

# Détection de *Pasteuria penetrans* sensu lato, bactérie parasite des nématodes telluriques, dans les jachères en zone sahélienne

S. Fould<sup>(1)</sup>, Nd. Ndiaye-Faye<sup>(2)</sup>, Ph. Normand<sup>(1)</sup> et Th. Mateille<sup>(3)</sup>

(1) UMR CNRS 5557 - Ecologie Microbienne du Sol - Université Lyon 1 - 43 Bd. du 11 Novembre 1918 - 69622 Villeurbanne Cedex - France.

(2) UCAD - Faculté des Sciences et Techniques - Département de Biologie Animale - B.P. 5005 - Dakar - Sénégal.

(3) UR IRD 51 - Laboratoire de Nématologie - B.P. 1386 - Dakar - Sénégal.

Cette étude a bénéficié du soutien financier (1996-1999) de l'Action Incitative Interinstitutionnelle (AII) IRD - CIRAD - CNRS - INRA : " Biofonctionnements des sols tropicaux et gestion durable des terres ".

## RÉSUMÉ

Les organismes antagonistes des ravageurs et des parasites de cultures sont des marqueurs de la fertilité biologique des sols. Des enquêtes faunistiques ont été réalisées au Sénégal dans des jachères et des parcelles forestières situées dans des zones de culture extensive vivrière afin d'y détecter la bactérie *Pasteuria penetrans* sensu lato, parasite de nombreuses espèces de nématodes phytoparasites ou libres du sol.

L'observation directe des nématodes a révélé la présence de *P. penetrans* sur huit espèces phytoparasites et sur de nombreuses espèces libres. Alors que l'âge des jachères n'influence pas la fréquence des espèces de nématodes parasités, leur anthropisation la diminue. Le parasitisme des nématodes est également très faible sous forêt.

Les essais de piégeage des spores de *P. penetrans* sensu lato contenus dans les sols par inoculation du nématode *Meloidogyne javanica* ou de détection immunologique à l'aide d'anticorps élaborés à partir de souches de *Pasteuria penetrans* sensu stricto n'ont pas permis de révéler la présence de la bactérie dans les sols échantillonnés.

Ces résultats indiquent que la sensibilité des méthodes de détection élaborées à partir de matériels biologiques spécifiques ne permet pas d'évaluer les populations de *Pasteuria penetrans* sensu lato présentes dans ces agro-systèmes, mais révèlent, en revanche, la grande variabilité de ce groupe bactérien.

## Mots clés

Jachère - Nématode - *Pasteuria penetrans* sensu lato - Sénégal - Sol

## SUMMARY

## DETECTION OF PASTEURIA PENETRANS SENSU LATO, A NEMATODE-PARASITIC BACTERIA, IN THE SAHELIAN FALLOW SOILS

The biocontrol agents of plant predators and parasites are indicators of the soil biofertility. Nematode surveys were conducted in Senegal, in bare fallows and forest plots located in food crop areas, in order to detect the bacteria *Pasteuria penetrans sensu lato*, which parasitizes many plant-parasitic and free nematode species.

The direct observation of the nematodes revealed the presence of *P. penetrans* parasitizing eight plant-parasitic species and various free species. The age of the fallows does not influence the frequency of the infested nematode species, but the anthropization of the fallow areas decreases it. The infection of the nematodes by *P. penetrans* is also low in forest soils.

The trapping of the spores of *P. penetrans sensu lato* occurring in the soils by juveniles of *Meloidogyne javanica* or the immunological detection of the spores with antibodies developed from *Pasteuria penetrans sensu stricto* strains did not reveal the bacteria in the soils sampled.

These results indicate that the sensitivity of these methods developed from specific biological materials could limit the detection of the populations of *P. penetrans sensu lato* present in these agro-systems. However, they demonstrate the large variability of this bacterial group.

## Key-words

Fallow - nematode - *Pasteuria penetrans sensu lato* - Senegal - soil.

## RESUMEN

## DETECCIÓN DE PASTEURIA PENETRANS SENSU LATO, BACTERIA PARÁSITO DE LOS NEMÁTODOS TELÚRICOS, EN LOS BARBECHOS EN ZONA DE SAHEL

Los organismos antagonicos de las plagas o de los parásitos de los cultivos son marcadores de la fertilidad biológica de los suelos. Encuestas faunísticas se realizaron en Senegal en barbechos y parcelas forestales situadas en las zonas de cultivo extensivo de subsistencia afín de detectar la bacteria *Pasteuria penetrans sensu lato*, parásito de numerosas especies de nemátodos fito-parásitos o libres del suelo.

La observación directa de los nemátodos reveló la presencia de *Pasteuria penetrans* en 8 especies fito-parásitos y en numerosas especies libres. La edad de los barbechos no influyó la frecuencia de las especies de nemátodos parasitados, pero la antropización la disminuye. El parasitismo de los nemátodos es igualmente muy pequeño en selva. Los ensayos de captura de los esporos de *P. penetrans sensu lato* contenidos en el suelo por inoculación del nemátodo *Meloidogyne javanica* o de detección inmunológico con ayuda de anticuerpos elaborados a partir de cepas de *Pasteuria penetrans sensu lato* no permiten revelar la presencia de la bacteria en los suelos analizados. Estos resultados indican que la sensibilidad de los métodos de detección elaborados a partir de materiales biológicos específicos no permite evaluar las poblaciones de *Pasteuria penetrans sensu lato* presentes en estos agro-sistemas, pero revelan, en cambio, la gran variabilidad de este grupo de bacteria.

## Palabras claves

Barbecho, Nemátodo, *Pasteuria penetrans sensu lato*, Senegal, Suelo.

Les organismes parasites et antagonistes des nématodes telluriques, utilisés en lutte biologique contre les nématodes phytoparasites dans des agro-systèmes particuliers (cultures sous serre, cultures à haute valeur ajoutée), peuvent aussi être considérés comme des indicateurs de la fertilité biologique des sols dans les agro-systèmes extensifs (Cadet, 1998).

Parmi ces organismes, la bactérie *Pasteuria penetrans* sensu lato des nématodes, présente un cycle biologique parfaitement synchrone de celui de ses hôtes. Après adhésion, dans le sol, de ses spores libres sur la cuticule des nématodes, un tube germinatif mycélien est émis dans la cavité générale de l'hôte où il se ramifie et finit par sporuler au détriment de la reproduction du nématode qui ne produit plus d'œufs et meurt (Sayre et Starr, 1988). Les nouvelles spores sont alors répandues dans le sol pour le cycle parasitaire suivant. Les propriétés parasitaires de *P. penetrans* ont été souvent utilisées pour le contrôle biologique des nématodes phytoparasites sur diverses cultures annuelles telles que le tabac, la vesce d'hiver et le soja (Brown et al., 1985), l'arachide (Oostendorp et al., 1991), le gombo (Zaki et Maqbool, 1992), la tomate (Daudi et al., 1990), et des cultures pérennes telles que la vigne (Stirling, 1984) et le kiwi (Verdejo-Lucas, 1992).

Cependant, son efficacité est directement liée à sa spécificité vis à vis des nématodes (Stirling, 1985), et à l'incidence des facteurs environnementaux, tels que la plante hôte du nématode infesté et les caractéristiques physico-chimiques des sols (Mateille et al., 1995, 1996). *P. penetrans* sensu lato a été trouvé sur plus de 200 espèces de nématodes appartenant à plus de 90 genres différents. Mais la cible favorite de *P. penetrans* est le genre *Meloidogyne* (Starr et Sayre, 1988), au sein duquel cette bactérie montre une spécificité marquée (Oostendorp et al., 1990). Cette spécificité fut même soupçonnée au sein d'une espèce de *Meloidogyne* (Stirling, 1985). Parallèlement, l'existence d'une variabilité intra-spécifique de *P. penetrans* fut démontrée (Bird et al., 1990). L'uniformité de l'espèce *P. penetrans* sera contestée par l'identification de nouveaux morphotypes et pathotypes, dont deux seront érigés au rang d'espèce: *P. thornei* (Starr et Sayre, 1988) inféodé aux nématodes du genre *Pratylenchus* et *P. nishizawae* (Sayre et al., 1991) inféodé aux genres *Heterodera* et *Globodera*. L'analyse moléculaire, très récente, n'a abouti qu'à un positionnement générique de l'organisme (Anderson et al., 1999; Atibalentja et al., 2000), alors qu'aucune étude de la diversité n'a encore été abordée.

*P. penetrans* sensu lato n'a encore jamais été trouvé associé à d'autres organismes que les nématodes telluriques. En outre, son comportement parasitoïde le rend totalement dépendant de ses hôtes (Ciancio, 1996). Cette dépendance stricte en fait pour l'instant un micro-organisme non cultivable axéniquement, malgré quelques tentatives vaines (Bishop et Ellard, 1991). Cet handicap empêche la détection et le dosage de l'or-

ganisme par les méthodes microbiologiques applicables aux organismes cultivables, comme les techniques de suspension-dilution-étalement.

Les spores de *P. penetrans* sensu lato sont d'une taille suffisamment grande (environ 4 µm) pour être détectées par comptage direct au microscope sur cellule de comptage ou sur filtre quadrillé après coloration à l'acridine orange. Mais, cette technique non spécifique n'est pas réalisable sur des filtrats de sol à cause de leur turbidité et ne peut, par conséquent, être appliquée qu'à des suspensions pures de spores.

La détection biologique est la plus usitée: cette méthode utilise les propriétés parasitaires de *P. penetrans* sensu lato vis à vis des nématodes aussi bien phytoparasites que libres. Après extraction des nématodes du sol, les individus infestés par *P. penetrans* sont dénombrés par observation au microscope (x100) en lumière visible. Cependant, ce dosage n'est qu'un indicateur de la présence de *P. penetrans* dans le sol et ne traduit pas le stock réel de spores de l'organisme. Plus récemment, des méthodes immunologiques de détection (Davies et al., 1990) et de dosage (Reise et al., 1995; Fould et al., 1998) ont été développées sur des suspensions pures de spores de *P. penetrans* sensu stricto et *P. nishizawae*.

L'objectif de cette étude était la détection de populations de *P. penetrans* sensu lato dans des sols de jachère au Sénégal en utilisant les deux derniers types de méthodes citées précédemment, à savoir les méthodes biologiques et immunologiques. L'efficacité limitée des outils de détection développés à partir de matériels biologiques spécifiques est discutée en rapport avec la variabilité certaine du groupe *P. penetrans* sensu lato.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### Échantillonnage

Des enquêtes faunistiques ont été réalisées dans des parcelles de jachère d'âges différents et de forêts situées à Thyssé Kaymor (13°45'N, 15°40'W) et à Kolda (12°50'N, 14°50'W) au Sénégal, dans des zones de culture extensive vivrière d'arachide, de mil et de sorgho. A Thyssé Kaymor, les parcelles de jachère anthropisée ont été distinguées des parcelles mise en défens. Dans les parcelles de jachère ou de forêt, les prélèvements de sol ont été effectués au pied des plantes, le long de transects, à une densité de un tous les 1,5 m. Les nématodes ont été extraits par élutriation (Seinhorst, 1962).

### Détection biologique directe de *P. penetrans* sensu lato

Les suspensions des nématodes extraits ont été observées au microscope inversé (x100) en lumière visible. Les espèces

de nématode phytoparasite ont été déterminées individuellement, alors que toutes les autres espèces de nématodes ont été assimilées à un seul groupe d'espèces libres. La fréquence de chaque espèce de nématode infestée par *P. penetrans* sensu lato a été évaluée par le rapport entre le nombre d'échantillons contenant l'espèce infestée et le nombre d'échantillons totaux prélevés.

### Détection biologique indirecte de *P. penetrans* sensu lato

Des plants de tomate (*Lycopersicon esculentum*) cv. Roma âgés de cinq semaines ont été repiqués dans des pots de 1 dm<sup>3</sup> remplis de sol provenant des jachères de Thyssé Kaymor et de Kolda prospectées précédemment. Des juvéniles de *Meloidogyne javanica* ont été inoculés une semaine après repiquage, dans le but de piéger les spores libres de *P. penetrans* sensu lato contenues dans les sols. Cinq semaines après l'inoculation, les juvéniles de *M. javanica* de la génération suivante ont été extraits du sol par élutriation (Seinhorst, 1962) et examinés au microscope inversé (x100) en lumière visible.

### Détection immunologique de *P. penetrans* sensu lato

Deux anticorps de *P. penetrans* sensu stricto produits l'un à partir d'une souche de *P. penetrans* parasite de *M. javanica* isolée dans une parcelle d'aubergine africaine (*Solanum aethiopicum*) au Sénégal (anti-ORS-21414-Sen), l'autre à partir d'une souche de *P. penetrans* (antiPP1) parasite de *M. incogni-*

ta (Davies et al., 1990) ont été appliqués soit à des filtrats (fraction 0-20 µm) des sols de jachère dans lesquels la présence de *P. penetrans* sensu lato avait été signalée par détection biologique directe, soit aux suspensions de nématodes extraits de ces sols. Les filtrats de sols ou les suspensions de nématodes ont été examinés au microscope (x100) en fluorescence.

## RÉSULTATS

### Populations de nématodes infestés par *P. penetrans* sensu lato

Dans la région de Thyssé Kaymor (tableau 1), les espèces de nématodes infestés par *P. penetrans* sensu lato sont apparus dans 10 % des échantillons. Seulement 17 % des espèces détectées sous forêt sont infestées, alors que près de la moitié le sont sur les jachères de 15 ans. La proportion d'espèces infestées augmente avec l'âge de la jachère, mais est très faible en forêt. La fréquence des espèces parasitées est supérieure dans les jachères mises en défens à celle observée dans les jachères anthropisées. Ce sont les nématodes libres qui sont le plus souvent infestés par *P. penetrans* sensu lato. Parmi les espèces phytoparasites, *Scutellonema cavenessi* et *Tylenchorhynchus gladiolatus* sont plus fréquemment parasitées dans les jachères jeunes que dans les jachères âgées, dans lesquelles les espèces *Helicotylenchus dihystra* (figure 1A) et *Pratylenchus* sp. infestées deviennent majoritaires. En

Tableau 1 - Fréquence (%) des espèces de nématodes infestés par *Pasteuria penetrans* sensu lato dans les jachères et en forêt de Thyssé Kaymor (Sénégal).

Table 1 - Proportion (%) of the nematode species infested by *Pasteuria penetrans* sensu lato in fallows and forest of Thyssé Kaymor (Senegal).

Espèces infestées	Jachères					Forêt
	1 an*	1 an**	10 ans	15 ans*	15 ans**	
<i>Ditylenchus</i> sp.	0	0	0	3	3	0
<i>Filenchus</i> sp.	9	0	0	9	0	6
<i>Helicotylenchus dihystra</i>	0	0	44	53	9	0
<i>Pratylenchus</i> sp.	0	0	0	22	19	0
<i>Scutellonema cavenessi</i>	44	16	6	0	9	0
<i>Tylenchorhynchus gladiolatus</i>	34	25	25	16	13	0
<i>Tylenchorhynchus mashoodi</i>	0	16	6	0	6	0
<i>Tylenchorhynchus ventralis</i>	0	0	0	0	0	6
Espèces libres	22	22	38	31	25	6
Nombre d'espèces infestées	4	4	5	6	7	3
Nombre total d'espèces détectées	14	15	16	14	16	18

\* jachères anthropisées

\*\* jachères mises en défens

Figure 1 - Parties antérieures de femelles d'*Helicotylenchus dihystra* (a) et de *Tylenchorhynchus ventralis* (b) infestées par *Pasteuria penetrans* sensu lato ( $\Leftarrow$  spores de *P. penetrans*) ( $1 \text{ cm}^2 \ 15 \ \mu\text{m}$ ).

Figure 1 - Neck regions of *Helicotylenchus dihystra* (a) and of *Tylenchorhynchus ventralis* (b) females infested by *Pasteuria penetrans* sensu lato ( $\Leftarrow$ : *P. penetrans* spores) ( $1 \text{ cm}^2 \ 15 \ \mu\text{m}$ ).

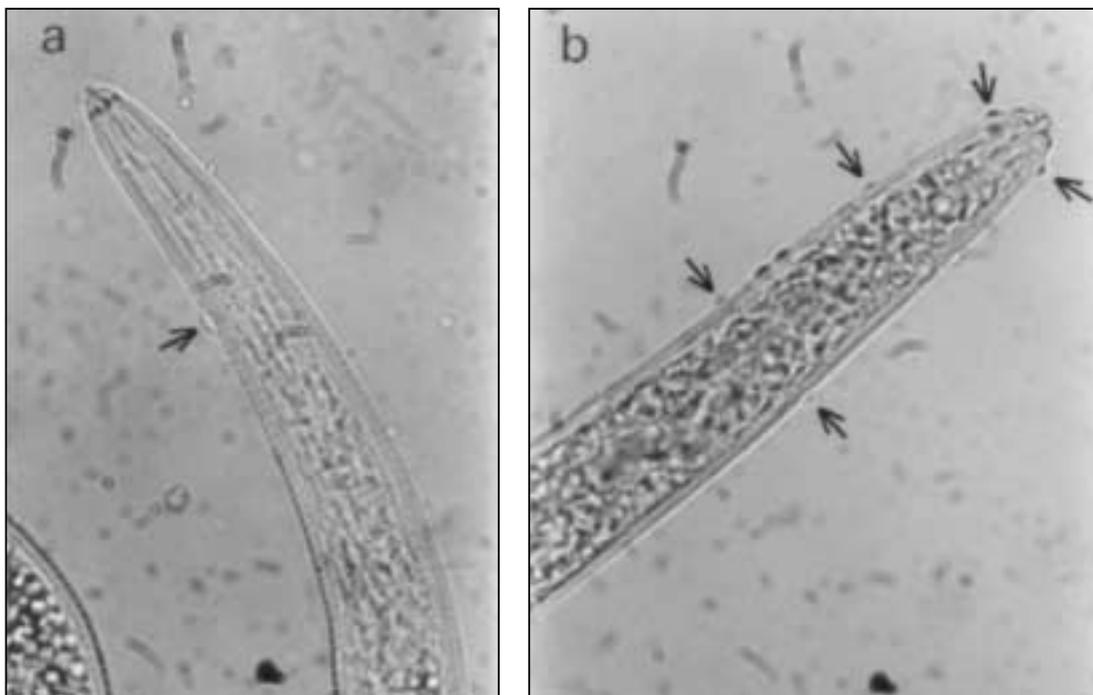


Tableau 2 - Fréquence (%) des espèces de nématodes infestés par *Pasteuria penetrans* sensu lato dans les jachères et en forêt de Kolda (Sénégal).

Table 2 - Proportion (%) of the nematode species infested by *Pasteuria penetrans* sensu lato in fallows and forest of Kolda (Senegal).

Espèces infestées	Jachères					Forêt
	1 an	3 ans	6 ans	10 ans	18 ans	
<i>Ditylenchus</i> sp.	6	0	6	0	0	0
<i>Filenchus</i> sp.	6	6	38	31	44	13
<i>Helicotylenchus dihystra</i>	31	0	31	6	25	56
<i>Pratylenchus</i> sp.	38	0	0	0	0	6
<i>Scutellonema cavnessi</i>	0	0	13	6	0	0
<i>Tylenchorhynchus gladiolatus</i>	0	0	31	0	0	0
<i>Tylenchorhynchus mashoodi</i>	0	13	0	0	0	0
<i>Tylenchorhynchus ventralis</i>	0	0	0	0	0	6
Espèces libres	69	25	63	31	56	31
Nombre d'espèces infestées	5	3	6	4	3	4
Nombre total d'espèces détectées	16	21	19	20	19	22

revanche, sous forêt, les espèces infestées par *P. penetrans* sensu lato sont rares. On y rencontre tout de même des individus de *T. ventralis* (figure 1B) infestés, alors qu'ils ne le sont pas sous jachère. Il semble enfin que la mise en défens des jachères améliore le taux d'infestation des espèces de nématodes.

Dans la région de Kolda (tableau 2), les espèces de nématodes infestés par *P. penetrans* sensu lato ont été détectées dans 14 % des échantillons. Ce sont les mêmes espèces parasitées dans la région de Thyssé Kaymor que l'on retrouve ici, alors que le nombre total d'espèces détectées est plus important. Cependant, les proportions d'espèces infestées sont plus faibles (14 à 30 %). Les espèces les plus fréquemment infestées sont les espèces libres et les espèces phytoparasites *H. dihystra* et *Filenchus* sp. *T. gladiolatus*, qui est très abondant dans les jachères, n'est parasité que dans la jachère de 6 ans. La même observation peut être étendue à *Ditylenchus* sp. Il n'apparaît pas de relation entre l'âge de la jachère et le nombre d'espèces de nématodes infestés.

### Populations de spores de *P. penetrans* sensu lato dans les sols

Par détection biologique indirecte, les populations de *M. javanica* inoculées et multipliées sur des plants de tomate dans les sols de jachère et de forêt n'ont révélé la présence d'aucune spore de *P. penetrans* sur la cuticule des juvéniles.

Par détection immunologique à l'aide des anticorps de *P. penetrans* sensu stricto Anti-ORS-21414-Sen et Anti-PP1, l'observation microscopique n'a révélé aucune fluorescence de spores dans les filtrats des sols de jachère et de forêt. En outre, les spores de *P. penetrans* sensu lato attachées à la cuticule de nématodes extraits des sols n'ont pas réagi avec ces anticorps appliqués directement aux suspensions de nématodes.

## DISCUSSION

Comparativement aux fréquences élevées (environ 30 %) des nématodes du genre *Meloidogyne* infestés par *P. penetrans* sensu stricto dans les régions maraîchères du Sénégal (Mateille et al., 1995), il est évident que les fréquences des espèces inventoriées dans les jachères et sous forêt dans les régions de culture extensive vivrière de ce pays sont très faibles : dans ces agro-systèmes, *P. penetrans* sensu lato ne représente pas un facteur de régulation des populations de nématodes. Cependant, sa présence sur diverses espèces de nématodes libres ou phytoparasites dans ces sols confirme l'ubiquité de ces organismes et l'étendue de leur spectre d'hôte (Sayre et Starr, 1988), ainsi que leur adaptation aisée à des conditions agro-climatiques très variées. En outre, sa présence témoigne de son activité, même restreinte, ce qui en fait un

indicateur potentiel de l'activité biologique de ces sols. Cela dit, il est difficile de conclure sur l'incidence de l'âge des jachères sur le développement de *P. penetrans* sensu lato : le retour progressif à l'état naturel diversifie certainement les peuplements de nématodes parasites ou libres mais ne favorise pas forcément leur activité démographique (équilibre biocénétique), diminuant, par densité-dépendance (Ciancio, 1996), l'activité parasitaire de *P. penetrans* sensu lato. C'est d'ailleurs ce que révèle la faible occurrence de *P. penetrans* sensu lato sous forêt. En revanche, la diminution de la fréquence des espèces infestées sous l'effet de l'anthropisation est certainement liée à la diminution globale de la diversité biologique qu'elle génère.

Les outils de détection de *P. penetrans* sensu stricto dans le sol, développés directement à partir de marqueurs liés aux caractères phénotypiques ou génotypiques de ces micro-organismes, sont très performants (Davies et al., 1990), mais leur spécificité vis à vis de ce groupe inféodé aux nématodes du genre *Meloidogyne* limite leur application sur les souches de *P. penetrans* sensu lato, parasites d'autres genres de nématodes. Ainsi, le test d'attachement croisé de *P. penetrans* sensu lato de jachère sur des juvéniles de *M. javanica* d'une part, et l'incapacité de l'outil immunologique élaboré lui aussi à partir de *P. penetrans* sensu stricto d'autre part, prouvent que les isolats observés dans ces jachères et forêts n'appartiennent pas au groupe *P. penetrans* sensu stricto défini par Starr et Sayre (1988).

L'extrême sensibilité de ces méthodes indique par conséquent la grande variabilité intra-spécifique et intra-générique de ce groupe de micro-organismes (Ciancio et al., 1994; Sayre et al., 1991), confirmant en outre la confusion de leur statut taxonomique. On conçoit alors aisément que cette variabilité ne pourra être caractérisée que par l'élaboration de marqueurs spécifiques des autres groupes de *P. penetrans* (production d'anticorps ou de sondes moléculaires spécifiques par exemple). Par contre, si l'expérimentateur ne souhaite faire qu'une évaluation globale de la charge d'un sol en spores de *P. penetrans* sensu lato comme indicateur partiel de la fertilité biologique du sol, l'obtention d'un marqueur générique pourrait suffire.

## REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient P. Hirsch et K. Davies, IACR-Rothamsted, pour leur collaboration technique à la mise au

point des méthodes de détection immunologique.

## BIBLIOGRAPHIE

- Anderson J.-M., Preston J.-F., Dickson D.W., Hewlett T.E., Williams N.H., Maruniak J.E. 1999 - Phylogenetic analysis of *Pasteuria penetrans* by 16S rRNA gene cloning and sequencing. *J. Nematol.*, 31, pp. 319-325.
- Atibalentja N., Noel G.R., Domier L.L. 2000 - Phylogenetic position of the North American isolate of *Pasteuria* that parasitizes the soybean cyst nematode, *Heterodera glycines*, as inferred from 16S rDNA sequence analysis. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, 50, pp. 605-613.
- Bird A.F., Brisbane P.G., Mc Clure S.G., Kimber R.W.L. 1990 - Studies on the properties of the spores of some populations of *Pasteuria penetrans*. *J. Invert. Pathol.*, 55, pp. 169-178.
- Bishop A.H., Ellard D.J. 1991 - Attempts to culture *Pasteuria penetrans* in vitro. *Biocontrol Sci. Technol.*, 1, pp. 101-104.
- Brown S.M., Kepner J.-L., Smart G.C. 1985 - Increased crop yields following application of *Bacillus penetrans* to field plots infested with *Meloidogyne incognita*. *Soil Biol. Biochem.*, 17, pp. 483-486.
- Cadet P., 1998 - Gestion écologique des nématodes phytoparasites tropicaux. *Cahiers Agricultures*, 7, pp. 187-194.
- Ciancio A. 1996 - Time delayed parasitism and density-dependence in *Pasteuria* spp. and host nematode dynamics. *Nematropica*, pp. 26, 251.
- Ciancio A., Bonsignore R., Vovlas N., Lamberti F. 1994 - Host records and spore morphometrics of *Pasteuria penetrans* group parasites of nematodes. *J. Invert. Pathol.*, 63, pp. 260-267.
- Daudi A.T., Channer A.G., Ahmed R., Gowen S.R. 1990 - *Pasteuria penetrans* as a biocontrol agent of *Meloidogyne javanica* in the field in Malawi and in microplots in Pakistan. *Proc. Brighton Crop Protection Conference, Pests and Diseases*, 1, pp. 253-257.
- Davies K.G., Robinson M.P., Persidis A. 1990 - The characterisation of *Pasteuria penetrans* using polyclonal antibody and its effect on spore attachment to the second stage juveniles of *Meloidogyne incognita*. *Nematologica*, 36, 343 pp.
- Fould S., Davies K.G., Hirsch P., Dieng L., Dabiré K.R., Diop M.T., Normand P., Mateille T. 1998 - Immunological quantification in soil of *Pasteuria penetrans*, an unculturable bacteria, hyperparasite of plant-parasitic nematodes. *Nematologica*, 44, pp. 495-496.
- Mateille T., Duponnois R., Diop M.T. 1995 - Influence des facteurs telluriques abiotiques et de la plante hôte sur l'infection des nématodes phytoparasites du genre *Meloidogyne* par l'actinomycète parasitoïde *Pasteuria penetrans*. *Agronomie*, 15, pp. 581-591.
- Mateille T., Duponnois R., Dabiré K., Ndiaye S., Diop M.T. 1996 - Influence of the soil on the transport of the spores of *Pasteuria penetrans* by water and on their availability to parasitize nematodes genus *Meloidogyne*. *Eur. J. Soil Biol.*, 32, pp. 81-88.
- Oostendorp M., Dickson D.W., Mitchell D.J. 1990 - Host range and ecology of isolates of *Pasteuria* spp. from the southeastern United States. *J. Nematol.*, 22, pp. 525-531.
- Oostendorp M., Dickson D.W., Mitchell D.J. 1991 - Population development of *Pasteuria penetrans* on *Meloidogyne arenaria*. *J. Nematol.*, 23, 58-64.
- Reise R.W., Chen J.A., Chitwood D.J., Hackett K.J., Sayre R.M., Huettel R.N. 1995 - Enzyme linked immunosorbent assay (ELISA) of *Pasteuria nishizawae*. *J. Nematol.* pp. 27, 517.
- Sayre R.M., Starr M.P. 1988 - Bacterial diseases and antagonisms of nematodes. In, *Diseases of nematodes*, Vol. 1. Poinar G.O. et Jansson H.B. Eds., CRC Press, Inc., Boca Raton, Florida, pp. 69-101.
- Sayre R.M., Wergin W.P., Schmidt J.-M., Starr M.P. 1991 - *Pasteuria nishizawae* sp. nov., a mycelial and endospore-forming bacterium parasitic on cyst nematodes of genera *Heterodera* and *Globodera*. *Res. Microbiol.*, 142, pp. 551-564.
- Seinhorst J.-D. 1962 - Modifications of the elutriation method for extracting nematodes from soil. *Nematologica*, 8, pp. 117-128.
- Starr M.P., Sayre R.M. 1988 - *Pasteuria thornei* sp. nov. and *Pasteuria penetrans* sensu stricto emend., mycelial and endospore-forming bacteria parasitic respectively, on plant-parasitic nematodes of the genera *Pratylenchus* and *Meloidogyne*. *Ann. Inst. Pasteur/Microbiol.*, 139, 11-31.
- Stirling G.R. 1985 - Host specificity of *Pasteuria penetrans* within the genus *Meloidogyne*. *Nematologica*, 31, pp. 203-209.
- Zaki M.J., Maqbool M.A. 1992 - Effect of spore concentrations of *Pasteuria penetrans* on the attachment of *Meloidogyne* larvae and growth of okra plants. *Pak. J. Nematol.*, 10, pp. 69-73.

