

Analyse des courbes de survie de nématodes phytoparasites selon le modèle de Teissier

Analysis of some survival curves of plant parasitic nematodes by the Teissier's model

Georges REVERSAT^{1*}, Jean-Pierre ROSSI¹, Pierre BERNHARD²

¹ Laboratoire d'écologie des sols tropicaux, Orstom—université Paris-VI, centre Orstom d'Île-de-France, 32, avenue Henri-Varagnat, 93143 Bondy cedex ;

² École supérieure en sciences informatiques, université de Nice-Sophia-Antipolis, 650, route des Colles, B.P. 145, 06903 Sophia-Antipolis cedex, France

RÉSUMÉ

Quatre courbes de survie de nématodes phytoparasites sont analysées selon un modèle basé sur l'hypothèse de Teissier, d'une décroissance exponentielle avec le temps de l'espérance de vie. À partir de cette première relation, entre $E(t)$, l'espérance de vie au temps t et le temps t , $E(t) = E_0 \exp(-\alpha t)$ (avec E_0 , l'espérance de vie au temps zéro, et α , un coefficient de décroissance), on établit par intégration la relation entre $S(t)$, le nombre de survivants au temps t , et le temps t , en fonction de S_0 , nombre d'individus au temps zéro, et des deux paramètres E_0 et α : $S(t) = S_0 \exp[\alpha t - (\exp(\alpha t) - 1)/\alpha E_0]$. Le paramètre S_0 n'étant qu'un facteur d'échelle, relatif à l'effectif initial, la forme de la courbe n'est déterminée que par les deux paramètres E_0 et α , d'une interprétation biologique aisée. Ces paramètres E_0 et α des quatre courbes ont été déterminés par une régression non linéaire appliquée aux données expérimentales. L'ajustement du modèle aux points expérimentaux est hautement significatif, démontrant l'aptitude du modèle de Teissier à décrire la survie des nématodes phytoparasites. Les résultats sont discutés et l'hypothèse de Teissier est comparée avec des hypothèses voisines.

Mots clés : courbes de survie, nématodes phytoparasites, modèle de Teissier

ABSTRACT

Four survival curves of plant parasitic nematodes are analysed with Teissier's model. The model is based upon the assumption of an exponential decrease with time of the life expectancy, $E(t) = E_0 \exp(-\alpha t)$, with E_0 the life expectancy at time 0 and α a decay coefficient. By integrating this formula we obtain an expression for the number of survivors at time t , $S(t)$, as a function of the time, t , and S_0 , the number of individuals at time 0, and the parameters E_0 and α : $S(t) = S_0 \exp[\alpha t - (\exp(\alpha t) - 1)/\alpha E_0]$. S_0 is a scaling parameter, related to the initial number of individuals in the population, thus the form of the curve depends only on the parameters E_0 and α , which are readily understandable in a biological model. These parameters E_0 and α are estimated by fitting the model to experimental data using a non-linear regression based on a least squares procedure.

Note présentée par André Cauderon

Note remise le 28 octobre 1996, acceptée après révision le 17 février 1997

* Correspondance et tirés à part

Courriel : reversat@bondy.orstom.fr

The results show a highly significant fit of the model to the data indicating the ability of the model to describe the plant parasitic nematodes survival curve. Results are discussed and the hypothesis of Teissier is compared with other related hypotheses.

Key words: survival curves, plant parasitic nematodes, Teissier's model

Abridged version (see p. 265)

Introduction

La courbe de survie d'une espèce animale constitue une donnée physiologique de base, caractéristique des qualités intrinsèques principales comme l'espèce, le sexe ou la race, mais également des conditions externes, comme la température ou l'effet de groupe [1]. La comparaison de courbes de survie appartenant à plusieurs espèces, ou à la même espèce étudiée dans des conditions différentes (de température par exemple), paraît difficile à réaliser sur les courbes elles-mêmes. Il semble alors préférable d'ajuster aux données de survie un modèle de courbe reposant sur un nombre réduit de paramètres, dont la signification biologique est simple, puis de comparer les valeurs estimées de ces paramètres.

C'est ainsi qu'Inagaki en 1977 [2] a pu montrer que la courbe de survie du Diptère *Musca domestica* L, analysée par la loi de sénescence de Teissier (1934) [3], comportait deux parties, correspondant à deux étapes physiologiques successives. Toutefois, les formulations obtenues aussi bien par Inagaki que par Teissier à partir de cette loi présentent l'inconvénient de ne pas faire apparaître littéralement les deux paramètres biologiques essentiels dans ce modèle, l'espérance de vie au temps zéro et le coefficient de décroissance. L'interprétation d'Inagaki introduit de plus un paramètre apparemment difficile à interpréter et à manipuler, le temps biologique. Enfin, l'ajustement du modèle aux données avait été fait par Inagaki, selon les moyens de l'époque, par des calculs non automatisés, donc avec un degré d'optimisation indéterminé, et le contrôle de la validité de l'ajustement avait été vérifié par un critère établi arbitrairement par l'auteur, sans référence à une loi statistique.

Aussi, au moment de traiter des données de survie de nématodes phytoparasites selon une approche similaire, avons nous préféré que la démarche mathématique bâtie sur l'hypothèse de Teissier soit complètement reprise par l'un de nous (P.B.), afin d'en déduire une relation mathématique impliquant clairement l'espérance de vie au temps zéro et le coefficient de décroissance. Vis-à-vis de ces données, le choix de ce modèle nous a semblé justifié pour deux raisons. D'une part avec certaines combinaisons de valeurs numériques des deux paramètres, les courbes obtenues sont nettement sigmoïdales, comme le sont les courbes de survie tracées point par point à partir de ces mêmes données, mais aussi d'autres courbes de survie connues de nématodes phytoparasites [4], ce qui permettait de prévoir un bon ajustement. D'autre part, les

deux paramètres impliqués, l'espérance de vie au temps zéro, E_0 , et le coefficient de décroissance, α , sont simples à intégrer dans une hypothèse de mécanisme biologique de la survie. Nous avons eu recours, pour l'ajustement du modèle aux données et le calcul des deux paramètres, à un logiciel spécifique d'ajustement de courbes, fonctionnant sur un ordinateur individuel, avec un calcul d'erreur classique, basé sur le test de Fisher.

Données biologiques

Nous avons utilisé les données publiées de quatre courbes de survie de nématodes phytoparasites tropicaux [5–7]. Deux sont relatives aux juvéniles infestants du second stade de deux nématodes endoparasites sédentaires *Heterodera oryzae* Luc & Berdon-Brizuela, 1961 et *Meloidogyne javanica* (Treub, 1885) Chitwood, 1949, tandis que les deux autres correspondent aux mâles et aux femelles d'un nématode endoparasite migrateur, *Hirschmanniella spinicaudata* (Schuurmans Stekhoven, 1944) Luc & Goodey, 1964. Le rappel de la méthodologie suivie lors de ces déterminations permet d'apprécier dans quelle mesure les lots d'animaux étudiés constituent bien des cohortes (groupe d'animaux de stade et d'âge homogènes), au sens strict ou au sens étendu de la définition, condition indispensable à ce type d'étude [1].

Dans le cas des juvéniles du second stade, des masses d'œufs (groupant chacune plusieurs centaines d'œufs pondus par la même femelle) sont recueillies par tri manuel à partir de racines de plantes infestées et les animaux sont obtenus par éclosion directe de ces œufs pendant 3 j pour *H. oryzae* et 2 j pour *M. javanica*. Dans le cas de la première espèce, la dispersion autour de l'âge moyen est ainsi de 1,5 j et la durée de vie maximale étant de 6 semaines, la dispersion relative est de 3,6 %. Pour la seconde espèce le chiffre correspondant est de 2,9 %. Il s'agit donc bien de cohortes, au sens strict de la définition [1], et leur effectif initial (S_0) est de 32 000 pour *H. oryzae* et de plusieurs millions pour *M. javanica*. Le test de survie est pratiqué sur plusieurs parties aliquotes contenant chacune plusieurs milliers d'individus dont on mesure l'aptitude à migrer verticalement vers le bas pendant 24 h à travers un obstacle maillé qui ne laisse passer que les animaux actifs (réponse par tout ou rien). L'expérience montre que ce délai intègre le passage de la quasi-totalité des survivants. Le test est renouvelé chaque semaine jusqu'à ce qu'il n'y ait plus aucun passage. Entre

deux tests, les animaux sont gardés dans de l'eau déminéralisée pour *H. oryzae* ou du tampon phosphate pH 7-4 mM pour *M. javanica*, sous une épaisseur maximale de 4 mm, afin d'optimiser l'aération, dans une étuve à 28 °C, à l'obscurité.

Dans ces conditions, la proportion de juvéniles survivants de *H. oryzae* est de 1 au temps 0, de 0,864 après une semaine, de 0,632 après 2 semaines, de 0,348 après 3 semaines, de 0,148 après 4 semaines, de 0,015 après 5 semaines et de 0 après 6 semaines [5]. De la même façon la proportion de survivants chez *M. javanica* est de 1 au temps zéro, de 0,785 après 1 semaine, de 0,370 après 2 semaines, de 0,111 après 3 semaines, de 0,018 après 4 semaines et de 0 après 5 semaines [6].

Pour *H. spinicaudata*, les femelles et les mâles sont recueillis par tri manuel à partir d'une population fraîchement extraite des racines d'une plante infestée. Ils sont donc purs du point de vue du stade mais sont susceptibles d'appartenir à plusieurs générations. En fait dans les conditions d'élevage pratiquées, l'extraction des racines a lieu au moment le plus favorable d'une dynamique des populations particulièrement rapide, au sommet de la courbe logistique [8]. Ainsi la proportion des animaux ayant atteint le stade adulte, femelle ou mâle, à cette date doit être très importante par rapport aux survivants des mêmes stades des générations précédentes. Un deuxième facteur d'homogénéisation de ces animaux est le contact nutritionnel avec la plante hôte, qui se poursuit jusqu'au moment de l'extraction. Cela répond assez bien à la définition étendue [1] de la cohorte, à savoir un groupe d'individus ayant vécu un même événement important (en l'occurrence le contact nutritionnel) durant la même période de temps. De plus le tri manuel sous la loupe binoculaire a permis l'élimination de beaucoup des animaux âgés, reconnaissables à leur activité spontanée réduite (au temps zéro cette différence est très sensible) et à des anomalies caractéristiques de l'épaisseur de la cuticule (couche hyaline plus importante) et de l'opacité du tractus digestif. La survie est étudiée sur une cohorte de 300 individus de chaque sexe, maintenus dans de l'Antifongique organomercurique) à 4 ppm dans du tampon phosphate pH 7-4 mM, à 28 °C, jusqu'à extinction complète. Le test de survie est pratiqué toutes les 3 semaines, individu par individu, en fonction de son activité soit spontanée, soit déclenchée par un contact léger avec un fil métallique fin et souple au niveau de l'œsophage.

Dans ces conditions la proportion de femelles survivantes est de 1 au temps zéro, de 0,950 à la 3^e semaine, de 0,770 à la 6^e, de 0,603 à la 9^e, de 0,476 à la 12^e, de 0,310 à la 15^e, de 0,193 à la 18^e, de 0,123 à la 21^e, de 0,073 à la 24^e, de 0,033 à la 27^e, de 0,013 à la 30^e et de 0 à la 33^e. De la même façon la proportion de mâles survivants est de 1 au temps zéro, de 0,970 à la 3^e semaine, de 0,863 à la 6^e, de 0,720 à la 9^e, de 0,533 à la 12^e, de 0,383 à la 15^e, de 0,263 à la 18^e, de 0,167 à la 21^e, de 0,110 à la

24^e, de 0,060 à la 27^e, de 0,030 à la 30^e, de 0,010 à la 33^e et de 0 à la 36^e.

Calculs et modèle

Relation générale entre l'espérance de vie et la survie

On s'intéresse aux relations entre la courbe de survie $S(t)$ donnant l'effectif survivant à l'instant t sur une cohorte d'effectif S_0 à l'instant initial $t = 0$ et la courbe d'espérance de vie $E(t)$ des individus vivants à l'instant t .

On se placera dans le cas où il n'y a pas d'effet de masse de l'effectif total de la cohorte sur l'espérance de vie de chaque individu (pas d'effet de groupe : tous les individus sont indépendants) de sorte que la fonction $S(t)$ sera toujours proportionnelle à S_0 .

Nous supposons que la fonction $S(t)$ a un moment du premier ordre, ce qui implique en pratique qu'elle tende vers zéro quand t tend vers l'infini, au moins aussi vite que t^{-n} avec $n > 2$. D'après l'hypothèse d'indépendance des individus, sur une population $S(t)$ vivant à l'instant t , la probabilité pour chaque individu de mourir à l'instant $\tau > t$ est $-dS(\tau)/S(t)$, et ces individus auront vécu un temps $\tau - t$ après l'instant t . L'espérance de vie se traduit donc par :

$$E(t) = -\int_t^{\infty} (\tau - t) \frac{-dS(\tau)}{S(t)} \quad [1]$$

Cette formule s'inverse facilement. Nous pouvons en effet l'écrire

$$E(t)S(t) = -\int_t^{\infty} (\tau - t) dS(\tau) \text{ soit en dérivant en } t \\ \dot{E}(t)S(t) + E(t)\dot{S}(t) = \int_t^{\infty} dS(\tau) = -S(t)$$

La dernière égalité utilise le fait que $S(t) \rightarrow 0$ quand $t \rightarrow \infty$. Soit encore

$$\dot{S}/S = -\dot{E}/E - 1/E \text{ qui s'intègre en}$$

$$\ln \frac{S(t)}{S_0} = \ln \frac{E_0}{E(t)} - \int_0^t \frac{d\tau}{E(\tau)}$$

soit finalement la formule recherchée, donnant la survie en fonction de l'espérance de vie :

$$S(t) = S_0 \frac{E_0}{E(t)} \exp\left(-\int_0^t \frac{d\tau}{E(\tau)}\right) \quad [2]$$

Calcul de la survie pour le modèle de Teissier

L'hypothèse de Teissier [3] consiste à poser une relation de décroissance exponentielle de l'espérance de vie, $E(t)$, à partir de sa valeur au temps zéro, E_0 , en fonction du temps t et d'un coefficient de décroissance α :

$$E(t) = E_0 \exp(-\alpha t) \quad [3]$$

C'est un calcul élémentaire d'introduire cette loi dans la formule 2 qui donne alors

$$S(t) = S_0 \exp\left[\alpha t - \frac{1}{\alpha E_0} (\exp(\alpha t) - 1)\right] \quad [4]$$

Cette formule 4 amène plusieurs remarques :

– Le paramètre S_0 , égal à l'effectif initial de la population, n'est qu'un facteur d'échelle dont on s'affranchit en considérant le rapport $S(t)/S_0$, qui varie de 1 (temps zéro) à 0 (date d'extinction) et que nous appellerons par convention survie dans la suite du texte.

– La forme de la courbe de survie ne dépend donc plus que des deux seuls coefficients α et E_0 dont l'interprétation biologique est aisée.

– La courbe de survie étant strictement décroissante et la pente à l'origine étant égale à $\alpha - 1/E_0$, il faut que l'expression $\alpha E_0 \leq 1$ soit vérifiée.

– On montre en outre que la courbe a un point d'inflexion en $\alpha t = \ln[(3 + \sqrt{5})\alpha E_0/2]$, de sorte que le point d'inflexion n'est réellement présent que si $\alpha E_0 > 2/(3 + \sqrt{5}) \approx 0,38$

– La valeur admissible du produit αE_0 se situe donc entre 0,38 et 1. On se rend alors compte que la courbe $S(t)$ tend très vite vers 0 dès que αt dépasse 2. La forme biexponentielle assurant qu'elle est alors rapidement pratiquement égale à 0.

Ajustement du modèle aux données

L'ajustement du modèle de Teissier aux données et le calcul des paramètres E_0 et α correspondants de la formule 4 ont été réalisés à l'aide du logiciel MacCurveFit développé par Kevin Raner Software (1991–1995) [9]. La procédure est basée sur la méthode des moindres carrés : le logiciel minimise la somme des carrés des écarts (SCE) entre les valeurs des survies observées et les valeurs des survies calculées par la formule 4, en modifiant progressivement les valeurs d' E_0 et α à partir de deux valeurs de départ arbitraires. À l'issue de la procédure d'ajustement, on dispose de la meilleure estimation des deux paramètres du modèle, E_0 et α , ainsi que de la valeur de la SCE. Le rapport du carré moyen de la régression au carré moyen des résidus est comparé à la valeur théorique du F de Fisher [10], afin de tester la régression.

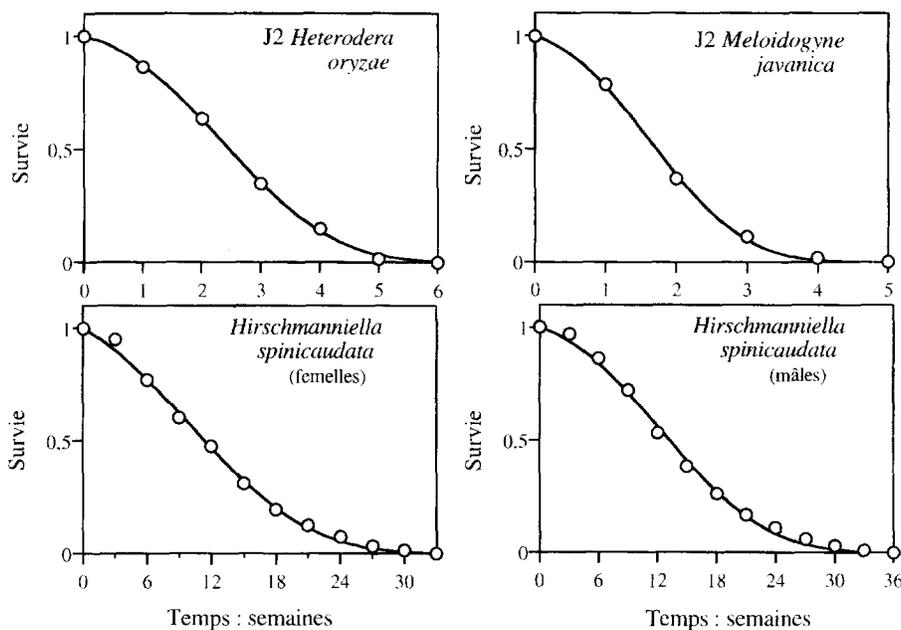


Figure 1. Courbes de survie des juvéniles de second stade d'*Heterodera oryzae* et de *Meloidogyne javanica* et des adultes d'*Hirschmanniella spinicaudata*.

Cercles blancs : points expérimentaux. Trait : courbes tracées à partir de la formule 4 et des valeurs numériques des paramètres E_0 et α estimées par la méthode des moindres carrés (tableau I).

Résultats

Le tableau I donne les valeurs des deux paramètres du modèle de Teissier, E_0 et α , calculés par ajustement du modèle aux points expérimentaux donnés pour chaque cas étudié. De plus, les valeurs de la SCE et du carré du coefficient de corrélation r^2 , également mentionnées dans ce tableau, apportent des informations sur la qualité des ajustements réalisés. Les tests, effectués suivant la méthode explicitée plus haut, indiquent un ajustement hautement significatif pour les quatre cas étudiées ($p < 10^{-4}$).

Les courbes tracées selon la formule 4 avec les valeurs des paramètres E_0 et α calculées, données dans le tableau I, sont reportées sur des graphiques où figurent les données expérimentales de survie pour chaque espèce (figure 1).

Discussion

La survie des nématodes phytoparasites

Comparées aux données de survie disponibles pour des groupes très étudiés sous ce rapport, comme les insectes et les mammifères, celles relatives aux nématodes phytoparasites présentent la particularité d'intégrer les phénomènes de mortalité dus au vieillissement et au jeûne. Dans le cas des insectes et des mammifères au contraire, les données correspondantes ont été déterminées, dans la plupart des cas, sur des animaux nourris, et la mortalité n'est due qu'au phénomène de vieillissement.

Cette originalité est due au fait que ces nématodes sont strictement phytoparasites et qu'il ne leur est pas possible de se nourrir en dehors de la présence d'une plante hôte. Actuellement, aucun élément ne permet d'évaluer les

Tableau I. Estimation des paramètres E_0 et α des courbes de survie, calculés par ajustement du modèle de Teissier aux données expérimentales.

Nématode (espèce et stade)	E_0 (erreur standard)	α (erreur standard)	produit $\alpha \times E_0$	SCE	r^2	Extinction E_0
Unité	semaine	semaine 1				
<i>Meloidogyne javanica</i> juvéniles 2	1,760 (0,024)	0,470 (0,022)	0,827	0,00074	0,99918	2,84
<i>Heterodera oryzae</i> juvéniles 2	2,519 (0,022)	0,332 (0,009)	0,836	0,00053	0,99947	2,38
<i>Hirschmanniella spinicaudata</i> , femelles	11,95 (0,16)	0,0567 (0,0031)	0,677	0,00373	0,99755	2,76
<i>Hirschmanniella spinicaudata</i> ; mâles	13,55 (0,18)	0,0594 (0,0028)	0,805	0,00495	0,99715	2,65

Pour les quatre cas étudiés, les ajustements sont significatifs au seuil de probabilité $p < 10^{-4}$; avec SCE somme des carrés des écarts, et r^2 , le carré du coefficient de corrélation et la date d'extinction de la cohorte, en unité E_0 .

parts respectives des deux processus, vieillissement et jeûne, dans les courbes de survie obtenues. Aussi pourrait-on s'interroger sur l'intérêt de l'établissement de telles courbes pour ces animaux. En fait cette situation en apparence artificielle correspond au cas bien concret d'une population de nématodes phytoparasites présente dans un sol où ne croît pas de plante hôte convenable, capable de permettre leur développement. Cela se produit notamment, et d'une façon volontaire, lors d'une rotation culturale avec une plante non-hôte ou d'une jachère nue, pratiques culturales qui sont utilisées comme moyen de lutte, justement dans le but d'éliminer ces parasites des cultures. Donc ces courbes de survie obtenues in vitro dans le cas des nématodes phytoparasites constituent une première approche de la mesure de l'efficacité du facteur commun à ces deux méthodes de lutte culturale, alternatives à la lutte chimique : l'absence de plante hôte. Des

approches plus évoluées devront tenir compte d'une part des éclosions qui se produisent continuellement à partir du stock d'œufs du sol, créant ainsi de nouvelles cohortes, et d'autre part de l'existence dans le sol de microsites, dont les propriétés physiques particulières (anaérobiose par exemple) soustraient une fraction des animaux au sort commun, en diminuant considérablement leur métabolisme et en retardant ainsi leur vieillissement.

L'examen des courbes de survie chez les êtres vivants a fait l'objet, depuis longtemps déjà, d'une réflexion approfondie et les circonstances dans lesquelles ces études doivent être à présent conduites sont devenues, de ce fait, assez codifiées [1]. L'idéal est de travailler sur des cohortes définies par un effectif important et homogène des points de vue du stade et de l'âge, condition remplie ici, comme nous l'avons vu plus haut. Cette question de la superposition de la contrainte du jeûne à celle du vieillissement

Figure 2. Courbes de survie théoriques tracées à partir de la formule 4, pour différentes valeurs numériques d' α .

A : courbe de survie type de nématode phytoparasite ($\alpha = 0,8$) ; B : courbe limite maximale ($\alpha = 1$) ; C : courbe sans point d'inflexion ($\alpha = 0,3$) ; D : courbe limite minimale ($\alpha = 0$). Échelle de temps en multiples de E_0 , espérance de vie au temps zéro.

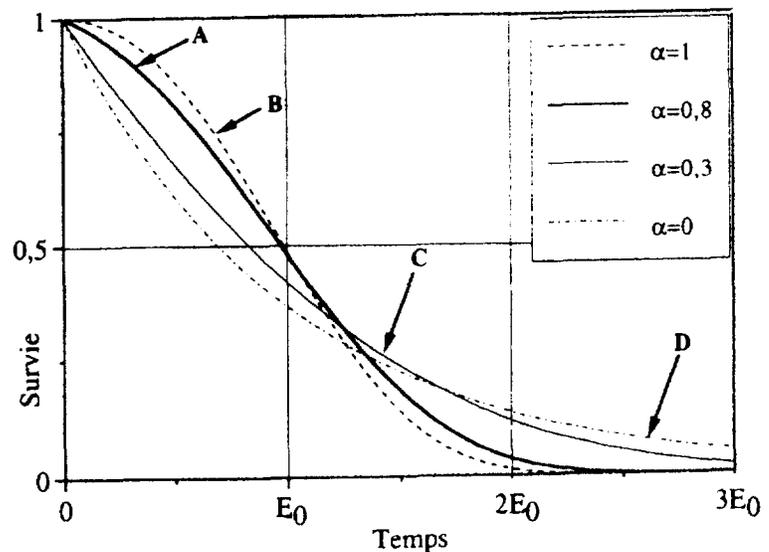


Tableau II. Différents modèles de décroissance de l'espérance de vie et la relation de survie correspondante.

Espérance de vie en fonction du temps	Survie en fonction du temps	Remarques
$E(t) = E_0$ constante	$S(t) = S_0 \exp\left(-\frac{t}{E_0}\right)$ demi-vie au temps $T = (\ln 2)E_0$	cf: désintégration radioactive
$E(t) = E_0(1 - t/T)$ décroissance linéaire	$S(t) = S_0 \left(1 - \frac{t}{T}\right)^{\frac{T}{E_0} - 1}$ avec $T \geq E_0, t \leq T$ $S(t) = S_0(1 - t/T)$	si $T=2E_0$, la survie est linéaire
$E(t) = E_0 \exp(-\alpha t)$ décroissance exponentielle	$S(t) = S_0 \exp\left[\alpha t - \frac{1}{\alpha E_0}(\exp(\alpha t) - 1)\right]$	modèle de Teissier
$E(t) = E_0 / (1 + \alpha t)^n$ décroissance en $1/(t^n)$	$S(t) = S_0 (1 + \alpha t)^n \exp\left[-\frac{(1 + \alpha t)^{n+1} - 1}{(n+1)\alpha E_0}\right]$	considérer d'abord le cas où $n = 1$
$E(t) = E_0 / [1 + \ln(1 + \alpha t)]$ décroissance en $1/\ln t$	$S(t) = \frac{S_0}{E_0} [1 + \ln(1 + \alpha t)] (1 + \alpha t)^{-\frac{1 + \alpha t}{\alpha E_0}}$	

sement, dont nous venons de montrer le caractère inéluctable, mais également l'intérêt dans le cas des nématodes phytoparasites du sol, caractérise en fait la physiologie de tous les organismes parasites obligatoires.

La représentation des courbes de survie est réalisée habituellement en coordonnées semi-logarithmiques (logarithme de la survie en ordonnée) et l'allure des courbes ainsi tracées a conduit à une classification [1]. Replacées dans ce système de coordonnées, les courbes des quatre exemples traités ici sont intermédiaires entre celles du premier groupe, de type convexe et celles du deuxième groupe, de type diagonal.

Type et variations possibles du modèle de Teissier

Ainsi, le modèle de Teissier apparaît comme convenant particulièrement bien aux nématodes étudiés ici. Si la forme sigmoïdale caractéristique des courbes présentées dans la figure 1 avait été déjà bien observée chez les nématodes [4-7] mais aussi chez d'autres animaux [11], elle n'avait pas donné lieu, jusqu'à présent, à une analyse mathématique spécifique. L'application de ce modèle à l'étude d'un plus grand nombre de cas de courbes de survie de nématodes est actuellement en cours.

Une formalisation plus poussée du modèle peut être obtenue en portant en abscisses les unités de temps en multiples de E_0 , l'espérance de vie au temps zéro. Pour cela on remplace E_0 par 1 dans la formule 4 et on affecte les mesures de temps sur les abscisses de l'unité E_0 . On peut alors tracer différentes courbes qui ne dépendent plus que de la valeur du paramètre α . Quatre valeurs de ce paramètre ont été appliquées pour tracer les quatre courbes de la figure 2, permettant ainsi l'exploration de l'ensemble des variations offertes par le modèle de Teissier.

Courbe type

La courbe A correspond à une valeur du produit αE_0 fixée à 0,8, proche des valeurs observées sur les cas étudiés (tableau I). La forme est typiquement sigmoïdale avec un point d'inflexion pour une survie voisine de 0,5. La survie est de 0,481 au temps E_0 , de 0,035 au temps $2 E_0$ et de $4 \cdot 10^{-5}$ au temps $3 E_0$. Par comparaison, lorsqu'on évalue la date d'extinction des cohortes sur la base d'unités égales à E_0 (tableau I), on obtient des valeurs variant de 2,38 pour *H. oryzae* à 2,84 pour *M. javanica*, les deux autres cas présentant des valeurs intermédiaires. À condition d'exprimer les données de temps en unités E_0 , les quatre courbes présentées dans la figure 1 sont très proches de cette courbe A, que l'on peut donc considérer comme la courbe de survie type d'un nématode phytoparasite. Notons que par le biais de ce changement d'unité de temps (E_0), on retrouve la notion du temps biologique proposée par Inagaki [2].

Courbe limite maximale

La courbe B correspond au cas extrême pour lequel le produit αE_0 est égal à 1. La tangente à la courbe au point zéro est horizontale. C'est la valeur maximale de ce produit αE_0 pour une courbe de survie, puisque, pour une valeur supérieure, la courbe n'est plus strictement décroissante.

Courbe sans point d'inflexion

La courbe C de la figure 2 est la courbe de survie obtenue en fixant le produit αE_0 à 0,3. Nous avons vu précédemment que le point d'inflexion n'existe que si le produit αE_0 est supérieur à 0,38.

Courbe limite minimale

Dans le cas où $\alpha = 0$, l'espérance de vie reste constante : il s'agit d'un phénomène identique au processus de décomposition d'un élément radioactif. À chaque instant, quelle que soit la date de l'observation, un individu (ou un atome) a une probabilité constante de mourir (ou de se désintégrer). Ce résultat peut être obtenu par un calcul aux limites de la formule 4. Cette formule tend alors vers $S(t) = S_0 \exp(-t/E_0)$, ce qui est semblable à la formule classique de la désintégration d'une substance radioactive, $N(t) = N_0 \exp(-\lambda t)$, avec la constante de désintégration, λ égale à $1/E_0$ (courbe D sur la figure 2). Le modèle de Teissier a donc pour limite extrême cette décomposition exponentielle, lorsque le paramètre α tend vers zéro. Notons que ce modèle, avec une espérance de vie constante, est souvent inclus dans les études de modélisation des dynamiques de population pour tenir compte de la mortalité [12] et qu'il constitue le troisième groupe de la classification évoquée plus haut, c'est le type à espérance de vie constante [1].

Autres modèles d'espérance de vie

L'accord rencontré entre le modèle choisi et les résultats expérimentaux se mesure par la fiabilité de l'ajustement ($p < 10^{-4}$). Si un bon accord a été trouvé entre le modèle de Teissier et les quatre courbes de survie étudiées, on peut penser que d'autres modèles pourraient mieux convenir à d'autres groupes zoologiques ou même à d'autres espèces de nématodes. La formule 2 permet de passer d'une formule donnant l'espérance de vie en fonction du temps à la formule donnant la survie en fonction du temps. Les termes de cette formule 2 montrent qu'elle est totalement indépendante de celle donnant l'espérance de vie. Il semble donc tout à fait approprié de réserver le terme de modèle à la relation qui lie l'espérance de vie et le temps, puisque aussi bien c'est à ce niveau de la réflexion que la plupart des auteurs émettent une théorie sur le vieillissement [1-3, 12]. Dans la plupart des cas d'ailleurs, il s'agit également d'une relation exponentielle, mais introduite différemment. D'autres relations sont toutefois imaginables et le tableau II propose quelques formules différentes avec la formule de survie correspondante, calculée à l'aide de la formule 2.

Ces variations incluent une décroissance nulle, linéaire, en $1/t$ et en $1/nt$. On peut en proposer d'autres formes à l'infini. Le logiciel d'ajustement étant précis et d'un emploi très rapide, on pourrait imaginer cette fois que ce

soit en fonction de la formule de survie qui permet le meilleur ajustement que l'on soit conduit à la formule la plus probable de l'expression de l'espérance de vie en fonction du temps. L'hypothèse biologique la plus adaptée à cette expression mathématique serait donc directement imposée par les données de survie. Cette démarche, inverse de celle qui est habituellement suivie dans ce domaine, quoique parfois recommandée [13], pourrait contribuer à enrichir le débat sur les mécanismes du vieillissement, qui est maintenant solidement argumenté [11].

Conclusion

Les ajustements hautement significatifs observés entre les valeurs expérimentales et le modèle montrent que l'hypothèse de Teissier, d'une décroissance exponentielle avec le temps de l'espérance de vie, rend bien compte de ces quatre courbes de survie de nématodes phytoparasites. On dispose donc maintenant pour ce groupe d'animaux d'un outil qui permettra de préciser l'influence d'un certain nombre de facteurs internes ou externes sur les paramètres de ce modèle de survie. On pourrait par exemple tenter de mettre en relation les effets de la température sur ces deux paramètres et sur l'intensité du métabolisme. On préférera sans doute utiliser comme modèles des espèces à vieillissement rapide comme *H. oryzae* ou *M. javanica* plutôt que des espèces à vieillissement lent comme *H. spinicaudata*. Par ailleurs il n'est peut être pas certain que l'établissement de la courbe complète, jusqu'à l'extinction complète de la cohorte, soit nécessaire à une détermination suffisamment précise des paramètres E_0 et α , qui permette d'évaluer leurs variations en fonction du facteur étudié. Il serait en revanche alors nécessaire d'augmenter le nombre des observations en réalisant une mesure supplémentaire au cours de chaque semaine d'observation.

Il conviendrait maintenant d'apprécier dans quelle mesure ce modèle s'adapte également à d'autres groupes zoologiques en utilisant les tables de mortalité disponibles pour de nombreuses espèces. En cas d'écart importants lors de l'application du modèle de Teissier, on pourrait alors avoir recours à une des autres formules proposées (tableau II), afin de déterminer le modèle s'ajustant le mieux aux données.

ABRIDGED VERSION

Survival curves of plant parasitic nematodes exhibit a typically sigmoidal form. Among several models of mathematical expression of survival as a function of time, the model of Teissier seems to fit this kind of curve rather conveniently. This model starts with the hypothesis of an exponential decrease with time of the life expectancy: $E(t) = E_0 \exp(-\alpha t)$,

with E_0 , the life expectancy at the time $t = 0$, and α , the rate of decrease. The relation between the survival at time t , $S(t)$, and t is obtained by integration: $S(t) = S_0 \exp[\alpha t - (\exp(\alpha t) - 1)/\alpha E_0]$. The study of the latter expression shows several features: i) since a survival curve must be strictly decreasing, the relation $E_0 \alpha < 1$ must be ob-

served; ii) the sigmoidal form of the curve depends on the presence of an inflexion point which exists only if the product $E_0\alpha > 0.38$; iii) S_0 is a scaling parameter, related to the initial number of individuals in the population, thus the form of the curve depends only on the parameters E_0 and α , which are readily understandable in a biological model. Data from four already published survival curves have been used as experimental basis: second stage juveniles of *Heterodera oryzae* and *Meloidogyne javanica* and females and males of *Hirschmanniella spinicaudata*. The model was fitted to the data using the software MacCurveFit developed by Raner. The model parameters E_0 and α (table I) were estimated by performing curve fitting using a least squares procedure. Table I also gives the sum of the square residuals, SSE, and r^2 , the squared correlation coefficient. The statistical significance of the non-linear regressions was tested with a F test, which showed that they were highly significant ($P < 10^{-4}$). The life expectancy at the time zero, E_0 , varies from 1.47 weeks for *M. javanica* to 13.55 weeks for males of *H. spinicaudata*. The product of E_0 times α varies from 0.677 to 0.836, thus leading to strictly decreasing curves with an inflexion point. The shape of the curves defined by the Teissier's model for several numerical values of α with a time basis with multiples of E_0 have been studied. A typical survival curve of a plant parasitic nematode (curve A) can be traced for $\alpha = 0.8$. On curve A, the survival

equals 0.481 at time E_0 , 0.035 at time $2E_0$, $2.5 \cdot 10^{-3}$ at time $2.5 E_0$ and $4 \cdot 10^{-5}$ at time $3 E_0$. In the four examples of the present study, the population extinction occurred between $2.38 E_0$ and $2.84 E_0$. Curve B is characteristic of a product αE_0 equal to 1, leading to the presence of a horizontal tangent at the origin. For curve C the product αE_0 equals 0.3 and there is no inflexion point. Lastly curve D corresponds to $\alpha = 0$ in the Teissier's model, that is a constant value of the life expectancy. Curve D is identical to the curve of the desintegration of a radioactive material. Survival data for, e.g. mammals and insects are determined using fed animals. On the contrary, survival data for plant parasitic nematodes are obtained with animals maintained in vitro, without feeding, thus they include both the effects of ageing and starvation and the respective effects of the two factors remain unknown. Nevertheless, these conditions mimic the fate of a nematode population in soil without a convenient host plant, as in the case of fallow or cultural rotation, used as a means of control against these parasites. For comparison with the exponential decrease of the life expectancy (Teissier's model), and in order to provide a better fitting of the model to other experimental data, some models with different relationships between life expectancy and time are proposed, including linear, $1/t^n$ and $1/\ln t$ models.

RÉFÉRENCES

1. Dajoz R. 1974. *Dynamique des populations*. Paris, Masson, 301 p.
2. Inagaki H. 1977. Courbe de survie du diptère brachycère *Musca domestica* L analysée par la loi de sénescence de Tessier (1934). *C. R. Acad. Sci. Série D* 284, 1219-1222
3. Teissier G. 1934. Recherches sur le vieillissement et les lois de la mortalité. *Ann. Physiol. Physico-Chimie Biol.* 10, 237-284
4. Cooper A.F. Jr, Van Gundy S.D. 1971. Senescence, quiescence and cryptobiosis. In : *Plant Parasitic Nematodes. Volume II. Cytogenetics, Host-Parasite Interactions and Physiology* (Zuckerman B.M., Mai W.F., Rohde R.A., eds), Academic Press, New York, 297-318
5. Reversat G. 1980. Effect of in vitro storage time on the physiology of second stage juveniles of *Heterodera oryzae*. *Rev. Nématol.* 3, 233-241
6. Reversat G. 1981a. Consumption of food reserves by starved second stage juveniles of *Meloidogyne javanica* under conditions inducing osmobiogenesis. *Nematologica* 27, 207-214
7. Reversat G. 1981b. Effect of ageing and starvation on respiration and food reserves content in adult *Hirschmanniella spinicaudata*. *Rev. Nématol.* 4, 125-130
8. Merny G. 1972. Les nématodes phytoparasites des rizières inondées de Côte-d'Ivoire. III. Étude sur la dynamique des populations de deux endoparasites : *Hirschmanniella spinicaudata* et *Heterodera oryzae*. *Cahiers Orstom, série Biologie* 16, 31-140
9. Raner K. 1995. Mac Curve Fit version 1.1. Mt Waverley, Kevin Raner Software, Victoria, Australia, 39 p.
10. Sokal R.R., Rohlf F.J. 1995. *Biometry: the Principles and Practice of Statistics in Biological Research*. W.H. Freeman and Co, New York, 887 p.
11. Robert L. 1983. *Mécanismes cellulaires et moléculaires du vieillissement*. Paris, Masson, 189 p.
12. Frontier S., Pichod-Viale D. 1991. *Écosystèmes. Structure fonctionnement évolution*. Paris, Masson, 392 p.
13. Benzécri J.P. et al. (1980). *L'analyse des données. Tome II. L'analyse des correspondances*. Paris, Dunod, 632 p.