

Etudes et Thèses

The cover features a large, abstract graphic design on the left side. It consists of several thick, curved lines in various shades of red and pink, set against a white background. The lines curve from the bottom left towards the top right, creating a sense of movement and depth. The overall aesthetic is modern and scientific.

VARIABILITÉ ET IDENTIFICATION DES ESPÈCES CHEZ LES NÉMATODES DU GENRE *HELICOTYLENCHUS*

Renaud FORTUNER

Éditions de l'ORSTOM

INSTITUT FRANÇAIS DE RECHERCHE SCIENTIFIQUE POUR LE DÉVELOPPEMENT EN COOPÉRATION

Renaud FORTUNER

**VARIABILITÉ
ET IDENTIFICATION DES ESPÈCES
CHEZ LES NÉMATODES
DU GENRE *HELICOTYLENCHUS***

Éditions de l'ORSTOM

INSTITUT FRANÇAIS DE RECHERCHE SCIENTIFIQUE POUR LE DÉVELOPPEMENT EN COOPÉRATION

Collection **ÉTUDES et THÈSES**

PARIS 1987

Cette étude a été présentée devant l'Université Claude Bernard, Lyon I, pour l'obtention du diplôme de Doctorat. La thèse a été soutenue le 27 mai 1986 devant le jury composé de Messieurs E. Geraert, R. Ginet, J. Juget, J.-M. Legay, M. Luc et P. Nardon.

Je remercie Monsieur Alain Ruellan, Directeur Général de l'ORSTOM, d'avoir accepté de publier cet ouvrage. Je remercie également Messieurs M. Luc, B. Souchaud et J. Quinet pour en avoir assuré la réalisation technique.

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

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

REMERCIEMENTS

La présente étude a été entreprise, en 1972, sous l'égide de l'ORSTOM, d'abord dans les laboratoires de Dakar-Bel Air au Sénégal, puis dans ceux d'Abidjan-Adiopodoumé, en Côte d'Ivoire. Elle a été poursuivie à partir de 1980 au California Department of Food and Agriculture (CDFA), à Sacramento. Monsieur le Professeur Camus, Directeur Général de l'ORSTOM et Messieurs R. E. Rominger et C. Berryhill, directeurs successifs du CDFA ont permis les travaux qui font l'objet de la présente thèse. Je les prie de croire à ma très vive et respectueuse reconnaissance.

Ce travail, qui s'est déroulé sur une douzaine d'années et sur trois continents, n'a été rendu possible que par le soutien, les conseils et les suggestions de nombreux collègues. Je voudrais remercier tout particulièrement Messieurs Michel Luc et Adam Weiner, dirigeant les équipes de nématologie de l'ORSTOM et du CDFA, respectivement. En plus de leur aide scientifique, ils ont aplani pour moi les difficultés administratives qui ont souvent menacé le bon déroulement de mes études. Messieurs David Viglierchio et Howard Ferris m'ont autorisé l'accès aux locaux de la Division de Nématologie de l'Université de Californie à Davis. J'ai toujours pu profiter de l'aide des membres de ce laboratoire. Madame Camille Roux et Messieurs George Merny, Patrice Quénéhervé et Armand Maggenti ont participé activement à certains aspects de mes travaux et ont signé avec moi trois des articles publiés. Messieurs James G. Baldwin et Arnold H. Bell m'ont aidé à faire les photos de Helicotylenchus nannus au microscope électronique à balayage. Messieurs M. F. Miller et Jacques Pontier m'ont aidé pour l'interprétation des études statistiques. Messieurs Déjardin, Paul Schneeman, Jack Holmes et les consultants de services ordinateurs des universités de Davis et de Berkeley et de la société ITT-DIALCOM m'ont prodigué leur conseils pour l'utilisation des ordinateurs de leurs organisations respectives. Messieurs Yinpo Wong et Abbas Ahmadi ont écrit le programme NEMAID pour l'identification semi-automatique des nématodes. Par leur habileté de programmeurs et par les nombreuses suggestions qu'ils m'ont faites pour améliorer ce programme, ils ont une large part dans son succès. Que tous trouvent ici l'expression de mon amitié et de ma vive reconnaissance. Je veux aussi remercier le personnel technique des laboratoires où j'ai réalisé ces études, à Dakar, Abidjan et Sacramento. En particulier, je remercie Monsieur Edward Maunders qui a sauvé les spécimens-types de l'espèce Helicotylenchus flatus et Madame Laurel Whittaker (maintenant Laurel Fortuner) qui a mesuré pour moi plus de six cents spécimens de H. pseudorobustus. Enfin Madame Linda C. Redondo a réalisé le tour de force de dactylographier le présent ouvrage écrit dans une langue qui lui est inconnue.

Malgré leurs lourdes charges de recherche Messieurs Ginet, Legay, Juget, Luc, Nardon et Geraert ont accepté de faire partie du jury de thèse. Ils ont pris le temps de me conseiller lors de la rédaction du présent ouvrage qui a été revu par Messieurs Geraert, Legay, Luc et Merny. Je les prie tous de croire en ma très vive reconnaissance.

Je remercie les éditions E. J. Brill et les Editions de l'ORSTOM pour leur aimable autorisation de reproduire certaines figures parues dans Nematologica et la Revue de Nématologie, respectivement.

RESUME

Les limites de la variabilité intraspécifique ont été établies dans divers échantillons de Helicotylenchus dihystra et H. pseudorobustus. Certains caractères sont variables même parmi des spécimens d'une souche monoparentale de la première espèce, élevée en serre dans un pot de riz. Cette variabilité est augmentée par l'imprécisions des mesures et plus encore lorsque joue l'influence de plantes hôtes différentes. Enfin, des populations naturelles, dont l'appartenance à l'une ou l'autre des deux espèces citées a été établie par une série d'analyses discriminantes, présentent une variabilité telle que certains caractères sont inutilisables pour les différenciations spécifiques à l'intérieur du genre.

Une cinquantaine de critères couramment utilisés pour la classification des espèces de Helicotylenchus, ont été ré-évalués à la lumière des résultats obtenus. Près de la moitié se sont révélés être inutilisables pour l'identification spécifique. Les limites de la variabilité intraspécifique ont été précisées pour les autres caractères, les seuls qui peuvent servir à différencier et identifier les espèces.

Il a été montré que l'existence d'une forte variabilité spécifique rend inopérantes les clefs traditionnelles, établies selon un principe dichotomique. Les clefs tabulaires, trop volumineuses, étant d'un emploi mal commode pour de grands genres tels Helicotylenchus, seul un ordinateur est à même de maîtriser la masse de données variables nécessaires à l'identification spécifique.

Un logiciel, NEMAID, a été écrit pour aider à l'identification des nématodes. NEMAID calcule un coefficient de similarité générale entre l'échantillon à identifier et chaque espèce du genre. Ce coefficient utilise aussi bien les critères quantitatifs que qualitatifs. Pour les premiers, seules sont prises en compte les différences entre les valeurs moyennes supérieures à un seuil donné pour chaque caractère. Ce seuil est égal à la variation intraspécifique maximale pour ce caractère. Pour les seconds, la variabilité intraspécifique est introduite par le simple expédient de coder séparément les divers états de chaque caractère.

Les avantages et les limites de l'emploi de NEMAID ont été démontrés par quelques exemples. Les possibilités offertes pour son amélioration future ont été évoquées. Il est conclu que la nouvelle méthode d'identification favorisera la tendance qui se fait jour actuellement en taxonomie à l'établissement de classifications plus objectives pour les nématodes phyto-parasites.

Les populations-types de H. dihystra et H. pseudorobustus ont été redécrites ainsi que celles des espèces nominales H. nannus, H. flatus (synonymes de H. dihystra), H. microlobus, H. bradys et H. phalerus (synonymes de H. pseudorobustus). H. digitiformis est proposé comme nouveau synonyme de H. pseudorobustus. Le sous genre Zimmermannia est proposé comme synonyme mineur de Helicotylenchus. La sous-famille Rotylenchinae est rejetée.

SUMMARY

Variability and identification of the species of the nematode genus Helicotylenchus.

Limits of intraspecific variability of selected characters were established in various samples of H. dihystra and H. pseudorobustus. Some characters were variable in an uniparental strain of the first species, cultivated in a single pot of rice. Variability increased when measurement errors were considered; it increased even more when the strain was cultivated under different hosts. Various field populations were proved to belong to one or the other of the above two species through a series of discriminant analyses. Their variability was such that some characters were useless for specific differentiation.

About 50 characters that have been used by authors for specific diagnoses in Helicotylenchus were reassessed for their usefulness for identification. Almost half were useless. The limits of the variability for those characters that were of value for specific identification were established. The existence of high intraspecific variability was shown to hinder the use of traditional dichotomous keys. Tabular keys were considered to be too bulky for practical use in large genera such as Helicotylenchus. It was concluded that only a computer can handle the large amount of variable data that is needed to identify species.

A computer program, NEMAID, was written to help identify nematodes. It calculates a coefficient of overall similarity between the sample to identify and all the species in the genus. This coefficient includes both quantitative and qualitative characters. Differences in mean values for quantitative characters are taken into consideration only if they exceed a threshold value, equal to the maximum variability for this character. Variability in qualitative characters is included by scoring separately each state of the character and averaging these intermediate scores.

Advantages and limitations of NEMAID were demonstrated through a few examples. Prospectives for future development of the program were investigated. The new identification method will play a key role in the current trend for more objective classifications of plant nematodes.

Type populations of H. dihystra and H. pseudorobustus were redescribed. Type populations of the nominal species H. nannus, H. flatus (synonyms of H. dihystra), H. microlobus, H. bradys, and H. phalerus (synonyms of H. pseudorobustus) were also described. H. digitiformis is proposed as junior synonym of H. pseudorobustus. The sub-genus Zimmermannia is proposed as junior synonym of Helicotylenchus. The subfamily Rotylenchinae is rejected.

CHAPITRE 1

LE GENRE HELICOTYLENCHUS
IDENTIFICATION GÉNÉRIQUE ET SPÉCIFIQUE

1.1. INTRODUCTION

De nombreuses prospections faunistiques effectuées en Afrique, tant au Sénégal qu'en Côte d'Ivoire et dans les pays voisins, ont montré que Helicotylenchus était le genre de nématode phytoparasite le plus couramment observé sur toutes les plantes cultivées, à l'exception du riz inondé.

Si cette dernière culture héberge une faune bien particulière (Fortuner, 1976b), le riz cultivé en conditions sèches - riz dit pluvial ou de plateau - est parasité par des nématodes du genre Helicotylenchus dans 70% des champs (Côte d'Ivoire, zone de forêt), 85% des champs (même pays, zone de savane) et jusqu'à 100% des champs en Haute-Casamance, au Sénégal (Fortuner, 1976a; 1981).

Cette situation n'est pas particulière à l'Afrique. Ramírez (1978) cite Helicotylenchus comme le genre le plus fréquent sur canne à sucre en Amérique Tropicale. Les pays tempérés ne sont pas indemnes. Boag (1978) donne les nématodes "spiralés" (Helicotylenchus et genres voisins) comme les plus abondants dans les Iles Britanniques où ils sont présents dans plus de 95% de 4000 prélèvements de sol qui y ont été analysés.

Helicotylenchus a colonisé également les climats les plus froids. Loof (1971) a décrit une espèce nouvelle au Spitzberg et Yeates (1979) a observé un Helicotylenchus sur mousse en Antarctique, premier nématode phytoparasite observé sur ce continent.

En dépit de leur abondance, et en dépit de preuves de pathogénie administrées sur blé par Jones (1978, a et b), la biologie des espèces appartenant à ce genre est relativement peu étudiée, beaucoup moins par exemple que celle des anguinides ou des aphelenchides. Il est possible que cette relative désaffection soit due, en partie du moins, à des difficultés d'identification.

1.2. IDENTIFICATION GÉNÉRIQUE

1.2.1. Description du genre Helicotylenchus

Ces difficultés d'identification n'existent pas au niveau générique car Helicotylenchus est certainement l'un des genres de nématodes les plus faciles à reconnaître. Helicotylenchus a été proposé le 26 octobre 1945 par Steiner. Sa description a été élargie par Golden (1956), Perry, Darling & Thorne (1959), Sher (1961; 1966). La plus récente description (Fortuner, 1986) est traduite ci-dessous:

"Femelle. Corps vermiforme, courbé en spirale ou droit. Région labiale dans le prolongement du corps ou légèrement détachée, arrondie ou aplatie antérieurement, généralement annelée mais jamais striée longitudinalement; anneau labial antérieur généralement non divisé en secteurs. Champs latéraux à quatre lignes. Phasmides petites, proches de l'anus; céphalides et caudalides présentes. Queue longue de 1 à 2-1/2 diamètres du corps, typiquement bombée dorsalement, avec ou sans procès terminal, parfois arrondie."

"Styilet et charpente labiale de taille moyenne. Ouverture de la glande oesophagienne dorsale à 6 à 16 µm de la base du styilet. Bulbe médian avec une valve de taille moyenne. Glandes recouvrant l'intestin dorsalement, latéralement et ventralement, les trois glandes étant à peu près de la même longueur ou plus longues du côté ventral. Jonction oesophage-intestin sous forme d'un petit organe triangulaire."

"Deux branches génitales, la branche postérieure parfois dégénérée ou réduite à un sac post-utérin. Epiptygmates présents mais repliés à l'intérieur du vagin. Volets vulvaires présents, peu visibles."

"Mâle. Léger dimorphisme sexuel visible dans la partie antérieure, plus petite que chez la femelle. Bursa enveloppant l'extrémité de la queue."

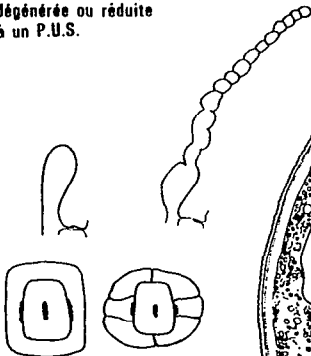
Le nom Helicotylenchus vient du nom grec féminin Helix, -ikos, une spirale, et de Tylenchus, nom masculin du genre type de Tylenchoidea. Helicotylenchus est masculin.

Steiner (1945) proposa H. nannus comme espèce-type du genre. Sher (1961) montra que H. nannus était un synonyme mineur de Tylenchus dihystrera Cobb, 1893, et transféra cette dernière espèce dans le genre Helicotylenchus. L'espèce-type du genre est donc maintenant H. dihystrera (Cobb, 1893) Sher, 1961 (syn.: H. nannus Steiner, 1945). La liste des espèces nominales du genre Helicotylenchus avec leur autorité et leur synonymie est donnée en annexe 1.

La figure 1.2.2. illustre quelques traits caractéristiques de la morpho-anatomie du genre.

Utérus colonnaire à 3 rangs de cellules
Deux branches génitales égales,
rarement branche postérieure
dégénérée ou réduite
à un P.U.S.

HELICOTYLENCHUS
Vue générale



Vue de face (S.E.M.)
Disque labial présent, rond.
Secteurs labiaux souvent
absents, rarement présents.



Habitus droit à spiralé

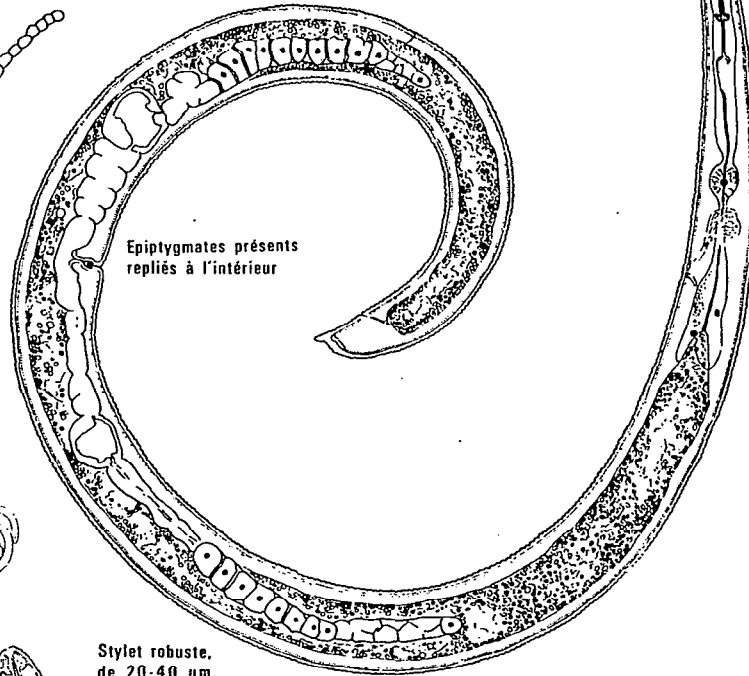
Région labiale haute,
généralement annelée.
Anneau labial non strié.
Charpente labiale moyenne.
Constriction peu marquée.
Cephalides présentes.

Débouché glande oesophagienne
à 6-16 μm du stylet

Bulbe médian bien marqué
rond à ovale.
Valve moyenne

Jonction oesophage-intestin
petite, triangulaire

Champ latéral à 4 lignes,
parfois irrégulièrement
strié transversalement

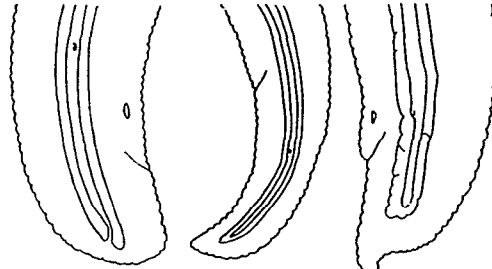


Epiptygmates présents
repliés à l'intérieur

Stylet robuste,
de 20-40 μm .

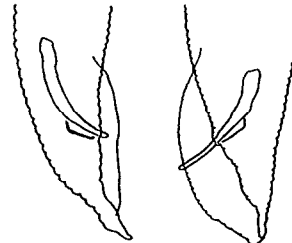
m environ 50

Phasmides petites, proches de l'anus Caudalide présente.



Queue courte, souvent bombée dorsalement,
arrondie, avec ou sans procès terminal.

Déirides absentes



3 glandes de même longueur
recouvrant également l'intestin

Ailes caudales péloдерanes, rarement
un peu plus courtes que la queue.

Fig. 1.2.2. - *Helicotylenchus*. Description graphique des caractères génériques.

1.2.2. Synonymie du genre Helicotylenchus

Gottholdsteineria Andrásy, 1958

Ce genre a été proposé comme synonyme mineur de Helicotylenchus par Perry et al. (1959). Sher (1961) a montré qu'il était plus proche de Rotylenchus Filip'ev, 1936 et cette dernière interprétation a été universellement acceptée.

Rotylenchoides Whitehead, 1958

Ce genre diffère de Helicotylenchus par un seul caractère: la régression de la branche génitale postérieure chez les femelles du genre Rotylenchoides. En fait une régression graduelle de cet organe peut être observée chez différentes espèces des deux genres:

1. La majorité des espèces de Helicotylenchus ont deux branches génitales également développées. Leur vulve est située à 60-65% de la longueur du corps.
2. Chez quelques espèces de ce genre (par exemple H. multicinctus), la branche postérieure est plus courte que la branche antérieure, tout en restant fonctionnelle (Zuckerman & Strich-Harari, 1964). La vulve est située plus postérieurement, à environ 70% de la longueur du corps.
3. H. neoformis et R. intermedius ont une branche postérieure réduite à une rangée de cellules indifférenciées et non fonctionnelles. Ces espèces intermédiaires ont été classées dans le genre Helicotylenchus par Siddiqi et Husain (1964) et dans le genre Rotylenchoides par Luc (1960) et par Sher (1966). Khan, Saha et Chawla (1981) ont évoqué la possibilité de créer un genre nouveau, intermédiaire entre Helicotylenchus et Rotylenchoides, pour accommoder ces deux espèces. Cette suggestion a été rejetée par Orton-Williams (1983).
4. Les quatre espèces typiques du genre Rotylenchoides n'ont plus de branche génitale postérieure, mais un simple sac indifférencié (sac post-utérin).

Toutes les autres caractéristiques morphologiques sont identiques chez les espèces des deux genres. La ressemblance est telle que Luc (1960) remarquait "qu'il est presque impossible de reconnaître un mâle de Rotylenchoides d'un mâle de Helicotylenchus, hormis l'indication donnée par le recouvrement oesophago-intestinal." Cette différence évoquée par Luc (1960) à une époque où le genre Helicotylenchus était mal défini a disparu à la suite des travaux de Sher (1961; 1966). L'oesophage de Rotylenchoides est depuis considéré comme morphologiquement identique à celui de Helicotylenchus.

Puisque ces deux genres ne diffèrent plus entre eux que par la régression d'un seul organe, et puisqu'il existe des formes intermédiaires, Rotylenchoides a été proposé comme synonyme mineur de Helicotylenchus (Fortuner, 1984b).

Cette proposition met l'accent sur la grande ressemblance qui existe entre les espèces des deux genres. Elle met en évidence le fait que les formes anciennement rangées dans le genre Rotylenchoides sont le produit d'une évolution déjà visible dans le genre Helicotylenchus sensu stricto.

Zimmermannia Shamsi, 1973

Ce nom a été proposé comme sous-genre de Helicotylenchus lors d'un congrès de la National Academy of Sciences, India dont les minutes ont été publiées au sens de l'article 8 du Code International de Nomenclature Zoologique. Le type et seule espèce du nouveau sous-genre est H. (Zimmermannia) erythrinae Zimmermann, 1904.

La différenciation de Zimmermannia n'est pas clairement expliquée dans le résumé de la communication (Shamsi, 1973) mais il semble que ce genre diffère de Helicotylenchus par la queue du mâle, terminée par un long procès qui dépasse légèrement les alae caudales.

La définition de deux sous-genres à l'intérieur de Helicotylenchus est passée complètement inaperçue de la communauté scientifique. Ces sous-genres n'ont jamais été employés depuis leur création, pas même par leur auteur qui, dans un article postérieur, discute de la validité de deux espèces en employant le nom Helicotylenchus au seul niveau générique (Shamsi, 1979).

L'examen de topotypes de H. erythrinae a montré que l'importance du prolongement du procès ventral au delà des alae caudales est variable. Ce prolongement varie de 1 à 7 μm (moyenne 4,1; e.t. 1,7) dans un échantillon de cette espèce prélevé sur Camellia à Riverside (Californie). La création d'un sous-genre n'est pas justifiée, le seul caractère utilisé étant variable, et Zimmermannia Shamsi, 1973 est ici proposé comme synonyme mineur de Helicotylenchus.

1.2.3. Systématique du genre Helicotylenchus

Helicotylenchus appartient aux Hoplolaimidae, famille dont la systématique a été récemment révisée (Fortuner, 1986). Il possède toutes les caractéristiques morphologiques de cette famille: stylet long et fort, haute région labiale, déirides absents, épiptygmates et volets vulvaires présents, queue du mâle enveloppée par la bursa, phasmides souvent à proximité de l'anus, système génital femelle généralement double, bien que la branche postérieure puisse être régressée.

A l'intérieur des Hoplolaimidae, Helicotylenchus est caractérisé par un égal développement des trois glandes oesophagiennes qui toutes recouvrent le début de l'intestin sur à peu près la même longueur. Ceci différencie Helicotylenchus du genre Pararotylenchus qui a conservé un oesophage primitif (glandes non recouvrantes) mais aussi du groupe Rotylenchus-Hoplolaimus (glande dorsale seule bien développée chez les adultes) et de la sous-famille des Rotylenchulinae (long lobe glandulaire recouvrant l'intestin latéralement).

La position relative des glandes oesophagiennes et du début de l'intestin est caractéristique chez Helicotylenchus où l'arrangement des glandes est dit asymétrique (Seinhorst, 1971). Dans cette

disposition, l'intestin est déplacé latéralement entre la glande oesophagienne dorsale et l'une des glandes sub-ventrales. Dans le groupe des Rotylenchus-Hoplolaimus au contraire, l'oesophage est dit symétrique (Seinhorst, 1971) car le début de l'intestin se trouve entre les deux glandes subventrales.

D'abord membre de la sous-famille des Hoplolaiminae, Helicotylenchus fut regroupé avec Rotylenchus dans une nouvelle sous-famille, Rotylenchinae, par Golden (1971). Les phasmides sont de taille normale chez les Rotylenchinae, tandis qu'elles sont élargies en scutellae chez les Hoplolaiminae sensu Golden. La classification de Golden a été suivie par Andrassy (1976), Boag (1978) et Krall' (1978). En dépit de cette unanimité, il faut remarquer que Rotylenchus est en fait très proche des Hoplolaiminae typiques (Scutellonema, Hoplolaimus). Au contraire, comme on vient de le voir, la disposition des glandes oesophagiennes différencie nettement ces genres de Helicotylenchus. Ce caractère n'est cependant pas jugé suffisant pour justifier l'existence d'un taxon du groupe-famille, et Helicotylenchus et Rotylenchus sont ici réintégrés à la sous-famille Hoplolaiminae, tandis que la sous-famille nominale Rotylenchinae est rejetée.

Un seul autre genre de la famille des Hoplolaimidae, Antarctylus, a un arrangement des glandes oesophagiennes semblable à celui de Helicotylenchus. Chez Antarctylus cependant les glandes subventrales ne sont pas aussi longues que la glande dorsale et la queue de la femelle n'est pas courte et arrondie comme chez Helicotylenchus et les hoplolaimides typiques mais conique comme chez les tylenchorhynchides. Ces derniers sont très proches de l'ancêtre hypothétique des Hoplolaimidae.

En conclusion, il est possible de proposer une théorie de l'évolution de la famille Hoplolaimidae à partir d'ancêtres proches des tylenchorhynchides actuels. Ces ancêtres hypothétiques auraient progressé dans plusieurs directions à l'intérieur de la famille Hoplolaimidae: vers la sous-famille Rotylenchulinae d'une part, vers les groupes Rotylenchus-Hoplolaimus et Helicotylenchus-Antarctylus d'autre part. La séparation des lignées s'est faite par un arrangement différent des glandes oesophagiennes. Les glandes subventrales sont régressées chez les Rotylenchus-Hoplolaimus adultes; les trois glandes sont également développées chez les adultes de Helicotylenchus et Antarctylus. Il est probable, mais non encore prouvé, que les sécrétions des glandes dorsales d'une part, sub-ventrales d'autre part ne soient pas identiques et jouent chacune leur rôle dans le processus digestif. Si c'est bien le cas, les différences observées dans la morphologie glandulaire des lignées devraient être reliées à des différences de comportement alimentaire.

Quelle que soit l'explication de ces traits morphologiques, Helicotylenchus est aisément identifiable parmi les Hoplolaimidae par les caractères suivants:

- égal recouvrement de l'intestin par les trois glandes oesophagiennes;
- début de l'intestin en position asymétrique par rapport aux glandes;
- phasmides de taille normale, non élargies en scutella;

- débouché de la glande dorsale assez éloigné de la base du stylet;
- absence de stries labiales longitudinales.

Si l'identification du genre est aisée, il n'en est pas de même pour la reconnaissance des espèces ainsi qu'il est montré ci-dessous.

1.3. IDENTIFICATION SPECIFIQUE

1.3.1. Identification des espèces communes

Il existe, parmi les 178 espèces du genre considérées comme valides, un certain nombre d'espèces que l'on peut qualifier de communes parce qu'elles ont été décrites il y a longtemps, puis signalées dans de nombreux pays et redécrites plusieurs fois à partir des spécimens types ou de spécimens d'autre provenance. Ce sont par exemple H. dihystra, H. multicinctus et H. pseudorobustus. D'autres espèces peuvent être qualifiées de communes dans une région géographique donnée. La liste des Helicotylenchus de Californie a été publiée par Siddiqui et al. (1973), celle du Canada par Anderson (1974b), d'Afrique du Sud par van den Berg (1978), etc. Tout nématologiste connaît, ou devrait connaître, les caractéristiques des espèces communes dans sa région et être capable de les identifier d'un coup d'oeil.

Dans un tel cas, l'identification d'un échantillon de Helicotylenchus est la reconnaissance subjective de la similarité morphologique qui existe entre les spécimens à identifier et l'une des espèces décrites du genre. Le chercheur responsable de l'identification se fie à la connaissance qu'il a des espèces communes de sa région. Il s'aide parfois des descriptions originales ou de descriptions composites telles celles publiées par le Commonwealth Institute of Parasitology (respectivement Siddiqui, 1972a; Siddiqui, 1973; et Fortuner, 1985b pour les trois espèces citées plus haut). Les identifications faites dans ces conditions par des chercheurs expérimentés sont généralement correctes. Il arrive cependant qu'une nouvelle espèce soit décrite avec des caractéristiques morphologiques proches de celles d'une espèce commune. Il existe un risque d'identification erronée si les identifications de routine ne sont pas vérifiées de temps en temps par une comparaison approfondie avec toutes les espèces décrites du genre, y compris les plus récentes. Le nématologiste continue alors de donner par habitude un nom qui a cessé d'être valide.

1.3.2. Identification des espèces atypiques

Il existe quelques formes qui, tout en appartenant au genre Helicotylenchus se distinguent de la majorité de ses espèces par une ou plusieurs caractéristiques morphologiques qui rendent leur identification très aisée. Par exemple des fasciculi (serpentins) n'ont été décrits que chez sept Helicotylenchus.

Il est évident que n'importe quel système d'identification, clef dichotomique ou autre méthode, sera capable de différencier ces espèces et permettra aux nématologistes de les reconnaître facilement.

1.3.3. Identification des espèces en général

Que l'on veuille vérifier le bien fondé d'une identification de routine, que l'on veuille découvrir rapidement le nom d'une espèce atypique ou bien, cas le plus général, que l'on veuille identifier un échantillon inconnu et ne possédant aucune particularité morphologique, il est nécessaire de disposer d'un outil permettant de comparer l'échantillon étudié à toutes les espèces du genre. Cet outil est traditionnellement la clef dichotomique.

1.3.4. Utilisation de la clef dichotomique

Le genre Helicotylenchus a été révisé de façon extensive par Sher (1966) qui a redécrit toutes les espèces connues à l'époque et décrit vingt espèces nouvelles. Ses descriptions ont établi un diagnostic - modèle pour le genre, modèle qui a été suivi par les auteurs de travaux ultérieurs. La clef qu'il a proposée dans cet article a été imitée par Siddiqi (1972b) et par Anderson (1979).

La clef de Sher, de même que celles de Siddiqi et d'Anderson, utilise les critères dichotomiques suivants:

- présence d'un procès caudal terminal;
- présence de mâles;
- forme de la région labiale;
- "présence" d'un disque labial (en fait disque visible en vue latérale);
- annélation de la région labiale;
- habitus;
- longueur du stylet;
- position des phasmides par rapport à l'anus;
- forme des boutons basaux du stylet;
- taille relative des anneaux de la queue;
- forme de la queue;
- taille relative du bulbe oesophagien médian;
- taille relative de la queue;
- position de la spermathèque par rapport au tractus génital;
- disposition des lignes du champ latéral sur la queue;
- position des phasmides par rapport aux lignes du champ latéral;

- aréolations dans le champ latéral;
- présence de fasciculi;
- position du débouché de la glande oesophagienne dorsale.

La clef de Sher a été utilisée pour tenter d'identifier les nombreux échantillons de Helicotylenchus prélevés lors d'études faunistiques en Afrique (Fortuner & Merny, 1974; Fortuner, 1976a; Fortuner, 1981). Les difficultés soulevées par l'emploi de cette clef peuvent être illustrées par un exemple d'identification d'un échantillon représentatif d'une espèce très commune en Afrique (il s'agit de H. dihystra).

L'échantillon utilisé pour l'exemple est caractérisé par:

Queue à procès terminal variable, soit long, soit court ou même absent; région labiale hémisphérique; queue dorsalement bombée; annélation labiale variable, visible ou non visible; annélation terminale caudale variable; boutons du stylet variables, antérieurement indentés, aplatis ou arrondis; bulbe oesophagien médian allongé; rapport longueur/largeur de la queue (c') un peu supérieur à 1; spermathèque parfois en saillie, parfois dans l'alignement du tractus génital; jonction des lignes du champ latéral en position variable; position des phasmides variable, de 5 à 10 anneaux antérieure au niveau de l'anus; mâles absents; fasciculi absents; stylet de 24-25 μm de long; débouché de la glande oesophagienne dorsale très variable, de 6 à 12 μm en dessous du stylet.

La clef de Sher (1966) est reproduite sur la figure 1.3.4. On voit qu'il est impossible de répondre à de nombreuses questions de cette clef en raison de la variabilité de l'échantillon considéré. A chaque fois qu'une question reste sans réponse, il est nécessaire de suivre les deux choix possibles.

- ligne 1: la question: "Queue des femelles à procès long ou bien court ou absent" est sans réponse, il faut suivre les lignes 2 et 24;
- ligne 2: réponse 8, puis 15, puis 16;
- ligne 16: la question: "Région labiale annelée ou non" est sans réponse, il faut suivre 17 et 23;
- ligne 17: la question: "Portion ventrale terminale de la queue à annulation très grossière à absente ou bien semblable à celle du reste de la queue" est sans réponse, il faut suivre 18 et 19;
- ligne 18: les questions: "Boutons du stylet indentés ou non; queue avec ou sans procès" sont sans réponse, il faut accepter à la fois H. dihystra et H. rotundicauda;
- ligne 19: réponses 20, puis 21;
- ligne 21: la question: "Spermathèque décalée ou non" est sans réponse, il faut accepter H. serenus et la ligne 22;

KEY TO THE SPECIES OF *HELICOTYLENCHUS*

1. Female tail with pronounced ventral projection (projection two or more tail annules long) 24
 - Female tail without pronounced ventral projection (tail terminus hemispherical or with slight ventral projection, less than two tail annules long) 2
2. Bisexual (females and males present), spermatheca usually with sperm 3
 - Monosexual (females; males absent or extremely rare), spermatheca without sperm 8

8. Lip region flattened (truncate) 9
 - Lip region hemispherical 15

15. Tail symmetrical, terminus hemispherical to slightly clavate *retusus*
 - Tail more curved dorsally 16
16. Lip region annulated 17
 - Lip region without annules 23
17. Striations absent or very coarse on distal ventral portion of tail terminus 18
 - Distal ventral portion of tail terminus striated, similar to other tails annules 19
18. Spear knobs indented anteriorly; tail terminus with slight ventral projection . *dihystera*
 - Spear knobs not indented anteriorly; tail without ventral projection . *rotundicauda* n. sp.
19. Median bulb of esophagus filling body cavity, almost spherical *carolinienensis* n. sp.
 - Median bulb of esophagus not filling body cavity, elongate 20
20. Tail shorter than body width at anus (0.7 to 0.9 anal-body widths long) . *varicaudatus*
 - Tail usually longer than body width at anus (0.9 to 1.6 anal-body widths long) 21
21. Spermatheca offset 22
 - Spermatheca not offset *serenus*
22. Inner lines of lateral field fuse near center of tail; spear 27 μ or shorter . *cavenessi* n. sp.
 - Inner lines of lateral field separate or fuse at terminus of lateral field; spear 30 μ or longer *platyurus*
23. Phasmids 10 or more annules anterior to anus level; dorsal esophageal gland opening $\frac{1}{3}$ or more the length of the spear posterior to the spear knobs *concavus*
 - Phasmids 5 or less annules anterior to anus level; dorsal esophageal gland opening less than $\frac{1}{3}$ the spear length posterior to the spear knobs *leiocephalus* n. sp.
24. Lip region truncate 25
 - Lip region hemispherical 26
25. Anterior surface of spear knobs indented; lip region annulation indistinct
 - *microcephalus* n. sp.
 - Anterior surface of spear knobs not indented; lip region annulation distinct . *egyptiensis*
26. Bisexual, spermatheca usually with sperm 27
 - Monosexual, spermatheca without sperm 32

32. Lateral canals in body conspicuous; spear 32 μ or longer *canalis* n. sp.
 - Lateral canals in body absent; spear 31 μ or shorter 33
33. Tail indented terminally *crenacauda* n. sp.
 - Tail not indented terminally 34
34. Lip region without annulation *longicaudatus* n. sp.
 - Lip region with annules 35
35. Spear 21 μ or shorter; ventral projection bent dorsally *digitatus*
 - Spear 27 μ or longer; ventral projection not bent dorsally 36
36. Dorsal esophageal gland opening more than $\frac{1}{2}$ the spear length of more posterior to the spear knobs *lobus* n. sp.
 - Dorsal esophageal gland opening less than $\frac{1}{2}$ the spear length posterior to the spear knobs 37
37. Dorsal esophageal gland opening more than $\frac{1}{3}$ of the spear length behind the spear knobs; phasmids anterior to level of anus (2 to 6 annules) *pseudorobustus*
 - Dorsal esophageal gland opening less than $\frac{1}{3}$ the spear length behind the spear knobs; phasmids on tail or slightly anterior to level of anus (3 annules) *paxilli*

Fig. 1.3.4. - Clef des espèces de *Helicotylenchus* proposée par Sher (1966), reproduction partielle (voir traduction dans le texte).

- ligne 22: la question: "Lignes internes du champ latéral fusionnant au milieu de la queue ou bien à l'extrémité du champ" est sans réponse, accepter H. cavenessi et H. platyurus;
- ligne 23: la question: "Phasmides à plus de 10 anneaux, ou bien à moins de 5 anneaux de l'anus" est sans réponse, accepter H. concavus et H. leiocephalus;
- ligne 24: réponses 26, puis 32, 33, 34;
- ligne 34: la question: "Région labiale annelée ou non" est sans réponse, accepter H. longicaudatus et la ligne 35;
- ligne 35: réponses 36, puis 37, et H. pseudorobustus.

La clef de Sher (1966), qui comprend les 38 espèces valides à l'époque, est incapable de différencier entre neuf noms possibles pour notre échantillon. Il existe à l'heure actuelle 211 espèces nominales dans le genre Helicotylenchus, dont 178 sont acceptées comme valides. S'il existait une clef mise à jour, elle serait incapable de différencier entre une quarantaine de noms. Pour la pratique quotidienne de l'identification, il n'est pas raisonnable d'utiliser une méthode établissant à l'issue d'un processus long et délicat une liste de plusieurs dizaines d'identifications possibles.

D'autre part la grande variabilité des caractères morphométriques observée dans l'échantillon étudié rend suspectes les affirmations de la clef. Si ces caractères sont variables dans la plupart des échantillons africains, comment se fait-il qu'ils ne le soient pas pour les espèces incluses dans la clef? Si par contre la variabilité des espèces décrites est aussi grande que la variabilité observée dans l'échantillon utilisé pour l'exemple ci-dessus, chacune des 38 espèces de la clef de Sher devrait apparaître à une douzaine de lignes différentes.

1.4. CONCLUSIONS

Les difficultés rencontrées lors de l'utilisation d'une clef dichotomique pour l'identification d'un échantillon africain d'Helicotylenchus peuvent être expliquées de trois manières différentes:

- a - L'échantillon considéré appartient à une espèce exceptionnellement variable par rapport à la majorité des espèces du genre. Les problèmes posés par son identification sont anecdotiques et n'apparaîtront pas lors de l'étude d'espèces "normales".
- b - L'échantillon considéré est composé d'individus appartenant à deux ou plusieurs espèces différentes. La variabilité de l'échantillon n'est pas due à une grande variabilité intraspécifique mais à la variabilité interspécifique qui existe tout naturellement entre taxa.
- c - La variabilité intraspécifique du genre Helicotylenchus est beaucoup plus grande que ce qui est généralement admis par les

auteurs. Cette variabilité rend inopérantes les clefs d'identification traditionnelles fonctionnant selon des principes dichotomiques.

*

La présente étude a pour but de déterminer les limites de la variabilité intraspécifique dans le genre Helicotylenchus puis de tirer les conséquences de cette variabilité pour proposer une nouvelle méthode d'identification, mieux adaptée que les méthodes dichotomiques.

CHAPITRE 2

VARIABILITE INTRASPECIFIQUE EXISTENCE ET LIMITES

2.1. EXISTENCE DE LA VARIABILITE INTRASPECIFIQUE

2.1.1. Introduction

Il a été suggéré plus haut que la grande variabilité observée parmi les individus d'un échantillon prélevé dans un peuplement naturel pouvait s'expliquer s'il s'avérait que ce peuplement était composé en fait d'un mélange d'espèces. Avant d'entreprendre toute étude sur la variabilité spécifique à l'intérieur du genre Helicotylenchus, il est nécessaire de démontrer l'existence de cette variabilité parmi des spécimens dont la conspécificité est prouvée. Il se trouve que H. dihystra, l'une des espèces communes mentionnées plus haut, est parthénogénétique. Il est donc possible d'obtenir une souche monoparentale à partir d'un seul spécimen de cette espèce, souche dont les individus seront certainement conspécifiques.

La création d'une telle souche a été rapportée par Fortuner (1979) qui a évalué l'étendue de sa variabilité morphométrique. Les principaux points de cet article sont repris ci-dessous.

2.1.2. Matériel et méthodes

Pour l'établissement d'une souche monoparentale de H. dihystra, 45 pots contenant de la terre stérilisée à l'autoclave ont reçu chacun trois à quatre semences de riz, cultivar I-Kong-Pao. Après germination du riz, vingt des pots reçurent chacun un individu femelle de H. dihystra. Ces individus avaient été prélevés en 1972 dans un champ sénégalais à Inor Mandingue en Casamance, cultivé en riz pluvial, et avaient été maintenus en élevage dans la serre du laboratoire de nématologie de l'ORSTOM, à Dakar. L'inoculum utilisé provenait d'un élevage lui-même établi à partir d'une seule femelle. Il est donc probable que les individus utilisés pour l'établissement de la souche monoparentale étaient eux-mêmes monoparentaux, ceci afin de réduire les conséquences d'une éventuelle contamination de pot à pot.

Pour vérifier l'absence de telles contaminations, vingt-cinq pots de riz, non inoculés, ont servi de témoins. Ils étaient arrangés de telle façon que chaque pot inoculé était séparé des autres pots inoculés par des pots témoins.

Après six mois, la terre de chaque pot a été passée dans un appareil séparant les nématodes du sol par élutriation (Seinhorst, 1962). Le riz n'a pas pu se développer dans certains pots. Parmi les douze pots inoculés où le riz s'est maintenu convenablement, certains ont dû être éliminés à cause de la contamination des pots témoins les entourant. Chez d'autres l'inoculation a échoué et les pots ne contenaient plus aucun nématode. Finalement, quatre pots ont été retenus dont l'un supportait une forte population de *H. dihystra*. En juin 1974 une centaine d'individus ont été extraits de ce pot, parmi lesquels 42 femelles prélevées au hasard ont été tuées par un mélange bouillant de formol et d'acide propionique (Netscher & Seinhorst, 1969). Après un court séjour dans du formol à 4%, ces spécimens ont été traités par la méthode rapide de Seinhorst (1959) et montés dans de la glycérine pure sur lames de Cobb.

Les spécimens témoins ont été déposés dans la collection de la Division de Nématologie de l'Université de Californie à Davis.

2.1.3. Variabilité des caractères quantitatifs

La moyenne (\bar{x}) et l'écart-type (e) ont été calculés pour les principaux caractères quantitatifs: les longueurs du corps (LON), du stylet (STY), du cône du stylet (STA), de l'oesophage (OES), des glandes oesophagiennes (GLD), de la queue (QUE), les distances extrémité antérieure-pore excréteur (PEX), extrémité antérieure-vulve (DTV), et base du stylet-débouché de la glande oesophagienne dorsale (DGO), les diamètres du corps au niveau de la vulve (DVU) et à celui de l'anus (DAN), le nombre d'anneaux cuticulaires caudaux (TAN), la position des phasmides repérée par le nombre d'anneaux cuticulaires entre le niveau de la phasmide et celui de l'anus (l'anneau qui porte l'anus est numéroté 20) (PHAS), le rapport V (RAV). Ces mesures sont décrites graphiquement dans la figure 2.1.3.

Le coefficient de variabilité ($C.V.=100e/\bar{x}$) et l'étendue théorique des mesures pour 95% des individus de la population ($R = \bar{x} \pm 2e$) ont été calculés pour chaque mesure. A titre de comparaison l'étendue des mesures (r) dans l'échantillon étudié et la médiane (me) ont également été indiquées dans le Tableau 2.1.3. qui résume les résultats obtenus.

Les comparaisons des étendues théoriques (R) et observées (r), et celles des moyennes (\bar{x}) et des médianes (me) des mesures successives montrent que leurs distributions sont raisonnablement normales dans l'échantillon étudié. Cette normalité des mesures est confirmée par les coefficients d'obliquité et de kurtosis (non donnés dans le Tableau 2.1.3.). Ces coefficients sont généralement compris entre 0 et 0,5 et sont tous inférieurs à 1 à l'exception des coefficients de la longueur du corps et ceux du pore excréteur. Le coefficient de kurtosis de la longueur est 1,217, ce qui indique une distribution un peu trop "pointue" et celui d'obliquité est de 0,734, ce qui indique un excédent de valeurs individuelles élevées. L'une de ces longueurs, 751 μm est située à plus de trois fois l'écart-type depuis

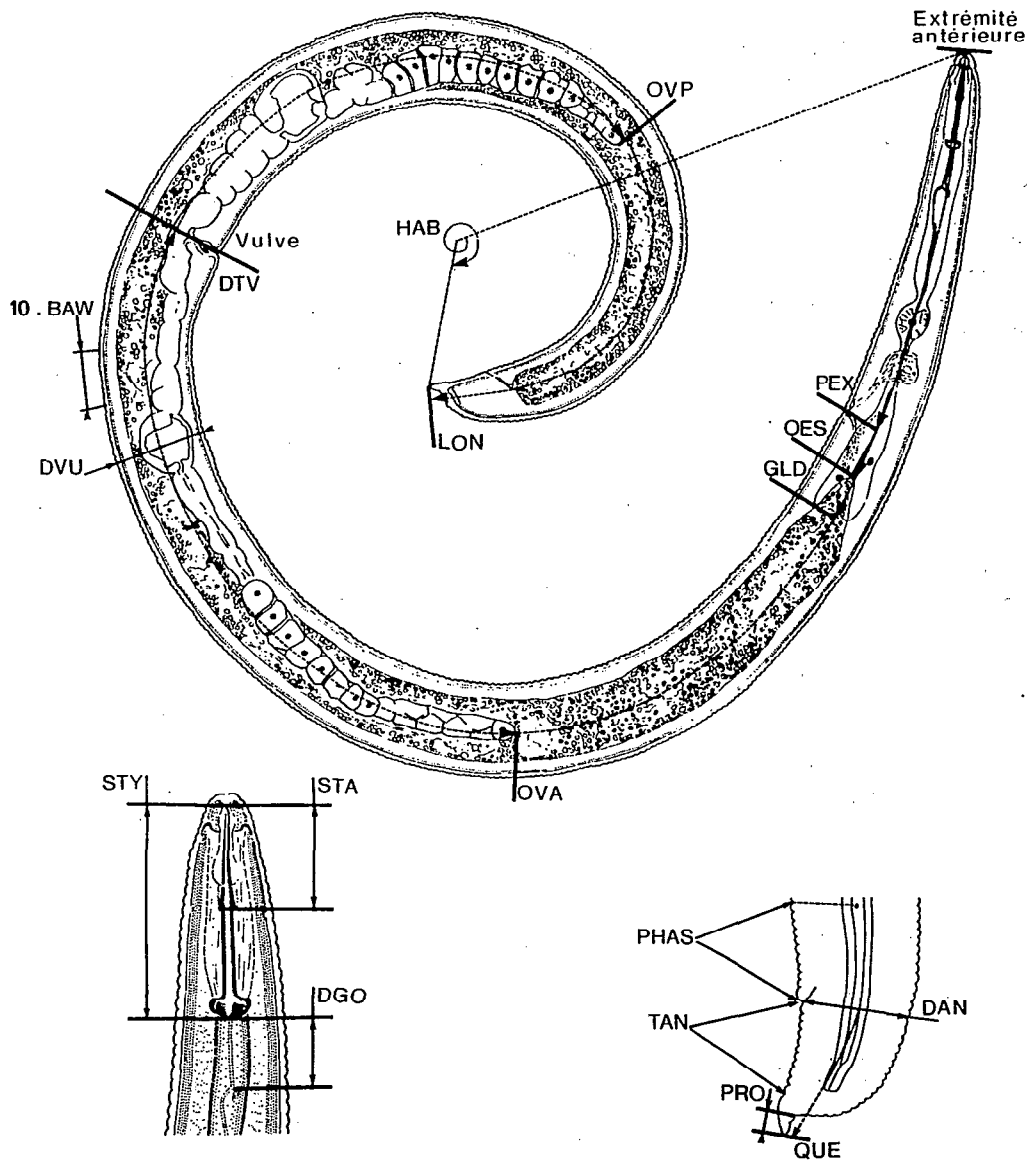


Fig. 2.1.3. *Helicotylenchus*. Description graphique des caractères quantitatifs utilisés dans la présente étude. Vue générale; extrémité antérieure: début des mesures pour PEX = pore excréteur, OES = oesophage, GLD = glandes, DTV = vulve et LON = longueur du corps; vulve: début des mesures pour OVA = branche génitale antérieure et OVP = branche postérieure; DVU = diamètre maximum; BAW = largeur d'un anneau; HAB = habitus. Extrémité antérieure; STY = stylet; STA = cône; DGO = distance débouché glande oesophagienne-stylet. Extrémité postérieure; PHAS = position des phasmides; TAN = nombre d'anneaux caudaux; PRO = longueur du procès terminal; QUE = longueur de la queue; DAN = diamètre de la queue.

Tableau 2.1.3.
Valeur et variabilité des caractères quantitatifs dans
une souche monoparentale de H. dihystra (n = 42).

Caractères	\bar{x}	e	C.V.	R	r	me
corps	671,3	24,95	3,72	621-721	623-751	666,5
stylet	24,47	0,41	1,68	23,7-25,3	23,5-25	24,49
cône du stylet	10,17	0,33	3,19	9,5-10,8	9,5-10,5	10,18
oesophage	111,33	4,17	3,75	103-120	103-122	111,5
glandes oesophagiennes	128,93	7,53	5,84	114-144	110-147	129,83
pore excréteur	104,45	3,78	3,62	97-112	99-119	104,30
queue	20,96	2,01	9,59	16,94-24,98	17,5-26,5	20,92
extrémité ant. - vulve	416,76	16,10	3,86	385-449	389-461	416,00
rapport V	62,10	1,4	2,25	59,3-64,9	58,6-65,6	62,04
DGO	9,4	1,45	15,4	6,5-12,3	6-12,0	9,75
diamètre à la vulve	23,46	1,05	4,48	21,36-25,56	21-25,5	23,53
diamètre à l'anus	14,95	0,67	4,48	13,7-16,3	13,5-16,5	14,90
anneaux caudaux	13,5	1,5	11,1	10,5-16,5	10-17	13,25
position des phasmides	22,86	1,96	8,57	18,9-26,8	17-26	23,1
habitus	532,38	56,86	10,68	419-646	420-630	540

la valeur moyenne de l'échantillon (671 μm). Les coefficients pour la position du pore excréteur sont $K = 4,139$ et $S = 1,406$. Cette distribution est excessivement pointue et comporte un excès de faibles valeurs (sept individus ont un pore excréteur à 100 μm de l'extrémité antérieure au lieu d'un seul si la distribution des 42 mesures de l'échantillon était normale). Il existe par contre une mesure aberrante de 119 μm , nettement trop élevée. Ces observations rendront les mesures de la longueur du corps et de la position du pore excréteur suspectes lorsqu'il s'agira d'estimer la monospécificité d'un échantillon et plus encore pour l'identification d'un individu.

La longueur du stylet est le caractère le moins variable, avec un C.V. de 1,7%. Les longueurs du corps et de l'oesophage, la position de la vulve et les diamètres du corps sont eux aussi assez constants, avec des C.V. de moins de 4,5%. Par contre tous les caractères se rapportant aux dimensions de la queue et aux positions des structures annexes (phasmides, fusion des lignes du champ latéral) sont extrêmement variables avec des C.V. de 10 à 15%.

2.1.4. Rapports entre caractères quantitatifs

Il est traditionnel dans les descriptions nématologiques de remplacer certaines mesures par leur rapport dans l'espoir, souvent fallacieux, de diminuer leur variabilité. J'ai étudié (Fortuner, 1984a) les conditions de la validité des rapports biométriques et les limites de leur emploi.

Le Tableau 2.1.4. donne les coefficients de corrélation entre les paires de caractères constituant les rapports biométriques les plus utilisés en nématologie. Les valeurs de ces rapports et leur C.V. sont également donnés dans le Tableau 2.1.4.

Tableau 2.1.4.
Valeur et variabilité des rapports biométriques dans
une souche monoparentale de *H. dihystra* (n = 42 ♀).

Rapport	Coefficient de corrélation*	Coefficient de variabilité (%)	Valeur moyenne du rapport
a	0,358	4,73	28,6
b	0,444	3,94	6,0
b'	0,116	6,79	5,2
c	0,395	8,64	32,3
c'	0,528	8,17	1,4
m	0,439	2,88	41,5
o	0,078	15,31	38,4
v	0,829	2,25	62,1

*Significativité au seuil de 99% pour n = 42: C. corr. > 0,358.

Ce tableau montre que les termes de la plupart des rapports sont fortement corrélés entre eux (corrélation significative à 99%). Seuls les rapports b' et surtout o sont formés de mesures ayant une très faible corrélation.

A l'exception de ces deux rapports il est donc statistiquement justifié de calculer les rapports biométriques dans la souche étudiée. Cependant, à l'exception du rapport V, les C.V. des rapports ne sont pas inférieurs aux C.V. des termes qui les constituent. L'utilisation des rapports n'abaisse donc pas la variabilité des caractères. Seul le rapport V (position de la vulve en fonction de la longueur du corps) réduit la variabilité. (C.V. du rapport V = 2,25%; C.V. de la longueur du corps = 3,72%; de la distance extrémité antérieure - vulve = 3,86%.)

2.1.5. Variabilité des caractères morphologiques qualitatifs

Certains des caractères qualitatifs sont peu ou pas variables dans l'échantillon observé. L'absence de mâles est confirmée par le succès des inoculations monoparentales, succès qui exige une reproduction parthénogénétique. La région antérieure est arrondie - bien que la région orale déprimée chez certains individus puisse donner un aspect plus aplati à leur extrémité antérieure - et le disque labial n'est pas visible en vue transverse. Les individus tués et fixés présentent toujours un habitus spiralé - bien que cette spirale puisse être très lâche ou au contraire très serrée. Le bulbe oesophagien est ovoïde et de taille normale pour le genre. La spermathèque est désaxée dorsalement par rapport au tractus génital. En fait ce caractère est gouverné par l'arrangement des douze cellules qui constituent cet organe. Chez l'espèce observée, il y a quatre paires de cellules dorsales et seulement deux paires de cellules ventrales. Le caractère "spermathèque désaxée dorsalement" est donc cytologiquement fixe. Cependant si la taille de la spermathèque est petite chez un individu donné, et si le diamètre de l'utérus est similaire à celui de la spermathèque, cet organe donnera l'impression d'être dans l'axe du tractus génital. Les individus de l'échantillon observé ne possèdent pas de fasciculi.

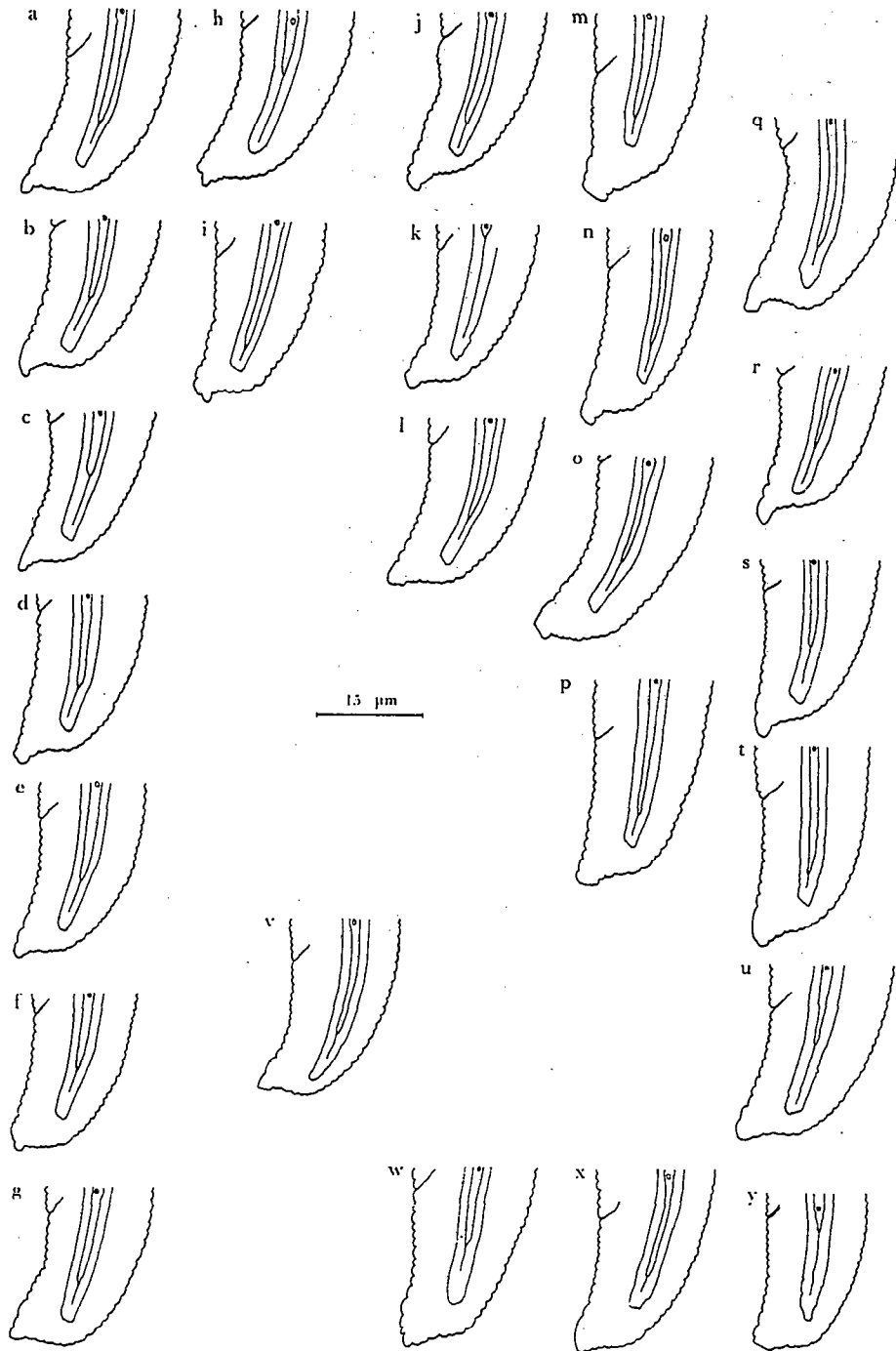


Fig. 2.1.5. - Variabilité morphologique de la région caudale dans une souche monoparentale de *H. dihystra* (Fig. 1 dans Fortuner, 1979).

D'autres caractères sont par contre plus variables. Les boutons du stylet sont tantôt antérieurement indentés, tantôt aplatis ou même arrondis. L'annélation de la région labiale est parfois invisible avec un microscope optique simple, mais les anneaux peuvent être décelés si le microscope est équipé d'un dispositif d'interférence de Nomarsky.

Ce sont les caractères décrivant la région caudale et les structures associées qui sont les plus variables (Fig. 2.1.5.). Le procès caudal est généralement mince et de faible longueur (a), mais il peut être très épais (m), ou très long (q), ou tourné dorsalement (b), ou bien être absent (y). Les anneaux de la partie dorsale terminale de la queue sont souvent de même taille que les autres anneaux caudaux (a), mais ils peuvent être plus petits (x), ou plus grands (d). La forme générale de la queue est dans la plupart des cas asymétrique, avec une plus grande concavité dorsale, mais quelques individus ont des queues plus régulières à extrémité presque arrondie (y). Les lignes internes du champ latéral fusionnent l'une avec l'autre sur la queue chez tous les individus observés, mais la position de cette fusion est très variable, depuis le niveau de l'anus (k), jusqu'à l'extrémité du champ latéral (m,t). Les phasmides sont généralement centrées dans le champ latéral mais elles peuvent parfois être plus proches de la ligne interne ventrale (g).

2.1.6. Conclusions

La clef d'identification de Sher (1966) utilise dix-neuf caractères (voir ci-dessus, 1.3.4). Quatre sont des caractères mesurables: la longueur du stylet est très constante (C.V. = 1,68%) dans la souche monoparentale étudiée, le rapport c' est assez variable (C.V. = 8,17%) ainsi que la position des phasmides par rapport à l'anus (C.V. = 8,57%). Enfin la position du débouché de la glande dorsale est très variable (C.V. = 15,31%).

Parmi les autres caractères, six sont constants dans la souche étudiée (absence de mâles et de fasciculi, forme des lèvres, disque labial non visible, habitus et taille du bulbe oesophagien), un autre caractère est cytologiquement constant mais peut sembler variable (position de la spermathèque). Les sept derniers caractères qualitatifs sont plus ou moins variables.

La moitié des caractères utilisés par Sher (1966) pour l'identification des espèces de Helicotylenchus est donc variable parmi les individus d'une souche monoparentale. Ce résultat établit sans conteste la valeur de la dernière des hypothèses formulées ci-dessus (1.4) pour expliquer l'échec des tentatives d'utilisation des clefs dichotomiques d'identification. La variabilité des caractères utilisés pour la diagnose des espèces de Helicotylenchus est plus grande que ce qui est généralement accepté par les auteurs. Il est donc apparu nécessaire d'entreprendre des études pour tenter de fixer les limites de cette variabilité.

2.2. VARIABILITE DES MESURES INTRODUITES PAR L'OBSERVATEUR

2.2.1. Introduction

Les études exposées dans le paragraphe précédent ont montré l'existence d'une grande variabilité intraspécifique que l'on a supposée liée à la constitution génétique des populations. On peut se demander si une partie au moins de la variabilité observée ne serait pas due à l'imprécision des observations et l'erreur sur les mesures dues à l'observateur.

Frederick et Tarjan (1978) par exemple ont évalué la variabilité des mesures d'un même spécimen prises par différents chercheurs (étude faite sur Pratylenchus coffeae) ou par le même chercheur à différentes reprises (étude faite sur Panagrellus redivivus). Des coefficients de variabilité des mesures pouvant aller jusqu'à 7% ont été enregistrés dans le premier cas. La variabilité introduite par l'observateur dans la seconde étude était bien sûr moindre mais non négligeable.

Il a paru intéressant d'effectuer à titre de comparaison une étude similaire sur un échantillon de H. dihystra.

2.2.2. Matériel et méthodes

L'échantillon de 42 femelles qui avait été utilisé pour l'étude exposée au paragraphe 2.1. ci-dessus avait été mesuré pour la première fois en 1974. A la fin de l'année 1979, 20 de ces spécimens pris au hasard ont été remesurés et les deux séries de mesures ont été comparées à l'aide du système de logiciels statistiques "SPSS" (Nie, 1983).

Dans un premier test, les 20 spécimens mesurés en 1979 ont été comparés aux 22 spécimens qui n'ont pas été remesurés. Dans ce cas les deux échantillons peuvent être considérés comme indépendants. L'hypothèse nulle est que la moyenne de chaque mesure prise en 1974 est égale à la moyenne de la même mesure prise en 1979. Cette égalité sera acceptée à un niveau de signification de 0,05. Les moyennes et les variances de chaque échantillon ont été calculées. L'égalité des variances a été testée par un test F.

La différence des moyennes dans les deux sous-échantillons a ensuite été testée par un test t. La probabilité de t est calculée et l'hypothèse nulle est rejetée si cette probabilité est inférieure à 0,05.

Un second test a été effectué sur les mesures des vingt spécimens qui ont été mesurés deux fois. Les échantillons sont ainsi appariés. Pour chaque spécimen, la mesure de 1974 a été comparée à celle de 1979. Ceci réduit la variabilité qui existe naturellement d'un individu à l'autre. L'hypothèse nulle est ici que la moyenne de la différence entre les mesures de 1974 et de 1979 est nulle. Cette hypothèse a été testée par un test t.

Tableau 2.2.3.

Comparaisons des mesures du même échantillon prises
en 1974(1) et en 1979(2).

Mesure	Echantillons indépendants						*	Echantillons appariés			
	\bar{x}	e	F	pF	t	pt	\bar{x}	e	Corr.	t	pt
LON 1	672,50	27,861					* 669,90	21,945			
			1,71	0,245	0,02	0,985	* *		0,976	-2,30	0,033
2	672,35	21,310					* 672,35	21,310			
DTV 1	416,68	17,665					* 416,85	14,637			
			1,77	0,216	-0,68	0,499	* *		0,959	-3,33	0,004
2	420,00	13,278					* 420,00	13,278			
STY 1	24,5	0,378					* 24,45	0,456			
			1,77	0,207	0,73	0,468	* *		0,609	0,52	0,606
2	24,4	0,503					* 24,40	0,503			
STA 1	10,23	0,298					* 10,10	0,348			
			1,93	1,147	-0,21	0,838	* *		0,091	-1,30	0,209
2	10,25	0,414					* 10,25	0,414			
DGO 1	9,55	1,371					* 9,25	1,552			
			1,28	0,588	1,11	0,273	* *		0,351	0,42	0,679
2	9,10	1,210					* 9,10	1,210			
OES 1	111,77	3,611					* 110,85	4,749			
			2,34	0,062	1,24	0,222	* *		0,844	1,28	0,215
2	110,00	5,525					* 110,00	5,525			
GLD 1	130,23	6,553					* 127,50	8,407			
			1,27	0,590	0,15	0,880	* *		0,629	-1,56	0,134
	129,90	7,391					* 129,90	7,391			
PEX 1	104,59	2,955					* 104,30	4,589			
			1,64	0,272	0,57	0,574	* *		0,867	0,58	0,566
2	104,00	3,784					* 104,00	3,784			
DVU 1	23,23	1,043					* 23,73	1,019			
			1,01	0,985	-3,57	0,001	* *		0,588	-3,11	0,006
2	24,38	1,037					* 24,38	1,037			
QUE 1	20,93	2,134					* 21,0	1,926			
			1,49	0,384	0,63	0,532	* *		0,778	1,63	0,119
2	20,55	1,746					* 20,55	1,746			
DAN 1	14,82	0,682					* 15,10	0,641			
			1,33	0,534	-0,54	0,592	* *		0,681	1,58	0,130
2	14,93	0,591					* 14,93	0,591			
TAN 1	13,73	1,751					* 13,25	1,164			
			1,46	0,408	1,66	0,105	* *		0,578	1,28	0,217
2	12,90	1,447					* 12,90	1,447			
PHAS 1	22,59	1,943					* 23,15	1,981			
			1,01	0,983	-1,84	0,073	* *		0,953	-4,07	0,001
2	23,70	1,949					* 23,70	1,949			
HAB 1	538,18	53,152					* 526,00	61,422			
			1,48	0,386	0,61	0,542	* *		0,936	-0,20	0,846
2	527,00	64,571					* 527,00	64,571			
RAV 1	61,9	1,414					* 62,24	1,400			
			1,04	0,938	-1,18	0,247	* *		0,924	-2,03	0,057
2	62,48	1,387					* 62,48	1,387			

\bar{x} = moyenne; e = écart-type; pF = probabilité de F; pt probabilité de t; Corr = coefficient de corrélation. LON, DTV, etc.: voir figure 2.1.3.

2.2.3. Résultats

Le Tableau 2.2.3. résume les résultats obtenus dans les deux séries de tests.

Echantillons indépendants. La probabilité de F est toujours supérieure à 0,05, même pour la mesure de l'oesophage (OES) où elle est égale à 0,06. Il est donc possible de calculer t et la probabilité de t.

La probabilité de t est très élevée (supérieure à 0,40) pour les mesures suivantes: longueur du corps (LON), distance à la vulve (DTV), stylet (STY), cône du stylet (STA), glandes oesophagiennes (GLD), pore excréteur (PEX), queue (QUE), diamètre anal (DAN) et habitus (HAB). Elle est plus faible mais cependant très acceptable ($t = 0,15 - 0,40$) pour le débouché de la glande dorsale (DGO), l'oesophage (OES) et le rapport V (RAV). Elle n'est que de 0,10 pour le nombre d'anneaux de la queue (TAN), 0,07 pour la position des phasmides (PHAS), et elle est très hautement significative ($p = 0,001$) pour le diamètre au milieu du corps (DVU).

Echantillons appariés. La corrélation entre les deux séries de mesures est toujours élevée (sauf peut-être pour le cône du stylet, STA) et toujours positive. Il est donc toujours possible de calculer t comme expliqué.

La probabilité de t est généralement plus petite avec ce test plus fin. Il y a maintenant quatre mesures à probabilité de t inférieure à 0,05: la longueur du corps (LON), la distance à la vulve (DTV), le diamètre au milieu du corps (DVU) et la position des phasmides (PHAS).

2.2.4. Conclusions

La première série de tests peut être considérée comme une confirmation des observations du paragraphe 2.1. Certains caractères varient lorsqu'on les mesure dans deux sous-échantillons d'une même population pris à cinq ans d'intervalle. Cette variation est particulièrement marquée pour le diamètre maximum du corps, probablement parce que les spécimens, écrasés entre lame et lamelle, s'aplatissent au cours des ans.

Cette composante artificielle de la variabilité est plus facilement évaluée à l'aide des résultats de la seconde étude qui compare deux séries de mesures du même échantillon. Les valeurs trouvées en 1979 sont significativement différentes de celles calculées en 1974 pour plusieurs caractères. Dans certains cas, à nouveau par exemple le diamètre du corps, on peut mettre en cause le vieillissement de l'échantillon. Le plus souvent, ces différences sont dues à l'ambiguïté du caractère à mesurer ou à la difficulté d'observer des structures à la limite du pouvoir séparateur du microscope. Cette faible dépression doit-elle être comptée comme un anneau supplémentaire? Où se situe exactement l'anneau qui porte l'anus par rapport à celui en regard de la phasmide? Où est au juste le débouché de la glande dorsale? Toutes questions pour lesquelles il n'existe pas de réponse entièrement objective mais auxquelles l'observateur doit tenter de répondre du mieux qu'il le peut au moment de l'observation. Que cette réponse ne soit pas toujours la même n'a rien de surprenant, mais

L'imprécision qui affecte certaines mesures doit être connue et appréciée lorsque l'on compare des échantillons différents, prélevés et mesurés par des observateurs ou à des moments différents. Il faut noter que les mesures moins ambiguës telles la longueur du stylet, la position du pore excréteur, etc, sont beaucoup moins soumises à l'interprétation subjective de l'observateur. Par exemple, la longueur des glandes (GLD) est moins variable que celle de l'oesophage (OES) (échantillons indépendants) probablement parce que l'extrémité des glandes est plus visible, donc plus aisément identifiable que la jonction oesophago-intestinale.

2.3. INFLUENCE DU MILIEU SUR LA VARIABILITE INTRASPECIFIQUE

2.3.1. Introduction

L'expérience rapportée au paragraphe 2.1. a fourni la preuve de l'existence d'une grande variabilité intraspécifique dans une souche monoparentale de H. dihystra. L'échantillon observé était très homogène dans sa constitution génétique (individus tous issus de la même mère) et dans son milieu d'élevage (élevage conduit dans un même pot de riz). Il est remarquable que dans ces conditions, de nombreux caractères se soient révélés aussi changeants d'un individu à l'autre. Il est probable que cette variabilité soit encore plus grande dans la nature où des populations de constitution génétique variée sont soumises à des environnements très divers.

Pour le montrer, des individus d'une même souche monoparentale ont été élevés dans des conditions différentes puis leur morphométrie a été étudiée.

2.3.2. Matériel et méthodes

Une souche monoparentale a été créée en 1975 au laboratoire de l'ORSTOM à Dakar de la même manière que la souche utilisée lors de l'expérience rapportée plus haut (cf. paragraphe 2.1.2.). La femelle d'origine a été prélevée dans le même champ (riz pluvial, Inor-Mandingue) et inoculée dans un pot contenant du riz, cultivar I-Kong-Pao.

Quelques individus de cette souche ont ensuite été transportés au laboratoire ORSTOM d'Adiopodoumé (Côte d'Ivoire). Deux ans plus tard, une deuxième souche monoparentale a été créée à partir d'un individu de cet élevage. La deuxième souche a été élevée sur riz en utilisant un autre cultivar, Morobérékan. Ce cultivar est d'origine africaine, tandis que I-Kong Pao est un riz chinois amélioré.

Les deux souches créées en 1975 et en 1977 ont donc une origine génétique identique (la femelle prélevée en 1975 à Inor) mais ont été élevées dans des environnements différents par le climat (soudano-sahélien à Dakar, guinéen à Adiopodoumé), le sol (terre plus sableuse à Dakar, plus argileuse à Adiopodoumé), et les cultivars de riz (I-Kong-Pao et Morobérékan).

Vingt femelles ont été prélevées au hasard dans chaque souche; elles ont été tuées, fixées et montées sur lames selon les techniques utilisées lors de la première expérience (cf. 2.1.2.). Les mêmes caractéristiques morphométriques ont été enregistrées. J'ai été aidé pour les mesures et les calculs par P. Quénéhervé qui a signé avec moi l'article exposant les résultats obtenus (Fortuner & Quénéhervé, 1980). Les spécimens témoins se trouvent dans la collection ORSTOM à Adiopodoumé.

2.3.3. Résultats

Le Tableau 2.3.3. donne les valeurs (moyenne et écart-type) des mesures pour chacun des deux échantillons. Les mesures de chaque couple de caractères sont comparées par un test t. La limite de signification de t pour 19 degrés de liberté (n = 20) est 2,861 au niveau de probabilité de 1%.

Tableau 2.3.3.
Comparaison de spécimens d'une souche monoparentale de
H. dihystra élevés sur riz dans des conditions différentes.

Mesures (n = 20 ♀)	Dakar I-Kong-Pao	Adiopodoumé Morobérékan	t	Signification
longueur du corps	678;22	627;21	3,23	+
stylet	26;0,5	24;0,5	8,91	+
cône du stylet	11,5;0,5	12;0,5	2,25	-
oesophage	117;2	113;2	3,28	+
glandes oesophagiennes	138;3	138;2	0,32	-
queue	16,5;0,5	15;0,5	3,78	+
extrémité ant. - vulve	430;14	406;11	2,70	-
D.G.O.	14;0,5	11;0,5	9,70	+
diamètre maximum	27;1	24;1	4,99	+
diamètre à l'anus	14;0,5	13;0,5	2,66	-
anneaux caudaux	10;1	8;1	3,87	+
position des phasmides	8;1	7;1	0,78	-
rapport V	63,5;0,6	64,9;0,8	2,78	-

Moyenne et écart-type; test t et sa signification au niveau de probabilité de 1%.

Les caractères qualitatifs varient entre les deux échantillons étudiés, principalement ceux qui décrivent la forme de la queue et des structures associées à la queue. La figure 2.3.3. montre quelques queues caractéristiques de chaque échantillon.

La moitié des mesures étudiées sont très significativement différentes entre deux échantillons de la même souche monoparentale qui n'ont pas été élevés dans les mêmes conditions. Les critères morphologiques sont eux aussi variables. L'échantillon prélevé à Dakar présente un procès terminal caudal plus marqué, mince, et parfois pointu. Les queues de l'échantillon d'Adiopodoumé ont un procès plus épais, mal défini ou souvent absent. En fait l'aspect de ces organes est si différent entre les deux groupes d'individus qu'il serait aisé de prétendre qu'il caractérise deux espèces séparées.

2.3.4. Conclusions

Les résultats de ce deuxième essai confirment ceux de la première expérience. La variabilité est grande à l'intérieur d'une souche monoparentale; elle peut être aggravée par les facteurs du milieu. Les expériences réalisées jusqu'à présent ont toutes été conduites sur des nématodes élevés sur riz. Il est permis de supposer que la variabilité intraspécifique chez des phytoparasites tels les *Helicotylenchus* soit fortement influencée par la nature de la plante hôte. De nouvelles expériences seront nécessaires pour vérifier cette hypothèse.

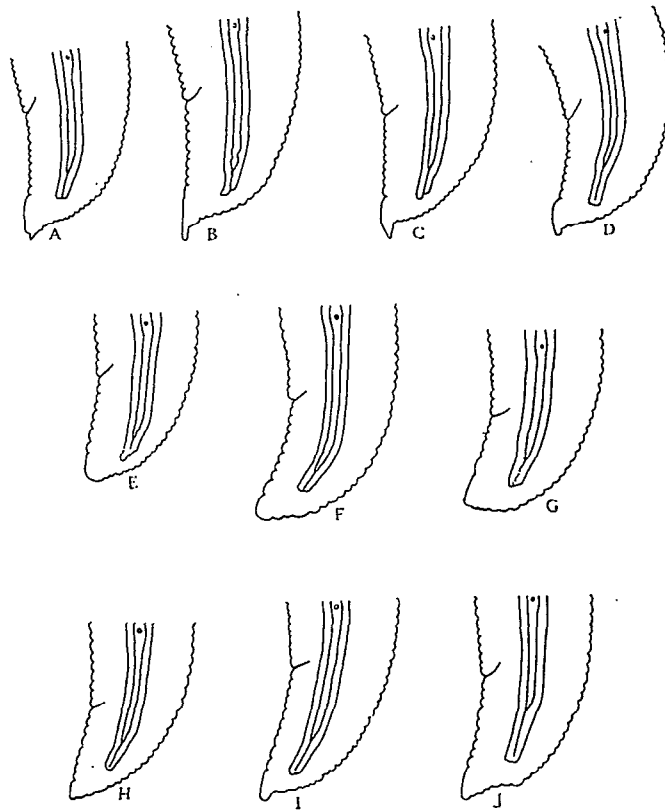


Fig. 2.3.3. - Variabilité de la morphologie caudale chez une souche monoparentale de *H. dihystrera* élevée dans des conditions différentes. A-D: Dakar, riz cv. I-Kong-Pao. E-J: Adiopodoumé, riz cv. Moroberekan. (Fig. 2, dans Fortuner & Quénéhervé, 1980).

2.4. INFLUENCE DE L'HÔTE SUR LA VARIABILITE INTRASPECIFIQUE

2.4.1. Introduction

Plusieurs études ont montré que la nature de l'hôte était souvent capable de modifier les caractéristiques morphométriques d'espèces

choisies parmi les genres Ditylenchus (Goodey, 1952; Wu, 1960; Barraclough & Blackith, 1962), Pratylenchus (Tarte & Mai, 1976; Tarjan & Frederick, 1978), Meloidogyne (Pogosyan & Karapetyan, 1976), Heterodera (Cook, 1975), Paratylenchus (Sigar'ova & Krasnopol'skaya, 1975), Tylenchulus (Macaron, 1975) Aphelenchus (Kline, 1976), Aphelenchoides (B'Chir, 1977), etc. Il n'existait pas d'étude similaire sur l'effet de l'hôte sur Helicotylenchus. Une troisième expérience a été entreprise pour combler cette lacune.

2.4.2. Matériel et méthodes

Des individus appartenant à la souche monoparentale élevée à Adiopodoumé selon les techniques décrites ci-dessus (cf. 2.1.2.) ont été inoculés à 50 pots contenant des cultures des dix plantes suivantes:

Dha - riz, cv. Morobérékan

Dhb - canne à sucre, cv. B-54142

Dhc - maïs, cv. C.J.B.

Dhd - sorgho, cv. CE90

Dhe - tomate, cv. Heinz 1370

Dhf - poivron, cv. Early California Wonder

Dhg - cotonnier, cv. 1422, C71-72

Dhh - arachide, cv. Florruner

Dhi - Pueraria phaseoloides (Roxb.) Benth.

Dhj - Stylosanthes gracilis H.B.K.

Chaque plante était cultivée dans cinq pots qui ont tous été inoculés par les nématodes. Après six mois les nématodes de chaque pot ont été extraits selon les techniques habituelles (cf. 2.1.2.). Les individus élevés sur la même plante ont été regroupés, et vingt spécimens ont été prélevés au hasard pour chaque plante. Ils ont été tués et fixés selon les techniques mentionnées plus haut (cf. 2.1.2.). Les caractéristiques morphométriques ont été analysées. Les spécimens témoins se trouvent dans la collection ORSTOM d'Adiopodoumé.

J'ai de nouveau été aidé par P. Quénéhervé. Les résultats obtenus ont été publiés dans le même article que ceux de l'expérience précédente (Fortuner & Quénéhervé, 1980).

2.4.3. Résultats: analyses monofactorielles

Le Tableau 2.4.3. donne les mesures de quelques caractères enregistrés dans les individus provenant des dix élevages étudiés.

Les différences observées entre les moyennes des échantillons des diverses origines ont été testées par un test F. La figure 2.4.3.a présente quatorze mesures pour lesquelles un ou plusieurs échantillons

Tableau 2.4.3.

Caractères morphométriques (moyenne, écart-type; n = 20 g) relevés chez des individus d'une souche monoparentale de *H. dihystra* élevés sur des hôtes différents.

Caractères	a Riz	b Canne	c Maïs	d Sorgho	e Tomate	f Poivron	g Coton.	h Arachide	i - Pueraria	j Stylosant.	F
LON longueur du corps	627-48,5	686-38,9	610-41,6	682-49,1	734-48,7	748-64,4	649-43,9	614-45,4	625-49,7	640-33,1	21,96
STY stylet	24,2-0,34	25,4-0,46	24,3-0,41	25,3-0,55	25,6-0,99	26,1-0,92	24,6-0,53	24,6-0,58	24,2-0,44	25,2-0,52	22,12
STA cône du stylet	12,00-0,38	12,2-0,26	12,1-0,34	12,1-0,43	12,2-0,34	12,1-0,45	12,0-0,32	12,0-0,39	11,7-0,40	12,4-0,33	5,52
OES oesophage	113-3,5	116-4,7	109-4,1	114-4,1	122-6,4	120-6,4	112-4,0	112-4,8	110-3,4	113-4,0	15,07
GLD gl. oesophagiennes	139-4,2	140-6,1	134-5,5	137-4,8	147-4,8	142-6,5	134-4,8	134-4,6	133-4,1	138-6,4	13,17
PEX pore excréteur	106-3,9	109-3,9	104-3,7	109-3,8	114-5,8	115-6,7	107-4,3	103-4,4	105-3,6	105-3,7	15,33
QUE queue	14,8-1,58	15,6-1,35	14,5-1,38	15,5-1,48	17,0-1,83	17,6-1,58	15,2-1,04	15,1-1,39	15,0-1,64	14,7-1,30	9,42
DTV ext. ant. - vulve	406-24,8	431-20,7	389-24,9	433-29,5	466-32,3	472-39,6	410-24,6	393-25,5	395-28,6	408-19,1	22,84
DGD débouché gl. dorsale	11-1,00	12-0,95	11-1,15	12,3-1,46	13,6-1,73	14,5-2,42	11,0-1,23	10,8-1,11	11,0-1,19	12,2-0,93	16,69
DVU diamètre maximum	23,8-1,85	25,1-1,50	23,0-2,02	24,8-2,23	26,4-2,09	25,2-1,53	24,1-2,22	23,2-1,98	23,2-1,83	23,9-1,53	6,65
DAN diamètre à l'anus	13,1-0,93	13,9-0,89	12,5-0,62	13,8-1,04	14,3-0,63	14,5-0,97	13,4-0,90	13,0-0,71	13,0-0,95	13,3-0,68	11,78
TAN anneaux caudaux	7,9-1,46	7,45-1,32	6,35-1,39	7,6-1,96	8,3-2,0	9,3-2,4	7,2-1,4	8,1-1,8	6,8-1,6	6,2-0,9	6,33
PHAS position phasmes	27,3-1,21	27,9-1,93	27,3-1,42	27,6-1,39	27,6-1,32	27,2-1,74	28,0-1,26	26,8-1,33	27,3-1,52	27,7-1,22	1,27
PRO procès caudal	0,60-0,75	0,35-0,49	0,35-0,49	0,65-0,88	1,30-1,08	1,35-1,09	0,55-0,69	0,50-0,83	0,40-0,50	0,05-0,22	6,06
HAB habitus	618-55,6	605-50,8	604-52,0	632-56,3	702-89,4	654-102,0	612-64,1	624-63,5	568-68,5	600-70,2	5,40
RAV rapport v	64,9-1,73	62,9-1,12	63,8-1,18	63,5-1,26	63,4-1,53	63,2-1,11	63,2-1,54	64,1-1,37	63,4-1,50	63,8-1,73	3,16
RAA rapport a	26,5-1,72	27,3-0,99	26,7-2,08	27,6-1,56	27,9-2,01	29,7-2,09	27,0-1,55	26,5-1,54	27,0-1,04	26,9-1,26	6,89
RAC rapport c	42,6-3,44	44,2-3,35	42,3-3,13	44,3-4,20	43,5-3,05	42,7-2,42	42,7-2,61	41,0-3,33	42,0-4,50	43,8-2,86	1,94
RCC rapport c'	1,13-0,11	1,12-0,08	1,16-0,09	1,13-0,11	1,19-0,13	1,21-0,10	1,14-0,09	1,16-0,09	1,15-0,11	1,11-0,08	1,97
RAM rapport m	49,5-1,48	48,2-1,27	49,7-1,38	48,0-2,18	47,8-2,01	46,5-2,47	48,8-0,96	48,5-1,55	48,1-1,23	49,0-1,33	6,21

Degrés de liberté, entre groupes = 9; parmi les groupes = 190. Significativité à 5% = 1,90; à 1% = 2,50.

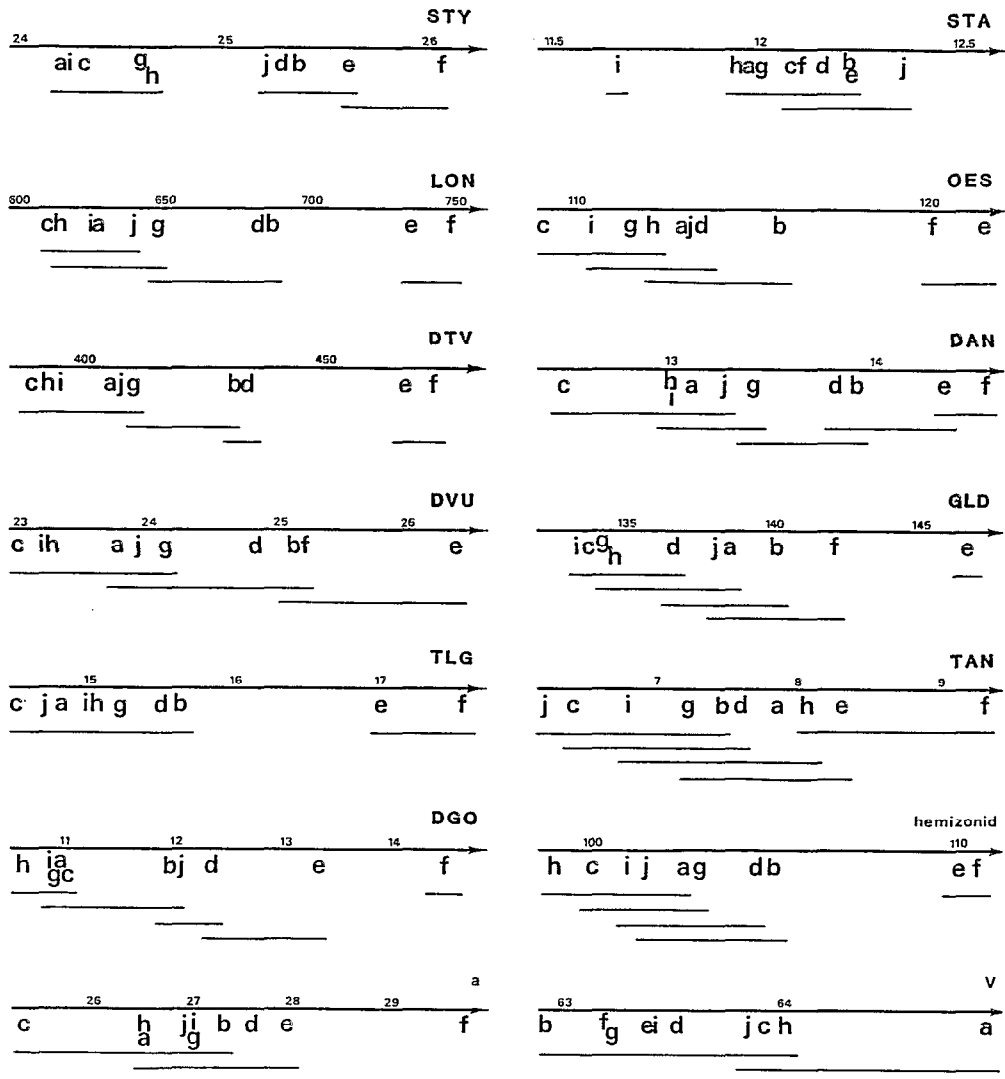


Fig. 2.4.3,a - Moyennes et différences significatives pour quatorze mesures d'une souche monoparentale de *H. dihystra* élevée sur des hôtes différents. a-j: voir liste d'hôtes dans le texte (2.4.2.); STY, STA, LON, etc.: voir figure 2.1.3.; n = 20 ♀; mesures en μm ; les lignes joignent les moyennes qui ne diffèrent pas au niveau de probabilité de 1%. (Fig. 1 dans Fortuner & Quénéhervé, 1980.)

étaient très significativement différents des autres au seuil de probabilité de 1%.

La variabilité des caractères morphologiques a également été observée. La figure 2.4.3,b montre quelques formes de queues chez plusieurs échantillons.

Certains caractères qualitatifs sont constamment observés dans tous les échantillons: absence de mâles; habitus en spirale; spermathèque en saillie; extrémité antérieure hémisphérique à disque labial non visible en vue latérale; absence de fasciculi; etc. La forme des boutons basaux du stylet et l'annélation des lèvres sont variables. Enfin la forme de la queue est, là encore, le caractère morphologique le plus variable. Certaines des formes illustrées sur la figure 2.4.3,b sont présentes dans tous les échantillons. Tous les individus de l'échantillon prélevé sur *S. gracilis* ont des queues du type illustré en C. Tous les autres échantillons contiennent quelques spécimens atypiques tel le spécimen à queue ronde observé sur maïs (G). Toutes les formes intermédiaires entre les formes communes de la présente souche (A-F) et les formes observées sur la souche originelle à Dakar (Fig. 2.3.3.,A-D) existent dans les spécimens étudiés ici (Fig. 2.4.3,b:H-L).

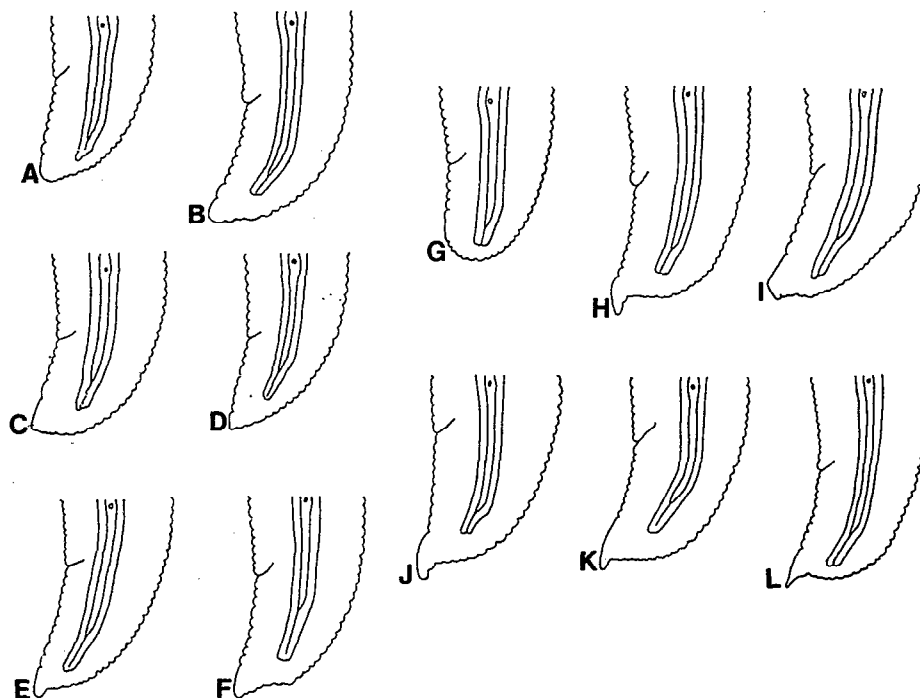


Fig. 2.4.3,b - Variabilité de la morphologie caudale dans une souche monoparentale de *H. dihystra* élevée sur des hôtes différents. A-F: formes typiques observées dans tous les échantillons. G-L: formes atypiques vues dans les populations suivantes: G: maïs; H,I: tomate; J,K: poivron; L: arachide. (Fig. 2 dans Fortuner & Quénéhervé, 1980.)

Il semble qu'il existe une différence de taille entre les échantillons, depuis le plus petit (c: maïs) jusqu'aux plus grands (e: tomate et f: poivron). Une analyse multifactorielle peut aider à quantifier cet effet de l'hôte sur la taille et aussi permettre d'observer la présence ou l'absence d'autres effets sur les mesures.

2.4.4. Analyse discriminante

Une analyse discriminante a été effectuée en utilisant le programme "7M" du système de logiciels statistiques "BMDP" (Jennrich & Sampson, 1983): L'analyse discriminante privilégie les distance entre groupes. Elle est donc la meilleure des méthodes d'analyses multifactorielles lorsqu'il s'agit de mettre en évidence de petites différences entre échantillons voisins.

Dans le programme BMDP-7M, les variables sont incluses dans l'analyse l'une après l'autre. A chaque étape, un test F est effectué sur chaque variable à partir d'une analyse de variance de cette variable dans les échantillons utilisés pour l'analyse. La variable dont la valeur F est la plus élevée est entrée la première. Un second test F est effectué sur le reste des variables, et une seconde variable, celle qui a la plus haute valeur de F dans le second test, est entrée dans l'analyse. Le processus continue jusqu'à ce que la valeur F la plus élevée devienne inférieure à quatre. Avec cette méthode, lorsque deux ou plusieurs mesures sont fortement corrélées, seule l'une d'elles intervient dans l'analyse. Ceci protège contre l'introduction d'un biais en faveur du caractère décrit par les variables en question. La matrice des covariances est donnée en annexe 3.

L'analyse a porté sur les échantillons décrits et étudiés au paragraphe 2.4.2, en utilisant les variables LON, DTV, STY, STA, DGO, OES, GLD, PEX, DVU, QUE, DAN, TAN, PHAS, PRO et HAB (voir la figure 2.1.3. pour la description graphique de ces variables).

Dans un premier temps, l'analyse a été effectuée avec l'ensemble des vingt spécimens mesurés pour chaque échantillon. Les deux premières fonctions canoniques définies par l'analyse rendent compte de 87,3% de la variance. Les corrélations entre tous les échantillons utilisés et ces fonctions sont de 0,77 et 0,52. Seules trois variables ont été utilisées pour la définition de ces fonctions: STY (longueur du stylet), GLD (longueur des glandes oesophagiennes) et PEX (distance au pore excréteur).

Les coefficients pour le calcul des deux premières fonctions canoniques sont les suivants:

	Fonction 1	Fonction 2
STY	-1,44009	-0,22948
GLD	-0,08578	-0,22293
PEX	0,01463	0,27810
Terme constant:	46,18787	6,46004

La première fonction est surtout liée à la taille du stylet, qui est ici une mesure de la taille générale des spécimens. La seconde fonction est plutôt liée à la longueur des glandes oesophagiennes et à la distance entre l'extrémité antérieure et le pore excréteur.

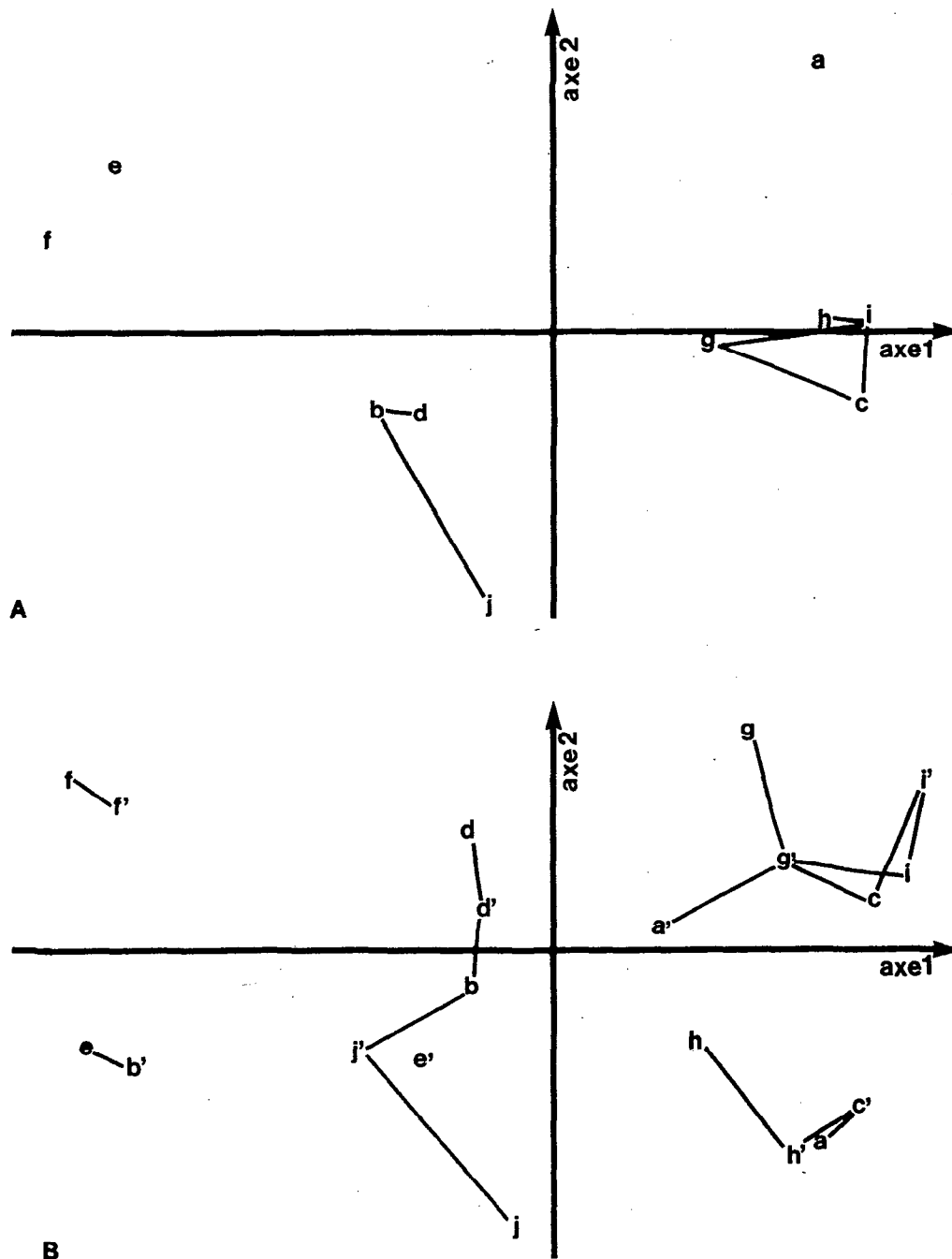


Fig. 2.4.4. - Analyse discriminante. Comparaison de dix échantillons de *H. dihystra* élevés sur des hôtes différents: riz (a), canne à sucre (b), maïs (c), sorgho (d), tomate (e), poivron (f), cotonnier (g), arachide (h), *Pueraria phaseoloides* (i), *Stylosanthes gracilis* (j). A: Echantillons complets. B: Echantillons principaux et secondaires. Les traits relient les groupes les plus proches les uns des autres.

La figure 2.4.4,A présente les centres des nuages de points pour les dix échantillons par rapport aux deux premiers axes définis par l'analyse.

Le premier axe sépare nettement les échantillons en trois catégories: e et f à gauche du graphique, a, c, g, h, et i à droite. Les trois autres échantillons sont placés au centre. Le deuxième axe permet de séparer certains échantillons à l'intérieur de chaque catégorie; e est nettement séparé de f, j de b et d, et a de g, h, i et c. Certains parmi ces échantillons sont significativement liés entre eux: b, d et j; c, g, h et i. L'échantillon a est dans une certaine mesure lié à ce dernier groupe. Les échantillons e et f sont assez proches l'un de l'autre.

Il semble donc que certains au moins des échantillons peuvent être séparés les uns des autres par les fonctions canoniques définies. Pour tester cette hypothèse, chacun des dix échantillons a été divisé en deux sous-échantillons par une transformation qui donne à chaque spécimen une probabilité de 70% d'être affecté à l'échantillon principal, et naturellement une probabilité de 30% d'être affecté à l'échantillon secondaire.

La détermination des fonctions canoniques a été effectuée à partir des seuls échantillons principaux. Les sous-échantillons secondaires ont ensuite été placés par rapport aux axes définis à l'aide des sous-échantillons principaux. La figure 2.4.4,B montre la position de tous les sous-échantillons. Pour chaque échantillon a été indiquée la plus courte des distances le reliant aux centres des autres échantillons. La plupart des sous-échantillons secondaires sont proches du sous-échantillon principal correspondant (f' est le plus proche de f, h' de h, etc.) et ont donc été correctement classés par l'analyse. L'échantillon c est plus proche de i' et de g' que de c', mais la différence entre les positions de c et de c' n'est pas significative. Par contre a, b et e sont significativement séparés des sous-échantillons correspondants. L'échantillon a est plus proche de c', b de d' et e de b'.

L'utilisation de sous-échantillons permet de vérifier l'existence de trois groupes principaux répartis le long de l'axe 1 surtout en fonction de leur taille, mesurée ici par la longueur du stylet. La deuxième fonction permet de bien individualiser f de e. Par contre j et surtout a ne sont pas vraiment séparés respectivement de b et d et de c, h, i et g.

2.4.5. Conclusions

L'analyse discriminante confirme l'effet de l'hôte sur la taille des parasites, effet qui était déjà visible lors des analyses monofactorielles. Cette analyse n'a utilisé que trois des quinze variables proposées. Il semble que la plupart de ces variables sont redondantes et mesurent en fait le même caractère: la taille générale de l'animal. Dans le cas étudié, il est suffisant de considérer seulement une de ces variables (ici la taille du stylet) pour obtenir une bonne mesure de ce caractère. Il est intéressant de remarquer que la longueur des glandes varie indépendamment de la taille de l'animal.

Il faut noter également que certaines mesures telles que PHAS et HAB, qui décrivent en fait des caractères de forme plutôt que de taille (respectivement position des phasmides et habitus) n'entrent pas dans l'analyse. Il faut cependant rappeler que d'autres caractères de forme, qu'il n'a pas été possible de quantifier et donc qui n'ont pu être utilisés, varient d'un échantillon à l'autre. Il s'agit principalement de la forme de la queue comme expliqué ci-dessus (2.4.3.).

Il est intéressant de noter que la seule influence de l'hôte provoque une séparation morphométrique statistiquement significative entre les descendants d'une même femelle. De petites différences dans les mesures de deux échantillons ont souvent été prétexte à les considérer comme représentant deux espèces différentes. L'utilisation pour les études taxonomiques sur les nématodes de méthodes statistiques élaborées telles l'analyse discriminante risque fort de donner une caution mathématique à de telles propositions. L'étude qui a fait l'objet du présent paragraphe devrait inciter les auteurs à la prudence et leur rappeler que différenciation statistique n'est pas toujours synonyme de différenciation taxonomique.

2.5. LIMITES DE LA VARIABILITE INTRASPECIFIQUE DANS LES CONDITIONS NATURELLES

2.5.1. Introduction

L'étude de la variabilité des caractères doit maintenant être faite chez des peuplements naturels; j'entends par là des peuplements sauvages prélevés dans la nature par opposition aux populations artificiellement établies en pot utilisées lors des expériences précédentes. Nous retrouvons ici les ambiguïtés évoquées au paragraphe 2.1.1. Les individus prélevés au champ sont-ils conspécifiques? Les diverses populations données comme appartenant à une certaine espèce ont-elles été correctement identifiées?

Il est difficile de répondre de façon entièrement objective à la première question. Des comparaisons de fréquences de gènes le permettraient mais ce genre d'études dépasse les moyens dont je dispose. La normalité de la distribution de quelques mesures sera ici acceptée comme gage de la monospécificité de l'échantillon.

L'approche du second problème n'est pas la même selon que l'on travaille avec des populations-types ou non-types. Une population type est identifiable a priori et par définition à l'espèce nominale qui lui a été attribuée. Il n'est besoin que de décider si la création d'une entité taxonomique nouvelle était justifiée. Dans le cas de populations non-types, l'identification proposée par divers auteurs doit être vérifiée par la comparaison de ces populations avec la population-type de l'espèce nominale à laquelle elles ont été rapportées.

Les espèces choisies pour cette nouvelle étude, H. dihystra, H. pseudorobustus et quelques espèces voisines, ne se distinguent de la masse des espèces du genre par aucun trait éminemment reconnaissable. Point de fasciculi, point de disque labial visible en vue latérale, point de queue à forme étrange, mais des mensurations et

Tableau 2.5.2.

Description des échantillons utilisés pour l'étude de la variabilité spécifique dans les conditions naturelles.

Espèce	Code	n (q)	Origine	Remarques
A. Populations types:				
<u>H. nannus</u>	N	21	Fraisier, Beltsville, Maryland	Elevage de la population type maintenue depuis 1945.
<u>H. dihytera</u>	D	21	Canne à sucre, Harwood, Australia	Topotypes décrits par Sher (1966), UC, Riverside.
<u>H. microlobus</u>	M	5	<u>Poa partensis</u> , Madison, Wisconsin	Paratypes, USDA, Beltsville.
<u>H. flatus</u>	F	22	Avocat, Lajas, P. Rico	Paratypes, UC, Davis.
<u>H. bradys</u>	B	14	Soja, Viborg, S. Dakota	Paratypes, S. Dak. St. Univ.
<u>H. phalerus</u>	PHA	9	Graminées, Lethbridge, Can.	Paratypes, Canada Nat. Coll.
<u>H. pseudorobustus</u>	P	20	Mousse, Altmatt, Suisse	Topotypes décrits par Sher (1966), UC, Riverside.
B. Autres échantillons de <u>H. dihytera</u>				
	Da	20	Cacaoyer, Madagascar	Collection ORSTOM, Dakar: Lames 3045-3077
	Db	20	Bananier, Ténériffe	1077-1078
	Dc	17	Forêt, Maniora, Sénégal	7394, 7653, 7717, 7849
	Dd	16	Mil, Sedhiou, Sénégal	7392-7393, 8073
	De	17	Riz pluvial, Inor, Sénégal	7380, 7794
	Df	19	Arachide, Gambie	7360, 7383
	Dg	17	Maïs, Gambie	7358-7359, 8062
	Dh	18	Tabac, Sokone, Sénégal	8034-8036
	Di	16	Arachide, Darou, Sénégal	7720-7721
	Dj	16	Papayer, Nouakchot, Mauritanie	6519-6522, 6603
	Dk	15	Pomme de terre, Californie	942

Espèce	Code	n (q)	Origine	Remarques
C. Autres échantillons de <u>H. pseudorobustus</u>				
	Pa	24	Pin, Hünxe, Allemagne	CDFA, Sacramento
	Pb	28	Pommier, Bergerac, France	
	Pc	17	Tomate, Carpentras, France	
	Pd	15	<u>Pennisetum clandestinum</u> , Israël	UC, Riverside
	Pe	18	Plantain, Ibadan, Nigéria	CDFA, Sacramento
	Pf	27	<u>Poa sp.</u> , West Point, New York	
	Pg	25	Mais, La Fayette, Indiana	Homestead, Univ. Florida
	Ph	17	Mais, Boone County, Iowa	CDFA, Sacramento
	Pi	16	Bananier, Homestead, Florida	Homestead, Univ. Florida
	Pj	30	<u>Rottboellia exaltata</u> , St. Lucia, Antilles	CDFA, Sacramento
	Pk	30	Philodendron, San Francisco, Californie	CDFA, Sacramento
	Pl	24	Prairie naturelle, Kaitoke, Nlle. Zélande	CDFA, Sacramento

des caractéristiques, corps spiralé, lèvres hémisphériques, absence de mâles, etc., que l'on peut considérer comme communes parmi les espèces du genre. Pour cette raison les caractères, s'il en existe, qui s'avèreront capable de différencier ces espèces très voisines seront les caractères les plus performants pour l'identification des espèces du genre entier. Il suffira de leur ajouter les quelques caractères qui n'existent que dans les espèces atypiques (fasciculi, disque labial, etc.) pour avoir une liste complète des critères d'identification spécifique pour le genre Helicotylenchus.

2.5.2. Matériel et méthodes

Des échantillons des populations-types de H. nannus, H. dihystra, H. flatus, H. pseudorobustus, H. microlobus, H. phalerus et H. bradys ont été mesurés ainsi que treize échantillons de H. pseudorobustus et onze échantillons de H. dihystra (Fortuner, Merny & Roux, 1981, et Fortuner, Maggenti & Whittaker, 1984). Le Tableau 2.5.2. récapitule l'origine ainsi que la taille de ces échantillons. Il faut noter que les espèces nominales H. nannus et H. flatus ont été proposées comme synonymes mineures de H. dihystra respectivement par Sher (1961) et par Fortuner, Merny et Roux (1981). H. microlobus a été proposé comme synonyme mineur de H. pseudorobustus par Sher (1966) et H. phalerus et H. bradys ont aussi été synonymisés à H. pseudorobustus par Fortuner, Maggenti et Whittaker (1984).

La normalité des échantillon des populations-types a été estimée par la comparaison de la moyenne et de la médiane. Ces valeurs ainsi que d'autres caractéristiques des mesures de tous les échantillons étudiés ont été annexées au présent ouvrage (Annexes 2 et 4).

Des analyses discriminantes ont été faites en utilisant le programme 7M du système de logiciels statistiques BMDP, décrit ci-dessus au paragraphe 2.4.4. Les matrices des covariances utilisées dans certaines analyses sont données en annexe 3.

2.5.3. Normalité des échantillons des populations-types

Les échantillons des sept populations-types (paratypes ou topotypes) étudiées peuvent être considérés comme normaux. Les valeurs des moyennes et des médianes de la même mesure sont à peu près égales, ce qui indique que les distributions sont à peu près symétriques. Les étendues des mesures observées dans les échantillons sont à peu près les mêmes que les étendues théoriques de ces mesures, calculées à partir de leur moyenne et de leur écart-type. Ceci tend à prouver que les distributions ne sont ni trop plates, ni trop pointues. La distribution de la longueur totale du corps (LON) est légèrement déviée vers les valeurs élevées chez H. dihystra, H. nannus, H. pseudorobustus et H. phalerus. Cette distorsion est très commune dans les échantillons de populations de nématodes. Elle est causée par la tendance naturelle à prélever les spécimens les plus grands, qui sont aussi les plus faciles à reconnaître. Chez H. flatus, la distribution du diamètre du corps est déviée vers les valeurs faibles. Ceci augmente artificiellement la valeur du rapport a. Les distributions de H. bradys et surtout de H. microlobus sont trop pointues. Il est probable que ce phénomène soit lié au faible nombre de spécimens

(n = 14 et 5 respectivement) dans les échantillons qui représentent ces deux espèces nominales.

Ces déviations de la normalité sont somme toute assez faibles, et peuvent être expliquées sans qu'il soit besoin de craindre la présence d'un mélange d'espèces dans les populations-types étudiées. L'amplitude des déviations est trop faible pour affecter la validité des analyses discriminantes qui seront effectuées sur ces données. L'absence de valeurs éloignées de la moyenne de plus de trois fois l'écart-type a été vérifiée.

2.5.4. Comparaison H. dihystra, H. nannus, H. flatus

Une première analyse discriminante a été effectuée sur des topotypes de H. dihystra et H. nannus et sur des paratypes de H. flatus. Rappelons que ces trois espèces nominales sont considérées comme synonymes (2.5.2.), mais il est bon de remettre en question ces synonymisations et de voir si elles sont confirmées ou infirmées par l'analyse.

L'analyse de ces trois échantillons a défini deux fonctions canoniques. Ces deux fonctions représentent donc la totalité de la variance. Seules sept variables ont été retenues par l'analyse: STY, STA, DVU, TAN, PHAS, PRO et HAB (voir figure 2.1.3. pour la description de ces variables).

Les coefficients de ces deux fonctions sont les suivants:

	Fonction 1	Fonction 2
STY (longueur stylet)	-0,87166	0,05354
STA (longueur cône)	1,51029	-0,21369
DVU (diamètre max.)	-0,14587	-0,10342
TAN (anneaux caudaux)	-0,43598	0,05057
PHAS (position phasmides)	0,13747	0,38423
PRO (longueur procès caudal)	-0,45201	-0,50879
HAB (habitus)	0,00236	-0,00678
Terme constant:	7,34674	-1,30532

La première fonction est surtout liée à la longueur du stylet et aussi à celle du cône du stylet, tandis que la seconde fonction représente plutôt la position des phasmides et, dans une moindre mesure, l'habitus des spécimens au repos.

La figure 2.5.4. présente les nuages de points pour les trois échantillons par rapport aux deux axes définis par ces fonctions.

La séparation des trois espèces est évidente. H. flatus a un stylet légèrement plus long (26,88 contre 26,00 μm) que les deux autres espèces, et un cône du stylet un peu plus court (11,75 μm contre 12,42 et 12,76. Le nombre d'anneaux de la queue et la position des phasmides expliquent également le rejet des points représentant cette espèce vers la gauche du graphique. H. dihystra et H. nannus sont différenciées l'une de l'autre le long de l'axe 2, surtout par des différences dans les valeurs de l'habitus (961 degrés pour H. nannus contre 617) et dans la position des phasmides (26,9 anneaux contre 29,0).

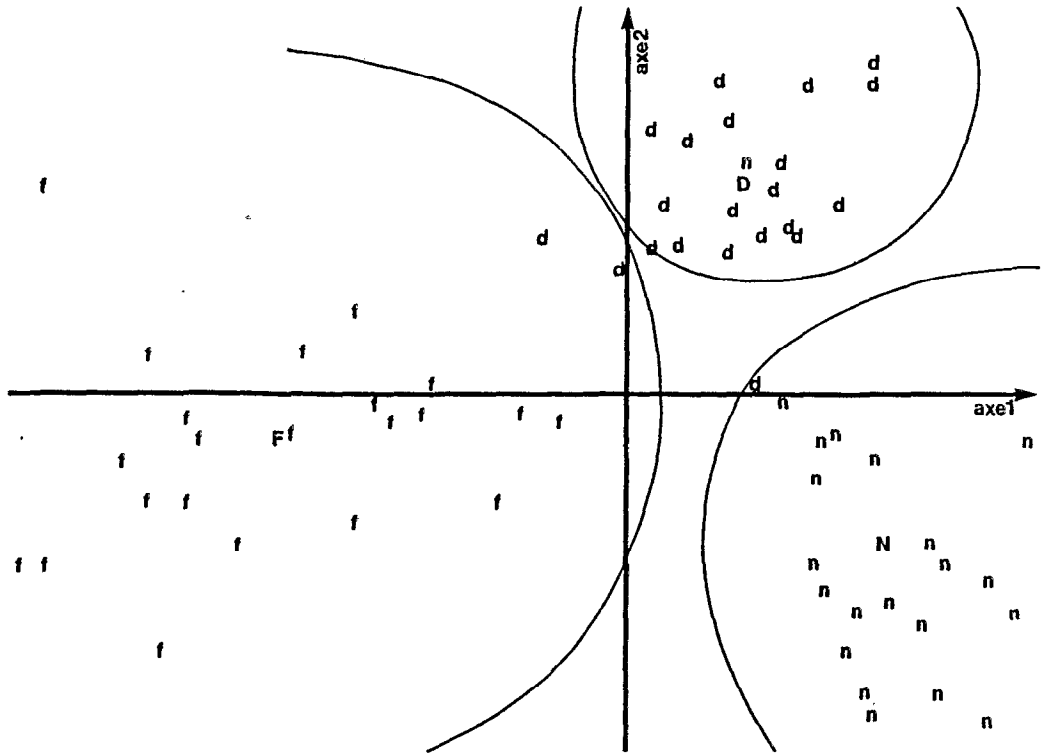


Fig. 2.5.4. - Analyse discriminante. Comparaison de H. dihystra (d), H. flatus (f) et H. nannus (n). La figure représente les centres (lettres capitales), les valeurs individuelles, (lettres minuscules) et les contours des nuages de points pour chaque échantillon.

Il est inutile ici de tester la validité de ces observations par la méthode des sous-échantillons employée plus haut (paragraphe 2.4.4). La séparation des nuages de points est excellente sur la figure 2.5.4. Si l'on classe chaque spécimen dans le groupe dont il est le plus proche, 95% des spécimens de H. dihystra et 90% des spécimens des deux autres espèces sont correctement placés dans leur propre groupe. Dans le programme BMDP, chaque spécimen est éliminé du calcul des moyennes des groupes avant d'être classé. La distance de Mahalanobis est alors calculée entre le spécimen et les groupes formés par le reste des spécimens.

L'analyse discriminante permet de séparer d'une façon statistiquement significative les échantillons des trois espèces étudiées. Il reste à examiner la signification taxonomique de cette séparation.

L'analyse démontre que H. nannus diffère de H. dihystra par l'habitus (961°, contre 617°, soit plus de deux tours et demi de spirale contre moins de un tour trois-quart) et par la position des phasmides (27 anneaux contre 29, soit sept anneaux antérieur à la position de l'anus contre neuf). Les caractères morphologiques non mesurables, et

qui n'ont pu pour cette raison être inclus dans l'analyse, sont remarquablement identiques dans les deux échantillons étudiés.

Dans la description originale de H. nannus, Steiner (1945) décrit le corps comme formant une spirale plus ou moins ouverte ("forming a more or less open spiral"). Dans la figure attenante, le corps de la femelle représentée in toto décrit une spirale lâche de un tour et quart, tout à fait semblable à celle décrite par H. dihytera. Il est possible que la spirale beaucoup plus serrée décrite par les spécimens de H. nannus étudiés ici soit due à une variation locale de la population maintenue au laboratoire depuis 1945. Il est également possible qu'une erreur lors de la fixation des animaux ait provoqué une constriction exagérée de leur corps.

Quelques paratypes de H. nannus ont été récemment redécouverts dans la collection de l'USDA à Beltsville (Maryland), et m'ont été communiqués par le Dr. Golden. Un certain nombre de ces spécimens ont été mal fixés et leur corps tordu ne donne aucune indication sur leur véritable habitus. Parmi les spécimens correctement fixés, deux ou trois forment une spirale serrée, de plus de deux tours, identique à celle formée par les spécimens étudiés ici. Chez les autres spécimens, le corps forme une spirale plus lâche, ressemblant à celle illustrée dans la description originale de H. nannus (par Steiner, 1945) ou à celle décrite par les topotypes de H. dihytera étudiés ici. La différence entre les habitus de H. nannus et H. dihytera mise en évidence par l'analyse discriminante est donc un caractère variable chez la première espèce et ne sera pas tenue pour taxonomiquement significative entre les deux espèces nominales.

La différence dans la position des phasmides est réelle (deux anneaux du corps) mais trop faible pour justifier le maintien de deux entités taxonomiques distinctes.

La décision de Sher (1966) qui, le premier, a synonymisé ces deux espèces, est acceptée ici.

H. flatus diffère de H. dihytera par la longueur du stylet (26,9 contre 26 μm) et du cône du stylet (11,8 contre 12,4 μm). Le rapport m (cône du stylet/stylet) est de 43,7 chez H. flatus contre 47,8. Cette espèce a une moyenne de 10,5 anneaux caudaux et ses phasmides sont situées 6,1 anneaux avant le niveau de l'anus. Les chiffres correspondant sont 9,2 et 9 anneaux chez H. dihytera. La queue de H. flatus se termine par un procès plus long que celle de H. dihytera (2,7 μm contre 0,8). Les caractères morphologiques non quantifiables sont tout à fait semblables entre les deux espèces nominales.

Les différences relevées entre les deux populations étudiées sont trop faibles pour être utilisées taxonomiquement. H. flatus est ici accepté comme synonyme de H. dihytera.

2.5.5. Comparaison H. pseudorobustus, H. microlobus, H. bradys et H. phalerus

Quatre espèces nominales considérées comme synonymes (2.5.2.) ont été comparées entre elles de la même manière que les espèces proches de H. dihytera (2.5.4).

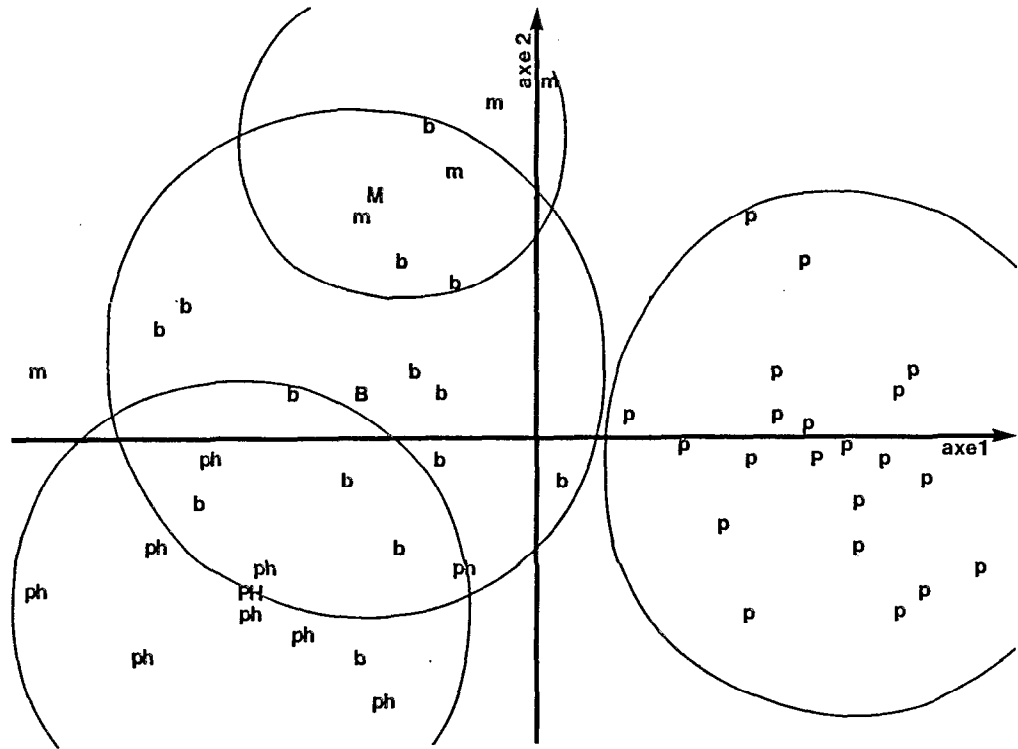


Fig. 2.5.5,a - Analyse discriminante. Comparaison de *H. pseudorobustus* (P), *H. microlobus* (M), *H. bradys* (B) et *H. phalerus* (PH); échantillons entiers. La figure représente les centres (lettres capitales), les valeurs individuelles (lettres minuscules) et les contours des nuages de points pour chaque échantillon.

Les deux premières fonctions canoniques représentent 96% de la variance. Elles utilisent les variables DTV, GLD, PEX et QUE, avec les coefficients suivants:

	Fonction 1	Fonction 2
DTV (dist. ext. ant. -vulve)	-0,03914	0,01991
GLD (long. gl. oesoph.)	-0,11842	-0,05396
PEX (dist. ext. ant. -pore ex.)	0,13321	-0,18995
QUE (long. queue)	-0,41488	0,04135
Terme constant:	-7,73855	19,15874

La première fonction est surtout liée positivement à la distance de l'extrémité antérieure à la vulve. La seconde est liée négativement à la longueur des glandes oesophagiennes et à la distance de l'extrémité antérieure au pore excréteur.

La figure 2.5.5,a présente graphiquement les résultats. Le premier axe sépare nettement *H. pseudorobustus* des trois autres espèces. Le second permet une séparation beaucoup moins nette entre ces dernières.

Ici il devient nécessaire d'examiner la validité des résultats de cette analyse par la méthode des sous-échantillons décrite au paragraphe 2.4.4.

La nouvelle analyse utilise les variables DTV, PEX, QUE et HAB. L'habitus a donc remplacé la longueur des glandes oesophagiennes. La figure 2.5.5,b montre la position des centres des sous-échantillons définis. Les points représentant ces centres sont reliés entre eux lorsque les distances entre les échantillons correspondants ne sont pas significatives au seuil de 5%. Cette figure montre que la différenciation des quatre espèces nominales incluses dans l'analyse est loin d'être parfaite. Le sous-échantillon secondaire de H. bradys est plus proche des échantillons de H. phalerus; l'échantillon principal de H. bradys est relié aux échantillons de H. microlobus et ceux-ci le sont à H. pseudorobustus.

Il y a peu de différences morphologiques non mesurables entre les quatre espèces nominales étudiées. La jonction des lignes internes du champ latéral sur la queue est toujours du type v/y chez H. phalerus, H. bradys et H. microlobus. Elle est soit du type v/y, soit du type u/mu/m chez H. pseudorobustus. En raison de sa variabilité chez cette dernière espèce, ce caractère ne peut être employé pour la différenciation spécifique.

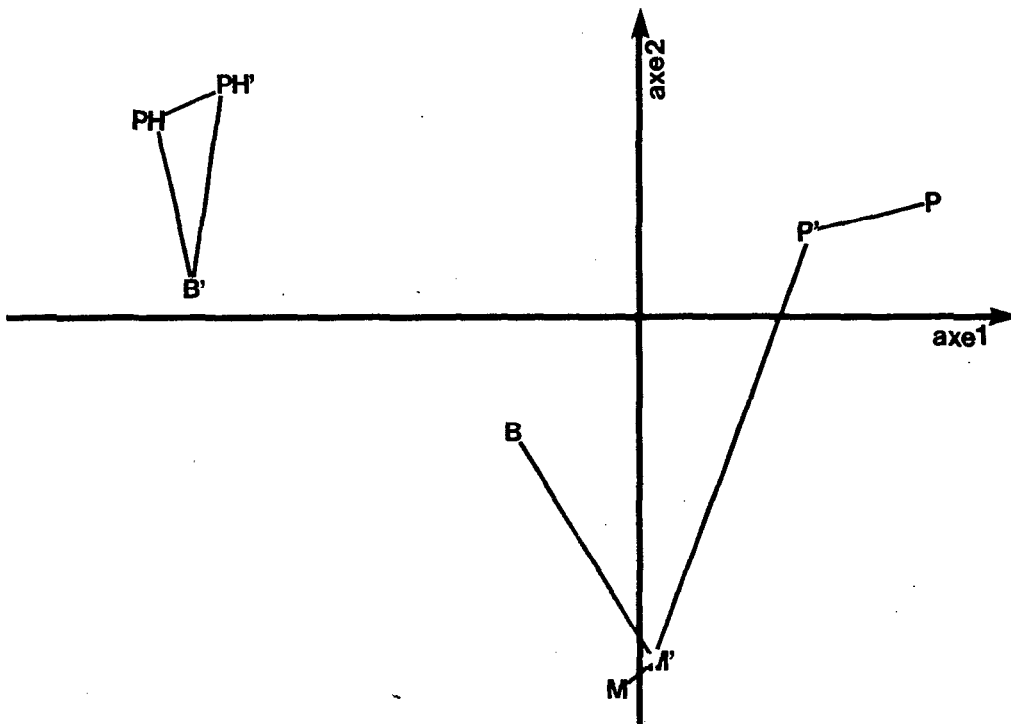


Fig. 2.5.5,b - Analyse discriminante. Comparaison de H. pseudorobustus (P), H. microlobus (M), H. bradys (B) et H. phalerus (PH). P, M, B, PH = sous-échantillons principaux; P', M', B', PH' = sous-échantillons secondaires. Les traits relient les groupes non significativement séparés.

En conclusion, les différences observées entre les échantillons étudiés sont trop faibles pour justifier le maintien d'espèces distinctes et la synonymisation de H. microlobus, H. bradys et H. phalerus avec H. pseudorobustus, qui a été proposée par ailleurs (Fortuner, Maggenti & Whittaker, 1984) est confirmée ici.

2.5.6. Comparaison d'échantillons d'origine variée avec H. dihystra et H. pseudorobustus

La validité de H. dihystra et H. pseudorobustus une fois acquise, il devient possible de comparer à leurs populations types un certain nombre d'échantillons identifiés par divers auteurs comme appartenant à l'une ou l'autre espèce.

Une première analyse utilise les deux espèces valides et les espèces nominales qui leur ont été synonymisées au chapitre précédent: H. flatus, H. nannus, H. microlobus, H. bradys et H. phalerus. Cette analyse définit ainsi un espace dans lequel seront placés les échantillons de H. dihystra élevés sur hôtes différents (étude du paragraphe 2.4), puis des échantillons de H. dihystra et de H. pseudorobustus (décrits dans le Tableau 2.5.2.).

L'analyse BMDP-7M a été utilisée ici comme dans les chapitres précédents (voir 2.4.4.).

2.5.6.1. Comparaison H. dihystra - H. pseudorobustus

L'analyse discriminante a été faite sur les échantillons décrits aux paragraphes 2.5.4. et 2.5.5. en utilisant les variables LON, DTV, STY, STA, PEX, DVU, QUE, DAN, TAN, PHAS, PRO et HAB (Fig. 2.1.3.).

Les deux premières fonctions canoniques représentent 66% de la variance totale. Elles utilisent les variables et les coefficients suivants:

	Fonction 1	Fonction 2
LON (long. corps)	0,04497	0,03180
DTV (dist. vulve)	-0,06932	-0,05544
STY (long. stylet)	0,49792	-0,81165
STA (long. cône)	-0,43402	1,45677
PEX (pore excrét.)	0,01161	0,05678
DVU (diamètre max.)	0,04188	-0,14970
QUE (long. queue)	-0,26178	-0,04019
TAN (anneaux caud.)	0,33770	-0,16411
PHAS (phasmides)	-0,21535	-0,03584
PRO (procès caudal)	0,39095	-0,36620
HAB (habitus)	-0,00554	-0,00083
Terme constant:	-1,21288	7,26584

La figure 2.5.6.1, a montre la position des points représentant les sept échantillons étudiés par rapport aux deux premiers axes définis par l'analyse.

Le premier axe est lié positivement surtout à la longueur du corps et à celle du stylet et négativement à la distance entre extrémité antérieure et vulve. Le deuxième axe est lui-aussi lié positivement

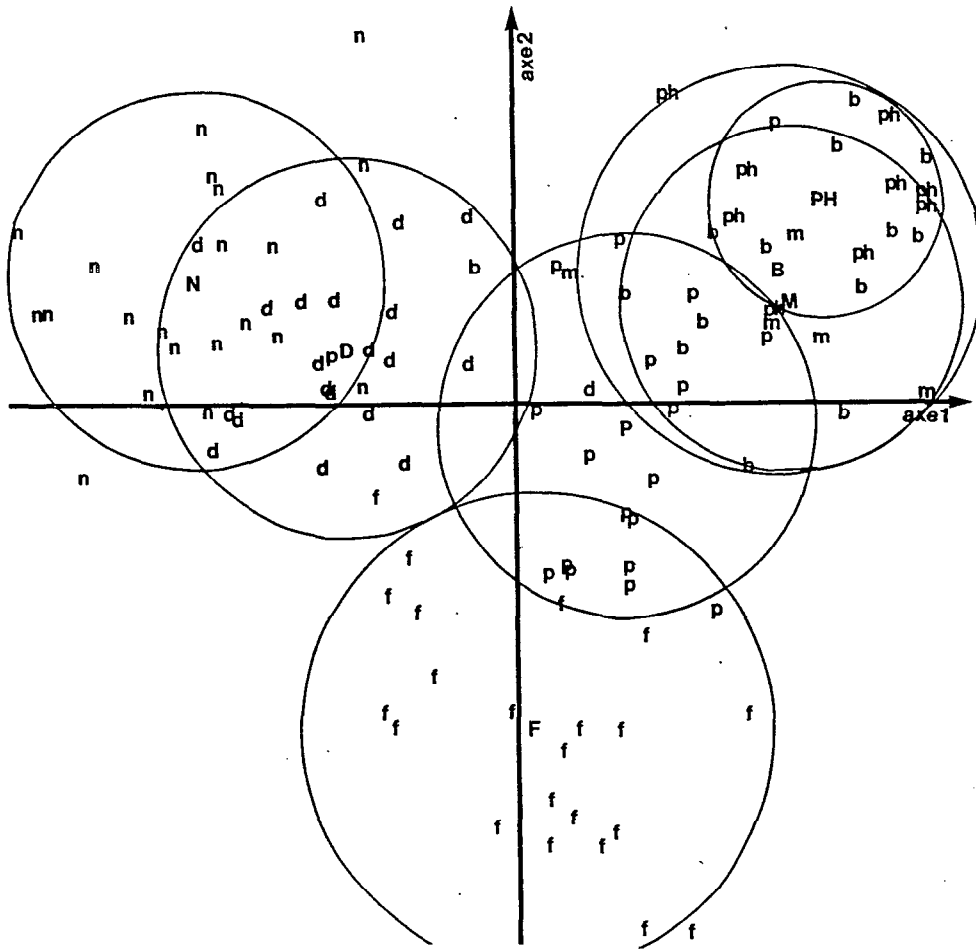


Fig. 2.5.6.1,a - Analyse discriminante. Comparaison de H. dihystra (D), H. nannus (N), H. flatus (F), H. pseudorobustus (P), H. microlobus (M), H. bradys (B) et H. phalerus (PH). Echantillons entiers. La figure représente les centres (lettres capitales), les valeurs individuelles (lettres minuscules) et les contours des nuages de points pour chaque échantillon.

à la longueur du corps et de plus à celle du cône du stylet. Il est lié négativement à la distance extrémité antérieure-vulve et à la longueur du stylet. La position des phasmides et la longueur de la queue ont aussi une certaine influence dans la détermination de la position des échantillons par rapport à ces axes.

L'axe 1 sépare bien H. nannus et H. dihystra à gauche de H. pseudorobustus et surtout du groupe formé par H. microlobus, H. bradys

et H. phalerus à droite. L'axe 2 aide à séparer ce groupe de H. pseudorobustus et il isole H. flatus des autres échantillons.

Tous les échantillons sont statistiquement séparés les uns des autres mais les distances entre H. microlobus, H. bradys et H. phalerus sont à la limite de la significativité.

La plupart (80 à 95%) des spécimens sont correctement placés par l'analyse dans le groupe auquel ils appartiennent. Les spécimens mal classés sont le plus souvent regroupés avec l'une ou l'autre des espèces nominales synonymes. Par exemple, un spécimen de H. microlobus est dans le groupe H. bradys, cinq spécimens de H. bradys sont dans les groupes H. microlobus et H. phalerus, un spécimen de H. flatus est dans le groupe H. dihystra, etc. Seuls trois individus, sur un total de 112, sont réellement mal placés. Un spécimen de H. pseudorobustus et un autre de H. bradys sont dans le groupe H. dihystra tandis qu'un individu de cette dernière espèce est dans le groupe H. pseudorobustus.

Pour étudier la validité de cette répartition des échantillons, la méthode des sous-échantillons expliquée au paragraphe 2.4.4. a été utilisée sur les présentes données.

Dans la nouvelle analyse, l'utilisation des sous-échantillons principaux permet de définir deux fonctions canoniques qui représentent 70% de la variance. Elles utilisent les variables et coefficients suivants:

	Fonction 1	Fonction 2
LON (long. corps)	0,02578	0,03626
DTV (distance -vulve)	-0,03335	-0,05234
STA (cône stylet)	-0,11543	1,12815
QUE (long. queue)	-0,14345	-0,31782
PHAS (phasmides)	-0,08367	-0,28986
PRO (procès caudal)	0,47708	-0,07012
HAB (habitus)	-0,00935	0,00415
Terme constant:	8,30863	-6,00430

La figure 2.5.6.1,b montre la position des échantillons principaux et secondaires par rapport aux deux axes ainsi définis. Les distances entre groupes qui ne sont pas significatives sont indiquées par un trait sur cette figure.

La grande similarité entre H. microlobus, H. bradys et H. phalerus est évidente. H. pseudorobustus est plus éloigné de ces groupes, mais cependant reliés à eux par l'intermédiaire du sous-échantillon secondaire H. microlobus (M'), la distance entre P et M' étant à la limite de la significativité.

Dans cette nouvelle analyse, H. dihystra est plus proche de H. flatus que de H. nannus; c'est l'opposé qui avait été observé lors de l'étude précédente (Fig. 2.5.6.1,a). La distance entre les sous-échantillons secondaires H. microlobus (M') et H. flatus (F') est à la limite de la significativité. Cependant ces échantillons sont bien séparés et il n'y a aucun spécimen de l'un classé par erreur dans l'autre groupe.

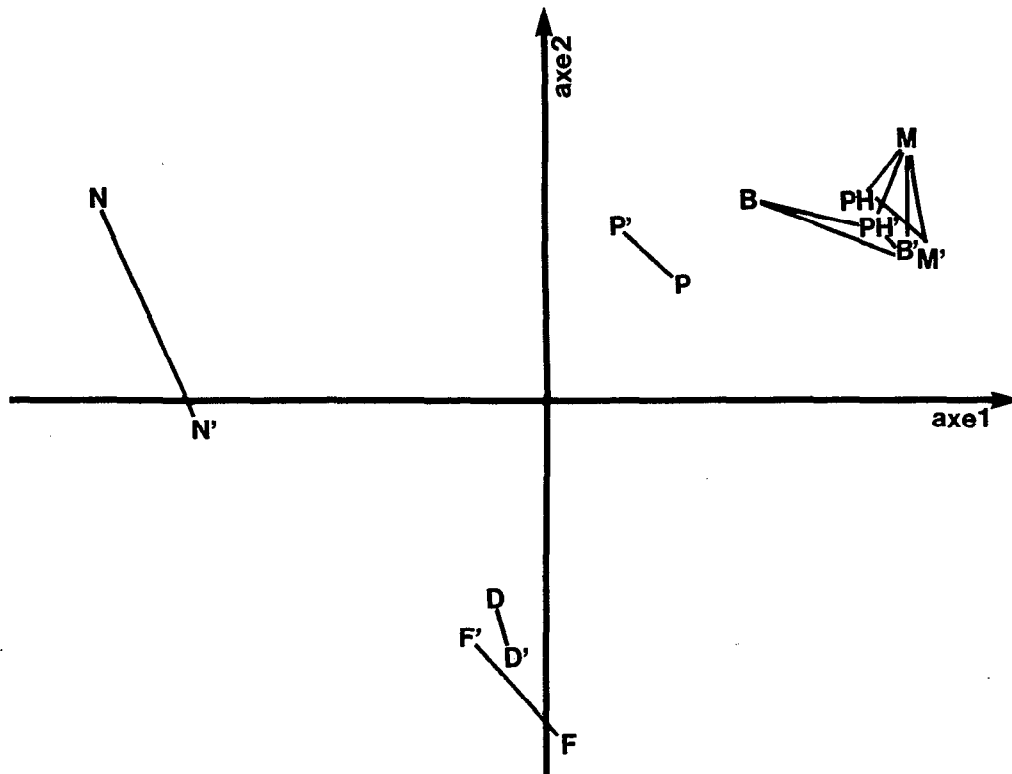


Fig 2.5.6.1,b. - Analyse discriminante. Comparaison de H. dihystra (D), H. nannus (N), H. flatus (F), H. pseudorobustus (P), H. microlobus (M), H. bradys (B) et H. phalerus (PH). D, N, F, P, M, B, PH: sous-échantillons principaux; D', N', F', P', M', B', PH': sous-échantillons secondaires. Les traits relient les groupes non significativement séparés.

En conclusion, ces deux analyses justifient les synonymisations discutées aux paragraphes 2.5.4. et 2.5.5. Elles montrent de plus qu'il existe une nette séparation entre H. dihystra et ses synonymes (H. nannus, H. flatus) d'une part et H. pseudorobustus et ses synonymes (H. microlobus, H. bradys, H. phalerus) de l'autre. Cette séparation s'appuie surtout sur la longueur du corps et du stylet, et sur la position de la vulve.

2.5.6.2. Comparaison des souches monoparentales étudiées précédemment avec H. dihystra et H. pseudorobustus

Pour vérifier que les souches monoparentales étudiées aux paragraphes 2.1. (souche monoparentale sur riz) et 2.2. (influence de l'hôte) appartiennent bien à l'espèce H. dihystra, les échantillons représentant ces souches ont été placés par rapport aux axes définis ci-dessus (paragraphe 2.5.6.1. échantillons complets de H. dihystra et affine et H. pseudorobustus et affine).

La figure 2.5.6.2. montre la position des divers échantillons. On retrouve l'emplacement des espèces nominales *H. dihystra*, *H. nannus*, *H. flatus*, *H. pseudorobustus*, *H. microlobus*, *H. bradys* et *H. phalerus* identique à celui de la figure 2.5.6.1,a. Les points représentant les échantillons de l'étude des effets des hôtes sont tous placés à proximité de *H. dihystra* et *H. nannus*, plus proches de la première espèce. On retrouve la séparation des échantillons tomate (e) et poivron (f) du reste des échantillons-hôtes.

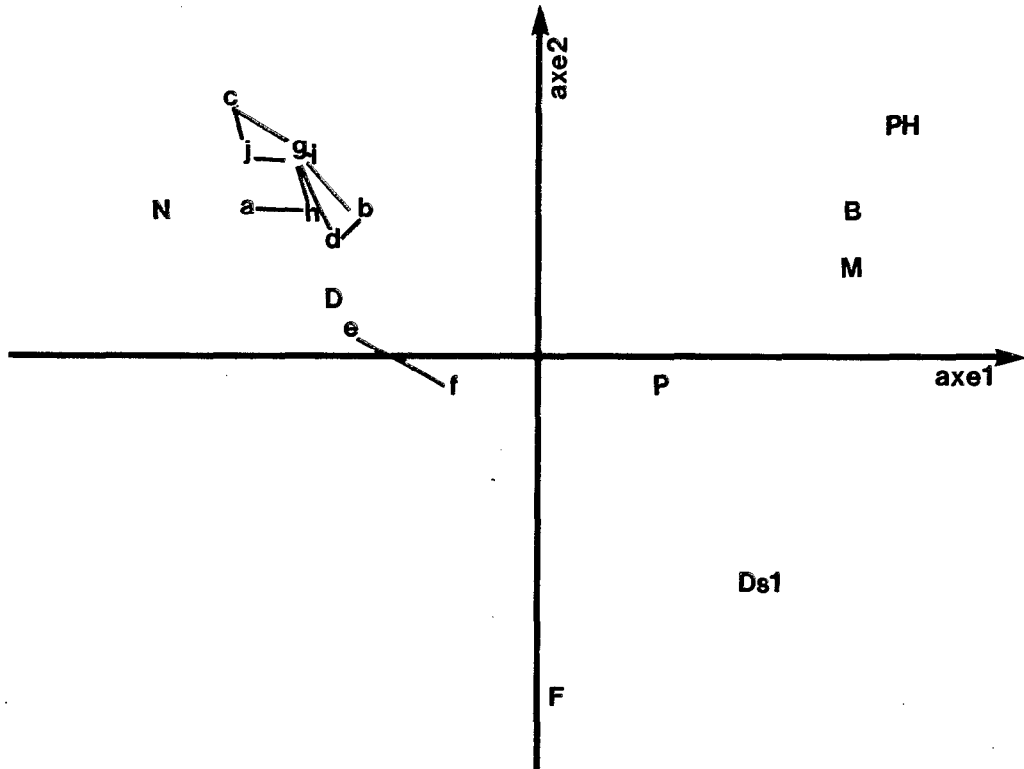


Fig. 2.5.6.2. - Analyse discriminante. Comparaison d'une souche monoparentale (Ds1), et de dix échantillons de cette souche élevés sur des hôtes différents (a: riz; b: canne à sucre; c: maïs; d: sorgho; e: tomate; f: poivron; g: cotonnier; h; arachide; i: *Pueraria phaseoloides*; j: *Stylosanthes gracilis*) avec *H. dihystra* (D), *H. pseudorobustus* (P) et leurs synonymes (*H. flatus*:F; *H. nannus*:N; *H. microlobus*:M; *H. phalerus*:PH; *H. bradys*:B). Les traits relient les groupes non significativement séparés.

L'échantillon représentant la souche monoparentale (Ds1) est très éloigné de tous les autres échantillons. Dans cet échantillon, la mesure de la longueur du cône du stylet est plus petite, le rapport V (distance à la vulve/longueur du corps) inférieur, et la position des phasmides plus postérieure que les mesures correspondantes chez

H. dihystra et les souches sur hôtes. Rappelons que ces dernières ont été établies à partir de la même souche monoparentale. L'échantillon *H. flatus* est lui aussi séparé des autres surtout le long de l'axe 2. Sur la figure il semble se trouver à mi-chemin le long de l'axe 1 entre la souche monoparentale et les échantillons-hôtes.

L'appartenance de la souche utilisée pour l'étude de l'effet des hôtes à l'espèce *H. dihystra* est confirmée par cette analyse. La même souche, mesurée dans d'autres circonstances, semble être plus éloignée de cette espèce. Ceci prouve à nouveau que des facteurs non génétiques introduisent une forte variabilité dans les caractéristiques morphométriques des nématodes. Par comparaison avec la position de ces divers échantillons de la même souche, la relative similitude de *H. nannus* et de *H. flatus* avec *H. dihystra* est confirmée.

2.5.6.3. Comparaison d'échantillons naturels de *H. dihystra* et de *H. pseudorobustus* et des populations-types de ces espèces

Les échantillons naturels de *H. dihystra* et *H. pseudorobustus* décrits au Tableau 2.5.2. ont été à leur tour placés par rapport aux mêmes axes que ci-dessus (paragraphes 2.5.6.1. et 2.5.6.2.). La variable habitus (HAB) n'a pas été mesurée pour certains de ces échantillons et n'a donc pas été utilisée dans l'analyse. Ceci a provoqué un léger déplacement des points représentatifs par rapport aux positions correspondantes de la figure 2.5.6.1.

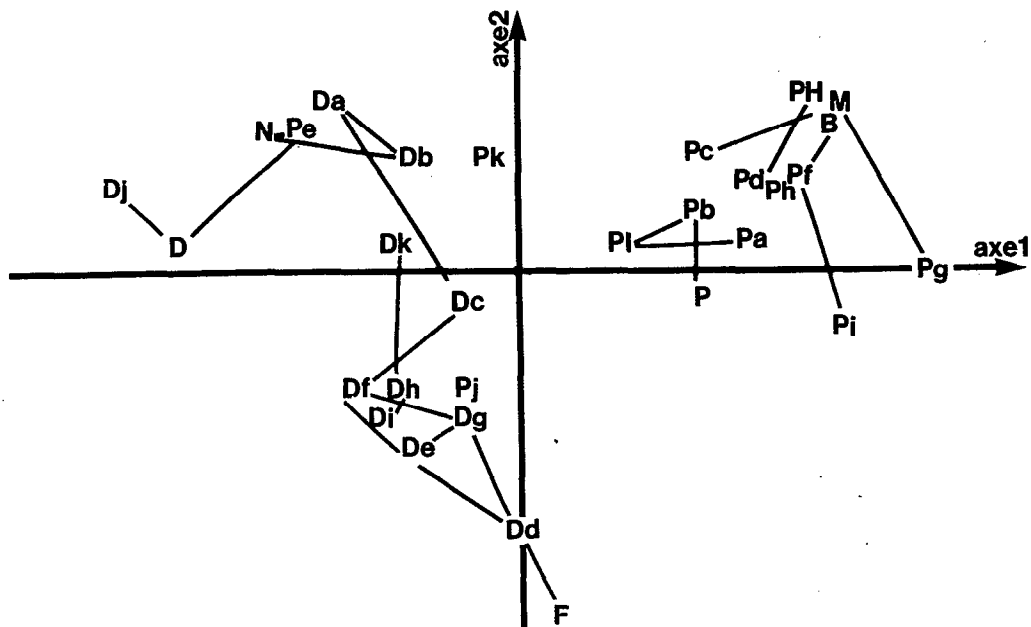


Fig. 2.5.6.3. - Analyse discriminante. Comparaison d'échantillons naturels identifiés soit comme *H. dihystra* (Da - Dk, voir Tableau 2.5.2.) soit comme *H. pseudorobustus* (Pa - Pl, voir Tableau 2.5.2.) avec les populations types de *H. dihystra* (D), *H. pseudorobustus* (P) et de leur synonymes (*H. flatus*:F; *H. nannus*:N; *H. microlobus*:M; *H. phalerus*:PH; *H. bradys*:B). Les traits relient les groupes les plus proches les uns des autres.

La figure 2.5.6.3. montre l'emplacement des échantillons étudiés. On voit que tous les échantillons identifiés à priori comme H. dihystra sont en effet plus proches du point représentatif de cette espèce ou de ses synonymes (H. flatus et H. nannus) que de H. pseudorobustus. Tous les échantillons identifiés par divers auteurs comme H. pseudorobustus sont correctement placés sur la figure, à l'exception des échantillons prélevés à St. Lucia (Pj), en Californie (Pk) et au Nigéria (Pe). Les spécimens prélevés à Ste Lucia présentent certains caractères de H. pseudorobustus (stylet long de 27 μm , long procès caudal, lignes internes du champ latéral à jonction en U) et d'autres ressemblant à ceux de H. dihystra (vulve postérieure, $V = 65,2\%$, DGO à 13 μm du stylet). Il peut s'agir, soit de représentants aberrants de la première espèce, soit de représentants d'une autre espèce, non identifiée. Les spécimens californiens (Pk) appartiennent probablement à H. pseudorobustus mais ils ont une vulve un peu plus postérieure ($V = 64,1\%$). L'examen des caractères morphologiques non quantifiables des spécimens nigériens (Pe) tels la forme de la queue démontre qu'ils appartiennent à H. dihystra et non à H. pseudorobustus.

2.6. CONCLUSION

Les observations rapportées au long du Chapitre 2 ont permis d'établir l'existence d'une grande variabilité intraspécifique des caractères morphométriques dans les espèces considérées. L'étude des limites de cette variabilité sous l'influence de divers facteurs extérieurs a été entreprise. Enfin, en tenant compte de cette variabilité, des échantillons naturels ont pu être identifiés comme appartenant à l'une ou l'autre des deux espèces étudiées, H. dihystra et H. pseudorobustus.

Il est nécessaire de tirer une conséquence immédiate de ces travaux en redécrivant ces deux espèces. Ceci sera l'objet de la fin du présent chapitre. Il faudra ensuite utiliser les résultats obtenus, ainsi que les observations faites par d'autres auteurs, pour estimer les limites de la variabilité de chaque caractère taxonomique, et décider quels sont ceux qui peuvent raisonnablement servir à la différenciation des espèces du genre Helicotylenchus.

2.6.1. Redescription de H. dihystra

Helicotylenchus dihystra (Cobb, 1893) Sher, 1961

Syn: Tylenchus olaae Cobb, 1906
Aphelenchus dubius var. peruensis Steiner, 1920
Tylenchus spiralis Cassidy, 1930
H. nannus Steiner, 1945
H. crenatus Das, 1960
H. flatus Román, 1965
H. rotundicauda Sher, 1966
H. glissus Thorne & Malek, 1968
H. punicae Swarup & Sethi, 1968
H. dihysteroides Siddiqi, 1972
H. teleductus Anderson, 1974

Population type - Voir annexe 4 pour les mesures de cette population.

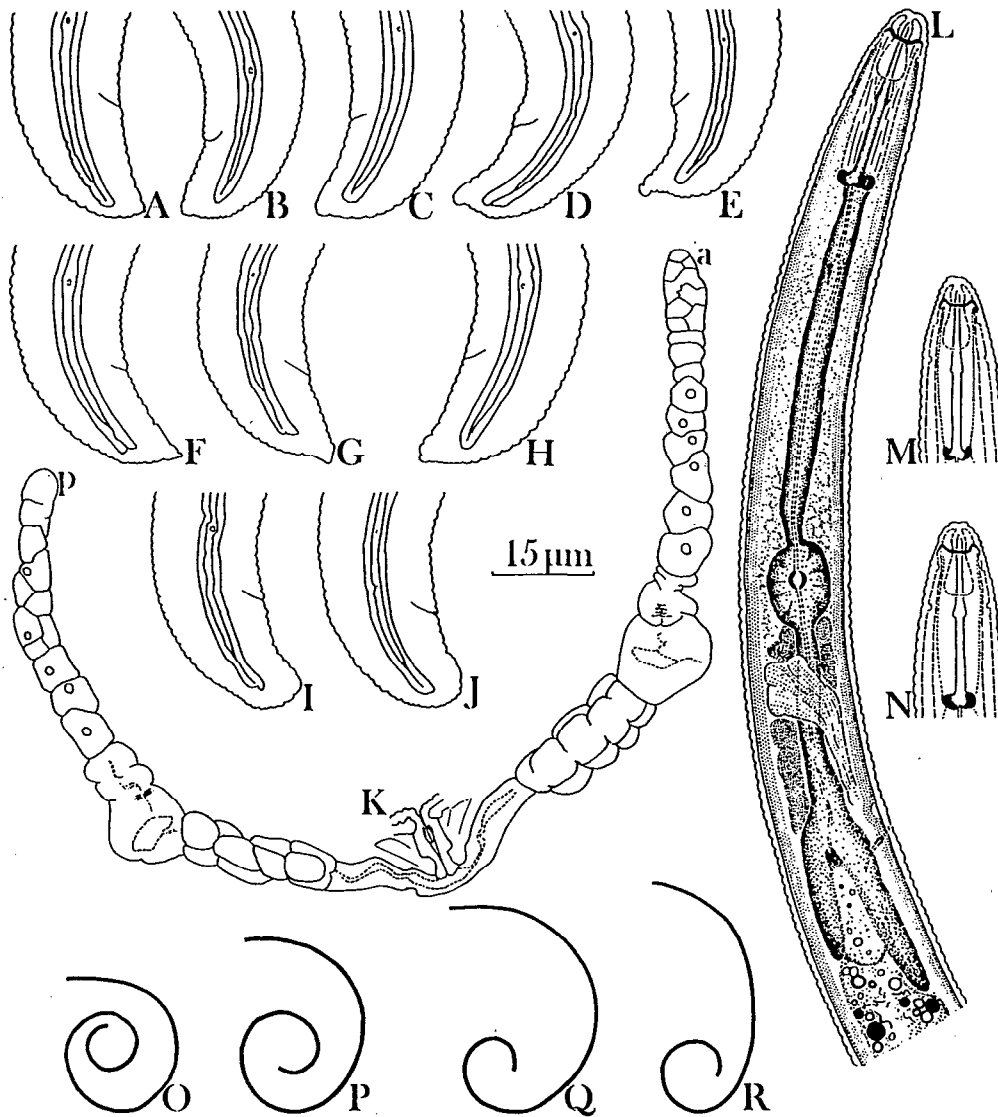


Fig. 2.6.1. - Description de *Helicotylenchus dihystra*. Topotypes femelles. A-J: queues; K: branches génitales (a: antérieure; p: postérieure); L: extrémité antérieure; M-N: régions labiales; O-R: habitus.

Corps spiralé après fixation, et décrivant un tour et quart à deux tours et quart de spirale. Région labiale hémisphéroïde; en vue latérale, le contour de cette zone est généralement hémicirculaire, rarement très légèrement aplati. Quatre à cinq anneaux labiaux, plus ou moins distincts. Boutons basaux du stylet antérieurement aplatis ou indentés. Hémizonide toujours antérieur au pore excréteur; ce dernier est lui-même toujours antérieur à la jonction oesophago-intestinale. Fasciculi intestinaux (serpentin) absents.

Système genital femelle composé de deux branches fonctionnelles; la branche antérieure est souvent un peu plus développée que la branche postérieure. Spermathèque asymétrique par rapport au tractus génital; le plus grand développement de l'utérus donne parfois la fausse impression que la spermathèque est alignée à ce tractus génital; la spermathèque est toujours vide de spermatozoïdes.

Champ latéral parfois aréolé au niveau de l'oesophage. Quelques lignes transversales isolées ont rarement été observées sur le reste du corps. Les lignes internes du champ latéral fusionnent sur la queue en formant un "Y"; la branche commune peut atteindre 5 μ m de long et rarement rejoindre les lignes extérieures du champ latéral; elle est souvent plus courte et peut même disparaître complètement. La jonction prend alors l'aspect d'un "V". Phasmides cinq à treize anneaux antérieures au niveau de l'anus, situées soit au centre du champ latéral, soit proches de l'une des lignes internes. Queue bombée dorsalement, à extrémité de forme variable (Fig. 2.6.1.).

Mâles non observés.

Topotypes prélevés sur canne à sucre à Harwood, Clarence River, Nouvelles Galles du Sud, Australie.

Lames déposées à l'Université de Californie, (U.C. Riverside Nematode Collection). Matériel précédemment décrit par Sher (1966).

Description composite - Une description composite selon le principe proposé par Fortuner (1985a) a pu être établie à partir des populations étudiées dans le présent ouvrage et de quelques redescriptions publiées par d'autres auteurs. Pour éviter de donner un trop grand poids à la souche monoparentale utilisée pour les études des paragraphes 2.1., 2.2., 2.3. et 2.4. seuls trois échantillons (la souche du paragraphe 2.1. et les échantillons maïs (c) et poivron (f) du paragraphe 2.4.) ont été retenus. Parmi les redescriptions d'autres auteurs, seules celles qui mentionnent les moyennes des mesures ont été prises en considération: Anderson, 1974b, Canada; van den Berg & Heyns, 1975, Afrique du Sud; van den Berg & Kirby, 1979, Iles Fidji; Zavaleta-Mejía & Sosa-Moss, 1979, Mexique.

Chaque mensuration ci-dessous est la moyenne en μ m des valeurs moyennes dans vingt échantillons sauf pour le rapport m (n = 18). La moyenne et l'écart-type sont donnés pour chaque variable ainsi que l'étendue théorique (double de l'écart-type de part et d'autre de la moyenne).

Corps = 652;44,4 (563-741); stylet = 25,0;0,7 (23,6-26,4); oesophage = 114;7 (100-128); glandes oesophagiennes = 139;7 (125-153); ouverture de la glande dorsale = 11,3;1,5 (8,3-14,3); pore excréteur

= 107;5 (97-117); diamètre du corps = 24,3;1,9 (20,5-28,1); longueur de la queue = 16,1;1,8 (12,5-19,7); diamètre de la queue = 14,0;1 (12-16); anneaux de la queue = 9,6;1,4 (6,8-12,4). Rapports. a = 26,9;1,8 (23,3-30,5); b = 5,7;0,3 (5,1-6,3); b' = 4,7;0,2 (4,3-5,1); c = 40,8;3,7 (33,4-48,2); c' = 1,2;0,1 (1-1,4); m = 46,0;2,5 (41-51); V = 63,4;0,6 (62,2-64,6).

Description identique à celle de la population type avec les précisions suivantes. Habitus après fixation toujours spiralé mais l'aspect de la spirale est très variable depuis une spirale lâche de un tour surtout décrite par la partie postérieure de l'animal tandis que la partie antérieure est presque droite, jusqu'à une spirale extrêmement serrée de presque trois tours. Phasmides de 3 à 13 anneaux antérieures à l'anūs (26,6;2,1) en valeurs moyennes chez diverses populations.

Diagnose. Helicotylenchus à corps spiralé, région labiale hémisphéroïde, stylet de longueur moyenne (23,5 à 26,5 μm), corps de longueur moyenne (550 à 750 μm), vulve à 62,5-65% de la longueur du corps, phasmides toujours antérieures à l'anūs, lignes intérieures du champ latéral fusionnant sur la queue en formant un Y ou un V, queue légèrement plus longue que large, toujours dorsalement bombée et à extrémité variable, soit asymétriquement arrondie, soit formant un angle droit, soit avec un procès terminal arrondi de longueur variable. Mâles toujours absents et spermathèque toujours vide.

Il n'a pas été possible de sacrifier les quelques topotypes existant de H. dihystra pour des études au microscope électronique à balayage. Par contre, la population type de l'espèce nominale H. nannus, synonyme, rappelons-le, de H. dihystra, a fourni de nombreux spécimens qui ont pu être utilisés pour une telle étude. Ces spécimens, conservés pendant plus d'une année dans une solution formolée, ont été transférés dans de l'eau glycinée. Après évaporation totale de l'eau, les nématodes maintenant dans de la glycérine anhydre, ont été expédiés à l'Université de Californie à Riverside où Monsieur Arnold Bell a continué leur préparation selon la méthode habituelle (Sher & Bell, 1975). Après couverture par une couche d'or-palladium épaisse de 20 nm, les spécimens ont été étudiés à l'aide d'un microscope JEOL JSM-35C à 5 kV.

Dans les photos en Annexe 4 (à la fin de l'ouvrage), on reconnaît l'aspect typique de la région labiale chez les Helicotylenchus. L'ouverture orale n'est entourée d'aucune papille bien visible. Le disque labial oval est simple, non ornementé. Les amphides s'ouvrent à l'extérieur par de longues fentes allongées situées à la limite du disque. Le premier anneau labial ne comporte aucun dessin et n'est pas divisé en secteurs. Cet aspect est remarquablement constant chez tous les spécimens observés.

2.6.2. Redescription de H. pseudorobustus

Helicotylenchus pseudorobustus (Steiner, 1914) Golden, 1956

Syn.: H. microlobus Perry, in Perry, Darling & Thorne, 1959
H. bradys Thorne & Malek, 1968
H. phalerus Anderson, 1974

Population type - voir annexe 4 pour les mesures de cette population.

Corps spiralé après fixation, décrivant un tour et demi à deux tours et quart de spirale; anneaux du corps larges de 1 à 2,5 μm . Région labiale hémisphéroïde, avec quatre à cinq anneaux parfois difficilement visibles. Disque labial non visible en vue latérale. Charpente labiale avec un anneau basal de un à trois μm de large. Céphalide antérieure non observée, céphalide postérieure vue dans cinq spécimens, à 15-16 μm de l'extrémité antérieure. Boutons basaux du stylet généralement aplatis antérieurement, plus rarement arrondis ou indentés. Pore excréteur au niveau de la jonction oesophago-intestinale, parfois légèrement antérieur ou postérieur. Hémizonide difficilement observable, au niveau ou jusqu'à deux anneaux antérieur au pore excréteur. L'hémizonion n'a pas été observé. Pas de fasciculi intestinaux. Spermathèque vide, décalée dorsalement par rapport au tractus génital, mais donne parfois l'impression d'être alignée.

Champs latéraux larges de 5-7 μm , aréolés dans la région oesophagienne et souvent sur la queue; chez un spécimen, quelques lignes transverses existent aussi à la hauteur de la vulve. Les lignes internes du champ latéral se rejoignent à l'extrémité caudale du champ en une jonction en "U", souvent pourvue d'une petite extension, comme dans la lettre grecque "mu". Parfois le U des lignes internes touche le U formé par les lignes externes; enfin trois spécimens présentent une jonction en "V". Phasmides 3-11 anneaux antérieures au niveau de l'anus, parfois aisément discernable, parfois difficiles à observer, parfois au centre du champ latéral, parfois plus proches de la ligne interne ventrale. Queue avec 7-11 anneaux ventraux, avec ou sans région terminale ventrale lisse. Anneaux dorsaux terminaux généralement plus étroits que les autres anneaux caudaux, rarement de même taille. Queue à courbure dorsale marquée, toujours avec un procès terminal à extrémité arrondie, long de 1 à 4 μm et généralement annelé.

Mâles inconnus.

Description composite, tirée de l'étude de Fortuner, Maggenti et Whittaker (1984).

Mesures. Moyennes (μm) et écart-types pour douze populations avec leur étendue théorique.

Corps = 715;38,5 (638-792); stylet = 26,9;0,73 (25,4-28,4); oesophage = 116;6 (104-128); glandes oesophagiennes = 146;8 (130-162); débouché de la glande dorsale = 10,4;1,3 (7,8-13); pore excréteur = 111;5 (101-121); diamètre du corps = 26,4;1,9 (22,6-30,2); longueur de la queue = 17,5;1,1 (15,3-19,7); diamètre de la queue = 15,2;0,8 (13,6-16,8); anneaux de la queue = 9,7;1,1 (7,5-12,1). Rapports a = 27,4;2,1 (23,2-31,6); c = 41,5;3,7 (34,1-48,9); c' = 1,2;0,1 (1,0-1,4); m = 48;1,1 (45,8-50,2); V = 61,1;0,8 (59,5-62,7).

Description identique à celle de la population type avec les précisions suivantes: premier anneau labial parfois en relief par rapport au contour labial en vue latérale; champ latéral le plus souvent non aréolé postérieurement à la région oesophagienne; jonction des lignes

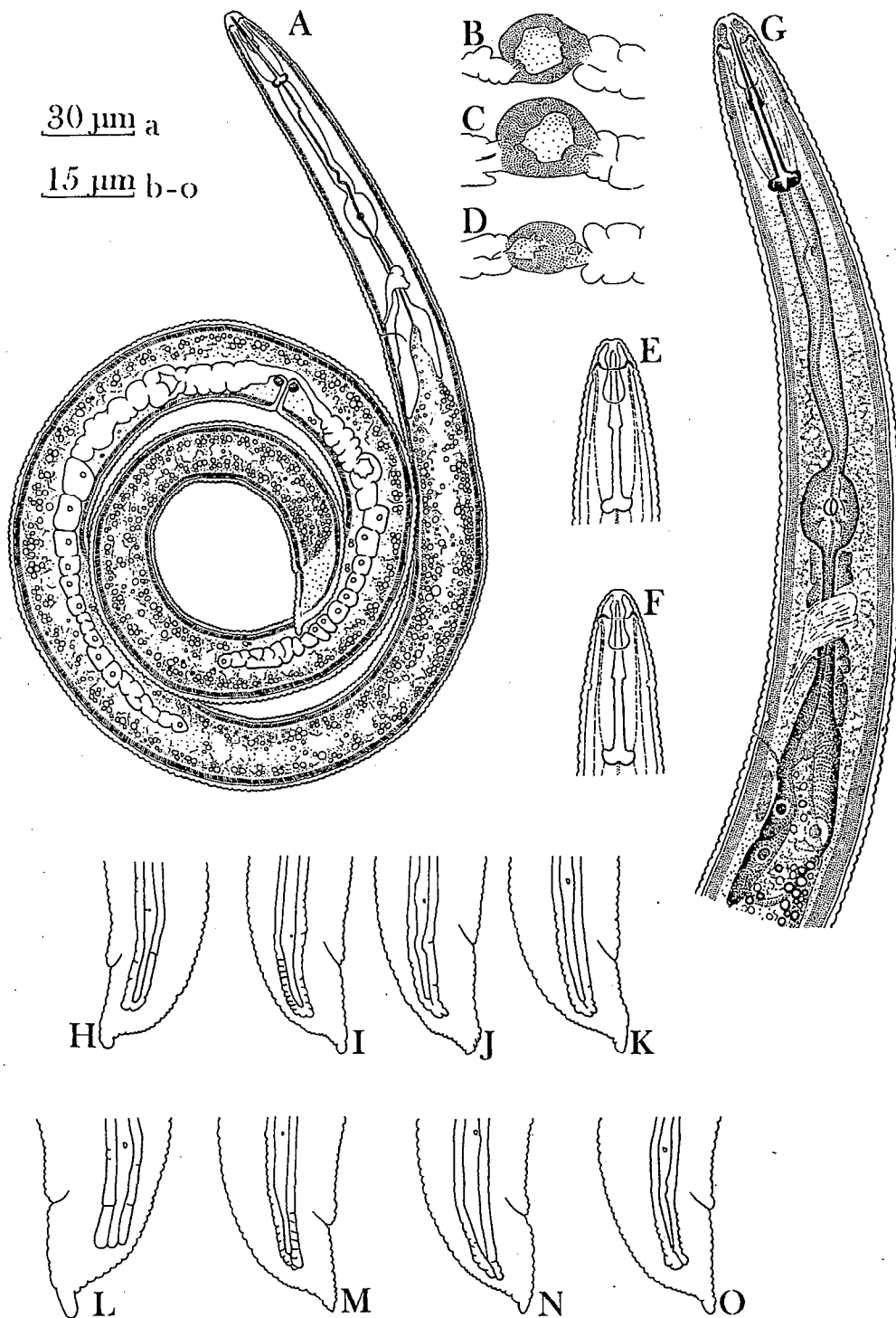


Fig. 2.6.2. - Description de *Helicotylenchus pseudorobustus*. Topotypes femelles. A: vue in toto; B-D: spermathèques; E-G: extrémités antérieures; H-O: queues (Fig. 4 dans Fortuner, Maggenti & Whittaker, 1984).

internes du champ latéral soit toujours du type U dans certaines populations, soit toujours du type Y dans d'autres populations, soit enfin des deux types (U et Y) chez quelques populations; queue toujours avec un procès terminal allongé, souvent arrondi mais parfois plus pointu chez quelques spécimens. Des mucrons sont visibles sur le procès terminal chez quelques individus de quelques populations. La taille relative des anneaux caudaux et la présence d'une section ventrale non annelée est extrêmement variable dans chaque population. Phasmides 5,4 anneaux antérieures (25,4;2.0) au niveau de l'anus (de 2,1 à 8,3 anneaux dans diverses populations).

Diagnose. Helicotylenchus à corps spiralé, région labiale hémisphérique, stylet environ 27 μm de long (valeurs moyennes varient de 25,5 à 28 μm), valeurs moyennes de la longueur du corps varient de 650 à 775 μm , du rapport V varient de 59,5 à 62,7%, phasmides antérieures à l'anus, queue aussi longue que large, à courbure dorsale marquée, toujours avec un procès terminal de longueur moyenne (1-4 μm) et à extrémité arrondie. Mâles absents et spermathèques vides.

Il est impossible à ce stade de l'étude de dresser une liste de toutes les espèces du genre Helicotylenchus proches de H. dihystra et de H. pseudorobustus et de différencier les espèces valides les unes des autres. Il faut d'abord définir quels sont les critères utilisables pour la taxonomie et l'identification spécifique dans le genre Helicotylenchus. Ce sera l'objet de la troisième partie de cet ouvrage.

CHAPITRE 3

EVALUATION DES CRITERES
 UTILISES POUR LA DIFFERENCIATION SPECIFIQUE
 DANS LE GENRE HELICOTYLENCHUS

3.1. INTRODUCTION

Les études exposées dans les chapitres précédents ont prouvé l'existence de la variabilité intraspécifique chez quelques espèces du genre Helicotylenchus et ont tenté d'en apprécier les limites sous l'influence de divers facteurs éco-géographiques. Si l'on admet, en l'absence de preuves du contraire, que la variabilité démontrée par ces études est valide pour l'ensemble du genre Helicotylenchus, il devient possible de commenter la valeur des critères morphométriques et morphologiques utilisés par les auteurs pour les différenciations des espèces. Dans les paragraphes qui suivent, tous les critères découverts dans la littérature taxonomique se rapportant au genre en question sont étudiés, et les limites de leur emploi sont précisées. Malheureusement, à part les deux articles de Nandakumar et Khera (1970) et Azmi et Jairajpuri (1978) sur H. indicus, très peu d'auteurs se sont attachés à définir la variabilité des espèces de Helicotylenchus. Il est donc inévitable que les articles que j'ai publiés (Fortuner, 1979; Fortuner et Quénéhervé, 1980; Fortuner, Merny et Roux, 1981; Fortuner, Maggenti et Whittaker, 1984; Fortuner, 1984a) forment l'ossature de la présente révision.

3.2. LISTE DES CRITERES UTILISES DANS LA LITTERATURE

La liste ci-dessous donne les 51 critères de différenciation relevés dans la littérature publiée entre 1945 et 1983, avec une estimation de la fréquence de leur apparition dans les diagnoses des espèces de Helicotylenchus.

Morphologie externe

Corps	
Longueur	26%
Diamètre maximum; rapport a	2,5%
Habitus	11%
Anneaux (largeur)	4%

Région labiale	
Liaison avec le reste du corps	1%
Forme	33%
Disque labial	6%
Annélation	33%

Champs latéraux	
Largeur	2,5%
Stries transverses (aréolations)	2,5%
Pointillés	1%
Crénation	2,5%
Fusion des lignes internes sur la queue	13%

Queue	
Forme	63%
Longueur; rapport c	13%
Taille relative; rapport c'	23%
Anneaux ventraux	21%
Aspect de l'annélation caudale	12%
Présence d'un mucron	1%
Epaisseur de la cuticule caudale	1%

Morphologie interne

Systèmes nerveux et sensoriels

Phasmides	
Position par rapport à l'anus	44%
Position dans les champs latéraux	1,5%
Visibilité	1%
Phasmide supplémentaire	1%

Céphalides	3%
------------	----

Hémizonide	
Position	1%
Présence	3%

Système excréteur

Position du pore excréteur	3%
Structure du canal excréteur	1%

Système digestif

Styilet	
Longueur	57%
Cône; rapport m	2%
Forme des boutons basaux	29%

Charpente labiale	
Aspect général	3%
Plaqué basale	1%
Anneau basal	1%

Oesophage	
Débouché de la glande dorsale;	
rapport o	28%
Forme du bulbe médian	1%
Forme du bulbe glandulaire	1%
Longueur; rapports b et b'	1,5%
Intestin	
Jonction oesophago-intestinale	1,5%
Fasciculi (canaux)	2,5%
Système reproducteur	
Branche génitale postérieure	2,5%
Vulve	
Position; rapport V	12%
Volets vulvaires	1,5%
Autres structures	1,5%
Spermathèque	11%
Caractères liés aux mâles	
Présence de mâles	23%
Spicules	3%
Gubernaculum	1%
Position des phasmides	1%
Longueur du stylet	1%

Chaque critère est analysé tour à tour ci-dessous. Quelques indications sont données sur la façon dont les auteurs ont utilisé le critère, puis un rappel de la variabilité observée pour le critère lors des études précédentes permet de conclure sur les possibilités de son utilisation pour les diagnostics spécifiques et de préciser les limites de la confiance qu'il faut lui accorder.

3.3. MORPHOLOGIE EXTERNE

3.3.1. Le corps

3.3.1.1. Longueur du corps

Des différences dans les longueurs du corps sont utilisées dans environ un quart des diagnostics spécifiques de Helicotylenchus. Ces différences sont parfois bien marquées: la longueur de H. belli (450-580 μm) est utilisée pour différencier cette espèce de H. martini (710-980 μm); celle de H. coomansi (1170-1300 μm) pour différencier cette espèce de H. anhelicus (570-780 μm). Dans d'autres exemples, les mesures des espèces à comparer sont plus voisines ou peuvent même se recouvrir (H. imperialis, 480-590 μm , et H. anhelicus, 570-780 μm ; H. goodi, 640-840 μm et H. belli, 710-980 μm).

Il semble en fait que les longueurs du corps lorsqu'elles sont mesurées dans plusieurs populations de la même espèce, peuvent varier de façon parfois significative. Lorsque Sher (1966) publia la redescription de H. dihystra à partir de topotypes, il donna un éventail de longueurs

individuelles de 590-790 μm ($n = 10 \varphi$). Sher ne calcula pas la moyenne de ses mesures mais on peut l'estimer à 690 μm (moyenne entre les valeurs individuelles extrêmes). Des longueurs moyennes de 600 μm furent calculées par van den Berg et Heyns (1975) en Afrique du Sud et de 674 μm par Anderson (1974) au Canada. Les moyennes calculées pour la description composite de cette espèce (2.6.1.) varient de 563 à 741 μm . Toutes ces données semblent indiquer une variation possible d'environ 175 μm pour les populations naturelles de H. dihystra. Les longueurs moyennes du corps utilisées pour la description composite de H. pseudorobustus varient de 638 à 792 μm , une différence de 154 μm . Lorsqu'une souche monoparentale de H. dihystra est élevée sur dix hôtes différents (Tableau 2.4.2.) les longueurs moyennes vont de 610 à 748 μm , une variation de 138 μm .

En comparaison avec cette forte variabilité naturelle, l'incertitude attachée à l'estimation de la moyenne de chaque échantillon est faible. Dans l'échantillon de 45 individus de la souche monoparentale de H. dihystra étudiée au paragraphe 2.1.3. ci-dessus la longueur moyenne est de 671 μm , l'écart-type est de 25 μm . L'intervalle de confiance de la moyenne est donc de 7,45 μm . Les 20 topotypes de H. pseudorobustus mesurés au paragraphe 2.6.2. ont une longueur moyenne de 764 μm , un écart-type de 58 μm , soit un intervalle de confiance de 26 μm . Les onze paratypes de H. depressus mesurés par Yeates (1967) ont une longueur moyenne de 719 μm et un écart-type de 21,3 μm , soit un intervalle de confiance de 12,8 μm . En tenant compte de cette petite incertitude d'une dizaine de micromètres sur la moyenne et considérant les différences beaucoup plus élevées relevées entre diverses populations d'une même espèce, il devient possible de proposer une variabilité intraspécifique de la longueur du corps de 150 μm .

Le plus petit Helicotylenchus décrit ce jour est H. affinis, 408 μm environ, le plus grand est H. coomansi, 1235 μm environ. À cause de ce large éventail des valeurs à l'intérieur du genre, il est possible d'utiliser la longueur du corps pour séparer deux espèces, mais seulement si la différence de leurs longueurs moyennes excède 150 μm .

3.3.1.2. Diamètre du corps; rapport "a"

La mesure du diamètre du corps n'a jamais été utilisée dans les diagnoses spécifiques de Helicotylenchus et de plus, elle apparaît rarement dans les descriptions où elle est remplacée par le rapport a entre longueur et diamètre du corps.

Le rapport a donne une idée de l'aspect général du nématode. Une espèce mince et allongée aura un rapport a élevé, une autre courte et épaisse aura un petit rapport a. En ce sens, la connaissance du rapport a transcende l'information apportée par les deux longueurs qui le caractérisent. J'ai montré (Fortuner, 1984a - et tableau ci-dessous) que la corrélation entre ces deux longueurs était parfois faible, ce qui tend à prouver que longueur et diamètre peuvent varier indépendamment l'un de l'autre. Cette indépendance introduit un élément supplémentaire de variation et la variabilité de a estimée par son coefficient de variabilité est parfois supérieure à celle des grandeurs qui le constituent.

La figure 3.3.1.2. montre la distribution des points représentatifs du rapport a et la droite de régression entre longueur et diamètre du corps dans trois échantillons représentatifs. Dans l'échantillon P (Fig. 3.3.1.2,A), la corrélation entre ces deux mesures n'est pas significative et les points sont éparpillés sans ordre. Dans l'échantillon Dhc (Fig. 3.3.1.2,B), la corrélation est significative à 5%, les points sont arrangés en un nuage ayant un axe bien marqué. Enfin dans l'échantillon Da (Fig. 3.3.1.2,C), la corrélation entre les mesures est très forte et les points représentatifs sont presque alignés. La droite de régression passe très près de l'origine. Dans ces conditions presque parfaites, le rapport a est bien moins variable que les mesures qui le constituent (C.V. = 4,84 comparé à 8,30 et 9) et sa valeur moyenne est presque égale à la pente de la droite de régression (respectivement 27,9 et 25,2). Cette situation est exceptionnelle et la majorité des cas se rapportent plutôt aux deux premiers exemples.

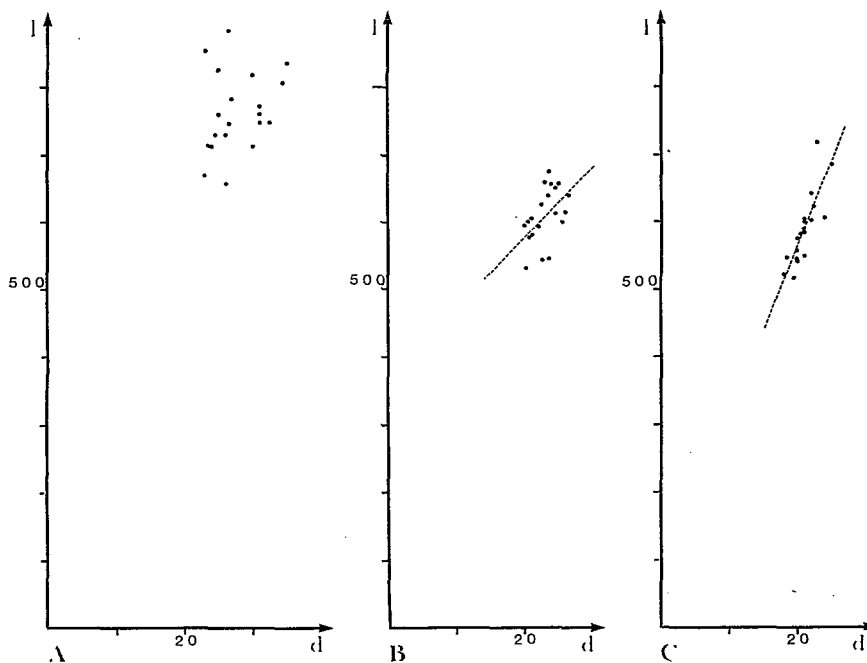


Fig. 3.3.1.2. - Représentation graphique du rapport a dans trois échantillons caractéristiques. A: échantillon P, topotypes de H. pseudorobustus; B: échantillon Dhc, élevage de H. dihystra sur maïs; C: échantillon Da, population de H. dihystra sur cacaoyer à Madagascar. l = longueur du corps, d = diamètre du corps, les droites de régression sont représentées en pointillés (Fig. 1 dans Fortuner, 1984a).

Tableau 3.3.1.2.

Validité du rapport a = longueur/diamètre.

Populations: voir 2.5.2. et 2.4.1. Corrélations significatives à 95% (*) ou 99% (**).

Espèce (population)	n	Coeff. corr.	Coeff. variation		Ligne régres.		Rapport a	
			long.	diam.	a	pente ordonnée		
H. pseudorobustus								
P	20	0,275	7,58	13,72	13,71	4,2	647	27,9
Pa	24	0,873**	9,36	7,23	4,84	34,4	-102	30,4
Pb	28	0,553**	9,03	6,02	7,71	23,3	126	28,1
Pc	16	0,645**	4,87	4,89	4,24	17,7	257	27,6
Pd	15	0,141	4,72	6,71	7,37	2,4	618	24,2
Pf	27	0,562**	6,54	7,95	6,63	11,8	370	25,5
Pg	25	0,447*	8,76	9,09	9,41	10,6	415	24,6
Ph	17	0,191	6,95	6,67	9,06	5,0	523	25,5
Pi	16	0,661**	8,80	8,42	7,11	17,5	217	25,4
Pj	30	0,617**	6,51	5,43	5,22	23,1	182	31,3
Pk	30	0,755**	5,12	5,77	3,88	18,8	218	28,0
Pl	24	0,530**	7,13	6,67	6,76	16,5	325	29,1
M	5	0,487	5,99	5,00	5,35	16,7	291	28,6
PHA	9	0,444	5,67	6,04	6,45	11,3	399	27,2
B	14	0,345	5,67	8,32	8,00	6,2	559	26,6
H. dihystra								
D	21	0,259	7,23	11,59	11,49	4,5	574	28,2
F	22	0,228	5,64	16,20	17,70	1,9	609	24,3
N	21	0,217	4,67	11,41	10,73	2,5	608	28,9
Da	19	0,831**	9,00	8,30	4,84	25,2	58	27,9
Db	20	0,350	7,79	19,39	17,64	3,3	554	24,3
Dc	17	0,479	5,88	9,16	7,81	8,2	423	26,9
Dd	16	0,102	5,55	12,12	12,00	1,3	662	27,5
De	17	0,663**	6,58	9,33	6,96	13,1	360	28,1
Df	19	0,051	5,11	5,23	7,25	1,3	593	27,2
Dg	17	0,783**	7,15	10,78	7,37	14,2	325	27,5
Dh	18	0,435	6,09	6,78	7,21	10,1	364	25,9
Di	16	0,411	5,79	7,50	6,76	8,4	400	26,5
Dj	16	0,581*	6,95	12,21	9,44	8,3	466	25,3
Dk	15	0,563*	6,59	6,74	6,39	14,5	298	26,3
Ds1	42	0,358*	3,72	4,48	4,73	8,5	471	28,6
Ds2	20	0,652**	3,17	4,26	3,29	13,4	346	27,6
Dha	20	0,621**	7,73	7,77	6,51	16,3	240	26,5
Dhb	20	0,805**	5,68	5,98	3,64	20,9	161	27,3
Dhc	20	0,511*	6,82	8,80	7,80	10,5	369	26,7
Dhd	20	0,757**	7,19	8,98	5,67	16,7	268	27,6
Dhe	20	0,493*	6,63	7,95	7,21	1,5	433	27,9
Dhf	20	0,579**	8,62	6,09	7,04	24,3	135	29,7
Dhg	20	0,787**	6,77	9,22	5,73	15,5	274	27,0
Dhh	20	0,739**	7,40	8,55	5,79	16,9	221	26,5
Dhi	20	0,874**	7,96	7,90	3,85	23,8	75	27,0
Dhj	20	0,066**	5,17	6,41	4,70	14,3	299	26,9

Chez de nombreuses espèces le rapport a est un rapport valide, apportant une information nouvelle sur des grandeurs assez bien liées entre elles. Puisque la valeur du diamètre est inconnue pour la plupart des espèces, il est possible d'utiliser le rapport a à la place de ce caractère.

En fait, le rapport a n'est utilisé que dans quelques diagnoses. Certains auteurs comparent directement les valeurs de a (H. girus, $a = 28-32$, est ainsi comparé à H. goodi, $a = 21-28$). D'autres font des comparaisons plus qualitatives que quantitatives: H. crassatus est "plus robuste" que H. digonicus; H. regularis a un corps "plus corpulent" que celui de H. exallus.

Chez H. dihystra sous des hôtes différents (Dha-Dhj), le rapport a varie en moyenne de 26,5 à 29,7. Dans une autre population de la même espèce, les valeurs individuelles de a varient de 20,3 à 28,2, probablement parce que certains individus étaient aplatis entre lame et lamelle. Parce qu'il est parfois difficile de s'apercevoir qu'une lame est écrasée et que le rapport a est artificiellement réduit, seules des différences moyennes de plus de huit points devraient être prises en considération pour la différenciation des espèces. Les valeurs moyennes de a dans le genre Helicotylenchus vont de 17 (H. persici) à 41 (H. unicus) soit vingt-quatre points.

3.3.1.3. Habitus

Les nématodes de nombreuses espèces de Helicotylenchus, lorsqu'ils sont tués par chauffage dans l'eau à 60°C environ, prennent une posture spiralée caractéristique du genre, et qui lui a d'ailleurs donné son nom. Chez d'autres espèces le corps prend l'allure d'un "C" plus ou moins ouvert ou bien est presque droit (Fig. 3.3.1.3, A-D). Ces différences d'habitus ont été utilisées dans quelques diagnoses, soit

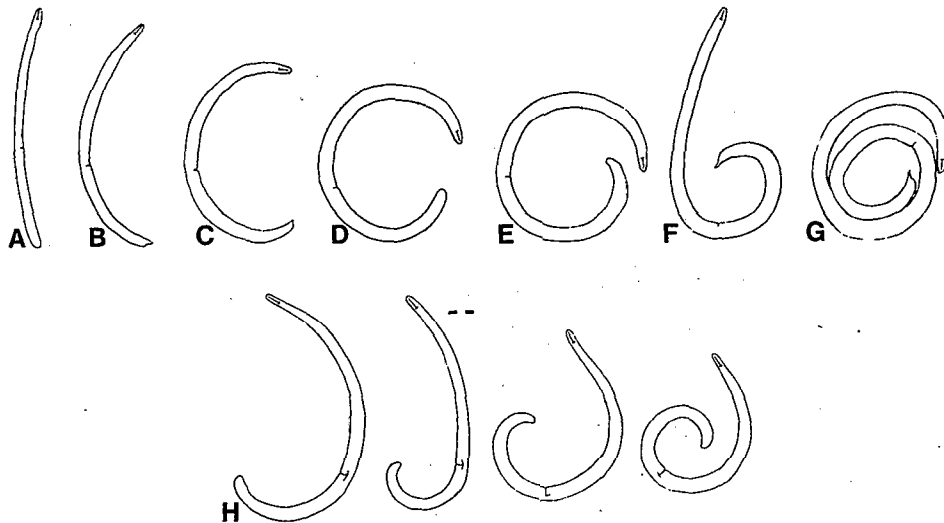


Fig. 3.3.1.3. - Habitus. A-D: habitus en forme de C ou droit; E-G: habitus spiralé (Fig. 1. dans Fortuner, 1984b). H: variabilité de l'habitus chez H. paracanalisis (Fig. 15 dans Fortuner, Merny & Roux, 1981).

pour opposer les espèces spiralées aux espèces prenant la forme d'un C, soit, parmi les espèces spiralées, pour comparer celles qui décrivent des spirales plus ou moins serrées. H. uobelus par exemple, est dit former une spirale plus ouverte que H. californicus.

L'habitus de tous les spécimens de H. dihytera et de H. pseudorobustus que j'ai pu observer au cours de mes études est spiralé si les spécimens sont correctement tués. Chez d'autres espèces, le corps est toujours en forme de C (H. multinctus, Fig. 3.3.1.3,C) ou bien toujours presque droit (H. coomansi, Fig. 3.3.1.3,A). Par contre, des espèces comme H. paracanalisis dont j'ai pu observer une population en Côte d'Ivoire comportent certains individus en forme de C, d'autres formant un simple cercle, d'autres enfin nettement spiralés (Fig. 3.3.1.3,H). H. paxilli lui aussi est décrit comme ayant un corps en forme de C, parfois un tour et demi de spirale ("body usually assumed C-shape, sometimes in one and a half spirals.").

Le caractère habitus peut donc être employé pour comparer espèces spiralées (Fig. 3.3.1.3,E-G) et espèces à corps en forme de C ou droit (Fig. 3.3.1.3,A-D), si l'on prend garde qu'il existe parfois une certaine variabilité spécifique.

Dans les espèces à corps spiralé comme H. dihytera ou H. pseudorobustus, les habitus individuels peuvent varier depuis une spirale très serrée de plus de deux tours (Fig. 3.3.1.3,G) à une spirale très lâche, à peine plus d'un simple tour (Fig. 3.3.1.3,E). Les corps peuvent également être soit entièrement spiralés, soit être spiralés uniquement dans leur moitié postérieure, la partie antérieure restant pratiquement droite (Fig. 3.3.1.3,F). Un échantillon de H. nannus, prélevé en 1984 dans l'élevage de la population-type maintenue en serre depuis 1945 a un corps nettement plus spiralé que celui des topotypes de H. dihytera. Cependant, comme expliqué ci-dessus au paragraphe 2.5.4, cette différence ne peut être acceptée comme critère spécifique, et la synonymisation de ces deux espèces doit être maintenue. En raison de sa variabilité, l'aspect de la spirale ne devrait pas être utilisé pour séparer les espèces spiralées entre elles.

3.3.1.4. Largeur des anneaux du corps

La largeur des anneaux du corps a été utilisée dans quelques diagnoses. Dans certains cas la différence est marquée: H. talonus (anneaux larges de 1,4 à 1,8 μm) diffère de H. bradys (anneaux de 3 μm). Le plus souvent elle est peu nette: H. bihari (anneaux 1-2 μm) diffère peu de H. australis (anneaux 1,1 μm); H. incisus (1 μm environ) de H. retusus (1,4 μm); H. conicus (1,2 μm) de H. cornurus (1,5-2 μm). Enfin ce caractère est utilisé pour différencier H. arachisi (anneaux de 1-2 μm) de H. concavus, mais la largeur des anneaux de H. concavus n'a pas été donnée dans la description originale (Román, 1961) ou dans les redescriptions de cette espèce (Román, 1965; Sher, 1966). Plus de la moitié des descriptions spécifiques de Helicotylenchus ne mentionnent pas ce caractère, ce qui réduit beaucoup son intérêt. Parmi les espèces où elle est connue, cette largeur varie en valeurs moyennes de 0,6 μm (H. impar) à 3 μm (H. bradys).

Seules des différences de plus de 1 μm seront acceptées pour l'identification spécifique.

3.3.2. La région labiale

3.3.2.1. Région labiale séparée ou continue

Ce caractère a été utilisé dans la diagnose de H. elegans pour différencier cette espèce de H. crenatus (synonyme de H. dihytera). Il a également été employé pour comparer H. paxilli et H. neopaxilli. En fait, l'aspect de l'extrémité antérieure est remarquablement constant chez toutes les espèces du genre, chez lesquelles la région labiale est toujours continue ou très légèrement séparée du reste du corps par une faible constriction. Seul H. angularis semble avoir une constriction plus marquée. En raison de sa constance dans le genre, ce caractère ne peut être utilisé pour l'identification.

3.3.2.2. Forme de la région labiale

L'extrémité antérieure de la région labiale est soit arrondie, soit aplatie (Fig. 3.3.2.2.). Ce caractère est généralement bien visible et facile à identifier. Il existe cependant une certaine ambiguïté dans quelques descriptions spécifiques pour lesquelles texte et figure ne concordent pas. H. shakili, décrit avec une région labiale conique, est illustré avec une extrémité antérieure arrondie. Chez H. sharafati la région labiale, arrondie d'après la figure, est décrite comme tronquée.

Indépendamment de ces impropriétés, il existe une faible variabilité intraspécifique pour ce caractère. Chez H. dihytera par exemple, la région labiale est toujours arrondie mais chez certains spécimens l'ouverture orale largement déprimée donne l'impression de lèvres plus aplaties (Fig. 3.3.2.2,D,J). H. digonicus est une espèce très proche de H. dihytera dont elle se distingue surtout par sa région labiale nettement tronco-conique. Une troisième espèce, H. broadbalkensis, a été décrite avec une région labiale elle-aussi aplatie, mais pas autant que celle de H. digonicus. Il existe donc une variation continue depuis H. dihytera à région labiale arrondie (Fig. 3.3.2.2, A) jusqu'à H. digonicus à région labiale aplatie (Fig. 3.3.2.2,N) en passant par certains spécimens de H. dihytera plus aplaties que la normale (Fig. 3.3.2.2,L,M) et par H. broadbalkensis, plus arrondie que H. digonicus.

Ce caractère est variable chez d'autres espèces comme le remarquent Ali, Geraert et Coomans (1973) qui notent de plus que l'aspect peut varier légèrement en fonction du montage du nématode entre lame et lamelle et de la position donnée à sa région antérieure. Siddiqi (1972b) lui-aussi trouve qu'il est parfois difficile de décider si la région labiale est arrondie ou tronquée. En fait, comme pour de nombreux autres caractères de forme, il est nécessaire à un observateur expérimenté d'observer une bonne vingtaine de spécimens avant de décider si, en général, la région labiale de la population étudiée est arrondie ou aplatie. L'examen d'un seul spécimen ne permet souvent pas d'arriver à une conclusion définitive.

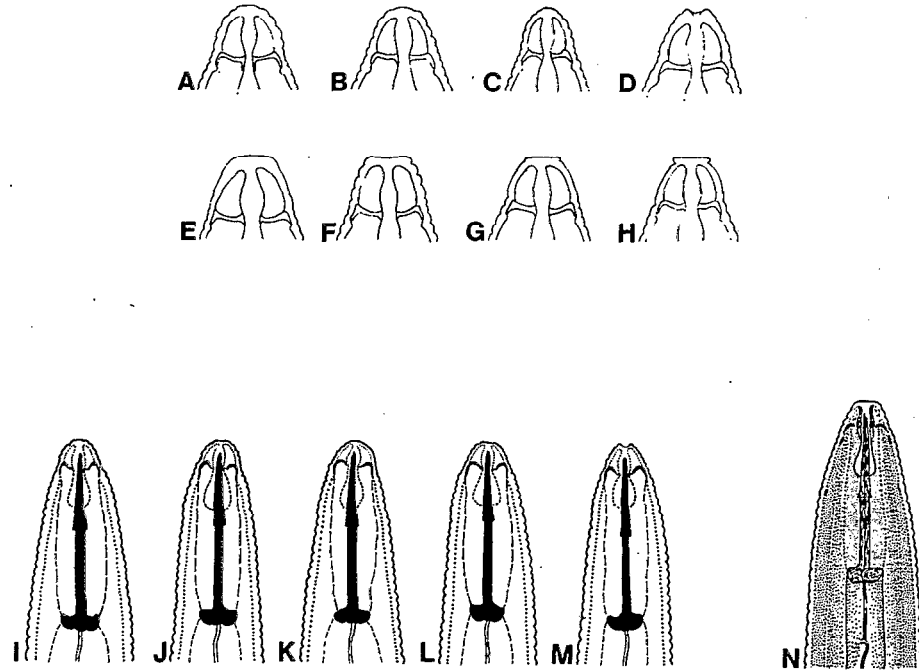


Fig. 3.3.2.2. - Formes de la région labiale. A-D: région labiale arrondie, E-F: région labiale aplatie, G-H: disque labial visible en vue latérale (Fig. 1 dans Fortuner, 1984b). I-M: variabilité de la région labiale chez *H. dihystra* (Fig. 3 dans Fortuner, Merny & Roux, 1981). N: *H. digonicus* (Fig. 2,F dans Sher, 1966).

Il est donc possible d'utiliser ce caractère pour la différenciation spécifique mais il faudra s'attendre à rencontrer une certaine variabilité dans quelques espèces.

En sus de son aspect général, arrondi ou aplati, l'extrémité antérieure a été utilisée pour séparer des espèces à régions labiales plus ou moins hautes, plus ou moins débordantes, plus ou moins larges, etc. En l'absence de mesures exactes, l'estimation de ces différences est hautement subjective. Lors de la description d'un nouveau taxon, il ne serait pas prudent de se fier aux figures découvertes dans la littérature pour comparer ce taxon aux espèces proches d'après ces caractères labiaux. Seul l'examen de paratypes permettrait d'établir s'il existe vraiment des différences de forme de la région labiale, ou si les différences observées sur les figures sont dues à la licence artistique des dessinateurs.

En raison de leur ambiguïté, ces petites variations de l'aspect de la région labiale ne seront pas utilisées pour les identifications spécifiques, excepté pour *H. angularis*. Cette espèce est dite différer de toutes les espèces du genre par sa région labiale nettement détachée

et anguleuse. De fait, l'illustration qui accompagne la description de H. angularis est très caractéristique (Mulk & Siddiqi, 1982).

3.3.2.3. Disque labial

Le disque labial est la partie de la région labiale qui entoure l'ouverture orale et s'étend postérieurement jusqu'à la première annélation transversale. Cette structure est bien visible en vue de face examinée au microscope électronique à balayage (Annexe 4, à la fin de l'ouvrage). Jusqu'à présent, il existe peu de telles vues chez le genre Helicotylenchus dans la littérature disponible. Il semble que l'aspect typique, observé chez plusieurs espèces du genre, soit une structure ovoïde, sans aucune marque ou striation, limitée par le premier anneau labial, lui aussi non orné (H. hydrophilus, Fig. 3.3.2.3,A; également H. nannus, voir Annexe 4). Chez H. multicinctus le premier anneau labial est divisé en deux secteurs latéraux étroits et quatre secteurs sub-médians, dorsaux et ventraux, plus larges (Fig. 3.3.2.3,B).

Chez une population d'une espèce d'Helicotylenchus qui est peut-être nouvelle, le disque labial très en relief débordé du reste de la région labiale. Le premier anneau comporte six secteurs nettement marqués et bien visibles au microscope à balayage (Baldwin, comm. pers., et Fig. 3.3.2.3,C).

Chez H. nannus (= H. dihystrera), l'aspect du disque labial et de la région environnante est remarquablement constant (Annexe 4). La variabilité spécifique de la vue de face est inconnue dans le reste du genre, mais il est probable que des vues au microscope à balayage pourront caractériser les espèces telles H. multicinctus qui s'écartent de ce qui semble être le type commun (H. dihystrera/H. hydrophilus).

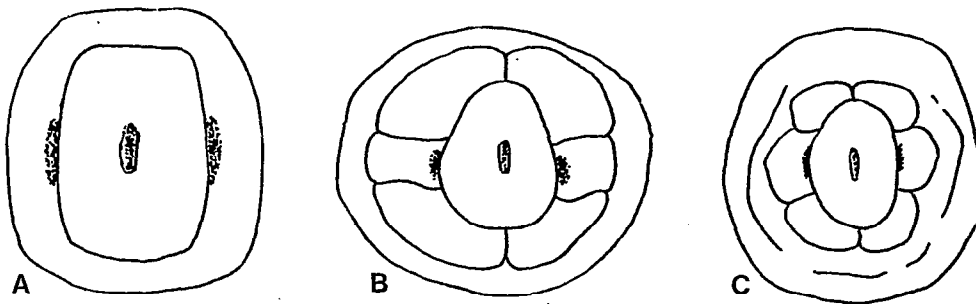


Fig. 3.3.2.3. - Disques labiaux. Fac-simile de vues de face prises au microscope électronique à balayage. A: H. hydrophilus (Fig. 8,B dans Sher & Bell, 1975). B: H. multicinctus (Fig. 1,B dans Vovlas, 1984). C: Helicotylenchus sp. (collection U.C. Riverside, photo A. Bell).

Le disque labial ne fait généralement pas saillie au dessus du premier anneau labial, et ne peut donc être observé en vue latérale examinée au microscope optique. Pour cette raison, le disque labial a été dit être absent chez la plupart des espèces décrites avant l'avènement du microscope à balayage. Neuf espèces ont été décrites avec un disque

labial "présent". Chez sept d'entre elles (H. australis, H. belli, H. clarkei, H. conicephalus, H. goodi, H. krugi et H. labiodiscinus), la région labiale ne comporte qu'un seul anneau tout à fait antérieur. Cet anneau, qui entoure le véritable disque labial, fait saillie par rapport au reste de la région labiale qui, elle, se présente comme un simple tronc de cône non orné. Ceci confère à l'extrémité antérieure des sept espèces en question un aspect très caractéristique qui peut servir à les identifier (Fig. 3.3.2.2, G-H). Il est cependant nécessaire de corriger la terminologie habituelle et dire "disque labial visible en vue latérale" au lieu de "disque labial présent".

Les deux dernières espèces décrites avec un disque labial "présent" sont H. phalerus et H. variabilis. Chez H. phalerus, la région labiale comporte quatre à cinq anneaux nettement marqués. Chez certains paratypes, le premier anneau, celui qui porte le disque labial, est encore mieux marqué et détaché des autres (Fig. 3.3.2.2, F). Un aspect semblable a été observé chez quelques spécimens de H. pseudorobustus, par exemple dans une population prélevée sur Poa sp. au Maryland. H. phalerus est accepté ici comme synonyme mineur de H. pseudorobustus. H. variabilis a en fait une extrémité antérieure aplatie à disque labial non visible en vue latérale. Le caractère "disque labial visible" ne peut être utilisé dans ces deux cas.

En résumé, le disque labial peut servir à identifier quelques espèces à région labiale non annelée et disque proéminent. Les vues de face au microscope à balayage permettront sans doute d'identifier quelques autres espèces avec un premier anneau divisé en secteurs.

3.3.2.4. Annélation de la région labiale

L'annélation de la région labiale est utilisée dans environ un tiers des diagnoses spécifiques chez Helicotylenchus. Certaines utilisent la présence ou l'absence d'anneaux, d'autres l'aspect plus ou moins grossier ou plus ou moins visible de l'annélation. Le nombre d'anneaux, lorsqu'ils sont visibles, est aussi utilisé. H. canadensis est différencié de H. digonicus par la présence de quatre, contre trois ou quatre, anneaux labiaux; H. flatus est dit différer de H. tropicus par la présence de cinq, contre trois ou quatre, anneaux labiaux.

Les diagnoses qui utilisent l'absence ou le caractère indistinct de l'annélation labiale sont suspectes. Chez certains spécimens de H. dihystra les anneaux labiaux sont invisibles avec un microscope conventionnel mais ils peuvent être observés avec un microscope équipé d'un dispositif d'interférence de Nomarski. D'autres spécimens de la même espèce ont une région labiale faiblement ou fortement annelée (Fig. 3.3.2.2, I-J). Ces différents aspects sont souvent présents chez divers spécimens du même échantillon et parfois chez le même spécimen (Fig. 3.3.2.2, K). Ce caractère est également variable chez H. pseudorobustus et n'a pu être utilisé pour différencier cette espèce. Il n'a apparemment aucune valeur diagnostique.

Le nombre d'anneaux labiaux est relativement plus valide. Chez H. dihystra il y a généralement quatre anneaux mais il est souvent possible d'observer trois ou cinq anneaux, très rarement six. Lorsque les anneaux sont indistincts, ils sont bien sûr difficiles à compter avec exactitude.

Une variabilité équivalente a été rapportée chez d'autres espèces. La moitié des spécimens de la population-type de H. crassatus a quatre anneaux labiaux, 15% ont trois anneaux, 15% ont trois anneaux d'un côté et quatre de l'autre, 3% ont cinq anneaux et l'annelation est indistincte dans le reste de l'échantillon (Anderson, 1974a).

La plupart des espèces de Helicotylenchus ont, comme H. dihystra et H. crassatus, de trois à cinq anneaux labiaux. De petites différences à l'intérieur de cette fourchette ne devraient pas être utilisées pour séparer des espèces.

Deux autres espèces du genre, H. sharafati et H. delhiensis sont dites n'avoir que deux ou trois anneaux labiaux. H. densibullatus a trois, rarement deux ou quatre anneaux. A l'opposé, H. apiculus, H. oscephalus, H. paracanalisis et H. solani ont été décrits avec six anneaux ou plus. L'annelation labiale pourra être utilisée dans ces rares cas qui s'écartent de la norme.

3.3.3. Le champ latéral

3.3.3.1. Largeur du champ latéral

Anderson (1974b) différencie H. cornurus de H. californicus par la largeur du champ latéral, 6-7 contre 4,5 μm . Anderson (1978) utilise à nouveau ce caractère pour comparer H. urobelus à H. californicus (moins de un cinquième du diamètre du corps contre plus de un cinquième). Sher (1966) n'a pas indiqué la largeur du champ latéral dans la description originale de H. californicus. Anderson (1974b, 1978) n'a pas précisé comment il a obtenu cette valeur. Ses conclusions sont donc inutilisables.

En fait, la largeur du champ latéral s'est révélée être très variable dans les populations de H. pseudorobustus étudiées ici dont les valeurs moyennes vont de 4,4 à 6,8 μm . A cause de cette grande variabilité, ce caractère ne peut être utilisé pour l'identification des espèces.

H. abunaamai est dit différer de H. depressus par l'absence d'une bande interne anormalement étroite dans le champ latéral (Siddiqi, 1972b). Cette bande étroite est illustrée dans la figure 2,D de Yeates (1967) de la description originale de H. depressus mais n'est pas décrite ou commentée dans le texte correspondant. Sa valeur taxonomique est donc inconnue.

3.3.3.2. Présence de stries transverses (aréolations)

La présence de stries transverses irrégulièrement réparties le long des champs latéraux de H. areolatus est proposée comme le caractère distinctif de cette espèce. Des "aréolations" irrégulières du champ sur la région caudale sont aussi utilisées dans les diagnoses de H. africanus corrigée par Sher (1966) et de H. indenticaudatus.

Parmi 183 spécimens de H. dihystra, 72 avaient des champs latéraux sans aucune ligne transverse visible en microscopie conventionnelle (Fig. 3.3.3.2,A), 75 avaient des champs aréolés dans la région oesophagienne uniquement, et 36 montraient quelques stries irrégulièrement

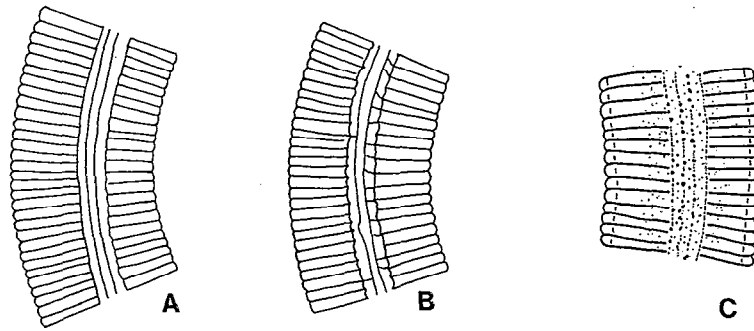


Fig. 3.3.3.2. - Aspects du champ latéral. A et B: H. dihystra (Fig 3 dans Fortuner, Merny et Roux, 1981). C: H. egyptiensis (Fig. 2,G dans Tarjan, 1964).

dispersées sur la queue ou sur le corps (Fig. 3.3.3.2,B). Chez H. pseudorobustus, observé avec un dispositif d'interférence de Nomarski, tous les spécimens avaient au moins quelques stries dans la région oesophagienne. Dans certaines populations, un certain nombre d'individus avaient également des stries transverses irrégulières sur le reste du corps. Pour d'autres populations de cette espèce, les champs ne présentaient aucune strie postérieurement à la région oesophagienne.

Il semble que l'observation de stries transverses dans le champ latéral dépende du type de microscope utilisé. Ces très fins détails sont plus visibles avec un microscope équipé d'un dispositif d'interférence. Il est probable que la fixation des spécimens joue aussi un rôle dans l'aspect plus ou moins marqué des stries. Il existe de plus une certaine variabilité de ce caractère entre diverses populations de la même espèce. Il ne devrait pas être utilisé pour la caractérisation des espèces.

3.3.3.3. Champs latéraux pointillés

H. egyptiensis a été décrit par Tarjan (1964) et caractérisé par la présence de points sous-cuticulaires réfractifs, visibles surtout sous les lignes internes du champ latéral (Fig. 3.3.3.2,C). Sher (1966), redécrivant cette espèce à partir de paratypes, considéra que ces pointillés étaient des artéfacts probablement dus à des impuretés dans le fixateur ou dans la glycérine utilisés pour le montage des spécimens. Ce caractère ne doit pas être retenu.

3.3.3.4. Champs latéraux crénelés

H. belurensis est différencié de H. microcephalus par les lignes externes des champs latéraux, crénelées chez la première espèce. Ce caractère est très variable chez H. dihystra et H. pseudorobustus. Certaines des populations étudiées comportaient quelques individus à lignes externes crénelées, tandis que ces lignes étaient droites chez le reste des spécimens. Il n'est pas rare d'observer des indi-

vidus dont les lignes externes sont crénelées seulement sur une partie du champ latéral (Fig. 3.3.3.2,A). En fait, il est probable que la position du spécimen sur sa lame de montage détermine l'aspect de ce caractère. Si le nématode est légèrement tordu, le bombement des anneaux du corps devient visible à l'endroit où ils touchent le champ latéral, produisant l'aspect crénelé des lignes externes.

Ce caractère ne doit pas être retenu pour l'identification.

3.3.3.5. Fusion des lignes internes du champ latéral sur la queue.

La diagnose d'un certain nombre d'espèces utilise les lignes internes, fusionnées ou non à l'extrémité caudale du champ.

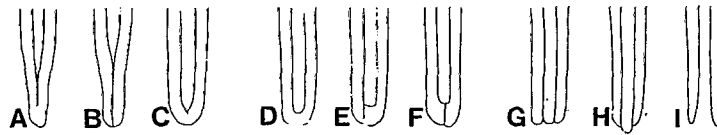


Fig. 3.3.3.5. - Fusion des lignes internes du champ latéral sur la queue. A-B: fusion en Y; C: fusion en V; D: fusion en U; E-F: fusion en μ ; G,H: fusion en m; I: champ latéral ouvert.

Chez H. dihystra, les lignes internes se rejoignent en formant un "Y" ou, si la branche commune est très réduite ou absente, un "V". Chez H. pseudorobustus, ce caractère est très variable. Tantôt l'extrémité postérieure des lignes internes forme un "U" parfois doté d'une petite queue, comme dans la lettre grecque mu (μ). Tantôt le U touche les lignes externes et l'ensemble de l'extrémité du champ prend alors l'aspect de la lettre "m" pourvue d'une jambe supplémentaire. Dans certaines populations il existe des champs en V ou en Y comme ceux de H. dihystra. Il semble donc que ce caractère soit constant chez certaines espèces telles H. dihystra mais variable chez d'autres telles H. pseudorobustus. Si l'on tient compte de cette variabilité, ce caractère peut être utilisé avec précautions pour l'identification.

Dans certaines espèces telles H. amplius, les quatre lignes du champ latéral restent individualisées jusqu'à son extrémité et le champ est dit ouvert. Un champ ouvert a parfois été observé chez H. pseudorobustus (Fig. 6,B dans Anderson, 1974b).

Le champ latéral est parfois dit se poursuivre jusqu'à l'extrémité de la queue (H. indenticaudatus) ou même faire le tour de cet organe (H. indentatus). Cet aspect très spécial est accepté ici mais devrait être confirmé par une étude au microscope électronique à balayage.

Quelques espèces à lignes internes en Y ont été différenciées par la longueur relative de la branche commune (H. dihysteroides). Cette longueur est très variable chez H. dihystra où certains spécimens ont des lignes fusionnées dès le niveau de la phasme, d'autres ont des lignes qui restent individualisées jusqu'à la courte jonction

en V (comparer par exemple Fig. 2.1.5,k et i). Cette variabilité rend ce caractère inutilisable.

En conclusion, seules les jonctions en Y ou V opposées aux jonctions en U, μ ou m peuvent être utilisées pour les identifications spécifiques à condition de tenir compte de la variabilité du caractère ainsi défini chez certaines espèces.

3.3.4. La queue

3.3.4.1. Forme de la queue

La forme de la queue est le critère le plus fréquemment utilisé dans les diagnoses du genre Helicotylenchus. Chaque auteur a essayé de décrire la forme de la nouvelle espèce qu'il proposait comme étant unique et distinctive. La grande variété des termes employés pour décrire les queues masque parfois les similarités réelles de cet appendice dans des échantillons prétendument distincts. On peut dire sans exagération que certaines diagnoses utilisent des différences de vocabulaire plus que de morphologie pour caractériser les espèces auxquelles elles se rapportent. Par exemple H. indenticaudatus est différencié de H. crenacauda par la forme de la queue. La première est dite avoir une entaille bien marquée, la seconde est décrite comme indentée, mais en fait les deux queues sont remarquablement semblables. La même remarque s'applique à H. jammuensis dont la queue est décrite comme dorsalement convexe avec une extrémité hémisphérique et à l'espèce proche H. minzi avec une queue dite plus courbée dorsalement, à extrémité irrégulièrement hémisphérique.

En fait, il semble que la plupart des détails donnés comme caractéristiques de telle ou telle espèce soient explicables par la variabilité intraspécifique. Si l'on omet ces détails, il devient possible de réduire l'immense variété des formes de queues aux quatre types suivants (Fig. 3.3.4.1,a):

1. Queues droites, symétriques par rapport à leur axe, à extrémité arrondie. Exemple: H. retusus.
2. Queues plus courbées dorsalement, asymétriques, à extrémité arrondie. Exemple: H. multicinctus.
3. Queues plus courbées dorsalement, asymétriques, à contours dorsaux et ventraux joints à angle droit. Exemple: H. dihytera (Fig. 1,B dans Sher, 1966).
4. Queues semblables aux queues No. 3 mais avec un procès terminal. Exemple: H. pseudorobustus (procès à extrémité arrondie) et H. erythrinae (procès à extrémité pointue).

Certaines espèces ont une queue de forme constante; les queues de H. pseudorobustus sont toujours de type 4, celles de H. retusus toujours de type 1. D'autres sont très variable; H. dihytera est souvent décrit avec une queue de type 3 mais en fait des spécimens de type 2 ou 4 sont fréquents chez cette espèce (Fig. 2.1.5; 2.3.3; 2.4.2,b).

A l'intérieur de chaque catégorie, il existe des formes un peu particulières qui peuvent, lorsqu'elles sont spécifiquement constantes, aider à l'identification de certains taxa. Par exemple, H. concavus à queue de type 1, a souvent une petite concavité dorsale (Fig. 3.3.4.1,a:C), H. crenacauda, à queue de type 4, a un procès terminal très nettement séparé de l'appendice caudal par une indentation (Fig. 3.3.4.1,a:M).

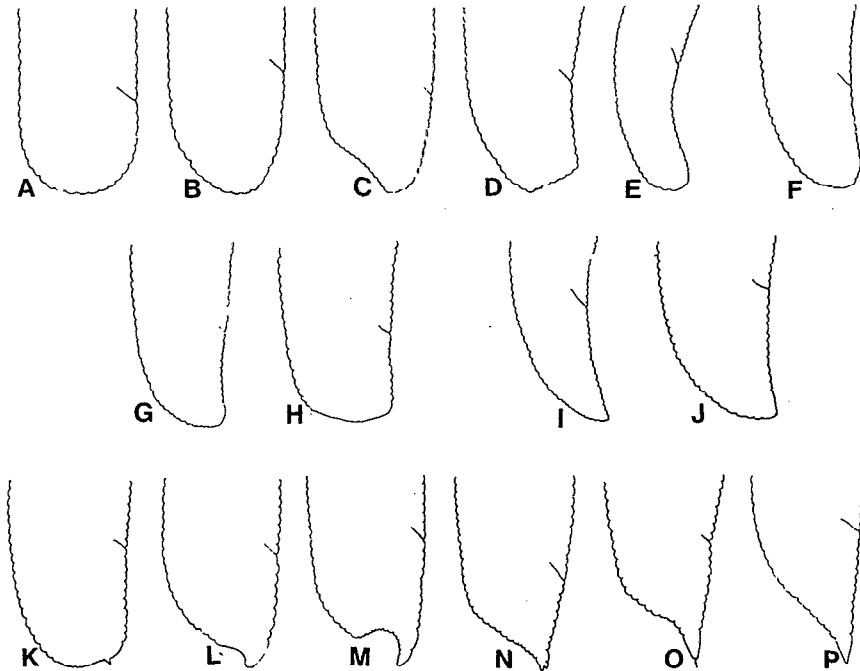


Fig. 3.3.4.1,a - Formes de la queue. A-C: type 1, queues symétriques, arrondies. D-H: type 2, queues plus courbées dorsalement, arrondies. I-J: type 3, queues dont les contours dorsaux et ventraux se joignent à angle droit. K-P: type 4, queues à procès terminal (Fig. 1,F dans Fortuner 1984b).

D'autres détails sont très variables et sont difficilement utilisables. Certaines descriptions spécifiques emploient la longueur du procès caudal mesurée, non en micromètres, mais en nombre d'anneaux caudaux. Il est difficile de mesurer cette longueur car la jonction du procès au reste de la queue apparaît souvent en vue latérale comme une courbe en S. La frontière queue-procès est donc difficile à discerner. La mesure de cette longueur en nombre d'anneaux caudaux introduit une incertitude supplémentaire car la largeur de ces anneaux est elle-même variable. Il est souvent impossible de se fier à ce caractère car, non seulement il est difficile à mesurer, mais il apparaît aussi intrinsèquement variable. Certains spécimens de H. dihytera n'ont pas de procès du tout, d'autres ont un court procès, d'autres enfin ont un long procès caudal. Il y a toujours un procès chez H. pseudorobustus mais sa longueur varie de 1 à 4 μm . La longueur du procès caudal peut à la rigueur être utilisée dans quelques cas particuliers si la variabilité spécifique a été évaluée soigneusement.

Dans le cas général, cette forte variabilité devrait interdire l'emploi de ce caractère qui pourtant apparaît à la première ligne des clefs de Sher (1966) et Siddiqi (1972b).

Il semble que les queues à procès terminal (type 4) soient plus ancestrales que les queues courtes hémisphéroïdes. Les juvéniles de deuxième stade de *H. multicinctus* ont un procès qui disparaît chez les autres stades de cette espèce (Zuckerman & Strich-Harari, 1964). D'autre part, il est probable que les *Helicotylenchus*, comme tous les hoplolaimides, résultent de l'évolution de formes ancestrales ressemblant aux tylenchorhynchides actuels, à queues allongées, conoïdes ou cylindroïdes. Il semble que, chez *Helicotylenchus*, le raccourcissement de la queue se fasse de façon asymétrique.

Les formes ancestrales ont pu ressembler à *H. martini* (Fig. 3.3.4.1,b: A), à queue longue ($c' = 2$), conoïde et symétrique. Le raccourcissement a sans doute affecté en premier lieu le côté dorsal qui s'est creusé d'une dépression (*H. depressus*: B). Cette dépression a délimité peu à peu un appendice terminal asymétrique, d'abord épais (*H. abunaamai*: C) puis plus mince (*H. pseudorobustus*: D). Cet appendice a régressé et disparu (*H. dihystra*: E-F) et la queue a retrouvé son extrémité arrondie. L'asymétrie a persisté encore un peu (*H. multicinctus*: G) puis a disparu dans les formes les plus dérivées, dont les

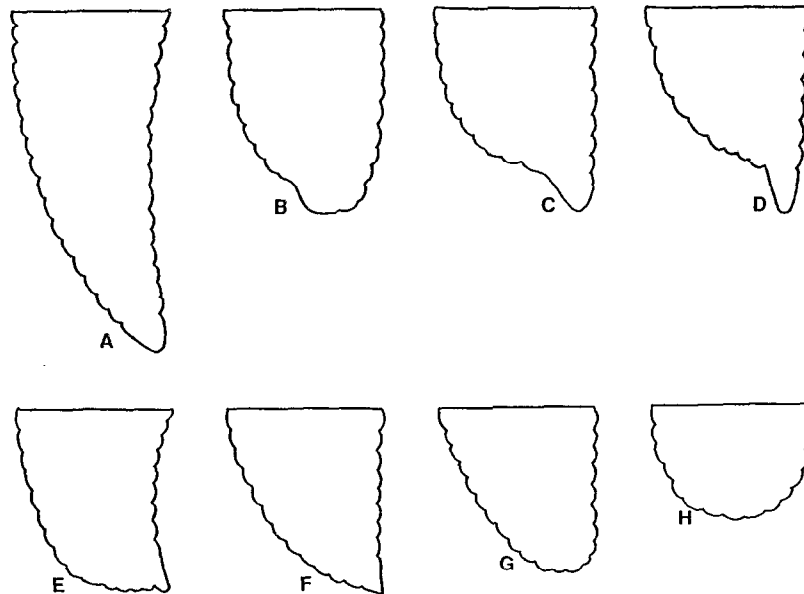


Fig. 3.3.4.1,b - Représentation schématique de l'évolution hypothétique de la queue chez *Helicotylenchus*. A: forme ancestrale; H: forme la plus dérivée; B-G: formes intermédiaires, voir texte.

queues conoïdes et symétriques ressemblent à celles des formes ancestrales mais dont la longueur est beaucoup plus faible (H. retusus: H).

Il est difficile de mettre cette évolution de la queue des Helicotylenchus en rapport avec les caractéristiques de l'environnement de ces nématodes. Parmi les nématodes du sol, on trouve toutes sortes de queues, allongées ou courtes, cylindroïdes, conoïdes ou arrondies, parfois presque totalement absentes. Il est vrai que les formes les mieux adaptées au phytoparasitisme semblent avoir les queues les plus courtes (heteroderides), mais, parmi les groupes chez lesquels l'appendice caudal semble être en voie de régression, on observe soit des régressions asymétriques semblables à celle décrite ici (Xiphinema par exemple), soit des régressions symétriques comme chez Dolichodorus et Hoplolaimus. En définitive il semble que la façon dont s'effectue le raccourcissement de la queue chez les nématodes phytoparasites n'ait aucune signification biologique.

La présence de mucrons sur le procès caudal (Fig. 3.3.4.1,a:0) a été considérée comme diagnostique chez quelques espèces comme H. mucronatus, H. paradihysteroides, H. pseudopaxilli, H. amplius. De tels mucrons ont été observés sur les procès caudaux de quelques spécimens de H. pseudorobustus, espèce où ces structures sont généralement absentes. Il n'est pas impossible que ces mucrons soient en fait des artéfacts. Ils ne devraient pas être utilisés pour l'identification.

En résumé, la forme de la queue peut servir à l'identification des espèces si l'on s'en tient aux quatre types définis ci-dessus et si l'on tient compte de la grande variabilité de ce caractère.

3.3.4.2. Longueur de la queue; rapport c

La longueur de la queue n'a pas été utilisée dans les diagnoses de Helicotylenchus, si ce n'est en temps que dénominateur du rapport c, longueur du corps/longueur de la queue.

Ce rapport veut donner une idée de l'importance relative de la queue. Helicotylenchus et les hoplolaimides en général ont une queue courte, à rapport c élevé. A l'intérieur du genre, c n'est pas très descriptif car il est difficile d'imaginer, à la seule lecture de sa valeur, l'aspect de deux espèces ayant par exemple des queues, l'une trente fois, l'autre quarante fois plus courtes que le corps.

Longueur du corps et longueur de la queue sont en général assez fortement corrélées comme le montre le Tableau 3.3.4.2. Cependant les coefficients de variabilité des rapports c ne sont jamais nettement plus faibles que ceux des longueurs qui les constituent. La droite de régression passe toujours loin de l'origine.

Puisque le rapport c n'apporte pas grande information sur la morphologie des espèces et puisqu'il ne diminue pas la variabilité des longueurs qui le constituent, il serait préférable de le remplacer dans les diagnoses par la valeur propre en micromètres de la longueur de la queue. Cette mesure est malheureusement rarement incluse dans les descriptions spécifiques.

Tableau 3.3.4.2.

Validité du rapport c = longueur du corps/longueur de la queue.

Populations: voir 2.5.2. et 2.4.1. Corrélations significatives à 95% (*)ou 99% (**).

Espèce, population	Coeff. n	Coeff. corr.	Coeff. variation			Ligne régres.		Rapport c
			long.	queue	c	pente	ordonnée	
<u>H. pseudorobustus</u>								
P	20	0,594**	7,58	10,65	9,02	20,3	441	48,2
Pa	24	0,604**	9,36	10,61	9,05	21,9	362	41,4
Pb	28	0,355	9,03	7,66	9,47	18,1	430	43,5
Pc	16	0,272	4,87	14,43	17,25	4,1	650	46,2
Pd	15	0,714**	4,72	13,18	10,71	10,0	510	39,6
Pf	27	0,449*	6,54	10,01	9,09	11,3	486	38,6
Pg	25	0,466*	8,76	11,69	11,45	14,4	475	41,6
Ph	17	0,408	6,95	9,17	8,70	11,2	451	36,4
Pi	16	0,615*	8,80	17,39	14,46	12,3	484	40,2
Pj	30	0,542**	6,51	7,46	6,85	16,7	368	35,4
Pk	30	0,414*	5,12	8,06	7,70	9,1	487	34,7
Pl	24	0,439*	7,13	9,95	10,75	12,5	513	40,0
M	5	0,226	5,99	12,49	11,05	4,6	624	42,5
PHA	9	0,606	5,67	9,08	7,57	13,9	425	37,0
B	14	0,144	5,67	13,26	13,55	2,3	685	37,7
<u>H. dihystrera</u>								
D	21	0,313	7,23	8,95	9,80	10,1	511	40,2
F	22	0,188	5,64	8,46	8,79	4,3	578	34,8
N	21	0,436*	4,67	9,79	10,03	7,8	528	37,8
Da	19	0,513*	9,00	18,34	16,25	11,4	440	46,2
Db	20	0,657**	7,79	9,71	7,79	25,7	305	49,0
Dc	17	0,679**	5,88	10,01	6,99	17,7	368	44,6
Dd	16	0,491	5,55	11,72	10,71	9,3	533	40,6
De	17	0,307	6,58	10,16	10,39	7,8	542	39,5
Df	19	0,212	5,11	11,42	13,47	3,9	565	41,7
Dg	17	0,479	7,15	10,01	10,18	13,9	445	41,0
Dh	18	0,760**	6,09	13,17	9,65	13,5	388	38,8
Di	16	-0,090	5,79	10,55	13,11	-1,7	615	36,0
Dj	16	0,731**	6,95	12,07	8,08	19,2	403	45,9
Dk	15	0,553*	6,59	9,25	7,80	14,8	402	37,9
Ds1	42	0,395**	3,72	9,60	8,65	4,9	569	32,3
Ds2	20	0,458*	3,17	8,50	8,39	5,6	557	32,9
Dha	20	0,612**	7,73	10,71	8,07	18,7	350	42,6
Dhb	20	0,522*	5,68	8,67	7,58	15,0	451	44,2
Dhc	20	0,635**	6,82	9,49	7,42	19,2	332	42,3
Dhd	20	0,416	7,19	9,54	9,50	13,8	468	44,3
Dhe	20	0,752**	6,63	10,75	7,01	20,0	394	43,5
Dhf	20	0,806**	8,62	9,01	5,67	32,9	171	42,7
Dhg	20	0,590**	6,77	6,86	6,10	24,8	271	42,7
Dhh	20	0,589**	7,40	9,20	8,12	19,3	323	41,0
Dhi	20	0,303	7,96	10,97	10,70	9,2	488	42,1
Dhj	20	0,719**	5,17	8,86	6,53	18,3	372	43,8

Chez H. dihystra, les queues dans les sous-populations élevées sur différents hôtes, varient en valeurs moyennes de 14,6 à 17,6 μm , soit une variabilité de 3 μm . Cette variabilité atteint 4 μm parmi les populations naturelles de cette espèce. Les queues des populations naturelles de H. pseudorobustus varient elles-aussi d'environ 3 μm . Dans le genre Helicotylenchus les longueurs moyennes de queues vont de 8 μm (H. brevis chez van de Berg, 1976) à 30 μm (H. rohtangus) soit une étendue de 22 μm .

Le rapport c varie de 41 à 44,3 chez les sous-populations de H. dihystra élevées sur différentes hôtes et de 34,2 à 49 (15 points) chez les populations naturelles de cette espèce. La variabilité est aussi de 14 points chez les populations naturelles de H. pseudorobustus. Le rapport c varie de 19 (H. persici) à 90 (H. persici) dans le genre Helicotylenchus, soit une étendue de 71 points.

3.3.4.3. Le rapport c'

La longueur de la queue est également utilisée dans les diagnoses en temps que constituant du rapport c', longueur de la queue/diamètre maximum de la queue. Ce diamètre est mesuré à la naissance de l'appendice caudal, repérée par la présence de l'anus. Le diamètre caudal est d'ailleurs souvent appelé diamètre au niveau de l'anus. De la même façon que le rapport a donnait une idée de l'aspect général du corps du nématode, le rapport c' traduit l'aspect de la queue. Des queues longues et minces, filiformes, auront un c' élevé, des queues courtes et épaisses auront un faible c'. Les hoplolaimides ont en général des c' inférieurs à deux, ce qui indique que leurs queues sont moins de deux fois plus longues que larges.

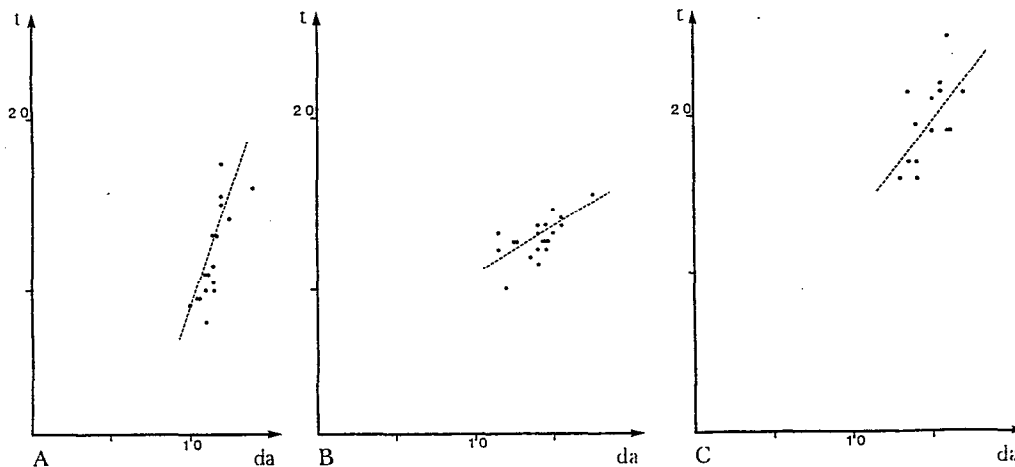


Fig. 3.3.4.3. - Points représentatifs du rapport c' et lignes de régressions. A: H. morasii; B: échantillon Db (H. dihystra sur bananier, Iles Canaries); C: échantillon B (H. bradyi). t = longueur de la queue, da = diamètre de la queue (Fig. 2 dans Fortuner, 1984a).

Tableau 3.3.4.3.

Validité du rapport c' = longueur de la queue/diamètre de la queue.

Populations: voir 2.5.2. et 2.4.1. Corrélations significatives à 95% (*) ou 99% (**).

Espèce (population)	n	Coeff. corr.	Coeff. variation			Ligne régres.		Rapport c
			long.	diam.	c'	pente	ordonnée	
<u>H. pseudorobustus</u>								
P	20	0,103	10,65	11,33	14,18	0,10	14,4	1,04
Pa	24	0,676**	10,61	8,54	7,84	0,97	3,0	1,17
Pb	28	0,301	7,66	8,46	9,08	0,29	12,4	1,07
Pc	16	0,018	14,43	7,26	16,30	0,04	15,3	1,13
Pd	15	0,283	13,18	6,44	12,89	0,68	7,4	1,18
Pf	27	0,487**	10,01	6,56	8,76	0,91	4,6	1,23
Pg	25	-0,156	11,69	11,88	17,54	-0,19	20,4	1,27
Ph	17	0,696**	9,17	5,68	6,57	1,39	-2,2	1,24
Pi	16	0,392	17,39	8,52	15,91	0,92	3,5	1,15
Pj	30	0,333	7,46	6,88	8,39	0,53	12,6	1,47
Pk	30	0,328	8,06	7,39	8,79	0,47	12,3	1,31
Pl	24	0,141	9,95	6,27	10,97	0,26	14,7	1,15
M	5	0,647	12,49	3,52	10,43	3,00	-21,5	1,31
PHA	9	0,485	9,08	4,51	7,92	1,23	0,4	1,26
B	14	0,610*	13,26	8,08	10,58	1,32	-0,03	1,32
<u>H. dihystrera</u>								
D	21	0,719**	8,95	7,42	6,37	1,04	2,3	1,21
F	22	0,298	8,46	13,09	13,75	0,24	15,4	1,27
N	21	0,169	9,79	8,47	11,92	0,24	14,3	1,25
Da	19	0,298	18,34	7,49	18,00	0,80	3,5	1,10
Db	20	0,652**	9,71	10,50	9,39	0,56	5,2	0,95
Dc	17	0,589*	10,01	10,02	9,11	0,61	5,7	1,05
Dd	16	0,091	11,72	4,71	12,14	0,27	13,4	1,23
De	17	0,264	10,16	7,85	11,57	0,43	11,4	1,27
Df	19	0,084	11,42	4,28	11,98	0,26	11,8	1,16
Dg	17	0,327	10,01	7,82	10,70	0,50	9,7	1,21
Dh	18	0,223	13,17	8,20	13,26	0,43	10,0	1,22
Di	16	-0,114	10,55	5,20	11,96	-0,28	20,3	1,24
Dj	16	0,410	12,07	7,91	11,25	0,65	5,7	1,04
Dk	15	0,558*	9,25	5,72	7,67	1,10	1,4	1,20
Ds1	42	0,528**	9,60	4,88	8,17	1,59	-2,7	1,40
Ds2	20	0,386	8,50	3,96	8,01	1,14	3,5	1,38
Dha	20	0,499*	10,71	7,16	9,31	0,84	3,8	1,13
Dhb	20	0,529*	8,67	6,41	7,36	0,80	4,4	1,12
Dhc	20	0,511*	9,49	4,95	8,02	1,14	0,3	1,16
Dhd	20	0,298	9,54	7,58	10,13	0,42	9,7	1,13
Dhe	20	0,261	10,75	4,43	10,67	0,75	6,2	1,19
Dhf	20	0,525*	9,01	6,65	7,87	0,86	5,1	1,21
Dhg	20	0,297	6,86	6,74	8,05	0,34	10,6	1,14
Dhh	20	0,537*	9,20	5,44	7,88	1,05	1,4	1,16
Dhi	20	0,601**	10,97	7,28	8,82	1,04	1,4	1,15
Dhj	20	0,574**	8,86	5,12	7,20	1,10	0,1	1,11

Les mesures qui constituent le rapport c' , longueur et diamètre de la queue, ne sont en général que faiblement corrélées, comme le montre le Tableau 3.3.4.3. Même lorsque la corrélation est hautement significative, il arrive que la droite de régression passe loin de l'origine (Fig. 3.3.4.3, A-B). Dans l'échantillon B (H. bradys, Fig. 3.3.4.3, C), la corrélation est significative et la droite de régression passe par l'origine. La valeur moyenne du rapport c' est alors égale à la pente de cette droite. Le coefficient de variabilité du rapport c' n'est jamais plus petit que celui des longueurs qui le constituent.

Le rapport c' est formé à partir de grandeurs peu corrélées entre elles et il ne réduit pas leur variabilité. Son seul intérêt est de donner une bonne idée de l'aspect général de la queue. Dans le genre Helicotylenchus, il varie en valeurs spécifiques moyennes de 0,5 à 2,2. Sa variabilité intraspécifique peut être estimée à 0,5.

Trois variables, la longueur caudale proprement dite et les rapports c et c' , décrivent donc les dimensions de la queue. Leur emploi simultané donnerait un trop grand poids à ce caractère. Il serait préférable de n'utiliser que la longueur caudale, mais cette mesure est inconnue dans la majorité des espèces. Le rapport c utilise la longueur du corps qui apparaît déjà en temps que telle et comme constituant du rapport a . Il est donc recommandé de n'employer que le rapport c' en dépit de ses défauts.

3.3.4.4. Nombre d'anneaux caudaux ventraux

Le nombre d'anneaux de la queue, comptés ventralement entre l'anus et l'extrémité caudale, est utilisé dans un cinquième des diagnoses. Chez H. dihystra, ce caractère est assez variable avec des coefficients de variabilité de 12 à 26% selon les populations. Le nombre moyen d'anneaux varie de 6 à 14 chez cette espèce, de 7 à 12 chez H. pseudorobustus. La variabilité intraspécifique peut donc être estimée à 8 anneaux. Dans le genre, les valeurs moyennes pour ce caractère vont de 5 (H. astriatus) à 24 (H. teleductus) soit 19 anneaux. Il est possible d'utiliser ce caractère pour aider à différencier quelques espèces mais sa grande variabilité lui enlève toute valeur dans la majorité des cas.

3.3.4.5. Aspect de l'annélation caudale

Quelques espèces de Helicotylenchus ont été caractérisées par l'aspect de leur annélation caudale. Chez H. bihari, les anneaux de l'extrémité de la queue sont plus petits que ceux du corps. L'annélation terminale de H. labiodiscinus est dite "grossière". H. krugeri est différencié par la présence d'une section non annelée dans la partie ventro-postérieure de la queue.

Les spécimens de H. dihystra étudiés ici ont soit des anneaux terminaux de même taille que les autres anneaux, soit des anneaux plus étroits ou plus larges. Une section non annelée est généralement présente dans la partie ventro-postérieure de la queue mais l'annélation continue jusqu'à l'extrémité caudale chez certains spécimens. Une variabilité similaire a été observée chez H. pseudorobustus.

L'aspect de l'annélation caudale ne devrait pas être utilisé pour l'identification.

3.3.4.6. Epaisseur de la cuticule caudale

Un dernier caractère lié à la queue a été récemment introduit quand H. obtusicaudatus a été différencié de H. indicus par l'épaisseur de la cuticule au niveau de la queue, plus mince chez la première espèce. La variabilité de ce caractère est inconnue et il n'a jamais été consigné dans les descriptions spécifiques de Helicotylenchus. Il ne pourra être utilisé dans ces conditions.

3.4. SYSTEME NERVEUX ET SENSORIEL

3.4.1. Les phasmides

3.4.1.1. Position des phasmides par rapport à l'anūs

Depuis l'étude de Sher (1966), la position des phasmides est mesurée en anneaux du corps à partir du niveau de l'anūs. Bien qu'il y ait deux phasmides, droite et gauche, la position d'un seul de ces organes est généralement enregistrée pour chaque spécimen. Ce caractère est très utilisé pour les diagnostics. De faibles différences de position sont souvent proposées comme diagnostiques. H. agricola est dit différer de H. dihytera par ses phasmides de 4-7 contre 5-11 anneaux antérieures à l'anūs (mesures de Elmiligy, 1970, et Sher, 1966, respectivement).

Dans la présente étude, pour éviter de devoir préciser si les phasmides sont antérieures ou postérieures à l'anūs, leur position est enregistrée en donnant arbitrairement la valeur 20 à l'anneau qui porte l'anūs. Une phasmide cinq anneaux antérieure à l'anūs sera notée 25, une autre trois anneaux postérieure à l'anūs sera notée 17.

Chez les populations de H. dihytera étudiées ici, les coefficients de variabilité de ce caractère sont toujours élevés, de 5 à 15%. Chez H. pseudorobustus ces coefficients vont de 5 à 11%. En valeurs moyennes, les phasmides se trouvent de 3 à 13 anneaux antérieures à l'anūs chez H. dihytera (23 à 33 selon le système utilisé ici), de 2 à 8 anneaux antérieurs (22 à 28) chez H. pseudorobustus.

Cette forte variabilité de la position des phasmides a été notée par d'autres auteurs. Anderson (1974a) remarque que chez H. crassatus il existe parfois une différence de position entre les phasmides droite et gauche du même individu, qui peut aller jusqu'à quatre anneaux.

En raison de cette grande variabilité, seules des différences de plus de six anneaux en valeurs moyennes devraient être acceptées comme taxonomiquement valides. Parmi les espèces du genre, la position moyenne des phasmides varie de 7 anneaux postérieurs à l'anūs (13 d'après le système utilisé ici) chez H. labiodiscinus, à 15 anneaux antérieurs à l'anūs (35) chez H. orthosomaticus. En raison de cette large étendue des valeurs spécifiques moyennes (22 anneaux), et en dépit de la grande variabilité intraspécifique (6 anneaux) la position

des phasmides par rapport à l'an us peut être acceptée comme un bon caractère d'identification.

3.4.1.2. Position des phasmides par rapport aux lignes du champ latéral

H. coomansi a été différencié de H. orthosomaticus par la position de ses phasmides au milieu du champ latéral tandis qu'elles sont plus proches de la ligne interne dorsale chez la seconde espèce. Le même critère a été utilisé dans la diagnose de H. nigeriensis.

Les phasmides de H. dihytera sont en général situées au centre du champ latéral, mais elles sont plus proches de l'une ou l'autre des lignes internes chez de nombreux spécimens. Chez H. pseudorobustus, les phasmides sont soit au centre du champ latéral (Fig. 2.6.3,0), soit plus proches de la ligne interne ventrale (Fig. 2.6.3,N). Elmiligy (1970) observa une variabilité semblable chez H. mangifere-nensis. Sher (1966) indiqua également l'existence d'une certaine variabilité pour ce caractère chez H. labiodiscinus.

En conclusion la variabilité intraspécifique est trop grande pour que l'on puisse utiliser ce critère.

3.4.1.3. Visibilité des phasmides

H. crenatus a été différencié de H. nannus (= H. dihytera) par la présence de phasmides bien visibles, même à faible grossissement du microscope. Il est probable que cette différence de visibilité soit due à la fixation des spécimens et Sher (1966) ne tint pas compte de ce caractère lorsqu'il synonymisa ces deux espèces.

3.4.1.4. Présence d'une phasmide supplémentaire

La présence d'une phasmide supplémentaire située treize anneaux antérieurement à l'an us chez H. thornei (= H. teres) rapportée par Nandakumar et Khera (1970) est suspecte et devra être confirmée, par exemple par des vues au microscope électronique à balayage, avant de pouvoir être acceptée.

3.4.2. Les céphalides

Les céphalides antérieures et postérieures sont probablement deux commissures reliant les nerfs ventraux et dorsaux juste à l'arrière de la région labiale. Leur position a été dite être un critère taxonomique valide par Anderson (1974b). Les céphalides antérieures sont plus petites et plus difficiles à observer et c'est la position des céphalides postérieures qui est le plus souvent enregistrée. Le nombre d'anneaux du corps séparant les céphalides antérieures et postérieures a été utilisé dans la diagnose de H. conicephalus.

La position des céphalides postérieures est le plus souvent repérée par le nombre d'anneaux entre ces organes et la base de la région labiale. Il est difficile de compter ces anneaux, peu marqués dans cette région du corps, et cette méthode introduit la variabilité supplémentaire de la largeur des anneaux. Comme il n'y a aucune raison de penser que la position des céphalides soit liée à un anneau

particulier, qui serait caractéristique de chaque espèce, il serait préférable de mesurer la distance en micromètres entre l'extrémité antérieure du corps et les céphalides. Cette distance est inconnue pour la plupart des espèces, ce qui interdit l'utilisation de ce critère.

Comme c'était le cas pour les phasmides, la plus ou moins grande visibilité des céphalides est sans doute liée à la fixation des spécimens et n'a aucune valeur pour l'identification.

3.4.3. L'hémizonide

3.4.3.1. Position de l'hémizonide

L'hémizonide est une commissure hypodermique qui relie les nerfs ventraux et dorsaux. Elle a été observée chez de nombreux nématodes et est sans doute présente dans tout le phylum (Smith, 1974).

Chez Helicotylenchus, cet organe apparaît en vue latérale comme une petite lunule ventrale. Sa position peut varier de 1 à 4 anneaux chez le même individu en fonction du plan de focalisation du microscope (Anderson, 1974b). Ceci a aussi été observé chez H. pseudorobustus. En fait, la variation était telle qu'un spécimen donnait l'impression d'avoir deux hémizonides.

En raison de cette variabilité, et étant donné que ce caractère a été rarement utilisé dans les diagnostics, il ne sera pas retenu pour l'identification des espèces.

3.4.3.2. Présence ou absence de l'hémizonide

L'absence d'hémizonide a été signalée chez H. nannus (par Perry, 1959), H. flatus, H. paraqirus et H. eletropicus (descriptions originales respectives). Cet organe est difficile à voir mais j'ai cependant pu l'observer dans les paratypes des deux premières espèces. Son absence est suspecte chez les deux autres et devrait être confirmée par des études de l'ultrastructure de ces nématodes avant de pouvoir être acceptée comme un caractère diagnostique.

3.4.3.3. Hémizonion

L'hémizonion est une autre commissure située postérieurement à l'hémizonide. Il n'a pas, à ce jour, été utilisé pour identifier les espèces de Helicotylenchus car il est difficile à observer et difficile à distinguer d'autres structures voisines qui lui ressemblent (Anderson, 1974b).

3.5. LE SYSTEME EXCRETEUR

3.5.1. Position du pore excréteur

Quelques espèces de Helicotylenchus ont été différenciées par la position de leur pore excréteur. Cette position est soit mesurée depuis l'extrémité antérieure, soit repérée par rapport à celle de la jonction oesophago-intestinale ou du début du bulbe glandulaire.

Il est possible d'utiliser la mesure de la distance extrémité antérieure-pore excréteur car elle varie assez peu, environ 10 μm pour les valeurs moyennes chez H. dihytera et H. pseudorobustus. Dans le genre, les valeurs spécifiques moyennes vont de 85 μm (H. abunaamai et H. areolatus) à 135 μm (H. oscephalus), soit une étendue de 50 μm .

La position du pore excréteur ne devrait jamais être repérée par rapport à celle de structures oesophagiennes. En effet, ces structures subissent souvent des déplacements artificiels lors de la fixation des spécimens. C'est malheureusement cette méthode de repérage qui a été utilisée dans la majorité des descriptions spécifiques chez Helicotylenchus de préférence à la mesure directe. Ceci réduit beaucoup l'intérêt de ce caractère pour l'identification.

3.5.2. Structure du canal excréteur

H. concavus a été décrit comme unique parmi les espèces du genre par la présence d'un colleret dans la paroi du canal excréteur, proche de son débouché. En fait une structure similaire existe chez toutes les espèces de Helicotylenchus. Elle est plus ou moins marquée mais ces apparentes différences de sclérification sont sans doute créées par des différences dans la fixation des spécimens. Ce caractère ne sera pas retenu.

3.6. LE SYSTEME DIGESTIF

3.6.1. Le stylet

3.6.1.1. Longueur du stylet

Cette mesure est souvent utilisée dans les diagnoses des espèces de Helicotylenchus, à juste titre car sa variabilité est faible. C'est en effet celui des critères quantitatifs qui a les plus faibles coefficients de variabilité, 1,7% dans la souche monoparentale étudiée au paragraphe 2.1., 1,6 à 4% dans les échantillons élevés sur divers hôtes du paragraphe 2.4., 1,4 à 3,9% dans les populations naturelles de H. dihytera et 1,9 à 5,4% dans celles de H. pseudorobustus du paragraphe 2.5. Un coefficient de variabilité de 3% a été calculé pour H. indicus par Azmi et Jairajpuri (1978). La longueur moyenne du stylet varie de 2 μm entre les échantillons de H. dihytera prélevés sur différents hôtes. Elle varie de 2,4 μm entre les populations naturelles de H. pseudorobustus étudiées ici, de 3 μm si l'on considère d'autres populations de la même espèce.

Il arrive que ce caractère soit utilisé pour différencier des espèces dont les longueurs de stylet sont en fait peu différentes. Le stylet de 24-29 μm de H. leiocephalus est dit séparer cette espèce de H. concavus. Cette dernière espèce a été décrite à l'origine avec un stylet de 28-29 μm et redécrite par Sher (1966) avec un stylet de 29-32 μm . A l'inverse, des populations ayant des stylets de longueur différentes sont parfois considérées comme conspécifiques. Sher (1966) redécrivit H. vulgaris avec un stylet de 30-34 μm mais accepta dans cette espèce deux populations françaises à stylet de 25-30 μm .

Tableau 3.6.1.2.

Validité du rapport $m = \text{longueur du c\^one}/\text{longueur du stilet}$.

Populations: voir 2.5.2. et 2.4.1. Corrélations significatives à 95% (*) ou 99% (**).

Espèce (population)	n	Coeff. corr.	Coeff. variation			Ligne régres.		Rapport m
			c\^one	stilet	m	pente	ordonnée	
<u>H. pseudorobustus</u>								
P	20	0,362	4,08	2,29	3,86	0,301	4,5	46,7
Pa	24	0,815**	3,93	3,06	2,32	0,504	-0,6	48,2
Pb	28	0,710**	4,35	3,51	3,14	0,421	1,6	47,9
Pc	16	0,650**	3,97	3,28	3,08	0,375	2,8	47,7
Pd	15	0,949**	5,56	3,39	2,47	0,766	-6,9	49,2
Pf	27	0,479*	3,44	2,14	3,06	0,369	2,9	47,9
Pg	25	0,757**	4,15	2,94	2,72	0,502	-0,9	47,0
Ph	17	0,633**	3,02	2,32	2,39	0,396	2,3	48,0
Pi	16	0,933**	5,96	4,25	2,54	0,605	-3,8	46,2
Pj	30	0,740**	2,97	2,45	2,01	0,418	1,3	46,6
Pk	30	0,653**	2,90	1,92	2,19	0,489	0,2	49,6
Pl	24	0,800**	5,68	3,88	3,32	0,562	-2,3	48,0
M	5	0,123	2,16	2,76	3,19	0,045	11,5	47,2
PHA	9	0,578	3,11	2,99	2,82	0,298	5,3	49,5
B	14	0,862**	5,70	3,08	3,49	0,771	-7,6	48,3
<u>H. dihystra</u>								
D	21	0,837**	3,88	3,22	2,10	0,482	-0,1	47,8
F	22	0,537**	5,69	3,89	4,88	0,343	2,5	43,7
N	21	0,750**	4,40	2,85	2,96	0,568	-2,0	49,1
Da	19	0,822**	6,38	3,97	3,83	0,631	-3,7	47,7
Db	20	0,638**	3,34	2,73	2,62	0,381	2,7	48,9
Dc	17	0,598*	4,36	3,79	3,68	0,314	3,4	45,7
Dd	16	0,434	2,86	1,57	2,61	0,333	2,2	42,1
De	17	0,840**	4,65	3,14	2,64	0,545	-2,7	43,8
Df	19	0,709**	3,88	2,51	2,74	0,490	-1,0	44,6
Dg	17	0,710**	3,57	3,52	2,69	0,317	3,1	44,0
Dh	18	0,730**	4,40	3,09	3,08	0,458	-0,4	44,1
Di	16	0,919**	5,10	3,20	2,56	0,636	-5,0	43,5
Dj	16	0,827**	3,10	3,01	1,82	0,412	1,8	48,4
Dk	15	0,803**	5,63	3,95	3,48	0,538	-1,7	46,9
Ds1	42	0,440**	3,20	1,69	2,88	0,346	1,7	41,5
Ds2	20	0,823**	4,04	2,06	2,58	0,677	-6,3	42,0
Dha	20	0,346	3,17	1,41	3,00	0,386	2,6	49,5
Dhb	20	0,078	2,09	1,82	2,63	0,043	11,1	48,2
Dhc	20	0,306	2,78	1,69	2,77	0,250	6,0	49,7
Dhd	20	-0,267	3,51	2,17	4,54	-0,207	17,4	48,0
Dhe	20	0,200	2,81	3,89	4,21	0,069	10,5	47,8
Dhf	20	-0,077	3,70	3,52	5,31	-0,038	13,1	46,5
Dhg	20	0,691**	2,70	2,15	1,97	0,425	1,6	48,8
Dhh	20	0,373	3,30	2,36	3,20	0,252	5,7	48,5
Dhi	20	0,689**	3,44	1,83	2,56	0,622	-3,4	48,1
Dhj	20	0,337	2,66	2,08	2,73	0,212	7,0	49,0

Les longueurs moyennes de stylet varient chez les Helicotylenchus de 19 μm (H. morasii) à 40,5 μm (H. coomansi, moyenne estimée à partir de l'étendue des mesures individuelles, 39-42 μm). Seules des différences de plus de 3 μm entre les valeurs moyennes seront acceptées pour l'identification.

3.6.1.2. Cône du stylet; rapport m

La longueur du cône du stylet n'est jamais utilisée en temps que telle dans les diagnoses, mais plutôt en temps que constituant du rapport m, longueur du cône/longueur du stylet, en pourcentage. Ce rapport indique quelle proportion du stylet est représentée par le cône. C'est donc la mesure directe du caractère que l'on veut décrire. Si le rapport m est égal à 48, le cône représente 48% de la longueur totale du stylet. Le rapport m est proche de 50 chez tous les Helicotylenchus et aussi d'ailleurs chez la majorité des nématodes phytoparasites.

Le Tableau 3.6.1.2. montre que longueur du cône et longueur du stylet sont souvent fortement corrélées. Il est curieux de remarquer que cette corrélation est faible chez presque tous les échantillons élevés sur différents hôtes (Dha à Dhj). La raison de cette particularité, observée dans la descendance d'une seule femelle, est inconnue.

La longueur du cône n'étant que la moitié de celle du stylet, la même erreur d'observation aura un effet deux fois plus marqué pour la première mesure que pour la seconde. Ceci explique sans doute que le cône a généralement un coefficient de variation plus élevé que celui du stylet (Tableau 3.6.1.2.). Le coefficient de variation du rapport m n'est pas plus petit que celui de ces deux longueurs.

La variabilité du rapport m n'est que de trois points de pourcentage chez H. pseudorobustus mais elle semble plus forte chez H. dihystrera où elle atteint sept points. Dans le genre, les valeurs moyennes de m vont de 43 (H. depressus) à 55 (H. goldeni), soit douze points.

En résumé, le rapport m est un bon caractère descriptif et il relie entre elles des valeurs souvent fortement corrélées. Cependant il ne diminue pas leur variabilité et sa grande variabilité intraspécifique le rend peu utilisable en raison de sa faible variation intragénérique.

3.6.1.3. Forme des boutons basaux du stylet

De nombreuses espèces de Helicotylenchus ont été décrites avec les boutons basaux du stylet indentés antérieurement. Chez d'autres, les boutons sont aplatis à l'avant, sans indentation, ou même régulièrement sphériques. Chez de rares espèces enfin la partie antérieure des boutons forme une pente prononcée vers l'arrière. Ces différences de forme ont été utilisées dans près du tiers des diagnoses spécifiques. Il faut noter que, bien qu'il y ait trois boutons (un dorsal et deux subventraux), une vue latérale n'en montre que deux. De plus leur aspect peut varier selon le plan de focalisation du microscope et des boutons indentés semblent parfois être arrondis.



Fig. 3.6.1.3. - Vues latérales des boutons basaux du stylet. A: boutons indentés antérieurement; B: boutons aplatis à l'avant; C: boutons régulièrement sphériques; D: boutons en pente vers l'arrière (Fig. 1 dans Fortuner, 1984b).

H. dihytera a été redécrit par Sher (1966) avec des boutons toujours indentés. Au Nigéria, la moitié des spécimens de cette espèce observés par Ali, Geraert et Coomans (1973) avaient des boutons indentés, l'autre moitié avaient des boutons aplatis. La plupart des spécimens de la présente étude avaient eux aussi des boutons indentés ou aplatis, mais quelques boutons régulièrement sphériques ont également été observés (Fig. 3.3.2.2, K).

Une semblable variabilité a été rapportée chez *H. indicus* par Nandakumar et Khera (1970) qui notent que la forme exacte des boutons est souvent difficile à observer, particulièrement chez les spécimens fixés et montés sur lame. Il est certain que la fixation fait peu à peu disparaître les structures sclérifiées telles le stylet. Azmi et Jairajpuri (1978) ont redécrit *H. indicus* avec des boutons arrondis à indentés ou bien aplatis ou en pente postérieure, ce qui couvre l'ensemble des formes possibles pour cet organe.

Il semble que les stylets à boutons inclinés vers l'arrière soient rares (*H. densibullatus*, peut être aussi *H. solani* et *H. tangericus*). Les boutons indentés sont les plus fréquents et faciles à reconnaître. Il est par contre difficile de faire la différence entre boutons aplatis et boutons régulièrement sphériques. Seules trois catégories, indentés, aplatis-arrondis, et en pente, devraient être retenues pour l'identification. Il est certain que de nombreuses espèces ont des spécimens représentant deux, parfois trois, de ces classes.

3.6.2. La charpente labiale

3.6.2.1. Aspect général

Quelques espèces ont été différenciées par une charpente labiale peu visible (*H. cornurus*, *H. densibullatus*) ou plus fortement sclérifiée (*H. oscephalus*). L'aspect des structures sclérifiées est très facilement modifié par la fixation, et l'appréciation de la plus ou moins

forte sclérification de ces structures est très subjective. Ce caractère ne sera pas accepté pour l'identification.

3.6.2.2. Plaque basale de la charpente labiale

H. cornurus a été décrit avec un septum ou plaque basale de la charpente labiale plus épais et plus déprimé que chez H. californicus. Ce caractère n'a pas été décrit chez la plupart des espèces du genre, y compris H. californicus d'ailleurs. Ce type de caractère est utilisable par l'auteur d'une espèce nouvelle qui peut l'observer directement dans le matériel-type des espèces à comparer, mais il ne peut servir lors des identifications de routine. La variabilité de l'aspect de la plaque basale est inconnue chez H. cornurus ou chez toute autre espèce. Ce caractère ne sera pas retenu pour l'identification.

3.6.2.3. Anneau basal de la charpente labiale

Quelques espèces ont été différenciées par les dimensions de l'anneau basal de la charpente labiale, c'est à dire de la marge externe de la plaque basale, qui s'étend vers l'arrière sur quelques micromètres. La variabilité de cette structure est inconnue et sa dimension est souvent donnée en longueur d'anneaux du corps. Ce caractère ne sera pas utilisé pour l'identification tant qu'il ne sera pas donné en micromètres et tant que sa variabilité intraspécifique n'aura pas été évaluée.

3.6.3. L'oesophage

3.6.3.1. Débouché de la glande dorsale, rapport o

Chez les hoplolaimides, la glande oesophagienne dorsale débouche dans le lumen oesophagien à quelque distance de la base du stylet. Il existe des différences au niveau générique à l'intérieur de la famille Hoplolaimidae. Golden (1956) a proposé d'utiliser ce caractère pour séparer Helicotylenchus dont le débouché est situé à plus d'un tiers de la longueur du stylet derrière la base de celui-ci, de Rotylenchus avec un débouché à moins d'un tiers de longueur de stylet derrière la base du stylet. Sher (1961) plaça la limite entre les deux genres à un quart de longueur de stylet. J'ai moi-même récemment montré que Rotylenchus, avec le genre synonyme Orientylus, comporte des espèces dont le débouché de la glande dorsale est situé aussi loin derrière le stylet que chez de nombreux Helicotylenchus (Fortuner, 1986). Ce caractère n'a donc pas grande valeur au niveau générique comme l'avait déjà noté Perry (dans Perry, Darling & Thorne, 1959).

Cet auteur proposa par contre d'utiliser ce caractère au niveau spécifique chez Helicotylenchus. Considérant que la terminologie employée pour le décrire était maladroite, il proposa de remplacer l'usage de formules telles que "débouché de la glande oesophagienne dorsale à x μ m de la base du stylet" par un rapport o, qui est calculé en divisant cette distance par la longueur du stylet (%).

Le rapport o relie donc deux mesures qui n'ont rien en commun sur le plan biologique, et il doit être rejeté. La terminologie peut être simplifiée par une abréviation telle "d.g.o." (débouché glande oesoph.) et l'emploi d'une formule telle que "d.g.o. à x μ m du stylet".

Cette mesure est très variable chez H. dihystra et H. pseudorobustus où les valeurs moyennes du d.g.o. dans diverses populations peuvent différer entre elles de 4 à 5 μm . Une variation supplémentaire peut être introduite par une mauvaise fixation des spécimens qui tord le lumen oesophagien entre stylet et débouché de la glande dorsale. Dans le genre Helicotylenchus, les valeurs moyennes de ce caractère varient de 6 μm (H. astriatus) à 16 μm (H. holguinensis), une étendue de 10 μm , faible par rapport aux 5 μm de la variabilité intraspécifique. Dans ces conditions, et étant donné que la majorité des descriptions spécifiques ne comportent que l'inutile rapport 0, ce caractère a peu de valeur pour l'identification.

3.6.3.2. Bulbe oesophagien médian

H. caroliniensis a été séparé de toutes les autres espèces d'Helicotylenchus par son bulbe médian sphérique et occupant toute la largeur disponible de la cavité générale. Les autres espèces ont un bulbe ovale et plus étroit (Fig. 2.6.2., 2.6.3.). Ce caractère peut à la rigueur être utilisé pour aider à différencier H. caroliniensis, mais il n'a certainement pas sa place dans un système général d'identification.

3.6.3.3. Le bulbe glandulaire

La structure du bulbe glandulaire est un caractère générique pour Helicotylenchus dont les trois glandes sont également développées.

H. crassatus a été différencié de H. multincinctus par ses glandes oesophagiennes non séparées les unes des autres. Cette description est basée sur l'étude des spécimens de H. crassatus en vue latérale, et n'a pas été confirmée par des coupes transversales de l'oesophage. Tant que de telles coupes n'auront pas été étudiées, de préférence au microscope électronique, la fusion des glandes oesophagiennes restera un caractère douteux et inutilisable.

H. parapteracercus a été différencié de H. pteracercus par le fait que ses glandes oesophagiennes ventrales sont beaucoup plus longues que la glande dorsale, tandis que les trois glandes ont à peu près la même longueur chez la deuxième espèce. La variabilité de ce caractère n'a pas été étudiée. Il ne sera pas retenu pour le moment.

3.6.3.4. Longueur de l'oesophage, rapports b et b'

La longueur de l'oesophage n'a pas été utilisée en temps que telle dans les diagnoses des espèces de Helicotylenchus, à l'exception de celle de H. shakili. Les glandes de cette espèce, 65-70 μm , sont dites être plus longues que celles de H. dihystra et H. serenus. Cette longueur est inconnue chez ces deux dernières espèces.

La longueur de l'oesophage apparaît par contre dans quelques diagnoses en temps que constituant des rapports b et b', entre la longueur du corps et la longueur oesophagienne mesurée depuis l'extrémité antérieure et soit la jonction oesophago-intestinale (b), soit l'extrémité des glandes (b'). Chez les adultes, l'oesophage ne s'allonge pas lorsque le corps continue sa croissance (Yuen, 1966; Geraert, 1978). La distance jusqu'à la jonction oesophago-intestinale

Tableau 3.6.3.4,a

Validité du rapport b = longueur du corps/longueur de l'oesophage.

Populations: voir 2.5.2. et 2.4.1. Corrélations significatives à 95% (*) ou 99% (**).

Espèce (population)	n	Coeff. corr.	Coeff. variation			Ligne régres.		Rapport b
			long.	oes.	b	pente	ordonnée	
<u>H. pseudorobustus</u>								
P	20	0,459*	7,58	5,48	6,95	4,2	279	6,6
Pa	24	0,555**	9,36	4,35	7,96	7,9	-151	6,6
Pb	28	0,535**	9,03	3,83	7,71	8,1	-195	6,4
Pc	16	0,416	4,87	3,22	4,58	4,0	265	6,4
Pd	15	0,545*	4,72	3,95	4,24	4,1	239	6,3
Pf	27	-0,047	6,54	4,23	8,17	-0,5	738	6,4
Pg	25	0,402*	8,76	4,95	8,26	4,7	211	6,6
Ph	17	0,458	6,95	3,30	6,16	5,7	24	5,9
Pi	16	0,500*	8,80	7,75	8,34	3,2	304	5,6
Pj	30	0,635**	6,51	4,07	5,05	5,6	-10	5,6
Pk	30	0,372*	5,12	4,59	5,35	2,3	387	5,6
Pl	24	0,460*	7,13	3,98	6,37	4,9	132	5,9
M	5	0,073	5,99	7,46	9,36	0,4	658	6,9
PHA	9	0,788*	5,67	4,78	3,47	5,4	44	5,8
B	14	0,292	5,67	4,63	6,47	2,3	469	6,4
<u>H. dihystra</u>								
D	21	0,714	7,23	6,14	5,04	4,5	128	5,5
F	22	0,048	5,64	4,38	7,03	0,4	620	5,8
N	21	0,001	4,67	4,61	6,44	0,0	667	5,6
Da	19	0,816**	9,00	7,17	5,28	5,7	-13	5,6
Db	20	0,231	7,79	4,67	8,20	2,3	396	6,1
Dc	17	0,012	5,88	4,84	7,62	0,1	603	5,7
Dd	16	0,137	5,55	3,70	6,15	1,2	552	5,8
De	17	0,843**	6,58	2,87	4,43	11,1	-629	5,8
Df	19	0,516*	5,11	3,99	4,52	3,8	211	5,7
Dg	17	0,321	7,15	5,48	7,68	2,5	393	6,0
Dh	18	0,565*	6,09	5,09	5,31	3,6	193	5,4
Di	16	0,108	5,79	4,94	7,53	0,7	512	5,5
Dj	16	0,017	6,95	4,36	8,10	0,2	677	5,9
Dk	15	0,791**	6,59	6,36	4,25	5,0	120	6,1
Ds1	42	0,444**	3,72	3,74	3,94	2,7	375	6,0
Ds2	20	0,333	3,17	5,02	5,09	1,3	531	6,1
Dha	20	0,181	7,73	3,08	7,75	2,5	343	5,5
Dhb	20	0,535*	5,68	4,04	4,86	4,5	170	5,9
Dhc	20	0,749**	6,82	3,73	4,78	7,6	-224	5,6
Dhd	20	0,061	7,19	3,59	7,89	0,7	599	6,0
Dhe	20	0,610**	6,63	5,28	5,28	4,6	172	6,0
Dhf	20	0,735**	8,62	5,31	6,01	7,4	-144	6,2
Dhg	20	0,546*	6,77	3,59	5,73	6,0	-18	5,8
Dhh	20	0,415	7,40	4,25	6,81	4,0	170	5,5
Dhi	20	0,866**	7,96	3,06	5,67	12,7	-783	5,7
Dhj	20	0,433	5,17	3,55	4,79	3,6	237	5,7

Tableau 3.6.3.4,b

Validité du rapport b' = longueur du corps/longueur glandes oes.

Populations: voir 2.5.2. et 2.4.1. Corrélations significatives à 95% (*) ou 99% (**).

Espèce (population)	n	Coeff. corr.	Coeff. variation		Ligne régres.		Rapport b	
			long. glandes	b'	pente	ordonnée		
<u>H. pseudorobustus</u>								
P	20	0,599**	7,58	5,98	6,10	4,1	184	5,4
Pa	24	0,705**	9,36	4,74	7,11	7,4	-304	5,3
Pb	28	0,170	9,03	4,29	9,15	1,8	474	5,1
Pc	16	0,460	4,87	2,95	4,42	3,8	172	5,0
Pd	15	0,574*	4,72	4,98	4,49	2,8	313	5,1
Pf	27	0,186	6,54	4,24	7,27	1,4	491	5,0
Pg	25	0,696*	8,76	4,55	6,62	6,9	-248	5,2
Ph	17	0,605*	6,95	3,32	5,57	6,0	-174	4,7
Pi	16	0,711*	8,80	5,45	6,26	4,9	-104	4,3
Pj	30	0,423*	6,51	4,42	6,34	2,8	263	4,4
Pk	30	0,030	5,12	4,64	6,93	0,1	639	4,4
Pl	24	0,435*	7,13	3,74	6,52	4,0	129	4,8
M	5	0,014	5,99	6,37	8,42	0,1	690	5,2
PHA	9	0,781*	5,67	5,05	3,57	4,0	84	4,5
B	14	0,379	5,67	4,30	5,88	2,6	366	5,1
<u>H. dihystrera</u>								
D	21	0,506	7,23	6,38	7,38	2,9	269	4,8
F	22	-0,120	5,64	5,32	8,10	-0,6	745	4,7
N	21	0,046	4,67	4,43	6,19	0,2	635	4,7
Da	19	0,702**	9,00	6,15	6,33	4,6	-16	4,5
Db	20	0,315	7,79	3,77	7,74	3,2	225	4,8
Dc	17	0,228	5,88	5,74	7,63	1,1	469	4,6
Dd	16	-0,005	5,55	5,15	7,47	-0,02	698	4,7
De	17	0,123	6,58	2,68	6,80	1,4	472	4,6
Df	19	0,744**	5,11	3,74	3,45	4,6	-10	4,6
Dg	17	0,416	7,15	6,13	7,36	2,3	348	4,8
Dh	18	0,626**	6,09	5,53	5,04	3,1	186	4,5
Di	16	0,295	5,79	4,32	6,23	1,8	354	4,5
Dj	16	0,221	6,95	5,39	7,87	1,4	498	4,8
Dk	15	0,659**	6,59	6,15	5,52	3,4	195	4,8
Ds1	42	0,116	3,72	5,84	6,79	0,4	622	5,2
Ds2	20	0,230	3,17	5,69	6,17	0,7	586	5,2
Dha	20	0,487*	7,73	3,03	6,89	5,6	-151	4,5
Dhb	20	0,606**	5,68	4,34	4,61	3,9	142	4,9
Dhc	20	0,594**	6,82	4,12	5,49	4,5	10	4,6
Dhd	20	0,208	7,19	3,50	7,41	2,1	390	5,0
Dhe	20	0,408	6,63	3,24	6,12	4,2	123	5,0
Dhf	20	0,503*	8,62	4,59	7,59	5,0	43	5,3
Dhg	20	0,756**	6,77	3,61	4,62	6,9	-271	4,8
Dhh	20	0,602**	7,40	3,42	6,05	6,0	-186	4,6
Dhi	20	0,684**	7,96	3,07	6,38	8,3	-483	4,7
Dhj	20	0,503*	5,17	4,60	4,93	2,6	279	4,6

n'est pas significativement corrélée à la longueur du corps dans près de la moitié des échantillons étudiés (Tableau 3.6.3.4,a). Les corrélations sont encore plus faibles entre les constituants du rapport b' (Tableau 3.6.3.4,b). Les deux rapports b et b' ont des coefficients de variabilité aussi élevés que ceux des mesures correspondantes. Ces faits réduisent fortement la valeur taxonomique de ces rapports et il faudrait leur préférer les mesures proprement dites des longueurs oesophagiennes.

Ces mesures ont des coefficients de variabilité assez faibles, de 3 à 7% chez H. dihystra et H. pseudorobustus, de 5 à 6% chez H. indicus (Azmi & Jairajpuri, 1978). Le passage sous hôtes différents les fait varier d'une douzaine de micromètres chez la première espèce. La variation dans les populations naturelles atteint 20 µm pour la longueur de l'oesophage et 30 µm pour la distance mesurée jusqu'à l'extrémité des glandes chez H. pseudorobustus. Il sera peut-être possible d'utiliser ces deux grandeurs lorsqu'elles auront été recalculées chez un certain nombre d'espèces de Helicotylenchus, et lorsqu'il aura été prouvé que leur variabilité intraspécifique n'est pas plus élevée que leur variabilité entre les espèces du genre. Pour le moment, ces mesures ne seront pas retenues pour l'identification.

3.6.4. L'intestin

3.6.4.1. La jonction oesophago-intestinale

Quelques espèces ont été caractérisées par la position relative de la jonction oesophago-intestinale, antérieure ou postérieure au niveau du pore excréteur. Ce caractère est très variable chez H. pseudorobustus et il ne sera pas retenu pour l'identification.

3.6.4.2. Présence de fasciculi intestinaux

Des fasciculi intestinaux, également appelés canaux ou serpentins, ont été observés chez un certain nombre de spécimens de H. canalis, H. krugeri, H. martini, H. paracanalisis et H. trivandranus. Ils étaient présents chez dix-sept des vingt spécimens d'une population ivoirienne rapportée à H. paracanalisis (Fortuner, Merny & Roux, 1981).

Byers et Anderson (1973) ont montré que les fasciculi de Iylenchorhynchus dubius n'étaient pas une création artificielle due à une mauvaise fixation mais qu'ils faisaient partie intégrante des cellules de l'intestin de cette espèce. Il est permis de supposer qu'il en est de même chez les Helicotylenchus et, bien que sa fonction soit inconnue, la présence de cet organe permet d'identifier les quelques espèces qui en sont pourvues.

3.7. LE SYSTEME REPRODUCTEUR

3.7.1. La branche génitale postérieure

Ainsi qu'il a été rappelé au paragraphe 1.1.2., Rotylenchoides et Helicotylenchus sont maintenant considérés comme synonymes. Ce dernier genre comporte des espèces à branche génitale postérieure soit identique à la branche antérieure, soit plus ou moins dégénérée, soit enfin réduite à un simple sac post-utérin. Si, comme on l'a vu ci-dessus

(1.1.2.), ce caractère n'est pas valide au niveau générique, il est par contre très utile pour la séparation des espèces. Trois états peuvent être reconnus:

- deux branches génitales également développées et fonctionnelles.
- branche postérieure non fonctionnelle, réduite à une ligne de cellules dégénérées.
- branche postérieure remplacée par un simple sac post-utérin.

Il est intéressant de noter que, historiquement, la définition du genre Rotylenchoides n'a pas toujours été la même. Luc (1960) et Sher (1966) ont placé dans ce genre les espèces appartenant aux deux dernières catégories ci-dessus, y compris donc celles ayant une branche postérieure dégénérée mais cependant présente. Siddiqi et Husain (1964) ont restreint le genre aux seules espèces à sac post-utérin. Ils ont considéré que les espèces à branche génitale postérieure dégénérée mais présente appartenaient à Helicotylenchus.

Il est évident que la dégénérescence et la disparition de la branche postérieure chez certaines espèces représente une évolution à l'intérieur du genre Helicotylenchus, typiquement à deux branches égales. Il est bien connu que certains Helicotylenchus s. str., tels H. multicinctus, ont une branche postérieure plus petite que la branche antérieure, 90 μ m contre 151 μ m en valeurs moyennes (Zuckerman & Strich-Harari, 1964). La réduction relative de la branche postérieure est un caractère spécifique et devrait pouvoir servir à l'identification.

Un nouveau rapport, Gp (pour branche génitale postérieure) est ici proposé, avec $Gp = \frac{\text{longueur de la branche postérieure}}{\text{longueur de la branche antérieure}} (\%)$. Les longueurs des branches sont bien sûr mesurées depuis le niveau de la vulve jusqu'à l'extrémité distale de chaque ovaire.

Ce rapport est la mesure directe du caractère qu'il décrit. Le rapport Gp est égal à 59,6 chez H. multicinctus étudié par Zuckerman et Strich-Harari. Ceci indique que, dans cette population, la longueur de la branche postérieure est 59,6% de celle de la branche antérieure.

Tableau 3.7.1.

Validité du rapport Gp = branche génitale postérieure/branche antérieure.

Espèce	Coeff.		Coeff. variabilité		Dr. régression		
	n	corrél	branche ant.	branche post.	Gp	pente	ordonnée Gp
<u>H. dihytera</u>	D 21	0,747**	15,0	16,9	10,9	0,71	23 85,1
<u>H. flatus</u>	F 22	0,693**	22,1	22,9	15,9	0,60	41 85,1
<u>H. nannus</u>	N 21	0,695**	13,0	13,0	9,4	0,62	52 93,6

** Corrélations significatives à 99%.

Le Tableau 3.7.1. montre que les longueurs des deux branches génitales sont toujours fortement corrélées dans les échantillons des populations types des espèces nominales H. dihystra, H. flatus et H. nannus. Le rapport G_p réduit légèrement la variabilité de ces mesures. Il est donc à la fois valide et utile. Sa variabilité intraspécifique est inconnue et devra être calculée avant que ce caractère puisse être utilisé pour l'identification.

Des spécimens de H. dihystra ayant des ovaires repliés sur eux-mêmes ont été signalés par Azmi (1979) et par Ray (1983). Cet arrangement tératologique n'a bien sûr aucune valeur systématique.

3.7.2. La vulve

3.7.2.1. Position de la vulve, rapports V et V'

Le nombre de cellules constituant les organes des nématodes est génétiquement fixé pour chaque espèce. En particulier, le nombre de cellules du corps antérieures et postérieures à la vulve est constant (Geraert, 1979). En conséquence, la position de la vulve le long du corps est fixe. Le rapport V (distance de l'extrémité antérieure à la vulve/longueur du corps, %) mesure cette position et il faut s'attendre à ce que lui aussi soit fixe.

Le Tableau 3.7.2.1,a montre qu'en effet la variabilité du rapport V est très faible et toujours nettement plus petite que celles des longueurs qui le constituent. Celles-ci sont toujours très fortement corrélées. Le rapport V est donc toujours valide et toujours utile pour réduire la variabilité de la position de la vulve. La droite de régression ne passe cependant pas exactement par l'origine et sa pente n'est jamais égale à la valeur de V (Fig. 3.7.2.1.).

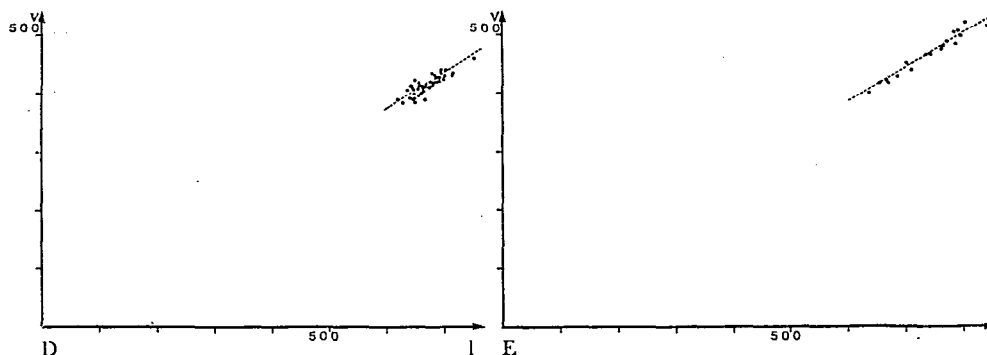


Fig. 3.7.2.1. - Points représentatifs du rapport V et droites de régression. A: H. morasii; B: H. dihystra, échantillon Db sur bananier, îles Canaries. L = longueur du corps, V : distance entre l'extrémité antérieure et la vulve. (Fig. 2 dans Fortuner, 1984a.)

Tableau 3.7.2.1,a

Validité du rapport V = distance à la vulve/longueur du corps.

Populations: voir 2.5.2. et 2.4.1. Corrélations significatives à 95% (*) ou 99% (**).

Espèce (population)	n	Coeff. corr.	Coeff. variation			Ligne régres.		Rapport V
			d. vulve	long.	V	pente	ordonnée	
H. pseudorobustus								
P	20	0,933**	6,70	7,58	2,75	0,51	83	61,6
Pa	24	0,873**	7,85	9,36	4,66	0,44	126	61,1
Pb	28	0,916**	7,32	9,03	3,74	0,45	116	61,3
Pc	16	0,956**	4,44	4,87	1,44	0,53	56	60,9
Pd	15	0,942**	6,18	4,72	2,23	0,75	-97	61,1
Pf	27	0,931**	5,80	6,54	2,30	0,50	73	60,5
Pg	25	0,902**	7,51	8,76	3,85	0,47	100	60,4
Ph	17	0,903**	6,51	6,95	3,05	0,52	61	61,0
Pi	16	0,867**	8,51	8,80	4,46	0,51	69	61,0
Pj	30	0,933**	5,59	6,51	2,40	0,50	94	63,4
Pk	30	0,877**	4,85	5,12	2,45	0,52	69	62,2
Pl	24	0,855**	5,70	7,13	3,43	0,42	148	61,4
M	5	0,990**	5,36	5,99	1,02	0,53	48	59,6
PHA	9	0,926**	5,48	5,67	2,10	0,54	44	60,1
B	14	0,958**	4,48	5,67	1,86	0,45	105	59,1
H. dihystra								
D	21	0,946**	7,01	7,23	2,43	0,59	36	63,9
F	22	0,982**	5,34	5,64	1,13	0,60	30	64,2
N	21	0,864**	3,93	4,67	2,37	0,46	115	62,9
Da	19	0,948**	9,01	9,00	2,87	0,60	19	63,1
Db	20	0,975**	7,20	7,79	1,88	0,58	40	63,9
Dc	17	0,909**	5,62	5,88	2,44	0,56	51	64,0
Dd	16	0,894**	5,66	5,55	2,60	0,58	39	63,5
De	17	0,974**	7,10	6,58	1,66	0,67	-22	63,9
Df	19	0,839**	5,03	5,11	2,83	0,53	70	64,4
Dg	17	0,942**	6,21	7,15	2,56	0,52	78	63,4
Dh	18	0,938**	6,80	6,09	2,44	0,67	-18	63,9
Di	16	0,958**	5,91	5,79	1,67	0,62	8	63,8
Dj	16	0,965**	5,16	6,95	2,40	0,45	123	62,4
Dk	15	0,958**	6,03	6,59	2,08	0,55	51	62,5
Ds1	42	0,829**	3,86	3,72	2,25	0,53	58	62,1
Ds2	20	0,759**	3,16	3,17	2,22	0,47	102	62,5
Dha	20	0,955**	6,09	7,73	2,67	0,49	100	64,9
Dhb	20	0,957**	4,80	5,68	1,78	0,51	83	62,9
Dhc	20	0,961**	6,39	6,82	1,85	0,57	39	63,9
Dhd	20	0,962**	6,81	7,19	1,99	0,58	39	63,5
Dhe	20	0,937**	6,94	6,63	2,41	0,62	9	63,4
Dhf	20	0,977**	8,38	8,62	1,76	0,60	24	63,2
Dhg	20	0,932**	5,99	6,77	2,44	0,52	72	63,2
Dhh	20	0,961**	6,48	7,40	2,14	0,54	62	64,1
Dhi	20	0,961**	7,24	7,96	2,37	0,55	50	63,3
Dhj	20	0,840**	4,68	5,17	2,72	0,49	97	63,8

Tableau 3.7.2.1,b

Validité du rapport $V' = \text{distance à la vulve} / \text{distance à l'anus}$.

Populations: voir 2.5.2. et 2.4.1. Corrélations significatives à 95% (*) ou 99% (**).

Espèce (population)	n	Coeff. corr.	Coeff. variation			Ligne régres.		Rapport V
			d. vulve	long.	V'	pente	ordonnée	
<u>H. pseudorobustus</u>								
P	20	0,932**	6,70	7,61	2,77	0,52	84	62.9
Pa	24	0,869**	7,85	9,44	4,80	0,45	131	62.6
Pb	28	0,914**	7,32	9,18	3,88	0,46	122	62.8
Pc	16	0,958**	4,44	4,90	1,43	0,54	57	62.2
Pd	15	0,934**	6,18	4,61	2,38	0,79	-106	62.7
Pf	27	0,936**	5,80	6,60	2,26	0,51	74	62.1
Pg	25	0,902**	7,51	8,84	3,91	0,47	103	61.9
Ph	17	0,904**	6,51	7,04	3,09	0,52	66	62.8
Pi	16	0,871**	8,51	8,76	4,39	0,53	66	62.6
Pj	30	0,932**	5,59	6,58	2,46	0,51	98	65.2
Pk	30	0,880**	4,85	5,18	2,45	0,53	72	64.1
Pl	24	0,854**	5,70	7,20	3,49	0,42	149	63.0
M	5	0,993**	5,36	6,08	0,96	0,53	52	61.1
PHA	9	0,928**	5,48	5,68	2,09	0,55	43	61.8
B	14	0,958**	4,48	5,78	1,94	0,45	111	60.7
<u>H. dihystrera</u>								
D	21	0,950**	7,01	7,35	2,38	0,59	41	65.6
F	22	0,981**	5,34	5,76	1,22	0,60	39	66.1
N	21	0,876**	3,93	4,69	2,27	0,47	112	64.6
Da	19	0,943**	9,01	9,00	3,01	0,61	21	64.6
Db	20	0,973**	7,20	7,82	1,97	0,58	43	65.2
Dc	17	0,910**	5,62	5,86	2,42	0,57	50	65.4
Dd	16	0,894**	5,66	5,55	2,60	0,59	39	65.1
De	17	0,975**	7,10	6,68	1,63	0,68	-16	65.5
Df	19	0,828**	5,03	5,19	2,96	0,53	80	66.0
Dg	17	0,943**	6,21	7,21	2,60	0,53	81	65.0
Dh	18	0,937**	6,80	5,99	2,47	0,70	-24	65.6
Di	16	0,954**	5,91	5,99	1,78	0,62	22	65.7
Dj	16	0,966**	5,16	6,91	2,35	0,46	121	63.8
Dk	15	0,962**	6,03	6,63	2,04	0,56	52	64.2
Ds1	42	0,836**	3,86	3,73	2,20	0,56	56	64.1
Ds2	20	0,789**	3,16	3,16	2,07	0,51	88	64.4
Dha	20	0,957**	6,09	7,76	2,67	0,50	101	66.4
Dhb	20	0,956**	4,80	5,71	1,80	0,52	85	64.4
Dhc	20	0,960**	6,39	6,84	1,89	0,59	40	65.4
Dhd	20	0,964**	6,81	7,27	1,96	0,59	42	65.0
Dhe	20	0,940**	6,94	6,60	2,35	0,64	5	64.9
Dhf	20	0,998**	8,38	8,65	1,74	0,61	26	64.7
Dhg	20	0,930**	5,99	6,83	2,49	0,53	76	64.8
Dhh	20	0,959**	6,48	7,45	2,20	0,55	65	65.7
Dhi	20	0,963**	7,24	8,07	2,37	0,56	54	64.9
Dhj	20	0,840**	4,68	5,14	2,71	0,50	96	65.3

Le rapport V est très souvent utilisé dans les diagnoses des espèces de Helicotylenchus et sa relative constance en fait un caractère précieux pour l'identification. Il est cependant soumis à de petites variations spécifiques dont il faudra tenir compte. Ces variations atteignent 1,2 points de pourcentage parmi les échantillons sous hôtes différents, 2,5 point parmi les populations de H. dihystrera et environ 3 points parmi celles de H. pseudorobustus.

La variation générique est très large à la suite de la synonymisation de Rotylenchoides avec Helicotylenchus. Les espèces à branche postérieure réduite ou absente ont en effet une vulve plus postérieure. Les valeurs de V vont de 51,5% (H. haki) à 90,9% (H. brevis, espèce-type de Rotylenchoides).

Geraert (1979) remarqua que si la position de la vulve est très constante, la longueur de la queue l'est beaucoup moins. Il proposa de relier la position de la vulve, non à la longueur du corps comme dans le rapport V traditionnel, mais à la distance entre extrémité antérieure et anus, ce qui élimine la queue variable. Cette remarque se rapportait à des animaux à longue queue et il est intéressant de voir si elle s'applique aussi aux hoplolaimides à courte queue. Le Tableau 3.7.2.1,b montre qu'il n'en est rien. Chez les trois-quarts des échantillons, les coefficients de variabilité des longueurs totales sont inférieurs à ceux des distances extrémité antérieure-anus. Les corrélations entre les termes des rapports V sont aussi élevées et dans la moitié des cas plus élevées qu'entre ceux des rapports V'.

La variabilité des longueurs des queues est un peu plus élevée que celle des longueurs des corps (C.V. = 7 à 17 contre 2 à 9) mais en valeur absolue, les longueurs de queues sont négligeables par rapport à celles des corps (15-20 μm contre 650-775 μm). Ceci explique pourquoi l'utilisation du rapport V' au lieu du rapport V ne diminue pas la variabilité de la mesure de la position de la vulve. Il est préférable de conserver le traditionnel rapport V pour ce caractère.

3.7.2.2. Volets vulvaires

Depuis que Perry (dans Perry, Darling & Thorne, 1959) les a observés chez H. nannus, des volets vulvaires ont été signalés chez un certain nombre d'espèces. Ils ont été dits être absents chez H. bihari et H. indenticaudatus. En fait leur observation est souvent difficile. Perry conseille pour les voir d'écraser les spécimens et de débarrasser la cuticule de son contenu. Chez H. pseudorobustus leur aspect varie depuis une structure en éventail très visible en vue latérale jusqu'à un minuscule repli cuticulaire à bord droit, très difficile à repérer (Fig. 3.7.2.2.).

L'absence totale de volets vulvaires signalée chez certaines espèces demanderait à être confirmée, par exemple par des vues au microscope à balayage, avant de pouvoir être considérée pour l'identification.

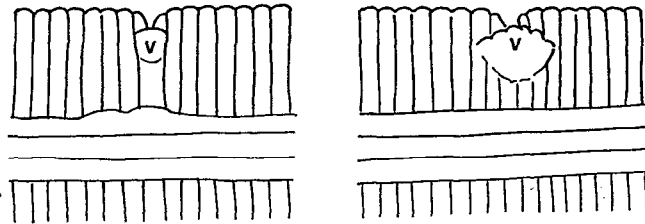


Fig. 3.7.2.2. - Volets vulvaires. Aspect chez deux spécimens de H. pseudorobustus (topotypes). v: volets vulvaires.

3.7.2.3. Autres structures vulvaires

La largeur de la fente vulvaire, ou longueur de la vulve, pourrait être un critère diagnostique (Anderson, 1974a) mais sa mesure demande le montage des spécimens en position dorso-ventrale, ce qui est presque impossible pour des espèces à habitus spiralé. Des épiptygmates, qui sont des replis cuticulaires situés à l'ouverture vulvaire, sont présents chez Helicotylenchus mais, comme ils sont toujours repliés vers l'intérieur, ils ne sont visibles que chez de rares spécimens (Sher, 1966). L'épaisseur des parois du vagin est intraspécifiquement variable. La forme des muscles vaginaux dépend de la fixation.

Suivant en cela l'opinion de Geraert (1976), tous ces critères ne seront pas retenus ici pour l'identification.

3.7.3. La spermathèque

Dans les descriptions spécifiques de Helicotylenchus, les spermathèques sont dites, soit situées dans l'axe du tractus génital, soit décalées par rapport à lui. Ce caractère est prétendument variable chez certaines espèces. Parfois les spermathèques sont dites absentes.

La spermathèque est partie intégrante du tractus génital chez Helicotylenchus et il est incorrect de dire qu'elle est absente. Elle peut être plus ou moins développée et visible, mais ce caractère est éminemment variable chez toutes les populations observées et ne peut servir à l'identification.

Le développement embryonnaire de la spermathèque a été décrit par Hirschmann et Triantaphyllou (1968). Chez H. dihystra, le décalage dorsal de la spermathèque est déjà visible lors de la quatrième mue. Il est dû à la répartition des cellules qui forment cet organe car, chez cette espèce, il y a quatre paires de cellules dorsales et seulement deux paires de cellules ventrales. A l'inverse une spermathèque en ligne avec le tractus génital aura le même nombre de cellules dorsales et ventrales. La position de la spermathèque est ainsi

génétiqnement fixée durant l'embryogénèse et est rigoureusement constante pour une espèce donnée.

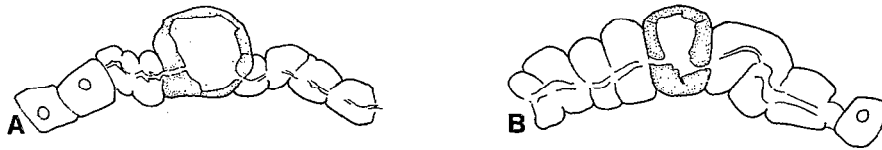


Fig. 3.7.3. - Spermathèques. A-B: H. dihystra (Fig. 3, I-K dans Fortuner, Merny & Roux, 1981).

Chez les spécimens de H. dihystra étudiés ici, l'apparence de la spermathèque est en fait variable. Tantôt c'est une large structure faisant visiblement saillie du côté dorsal (Fig. 3.7.3,A), tantôt la spermathèque peu développée semble être alignée avec l'oviducte d'un côté et l'uterus colonnaire de l'autre (Fig 3.7.3,B). Dans ce dernier cas la spermathèque semble être dans l'axe du tractus génital mais en réalité elle possède quatre paires de noyaux dorsaux comme chez tous les spécimens de l'espèce.

La position de la spermathèque par rapport au tractus génital est en soi un excellent critère taxonomique car génétiquement fixé. Il ne pourra cependant pas être employé car les auteurs des espèces du genre n'ont pas compris son origine cytologique, souvent cachée il est vrai par des variations anecdotiques dues au plus ou moins grand développement des organes en cause.

3.8. CARACTERES LIES AUX MALES

3.8.1. Présence de mâles

Le genre Helicotylenchus comprend des espèces amphimictiques et des espèces parthénogénétiques. Les observations de Perry (1959) qui a décrit un hermaphrodisme digonique chez H. nannus ont été réfutées par Hirschmann et Triantaphyllou (1968).

Il est tentant d'accepter la présence ou l'absence de mâles comme un bon critère d'identification. Cependant ce caractère doit être employé avec précautions.

H. dihystra par exemple est parthénogénétique ainsi qu'il est prouvé par la création des souches monoparentales utilisées au chapitre 2 (voir paragraphe 2.1.2.). Cependant Sher (1966) a observé quelques mâles dans une population californienne appartenant à cette espèce. A l'inverse, des espèces sexuées peuvent ne comporter aucun mâle dans certaines conditions. Thorne et Malek (1968) ont observé l'existence d'un cycle sexuel dans les espèces de Helicotylenchus de la Prairie nord américaine où la reproduction n'a lieu qu'au printemps et au début de l'été. Des femelles d'espèces sexuées observées en dehors de cette période pourront sembler être parthénogénétiques.

Même en l'absence d'un tel cycle, il y a toujours un certain pourcentage de femelles vierges chez les espèces amphimictiques, 40%

chez H. exallus au Nigéria (Ali, Geraert & Coomans, 1973). L'observation d'un trop petit échantillon, ne comportant qu'une ou deux femelles, risque d'entraîner à une conclusion erronée. Parfois un petit échantillon peut n'inclure aucun mâle tandis que les quelques femelles observées ont des spermathèques pleines de spermatozoïdes. Une telle population devra être décrite comme amphimictique (voir H. pseudopaxilli, H. areolatus, etc.). Dans un tel cas, la présence de spermatozoïdes devra être soigneusement vérifiée car les spermathèques des femelles parthénogénétiques contiennent souvent des inclusions granulaires qui, bien que non-nucléées, peuvent être confondues avec des spermatozoïdes. Ces inclusions sont sans doute des sécrétions de l'utérus colonnaire (Hirschmann & Triantaphyllou, 1968). Dans d'autres cas, ce sont les parois cellulaires de la spermathèque, exagérément développées, qui peuvent faire croire à la présence de spermatozoïdes (Geraert, 1976).

L'utilisation de l'absence de mâles comme critère spécifique peut enfin être contestée pour des raisons théoriques. Selon la définition de Mayr (1940), les espèces sont des groupes de populations naturelles capables, de fait ou potentiellement, de se reproduire entre elles, et que leur reproduction isole d'autres groupes similaires.

Cette définition ne peut être utilisée pour les formes uniparentales, et Yuen (1965) se demande si ces formes doivent être considérées comme de vraies espèces ou comme des lignées pures se perpétuant d'elles-mêmes. Les formes uniparentales semblent toujours avoir évolué à partir de formes ancestrales amphimictiques et, dans la majorité des cas, leur existence n'est que transitoire (Mayr, 1963). Ceci est vérifié chez un nématode comme Meloidogyne hapla qui comporte à la fois des formes sexuées et des formes uniparentales. Triantaphyllou (1984) suggère l'alternance de phases parthénogénétiques polyploïdes et de phases amphimictiques. L'apparition accidentelle de mâles chez des espèces uniparentales est commune chez d'autres Meloidogyne tels M. incognita, M. javanica et M. arenaria ou dans d'autres genres tels Pratylenchus.

Chez Helicotylenchus l'observation de reversion des espèces uniparentales à un mode de vie sexuée est soit extrêmement rare (Sher, 1966 pour H. dihystra) soit erronée (Hashim, 1982 qui décrit un mâle de H. minzi comme appartenant à l'espèce parthénogénétique H. digonicus). En présence de formes parthénogénétiques stables, il est possible de suivre Mayr (1963) et accepter comme appartenant à la même espèce les individus uniparentaux qui présentent entre eux une similarité morphologique équivalente à celle que l'on peut observer entre individus amphimictiques conspécifiques.

Si l'on garde en mémoire toutes ces restrictions théoriques et pratiques, il est possible d'accepter avec prudence la présence ou l'absence de mâles et/ou de femelles fertilisées comme un critère utilisable pour l'identification.

3.8.2. Longueur des spicules

Quelques espèces amphimictiques ont été différenciées par la longueur des spicules de leurs mâles. Les espèces dont la variabilité

a été étudiée ici (H. dihytera, H. pseudorobustus) ou par d'autres auteurs (H. indicus) sont parthénogénétiques. La variation intra-spécifique de la longueur des spicules est donc inconnue. Dans l'attente d'une estimation plus précise, on supposera que ce caractère varie de la même façon que le stylet (3 μ m). Dans le genre Helicotylenchus les longueurs spécifiques moyennées des spicules vont de 15 μ m (H. intermedius) à 35 μ m (H. coomansi).

3.8.3. Longueur du gubernaculum

Ce caractère n'a été utilisé que dans une seule diagnose (H. regularis). Sa variabilité est inconnue et il ne sera pas retenu pour l'identification.

3.8.4. Position des phasmides du mâle

Ce caractère n'a été utilisé que pour H. caipora. Cette espèce a été séparée de H. multicinctus par la position des phasmides, antérieures par rapport au niveau de l'anوس chez le mâle. La position des phasmides du mâle de H. multicinctus n'a jamais été décrite. Elles ont été figurées à l'avant de l'anوس chez une population de cette espèce provenant des îles Fidji (van den Berg & Kirby, 1979).

En règle générale, il est douteux que la position des phasmides soit très différentes chez les mâles et les femelles de la même espèce. Ce caractère ne sera pas retenu pour identification.

3.8.5. Longueur du stylet du mâle

Les mâles de H. cornurus ont un stylet plus court que ceux de H. hydrophilus. La longueur du stylet des femelles est utilisée dans la même diagnose et ces deux caractères font donc double emploi. La longueur du stylet des mâles ne sera pas utilisée pour l'identification.

3.9. CONCLUSION: LISTE DES CRITERES UTILISABLES POUR L'IDENTIFICATION DES ESPECES DE HELICOTYLENCHUS

En conclusion de ce chapitre, il est maintenant possible de récapituler les jugements portés sur les 51 caractères utilisés par les auteurs pour la différenciation des espèces du genre. Certains de ces critères ont été reconnus valides pour une méthode générale d'identification, d'autres ne sont utilisables que dans des cas particuliers, d'autres enfin sont sans doute des critères valides mais ne peuvent être utilisés actuellement pour diverses raisons. Un certain nombre de critères ont été rejetés.

3.9.1. Critères retenus pour une méthode générale d'identification

Ce sont les 24 critères dont la variabilité a été estimée assez faible et qui peuvent servir à identifier la majorité des espèces du genre. Leur liste est donnée dans le Tableau 3.9.1. Dans ce tableau, les mesures sont accompagnées d'une estimation de leur variabilité intraspécifique, ainsi que de l'étendue des valeurs spécifiques moyennes dans le genre. Les valeurs purement qualitatives sont incluses avec le nombre de classes qui ont été observées pour chacune d'elles ainsi que l'indication de leur nature, variable ou fixe.

Tableau 3.9.1.

Liste des critères utilisables pour une méthode générale d'identification spécifique dans le genre Helicotylenchus.

Mesures	Etendue générique (μm)	Variabilité spécifique (μm)
Longueur du corps	830	150
Rapport a	24	8
Largeur des anneaux du corps	2,5	1
Longueur de la queue	22	3
Rapport c	71	15
Rapport c'	1,7	0,5
Nombre d'anneaux caudaux	19	8
Position des phasmides	24	6
Position du pore excréteur	50	10
Longueur du stylet	22,0	3
Rapport m	12	4
Distance D.G.O./base du stylet	10	5
Rapport V	40,0	2
Longueur des spicules	20	3
Critères qualitatifs fixes		Classes
Présence/absence de mâles		2
Disque labial visible/non visible latéralement		2
Présence/absence de fasciculi (serpentin)		2
Critères qualitatifs variables		Classes
Habitus		2
Forme de la région labiale		2
Fusion caudale des lignes du champ latéral		2
Nombre d'anneaux labiaux		3
Forme des boutons du stylet		3
Branche génitale postérieure femelle		3
Forme de la queue		4

3.9.2. Critères retenus pour l'identification d'espèces particulières

A la différence des critères précédents, ces critères ne servent qu'à identifier une ou quelques espèces. Leur intérêt est évident pour ces cas particuliers mais ils n'ont pas leur place dans une méthode générale d'identification. Ces critères sont les suivants:

- aspect angulaire de la région labiale;
- longueur du procès caudal;
- formes particulières de la queue;
- forme du bulbe oesophagien médian.

3.9.3. Critères valides mais inutilisables

Ces critères ne sont pas utilisables pour l'identification, soit parce que leur variabilité est totalement inconnue, soit parce qu'ils n'ont pas été décrits dans la majorité des espèces du genre. Lorsqu'ils seront mieux connus, ces critères pourront être ajoutés à l'une ou l'autre des listes précédentes ou être rejetés s'ils s'avèrent trop variables. La liste de ces critères comprend:

- vue de face au microscope électronique à balayage;
- épaisseur de la cuticule caudale;
- position des céphalides postérieures;
- dimensions de l'anneau basal de la charpente labiale;
- longueurs relatives des glandes oesophagiennes les unes par rapport aux autres;
- longueur de l'oesophage mesurée jusqu'à l'extrémité des glandes;
- rapport Gp (branche génitale postérieure/branche antérieure %);
- position de la spermathèque par rapport au tractus génital.

*

Trente six critères parmi les cinquante et un donnés au début de ce chapitre sont donc utilisables pour identifier les espèces d'Helicotylenchus. Les autres critères n'ont aucune valeur taxonomique et ne devraient pas être utilisés.

Il reste maintenant à définir une méthode simple et efficace qui permettra, par une judicieuse utilisation des critères retenus, d'identifier sans erreur toute population appartenant au genre Helicotylenchus. Ce sera l'objet de la quatrième partie de cet ouvrage.

CHAPITRE 4

LES CONSEQUENCES DE LA VARIABILITE INTRASPECIFIQUE
RECHERCHE D'UNE METHODE D'IDENTIFICATION

4.1. INTRODUCTION

En début de ce chapitre, il est bon de rappeler la définition de quelques termes, employés souvent à tort.

La taxonomie est l'étude théorique de la classification, ses bases, ses principes et ses règles. La systématique est l'étude des organismes vivants et des relations qui existent entre eux. Une fois ces relations connues, la classification permet de ranger ces organismes dans des groupes qui reflètent ces relations.

Lorsqu'une telle classification a été établie, l'identification consiste à assigner des organismes non identifiés au groupe auquel ils appartiennent.

En pratique les auteurs procèdent différemment au niveau spécifique chez des nématodes tels Helicotylenchus. Très souvent les processus de classification et d'identification sont inversés. La décision de créer une nouvelle espèce résulte, non d'une étude de systématique en accord avec un système taxonomique bien défini, mais d'une identification infructueuse. Le nématologiste qui ne parvient pas à identifier une population est souvent tenté de la déclarer inconnue pour la science. Il crée une nouvelle espèce et la différencie des autres espèces du genre par les mêmes critères que ceux qui ont abouti à une identification infructueuse.

Cette situation est inévitable car il n'est pas raisonnable de demander à chaque auteur de vérifier que sa nouvelle espèce répond à la définition de Mayr (rappelée plus haut: 3.8.1.). Des expériences de fertilisation croisée sont trop longues et délicates pour les formes amphimictiques et impossibles pour les formes uniparentales. Il faut donc accepter que de nouveaux taxa soient créés sur des bases purement morphologiques. Il faudrait cependant que les auteurs ne perdent pas de vue que des différences phénotypiques ne sont pas la raison première de l'individualité spécifique. Elles ne sont que le reflet des différences génotypiques qui existent entre les espèces valides.

Découvrir une différence de forme entre deux populations n'est pas suffisant, il faut de plus s'assurer que cette différence représente plus que la variation individuelle qui existe à l'intérieur de tout groupe d'êtres vivants. Elle doit être la manifestation d'une différence entre les génotypes, seule véritable raison pour l'existence de deux taxa distincts.

Cette vérification doit s'appuyer sur la connaissance profonde de la variabilité intraspécifique dans le genre en question. En raison des pratiques actuelles des descripteurs d'espèces nouvelles, l'étude de la variabilité et de ses conséquences est donc beaucoup plus qu'une aide à l'identification. Elle est à la base de la compréhension de ce qui constitue l'espèce chez Helicotylenchus.

Puisque l'échec de l'identification de populations inconnues continuera d'être la raison première de la proposition de nouvelles espèces, il est important pour la classification du genre que la méthode d'identification prenne en compte la variabilité intraspécifique. Nous allons voir qu'une bonne méthode doit également répondre à d'autres contraintes.

4.1.2. Caractéristiques d'une méthode d'identification

4.1.2.1. Prise en compte de la variabilité intraspécifique

Comme il vient d'être dit, la qualité première d'une méthode d'identification est la prise en compte de la variabilité intraspécifique. Cette variabilité s'exprime de diverses manières selon le type de caractère auquel elle s'applique.

On a vu chez Helicotylenchus que six des dix critères purement morphologiques peuvent varier à l'intérieur des espèces. D'autres critères, qualifiés de non-variants à l'intérieur de l'espèce, peuvent cependant varier entre individus de la même population. Par exemple trois des vingt spécimens de H. paracanalis d'une population de Côte d'Ivoire ne montraient aucune trace des fasciculi caractéristiques de cette espèce. Le caractère "présence de fasciculi" n'est fixe que si l'on examine un nombre suffisant de spécimens de la population à identifier.

Les critères morphologiques peuvent varier pour la plupart soit à l'intérieur de chaque population, soit entre les populations qui constituent une espèce. En fait il y a toujours pour chaque espèce un certain nombre de critères fixes tandis que d'autres critères varient. La liste des critères fixes n'est pas toujours la même d'une espèce à l'autre. Par exemple, la forme de la queue est fixe chez H. multicinctus, elle est variable chez H. dihystrera. L'annélation labiale est fixe chez H. dihystrera, elle varie chez H. densibullatus tandis que la forme des boutons basaux du stylet est fixe chez cette dernière espèce, variable chez de nombreuses autres. Pour cette raison, une méthode générale d'identification doit considérer que tous les critères morphologiques sont potentiellement variables.

Les critères quantitatifs, quand à eux, ont toujours une certaine variabilité dont il sera nécessaire de tenir compte. Le stylet peut varier du 3 μm en valeur moyenne à l'intérieur de la même espèce, la longueur du corps peut varier de 150 μm . Cette variabilité

n'interdit pas l'emploi de caractères quantitatifs pour l'identification, à condition de la comparer à l'étendue des mesures spécifiques moyennes à l'intérieur du genre. La longueur du stylet est certainement capable de différencier une population de *H. morasii* avec un stylet de 19 μm , de l'espèce *H. coomansi* dont le stylet atteint 40,5 μm en valeur moyenne. La longueur du corps peut séparer une population de *H. affinis* avec un corps long de 408 μm de l'espèce *H. coomansi* dont la longueur moyenne atteint 1235 μm . Les valeurs des caractères quantitatifs sont donc utilisables, parce que très différentes entre des formes aux extrémités opposées de l'étendue des valeurs spécifiques du genre. Cependant, étant donné le grand nombre d'espèces nominales chez *Helicotylenchus*, les valeurs spécifiques varient très peu d'une espèce à l'autre, surtout si l'on considère la variabilité intraspécifique. La figure 4.1.2.1. montre les valeurs spécifiques moyennes de la longueur du stylet, l'un des caractères les moins variables, chez 126 espèces de *Helicotylenchus*. Ces mesures sont arrangées par ordre de valeurs croissantes. Comme on le voit, les espèces proches les unes des autres ont des longueurs de stylet égales ou différant de moins de 3 μm , valeur estimée de la variabilité intraspécifique de ce caractère. Une espèce telle *H. dihystra* avec un stylet de 24,5 μm n'est pas différente de 80 autres espèces si l'on ne considère que ce seul caractère.

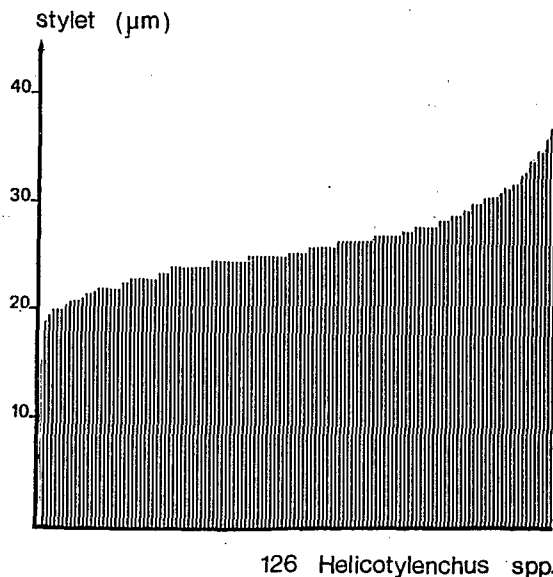


Fig. 4.1.2.1. - Représentation graphique des longueurs moyennes des stylets de 126 espèces de *Helicotylenchus*, arrangées en ordre de valeurs croissantes (Fig. 2 dans Fortuner, 1984b).

Il faut aussi noter qu'il est impossible de séparer les espèces du genre en deux groupes par la longueur de leur stylet. Quelque soit l'endroit de la coupure entre ces deux groupes, il y aura toujours de nombreuses espèces qui devraient être placées dans chacun d'eux lorsque

l'on considère, non la valeur exacte de la longueur du stylet, mais sa possible variation.

Il est impératif que la méthode d'identification retenue tienne compte de ces différents aspects de la variabilité intraspécifique. D'une façon plus générale, une méthode d'identification doit aboutir à un résultat exact en se gardant de deux dangers: d'une part conserver par erreur une espèce qui n'est pas la bonne, d'autre part rejeter par erreur la bonne espèce.

4.1.2.2. Simplicité d'emploi

L'identification des nématodes est une opération de routine que tout nématologiste devrait être capable de mener à bien. Non seulement le taxonomiste mais aussi l'écologiste ou le vulgarisateur devraient pouvoir reconnaître les espèces qu'ils prélèvent dans la nature. Les spécialistes qui travaillent sur la biologie d'une espèce bien connue ou cherchent à lutter contre elle, devraient surveiller l'absence de contaminations des populations qu'ils étudient au laboratoire en vérifiant périodiquement leur identité spécifique.

Les nématologistes ont pour la plupart quelques connaissances taxonomiques, mais ils n'ont pas le savoir intuitif qui vient de l'observation quotidienne de nombreuses formes différentes. Ils ont besoin d'une méthode d'identification simple et facile à utiliser. Cette méthode ne doit pas exiger de connaissances particulières, mais doit être familière. Elle doit être toujours immédiatement accessible et doit pouvoir donner une réponse rapide.

Cependant, ces qualités ne doivent pas être obtenues au détriment de la fiabilité de la méthode. Plus encore qu'une identification facile, les nématologistes ont besoin d'une identification sûre et reproductible. Il est nécessaire pour eux que l'identification cesse d'être un art et devienne une science presque exacte. Pour cette raison la prise en compte de la variabilité devra prendre le pas sur la recherche de la simplicité d'emploi.

4.1.2.3. Possibilité de mise à jour

La classification des nématodes est en continuel changement. De nouvelles espèces sont incessement créés. Les vieilles espèces nominales sont synonymisées entre elles, puis certaines sont revalidées. Des genres nouveaux sont créés par fraction des genres précédemment établis, chacun entraînant avec lui son cortège d'espèces. A l'inverse, des genres sont rassemblés en un nouveau taxon plus large qui regroupe alors de nombreuses espèces. A la suite de cette activité parfois désordonnée, la liste des espèces de chaque genre est en continuel changement. Une méthode d'identification doit tenir compte de ces modifications et pouvoir être facilement mise à jour par addition ou soustraction d'espèces au gré des classificateurs.

En fait, la situation est encore compliquée par l'absence d'un consensus entre les nématologistes. Les spécialistes se répartissent entre "fractionneurs" et "rassembleurs" et la liste des genres valides et de leur synonymes varie d'une publication à la suivante. Par exemple,

Helicotylenchus tel qu'il est défini ici peut être considéré par divers chercheurs de quatre façons différentes:

- Helicotylenchus s. l. y compris le genre synonyme Rotylenchoides;
- Helicotylenchus s. str.;
- Rotylenchoides comme défini par Luc (1960) et Sher (1966);
- Rotylenchoides comme défini par Siddiqi & Husain (1964).

Une bonne méthode d'identification devrait permettre à chacun d'utiliser la définition du genre et la liste des espèces qu'il pense être la meilleure.

Toutes ces caractéristiques d'une bonne méthode d'identification, validité des résultats, prise en compte de la variabilité, simplicité d'emploi, mise à jour facile, flexibilité, vont permettre de porter un jugement sur les méthodes utilisées en nématologie et de proposer une nouvelle méthode pour tenter de mieux répondre à ces exigences.

4.2. LA CLEF DICHOTOMIQUE

4.2.1. Description

La clef dichotomique a été depuis longtemps, et est d'ailleurs toujours, la méthode d'identification la plus utilisée en zoologie comme en botanique. Jusqu'à une date récente, c'était la seule méthode disponible en nématologie.

La clef en lignes numérotées, dont un exemple est donné par la figure 1.3.4., est la plus employée. Chaque numéro représente une alternative. Les deux termes de l'alternative sont imprimés l'un juste en dessous de l'autre et il est donc facile de choisir celui qui convient. Il est possible de suivre la clef à l'envers et, une fois l'identification faite, retrouver les caractères qui l'ont permise. Cette propriété est souvent mise à profit par les descripteurs d'espèces nouvelles lorsqu'ils se dispensent de rédiger une diagnose complète en indiquant que la nouvelle espèce "sort de la clef" à telle ou telle ligne.

Les taxonomistes des pays de l'Est ont coutume d'utiliser la clef à paragraphes dans laquelle les termes de chaque alternative apparaissent loin l'un de l'autre.

La clef dichotomique est dite séquentielle car elle étudie un caractère à la fois, l'un après l'autre, généralement dans l'ordre défini par son auteur. Il existe des clefs à entrées multiples avec lesquelles l'utilisateur peut choisir les caractères sur lesquels il veut baser son identification (Sneath & Sokal, 1973, p. 390) mais, à ma connaissance, aucune n'a jamais été proposée pour des nématodes phytoparasites.

Les clefs sont souvent monothétiques lorsque chaque ligne numérotée comprend une seule alternative, basée sur un seul caractère, telles par exemple les lignes 1, 8, 15, 16, etc., de la clef de la figure

1.3.4. Elles sont polythétiques lorsque la même ligne utilise plusieurs caractères telles les lignes 2, 18, 22, etc., de la même figure. Ceci permet d'utiliser la clef même si l'un des caractères n'est pas observable. Comme on le voit sur la Fig. 1.3.4., la plupart des clefs comportent des lignes des deux sortes.

Les lignes polythétiques posent souvent un dilemme à l'utilisateur lorsque l'échantillon à identifier s'accorde à l'un des caractères du premier choix et à l'autre caractère du second choix possible. Un tel échantillon aura par exemple des boutons du stylet indentés mais une queue sans procès terminal (Fig. 1.3.4., ligne 18). Il faut dans un tel cas suivre soit le premier caractère cité, soit celui qui paraît être le moins variable dans l'échantillon considéré. De nombreux nématologistes répugnent à un tel choix et préfèrent suivre les deux lignes possibles.

4.2.2. Validité des résultats

Par sa nature dichotomique, la clef traditionnelle est incapable de prendre en compte la variabilité intraspécifique.

Dans la clef de Sher (1966, voir Fig. 1.3.4.), la première ligne sépare les 38 espèces d'après la forme de leur queue, soit à procès terminal bien marqué, soit à procès terminal absent ou court. Les espèces de Helicotylenchus à procès absent ont été réparties dans le présent ouvrage en trois catégories distinctes (queues hémisphériques symétriques ou asymétriques et queues à angle droit, voir 3.3.4.1.). Par contre l'étude de la variabilité intraspécifique a amené à regrouper dans la même catégorie toutes les espèces à procès caudal, quelle que soit la longueur de celui-ci. Il existe un certain nombre d'espèces chez lesquelles la forme de la queue ne varie pas. H. retusus a toujours une queue symétrique arrondie (type 1), H. pseudorobustus a toujours un procès terminal (type 4). Par contre de nombreuses espèces telles H. dihystra ont des queues de forme variable appartenant à deux et parfois trois des quatre types définis. Parmi 178 espèces valides du genre Helicotylenchus, 66 soit 37,1% ont une queue de forme variable. Si l'on reprend la clef de Sher et si l'on regroupe les types 1, 2 et 3 dans le premier terme de l'alternative, tandis que le type 4 représente à lui seul le second terme, on s'aperçoit que 36 espèces sur 178 ne peuvent être classées et doivent donc apparaître à deux endroits différents dans la clef. A l'inverse, quand on utilise la clef pour identifier un échantillon inconnu, on peut dire qu'il a 20% de chances d'avoir une queue variable. Dans 20% des cas il faudra suivre les deux termes de l'alternative ce qui rendra la première ligne de la clef inutilisable.

Il faut noter que ces mesures de variabilité ont été relevées dans les descriptions originales de chaque espèce et qu'elles ne tiennent donc pas compte des descriptions subséquentes de populations non-types. D'autre part, la majorité des auteurs ne portent pas grande attention à la variabilité intraspécifique et décrivent comme fixes des caractères qui en fait varient dans l'échantillon qu'ils observent. Les pourcentages donnés ci-dessus et dans le Tableau 4.2.2. représentent donc une limite inférieure. Le véritable pourcentage d'espèces variantes pour chaque caractère est certainement plus élevé.

Le Tableau 4.2.2. présente les caractères utilisés par Sher (1966) dans l'ordre de leur apparition dans la clef. Si l'on écarte les caractères rejetés au chapitre 3 et les mesures, les neuf caractères utilisés sont variables pour des pourcentages divers d'espèces, de 0 à 37%. Il est probable que la plupart des espèces auront au moins l'un de ces caractères variable. A chaque fois, il faudrait conserver ces espèces variables dans les deux choix offerts par la ligne utilisant le caractère en question. La clef de Sher (1966) comporte 37 lignes pour 38 espèces. Chaque espèce n'apparaît donc qu'une seule fois dans la clef. Celle de Siddiqi (1972) comporte 71 lignes pour 70 espèces. Deux d'entre elles apparaissent donc à deux endroits différents de la clef. Ces deux clefs ont donc été construites en négligeant totalement (Sher) ou presque totalement (Siddiqi) la variabilité intraspécifique.

Tableau 4.2.2.

Caractères utilisés dans la clef de Sher (1966) et leur variabilité:
pourcentage d'espèces variables pour les caractères qualitatifs;
variabilité intraspécifique pour les caractères quantitatifs.

Niveau	Caractère	Variabilité; remarques
1	Forme de la queue	37%
2	Présence de mâles	0%
	Aspect région labiale	7%
3	Forme boutons basaux du stylet	25%
	Annélation labiale distincte	(rejeté)
4	Disque labial visible	0%
	Habitus	7%
	Longueur du stylet	(mesure: 3µm)
	Aréolation du champ latéral	(rejeté)
5	Annélation labiale présente	(rejeté)
	Nombre d'anneaux labiaux	27%
	Aspect annélation caudale	(rejeté)
	Aspect procès terminal	(non-utilisé)
6	Position des phasmides par rapport à l'anūs	(mesure: 6)
	Position du D.G.O., rapport o	(rejeté)
	Position des phasmides dans le champ latéral	(rejeté)
7	Forme du bulbe médian	(non-utilisé)
8	Rapport c'	(mesure: 0,5)
9	Position de la spermathèque	(rejeté)
10	Fusion des lignes du champ latéral	9%

La même remarque peut être faite pour toutes les clefs publiées en nématologie. Il serait possible de proposer une clef pour les 178 espèces valides en respectant leur variabilité. Il faudrait pour cela augmenter la longueur de la clef dans de larges proportions. Dès la première ligne, si l'on utilise le caractère forme de la queue comme l'ont fait Sher (1966) et Siddiqi (1972), mais si l'on tient compte des 66 espèces à queue variable, le nombre de lignes nécessaires passe de 177 à 243. Ce total s'accroît à chaque fois qu'il est nécessaire d'employer un caractère variable. Comme ils le sont presque tous, on aboutit vite à une clef de longueur excessive. Une telle clef serait

difficile, pour ne pas dire impossible à utiliser d'autant plus que tout échantillon étant lui-même variable il faudrait suivre de multiples choix dans cette multitude de lignes.

Seuls les caractères qualitatifs ont été discutés jusqu'à présent. L'emploi de mesures comme critères de classification n'est pas accepté par tous. Chitwood (1957) pensait qu'une différence de taille n'était pas un critère spécifique valide et cette opinion est toujours partagée par de nombreux chercheurs.

Il est certain qu'une espèce caractérisée par une seule mesure est douteuse, mais on peut dire la même chose d'une espèce caractérisée par un seul critère morphologique. En fait les critiques de l'utilisation des mesures comme critères spécifiques font une distinction entre caractères de taille et caractères de structure. Les uns sont vus comme sujets à variation sous l'influence de facteurs externes tels la nature de l'hôte. Les autres sont compris comme reflétant des différences génotypiques profondes et donc des différences spécifiques réelles, indépendantes de l'action du milieu.

Les études des chapitres précédents ont montré que les caractères morphologiques (forme de la queue, fusion des incisures) n'étaient pas à l'abri des influences du milieu et changeaient au gré de l'hôte ou de l'origine géographique des populations. Ces mêmes études ont prouvé que, si la variation des mesures sous l'influence de facteurs externes était un phénomène bien réel, il était possible de fixer des limites spécifiques à cette variation. Il est vrai que la longueur du stylet peut varier de 3 μm en valeurs moyennes à l'intérieur de la même espèce de *Helicotylenchus* mais par là-même on peut accepter comme critère spécifique une différence de 4 μm ou plus dans les longueurs de cet organe.

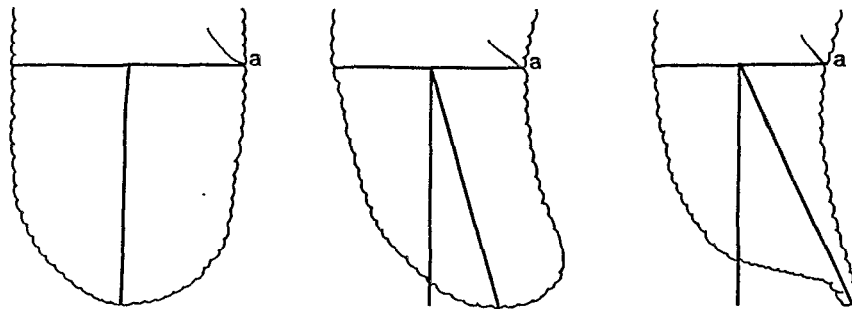


Fig. 4.2.2. - Evaluation de la symétrie des queues par une mesure d'angle (a: anus).

D'autre part, il faut noter que tout critère morphologique peut être mesuré et devenir ainsi un critère quantitatif. L'habitus par exemple est un caractère de forme, habitus en C, habitus en spirale, spirale lâche, spirale serrée, mais j'ai pu le quantifier en mesurant le nombre

de tours décrits par la spirale. Un habitus en C décrit moins de 360 degrés, une spirale lâche de un tour et demi décrit 540 degrés, une spirale serrée de trois tours décrit 1080 degrés. J'ai gardé d'autres caractères sous leur forme qualitative mais il est possible de les quantifier si l'on ne craint pas d'effectuer les mesures et les calculs nécessaires. La figure 4.2.2. montre à titre d'exemple comment le caractère "queue symétrique ou asymétrique" aurait pu être remplacé par une mesure d'angle. Cet angle aurait pour sommet le milieu de la section transversale de la queue au niveau de l'anus. Son premier côté serait la perpendiculaire à cette section. Le deuxième côté irait du sommet vers la tangente à la queue parallèle à cette section transversale. La mesure de cet angle peut paraître fastidieuse mais l'emploi d'un convertisseur numérique relié à un ordinateur rendrait cette opération aisée.

Il semble donc que l'on doive accepter les mesures comme critères spécifiques valides. Elles sont certainement très utiles pour l'identification. L'emploi de mesures dans les premières lignes de la clef est cependant impossible. La distribution des longueurs spécifiques moyennes des stylets de 126 espèces d'Helicotylenchus a été illustrée plus haut (Fig. 4.1.2.1.). Si l'on tient compte des 3 μm de la variabilité intraspécifique, on voit qu'il est impossible de couper le genre en deux par un choix tel que "stylet supérieur ou inférieur à x μm ". Si l'on coupe à 25 μm par exemple, il n'y aura pas moins de 83 espèces à stylet compris entre 22 et 28 μm . Des points de coupure plus proches des valeurs extrêmes permettraient de réduire le nombre de ces espèces inclassifiables mais de telles coupures ne sépareraient qu'un petit nombre d'espèces. On ne peut utiliser les caractères mesurables que lorsque les caractères qualitatifs ont réduit le nombre des espèces en jeu à quelques taxa aisément séparables.

En résumé, la clef dichotomique ne peut accommoder, ni la variabilité des caractères qualitatifs, ni celle des mesures. Dans un genre à forte variabilité intraspécifique tel Helicotylenchus, toute clef doit négliger cette variabilité et être construite sous le faux semblant d'une fixité des critères spécifiques. L'utilisateur confronté à la réalité de la variabilité dans l'échantillon qu'il doit identifier doit, soit négliger à son tour les variations qu'il observe et faire à chaque ligne des choix hasardeux, soit s'embarasser d'un grand nombre de choix multiples. Quelle que soit la tactique employée le danger est grand pour l'utilisateur de manquer la ligne qui aurait conduit à la détermination correcte et d'aboutir ainsi à une espèce qui ne sera pas la bonne.

La réduction forcée de la variabilité des êtres vivants à un ensemble de dichotomies simplistes aboutit à la création de clefs arbitraires dont l'emploi résulte souvent en des identifications erronées. Il serait possible d'inclure cette variabilité dans d'autres sortes de clefs, telles les clefs à entrées multiples évoquées ci-dessus (4.2.1.) mais plutôt que de sauver à tout prix une méthode mal adaptée, il serait préférable de changer de méthode, s'il en existe de meilleure.

4.2.3. Simplicité d'emploi

La clef dichotomique est une méthode familière, bien connue de tout biologiste depuis les temps parfois lointains de ses études secondaires. Il n'est donc pas nécessaire d'expliquer son emploi. Une clef est aisément disponible par la consultation, soit de la publication originale (voir liste de Baird & Bernard, 1983), soit de copies des listes publiées. Ces copies peuvent être rassemblées dans un classeur qui sera toujours sous la main de l'utilisateur.

Cette facilité d'accès est souvent contrebalancée par les problèmes posés par l'utilisation des clefs dichotomiques. Comme on l'a vu ci-dessus, l'existence de la variabilité intraspécifique empêche de trouver facilement les réponses correctes aux questions posées par les clefs. Les utilisateurs sont souvent arrêtés par l'impossibilité de choisir entre les options proposées. Beaucoup abandonnent leur tentative, d'autres répondent un peu au hasard, au risque d'aboutir à une identification erronée, d'autres enfin essayent de suivre tous les choix possibles mais sont vite empêtrés par la multiplication des lignes à suivre. Les clefs sont d'un emploi facile pour qui connaît bien le genre en question et pour qui a déjà une bonne idée de l'identité de l'espèce. Dans ce cas il est possible d'aller de ligne en ligne en suivant un chemin familier vers un but déjà connu. La clef sert alors surtout à vérifier que l'intuition initiale était correcte. Par contre pour l'utilisateur d'une clef nouvelle dans un genre peu connu la facilité d'accès de la clef est vite surpassée par les difficultés liées à son utilisation.

4.2.4. Mise à jour

Il est très difficile d'ajouter de nouvelles espèces à une clef dichotomique. Pour ce faire, il faut ajouter de nouvelles lignes et souvent réarranger les anciennes lorsque de nouveaux caractères doivent être introduits, ou lorsque les dichotomies ne sont plus valides. Par exemple la ligne 7 de la clef de Sher (1966) sépare H. multinctus de H. anhelicus par la longueur du stylet, 25 μm ou moins pour la première espèce, 30 μm ou plus pour la seconde. De nos jours il existe une dizaine d'espèces qui aboutissent à la ligne 7. Trois ont un stylet de moins de 25 μm (H. multinctus, H. kherai et H. sandersae), trois autres ont un stylet de plus de 30 μm (H. anhelicus, H. goldeni et H. coomansi) enfin les quatre autres ont des stylets de longueur intermédiaire (H. oryzae, H. caipora, H. tumidicaudatus et H. pasohi). Par suite de la présence de ces quatre espèces il est impossible de se contenter d'ajouter quelques lignes pour séparer les nouvelles espèces. Il faut aussi abandonner l'emploi du caractère longueur du stylet qui n'est plus utilisable à ce niveau de la clef. On voit donc que chaque nouvelle édition n'est pas simple mise à jour mais plutôt refonte complète de la clef précédente. On peut le vérifier aisément en comparant les clefs de Sher (1966) et de Siddiqi (1972). Le premier caractère est le même dans les deux clefs (forme de la queue) mais il est utilisé différemment. Sher sépare les queues à long procès d'une part, les queues à procès court ou absent de l'autre. Siddiqi sépare les queues sans procès des queues à procès long ou court. Les quelques caractères suivants sont les mêmes dans les deux clefs (présence de mâles, forme de la région labiale, présence

d'anneaux labiaux), mais dès le quatrième niveau, les clefs suivent des chemins très différents.

Anderson (1978) n'a pas voulu refaire entièrement la clef de Siddiqi (1972) et n'a proposé qu'une clef supplémentaire pour les cinquante espèces décrites entre temps. Cette solution n'est pas très heureuse car l'identification oblige maintenant à utiliser deux clefs indépendantes. Les résultats obtenus avec chacune doivent être comparés entre eux pour aboutir à une identification. Cette méthode multiplie les risques d'erreur et il aurait été préférable de construire une clef unique avec toutes les espèces.

Il existe des méthodes pour la conception des clefs assistée par ordinateur. Les clefs ainsi obtenues sont comparable en qualité aux clefs faites manuellement (Sneath & Sokal, 1973, p. 392). A ma connaissance ces méthodes n'ont jamais été utilisées avec les nématodes phytoparasites. Les clefs continuent à être faites à la main, à des intervalles de sept ou huit ans chez *Helicotylenchus* pour accommoder à chaque fois trente à cinquante espèces supplémentaires.

De nombreux auteurs reculent devant l'énormité de la tâche, et proposent des clefs partielles qui n'incluent que les espèces connues dans une région donnée, Román (1965) pour Puerto Rico, Thorne et Malek (1968) pour la Prairie américaine, Anderson (1974) et Anderson et Eveleigh (1982) pour le Canada, van den Berg et Heyns (1975) pour l'Afrique du Sud, van den Berg et Kirby (1979) pour les îles Fidji. Ces clefs réduites sont très utiles pour l'identification de routine d'espèces bien connues. Elles sont bien sûr inutilisables pour toute espèce non encore observée dans la région.

4.2.5. Conclusion

La clef dichotomique est aisément disponible et son emploi est bien connu de tout biologiste. Ces qualités sont plus que contrebalancées par la totale incapacité de cette méthode d'identification à prendre en compte la variabilité intraspécifique. En conséquence une clef est très difficile, voir impossible, à utiliser par tout chercheur non familier avec le genre et la clef en question et risque d'aboutir à une identification erronée. Enfin la mise à jour d'une clef exige sa refonte complète.

4.3. LA CLEF TABULAIRE

4.3.1. Description

La clef tabulaire est d'introduction relativement récente pour les nématodes des plantes. La première semble être celle que Stegarescu (1966) proposa pour *Longidorus*. Ces clefs se présentent sous la forme d'un tableau composé d'autant de colonnes que de caractères et d'autant de lignes que d'espèces.

Pour identifier un échantillon, il faut arranger sa description selon le format utilisé dans la clef. Cette description est ensuite comparée, caractère par caractère, à celle de toutes les espèces du tableau. La clef tabulaire est dite simultanée car toutes les espèces sont prises en compte et polythétique car tous les caractères sont

utilisés à la fois. Une clef polythétique est, par son principe même, plus exacte qu'une clef monothétique, surtout chez les nématodes tels Helicotylenchus où les espèces sont souvent séparées, non par un seul, mais par un ensemble de critères. H. dihystra et H. pseudorobustus en sont un parfait exemple. Aucun trait (taille, longueur du stylet, position de la vulve, formes de la queue et de la fusion des lignes du champ latéral) n'est vraiment distinctif entre ces deux espèces. Tous ensemble, ils justifient l'acceptation de deux taxa distincts. Dans de grands genres tels Helicotylenchus, il est cependant nécessaire d'adopter une stratégie séquentielle et de diviser le tableau en sous-unités de taille convenable grâce à l'emploi de un ou deux caractères. Cette stratégie a été employée par exemple par Luc et Dalmasso (1975) pour Xiphinema et par Boag et Jairajpuri (1985) pour Helicotylenchus.

Les "compendiums" publiés pour divers genres peuvent être considérés comme des sortes de clefs tabulaires non organisées. A la différence des vraies clefs tabulaires, les descriptions spécifiques y apparaissent sous forme de données brutes, c'est à dire non arrangées en classes. La publication de Boag et Jairajpuri sur Helicotylenchus citée ci-dessus est en fait intermédiaire entre une vraie clef tabulaire et un compendium.

4.3.2. Validité des résultats

En théorie, une clef tabulaire n'est pas mieux adaptée qu'une clef dichotomique à la prise en compte de la variabilité spécifique. Idéalement, chaque colonne décrit un seul caractère et celui-ci est représenté par "zéro" (absent) ou par "un" (présent). En pratique, les auteurs de clefs ont tenu compte de la variabilité en utilisant plusieurs états pour chaque caractère-colonne. Par exemple, Luc et Dalmasso (1975) utilisent quatre types de branches génitales femelles pour la première colonne, sept formes de queues pour la quatrième colonne, etc. L'arrangement typographique de ces divers états facilite les comparaisons et permet d'indiquer que certaines espèces possèdent deux ou plusieurs états du même caractère. Les mesures peuvent être soit groupées en classes, soit indiquées en temps que données brutes. Quand les mesures sont arrangées en classes, de nombreuses espèces appartiennent à deux classes, du fait de la variabilité des mesures. Pour Xiphinema par exemple, le rapport V est utilisé pour la troisième colonne de la clef de Luc et Dalmasso (1975) avec quatre classes possibles. Parmi les 68 espèces incluses, 44, soit près de deux-tiers, appartiennent à deux classes pour ce caractère. Le compendium de Boag et Jairajpuri (1985) utilise les données brutes pour les mesures de 154 espèces de Helicotylenchus. Chaque mesure est représentée par l'étendue des mesures individuelles rapportée dans la littérature pour l'espèce. Les mesures sont classées dans l'ordre croissant de la valeur minimum de chaque étendue spécifique. Il est difficile d'utiliser l'étendue des mesures individuelles au lieu des mesures moyennes. Par exemple, chez H. dihystra et H. pseudorobustus, les longueurs de stylet sont données comme 20-30 μm . La petite différence qui existe entre les longueurs moyennes (moyennes variant de 23,6 à 26,4 μm pour la première espèce, de 25,4 à 28,4 μm pour la seconde) est ici totalement masquée. De même les différences dans le rapport V

(62,2 à 64,6% en valeurs moyennes chez *H. dihystra*, 59,5 à 62,7% chez *H. pseudorobustus*) n'apparaissent pas dans le tableau de Boag et Jairajpuri (1985).

Il serait bien entendu possible d'établir un compendium avec les valeurs spécifiques moyennes de chaque mesure. En raison de la variabilité intraspécifique, il faudrait inclure, soit les valeurs moyennes minimum et maximum obtenues dans diverses populations de chaque espèce (par exemple stylet *H. dihystra* = 23,6-26,4 μm), soit une variabilité théorique estimée pour chaque caractère (par exemple 3 μm pour la longueur du stylet).

Les clefs tabulaires peuvent donc tenir compte de la variabilité intraspécifique si leurs auteurs transforment les données brutes d'un simple compendium en un ensemble de caractères à classes multiples. Cette prise en compte de la variabilité augmenterait le nombre de colonnes nécessaires pour la description de chaque espèce. Pour que la clef reste utilisable il faudrait à l'inverse limiter le nombre de caractères et, pour chaque caractère, le nombre de classes. Ces exigences contradictoires entraînent soit la perte de caractères intéressants soit une simplification excessive de la variabilité des caractères retenus.

Dans les grands genres tels *Helicotylenchus*, l'utilisateur d'une clef tabulaire comprenant plus d'une centaine de lignes risque de rejeter par erreur la bonne espèce. En effet, la décision de garder ou de rejeter une ligne est souvent prise sur un seul caractère, surtout au début de la clef. Cet usage de la clef en mode séquentiel comporte les mêmes risques que celui des clefs dichotomiques. Par contre les risques sont faibles d'accepter par erreur une mauvaise identification à cause du caractère polythétique de la clef. La décision finale est prise au vu de tous les caractères considérés simultanément entre l'échantillon à identifier et l'espèce retenue. Toute différence morphologique ou morphométrique est facilement décelable.

4.3.3. Simplicité d'emploi

Les clefs tabulaires sont relativement nouvelles en nématologie mais les compendiums publiés depuis une trentaine d'années sont familiers. L'emploi des clefs tabulaires est intuitivement compréhensible et ne demande aucune explication. Ces clefs sont publiées et sont aisément disponibles, au même titre que les clefs dichotomiques.

L'utilisateur écrit la description de l'échantillon à identifier sur une bande de papier de même largeur que la clef, en respectant l'ordre et le format des caractères utilisés par l'auteur. En théorie il fait glisser cette bande de papier de ligne en ligne jusqu'à ce qu'il découvre l'espèce convenable. En pratique les caractères situés à gauche du tableau permettent une pré-sélection des espèces, ce qui réduit le nombre des lignes à examiner. Par exemple le tableau de Boag et Jairajpuri (1985) permet de se diriger immédiatement vers les espèces amphimictiques ou uniparentales. L'ordre dans lequel l'auteur d'une clef a rangé les caractères a une grande importance pour cette pré-sélection des espèces et donc pour la facilité d'emploi de la clef. Par exemple, le second caractère utilisé par Boag & Jairajpuri est la

longueur du stylet. Etant donné que ces auteurs utilisent les étendues de valeurs individuelles de cette mesure, et en raison de la grande variabilité intraspécifique, il est impossible d'utiliser cette deuxième colonne pour pré-sélectionner des groupes d'espèces. Il aurait été préférable de mettre un caractère morphologique peu variable dans cette deuxième colonne. A moins de réécrire la clef, l'utilisateur ne peut changer l'ordre des caractères choisi par l'auteur. Si ces caractères ont été mal rangés la clef est difficile à utiliser car des espèces proches les unes des autres sont éparpillées d'un bout à l'autre du tableau. Par exemple, Boag et Jairajpuri placent côte à côte H. elegans (ligne 52) et H. falcatus (ligne 55) en dépit de la différence dans les longueurs de leurs stylets (21-27,5 contre 21-22 μm). Par contre H. goodi qui a un stylet de longueur 23-25 μm , comparable à celui de H. elegans, se trouve à la ligne 82.

Dans le même article, Boag et Jairajpuri (1985) proposent une nouvelle espèce, H. scoticus. Cette espèce est considérée comme proche de H. rohtangus, H. spitsbergensis, H. tunisiensis, H. canadensis, H. goldeni, H. vulgaris et H. varicaudatus. Dans le tableau, H. scoticus apparaît à la ligne 145. Les autres espèces se trouvent aux lignes 154, 118, 150, 131, 31, 133, et 129. Confronté à la variabilité intraspécifique, l'utilisateur voit augmenter de façon inadmissible le nombre de lignes qu'il doit prendre en considération. Il lui devient de plus en plus difficile de comparer des lignes de plus en plus éloignées les unes des autres. Le risque est grand de manquer d'inclure parmi les espèces possibles celle qui représente en fait la bonne identification.

4.3.4. Mise à jour

La mise à jour d'une clef tabulaire est en principe très simple puisque, chaque fois qu'une nouvelle espèce est décrite, il suffit d'ajouter une ligne au tableau existant. Il est nécessaire de placer la ligne au bon endroit puisque l'emploi de la clef tabulaire en mode séquentiel en début d'identification exige que les espèces soient arrangées selon un certain ordre.

La clef tabulaire peut donc être facilement mise à jour et l'on peut supposer que le taxonomiste spécialiste d'un genre prendra soin d'ajouter les lignes nécessaires. Il est par contre vain d'espérer que tous les généralistes tiennent à jour toutes les clefs tabulaires nécessaires pour faire les identifications spécifiques dans les centaines de genres décrits, ou même dans la cinquantaine de genres économiquement importants. Lorsqu'un généraliste doit identifier une espèce d'un genre qu'il connaît peu, il n'a pas, la plupart du temps, le courage de mettre à jour la liste des espèces et il fait l'identification à l'aide d'une clef périmée.

4.3.5. Conclusion

La clef tabulaire offre de grands avantages par rapport à la clef dichotomique. Elle permet une certaine prise en compte de la variabilité; chaque espèce est décrite en une seule ligne, ce qui réduit beaucoup le danger d'accepter une mauvaise espèce; elle peut facilement être mise à jour. Comme la clef dichotomique elle est aisément disponible et son emploi est facile à comprendre.

Ce n'est cependant pas une méthode d'identification idéale. Il est aisé de rejeter par erreur la bonne espèce, surtout pour les grands genres où il est difficile de maîtriser la multitude de lignes possibles et de comparer des espèces éloignées les unes des autres sur le tableau. La simplicité d'emploi dépend beaucoup de la façon dont l'auteur a rangé les caractères. Enfin la mise à jour des clefs tabulaires est rarement faite de façon routinière.

4.4. LA CLEF D'ORDINATEUR

4.4.1. Introduction

Les clefs traditionnelles, clefs dichotomiques ou clefs tabulaires, sont impuissantes à prendre en compte l'extrême variabilité spécifique qui existe chez Helicotylenchus et de nombreux genres de nématodes. Cette impuissance rend difficile, voir impossible, l'identification lorsqu'il est nécessaire d'utiliser une vingtaine de caractères et d'estimer leur variation chez une ou deux centaines d'espèces.

Les "clefs de papiers" ne sont pas adaptées aux exigences de l'identification. Seule la puissance de calcul d'un ordinateur est capable de mettre en jeu simultanément tous les caractères décrivant toutes les espèces du genre. Encore faut-il que les résultats obtenus soient présentés sous une forme compréhensible et utilisable par le nématologiste généraliste.

Il est nécessaire d'examiner les diverses "clefs d'ordinateur" disponibles et déterminer celle qui répond le mieux aux exigences formulées au paragraphe 4.1.2.

4.4.2. Estimation de la similarité

Au niveau spécifique, le processus d'identification d'un échantillon inconnu peut être décrit comme l'estimation de la ressemblance qui existe entre cet échantillon et chaque espèce du genre auquel il appartient. Plus la ressemblance entre l'échantillon et une espèce est grande, plus il a de chances d'appartenir à cette espèce. Cette ressemblance peut être estimée par un coefficient de similarité générale, calculé de diverses manières.

Il existe de très nombreux coefficients de similarité (Sneath & Sokal, 1973, p. 117) mais dans le cas qui nous occupe, le choix est réduit par la nécessité d'utiliser à la fois des mesures et des caractères qualitatifs à deux ou plusieurs classes. Cette restriction élimine les coefficients de distance, qui comparent la position des espèces dans un espace multidimensionnel, et les coefficients de corrélation, bien que ces derniers pourraient à la rigueur être employés avec des tests de corrélation des rangs pour des variables non paramétriques. Les coefficients de similarité probabiliste ne conviennent pas non plus dans le cas présent. Pour ces coefficients, plus une classe est rare pour un caractère donné, plus elle indique une similarité phylogénétique des espèces. Chaque classe reçoit donc un certain poids, d'autant plus élevé que la classe est rare. Par exemple, chez Helicotylenchus, il y a très peu d'espèces à nombreux anneaux labiaux et le caractère nombre d'anneaux labiaux devrait donc

être pondéré. Une telle action ne se justifie pas. Les quelques formes ayant six anneaux ou plus, soit ne se ressemblent pas particulièrement entre elles, auquel cas il est inutile d'insister sur le seul caractère qu'elles ont en commun, soit se ressemblent entre elles, mais alors leur similarité sera décrite par la comparaison de tous leurs autres caractères et il n'est pas nécessaire de donner un plus grand poids au nombre d'anneaux labiaux.

Finalement, les coefficients d'association comptent le nombre de caractères en agrément entre l'échantillon à identifier et une espèce du genre, par rapport au nombre de comparaisons effectuées. La plupart de ces coefficients utilisent des caractères à deux classes codées 0 et 1: présence/absence, forme A/forme B, etc. Ils ne peuvent servir ici car la majorité des caractères retenus pour l'identification des Helicotylenchus sont soit des mesures, soit des caractères à classes multiples.

Ce mélange de caractères quantitatifs et qualitatifs pose un grave problème. Les uns sont des données paramétriques, les autres sont des données non-paramétriques. Il n'existe aucun test statistique qui prenne en compte ces deux sortes de données.

Il y a plusieurs façons d'éviter cette difficulté. Une première approche consiste à transformer les caractères qualitatifs en caractères quantitatifs. Cette transformation est tout à fait justifiée dans certains cas. Par exemple, l'habitus, généralement décrit en termes qualitatifs (spirale lâche, spirale serrée), peut être représenté par la mesure en degrés du nombre de tours de spirale. La possibilité d'utiliser une autre transformation pour mesurer la symétrie de la queue a été évoquée au paragraphe 4.2.2. Ce genre de transformations a cependant des limites: comment mesurer la forme de la région labiale, la fusion des lignes du champ latéral? On peut à la rigueur supposer que les variables qualitatives ordinales sont en fait des variables quantitatives. Par exemple, les quatre types possibles de boutons basaux du stylet (Fig. 3.6.1.3.) peuvent être arrangés d'après la direction prise par leur surface antérieure par rapport à l'axe du stylet: (1) boutons indentés vers l'avant; (2) boutons plats; (3) boutons arrondis; (4) boutons à pente dirigée vers l'arrière. Puisque le rang attribué à ces différents types de boutons n'est pas arbitraire on peut, sans trop s'éloigner de la réalité, prétendre que quatre est le double de deux. Une telle approximation est difficilement acceptable pour les variables nominales chez qui le rang n'a aucune signification particulière, mâles présents ou absents, région labiale arrondie ou tronquée, lignes internes du champ latéral se joignant en V ou en U.

A l'inverse, il est possible de transformer les mesures en variables ordinales par la définition de classes. Les longueurs du stylet pourraient ainsi être rangées en quatre classes, moins de 25 μm , de 25 à 30 μm , de 30 à 35 μm et plus de 35 μm . Une telle transformation s'accompagne d'une perte inévitable d'information pour les variables ainsi modifiées (4.3.2.).

Gower (1971) a proposé un moyen élégant de résoudre le problème de l'hétérogénéité des caractères. Au lieu d'étudier les caractères eux-mêmes, il estime leur similarité par un coefficient de similarité

qui s'applique à toutes les sortes de caractères, mesures, caractères qualitatifs à deux classes et caractères multi-classes. Pour obtenir le coefficient de Gower, il faut comparer chaque caractère tel qu'il se présente chez l'échantillon à identifier et chez une espèce du genre. Chaque comparaison est notée 1 lorsque les valeurs du caractère sont les mêmes, et 0 lorsqu'elles sont différentes. Cette estimation de la similarité se fait bien sûr de façon différente selon le type de caractère envisagé comme on le verra plus bas. Il faut additionner les notes obtenues par les divers caractères et diviser le résultat par le nombre de comparaisons effectuées. Plus le coefficient de Gower sera proche de 1, plus l'espèce étudiée sera semblable à l'échantillon.

Le coefficient de Gower est un index très prometteur pour mesurer la similarité phénétique de deux populations (Sneath & Sokal, 1973, p. 136). Il est nécessaire de l'étudier plus en détail pour voir s'il peut être adapté à nos contraintes.

4.4.3. Validité des résultats

Comme on l'a vu plus haut (4.1.2.), la validité des résultats d'une méthode d'identification dépend en grande partie de la possibilité pour cette méthode de prendre en compte la variabilité intraspécifique. Cette variabilité apparaît de façon différente dans les divers types de caractères utilisés pour l'identification. Le grand avantage du coefficient de Gower est qu'il permet d'inclure séparément la variabilité de chaque sorte de caractère.

Mesures

Gower (1971) propose de calculer le coefficient S avec:

$$S = 1 - (|X_a - X_s| / R)$$

où X_a et X_s sont les valeurs moyennes de la mesure en question respectivement chez l'échantillon inconnu a et chez l'espèce s , et R est l'étendue des mesures spécifiques moyennes de la mesure dans le genre considéré.

Le coefficient S est égal à 1 lorsque les deux mesures sont identiques ($X_a - X_s = 0$). Il est égal à 0 si la différence entre les mesures est la plus élevée possible pour le genre ($X_a - X_s = R$). Par exemple chez Helicotylenchus l'étendue des mesures spécifiques moyennes de la longueur du corps est de 830 μm (3.9.1.). Si l'on compare un échantillon ayant $L = 405 \mu\text{m}$ à l'espèce H. coomansi ($L = 1235 \mu\text{m}$), le coefficient S vaut $S = 1 - (|405 - 1235| / 830) = 0$. Le coefficient S traduit le fait que dans cet exemple, la différence entre les longueurs de l'échantillon et de l'espèce considérée est la plus grande possible pour le genre. Les deux mesures sont donc parfaitement dissemblables et le coefficient est nul.

Le coefficient de Gower conviendrait parfaitement s'il était possible de définir chaque mesure par une valeur moyenne fixe pour chaque espèce. En fait comme on l'a vu tout au long du chapitre 2, les mesures varient dans de certaines limites pour chaque espèce. Comparons par exemple les échantillons maïs ($L = 610 \mu\text{m}$) et poivron ($L = 748 \mu\text{m}$) utilisés plus haut au paragraphe 2.4. Le coefficient S

est alors: $S = 1 - (|610 - 748| / 830) = 0,83$. Le résultat est proche de 1 mais semble indiquer qu'il existe une petite dissimilarité spécifique entre les échantillons maïs et poivron. Ceci est inacceptable car ces deux échantillons appartiennent non seulement à la même espèce, mais à la même souche uniparentale. Il est donc nécessaire de modifier le coefficient de Gower pour que le coefficient soit égal à 1 tant que la différence des mesures entre un échantillon inconnu et une espèce ne dépasse pas la variabilité intraspécifique pour la mesure en question. Ceci est réalisé en calculant:

$$S = 1 - (|X_a - X_s| - c) / (R - c)$$

où c est un paramètre de correction égal à la variabilité intraspécifique estimée pour la mesure considérée. Avec les exemples ci-dessus nous avons maintenant:

1. Pour la comparaison entre un échantillon de 405 μm de longueur moyenne et H. coomansi ($L = 1235 \mu\text{m}$),

$$S = 1 - (|405 - 1235| - 150) / (830 - 150) = 0;$$

2. Pour la comparaison entre les échantillons maïs et poivron de H. dihystra, $S = 1 - (|610 - 748| - 150) / (830 - 150) = 1,02$.

Ici le coefficient S est supérieur à 1 car la différence des mesures est inférieure au paramètre correctif 150 μm . Par convention le coefficient S est égal à 1 pour des caractères identiques. Il est donc nécessaire d'établir arbitrairement que S est égal à 1 lorsque $|X_a - X_s|$ est inférieur ou égal à c.

Le coefficient S ainsi modifié pour les mesures tient compte de la variabilité intraspécifique. Ce coefficient est égal à 1 tant que la différence entre ces mesures ne dépasse pas cette variabilité. Il est inférieur à un et tend vers zéro dans la proportion exacte où cette différence excède la variabilité spécifique.

L'introduction d'un paramètre correcteur est aisée pour Helicotylenchus car dans ce genre une valeur unique peut être proposée pour la variabilité de chaque mesure, 150 μm pour la longueur, 3 μm pour le stylet, etc. La situation sera différente dans des genres tels Xiphinema ou Paratylenchus chez lesquels l'étendue des valeurs spécifiques moyennes est très élevée pour certaines mesures. La longueur de la queue varie de 22,4 μm chez X. ensiculiferum à 462 μm chez X. marsupilami. La longueur du stylet varie de 13 μm chez P. veruculatus à 114 μm chez P. elegans. Il sera nécessaire de proposer plusieurs paramètres de correction pour la même mesure, chacun s'appliquant seulement à une certaine zone des valeurs spécifiques. Le programme d'identification devra utiliser les paramètres qui conviennent dans chaque cas.

Critères qualitatifs à deux classes, non variables

Dans le genre Helicotylenchus, les caractères présence de mâles, présence de fasciculi et disque labial visible sont considérés comme fixes pour une espèce donnée. Ils sont codés 0 (absents, non visibles) ou 1 (présents, visibles).

Le coefficient S pour ces caractères est calculé selon la méthode proposée par Gower (1971) comme étant égal à 1 si les deux états du caractère sont les mêmes dans l'échantillon à identifier et dans l'espèce considérée et égal à 0 si ces états sont différents. Gower neutralise les correspondances négatives, c'est à dire les cas où le caractère est absent à la fois dans l'échantillon et dans l'espèce car, en règle générale, l'absence d'un organe ne peut être utilisée pour établir une ressemblance (un éléphant et un nématode ne se ressemblent pas bien qu'ils soient tous deux dépourvus d'ailes). Cependant, la règle générale ne s'applique pas ici car l'absence de mâles est une aussi bonne indication d'une similarité que leur présence ou, en d'autres termes, deux espèces uniparentales sont aussi semblables l'une à l'autre pour ce caractère que deux espèces amphimictiques. Comme l'avaient déjà proposé Sneath et Sokal (1973, page 136), le coefficient de Gower est modifié pour accepter les correspondances négatives. Le coefficient S est calculé comme suit dans les quatre cas possibles:

Echantillon a	Espèce s	Coefficient
1	1	1
1	0	0
0	1	0
0	0	1

Critères qualitatifs à deux classes, variables

Chez Helicotylenchus, les lèvres sont, soit arrondies, soit tronquées, mais les deux états du caractère peuvent coexister chez la même espèce, dans le même échantillon ou même, dans de rares cas, chez le même individu. Il faut ici profondément modifier le coefficient de Gower pour tenir compte de cette variabilité.

Il est nécessaire de considérer séparément les deux états du caractère. Le premier état, lèvres arrondies, sera noté présent (1) s'il apparaît chez au moins quelques spécimens de l'échantillon ou de l'espèce. Il sera noté absent (0) s'il n'a jamais été observé. Le second état, lèvres tronquées, sera noté de la même façon présent ou absent. Comme on le voit, le caractère forme des lèvres est noté par deux chiffres, un chiffre pour chacun des deux états. Une espèce non variable pour ce caractère sera notée 1-0 si la région labiale est toujours arrondie, 0-1 si elle est toujours tronquée. Une espèce variable sera notée 1-1 puisque sa région labiale est à la fois arrondie et tronquée. Lors de la comparaison entre échantillon à identifier et espèce, chaque état du caractère reçoit une note provisoire. La moyenne de ces notes donne le coefficient définitif pour le caractère.

Voyons par exemple comment calculer S lorsqu'on compare un échantillon à une espèce non variable:

	Echantillon a	Espèce s	Note provisoire
Lèvres arrondies	1	0	0
Lèvres tronquées	0	1	0
			$S = 0/2 = 0$

Comparons maintenant le même échantillon à une espèce variable:

	Echantillon a	Espèce t	Note provisoire
Lèvres arrondies	1	1	1
Lèvres tronquées	0	1	0
			$S = 1/2 = 0,5$

Le coefficient S indique maintenant qu'il existe une certaine ressemblance entre a et t. Vérifions que S est bien égal à 1 si l'on compare l'échantillon à une troisième espèce, qui lui est identique.

	Echantillon a	Espèce u	Note provisoire
Lèvres arrondies	1	1	1
Lèvres tronquées	0	0	1
			$S = 2/2 = 1$

Dans ce dernier exemple, on peut noter que le résultat reste le même, que l'on accepte les correspondances négatives comme ci-dessus, ou qu'on les neutralise comme ci-dessous:

	Echantillon a	Espèce u	Note provisoire
Lèvres arrondies	1	1	1
Lèvres tronquées	0	0	neutralisé
			$S = 1/1 = 1$

Critères qualitatifs à classes multiples

La même méthode peut être appliquée au calcul du coefficient S pour des critères à trois ou quatre classes, ou plus. Comme précédemment, chaque classe reçoit une note provisoire et le coefficient S représente la moyenne des notes attribuées.

Il est maintenant impératif de neutraliser les correspondances négatives car ici l'absence de l'une des classes dans les deux formes à comparer n'est plus une bonne indication de leur similarité. On se rappelle que la forme de la queue a été définie selon quatre catégories chez *Helicotylenchus* (3.3.4.1.). Comparons par exemple un échantillon a à queue non variable toujours de type 1 à une espèce s à queue non variable toujours de type 4. Les formes de queues chez a et s sont donc très différentes et ce caractère devrait recevoir un coefficient S = 0. Si l'on acceptait les correspondances négatives on aurait:

	Echantillon a	Espèce s	Note provisoire
Type 1	1	0	0
Type 2	0	0	1
Type 3	0	0	1
Type 4	0	1	0
			$S = 2/4 = 0,5$

On voit qu'il est nécessaire de neutraliser les correspondances négatives:

	Echantillon a	Espèce s	Note provisoire
Type 1	1	0	0
Type 2	0	0	neutralisé
Type 3	0	0	neutralisé
Type 4	0	1	0
			$S = 0/2 = 0$

Comparons maintenant l'échantillon a à une espèce t dont la queue montre une certaine variabilité:

	Echantillon a	Espèce t	Note provisoire
Type 1	1	1	1
Type 2	0	1	0
Type 3	0	1	0
Type 4	0	0	neutralisé

$S = 1/3 = 0,33$

Ce coefficient S de 0,33 traduit bien l'ambiguïté du caractère forme de la queue entre a et t. A cause de sa variabilité chez l'espèce t, on ne peut l'accepter comme indication ni d'une ressemblance, ni d'une dissimilarité (mais voir ci-dessous 6.3.2.2.).

Les critères à classes multiples sont pour la plupart variables. Chez Helicotylenchus, le critère GENB (développement relatif de la branche génitale postérieure) est fixe bien qu'ayant trois classes. Dans ce cas on peut aisément vérifier que la neutralisation des correspondances négatives n'est pas nécessaire: le résultat est le même que ces correspondances soient neutralisées ou non. Pour simplifier le programme, elles sont neutralisées de la même manière que chez les critères variables.

Il est intéressant de noter que la signification du coefficient de similarité S n'est pas tout à fait la même chez les mesures et chez les caractères qualitatifs soit variables soit non-variables.

Chez les caractères quantitatifs, le coefficient S diminue lentement à mesure que la différence entre les deux grandeurs comparées dépasse le terme correctif c. Par exemple, si deux espèces ont des longueurs de stylets égales à 24 et 30 μm , donc très différentes, le coefficient S pour le stylet sera de 0,84, ce qui est encore très proche de l'unité. Au contraire, le coefficient de similarité des caractères qualitatifs diminue très vite, dès que les échantillons comparés ne sont plus absolument identiques. Si les deux espèces ci-dessus ont l'une un habitus toujours spirale (HAB = 0 - 1), l'autre un habitus variable (HAB = 1 - 1), le coefficient S pour l'habitus ne sera que 0,50. Les caractères qualitatifs ont donc relativement plus de poids dans l'estimation de la similarité générale.

En fait ceci peut être vu comme un avantage de la méthode, car il est souvent préférable d'accepter comme discriminante une petite différence de forme plutôt qu'une petite différence de dimensions.

Pondération des caractères.

Il est très facile d'attribuer un poids à chaque caractère lors du calcul du coefficient de Gower. Chaque coefficient intermédiaire S est multiplié par un poids w. La formule du coefficient de similarité générale devient:

$$SG = \frac{\sum S.w}{\sum w}$$

Un poids nul ($w = 0$) peut être utilisé pour neutraliser un caractère si sa valeur manque dans la description de l'échantillon ou dans

celle de l'espèce, ou bien dans le cas de correspondances négatives. Un poids égal à un conservera sa valeur au coefficient S. D'autres poids pourront, soit réduire l'importance d'un caractère dans le calcul de SG ($w < 1$), soit l'augmenter ($w > 1$).

Il existe plusieurs raisons d'attribuer des poids aux caractères.

Il est souvent intéressant de privilégier les caractères les plus visibles, les plus aisément reconnaissables. Par exemple dans un vieil échantillon fixé, la longueur du stylet est beaucoup plus facile à mesurer que la position du débouché de la glande oesophagienne dorsale (D.G.O.). On peut avoir confiance dans l'exactitude de la première mesure mais considérer la seconde comme suspecte. Il est possible dans ce cas d'attribuer des poids différents à ces deux caractères.

Par ailleurs, il est tentant de vouloir privilégier les critères les moins variables. En règle générale, et indépendamment des difficultés de mesure, la longueur du stylet varie moins que la position du D.G.O. chez une espèce donnée (Tableau 3.9.1.). Cependant la variabilité intraspécifique de chaque critère a déjà été prise en compte lors du calcul de leur coefficient de similarité comme il a été expliqué plus haut. L'emploi de tels poids serait redondant et ne peut donc être conseillé.

Enfin on peut tenter d'obtenir une meilleure séparation entre les espèces en donnant plus de poids aux critères les plus discriminatifs. Identifier un échantillon inconnu c'est lui attribuer un nom spécifique, choisi parmi une liste d'espèces possibles. En l'absence de poids, la liste fournie par le calcul des coefficients de similarité générale risque d'être longue. Il faut alors examiner chaque espèce proposée une à une, voir par quels caractères elle diffère de l'échantillon inconnu et la rejeter ou l'accepter en fonction d'un jugement de valeur porté subjectivement sur les critères en question. Cette décision subjective peut être incluse dans le programme d'identification en attribuant a priori un poids à chaque caractère. Les poids les plus élevés seront donnés à ceux parmi les caractères utilisés que l'on juge les plus capables d'indiquer une différence spécifique. A l'extrême quelques critères non intraspécifiquement variables pourront être utilisés de façon dichotomique pour écarter certaines espèces. Par exemple, lors de l'identification d'un échantillon parthénogénétique on pourra écarter d'emblée toutes les espèces amphimictiques.

On peut regretter la subjectivité attachée à ce troisième type de poids. Il serait possible d'utiliser des méthodes statistiques telles l'analyse discriminante pour déterminer objectivement quels sont les caractères qui différencient le mieux les formes étudiées. On a vu, au paragraphe 2.5.4. par exemple, que la ségrégation de deux échantillons effectuée par une analyse discriminante ne devait pas toujours être acceptée comme preuve d'une différence spécifique. Les résultats de ces analyses doivent être interprétés par les taxonomistes et toute interprétation entraîne une part de subjectivité.

L'identification est l'estimation subjective d'une ressemblance. Il est difficile, voir impossible, de rendre cette opération

totalelement objective. L'utilisation de poids force l'utilisateur à chiffrer ses appréciations subjectives et à les justifier et rend plus visible l'incertitude attachée aux résultats qu'il obtient.

Influence des paramètres correctifs

Le coefficient de similarité générale défini plus haut dépend du paramètre de correction c lié à la variabilité des mesures, des poids attribués à chaque critère et de la liste des critères employés pour chaque identification.

Si la valeur du paramètre correctif c est trop élevée, on risque de retenir des espèces qui, en fait, ne ressemblent pas à l'échantillon inconnu. Si elle est trop faible, on risque de rejeter la bonne espèce. Le premier risque est plus acceptable que le second et il faudra se garder d'utiliser des paramètres correctifs trop petits. Il est vrai que le calcul du coefficient intermédiaire S est peu sensible aux erreurs sur c . Soit par exemple la comparaison de deux longueurs totales, 500 et 600 μm . Avec $c = 150 \mu\text{m}$, S est égal à 1 comme expliqué ci-dessus. Si l'on prend c nettement trop petit, $c = 50 \mu\text{m}$ par exemple, on obtient $S = 0,94$, ce qui n'est pas trop différent de 1.

Influence du nombre de critères utilisés

Avec l'utilisation de poids, on risque de masquer une différence ou une similarité bien réelles. Cependant, même si l'information contenue dans un des critères est masquée par un poids trop petit, ou perdue complètement si l'on omet d'utiliser le critère en question, la similarité générale entre deux formes sera révélée, si elle existe, par les autres critères.

Il y a donc peu de risques de perdre la bonne espèce avec la méthode proposée. On peut par contre aisément conserver un trop grand nombre d'espèces inutiles. Ceci est particulièrement vrai si l'on n'utilise que quelques critères. Pour prendre un exemple extrême, supposons que l'on cherche à identifier un échantillon uniparental en n'utilisant que le critère présence ou absence de mâles. Cet échantillon obtiendra un coefficient de similarité égal à 1 pour les trois-quart des espèces du genre. Il est évident qu'il faudra préciser l'identification avec d'autres critères.

La signification du coefficient de similarité générale dépend en partie du nombre de critères utilisés. Supposons que deux populations diffèrent entre elles par deux caractères, dans une mesure telle que cette différence suffise à les faire ranger dans deux espèces distinctes. Supposons de plus que tous les autres critères soient identiques entre les deux populations. Si on les compare en n'utilisant que les deux critères discriminatifs, leur coefficient de similarité sera nul. Si on utilise les 24 critères possibles, le coefficient sera de 0,92. Si l'on élargissait la liste de données pour inclure cent critères, le coefficient serait 0,98. Il serait bien entendu nécessaire de s'interroger dans ce dernier cas sur la validité taxonomique des deux critères distinctifs. Il n'en reste pas moins que cet exemple montre que les classements spécifiques obtenus d'après l'estimation de la similarité

ne doivent pas être acceptés aveuglément mais doivent être interprétés à la lumière de l'expérience taxonomique de l'utilisateur.

En fonction des paramètres correctifs, des poids et de la liste des critères utilisés, la méthode d'identification décrite ici balance donc entre un faible danger de rejeter par erreur la bonne espèce et un danger plus réel d'accepter un trop grand nombre d'espèces possibles. On peut parer à ces deux écueils en réalisant l'identification en deux étapes. Dans un premier temps les divers paramètres sont fixés de manière à n'éliminer que les espèces éminemment différentes de l'échantillon inconnu. Ensuite les paramètres sont rendus plus discriminatifs pour décider quelle est, parmi les espèces retenues, celle qui ressemble le plus à l'échantillon.

4.4.4. Simplicité d'emploi

La comparaison d'un échantillon inconnu aux 178 espèces acceptées comme valides chez Helicotylenchus par le calcul de coefficients de similarité portant sur une vingtaine de critères ne peut se faire que par ordinateur.

L'emploi d'un ordinateur se heurte à plusieurs obstacles. L'un est d'ordre matériel. L'ordinateur est cher, tous les laboratoires n'en sont pas équipés. Lorsqu'un ordinateur est disponible, les terminaux sont rarement installés sur le bureau du chercheur. Celui-ci doit donc quitter son lieu de travail familial, emportant avec lui description de l'échantillon à identifier, mode d'emploi du programme, mots de passe, procédures, etc. A la moindre anicroche il lui faut revenir dans son bureau pour chercher le document qui lui permettra de résoudre la difficulté. On est loin de la disponibilité des clefs traditionnelles.

L'autre obstacle est d'ordre psychologique. L'ordinateur est d'un usage relativement récent. De nombreux nématologistes ont peur de s'en servir par manque de pratique. Lorsqu'ils s'y résolvent, il leur est difficile d'établir un contact avec un réseau de données, d'appeler un programme, de l'utiliser. Ces difficultés rapidement insurmontables renforcent leur méfiance envers ce type de machine.

Cependant la situation évolue rapidement. Les micro-ordinateurs sont toujours plus performants pour des prix toujours en baisse. Les gros ordinateurs sont accessibles par téléphone. L'époque n'est pas très lointaine où chaque poste de travail aura son micro-ordinateur ou son terminal relié par modem à un ordinateur central. Avec la multiplication des équipements disponibles, les chercheurs prendront l'habitude d'utiliser leur ordinateur de façon routinière et de la pratique naîtra la familiarité avec ce nouvel outil.

Le coefficient de Gower tel qu'il est décrit ici demande le calcul des moyennes d'une demi-douzaine ou d'une dizaine de mesures et l'estimation de la variabilité d'un nombre égal de caractères qualitatifs. L'obtention de ces données est certainement plus longue et délicate que le simple examen superficiel de un ou deux spécimens, tel qu'il est requis pour l'utilisation d'une clef dichotomique. Ceci peut être vu comme un désavantage de la clef par ordinateur par rapport à la clef dichotomique. Cependant il est un fait que, par suite de

l'existence de la variabilité intraspécifique, toute identification est une opération longue et délicate. On peut dire que la clef dichotomique n'est pas tant simple que simpliste et qu'il est préférable de passer un peu plus de temps sur chaque identification que d'aboutir à des résultats erronés.

Un dernier point en faveur de la méthode proposée ici est la facilité avec laquelle on peut interpréter les résultats qu'elle fournit. Il est aisé de comprendre la signification d'une liste d'espèces et de leur coefficient de similarité. Ceci est un gros avantage par rapport aux méthodes d'analyses multifactorielles dont l'interprétation requiert de solides connaissances en statistiques. Il est d'autre part très satisfaisant pour l'esprit d'obtenir une liste dont on est sûr qu'elle contienne la bonne espèce. Comme il a été dit plus haut, le risque de rejeter par erreur la bonne identification est presque nul. La liste des espèces possibles peut paraître longue, surtout si des options trop larges ont fait retenir de trop nombreuses espèces. Dans ce cas il suffit de s'armer de patience et de les examiner l'une après l'autre jusqu'à la décision finale.

En résumé, la méthode proposée est longue et ne convient pas à l'identification de routine d'espèces bien connues. Pour ces dernières les clefs traditionnelles, clefs dichotomiques et surtout clefs tabulaires, restent inégalées. Par contre la sécurité offerte par la prise en compte de la variabilité intraspécifique et la puissance de calcul des ordinateurs justifient le temps passé au calcul du coefficient de similarité par l'assurance d'obtenir l'identification correcte d'une forme inconnue.

4.4.5. Mise à jour

Elle est en principe très facile puisque, à chaque publication d'une nouvelle espèce, il suffit d'ajouter une ligne à la liste de données du genre.

En pratique on se heurte au problème évoqué pour la mise à jour des clefs tabulaires (4.3.4.). L'utilisateur non spécialiste n'a pas le temps de se tenir au courant au jour le jour des nouvelles publications taxonomiques. Si le programme d'utilisation et les listes de données par genre sont offertes sous forme de disquettes utilisables par des ordinateurs personnels, il faut s'attendre à ce que les mises à jour des données soient incomplètes et toujours en retard.

Pour remédier à ce problème, on peut installer programme et données dans un ordinateur où ils restent sous le contrôle de leur auteur. Celui-ci prend soin des mises à jour. Les autres nématologistes peuvent utiliser le système par l'intermédiaire de réseaux de données. L'inconvénient de ces communications à longue distance est balancé par l'assurance de disposer d'une méthode d'identification toujours à jour.

4.5. CONCLUSION

Je crois avoir montré que l'estimation de la similarité générale à l'aide d'un ordinateur permet une identification plus sûre et plus correcte que celle obtenue par les méthodes traditionnelles.

Il n'en reste pas moins que la méthode décrite n'est pas parfaite et qu'elle comporte de nombreux compromis. Pour ne pas risquer de perdre la bonne espèce il faut accepter des paramètres trop larges, ce qui rend la méthode peu discriminante. Pour laisser à l'auteur le contrôle de la mise à jour des listes de données, il faut abandonner les avantages offerts par la flexibilité de l'ordinateur individuel. De plus, nulle méthode n'est acceptée par tous. Certains ne veulent utiliser que des critères qualitatifs, d'autres ne considèrent que des caractères chiffrables, les uns veulent attribuer des poids à chaque caractère, les autres préfèrent des caractères égaux entre eux.

La flexibilité de l'ordinateur permet de proposer une méthode très générale, adaptable aux préférences de chaque utilisateur. C'est là un dernier avantage par rapport aux "clefs de papier" dont l'emploi est dirigé par les décisions de leur auteur.

CHAPITRE 5

LE PROGRAMME NEMAID
POUR L'IDENTIFICATION DES NEMATODES
PAR ORDINATEUR

5.1. INTRODUCTION

NEMAID, un programme pour l'identification semi-automatique des nématodes par ordinateur, a été établi selon les principes exposés au chapitre précédent. Sans donner un manuel d'utilisation du programme, manuel qui a été publié par ailleurs (Fortuner & Wong, 1983; Fortuner & Ahmadi, 1986), il est possible de montrer par quelques exemples comment opèrent les différentes options offertes aux usagers, et comment le programme calcule les coefficients de similarité.

On verra ensuite comment NEMAID a permis de dresser la liste des espèces proches de H. dihystra et H. pseudorobustus et d'achever ainsi les descriptions commencées au chapitre 2.

5.2. LE PROGRAMME NEMAID

5.2.1. Historique

L'idée d'utiliser un ordinateur pour estimer la similarité entre espèces de Helicotylenchus ou d'autres genres de nématodes a été proposée en mars 1983 de même que les principales caractéristiques d'un programme capable de calculer cette similarité (Fortuner, 1983). Le programme lui-même a été écrit par Y. Wong en Fortran 77 en utilisant un ordinateur PDP 11/70, et le système opératoire UNIX, à l'université de Davis, Californie.

Le programme NEMAID a été transféré fin 1983 sur un ordinateur Prime de la Société IIT-DIALCOM de Silver Springs, Maryland. Cette entreprise offre un service international de messages électroniques. Il était prévu de demander aux nématologistes intéressés d'ouvrir un compte à IIT-DIALCOM pour utiliser à leurs frais cette méthode d'identification. Le programme fût rendu opérationnel en avril 1984, mais il s'est vite révélé impossible de le mettre à la disposition du public. L'utilisation d'un programme déposé sous un certain compte par des utilisateurs ayant des comptes différents s'est heurtée à des obstacles administratifs et techniques insurmontables. De plus

la société ITT-DIALCOM est orientée vers les milieux d'affaires et vers l'utilisation de logiciels commerciaux. Ses employés n'ont aucune expérience des applications scientifiques et de la création de logiciels privés.

En raison de ces problèmes, la première tentative de publication du programme NEMAID a échoué. Le programme a alors été transféré sur un ordinateur VAX-UNIX de l'université de Berkeley, Californie, qui disposait d'un accès au réseau international téléphonique de données TELENET. L'assistance technique était bien meilleure dans cette institution scientifique et les coûts et obstacles administratifs y étaient moindres qu'à ITT-DIALCOM. Le programme NEMAID fût finalement rendu public le 5 octobre 1984.

Dans les mois qui suivirent, huit organisations acceptèrent d'ouvrir un compte auprès de la "Society of Nematologists" qui parrainait la distribution du programme. Après ces débuts prometteurs, le recrutement de nouveaux utilisateurs et l'activité des anciens se sont taris parce que d'une part le programme n'était disponible que pour le genre Helicotylenchus, et d'autre part l'unique accès téléphonique était trop souvent occupé par les chercheurs et les étudiants de l'université de Berkeley. Le coût d'utilisation du programme était faible, de 12 à 15 dollars par heure, plus 0,5 à 2 centimes par seconde d'utilisation du processeur central. Ces prix étaient pourtant trop élevés pour le budget de certaines institutions.

En août 1985, l'université de Berkeley décida d'annuler son accès au réseau TELENET. Les liaisons téléphoniques publiques étaient désormais le seul moyen d'utiliser le programme NEMAID. Leur coût est prohibitif pour les usagers géographiquement éloignés de Berkeley, usagers américains hors la Californie et certainement usagers internationaux.

Pour continuer d'offrir à tous les nématologistes la possibilité d'utiliser le programme d'identification et pour intéresser d'autres chercheurs en leur offrant une meilleure flexibilité et un plus faible coût d'utilisation, il a alors été décidé d'adapter NEMAID pour micro-ordinateurs. Le programme fut entièrement refondu et réécrit sous le nom de NEMAID-2 par A. Ahmadi. Ce nouveau programme utilise le langage Turbo Pascal et il est disponible pour IBM-PC et les micro-ordinateurs compatibles, c'est à dire utilisant les systèmes opératoires MS-DOS et assimilés.

NEMAID-2 est disponible pour le public depuis le 4 novembre 1985 et est distribué sous forme de disquette de cinq pouces et quart. La liste de données pour le genre Helicotylenchus est distribuée séparément, également sous forme d'une disquette de cinq pouces et quart.

5.2.2. Description

Le programme NEMAID a été décrit dans deux publications, Fortuner (1983) et Fortuner et Wong (1985). Des manuels d'utilisation pour NEMAID (Fortuner & Wong, 1984; 1985) et pour NEMAID-2 (Fortuner & Ahmadi, 1986) ont également été publiés.

NEMAID se trouvait dans l'ordinateur VAX-UNIX "amber" de l'université de Berkeley, où il occupait 408 kilo octets de mémoire, y compris la liste de données pour Helicotylenchus.

NEMAID-2 occupe 48 kilo octets de mémoire et la liste de données pour Helicotylenchus occupe 60 kilo octets de mémoire en novembre 1985 avec 251 descriptions et redescriptions spécifiques.

Le déroulement du programme original NEMAID est expliqué ci-dessous sous forme d'un organigramme commenté. Les améliorations apportées par NEMAID-2 seront ensuite brièvement mentionnées.

Les commentaires se rapportent aux numéros correspondants de l'organigramme (Fig. 5.2.2,a).

No. 4: Genres synonymes

Le genre Rotylenchoïdes est ici considéré comme synonyme mineur de Helicotylenchus (voir 1.1.2.) et ses espèces ont été ajoutées à la liste des espèces traditionnelles de ce dernier genre. Certains usagers n'accepteront pas le bien fondé de cette synonymisation et voudront utiliser soit Rotylenchoïdes revalidé, soit Helicotylenchus s. str. D'autre part, ceux parmi les usagers qui acceptent la synonymisation proposée souhaiteront parfois comparer leur échantillon à une liste restreinte d'espèces. Par exemple, si la branche génitale postérieure de cet échantillon est réduite à un sac post-utérin il est préférable de le comparer aux seules espèces d'Helicotylenchus qui appartenaient précédemment à Rotylenchoïdes sensu Siddiqi & Husain, 1964.

Le programme offre la possibilité de sélectionner soit les espèces de Helicotylenchus s. str. (avec GENB = 100), soit celles de Rotylenchoïdes sensu Luc, 1960 (avec GENB = 011 ou 001), soit enfin celles de Rotylenchoïdes sensu Siddiqi & Husain, 1964 (avec GENB = 001).

No. 5: Examen de la liste et des descriptions des espèces et des critères

Le programme offre à l'utilisateur la possibilité de voir sur l'écran quelles sont les espèces présentes dans la liste de données du genre (option LIST) et leur description (option DESCR). L'utilisateur peut également obtenir la liste des caractères utilisés par le programme avec leurs poids et paramètres (option CHAR). Cette liste est donnée dans le Tableau 5.2.2.

Tableau 5.2.2.

Programme NEMAID - genre Helicotylenchus.
Liste des caractères utilisés.

No.	Caractère
1:	Longueur du corps.
2:	Longueur du stylet.
3:	Distance stylet-débouché glande oesophagienne dorsale.
4:	Distance extrémité antérieure-pore excréteur.
5:	Largeur d'un anneau du corps.
6:	Longueur de la queue.
7:	Nombre d'anneaux caudaux ventraux.
8:	Phasmides en anneaux à partir de l'anus (anus = 20).
9:	Rapport a (longueur du corps/diamètre du corps).
10:	Rapport c (longueur du corps/longueur de la queue).
11:	Rapport c' (longueur de la queue/diamètre de la queue).
12:	Rapport m (cône/longueur du stylet, %).
13:	Rapport V (distance ext. ant.-vulve/longueur du corps, %).
14:	Longueur des spicules.
15:	Males présents?
16:	Disque labial visible en vue latérale?
17:	Fasciculi (canaux) présents?
18:	Habitus: Droit à cercle ouvert? Cercle fermé à spirale?
19:	Forme de la région labiale: Antérieurement arrondie? Antérieurement aplatie?
20:	Fusion des lignes du champ latéral: En forme de Y ou V? En forme de U, mu ou M?
21:	Annélation des lèvres: Trois anneaux ou moins? Quatre à cinq anneaux? Six anneaux ou plus?
22:	Forme des boutons du stylet: Indentés? Aplatis à arrondis? En pente vers l'arrière?
23:	Forme de la queue: Hémisphérique et symétrique? Ventralement courbée à extrémité arrondie? Côtés D et V se joignant à angle droit? Avec procès terminal ou indentée?
24:	Branche génitale postérieure femelle: Fonctionnelle? Dégénérée? Réduite à un P.U.S.?

No. 6. Etude d'un échantillon ou d'une espèce nominale

NEMAID est principalement destiné à identifier un échantillon inconnu, mais ce programme peut aussi servir à la classification des Helicotylenchus en aidant à évaluer la validité d'une espèce nominale existante. Dans ce cas, au lieu d'introduire en mémoire la description d'un échantillon à identifier, l'utilisateur propose le nom d'une espèce et demande au programme de comparer cette espèce à toutes les espèces de la liste de données.

No. 11. Sélection des poids et paramètres

Comme il a été expliqué au paragraphe 4.4.2., la formule de calcul du coefficient de similarité S pour les mesures,

$$S = 1 - (|X_a - X_s| - c) / (R - c)$$

utilise les paramètres correctifs c et R. De plus un poids w peut être attribué au coefficient S de chaque caractère, qu'il soit mesure ou caractère qualitatif. Poids et paramètres sont fixés par l'auteur qui propose la liste de données pour un genre, mais l'utilisateur peut modifier ces valeurs. Il peut par exemple rendre tous les poids égaux à 1 (option ONE), ou bien changer quelques poids (FEW), ou les changer tous (ALL). Il peut de la même façon augmenter ou diminuer les paramètres correctifs c pour rendre le programme plus ou moins discriminatif. L'étendue R peut être modifiée dans le cas où l'utilisateur sélectionne une liste restreinte d'espèces. Par exemple, l'étendue des valeurs moyennes spécifiques pour le rapport V est de 40% pour Helicotylenchus s.l., elle n'est que de 18% pour Helicotylenchus s. str., de 20% pour Rotylenchoides.

No. 16. Selection des espèces

La liste de données pour le genre Helicotylenchus comprend actuellement 201 descriptions de populations-types, (descriptions originales et/ou redescription du matériel-type de l'espèce), 2 descriptions composites (voir paragraphe 2.6 ci-dessus), et 48 descriptions de populations non-types.

L'utilisateur peut comparer son échantillon, soit à l'ensemble de ces 251 descriptions (option ALL), soit aux seules descriptions de populations-types et descriptions composites (option ORIG), soit uniquement aux espèces considérées comme valides par l'auteur (option VALID), soit enfin aux descriptions sélectionnées par la présence d'un ou plusieurs caractères (option SELECT). De plus, après qu'une première utilisation du programme ait fourni une liste d'espèces possibles, l'utilisateur peut effectuer une deuxième comparaison entre son échantillon et ces espèces (option SECOND).

No. 17. Calculs

Les calculs sont faits selon les principes exposés au paragraphe 4.4. entre les caractères décrivant l'échantillon et ceux décrivant les espèces sélectionnées ci-dessus. L'organigramme de programmation résumant la réalisation de ces calculs est donné par la figure 5.2.2,b.

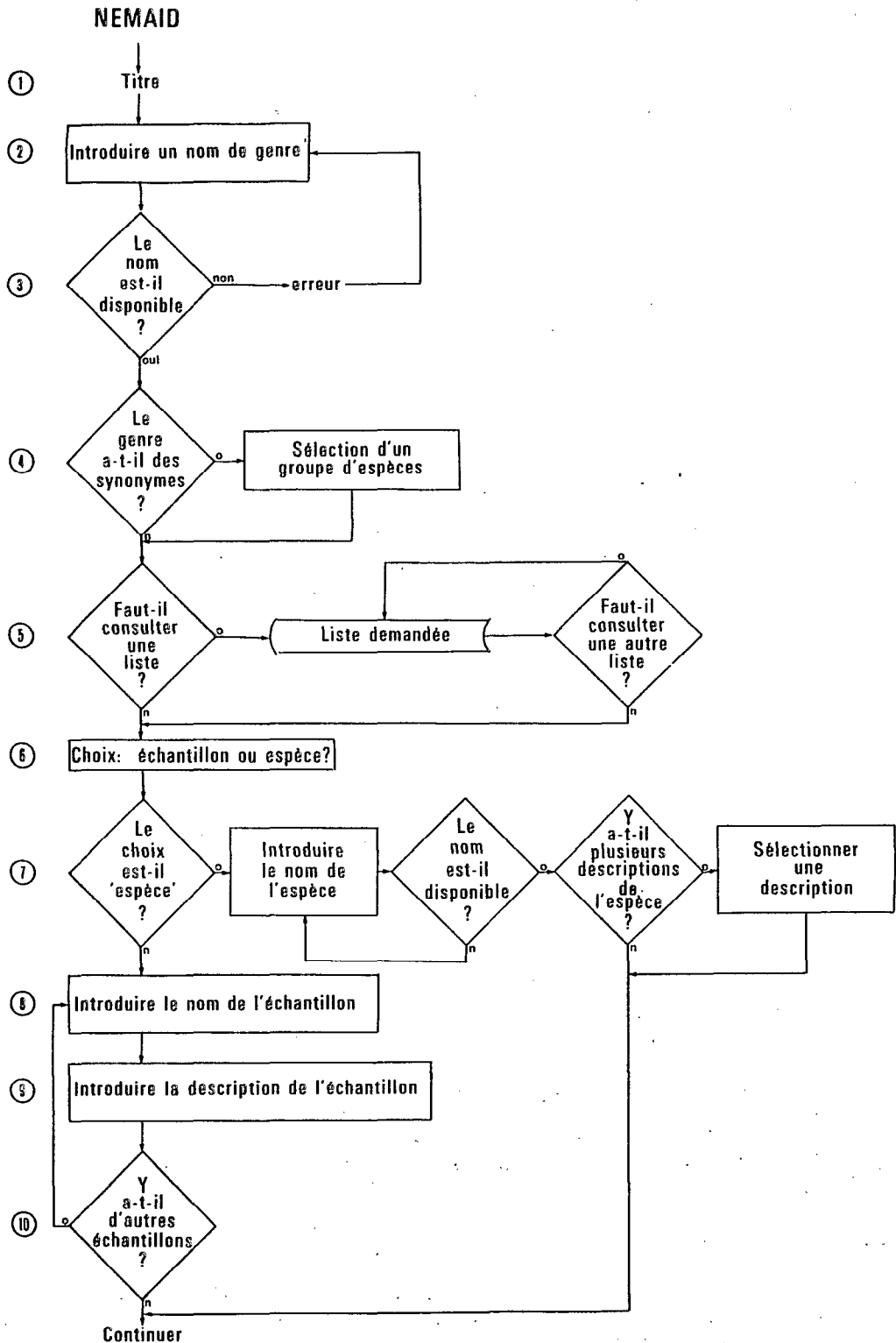


Fig. 5.2.2,a (première partie). Programme NEMAID. Organigramme. Se référer au texte pour l'explication des lignes du programme (voir numéros à gauche de la figure).

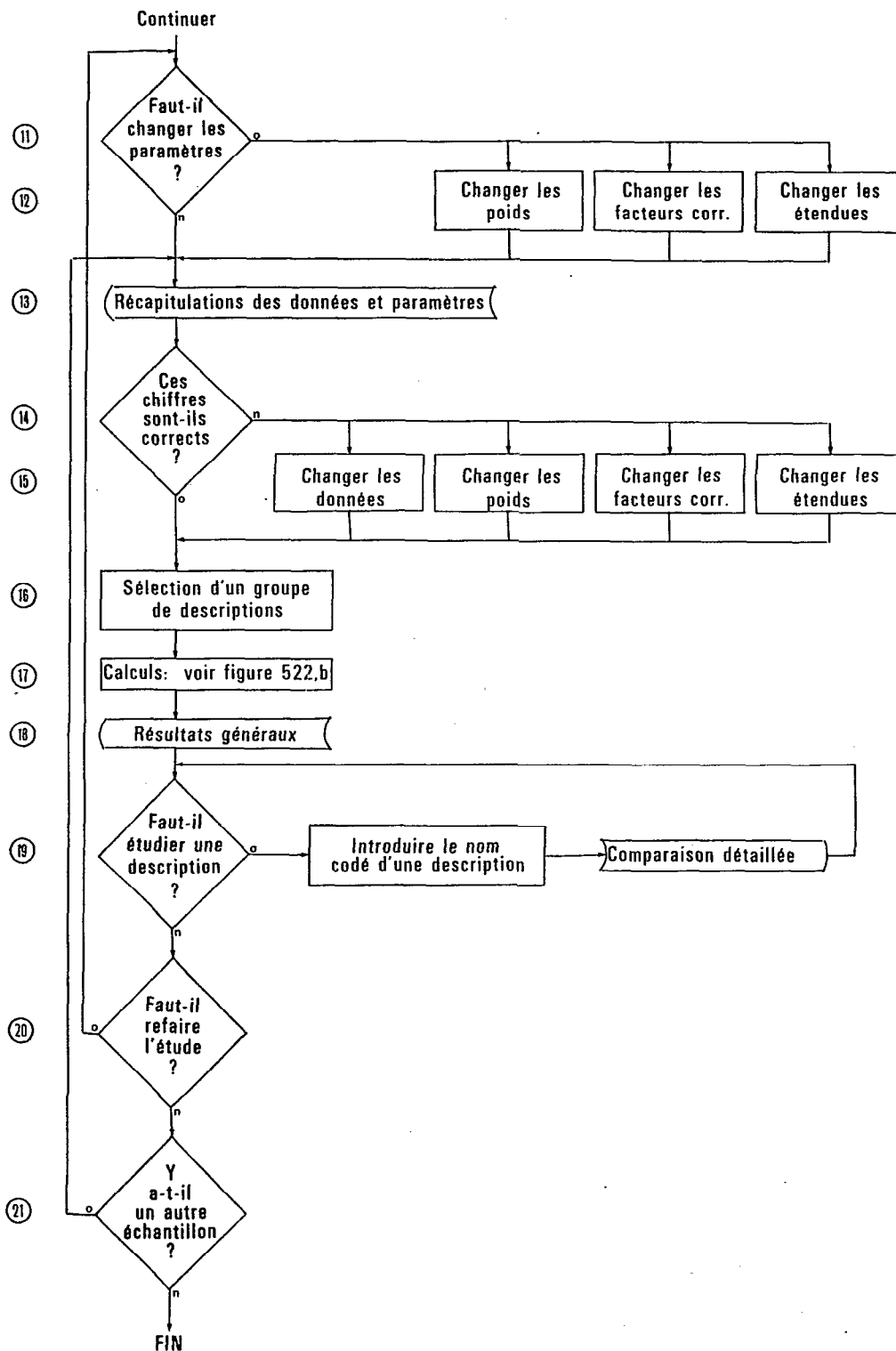


Fig. 5.2.2,a (seconde partie). Programme NEMAID. Organigramme. Se référer au texte pour l'explication des lignes du programme (voir numéros à gauche de la figure).

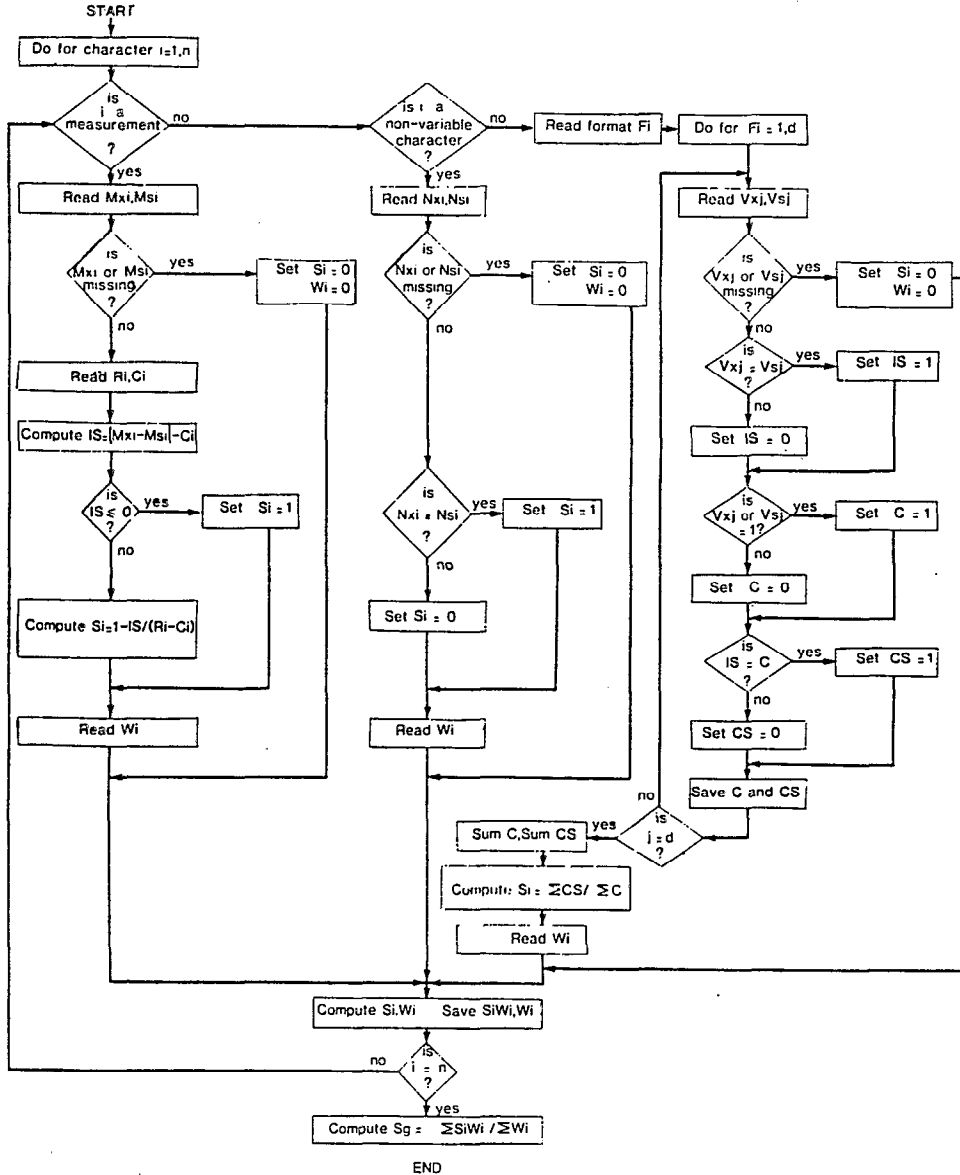


Fig. 5.2.2,b - Programme NEMAID. Calcul du coefficient de similarité entre l'échantillon x et l'espèce s. (Fig. 1 dans Fortuner & Wong, 1985).

n = nombre de critères pour le genre; Mx, Ms = mesures; Nx, Ns = critères qualitatifs fixes; Vx, Vs = critères qualitatifs variables; Ri, Ci = étendue et paramètre correctif; IS = score intermédiaire; Si, Wi = score et poids pour le critère i; d = nombre de stades pour un critère qualitatif variable; C, Cs = coefficient et score corrigé pour un critère qualitatif variable; Sg = coefficient de similarité générale.

No. 18. Résultats

Les résultats sont d'abord obtenus sous forme d'une liste des descriptions les plus semblables à celle de l'échantillon (Fig. 5.3.2,b). Cette liste comprend le coefficient de similarité pour chaque description (définie par un nom de code et un nom d'espèce), le nombre de caractères qui ont été utilisés pour le calcul, et le nombre de caractères en accord entre échantillon et espèce (c'est-à-dire ceux dont le coefficient de similarité est au moins égal à 0,7). L'utilisateur peut ensuite demander à voir comment le coefficient de similarité générale a été obtenu pour une description donnée (Fig. 5.2.2,c).

No. 20. Seconde identification

Comme il a été dit plus haut (point 16: option SELECT), il est possible d'utiliser le programme pour une première identification avec des paramètres peu discriminants (paramètres correctifs élevés, nombre restreint de caractères). Ce premier essai donnera une longue liste d'espèces à coefficient de similarité élevé. Il est difficile de faire un choix parmi toutes ces espèces possibles mais on peut y être aidé en utilisant le programme une deuxième fois avec les mêmes données de base. L'option SECOND permet de changer les paramètres pour les rendre plus discriminants. Puis l'option SELECT (point 16) permet de comparer l'échantillon aux seules descriptions retenues par le premier essai, en utilisant les paramètres définis pour le second.

5.2.3. NEMAID-2

NEMAID-2 a été écrit pour micro-ordinateurs mais il offre les mêmes possibilités que le programme original. La seule limitation qu'il apporte est l'impossibilité de comparer entre eux plusieurs échantillons.

Le programme a été rendu plus facile à utiliser. Il est entièrement dirigé par "menus". Les points 9 à 15 (description de l'échantillon, modification des paramètres et vérification des données) ont été remplacés par deux tableaux où apparaissent d'abord les caractères, puis leurs poids et paramètres. Entrée des données, correction des erreurs et modification des paramètres sont faits à l'aide d'un éditeur de texte incorporé au programme. L'étendue des valeurs moyennes spécifiques (R) est automatiquement calculée à partir de la liste de données lorsque l'utilisateur sélectionne un genre (point 4). Enfin il est possible de mettre en mémoire les données relatives à l'échantillon et de les conserver d'une session à la suivante. Ceci permet de travailler sur le même échantillon au cours de plusieurs séances.

5.3. EXEMPLES D'IDENTIFICATIONS

5.3.1. Identification de routine d'un échantillon peu variable

J'ai récemment reçu un échantillon d'Helicotylenchus expédié pour identification par le Dr. Román. Il a été prélevé sur Vriesea sp. (Bromeliaceae), à Lockhart Floral Nursery, Aibonito, Puerto Rico. L'examen de cinq spécimens en a fourni la description suivante:

Longueur: 660 μm	Anneaux caudaux: 09
Stylet: 25,8 μm	Phasmides: 27
D.G.O.: 11 μm	Rapport c': 1,3
Pore excréteur: 102 μm	Rapport m: 51
Queue: 17,8 μm	Rapport V: 64,1%

Mâles et fasciculi absents, disque labial non visible latéralement, habitus spiralé, région labiale hémisphérique, lignes du champ latéral fusionnées en Y, 4 à 5 anneaux labiaux, branche génitale postérieure bien développée, boutons du stylet variables, indentés à aplatis, queue variable de type 3 ou 4.

Grâce à la faible variabilité de cet échantillon, la clef de Siddiqui (1972) permet son identification rapide comme H. dihystra. Dans ce cas, l'utilisation du programme NEMAID ne se justifie pas.

5.3.2. Utilisation de NEMAID avec les valeurs proposées dans la liste de données

L'échantillon qui, au paragraphe 2.1. ci-dessus, a permis de démontrer les limitations inhérentes à l'emploi de la clef de Sher (1966) peut maintenant être identifié à l'aide du programme NEMAID. Rappelons que cet échantillon a été confirmé comme appartenant à l'espèce H. dihystra par l'analyse discriminante dont les résultats ont été rapportés au paragraphe 2.5.6.2. Lors de cette analyse l'échantillon s'est révélé être relativement éloigné des autres populations de cette espèce. Il faut noter que sa description est incluse dans la liste de données Helicotylenchus sous le code BQ13.

C'est le programme NEMAID 2.0, pour micro-ordinateur IBM-PC qui a été utilisé pour cet exemple, ainsi que pour toutes les applications décrites dans le présent chapitre. Après entrée des données, les poids et paramètres proposés pour le programme ont été acceptés pour ce premier essai d'identification. Ces valeurs, ainsi que la description de l'échantillon, sont reproduites à la figure 5.3.2,a qui correspond au point 13 de l'organigramme (Fig. 5.2.2,a). Les comparaisons ont été faites sur l'ensemble des descriptions contenues dans la liste de données. Le résultat de ces comparaisons est reproduit à la figure 5.3.2,b.

A l'examen de cette figure, il semble qu'il y ait de nombreuses espèces similaires à l'échantillon étudié. En fait, parmi les 56 descriptions ayant un coefficient de similarité générale égal ou supérieur à 0,95, dix-huit décrivent, soit des populations de H. dihystra, soit des espèces nominales synonymes de H. dihystra. En particulier, la description composite de cette espèce (BQ99) a un coefficient de similarité de 1,00. L'identification faite au paragraphe 2.1. où l'échantillon était proposé comme appartenant à H. dihystra est donc confirmée en dépit des divergences relevées entre l'échantillon et les autres populations de l'espèce (paragraphe 2.5.6.2.).

Deux autres descriptions (H. brassicae, H. leucernis) se rapportent à des species inquirendae que l'on peut négliger. Il n'en reste pas moins que le programme propose 29 espèces comme similaires à

l'échantillon au seuil de 95%, nombre que d'aucuns considèreront comme trop élevé.

Les résultats détaillés des comparaisons de l'échantillon à trois de ces espèces, *H. leiocephalus* (population CS02, dans Anderson 1974), *H. persici* et *H. abunaamai* (descriptions originales), sont reproduits aux figures 5.3.2,c, d et e. On peut voir qu'il y a une différence marquée dans les valeurs du rapport V entre l'échantillon (62,1%) et *H. leiocephalus* et *H. persici* (58%), ainsi que dans la longueur du stylet entre l'échantillon (24,5 μm) et *H. persici* et *H. abunaamai* (21,5 μm). Les scores attribués à ces caractères lors des comparaisons en question sont cependant très élevés (94 à 100%) et ne diminuent pas de façon notable les coefficients de similarité générale. Pour que les différences réelles qui existent entre les valeurs de ces

No	CHARACTER	VALUE	WEIGHT	CORRECTION	RANGE
1	Body length	671.0	0.7	150.0	827.0
2	Stylet length	24.5	1.0	3.0	21.5
3	Distance stylet:dorsal gland opening	9.0	0.3	5.0	13.0
4	Distance anterior end: excretory pore	104.0	0.6	10.0	72.0
5	Width of one body annule	?	0.1	1.0	2.4
6	Tail length	21.0	0.3	3.0	22.0
7	Number of ventral tail annules	14.0	0.5	13.0	19.0
8	Phasmids, in annules from anus	23.0	0.7	6.0	24.0
9	Ratio a (body length/body diameter)	29.0	0.3	8.0	24.0
10	Ratio c (body length/tail length)	32.0	0.1	15.0	71.0
11	Ratio c' (tail length/tail diameter)	1.4	0.6	0.5	2.0
12	Ratio m (cone/stylet length)	42.0	0.8	4.0	13.0
13	Ratio v (head-vulva/body length)	62.1	1.0	2.0	39.4
14	Spicule length	?	0.7	3.0	20.0
15	Male present?	N	0.9		
16	Labial disc visible in lateral view?	N	0.8		
17	Canals (= fasciculi) present?	N	0.9		
18	Habitus :		0.9		
	open circle to straight?	N			
	closed circle to spiral?	Y			
19	Lip shape:		0.9		
	anteriorly rounded?	Y			
	anteriorly flattened?	N			
20	Incisure shape:		0.8		
	Y- or V-shaped?	Y			
	U- or M-shaped?	N			
21	Lip annulation:		0.3		
	three or less?	N			
	four to five?	Y			
	six or more?	N			
22	Stylet knob shape:		0.1		
	indented?	Y			
	flattened to rounded?	Y			
	slopping backwards?	N			
23	Tail shape:		0.6		
	hemispherical and symmetrical?	N			
	ventrally bent with rounded end?	N			
	D and V sides joining at an angle?	Y			
	with projection or indented?	Y			
24	Female posterior gonad:		1.0		
	functional?	Y			
	degenerated?	N			
	reduced to a PUS?	N			

Fig. 5.3.2,a - Description de l'échantillon du paragraphe 2.1., souche monoparentale de *H. dihystra*. Programme NEMAID, fac-simile du tableau récapitulatif des données et des paramètres correcteurs. Caractères (voir Tableau 5.2.2. pour traduction); valeurs dans l'échantillon; poids; facteurs de correction; étendue R.

CODE NAMES	SPECIES NAMES	COEFFICIENT OF SIMILARITY	NUMBER OF CHARACTERS USED	NUMBER OF AGREEMENTS
1BQ03	<i>H. dihystra</i>	1.00	18	17
1HN00	<i>H. interrogativus</i>	1.00	18	17
1BQ13	<i>H. dihystra</i>	1.00	22	22
0EA00	<i>H. punicae</i>	1.00	19	18
1BQ99	<i>H. dihystra</i>	1.00	22	22
1CS02	<i>H. leioccephalus</i>	0.99	21	20
ODG00	<i>H. nannus</i>	0.99	17	16
1BQ00	<i>H. dihystra</i>	0.98	18	17
1DS00	<i>H. persici</i>	0.98	15	14
1AA00	<i>H. abunaamai</i>	0.98	20	19
1BQ11	<i>H. dihystra</i>	0.97	17	16
1BQ05	<i>H. dihystra</i>	0.97	21	19
0BI00	<i>H. crenatus</i>	0.97	13	12
0FF00	<i>H. olaae</i>	0.97	10	10
1DZ00	<i>H. pteracercus</i>	0.97	19	17
1GQ00	<i>H. pteracercusoides</i>	0.97	19	17
1HR00	<i>H. laevicaudatus</i>	0.97	17	16
1CJ00	<i>H. indicus</i>	0.97	18	16
1BU00	<i>H. elegans</i>	0.97	14	12
1BQ08	<i>H. dihystra</i>	0.97	21	18
0BZ00	<i>H. glissus</i>	0.97	16	14
0BX00	<i>H. flatus</i>	0.97	16	14
1FG01	<i>H. morasii</i>	0.97	21	19
1HF00	<i>H. angularis</i>	0.97	20	18
1DP01	<i>H. paraplatyurus</i>	0.96	20	18
0EQ00	<i>H. teleductus</i>	0.96	22	21
1CU00	<i>H. longicaudatus</i>	0.96	17	15
1DY08	<i>H. pseudorobustus</i>	0.96	20	18
0EX01	<i>H. flatus</i>	0.96	19	17
1DZ01	<i>H. pteracercus</i>	0.96	21	19
1BL00	<i>H. densibullatus</i>	0.96	19	16
0AX00	<i>H. caribensis</i>	0.96	15	13
1BN00	<i>H. digitatus</i>	0.96	17	15
0AQ00	<i>H. brassicae</i>	0.96	6	6
0BR00	<i>H. dihysteroides</i>	0.96	20	18
1FZ00	<i>H. inifatis</i>	0.96	17	15
0GF00	<i>H. leuocernis</i>	0.96	10	9
1AI00	<i>H. arachisi</i>	0.96	20	19
1H000	<i>H. paracrenacauda</i>	0.96	21	19
0EF00	<i>H. rotundicauda</i>	0.95	22	20
1BF00	<i>H. craigi</i>	0.95	18	16
1BK00	<i>H. delhiensis</i>	0.95	19	16
1EI02	<i>H. serenus</i>	0.95	19	18
1BH00	<i>H. crenacauda</i>	0.95	19	16
1AB00	<i>H. areolatus</i>	0.95	20	18
1EI00	<i>H. serenus</i>	0.95	17	15
1CI00	<i>H. indenticaudatus</i>	0.95	20	17
1GI00	<i>H. sagitovi</i>	0.95	18	15
0AP00	<i>H. bradys</i>	0.95	17	15
0EP00	<i>H. talonus</i>	0.95	20	18
0DM00	<i>H. peruensis</i>	0.95	12	10
1BM00	<i>H. depressus</i>	0.95	18	16
0DC00	<i>H. microlobus</i>	0.95	18	16
0B000	<i>H. digitiformis</i>	0.95	18	16
1CT00	<i>H. lobus</i>	0.95	18	17
1BP00	<i>H. digonicus</i>	0.95	16	13

Fig. 5.3.2,b - Comparaison de l'échantillon du paragraphe 2.1., souche monoparentale de *H. dihystra*, à toutes les descriptions de la liste de données *Helicotylenchus*. Programme NEMAID; fac-simile du tableau des résultats généraux. Noms de code et noms d'espèces; coefficients de similarité; nombre de caractères utilisés; nombre de caractères en accord.

NEMAID SPECIFIC OUTPUT:> 1CS02 H.leiocephalus

No	CHARACTER	SAMPLE	SPECIES	SCORE	WEIGHT	SW
1	Body length	671.0	766.0	1.00	0.70	0.70
2	Stylet length	24.5	25.0	1.00	1.00	1.00
3	Distance stylet:dorsal gland opening	9.0	5.0	1.00	0.30	0.30
4	Distance anterior end: excretory pore	104.0	96.0	1.00	0.60	0.60
5	Width of one body annule	?	1.3	0.00	0.00	0.00
6	Tail length	21.0	18.0	1.00	0.30	0.30
7	Number of ventral tail annules	14.0	13.0	1.00	0.50	0.50
8	Phasmids, in annules from anus	23.0	23.0	1.00	0.70	0.70
9	Ratio a (body length/body diameter)	29.0	29.0	1.00	0.30	0.30
10	Ratio c (body length/tail length)	32.0	43.0	1.00	0.10	0.10
11	Ratio c' (tail length/tail diameter)	1.4	1.2	1.00	0.60	0.60
12	Ratio m (cone/stylet length)	42.0	47.0	0.89	0.80	0.71
13	Ratio v (head-vulva/body length)	62.1	58.0	0.94	1.00	0.94
14	Spicule length	?	?	0.00	0.00	0.00
15	Male present?	N	N	1.00	0.90	0.90
16	Labial disc visible in lateral view?	N	N	1.00	0.80	0.80
17	Canals (= fascioli) present?	N	N	1.00	0.90	0.90
18	Habitus :			1.00	0.90	0.90
	open circle to straight?	N	N			
	closed circle to spiral?	Y	Y			
19	Lip shape:			1.00	0.90	0.90
	anteriorly rounded?	Y	Y			
	anteriorly flattened?	N	N			
20	Incisure shape:			1.00	0.80	0.80
	Y- or V-shaped?	Y	Y			
	U- or M-shaped?	N	N			
21	Lip annulation:			0.00	0.00	0.00
	three or less?	N	?			
	four to five?	Y	?			
	six or more?	N	?			
22	Stylet knob shape:			0.50	0.10	0.05
	indented?	Y	N			
	flattened to rounded?	Y	Y			
	slopping backwards?	N	N			
23	Tail shape:			1.00	0.60	0.60
	hemispherical and symmetrical?	N	N			
	ventrally bent with rounded end?	N	N			
	D and V sides joining at an angle?	Y	Y			
	with projection or indented?	Y	Y			
24	Female posterior gonad:			1.00	1.00	1.00
	functional?	Y	Y			
	degenerated?	N	N			
	reduced to a PUS?	N	N			
	SG = 13.60 / 13.80 = 0.99					
					TOTAL	13.80 13.60

Fig. 5.3.2,c - Comparaison de l'échantillon du paragraphe 2.1., souche monoparentale de *H. dihystra*, à *H. leiocephalus* (dans Anderson, 1974). Programme NEMAID. Fac-simile des tableaux de résultats détaillés. Caractères (voir Tableau 5.2.2. pour traduction); valeurs dans l'échantillon et dans l'espèce; score S; poids W; produit S.W.

NEMAID SPECIFIC OUTPUT:> 1DS00 H.persici

No	CHARACTER	SAMPLE	SPECIES	SCORE	WEIGHT	SW
1	Body length	671.0	590.0	1.00	0.70	0.70
2	Styilet length	24.5	21.0	0.97	1.00	0.97
3	Distance styilet:dorsal gland opening	9.0	?	0.00	0.00	0.00
4	Distance anterior end: excretory pore	104.0	115.0	0.98	0.60	0.59
5	Width of one body annule	?	1.5	0.00	0.00	0.00
6	Tail length	21.0	?	0.00	0.00	0.00
7	Number of ventral tail annules	14.0	?	0.00	0.00	0.00
8	Phasmids, in annules from anus	23.0	?	0.00	0.00	0.00
9	Ratio a (body length/body diameter)	29.0	17.0	0.75	0.30	0.23
10	Ratio c (body length/tail length)	32.0	19.0	1.00	0.10	0.10
11	Ratio c'(tail length/tail diameter)	1.4	?	0.00	0.00	0.00
12	Ratio m (cone/styilet length)	42.0	?	0.00	0.00	0.00
13	Ratio v (head-vulva/body length)	62.1	58.7	0.96	1.00	0.96
14	Spicule length	?	?	0.00	0.00	0.00
15	Male present?	N	N	1.00	0.90	0.90
16	Labial disc visible in lateral view?	N	N	1.00	0.80	0.80
17	Canals (= fasciculi) present?	N	N	1.00	0.90	0.90
18	Habitus :			1.00	0.90	0.90
	open circle to straight?	N	N			
	closed circle to spiral?	Y	Y			
19	Lip shape:			1.00	0.90	0.90
	anteriorly rounded?	Y	Y			
	anteriorly flattened?	N	N			
20	Incisure shape:			0.00	0.00	0.00
	Y- or V-shaped?	Y	?			
	U- or M-shaped?	N	?			
21	Lip annulation:			1.00	0.30	0.30
	three or less?	N	N			
	four to five?	Y	Y			
	six or more?	N	N			
22	Styilet knob shape:			0.50	0.10	0.05
	indented?	Y	N			
	flattened to rounded?	Y	Y			
	slopping backwards?	N	N			
23	Tail shape:			1.00	0.60	0.60
	hemispherical and symmetrical?	N	N			
	ventrally bent with rounded end?	N	N			
	D and V sides joining at an angle?	Y	Y			
	with projection or indented?	Y	Y			
24	Female posterior gonad:			1.00	1.00	1.00
	functional?	Y	Y			
	degenerated?	N	N			
	reduced to a PUS?	N	N			
	SG = 9.90 / 10.10 = 0.98					
					TOTAL 10.10	9.90

Fig. 5.3.2,d - Comparaison de l'échantillon du paragraphe 2.1., souche monoparentale de *H. dihystra*, à *H. persici*. Programme NEMAID. Fac-simile des tableaux de résultats détaillés. Caractères (voir Tableau 5.2.2. pour traduction); valeurs dans l'échantillon et dans l'espèce; score S; poids W; produit S.W.

NEMAID SPECIFIC OUTPUT:> 1AA00 H.abunaamai

No	CHARACTER	SAMPLE	SPECIES	SCORE	WEIGHT	SW
1	Body length	671.0	560.0	1.00	0.70	0.70
2	Stylet length	24.5	21.6	1.00	1.00	1.00
3	Distance stylet:dorsal gland opening	9.0	?	0.00	0.00	0.00
4	Distance anterior end: excretory pore	104.0	87.0	0.89	0.60	0.53
5	Width of one body annule	?	1.4	0.00	0.00	0.00
6	Tail length	21.0	?	0.00	0.00	0.00
7	Number of ventral tail annules	14.0	9.0	1.00	0.50	0.50
8	Phasmids, in annules from anus	23.0	23.0	1.00	0.70	0.70
9	Ratio a (body length/body diameter)	29.0	27.0	1.00	0.30	0.30
10	Ratio c (body length/tail length)	32.0	38.0	1.00	0.10	0.10
11	Ratio c'(tail length/tail diameter)	1.4	1.3	1.00	0.60	0.60
12	Ratio m (cone/stylet length)	42.0	47.0	0.89	0.80	0.71
13	Ratio v (head-vulva/body length)	62.1	61.5	1.00	1.00	1.00
14	Spicule length	?	?	0.00	0.00	0.00
15	Male present?	N	N	1.00	0.90	0.90
16	Labial disc visible in lateral view?	N	N	1.00	0.80	0.80
17	Canals (= fasciculi) present?	N	N	1.00	0.90	0.90
18	Habitus :			1.00	0.90	0.90
	open circle to straight?	N	N			
	closed circle to spiral?	Y	Y			
19	Lip shape:			1.00	0.90	0.90
	anteriorly rounded?	Y	Y			
	anteriorly flattened?	N	N			
20	Incisure shape:			1.00	0.80	0.80
	Y- or V-shaped?	Y	Y			
	U- or M-shaped?	N	N			
21	Lip annulation:			0.50	0.30	0.15
	three or less?	N	Y			
	four to five?	Y	Y			
	six or more?	N	N			
22	Stylet knob shape:			1.00	0.10	0.10
	indented?	Y	Y			
	flattened to rounded?	Y	Y			
	slopping backwards?	N	N			
23	Tail shape:			1.00	0.60	0.60
	hemispherical and symmetrical?	N	N			
	ventrally bent with rounded end?	N	N			
	D and V sides joining at an angle?	Y	Y			
	with projection or indented?	Y	Y			
24	Female posterior gonad:			1.00	1.00	1.00
	functional?	Y	Y			
	degenerated?	N	N			
	reduced to a PUS?	N	N			
	SG = 13.19 / 13.50 = 0.98					
				TOTAL	13.50	13.19

Fig. 5.3.2,e - Comparaison de l'échantillon du paragraphe 2.1., souche monoparentale de *H. dihytera*, à *H. abunaamai*. Programme NEMAID. Fac-simile du tableau de résultats détaillés. Caractères (voir Tableau 5.2.2. pour traduction); valeurs dans l'échantillon et dans l'espèce; score S; poids W; produit S.W.

deux caractères soient reflétées par des scores plus bas il faut diminuer, soit le paramètre de correction c , soit l'étendue des valeurs spécifiques R dans la formule de calcul du coefficient de similarité pour les mesures (4.4.3.).

5.3.3. Influence des paramètres correcteurs c

Pour voir quelle est l'influence des paramètres correcteurs c dans le calcul des coefficients de similarité des mesures, toutes les valeurs de c ont été divisées par deux. Cette opération peut paraître trop brutale et peu réaliste, mais elle est en fait justifiée comme il sera expliqué plus bas (6.3.2.1.). Lors de ce deuxième essai d'identification les autres paramètres de calcul (poids et étendue des valeurs moyennes dans le genre) n'ont pas été modifiés.

La liste des espèces similaires à l'échantillon, recalculée avec ces nouvelles conditions, est donnée à la figure 5.3.3. Comme on le voit, il n'y a plus que 26 descriptions ayant un coefficient de similarité égal ou supérieur à 0,95, dont quatorze se rapportent à H. dihystra et ses synonymes. Si l'on ne tient pas compte de H. leucernis (sp. inq.), il n'y a plus que onze autres espèces nominales proches de l'échantillon.

CODE NAMES	SPECIES NAMES	COEFFICIENT OF SIMILARITY	NUMBER OF CHARACTERS USED	NUMBER OF AGREEMENTS
1BQ13	H.dihystra	1.00	22	22
1HN00	H.interrogativus	0.98	18	17
1BQ99	H.dihystra	0.98	22	22
1BQ03	H.dihystra	0.98	18	17
1CS02	H.leiocephalus	0.97	21	20
ODG00	H.nannus	0.97	17	16
1DZ00	H.pteracercus	0.97	19	17
0EA00	H.punicae	0.97	19	18
1CJ00	H.indicus	0.96	18	16
1BQ00	H.dihystra	0.96	18	16
0BI00	H.orenatus	0.96	13	12
1DS00	H.persici	0.96	15	13
1HR00	H.laevicaudatus	0.96	17	16
1BU00	H.elegans	0.96	14	12
0BX00	H.flatus	0.96	16	14
0BX01	H.flatus	0.95	19	16
0FF00	H.olaae	0.95	10	9
1GQ00	H.pteracercusoides	0.95	19	17
1DY08	H.pseudorobustus	0.95	20	18
1BQ11	H.dihystra	0.95	17	15
1HF00	H.angularis	0.95	20	18
1BQ05	H.dihystra	0.95	21	19
1BQ08	H.dihystra	0.95	21	18
0BZ00	H.glissus	0.95	16	14
0GF00	H.leucernis	0.95	10	9
1AA00	H.abunaamai	0.95	20	19

Fig. 5.3.3. - Comparaison de l'échantillon du paragraphe 2.1., souche monoparentale de H. dihystra, aux descriptions de la liste de données Helicotylenchus. Coefficients correcteurs réduits de moitié. Programme NEMAID, fac-simile du tableau de résultats généraux. Noms de code et noms d'espèces; coefficients de similarité; nombre de caractères utilisés; nombre de caractères en accord.

5.3.4. Influence de l'étendue R des valeurs spécifiques moyennes

La mesure de la similarité de deux mesures dépend également de l'étendue des valeurs spécifiques dans le genre pour la mesure en question. Une différence de 5 μm après correction sera énorme pour la mesure de la position du D.G.O. ($R = 10 \mu\text{m}$) mais sera négligeable pour la longueur du corps ($R = 830 \mu\text{m}$).

L'étendue R est une donnée objective pour un genre et à un moment donné car elle dépend directement des descriptions spécifiques qui ont été publiées jusqu'à ce moment ($R = \bar{x} \text{ max} - \bar{x} \text{ min}$). Il est cependant nécessaire de modifier R lorsque l'on compare un échantillon à l'un des genres synonymes du genre proposé. Ici par exemple, l'échantillon appartient à Helicotylenchus s. str. dans lequel l'étendue du rapport V n'est que de 18% au lieu de 40% (voir 5.2.2., point 11).

La figure 5.3.4,a donne les résultats obtenus en utilisant Helicotylenchus s. str. pour le calcul de R, tandis que les valeurs de c sont les mêmes qu'au paragraphe 5.3.3. Les résultats sont pratiquement identiques à ceux du paragraphe précédent où était utilisée l'étendue chez Helicotylenchus s.l.

CODE NAMES	SPECIES NAMES	COEFFICIENT OF SIMILARITY	NUMBER OF CHARACTERS USED	NUMBER OF AGREEMENTS
1BQ13	H.dihystera	1.00	22	22
1BQ99	H.dihystera	0.98	22	22
1BQ03	H.dihystera	0.98	18	17
1HN00	H.interrogativus	0.98	18	17
0EA00	H.punicae	0.97	19	18
0DG00	H.nannus	0.97	17	16
1DZ00	H.pteracercus	0.97	19	17
0BX00	H.flatus	0.96	16	14
1CS02	H.leiocephalus	0.96	21	20
0BI00	H.crenatus	0.96	13	12
1CJ00	H.indicus	0.96	18	16
1BQ00	H.dihystera	0.96	18	16
1HR00	H.laevicaudatus	0.96	17	16
1BU00	H.elegans	0.96	14	12
0GF00	H.leucernis	0.95	10	9
1DY08	H.pseudorobustus	0.95	20	18
1DS00	H.persici	0.95	15	13
1BQ11	H.dihystera	0.95	17	15
1BQ05	H.dihystera	0.95	21	19
1HF00	H.angularis	0.95	20	18
0BZ00	H.glissus	0.95	16	14
1AA00	H.abunaamai	0.95	20	19
1GQ00	H.pteracercusoides	0.95	19	17

Fig. 5.3.4,a - Comparaison de l'échantillon du paragraphe 2.1., souche monoparentale de H. dihystera, aux descriptions de la liste de données Helicotylenchus. Etendue des valeurs spécifiques prise dans Helicotylenchus s. str. Programme NEMAID, fac-simile du tableau de résultats généraux. Noms de code et noms d'espèces; coefficients de similarité; nombre de caractères utilisés; nombre de caractères en accord.

NEMAID SPECIFIC OUTPUT:> 1CS02 H.leiocephalus

No	CHARACTER	SAMPLE	SPECIES	SCORE	WEIGHT	SW
1	Body length	671.0	766.0	0.97	0.70	0.68
2	Stylet length	24.5	25.0	1.00	1.00	1.00
3	Distance stylet:dorsal gland opening	9.0	5.0	0.86	0.30	0.26
4	Distance anterior end: excretory pore	104.0	96.0	0.95	0.60	0.57
5	Width of one body annule	?	1.3	0.00	0.00	0.00
6	Tail length	21.0	18.0	0.92	0.30	0.28
7	Number of ventral tail annules	14.0	13.0	1.00	0.50	0.50
8	Phasmids, in annules from anus	23.0	23.0	1.00	0.70	0.70
9	Ratio a (body length/body diameter)	29.0	29.0	1.00	0.30	0.30
10	Ratio c (body length/tail length)	32.0	43.0	0.94	0.10	0.09
11	Ratio c' (tail length/tail diameter)	1.4	1.2	1.00	0.60	0.60
12	Ratio m (cone/stylet length)	42.0	47.0	0.73	0.80	0.58
13	Ratio v (head-vulva/body length)	62.1	58.0	0.80	1.00	0.80
14	Spicule length	?	?	0.00	0.00	0.00
15	Male present?	N	N	1.00	0.90	0.90
16	Labial disc visible in lateral view?	N	N	1.00	0.80	0.80
17	Canals (= fasciculi) present?	N	N	1.00	0.90	0.90
18	Habitus :			1.00	0.90	0.90
	open circle to straight?	N	N			
	closed circle to spiral?	Y	Y			
19	Lip shape:			1.00	0.90	0.90
	anteriorly rounded?	Y	Y			
	anteriorly flattened?	N	N			
20	Incisure shape:			1.00	0.80	0.80
	Y- or V-shaped?	Y	Y			
	U- or M-shaped?	N	N			
21	Lip annulation:			0.00	0.00	0.00
	three or less?	N	?			
	four to five?	Y	?			
	six or more?	N	?			
22	Stylet knob shape:			0.50	0.10	0.05
	indented?	Y	N			
	flattened to rounded?	Y	Y			
	sloping backwards?	N	N			
23	Tail shape:			1.00	0.60	0.60
	hemispherical and symmetrical?	N	N			
	ventrally bent with rounded end?	N	N			
	D and V sides joining at an angle?	Y	Y			
	with projection or indented?	Y	Y			
24	Female posterior gonad:			1.00	1.00	1.00
	functional?	Y	Y			
	degenerated?	N	N			
	reduced to a PUS?	N	N			
	SG = 13.21 / 13.80 = 0.96					
	TOTAL 13.80 13.21					

Fig. 5.3.4,b - Comparaison de l'échantillon du paragraphe 2.1., souche monoparentale de *H. dihystra*, à *H. leiocephalus* in Anderson, 1974. Coefficients c réduits de moitié; étendue des valeurs spécifiques prise dans *Helicotylenchus s. str.* Programme NEMAID, fac-simile du tableau de résultats détaillés. Caractères (voir Tableau 5.2.2. pour traduction); valeurs dans l'échantillon et dans l'espèce; score S; poids W; product S.W.

La figure 5.3.4,b donne les détails du calcul du coefficient de similarité entre l'échantillon et la population CS02 de H. leiocephalus. Ces deux populations diffèrent principalement par la forme des boutons du stylet (score = 0,50), le rapport V (0,82), la position du D.G.O. (0,86), celle du pore excréteur (0,93), la longueur de la queue (0,94) et celle du corps (0,97). Certaines parmi ces différences sont en grande partie neutralisées par les faibles poids attribués aux caractères correspondants: 0,1 pour les boutons du stylet, 0,3 pour position du D.G.O. et longueur de la queue. Il sera intéressant de voir quels seraient les résultats si tous les caractères étaient pris égaux entre eux (tous poids égaux à un). Si l'on compare ces résultats à ceux obtenus au cours du premier essai (Fig. 5.3.2,c), on constate que ce sont surtout les rapports m et V qui sont responsables de l'abaissement du coefficient de similarité de H. leiocephalus.

Il faut noter d'autre part que les différences dans les valeurs de R calculées, soit dans Helicotylenchus s. str., soit dans Helicotylenchus s. l., ne sont grandes que pour le rapport V (18 contre 40%). Par conséquent seul le score de ce caractère est nettement plus petit dans le premier cas que dans le second (0,80 contre 0,94). Cette diminution est en grande partie masquée lors du calcul du coefficient de similarité générale car V ne représente que 1/13,8 soit 0,7% de ce coefficient.

5.3.5. Influence des poids attribués aux critères

Pour vérifier que les poids attribués par le programme aux différents critères ont masqué certaines dissimilarités entre l'échantillon et les populations auxquelles il était comparé, les calculs ont été refaits en prenant tous les poids égaux à un.

CODE NAMES	SPECIES NAMES	COEFFICIENT OF SIMILARITY	NUMBER OF CHARACTERS USED	NUMBER OF AGREEMENTS
1BQ13	H.dihystera	1.00	22	22
1BQ99	H.dihystera	0.98	22	22
1BQ03	H.dihystera	0.96	18	17
1HN00	H.interrogativus	0.96	18	17
1HR00	H.laevicaudatus	0.95	17	16
0BI00	H.crenatus	0.95	13	12

Fig. 5.3.5. - Comparaison de l'échantillon du paragraphe 2.1., souche monoparentale de H. dihystera, aux descriptions de la liste de données Helicotylenchus. Poids des critères tous égaux à un. Programme NEMAID, fac-simile du tableau de résultats détaillés. Caractères (voir Tableau 5.2.2. pour traduction); valeurs dans l'échantillon et dans l'espèce; score S; poids W; produit S.W.

Comme on le voit par la figure 5.3.5., la liste des descriptions similaires à l'échantillon est maintenant réduite à six au seuil de 95%. Ces six descriptions se rapportent à H. dihystra, à son synonyme, H. crenatus et à deux autres espèces. Les espèces H. leiocephalus et H. abunaamai sont maintenant passées juste au-dessous du seuil (0,94), H. persici, qui avait un coefficient de 0,98 lors de la première tentative (5.3.2.) n'a plus maintenant qu'un coefficient de 0,90. On peut remarquer que, des dix-huit descriptions de H. dihystra et des espèces nominales synonymes de H. dihystra incluses dans la liste de données Helicotylenchus, seules quatre ont un coefficient de similarité supérieur ou égal à 0,95. Par contre, la similarité entre l'échantillon et la description composite de H. dihystra (BQ99:98%) est toujours élevée. Ceci montre que diverses populations peuvent différer entre elles tout en appartenant bien à la même espèce.

5.3.6. Présélection d'un groupe restreint d'espèces

L'échantillon de H. dihystra utilisé dans les exemples ci-dessus appartient à une espèce qui ne se distingue en rien de la majorité des espèces du genre. Absence de mâles, de fasciculi, disque labial non visible en vue latérale, lèvres hémisphériques, queue de type 3 à 4, branches génitales également développées, stylet de 25 µm environ, rapport V de 62% environ, toutes ces caractéristiques se retrouvent à des degrés divers dans la majorité des espèces. Il existe par contre d'autres espèces qui peuvent être caractérisées par un ou plusieurs traits éminemment distincts.

Par exemple, l'échantillon M utilisé par Fortuner, Merny et Roux (1981) possède à la fois des mâles et des fasciculi (Fig. 5.3.6,A). Le programme NEMAID permet de comparer cet échantillon aux seules espèces amphimictiques chez lesquelles la présence de fasciculi a été signalée. La figure 5.3.6,B donne le résultat d'une telle comparaison. La description de l'échantillon M fait partie de la liste de données Helicotylenchus sous le code DL02. Cette description a bien sûr un coefficient de similarité de 1,00 puisqu'elle est comparée à elle-même. Les autres descriptions de H. paracanalisis et de l'espèce nominale synonyme H. trivandranus ont des coefficients de similarité de 0,86 à 0,89. Ces résultats peuvent paraître infirmer l'identification de l'échantillon M comme appartenant à l'espèce H. paracanalisis. En fait cette identification résulte d'une prise en considération de la variabilité de certains caractères, habitus, forme de la région labiale, forme de la queue, dans l'espèce en question (voir discussion dans Fortuner, Merny et Roux, 1981). Le programme NEMAID est incapable de participer à une telle discussion mais il faut remarquer que les descriptions qu'il donne comme les plus semblables à l'échantillon M sont celles qui ont été considérées en 1981: H. paracanalisis, description originale et population DL01 (dans van den Berg & Kirby, 1979), et l'espèce nominale H. trivandranus. Les espèces nominales H. brassicae, H. hoplocaudus et H. annobonensis ont été prises en considération par le programme bien que les caractères présence de mâles et présence de fasciculi n'aient pas été décrits par leurs auteurs. Ce sont en fait des species inquirendae dont il n'est pas nécessaire de tenir compte.

A					
No	CHARACTER	VALUE	WEIGHT	CORRECTION	RANGE
1	Body length	738.0	0.7	150.0	827.0
2	Stylet length	34.7	1.0	3.0	21.5
3	Distance stylet:dorsal gland opening	10.0	0.3	5.0	13.0
4	Distance anterior end: excretory pore	?	0.6	10.0	72.0
5	Width of one body annule	?	0.1	1.0	2.4
6	Tail length	9.0	0.3	3.0	22.0
7	Number of ventral tail annules	7.0	0.5	13.0	19.0
8	Phasmids, in annules from anus	27.0	0.7	6.0	24.0
9	Ratio a (body length/body diameter)	26.0	0.3	8.0	24.0
10	Ratio c (body length/tail length)	80.0	0.1	15.0	71.0
11	Ratio c'(tail length/tail diameter)	0.5	0.6	0.5	2.0
12	Ratio m (cone/stylet length)	46.0	0.8	4.0	13.0
13	Ratio v (head-vulva/body length)	60.4	1.0	2.0	39.4
14	Spicule length	?	0.7	3.0	20.0
15	*Male present?	Y	0.9		
16	Labial disc visible in lateral view?	N	0.8		
17	*Canals (= fasciculi) present?	Y	0.9		
18	Habitus :		0.9		
	open circle to straight?	Y			
	closed circle to spiral?	Y			
19	Lip shape:		0.9		
	anteriorly rounded?	Y			
	anteriorly flattened?	Y			
20	Incisure shape:		0.8		
	Y- or V-shaped?	N			
	U- or M-shaped?	Y			
21	Lip annulation:		0.3		
	three or less?	N			
	four to five?	Y			
	six or more?	Y			
22	Stylet knob shape:		0.1		
	indented?	Y			
	flattened to rounded?	Y			
	sloping backwards?	N			
23	Tail shape:		0.6		
	hemispherical and symmetrical?	N			
	ventrally bent with rounded end?	Y			
	D and V sides joining at an angle?	Y			
	with projection or indented?	N			
24	Female posterior gonad:		1.0		
	functional?	Y			
	degenerated?	N			
	reduced to a PUS?	N			

B					
CODE	SPECIES	COEFFICIENT	NUMBER OF	NUMBER OF	
NAMES	NAMES	OF SIMILARITY	CHARACTERS USED	AGREEMENTS	
1DL02	H.paracanalisis	1.00	21	21	
0AQ00	H.brassicae	0.95	6	5	
1DL01	H.paracanalisis	0.89	20	16	
1DL00	H.paracanalisis	0.87	19	14	
0ET00	H.trivandranus	0.86	18	14	
0CE00	H.hoplocaudus	0.83	7	6	
1CX00	H.martini	0.79	17	9	
1CX02	H.martini	0.79	18	10	
0AF00	H.annobonensis	0.75	10	6	

Fig. 5.3.6. - Comparaison de la population M dans Fortuner, Meryn et Roux (1981) avec les descriptions de la liste de données *Helicotylenchus* sélectionnées par la présence de mâles et de fasciculi. Programme NEMAID. A: description de l'échantillon; caractères (voir Tableau 5.2.2. pour traduction); valeurs dans l'échantillon; poids; facteurs de correction; étendue R. B: Résultats: Noms de code et noms d'espèces; coefficients de similarité; nombre de caractères utilisés; nombre de caractères en accord.

5.3.7. Conclusions

L'utilisation du programme NEMAID pour l'identification d'un échantillon de H. dihystra résulte en une liste longue mais exhaustive de toutes les descriptions similaires à l'échantillon lorsque l'on utilise sans les modifier les paramètres inclus.

Les options secondaires, diminution des coefficients correcteurs, diminution de l'étendue des valeurs spécifiques, suppression de la pondération des caractères et, dans le cas d'une population possédant au moins un ou deux traits peu communs, présélection des espèces à l'aide des caractères en cause, permettent de réduire cette liste à une ou un petit nombre d'espèces.

On peut se demander laquelle de ces listes est la plus proche de la réalité. Les paramètres du programme ont-ils fait prendre pour similaires des espèces qui ne l'étaient pas, ou bien certains auteurs ont-ils proposé comme espèces nouvelles des formes qui n'étaient en fait que des variations locales de H. dihystra?

Quoi qu'il en soit, il faut noter que, quelle que soit l'option employée, H. dihystra se trouve toujours en tête de liste. Ce résultat est d'autant plus remarquable que l'échantillon considéré se trouve à la limite de la définition de l'espèce (2.5.6.2.).

5.4. UTILISATION DE NEMAID POUR LES DIAGNOSES SPECIFIQUES

5.4.1. Introduction

Il a été montré (4.1.) comment identification et classification sont souvent confondues dans l'esprit des taxonomistes en nématologie. Tout en reconnaissant le caractère essentiellement distinct, voir opposé, de ces deux démarches, il faut cependant admettre que la plupart des nouvelles espèces de nématodes sont proposées pour des raisons purement morphologiques.

Il est impossible en pratique (et même en théorie pour les formes uniparentales) d'utiliser la définition de Mayr rappelée plus haut (3.8.1.). Cette définition n'a d'ailleurs pas été donnée dans un but pratique, mais pour établir la réalité de l'existence des espèces, entités indépendantes de l'observation. Si l'on revient au problème de la reconnaissance pratique des espèces, la notion de gènes partagés par tous les membres d'une espèce se traduit par la possession d'un ensemble de caractères phénotypiques uniques. Dès que l'on a cerné les limites de la variation de ces caractères phénotypiques parmi les membres d'une espèce, il devient possible de proposer comme nouvelle espèce un ensemble d'individus qui sortent des limites en question.

Le programme NEMAID permet de mieux cerner la variabilité d'une espèce. Par le calcul des coefficients de similarité, il permet de dresser la liste des espèces proches d'une espèce nouvelle.

Je ne dispose pas d'espèce nouvelle d'Helicotylenchus dont la diagnose aurait pu servir d'exemple à cette utilisation de NEMAID. Il est par contre possible de montrer comment ce programme peut aider à

différencier les deux espèces utilisées tout au long de cette étude: H. dihystrera et H. pseudorobustus.

5.4.2. Etude des espèces proches de H. dihystrera.

Cette espèce a été caractérisée au paragraphe 2.6.1. par les traits suivants:

- absence de mâles;
- disque labial non visible en vue latérale;
- absence de fasciculi;
- habitus toujours spiralé;
- région labiale toujours hémisphérique;
- fusion des lignes du champ latéral toujours en Y;
- branche génitale femelle postérieure fonctionnelle;
- stylet de 25 μm (moyennes variant de 23,5 à 26,5 μm);
- rapport V de 63,4% (moyennes variant de 62,2 à 64,6%).

Le programme a été utilisé avec les espèces de Helicotylenchus s. str. sélectionnées par les caractéristiques de la diagnose de H. dihystrera rappelées ci-dessus. Les paramètres du programme ont été acceptés tels quels à l'exception des termes correctifs des mesures de la longueur du corps, de la longueur du stylet et du rapport V qui ont été pris respectivement égaux à 100 μm , 2 μm et 1,4%. Le programme va donc éliminer toutes les descriptions dont les longueurs de stylet se situent hors de l'intervalle 23-27 μm et/ou dont le rapport V est hors de l'intervalle 62-64,8%, et bien sûr toutes celles dont les caractères qualitatifs ne correspondent pas à ceux donnés ci-dessus.

Seules les espèces qui partagent ces caractéristiques avec H. dihystrera sont retenues par programme NEMOID qui les compare à la description composite de H. dihystrera en utilisant les autres critères.

La figure 5.4.2. donne la liste de 25 descriptions retenues par le programme ayant un coefficient de similarité avec H. dihystrera au moins égal à 95%.

Cette liste comprend les sept descriptions de H. dihystrera incluses dans la liste de données Helicotylenchus ainsi que huit descriptions d'espèces nominales synonymes de H. dihystrera (voir 2.6.1.). Quatre autres synonymes de cette espèce manquent à la liste: H. spiralis qui n'est pas incluse dans la liste de données, H. olaae et H. crenatus qui ont un rapport V trop petit ($V = 60$; 62%) et H. rotundicauda un rapport V trop grand ($V = 65\%$) pour avoir été retenues par le programme. Ces petites différences ne remettent pas en cause les synonymisations proposées par Sher (1961, 1966) et par Fortuner, Merny et Roux (1981) après examen de matériel-type. La description 1DY08 correspond à H. pseudorobustus dans van den Berg et Heyns (1975). Il a été montré plus

CODE NAMES	SPECIES NAMES	COEFFICIENT OF SIMILARITY	NUMBER OF CHARACTERS USED	NUMBER OF AGREEMENTS
1BQ00	<i>H. dihystra</i>	1.00	18	17
1BQ03	<i>H. dihystra</i>	1.00	18	17
1BQ13	<i>H. dihystra</i>	1.00	22	22
0EA00	<i>H. punicae</i>	1.00	19	18
1BQ99	<i>H. dihystra</i>	1.00	22	22
ODG00	<i>H. nannus</i>	1.00	17	16
OBR00	<i>H. dihystroides</i>	0.99	20	19
1BQ11	<i>H. dihystra</i>	0.99	17	16
1AY00	<i>H. caroliniensis</i>	0.97	19	17
OBX01	<i>H. flatus</i>	0.97	19	17
1CU00	<i>H. longicaudatus</i>	0.97	17	15
1H000	<i>H. paracrenacauda</i>	0.97	21	19
1DZ01	<i>H. pteracercus</i>	0.97	21	19
OBZ00	<i>H. glissus</i>	0.97	16	14
OBX00	<i>H. flatus</i>	0.97	16	14
1BQ08	<i>H. dihystra</i>	0.97	21	18
1BQ05	<i>H. dihystra</i>	0.97	21	19
1HF00	<i>H. angularis</i>	0.97	20	18
0EQ00	<i>H. teleductus</i>	0.96	22	21
0EP00	<i>H. talonus</i>	0.96	20	18
1DY08	<i>H. pseudorobustus</i>	0.96	20	18
0GF00	<i>H. leucernis</i>	0.96	10	9
1AB00	<i>H. areolatus</i>	0.96	20	19
1CI00	<i>H. indenticaudatus</i>	0.95	20	17
ODM00	<i>H. peruensis</i>	0.95	12	10

Fig. 5.4.2. - Comparaison de la description composite de *H. dihystra* (1BQ99) aux descriptions de la liste de données *Helicotylenchus*. Programme NEMAID, fac-simile du tableau de résultats généraux. Noms de code et noms d'espèces; coefficients de similarité; nombre de caractères utilisés; nombre de caractères en accord.

haut (2.5.6.3.) que cet échantillon appartient en fait à l'espèce *H. dihystra*, ce qui justifie sa présence ici.

Neuf autres descriptions se rapportent à des espèces distinctes de *H. dihystra*. La forme plus arrondie de la queue et les phasmides plus postérieures permettent de distinguer *H. caroliniensis*. *H. longicaudatus* a une queue plus allongée ($c' = 1,7$) et un stylet un peu plus long (27 μm). *H. pteracercus*, *H. paracrenacauda* et *H. indenticaudatus* ont des queues dorsalement indentées, d'aspect très différent de celui des queues chez *H. dihystra*. *H. angularis* est dite différer de toutes les espèces du genre par sa région labiale bien détachée du reste du corps et anguleuse. Le stylet de *H. talonus* (23 μm) plus court et la queue courte à projection épaisse permettent de différencier cette espèce de *H. dihystra*. *H. leucernis* est une *species inquirenda*.

Les mâles de *H. areolatus* sont inconnus mais des spermatozoïdes ont été observés dans ses spermathèques ce qui implique l'existence d'un mode de reproduction amphimictique. Il diffère de plus de *H. dihystra* par la forme de la queue, plus ronde et plus courte, et par l'aréolation irrégulière des champs latéraux. Chez *H. dihystra* les champs latéraux ne sont que rarement pourvus de quelques stries.

H. pseudorobustus diffère de H. dihytera par un ensemble de caractères, stylet un peu plus long, vulve un peu plus antérieure, queue toujours avec un procès terminal bien visible, fusion des lignes du champ latéral variable, en Y ou en U, qui ont permis la séparation des populations de ces deux espèces lors des analyses du chapitre 2.

5.4.3. Etude des espèces proches de H. pseudorobustus

Cette espèce a été caractérisée de la manière suivante au paragraphe 2.6.2.:

- mâles absents;
- disque labial non visible en vue latérale;
- pas de fasciculi;
- habitus toujours spiralé;
- région labiale presque toujours hémisphérique (rarement légèrement aplatie chez quelques individus);
- queue toujours avec un procès terminal;
- branche génitale postérieure fonctionnelle;
- stylet de 26,9 μm de long (moyennes variant de 25,4 à 28,4 μm);
- rapport V de 61,1% (moyennes variant de 59,5 à 62,7%).

Le programme NEMAID permet de présélectionner les espèces qui partagent ces caractéristiques avec H. pseudorobustus (Fig. 5.4.3.).

CODE NAMES	SPECIES NAMES	COEFFICIENT OF SIMILARITY	NUMBER OF CHARACTERS USED	NUMBER OF AGREEMENTS
1DY99	H.pseudorobustus	1.00	23	23
OB100	H.crenatus	1.00	14	14
OB000	H.digitiformis	1.00	19	18
1EL00	H.solani	0.97	18	16
1DY00	H.pseudorobustus	0.97	23	22
1BH00	H.crenacauda	0.97	19	17
ODT00	H.phalerus	0.97	23	22
1GW00	H.amplius	0.96	22	20
1H000	H.paracrenacauda	0.96	22	20

Fig. 5.4.3. - Comparaison de la description composite de H. pseudorobustus (1DY99) aux descriptions de la liste de données Helicotylenchus. Programme NEMAID, fac-simile du tableau de résultats généraux. Noms de code et noms d'espèces; coefficients de similarité; nombre de caractères utilisés; nombre de caractères en accord.

Parmi les neuf descriptions sélectionnées, on trouve deux descriptions de H. pseudorobustus (DY00, population-type et DY99, description composite). La troisième description incluse dans la liste de données Helicotylenchus, DY08, appartient en fait à l'espèce H. dihystra comme on vient de le voir (5.4.2.). H. phalerus est une espèce synonyme de H. pseudorobustus.

On remarque l'absence des descriptions des populations-type de H. bradys et H. microlobus acceptées ici comme synonymes de H. pseudorobustus. Ceci est dû au fait que les longueurs de stylet sont beaucoup plus élevées dans les descriptions originales que dans les présents calculs (stylet = 29-33 μm contre 26,4 μm pour H. bradys; stylet = 29 μm contre 26,9 μm pour H. microlobus). En dépit de ces données erronées, les descriptions originales sont similaires à H. pseudorobustus à 98% (H. bradys) et 99% (H. microlobus), ce qui tend à confirmer les synonymisations acceptées ici.

H. digitiformis a été décrit à partir d'une seule population en URSS. Il est dit différer de H. pseudorobustus par les boutons du stylet toujours indentés (plats à légèrement concaves chez H. pseudorobustus), le rapport σ de 47 à 50 (contre 32 à 46) et la présence d'un procès caudal tourné dorsalement. Le premier caractère est trop variable chez H. pseudorobustus pour pouvoir être utilisé. Le rapport σ est invalide (3.6.3.1.) et devrait être remplacé par la distance stylet-débouché de la glande oesophagienne dorsale (D.G.O.). Cette distance est de 13 à 15 μm chez H. digitiformis, elle varie de 8 à 13 μm chez H. pseudorobustus. Compte tenu de la variabilité intraspécifique de ce critère (5 μm) la différence entre les moyennes (14 μm contre 10 μm) n'est pas diagnostique. Enfin la forme du procès terminal de H. digitatus telle qu'elle est illustrée dans la figure 1 de Ivanova (1967) n'est pas différente de celle que l'on observe chez certains spécimens de H. pseudorobustus (Fig. 2.6.3., H, L, N). Il existe d'autres petites différences entre les descriptions de ces deux espèces (nombre d'anneaux de la queue, longueur du stylet) mais elles sont peu marquées et ne justifient pas le maintien de deux taxa distincts. H. digitiformis Ivanova, 1967 est ici proposé comme synonyme mineur de H. pseudorobustus.

Il reste finalement cinq espèces proches de H. pseudorobustus. Deux d'entre elles (H. crenacauda et H. paracrenacauda) ont des queues indentées. Une très légère indentation a été observée chez de rares spécimens de H. pseudorobustus mais toujours nettement moins marquée que chez ces espèces.

Une autre espèce, H. amplius diffère de H. pseudorobustus par son long procès terminal (8 μm en moyenne chez H. amplius, 4 μm au maximum chez H. pseudorobustus); par la présence de mucrons sur ce procès; par la taille des anneaux de l'extrémité caudale dorsale (mais ce trait est très variable et n'a pas été accepté comme critère systématique: 3.3.4.5.); par le champ latéral ouvert à son extrémité; et par une région labiale d'aspect un peu différent de celle de H. pseudorobustus.

H. solani a un procès caudal long et effilé, bien différent d'aspect de celui de H. pseudorobustus. Il a aussi six anneaux labiaux (contre quatre-cinq) et des phasmides près du niveau de l'anus (contre cinq anneaux antérieurs à ce niveau chez l'autre espèce).

H. crenatus a été synonymisé à H. dihytera par Sher (1966) qui a dit être incapable de distinguer des topotypes de H. crenatus de topotypes de H. dihytera. Sher n'a pas redécrit H. crenatus qui n'est donc connu que par sa description originale. Dans ce texte (Das, 1960), le rapport V est donné égal à 57-63%, ce qui correspond mieux à H. pseudo-robustus. La décision de Sher (1966) est acceptée ici mais il serait nécessaire de redécrire H. crenatus à partir de matériel-type.

5.5. CONCLUSION

Les études présentées dans ce chapitre ont prouvé l'intérêt pratique du programme NEMAID. Il fonctionne de façon satisfaisante et donne des résultats valides. Il permet de résoudre des problèmes de classification et d'identification pour lesquels les clefs traditionnelles s'étaient avérées impuissantes. La méthode d'identification par estimation du coefficient de similarité s'est montrée raisonnablement objective et assez peu sensible aux choix de l'utilisateur. Les résultats qu'elle fournit peuvent être considérés comme reproductibles dans une certaine mesure. La prise en compte de la variabilité intra-spécifique et le système de présentation des résultats offrent la quasi certitude que l'espèce nominale à laquelle appartient l'échantillon à identifier recevra un coefficient de similarité à valeur élevée.

La méthode n'est cependant pas parfaite et elle souffre de certaines limitations. Par exemple l'identification d'un échantillon exige que sa variabilité ait été correctement estimée par l'observation détaillée d'un nombre suffisant de spécimens. D'autre part, les résultats fournis doivent être interprétés ce qui demande une certaine expertise de la part de l'utilisateur. Tel qu'il existe, le programme NEMAID a d'ores et déjà prouvé qu'il était supérieur aux clefs traditionnelles.

CHAPITRE 6

DISCUSSION

6.1. INTRODUCTION

Au chapitre 1 de la présente étude, je demandais si la variabilité intraspécifique dans le genre Helicotylenchus n'était pas plus élevée que ce qui est généralement admis par les auteurs. Cette question a reçu une réponse affirmative à la suite d'études exposées en détail dans le deuxième chapitre. Les conséquences de cette variabilité lors de la définition des critères utilisables pour l'identification ont été tirées dans le troisième chapitre. La grande variabilité observée rend inopérantes les clefs dichotomiques traditionnelles.

Une nouvelle méthode d'identification qui prend simultanément en considération les similarités entre les divers caractères tout en tenant compte de leur variabilité a été proposée au chapitre 4.

Comme on vient de le voir par les exemples du chapitre 5, le programme d'identification semi-automatique par ordinateur, NEMAID, fonctionne de façon satisfaisante. Sous sa forme actuelle, il permet de résoudre certains problèmes d'identification et de classification plus élégamment que par l'emploi des clefs traditionnelles, clefs dichotomiques ou clefs tabulaires. Il souffre cependant de certaines limitations dont les plus évidentes sont sa relative complexité et son faible pouvoir discriminatoire.

Il a paru intéressant d'envisager les possibilités qui s'offrent pour le développement futur du programme, et les problèmes qui se poseront lorsqu'il s'agira de le rendre plus flexible et plus performant.

Enfin, l'existence d'un programme tel NEMAID, lorsqu'il sera utilisé par de nombreux chercheurs, aura un certain nombre de conséquences sur l'identification et la classification des espèces ainsi que sur la science nématologique en général. Il sera bon d'évoquer ces conséquences pour conclure la présente étude.

6.2. ADAPTATION DE LA METHODE D'IDENTIFICATION POUR LA RECONNAISSANCE D'UN SPECIMEN ISOLE

6.2.1. Introduction

L'utilisation de NEMAID pour l'identification d'un échantillon exige la mesure et l'observation précises d'une vingtaine de caractères chez un nombre suffisant de spécimens. Lors d'identifications de routine, les nématologistes, pressés par le temps, se contentent de mesurer rapidement quelques distances caractéristiques et d'observer quelques données morphologiques. Ces opérations se font souvent sur un très petit nombre de spécimens, parfois même sur un seul individu si le matériel biologique disponible est limité. Dans de telles conditions, la précision de l'identification est bien sûr fortement diminuée.

Chez *H. pseudorobustus* par exemple, la longueur moyenne est de 715 μm , avec un écart-type de 38,5 μm (description composite à partir de douze populations; 2.6.2.). L'intervalle de confiance de la moyenne est $i = (38,5/\sqrt{12}) \times 2,201 = 24,5 \mu\text{m}$, ce qui est faible par rapport à la variabilité intraspécifique de ce critère (150 μm) et peut être négligé. Si l'on calcule la moyenne d'une population de la même espèce à partir d'un échantillon de trois individus, la longueur de 764 μm a un écart-type de 58 μm et l'intervalle de confiance de la moyenne vaut 144 μm . Cet intervalle est maintenant du même ordre de grandeur que la variabilité spécifique (Fortuner, 1984c).

De la même manière, la variabilité des critères qualitatifs ne peut être valablement estimée à partir d'un ou deux spécimens. On a vu plus haut que même les critères acceptés comme constants chez toutes les populations d'une espèce peuvent cependant varier chez certains individus de ces populations. Des spermathèques vides ont été observées chez 40% des femelles de l'espèce amphimictique *H. exallus* au Nigéria (Ali, Geraert & Coomans, 1973; 3.8.1.). Trois des vingt spécimens de *H. paracanalisis* en Côte d'Ivoire étaient dépourvus des fasciculi caractéristiques de cette espèce (Fortuner, Merny & Roux, 1981; 3.6.4.2.).

Il est évident que l'identification d'une population sur la base d'un seul spécimen doit être traitée de façon différente des identifications faites à partir d'échantillons représentatifs. Il est nécessaire de rechercher s'il est néanmoins possible d'utiliser NEMAID ou si le programme doit être modifié pour effectuer de telles identifications.

6.2.2. Comparaison des mesures

Soit à identifier un spécimen de *Helicotylenchus* de longueur x . Supposons que ce spécimen appartienne à une population de longueur moyenne \bar{x}_p et d'écart-type e_p , et que cette population appartienne à son tour à une espèce connue par sa seule population-type, de longueur \bar{x}_s .

On a vu (3.3.1.1.) que les longueurs de deux populations de la même espèce peuvent différer de 150 μm . Il est donc possible, dans un cas extrême, que $\bar{x}_s - \bar{x}_p = 150 \mu\text{m}$.

D'autre part, la longueur x du spécimen a 95% de chances de se trouver dans l'intervalle $\bar{x}_p \pm 2 ep$. Si l'écart-type ep vaut $50 \mu\text{m}$, x peut différer de \bar{x}_p par $100 \mu\text{m}$ maximum. Puisque \bar{x}_p peut se trouver à $150 \mu\text{m}$ de \bar{x}_s , et que x peut se trouver à $100 \mu\text{m}$ de \bar{x}_p , x peut différer de \bar{x}_s par un maximum de $250 \mu\text{m}$.

Pour accepter comme similaires à l'espèce à laquelle ils appartiennent, 95% des spécimens de 95% des populations de l'espèce, il faut presque doubler les valeurs des paramètres correcteurs c (dans l'exemple utilisé, le paramètre c passe de 150 à $250 \mu\text{m}$). Cette modification est très facile à réaliser avec NEMAD puisqu'il a été prévu de laisser aux utilisateurs toute liberté pour modifier ces paramètres.

Le Tableau 6.2.2. propose les valeurs des paramètres correcteurs c' qui peuvent être utilisés pour l'identification d'une population à partir des mesures d'un seul individu. Le calcul de c' utilise une valeur approximative de l'écart-type des diverses mesures. Ces valeurs ont été proposées après examen des écart-types dans les échantillons étudiés dans le présent ouvrage (annexe 2).

Tableau 6.2.2.

Paramètres correcteurs utilisables pour l'identification d'une population à partir des mesures d'un seul individu.

Mesures (μm)	Paramètres c	Ecart-types	Paramètres c'
Longueur du corps	150	50	250
Rapport a	8	2	12
Largeur des anneaux du corps	1	1	3
Longueur de la queue	3	2	7
Rapport c	15	4	23
Rapport c'	0,5	0,1	0,7
Nombre d'anneaux caudaux	8	2	12
Position des phasmides	6	2	10
Position du pore excréteur	10	5	20
Longueur du stylet	3	1	5
Rapport m	4	2	8
Distance D.G.O./base du stylet	5	1	7
Rapport V	2	2	6
Longueur des spicules	3	1	5

6.2.3. Comparaisons des critères qualitatifs fixes

Comme il vient d'être dit, les critères dits fixes pour une espèce donnée (présence de mâles, de fasciculi, disque labial visible), ne le sont que si l'on observe un échantillon de taille convenable. Le risque d'erreur est assez grand si l'on n'examine qu'un seul individu.

Si l'on suppose que chaque espèce de la liste de données *Helicotylenchus* est correctement décrite, on peut accepter comme vraies les côtes 0 ou 1 attribuées pour cette espèce aux critères fixes. Ceci veut dire que, si le critère MALE est côté 0 pour une espèce, elle

n'a jamais de mâles, s'il est côté 1, la majorité des femelles adultes sont fécondées.

Le spécimen à identifier est, soit un mâle ou une femelle fécondée, soit une femelle vierge. Dans le premier cas, il est certain qu'il appartienne à une espèce amphimictique. Les algorithmes du programme NEMAID peuvent être utilisés sans erreur. Dans le second cas, la femelle vierge appartient, soit à une espèce uniparentale, soit à la fraction non fécondée des femelles d'une espèce amphimictique. Il est alors prudent de neutraliser le caractère MALE et ne pas accepter comme preuve de similarité ce qui n'est peut-être qu'insuffisance de données. Cette neutralisation est facile à réaliser en omettant toute valeur "0" pour les critères qualitatifs fixes lors de la description du spécimen.

6.2.4. Comparaisons des critères qualitatifs variables

Un certain nombre de critères sont dits variables chez Helicotylenchus (Tableau 4.2.2.). En fait, aucun critère n'est variable chez toutes les espèces décrites dans le genre. Il existe toujours une certaine proportion de formes chez lesquelles le critère est fixe.

Soit par exemple une espèce de la liste de données Helicotylenchus dont la forme de la queue soit fixe (TAIL = 0001) telle H. pseudo-robustus. Le spécimen unique auquel on compare cette espèce n'a bien sûr qu'une seule forme de queue, par exemple TAIL = 0010. Il est impossible de savoir si ce spécimen appartient à une espèce à forme de queue fixe (TAIL = 0010) ou à une espèce à queue variable (TAIL = 0011 par exemple). Dans le premier cas, NEMAID calcule un coefficient de similarité pour la queue $S = 0$ qui reflète bien la réalité. Dans le second cas, et d'après les algorithmes du programme NEMAID, le coefficient S aurait dû être 0,50 (0011-0001) si l'échantillon avait été représentatif de l'espèce à laquelle appartient le spécimen. On considère alors comme très différentes deux valeurs qui étaient en fait similaire à 50%.

Dans ce dernier cas, la réalité est en fait plus subtile. Puisque le spécimen (TAIL = 0010) appartient à une espèce à queue variable (TAIL = 0011), cette espèce doit être différenciée de H. pseudorobustus, espèce à queue fixe (TAIL = 0001). Le coefficient $S = 0$ calculé par NEMAID est donc exact. Cependant, la même espèce variable aurait pu aussi bien être représentée par un individu à queue TAIL = 0001. NEMAID aurait alors calculé pour H. pseudorobustus un score $S = 1$ qui n'aurait plus reflété la dissimilarité réelle existant entre ces deux espèces.

Voyons maintenant ce qui se passe si on compare un spécimen unique à une espèce à forme de queue variable (TAIL = 0011 par exemple). Ici aussi, il est impossible que le spécimen ait plusieurs formes de queue. Il sera toujours noté comme fixe (TAIL = 0010). S'il appartient à une espèce effectivement fixe pour ce caractère, le calcul de S ($S = 0,50$ entre 0011 et 0010) est correct. S'il appartient à une espèce variable, le S calculé (0,50) est erroné car il aurait dû être $S = 1$ entre 0011 et 0011 ou bien $S = 0,33$ entre 0011 et 0110.

En conclusion, les résultats obtenus lors du calcul de S par le programme NEMAID sont tantôt exacts, tantôt trop élevés, tantôt trop bas. La validité ou l'invalidité de ces résultats dépend non seulement de la variation dans l'espèce à laquelle on compare l'échantillon, mais aussi de la variabilité dans l'espèce à laquelle il appartient. Comme il est impossible, au vu d'un seul spécimen, de savoir si l'espèce est variable ou fixe, il ne sera jamais possible de savoir si le calcul de S est correct ou erroné.

Cette incertitude ne provient pas du programme lui-même mais des données de base. Il est donc impossible d'espérer la lever par une modification de NEMAID. On peut utiliser NEMAID dans ces conditions en neutralisant tous les critères variables et en effectuant les comparaisons uniquement avec les mesures ou les critères qualitatifs fixes. Enfin, on peut à la rigueur inclure les facteurs les moins sujets à variation (Tableau 4.2.2.).

6.3. L'IDENTIFICATION AUTOMATIQUE

6.3.1. Introduction

NEMAID fournit une liste d'espèces similaires à l'échantillon à identifier et l'utilisateur doit choisir parmi ces espèces celle à laquelle appartient l'échantillon. Pour qu'une méthode d'identification soit parfaitement objective et reproductible il faudrait qu'elle aboutisse à un seul nom spécifique que l'utilisateur pourrait accepter avec confiance sans qu'il lui soit besoin de posséder une expertise particulière ou d'exercer un choix hasardeux. La seule limite à la reproductibilité et à l'objectivité de la méthode serait alors l'exactitude de la description de l'échantillon. Il est même possible d'envisager d'éviter ce dernier obstacle en employant des méthodes d'identification non morphologiques. Des anticorps monoclonaux couplés à des tests immunologiques enzymatiques (ELISA) ont été utilisés pour l'identification de larves de Meloidogyne incognita (McClure & Lucas, 1984). Cependant cette méthode et d'autres méthodes biochimiques telles l'identification de protéines spécifiques chez Meloidogyne spp. par électrophorèse (Esbenshade & Triantaphyllou, 1985) sont longues à mettre au point. Elles peuvent être développées pour quelques espèces économiquement importantes (Meloidogyne spp., Radopholus similis, etc.), mais elles ne sont pas utilisables pour l'identification des milliers d'espèces décrites dans les genres phytoparasites.

Si l'on s'en tient aux méthodes morphologiques, on peut espérer parvenir à une identification entièrement automatique, soit par l'amélioration du pouvoir discriminatoire de NEMAID, soit par l'utilisation d'analyses multifactorielles.

6.3.2. Amélioration du pouvoir discriminatoire de NEMAID

6.3.2.1. Diminution des paramètres correcteurs

Comme il a été dit plus haut (5.5.3.) la diminution des valeurs des paramètres correcteurs c rend le programme plus discriminant car seules les mesures très proches les unes des autres reçoivent des scores S élevés. En contrepartie cette réduction des paramètres c

risque de faire prendre pour dissemblables des mesures prises dans des populations conspécifiques.

On a vu (3.3.1.1.) que la longueur du corps pouvait varier, en valeurs moyennes, de 150 μm environ dans la même espèce du genre Helicotylenchus. Il est impossible de savoir ce que représentent les mesures spécifiques moyennes de plus des trois-quarts des espèces du genre car elles ne sont connues que chez les seules populations-types. Ces valeurs sont-elles proches de la véritable moyenne pour l'espèce, ou bien correspondent-elles plutôt aux valeurs maximum ou minimum de l'échelle des valeurs. Il faut tenir compte de la possibilité que la valeur spécifique publiée (\bar{x}_s) soit en fait égale à la limite inférieure ou supérieure des valeurs moyennes des populations de l'espèce, tandis que l'échantillon à identifier serait à la limite opposée (supérieure ou inférieure, respectivement). On est donc obligé d'accepter comme similaires à \bar{x}_s toutes les mesures comprises dans l'intervalle $\bar{x}_s - c$, $\bar{x}_s + c$. Cet intervalle est donc égal au double de la variabilité intraspécifique c . Il est impossible de le réduire tant que l'on ignore la position de \bar{x}_s dans l'étendue des valeurs des populations de l'espèce.

Quelques espèces ont été décrites à plusieurs reprises, dans des populations éloignées les unes des autres, géographiquement et/ou écologiquement. On peut alors considérer ces descriptions successives comme des tirages au hasard parmi l'ensemble des populations de l'espèce. Il faut bien entendu se garder de tout biais dans le choix de ces descriptions, ce qui détruirait l'effet de hasard. Par exemple, il existe un excès de descriptions de populations ouest-africaines de l'espèce cosmopolite H. dihystra à la suite de mes travaux sur ce taxon. Si l'on évite ce danger, la moyenne spécifique (\bar{x}_s , d'écart-type e) calculée à partir des moyennes de n populations est peu différente de la véritable moyenne de l'espèce (μ_s). Si l'on calcule l'intervalle de confiance de la moyenne $i = t.e/\sqrt{n}$, on peut dire que l'intervalle $\bar{x}_s \pm i$ à 95% de chances d'inclure la vraie moyenne μ_s .

Il est important de noter que 95% des moyennes des populations de l'espèce se trouvent dans l'intervalle $\bar{x}_s + 2e$. Par exemple, 95% des longueurs moyennes des populations de H. dihystra se trouvent dans l'intervalle $652 \pm (2 \times 44 \mu\text{m})$ (3.6.1.). Pour H. pseudorobustus l'intervalle vaut $715 \pm (2 \times 38,5 \mu\text{m})$ (3.6.2.). On peut maintenant n'accepter comme similaires que les mesures qui s'écartent de la moyenne spécifique de moins de 75 à 80 μm .

Lorsqu'on compare un échantillon à la description composite d'une espèce, il est légitime de réduire de moitié les paramètres correcteurs c . On a vu (5.3.3.) que cette opération doublait en pratique le pouvoir discriminant du programme NEMAID. Cependant, avant de proposer une description composite d'une espèce, il faut s'assurer que les moyennes ainsi calculées soient représentatives.

L'incertitude attachée au calcul de la moyenne d'une mesure dépend de la taille de l'échantillon à partir de laquelle a été calculée cette mesure. Au niveau spécifique, on peut considérer que l'ensemble des populations connues et décrites pour une espèce constitue l'échantillon à partir duquel on peut calculer une moyenne spécifique de toutes les

mesures et proposer une description composite de l'espèce. Pour que ces moyennes spécifiques soient représentatives, il ne faudrait établir une telle description composite que pour les espèces connues par un nombre suffisant de populations. L'intervalle de confiance i d'une moyenne est calculé par la formule donnée plus haut ($i = t.e / \sqrt{n}$) où e est l'écart-type d'un échantillon de taille n et où t est un paramètre qui dépend du nombre de degrés de liberté, $n - 1$. La valeur limite de t , qui serait atteinte pour un nombre infiniment grand de populations, est $t = 1,96$. Il est vain d'espérer voir décrire chaque espèce à partir de trente ($t = 2,04$) ou même vingt populations ($t = 2,09$). On peut se donner une limite arbitraire de cinq populations ($t = 2,8$) nombre pour lequel la valeur de t , bien qu'élevée, est encore acceptable. Pour les espèces connues par moins de cinq populations, le coefficient t ($t = 3,8$; $t = 4,3$; $t = 12,7$) est tellement élevé qu'il enlève tout intérêt au calcul des moyennes spécifiques. A l'heure actuelle seules environ 5% des espèces sont connues par au moins cinq populations. L'amélioration du pouvoir discriminatoire du programme nécessitera une meilleure connaissance des espèces des genres qui y seront inclus.

6.3.2.2. Modification des critères qualitatifs

Comme pour les mesures, on ignore si la variabilité des critères qualitatifs a été correctement évaluée chez les trois-quarts des espèces, décrites sur leur seule population-type. On ne peut espérer avoir capturé l'ensemble de la variabilité morphologique que chez les quelques espèces pour lesquelles il est possible de proposer une description composite.

Cependant, même si la variabilité était bien connue chez toutes les espèces d'un genre, sa prise en compte poserait encore des problèmes qui ne sont pas résolus sans une certaine ambiguïté par NEMAID.

Chez H. pseudorobustus par exemple, la fusion des lignes du champ latéral sur la queue est variable. Certaines populations, telle la population-type, ont un certain pourcentage de fusions en Y, les autres spécimens ayant des fusions en U. Les populations nord-américaines de cette espèce n'ont que des fusions en Y tandis que certaines populations européennes n'ont que des fusions en U (Fortuner, Maggenti & Whittaker, 1984). Dans ces conditions, quelle que soit la forme de la fusion des lignes du champ latéral chez un échantillon (Y-constant, U-constant, ou variable), ce caractère devrait recevoir un score de 1 pour indiquer sa similarité avec certaines au moins des populations de l'espèce en question. En fait, le score calculé par NEMAID pour un échantillon constant (1-0) comparé à H. pseudorobustus (1-1) est $(1 + 0)/2 = 0,50$.

La méthode de codage des critères qualitatifs utilisée pour NEMAID rend impossible l'obtention d'un score reflétant mieux la similarité d'un échantillon et d'une espèce variable. Il est possible de transformer certains critères qualitatifs en variables mesurables (4.2.2.), ce qui permettrait de mieux prendre en compte leur variabilité.

L'inconvénient d'une telle transformation serait d'augmenter le nombre des mesures à effectuer sur chaque spécimen.

Le Professeur Sneath de l'Université de Leicester, m'a suggéré d'employer la méthode de Lapage et al. (1973) et Willcox et al. (1980) pour l'identification par ordinateur des bactéries. Selon cette méthode, chaque état de chaque caractère est représenté par le pourcentage de populations chez lesquelles l'état en question a été observé.

Par exemple, l'observation de douze échantillons de H. pseudorobustus a révélé la présence de fusions en Y chez onze populations (92%), et celle de fusions en U chez sept populations (58%). Par comparaison, 100% des populations de H. dihystra ont des fusions en Y, 0% ont des fusions en U. La méthode de Willcox utilise une matrice représentée ci-dessous:

Tableau 6.3.2.2.,a

Matrice d'identification de Willcox.

Etat du critère	<u>H. pseudorobustus</u>	<u>H. dihystra</u>
Fusion en Y	0.92	0.99
Fusion en U	0.58	0.01

Dans la méthode de Willcox, les pourcentages 100 et 0 sont représentés respectivement par 0.99 et 0.01 car les souches bactériennes sont sujettes à variation et il n'est pas sûr que toutes les souches d'une espèce donnée soient toujours positives ou négatives pour un certain test spécifique.

Lorsqu'on veut comparer un échantillon aux espèces de cette matrice, on établit s'il comporte ou non des individus possédant les différents états du caractère. Soit par exemple à comparer un échantillon chez lequel tous les spécimens ont une fusion en Y. Un tel échantillon sera dit positif pour le premier état, négatif pour le second. Lors du calcul des scores, on utilise, soit le pourcentage de la matrice d'identification pour chaque état si l'échantillon est positif pour cet état, soit 1,00 moins ce pourcentage si l'échantillon est négatif pour l'état en question. On multiplie ces pourcentages entre eux pour obtenir le score final de la comparaison du caractère entre l'échantillon et chaque espèce. Ici on aura:

$$\text{- avec } \underline{H. \text{ pseudorobustus}}: 0,92 \times (1,00 - 0,58) = 0,3864$$

$$\text{- avec } \underline{H. \text{ dihystra}}: 0,99 \times (1,00 - 0,01) = 0,9801$$

Ces scores indiquent que l'échantillon est proche de H. dihystra pour ce caractère, ce qui est exact, mais qu'il n'est que 38% similaire à H. pseudorobustus, ce qui est faux.

Il est nécessaire de modifier la méthode de Willcox comme suit:

1. Pour chaque espèce, le pourcentage de spécimens positifs pour chaque état d'un caractère est enregistré dans plusieurs

populations. Les valeurs minimum (m) et maximum (M) des pourcentages d'un même état sont notées.

2. Deux paramètres R et c sont calculés comme suit:

$$R = (M + m) / 2$$

$$c = (M - m) / 2$$

3. Lorsqu'on compare un échantillon aux espèces du genre, on note le pourcentage u de spécimens positifs pour chaque état du caractère dans l'échantillon. On calcule alors un score intermédiaire S pour chaque état:

$$S = 1 - (|u - R| - c)$$

La moyenne de ces scores intermédiaires donne le score final pour le caractère.

On peut calculer à titre d'exemple le score d'un échantillon ne comportant que des individus à fusion en Y (u = 1,00 pour les fusions en Y, u = 0,00 pour les fusions en U). Le Tableau 6.3.2.2,b montre comment sont calculés R et c pour H. pseudorobustus et H. dihystra.

Tableau 6.3.2.2,b

Matrice d'identification améliorée.

Espèce	Etats du caractère	Pourcentages de spécimens positifs		R	c
		min (m)	max (M)		
<u>H. pseudorobustus</u>	Y	0	1,00	0,50	0,50
	U	0	1,00	0,50	0,50
<u>H. dihystra</u>	Y	1,00	1,00	1,00	0,00
	U	0	0	0,00	0,00

Calcul du score d'identification, méthode améliorée.

Espèce	Etats du caractère	Score intermédiaire	Score final
<u>H. pseudorobustus</u>	Y	$S=1-(1,00-0,50 -0,50)=1$	$(1+1)/2=1$
	U	$S=1-(0,00-0,50 -0,50)=1$	
<u>H. dihystra</u>	Y	$S=1-(1,00-1,00 -0,00)=1$	$(1+1)/2=1$
	U	$S=1-(0,00-0,00 -0,00)=1$	

Le score final ainsi calculé représente bien la similarité qui existe entre l'échantillon et H. pseudorobustus pour la fusion des lignes du champ latéral, compte tenu de la variabilité de ce caractère dans

l'espèce. On voit qu'il serait suffisant de calculer le score à partir d'un seul état pour les caractères à deux états. La méthode telle qu'elle est proposée ici permet d'effectuer des calculs similaires pour les caractères à états multiples.

Si l'on compare maintenant la population-type de H. pseudorobustus (u = 0,20 pour les fusions en Y; u = 0,80 pour les fusions en U) on obtient, avec la description composite de H. pseudorobustus:

$$\begin{aligned} Y: S &= 1 - (|0,20 - 0,50| - 0,50) = 1,20 \\ U: S &= 1 - (|0,80 - 0,50| - 0,50) = 1,20 \end{aligned}$$

Ici le score final (1,20) devrait être pris arbitrairement égal à 1,00 car aucun coefficient de similarité ne peut dépasser un avec le programme NEMAID. On peut calculer que la population-type n'a plus qu'une similarité de 0,20 avec H. dihystra. Finalement l'échantillon Pa (2.5.2.) dont tous les spécimens ont une fusion en U obtiendra un score de 1,00 avec H. pseudorobustus et de 0,00 avec H. dihystra.

La mise en oeuvre de cette méthode améliorée pour le calcul de la similarité des critères qualitatifs permettra l'obtention de scores plus réalistes lors des comparaisons d'espèces variables. Elle nécessitera la refonte de la liste des données du genre. De plus elle n'est vraiment valable que pour les quelques espèces connues par au moins cinq populations. Là encore, l'amélioration du programme exigera une meilleure connaissance des espèces du genre.

6.3.2.3. Augmentation du nombre de critères utilisables

On a vu (4.4.3.) que le pouvoir discriminatoire du programme NEMAID augmente avec le nombre de critères qu'il utilise. Il serait donc souhaitable d'inclure dans la liste de données de chaque genre tous les critères valides. Malheureusement certains caractères ne peuvent être utilisés car on ignore leur valeur chez la majorité, ou parfois même la totalité, des espèces du genre (3.9.3). Les critères qui ne servent qu'à l'identification de une ou quelques espèces (3.9.2) devraient également être ajoutés aux données du programme car ils participent à leur mesure à la définition de la similarité.

Enfin les critères qualitatifs ont été divisés en quelques grandes catégories seulement (deux à quatre états pour chaque critère chez Helicotylenchus). Ces divisions grossières ne rendent pas compte des fines différences qui ont été rapportées par les auteurs entre diverses espèces. Ces petites différences ne sont souvent que l'expression de la variabilité intraspécifique et n'ont donc pas leur place dans une méthode d'identification. Il arrive parfois cependant qu'elles reflètent des différences spécifiques véritables. A ce titre elles devraient apparaître dans les données du genre mais elles ne pourront y être admises que lorsqu'elles auront été définies avec précision et que leur variabilité intraspécifique sera connue.

6.3.2.4. Conclusion

Le programme NEMAID ne pourra être rendu plus discriminatoire pour Helicotylenchus ou pour n'importe quel autre genre, que

lorsque la majorité des espèces seront connues, non par leur seule population-type, mais par au moins une demi douzaine de populations, ce qui permettra l'élaboration de descriptions composites. Ces descriptions devront inclure de nombreux critères généralement absents des publications taxonomiques. Le programme pourra alors être modifié pour prendre en considération de façon plus réaliste la variabilité intraspécifique des mesures et des critères qualitatifs.

La redescription de certaines d'espèces et de milliers de populations est un travail de longue haleine qui ne pourra être mené à bien que par l'emploi de dispositifs de mesure automatique tels les convertisseurs analogiques-numériques. Dans un avenir lointain l'amélioration des programmes de reconnaissance de formes permettra aux ordinateurs de mesurer et d'identifier les spécimens sans aucune intervention humaine.

En attendant que ce programme ambitieux soit réalisé, il faut se contenter des données imparfaites disponibles aujourd'hui.

6.3.3. Développement futur du programme NEMAID

NEMAID calcule la similarité entre paires de valeurs pour chaque variable prise indépendamment des autres. Son pouvoir discriminatoire serait amélioré si l'on pourrait tenir compte des interactions entre les différentes variables. Il n'est malheureusement pas possible d'utiliser telles quelles les données des descriptions spécifiques pour effectuer des analyses multifactorielles. La présence de variables qualitatives non ordonnées (forme de la queue, de la région labiale, des boutons du stylet, etc.) interdit de faire une analyse discriminante. Ce type d'analyse exige aussi que chaque individu soit assigné à un parmi deux ou plusieurs groupes pré-déterminés. Cette assignation est impossible si les individus sont les espèces d'un genre.

Il existe d'autres méthodes, telle l'analyse des correspondances, qui prennent en compte les variables qualitatives mais dans ce cas les mesures doivent être réparties en classes. Cette répartition interdit la prise en compte de la variabilité intraspécifique. Si par exemple la longueur du stylet est divisée en quatre classes (moins de 25 μm , de 25 à 30 μm , de 30 à 35 μm et plus de 35 μm), deux espèces ayant des stylets de 24,5 et 25 μm appartiendront pour ce critère à deux classes distinctes alors qu'il n'existe pas en fait de différence spécifique.

Une orientation de recherche plus prometteuse est celle indiquée par Gower (1966). Cet auteur démontre qu'une matrice symétrique, dont l'élément a_{ij} est un coefficient d'association entre les individus i et j , peut servir à la représentation de la distance entre i et j dans un espace euclidien. Il serait donc possible d'utiliser les résultats du programme NEMAID pour faire une analyse factorielle qui aboutirait à la définition des distances entre l'échantillon et les espèces proches.

D'autres méthodes sont envisageables et seront étudiées, en collaboration avec un statisticien, dans les années qui viennent.

6.4. DISCUSSION GENERALE

6.4.1. Introduction

Au terme d'une longue réflexion sur les problèmes posés par l'identification des espèces chez les nématodes, la présente étude consacre l'abandon définitif de la clef dichotomique. Il a été prouvé que ce système, comme tout système qui exige des réponses précises, oui ou non, présent ou absent, blanc ou noir, n'est pas adapté à l'infinie diversité des individus et des populations à l'intérieur de chaque espèce d'un genre tel Helicotylenchus.

Cet inconvénient des clefs dichotomiques traditionnelles avait été pressenti par plusieurs auteurs et une solution partielle avait été proposée avec l'emploi de clefs tabulaires. Cependant l'emploi de telles clefs est limité aux genres de petite taille et souffre de certaines limitations qui ont été précisées plus haut.

Avec les programmes NEMAID d'identification semi-automatique par ordinateur, c'est la première fois que les nématologistes ont à leur disposition une méthode parfaitement adaptée à la prise en compte de la variabilité et ce quel que soit le nombre d'espèces incluses dans un genre donné.

Il est à prévoir que les études sur la variabilité intraspécifique et la mise au point des programmes NEMAID auront dans l'avenir un certain nombre de conséquences, non seulement pour l'identification mais aussi pour la différenciation des espèces puisque, on l'a vu, classification et identification sont souvent confondues dans l'esprit des nématologistes.

Il est possible de conclure cette étude par un tour d'horizon rapide de ses conséquences probables, d'abord au niveau de la connaissance des espèces, mais aussi à celui de la connaissance des genres et enfin de la science nématologique en général.

6.4.2. Conséquences au niveau spécifique

La principale différence entre NEMAID et les méthodes traditionnelles d'identification est la grande importance qui est donnée à la variabilité intraspécifique. Lorsque l'emploi de NEMAID sera généralisé, les auteurs seront obligés de la prendre en compte et de proposer de nouvelles espèces, non sur la seule description de la population-type, mais sur celles de nombreux échantillons de l'espèce. De la même façon, on peut espérer voir publier des descriptions de nombreuses populations d'espèces déjà connues, ce qui renforcera notre connaissance de ces dernières. A l'heure actuelle chez Helicotylenchus, 78% des espèces ne sont connues que par leur population-type, 95% sont décrites par moins de cinq populations. Seules deux espèces, H. dihystra et H. pseudorobustus, ont été décrites plus de dix fois. Il ne sera donc possible de proposer des descriptions composites que pour les espèces dont au moins cinq populations ont été décrites (6.3.2.1.) soit, en plus des deux espèces citées ci-dessus, H. multincinctus et H. erythrinae (sept populations), H. retusus (six populations) et H. exallus, H. indicus et H. microcephalus (cinq populations).

Indépendamment de l'augmentation du nombre de descriptions publiées pour chaque espèce, on peut espérer que NEMAID contribuera à l'amélioration de la qualité de ces descriptions. Il a été dit (3.9.3) que de nombreux critères pourraient servir à l'identification des espèces de Helicotylenchus mais n'ont pas été utilisés dans NEMAID car leur variabilité est inconnue ou parce qu'ils n'ont pas été décrits pour la plupart des espèces du genre. On peut espérer voir apparaître des descriptions spécifiques plus complètes, comprenant tous les critères possibles. D'autre part NEMAID utilise les moyennes des mesures. Les moyennes ne sont données que dans la moitié des descriptions spécifiques publiées depuis 1972. Dans l'autre moitié des descriptions, seule l'étendue des valeurs individuelles est indiquée. Avec la généralisation de l'emploi de NEMAID on verra sans doute un plus grand nombre de publications où seront indiquées les données statistiques de base, moyenne et écart-type (Fortuner, 1985a). A la suite de cet article, plusieurs journaux spécialisés (Revue de Nématologie, Nematologica, Systematic Parasitology et peut-être Journal of Nematology) ont accepté de recommander aux auteurs d'inclure moyennes et écart-types pour toutes les mesures spécifiques. Enfin après la revue des critères d'identification spécifiques (Fortuner, 1984b), on verra peut être s'instaurer une certaine normalisation des descriptions à la suite de laquelle des formes identiques seront décrites dans des termes identiques.

Les travaux exposés ici ont été l'occasion d'un ré-examen du problème des rapports taxonomiques. Il a été conclu que, pour être acceptable, un rapport doit avoir une certaine signification biologique, c'est-à-dire unir deux grandeurs biologiquement liées telles par exemple taille et diamètre d'un nématode. D'autre part, les conditions nécessaires pour qu'un rapport soit moins variable que les termes qui le constituent ont été établies. Il est à espérer que ces remarques freineront la prolifération anarchique actuelle de nouveaux rapports et provoqueront le ré-examen de la valeur des rapports existants.

NEMAID est une aide à l'identification mais, comme on l'a vu plus haut (4.1.), identification et classification sont souvent confondues par les nématologistes. NEMAID devrait donc permettre une meilleure classification des espèces au sein des genres qui y seront inclus. On va voir que cette méthode peut avoir d'autres conséquences au niveau générique.

6.4.3. Conséquences au niveau générique

6.4.3.1. Remise en cause des dichotomies traditionnelles

La présence ou l'absence de mâles est utilisée tout au début des clefs de Sher (1966) et Siddiqi (1972) et dans la première colonne du compendium de Boag et Jairajpuri (1985). Ces clefs séparent donc nettement les espèces sexuées des espèces uniparentales et ces deux catégories ne sont que rarement comparées l'une à l'autre.

Dans le programme NEMAID, ce caractère n'est que l'un des 24 critères utilisés (3.9.1). Deux populations qui ne différeraient que par leur mode de reproduction seraient données par NEMAID comme similaires à 96%.

Chez les nématodes et en particulier chez les Tylenchida, la parthénogénèse a évolué secondairement à partir de l'amphimixie (Triantaphyllou, 1983). De façon plus générale, tout organisme uniparental semble être dérivé de formes sexuées (Mayr, 1963). NEMAID devrait faciliter la recherche des ancêtres des formes uniparentales si l'on postule que la morphologie de ces formes est proche de celle des espèces sexuées qui leur ont donné naissance. Grâce à ce programme, il devrait être possible de déterminer si les formes ancestrales existent encore à l'époque actuelle et peuvent être identifiées parmi les espèces sexuées du genre.

6.4.3.2. Regroupement des genres

Depuis les années soixante-dix, de nombreux genres ont été divisés en deux ou plusieurs groupes pour la seule raison que le nombre de leurs espèces était trop élevé pour l'emploi commode de clefs dichotomiques. Tarjan (1973) commente le bien-fondé de la création de Merlinius par Siddiqi (1970) en ces termes: "Bien que l'on puisse hésiter à accepter un nouveau genre basé sur un seul caractère, en l'occurrence six incisures, le caractère est constant et aisément reconnaissable. Puisque l'objectif d'une telle action est de rendre le peu commode genre Tylenchorhynchus moins encombrant, la création du genre Merlinius est justifiable." (Although there can be reluctance to accept a new genus based on only one character, viz. six incisures, the character is consistent and easily recognizable. Since the objective of such action is to make the unwieldy genus Tylenchorhynchus less cumbersome, erection of the genus Merlinius is justifiable.)

Une telle attitude, très fréquente chez les taxonomistes, conduit rapidement à une prolifération anarchique des genres. Dès qu'une brèche a été ouverte dans un vieux genre, ses espèces sont à la merci des "fractionneurs" qui, peu à peu, créent autant de genres qu'il y a de caractères spécifiques bien marqués. Il y a maintenant dix-sept genres composés d'espèces qui, avant 1970, auraient été placées dans le genre Tylenchorhynchus. Les regroupements d'espèces en genres et en familles sont faits à partir de critères d'identification (c'est à dire de caractères qui permettent la reconnaissance des groupes) au lieu d'être fondés sur des critères systématiques (c'est à dire mettant en évidence les relations entre ces groupes).

Avec le programme NEMAID, il est plus facile d'utiliser quelques disquettes, contenant chacune la liste de données de nombreuses espèces, plutôt que de rechercher parmi des dizaines de genres mal définis celui qui contient l'espèce à identifier. Le principal argument des fractionneurs est soudain retourné contre eux et le programme favorise maintenant les rassembleurs et les grands genres aisément reconnaissables. Grâce à l'option SELECT (5.2.2., point 16), NEMAID permet à l'utilisateur de pré-sélectionner une liste d'espèces ayant un ou plusieurs caractères en commun avec l'échantillon à identifier. Le programme permet donc de créer à la demande des groupes d'espèces similaires à ceux que Geraert (1965) proposa pour Paratylenchus. Il est bien sûr inutile de proposer des noms génériques pour de tels regroupements dont l'existence éphémère ne dure que le temps d'une identification.

Le calcul des coefficients de similarité selon les algorithmes du programme NEMAID peut aussi apporter des arguments objectifs aux propositions de regroupements de genres.

J'ai récemment proposé (Fortuner, 1986) de synonymiser Rotylenchus Filip'ev, 1936 et Orienteylus Jairajpuri & Siddiqi, 1977. La principale différence entre les deux genres est la position du D.G.O. qui se trouve de 4 à 11 µm derrière le stylet chez le premier, de 11 à 15 µm chez le second. La variabilité intraspécifique du D.G.O. est inconnue chez ces formes mais il est probable qu'elle est similaire à celle qui a été observée chez le genre voisin Helicotylenchus: 5 µm.

Ceci posera un problème à l'utilisateur qui, le jour où la liste de données Rotylenchus-Orienteylus sera disponible pour NEMAID, voudra faire une identification sur le seul genre Orienteylus. Dans ce cas, l'étendue des valeurs spécifiques moyennes du D.G.O. ($R = 15 - 11 = 4 \mu\text{m}$) est inférieure à la variabilité spécifique (5 µm). Mr. A. Ahmadi m'a fait remarquer que le calcul du coefficient de similarité est alors:

$$s = 1 - \frac{|\bar{x} \text{ échantillon} - \bar{x} \text{ espèce}| - 5}{4 - 5}$$

Etant donné que, par définition, $|\bar{x} \text{ échantillon} - \bar{x} \text{ espèce}|$ ne peut être supérieur à l'étendue, c'est à dire à 4 µm, le numérateur de la fraction est toujours négatif. Quelles que soient les valeurs du D.G.O. entre échantillon et espèce, le coefficient de similarité sera toujours égal à 1 (4.4.3.).

La variabilité du critère sur lequel repose la définition du genre Orienteylus est donc si élevée qu'elle masque toute différence qui pourrait exister parmi les espèces du genre. L'emploi au niveau générique d'une mesure inutilisable au niveau spécifique est suspecte, ce qui justifie la synonymisation proposée entre les deux genres en question.

Les taxonomistes ont mauvaise réputation parmi les nématologistes. Les perpétuels changements qu'ils font subir à la nomenclature, les descriptions imprécises, les propositions erronées dont ils sont trop souvent coupables, font prendre pour jeu stérile une science d'importance fondamentale. En effet, pour étudier une espèce il faut d'abord que son existence ait été reconnue. Si NEMAID participe à l'amélioration des descriptions spécifiques et de la stabilité de la nomenclature, cette méthode aidera à redorer le blason d'une science méconnue. Elle aura d'autres conséquences pour la nématologie en général.

6.4.4. Conséquences pour la science nématologique

La biologie des espèces du genre Helicotylenchus est peu étudiée en dépit des dégâts évidents causés par ces nématodes. Il est probable que ceci soit dû en grande partie à l'impossibilité pratique qu'il y a à identifier ces formes. Une méthode telle NEMAID, lorsque son emploi sera généralisé, provoquera sans doute un regain d'intérêt pour le genre et de la meilleure connaissance de sa biologie viendront des méthodes de lutte mieux adaptées.

Les genres dont la biologie fait l'objet de nombreux travaux (Meloidogyne, Heterodera, Pratylenchus, etc.) sont bien étudiés non parce que leurs espèces sont faciles à identifier, mais au contraire parce que les dégâts qu'ils causent sont si graves que ces nématodes ne peuvent être ignorés en dépit des difficultés soulevées par leur identification. Une méthode pratique d'identification telle NEMAID facilitera grandement la tâche de tous les nématologistes, chercheurs, vulgarisateurs, responsables des services de quarantaine, dont le devoir est d'aider l'agriculture par la connaissance des parasites qui en diminuent les rendements.

6.4.5. Conclusion

Les conséquences probables que pourront avoir dans l'avenir les études exposées dans le présent ouvrage ne se réaliseront que si le programme d'identification NEMAID est adopté par la communauté nématologique.

Ce programme est une nouveauté en nématologie, et il dérange les habitudes établies. Il est peu ou pas utilisé car d'un accès difficile et d'un usage limité au seul genre Helicotylenchus. Il doit être amélioré pour devenir plus discriminatoire.

Ces problèmes sont en voie de solution. Le programme NEMAID-2 sera modifié pour calculer des coefficients de similarité plus réalistes, son adaptation pour micro-ordinateurs personnels résoudra le problème d'accessibilité et il sera bientôt disponible pour d'autres genres. Ce qui est nouveauté aujourd'hui deviendra routine demain.

Il est possible de prédire sans grand risque d'erreur que, dans quelques années, les nématologistes utiliseront couramment une méthode qui permet une identification sinon parfaitement objective, du moins beaucoup plus réaliste que les méthodes traditionnelles.

Il n'en reste pas moins que, même amélioré, NEMAID est loin d'être parfait. Il utilise les méthodes traditionnelles de programmation, rigides et manquant totalement de souplesse. Pour l'utiliser au mieux de ses potentialités, il faut observer et mesurer une vingtaine de caractères chez une vingtaine de spécimens. Il est à craindre que NEMAID ne soit jamais utilisé pour les identifications de routine, mais seulement dans les cas exceptionnels où l'identification d'un échantillon se révèle impossible, même pour les spécialistes du genre. L'identification de routine restera un art pratiqué par quelques experts dont les connaissances issues d'une longue pratique leur permettent de "deviner" quelle est l'espèce en cause sans passer par une longue analyse. Seules des méthodes différentes, utilisant les méthodes d'intelligence artificielle connues sous le nom de systèmes-experts, pourront un jour offrir aux nématologistes généralistes la possibilité d'effectuer eux mêmes des identifications rapides et sûres.

Il est prévu de poursuivre mes recherches dans cette voie et rassembler les connaissances intuitives des meilleurs spécialistes de chaque genre pour les confier un jour à un tel système-expert. NEMAID aura un rôle à jouer dans l'élaboration de ces bases de données. Il permettra d'abord aux spécialistes de débarrasser le genre de toutes les espèces nominales synonymes qui l'encombrent et qui compliqueraient

inutilement la tâche du système-expert. Il aidera ensuite l'expert à mettre en ordre ses connaissances et à vérifier qu'il a bien tenu compte de toutes les données disponibles.

Si ces visions d'avenir se réalisent un jour, NEMAID et les résultats exposés ici auront joué un rôle capital dans l'évolution des méthodes de la taxonomie des nématodes.

BIBLIOGRAPHIE

- Ali, S. S., Geraert, E. & Coomans A. (1973). Some spiral nematodes from Africa. Biologisch Jaarboek, Dodonaea 41: 53-70.
- Ali, S. S. & Loof, P. A. A. (1975). Two new species of Helicotylenchus Steiner, 1945 (Nematoda: Hoplolaiminae). Nematologica 21 (2): 207-212.
- Anderson, R. V. (1974a). Morphology and description of Helicotylenchus crassatus n. sp. (Nematoda: Hoplolaimidae) from eastern Canada. Canadian Journal of Zoology (1973) 51 (11): 1195-1200.
- Anderson, R. V. (1974b). Canadian species of the genus Helicotylenchus Steiner, 1945 (Nematoda: Hoplolaimidae), their identifying characteristics and descriptions of three new species. Canadian Journal of Zoology 52 (11): 1365-1381.
- Anderson, R. V. (1978). Helicotylenchus urobelus n. sp. (Nematoda: Hoplolaimidae) from New Brunswick, Canada. Canadian Journal of Zoology 56 (6): 1232-1234.
- Anderson, R. V. (1979). A supplemental key to species of Helicotylenchus Steiner, 1945 (Nematoda: Hoplolaimidae) described since 1972 and a description of H. oscephalus n. sp. Canadian Journal of Zoology 57 (2): 337-342.
- Anderson, R. V. & Eveleigh, E. S. (1982). Description of Helicotylenchus amplius n. sp. and a key to the Canadian species of the genus (Nematoda: Hoplolaimidae). Canadian Journal of Zoology 60 (3): 318-321.
- Andrássy, I. (1958a). Erd - und Süßwassernematoden aus Bulgarien. Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae 4(1-2): 1-88.
- Andrássy, I. (1958b). Hoplolaimus tylenchiformis Daday, 1905 (syn. H. coronatus Cobb, 1923) und die Gattungen der Unterfamilie Hoplolaiminae Filipjev, 1936. Nematologica 3 (1): 44-56.
- Andrássy, I (1976). Evolution as a basis for the systematization of nematodes. Pitman Publ., London, 288 pp.
- Azmi, M. I. (1979). Nematodes of silvi-pastoral system. II. Studies on Helicotylenchus dihystra. Indian Journal of Nematology 8(2) (1978): 151-153.
- Azmi M. I. & Jairajpuri, M. S. (1978). Morphometric and allometric variations in the adults and juveniles of Helicotylenchus indicus Siddiqi, 1963. Indian Journal of Nematology (1976) 6(1): 13-22.
- Baidulova, L. A. (1981). (Nematodes of the family Hoplolaimidae in Western Kazakhstan.). Parazitologiya 15 (1): 83-86 (en Russe).
- Baird, S. M. & Bernard, E. C. (1983). Bibliography of keys for the identification of plant-parasitic and free-living terrestrial nematodes. Nematology Newsletter 29(4): 9-18.

Barraclough, R. & Blackith, R. E. (1962). Morphometric relationships in the genus Ditylenchus. Nematologica 8(1): 51-58.

B'Chir, M. M. (1977). Variations des caractères biométriques chez quelques espèces du genre Aphelenchoides en fonction de la qualité de l'hôte. (29th Int. Symp. Fytofarm. en Fytiat., Gent, 1977. Deel II.). Mededelingen van de Faculteit Landbouwwetenschappen Rijksuniversiteit Gent 42 (2, Pt. 2): 1497-1512.

Boag, B. (1978). I. The Hoplolaimidae. The identification and biology of spiral nematodes (Rotylenchus, Helicotylenchus, and Scutellonema species) in the British Isles. Dans: Spiral and Stunt Nematodes. A manual prepared for the workshop, sponsored by the nematology group of the Association of Applied Biologists, held in Rothamsted Experimental Station, Harpenden, UK. Harpenden Herts., UK; Rothamsted Experimental Station 30 pp.

Boag, B. & Jairajpuri, M. S. (1985). Helicotylenchus scoticus n. sp. and a conspectus of the genus Helicotylenchus Steiner, 1945 (Tylenchida: Nematoda). Systematic Parasitology 7(1): 47-58.

Boag, B & Smith, P. (1983). Computer assisted identification of nematodes. Systematic Parasitology 5 (3): 235-239.

Byers, J. R. & Anderson, R. V. (1973). Morphology and ultrastructure of the intestine in a plant-parasitic nematode, Tylenchorhynchus dubius. Journal of Nematology 5(1): 28-37.

Carvalho, J. C. (1956). Helicotylenchus nannus (description of the male) and Rotylenchus iperoiquensis n. sp. Revista do Instituto Adolfo Lutz, Brasil 16: 142-147.

Carvalho, J. C. (1957). Rotylenchus elisensis nova espécie associada com raízes de soja. Revista do Instituto Adolfo Lutz, Brasil 17(1): 43-46.

Carvalho, J. C. (1959). Helicotylenchus elisensis n. comb. (Nematoda: Tylenchidae). Arquivos do Instituto Biológico, Sao Paulo 26(7): 45-48.

Cassidy, G. (1930). Nematodes associated with sugar cane in Hawaii. Hawaiian Planters Records 34: 379-387.

Chaturvedi, Y. & Khera, S. (1979). Studies on taxonomy, biology and ecology of nematodes associated with jute crop. Technical Monograph, Zoological Survey of India (1979) No. 2: v + 105 pp.

Chitwood, M. B. (1957). Intraspecific variation in parasitic nematodes. Systematic Zoology 6(1): 19-23.

Cobb, N. A. (1893). Nematode worms found attacking sugar cane. (Dans: Plant diseases and their remedies). Agricultural Gazette of New South Wales 4(10): 808-833.

Cook, R. (1975). Observations on the relationship between morphological variation and host range in populations of cereal cyst-nematode. Annals of Applied Biology 81(2): 199-205.

Darekar, K. S. & Khan, E. (1979). Soil and plant parasitic nematodes from Maharashtra, India. VI. Three new species of Helicotylenchus Steiner, 1945 (Tylenchida: Nematoda). Indian Journal of Nematology (1978) 8(2): 132-139.

Darekar, K. S. & Khan, E. (1980). Two new species of Helicotylenchus Steiner, 1945 (Tylenchida: Nematoda) from Maharashtra, India. Nematologia Mediterranea 8(1): 1-7.

Das, V. M. (1960). Studies on the nematode parasites of plants in Hyderabad (Andhra Pradesh, India). Zeitschrift für Parasitenkunde 19: 553-605.

Elmiligy, I. A. (1970). Three new species of the genus Helicotylenchus Steiner, 1945 (Hoplolaiminae: Nematoda). Mededelingen van de Faculteit Landbouwwetenschappen Rijksuniversiteit Gent 35(4): 1099-1106.

Eroshenko, A. S. (1981). (Plant parasitic nematodes of underwood; families Tylenchorhynchidae and Hoplolaimidae (Nematoda).) Dans: Svobodnozhivushchie i fitopatogennye nematody fauny Dal'nego Vostoka. Vladivostok, USSR; Dal'nevostochnyi Nauchnyi Tsentr Akademii Nauk SSSR Biologo-Pochvennyi Institut: 22-27; 85-92 (en Russe).

Eroshenko, A. S. (1984). (New species of ectoparasitic nematodes from the rhizosphere of conifers in the Primorsk Territory.) Parazitologiya 18(1): 74-77 (en Russe).

Eroshenko, A. S. & Nguen Vu Tkhan (1981). (New species of soil nematodes from Vietnam.) Zoologicheskii Zhurnal 60(12): 1882-1886 (en Russe).

Eroshenko, A. S. & Nguen Vu Thanh (1981). (Ectoparasitic nematodes of pineapple plantations in northern and central districts of Vietnam.) In Svobodnozhivushchie i fitopatogennye nematody fauny Dal'nego Vostoka. Vladivostok, USSR; Dal'nevostochnyi Nauchnyi Tsentr Akademii Nauk SSSR, Biologo-Pochvennyi Institut: 28-34; 93-98 (en Russe).

Esbenshade, P R. & Triantaphyllou, A. C. (1985). Use of enzyme phenotypes for identification of Meloidogyne species. Journal of Nematology 17(1): 6-20.

Fernández, M., Razzhivin, A., Ortega, J. & Quincosa, A. (1980). Nuevas especies de Helicotylenchus (Nematoda: Hoplolaiminae) asociados al cultivo del arroz en Cuba. Poeyana 202, 27 pp.

Fortuner, R. (1976a). Les nématodes parasites des racines associés au riz au Sénégal (Haute-Casamance et régions Centre et Nord) et en Mauritanie. Cahiers O.R.S.T.O.M., Série Biologie, nématologie (1975) 10(3): 147-159.

- Fortuner, R. (1976b). Les nématodes parasites des racines associés au riz au Sénégal. Thèse, Docteur-Ingénieur, Université Claude-Bernard, Lyon, No. 249, 53 pp.
- Fortuner, R. (1979). Morphometrical variability in Helicotylenchus Steiner, 1945. 1. The progeny of a single female. Revue de Nématologie 2(2): 197-202.
- Fortuner, R. (1981). Les nématodes associés au riz pluvial en Côte d'Ivoire. Agronomie Tropicale, Nogent 36(1): 70-77.
- Fortuner, R. (1983). Computer assisted semi-automatic identification of Helicotylenchus species--the program NEMAID. California Plant Pest and Disease Report 2(2): 45-48.
- Fortuner, R. (1984a). Morphometrical variability in Helicotylenchus Steiner, 1945, 5: On the validity of ratios. Revue de Nématologie 7(2): 137-146.
- Fortuner, R. (1984b). Morphometrical variability in Helicotylenchus Steiner, 1945. 6: Value of the characters used for specific identification. Revue de Nématologie 7(3): 245-264.
- Fortuner, R. (1985a). Statistics in taxonomic descriptions. Nematologica (1984) 30(2): 187-192.
- Fortuner, R. (1985b). Helicotylenchus pseudorobustus C.I.H. Descriptions of plant-parasitic nematodes. Set 8 (No. 109): 3 pp.
- Fortuner, R. (1985c). Notes on nomenclature of plant nematodes. Revue de Nématologie 8(1): 77-83.
- Fortuner, R. (1986). A reappraisal of Tylenchina (Nemata). 8 - The family Hoplolaimidae Filip'ev, 1934 (Tylenchoidea). Sous presse, Revue de Nématologie 9(2).
- Fortuner, R. & Ahmadi, A. (1986). NEMAID-2, computer program for identification of nematodes--User's Manual. California Department of Food and Agriculture, 50 pp.
- Fortuner, R. & Quénehervé, P. (1980). Morphometrical variability in Helicotylenchus Steiner, 1945. 2: Influence of the host on H. dihystra (Cobb, 1893) Sher, 1961. Revue de Nématologie 3(2): 291-296.
- Fortuner, R., Maggenti, A. R. & Whittaker, L. M. (1984). Morphometrical variability in Helicotylenchus Steiner, 1945. 4: Study of field populations of H. pseudorobustus and related species. Revue de Nématologie 7(2): 121-135.
- Fortuner, R. & Merny, G. (1974). Les nématodes parasites des racines associés au riz en Basse-Casamance (Sénégal) et en Gambie. Cahiers ORSTOM, Série Biologie (1973) No. 21: 3-20.

Fortuner, R., Merny, G. & Roux, C. (1981). Morphometrical variability in Helicotylenchus Steiner, 1945. 3: Observations on African populations of Helicotylenchus dihystra and considerations on related species. Revue de Nématologie 4(2): 235-260.

Fortuner, R. & Wong, Y. (1985). Review of the genus Helicotylenchus Steiner, 1945. 1: A computer program for identification of the species. Revue de Nématologie (1984) 7(4): 385-392.

Fortuner, R. & Wong, Y. (1983). NEMAID, computer program for identification of nematodes--User's Manual. California Department of Food and Agriculture, Publication No. 640, 44 pp.

Fotedar, D. N. & Handoo, Z. A. (1974). Two new species of Helicotylenchus Steiner, 1945 (Hoplolaiminae: Nematoda) from Kashmir, India. Journal of Science, University of Kashmir 2(1/2): 57-62.

Fotedar, D. N. & Kaul, V. (1985). On some species of the genus Helicotylenchus Steiner, 1945 (Hoplolaimidae: Nematoda), common plant parasitic nematodes in Kashmir, India. Indian Journal of Nematology 15(1): 9-13.

Fotedar, D. N. & Mahajan, R. (1974). Four new species of the genus Helicotylenchus Steiner, 1945 (Nematoda: Hoplolaiminae) from India. Rivista di Parassitologia 35(2): 119-124.

Frederick, J. J. & Tarjan, A. C. (1978). Variability in measurements made of same nematode specimen by various observers or by one observer on different days. Nematologica 24(4): 476-479.

Gadea, E. (1960). Resultados de la expedicion Peres-Alvarez a la isla de Annobon (Golfo de Guinea). III. Nematodes libres terrestres. Publicaciones del Instituto de Biologia Aplicada, Barcelona 32: 205-218.

Gaur, H. S. & Prasad, S. K. (1972). Helicotylenchus teres nomen novum for H. thornei Gupta & Chhabra, 1967. Indian Journal of Nematology 2(1): 93-94.

Geraert, E. (1965). The genus Paratylenchus. Nematologica 11(3): 301-334.

Geraert, E. (1976). Problems concerning the genera Helicotylenchus Steiner, 1945 and Rotylenchus Filipjev, 1936. Nematologica 22(3): 284-288.

Geraert, E. (1978). On growth and form in Nematoda: oesophagus and body-width in Tylenchida. Nematologica 24(2): 137-158.

Geraert, E. (1979) Growth and form in nematodes: IV. Tail length and vulva position. Nematologica 25(4): 439-444.

Golden, A. M. (1956). Taxonomy of the spiral nematodes (Rotylenchus and Helicotylenchus) and the development stages and host-parasite relationships of R. buxophilus, n. sp., attacking boxwood. University of Maryland, Agricultural Experiment Station Bulletin A-85, 28 pp.

- Golden, A. M. (1971). Classification of the genera and higher categories of the order Tylenchida (Nematoda). In: Zuckerman, B. M., Mai, W. F. & Rohde, R. A. (Eds). Plant parasitic nematodes. Academic Press; New York, 191-232.
- Goodey, J. B. (1952). The influence of the host on the dimensions of the plant parasitic nematode, Ditylenchus destructor. Annals of Applied Biology 39: 468-474.
- Gower, J. C. (1966). Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. Biometrika 53 (3/4): 325-338.
- Gower, J. C. (1971). A general coefficient of similarity and some of its properties. Biometrics 27: 857-871.
- Gupta, N. K. & Chhabra, H. K. (1967). Helicotylenchus thornei n. sp. (Nematoda: Hoplolaimidae) from a tomato plant field in Ludhiana, Punjab. Research Bulletin of the Punjab University 17 (3/4): 323-325.
- Gupta, N. K. & Chhabra, H. K. (1975). Renaming of Helicotylenchus thornei Gupta and Chhabra, 1966. (Nematoda: Hoplolaiminae) being homonym of Helicotylenchus thornei Román, 1965. Research Bulletin of the Punjab University (1972) 23 (3/4): 269.
- Hashim, Z. (1983). Description of the male and notes on the female of Helicotylenchus digonicus Perry in Perry, Darling & Thorne, 1959 (Nematoda: Tylenchida) from Jordan. Nematologica (1982) 28 (2): 206-209.
- Hirschmann, H. & Triantaphyllou, A. C. (1968). Mode of reproduction and development of the reproductive system of Helicotylenchus dihystra. Nematologica (1967) 13(4): 558-574.
- Insera, R. N., Vovlas, N., & Golden, A. M. (1979). Helicotylenchus oleae n. sp. and H. neopaxilli n. sp. (Hoplolaimidae), two new spiral nematodes parasitic on olive trees in Italy. Journal of Nematology 11(1): 56-62.
- Ivanova, T. S. (1967). (Parasitic nematodes of the subfamily Hoplolaiminae in Tadzhikistan.) Izvestiya Akademii Nauk Tadzhikskoi SSR, Otdelenie Biologicheskikh Nauk, No. 1: 97-100 (en Russe).
- Jairajpuri, M. S. & Baqri, Q. H. (1973). Nematodes of high altitudes in India. I. Four new species of Tylenchida. Nematologica 19 (1): 19-30.
- Jennrich, R. & Sampson, P. (1983). P7M - Stepwise discriminant analysis. Dans: W. J. Dixon (Editeur) BMDP Statistical Software, 1983 printing with additions, University of California Press, Berkeley: 519-537.
- Jones, R. K. (1978a). The feeding behaviour of Helicotylenchus spp. on wheat roots. Nematologica 24(1): 88-94.

Jones, R. K. (1978b). Histological and ultrastructural changes in cereal roots caused by feeding of Helicotylenchus spp. Nematologica 24(4): 393-397.

Kankina, V. K. & Teben'kova, T. M. (1980). (Nematodes from the family Hoplolaimidae (Filipjev, 1934) Wieser, 1953 on grapevine in Tadzhikistan.) Izvestiya Akademii Nauk Tadzhikskoi SSR Biologicheskie Nauki No. 1 (78): 33-40 (en Russe).

Kapoor, M. (1982). Taxonomic studies on nematodes of some medicinal and aromatic plants of North India. Thesis, Punjab University, Chandigarh, India, 418 pp.

Khan, E. & Nanjappa, C. K. (1972). Four new species in the superfamily Hoplolaimoidea (Tylenchida: Nematoda) from India. Bulletin of Entomology (1970) 11(2): 143-149.

Khan, E., Saha, M. & Chawla, M. L. (1981). Two new species of Hoplolaimoidea (Tylenchida: Nematoda) from India. Indian Journal of Nematology (1980) 10(2): 118-123.

Khan, H. A. & Ahmad, M. (1970). New species of Helicotylenchus (Steiner, 1945) with the description of Helicotylenchus buxophilus from West Pakistan. Agriculture Pakistan 21(2): 215-221.

Khan, S. H. & Basir, M. A. (1964). Two new species of the genus Helicotylenchus Steiner, 1945, (Nematoda: Hoplolaimidae) from India. Proceedings of the Helminthological Society of Washington 31(2): 199-202.

Kline, J. P. (1976). Morphometric variation in Aphelenchus avenae with varied nutrition and time. Nematologica 22(1): 94-102.

Knobloch, N. A. & Laughlin, C. W. (1973). A collection of plant parasitic nematodes (Nematoda) from Mexico with descriptions of three new species. Nematologica 19(2): 205-217.

Krall', E. L. (1978). (Root-parasitic nematodes. Family Hoplolaimidae. (Keys to the nematodes of plants, soil and insects, No. 5.) Leningrad, URSS; "Nauka," Leningradskoe Otdelenie, 424 pp (en Russe).

Kumar, P. (1982). On new species of Iylenchorhynchus and Helicotylenchus from cauliflower (Brassica oleracea var. botrytis) at Lucknow. Kanpur University Research Journal (1980) 1: 185-192.

Lapage, S. P., Bascomb, S., Willcox, W. R. & Curtis, M. A. (1973). Identification of bacteria by computer: general aspects and perspectives. Journal of General Microbiology 77: 273-290.

Loof, P. A. A. (1971). Freelifving and plant parasitic nematodes from Spitzbergen, collected by Mr. H. van Rossen. Mededelingen Landbouwhogeschool Wageningen 71(7): 1-86.

Lordello, L. G. E. (1955). A new nematode, Rotylenchus melancholicus, n. sp. found associated with grass roots, and its sexual dimorphism. Journal of the Washington Academy of Science 45: 81-83.

- Luc, M. (1960). Trois nouvelles espèces du genre Rotylenchoides Whitehead, 1958 (Nematoda-Tylenchida). Nematologica 5(1): 7-17.
- Luc, M. & Dalmasso, A. (1975). A "lattice" for the identification of species of Xiphinema. Dans: Lamberti, F., Taylor, C. E. & Seinhorst, J. W. (Editeurs), Nematode vectors of plant viruses, Plenum Press, London: 53-70.
- Macaron, J. (1975). Variabilité des caractères biométriques chez la larve du deuxième stade du nématode des citrus: Tylenchulus semipenetrans Cobb, 1913. Nematologia Mediterranea 3(1): 1-9.
- McClure, M. A. & Lucas, D. O. (1984). Monoclonal hybridoma antibodies in plant nematology. First International Congress of Nematology, August 5-10, 1984, Guelph, Canada, Abstr. S13, p. 119.
- Manjrekar, M. D. (1972). On a new species, Helicotylenchus hoplocaudus from Maharashtra State, India. In Proceedings of the 59th Session of the Indian Science Congress Association, Calcutta, 1972. Part III, Abstracts, Calcutta, India: 596.
- Mayr, E. (1940). Speciation phenomena in birds. American Naturalist 74: 249-278.
- Mayr, E. (1963). Animal species and evolution. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, xiv + 797 pp.
- Melville, R. V. & China, W. E. (1969). Opinion 878. Aphelenchus steueri Stefański, 1916 (Nematoda): refusal to suppress under the plenary powers. Bulletin of Zoological Nomenclature 26(1): 18-19.
- Micoletzky, H. (1916). Süßwasser-Nematoden aus Sudafrika. Denkschriften der Kaiser Akademie der Wissenschaft, Wien 92: 149-171.
- Mohandas, C. (1976). Helicotylenchus trivandranus sp. n. (Nematoda: Hoplolaimidae) from Kerala in India. Indian Journal of Nematology (1975) 5(1): 105-107.
- Monteiro, A. R. & Mendonça, M. M. de (1972). Helicotylenchus caipora n. sp. (Nematoda, Hoplolaimidae) de solo de mata do Brasil. Revista de Agricultura, Piracicaba 47(3/4): 199-204.
- Mulk, M. M. & Jairajpuri, M. S. (1975). Nematodes of leguminous crops in India. II. Five new species of Helicotylenchus Steiner, 1945 (Hoplolaimidae). Indian Journal of Nematology (1974) 4 (2): 212-221.
- Mulk, M. M. & Siddiqi, M. R. (1982). Three new species of Hoplolaimid nematodes from South America. Indian Journal of Nematology 12(1): 124-131.
- Nandakumar, C. & Khera, S. (1970). Helicotylenchus indicus Siddiqi, 1963, with certain remarks on the genus Helicotylenchus Steiner, 1945, and some of its species. Indian Journal of Helminthology 22(1): 46-52.

- Netscher, C. & Seinhorst, J. W. (1969). Propionic acid better than acetic acid for killing nematodes. Nematologica 15(2): 286.
- Nie, N. H. (1983). SPSS-X. User's Guide. McGraw-Hill Book Company, New York, xxvi + 806 pp.
- Orton Williams, K. J. (1983). A new species of Rotylenchoides Whitehead, 1958 (Nematoda: Hoplolaimidae) with a key to the genus. Nematologica 29(1): 29-33.
- Patil, K. J. & Khan, E. (1983). Taxonomic studies on nematodes of Vidarbha region of Maharashtra, India. VII. Four new species of tylenchid nematodes. Indian Journal of Nematology (1982), 12(2): 330-338.
- Perry, V. G. (1959). A note on digonic hermaphroditism in spiral nematodes (Helicotylenchus spp.). Nematologica 4(1): 87-88.
- Perry, V. G., Darling, H. M. & Thorne, G. (1959). Anatomy, taxonomy and control of certain spiral nematodes attacking blue grass in Wisconsin. Bulletin, Wisconsin Agricultural Experiment Station 207: 1-24.
- Phillips, S. P. (1971). Studies of plant and soil nematodes. 16. Eight new species of spiral nematodes (Nematoda: Tylenchoidea) from Queensland. Queensland Journal of Agricultural and Animal Sciences 28(4): 227-242.
- Phukan, P. N. & Sarwal, K. C. (1981). Two new species of the genus Helicotylenchus Steiner, 1945 (Hoplolaimidae: Nematoda) from Assam. Journal of Research Assam Agricultural University 2(2): 202-206.
- Pogosyan, E. E. & Karapetyan, D. A. (1976). (Gall nematodes in the orangeries of the town of Erevan.) Biologicheskii Zhurnal Armenii 19(2): 85-95 (en Russe).
- Prasad, S. K., Khan, E. & Chawla, M. L. (1965). Two new species of Helicotylenchus from soil around maize roots in India. Indian Journal of Entomology 27: 182-184.
- Ramírez, A. (1978). Reconocimiento de nematodos asociados con la caña de azúcar en Costa Rica. Agronomica Costarricense 2(1): 39-46.
- Rashid, A. (1972). Two new species of Helicotylenchus Steiner, 1945 (Nematoda: Hoplolaiminae) from North India. In Proceedings of the 59th Session of the Indian Science Congress Association, Calcutta, 1972. Part III. Abstracts. Calcutta, India: 595-596.
- Rashid, A. & Khan, A. M. (1974). Two new species of the genus Helicotylenchus Steiner, 1945 from India with a redescription of H. solani Rashid, 1972, (Nematoda: Hoplolaiminae). Indian Journal of Nematology (1972) 2(2): 123-128.
- Ray, S. (1983). A record of amphidelphic reflexed ovaries in Helicotylenchus dihystra (Nematoda: Hoplolaimidae). Indian Journal of Nematology (1982) 12(2): 377-378.

- Razzhivin, A. A. (1971). (New species of nematodes of the family Hoplolaimidae.) Zoologicheskii Zhurnal 50(1): 133-136 (en Russe).
- Razzhivin, A. A., O'Relly, J. P., & Pérez Milian, J. R. (1973a). Nuevas especies de nemátodos (Nematoda: Dorylaimidae y Hoplolaimidae) parasitos de la caña de azúcar en Cuba. Poeyana, Instituto de Zoología, Cuba, No. 108, 12 pp.
- Razzhivin, A. A., O'Relly, J. P. & Pérez Milian, J. R. (1973b). Nueva especie de Helicotylenchus (Nematoda: Hoplolaimidae) encontrada en la caña de azúcar. Poeyana, Instituto de Zoología, Cuba, No. 105, 4 pp.
- Román, J. (1961). A new species of the genus Helicotylenchus (Nematoda: Hoplolaimidae) attacking sugarcane. Journal of Agriculture, University of Puerto Rico 45: 300-303.
- Román, J. (1965). Nematodes of Puerto Rico, the genus Helicotylenchus Steiner, 1945 (Nematoda: Hoplolaiminae). University of Puerto Rico, Agricultural Experiment Station, Technical Paper, No. 41, 23 pp.
- Sagitov, A., Sampedro, Kh., Santos, E. & Paneke, M. (1978). (Two new Helicotylenchus species in Cuba (Nematoda: Hoplolaimidae.) Vestnik Sel'skokhozyaistvennoi Nauki Kazakhstana No. 10: 52-55 (en Russe).
- Saha, M., Chawla, M. L. & Khan, E. (1974). Two new species of Helicotylenchus Steiner, 1945 from North India. Indian Journal of Nematology (1973) 3(2): 83-87.
- Sauer, M. R. & Winoto, R. (1975). The genus Helicotylenchus Steiner, 1945 in West Malaysia. Nematologica 21(3): 341-350.
- Saxena, P. K., Chhabra, H. K. & Joshi, R. (1972). Helicotylenchus persici n. sp. (Nematoda: Rotylenchoidinae) from India. Zoologischer Anzeiger 189 (3/4): 257-259.
- Seinhorst, J. W. (1959). A rapid method for the transfer of nematodes from fixative to anhydrous glycerin. Nematologica 4(1): 67-69.
- Seinhort, J. W. (1962). Modifications of the elutriation method for extracting nematodes from soil. Nematologica 8(2): 117-128.
- Seinhorst, J. W. (1971). The structure of the glandular part of the esophagus of Tylenchidae. Nematologica 17(3): 431-443.
- Shamsi, M. A. (1973). Taxonomic notes on the genus Helicotylenchus Steiner, 1945 (Nematoda: Rotylenchinae) with a proposal for Zimmermannia n. sub-genus. Proceedings of the National Academy of Sciences, India, Biological Sciences 43: 80.
- Shamsi, M. A. (1979). On the validity of Helicotylenchus plumariae and H. insignis (Nematoda: Hoplolaimidae). Indian Journal of Nematology (1977) 7(1): 66-67.

- Sher, S. A. (1961). Revision of the Hoplolaiminae (Nematoda). I. Classification of nominal genera and nominal species. Nematologica 6(2): 155-169.
- Sher, S. A. (1965). Aphelenchus steueri Stefański, 1916 (Nematoda): proposed suppression under the plenary powers. Bulletin of Zoological Nomenclature 22: 195.
- Sher, S. A. (1966). Revision of the Hoplolaiminae (Nematoda) VI. Helicotylenchus Steiner, 1945. Nematologica 12(1): 1-56.
- Sher, S. A. & Bell, A. H. (1975). Scanning electron micrographs of the anterior region of some species of Tylenchoidea (Tylenchida: Nematoda). Journal of Nematology 7(1): 69-83.
- Siddiqi, M. R. (1963). Two new species of the genus Helicotylenchus Steiner, 1945 (Nematoda: Hoplolaiminae). Zeitschrift für Parasitenkunde 23: 239-244.
- Siddiqi, M. R. (1964). Helicotylenchus mucronatus n. sp. and H. tunisiensis n. sp. (Nematoda: Hoplolaiminae). Nematologica (1963) 9(3): 386-390.
- Siddiqi, M. R. (1972a). Helicotylenchus dihystra. C.I.H. Descriptions of Plant-Parasitic Nematodes Set 1 (No. 9), 3 pp.
- Siddiqi, M. R. (1972b). On the genus Helicotylenchus Steiner, 1945, (Nematoda: Tylenchida), with descriptions of nine new species. Nematologica 18(1): 74-91.
- Siddiqi, M. R. (1973). Helicotylenchus multicinctus. C.I.H. Descriptions of Plant-Parasitic Nematodes Set 2 (No. 23), 3 pp.
- Siddiqi, M. R. & Brown, K. F. (1964). Helicoytlenchus (sic) retusus n. sp. (Nematoda: Hoplolaiminae) found around sugar cane roots in Negros Oriental, Philippines. Proceeding of the Helminthological Society of Washington 31(2): 209-211.
- Siddiqi, M. R. & Husain, Z. (1964). Three new species of nematodes in the family Hoplolaimidae found attacking citrus trees in India. Proceedings of the Helminthological Society of Washington 31(2): 211-215.
- Siddiqi, M. R. & Pinochet, J. (1979). Helicotylenchus stylocercus n. sp. and Rotylenchus phaliurus n. sp. (Nematoda: Hoplolaimidae) from Costa Rica. Journal of Nematology 11(4): 333-338.
- Siddiqui, I. A., Sher, S. A. & French, A. M. (1973). Distribution of plant parasitic nematodes in California. State of California, Department of Food and Agriculture, Division of Plant Industry, 324 pp.
- Singh, R. V. & Khera, S. (1980). Plant parasitic nematodes from rhizosphere of vegetable crops around Calcutta. 4. (Nematoda: Hoplolaimidae). Indian Journal of Nematology (1979) 9(2): 95-100.

- Sigar'ova, D. D. & Krasnopol'skaya, M. M. (1975). (Biometric study of taxonomic characters of Paratylenchus nanus Cobb, 1922 (Nematoda: Criconematidae.) Dopovidi Akademii Nauk Ukrain'skoi RSR, B (Geologia, Geofizika, Khimiya ta Biologiya) No. 11: 1043-1047 (en Ukrainien).
- Singh, S. D. (1971). Studies on the morphology and systematics of plant and soil nematodes mainly from Andhra Pradesh. I. Tylenchoidea. Journal of Helminthology 45(4): 353-369.
- Smith, J. M. (1974). Ultrastructure of the hemizonid. Journal of Nematology 6(1): 53-55.
- Sneath, P. H. A. & Sokal, R. R. (1973). Numerical Taxonomy. W. H. Freeman & Company, San Francisco, xv + 573 pp.
- Stefański, W. (1916). Die freilebenden Nematoden des Inn, ihre Verbreitung und Systematik. Zoologischer Anzeiger 46: 369-385.
- Stegarescu, O. (1966). (Application of the polytomous principle to determination of nematodes of the genus Xiphinema Cobb). Dans: Politomičeskij princip opredelenija životnyh i rastenij, 55-58.
- Steiner, G. (1914). Freilebende Nematoden aus der Schweiz. I. Teil einer vorläufigen Mitteilung. Archiv für Hydrobiologie 9: 259-276.
- Steiner, G. (1945). Helicotylenchus, a new genus of plant-parasitic nematodes and its relationship to Rotylenchus Filipjev. Proceeding of the Helminthological Society of Washington 12(2): 34-38.
- Sultan, M. S. (1981). Spiral nematodes of the subfamily Rotylenchinae Golden, 1971 (Tylenchida: Hoplolaimidae) from India. Nematologia Mediterranea 9(1): 35-47.
- Sultan, M. S. (1985). Two new species of the genus Helicotylenchus Steiner, 1945 (Tylenchida: Hoplolaimidae). Indian Journal of Nematology 15(1): 83-87.
- Sultan, M. S. & Jairajpuri, M. S. (1979). Nematodes of high altitudes in India. III. Helicotylenchus goldeni n. sp. (Nematoda: Tylenchida). Indian Journal of Nematology (1978) 8(2): 169-171.
- Sultanalieva, G. B. (1983). (New species of soil nematodes in Kirgizia.) Zoologičeskii Zhurnal 62(12): 1897-1902 (en Russe).
- Swarup, G. & Sethi, C. L. (1968). Plant parasitic nematodes of north-western India. II. The genus Helicotylenchus. Bulletin of Entomology, Loyola College 9(1): 76-80.
- Szczygieł, A. (1969). Tylenchorhynchus polonicus sp. n. and Helicotylenchus pseudodigonicus sp. n. (Nematoda: Tylenchoidea) from Poland. Bulletin de l'Académie Polonaise des Sciences. Classe II. Série des Sciences Biologiques 17(11/12): 685-690.
- Tarjan, A. C. (1964). Two new nucronate-tailed spiral nematodes (Helicotylenchus: Hoplolaiminae). Nematologica 10(2): 185-191.

- Tarjan, A. C. (1973). A synopsis of the genera and species in the Tylenchorhynchinae (Tylenchoidea, Nematoda). Proceedings of the Helminthological Society of Washington 40(1): 123-144.
- Tarjan, A. C. & Frederick, J. J. (1978). Intraspecific morphological variation among populations of Pratylenchus brachyurus and P. coffeae. Journal of Nematology 10(2): 152-160.
- Tarte, R. & Mai, W. F. (1976). Morphological variation in Pratylenchus penetrans. Journal of Nematology 8(3): 185-195.
- Teben'kova, T. M. (1983). (Two new species of nematodes from the genus Helicotylenchus Steiner, 1945 (Nematoda: Hoplolaimidae) in Tadzhikistan.). Izvestiya Akademii Nauk Tadzhikskoi SSR, Biologicheskie Nauki No. 1: 46-50 (en Russe).
- Thorne, G. & Malek, R. B. (1968). Nematodes of the Northern Great Plains. Part I. Tylenchida (Nemata: Secrenentea). South Dakota Agricultural Experiment Station Technical Bulletin No. 31: 1-111.
- Tikyani, M. G., Khera, S. & Bhatnagar, G. C. (1969). Helicotylenchus goodi n. sp. from rhizosphere of great millet. Zoologischer Anzeiger 182 (5/6): 420-423.
- Triantaphyllou, A. C. (1984). Polyploidy in meiotic parthenogenetic populations of Meloidogyne hapla and a mechanism of conversion to diploidy. Revue de Nématologie 7(1): 65-72.
- van den Berg, E. (1976). Some species of Tylenchoidea (Nematoda) from South Africa, with descriptions of two new species. Phytophylactica 8(2): 55-64.
- van den Berg, E. (1978). On some Helicotylenchus and Rotylenchus species from South Africa (Nematoda). Phytophylactica 10(1): 7-12.
- van den Berg, E. & Heyns, J. (1975). South African Hoplolaiminae. 4. The genus Helicotylenchus Steiner, 1945. Phytophylactica 7(1): 35-52.
- van den Berg, E. & Kirby, M. F. (1979). Some spiral nematodes from the Fiji Islands. (Hoplolaimidae: Nematoda). Phytophylactica 11(2): 99-109.
- Vovlas, N. (1984). Morphology of a local population of Helicotylenchus multicinctus from Southern Italy. Revue de Nématologie (1983) 6(2): 327-329.
- Waseem, M. (1961). Two new species of the genus Helicotylenchus Steiner, 1945 (Nematoda: Hoplolaiminae). Canadian Journal of Zoology 39(4): 505-509.
- Whitehead, A. G. (1958). Rotylenchoides brevis n. g., n. sp. (Rotylenchoidinae n. subfam.: Tylenchida). Nematologica 3(4): 327-331.
- Willcox, W. R., Lapage, S. P. & Holmes, B. (1980). A review of numerical methods in bacterial identification. Antonie van Leeuwenhoek 46: 233-299.

- Williams, J. R. (1960). Studies on the nematode soil fauna of sugarcane fields in Mauritius. 4. Tylenchoidea (partim). Occasional Papers Mauritius Sugar Industry Research Institute 4: 1-30.
- Wu, L. Y. (1960). Comparative study of Ditylenchus destructor Thorne, 1945 (Nematoda: Tylenchidae), from potato, bulbous iris, and dahlia with a discussion of De Man's rations. Canadian Journal of Zoology 38(6): 1175-1187.
- Yeates, G. W. (1967). Studies on nematodes from dune sands. I. Tylenchida. New Zealand Journal of Science 10: 280-286.
- Yeates, G. W. (1979). Terrestrial nematodes from Bunge Hills and Gaussberg, Antarctica. New Zealand Journal of Zoology 6(4): 641-643.
- Yuen, P. H. (1964). Four new species of Helicotylenchus Steiner (Hoplolaiminae: Tylenchida) and a redescription of H. canadensis Waseem, 1961. Nematologica 10(3): 373-387.
- Yuen, P. H. (1965). The female gonad in the subfamily Hoplolaiminae with a note on the spermatheca of Tylenchorhynchus. Nematologica (1964), 10(4): 570-580.
- Yuen, P. H. (1966). Further observations on Helicotylenchus vulgaris Yuen. Nematologica (1965) 11(4): 623-637.
- Zavaleta-Mejía, E. & Sosa Moss, C. (1979). Description of a new species of Helicotylenchus Steiner, 1945 (Nematoda: Hoplolaimidae) and observations on three other spiral nematodes. Nematropica 9(1): 72-75.
- Zimmermann, A. (1904). Eenige pathologische en physiologische waarnemingen over koffie. Mededelingen Pl. tuin, Batavia 67: 1-105.
- Zuckerman, B. M. & Strich-Harari, D. (1964). The life stages of Helicotylenchus multicinctus (Cobb) in banana roots. Nematologica (1963) 9(3): 347-353.

Annexe 1

LISTE DES ESPECES NOMINALES DU GENRE HELICOTYLENCHUS

- H. abunaamai Siddiqi, 1972
H. acunae Fernández, Razzhivin, Ortega & Quincosa, 1980
H. acutucaudatus Fernández, Razzhivin, Ortega & Quincosa, 1980
H. acutus Teben'kova, 1983
H. aerolatus voir H. areolatus (par Fortuner, 1984b)
H. affinis (Luc, 1960) Fortuner, 1984
H. africanus (Micoletzky, 1916) Andrassy, 1958
H. agricola Elmiligy, 1970
H. amplius Anderson & Eveleigh, 1982
H. angularis Mulk & Siddiqi, 1982
H. anhelicus Sher, 1966
H. annobonensis (Gadea, 1960) Siddiqi, 1972 (sp. inq.: 5.4.3.)
H. apiculus = H. erythrinae (par Siddiqi, 1972)
H. aquili Khan & Nanjappa, 1972
H. arachisi Mulk & Jairajpuri, 1975
H. areolatus van den Berg & Heyns, 1975
H. astriatus Khan & Nanjappa, 1972
H. atlanticus Fernández, Razzhivin, Ortega & Quincosa, 1980
H. australis Siddiqi, 1972
H. bakeri = H. teres (par Fortuner, Merny & Roux, 1981)
H. bambesae Elmiligy, 1970
H. belli Sher, 1966
H. belurensis Singh & Khera, 1980
H. bifurcatus Fernández, Razzhivin, Ortega & Quincosa, 1980
H. bihari Mulk & Jairajpuri, 1975
H. borinquensis Román, 1965 (sp. inq. par Fortuner, Merny & Roux, 1981)
H. bradys = H. pseudorobustus (par Fortuner, Maggenti & Whittaker, 1984)
H. brassicae Rashid, 1972 (sp. inq. par Anderson, 1979)
H. brevis (Whitehead, 1958) Fortuner, 1984
H. broadbalkensis = H. digonicus (par Sher, 1966)
H. buxophilus (Golden, 1956) Perry in Perry, Darling & Thorne, 1959
 = Rotylenchus (par Sher, 1961)
H. caipora Monteiro & Mendonça, 1972
H. cairnsi = H. canadensis (par Sher, 1966)
H. californicus Sher, 1966
H. canadensis Waseem, 1961
 = H. cairnsi Waseem, 1961
H. canalis Sher, 1966
H. caribensis Román, 1965
H. caroliniensis Sher, 1966
H. caudatus Sultan, 1985
H. cavenessi Sher, 1966
H. certus Eroshenko & Nguen Vu Tkhan, 1981
H. certus Kapoor (1982) non disponible (par Fortuner, 1985c)
H. clarkei Sher, 1966
H. coffeae Eroshenko & Nguen Vu Tkhan, 1981
H. concavus Román, 1961
H. conicephalus Siddiqi, 1972
H. conicus Baïdulova, 1981

- H. coomansi Ali & Loof, 1975
H. cornurus Anderson, 1974
H. craigi Knobloch & Laughlin, 1973
H. crassatus Anderson, 1974
H. crenacauda Sher, 1966
H. crenatus = H. dihystra (par Sher, 1966)
H. curvatus Román, 1965
H. curvicaudatus Fernández, Razzhivin, Ortega & Quincosa, 1980
H. delhiensis Khan & Nanjappa, 1972
H. densibullatus Siddiqi, 1972
H. depressus Yeates, 1967
H. digitatus Siddiqi & Husain, 1964
H. digitiformis = H. pseudorobustus (voir 5.4.3.)
H. dignus Eroshenko & Nguen Vu Tkhan, 1981
H. digonicus Perry in Perry, Darling & Thorne, 1959
 = H. broadbalkensis Yuen, 1964
H. dihystra (Cobb, 1893) Sher, 1961
 = Tylenchus olaae Cobb, 1906
 = Aphelenchus dubius var. peruensis Steiner, 1920
 = Tylenchus spiralis Cassidy, 1930
 = H. nannus Steiner, 1945
 = H. crenatus Das, 1960
 = H. flatus Román, 1965
 = H. rotundicauda Sher, 1966
 = H. glissus Thorne & Malek, 1968
 = H. punicae Swarup & Sethi, 1968
 = H. dihysteroides Siddiqi, 1972
 = H. teleductus Anderson, 1974
H. dihysteroides = H. dihystra (par Ali, Geraert & Coomans, 1973)
H. dolichodoryphorus Sher, 1966
H. egyptiensis Tarjan, 1964
H. elegans Román, 1965
H. eletropicus Darekar & Khan, 1980
H. elisensis (Carvalho, 1957) Carvalho, 1959 = Rotylenchulus (par Sher, 1961)
H. erythrinae (Zimmermann, 1904) Golden, 1956
 = H. melancholicus (Lordello, 1955) Andrassy, 1958
 = H. spicaudatus Tarjan, 1964
 = H. apiculus Román, 1965
H. exallus Sher, 1966
H. falcatus Eroshenko & Nguen Vu Tkhan, 1981
H. ferus Eroshenko & Nguen Vu Tkhan, 1981
H. flatus = H. dihystra (par Fortuner, Merny & Roux, 1981)
H. girus Saha, Chawla & Khan, 1974
H. glissus = H. dihystra (par Fortuner, Merny & Roux, 1981)
H. goldeni Sultan & Jairajpuri, 1979
H. goodi Tikyani, Khera & Bhatnagar, 1969
H. graminophilus Fotedar & Mahajan, 1974
H. gratus Patil & Khan, 1983
H. haki Fotedar & Mahajan, 1974
H. hazratbalensis Fotedar & Handoo, 1974
H. holquinensis Sagitov, Sampedro, Santos & Paneke, 1978
H. hoplocaudus Manjrekar, 1972
H. hydrophilus Sher, 1966
H. impar = H. retusus (par Siddiqi, 1972)
H. impar voir H. khani (par Fortuner, 1984b)

- H. imperialis Rashid & Khan, 1974
H. incisus Darekar & Khan, 1979
H. indentatus Chaturvedi & Khera, 1979
H. indenticaudatus Mulk & Jairajpuri, 1975
H. indicus Siddiqi, 1963
 = H. microdorus Prasad, Khan & Chawla, 1965
H. inifatis Fernández, Razzhivin, Ortega & Quincosa, 1980
H. insignis Khan & Basir, 1964
H. intermedius (Luc, 1960) Siddiqi & Husain, 1964
H. interrogativus Eroshenko, 1981
H. iperoiquensis = H. multicinctus (par Sher, 1966)
H. issykkulensis Sultanalieva, 1983
H. jammuensis Fotedar & Mahajan, 1974
H. jojutlensis Zavaleta-Mejía & Sosa-Moss, 1979
H. kashmirensis Fotedar & Handoo, 1974
H. khani Fortuner, 1984
 (nom. nov. pour Rotylenchoides impar Khan, Saha & Chawla, 1981
 nec. H. impar Prasad et al., 1965)
H. kherai Kumar, 1982
H. krugeri van den Berg & Heyns, 1975
H. labiatus Román, 1965
H. labiodiscinus Sher, 1966
H. laevicaudatus Eroshenko & Nguen Van Tkhan, 1981
H. leiocephalus Sher, 1966
H. leucernis Khan & Ahmad, 1970 (sp. inq.)
H. lissocaudatus Fernández, Razzhivin, Ortega & Quincosa, 1980
H. lobus Sher, 1966
H. longicaudatus Sher, 1966
H. macronatus Mulk & Jairajpuri, 1975
H. magnicephalus Phukan & Sanwal, 1981
H. mangiferensis Elmiligy, 1970
H. martini Sher, 1966
H. melancholicus = H. erythrinae (par Sher, 1966)
H. microcephalus Sher, 1966
H. microdorus = H. indicus (par Nandakumar & Khera, 1970)
H. microlobus = H. pseudorobustus (par Sher, 1966)
H. minzi Sher, 1966
H. monstruosus Eroshenko, 1984
H. montanus Teben'kova, 1983
H. morasii Darekar & Khan, 1980
H. mucrogaletus Fernández, Razzhivin, Ortega & Quincosa, 1980
H. mucronatus Siddiqi, 1964
H. multicinctus (Cobb, 1893) Golden, 1954
 = H. iperoiquensis (Carvalho, 1956) Andrásy, 1958
H. nannus = H. dihytera (par Sher, 1961)
H. neoformis Siddiqi & Husain, 1964
H. neopaxilli Inserra, Vovlas, & Golden, 1979
H. nigeriensis Sher, 1966
H. notabilis Eroshenko & Nguen Vu Tkhan, 1981
H. obtusicaudatus Darekar & Khan, 1979
H. olaae = H. dihytera (par Sher, 1961)
H. oleae Inserra, Vovlas & Golden, 1979
H. orientalis (Siddiqi & Husain, 1964) Geraert, 1976
H. orientalis voir H. sagitovi (par Fortuner, Merny & Roux, 1981)
H. orthosomaticus Siddiqi, 1972
H. oryzae Fernández, Razzhivin, Ortega & Quincosa, 1980

- H. oscephalus Anderson, 1979
H. paracanalis Sauer & Winoto, 1975
 = H. trivandranus Mohandas, 1976
H. paraconcavus Rashid & Khan, 1974
H. paracrenacauda Phukan & Sanwal, 1981
H. paradihysteroides Darekar & Khan, 1979
H. paraqirus Saha, Chawla & Khan, 1974
H. paraplatyurus Siddiqi, 1972
H. parapteracercus Sultan, 1981
H. parvus Williams, 1960 = Rotylenchus (par Sher, 1961)
H. pasohi Sauer & Winoto, 1975
H. paxilli Yuen, 1964
H. persici Saxena, Chhabra & Joshi, 1972
H. peruensis = H. dihystera (par Sher, 1961)
H. phalerus = H. pseudorobustus (par Fortuner, Maggenti & Whittaker, 1984)
H. pisi Swarup & Sethi, 1968
H. platyurus Perry, in Perry, Darling & Thorne, 1959
H. plumariae Khan & Basir, 1964
H. pseudodigonicus Szczygieł, 1969
H. pseudopaxilli Fernández, Razzhivin, Ortega & Quincosa, 1980
H. pseudorobustus (Steiner, 1914) Golden, 1956
 = H. microlobus Perry in Perry, Darling & Thorne, 1959
 = H. digitiformis Ivanova, 1967 (nouv. syn.: 5.4.3.)
 = H. bradys Thorne & Malek, 1968
 = H. phalerus Anderson, 1974
H. pteracercus Singh, 1971
H. pteracercusoides Fotedar & Kaul, 1985
H. pumilus Perry in Perry, Darling & Thorne, 1959 = Rotylenchus (par Sher, 1961)
H. punicae = H. dihystera (par Siddiqi, 1972)
H. quartus (Andrássy, 1958) Perry in Perry, Darling & Thorne, 1959 = Rotylenchus (par Sher, 1961)
H. regularis Phillips, 1971
H. retusus Siddiqi & Brown, 1964
 = H. impar Prasad, Khan & Chawla, 1965
H. reversus Sultan, 1985
H. reynosus Razzhivin, O'Relly & Perez-Milán, 1973
H. rohtangus Jairajpuri & Baqri, 1973
H. rotundicauda = H. dihystera (par Fortuner, Merny & Roux, 1981)
H. sacchari Razzhivin, O'Relly & Pérez-Milán, 1973
H. sagitovi Fortuner, Merny & Roux, 1981
 (nom. nov. pour H. orientalis Sagitov, Sampedro, Santos & Paneke, 1978, nec. H. orientalis (Siddiqi & Husain, 1964) Geraert, 1976)
H. sandersae Ali & Loof, 1975
H. scoticus Boag & Jairajpuri, 1985
H. serenus Siddiqi, 1963
H. seshadrii Singh & Khera, 1980
H. shakili Sultan, 1981
H. sharafati Mulk & Jairajpuri, 1975
H. sieversii Razzhivin, 1971
H. similis Fernández, Razzhivin, Ortega & Quincosa, 1980
H. solani Rashid, 1972
H. sparsus Fernández, Razzhivin, Ortega & Quincosa, 1980
H. spicaudatus = H. erythrinae (par Sher, 1966)
H. spiraliformis Cojocarú, nom. nudum (par Krall', 1978)

- H. spiralis = H. dihystra (par Sher, 1961)
H. spiralis = H. dihystra (par Sher, 1961)
H. spitsbergensis Loof, 1971
H. steineri Fotedar & Mahajan, 1974
H. steueri (Stefański, 1916) Sher, 1961 = Rotylenchus (par Sher, 1965).
 Suppression du nom proposée par Sher, 1965. Proposition rejetée
 (Melville & China, 1969).
H. stylocercus Siddiqi & Pinochet, 1979
H. subtropicalis Fernández, Razzhivin, Ortega & Quincosa, 1980
H. talonus Siddiqi, 1972
H. tangericus Sultan, 1981
H. teleductus = H. dihystra (par Fortuner, Merny & Roux, 1981)
H. teres Gaur & Prasad, 1972
 (nom. nov. pour H. thornei Gupta & Chhabra, 1967, nec. H. thornei
 Román, 1965)
 = H. bakeri Gupta & Chhabra, 1975
H. thornei Román, 1965
H. thornei = Voir H. teres (par Gaur & Prasad, 1972)
H. trapezoicaudatus Fotedar & Kaul, 1985
H. trivandranus = H. paracanalisis (par Fortuner, Merny & Roux, 1981)
H. tropicus Román, 1965
H. truncatus Román, 1965
H. tumidicaudatus, Phillips, 1971
H. tunisiensis Siddiqi, 1964
H. unicum Fernández, Razzhivin, Ortega & Quincosa, 1980
H. urobelus Anderson, 1978
H. ussuriensis Eroshenko, 1981
H. valdeclarus (Orton Williams, 1983) n. comb.
 = Rotylenchoides valdeclarus Orton Williams, 1983
H. valecus Sultan, 1981
H. variabilis Phillips, 1971
H. varicaudatus Yuen, 1964
H. varioaudatus (Luc, 1960) Fortuner, 1984
H. ventroprojectus Patil & Khan, 1983
H. verrucosus Fernández, Razzhivin, Ortega & Quincosa, 1980
H. vulgaris Yuen, 1964
H. wajihi Sultan, 1981
H. willmottae Siddiqi, 1972

Annexe 2

DESCRIPTION DES CARACTERES MORPHOMETRIQUES CHEZ LES
POPULATIONS ETUDIEES AU CHAPITRE 2

Pour chaque critère, et dans chaque échantillon étudié, sont indiqués:

Pop: nom de la population, codé d'après les paragraphes 2.4.1. et 2.5.2. Les souches monoparentales des paragraphes 2.1. et 2.2. sont notées Ds1 et Ds2;

n: nombre de spécimens dans l'échantillon;

\bar{x} : moyenne;

e: écart-type;

i: erreur standard de la moyenne.

C.V.: coefficient de variation;

min: valeur individuelle minimum;

max: valeur individuelle maximum.

LON: longueur du corps

Pop	n	\bar{x}	e	i	C.V.	min	max
P	20	763.400	57.872	12.94	0.075	666.0	882.0
Pa	24	775.208	72.568	14.81	0.093	602.0	877.0
Pb	28	738.929	66.742	12.61	0.090	578.0	876.0
Pc	16	715.313	34.817	8.70	0.048	657.0	775.0
Pd	15	685.867	32.401	8.36	0.047	618.0	741.0
Pe	18	704.056	61.963	14.60	0.088	618.0	842.0
Pf	27	687.481	44.979	8.65	0.065	618.0	797.0
Pg	25	730.360	63.967	12.79	0.087	561.0	859.0
Ph	17	652.235	45.298	10.98	0.069	585.0	748.0
Pi	16	702.188	61.817	15.45	0.088	595.0	831.0
Pj	30	698.533	45.452	8.29	0.065	573.0	797.0
Pk	30	660.767	33.821	6.17	0.051	595.0	730.0
Pl	24	748.875	53.386	10.89	0.071	668.0	882.0
M	5	699.200	41.895	18.73	0.059	666.0	772.0
PHA	9	683.667	38.775	12.92	0.056	620.0	745.0
B	14	729.929	41.353	11.05	0.056	657.0	792.0
D	21	684.286	49.458	10.79	0.072	610.0	751.0
F	22	661.045	37.265	7.94	0.056	598.0	730.0
N	21	667.286	31.187	6.80	0.046	628.0	750.0
Da	19	587.842	52.888	12.13	0.089	516.0	718.0
Db	20	644.200	50.151	11.21	0.077	548.0	746.0
Dc	17	611.471	35.967	8.72	0.058	536.0	692.0
Dd	16	694.750	38.546	9.63	0.055	608.0	758.0
De	17	676.235	44.495	10.79	0.065	600.0	765.0
Df	19	624.368	31.929	7.32	0.051	569.0	669.0
Dg	17	675.588	48.296	11.71	0.071	584.0	737.0
Dh	18	597.778	36.396	8.57	0.060	544.0	678.0
Di	16	586.000	33.902	8.47	0.057	534.0	638.0
Dj	16	695.875	48.329	12.08	0.069	618.0	762.0
Dk	15	663.267	43.675	11.27	0.065	556.0	728.0
Ds1	42	671.262	24.950	3.84	0.037	623.0	751.0
Ds2	20	672.350	21.310	4.76	0.031	636.0	715.0
Dha	20	627.250	48.464	10.83	0.077	524.0	708.0
Dhb	20	685.550	38.930	8.70	0.056	620.0	749.0
Dhc	20	609.900	41.588	9.29	0.068	531.0	675.0
Dhd	20	682.050	49.068	10.97	0.071	577.0	797.0
Dhe	20	734.650	48.692	10.88	0.066	644.0	811.0
Dhf	20	747.650	64.448	14.41	0.086	635.0	845.0
Dhg	20	649.300	43.927	9.82	0.067	569.0	748.0
Dhh	20	613.850	45.419	10.15	0.073	529.0	689.0
Dhi	20	624.850	49.715	11.11	0.079	504.0	683.0
Dhj	20	640.200	33.075	7.39	0.051	588.0	715.0

DTV: distance extrémité antérieure - vulve

Pop	n	\bar{x}	e	i	C.V.	min	max
P	20	470.050	31.480	7.03	0.066	409.0	531.0
Pa	24	472.375	37.118	7.57	0.078	392.0	538.0
Pb	28	452.000	33.104	6.25	0.073	376.0	522.0
Pe	16	435.188	19.326	4.83	0.044	404.0	472.0
Pd	15	419.067	25.880	6.68	0.061	371.0	483.0
Pe	18	442.111	38.076	8.97	0.086	382.0	494.0
Pf	27	415.296	24.070	4.63	0.057	376.0	483.0
Pg	25	440.160	33.045	6.60	0.075	350.0	494.0
Ph	17	397.765	25.878	6.27	0.065	362.0	444.0
Pi	16	428.125	36.449	9.11	0.085	371.0	494.0
Pj	30	442.233	24.314	4.43	0.054	371.0	493.0
Pk	30	410.900	19.928	3.63	0.048	382.0	449.0
Pl	24	459.167	26.148	5.33	0.056	410.0	511.0
M	5	416.800	22.320	9.98	0.053	397.0	455.0
PHA	9	410.667	22.489	7.49	0.054	375.0	443.0
B	14	430.714	19.313	5.16	0.044	393.0	455.0
D	21	437.286	30.668	6.69	0.070	391.0	477.0
F	22	424.273	22.647	4.82	0.053	386.0	465.0
N	21	419.333	16.463	3.59	0.039	398.0	453.0
Da	19	370.895	33.401	7.66	0.090	325.0	442.0
Db	20	411.100	29.611	6.62	0.072	348.0	476.0
De	17	391.000	21.977	5.33	0.056	341.0	428.0
Dd	16	440.812	24.967	6.24	0.056	388.0	484.0
De	17	431.941	30.681	7.44	0.071	378.0	496.0
Df	19	401.684	20.191	4.63	0.050	372.0	433.0
Dg	17	427.882	26.559	6.44	0.062	374.0	461.0
Dh	18	382.111	25.991	6.12	0.068	338.0	432.0
Di	16	374.000	22.103	5.52	0.059	340.0	408.0
Dj	16	433.875	22.396	5.59	0.051	400.0	462.0
Dk	15	414.000	24.980	6.44	0.060	366.0	454.0
Ds1	42	416.762	16.097	2.48	0.038	389.0	461.0
Ds2	20	420.000	13.278	2.96	0.031	396.0	439.0
Dha	20	406.350	24.750	5.53	0.060	356.0	445.0
Dhb	20	431.000	20.673	4.62	0.047	396.0	464.0
Dhc	20	389.350	24.862	5.55	0.063	347.0	431.0
Dhd	20	433.100	29.476	6.59	0.068	372.0	495.0
Dhe	20	465.500	32.320	7.22	0.069	417.0	528.0
Dhf	20	472.300	39.553	8.84	0.083	401.0	524.0
Dhg	20	410.300	24.577	5.49	0.059	361.0	456.0
Dhh	20	393.000	25.474	5.69	0.064	347.0	439.0
Dhi	20	395.400	28.644	6.40	0.072	338.0	429.0
Dhj	20	408.400	19.129	4.27	0.046	383.0	455.0

STY: longueur du stylet

Pop	n	\bar{x}	e	i	C.V.	min	max
P	20	27.100	0.620	0.138	0.0228	26.00	28.50
Pa	24	27.229	0.834	0.170	0.0306	26.00	28.50
Pb	28	26.982	0.948	0.179	0.0351	24.00	29.00
Pc	16	27.281	0.894	0.223	0.0327	26.00	29.50
Pd	15	25.333	0.859	0.221	0.0339	24.00	27.50
Pe	18	26.833	1.455	0.343	0.0542	24.50	28.50
Pf	27	26.241	0.561	0.108	0.0213	25.00	27.00
Pg	25	27.680	0.815	0.163	0.0294	26.50	30.00
Ph	17	26.971	0.624	0.151	0.0231	26.00	28.00
Pi	16	26.500	1.125	0.281	0.0424	24.50	28.00
Pj	30	26.850	0.658	0.120	0.0245	25.50	28.50
Pk	30	26.833	0.514	0.093	0.0191	25.00	27.50
Pl	24	27.583	1.070	0.218	0.0387	24.50	30.00
M	5	26.900	0.742	0.331	0.0275	26.00	28.00
PHA	9	27.056	0.808	0.269	0.0298	25.50	28.00
B	14	26.393	0.813	0.217	0.0308	25.00	27.50
D	21	26.000	0.837	0.182	0.0321	24.50	27.50
F	22	26.886	1.046	0.223	0.0389	24.00	28.50
N	21	26.000	0.742	0.161	0.0285	25.00	27.50
Da	19	24.158	0.958	0.219	0.0396	22.50	25.50
Db	20	24.900	0.681	0.152	0.0273	24.00	26.50
De	17	23.912	0.905	0.219	0.0378	23.00	26.00
Dd	16	25.688	0.403	0.100	0.0156	25.00	26.50
De	17	24.882	0.781	0.189	0.0314	23.00	26.00
Df	19	24.184	0.606	0.139	0.0250	23.50	25.50
Dg	17	24.882	0.876	0.212	0.0351	23.50	26.50
Dh	18	24.833	0.767	0.180	0.0308	23.00	26.00
Di	16	24.656	0.790	0.197	0.0320	23.50	26.00
Dj	16	25.000	0.753	0.188	0.0301	24.00	26.50
Dk	15	24.633	0.972	0.251	0.0394	23.00	26.00
Ds1	42	24.476	0.412	0.063	0.0168	23.50	25.00
Ds2	20	24.400	0.503	0.112	0.0206	23.50	25.50
Dha	20	24.200	0.340	0.076	0.0140	23.50	25.00
Dhb	20	25.350	0.462	0.103	0.0182	24.50	26.50
Dhc	20	24.300	0.410	0.091	0.0168	24.00	25.50
Dhd	20	25.275	0.550	0.122	0.0217	24.50	26.00
Dhe	20	25.600	0.995	0.222	0.0388	24.00	28.00
Dhf	20	26.050	0.916	0.204	0.0351	24.50	27.50
Dhg	20	24.600	0.528	0.118	0.0214	23.50	26.00
Dhh	20	24.625	0.582	0.130	0.0236	24.00	26.00
Dhi	20	24.225	0.444	0.099	0.0183	23.50	25.00
Dhj	20	25.200	0.523	0.117	0.0207	24.50	26.50

STA: longueur du cône du stylet

Pop	n	\bar{x}	e	i	C.V.	min	max
P	20	12.650	0.516	0.115	0.0407	12.00	13.50
Pa	24	13.125	0.516	0.105	0.0393	12.00	14.00
Pb	28	12.911	0.562	0.106	0.0435	12.00	14.00
Pc	16	13.000	0.516	0.129	0.0397	12.00	14.00
Pd	15	12.467	0.694	0.179	0.0556	11.50	14.50
Pe	18	12.917	0.691	0.162	0.0535	11.50	14.00
Pf	27	12.574	0.432	0.083	0.0343	11.50	13.00
Pg	25	13.000	0.540	0.108	0.0415	12.00	14.00
Ph	17	12.941	0.391	0.094	0.0301	12.00	13.50
Pi	16	12.250	0.730	0.182	0.0596	11.00	13.50
Pj	30	12.500	0.371	0.067	0.0297	12.00	13.00
Pk	30	13.300	0.385	0.070	0.0289	12.50	14.00
Pl	24	13.229	0.752	0.153	0.0568	12.00	16.00
M	5	12.700	0.274	0.122	0.0215	12.50	13.00
PHA	9	13.389	0.417	0.138	0.0311	12.50	14.00
B	14	12.750	0.727	0.194	0.0570	11.00	14.00
D	21	12.429	0.482	0.105	0.0387	11.50	13.50
F	22	11.750	0.668	0.142	0.0568	11.00	13.50
N	21	12.762	0.562	0.122	0.0440	12.00	14.00
Da	19	11.526	0.735	0.168	0.0638	10.50	13.00
Db	20	12.175	0.406	0.090	0.0333	11.50	13.00
De	17	10.912	0.476	0.115	0.0435	10.00	12.00
Dd	16	10.813	0.310	0.077	0.0286	10.50	11.50
De	17	10.912	0.507	0.123	0.0464	10.00	11.50
Df	19	10.789	0.419	0.096	0.0388	10.00	12.00
Dg	17	10.941	0.391	0.094	0.0357	10.00	11.50
Dh	18	10.944	0.482	0.113	0.0440	9.50	11.50
Di	16	10.719	0.547	0.136	0.0510	9.50	11.50
Dj	16	12.094	0.375	0.093	0.0310	11.50	13.00
Dk	15	11.567	0.651	0.168	0.0562	10.00	12.50
Ds1	42	10.167	0.325	0.050	0.0319	9.50	10.50
Ds2	20	10.250	0.414	0.092	0.0403	9.50	11.50
Dha	20	11.975	0.380	0.084	0.0317	11.50	12.50
Dhb	20	12.225	0.255	0.057	0.0208	12.00	12.50
Dhc	20	12.075	0.335	0.075	0.0277	11.50	12.50
Dhd	20	12.125	0.425	0.095	0.0350	11.00	12.50
Dhe	20	12.225	0.343	0.076	0.0280	11.50	12.50
Dhf	20	12.100	0.447	0.100	0.0369	11.50	13.00
Dhg	20	12.000	0.324	0.072	0.0270	11.50	12.50
Dhh	20	11.950	0.394	0.088	0.0329	11.50	12.50
Dhi	20	11.650	0.401	0.089	0.0343	11.00	12.50
Dhj	20	12.350	0.328	0.073	0.0266	12.00	13.00

DGO: distance extrémité ant- débouché glande oesophagienne

Pop	n	\bar{x}	e	i	C.V.	min	max
P	20	8.800	1.056	0.236	0.1200	7.00	11.00
Pa	24	9.333	0.761	0.155	0.0815	8.00	11.00
Pb	28	8.786	0.957	0.180	0.1089	7.00	11.00
Pc	16	10.188	1.223	0.305	0.1200	9.00	14.00
Pd	15	11.000	1.558	0.402	0.1416	8.00	15.00
Pe	18	12.667	1.782	0.420	0.1407	10.00	16.00
Pf	27	10.963	1.160	0.223	0.1057	8.00	13.00
Pg	25	10.640	1.075	0.215	0.1010	9.00	14.00
Ph	17	12.118	0.781	0.189	0.0644	11.00	13.00
Pi	16	10.938	0.998	0.249	0.0912	9.00	12.00
Pj	30	12.533	1.525	0.278	0.1217	8.00	15.00
Pk	30	11.667	1.155	0.210	0.0989	8.00	14.00
Pl	24	10.375	1.408	0.287	0.1357	9.00	14.00
M	5	8.400	1.949	0.871	0.2320	5.00	10.00
PHA	9	10.444	0.726	0.242	0.0695	9.00	11.00
B	14	10.071	1.328	0.354	0.1318	8.00	12.00
D	11	11.909	0.944	0.284	0.0792	11.00	14.00
F	22	12.091	1.477	0.314	0.1221	9.00	15.00
N	21	11.190	1.030	0.224	0.0920	9.00	13.00
Da	19	9.684	1.376	0.315	0.1421	8.00	12.00
Db	20	10.400	1.095	0.244	0.1053	9.00	13.00
Dc	17	9.176	1.510	0.366	0.1645	7.00	12.00
Dd	16	11.687	0.873	0.218	0.0747	10.00	13.00
De	17	11.941	0.827	0.200	0.0692	11.00	13.00
Df	19	10.684	0.582	0.133	0.0545	10.00	12.00
Dg	17	10.529	0.800	0.194	0.0759	9.00	12.00
Dh	18	11.278	1.274	0.300	0.1130	10.00	13.00
Di	16	9.375	0.885	0.221	0.0944	8.00	11.00
Dj	16	11.813	1.047	0.261	0.0886	10.00	13.00
Dk	15	11.067	0.961	0.248	0.0868	9.00	13.00
Ds1	42	9.405	1.449	0.223	0.1541	6.00	12.00
Ds2	20	9.100	1.210	0.270	0.1329	7.00	12.00
Dha	20	10.950	0.999	0.223	0.0912	9.00	12.00
Dhb	20	11.950	0.945	0.211	0.0790	10.00	14.00
Dhc	20	10.950	1.146	0.256	0.1046	9.00	13.00
Dhd	20	12.300	1.455	0.325	0.1182	9.00	16.00
Dhe	20	13.550	1.731	0.387	0.1277	11.00	16.00
Dhf	20	14.500	2.417	0.540	0.1666	10.00	18.00
Dhg	20	10.950	1.234	0.276	0.1127	9.00	13.00
Dhh	20	10.800	1.105	0.247	0.1023	9.00	12.00
Dhi	20	10.950	1.191	0.266	0.1087	9.00	13.00
Dhj	20	12.150	0.933	0.208	0.0768	10.00	14.00

OES: longueur de l'oesophage

Pop	n	\bar{x}	e	i	C.V.	min	max
P	20	116.150	6.368	1.42	0.054	100.0	128.0
Pa	24	117.042	5.095	1.03	0.043	106.0	126.0
Pb	28	114.786	4.392	0.82	0.038	107.0	124.0
Pc	16	112.063	3.605	0.90	0.032	107.0	119.0
Pd	15	109.000	4.309	1.11	0.039	102.0	116.0
Pe	18	127.056	10.056	2.37	0.079	104.0	144.0
Pf	27	107.519	4.544	0.87	0.042	95.0	115.0
Pg	25	111.560	5.523	1.10	0.049	101.0	122.0
Ph	17	110.118	3.638	0.88	0.033	104.0	114.0
Pi	16	125.375	9.722	2.43	0.077	107.0	141.0
Pj	30	125.600	5.117	0.93	0.040	114.0	135.0
Pk	30	117.733	5.407	0.98	0.045	106.0	132.0
Pl	24	126.583	5.038	1.02	0.039	117.0	140.0
M	5	101.800	7.596	3.39	0.074	89.0	109.0
PHA	9	118.222	5.652	1.88	0.047	109.0	125.0
B	14	113.500	5.259	1.40	0.046	103.0	123.0
D	6	120.833	7.414	3.02	0.061	113.0	130.0
F	22	113.727	4.978	1.06	0.043	101.0	125.0
N	21	118.667	5.471	1.19	0.046	110.0	131.0
Da	19	105.158	7.544	1.73	0.071	95.0	124.0
Db	20	105.900	4.941	1.10	0.046	97.0	117.0
Dc	17	108.412	5.245	1.27	0.048	97.0	119.0
Dd	16	120.250	4.450	1.11	0.037	114.0	130.0
De	17	117.353	3.372	0.81	0.028	112.0	122.0
Df	19	109.895	4.383	1.00	0.039	103.0	120.0
Dg	17	113.235	6.200	1.50	0.054	106.0	130.0
Dh	18	111.778	5.683	1.33	0.050	103.0	121.0
Di	16	107.438	5.304	1.32	0.049	98.0	120.0
Dj	16	118.188	5.154	1.28	0.043	111.0	128.0
Dk	15	108.267	6.881	1.77	0.063	100.0	126.0
Ds1	42	111.333	4.165	0.64	0.037	103.0	122.0
Ds2	20	110.000	5.525	1.23	0.050	100.0	119.0
Dha	20	113.050	3.486	0.77	0.030	105.0	120.0
Dhb	20	115.750	4.678	1.04	0.040	109.0	127.0
Dhc	20	109.050	4.071	0.91	0.037	101.0	115.0
Dhd	20	113.500	4.072	0.91	0.035	106.0	122.0
Dhe	20	121.600	6.419	1.43	0.052	105.0	130.0
Dhf	20	120.100	6.373	1.42	0.053	109.0	132.0
Dhg	20	111.550	4.006	0.89	0.035	104.0	118.0
Dhh	20	112.200	4.764	1.06	0.042	106.0	127.0
Dhi	20	110.450	3.379	0.75	0.030	103.0	116.0
Dhj	20	113.250	4.025	0.89	0.035	106.0	120.0

GLD: distance extrémité antérieure - glandes oesophagiennes

Pop	n	\bar{x}	e	i	C.V.	min	max
P	20	142.250	8.503	1.90	0.059	118.0	154.0
Pa	24	146.333	6.939	1.41	0.047	130.0	155.0
Pb	28	144.643	6.208	1.17	0.042	135.0	158.0
Pc	16	144.438	4.258	1.06	0.029	140.0	155.0
Pd	15	135.667	6.758	1.74	0.049	126.0	148.0
Pe	18	155.389	8.226	1.93	0.052	142.0	170.0
Pf	27	137.852	5.849	1.12	0.042	126.0	149.0
Pg	25	141.080	6.422	1.28	0.045	129.0	160.0
Ph	17	138.176	4.586	1.11	0.033	130.0	143.0
Pi	16	164.750	8.978	2.24	0.054	149.0	179.0
Pj	30	157.867	6.972	1.27	0.044	143.0	170.0
Pk	30	149.167	6.924	1.26	0.046	130.0	165.0
Pl	24	156.333	5.851	1.19	0.037	145.0	175.0
M	5	135.400	8.620	3.85	0.063	125.0	149.0
PHA	9	151.778	7.661	2.55	0.050	135.0	161.0
B	14	141.929	6.108	1.63	0.043	129.0	151.0
D	14	142.143	9.063	2.42	0.063	127.0	155.0
F	22	141.955	7.556	1.61	0.053	130.0	159.0
N	21	143.762	6.363	1.38	0.044	130.0	157.0
Da	19	131.421	8.078	1.85	0.061	120.0	149.0
Db	20	133.050	5.010	1.12	0.037	123.0	148.0
Dc	17	132.294	7.597	1.84	0.057	110.0	145.0
Dd	16	147.500	7.589	1.89	0.051	137.0	163.0
De	17	146.529	3.923	0.95	0.026	140.0	154.0
Df	19	136.842	5.124	1.17	0.037	128.0	149.0
Dg	17	140.706	8.630	2.09	0.061	124.0	157.0
Dh	18	134.167	7.422	1.74	0.055	123.0	151.0
Di	16	130.563	5.645	1.41	0.043	118.0	141.0
Dj	16	144.000	7.763	1.94	0.053	134.0	158.0
Dk	15	139.000	8.544	2.20	0.061	126.0	154.0
Ds1	42	128.929	7.527	1.16	0.058	110.0	147.0
Ds2	20	129.900	7.391	1.65	0.056	110.0	139.0
Dha	20	138.500	4.199	0.93	0.030	133.0	147.0
Dhb	20	139.900	6.078	1.35	0.043	133.0	157.0
Dhc	20	133.700	5.507	1.23	0.041	122.0	142.0
Dhd	20	136.550	4.774	1.06	0.034	129.0	145.0
Dhe	20	146.500	4.752	1.06	0.032	134.0	153.0
Dhf	20	142.100	6.528	1.45	0.045	131.0	155.0
Dhg	20	134.250	4.844	1.08	0.036	127.0	142.0
Dhh	20	134.350	4.591	1.02	0.034	127.0	145.0
Dhi	20	133.250	4.089	0.91	0.030	125.0	142.0
Dhj	20	138.100	6.357	1.42	0.046	123.0	149.0

PEX: distance extrémité antérieure - pore excréteur

Pop	n	\bar{x}	e	i	C.V.	min	max
P	20	114.100	4.529	1.01	0.039	103.0	122.0
Pa	24	114.917	5.755	1.17	0.050	102.0	123.0
Pb	28	110.143	5.387	1.01	0.048	97.0	119.0
Pc	16	112.875	3.344	0.83	0.029	108.0	119.0
Pd	15	110.000	3.723	0.96	0.033	105.0	117.0
Pe	18	120.611	10.112	2.38	0.083	104.0	141.0
Pf	27	111.741	4.621	0.88	0.041	104.0	122.0
Pg	25	105.960	5.668	1.13	0.053	94.0	117.0
Ph	17	110.059	5.728	1.38	0.052	100.0	119.0
Pi	16	116.250	6.728	1.68	0.057	103.0	126.0
Pj	30	115.033	4.422	0.80	0.038	105.0	124.0
Pk	30	100.433	4.272	0.78	0.042	93.0	112.0
Pl	24	119.667	5.490	1.12	0.045	112.0	129.0
M	5	97.800	2.387	1.06	0.024	96.0	102.0
PHA	9	112.222	4.024	1.34	0.035	107.0	120.0
B	14	108.143	5.869	1.56	0.054	101.0	122.0
D	21	113.190	8.920	1.94	0.078	100.0	127.0
F	22	105.045	4.695	1.00	0.044	95.0	116.0
N	21	109.810	6.493	1.41	0.059	92.0	120.0
Da	19	100.316	8.327	1.91	0.083	91.0	117.0
Db	20	102.200	7.179	1.60	0.070	94.0	127.0
Dc	17	99.294	6.283	1.52	0.063	82.0	111.0
Dd	16	108.500	3.899	0.97	0.035	101.0	115.0
De	17	108.706	4.455	1.08	0.040	101.0	116.0
Df	19	103.368	4.245	0.97	0.041	98.0	113.0
Dg	17	105.000	4.243	1.02	0.040	99.0	113.0
Dh	18	103.667	7.046	1.66	0.067	93.0	122.0
Di	16	103.813	4.622	1.15	0.044	95.0	110.0
Dj	16	111.938	3.855	0.96	0.034	105.0	120.0
Dk	15	106.333	5.205	1.34	0.048	98.0	114.0
Ds1	42	104.452	3.775	0.58	0.036	99.0	119.0
Ds2	20	104.000	3.784	0.84	0.036	99.0	113.0
Dha	20	106.200	3.874	0.86	0.036	100.0	115.0
Dhb	20	109.000	3.893	0.87	0.035	103.0	116.0
Dhc	20	104.000	3.699	0.82	0.035	97.0	111.0
Dhd	20	108.500	3.832	0.85	0.035	101.0	115.0
Dhe	20	113.950	5.817	1.30	0.051	103.0	124.0
Dhf	20	114.500	6.740	1.50	0.058	103.0	129.0
Dhg	20	107.200	4.275	0.95	0.039	100.0	115.0
Dhh	20	102.800	4.432	0.99	0.043	94.0	109.0
Dhi	20	105.100	3.611	0.80	0.034	97.0	110.0
Dhj	20	105.400	3.747	0.83	0.035	98.0	112.0

DVU: diamètre maximum du corps

Pop	n	\bar{x}	e	i	C.V.	min	max
P	20	27.750	3.806	0.851	0.1371	23.00	35.00
Pa	24	25.521	1.844	0.376	0.0722	21.50	28.00
Pb	28	26.304	1.583	0.299	0.0601	23.00	29.00
Pc	16	25.906	1.268	0.316	0.0489	23.00	28.00
Pd	15	28.433	1.907	0.492	0.0670	25.50	32.00
Pe	18	23.250	1.919	0.452	0.0825	20.00	28.00
Pf	27	27.037	2.148	0.413	0.0794	23.00	31.50
Pg	25	29.800	2.708	0.541	0.0908	26.00	36.00
Ph	17	25.647	1.712	0.415	0.0667	22.00	28.50
Pi	16	27.688	2.330	0.582	0.0841	24.00	32.00
Pj	30	22.333	1.213	0.221	0.0543	19.00	24.50
Pk	30	23.600	1.361	0.248	0.0576	21.00	26.00
Pl	24	25.771	1.719	0.351	0.0667	23.00	28.50
M	5	24.500	1.225	0.547	0.0499	23.00	26.00
PHA	9	25.167	1.521	0.506	0.0604	22.00	27.00
B	14	27.536	2.291	0.612	0.0832	24.00	32.00
D	21	24.548	2.846	0.621	0.1159	21.00	32.00
F	22	27.886	4.517	0.963	0.1619	17.50	34.00
N	21	23.357	2.665	0.581	0.1141	19.00	30.50
Da	19	21.053	1.747	0.400	0.0829	18.00	25.00
Db	20	27.350	5.304	1.186	0.1939	20.00	38.00
Dc	17	22.824	2.091	0.507	0.0916	19.00	26.50
Dd	16	25.531	3.096	0.773	0.1212	22.00	31.00
De	17	24.176	2.257	0.547	0.0933	21.00	27.50
Df	19	23.000	1.202	0.275	0.0522	20.00	25.00
Dg	17	24.706	2.664	0.646	0.1078	19.00	28.00
Dh	18	23.194	1.573	0.370	0.0678	18.50	25.00
Di	16	22.156	1.661	0.415	0.0749	20.00	25.50
Dj	16	27.687	3.381	0.845	0.1221	21.50	37.00
Dk	15	25.233	1.699	0.438	0.0673	23.00	29.50
Ds1	42	23.464	1.050	0.162	0.0447	21.00	25.50
Ds2	20	24.375	1.037	0.231	0.0425	22.50	26.50
Dha	20	23.750	1.846	0.412	0.0777	19.00	26.00
Dhb	20	25.100	1.501	0.335	0.0598	23.00	28.00
Dhc	20	22.975	2.023	0.452	0.0880	20.00	26.50
Dhd	20	24.800	2.227	0.497	0.0897	21.50	30.50
Dhe	20	26.375	2.096	0.468	0.0794	22.50	31.00
Dhf	20	25.200	1.534	0.343	0.0608	22.50	27.50
Dhg	20	24.125	2.224	0.497	0.0921	20.00	28.00
Dhh	20	23.200	1.983	0.443	0.0854	20.50	27.00
Dhi	20	23.150	1.829	0.408	0.0790	19.00	26.50
Dhj	20	23.875	1.529	0.342	0.0640	21.50	26.50

QUE: longueur de la queue

Pop	n	\bar{x}	e	i	C.V.	min	max
P	20	15.925	1.696	0.379	0.1064	13.00	19.50
Pa	24	18.833	1.998	0.407	0.1061	15.50	23.00
Pb	28	17.036	1.305	0.246	0.0765	15.00	19.00
Pc	16	15.844	2.286	0.571	0.1442	10.00	19.00
Pd	15	17.533	2.310	0.596	0.1317	13.50	22.00
Pe	18	16.583	2.680	0.631	0.1616	13.00	21.00
Pf	27	17.907	1.792	0.344	0.1000	15.50	22.00
Pg	25	17.720	2.072	0.414	0.1169	13.50	22.00
Ph	17	18.029	1.653	0.401	0.0917	15.00	21.00
Pi	16	17.813	3.098	0.774	0.1739	12.50	26.00
Pj	30	19.800	1.477	0.269	0.0746	16.50	23.00
Pk	30	19.117	1.541	0.281	0.0806	16.00	22.50
Pl	24	18.875	1.878	0.383	0.0995	14.00	23.00
M	5	16.600	2.074	0.927	0.1249	15.00	20.00
PHA	9	18.556	1.685	0.561	0.0908	16.00	21.00
B	14	19.643	2.605	0.696	0.1326	16.00	25.00
D	21	17.143	1.534	0.334	0.0894	14.00	19.00
F	22	19.091	1.616	0.344	0.0846	17.00	23.00
N	21	17.810	1.743	0.380	0.0978	12.50	21.00
Da	19	13.026	2.389	0.548	0.1834	9.00	17.00
Db	20	13.200	1.281	0.286	0.0970	10.00	16.00
De	17	13.794	1.381	0.335	0.1001	12.00	16.50
Dd	16	17.281	2.025	0.506	0.1171	13.50	21.50
De	17	17.235	1.751	0.424	0.1016	14.00	21.00
Df	19	15.184	1.734	0.397	0.1141	10.50	17.50
Dg	17	16.588	1.661	0.402	0.1001	13.00	18.50
Dh	18	15.583	2.053	0.483	0.1317	12.50	19.00
Di	16	16.469	1.737	0.434	0.1054	13.50	19.50
Dj	16	15.281	1.844	0.460	0.1206	12.50	19.00
Dk	15	17.600	1.628	0.420	0.0924	15.00	21.00
Ds1	42	20.964	2.013	0.310	0.0960	17.50	26.50
Ds2	20	20.550	1.746	0.390	0.0849	16.00	23.00
Dha	20	14.800	1.584	0.354	0.1070	12.50	18.50
Dhb	20	15.575	1.350	0.301	0.0866	13.00	17.50
Dhc	20	14.500	1.376	0.307	0.0949	12.50	17.50
Dhd	20	15.500	1.478	0.330	0.0953	13.00	19.00
Dhe	20	17.000	1.828	0.408	0.1075	13.50	20.00
Dhf	20	17.550	1.580	0.353	0.0900	14.50	20.50
Dhg	20	15.225	1.045	0.233	0.0686	13.00	17.00
Dhh	20	15.050	1.385	0.309	0.0920	12.00	18.00
Dhi	20	14.975	1.642	0.367	0.1096	13.00	18.00
Dhj	20	14.675	1.301	0.290	0.0886	12.50	17.00

DAN: diamètre de la queue (au niveau de l'anus)

Pop	n	\bar{x}	e	i	C.V.	min	max
P	20	15.550	1.761	0.393	0.1132	12.00	19.00
Pa	24	16.146	1.379	0.281	0.0854	13.00	19.00
Pb	28	16.071	1.359	0.256	0.0845	13.00	20.50
Pc	16	14.156	1.028	0.257	0.0726	12.50	16.50
Pd	15	14.933	0.961	0.248	0.0643	13.50	16.50
Pe	18	14.333	1.663	0.391	0.1160	11.50	17.00
Pf	27	14.556	0.954	0.183	0.0655	13.00	17.00
Pg	25	14.140	1.680	0.336	0.1188	11.00	17.50
Ph	17	14.559	0.827	0.200	0.0568	13.00	16.00
Pi	16	15.531	1.322	0.330	0.0851	14.00	18.00
Pj	30	13.550	0.932	0.170	0.0687	10.00	15.00
Pk	30	14.617	1.080	0.197	0.0739	12.50	17.00
Pl	24	16.417	1.029	0.210	0.0626	15.00	19.00
M	5	12.700	0.447	0.200	0.0352	12.00	13.00
PHA	9	14.778	0.667	0.222	0.0451	13.50	16.00
B	14	14.857	1.200	0.320	0.0807	13.00	17.00
D	21	14.238	1.056	0.230	0.0741	12.00	17.00
F	22	15.273	1.998	0.426	0.1308	11.50	19.00
N	21	14.357	1.216	0.265	0.0846	12.50	17.00
Da	19	11.816	0.885	0.203	0.0749	11.00	14.00
Db	20	14.025	1.473	0.329	0.1050	11.50	17.50
Dc	17	13.206	1.324	0.321	0.1002	11.00	16.00
Dd	16	14.094	0.664	0.165	0.0471	12.00	15.00
De	17	13.647	1.072	0.260	0.0785	12.00	15.50
Df	19	13.079	0.559	0.128	0.0427	12.00	14.00
Dg	17	13.765	1.077	0.261	0.0782	11.50	16.00
Dh	18	12.861	1.054	0.248	0.0819	11.00	15.00
Di	16	13.375	0.695	0.173	0.0519	12.00	14.50
Dj	16	14.781	1.169	0.292	0.0790	12.00	17.00
Dk	15	14.733	0.842	0.217	0.0571	13.50	16.50
Ds1	42	14.952	0.670	0.103	0.0448	13.50	16.50
Ds2	20	14.925	0.591	0.132	0.0396	14.00	16.00
Dha	20	13.075	0.936	0.209	0.0715	11.00	14.00
Dhb	20	13.925	0.893	0.199	0.0641	12.50	15.50
Dhc	20	12.475	0.617	0.138	0.0494	11.50	13.50
Dhd	20	13.775	1.045	0.233	0.0758	12.00	16.50
Dhe	20	14.325	0.634	0.141	0.0442	13.50	16.00
Dhf	20	14.525	0.966	0.216	0.0665	13.50	17.00
Dhg	20	13.375	0.901	0.201	0.0673	12.00	15.50
Dhh	20	13.000	0.707	0.158	0.0543	12.00	14.00
Dhi	20	13.000	0.946	0.211	0.0727	11.00	14.50
Dhj	20	13.250	0.679	0.151	0.0512	12.00	15.00

TAN: nombre d'anneaux caudaux

Pop	n	\bar{x}	e	i	C.V.	min	max
P	20	9.100	1.165	0.260	0.1280	7.00	11.00
Pa	24	12.125	2.071	0.422	0.1707	7.00	15.00
Pb	28	9.821	1.362	0.257	0.1387	8.00	13.00
Pc	16	7.500	1.366	0.341	0.1821	5.00	9.00
Pd	15	9.867	2.416	0.623	0.2448	5.00	13.00
Pe	18	8.389	2.429	0.572	0.2895	4.00	13.00
Pf	27	9.778	1.553	0.298	0.1587	8.00	14.00
Pg	25	9.360	1.846	0.369	0.1971	5.00	13.00
Ph	17	9.235	1.480	0.359	0.1602	7.00	12.00
Pi	16	10.000	2.191	0.547	0.2190	6.00	13.00
Pj	30	10.367	1.829	0.333	0.1763	6.00	13.00
Pk	30	8.767	1.406	0.256	0.1604	6.00	13.00
Pl	24	10.875	1.296	0.264	0.1191	8.00	14.00
M	5	8.200	1.304	0.583	0.1590	7.00	10.00
PHA	9	11.667	1.658	0.552	0.1421	9.00	14.00
B	14	10.714	1.816	0.485	0.1694	8.00	14.00
D	21	9.190	0.981	0.214	0.1067	7.00	11.00
F	22	10.500	1.144	0.244	0.1089	8.00	12.00
N	21	8.429	1.248	0.272	0.1480	6.00	10.00
Da	19	8.842	1.893	0.434	0.2141	5.00	13.00
Db	20	8.250	1.251	0.279	0.1516	6.00	10.00
De	17	9.471	2.035	0.493	0.2148	7.00	13.00
Dd	16	10.063	1.652	0.413	0.1641	8.00	14.00
De	17	10.471	1.908	0.462	0.1822	7.00	14.00
Df	19	9.895	1.883	0.431	0.1902	7.00	15.00
Dg	17	9.882	1.453	0.352	0.1470	8.00	13.00
Dh	18	8.556	1.294	0.304	0.1511	7.00	11.00
Di	16	9.375	1.544	0.386	0.1646	6.00	12.00
Dj	16	8.750	1.844	0.461	0.2107	6.00	12.00
Dk	15	10.000	1.464	0.378	0.1463	7.00	13.00
Ds1	42	13.500	1.502	0.231	0.1112	10.00	17.00
Ds2	20	12.900	1.447	0.323	0.1122	11.00	16.00
Dha	20	7.850	1.461	0.326	0.1861	5.00	11.00
Dhb	20	7.450	1.317	0.294	0.1767	5.00	9.00
Dhc	20	6.350	1.387	0.310	0.2184	4.00	10.00
Dhd	20	7.600	1.957	0.437	0.2575	5.00	11.00
Dhe	20	8.300	2.003	0.447	0.2412	5.00	13.00
Dhf	20	9.300	2.408	0.538	0.2589	5.00	12.00
Dhg	20	7.200	1.361	0.304	0.1890	5.00	10.00
Dhh	20	8.050	1.761	0.393	0.2188	6.00	12.00
Dhi	20	6.800	1.609	0.359	0.2366	4.00	11.00
Dhj	20	6.200	0.894	0.200	0.1442	5.00	8.00

PHAS: position des phasmides (niveau de l'anus = 20)

Pop	n	\bar{x}	e	i	C.V.	min	max
P	20	27.800	1.881	0.420	0.0676	23.00	31.00
Pa	24	27.125	2.626	0.536	0.0968	22.00	33.00
Pb	28	26.857	1.557	0.294	0.0579	24.00	30.00
Pc	16	26.000	1.932	0.483	0.0743	23.00	30.00
Pd	15	23.333	1.988	0.513	0.0852	19.00	27.00
Pe	18	27.833	2.956	0.696	0.1061	23.00	34.00
Pf	27	23.519	1.369	0.263	0.0582	21.00	26.00
Pg	25	23.840	2.561	0.512	0.1074	19.00	29.00
Ph	17	22.118	1.269	0.307	0.0573	20.00	24.00
Pi	16	23.813	2.639	0.659	0.1108	19.00	27.00
Pj	30	26.900	1.788	0.326	0.0664	24.00	29.00
Pk	30	25.400	2.328	0.425	0.0916	22.00	32.00
Pl	24	28.292	2.678	0.546	0.0946	23.00	32.00
M	3	24.200	1.924	0.860	0.0794	22.00	27.00
PHA	9	23.889	1.269	0.423	0.0531	21.00	25.00
B	14	24.357	1.865	0.498	0.0765	21.00	27.00
D	21	29.000	1.844	0.402	0.0635	25.00	33.00
F	22	26.136	1.424	0.303	0.0544	24.00	28.00
N	21	26.905	1.841	0.401	0.0684	24.00	30.00
Da	19	26.842	1.864	0.427	0.0694	24.00	31.00
Db	20	25.150	3.216	0.719	0.1278	20.00	29.00
Dc	17	24.765	2.078	0.503	0.0838	21.00	29.00
Dd	16	25.813	1.642	0.410	0.0636	23.00	28.00
De	17	26.118	1.833	0.444	0.0701	24.00	29.00
Df	19	26.158	2.651	0.608	0.1013	20.00	29.00
Dg	17	25.941	2.358	0.571	0.0908	22.00	31.00
Dh	18	25.444	1.822	0.429	0.0716	23.00	30.00
Di	16	25.500	2.477	0.619	0.0971	22.00	31.00
Dj	16	33.000	4.803	1.200	0.1455	27.00	39.00
Dk	15	26.000	1.363	0.351	0.0524	23.00	28.00
Ds1	42	22.857	1.958	0.302	0.0856	17.00	26.00
Ds2	20	23.700	1.949	0.435	0.0822	20.00	28.00
Dha	20	27.250	1.209	0.270	0.0443	24.00	29.00
Dhb	20	27.850	1.927	0.430	0.0691	25.00	34.00
Dhc	20	27.300	1.418	0.317	0.0519	25.00	30.00
Dhd	20	27.550	1.395	0.311	0.0506	25.00	30.00
Dhe	20	27.550	1.317	0.294	0.0478	24.00	30.00
Dhf	20	27.200	1.735	0.388	0.0637	25.00	31.00
Dhg	20	28.000	1.257	0.281	0.0448	26.00	31.00
Dhh	20	26.750	1.333	0.298	0.0498	24.00	30.00
Dhi	20	27.250	1.517	0.339	0.0556	24.00	30.00
Dhj	20	27.700	1.218	0.272	0.0439	25.00	30.00

HAB: habitus

Pop	n	\bar{x}	e	i	C.V.	min	max
P	20	681.100	74.481	16.65	0.109	570.0	810.0
M	5	530.000	35.355	15.81	0.066	480.0	570.0
PHA	9	473.333	61.441	20.48	0.129	360.0	570.0
B	14	575.000	110.853	29.62	0.192	400.0	730.0
D	21	617.381	94.811	20.68	0.153	480.0	800.0
F	22	648.636	115.771	24.68	0.178	450.0	930.0
N	21	961.429	153.111	33.41	0.159	540.0	1200.0
Ds1	42	532.381	56.861	8.77	0.106	420.0	630.0
Ds2	20	527.000	64.571	14.43	0.122	420.0	630.0
Dha	20	617.500	55.619	12.43	0.090	540.0	750.0
Dhb	20	604.500	50.833	11.36	0.084	480.0	690.0
Dhc	20	603.500	52.040	11.63	0.086	540.0	750.0
Dhd	20	631.500	56.314	12.59	0.089	510.0	720.0
Dhe	20	702.000	89.419	19.99	0.127	510.0	930.0
Dhf	20	653.500	102.046	22.81	0.156	420.0	780.0
Dhg	20	612.000	64.122	14.33	0.104	510.0	720.0
Dhh	20	624.000	63.528	14.20	0.101	540.0	810.0
Dhi	20	568.500	68.462	15.30	0.120	480.0	690.0
Dhj	20	600.000	70.188	15.69	0.116	450.0	720.0

Annexe 3

MATRICES DES COVARIANCES POUR LES ANALYSES
DISCRIMINANTES DU CHAPITRE 2

- Paragraphe 2.4.4. : analyse de l'influence de la nature de l'hôte.
- Paragraphe 2.5.4. : comparaison H. dihytera, H. flatus et H. nannus.
- Paragraphe 2.5.5. : comparaison H. pseudorobustus, H. microlobus, H. bradys et H. phalerus.
- Paragraphe 2.5.6.1. : comparaison H. dihytera et aff. et H. pseudorobustus et aff.

Critères:

- LON: longueur du corps.
- DTV: distance extrémité antérieure-vulve.
- STY: longueur du stylet.
- STA: longueur du cône.
- DGO: distance débouché glande dorsale - stylet.
- OES: longueur de l'oesophage.
- GLD: longueur de l'oesophage y compris les glandes.
- PEX: distance extrémité antérieure-pore excréteur.
- DVU: diamètre du corps.
- QUE: longueur de la queue.
- DAN: diamètre de la queue (au niveau de l'anus).
- TAN: nombre d'anneaux caudaux.
- PHAS: position des phasmides.
- PRO: longueur du procès terminal.
- HAB: habitus.
- OVA: branche génitale antérieure.
- OVP: branche génitale postérieure.

Analyse de l'influence de la nature de l'hôte.

	LON	DTV	STY	STA	DGO	OES	GLD	PEX	DVU	QUE	DAN	TAN	PHAS	PRO	HAB
LON	2208,38														
DTV	1228,20	757,52													
STY	14,21	8,93	0,37												
STA	1,22	0,47	0,04	0,13											
DGO	29,94	18,46	0,37	0,01	1,91										
OES	114,84	71,64	1,32	0,23	3,78	21,53									
GLD	126,39	74,56	0,91	0,39	3,52	18,52	27,45								
PEX	168,21	100,04	1,46	0,07	3,57	14,46	14,69	20,27							
DVU	59,20	32,49	0,25	0,06	0,67	2,23	3,31	4,05	3,60						
QUE	40,97	21,64	0,33	-0,3	0,55	2,18	1,67	3,20	0,73	2,16					
DAN	27,16	14,98	0,11	0,01	0,31	1,02	1,43	1,84	0,98	0,56	0,71				
TAN	33,95	20,63	0,43	-0,09	1,05	2,91	1,92	3,56	0,32	1,49	0,28	2,77			
PHAS	3,89	3,15	0,08	-0,00	0,12	0,37	0,37	0,19	-0,01	-0,31	-0,13	-0,16	2,10		
PRO	7,92	5,49	0,16	-0,04	0,36	0,47	-0,01	0,75	0,07	0,43	0,02	0,42	0,09	0,56	
HAB	478,96	221,41	-0,73	-0,33	15,40	13,42	5,90	51,33	-2,10	2,58	7,91	7,25	0,42	-1,06	4772,69

Comparaison H. dihystra, H. flatus et H. nannus.

	LON	DTV	STY	STA	PEX	DVU	QUE	DAN	TAN	PHAS	PRO	HAB	OVA	OVP
LON	1598,97													
DTV	901,26	573,79												
STY	12,10	8,59	0,78											
STA	6,95	4,41	0,34	0,33										
PEX	154,06	105,52	2,66	1,55	47,49									
DVU	31,07	19,26	0,12	0,28	4,08	12,00								
QUE	19,46	6,46	0,29	0,12	-0,44	-0,29	2,66							
DAN	23,32	12,49	0,26	0,17	1,38	3,29	0,83	2,22						
TAN	-7,47	-6,69	0,02	0,01	-1,99	-1,42	0,69	-0,23	1,27					
PHAS	7,40	5,58	0,21	0,09	2,66	0,23	-0,42	-0,22	-0,15	2,92				
PRO	1,18	0,46	0,07	-0,03	-0,05	-0,60	0,26	-0,20	0,04	0,36	0,76			
HAB	808,58	257,27	10,47	0,13	146,10	-147,44	46,37	-54,17	6,27	25,03	15,14	15247,49		
OVA	436,631	196,75	-2,57	1,05	-25,09	15,34	0,12	4,35	-1,21	-8,51	-4,33	-241,03	859,60	
OVP	241,13	91,08	-3,40	-1,69	-19,50	7,57	-0,45	3,43	0,71	-6,85	-1,42	-287,49	543,82	688,19

Comparaison H. pseudorobustus, H. microlobus, H. bradys et H. phalerus.

	LON	DTV	STY	STA	DGO	OES	GLD	PEX	DVU	QUE	DAN	TAN	PHAS	PRO	HAB
LON	2384,42														
DTV	1190,55	675,37													
STY	9,12	4,98	0,52												
STA	6,60	2,73	0,23	0,30											
DGO	12,01	8,41	0,20	0,13	1,44										
OES	125,32	68,77	1,53	0,66	2,24	36,73									
GLD	198,15	111,68	1,69	0,28	3,45	34,17	59,66								
PEX	83,50	47,83	0,67	0,45	1,97	14,29	18,03	22,49							
DVU	42,85	23,75	0,48	0,59	-0,34	-1,28	0,29	2,20	8,36						
QUE	38,73	18,72	0,29	0,20	0,35	1,20	1,10	3,43	1,86	4,15					
DAN	31,87	20,29	0,25	0,08	0,53	2,64	4,75	3,84	1,42	0,84	1,86				
TAN	11,51	8,08	0,09	0,04	0,35	1,12	1,79	2,66	-0,29	1,30	0,51	2,21			
PHAS	14,94	10,37	-0,17	-0,07	-0,25	0,26	3,74	0,41	-0,84	-1,14	0,17	-0,01	3,18		
PRO	-0,67	-1,22	-0,11	-0,09	-0,00	-0,05	0,50	-0,12	0,12	0,08	-0,14	-0,03	0,01	0,56	
HAB	37,43	-2,91	-14,37	-7,84	1,56	-9,59	26,77	72,13	-32,40	-13,68	8,71	6,60	15,17	9,36	6826,13

Comparaison H. dihystra et aff. et H. pseudorobustus et aff.

	LON	DTV	STY	STA	PEX	DVU	QUE	DAN	TAN	PHAS	PRO	HAB
LON	1928,11											
DTV	1022,49	616,36										
STY	10,85	7,08	0,67									
STA	6,80	3,71	0,29	0,32								
PEX	124,49	81,35	1,83	1,09	37,02							
DVU	36,01	21,15	0,27	0,41	3,29	10,48						
QUE	27,53	11,60	0,29	0,15	1,18	0,61	3,28					
DAN	26,90	15,76	0,25	0,14	2,41	2,51	0,83	2,07				
TAN	0,48	-0,49	0,05	0,03	-0,04	-0,95	0,94	0,07	1,66			
PHAS	10,56	7,59	0,05	0,02	1,71	-0,21	-0,72	-0,05	-0,09	3,03		
PRO	0,40	-0,24	-0,01	-0,06	-0,08	0,30	0,18	-0,18	0,01	0,21	0,68	
HAB	485,43	148,24	0,06	-3,20	-99,23	-99,23	21,20	-27,81	6,41	20,90	12,72	11718,54

Annexe 4

DESCRIPTION DES POPULATIONS-TYPES DES ESPECES NOMINALES
UTILISEES DANS LA PRESENTE ETUDE

Espèces nominales incluses:

H. pseudorobustus

H. microlobus

H. bradys

H. phalerus

H. dihytera

H. flatus

H. nannus

Pour chaque description sont indiqués le nom de code et le nom de chaque critère.

Pour les mesures sont indiqués:

\bar{x} : moyenne.

e: écart-type.

R: étendue théorique des valeurs individuelles ($R = \bar{x} \pm 2e$).

r: étendue des valeurs individuelles observées dans l'échantillon.

me: médiane.

Pour les critères qualitatifs sont indiqués les pourcentages d'individus positifs pour chaque classe du critère.

Population: H. pseudorobustus, topotypes, n = 20

1 - Mesures

Caractères	\bar{x}	e	R	r	me
LON corps	763,4	57,872	648-879	666-882	749
RAV V%	61,6	1,695	58,2-65,0	57,7-64,0	61,7
STY stylet	27,1	0,620	25,9-28,3	26,0-28,5	27,0
STA cône	12,7	0,516	11,7-13,7	12,0-13,5	12,5
DGO d.g.o.	8,8	1,056	7-11	7-11	9
OES oesophage	116,2	6,368	103-129	100-128	118
GLD glandes	142,3	8,503	125-159	118-154	143
PEX pore ex.	114,1	4,529	105-123	103-122	114
DVU diamètre	27,8	3,806	20-35	23-35	26,5
BAW larg. ann.	1,8	0,250	1,3-2,3	1,2-2,3	1,8
LF champ lat.	6,1	0,626	5-7	5-7	6,0
QUE queue	15,9	1,696	12,5-19,3	13,0-19,5	15,8
DAN diam. queue	15,6	1,761	12,1-19,1	12,0-19,0	15,5
TAN ann. queue	9,1	1,165	7-11	7-11	9,0
RAA a	27,9	8,828	20,2-35,6	23,0-37,1	28,2
RAC c	48,2	4,350	39,5-56,9	42,8-57,6	47,5
RCC c'	1,04	0,147	0,75-1,33	0,74-1,30	1,0
RAM m	46,7	1,802	43,1-50,3	43,6-50,0	46,3
PHAS phasmides	27,8	1,881	24-32	23-31	28
PRO procès caud.	2,2	0,768	1-4	1-5	2
HAB habitus	681,1	74,481	532-830	570-810	661

2. Critères qualitatifs

Caractères	Pourcentage de spécimens positifs
MALE présence de mâles/femelles fécondées	0
DISC disque labial visible en vue latérale	0
CAN présence de fasciculi	0
HAB habitus en spirale	100
LIP région labiale hémisphérique	100
INC fusion des lignes du ch. lat. en Y	20
LANN annélation de la région labiale:	
2-3 anneaux	5
4-5 anneaux (ou indistincte)	95
6 anneaux ou plus	0
KBS surface antérieure des boutons du stylet:	
indentée	10
aplatie/arrondie	90
en pente arrière	0
TAIL forme de la queue:	
1 (symétrique, arrondie)	0
2 (asymétrique, arrondie)	0
3 (contours D et V à angle droit)	0
4 (avec procès terminal)	100
GENB gonade postérieure:	
développée, fonctionnelle	100
réduite, nonfonctionnelle	0
PUS	0

Population: H. microlobus, paratypes, n = 5

1 - Mesures

Caractères	\bar{x}	e	R	r	me
LON corps	699,2	41,895	615-783	666-772	690
RAV V%	59,6	0,608	58,4-60,8	58,9-60,3	59,6
STY stylet	26,9	0,742	25,4-28,4	26,0-28,5	27,0
STA cône	12,7	0,274	12,2-13,2	12,5-13,0	12,5
DGO d.g.o.	8,4	1,949	5-12	5-10	9,0
OES oesophage	101,8	7,596	87-117	89-109	104
GLD glandes	135,4	8,620	118-153	125-149	134
PEX pore ex.	97,8	2,387	93-103	96-102	97
DVU diamètre	24,5	1,225	22,1-26,9	23,0-26,0	24
BAW larg. ann.	1,6	0,071	1,5-1,7	1,5-1,7	1,6
LF champ lat.	5,9	0,224	5,5-6,3	5,5-6,0	6,0
QUE queue	16,6	2,074	12,5-20,7	15,0-20,0	16,0
DAN diam. queue	12,7	0,447	11,8-13,6	12,0-13,0	13,0
TAN ann. queue	8,2	1,304	6-11	7-10	8,0
RAA a	28,6	1,528	25,6-31,7	26,1-30,3	28,8
RAC c	42,5	4,700	33,1-51,9	34,5-46,0	44,4
RCC c'	1,31	0,136	1,04-1,58	1,20-1,54	1,25
RAM m	47,2	1,508	44,2-50,2	44,6-48,1	48,1
PHAS phasmides	24,2	1,924	20-28	22-27	24
PRO procès caud.	2,2	1,095	0-4	1-4	2
HAB habitus	530,0	35,355	459-600	480-570	540

2. Critères qualitatifs

Caractères	Pourcentage de spécimens positifs
MALE présence de mâles/femelles fécondées	0
DISC disque labial visible en vue latérale	0
CAN présence de fasciculi	0
HAB habitus en spirale	100
LIP région labiale hémisphérique	100
INC fusion des lignes du ch. lat. en Y	100
LANN annélation de la région labiale:	
2-3 anneaux	0
4-5 anneaux (ou indistincte)	100
6 anneaux ou plus	0
KBS surface antérieure des boutons du stylet:	
indentée	60
aplatie/arrondie	40
en pente arrière	0
TAIL forme de la queue:	
1 (symétrique, arrondie)	0
2 (asymétrique, arrondie)	0
3 (contours D et V à angle droit)	0
4 (avec procès terminal)	100
GENB branche gen. postérieure:	
développée, fonctionnelle	100
réduite, non fonctionnelle	0
PUS	0

Population: *H. bradys*, paratypes, n = 14

1 - Mesures

Caractères	\bar{x}	e	R	r	me
LON corps	729,9	41,353	647-813	657-792	736
RAV V%	59,1	1,100	56,9-61,3	57,4-60,6	58,8
STY stylet	26,4	0,813	24,8-28,0	25,0-27,5	26,5
STA cône	12,8	0,727	11,3-14,3	11,0-14,0	13
DGO d.g.o.	10,1	1,328	7-13	8-12	10
OES oesophage	113,5	5,259	103-124	103-123	113
GLD glandes	141,9	6,108	130-154	129-151	142,5
PEX pore ex.	108,1	5,869	96-120	101-122	107
DVU diamètre	27,5	2,291	22,9-32,1	24,0-32,0	28,0
BAW larg. ann.	1,6	0,174	1,3-1,9	1,4-2,0	1,7
LF champ lat.	5,4	0,781	3,8-7,0	4,0-6,5	5,3
QUE queue	19,6	2,605	14,4-24,8	16,0-25,0	19,3
DAN diam. queue	14,9	1,200	12,5-17,3	13,0-17,0	15,0
TAN ann. queue	10,7	1,816	7-14	8-14	10
RAA a	26,6	2,131	22,3-30,9	22,6-30,5	26,9
RAC c	37,7	5,113	27,5-47,9	29,2-48,8	37,8
RCC c'	1,32	1,140	1,04-1,60	1,14-1,59	1,27
RAM m	48,3	1,687	44,9-51,7	44,0-50,9	48,1
PHAS phasmides	24,4	1,865	20,7-28,1	21-27	24
PRO procès caud.	1,7	0,611	0,5-3	1-3	2
HAB habitus	575,0	110,853	353-797	400-730	575

2. Critères qualitatifs

Caractères	Pourcentage de spécimens positifs
MALE présence de mâles/femelles fécondées	0
DISC disque labial visible en vue latérale	0
CAN présence de fasciculi	0
HAB habitus en spirale	100
LIP région labiale hémisphérique	86
INC fusion des lignes du ch. lat. en Y	100
LANN annélation de la région labiale:	
2-3 anneaux	7
4-5 anneaux (ou indistincte)	93
6 anneaux ou plus	0
KBS surface antérieure des boutons du stylet:	
indentée	86
aplatie/arrondie	14
en pente arrière	0
TAIL forme de la queue:	
1 (symétrique, arrondie)	0
2 (asymétrique, arrondie)	0
3 (contours D et V à angle droit)	0
4 (avec procès terminal)	100
GENB gonade postérieure:	
développée, fonctionnelle	100
réduite, nonfonctionnelle	0
PUS	0

Population: H. phalerus, paratypes, n = 9

1 - Mesures

Caractères	\bar{x}	e	R	r	me
LON corps	683,7	38,775	606-761	620-745	671
RAV V%	60,1	1,262	57,6-62,6	58,3-62,7	60,2
STY stylet	27,1	0,808	25,5-28,7	25,5-28,0	27,5
STA cône	13,4	0,417	12,6-14,2	12,5-14,0	13,5
DGO d.g.o.	10,4	0,726	9-12	9-11	11
OES oesophage	118,2	5,652	107-130	109-125	119
GLD glandes	151,8	7,661	136-167	135-161	152
PEX pore ex.	112,2	4,024	104-120	107-120	112
DVU diamètre	25,2	1,521	22,2-28,2	22,0-27,0	25,5
BAW larg. ann.	1,5	0,150	1,2-1,8	1,3-1,7	1,5
LF champ lat.	5,2	0,667	3,9-6,5	4,0-6,0	5,5
QUE queue	18,6	1,685	15,2-22,0	16,0-21,0	19,0
DAN diam. queue	14,8	0,667	13,5-16,1	13,5-16,0	15,0
TAN ann. queue	11,7	1,658	8-15	9-14	11
RAA a	27,2	1,755	23,7-30,7	24,7-30,0	26,9
RAC c	37,0	2,804	31,4-42,6	32,6-41,3	37,3
RCC c'	1,26	0,099	1,06-1,46	1,07-1,40	1,25
RAM m	49,5	1,394	46,7-52,3	47,3-51,9	49,0
PHAS phasmides	23,9	1,269	21,4-26,4	21-25	24
PRO procès caud.	1,4	0,726	0-3	0-2	2
HAB habitus	473,3	61,441	350-596	360-570	450

2. Critères qualitatifs

Caractères	Pourcentage de spécimens positifs
MALE présence de mâles/femelles fécondées	0
DISC disque labial visible en vue latérale	0
CAN présence de fasciculi	0
HAB habitus en spirale	100
LIP région labiale hémisphérique	56
INC fusion des lignes du ch. lat. en Y	100
LANN annélation de la région labiale:	
2-3 anneaux	0
4-5 anneaux (ou indistincte)	89
6 anneaux ou plus	11
KBS surface antérieure des boutons du stylet:	
indentée	11
aplatie/arrondie	89
en pente arrière	0
TAIL forme de la queue:	
1 (symétrique, arrondie)	0
2 (asymétrique, arrondie)	11
3 (contours D et V à angle droit)	0
4 (avec procès terminal)	89
GENB gonade postérieure:	
développée, fonctionnelle	100
réduite, nonfonctionnelle	0
PUS	0

Population: H. dihytera; topotypes; n = 21

1 - Mesures

Caractères	\bar{x}	e	R	r	me
LON corps	684,3	49,458	585-783	610-751	698
RAV V%	63,9	1,555	60,8-67,0	60,3-67,3	63,5
STY stylet	26,0	0,837	24,3-27,7	24,5-27,5	26,0
STA cône	12,4	0,482	11,4-13,4	11,5-13,5	12,5
DGO d.g.o.	11,9	0,944	10,0-13,8	11-14	12
OES oesophage	120,8	7,414	106,0-135,6	113-130	120
GLD glandes	142,1	9,063	124,0-160,2	127-155	141
PEX pore ex.	113,2	8,920	95,4-131,0	100-127	111
DVU diamètre	24,5	2,846	18,8-30,2	21-32	24
BAW larg. ann.	1,6	0,229	1,1-2,1	1,2-1,9	1,6
LF champ lat.	4,7	0,730	3,2-6,1	3,5-6	5,5
QUE queue	17,1	1,534	14,1-20,2	14-19	17,5
DAN diam. queue	14,2	1,056	12,1-16,3	12-17	14,5
TAN ann. queue	9,2	0,981	7,2-11,2	7-11	9,0
RAA a	28,2	3,236	21,7-34,6	22-34,5	28,7
RAC c	40,2	3,934	32,3-48,1	34,5-47,9	39,8
RCC c'	1,21	0,077	1,06-1,36	1,07-1,35	1,20
RAM m	47,8	1,003	45,8-49,8	45,3-49,1	48,1
PHAS phasmides	29,0	1,844	25,3-32,7	25-33	29
PRO procès caud.	0,76	0,831	0-2,4	0-22	1
HAB habitus	617,4	94,811	427-807	480-800	630
ROV gon. post.	85,1	9,243	67-104	67,5-101,3	86,4

2. Critères

Caractères	Pourcentage de spécimens positifs
MALE présence de mâles/femelles fécondées	0
DISC disque labial visible en vue latérale	0
CAN présence de fasciculi	0
HAB habitus en spirale	100
LIP région labiale hémisphérique	95
INC fusion des lignes du ch. lat. en Y	100
LANN annélation de la région labiale:	
2-3 anneaux	0
4-5 anneaux (ou indistincte)	100
6 anneaux ou plus	0
KBS surface antérieure des boutons du stylet:	
indentée	62
aplatie/arrondie	38
en pente arrière	0
TAIL forme de la queue:	
1 (symétrique, arrondie)	0
2 (asymétrique, arrondie)	5
3 (contours D et V à angle droit)	57
4 (avec procès terminal)	38
GENB gonade postérieure:	
développée, fonctionnelle	100
réduite, nonfonctionnelle	0
PUS	0

Population: H. flatus, paratypes, n = 22

1 - Mesures

Caractères	\bar{x}	e	R	r	me
LON corps	661,0	32,265	596-726	598-730	660
RAV V%	64,2	0,726	62,7-65,7	63,1-66,2	64,1
STY stylet	26,9	1,046	24,8-29,0	24,0-28,5	27,0
STA cône	11,8	0,668	10,5-13,1	11,0-13,5	11,5
DGO d.g.o.	12,1	1,477	9-15	9-15	12,5
OES oesophage	113,7	4,978	104-124	101-125	114,5
GLD glandes	142,0	7,556	127-157	130-159	140,5
PEX pore ex.	105,0	4,695	96-114	95-116	105,5
DVU diamètre	27,9	4,517	18,9-36,9	17,5-34,0	29,3
BAW larg. ann.	1,8	0,158	1,5-2,1	1,5-2,1	1,8
LF champ lat.	5,0	0,715	4-6	3-6	5,0
QUE queue	19,1	1,616	15,9-22,3	17,0-23,0	19,0
DAN diam. queue	15,3	1,998	11,3-19,3	11,5-19,0	15,5
TAN ann. queue	10,5	1,144	8-13	8-12	10,5
RAA a	24,3	4,382	15,5-33,1	18,4-37,5	24,0
RAC c	34,8	3,188	28,4-41,2	27,1-41,2	34,8
RCC c'	1,27	0,174	0,92-1,62	1,0-1,62	1,23
RAM m	43,7	2,132	39,4-48,0	40,7-47,9	43,3
PHAS phasmides	26,1	1,424	23-29	24-28	26
PRO procès caud.	2,7	0,780	1-4	1-4	3
HAB habitus	648,6	115,771	417-880	450-930	625
ROV Gp	85,1	13,559	58,0-112,2	59,5-111	82,9

2. Critères qualitatifs

Caractères	Pourcentage de spécimens positifs
MALE présence de mâles/femelles fécondées	0
DISC disque labial visible en vue latérale	0
CAN présence de fasciculi	0
HAB habitus en spirale	100
LIP région labiale hémisphérique	94
INC fusion des lignes du ch. lat. en Y	100
LANN annélation de la région labiale:	
2-3 anneaux	0
4-5 anneaux (ou indistincte)	100
6 anneaux ou plus	0
KBS surface antérieure des boutons du stylet:	
indentée	23
aplatie/arrondie	77
en pente arrière	0
TAIL forme de la queue:	
1 (symétrique, arrondie)	0
2 (asymétrique, arrondie)	0
3 (contours D et V à angle droit)	0
4 (avec procès terminal)	100
GENB gonade postérieure:	
développée, fonctionnelle	100
réduite, nonfonctionnelle	0
PUS	0

Population: H. nannus, topotypes, n = 21

1 - Mesures

Caractères	\bar{x}	e	R	r	me
LON corps	667,3	31,187	605-730	628-750	662
RAV V%	62,9	1,491	59,9-65,9	60,4-67,0	62,7
STY stylet	26,0	0,742	24,5-27,5	25,0-27,5	26,0
STA cône	12,8	0,562	12-14	12-14	12,5
DGO d.g.o.	11,2	1,030	9-13	9-13	11
OES oesophage	118,7	5,471	108-130	110-131	118
GLD glandes	143,8	6,363	131-157	130-157	145
PEX pore ex.	109,8	6,493	97-123	92-120	110
DVU diamètre	23,4	2,665	18,1-28,7	19,0-30,5	23
BAW larg. ann.	1,8	0,195	1,4-2,2	1,4-2,2	1,8
LF champ lat.	5,4	0,507	4,4-6,4	4,5-7,0	5,5
QUE queue	17,8	1,743	14,3-21,3	12,5-21,0	18,0
DAN diam. queue	14,4	1,216	12,0-16,8	12,5-17,0	14,5
TAN ann. queue	8,4	1,248	6-11	6-10	9,0
RAA a	28,9	3,099	22,7-35,1	22,4-33,6	29,0
RAC c	37,8	3,788	30,2-45,4	33,2-50,2	37,3
RCC c'	1,25	0,149	0,95-1,55	0,96-1,56	1,29
RAM m	49,1	1,451	46,2-52,0	47,1-52,8	49,1
PHAS phasmides	26,9	1,841	23-31	24-30	27
PRO procès caud.	1,3	0,220	1-2	0-3	1
HAB habitus	961,4	153,111	655-1268	540-1200	930
ROV Gp	93,6	8,822	76,0-111,2	78,6-113,9	93,0

2. Critères qualitatifs

Caractères	Pourcentage de spécimens positifs
MALE présence de mâles/femelles fécondées	0
DISC disque labial visible en vue latérale	0
CAN présence de fasciculi	0
HAB habitus en spirale	100
LIP région labiale hémisphérique	95
INC fusion des lignes du ch. lat. en Y	100
LANN annélation de la région labiale:	
2-3 anneaux	0
4-5 anneaux (ou indistincte)	100
6 anneaux ou plus	0
KBS surface antérieure des boutons du stylet:	
indentée	67
aplatie/arrondie	33
en pente arrière	0
TAIL forme de la queue:	
1 (symétrique, arrondie)	0
2 (asymétrique, arrondie)	0
3 (contours D et V à angle droit)	43
4 (avec procès terminal)	57
GENB gonade postérieure:	
développée, fonctionnelle	100
réduite, nonfonctionnelle	0
PUS	0

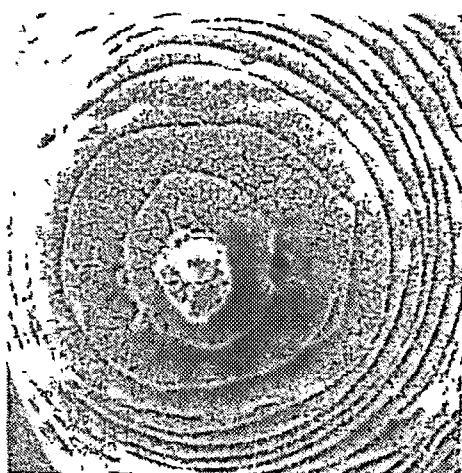
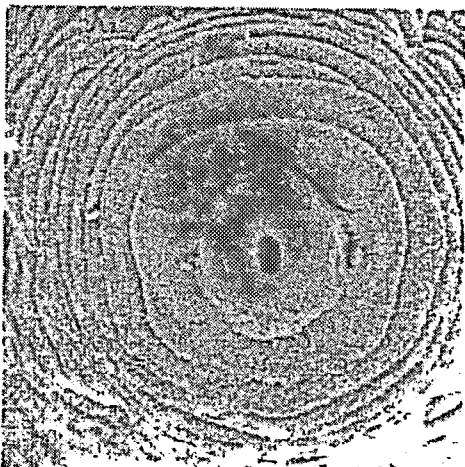
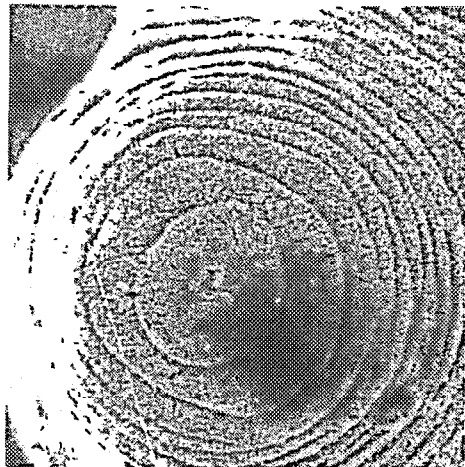
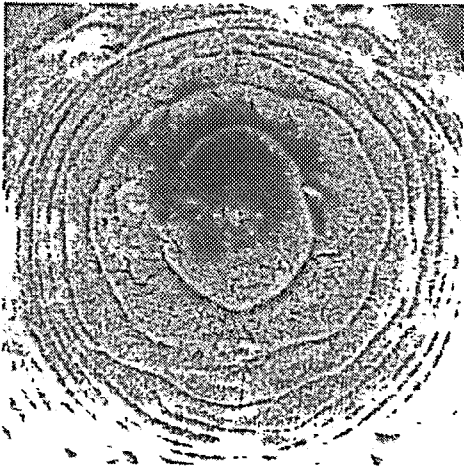
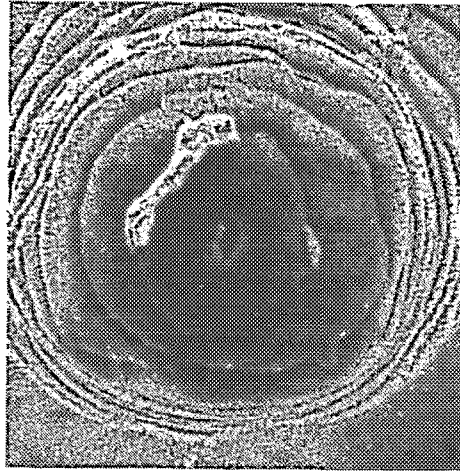
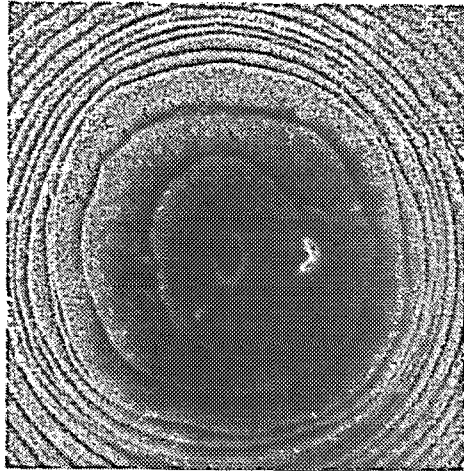


PLANCHE. Helicotylenchus nannus. Vues de face au microscope électronique à balayage; X8600. Photos Arnold Bell, UC Riverside.

TABLE DES MATIERES

	<u>Pages</u>
1. <u>LE GENRE HELICOTYLENCHUS; IDENTIFICATION GENERALE ET SPECIFIQUE</u>	1
1.1. INTRODUCTION	1
1.2. IDENTIFICATION GENERALE	2
1.2.1. Description du genre <u>Helicotylenchus</u>	2
1.2.2. Synonymie du genre <u>Helicotylenchus</u>	4
1.2.3. Systématique du genre <u>Helicotylenchus</u>	5
1.3. IDENTIFICATION SPECIFIQUE	7
1.3.1. Identification des espèces communes	7
1.3.2. Identification des espèces atypiques	7
1.3.3. Identification des espèces en général	8
1.3.4. Utilisation de la clef dichotomique	8
1.4. CONCLUSIONS	11
2. <u>VARIABILITE INTRASPECIFIQUE; EXISTENCE ET LIMITES</u>	13
2.1. EXISTENCE DE LA VARIABILITE INTRASPECIFIQUE	13
2.1.1. Introduction	13
2.1.2. Matériel et méthodes	13
2.1.3. Variabilité des caractères quantitatifs	14
2.1.4. Rapports entre caractères quantitatifs	16
2.1.5. Variabilité des caractères morphologiques qualitatifs	17
2.1.6. Conclusions	19
2.2. VARIABILITE DES MESURES INTRODUITES PAR L'OBSERVATEUR	20
2.2.1. Introduction	20
2.2.2. Matériel et méthodes	20
2.2.3. Résultats	22
2.2.4. Conclusions	22
2.3. INFLUENCE DU MILIEU SUR LA VARIABILITE INTRASPECIFIQUE	23
2.3.1. Introduction	23
2.3.2. Matériel et méthodes	23
2.3.3. Résultats	24
2.3.4. Conclusions	25
2.4. INFLUENCE DE L'HOTE SUR LA VARIABILITE INTRASPECIFIQUE	25
2.4.1. Introduction	25
2.4.2. Matériel et méthodes	26
2.4.3. Résultats: analyses monofactorielles	26
2.4.4. Résultats: analyse discriminante	30
2.4.5. Conclusions	32
2.5. LIMITES DE LA VARIABILITE INTRASPECIFIQUE DANS LES CONDITIONS NATURELLES	33
2.5.1. Introduction	33
2.5.2. Matériel et méthodes	36
2.5.3. Normalité des échantillons des populations-types	36

	<u>Pages</u>
2.5.4. Comparaison <u>H. dihystra</u> , <u>H. nannus</u> , <u>H. flatus</u>	37
2.5.5. Comparaison <u>H. pseudorobustus</u> , <u>H. microlobus</u> , <u>H. bradys</u> et <u>H. phalerus</u>	39
2.5.6. Comparaison d'échantillons divers avec <u>H. dihystra</u> et <u>H. pseudorobustus</u>	42
2.5.6.1. Comparaison <u>H. dihystra</u> - <u>H. pseudorobustus</u>	42
2.5.6.2. Comparaison de souches monoparentales étudiées précédemment avec <u>H. dihystra</u> et <u>H. pseudorobustus</u>	45
2.5.6.3. Comparaison d'échantillons naturels de <u>H. dihystra</u> et de <u>H. pseudorobustus</u> et des populations-types de ces espèces	47
2.6. CONCLUSION	48
2.6.1. Redescription de <u>H. dihystra</u>	48
2.6.2. Redescription de <u>H. pseudorobustus</u>	51
3. EVALUATION DES CRITERES UTILISES POUR LA DIFFERENCIATION SPECIFIQUE DANS LE GENRE <u>HELICOTYLENCHUS</u>	55
3.1. INTRODUCTION	55
3.2. LISTE DES CRITERES UTILISE DANS LA LITTERATURE	55
3.3. MORPHOLOGIE EXTERNE	57
3.3.1. Le corps	57
3.3.1.1. Longueur du corps	57
3.3.1.2. Diamètre du corps; rapport "a"	58
3.3.1.3. Habitus	61
3.3.1.4. Largeur des anneaux du corps	62
3.3.2. La région labiale	63
3.3.2.1. Région labiale séparée ou continue	63
3.3.2.2. Forme de la région labiale	63
3.3.2.3. Disque labial	65
3.3.2.4. Annélation de la région labiale	66
3.3.3. Le champ latéral	67
3.3.3.1. Largeur du champ latéral	67
3.3.3.2. Présence de stries transverses (aréolations)	67
3.3.3.3. Champs latéraux pointillés	68
3.3.3.4. Champs latéraux crénelés	68
3.3.3.5. Fusion des lignes internes du champ latéral sur la queue	69
3.3.4. La queue	70
3.3.4.1. Forme de la queue	70
3.3.4.2. Longueur de la queue; rapport c	73
3.3.4.3. Le rapport c'	75
3.3.4.4. Nombre d'anneaux caudaux ventraux	77
3.3.4.5. Aspect de l'annélation caudale	77
3.3.4.6. Epaisseur de la cuticule caudale	78
3.4. SYSTEME NERVEUX ET SENSORIEL	78
3.4.1. Les phasmides	78

	<u>Pages</u>
3.4.1.1. Position des phasmides par rapport à l'anus	78
3.4.1.2. Position des phasmides par rapport aux lignes du champ latéral	79
3.4.1.3. Visibilité des phasmides	79
3.4.1.4. Présence d'une phasmide supplémentaire	79
3.4.2. Les céphalides	79
3.4.3. L'hémizonide	80
3.4.3.1. Position de l'hémizonide	80
3.4.3.2. Présence ou absence de l'hémizonide	80
3.4.3.3. L'hémizonion	80
3.5. LE SYSTEME EXCRETEUR.	80
3.5.1. Position du pore excréteur	80
3.5.2. Structure du canal excréteur	81
3.6. LE SYSTEME DIGESTIF	81
3.6.1. Le stylet	81
3.6.1.1. Longueur du stylet	81
3.6.1.2. Cône du stylet; rapport m	83
3.6.1.3. Forme des boutons basaux du stylet	83
3.6.2. La charpente labiale	84
3.6.2.1. Aspect général	84
3.6.2.2. Plaque basale de la charpente labiale	85
3.6.2.3. Anneau basal de la charpente labiale	85
3.6.3. L'oesophage	85
3.6.3.1. Débouché de la glande dorsale, rapport o	85
3.6.3.2. Bulbe oesophagien médian	86
3.6.3.3. Le bulbe glandulaire	86
3.6.3.4. Longueur de l'oesophage, rapports b et b'	86
3.6.4. L'intestin	89
3.6.4.1. La jonction oesophago-intestinale	89
3.6.4.2. Présence de fasciculi intestinaux	89
3.7. LE SYSTEME REPRODUCTEUR	89
3.7.1. La branche génitale postérieure	89
3.7.2. La vulve	91
3.7.2.1. Position de la vulve, rapports V et V'	91
3.7.2.2. Volets vulvaires	94
3.7.2.3. Autres structures vulvaires	95
3.7.3. La spermathèque	95
3.8. CARACTERES LIES AUX MALES	96
3.8.1. Présence de mâles	96
3.8.2. Longueur des spicules	97
3.8.3. Longueur du gubernaculum	98
3.8.4. Position des phasmides du mâle	98
3.8.5. Longueur du stylet du mâle	98
3.9. CONCLUSION: LISTE DES CRITERES UTILISABLES POUR L'IDENTIFICATION DES ESPECES DE HELICOTYLENCHUS	98
3.9.1. Critères retenus pour une méthode générale d'identification	98
3.9.2. Critères retenus pour l'identification d'espèces particulières	99

	<u>Pages</u>
3.9.3. Critères valides mais inutilisables	100
4. LES CONSEQUENCES DE LA VARIABILITE INTRASPECIFIQUE: RECHERCHE D'UNE METHODE D'IDENTIFICATION	101
4.1. INTRODUCTION	101
4.1.2. Caractéristiques d'une méthode d'identification	102
4.1.2.1. Prise en compte de la variabilité intraspécifique	102
4.1.2.2. Simplicité d'emploi	104
4.1.2.3. Possibilité de mise à jour	104
4.2. LA CLEF DICHOTOMIQUE	105
4.2.1. Description	105
4.2.2. Validité des résultats	106
4.2.3. Simplicité d'emploi	110
4.2.4. Mise à jour	110
4.2.5. Conclusion	111
4.3. LA CLEF TABULAIRE	111
4.3.1. Description	111
4.3.2. Validité des résultats	112
4.3.3. Simplicité d'emploi	113
4.3.4. Mise à jour	114
4.3.5. Conclusion	114
4.4. LA CLEF D'ORDINATEUR	115
4.4.1. Introduction	115
4.4.2. Estimation de la similarité	115
4.4.3. Validité des résultats	117
4.4.4. Simplicité d'emploi	124
4.4.5. Mise à jour	125
4.5. CONCLUSION	125
5. LE PROGRAMME NEMAID POUR L'IDENTIFICATION DES NEMATODES PAR ORDINATEUR	127
5.1. INTRODUCTION	127
5.2. LE PROGRAMME NEMAID	127
5.2.1. Historique	127
5.2.2. Description	128
5.2.3. NEMAID-2	135
5.3. EXEMPLES D'IDENTIFICATIONS	135
5.3.1. Identification de routine d'un échantillon peu variable	135
5.3.2. Utilisation de NEMAID avec les valeurs proposées dans la liste de données	136
5.3.3. Influence des paramètres correcteurs c	142
5.3.4. Influence de l'étendue R des valeurs spécifiques moyennes	143
5.3.5. Influence des poids attribués aux critères	145
5.3.6. Présélection d'un groupe restreint d'espèces	146

	<u>Pages</u>
5.3.7. Conclusions	148
5.4. UTILISATION DE NEMAID POUR LES DIAGNOSES SPECIFIQUES	148
5.4.1. Introduction	148
5.4.2. Etude des espèces proches de <u>H. dihystra</u>	149
5.4.3. Etude des espèces proches de <u>H. pseudorobustus</u>	151
5.5. Conclusion	153
6. DISCUSSION	155
6.1. INTRODUCTION	155
6.2. ADAPTATION DE LA METHODE D'IDENTIFICATION POUR LA RECONNAISSANCE D'UN SPECIMEN ISOLE	156
6.2.1. Introduction	156
6.2.2. Comparaison des mesures	156
6.2.3. Comparaisons des critères qualitatifs fixes	157
6.2.4. Comparaisons des critères qualitatifs variables	158
6.3. L'IDENTIFICATION AUTOMATIQUE	159
6.3.1. Introduction	159
6.3.2. Amélioration du pouvoir discriminateur de NEMAID	159
6.3.2.1. Diminution des paramètres correcteurs	159
6.3.2.2. Modification des critères qualitatifs	161
6.3.2.3. Augmentation du nombre de critères utilisables	164
6.3.2.4. Conclusion	164
6.3.3. Développement futur du programme NEMAID	165
6.4. DISCUSSION GENERALE	166
6.4.1. Introduction	166
6.4.2. Conséquences au niveau spécifique	166
6.4.3. Conséquences au niveau générique	167
6.4.3.1. Remise en cause des dichotomies traditionnelles	167
6.4.3.2. Regroupement des genres	168
6.4.4. Conséquences pour la science nématologique	169
6.4.5. Conclusion	170
BIBLIOGRAPHIE	173
ANNEXES	
Annexe 1 LISTE DES ESPECES NOMINALES DU GENRE <u>HELICOTYLENCHUS</u>	187
Annexe 2 DESCRIPTION DES CARACTERES MORPHOMETRIQUES CHEZ LES POPULATIONS ETUDIEES AU CHAPITRE 2	193
Annexe 3 MATRICES DES COVARIANCES POUR LES ANALYSES DISCRIMINANTES DU CHAPITRE 2	209
Annexe 4 DESCRIPTION DES POPULATIONS-TYPES DES ESPECES NOMINALES UTILISEES DANS LA PRESENTE ETUDE	215

LISTE DES FIGURES

1.2.2.	<u>Helicotylenchus</u> . Description graphique des caractères génériques.	3
1.3.4.	Clef des espèces de <u>Helicotylenchus</u> proposée par Sher (1966).	10
2.1.3.	<u>Helicotylenchus</u> . Description graphique des caractères quantitatifs utilisés dans la présente étude.	15
2.1.5.	Variabilité morphologique de la région caudale dans une souche monoparentale de <u>H. dihystra</u> .	18
2.3.3.	Variabilité de la morphologie caudale chez une souche monoparentale de <u>H. dihystra</u> élevée dans des conditions différentes.	25
2.4.3.	Moyennes et différences significatives pour quatorze mesures d'une souche monoparentale de <u>H. dihystra</u> élevée sur des hôtes différents.	28
2.4.3.	Variabilité de la morphologie caudale dans une souche monoparentale de <u>H. dihystra</u> élevée sur des hôtes différents.	29
2.4.4.	Analyse discriminante. Comparaison de dix échantillons de <u>H. dihystra</u> élevés sur des hôtes différents.	31
2.5.4.	Analyse discriminante. Comparaison de <u>H. dihystra</u> , <u>H. flatus</u> et <u>H. nannus</u> .	38
2.5.5.	Analyse discriminante. Comparaison de <u>H. pseudorobustus</u> , <u>H. microlobus</u> , <u>H. bradys</u> , et <u>H. phalerus</u> .	40
2.5.6.1.	Analyse discriminante. Comparaison de <u>H. dihystra</u> , <u>H. nannus</u> , <u>H. flatus</u> , <u>H. pseudorobustus</u> , <u>H. microlobus</u> , <u>H. bradys</u> , et <u>H. phalerus</u> .	43
2.5.6.2.	Analyse discriminante. Comparaison d'une souche monoparentale et de dix échantillons de cette souche élevés sur des hôtes différents avec <u>H. dihystra</u> , <u>H. pseudorobustus</u> et leurs synonymes.	46
2.5.6.3.	Analyse discriminante. Comparaison d'échantillons naturels avec <u>H. dihystra</u> , <u>H. pseudorobustus</u> et leur synonymes.	47
2.6.1.	Description de <u>H. dihystra</u> .	49
2.6.2.	Description de <u>H. pseudorobustus</u> .	53
3.3.1.2.	Représentation graphique du rapport a dans trois échantillons caractéristiques.	59
3.3.1.3.	Habitus.	61
3.3.2.2.	Formes de la région labiale.	64
3.3.2.3.	Disques labiaux.	65
3.3.3.2.	Aspects du champ latéral.	68
3.3.3.5.	Fusion des lignes internes du champ latéral sur la queue.	69
3.3.4.1.	Formes de la queue.	71
3.3.4.1.	Evolution hypothétique de la queue chez <u>Helicotylenchus</u> .	72
3.3.4.3.	Points représentatifs du rapport c'.	75
3.6.1.3.	Vues latérales des boutons basaux du stylet.	84
3.7.2.1.	Points représentatifs du rapport V.	91
3.7.2.2.	Volets vulvaires.	95
3.7.3.	Spermathèques.	96

	<u>Pages</u>
4.1.2.1. Représentation graphique des longueurs moyennes des stylets de 126 espèces de <u>Helicotylenchus</u> .	103
4.2.2. Evaluation de la symétrie des queues par une mesure d'angle.	108
5.2.2. Programme NEMAID. Organigrammes.	132
5.3.2. Programme NEMAID. Etude d'une souche monoparentale de <u>H. dihytera</u> . Tableau des données, résultats généraux et résultats détaillés.	137
5.3.3. Programme NEMAID. Coefficients correcteurs réduits de moitié.	142
5.3.4. Programme NEMAID. Etendue des valeurs spécifiques prise chez <u>Helicotylenchus s. str.</u>	143
5.3.5. Programme NEMAID. Poids des critères tous égaux à un.	145
5.3.6. Etude de la population M (<u>H. paracanalisis</u>). Descriptions sélectionnées par la présence de mâles et de fasciculi.	147
5.4.2. Programme NEMAID. Différenciation de <u>H. dihytera</u> .	150
5.4.3. Programme NEMAID. Différenciation de <u>H. pseudorobustus</u> .	151
Planche <u>H. nannus</u> , vues de la région labiale au microscope électronique à balayage.	223

LISTE DES TABLEAUX

2.1.3.	Valeur et variabilité des caractères quantitatifs dans une souche monoparentale de <u>H. dihystra</u> .	16
2.1.4.	Valeur et variabilité des rapports biométriques dans une souche monoparentale de <u>H. dihystra</u> .	17
2.2.3.	Comparaison des mesures du même échantillon prises en 1974 et en 1979.	21
2.3.3.	Comparaison de spécimens d'une souche monoparentale de <u>H. dihystra</u> élevés sur riz dans des conditions différentes.	24
2.4.3.	Caractères morphométriques relevés chez des individus d'une souche monoparentale de <u>H. dihystra</u> élevés sur des hôtes différents.	27
2.5.2.	Description des échantillons utilisés pour l'étude de la variabilité spécifique dans les conditions naturelles.	34
3.3.1.2.	Validité du rapport a.	60
3.3.4.2.	Validité du rapport c.	74
3.3.4.3.	Validité du rapport c'.	76
3.6.1.2.	Validité du rapport m.	82
3.6.3.4.	Validité des rapports b et b'.	87
3.7.1.	Validité du rapport Gp.	90
3.7.2.1.	Validité des rapports V et V'.	92
3.9.1.	Liste des critères utilisables pour une méthode générale d'identification spécifique dans le genre <u>Helicotylenchus</u> .	99
4.2.2.	Caractères utilisés dans la clef de Sher (1966) et leur variabilité.	107
5.2.2.	Programme NEMAID, genre <u>Helicotylenchus</u> . Liste des caractères utilisés.	130
6.2.2.	Paramètres correcteurs utilisables pour l'identification d'une population à partir des mesures d'un seul individu.	157
6.3.2.2.	Matrice d'identification de Willcox.	162
6.3.2.2.	Matrice d'identification améliorée. Calcul du score d'identification, méthode améliorée.	163

Reproduit par C.R.I.
34, chemin Paul-Louis-Courier – 37130 CINQ-MARS-LA-PILE
Tél. 47.38.09.33

ORSTOM Éditeur
Dépôt légal : Novembre 1987

ISSN : 0767-2888
ISBN : 2-7099-0858-1
Éditions de l'ORSTOM
70, route d'Aulnay F-93140 BONDY