souvent plus prononcée que le parasitisme, se manifeste entre voisins à deux niveaux :

- racinaire (minéraux et eau) ;
- aérien (lumière essentiellement).

Par contre, dans le cas d'une plante parasitée, l'interférence se fait essentiellement au sein de la plante-hôte entre celle-ci et le parasite. Si l'effet de voisinage qui s'exprime directement par la concurrence au niveau du milieu (racinaire ou aérien) et si le parasitisme qui intervient essentiellement sur la plante-hôte peuvent induire les mêmes réponses, les processus impliqués sont par contre différents.

- Le parasite induirait :

- par son *effet de puits "externe"* (TER BORG, 1986a) une stimulation de la photosynthèse de la plante-hôte, mais seulement jusqu'à une certaine limite, fonction de l'effet "puits" et de l'âge de l'hôte (effet stimulant du parasitisme). Cette possibilité de stimulation de la photosynthèse est exclue en cas de compétition intraspécifique puisque, dans cette situation, la lumière est limitante, à la fois par l'ombrage et par la réduction des capteurs (nombre de feuilles et de tiges). Par contre, l'ombrage dû au parasite est quasiment absent et les capteurs sont moins affectés ;

- une dépression au-delà de la limite évoquée précédemment (REID, 1987), ainsi que nous l'avons vu dans la première partie (effet dépressif du parasitisme) : évaluée à 50 individus par plante-hôte chez le sorgho parasité par *Striga* (REID, 1987), cette limite reste à déterminer dans les associations hôte-*Orobanche*.

* La contribution directe des tiges à la production finale de la plante-mère est d'autant plus faible qu'elles sont jeunes (BOUHATOUS, 1979), mais elles peuvent y contribuer indirectement :

- par leur place dans la structure architecturale de la plante pour l'exploitation du milieu, notamment aérien (GOSSE et al., 1984, 1988) ;

- par les transferts d'assimilats qui s'effectuent à partir de ces tiges jeunes vers les puits des tiges plus âgées (CHAFAI et al., 1988 ; LAUER et SIMMONS, 1985, 1988, sur orge ; DURU et LANGLET, 1989, sur dactyle et luzerne ; SIMON et al., 1989, sur trèfle ; DUFOUR et al., 1989, sur luzerne). Ces tiges effectueraient également un transfert vers le parasite. Mais ce transfert se ferait-il à partir des *Orobanches* aux stades jeunes (tubercules, bourgeons...) vers leurs aînées ?

* Les ralentissements, les dépressions ou les stimulations constatées sur la production de feuilles ou sur la croissance en hauteur, tantôt sur une tige, tantôt sur une

autre, traduisent un effet de filiation des "tiges-soeurs" $Ti-1$ et $Ti+1$ notamment par rapport à Ti . Cet effet de filiation de Ti varie selon sa présence ou son absence et selon la vigueur de son développement (hauteur, feuilles, âge, position dans le couvert).

* Enfin, concernant les résultats obtenus notamment en situation de compétition intraspécifique, on note une concordance avec ceux obtenus sur trèfle (MAITRE et al., 1985 a, 1985 b ; JACQUARD et al., 1987 ; EVANS et TURKINGTON, 1988 ; SIMON et al., 1989), sur luzerne (DURU et LANGLET, 1988, 1989) ou sur soja (BUIS et al., 1987). Ils sont également à rapprocher de ceux rapportés sur le brome en condition de forte densité de peuplement (JACQUARD, 1984 ; MACK et PYKE, 1984 ; GARNIER et ROY, 1988), mais surtout de ceux obtenus sur *Vicia faba* L. (MOREL-FOURRIER, 1986). Celui-ci rapporte qu'en conditions contrôlées, la vitesse d'allongement de la tige se trouve matérialisé en fin de croissance dans la longueur des entre-noeuds.

2.2 - Productions finales chez la plante-hôte : biomasses et nombre d'organes

A la fin des expériences, comme chez l'*Orobanche*, nous avons déterminé les biomasses de la plante-hôte et de ses différents organes ; nous avons également compté et mesuré leur nombre et mesuré leurs tailles.

Dans certaines expériences, les biomasses racinaires ont été pesées séparément : pivot (RP), racines secondaires (RS), ou en totalité (RT). De même, chez certains hôtes, fève et pois notamment, nous avons distingué au sein de la plante, les productions de la tige principale de celles des tiges "primaires" (Ti), "secondaires" (Tij), ou "tertiaires" ($Tijk$) regroupées ensemble.

Les résultats ont ensuite été traités par l'analyse de variance et les moyennes classées selon NEWMAN-KEULS. Concernant cette analyse de variance, il convient de préciser la démarche adoptée pour traiter certaines données, notamment celles des expériences portant sur les effets comparés des manifestations dues au parasitisme et à la compétition intraspécifique.

En effet, en situation :

* de compétition intraspécifique, un seul facteur est testé : la densité de peuplement (D2, D4, D8) ;

* de parasitisme, nous testons, selon l'expérience, les deux ou trois des facteurs suivants :

- populations d'*Orobanche* (quatre définies selon l'hôte sur lequel étaient récoltées leurs semences (hôte-source = HS) ;
- années de récolte (deux) pendant lesquelles la récolte de ces semences a été effectuée ;
- dates de semis de l'hôte-source (trois) au cours des deux campagnes 1985-86 et 1986-87 ;

- hôte-crible (deux à cinq).

Pour un tel dispositif, les résultats peuvent être traités, notamment :

* en analysant séparément, puis en comparant :

- l'effet densité par l'analyse de variance à un facteur de variation ;

- l'effet parasitisme par l'analyse de variance à deux ou trois facteurs de variation ;

* en analysant, pour chaque année de récolte et chaque date de semis (soit six cas)

et/ou pour chaque hôte-crible :

- l'effet parasitisme-densité (ORDI) par une analyse de variance à un facteur et à sept niveaux (quatre populations = OF, OP, OL, OPC et trois densités D2, D4, D8).

Ces deux méthodes comportant un nombre important d'analyses et de couples de situations à comparer, ce qui rend fastidieuse l'étude des résultats, nous avons donc opté pour la méthode d'analyse intermédiaire suivante :

- on envisage d'abord l'effet séparé du parasitisme selon l'analyse de variance à deux ou trois facteurs. Elle montre un effet "année" et un effet "date de semis" ou "hôte-cribleur" faibles dans les rares cas où ils se sont manifestés. Ceci a permis de ne considérer que les populations d'*Orobanche* comme cause de parasitisme (donc un seul facteur). Les nouvelles valeurs attribuées aux populations sont leurs valeurs moyennes sur les deux années et les trois dates de semis ;

- on s'intéresse alors à l'effet parasitisme-compétition intraspécifique (ORDI) par l'analyse de variance, ORDI comprenant alors sept niveaux de variations : quatre populations (OF, OL, OPP, OPC) et trois densités (D2, D4, D8).

L'analyse de variance est alors faite avec un seul facteur de variation (ORDI) chez les hôtes-cibles représentés par un seul cultivar (*Lens culinaris*, *Pisum sativum* et *Cicer arietinum*) et selon un dispositif à deux facteurs de variation (HC x ORDI) chez l'espèce hôte *Vicia faba* L., comprenant les trois sous-espèces *major*, *equina* et *minor*, seul cas où l'effet hôte-cible a pu être testé par l'analyse de variance, celle-ci étant appliquée pour les trois sous-espèces hôtes.

Au cours de ce chapitre, comme dans le précédent, nous considérerons d'abord, l'effet parasitisme-compétition intraspécifique et nous distinguerons ensuite les différences entre traitements (populations d'*Orobanche* et densités).

Dans un premier temps, nous traiterons les biomasses totale, végétative et reproductive, chez la plante moyenne, puis pour les différentes tiges. Ensuite, nous analyserons plus particulièrement la biomasse graine et ses composantes, également au niveau de la plante et des différentes tiges, avant de conclure.

Selon les cas, nous distinguons, les différentes biomasses suivantes :

- 1/ MST : matière sèche des tiges
- 2/ MSI : matière sèche des inflorescences
- 3/ MSP : matière sèche des pétioles
- 4/ MSF : matière sèche des limbes

- 5/ **MSGOT** : matière sèche des gousses totales
- 6/ **MSGOF** : matière sèche des gousses fertiles
- 7/ **MSEVOT** : matière sèche des enveloppes totales
- 8/ **MSGR** : matière sèche des graines
- 9/ **MSRP** : matière sèche des racines principales
- 10/ **MSRS** : matière sèche des racines secondaires (latérales)
- 11/ **MSRT** : matière sèche des racines totales (RP + RS)
- 12/ **MSVEG** : matière sèche végétative de 1+2+3+4
- 13/ **MSTOT** : matière sèche totale (MSVEG + MSGOT + MSRT)

Selon les cas et l'hôte-cible, certaines de ces biomasses peuvent être regroupées et seront donc notées par MS suivie des initiales de toutes les matières sèches concernées séparées d'un point. Les numérations des différents organes seront codées par la lettre N, suivi des initiales de l'organe considéré (ex. : nombre de grains : NGR).

2.2.1 - Au niveau de la plante (fig. 51a et b, tableaux 28, 29)

2.2.1.1 - Biomasses

Chez *Vicia faba* L., nous notons des différences significatives entre les trois sous-espèces F1, F2, F3 pour les biomasses MST.I.P (THS), MSGOT (HS), MSRT (HS), et non significatives pour les biomasses de MSTOT, MSEGOT et MST.I.P.GOT. On remarque que le classement entre ces sous-espèces varie selon l'organe ou le groupe d'organes considéré. Ainsi, avec MSTOT identique chez les trois hôtes, F1 produit davantage de MST.I.P et MSRT que F2 et F3, mais moins de MSGOT que ces derniers.

Quant à l'effet ORDI (parasitisme-compétition), nous observons, sur toutes ces biomasses, des différences très marquées (THS). Elles sont essentiellement induites par la densité de peuplement sur MSRT, MST.I.P pour lesquelles on note la plus forte production en D2 et la plus faible en D4 et D8. Les dernières ont produit autant que OF, OL, OPP et OPC.

Par contre on observe pour MST.I.P.GOT, une production nettement plus élevée en D2 (20 gr/plante), deux fois moindre en D4 (13 gr/plante) et légèrement plus faible en OF (11,39 gr/plante) et en OPC (10,45 gr/plante). Cette production est encore plus faible en D8, OPP et OL (7,72 à 8,94 gr/plante) d'où un effet dépressif du parasitisme par OF et OL égal à celui de la compétition intraspécifique en D8. Mais, dans cette dernière situation, on note déjà un effet dépressif en D4 par rapport en D2.

Au niveau de MSGOT, on retrouve ces différences, mais variables selon l'hôte-cible : en D2, les trois hôtes produisent davantage de MSGOT qu'en situation de parasitisme ou de compétition intraspécifique plus intense.

Chez F1, la production élevée en D4 et légèrement inférieure en D8, OF et OPC, est plus sévèrement pénalisée en conditions de parasitisme par OPP et OL. Par contre, chez F3, la réduction de MGOT, moins forte sous OPP et OPC, l'est plus sous OF et OL, et davantage en D8. Chez F2, seules les différences entre densités sont significatives.

On peut donc souligner que, chez ces trois hôtes, notamment F1 et F3, la plasticité vis à vis du parasitisme et de la compétition intraspécifique se manifeste surtout à la fin du cycle, notamment au niveau de la croissance des gousses (enveloppes et graines). A cette phase du cycle, F1 montre une plus forte dépression en conditions de parasitisme qu'en compétition intraspécifique. Chez F2 et F3, cette dépression est tout au plus égale.

Chez PP, on note un effet ORDI, significatif sur toutes les biomasses à l'exception de MSF, MST.I.P.GOT, MST.I.P et MSRT. MSTOT est donc principalement influencée au travers des biomasses végétatives non soumises à l'abscission (inflorescences et pétioles) et des biomasses reproductives (graines notamment).

Les biomasses des tiges, des limbes et des racines ne sont pas affectées, d'où un comportement différent de PP par rapport à F.

Toutefois, ces différences sont exclusivement provoquées par l'effet densité et ne sont pas significatives entre populations d'*Orobanche* : parasité par ces dernières, PP élabore les mêmes quantités de biomasse que lorsqu'il est conduit en peuplement pur de densité D4, sauf pour MSGOT, où l'on observe une réduction plus forte en OF, OL et OPP, mais moins importante qu'en D8. En peuplement pur, PP produit autant ou légèrement moins en D4 qu'en D2, ce qui montre, contrairement à F, qu'en D4, la compétition est très faible, voire absente. Cette situation est à mettre en relation avec l'architecture spécifique à la plante des pois (port non érigé), densités foliaires et axillaires moins importantes).

Chez L, seules les biomasses des gousses (MSGOT, MSGOF) sont affectées (HS). Contrairement à PP, ces différences ne se répercutent pas sur la biomasse totale (MSTOT), et pourtant, ni MST, ni MSPF ne sont significativement affectées. Pour MSGOT et MSGOF, les différences dues au parasitisme se manifestent, mais avec moins d'intensité que celles dues à la compétition intraspécifique. OF, OL, OPP et OPC ne diffèrent pas significativement, mais produisent plus que D8 et moins que D2 et D4. A ces deux dernières densités s'élaborent des biomasses MSGOT et MSGOF identiques, ce qui, comme chez PP, indique que chez L en D4, la compétition intraspécifique ne s'est pas davantage exprimée par rapport à D2.

Enfin, chez PC, l'effet du parasitisme est absent car, chez cette culture, aucune *Orobanche* n'a été observée au-delà du stade tubercule. Par contre, l'effet densité est important sur toutes les biomasses sauf sur celles des racines (MSRT), mais seule D2 se démarque de tous les autres traitements. En D8, la production est au moins quatre fois plus faible qu'en D4.

Nous avons également analysé ces mêmes effets du parasitisme comparés à ceux de la compétition, chez F, PP et L après un premier criblage (expérience 3, 1989) (tableau, 30).

On observe que l'effet de l'hôte-crible (HC_{88}) ne s'exprime pas davantage que sur les biomasses ou le nombre d'*Orobanches* correspondantes, comme nous l'avons vu plus haut chez F1 et L. Mais on le retrouve chez PP.

Chez F1, on note principalement un effet compétition intraspécifique sur MSRT, MSRS, MST.F.P, Totale (= MST.F.P + MSGOT) et sur MSGOT : pour toutes ces biomasses, F1 produit davantage en D2 qu'en D4 et qu'en D8. Par rapport à D4, on note en situation de parasitisme, une production inférieure chez toutes les populations d'*Orobanche* et quel que soit l'hôte-cribleur. Seule OF, moins dépressive, présente après criblage par PC, une production identique à celle enregistrée en D4.

Chez PP, on note un effet très marqué dû à la densité de peuplement, mais également des différences entre populations variables selon l'hôte-crible (HC_{88}) et en fonction de la biomasse considérée (MSAH, MST.F.P, MSGOT et MSGOF). Pour ces dernières biomasses, le niveau minimal est enregistré en D8, mais aussi en OF et OL après criblage par F3 pour MSAH et MSGOT. MSTFP montre même un niveau voisin de celui obtenu en D2 et nettement plus élevé qu'en D4 chez toutes les populations. Ceci montre une certaine stimulation de la biomasse végétative aérienne de l'hôte-cible PP en conditions du parasitisme.

L'effet stimulant varie sensiblement selon la population et son hôte-crible. Contrairement à l'expérience précédente, la compétition intraspécifique est déjà très forte en D4, d'où une explication possible de cet effet stimulant de parasitisme.

Chez L, nous n'observons pas d'effet significatif sur aucune des biomasses, ni dû au parasitisme, ni à la compétition intraspécifique. Pourtant, entre D2 et D8, certaines différences varient de 1 à 3. D'ailleurs les effets populations d'*Orobanche* et hôtes-cribles ne s'étaient exprimés que très rarement chez l'*Orobanche* (nombres et biomasses). Après deux criblages successifs, l'effet de l'hôte-crible, absent sur l'hôte au premier criblage, ne s'est pas non plus exprimé au deuxième criblage sur l'*Orobanche* partenaire (biomasses, nombre, phénologie), ni chez F, ni chez L.

Cet effet devient moins fréquent chez PP sur lequel nous avons constaté un double effet résiduel de l'hôte-crible sur l'*Orobanche* (certaines biomasses, nombres souterrain, aérien et total).

L'effet dû au parasitisme, seul effet étudié dans cette expérience, est très marqué chez F (S à HS), chez PP (HS à THS) et chez L (S à THS). L'interaction hôte-cible x population d'*Orobanche* s'est manifesté chez PP, mais sur MSGOT et MSGOF seulement.

Chez F, seule OPC, exerçant l'effet le moins dépressif, correspond à des MSGOT et MSGOF nettement supérieures (164 et 160 gr/plante) à celles de OF, OL et OPP.

Cependant OF produit deux fois moins (28,3 et 35,4 gr/plante) que OL et OPP (84,3 et 79,9 gr/plante et 82,8 et 77,7 gr/plante).

Chez PP, l'effet d'OPP, le moins dépressif, entraîne une production plus élevée que celles de OF, OPP et OL des biomasses MSAH, MSGOT et MSGOF. MST.F.P seule, présente des différences significatives entre hôtes-cribles ($HC_{89} = F1, L, PP, PC$). Sur MSGOT et MSGOF, on note également une interaction significative entre hôte-crible et populations d'*Orobanche* : pour MSGOT, OPC entraîne une production maximale après criblage par PC, moyenne après criblage par PP ou par F1, et faible après passage par L. La production obtenue en OF, OPP et OL est identique quel que soit l'hôte-crible. Sur MSGOF, les différences sont davantage accentuées entre populations et variables selon l'hôte-crible. Indépendamment de celui-ci, MSGOF est la même en OF, mais en OPC, elle est *maxima* après criblage par F1 ou PC, et *minima* après criblage par L. Ces valeurs sont également enregistrées respectivement chez OL criblée par PC et chez OPC criblée par L.

Chez L, en revanche, comme chez PP, OPC exerce également la plus faible dépression et OPP la plus forte sur toutes les biomasses. OF et OL exercent des effets plus ou moyennement dépressifs selon la biomasse.

Lorsque l'on compare sur deux hôtes-cibles (F1, F3) les mêmes populations OF, OL, OPP, OPC, mais récoltées sur des hôtes conduits en dates de semis différentes pendant deux campagnes (expérience 2, 1989), nous ne mettons en évidence aucun effet significatif, ni de la date de semis, ni de l'année de récolte (tableau 31). F1 produit plus de biomasses MST.F.P, MSRT et MSRS que F3. Mais toutes deux montrent une même production de MSGOT. Les différences entre populations se sont seulement exprimées sur MSRT et varient selon l'hôte-cible. F1 développe une biomasse racinaire plus importante, moyenne et très faible lorsqu'elle est parasitée respectivement par OF, OL ou OPP et par OPC. Par contre, F3 produit autant que F1 avec le parasitisme par OL ou OPC, et moins avec le parasitisme par OF ou OPP (tableau 31).

Après un premier criblage (expérience 4b), aucun effet des facteurs testés ne s'est manifesté. Cependant, sauf pour MST.F.P, les différences des biomasses peuvent varier du simple au double notamment entre populations d'*Orobanche* : OF est associée aux biomasses les plus faibles, donc l'effet le plus dépressif.

2.2.1.2 - Rendement grain et ses composantes (tableaux 28 à 34, fig. 51a, b)

Chez *Vicia faba* L., nous notons, sur le rendement en grain de la plante et ses composantes, des effets de l'hôte-cible et de ORDI tout aussi importants, sinon plus prononcés que sur la biomasse totale des gousses (MSGOF). Les différences entre les trois sous-espèces hôtes-cibles sont significatives, sur le nombre de noeuds portant des gousses (NNPG) et sur le nombre total de gousses totales (NGOT), sur leur longueur totale

(LGOT), le nombre de graines par GOT (NGR/GOT) et le poids d'une graine (MS/GR). Par contre, le nombre de graines (NGR), la longueur moyenne d'une gousse (L/GOT), sa biomasse (MS/GOT) et sa production en graines (NGR/GOT) ou le nombre total de gousses produites par noeud (NGOT/NPG) ne sont pas significativement affectés.

En revanche, sur toutes ces composantes, les effets de ORDI et de son interaction avec les trois sous-espèces hôtes de *Vicia faba* L. sont très marqués sauf pour NGR, LGOT et NGOT/NPG. Sur le rendement en grain, tous hôtes confondus, l'effet dépressif du parasitisme, égal à celui provoqué par l'effet densité en D8, est maximal en OL et OPP. L'effet exercé par OF et OPC est moindre, mais légèrement plus important qu'en D4 où l'on observe déjà un effet dépressif de voisinage très fort par rapport à D2.

Au niveau de chaque hôte, on note surtout un effet causé par OL et OPP plus dépressif qu'en D8, chez F1, et moindre chez F2 et F3. Sur NGR, NGOT et LGOT, les populations d'*Orobanche* exercent le même effet intermédiaire entre D4 et D8 par rapport à D2 et variant selon la composante.

Pour un hôte donné, MSGOT est très peu affectée par les traitements mais MS/GR l'est sensiblement : chez F1, l'effet dépressif est maximal avec OL et OPP et nul en D8.

Chez PP, on observe sur le rendement grain et sur toutes ses composantes un effet significatif de ORDI sauf sur la longueur moyenne de la gousse. L'effet est plus prononcé sur le poids d'une graine (MS/GR).

Sur le rendement en grain lui-même et NGOT, on note un effet dépressif, mais seulement en D8. Sur MGOT et LGOT, par rapport à D2, cet effet est identique entre OF, OL, OPP et OPC, et D4, mais moins important qu'en D8. MSGR montre la réduction la plus forte pour OPP et légèrement inférieure pour OL, OPC et en D8.

Les valeurs faibles en D2 pour certaines composantes traduisent une compétition intra-plante entre différents organes, c'est à dire que la perte sur une composante est compensée -partiellement ou totalement- par le gain sur une autre. Cette compensation se matérialise sur la composante synthétique (MSGR) par des différences entre traitements, nivelées ou accentuées selon l'influence des composantes.

Chez L, le rendement et toutes ses composantes sont également affectés par le parasitisme ou la compétition intraspécifique (ORDI) sauf NGR/GOF, NGR/GOT. Sur NGR et MSGR, on note un effet moins dépressif en OF, OPP et OL qu'en D8, mais plus dépressif ou au moins égal avec OPC. La compétition ne s'est quasiment pas manifestée en D4 par rapport à D2 : les productions enregistrées sont identiques.

Chez PC, seul l'effet densité de peuplement s'est manifesté, car comme nous l'avons vu, cette espèce n'est pas parasitée par l'*Orobanche*. Par rapport à D2, on note une dépression dès D4 sur NGOT, NGOF, NGR et MSGR, et plus forte en D8. Ces différences ne sont pas significatives sur les poids spécifiques (MS/GOF, MS/GR) (fig. 51d).

Après cette première analyse, le rendement en grain et ses composantes ont également été analysés chez l'hôte-cible, notamment F, PP et L, sous l'influence des mêmes facteurs que précédemment.

Chez F, seule l'influence de la densité s'est nettement manifestée. Les différences entre populations d'*Orobanche* OF, OL, OPP et OPC ne se sont pas ou très faiblement exprimées. Leur effet dépressif par rapport à D2, et selon la composante, est au moins égal à celui enregistré en D4 et au plus à celui en D8.

Chez PP, nous notons les mêmes conclusions que chez F, mais l'effet résiduel de l'hôte-crible est plus prononcé. Concernant l'influence de la densité par rapport à D2, la compétition s'est manifestée également dès D4 et davantage en D8, non seulement chez PP, mais aussi chez L.

Après la deuxième analyse (tableau 32), nous n'observons pas de différences significatives dues à l'effet crible (HC_{89}) ou à son effet résiduel (HC_{88}) entre les rendements et leurs composantes pour F, L, PP.

Par contre, les différences entre populations de parasite sont significatives, l'effet densité n'ayant pas été testé.

Chez F, seuls NGOF, NGR et MSGR présentent des différences significatives. L'effet provoqué sur les deux premières composantes est moins dépressif que celui induit par OF, OL et OPP. L'effet le plus dépressif sur NGR par rapport à OPC est exercé par OF, suivie de OPP et OL.

Chez PP, seule MSGR subit un effet dépressif provoqué par OF, OL et OPP ; chez L, on retrouve ces mêmes effets, mais sur toutes les composantes.

Provenant des mêmes hôtes-sources, mais semées à différentes dates et pendant deux campagnes (1985/86 et 1986/87), ces populations d'*Orobanche* ont été testées sur *Vicia faba* L. (F1, F3). Aucun effet des facteurs : date de semis, année, ne s'est exprimé significativement sur MSGR et ses composantes. Par contre, on note des différences significatives entre hôtes-cibles et entre populations d'*Orobanche* (tableau 31).

F1 et F3 produisent un même rendement en grain. Sur plus de noeuds, F3 forme plus de gousses et grains, mais de poids spécifiques moindres par rapport à F1. Par contre, seul le nombre de noeuds portant gousses (NNPG) présente des différences entre populations d'*Orobanche* : OPP provoque l'effet le plus dépressif et OPC le moins dépressif (tableau 31).

Après un premier criblage (tableau 34) de ces populations, on retrouve, sur NSGR et ses composantes, les mêmes résultats que précédemment, concernant date de semis, année et effet crible de l'hôte. L'effet de ce dernier ($HC_{89} = F1, PP$) absent chez F1, et L ($HC_{89} = F3, L$) se manifeste faiblement chez PP ($HC_{89} = F1, F3, L, PP, PC$).

Les différences entre populations se sont surtout exprimées chez L et PP où OF, OL, OPP exercent une dépression plus forte que OPC.

2.2.2 - Au niveau de la tige

Pour cette analyse, nous distinguerons deux aspects à l'échelle desquels nous apprécierons les variations comparées du parasitisme et de la compétition intraspécifique :

- rang de la tige au sein de la plante : TP, T -1, T0, T1 ;
- position du noeud (Ni) sur la tige : pour chaque noeud, nous distinguerons différentes positions sur l'inflorescence (Posj) à partir de son point d'attache : Ni et Posj sont définis ainsi : Ni, $i = 1, 2, \dots, n$, 1 et n correspondent aux premier et dernier noeuds reproducteurs ; Posj, $j = 1, 2, \dots, n$, 1 et n égalent la première et dernière positions sur l'inflorescence.

Les résultats que nous traiterons porteront essentiellement sur F et/ou PP, en conditions comparées de parasitisme et de compétition intraspécifique. Contrairement au plan adopté au niveau de la plante, nous aborderons en même temps à chaque sous-niveau, les biomasses différentielle et totale, le rendement en grain et ses composantes.

2.2.2.1 - Selon l'âge de la tige

Sur TP, nous notons généralement les mêmes effets que ceux observés au niveau de la plante entière, aussi bien chez F que chez PP (tableaux 35, 36, 37).

Chez cette dernière espèce, nous retrouvons également les mêmes dépressions dues aux effets du parasitisme et/ou à la compétition intraspécifique. Ce résultat est peu surprenant puisque, chez PP, la plante comporte très peu de ramifications primaires (une ou deux au maximum) qui, de plus, se développent très faiblement. De ce fait, chez PP, l'analyse au niveau de TP n'apporte pas davantage d'informations que celle de la plante entière.

Chez F, on note, sur TP, les mêmes classements entre F1, F2, F3 qu'au niveau de la plante pour MSGOT et MST.I.P. Par contre, pour MSTOT de TP, F1 produit moins que F3 et F2, alors que toutes trois produisaient une même biomasse au niveau de la plante entière. Cette variation de MSTOT de TP entre F1, F2 et F3 est essentiellement due à la biomasse de la zone végétative (basale) de TP : si les trois hôtes produisent une même biomasse des parties reproductives de la tige (tiges, pétioles, tiges + pétioles), en revanche F1 produit une matière sèche totale de la tige (reproductive + végétative) plus importante, la tige principale étant en effet plus grosse dans la zone végétative.

Par contre, F2 et F3 développent une longueur totale des pétioles plus importante, mais de biomasse identique à celle de F1.

Pour tous les paramètres analysés sur TP, des variations significatives sont observées entre populations et densités de peuplement : en D2, la production est toujours maximale, un effet dépressif étant systématique en D4 par rapport à D2. En D8, et sous parasitisme par OF, OL, OPP ou PC, la dépression est souvent plus importante que celle provoquée par D4. L'intensité de leurs effets dépressifs varie selon la composante.

Par rapport à la plante entière et à composantes identiques, la dépression est généralement plus sévère sous condition de parasitisme qu'en D8 sur TP. Par contre, au cours de la formation de la tige (nombre de feuilles, hauteur) les différences ne commençaient à s'exprimer que vers la fin de sa croissance.

Sur T-1, pour toutes les composantes moyennes analysées (tableaux 38, 39) F1 produit nettement plus que F2 et F3, sauf pour MST et MSTOT pour lesquelles les trois hôtes produisent autant. Cependant, ces différences varient -mais moins que sur TP- selon la population d'*Orobanche* ou la densité de peuplement. Chez F3, seule la hauteur totale finale de la tige (centimètres) et le nombre de feuilles sont réduits par le parasitisme de OF et OL et en D8. Chez F2, on observe une dépression identique et systématique sur toutes les composantes et pour tous les traitements par rapport à D2. En revanche, aucun effet dépressif n'est constaté chez F1.

Sur T0 et T1 (tableaux 40, 41), on note, comme sur TP et à l'inverse de T-1, des niveaux de production plus importants chez F1 que chez F2 et F3, mais, à composantes identiques, nettement plus élevés sur T0 que sur T1. Cependant, tous hôtes confondus, T0 montre notamment une MSTOT plus élevée avec OF, moyenne en D2 et plus réduite dans les autres traitements.

Sur T1, par rapport à D8, MSTOT est plus réduite avec OL, OPP, OPC et D2. Elle l'est moins avec OF et en D4. Absentes chez F2 et F3, ces réponses sont principalement induites par les différences entre populations vis-à-vis de F1.

Les composantes, sur T0 et T1, sont en valeurs absolues trop faibles pour influencer significativement les tendances notées au niveau de TP et T-1 par rapport à la plante entière. Dans certaines conditions, elles peuvent cependant apporter des informations non négligeables quant au fonctionnement de la plante en tant qu'"entité", comme nous l'avons vu précédemment. Les mêmes conclusions se dégagent de l'examen des résultats obtenues à partir d'une autre expérience conduite en 1989

2.2.2.2 - Selon le rang du noeud sur la tige et la position sur l'inflorescence : TP et T-1

Sur TP (tableaux 42 et 43) on observe, pour tous les noeuds (de un à cinq) et pour toutes les positions (de un à quatre) sur l'inflorescence, des différences significatives entre hôtes-cibles, populations d'*Orobanche* et densités de peuplement, sauf sur N1 où l'on ne

note aucun effet de l'hôte-cible, et sur N1 et N2 où les effets du parasitisme ou de la densité sont absents.

A chaque noeud, les nombres de gousses potentiel (Nb Pos) et réalisé (NGOT), la longueur totale des gousses (LGOT) et leur biomasse sèche (MSGOT), le nombre de graines (NGR), la biomasse sèche des graines (MSGR) sont systématiquement plus élevés chez F2 et F3 que chez F1.

Par rapport à D2, sur toutes ces composantes et à tous les noeuds, D8 exerce l'effet le plus dépressif et d'autant plus que le noeud ou la composition sur l'inflorescence sont d'ordre plus élevé. Pour les noeuds et positions jeunes, on observe une réduction égale ou légèrement supérieure à celle induite par les populations d'*Orobanche* ou par D4 : au niveau des noeuds les plus jeunes (N4 et N5), voire à partir de N3 pour les biomasses sèches (MSGOT ou MSGR) ; D2 seule diffère de tous les autres traitements.

Sur T-1 (tableau 44), on note les mêmes tendances que sur TP : par rapport à D2, tous les traitements provoquent un même effet dépressif. Cependant, les différences varient quelque peu selon l'hôte-cible par rapport à TP.

2.3 - Conclusion

Au niveau de la plante, nous pouvons conclure ainsi :

- Les différences dues au parasitisme ou à la compétition intraspécifique, lorsqu'elles se manifestent, sont, chez tous les hôtes, d'autant plus importantes que l'organe s'est formé plus tard dans le cycle.
- Des différences se manifestent aussi sur les composantes architecturales établies précocement (tiges, feuilles) mais chez certains hôtes seulement, tels F et PC. Chez ces espèces, la compétition intraspécifique s'est manifestée dès D4. Toutes deux développent une ramification importante et étalée dans le temps, qui continue à se manifester (nouvelles feuilles, allongement des entre-noeuds) même pendant la phase reproductive. Chez L, la ramification est également importante, mais la progression de la croissance est moindre, alors que chez PP, les deux phénomènes sont moins étalés dans le temps. La biomasse de la plante intègre bien ces modifications morphologiques (JACQUARD, 1984) lesquelles peuvent expliquer les variations de la plante entière, comme nous l'avons constaté dans le cas de F, au cours de la dynamique de ces modifications sous les effets comparés du parasitisme et de la compétition intraspécifique (voir plus haut).
- Les différences varient d'intensité entre les trois sous-espèces de *Vicia faba* L., selon la nature de la relation (compétition ou parasitisme), mais également selon la population d'*Orobanche*. Pour MSTOT et MSGOT, on note des effets plus dépressifs de :
OL et OPP sur F1

OL sur F2

D8 sur F3

- Si l'effet de la date de semis est absent chez l'*Orobanche* (nombre et biomasses), des différences significatives entre années de récolte, hôtes-cibles et surtout populations d'*Orobanche* ont été enregistrées : ces différences, notamment celles dues aux populations, ne se retrouvent que très partiellement au niveau des biomasses de l'hôte-cible. Ceci semble traduire une agressivité différente des populations et/ou une réponse plastique de l'hôte-cible vis à vis du parasitisme.
- D'une composante à l'autre, on peut observer des effets variables et des classements différents, sinon inversés, entre les traitements. Des liaisons très fortes entre les composantes peuvent être également à l'origine de telles variations en raison des effets de compensation et des relations allométriques entre organes. Ces effets de compensation et d'allométrie entre organes peuvent s'ajouter à ceux des traitements, si bien que la seule analyse de variance ne permet pas de faire la part de chacun, car il y a une co-variation.
- Les faibles effets constatés lors des expériences de 1989 et 1990 s'expliqueraient notamment par les conditions expérimentales (en particulier hydriques et minérales) et par une dose d'infestation plus faible qu'en 1988. Selon TER BORG et BASTIAANS (1973) et TER BORG (1986 a), le parasitisme s'exprime d'autant plus que les conditions sont optimales.
- Enfin, l'information que peut apporter l'analyse à l'échelle de la tige moyenne selon son âge est limitée, notamment lorsqu'elle est obtenue à partir des niveaux moyens finaux des composantes (biomasse, démographie). En effet, l'analyse est perturbée lorsqu'elle est effectuée sur la base des structures végétatives "instables" (sujettes à l'abscision) telles folioles, boutons floraux, fleurs et gousses, caractérisant ici notre matériel. Par contre, l'analyse devient plus pertinente lorsqu'elle est effectuée sur des structures "stables" (tiges et pétioles), mais surtout lorsque l'on considère les valeurs relatives des déviations plastiques ou démographiques (JACQUARD, 1968a et b, 1975 ; JACQUARD et al., 1978)..

PARTIE III

**INFLUENCE DE LA DENSITE D'INFESTATION PAR *O. CRENATA* FORSK
ET DU VOISINAGE SUR LE SENSIBILITE A L'INFECTION CHEZ
L'HOTE EN PEUPEMENT MONO ET/OU BISPECIFIQUE**

I - INTRODUCTION

CEZARD (1973) constate que "les *Orobanches* peuvent être rencontrées sporadiquement dans telle ou telle station où elles prospèrent tout à coup, puis disparaissent ensuite à peu près totalement, avant d'y croître à nouveau en abondance quelques années plus tard". L'auteur conclut que ce fait est normal dans le cas des espèces parasitant les plantes cultivées. Il semble par contre étrange que d'autres espèces parasitant des végétaux non cultivés puissent disparaître de certaines stations alors que leur hôte habituel continue à être présent. C'est le cas d'*O. coryphyllaces* Sm, *O. lutea* Baung, *O. major* L., *O. picridis* Schultz, *O. rapum-genistae* Thuill et *O. tencrii* Hollandre. Nous avons observé les mêmes faits dans la région de Meknès au Maroc.

Sur le terrain, nous avons identifié des hôtes parasités par l'*Orobanche*, après les avoir déterrés tous deux pour vérifier que le parasite est bien fixé sur l'hôte présumé. Nous avons ensuite récolté des graines des deux partenaires puis des échantillons de terre dans les stations où ils coexistaient, ceci en vue de reconduire avec d'autres hôtes et d'autres populations d'*Orobanche* des expériences au champ et en serre (1985, 1986, 1987).

Parmi les hôtes testés, le colza et le gaillet n'ont jamais été infectés (BOUHATOUS, 1987 a). Dans ce même travail, très faible chez le pois chiche et nul chez le soja (trois cultivars).

Ces mêmes observations ont été réalisées il y a quarante ans par BLANCHARD (1952) qui avait constaté que les pois chiches étaient rarement attaqués par l'*Orobanche specieuse* (*O. speciosa* D.C. = *O. crenata* Forsk). Cet auteur avait également précisé que le parasitisme n'avait jamais été signalé sur les sojas. Ces deux espèces, n'ont pas davantage été citées parmi les hôtes d'*O. speciosa*, les légumineuses cultivées (fèves, lentilles, gesses, vesces, pois de senteur) étant les plus fréquemment attaquées, mais aussi plus rarement les pélargoniums et les capucines, (DUCELLIER, 1923).

CEZARD (1973), rapporte que la nature et l'abondance des espèces présentes paraissent avoir une influence sur l'apparition et la disparition des *Orobanches* dans une station donnée, par le biais de la microflore de la rhizosphère selon le type de sol et la nature des végétaux présents : ces derniers inhiberaient l'effet de la microflore sur la germination d'*Orobanche*, dans le cas de *Galium mollugo* et d'*O. caryophyllacea*, tandis qu'ils protégeraient l'effet des microorganismes dans le cas d'*O. rapum genistae* et *O. lutea*.

Chez l'*Orobanche*, la problématique des relations hôte-parasite, en fonction du milieu où les partenaires se développent peut se réduire à deux questions majeures (TER BORG, 1986 b, p. 198).

- Pourquoi certaines espèces, cultivées ou non, ne sont-elles pas parasitées alors que d'autres le sont ?

- Pourquoi sont-elles saines telle année, et pas l'autre, dans tel champ, et non tel autre, dans telles conditions et non dans d'autres ?

CHIDLEY et DRENNAN (1987a) ont montré la présence de stimulants de la germination des graines de *Striga*, dans les résidus secs des racines du sorgho ; ces tiges ne semblent pas en contenir (EGLEY, 1971). Selon ces auteurs, l'infection de *Striga* est davantage inhibée lorsqu'il s'agit de racines de l'hybride sensible (CSH1) que des racines du cultivar résistant (N13). Cette réduction d'infection de *Striga* serait due à une augmentation du nombre de graines germées, suivie d'une inhibition de la croissance de la radicule avant d'entrer en contact avec la racine-hôte.

L'ensemble de ces résultats montre clairement que les racines-hôtes, et enfin son développement requièrent, à une échelle très locale, des conditions environnementales subtiles et précises. Ceci est à rapprocher du concept de site-favorable pour la germination des graines (PRIMACK et SHILI, 1991). HARPER et ses collaborateurs (HARPER et al., 1965 ; HARPER, 1977) définissent les sites favorables, pour les graines, comme des zones permettant ou stimulant la germination, en l'absence de prédateurs pathogènes et compétiteurs de semences après la dispersion des graines. Ce sont des microsites qui assurent toutes les conditions nécessaires et requises pour l'établissement des plantules.

La notion de site favorable est devenue un concept-clé dans le domaine de l'écologie des populations végétales et a suscité de nombreuses recherches, sur les conditions requises pour la germination des graines et le développement des plantules (GOLDBERG et WERNER, 1983 ; FOWLER, 1988).

Après avoir reproduit les expériences de SAGAR (1959) de HARPER et al. (1965) et de HARPER (1977) sur le rôle prépondérant des microsites sur la germination de *Plantago major* et *Plantago lanceolata*, PRIMACK et SHILI (1991) n'ont cependant constaté aucun effet du microsite. En effet, la réalisation d'un microsite adéquat peut être déterminé par des variations environnementales qui sont très difficiles à détecter, ou par des événements qui prennent place bien après la dispersion des semences (REID, 1987). Cet auteur a déterminé les sites favorables pour les graines de *Ameyma quondang* (Lindl.) Van Tiegh, hémiparasite des tiges, en plaçant les graines sur différentes branches des arbres-hôtes.

Nous nous proposons d'étudier l'influence des sites favorables aux graines d'*O. crenata* Forsk sur la germination, la fixation de l'haustorium sur la racine-hôte et sur le développement ultérieur de la plante d'*Orobanche* :

- En augmentant la dose de semences d'*Orobanche* dans le sol et le volume de milieu à exploiter.
- En conduisant, selon le dispositif de DE WIT (1960, en peuplements plurispécifiques, à densité constante mais de proportions variables, des plantes-hôtes qui, en peuplement monospécifique, ont montré des capacités d'infection très forte (fève), forte (lentille, pois), très faible (pois chiche, luzerne) et nulle (soja).

II - MATERIEL ET METHODES

Trois expériences en pots ont été conduites sur le terrain du CEFÉ Louis EMBERGER (CNRS Montpellier) en 1988-1989.

1 - Expérience 1a (1988)

1.1 - Objectif

Il consiste à comparer la sensibilité à l'infection des trois sous-espèces (*major*, *equina*, *minor*) de *Vicia faba*, conduites en conditions de forte infestation.

1.2 - Dispositif

Des pots d'une grande capacité (larges de 32 cm, profonds de 50 cm) sont à moitié remplis par un substrat contenant de la terre et du sable (3:1) puis complétés par le même substrat préalablement mélangé avec de la semence d'*O. crenata* à raison de deux grammes par pot (soit environ 1/2 million de graines par pot et environ 1 million lorsqu'on les rapporte à la moitié du pot qui les contient réellement).

Selon le protocole décrit dans la partie II, les pots reçoivent ensuite les graines-hôtes de la fève (*Vicia faba*, sp. *major*, sp. *equina* et sp. *minor*). Le dispositif est en randomisation totale, comprenant neuf unités expérimentales (pots) en quatre répétitions. L'arrosage est assuré tous les deux à trois jours.

1.3 - Mesures

A la fin de l'expérience, les parties aériennes de l'hôte et du parasite sont récoltées individuellement. Sur chaque individu, nous avons compté le nombre d'organes et pesé les biomasses totales de la plante et de chaque organe. Les différentes hauteurs (totale, végétative et reproductive) sont également mesurées sur chaque individu du parasite. La partie souterraine est déterrée puis lavée sous un faible jet d'eau pour récolter les *Orobanches*.

Chez celles-ci, nous avons distingué différents stades et différentes catégories selon la taille ou l'état de sénescence. Pour chaque catégorie, les individus sont ensuite comptés et pesés.

2 - Expérience 2a (1989)

2.1 - Objectif

Nous nous proposons d'étudier l'influence réciproque sur la sensibilité à l'infection de deux hôtes à degrés d'infection différents, et conduits en peuplements bispécifiques en proportions variables et à densité constante.

2.2 - Dispositif

Nous avons testé six cultures-hôtes dont la sensibilité à l'infection est décroissante : la fève (F), la lentille (L), le pois (PP), la luzerne (*Medicago sativa*) (M), le pois chiche (PC) et le soja (S).

Parmi les combinaisons possibles, nous avons testé les suivantes : F-PC et F-S ; L-PC et L-S ; M-PC et M-S ; PC-S. Chaque combinaison est conduite avec une densité constante de quatre plante par pot. Les proportions pour chaque couple d'hôte sont : 4:0 ; 2:2 ; 3:1 et 0:4. La densité 1:1 s'ajoute à ce dispositif.

Chaque pot, d'une capacité de 12 litres, est infesté artificiellement avec 2,0 g d'*O. crenata*. Les graines des hôtes sont semées fin février 1989, selon le même protocole que l'expérience précédente. L'arrosage est assuré régulièrement par un système de goutte à goutte commandé par un programmeur.

2.3 - Mesures

En fin d'expérience, les hôtes sont récoltés séparément. Nous comptons, pour chacun, le nombre d'organes (tiges, gousses, graines), puis déterminons sa matière sèche aérienne. Nous déterrions également la partie souterraine et, sous

un jet d'eau, nous séparons délicatement la terre des racines et les différents systèmes racinaires des deux hôtes. Cette séparation s'effectue sans difficulté, de par leur nature et leurs différences de stades de développement à la fin de l'expérience.

Puis, nous comptons le nombre d'*Orobanches* fixées sur les racines de chaque hôte. Les matières sèches d'*Orobanche* et des racines-hôtes correspondantes sont pesées séparément. Enfin, nous mesurons la longueur de ces racines.

3 - Expérience 3a (1989)

3.1 - Objectif

Il consiste à tester la sensibilité à l'infection d'un hôte non parasité (soja) en augmentant considérablement la dose d'infestation.

3.2 - Dispositif

Nous avons utilisé des pots de même capacité (32 x 50 cm) convenant le même substrat que dans l'expérience 1. Deux hôtes seulement sont comparés : la fève (forte la sensibilité à l'infection) et le soja (la sensibilité à l'infection nulle).

Ces deux hôtes sont conduits en peuplements purs, mais avec un protocole d'infestation particulier : en effet, en plus de l'infestation artificielle du sol avec un gramme d'*O. crenata*, selon le protocole décrit plus haut, nous avons également fait pousser les plantes dans des pépinières jusqu'au stade 5-6 feuilles.

Nous les avons ensuite déterrés, avons lavé légèrement les racines que nous avons ensuite saupoudrées d'*Orobanche* (250 mg par plante) avant de les repiquer en pots. Le dispositif en randomisation totale est répété quatre fois.

3.3 - Mesures

A la fin de l'expérience, nous effectuons les mêmes mesures que pour l'expérience 2.

III - RESULTATS

1 -Sensibilité à l'infection de l'hôte, en conditions de dose élevée d'infestation par le parasite

Chez les trois sous-espèces de *Vicia faba*, le degré d'infection est très élevé lorsque la dose d'infestation est très forte (2 gr/pot). On note un nombre total d'Orobanche fixées sur la racine-hôte moindre chez F1 (335) que chez F2 (430) et F3 (448). Celles-ci ont montré, par ailleurs, en conditions de faible ou moyenne infestation, un degré d'infection inférieur à celui de F1.

Chez les trois sous-espèces, seule une Orobanche sur cinq parvient à émerger à la surface du sol (fig. 52).

On note une large gamme de stades phénologiques allant du stade tubercule 1 (20,50) au stade pleine fructification, avec individus vivants ou sénescents (fig. 53).

Chez les trois hôtes, on observe une même composition de la population d'Orobanche selon les différents stades phénologiques. Cependant F1 présente très peu d'individus vivants, notamment au stade bourgeon, à la fin de l'expérience. Contrairement à F1, chez F2 et F3, on note des individus vivants aussi bien parmi ceux ayant émergé (bouton floral) que ceux restant souterrains (bourgeon). Les individus au stade tubercule sont sénescents chez les trois hôtes.

Ce résultat paraît indiquer que l'état de sénescence des tubercules notamment, est une conséquence de la compétition entre individus d'Orobanche induite par la densité. En terme de biomasse, l'importance des individus non émergés est faible chez les trois hôtes par rapport à leur effectif. Elle reste cependant élevée par rapport à l'effectif des individus émergés (fig. 53, 54). Les trois hôtes, pour une biomasse aérienne totale voisine (F1 : 25 gr, F2 : 20,9 gr, F3 : 27,3 gr/pot) ont produit respectivement 60,3 ; 51,8 et 39,5 gr d'Orobanche/pot. En raison de la trop forte infection, la biomasse racinaire de l'hôte n'a pu être obtenus avec une précision acceptable.

Par ailleurs, les résultats relatifs au degré d'infection chez F1 (forte la sensibilité à l'infection) et soja (la sensibilité à l'infection nulle) en peuplements purs, mais à très haute dose d'infestation (saupoudrage des racines) sont représentés sur la figure 55.

Avec un développement identique, F1 fixe sur ses racines deux fois plus d'Orobanches en expérience 1a qu'en expérience 2a (tableaux 47, 48). Un individu sur deux environ tant émergés que non émergés est en état de sénescence. Les

individus non émergés ne représentent qu'une très faible fraction du total (10 %), l'essentiel étant formé par les individus au stade bourgeon (fig. 56).

Chez le soja en conditions de saupoudrage, la possibilité d'infection (1 Orobanche par plante) est très *faible par* rapport à F1, mais importante en valeur absolue, puisque le soja ne s'infecte pas en conditions normales d'infestation. De plus, l'infection est induite chez deux individus sur trois par le seul saupoudrage des racines.

Chez le soja, tous les individus d'Orobanche observés sont aux stades *tubercule* et *bourgeon*, et tous en état de sénescence à la fin de l'expérience, alors que la plante poursuit sa croissance.

Chez la fève, un individu sur deux seulement est sénéscent alors que la plante est totalement desséchée.

L'état de croissance et de développement de la plante de soja (tableau 2) ne semble pas être à l'origine de sa faible infection. En effet, à la fin de l'expérience (stade plein remplissage des grains) beaucoup de gousses et de noeuds portant gousses sont formés sur des appareils aériens assez développés (hauteur : 30 à 40 cm, biomasse aérienne : 39,5 gr/pot) mais dont les racines sont très développées (longueur : 60 cm, biomasse : 15,4 gr/pot).

Le soja présente donc bien une résistance à l'Orobanche puisque les quelques *individus* fixés sur ses racines se nécrosent tous au plus tard au stade *bourgeon*, alors que la plante continue à croître.

Une spécificité pourrait s'exercer notamment au niveau de la stimulation de la germination (incompatibilité des signaux chimiques) ou de la fixation sur la racine-hôte par une résistance (mécanique ou biochimique) de cette dernière. C'est le cas pour le coton et le maïs contenant des stimulants de germination d'Orobanche, mais ne permettant pas *sa fixation*. De même, parasité par la Cuscuta, le coton développe une *résistance* mécanique qui en empêche la fixation sur ses tiges (CAPDEPON et al., 1985).

2 - Sensibilité à l'infection induite, en condition du parasitisme, par le voisinage chez l'hôte en peuplements mono ou bispécifique

Le tableau 49 et la figure 58 présentent les résultats relatifs au degré d'infection chez deux hôtes mis en association à des proportions variables, ou en cultures pures.

Lorsque F1 est mise en association avec PC ou avec soja, elle entraîne chez ces deux partenaires une infection par *O. crenata* Forsk *relativement importante*, quelles que soient les proportions de mélange. PC et soja ne montrent aucune infection lorsqu'ils sont conduits en peuplements purs. Par contre, F1 en pur montre un degré d'infection plus faible par rapport aux conditions de mélange avec PC ou soja.

La présence de L dans le mélange n'induit aucune infection, ni chez PC, ni chez soja, L n'étant elle-même infectée qu'en proportions 4:0 et 2:2 dans les deux mélanges. Par contre, PP provoque une infection chez PC, mais surtout chez le soja, et seulement en proportions équilibrées (1:1 et 2:2).

Quant à la culture de Medicago, on n'observe *d'infection* sur aucun des partenaires, ni en peuplement pur, ni mélangé. Dans le mélange PC-soja, on observe par contre une légère infection chez les hôtes en proportion 3:1.

Nous retiendrons donc les principaux points suivants :

- absence d'infection en peuplement pur chez PC et soja alors que ces espèces ont développé une masse racinaire plus importante que les autres hôtes y compris F1 ;
- stimulation mutuelle de l'infection dans mélange F1-PC et F1-soja, par rapport aux peuplements purs respectifs ;
- induction mutuelle d'infection en mélange PC-soja par rapport à leurs peuplements purs où l'infection est nulle ;
- stimulation d'infection par L identique sur PC et sur soja ;
- stimulation d'infection par PP sur PC différente de celle sur soja ;
- absence d'infection en mélange avec la luzerne quels que soient la proportion du mélange et les partenaires qui le composent.

Les résultats enregistrés (fig. 58, 59) au niveau de l'infection chez différents hôtes semblent davantage liés à la masse racinaire développée par l'hôte "inducteur" de l'infection (F, L, PP) que celle développée par l'hôte qui la subit (soja, PC). Ces deux derniers hôtes ont formé une biomasse racinaire équivalente, mais plus élevée que chez les premiers en conditions de peuplement pur. L'importance de l'infection semble mettre en jeu plutôt un certain rapport entre les biomasses racinaires élaborées par les deux hôtes en présence dans le mélange.

De façon générale, la masse racinaire ne peut pas être responsable de l'absence d'infection. Quant au stade de développement, à la fin de l'expérience, les plantes-hôtes des différentes espèces testées sont au moins au stade plein

remplissage de grains et ont développé beaucoup de gousses et de graines (tableau 49).

3 - Conclusion

L'infection par *O. crenata* Forsk peut être considérablement accentuée par l'élévation du niveau d'infestation chez les hôtes "à large spécificité" (habituellement parasités). Une telle élévation permet d'augmenter les chances des graines d'être en contact avec les racines-hôtes (TER BORG et BASTIAANS, 1973 ; JACOBSON, 1986) qui peuvent alors en stimuler la germination puis la fixation. D'autres auteurs ont montré que ce contact direct graine-racine-hôte n'est pas nécessaire chez l'Orobanche, notamment chez *O. hederæ* (PRIVAT, 1960) et *O. crenata* Forsk (ABER, 1988). L'élévation de la dose d'infestation augmenterait davantage les chances des graines d'Orobanche, se trouvant en nombre important dans la zone "active" de la rhizosphère des racines-hôtes. La stimulation de la germination est maximale au voisinage proche de la racine, diminue progressivement et ne s'annule qu'au-delà de 14 mm chez *O. crenata* parasitant *Vicia faba major* (ABER, 1988). Dans le cas d'*O. canosa* parasitant *Carum ajowan*, l'action stimulatrice ne se manifeste pas au-delà de 5 mm à partir de la racine-hôte (RACOVITZA, 1958).

Chez les hôtes à spécificité "stricte" (tels PC et soja), une augmentation de la dose d'infestation aurait comme conséquence une grande diversité génotypique dans la zone "active" de la racine-hôte : sur ce pool génotypique, une sélection peut s'exercer selon la résistance de l'hôte, la sensibilité à l'infection des génotypes d'Orobanche, ou les deux (TER BORG et BASTIAANS, 1973, citant d'autres auteurs).

L'infection d'une espèce-hôte peut être accentuée, même chez un hôte moyennement ou très sensible, par la présence, dans son voisinage, d'une autre espèce-partenaire. Elle peut également être induite chez une espèce ne montrant jamais ou rarement d'infection en conditions d'infestation naturelle au champ (PC et soja).

Cependant, sur le plan de moyens de lutte contre l'Orobanche, un des objectifs que se fixe notre étude, il serait plus souhaitable de mettre en évidence des couples d'hôtes qui, mélangés, inhiberaient ou atténueraient mutuellement leurs infections respectives. Dans nos conditions, quelques uns de ces cas sont rencontrés (L-PC ; M-PC). Pour nous prononcer, il serait nécessaire de conduire d'autres expériences étendues à différents couples d'hôtes.

Toutefois, un tel dispositif peut permettre l'étude in situ des médiateurs chimiques impliqués dans la germination des graines chez le parasite et/ou sa fixation sur les racines-hôtes. En effet, ces stimulants sont actifs à des doses infimes et les molécules identifiées pour certains chez les hémiparasites sont très labiles et instables (STEWART et PRESS, 1990).

Chez les hotoparasites telle l'Orobanche, ces stimulants *ne sont pas isolés* à l'état pur et leurs structures ne sont pas encore élucidées (ABER, 1988).

PARTIE IV

**ETUDE ISOZYMIQUE DES POPULATIONS D'*O. CRENATA* FORSK
SELON LEUR ORIGINE (HOTE-SOURCE, REGION)
ET L'HOTE-CIBLE**

I - INTRODUCTION

Dans une revue récente, Mc MILLIN (1983) trace l'historique et l'évolution de la technique d'électrophorèse, vante ses rapides progrès et ses performances, et détaille les divers domaines de son application.

Depuis sa mise au point vers le début des années 50, cette technique est de plus en plus utilisée, notamment dans le règne végétal, pour la mise en évidence, chez les plantes, de formes multiples d'une même enzyme (MALLETTTE et DAWSON, 1949 ; GILLESPIE *et al.*, 1952 ; ROBERTS, 1956). Deux avancées majeures ont contribué de façon significative à l'amélioration de la technique électrophorétique (Mc MILLIN, 1983) :

- La possibilité de réaliser l'électrophorèse des protéines solubles sur gel d'amidon (SMITHIES, 1955) ;
- la possibilité de visualiser l'enzyme directement sur gel d'amidon lorsqu'elle est révélée par des substrats histochimiques spécifiques de révélation et selon l'organe échantillonné de la plante (HUNTER et MARKERT, 1957).

Ces derniers auteurs ont introduit plusieurs termes d'importance :

- "substrat spécifique" et "organe spécifique" ;
- "zymogramme" (configuration des bandes de l'enzyme révélé sur le gel).

Plus tard, MARKERT et MOLLER (1959) ont introduit une nouvelle notion, celle d'"isozyme", pour désigner, chez un enzyme, des formes moléculaires multiples qui possèdent la même activité catalytique vis à vis d'un substrat donné. Ces auteurs précisent que l'isozyme est spécifique à un tissu, à un stade ontogénique et à une espèce. SCHWARTZ *et al.* (1964) ont mis en évidence des zymogrammes différents d'Esterases, au sein d'une même espèce, ou entre espèces différentes. Dès lors, la technique d'électrophorèse devient moyen d'étude, basé sur les protéines enzymatiques dont elle permet la séparation. Ces protéines constituent des sondes très utilisées de nombreuses espèces végétales (HAMRICK *et al.*, 1979 ; HAMRICK, 1982) et dans des domaines variés : écophysiologie, génétique, taxonomie, etc... (TANSKLEY et ORTON, 1983).

Cette technique, appliquée aux protéines enzymatiques solubles a pour résultat la séparation des molécules sur le seul critère de leurs charges nettes (gel d'amidon ou d'agarose) ou sur le double critère de leurs charges nettes et de leurs masses moléculaires (gel d'acrilamide). Chaque protéine enzymatique, caractérisée par sa mobilité électrophorétique, est le produit primaire du ou des gènes codant pour elle. Il est possible de distinguer la protéine, codée par des allèles du même gène, dite "allozyme" de celle codée par des gènes différents, dite "isozyme" *sensu stricto* (CRAWFORD, 1983).

Les zymogrammes individuels se présentent comme des phénotypes pouvant être transcrits directement en terme de génotypes, en raison de la *quasi*-absence, à ce niveau, d'interaction entre génotype et environnement.

Les différences de mobilité électrophorétique sont souvent le résultat de gènes de structure codant pour le (les) polypeptide(s) mais les différences électrophorétiques sont le résultat direct des différences génétiques (CRAWFORD, 1983). En dépit d'un certain nombre de limites inhérentes à la technique, la liaison entre le phénotype observé et son génotype reste raisonnablement bien définie sur la base des isozymes, particulièrement quand cette liaison est comparée à la situation des critères classiques : morphologiques, biochimiques, etc...

Les limites potentielles de la technique d'électrophorèse, notamment pour la systématique, sont largement discutées par GOTTLIEB (1977). Mais ces limites, étant connues et bien définies, ne peuvent compromettre sérieusement la valeur analytique de l'électrophorèse des enzymes dans les études de systématique (CRAWFORD, 1983). Les différences de mobilité électrophorétique entre allozymes codées par différents allèles d'un gène sont le résultat de différences dans les séquences nucléotidiques : dans ce cas, on peut dire que les allèles diffèrent par une ou plusieurs bases ; par contre, on ne peut se prononcer sur le nombre de mutations par la seule prise en compte de ces différences.

Les limites majeures d'une telle technique peuvent être résumées ainsi (CHABOUDEZ, 1989) :

- sous-estimation importante du polymorphisme génétique évalué à 30 % sur les bases théoriques, en terme d'allèle muet (MARSHALL et BROWN, 1975) ;
- échantillonnage biaisé de l'ensemble du génôme : le polymorphisme nucléotidique du reste du génôme (les 9/10èmes) est inaccessible à la technique. L'incapacité de la technique électrophorétique à détecter une proportion importante de la variation génétique est reconnue, mais toute technique a ses limites, dont l'utilisateur doit s'accomoder (CRAWFORD, 1983). Cette technique reste donc un outil performant, peu onéreux et bien adapté pour des analyses de routine en vue de l'évaluation de la diversité génétique. Elle permet en effet :
 - l'étude simultanée de nombreux *locus* indépendants d'un même individu à partir d'un échantillonnage non biaisé des gènes de structure ;
 - la comparaison, dans les mêmes conditions d'analyse, de nombreux individus d'une même espèce ou de représentants d'espèces proches, ce qui lui confère un intérêt évident, en génétique des populations notamment ;
 - une mesure quantitative suffisamment précise de la diversité génétique entre populations, sous-espèces, espèces, etc... (CRAWFORD, 1983).

Pourtant, depuis BECK-MANNAGETTA (1895), et bien avant (GRANET de SOLIGNAC, 1969, 1970), l'imprécision demeure dans la systématique des *Orobanches*, car elle s'appuie sur des critères instables, qui ont induit une confusion totale entre "races", "variétés", "sous-variétés", "formes" et même "espèces" (EVARD, 1950 ; TIAGI, 1952, *in* CRETE, 1955 ; MUSSELMAN, 1986).

Mais, chez tous les phanérogames parasites, la diversité génétique n'a été étudiée essentiellement qu'au travers du polymorphisme morphologique, chimique, biochimique, physiologique, etc... D'un emploi récent, la technique électrophorétique y est très peu utilisée et de façon fragmentaire. Les rares études isozymiques réalisées portent sur le *Striga* (WERTH et al., 1984 ; BHARATHALAKSHMI et al., 1990), sur *Arceuthobium* (NIKRENT, 1987) et sur *Orobanche* (VERKLEIJ et al., 1986, 1991).

Les résultats concluants et prometteurs auxquels ont abouti ces travaux nous ont motivé pour entreprendre une étude isozymique chez différentes espèces et populations d'*Orobanche*, originaires du Maroc et du Sud de la France.

Les objectifs majeurs de notre étude étaient :

- de déterminer les conditions électrophorétiques appropriées à l'*Orobanche* ;
- de mettre en évidence des marqueurs isozymiques et de montrer dans quelle mesure ils peuvent être utilisés pour discriminer des espèces ou des populations d'une même espèce chez l'*Orobanche* ;
- de déterminer dans quelle mesure les espèces d'*Orobanche*, la localité géographique, où l'hôte, en tant que source ou cible expliquent les structures de la variation génétique observée.

II - MATERIEL ET METHODES

1 - Populations de semences d'*Orobanches* : origines et échantillonnage des graines

Les graines d'*Orobanches* utilisées sont originaires du Maroc et du Sud de la France.

Au Maroc, la récolte des graines a été effectuée selon deux axes : l'un, Est-Ouest (Fez, Meknès, Tifelt, Rabat) et l'autre, Nord-Sud (Rabat, Merchouch, Roumani, Marrakech, Ouarzazate). Les deux axes représentent un gradient d'aridité et de continentalité et un gradient d'altitude (fig. 60), et également un gradient d'infestation des cultures par le parasite (fig. 03). Les plantes hôtes-sources appartiennent à différentes familles, espèces, cultivars, et sont issues du

milieu naturel (espèces non cultivées) ou contrôlé par l'homme (espèces cultivées).

En France, les graines d'*Orobanche* ont été récoltées à Montpellier et ses environs, sur le lierre et sur le thym.

La répartition géographique des populations échantillonnées est indiquée sur la figure 60, de même que le tableau 50 en résume les caractéristiques abiotiques (édaphique) et biotiques (hôte-source). Le même tableau présente également quelques caractéristiques morphologiques et botaniques des plantes porte-graines d'*Orobanche* et des plantes hôtes-sources correspondantes dont sont issus les lots de graines du parasite. L'ensemble de ces lots comprend 56 provenances dont 24 ont constitué le matériel d'étude dans les parties I et II.

Dans chaque site, plusieurs individus parasites ont été récoltés sur un ou plusieurs individus. Seuls ont été retenus les couples hôte-parasite chez lesquels la liaison directe *haustorium*-hôte a été mise en évidence après déterrement soigneux de la partie souterraine des deux partenaires. A l'exception de deux lots de graines récoltés dans un chaume pâturé à Ouarzazate, cette identification a été possible chez tous les couples (tableau 50).

2 - Cultures hôtes-tests

Nous avons utilisé trois espèces cultivées : la fève (*Vicia faba* L.), la lentille (*Lens culinaris* L.) et le petit pois (*Pisum sativum* L.), respectivement codées F, L et PP.

3 - Expériences réalisées

Trois expériences en pots de végétation ont été conduites pendant l'année 1990 au CEFÉ Louis Emberger. La figure 61 schématise le protocole adopté pour chacune des expériences.

3.1 - Expérience 1 (1990 a)

3.1.1 - Objectif

Il s'agit d'étudier la diversité génétique chez les différentes provenances d'*Orobanche* et la spécificité des couples hôtes-parasite sur la base de la capacité d'infection et de critères morphogénétiques d'une part, et sur la base de marqueurs électrophorétiques d'autre part.

3.1.2 - Dispositif

Il est constitué d'une combinaison factorielle des provenances d'*Orobanche* et des cultures hôtes-cribles. Comportant trois répétitions, l'ensemble des traitements est réparti selon un dispositif expérimental de type "split-plot" avec la culture hôte-crible comme parcelle principale. L'unité expérimentale est constituée d'un pot de végétation d'une capacité de 5 litres contenant un substrat sain (témoin) ou artificiellement inoculé à raison de 50 mg de semence de parasite (traité). Les techniques d'infestation, de semis et d'arrosage ont été décrites précédemment (Partie II, Matériel et Méthodes).

3.1.3 - Mesures

Elles portent sur :

- la dynamique d'émergence des individus et leur phénologie chez le parasite ;
- la dynamique des stades phénologiques chez l'hôte ;
- la capacité d'infection du parasite ;
- la production finale en biomasse totale et en grains chez les deux partenaires ;
- l'analyse électrophorétique chez le parasite.

3.2 - Expérience 2 (1990 b)

3.2.1 - Objectif

C'est le même que dans l'expérience 1, mais dans des conditions abiotiques (température-photopériode) différentes (fig. 32).

3.2.2 - Dispositif

Au terme de l'expérience 1, les pots ont été réutilisés pour un semis du 15 juillet 1990 et reconduits de manière identique, mais en plein été.

3.2.3 - Mesures

Elles sont les mêmes que dans l'expérience 1, mais sans l'analyse électrophorétique.

3.3 - Expérience 3 (1990 c)

3.3.1 - Objectif

Il s'agit de tester la capacité d'infection des lots de semences d'*Orobanches* qui, au cours de l'expérience 1, n'ont pas ou très faiblement infecté les cultures-tests et ce en renforçant la dose d'infestation par le parasite.

3.3.2 - Dispositif

Du même type que ceux des expériences précédentes, il comprend des unités expérimentales constituées chacune d'un pot de végétation d'une capacité inférieure (2,5 litres) contenant un substrat sain (témoin) ou artificiellement infesté à raison de 100 mg de semences du parasite (traité). L'ensemble des traitements, combinaison factorielle de 19 lots de semences et du témoin avec les cultures-hôtes est répété trois fois, soit un total de 120 pots.

3.3.3 - Mesures

Elles portent seulement sur :

- le nombre d'individus à l'émergence chez le parasite ;
- la phénologie chez l'hôte.

4 - Techniques et analyses électrophorétiques

La technique d'électrophorèse comprend une suite de phases étroitement interdépendantes de la collecte du matériel végétal à étudier jusqu'à la lecture voire l'interprétation des résultats : de la qualité des manipulations à une phase donnée dépend celle de la phase suivante. Une meilleure qualité des résultats nécessite souvent une adaptation préalable de la méthode au niveau de ces phases compte tenu du matériel végétal à étudier, d'une part, et des techniques du laboratoire où se fait l'étude, d'autre part.

Il s'agit donc chaque fois de déterminer les conditions optimales d'électrophorèse pour une enzyme ou groupe d'enzyme : stade de l'organe, échantillon, pH de migration, etc...

Dans le cas présent, la mise au point porte principalement sur trois éléments :

- l'organe de la plante à échantillonner ;

- le tampon d'extraction ;
- les systèmes isozymiques à étudier.

4.1 - Détermination de l'organe à analyser et du tampon d'extraction

Facteur limitant puisqu'elle constitue la clef pour une bonne révélation des protéines solubles, la qualité de l'extrait dépend de deux éléments :

- l'organe ou partie de la plante à analyser (âge, quantité, richesse en composés phénoliques, richesse et activité du système enzymatique à révéler, etc...);
- le tampon d'extraction pour sa capacité d'empêcher l'oxydation de l'extrait et donc la dégradation des enzymes qu'il contient.

Pour déterminer l'organe et le tampon adéquats, plusieurs couples organe-tampon ont été testés au préalable. Les résultats, résumés dans le tableau 51 montrent que, sur 36 couples, 4 seulement ont donné satisfaction. Notre choix a porté sur un seul de ces 4 couples : les fleurs et le tampon A₂.

4.1.1 - Organe : les fleurs

Elles présentent les avantages suivants :

- elles constituent l'organe le plus compatible avec le tampon A₂ ;
- elles sont plus facilement séparables des stipules, cause majeure des phénomènes d'oxydation, car généralement sénescents ;
- elles sont plus faciles et rapides à broyer ;
- prélevées sur la partie médiane de l'inflorescence, elles permettent l'homogénéisation du stade de développement entre individus échantillonnés.

4.1.2 - Tampon d'extraction : tampon A₂

Il représente une variante du tampon d'extraction TRIS-HCL généralement utilisé par le laboratoire d'électrophorèse du CEFÉ Louis Emberger.

4.2 - Systèmes de migration et systèmes isozymiques

En vue de déterminer les systèmes de migration permettant une meilleure révélation d'un ou plusieurs systèmes isozymiques, une série de tests portant sur 21 enzymes et 6 systèmes de migrations a été entreprise. Les résultats relatifs à

l'activité, à la qualité de révélation et à la répétabilité sont portés dans le tableau 52.

En raison de leur répétabilité et du polymorphisme exprimé, nous retenons

:

- 6 systèmes isozymiques : PGM, ADH, EST, IDH, PPO et SKDH ;
- 2 systèmes de migration : Lithium-Borate et Hcl-Histidine sur gel horizontal d'amidon, dont les caractéristiques sont mentionnées dans le tableau 52.

4.3 - Traitement des résultats

4.3.1 - Lecture des zymogrammes et présentation des résultats

A la fin de chaque révélation, des "bandes" apparaissent sur le zymogramme au niveau des extraits de chaque individu. Ces bandes (isozymes) peuvent varier en nombre, en activité et par la distance de migration sur l'électrophorogramme. Une telle variation traduit la variabilité génétique du groupe d'individus ainsi étudiés.

Dans notre étude, nous avons considéré ces bandes en les caractérisant par leur nombre, mais également par leur mobilité électrophorétique. Pour chaque système isozymique, nous avons appliqué à la bande la plus fréquente une mobilité relative de valeur 100 par rapport à laquelle nous exprimons (en %) la mobilité des autres bandes.

Dans un premier temps, nous avons exprimé les résultats en terme de fréquence de combinaison de bandes, de même nombre et de mobilité équivalente, et ce au niveau de chaque population d'*Orobanche*. On parlera alors de fréquences de bandes ou d'isozymes et de fréquences alléliques et génotypiques. En l'absence de tout contrôle génétique des systèmes étudiés, comme c'est précisément le cas chez l'*Orobanche*, la déduction de fréquences alléliques à partir de celles des bandes, et des génotypes à partir des phénotypes isozymiques ne serait que pure spéculation.

4.3.2 - Traitements statistiques

Les résultats ainsi obtenus ont été traité par deux méthodes complémentaires d'analyse multivariable :

- l'analyse factorielle des correspondances (AFC) bien adaptée lorsque l'on cherche notamment à tester la validité des groupes déjà définis (GOUNOT, 1969 *in* MAILLET, 1981) ;

- l'analyse factorielle des correspondances sur valeurs instrumentales (AFCVI), ou analyse canonique des correspondances (ACC) permettant d'étudier des relations espèces-milieu chez les animaux et chez les végétaux (LEBRETON et YOCCOZ, 1987) sur la base des variables quantitatives (LEBRETON et *al.*, 1988 a) ou qualitatives (LEBRETON et *al.*, 1988 b, 1991).

Ces méthodes présentent l'avantage d'une étude globale et synthétique des relations espèce-milieu, et permettent de dégager les caractérisations essentielles de ces relations, ceci étant rendu plus aisé par une représentation graphique des résultats. La réalisation pratique des deux méthodes a été effectuée par le logiciel BIOMECO de l'unité de biométrie du CEFÉ Louis Emberger. Elles ont porté sur les couples origines-hôtes comme facteurs, et sur les phénotypes isozymiques précédemment définis comme variables. Chaque origine est codée par une lettre, majuscule lorsqu'elle infecte la fève, minuscule lorsqu'elle infecte la lentille, et minuscule portant l'indice p lorsqu'elle infecte le petit pois. L'AFC a été effectuée sur la base de la présence-absence du phénotype.

Nous avons également réalisé des AFC :

- en combinant les trois hôtes-tests et les origines qui leur sont spécifiques et communes mais seulement sur la base des systèmes enzymatiques communs ;
- en considérant chaque hôte-test et l'ensemble des origines et des systèmes ;
- en considérant chaque système enzymatique et l'ensemble des couples hôtes-origines.

L'AFCVI a été par contre réalisée sur l'ensemble des trois hôtes-tests et origines, mais seulement sur la base des systèmes qui leur sont communs, en considérant les effectifs de chaque phénotype au lieu de sa présence ou de son absence.

Ceci permet d'obtenir une partie de l'information non prise en compte par l'AFC, basée sur présence-absence. AFCVI permet également de distinguer la part de la variation totale expliquée par l'hôte d'une part, à la population d'autre part, ou par leur interaction.

III - RESULTATS

Les couples parasite-hôte issus de la combinaison factorielle des 56 origines d'*Orobanche* et des 3 espèces d'hôte-test n'ont pu être tous analysés par l'électrophorèse. En effet, comme le montre le tableau 53 :

- certaines origines n'ont donné lieu à aucune infection chez les hôtes, d'autres n'en ont infecté que certains ;

- certains hôtes ne sont également que très peu infectés et n'offrent pas suffisamment de matériel pour l'analyse ;
- parmi les systèmes isozymiques analysés, certains présentent, chez certaines origines, des électro-phorégrammes moins clairement interprétables. D'où les conséquences suivantes sur la structure de données :
 - un nombre de couples parasite-hôte inférieur au nombre initial ;
 - un nombre de couples parasite-hôte variable selon l'hôte-crible et le système isozymique.

1 - Variation génétique des origines du parasite

1.1 - Polymorphisme isozymique et fréquence des bandes

Cette variation est estimée par le nombre de systèmes isozymiques polymorphes et le nombre moyen de bandes par système isozymique (tableau 54) mais également par la fréquence de ces bandes au sein d'un système donné (tableaux 55a, b, c).

On observe un taux moyen de polymorphisme et un nombre de bandes par système isozymique nettement plus élevé (93,8 % ; 3,06) sur fève, plus faible sur petit pois (76,66 % ; 2,44) et intermédiaire sur lentille (88,33 % ; 2,79). Le nombre moyen d'individus échantillonnés par système est légèrement différent entre les trois hôtes. Ces différences ne sont pas induites par les mêmes origines d'*Orobanche* : sur le petit pois, le polymorphisme est plus faible pour la quasi-totalité des origines qui l'infectent, plus encore chez les origines F et G, alors que sur la lentille, le polymorphisme est plus réduit surtout chez les origines P et Q qui l'infectent exclusivement (tableau 54).

Par ailleurs, le faible polymorphisme *quasi* généralisé chez toutes les origines sur le petit pois s'expliquerait également, non seulement par l'absence du système SKDH non pris en compte dans le calcul, car non analysé, mais surtout par le système IDH plus systématiquement monomorphe que sur fève et lentille (tableau 54). Cette variation génétique est exprimée également au niveau des fréquences des bandes.

Pour les SKDH, le maximum de bandes est observé chez les origines P et Q sur lentille (six), chez K sur fève (cinq), ou chez N et N sur lentille (quatre). Un minimum de deux et trois bandes est constaté chez les autres origines. Un nombre maximum de quatre et trois bandes est rapporté, respectivement chez *O. crenata* et *O. aegyptiaca* (VERKLEIJ et al., 1986) et de quatre à cinq bandes chez deux populations d'*O. crenata* (VERKLEIJ et al., 1991).

Les mêmes constatations peuvent être faites sur d'autres systèmes tels ADH et PGM. Le nombre de bandes mis en évidence chez ces systèmes est plus réduit chez *O. crenata* et *O. aegyptiaca* (VERKLEIJ et al., 1986) que chez deux populations d'*O. crenata* parasitant la fève, et dont la graine a été récoltée sur fève en Syrie mais dans deux régions différentes (VERKLEIJ et al., 1991).

Chez les PGM, quel que soit l'hôte, nous observons deux ou trois bandes, et à fréquence variable d'une origine à l'autre, excepté pour l'origine K. Celle-ci, unibande, est monomorphe sur l'hôte-fève qu'elle infecte spécifiquement. Elle diffère également des autres origines au niveau des ADH, comportant deux bandes polymorphes mais d'une plus grande vitesse de migration par rapport à d'autres origines comportant de 1 à 4 bandes (tableau 55a).

PGM et ADH, unibandes, sont monomorphes chez P et Q (spécifiques à la lentille). PGM est également monomorphe dans l'origine E lorsqu'elle infecte la lentille, de même que ADH chez l'origine F infectant la fève et les origines F et G infectant le petit pois.

Cependant, ces systèmes PGM et ADH diffèrent entre eux par la mobilité électrophorétique de leurs bandes selon l'origine.

Les Estérases, comportant de 1 à 5 bandes selon le couple hôte-parasite, sont polymorphes pour les origines sur tous les hôtes, exceptée la lentille sur laquelle les origines P et Q (bibandes) et R, J et L (unibandes) montrent plutôt un polymorphisme.

Pour les PPO, on observe également, pour un nombre de bandes allant de 2 à 5, un polymorphisme chez tous les couples hôtes-origines analysés.

1.2 - Phénotypes isozymiques

Chaque phénotype est défini par le nombre de bandes et leurs distances de migration sur l'électrophorogramme, mais sans tenir compte de l'intensité de la taille des taches.

Les différents phénotypes isozymiques ainsi mis en évidence pour l'ensemble du matériel analysé sont représentés pour chaque système isozymique sur la figure 62.

On remarque un nombre de phénotypes relativement important (de 8 à 16) pour les 6 systèmes étudiés. Ce résultat traduit une forte variation entre les différents couples parasite-hôte testés. Il confirme également l'importante variation précédemment mise en évidence, notamment à l'intérieur d'un même couple, sur la base des bandes isozymiques et leur fréquence.

2 - Apport de l'analyse multivariante

2.1 - Apport de l'AFC

Les résultats de l'AFC (tableau 56) permettent de formuler les constatations suivantes :

- les trois premiers axes absorbent chacun et totalisent ensemble une inertie variable selon l'hôte-cible, le nombre ou la nature des systèmes enzymatiques ou selon que les hôtes et les systèmes sont combinés ou pris séparément. On obtient le maximum d'explications dans ce dernier cas :

- combinés ensemble, les trois hôtes sont nettement discriminés sur la base de 4 systèmes seulement : PGM, ADH, EST et PPO. La fève est en position intermédiaire entre le petit pois et la lentille (figure 63) ;

- en combinant la fève et la lentille, K, p et q sont opposées à toutes les autres origines, de même que K, F, G et q le sont à f, a, p. Ces oppositions soulignent respectivement un effet marqué dû à l'hôte-source et aux hôtes-source et cible sur la différenciation génétique du parasite ;

- prises séparément, seules les origines K et F différentes entre elles, se distinguent des autres origines infectant la fève, et p et q des origines infectant la lentille. Sur le petit pois non infecté par K, P et q, on observe plusieurs groupes. L'absence de ces groupes chez la lentille et la fève est induite, notamment par la présence de P et q spécifiques à la lentille et de K, spécifique à la fève. De ce fait, elles sont très différentes des autres origines. Ces dernières sont constituées de populations d'*O. crenata* alors que les premières sont issues d'*O. ramosa* (K) et d'*O. gracilis* Sm. (p, q).

La particularité des origines K, P et q s'exprime essentiellement au niveau des systèmes SKDH, et également des ADH. On remarque également que L et n montrent un comportement différent pour SKDH. La pertinence de ce système pour séparer *O. crenata* d'*O. aegyptiaca* est démontrée par VERKLEIJ et al. (1986) :

- concernant les populations d'*O. crenata*, l'influence de l'origine géographique s'exprime moins fortement que celle de l'hôte-source.

- Cependant, ces tendances ne sont pas toujours nettes, probablement en raison des interactions entre les facteurs origine géographique x hôte-source x hôte-cible d'une part, et des systèmes enzymatiques en nombre restreint d'autre part.

- Néanmoins, l'analyse par système enzymatique permet de discriminer les populations d'*O. crenata* ayant une même origine (géographique et hôte-source, puis criblées par la fève, la lentille, le petit pois et le pois chiche) et enfin

parasitant les mêmes hôtes. Il s'agit en fait des populations étudiées dans les parties I et II.

En effet, nous notons que :

IDH permet de situer les populations A, c par rapport à B, C.

EST permet d'isoler la population A.

PGM permet d'isoler la population a.

ADH permet d'isoler la population PC.

SKDH distingue surtout K, P, q, L et n.

2.2 - Apport de l'AFCVI

Les résultats relatifs à cette analyse sont synthétisés dans le tableau 57.

L'inertie totale due à l'hôte-cible est très faible ($I=0,1326$) par rapport à celle due à l'origine du parasite ($I=1,0813$). Ceci traduit une faible contribution de l'hôte-cible à l'explication de la variation totale et minimise donc son rôle dans la différenciation génétique exprimée ici à l'aide de la variation isozymique. Cependant, le nombre total d'hôtes-cibles testés n'est que de 3 alors que celui des origines est de 18. Ramené au nombre de dimensions (nombre total moins 1), les inerties moyennes par axe sont équivalentes entre hôte-cible (0,0663) et l'origine du parasite (0,0636). Le rôle de l'hôte comme cible est donc aussi important que celui du parasite lui-même. Totalisant à eux seuls une inertie de 1,1969, ils expliquent un peu plus de la moitié (54 %) de la variation totale, mais sur la base de 19 axes pour un total de 40. Les 46 % correspondent aux 21 axes restant.

Cette part d'inertie assez forte indique que certaines combinaisons hôte-cible x origine d'*Orobanche* doivent présenter des phénotypes isozymiques particuliers, traduisant ainsi une forte interaction hôte-cible x origine d'*Orobanche* que l'on ne peut déterminer ici, compte-tenu de la structure des données de l'AFCVI.

3 - Discussion et conclusion

Le niveau de variabilité est généralement élevé et varie selon l'origine d'*Orobanche* et selon l'hôte-cible. Le polymorphisme moyen est moins important sur le petit pois (76,66 %) que sur la lentille (88,33 %) et sur la fève (93,80 %) avec respectivement 2,44 ; 2,79 et 3,06 bandes par système enzymatique. Ces valeurs demeurent comparables voire supérieures à celles obtenues sur *O. crenata* (VERKLEIJ et al., 1986 et 1991) et également aux valeurs moyennes rapportées chez d'autres espèces (HAMRICK et al., 1979).

Entre origines, nous observons des valeurs plus variables allant de 40 à 100 % du polymorphisme et de 2 à 3,33 bandes par système isozymique. Une telle variabilité entre origines peut être liée à des éléments caractéristiques des systèmes de croisement, des modes de reproduction et de l'extension géographique (HAMRICK et *al.*, 1979). Les origines P, q et K montrant les valeurs les plus faibles et présentant un monomorphisme plus important en nombre de systèmes, sont géographiquement isolées dans une zone très limitée située au Sud du Haut-Atlas marocain. Elles sont également isolées génétiquement, car elles fleurissent tard, et leurs fleurs, moins nombreuses, de taille très réduite, de couleur moins contrastée par rapport à la tige sont moins attractives pour d'éventuels insectes pollinisateurs (observations personnelles). Un effet "fondateur" peut également jouer comme c'est le cas pour les populations de *Striga asiatica* introduites aux Etats-Unis (WERTH et *al.*, 1984), alors que les populations de *Striga hermontica* originaires du Soudan et du Burkina Faso, parasitant le sorgho et le mil montrent un niveau très élevé de diversité génétique (BHARATHALAKSHMI et *al.*, 1990).

Cependant, la barrière géographique ne semble pas avoir joué entre des populations issues de régions aussi éloignées que Marrakech, Rabat, Tifelt et Meknès-Fes. Dans ces régions, contrairement à Ouarzazate, la *quasi*-totalité des graines d'*Orobanche* a été récoltée sur des cultures (*Vicia faba* principalement) et les échantillons ont été identifiés comme appartenant à *Orobanche crenata* Forsk, principale espèce au Maroc et dont le foyer est la région de Meknès-Fes (voir Partie I). Le facteur actif de la contamination des autres régions serait essentiellement la dispersion à travers la semence elle-même de l'hôte-fève, dont la production est principalement assurée dans la région de Meknès-Fes, grenier du Maroc. La dispersion des graines du parasite est très limitée dans l'espace (MESA-GARCIA et *al.*, 1986).

Par ailleurs, *O. crenata* est allogame (MUSSELMAN et *al.*, 1982) et présente un niveau élevé de diversité génétique (HAMRICK et *al.*, 1979). En milieu agricole, la production de graines du parasite est très élevée (BOUHATOUS, 1987 b). La fréquence dans l'assolement des principales cultures-hôtes de cycle court est généralement biennale (BOUHATOUS, 1987 a).

Le flux de gène peut également s'effectuer par le pollen : les fleurs d'*O. crenata* sont butinées par des insectes, les abeilles notamment (observations personnelles).

En conclusion, nous pouvons retenir :

- L'existence d'une spécificité hôte-origine à un stade précoce qui se situe à la germination, ou plus exactement à la fixation de l'*Orobanche* sur les racines-

hôtes, comme c'est le cas de P et Q infectant exclusivement la lentille et, K infectant exclusivement la fève.

Dans les trois expériences réalisées, aucune des trois origines n'a infecté le petit pois (tableau 53).

- Cette spécificité précoce se retrouve également au niveau des systèmes enzymatiques puisque nous avons montré des différences entre ces origines P, Q et K et d'autres origines lorsqu'elles parasitent le même hôte, et ce même sur un nombre restreint de systèmes.

- Cette spécificité n'est pas seulement liée à la génétique de l'hôte, mais également et surtout à celle du parasite.

- Si des graines provenant d'un même hôte-source peuvent parasiter différentes espèces hôtes-cibles, les plantes parasites qui en sont issues peuvent présenter une variabilité isozymique différente selon l'hôte-cible.

- Cette différence dans la variabilité isozymique tend à être plus importante dans le cas de parasites provenant de différents hôtes-sources et parasitant le même hôte-cible.

- Enfin, on peut souligner l'apport de l'électrophorèse puisqu'avec un nombre limité (moins de 6) de systèmes, on peut mettre en évidence une grande variabilité isozymique, et établir une discrimination, non seulement entre populations d'origines différentes et très éloignées ; comportant des espèces et des sous-espèces (VERKLEIJ et *al.*, 1986, 1991), mais également entre populations de même origine ou d'origines voisines (géographique, hôtes-sources, hôtes-cibles).

- L'analyse multivariable par AFC et AFCVI sur les phénotypes isozymiques permet d'évaluer dans la variation totale observée, la part d'explication revenant à l'hôte-cible, à l'origine d'*Orobanche* et également à leur interaction qui paraît très forte. La détermination de celle-ci nécessite la structuration des données sur les phénotypes isozymiques au niveau de l'individu (LEBRETON, communication personnelle), plutôt qu'au niveau de la combinaison hôte-cible x parasite.

Dans ce cas, il s'agirait d'analyser la variation électrophorétique selon la technique de la taxonomie numérique (JENSSEN et *al.*, 1979). L'analyse porterait aussi sur la comparaison de chaque individu avec chaque autre individu ($N > 700$) au lieu de comparer seulement les origines entre elles ($N < 40$).

Par ailleurs, la détermination du contrôle génétique des systèmes étudiés permettra de mieux valoriser nos résultats en les interprétant d'un point de vue de la génétique évolutive des populations.

1 - INTRODUCTION

Au cours de cette étude sur la dynamique des relations entre *Orobanche crenata* Forsk et ses hôtes, nous avons souligné, en conclusion de chaque partie, les résultats les plus marquants caractérisant leur vie associative. Ces résultats mettent en évidence les effets dépressifs et/ou stimulants du parasite sur son hôte, variables en intensité et dans le temps, selon l'hôte lui-même et son milieu.

Ici, nous nous intéressons au coût d'une unité de croissance d'*Orobanche* en équivalent unité de croissance chez la plante-hôte. En d'autres termes, combien d'unités de croissance de la plante-hôte sont-elles nécessaires pour produire une unité de croissance d'*Orobanche* ?

2 - INDICE DU COUT: définition, signification et validation

2.1 - définition et signification

Il convient alors de définir un indice permettant l'évaluation de ce coût.

Cela revient à déterminer, d'une part, la différence de production (dH) entre les plantes parasitées (Hp), et non parasitées (Hn), et, d'autre part, la production correspondante de l'*Orobanche* (POr).

Une unité de production chez l'*Orobanche* peut être exprimée en unité équivalente de l'hôte par le rapport :

$$k = \frac{POr}{Hn-Hp} = \frac{\text{Unité de croissance d'Orobanche (UCO)}}{\text{Unité de croissance de l'hôte (UCH)}} \quad (1)$$

Cela suppose que la différence $Hn - Hp$ diffère de zéro Ce qui n'est pas toujours le cas, puisque $Ip = 0$ pour certains paramètres ainsi que nous l'avons vu plus haut. Mais, en notant qu'en conditions de présence d'*Orobanche*, on a obligatoirement $POr > 0$ (\geq au poids de la graine)

(1) L'équation peut alors s'écrire :

$$k' = \frac{1}{k} = \frac{Hn-Hp}{POr} = \frac{(UCH)}{(UCO)} \quad (2)$$

Il convient également de remarquer que $POr > 0$ n'est vérifiée à tout stade du parasitisme que pour le paramètre "biomasse". Celle-ci étant, chez l'*Orobanche*, au moins égale à la masse de sa propre graine. D'autres structures de croissance, métriques, (hauteur) et démographiques (organes) peuvent être

mesurées chez l'hôte, alors qu'elles ne sont pas encore mises en place chez l'*Orobanche*. En effet, certaines structures (tiges et racines) existant à l'état embryonnaire dans la graine des plantes autotrophes, ne le sont pas dans la graine d'*Orobanche* (PRIVAT, 1960 ; ABER, 1988). Ceci ne constitue pas une contrainte majeure, puisque, au stade germination-début de fixation, l'*Orobanche* puise, pour sa croissance sur les réserves de sa propre graine. Elle a alors un statut "autotrophe" (ABER 1984, 1988) et non de parasite.

Il convient donc de distinguer, pour k' , les valeurs particulières suivantes :

- | | | |
|----|------------------------------------|--|
| | | (1) L' <i>Orobanche</i> produit sans que l'hôte n'ait souffert de sa présence. |
| 1/ | $k' = 0 \Rightarrow Hn-Hp = 0$ | \Rightarrow (2) Stade "autotroph" de l' <i>Orobanche</i> mentionné ci-dessus pour la biomasse donc $I_p = 0$ |
| 2/ | $k' = +1 \Rightarrow Hn-Hp = POr$ | \Rightarrow Compensation stricte : $1UCH = 1UCO$ |
| 3/ | $k' = -1 \Rightarrow Hn-Hp = -POr$ | \Rightarrow Sur-compensation stricte : $1UCH = 2UCO$ |
| 4/ | $k' > 1 \Rightarrow Hn-Hp > POr$ | \Rightarrow Sur-compensation : $1UCH > 1UCO$ |
| 5/ | $k' < 1 \Rightarrow Hn-Hp < POr$ | \Rightarrow Sur-compensation : $1UCH < 1UCO$ |

* k' : masse de la graine d'*Orobanche* = coût pour l'hôte sur lequel est produit la graine.

Or la question initiale était le coût d'une unité de croissance d'*Orobanche* en équivalent de croissance chez la plante-hôte. Ceci nous conduit à réutiliser l'indice $k = 1/k'$, mais à la seule condition que k' soit différent de zéro. Cette condition est satisfaite dans notre cas pour deux raisons principales :

- nous nous situons en conditions de parasitisme *sensu stricto* : au début des observations (9 avril) les taux et degré d'infection étaient très élevés (sub-maximaux chez la lentille, et maximaux chez fève et petit pois), ce qui exclut le stade "autotrophe", donc $k' = 0$.

- nous prenons comme unité de croissance à analyser les "biomasses" fraîche et sèche. Sur celles-ci, nous avons déterminé :

I_p avec des valeurs non nulles, et donc, $Hn-Hp$ différent de zéro.

Nous revenons alors à l'équation (1) de départ :

$$k = 1/k' = POr/Hn-Hp = UCO/UCH \quad (3)$$

k étant toujours du signe de $Hn-Hp$, puisque $POr > 0$, on peut distinguer les situations suivantes :

- 1/ $k = +1 \Rightarrow H_n - H_p = P_{Or} \Rightarrow$ compensation stricte: $1UCO = 1UCH$
- 2/ $k = -1 \Rightarrow \begin{matrix} H_n - H_p < 0 \\ H_n - H_p = P_{Or} \end{matrix} \Rightarrow$ sur-compensation stricte : $1UCH = 2UCH$
- 3/ $0 < k < 1 \Rightarrow H_n - H_p > P_{Or} \Rightarrow$ sous-compensation : $1UCO = kUCH$
- 4/ $-1 < k < 0 \Rightarrow \begin{matrix} H_n - H_p < 0 \\ H_n - H_p < P_{Or} \end{matrix} \Rightarrow$ sur-compensation : $1UCO < 1UCH$
- 5/ $k > 1 \Rightarrow \begin{matrix} H_n - H_p > 0 \\ H_n - H_p < P_{Or} \end{matrix} \Rightarrow$ sur-compensation : $1UCO > 1UCH$
- 6/ $k < -1 \Rightarrow \begin{matrix} H_n - H_p < 0 \\ H_n - H_p < P_{Or} \end{matrix} \Rightarrow$ sur-compensation : $1UCO \geq 1UCH$

Pour les $k < 0$ (sur-compensation), la signification biologique n'est pas évidente, car on sait que, d'une part l'*Orobanche* est un holoparasite strict qui draine chez son hôte la totalité de ses besoins de croissance (hydrates de carbone, eau, minéraux...); d'autre part, cette sur-compensation signifie que l'hôte assure non seulement les besoins de l'*Orobanche*, mais produit même davantage qu'en situation de non parasitisme. Dans les faits, cette situation ne devrait pas exister, du moins aux stades tardifs de l'association hôte-*Orobanche*, auquel cas le problème actuellement posé par ce parasitisme ne serait pas d'une telle acuité.

Analysant l'effet sur ces hôtes de *Rhinanthus*, hémiparasite, et de diverses associations espèces *Orobanches*/espèces hôtes, TER BORG et BASTIAANS (1973), TER BORG (1986 a) montrent entre l'hôte parasité (H+) et non parasité (H-) le rapport suivant : $H+/H- < 1$. Ce dernier précise qu'en conditions défavorables, ce rapport peut être plus faible : $H+/H- < 0,3$.

Certes, *Rhinanthus* est un hémiparasite, mais il peut accomplir son cycle en l'absence de son hôte (BOURGET, 1965).

Avec des pseudo-racines non fonctionnelles (ABER, 1988 sur *O. crenata*; PRIVAT, 1960 sur *O. hederæ*) et totalement dépourvue de chlorophylle, l'*Orobanche* est, elle, un holoparasite strict. Elle est adaptée à la vie hétérotrophe stricte (EMBERGER, 1925a, 1927; PRIVAT, 1960; ATSATT, 1973).

L'effet du parasitisme est, par définition même, plutôt dépressif sur l'hôte qui, de ce fait, en assure la contrepartie.

2.2 - Validation: étude de cas

Nous analysons celle-ci en termes de coût (k), à travers les biomasses sèches et fraîches, chez la lentille, la fève et le petit pois, semés à différentes dates, cultures conduites en absence ou en présence du parasitisme par l'*Orobanche*. Ce coût ($k = P_{Or}/H_n - H_p$) a été calculé, et les valeurs de k sont traitées par l'analyse de variance (tableaux 58a à 62a) et les moyennes des traitements sont classées selon la méthode de NEWMAN-KEULS (tableau 58b à 62b).

Début avril (9 avril), on note sur le coût de production d'un gramme d'*Orobanche* en équivalent biomasse fraîche totale, aérienne et racinaire (BFT), des effets très marqués (THS) dus à l'hôte, sa date de semis et à leur interaction (tableau 58a).

Le coût d'un gramme de biomasse fraîche d'*Orobanche*, exprimé en équivalent biomasse fraîche totale (BFT) ou aérienne (BFA) chez l'hôte, dépend de l'hôte lui-même (THS), de sa date de semis (THS), et de leur interaction (THS). Aucun de ces effets n'est significatif sur le coût d'un gramme de biomasse sèche d'*Orobanche* exprimé en équivalent biomasse sèche totale (BST) et aérienne (BSA) de l'hôte.

Chez la fève (tableau 58b), un gramme de biomasse fraîche d'*Orobanche*, nécessite chez l'hôte, en équivalent BFT, autant en semis précoce ($k = 0,7$), mais nettement moins en semis intermédiaire ($k = 0,2$) et tardif ($k = 0,04$).

Chez la lentille, un gramme d'*Orobanche* fraîche est obtenu avec moins d'un gramme équivalent de l'hôte, en semis intermédiaire ($k = 0,80$) et tardif ($k = 0,50$), alors qu'il fallait plus de quatre grammes en semis précoce ($k = 4,47$).

Chez le petit pois, on observe un équivalent gramme BFT voisin de l'unité quel que soit le semis. En équivalent BFA, le coût d'un gramme d'*Orobanche* présente une légère diminution par rapport à l'équivalent BFT (tableau 58b).

Trois semaines plus tard (29 avril), on enregistre chez le petit pois un coût plus élevé (supérieur à 1) qu'au 9 avril et plus important en semis tardif (2,44), qu'en semis intermédiaire (1,94) (tableau 60b). L'équivalent BST n'est pas davantage influencé.

Chez la fève et la lentille, les effets sur l'équivalent BST deviennent plus marqués pour l'hôte (HS), sa date de semis (THS) et pour leur interaction (THS). On observe en équivalent BST voisin de un chez la fève pour tous les semis, et, chez la lentille, pour les semis précoce et intermédiaire (tableau 59a).

La lentille montre un coût plus élevé en semis tardif ($k = 16,74$). En revanche, sur l'équivalent BFT, seul l'effet dû à l'hôte persiste (S), avec un coût plus faible chez la fève ($k = 0,87$) que chez la lentille ($k = 14,73$).

Au 15 mai (tableau 61a), sur cette culture, on observe, sur l'équivalent BST, des effets significatifs dus seulement à la date de semis, mais avec une sur-compensation en semis précoce ($k = -1,86$) et en semis tardif ($k = -13$) (tableau 61b). Ceci constitue le seul cas où l'hôte peut tirer un avantage du fait d'avoir permis à l'*Orobanche* de se développer, ce qui ferait passer l'*Orobanche* du statut de parasite à celui de "symbiote".

Certains auteurs constatent en effet une masse racinaire plus élevée chez les plantes parasitées par *Striga* (PARKER, 1984 sur sorgho) et diverses espèces d'*Orobanche* (TER BORG, 1986 a) et concluent à une stimulation en présence du parasite.

D'une part, nos résultats indiquent plutôt que la masse racinaire intervient peu dans le coût de production de l'*Orobanche* en équivalent BST de l'hôte. D'autre part, les différences de biomasse racinaire entre hôte sain et parasité ne sont pas significatives. A la récolte, seuls les équivalents BSA ont été calculés, mais nous avons distingué la biomasse aérienne et la biomasse graine (rendement grain) chez l'hôte et les biomasses sèches aérienne et totale (aérienne + racinaire) chez l'*Orobanche*.

Celles-ci sont exprimées en équivalent biomasses graines (BSGR) et biomasse sèche aérienne (BSA). Nous n'enregistrons aucun effet significatif des traitements sur le coût d'une unité de biomasse sèche aérienne et totale chez l'*Orobanche*, lorsqu'ils sont exprimés en équivalent BSA de l'hôte (tableau 62a).

Par contre, lorsqu'ils sont exprimés en équivalent rendement grain, on note des différences significatives, dues à l'hôte (S), à la date de semis (HS) et à leur interaction (S) (tableau 62a).

Pour tous les semis, on enregistre un coût voisin de 1 pour une unité de biomasse totale d'*Orobanche* exprimée en équivalent BSGR quel que soit l'hôte, sauf la lentille en semis précoce ($k = 3,18$). Pour une unité de biomasse d'*Orobanche*, ce coût équivalent exprimé en BSA chez tous les hôtes, est légèrement inférieur (tableau 62b).

3 - CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Ces résultats permettent de souligner :

- une augmentation relative du coût avec l'âge de l'association hôte parasite, dans des limites variables selon l'hôte et sa date de semis : une limite voisine de 1 est atteinte tôt chez la fève en semis précoce.

Chez le petit pois et la lentille, les limites sont voisines de 2, atteintes tard chez la première espèce, quel que soit le semis, et plus tard encore chez la deuxième en semis précoce. En semis tardif, la lentille atteint une limite plus élevée (cas de sur-compensation où l'*Orobanche* adopterait le statut de "symbiote" (voir plus haut).

- Que l'équivalent BFT est surtout affecté en début de cycle (9 avril). Quant à l'équivalent BST, il augmente progressivement avec l'âge de l'association entre les deux partenaires.

- Les équivalents BFA et BSA subissent les mêmes effets que les équivalents BFT et BST, et montrent, par rapport à ces deux derniers, des valeurs légèrement inférieures, puisque nous avons vu que la masse racinaire ne semble pas être significativement affectée par le parasitisme de l'*Orobanche*.

Ces conclusions pourraient être remises en cause en raison de la forte variabilité caractérisant certains résultats. Mais, d'une part cette variabilité semble inhérente aux conditions mêmes du parasitisme.

En effet, elle a été constatée par de nombreux auteurs aussi bien sur des expériences aux champs sur *Orobanche*-fève (CUBERO, 1983), sur *Rhinanthus*-divers hôtes (TER BORG et BASTIANNIS, 1973), qu'en pots, sur *Striga*-sorgho (PRESS et al., 1987 ; PARKER, 1984), et sur *Rhinanthus*-divers hôtes (TER BORG et BASTIAANS, 1973).

D'autre part, nos résultats ont montré une reproductibilité d'une année sur l'autre, entre stades de développement ainsi qu'à la récolte.

Rappelons qu'en semis tardif, où l'on a noté une sur-compensation ($k = -13$), toutes les plantes de lentille n'étaient pas infectées. En effet, le degré d'infestation était très faible et le taux d'infection inférieur à 50 %. Ceci pourrait expliquer cette sur-compensation, faisant adopter à l'*Orobanche* un statut de "symbiote".

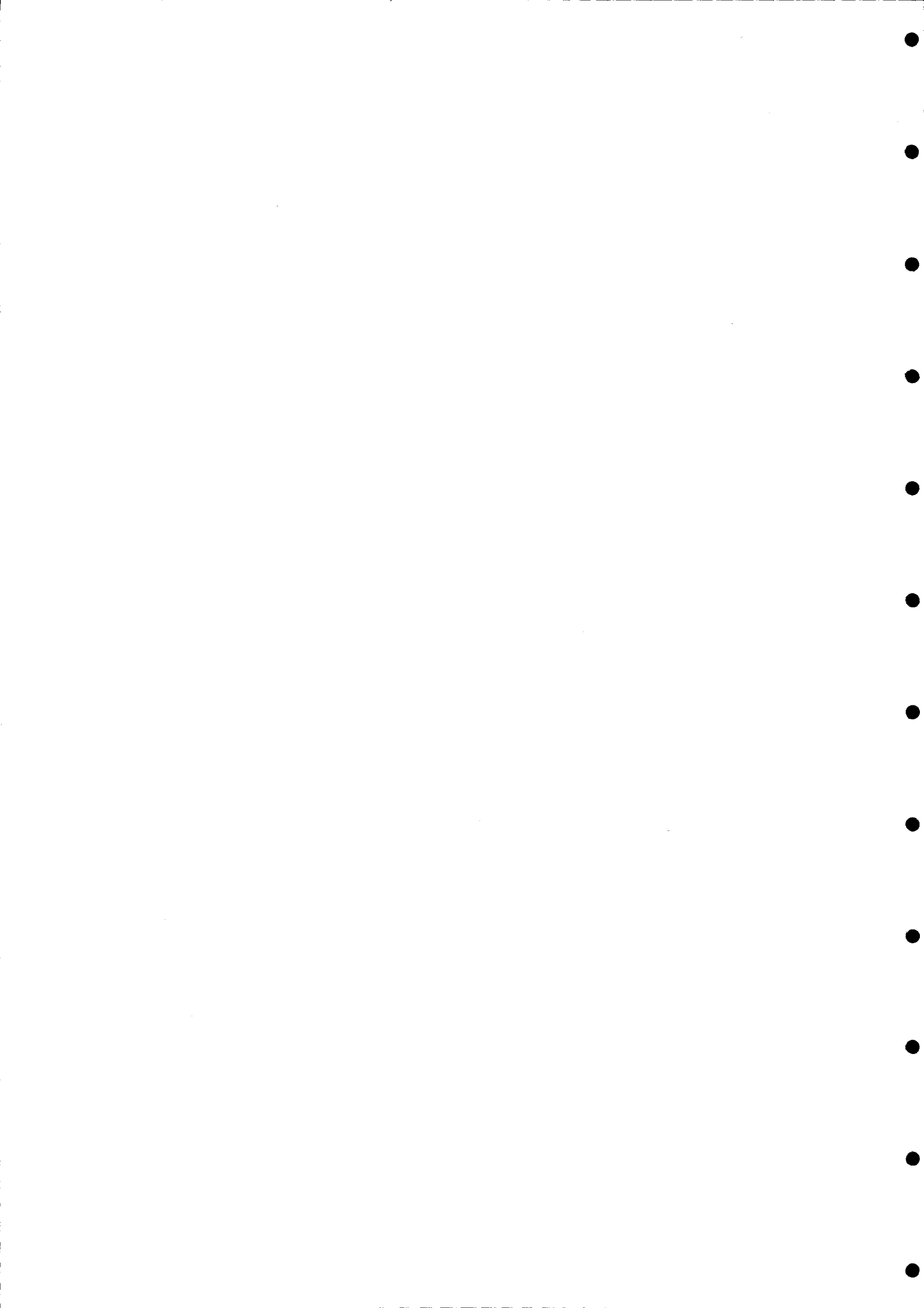
Parmi les nombreux travaux conduits en vue de déterminer l'effet des conditions de croissance sur l'*Orobanche* et son hôte, très peu comportent un témoin (plantes saines) permettant de comparer la performance des plantes parasitées et saines de l'hôte (TER BORG, 1986 a). Aucun des ces travaux à notre connaissance, ne porte sur l'étude du parasitisme en termes de coût de

production du parasite en équivalent production hôte. Dans l'association hôte-parasite, d'autres partenaires peuvent intervenir, tels les micro-organismes telluriques (CEZARD, 1973) et les mycorhizes (WEBER, 1977).

Selon PRESS (1989), le parasitisme peut être approché au niveau de la population, de la plante entière ou de la cellule. L'auteur souligne que l'information sur tous les aspects de la biologie, de la molécule à l'écosystème est nécessaire pour l'analyse du coût/bénéfice dans une association hôte-parasite.

Par ailleurs, nous avons constaté chez les plantes parasitées, une diminution de production de nodules (nombre et biomasses) au cours de leur dynamique de croissance. Or, cette biomasse n'a pas été prise en compte dans le calcul du coût d'une unité de biomasse d'*Orobanche* en équivalent biomasse chez l'hôte.

En conséquence, le coût calculé ici est, d'un point de vue quantitatif, encore sous-estimé. Une estimation correcte du coût de production d'*Orobanche* devrait être réalisée au moins au niveau des trois partenaires : symbiote, hôte, parasite. Au niveau de l'association tripartite symbiote, hôte, parasite, le protocole expérimental doit comporter des plantes-hôtes nodulantes et non nodulantes.



BIBLIOGRAPHIE

- AALDERS (A.J.G.) et PIETERS (R.)**. - 1986 : Plant vigor as a misleading factor in the search resistance in broad bean to *Orobanche crenata*. - *Proc. of a workshop on biology and control of Orobanche*. - Ed. S.J. Ter Borg. LH/VPO, Wageningen, The Netherlands. - p. 140-149.
- AALDERS (A.J.G.) et PIETERS (R.)**. - 1987 : Resistance in *Vicia faba* to *Orobanche crenata* : true resistance versus hidden susceptibility. - *Euphytica*, 36. - p. 227-236.
- ABDALLA (M.M.F.)**. - 1982 : Characteristics of a local Faba bean collection and its reaction to *Orobanche*. In : G. HAWTIN et C. WEBB (Eds), Faba bean Improvement : Proceedings of the International Faba Bean Conference Cairo, March 7-11, 1981. Martinus Nijhoff/Dr W. Junk, The Hague. - p. 207-212.
- ABER (M.), FER (A.), SALLE (G.)**. - 1983 : Etude du transfert des substances organiques de l'hôte (*Vicia faba*) vers le parasite (*Orobanche crenata* Forsk.). - *Z. Pflanzenphysiol*, 112. - p. 297-308.
- ABER (M.)**. - 1983 : *Orobanche crenata* Forsk. : Distribution et dégâts au Maroc. - *Compte rendu de la 12ème Conférence du Columa*, tome 1. - p. 187-194.
- ABER (M.)**. - 1984 : Etude histo-cytologique du couple *Orobanche crenata* Forsk. - *Vicia faba*. - Thèse de Docteur Ingénieur, Paris VI. - 108 p.
- ABER (M.)**. - 1988 : Contribution à l'étude histo-cytologique, physiologique et agronomique du parasitisme chez une Orobanchacée : *Orobanche crenata* Forsk. - Thèse de Doctorat d'Etat en Sciences Naturelles, Université Pierre et Marie Curie, Paris VI, 6 juin. - 177 p.
- ALEXIEV (A.)**. - 1956 a : L'*Orobanche* rameuse et les moyens pour la combattre. - *Selskostopanska missal*, 2. - p. 93-96.
- ALEXIEV (A.)**. - 1956 b : L'*Orobanche* rameuse et la lutte contre elle. - *Bulg. tjutjun*, 2. - p. 62-64.
- ALEXIEV (A.)**. - 1961 : Etude sur certaines pratiques culturales appliquées dans la lutte contre l'*Orobanche* rameuse (*Orobanche ramosa* L. muteli Sch.). - *Comptes rendus de l'Institut central de recherche scientifique sur le tabac*, Plovdiv, A.S., 1. - p. 155-181.
- ALEXIEV (A.)**. - 1966 : *Sinapis alba* en tant que précédent du tabac dans les terres infestées par l'*Orobanche*. *Bulg. tjutjun*, 12, 3. - p. 17-19.
- ALEXIEV (A.)**. - 1967 : Le défoncement en tant que procédé agrotechnique utilisé contre l'*Orobanche* rameuse, *Bulg. tjutjun*, 12, 3. - p. 13-16.
- AMPOVA (G.) et al.** - 1967 : Etude sur la fusariose de l'*Orobanche* rameuse. *Bulg. tjutjun*, 12, 3. - p. 17-19.
- ANDREWS (M.)**. - 1986 : Seasonal Nitrate Reductase Activity of Autumn. - Sown *Vicia faba*, FABIS Newsletter, n° 15. - p. 20-22.
- ANDREWS (M.), SUTHERLAND (J.M.), THOMAS (R.J.), SPRENT (J.I.)**. - 1984 : Distribution of nitrate reductase activity in six legumes : the importance of the stem. - *New Phytol*, 98. - p. 301-310.
- ANDREWS (M.), Mac FARLANE (J.J.), SPRENT (J.I.)**. - 1985 : Carbon and Nitrogen Assimilation by *Vicia faba* L. at Low Temperature : the Importance of Concentration and Form of Applied. N. - *Annals of Botany*, 56. - p. 651-658.
- ARJONA-BERRAL (A.), MESA-GARCIA (J.) et GARCIA-TORRES (L.)**. - 1987 : Phenology and growth of *Orobanche crenata* Forsk. (broomrape) in four legumes crops. - *Weed research*, vol. 27. - p. 349-360.
- ATSATT (P. R.)**. - 1973 : Parasitic Flowering Plants : how did they evolve ? *The American Naturalist*, vol. 107, n° 956. - p. 502-510.
- AUSTIN (R.S.), MORGAND (C.L.), FORD (M.A.)**. - 1981 : A field study of the carbon economy of normal and "topless" field beans (*Vicia faba* L.). - *Vicia faba : Physiology and Breeding*. - Ed. R. Thompson. - p. 60-78.
- BATTANDIER et TRABUT**. - 1888-1890 : Flore de l'Algérie, Alger.

- BECK-MANNAGETTA (G.)** - 1895 : Orobanchaceae. - In Engler (A.) et Prantl (K.). - *Die naturalischen Pflanzen-familien*, Leipzig, 4. - Teil, 3Abt. - p. 123-132.
- BELLUCI (S.), KELLER (E.R.), SCHWENDIMANN (F.)** - 1982 : Einfluss von Wachstumsregulatoren auf die Entwicklung und den Ertragsaufbau der Ackerbohne (*Vicia faba* L.); Teil II : Wirkung von Gibberellinsäure (GA3) auf die vegetative Entwicklung. - *Angew. Botanik*, 56. - p. 55-71.
- BENBELLA (M.)** - 1987 : Effect of fallow, wheat (*Triticum aestivum* L.) broad bean (*Vicia faba* L.) and nitrogen fertilizer on subsequent wheat. *Nat. Workshop on food legumes in Morocco*, 7-9 april, Settat (Morocco).
- BEWICK (T.A.), BINNING (W.R.), STEVENSON (W.R.), STEWART (J.)** - 1987 : A mycoherbicide for control of swamp dodder (*Cuscuta gronovii* Willd.) Cuscutaceae, in "Parasitic Flowering Plants" (Weber H. Chr. and W. Forstreuter eds.), Marburg, F.R.G. - p. 93-104.
- BHARATHALAKSHMI, WERTH (C.R.), MUSSELMAN (L.J.)** - 1990 : A study of genetic diversity among host-specific populations of the withweed *Striga hermontica* (Del.) Benth. (Scrophulariaceae) in Africa. - *Plant Systematics and Evolution*, 17 (2). - p. 1-12.
- BLANCHARD (M.)** - 1952 : Contribution à l'étude de la biologie de l'*Orobanche* et à sa destruction. - *Ann. Inst. Agric. Algérie*, 6. - p. 1-49.
- BLETON (Ch.)** - 1943 : Les *Orobanches*. - *La terre marocaine*. - p. 4.
- BOEUF (F.)** - 1905 : Les *Orobanches* en Tunisie. - *Journal d'Agriculture Pratique*. - p. 11.
- BORG (S.J. TER) et BASTIAANS (J.C.)** - 1973 : Host-parasite relations in *Rhinanthus serotinus*, I. - The effect of growth conditions and host ; a preliminary report. - *Symposium on Parasitic Weeds*. - p. 236-246.
- BORG (S.J. TER)** - 1986 a : Effects of environmental factors on *Orobanche*-host relationships ; a review and some recent results. *Proc. of a workshop on biology and control of Orobanche*. Ed. S.J. ter BORG. LH/VPO, Wageningen, The Netherlands. - p. 57-59.
- BORG (S.J. TER)** - 1986 b : Present and future of *Orobanche* research ; summary and conclusions. In : S.J. Ter Borg (ed.). - *Proc. of a workshop on biology and control of Orobanche*. Ed. S.J. Ter Borg, LH/VPO, Wageningen, The Netherlands. - p. 196-203.
- BORG (S.J. TER)** - 1987 : Qualitative and quantitative aspects of the interaction between *Rhinanthus* and *Orobanche* species an their hosts. *Parasitic Flowering Plants*. Proc. of the 4th Int. Symp. parasitic flowering plants, Marburg. - Ed. H. Chr. Weber et W. Forstreuter. - p. 109-120.
- BOUHATOUS (B.)** - 1979 : Analyse de l'effet des caractéristiques du peuplement (densité x structure) sur l'élaboration du rendement de la fève (*Vicia faba major*). - Résultats de recherches présentés et soutenus pour l'obtention du grade d'assistant. Chaire d'agronomie. E.N.A, Meknès (Maroc).
- BOUHATOUS (B.)** - 1987 a : Les légumineuses alimentaires : potentialités et possibilités d'intensification au Maroc. - *Inter. Workshop on Food Legumes*, 7-9 april, Settat. - 27 p.
- BOUHATOUS (B.)** - 1987 b : Broomrape parasitism : situation and perspectives in Morocco. - *Inter. Workshop on Food Legumes*, 7-9 april, Settat. - 29 p.
- BOUHATOUS (B.), CARBONNIER (J.), LARMOR (A.), MOLHO (D.)** - 1988 : Etude de cultures en zone semi-aride sous l'action de l'acide usnique. - *Bull. Amélior. Prod. Agr. Milieu Arid.*, 1. - p. 49-71.
- BOUHATOUS (B.), CARBONNIER (J.), LARMOR (A.), MOLHO (D.)** - 1989 : Action de l'acide usnique sur la culture du tournesol (*Heliantus annuus* L.) en zone semi-aride. - *Rév. Rés. Amélior. Prod. Agr. Milieu aride*, 1. - p. 129-145.

- BOUHATOUS (B.), CARBONNIER (J.)**. - 1990 : Action de l'acide usnique sur le pois chiche (*Cicer arietinum* L.). Comparaison avec la réponse d'autres cultures d'été au Maroc. - *Rév. Rés. Amélior. Prod. Agr. Milieu aride*, 2. - 6 p.
- BOUNIOLS (A.), PUECH (J.), CHALAMET (A.), MONDIES (M.)**. - 1985 : Influence des conditions d'alimentation hydrique ou (et) azotée à différents stades du développement sur la production de grains et la nutrition azotée du soja. - *Eurosoya*, 3. - p. 55-61.
- BOURGET (F.)**. - 1965 : Sur la germination et le développement de quelques espèces du genre *Rhinanthus* L. - *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris 260. - p. 2037-2040.
- BREWER (G.J.)**. - 1970 : An introduction to isozyme techniques. - *Acad. Press*, N.Y. - 185 p.
- BUIS (R.), BARTHOUS (H.), FREZOULS (M.)**. - 1987 : Relations dimensionnelles inter-feuilles : mise en évidence d'actions locales et à distance. - *Bull. soc. bot. Fr.*, 134, *Lettres bot.*, 2. - p. 107-114.
- CAPDEPON (M.), FER (A.), OZENDA (P.)**. - 1985 : Sur un système inédit de rejet d'un parasite : exemple de la *Cuscuta* sur cotonnier (*C. Lupuliformis* Krock, sur *Gossypium hirsutum* L.) - *C.R. Acad. Sc. Paris*, tome 300, Série III, n° 6. - p. 227-232.
- CARDINA (J.), HARTWIG (N. L.), LUKEZIC (F. L.)**. - 1986 : Herbicidal Effects on Crownvetch Rhizobia and Nodule Activity. - *Weed Science*, 34. - p. 338-343.
- CARDINA (J.), HARTWIG (N. L.)**. - 1988 : Atrazine, Bifenox and Shade Effects on Crownvetch (*Coronilla varia*) Nodulation and Nodule Activity. - *Weed Science*, 36. - p. 535-539.
- CEZARD (R.)**. - 1973 : Quelques remarques concernant la phyto-sociologie, l'écologie et la biologie de plusieurs espèces appartenant au genre *Orobanche*. - p. 160-190.
- CHABOUDEZ (P.)**. - 1989 : Modes de reproduction et variabilité génétique des populations de *Chondrilla juncea* L. : implications dans la lutte microbiologique contre cette mauvaise herbe. - Thèse de Doctorat de sciences, Montpellier. - 161 p.
- CHAFAI (Ali El Alaoui), SIMMONS (R. S.), CROOKSTON (R. K.)**. - 1988 : Effects of Tiller Removal on Spring Barley. - *Crop Sci.*, 28. - p. 305-307.
- CHAL'KOV (K.)**. - 1973 : A biological method for the control of *Orobanche*. - *Rastit. Zashch*, 21. - p. 20-24.
- CHAPMAN (G.P.), PEAT (W.E.)**. - 1978 : Procurement of yield in field and broad beans. - In *Technology for increasing food production*, FAO 1978. - Proceeding of Second FAO/SIDA seminar of field crops in Africa, 18 sept-5 oct. 1977. - p. 267-272.
- CHAPMAN (G.P.), HILARY (L. G.), PEAT (W.E.)**. - 1978 : Top removal in single stem plants. - *Z. Pflanzenphysiol*, 89. - p. 119-127.
- CHAPMAN (G.P.), FAGG (C.W.), PEAT (W.E.)**. - 1979 : Parthenocarp and Internal Competition in *Vicia faba* L. - *Z. Pflanzenphysiol*, 94. - p. 247-255.
- CHELIAK (W.M.) et PITEL.** - 1984 : Genetic control of allozyme variants in mature tissues of white spruce trees. - *J. Hered*, 75. - p. 34-40.
- CHIDLEY (V.L.), DRENNAN (D.H.S.)**. - 1987 a : Effect of Sorghum root residue on *Striga asiatica* (L.) Kuntze infection (Scrophulariaceae), in "*Parasitic Flowering Plants*" (Weber, H. Chr. and W. Forsreuter eds.), Marburg, F.R.G. - p. 819-828.
- CHIDLEY (V.L.), DRENNAN (D.H.S.)**. - 1987 b : *In vitro* culture of *Striga asiatica* (L.) Kuntze (Scrophulariaceae), in "*Parasitic Flowering Plants*" (Weber H. Chr. and W. Forsreuter eds.), Marburg, F.R.G. - p. 829-831.
- COLLINS (W.J.) et WILSON (J.H.)**. - 1974 a : Node of flowering as an index of plant development. - *Ann. Bot.*, 38. - p. 175-180.

- COLLINS (W.J.) et WILSON (J.H.).** - 1974 : The effect of cotyledon excision on reproductive development in pea (*Pisum sativum* L.). - *Ann. Bot.*, 38. - p. 181-188.
- CRAWFORD (D.J.).** - 1983 : Phylogenetic and Systematic Inferences from Electrophoretic Studies. - *Isozymes in Plant Genetics and Breeding*, Part A. - Elsevier Science Publishers B.V., Amsterdam. - p. 257-288.
- CRETE (P.).** - 1955 : L'application de certaines données embryologiques à la systématique des Orobanchacées et de quelques familles voisines. - *Phytomorphology*, 5. - p. 422-435.
- CUBERO (J.I.).** - 1973 : Resistance to *Orobanche crenata* Forsk. in *Vicia faba* L. in *Proc. Eur. Weed Res. Coun. Parasitic Weeds*, Malta University Press. Malta. - p. 205-217.
- CUBERO (J.I.).** - 1983 : Parasitic diseases in *Vicia faba* L. with special reference to broomrape (*Orobanche crenata* Forsk.). - *The faba bean a basis for improvement*, Ed. Hebble-thwaite, Butterworths, London. - p. 493-522.
- DASGHEIB (F.) et SAGHIR (A.R.).** - 1976 : Effect of different seed treatment and inoculation methods of branched broomrape (*Orobanche ramosa*) on its parasitism to tomato seedlings. - *Iranian J. Agric. Res. Iran*, 4. - p. 109-114.
- DEKHUIJZEN (H.M.), VERKERKE (D.R.), HOUWERS (A.).** - 1981 : Physiological aspects of growth and development of *Vicia faba*. - In *Vicia faba : Physiology and Breeding* (Thompson, R.ed.). - Martinus Nijhoff Publishers, The Hague, The Netherlands. - p. 7-33.
- DESCHAMPS (M.) et WERY (J.).** - 1987 : Effet de l'eau et de l'azote sur la croissance et la nutrition azotée du pois et du pois chiche. - *Nutrition azotée des légumineuses*, Versailles, 19-21 novembre 1985, Ed. INRA, Paris (Les colloques de l'INRA, n° 37).
- DONALD (C.M.).** - 1963 : Competition among crop and pasture plants. - *Adv. Agron.*, 15. - p. 1-118.
- DOSTAL (R.).** - 1967 : On the lateral Growth Correlations Exemplified by Petioles and Axillaries of *Pisum* Cotyledons. - *Biologia plantarum*, 9 (5). - p. 330-339.
- DREVON (J.J.).** - 1984 : Etude du métabolisme de l'hydrogène dans la symbiose *Phaseoleae-Rhizobium*. - Thèse de Docteur Ingénieur en Sciences Agronomiques, USTL, Montpellier.
- DREVON (J.J.), TILLARD (P.), SALSAC (L.).** - 1986 : Variations of the apparent relative efficiency of nitrogen fixation by soybean root-nodules. - *Physiol. Vég.*, 24 (3). - p. 339-346.
- DREVON (J.J.), HECKMANN (M.O.), SOUSSANA (J.F.), SALSAC (L.).** - 1988 : Inhibition of nitrogen fixation by nitrate assimilation in legume. - *Rhizobium symbiosis. - Plant Physiol. Biochem.*, 26 (2). - p. 197-203.
- DUC (G.) et PICARD (J.).** - 1981 : Study of the fertility components in faba beans (*Vicia faba* L.). - Variability among six different genotypes. - Effect of top and flower removal. In : *Vicia faba : Physiology and Breeding*, Ed. R. Thompson. - p. 283-298.
- DUCELLIER (L.).** - 1923 : Les *Orobanches* parasites des plantes cultivées en Algérie. - *Revue agricole de l'Afrique du Nord*. - p. 344.
- DUFOUR (L.), FAUCHER (M.), LEMAIRE (G.).** - 1989 : Etudes des transferts d'assimilats entre tiges de luzerne (*Medicago sativa* L.) par l'utilisation du $^{14}\text{CO}_2$. - *Agronomie*, 9. - p. 377-382.
- DURU (M.) et LANGLET (A.).** - 1988 : Indice foliaire, structure du peuplement de tiges et biomasse des repousses d'une luzerne irriguée. - *Agronomie*, 8 (7). - p. 603-611.
- DURU (M.) et LANGLET (A.).** - 1989 : Dynamiques de croissance et installation de la surface foliaire de repousses de dactyle et de luzerne en conditions hydriques non limitantes. - *Agronomie*, 9. - p. 973-984.
- EDGECOMBE (W.S.).** - 1970 : Weeds of Lebanon. - American University of Beirut (Lebanon). - 457 p.

- EGLEY (G.H.)**. - 1971 : Mineral nutrition and the parasite-host relationship of whitchweed. - *Weed Sci.*, 19. - p. 528-533.
- EL-HASSANIN (A.S.) et LYND (J.Q.)**. - 1985 : Soil fertility effects with tripartite symbiosis for growth, nodulation and nitrogenase activity of *Vicia faba* L. - *Journal of plant nutrition*, 8 (6). - p. 491-504.
- EMBERGER (L.)**. - 1925 a : Le chondriome des végétaux. - *C.R. Acad. Sc.*, 181. - p. 226-228.
- EMBERGER (L.)**. - 1925 b : Sur la reversion des plastes chez les végétaux. - *C.R. Acad. Sc.*, 181. - p. 879-880.
- EMBERGER (L.)**. - 1927 : Nouvelles recherches sur le chondriome de la cellule végétale. - *Rev. Gén. Bot.*, 39. - p. 1-50.
- EMBERGER (L.) et MAIRE (R.)**. - 1927 : Matériaux pour la flore marocaine, fascicule 1. - p. 45.
- EPLÉE (R.E.)**. - 1975 : Ethylene : a witchweed Seed Germination Stimulant. - *Weed Science*, volume 23. - p. 433-436.
- EVANS (R.C.) et TURKINGTON (R.)**. - 1988 : Maintenance of morphological variation in a biotically patchy environment. - *New Phytol.*, 109. - p. 369-376.
- EVARD (F.)**. - 1950 : *Orobanches* "Citrines" et "Concolores". - *Bull. Soc. Bot. Fr.*, tome 97, n° 10. - p. 69-70.
- FELIX (J.F.), MESSIAEN (C.M.), OBATON (M.), SALSAC (L.)**. - 1981 : Nitrate reductase and nitrogenase activities of common beans (*Phaseolus vulgaris* L.) from different geographic locations. - *Plant Soil*, 63. - p. 427-438.
- FER (A.) et CAPDEPON (M.)**. - 1984 : Quelques dicotylédones parasites des plantes cultivées. - *Phytoma. Défense des cultures*. - p. 39-41.
- FERRON (F.) et COSTES (C.)**. - 1977 : Study of the Efficiency of Hydrasyl as an Antitranspirant with an Isotopic Method. - *Physiol. Plant.*, 39. - p. 196-200.
- FOWLER (N.L.)**. - 1988 : What is a safe site ? Neighbor, litter, germination date, and patch effects. - *Ecology*, 69. - p. 947-961.
- FRANCO (A.A.), PEREIRA (J.C.), NEYRA (C.A.)**. - 1979 : Seasonal patterns of nitrate reductase and nitrogenase activities in *Phaseolus vulgaris* L. - *Pl. Physiol.*, 63. - p. 421-424.
- GARCIA-TORRES (L.), MESA-GARCIA (J.), ROMERO-MUROZ (A.)**. - 1987 : Agronomic problems and chemical control for broomrapes (*Orobanche* spp.) in Spain. - A studies review *Proc. 4th. Internat. Symp. Parasitic Flowering Plants*, Marburg, Ed. H. Chr. Weber and Forsreuter. - p. 241-248.
- GARCIA (R.), CALTAGIRONE (L.E.), GUTIERREZ (A.P.)**. - 1988 : Comments on a redefinition of biological control. - *Bio-Science*, volume 38, n° 10. - p. 692-695.
- GARNIER (E.) et ROY (J.)**. - 1988 : Modular and demographic analysis of plant leaf area in sward and woodland populations of *Dactylis glomerata* and *Bromus erectus*. - *Journal of Ecology*, 76. - p. 729-743.
- GENTY (P.)**. - 1952 : Sur une *Orobanche* critique : *Orobanche Malinskyana* Rouy. - *Bull. soc. Bot. de France*, tome 99. - p. 200-202.
- GIL (J.), MARTIN (L.M.), CUBERO (J.I.)**. - 1980 : Resistencia al jopo (*Orobanche crenata* Forsk.) en *Vicia sativa* L. - *Anales INIA*, 21. - p. 175-181.
- GILLESPIE (J.M.), JERMYN (M.A.) et WOODS (E.F.)**. - 1952 : Multiple nature of the enzymes of *Aspergillus orizae* and of horse-radish. - *Nature*, 169. - p. 487-488.
- GIRLING (D.J.), GREATHEAD (D.J.), MOHYUDDIN (A.I.), SANKARAN (T.)**. - 1979 : The potential for biological control in the suppression of parasitic weeds. - *Biocontrol News and Information*. - p. 7-15.
- GOLDBERG (D.E.) et WERNER (P.A.)**. - 1983 : The effect of size of opening in vegetation and litter cover on seedling establishment of goldenrods (*Solidago* spp.) *Oecologia* (Berlin), 60. - p. 140-155.

- GOMES (J.F.M.), PURCINO (A.A.C.), LYND (J.Q.).** - 1983 : Influence du potassium du sol sur la croissance, la nodulation, la fixation de N₂ et les transformations du soja poussant sur un *Eustrux* typique. - *Soil Sci. Plant. Anal.*, 14 (11). - p. 1133-1150.
- GONZALES-TORRES (R.), JIMENEZ DIAZ (R.M.), MELERO-VARA (M.).** - 1982 : Distribution and virulence of *Orobanche cernua* in sunflower crops in Spain. - *Phytopath. Z.*, 104. - p. 78-89.
- GORDON (A.J.), RYLE (G.J.A.), MITCHELL (D.F.), LOWRY (K.H.), POWELL (C.E.).** - 1986 : The effect of Defoliation on Carbohydrate, Protein and Leghaemoglobin Content of White Clover Nodules. - *Annals of Botany*, 58. - p. 141-154.
- GOSSE (G.), CHARTIER (M.), LEMAIRE (G.).** - 1984 : Mise au point d'un modèle de prévision de production pour une culture de luzerne. - *C.R. Acad. Sci. Paris*, 289, série III, 18. - p. 541-544.
- GOSSE (G.), LEMAIRE (G.), CHARTIER (M.), BALFOURIER (F.).** - 1988 : Structure of a lucerne population (*Medicago sativa* L.) and dynamics of stem competition for light during regrowth. - *J. Appl. Ecol.*, 25. - p. 609-617.
- GOTTLIEB (L.D.).** - 1977 : Electrophoretic evidence and plant systematics. - *Ann. Ho. Bot. Gard.*, 65. - p. 127-134.
- GRANEL DE SOLIGNAC (L.).** - 1969 : Contribution critique à la connaissance de l'histoire systématique des Orobanchacées. - *Naturalia monspeliensa, série bot.*, Fasc. 20. - p. 119-134.
- GRANEL DE SOLIGNAC (L.).** - 1970 : Recherches de caractères nouveaux pour la classification des Oroban-chacées. - *Naturalia monspeliensa, série Bot.*, Fasc. 21. - p. 75-78.
- GREATHEAD (D.J.) et MILNER (J.E.D.).** - 1971 : A survey of *Striga* spp. (Scrophulariaceae) and their insect natural enemies in East Africa with a discussion on the possibilities of biological control. - *Trop. Agric. Trin.*, 48. - p. 111-124.
- HAMRICK (J.L.), LINHART (Y.B.), and MITTON (J.B.).** - 1979 : Relationships between life history characteristics and electrophoretically de-tectable genetic variation in plants. - *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 10. - p. 173-200.
- HAMRICK (J.L.).** - 1982 : Plant population genetics and evolution. - *American Journal of Botany*, 69 (10). - p. 1685-1693.
- HARPER (J.L.), WILLIAMS (J.T.), SAGAR (G.R.).** - 1965 : The behavior of seeds in soil, I : The heterogeneity of soil surfaces and its role in determining the establishment of plants from seed. - *J. Ecology*, 53. - p. 273-286.
- HARPER (J.L.).** - 1974 : Soil and symbiotic nitrogen requirements for optimum soybean production. - *Crop. Sci.*, 14. - p. 225-260.
- HARPER (J.L.).** - 1977 : Population biology of plants. - *Academic Press.*, New York.
- HECKMANN (M.O.) et DREVON (J.J.).** - 1988 : Effet du malate sur la réponse de l'activité nitrogénase (réduction de l'acétylène) des nodosités de soja à l'oxygène. - *C.R. Acad. Sci. Paris*, t. 306, série III. - p. 559-564.
- HERDINA et SILSBURY (J.H.).** - 1990 : Estimating Nitrogenase Activity of Faba Bean (*Vicia faba* L.) by Acetylen Reduction (AR) Assay. - *Aust. J. Plant. Physiol.*, 17. - p. 489-502.
- HERNANDEZ (L.), MORENO (M.T.), CUBERO (J.I.).** - 1984 : Studies on the resistance of *Vicia faba* to *Orobanche crenata*. - *Third International Symposium on Parasitic Weeds, Aleppo.* - p. 210-219.
- HORVATH (Z.).** - 1987 : Investigations on *Phytomyza Orobanchia* Kalt. (Dipt. : Agromyzidae), a possible biocontrol agent of *Orobanche* spp. (Orobanchaceae) in Hungary. - *Parasitic Flowering Plants*, ed. Weber (H. Chr.) and Forsreuter (W.), Marburg, F.R.G.. - p. 403-410.
- HUBER (R.).** - 1988 : Fixation biologique d'azote par la féverole et effets sur le régime d'azote du sol. - Dissertation n° 8458 réalisée à l'EPFZ, Zürich. - *Revue suisse Agric.*, 20 (5). - p. 285.

- HUNTER (R.L.) et MARKERT (C.L.)**. - 1957 : Histochemical demonstration of enzymes separated by zone electrophoresis in starch gels. - *Science*, 125. - p. 1294-1295.
- HUSAIN (S.M.)**. - 1976 : Effect of Auxin on the Elongation of Lateral Buds and 32 P Accumulation in 2-leaf Decapitated Pea Seedlings. - *Biologia Plantarum*, 18 (6). - p. 408-414.
- ISRAEL (D.W.)**. - 1987 : Investigation of the Role of Phosphorus in Symbiotic Dinitrogen Fixation. - *Plant Physiol.*, 84. - p. 835-840.
- JACOBSON (R.), GREENBERGER (A.), KATAN (J.), LEVI (M.), ALON (H.)**. - 1980 : Control of Egyptian broomrape (*Orobanchae aegyptiacae*) and other weeds by solar heating the soil by polyethylene mulching. - *Weed science*, 28. - p. 312-315.
- JACOBSON (R.)**. - 1986 : Broomrape avoidance and control : agronomic problems and available methods in *Proc. of a Workshop on Biology and Control of Orobanchae* (Ter Borg, S.J., éd.), Wageningen, The Netherlands. - p. 18-24.
- JACOBSON (R.) et LEVY (D.)**. - 1986 : Glyphosate for *Orobanchae* control in various crops : problems and promises in *Proc. of a Workshop on Biology and Control of Orobanchae* (Ter Borg, S.J., éd.), Wageningen, The Netherlands. - p. 172-175.
- JACOBSON (R.), BEN-GHEDALIA (D.), MARTON (K.)**. - 1987 : Effect of the animal's digestive system on the infectivity of *Orobanchae* seeds. - *Weed Research*, volume 27. - p. 87-90.
- JACQUARD (P.)**. - 1968 a : Manifestation et nature des relations sociales chez les végétaux supérieurs. - *Oecol. Plant.*, 3. - p. 137-168.
- JACQUARD (P.)**. - 1968 b : Etude des relations sociales dans les peuplements végétaux : cas particuliers de quelques graminées et légumineuses pluriannuelles. - Thèse doctorat ès Sciences, Faculté des Sciences, Montpellier. - 173 p.
- JACQUARD (P.)**. - 1975 : Concurrence intraspécifique et potentialités de rendement. - *Ann. Amélior. Plantes*, 25 (1). - p. 3-24.
- JACQUARD (P.), ROTILI (P.), ZANNONE (L.)**. - 1978 : Les interactions génotype x milieu biologique : analyse diallèle des aptitudes à l'association entre populations de trèfle violet. - *Ann. Amélior. Plantes*, 28 (3). - p. 309-325.
- JACQUARD (P.)**. - 1984 : Influence de la densité sur la morphogénèse et la production de *Bromus erectus* Huds. - *Acta Oecologica, Oecol. Plant.*, volume 5 (19), n° 1. - p. 15-37.
- JACQUARD (P.), FLEURY (B.), MAITRE (J.P.)**. - 1987 : Modélisation d'un couvert de trèfle violet (*Trifolium pratense* L.) en culture pure : I. Fondement et description du modèle. - *Acta Oecologica, Oecol. Plant.*, volume 8 (22), n° 3. - p. 211-236.
- JACQUIERY (R.)**. - 1977 : Etude de la chute des fruits chez la féverole (*Vicia faba* L.), relations avec la disponibilité en assimilats marqués au 14 C. - Thèse n° 5893. - Ecole polytechnique fédérale, Zürich.
- JACQUIERY (R.), GEHRIGER (W.), KELLER (E.R.)**. - 1977 : Physiological investigations on yield and yield stability of *Vicia faba* L., *Meeting of the EC-Working group on seed legumes*. - 22 p.
- JACQUIERY (R.) et KELLER (E.R.)**. - 1978 a : Beeinflussung des Fruchtansatzes bei der Ackerbohne (*Vicia faba* L.) durch die Verteilung der Assimilate (Teil I). - *Angew. Botanik*, 52. - p. 261-276.
- JACQUIERY (R.) et KELLER (E.R.)**. - 1978 b : La chute des fruits chez la féverole (*Vicia faba* L.) en relation avec la disponibilité en assimilats marqués au 14 C. - *Revue suisse Agric.*, 10 (4). - p. 123-127.
- JACQUIERY (R.) et KELLER (E.R.)**. - 1980 : Beeinflussung des Fruchtansatzes bei der Ackerbohne (*Vicia faba* L.) durch die Verteilung der Assimilate (Teil II). - *Angew. Botanik*, 54. - p. 29-39.
- JENSEN (R.J.), Mc LEOD (M.J.), ESHBAUGH (W.H.), GUTTMAN (S.I.)**. - 1979 : Numerical taxonomic analyses of allozymic variation in *Capsicum* (Solanaceae). - *Taxon*, 28. - p. 315-327.
- KASASIAN (L.)**. - 1971 : *Orobanchae* spp. - *Pans* 17. - p. 35-41.

KELLER (E.R.) - 1974 : Die Ackerbohne (*Vicia faba* L.) eine vergessene kulturpflanze mit zukunftsaussichten ? *Schweizerische Landwirtschaftliche Forschung*, 13. - p. 287-300.

KELLERHALS (M.) et KELLER (E.R.) - 1984 : Effect of plant growth regulator combinations on fruit abscission in *Vicia faba* L. - *Fabis newsletter*, 10. - p. 1-3.

KELLERHALS (M.), KELLER (E.R.), SCHWENDIMANN (F.) - 1986 : Können Wachstum und Ertragsaufbau der Ackerbohne (*Vicia faba* L.) mit Kombinationen verschiedener wachstumregulatoren verändert werden ? - *Recherche agronomique en Suisse*, 25 (2). - p. 125-140.

KHALAF (K.A.) et EL-BASTAWESY (F.I.) - 1989 : Some Studies on the Basis of Resistance of *Vicia faba* cultivar "Giza 402" to *Orobanche crenata* parasitism. - *FABIS Newsletter*, 25. - 5 p.

KING (L.J.) - 1966 : Weeds of the world-biology and control, Leonard Hill, London.

KIRCHEV (R.) - 1966 : Une expérience utile dans la lutte contre l'*Orobanche rameuse*. - *Bulg. Tjutjun*, 11 (1). - p. 16-17.

KOVALEV (O.) - 1977 : Biological control of weeds. - *Zashch. Rast.*, 22. - p. 12-14.

KUKULA (S.) et MASRI (H.) - 1984 : Integrated cultural Practices and chemical control on *Orobanche crenata* in *Faba* bean. - *3rd Inter. Symp. Parasitic Weeds*. - p. 256-261.

KUKULA (S.T.) et MASRI (H.) - 1985 : A greenhouse technique for screening faba beans (*Vicia faba* L.) for resistance to *Orobanche* spp. - *Fabis Newsletter*, n° 12. - p. 21-23.

LAST (F.T.) - 1960 : Effect of cultural treatments on the incidence of *Striga hermonthica* (Del) Benth and yields of sorghum in the Sudan. - *Ann. appl. Biol.*, 48. - p. 207-229.

LAUER (J.G.) et SIMMONS (S.R.) - 1985 : Photoassimilate Partitioning of Main Shoot Leaves in Field-Grown Spring Barley. - *Crop. Sci.*, 25. - p. 851-855.

LAUER (J.G.) et SIMMONS (S.R.) - 1988 : Photoassimilate Partitioning by Tillers and Individual Tiller Leaves in Field-Grown Spring Barley. - *Crop. Sci.*, 28. - p. 279-282.

LEBRETON (J.D.) et YOCCOZ (N.) - 1987 : Multivariate analysis of bird count data. - *Acta Oecologica, Oecol. Gener.*, vol. 8, n° 2. - p. 125-144.

LEBRETON (J.D.), CHESSEL (D.), PRODON (R.), YOCCOZ (N.) - 1988 a : L'analyse des relations espèces-milieu par l'analyse canonique des correspondances, I. - Variables de milieu quantitatives. - *Acta Oecologica, Oecol. Gener.*, vol. 9, n° 1. - p. 53-67.

LEBRETON (J.D.), CHESSEL (D.), RICHARDOT-COULET (M.), YOCCOZ (N.) - 1988 b : L'analyse des relations espèces-milieu par l'analyse canonique des correspondances, II. - Variables de milieu qualitatives. - *Acta Oecologica, Oecol. Gener.*, vol. 9, n° 2. - p. 37-151.

LEBRETON (J.D.), SABATIER (R.), BANCO (G.), BACOU (A.M.) - 1991 : Principal component and correspondence analysis with respect to instrumental variables : an overview of their role in studies of structure -activity and species-environment relation ships. - *Applied Multivariate Analysis in SAR and Environment Studies*. - p. 85-114.

LE GUEN (J.) et BERTHELEM (P.) - 1981 : Variety x environment interaction in *Vicia faba* in relation to the genetic structure of varieties. - *World crops : production, utilization and description*, volume 4. - *Vicia faba : physiology and breeding*. - Wageningen, The Netherlands, Martinus Nijhoff publishers, June 24-26, 1980.

LELIEVRE (F.) et REBEILLARD (J.) - 1978 : Analyses des rendements de la fève pendant deux campagnes dans la région de Meknès. - *Hommes, terres et eaux*, 8, 28. - p. 29-40.

- LESCURE (C.), CHALAMET (A.), MAITRE (J.P.). - 1986 : Transfert direct d'azote dans l'association légumineuse (*Trifolium pratense* L.). - Graminée (*Lolium italicum* Lamk.) : problèmes soulevés dans son estimation par ^{15}N . - *Acta Oecologica, Oecol. Plant.*, volume 7 (21), n° 2. - p. 213-217.
- LIEBHARD (P.) et MECHTLER (K.). - 1986 : Untersuchungen über ein steigendes Stickstoffangebot in Nähr-lösung auf die Knöllchen-bildung bei Erbse (*Pisum sativum* L.) und Ackerbohne (*Vicia faba* L.). - *Die Bodenkultur*, 37, 2. - p. 121-131.
- LITCHEV (S.) et al. - 1965 : Le défoncement en tant que moyen de lutte contre l'*Orobanche rameuse*. - *Bulg. Tjutjun*, 11. - p. 18-24.
- LOVELESS (M.D.), HAMRICK (J.L.). - 1984 : Ecological determinants of genetic structure in plant populations. - *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15. - p. 65-95.
- LUVENOV (J.). - 1973 : Sur le problème posé par les mauvaises herbes parasites en Bulgarie. - *Proc. Eur. Weed Res. Coun. Symp. Parasitic Weeds*. - 10 p.
- MACK (R.N.) et PIKE (D.A.). - 1984 : The demography of *Bromus tectorum* : the role of microclimate, grazing and disease. - *Journal of ecology*, 72. - p. 731-748.
- MAILLET (J.). - 1981 : Evolution de la flore adventice dans le Montpellierais sous la pression des techniques culturales. - Thèse de Docteur-Ingénieur es Sciences, Montpellier. - 200 p.
- MAITRE (J.P.), ASSEMAT (L.), JACQUARD (P.). - 1985 a : Croissance du trèfle violet (*Trifolium pratense* L.) en association avec du ray-grass d'Italie (*Lolium multiflorum* Lam. ssp. *italicum*), I. - *Agronomie*, 5 (3). - p. 251-260.
- MAITRE (J.P.), ASSEMAT (L.), JACQUARD (P.). - 1985 b : Croissance du trèfle violet (*Trifolium pratense* L.) en association avec du ray-grass d'Italie (*Lolium multiflorum* Lam. ssp. *italicum*), II. - Démographie des organes, biomasse et interférences biologiques. - *Agronomie*, 5 (4). - p. 297-304.
- MALLETTE et DAWSON (C.R.). - 1949 : On the nature of highly purified mushroom tyrosinase preparations. - *Arch. Biochem. Biophys.*, 29. - p. 29-44.
- MASLES-MEYNARD (J.). - 1982 : Elaboration du nombre d'épis d'un peuplement de blé d'hiver en situation de compétition pour l'azote, I. - Mise en évidence d'un stade critique pour la montée d'une talle. - *Agronomie*, 1 (8). - p. 623-632.
- MARKERT (C.L.) et MOLLER (F.). - 1959 : Multiple forms of enzymes : tissue ontogenetic and species specific patterns. - *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 45. - p. 754-764.
- MARSHALL (D.R.) et BROWN (A.D.H.). - 1975 : The charge state model of protein polymorphism in natural populations. - *J. Mol. Evol.*, 6. - p. 149-163.
- MARTINEZ (E.), GELFI (N.), BOUNIOLS (A.), CAVALIE (G.). - 1987 : Influence de conditions culturales différentes sur l'évolution de la RuBisCO, de la photosynthèse nette et de la production de quelques espèces (blé, colza, féverole, soja, tournesol). - *Agronomie*, 7 (9). - p. 667-676.
- MATHUR (R.L.) et MATHUR (B.N.). - 1967 : Effect of fertilisers on the incidence of *Striga lutea* Lour. and yield of bajra (*Pennisetum typhoides*). - *Indian Phytophath.*, 20. - p. 270-272.
- Mc MILLIN (D.E.). - 1983 : Plant Izozymes : a Historical Perspective *Izozymes in Plant Genetics and Breeding*, Part A. - Elsevier Science Publishers B.V., Amsterdam. - p. 3-14.
- MELERO-VARA (J.M.) et GARCIA BAUDIN (C.). - 1985 : Posibilidad de empleo del glifosato como método de lucha contra el jopo del girasol. - *Proc. XI Intern. Sunflower Conf.*, volume I. - p. 481-485.
- MELERO-VARA (J.M.), DOMINGUEZ (J.), FERNANDEZ-MARTINEZ (J.M.). - 1989 : Evaluation of Differential Lines and a Collection of Sunflower Parental Lines for Resistance to Broomrape (*Orobanche cernua*) in Spain. - *Plant Breeding*, 102. - p. 322-326.

MESA-GARCIA (J.) et GARCIA-TORRES (L.). - 1986 : Effect of Planting Date on Parasitism of Broadbean (*Vicia faba*) by Crenate Broomrape (*Orobancha cre-nata*). - *Weed Science*, volume 34. - p. 544-550.

MESA-GARCIA (J.), GIRALDEZ (J.V.), GARCIA-TORRES (L.). - 1986 : A study of the population dynamics and dispersal of crenate broomrape (*Orobancha crenata* Forsk) in a broadbean (*Vicia faba* L.) field. - In : S.J. ter Borg (ed.) *Proceedings of a workshop on biology and control of Orobancha*. - LH/VPO, Wageningen, The Netherlands. - p. 114-117.

MINCHIN (F.R.), WITTY (J.F.), SHEEHY (J.E.). - 1983 a : A new technique for the measurement of the respiratory costs of symbiotic nitrogen fixation. In *Temperate Legumes : Physiology, Genetics and Nodulation*, Eds. D.G. Jones and D.R. Davies). - p. 201-217.

MINCHIN (F.R.), WITTY (J.F.), SHEEHY (J.E.), MULLER (M.). - 1983 b : A major error in the acetylene reduction assay : decreases in nodular nitro-genase activity under assay conditions. - *Journal of Experimental Botany*, 34. - p. 641-649.

MINCHIN (F.R.), SHEEHY (J.E.), WITTY (J.F.). - 1986 : Further errors in the acetylene reduction assay : effects of plant disturbance. - *Journal of Experimental Botany*, 37. - p. 1581-1591.

MOORMAN (T.). - 1986 : Effects of Herbicides on the Survival of Rhizobium japonicum Strains. - *Weed Science*, 34. - p. 628-633.

MOREL-FOURRIER (B.). - 1986 : Les rythmes infradiens de croissance de la fève (*Vicia faba* L.). - *Annales scientifiques de l'Université de Franche-Comté Besançon*. - *Biologie végétale*, 4ème série, fasc. 6. - p. 3-11.

MORENO (M.T.), CUBERO (J.I.), MARTIN (A.). - 1979 : Meiotic behavior in *Orobancha crenata*. - In Musselman (L.J.), Worsham (A.D.) and Eplee (R.E.) eds. - *Proceedings of the Second International Symposium on Parasitic Weeds*, Raleigh, North Carolina State University. - p. 73-78.

MUSSELMAN (L.J.), PARKER (C.), DIXON (N.). - 1982 : Notes on autogamy and flower structure in agonomically important species of *Striga* (Scrophulariaceae) and *Orobancha* (Orobanchaceae). - *Beitrag zur Biologie der Pflanzen*, 56. - p. 329-343.

MUSSELMAN (L.J.). - 1986 a : Taxonomy of *Orobancha*, in S.J. Ter Borg. - *Proceedings of workshop on Biology and Control of Orobancha*. - p. 2-10.

MUSSELMAN (L.J.). - 1986 b : Parasitic weeds and their impact in South-West Asia. - *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, 89 B. - p. 283-288.

NASSIB (A.M.), IBRAHIM (A.A.), SABER (H.A.). - 1979 : Broomrape (*Orobancha crenata*) resistance in broad beans-breeding work in Egypt. - In *Food Legume Improvement and Development* (Hawtin G.C. and Chancellon G.J. eds.), ICARDA, Aleppo, Syria. p. 133-135.

NASSIB (A.M.), IBRAHIM (A.A.), KHALIL (S.A.). - 1982 : Breeding for resistance to *Orobancha*. - In *Faba Bean Improvement* (Hawtin G.C. and Webb C. eds.). - Martinus Nijhoff, The Hague, The Netherlands. - p. 199-206.

NASSIB (A.M.) et HUSSEIN (A.A.H.). - 1984 : On-farm *Orobancha* control research in Minia Governorate. - Paper presented at the fifth Annual Coordination Meeting, ICARDA / IFAD Nile Valley Project, 13-17 septembre, Cairo, Egypt.

NASSIB (A.M.), EL-RAYES (F.M.), HUSSEIN (A.H.A.). - 1985 : Effect of variety, chemical control, sowing date and tillage on *Orobancha* infection and faba bean yield. - *Proceedings of the 10th International Congress for Demographic Research*, 30 march-6 april.

NEGRE (R.). - 1962 : Petite flore des régions arides du Maroc occidental, tome II. - Centre National de la Recherche Scientifique. - p. 217-221.

NIKRENT (D.L.). - 1987 : Systematics and Population Biology of Two Sibling Species of *Arceuthobium* (Dwarf Mistletoes, Viscaceae). - *Parasitic Flowering Plants*. - p. 597-611.

- OBATON (M.), MIQUEL (M.), ROBIN (P.), CONEJERO (G.), DOMENACH (A.M.), BARDIN (R.).** - 1982 : Influence du déficit hydrique sur l'activité nitratre réductase et nitrogénase chez le Soja (*Glycine max* L. Merr cv. Hodgson). - *C.R. Acad. Sc. Paris*, 294, série III. - p. 1007-1011.
- OGBORN (J.E.A.).** - 1972 : The control of *Striga hermonthica* in peasant farming. - *Proc. 11th British Weed Contr. Conf.*, London.
- OGBORN (J.E.A.).** - 1984 : *Striga* : research priorities with specific reference to agronomy. - In : *Striga : biology and control.* - E.S. Ayensu, H. Doggett, R.D. Keynes, J. Marton-Lefèvre, L.J. Musselman, C. Parker, A. Pickering (eds). - p. 195-212.
- OZENDA (P.).** - 1958 : Flore du Sahara septentrional et central. - Centre National de la Recherche Scientifique. - p. 386-390.
- OZENDA (P.) et CAPDEPON (M.).** - 1977 : Recherches sur les Phanérogames parasites, V. Sur quelques particularités anatomiques du genre *Cistanche* (Orobanchacées). - *Bull. soc. bot. Fr.*, 124. - p. 451-464.
- OZENDA (P.) et CAPDEPON (M.).** - 1978 : Recherches sur les Phanérogames parasites, VI. Une Orobanchacée himalayenne subalpine, *Xylanche himalaica* (Hook. f. et Thoms.), G. Beck. - *Bull. Soc. bot. Fr.*, 125. - p. 379-388.
- OZENDA (P.) et CAPDEPON (M.).** - 1979 : Recherches sur les Phanérogames parasites, VII. Sur la continuité des appareils parasitaires entre les Scrophulariacées et les Orobanchacées. - *Bull. Soc. bot. Fr.*, 126, *Lettres bot.* (4). - p. 453-460.
- PAI (C.), ENDO (T.), OKA (H.I.).** - 1975 : Genic analysis for acid phosphatase isozymes in *Oryza perennis* and *O. Sativa*. - *Can. J. Genet. Cytol.*, 17. - p. 637-650.
- PAPY (F.) et BOUHATOUS (B.).** - 1980. - Analyse des effets de la densité et de la structure du peuplement sur l'élaboration du rendement de la fève (*Vicia faba major*). - *Bull. Agron. n° 24.* - Inst. Agron. et Vét. III, Rabat. - p. 1-20.
- PARKER (C.).** - 1984 : The influence of *Striga* species on sorghum under varying nitrogen fertilization. - In : *Proc. 3rd Intern. Symp. Parasitic Weeds*, Aleppo, Syria, C. Parker, L.J. Musselman, R.M. Polhill, A.K. Wilson (eds). - (Icarda, Aleppo, Syria). - p. 90-98.
- PETROV (D.).** - 1968 : Une nouvelle race physiologique d'*Orobanche* (*O. cumana*). - *Docladi na akademiazia selsko stopanski nouki*, 1 (1). - p. 27-30.
- PETROV (D.).** - 1970 : Une nouvelle race physiologique d'*Orobanche cumana* en Bulgarie. - *Rastitelnazachtita V Pomocht na Selskoto Sto-panstvo*, Sofia A.S. - p. 37-47.
- PETZOLDT (K.) et SNEYD (J.).** - 1986 : *Orobanche cumana* control by breeding and glyphosate treatment in sunflowers. - In : S.J. ter Borg (ed.). - *Proceedings of a workshop on biology an control of Orobanche*, LH/VPO, Wageningen, The Netherlands. - p. 166-172.
- PIETERSE (A.H.).** - 1979 : The broomrapes (Orobanchaceae). - A review. *Abstr. Trop. Agric.*, 5. - p. 9-35.
- PLADYS (D.) et RIGAUD (J.).** - 1985 : Senescence in French-bean nodules : Occurrence of different proteolytic acti-vities. - *Physiol. Plant.*, 63. - p. 43-48.
- PLADYS (D.) et RIGAUD (J.).** - 1988 : Lysis of bacteroids *in vitro* and during the senescence in *Phaseolus vulgaris* nodules. - *Plant Physiol. Biochem.*, 26 (2). - p. 179-186.
- PONCE DE LEON (J.L.), ROYO (A.), CUBERO (J.I.).** - 1974 : el jopo de las habas (*Orobanche crenata* Forsk) : estructura y biologia de las poblaciones del parásito. - *Anales INIA (Serie Prod. Veg.)*, 4. - p. 213-237.
- POULIK (M.D.).** - 1957 : Starch gel electrophoresis in a discontinuous system of buffers. - *Nature*, 180. - p. 1477-1479.

- PRESS (M.C.), TUOHY (J.M.), STEWART (G.R.)** - 1987 : Leaf conductance, transpiration and relative water content of *Striga hermontica* (Del.) Benth. and *S. asiatica* (L.) Kuntze (Scrophylariaceae) and their host *Sorghum bicolor* (L.) Moench (Gramineae). - *Parasitic Flowering Plants*, ed. Weber (H. Chr.) and Forsreuter (W.), Marburg, F.R.G. - p. 733-744.
- PRESS (M.C.), NOUR (J.J.), BEBAWI (F.F.), STEWART (G.R.)** - 1989 : Antitranspirant-induced heat stress in the parasitic plant *Striga hermonthica* ; a novel method of control. - *J. Exper-Bot.* 40, 214. - p. 585-591.
- PRIMACK (R.B.), SHILI (M.)** - 1991 : "Safe sites" for germination using *Plantago* seeds : A repetition of a thrice-published experiment. - *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 118 (2). - p. 154-160.
- PRIVAT (G.)** - 1960 : Recherches sur les phanérogames parasites (Etude d'*Orobanche hederæ* Duby). - *Ann. Sci. Nat. Bot.*, 12. - p. 721-871.
- RAAIMAKERS (D.), RAALJMAKERS (J.), BORG (S.J. TER), NASSIB (A.M.), PIETERSE (A.H.)** - 1988 : Effect of Sowing Date on *Orobanche crenata* Infestation in *Vicia faba* in Egypt. - FABIS Newsletter, 22. - 6 p.
- RACOVITZA (A.)** - 1958 : *Carum ajowan* Benth. et Hook., une nouvelle et intéressante plante nourricière d'*Oro-banche ramosa* L. - *J. Agri. Trop. et Bot. Appl.*, 5. - p. 6-7, 490-496.
- RADWAN (M.S.), ABDALLA (M.M.F.), FISCHBECK (A.), METWALLY (A.A.), DARWISH (D.S.)** - 1988 a : Selection in Faba bean for Tolerance to Broomrape, *Orobanche crenata* Forsk. - *Plant Breeding* 100.- p. 289-298.
- RADWAN (M.S.), ABDALLA (M.M.F.), FISCHBECK (A.), METWALLY (A.A.), DARWISH (D.S.)** - 1988 b : Variation in Reaction of Faba bean Lines to Different Accessions of *Orobanche crenata* Forsk. - *Plant Breeding* 101. - p. 208-216.
- RAILLO (A.I.)** - 1950 : Les champignons du genre *Fusarium*, Moscou.
- RAWSTHORNE (S.), HADLEY (P.), SUMMERFIELDS (R.J.), ROBERTS (E.H.)** - 1985 : Supplemental Nitrate and Thermal Regime on the Nutrition of Chickpea (*Cicer arietinum*), II. - Symbiotic Development and Nitrogen assimilation. - *Plant and Soil*, 83. - p. 279-293.
- REID (N.)** - 1987 : Safe sites for *Amyema quandang* (Lindl.) van Tiegh (Loranthaceae) seeds : Dispersal requirements and post-dispersal mortality. - *Parasitic Flowering Plants*, ed. Weber (H. Chr.) and Forsreuter (W.), Marburg, F.R.G.. - p. 691-699.
- REUTER (B.C.)** - 1986 : The Habitat, reproductive ecology and host relations of *Orobanche fasciculata* Nutt. (Orobanchaceae) in Wisconsin. - *Bulletin of the Torrey botanical club*, volume 113, n° 2. - p. 110-117.
- REYNIER (M.A.)** - 1913 : L'*Orobanche pubescens* d'Urv. en Provence ; sa validité nominale et spécifique. - *Bulletin de la Soc. Bot. de France*, vol. 60, 4ème série, n° 13. - p. 325-330.
- ROBERTS (P.W.A.)** - 1956 : Wheat leaf phosphatase, I. - A survey of the inhibition of PH 5.7. - *J. Biol. Chem.*, 219. - p. 711-718.
- ROTLI (P.), ZANNONE (L.)** - 1971 : The use of competition in the breeding of Lucerne. - *Quad. Sper. Ist Forag.*, 3. - p. 41-86.
- RYLE (G.J.A.), ARNOTT (R.A.), POWELL (C.E.), GORDON (A.J.)** - 1984 : N₂ Fixation and the Respiratory Costs of Nodules Nitrogenase Activity, and Nodule Growth and Maintenance in Fiskeby Soyabean. - *Journal of Experimental Botany*, volume 35, n° 157. - p. 1156-1165.
- SAGAR (G.R.)** - 1959 : The biology of some sympatric species of grassland. - D. Phil. Thesis, University of Oxford.
- SANKARAN (T.) et RAO (V.P.)** - 1966 : Insects attacking witchweed (*Striga*). - *India Tech. Bull. Commonw. Inst. biol. Contr.*, n° 7. - p. 63-73.

- SAU (F.) et INES MINGUEZ (M.).** - 1990 : Response to Water Stress and Recovery of Nitrate-Fed an Nitrogen. Fixing Faba Bean. - *Journal of Experimental Botany*, volume 41, n° 230. - p. 1207-1211.
- SAUERBORN (J.), MASRI (H.), SAXENA (M.C.), ERSKINE (W.).** - 1987 : A rapid test to screen lentil under laboratory conditions for susceptibility to *Orobanche*. - *Lens Newsletter*, volume 14, n° 1/2. - 2 p.
- SAUERBORN (J.) et SAXENA (M.C.).** - 1986 : A review on agronomy in relation to orobanche problems in faba bean (*Vicia faba* L.). - S.J. Ter Borg. - *Proc. of workshop on Biology and Control of Orobanche*. - p. 160-165.
- SAUERBORN (J.) et SAXENA (M.C.).** - 1987 : Effect of soil solarization on *Orobanche* spp. infestation and other pests in faba bean and lentil. - *Parasitic Flowering Plants*, ed. Weber (H. Chr.) and Forsreuter (W.), Marburg, F.R.G. - p. 733-744.
- SAUERBORN (J.) et SAXENA (M.C.).** - 1988 : ICARDA. Food Legume Improvement Program (FLIP). - Annual 1987, Aleppo, Syria. - p. 181-199.
- SCANDALIOS (J.G.).** - 1969 : Genetics control of multiple molecular forms of enzymes in plants : A review. - *Biochemical Genetics*, 3. - p. 37-39.
- SCHLUTER (K.) et ABER (M.).** - 1980 : Chemical control von *Orobanche crenata* in commercial culture of broad beans in Morocco. - *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz*, 87 (8). - p. 433-438.
- SCHMITT (U.).** - 1979 : Distribution and importance of *Orobanche crenata* on broad beans in Morocco. - *Proc. Second Symp. Parasitic weeds*, (Eds Musselman, L.J., A.D. Worskam, R.E. Eplee : Raleigh, USA). - p. 103-108.
- SCHMITT (U.).** - 1981 : Untersuchungen zur Verbreitung und Bekämpfung von *Orobanche crenata* Forsk an Ackerbohnen. - In Morokko-Diss, an Universität Bonn, Institut für Pflanzen krankheiten. - 194 p.
- SCHWARTZ (H.M.), BIEDRON (S.I.), VON HOLDT (M.M.), REHM (S.).** - 1964 : A study of some plant esterases. - *Phytochemistry*, 3. - p. 189-200.
- SECOND (G.) et TROUSLOT (P.).** - 1980 : Polymorphisme de treize symogrammes observés parmi diverses espèces sauvages et cultivées du genre *Oryza*. - In : *Electrophorèse d'enzymes de riz (Oryza sp.)*. - Travaux et Documents de l'ORSTOM, n° 120. - p. 50-88.
- SHAW (W.C.), SHEPHERD (D.R.), ROBINSON (E.L.), SAND (P.F.).** - 1962 : Advances in Witchweed Control. - *Weeds*, volume 10. - p. 182-193.
- SHAW (C.R.) et PRASAD (R.).** - 1970 : Starch gel elec-trophoresis of enzymes : A compilation of recipes. - *Biochem. Genet.*, 4. - p. 297-320.
- SIMON (J.C.), GASTAL (F.), LEMAIRE (G.).** - 1989 : Compétition pour la lumière et morphologie du trèfle blanc (*Trifolium repens* L.) : émission des feuilles et des ramifications. - *Agronomie*, 9. - p. 383-389.
- SINGH (J.N.), SINGH (J.N.) et RAI (T.B.).** - 1971 : Studies of the physiology of host-parasite relations hips in *Orobanche*, 2. - Growth and mineral nutrition of host and parasite *Physiol. Plant.*, 25. - p. 425-431.
- SJODIN (J.).** - 1978 a : Influence of different yield components on the productivity of food legumes, in *Technology for increasing food production*, FAO. - Proceeding of second FAO/SIDA seminar on field crops in Africa, 18 september-5 october 1977. - p. 623-629.
- SJODIN (J.).** - 1978 b : Crop physiological aspects of a new type of *Vicia faba* L., in *Technology of increasing food production*, FAO.- Proceedings of second FAO/SIDA seminar on fields crops in Africa, 18 september-5 october 1977. - p. 615-619.
- SMITHIES (O.).** - 1955 : Zone electrophoresis in starch gels. - *Biochem. J.*, 61. - p. 629.

SPRENT (J.I.) et BRADFORD (A.M.). - 1977 : Nitrogen fixation in field beans (*Vicia faba*) as affected by population density, shading and its relationship with soil moisture. - *J. Agric. Sci., Camb.*, 88. - p. 303-310.

STEUCKARDT (R.) et DIETRICH (M.). - 1986 : Differences with Respect to yield Structure in ti-Forms of *Vicia faba* after Crossing and Backcrossing with Normal Types. - *Biol. Zentralbl*, 105. - p. 137-145.

STEWART (G.R.) et PRESS (M.C.). - 1990 : The physiology and biochemistry of parasitic Angiosperms. - *Ann. Rev. Plant. physiol. Plant. Mol. Biol.*, 41. - p. 127-151.

TANKSLEY (S.D.), ORTON (T.J.). - 1983 : Isozymes, in *Plant Genetics and Breeding*, Part B. - 472 p.

TCHALAKOV et al. - 1970 : La lutte contre l'*Orobanche* et les perspectives offertes en cette matière par une espèce d'insectes nouvelle pour la Bulgarie. - *Bulg. tjtjun*, 15 (1). - p. 13-20.

THIEBAUT (B.), LUMARET (R.), VERNET (Ph.). - 1982 : The Bud Enzymes of Beech (*Fagus sylvatica* L.) Genetic Distinction and Analysis of Polymorphism in Several French Populations. - *Silvae Genetica*, 31. - p. 51-60.

TIAGI (B.). - 1951 : Studies in the family Orobanchaceae, III. - A contribution to the embryology of *Orobanche cernua* Loeffl. and *O. aegyptiaca* Pers. *Phytomor-phology*. - p. 158-169.

TROUSLOT (P.) et SECOND (G.). - 1980 : Technique d'électrophorèse en gel d'amidon appliquée à l'étude de quatorze enzymes du riz. - In : *Electrophorèse d'enzymes de riz*. - Travaux et Documents ORSTOM, n° 120. - p. 9-47.

TUOHY (J.), SMITH (E.A.), STEWART (G.R.). - 1986 : The parasitic habit : trends in morphological and ultra structural reductionism. - In Ter Borg S.J. (ed.). - *Proceedings workshop on Biology and Control of Orobanche*, Wageningen, The Netherlands. - p. 86-95.

VERKLEIJ (J.A.C.), JANSSEN (J.), PIETERSE (A.H.). - 1986 : A preliminary study on isoenzyme variation in *Orobanche crenata* and *Orobanche aegyptiaca* from Syria. - In Ter Borg, S.J. (ed.). - *Proceedings Workshop on Biology and Control of Orobanche*, Wageningen, The Netherlands. - p. 154-159.

VERKLEIJ (J.A.C.), EGBERS (W.S.), PIETERSE (A.H.). - 1991 : Allozyme Variations in Populations of *Orobanche crenata* from Syria. - In Wegmann, K., and L.J. Musselman (eds). - *Progress in Orobanche research*. - Eberhard-Karls, Universität, Tübingen, FRG. - p. 304-317.

VRANCEANU (A.V.), TUDOR (V.A.), STOENESCU (F.M.), PIRVU (N.). - 1981 : The evolution of virulence in the parasite *Orobanche cumana* Wallr. and the corresponding resistance genes in sunflower. - *An Inst. Cercet Cereale Plante Teh.*, 48. - p. 37-43.

VRANCEANU (A.V.), PIRVU (N.), STOENESCU (F.M.), PACUREANU (M.). - 1986 : Some aspects of the interaction *Heliantus annuus* L./*Orobanche cumana* Wallr. and its implications in sunflower breeding. - In : S.J. ter Borg (ed.). - *Proceedings of a workshop on biology and control of Orobanche*, LH/VPO, Wageningen, The Netherlands. - p. 181-189.

WACQUANT (J.P.), OUKNIDER (M.), JACQUARD (P.). - 1989 : Evidence for a periodic excretion of nitrogen by roots of grass-legume associations. - *Plant and soil*, 116. - p. 57-67.

WEBER (H. Chr.). - 1977 : Wurzelparasit und Mycorrhiza-Pflanze in einem Naturwissenschaften 64. - p. 640.

WERY (J.). - 1983 : Contribution à l'Etude de la Nutrition Azotée d'une légumineuse Fourragère (*Medicago Sativa* L.) et de légumineuses à graines. Mise au point de Méthodes de Mesure *in situ* de la Fixation et de l'Assimilation de l'Azote. - Thèse de Docteur-Ingénieur. - ENSA, Montpellier, 15 décembre.

WERY (J.). - 1987 : Relations entre la nutrition azotée et la production chez les légumineuses. - *Nutrition azotée des légumineuses*, Versailles, 19-21 novembre 1985. - Ed. INRA, Paris (Les colloques de l'INRA, n° 37).

WERTH (C.R.), RIOPEL (J.L.), GILLESPIE (N.W.). - 1984 : Genetic uniformity in a introduced population of withweed (*Striga asiatica*) in the United States. - *Weed Science*, 32. - p. 645-648.

WESTERMANN (D.J.), KLEINDOPF (G.E.), PORTER (L.K.), LEGGET (G.E.). - 1981 : Nitrogen sources for bean seed productions. - *Agron. J.* 73. - p. 660-664.

WHITNEY (P.J.). - 1972 a : The carbohydrate and water balance of beans (*Vicia faba*) attacked by broomrape (*Orobanche crenata*). - *Annals of Applied Biology*, 70. - p. 59-66.

WITHNEY (P.J.). - 1973 : Transport across the region of fusion between bean (*Vicia faba*) and broomrape (*Orobanche crenata*). - *Proc. Eur. Weed Res. Coun. Symp. Parasitic Weeds*. - p. 154-166.

WIT (C.T.) de. - 1960 : On competition. - *Versl. Landbouwk. Onderz.*, 66 (8). - p. 1-82.

WITTY (J.F.), MINCHIN (F.R.), SHEEBY (J.E.). - 1983 : Carbon Costs of Nitrogenase Activity in Legume Root Nodules determining using Acetylene and Oxygen. - *Journal of Experimental Botany*, volume 34, n° 145. - p. 951-963.

WOLSWINKEL (P.). - 1974 a : Complete inhibition of setting and growth of fruits of *Vicia faba* L. resulting from the draining of the phloem system by *Cuscuta* species. - *Acta Bot. Neerl.*, 23 (1). - p. 48-60.

WOLSWINKEL (P.). - 1987 : The role of maternal tissues in the sink control of assimilate transport into developing seeds. - *Plant Physiol. Biochem.*, 25 (5). - p. 557-566.

YOUNG (J.P.W.) et JOHNSTON (A.W.B.). - 1988 : The Evolution of Specificity in the Legume. Rhizobium Symbiosis. - *Tree*, volume 4, n° 11. - p. 341-349.

Pour l'introduction et la conclusion, nous avons utilisé :

BOUCHER (D.H.), JAMES (S.), KEELER (K.H.). - 1982 : The Ecology of mutualism. - *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 13. - p. 315-347.

FERRARI (J.P.). - 1984 : Dictionnaire étymologique de la Flore Française. - Ed. Lechevalier, Paris. - 225 p.

PRESS (M.). - Autotrophy and Heterotrophy in Root Hemiparasites. - *Tree*, vol. 4, n° 9. - p. 258-263.

PRICE (P.W.), WESTOBY (M.), RICE (B.), ATSATT (P.R.), FRITZ (R.S.), THOMPSON (J.N.), MOBLEY (K.). - 1986 : Parasite médiation in ecological interactions. - *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 17. - p. 487-505.

AUTHOR : Brahim BOUHATOUS

TITLE : A study of the host-parasite relations in the *Orobanche crenata* Forsk. - legume association.

Summary

The obligate holoparasite *Orobanche crenata* is one of the five species of Orobanche which cause severe damage in several regions of the world to their plant host. Their effect is particularly severe for cultivated legumes. In this case the presence of the parasite can actually exclude the possibility of producing the crop.

In order to control the spread and development of the parasite an improved knowledge of the host-parasite relations during the course of the development of the parasite in contact with a host is needed.

In the present study, two years of field trials have shown that a range of biotic (host identity and date of planting) and abiotic (climatic conditions) factors have a marked effect on the three way parasite - host plant - associated *Rhizobium* association.

The symptoms of parasite attack expressed during the modular growth and increase in biomass of the host and the factors which govern the relations among the three partners during the association vary according to the host and its environment and according to the level of parasite infection. Negative and positive effects of the host on the parasite and vice versa were detected.

The effects of parasite attack were also studied in a pot environment using *O. crenata* populations collected from the above experiment, i.e. for which the host identity and date of planting were known. Host plants, free of parasitism, were also grown in intraspecific competition. The results indicated that the host represents both a nutrition source and a means of genetic diversification in the parasite. A plastic response was observed in the different host and parasite species under these conditions. For a given host plant, the effect of the parasite varied depending on the origin of the parasite population, or, on the population density of the host.

In addition an effect of plant neighbour on the induction of parasite attack was observed. In the presence of a highly susceptible host plant (broadbean) resulted greater level of infection of a less susceptible host partner (chick pea) and infection were provoked on a partner which does not become infected by the parasite when cultivated alone (soybean).

An electrophoretic investigation of isozyme variation in the parasite showed that marked genetic variation occurs for several enzyme systems (PGM, ADH, EST, IDH, PPO, SKDH).

Finally, a synthetic perspective was taken in terms of the cost of parasite production. The modular growth of the host was quantified in order to determine the number of plant host unities of growth needed to produce an equivalent unit of growth by the parasite.

Key words : Host - parasite, *Orobanche crenata* Forsk, *Rhizobium*, legume, infection, neighbourhood effects, competition, holoparasitism, isozyme, cost of production.

AUTEUR : Brahim BOUHATOUS

TITRE : Etude des relations hôte-parasite : cas d'une phanérogame holoparasite (*O. crenata* Forsk) sur légumineuses.

Résumé

Phanérogame holoparasite tricot *Orobanche crenata* Forsk est l'une des cinq espèces d'*Orobanche* causant de dramatiques dégâts, dans plusieurs régions du monde, sur des espèces cultivées hôtes dont notamment les légumineuses. Pour ces dernières la présence d'*O. crenata* Forsk compromet l'avenir de la culture voire l'interdit.

En maîtriser l'extension nécessite une meilleure connaissance des relations réciproques qui s'établissent entre le parasite et ses hôtes au cours de leur cycle commun.

Des expérimentations, conduites au champ pendant deux années, ont permis de mettre en évidence l'importance prépondérante des facteurs biotiques (cultures hôtes, date d'inplantation) et abiotiques (climat de l'année) sur les éléments du système Parasite-Légumineuses-Rhizobium

Les manifestations du parasitisme exprimées au cours de la croissance modulaire et de la croissance pondérale des différentes structures (végétatives, reproductives) des trois partenaires ainsi que la nature des relations qui les régissent pendant leur vie commune, varient sous l'influence de la culture hôte et de son environnement d'une part, et selon le niveau d'infestation d'*O. crenata* Forsk d'autre part.

Des effets positifs et/ou négatifs de l'hôte sur le parasite, et des effets depressifs et/ou stimulants du parasite sur l'hôte et sur le microsymbiote ont été mis en évidence.

Ces manifestations du parasitisme ont été également étudiées dans des cultures en pot, pour des populations d'*O. crenata* Forsk récoltées dans les conditions précédentes au champ (hôte source et date d'implantation variables). Elles ont été comparées à celles induites par la compétition intraspécifique chez l'hôte. Les résultats ont montré le rôle de l'hôte en tant que "crible" donc d'ordre "trophique", mais également en tant que "source" donc d'ordre "génétique". Des réponses plastiques variées ont été observées selon les différentes espèces hôtes et parasites. Pour un hôte donné, ces réponses varient en intensité selon la population du parasite et en fonction de la densité de peuplement de l'hôte.

Par ailleurs l'effet du voisinage a été étudié sur la sensibilité à l'infection chez des hôtes conduits en peuplement bispécifique, à densité constante et proportions variables. La présence d'un hôte à forte sensibilité à l'infection (fève) augmente l'infection par le parasite chez un partenaire s'infectant peu (pois chiche). Il peut même y avoir infection d'un partenaire ne s'infectant jamais seul (soja).

Chez le parasite l'étude électrophorétique a permis de mettre en évidence une importante variabilité isozymique sur la base de quelques systèmes (PGM, ADH, EST, IDH, PPO, SKDH).

Nous avons, enfin, tenté une approche synthétique de l'holoparasitisme en terme de coût de production du parasite, en calculant le nombre d'unités de croissance de l'hôte, nécessaires pour produire une unité équivalente de croissance du parasite.

Mots-clés : Hôte, parasite, *O. crenata* Forsk, rhizobium, légumineuse, infection, voisinage, holoparasitisme, compétition, isozyme, coût de production..