

## Le *Striga*, un ravageur de cultures vivrières : le point sur les connaissances récentes et sur les méthodes de lutte

Patrick Thalouarn, André Fer

**D**eux genres de plantes parasites sont capables d'anéantir complètement une récolte. Si l'orobanche sévit notamment sur le pourtour méditerranéen et affecte des légumineuses, les *Striga* sont, eux, des espèces largement répandues dans la ceinture intertropicale en Afrique et en Asie du Sud-Est. Ces deux genres appartiennent d'ailleurs à des familles très voisines sur le plan de la systématique, respectivement les Orobanchacées pour les orobanches et les Scrophulariacées pour les *Striga*.

Le *Striga*, qui fait l'objet de la présente synthèse comprend en réalité 40 taxa (36 espèces et 4 sous-espèces) dont 33 sont représentés en Afrique parmi lesquels 26 sont endémiques [1]. Mais 4 espèces peuvent être considérées comme responsables de la plupart des dégâts observés. Leur répartition géographique est rapportée dans la figure 1. Les espèces *S. hermonthica*, *S. asiatica* et *S. aspera* parasitent principalement les cultures céréalières (maïs, sorgho, mil, riz) et parfois la canne à sucre, alors que *S. gesnerioïdes* est un fléau pour les légumineuses, le tabac et la patate douce.

Si les estimations du coût économique des dégâts causés par ces différentes espèces de *Striga* sont encore imprécises, on peut avancer le chiffre de quelques milliards de dollars, soit au moins

une dizaine de milliards de francs français, perdus chaque année par l'agriculture africaine. Cela justifie que l'on cherche à mieux connaître et à combattre ce parasite.

Après avoir évoqué la symptomatologie et l'importance des dégâts causés, nous envisagerons successivement la biologie et la physiologie du *Striga* avant de passer en revue les différentes méthodes de lutte contre ce ravageur.

### Symptomatologie et importance des dégâts

#### Symptomatologie

Chez le maïs parasité par *S. hermonthica*, on observe surtout un dessèchement des feuilles entraînant une fanaison précoce de la plante. Cela s'accom-

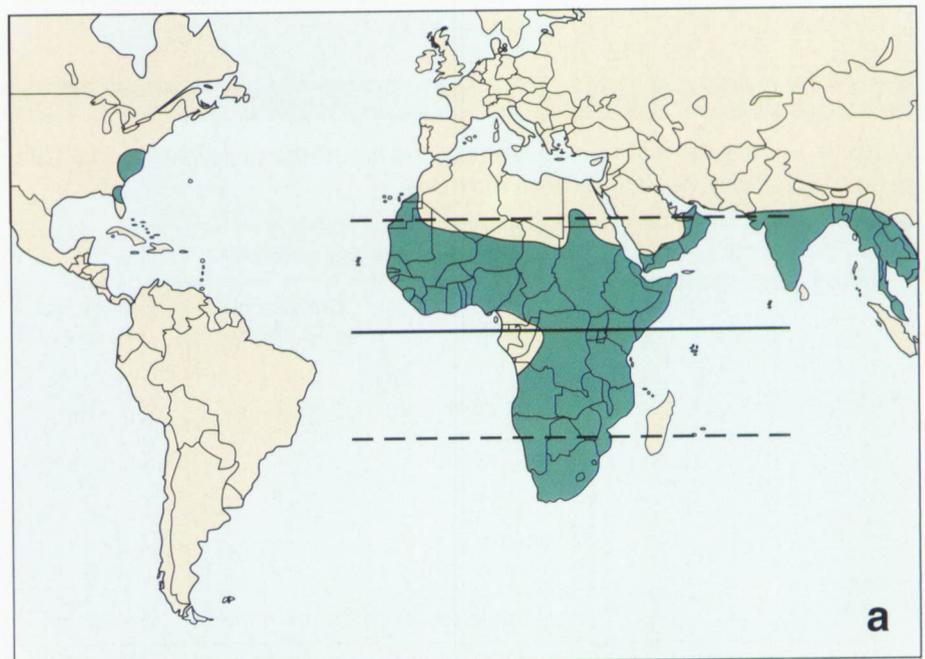


Figure 1-a. Distribution géographique globale des espèces de *Striga* à incidence agronomique (*S. hermonthica*, *S. asiatica*, *S. aspera* et *S. gesnerioïdes*).

Figure 1-a. General distribution of 4 *Striga* species (*S. hermonthica*, *S. asiatica*, *S. aspera* and *S. gesnerioïdes*) responsible for economic losses.

P. Thalouarn, A. Fer : Groupe de physiologie végétale, Faculté des Sciences et Techniques, 2, rue de La Houssinière, 44072 Nantes Cedex 03, France.

pagne d'une réduction pouvant être très marquée de la taille du maïs et, bien sûr, de celle des épis, quand il y en a. Une échelle symptomatologique a été proposée [2], elle est résumée dans le *tableau 1*. Des dégâts pouvant atteindre une ampleur comparable sont enregistrés sur d'autres cultures annuelles telles que le mil ou le sorgho (*photo 1*).

Chez le niébé (*Vigna unguiculata*) parasité par *Striga gesnerioides*, la chlorose du limbe d'une foliole constitue le premier symptôme visible. Elle est suivie par l'apparition de points de dessiccation avant que toute la foliole soit fanée. Cette dessiccation gagne ensuite les deux autres folioles puis le pétiole. Cela s'accompagne d'une réduction du nombre de gousses qui sont, de toute façon, plus légères.

### Importance des dégâts

L'importance des pertes de rendement dépend bien sûr du degré d'infestation que l'on peut évaluer en comptant le nombre de pieds de *Striga* au mètre carré. Mais il faut savoir que 10 à 30 % seulement des *Striga* fixés sur les racines de la plante-hôte émergent et que les *Striga* non visibles font déjà beaucoup de dégâts sur la plante parasitée, surtout lorsque cette dernière en

est encore aux premiers stades de son développement ; elle peut alors être anéantie assez facilement.

Dans bien des exploitations agricoles situées sur les aires de répartition des *Striga* (*figure 1*), des infestations provoquent des pertes de rendement supérieures à 15 % et qui peuvent atteindre 80, 90, voire 100 %. Ceci a déjà conduit à l'abandon de champs mis en jachère et même à l'abandon complet d'exploitations, voire de villages, phénomène observé dans plusieurs pays d'Afrique de l'Ouest.

Toutes les régions d'un même pays ne subissent pas les mêmes dégâts. Il y a parfois une bonne corrélation entre le degré d'infestation et la faiblesse des précipitations, comme cela a été observé au Togo (*figure 2*) ou au Nord Cameroun, au climat plus aride, où les 2/3 des surfaces en céréales sont infestées. Certains pays sont sévèrement touchés. Ainsi, on estime que 75 % des surfaces céréalières de Gambie sont contaminées par le *Striga*. Pour le seul Nigeria, il est vraisemblable que 40 % des 11 millions d'hectares consacrés au sorgho, au mil et au maïs sont affectés significativement par les *Striga*, notamment par *S. hermonthica* redoutable sur les maïs [3]. La perte moyenne de rendement y serait d'envi-

ron 35 % ce qui représente un manque à gagner d'environ 2 milliards de francs français.

A l'échelle du continent africain, 17 pays sont gravement touchés et 25 le sont à un degré moindre. Selon les estimations, ce sont 20 à 40 millions d'hectares, principalement de la savane tropicale et de la zone sahélienne, qui sont affectés par le *Striga*. L'impact économique, bien que difficile à chiffrer, est sans doute de l'ordre d'une dizaine de milliards de francs français.

Pour le monde entier, on estime que par rapport à l'ensemble des dégâts causés par des stress biologiques et environnementaux, ceux occasionnés par les seuls *Striga* représentent environ 1 %, tandis que 3,2 % des terres arables de la planète sont menacées par ce fléau.

## Biologie et physiologie

### Comment reconnaître un *Striga* ?

Les *Striga* qui nous intéressent en raison de leur impact économique sont rencontrés dans la zone intertropicale, en général sous climat semi-aride dans des biotopes ensoleillés et riches en herbes, lorsqu'il ne s'agit pas de terrains cultivés. En effet, ces plantes parasitent aussi des espèces spontanées, ce qui contribue d'ailleurs à leur maintien dans les régions infestées. Dans les prairies et les cultures contaminées, on assiste parfois à une véritable « explosion » du parasite. C'est particulièrement visible lorsque plusieurs dizaines de milliers d'inflorescences roses à violettes apparaissent sur une parcelle d'un hectare.

Les *Striga* sont des annuelles à port dressé et relativement étroit, leurs feuilles allongées sont non glabres et chlorophylliennes ; il s'agit donc d'espèces hémi-parasites. L'inflorescence terminale est caractéristique du genre (*photo 2*). L'appareil racinaire, très peu développé, forme des suçoirs (ou haustorium) sur la racine de la plante-hôte (*photo 3*). L'un des caractères les plus importants pour comprendre la nocivité des *Striga* est l'importante production de graines. Chaque plante arrivant à maturité pro-

**Tableau 1**

**Échelle symptomatologique utilisée pour mesurer le degré de tolérance du maïs à *Striga hermonthica***

Degré	Description des symptômes			
	Surface foliaire brûlée (%)	Nécrose	Croissance de la plante*	Rendement en épis*
1	0	0	non affectée	non affecté
2	10	quelques points	non affectée	non affecté
3	20	points	-	non affecté
4	30	points	- -	-
5	40	points	- -	-
6	50	points gris	- - -	-
7	60	nombreux points	- - -	- - -
8	70	nombreux points	- - - -	- - - -
9	100	nombreux points	mort prématurée	aucun épi

(d'après Kim [2])

\* Le nombre croissant de signes - traduit une affectation de plus en plus forte de la croissance de la plante et du rendement en épis.

**Syndrome rating scale for measuring the degree of maize tolerance to *Striga hermonthica***

duit quelques dizaines de milliers de semences.

*Striga gesnerioides* se distingue par de nombreux caractères. Cette espèce est décrite comme pouvant être parfois pérenne, selon la longévité de son hôte. Son appareil végétatif est dégradé, sa tige peu haute est recouverte de petites feuilles plus ou moins charnues et assez peu chlorophylliennes, décrites comme des écailles. C'est pourquoi *S. gesnerioides* est considéré par certains auteurs comme une plante holoparasite. Nous considérons, en nous appuyant sur des observations cytologiques et physiologiques [4], qu'il s'agit plutôt d'une forme intermédiaire entre hémiparasites et holoparasites. Le *S. gesnerioides* se caractérise aussi par un volumineux haustorium, comparable en cela aux tubercules d'orobanches, assurant sa fixation sur la racine de l'hôte et jouant peut-être aussi un rôle de réserve. Dans la suite de cet article, les faits décrits se rapporteront aux espèces hémiparasites, *S. hermonthica*, *S. asiatica* et *S. aspera*. Quand il s'agira de particularités propres à *S. gesnerioides*, cela sera expressément mentionné.

## La graine et la germination

Les graines de *Striga* (photo 4A) sont minuscules (200 à 400  $\mu\text{m}$ ) et très légères (4 à 5  $\mu\text{g}$ ). Parvenues à maturité, elles entrent en dormance, période qui dure de 4 à 6 mois et les empêche de germer au cours de la saison des pluies pendant laquelle elles sont produites [5]. Au cours de la saison des pluies suivante, les graines doivent subir un « préconditionnement » pour percevoir ensuite un signal émanant des racines de certaines plantes avant de pouvoir germer.

### • Le préconditionnement

Il nécessite le séjour des graines à l'humidité, à température élevée (25° à 35° C) et dans l'obscurité pendant 2 semaines environ. Cette phase semble correspondre à la réhydratation de la graine [5]. Le préconditionnement traduit une adaptation remarquable de ces graines en leur permettant de « repérer » la saison des pluies au cours de laquelle la germination, la croissance et la fructification de l'espèce sont possibles. En revanche, la nature des modifications qui interviennent

dans la graine au cours du préconditionnement est totalement inconnue. La réhydratation pourrait s'accompagner d'une restructuration membranaire rendant possible une reprise minimale du métabolisme énergétique et/ou pouvant conduire à une modification de l'équilibre hormonal par activation de systèmes enzymatiques.

### • La germination proprement dite

Les graines préconditionnées ne peuvent germer qu'après perception d'un signal chimique, émanant des racines de certaines plantes. Ce signal permet à la graine de percevoir la présence, dans son environnement immédiat (quelques mm), de la racine d'une plante susceptible d'être parasitée.

Le premier stimulant naturel a été isolé et identifié en 1972 à partir des exsudats racinaires du cotonnier qui, étant résistant aux *Striga*, est donc une plante-piège [7]. Ce stimulant non spécifique, nommé strigol, est un sesquiterpène actif à très faible dose ( $10^{-12}$  M). Certains analogues obtenus par synthèse ont aussi une activité stimulante.

Depuis, des stimulants spécifiques ont été isolés dans les exsudats racinaires du sorgho [8]. Il s'agit de substances phénoliques, regroupées sous le nom générique de sorgoléones, que l'on distingue les unes des autres par leur masse moléculaire (figure 3). Ces substances sont actives sous la forme réduite (hydroquinone) et inactives sous la forme oxydée (quinone).

Les sorgoléones exsudées par la racine de l'hôte sous la forme hydroquinone sont très rapidement oxydées en quinones au fur et à mesure qu'elles s'éloignent de la racine par diffusion [9]. L'existence d'un gradient décroissant de la concentration en sorgoléone active à proximité de la racine de l'hôte explique le fait que seules les graines de *Striga* situées à proximité de cette racine puissent germer. Les sorgoléones, qui sont actives à faible concentration ( $10^{-7}$  M), ne sont probablement pas les seuls stimulants naturels présents dans les exsudats de l'hôte. Un stimulant de la germination de *S. gesnerioides*, de nature chimique très différente, a été isolé des exsudats racinaires du niébé [10].

Par ailleurs, des essais *in vitro* ont montré que d'autres substances, dont

la présence dans les exsudats racinaires n'a pas été prouvée, stimulent aussi la germination de *S. hermonthica*, mais plus faiblement et à plus forte dose [10, 11]. Parmi ces substances se trouvent, par exemple, des cytokinines (kinétine, zéatine), des gibbérellines, la méthionine, l'inositol, une urée substituée à activité cytokininique (le thidiazuron) et l'éthylène.

On ne sait rien des mécanismes impliqués dans la stimulation de la germination. Cependant, la diversité de nature et de structure des différents stimulants connus (naturels ou non) suggère que ces derniers pourraient induire la production d'une seule et même substance qui serait, en définitive, le facteur déclenchant la germination. Il est possible aussi que les stimulants agissent en modifiant l'équilibre des hormones endogènes de la graine.

Dans ce contexte, l'éthylène pourrait jouer un rôle particulier [12]. En effet, d'une part l'éthylène exogène stimule directement la germination de *S. hermonthica in vitro* et, d'autre part, les graines de *Striga* mises en présence d'exsudats racinaires de sorgho produisent et dégagent de l'éthylène quelques heures après leur mise en contact avec les stimulants naturels de germination. Cette émission d'éthylène, qui précède le développement de la radicule de *Striga*, ne se produit pas en présence d'inhibiteurs de la synthèse de cette hormone qui bloquent aussi la germination. Il se pourrait donc que ce soit l'éthylène qui déclenche les modifications physiologiques et biochimiques conduisant à la germination, du moins chez *S. hermonthica* et *S. asiatica* [13].

### • L'établissement du contact avec la racine de l'hôte

La radicule de la germination de *Striga* croît en direction de la racine de l'hôte. Le gradient de concentration en stimulants de germination pourrait bien être responsable de ce chimiotropisme. Au cours de sa croissance en direction de la racine de l'hôte, la radicule de *Striga* sécrète des enzymes dont l'action sur les composés phénylpropanoïdes contenus dans les parois cellulaires de la racine de l'hôte conduit à la libération d'une benzoquinone (la 2,6-diméthoxy-p-benzo-

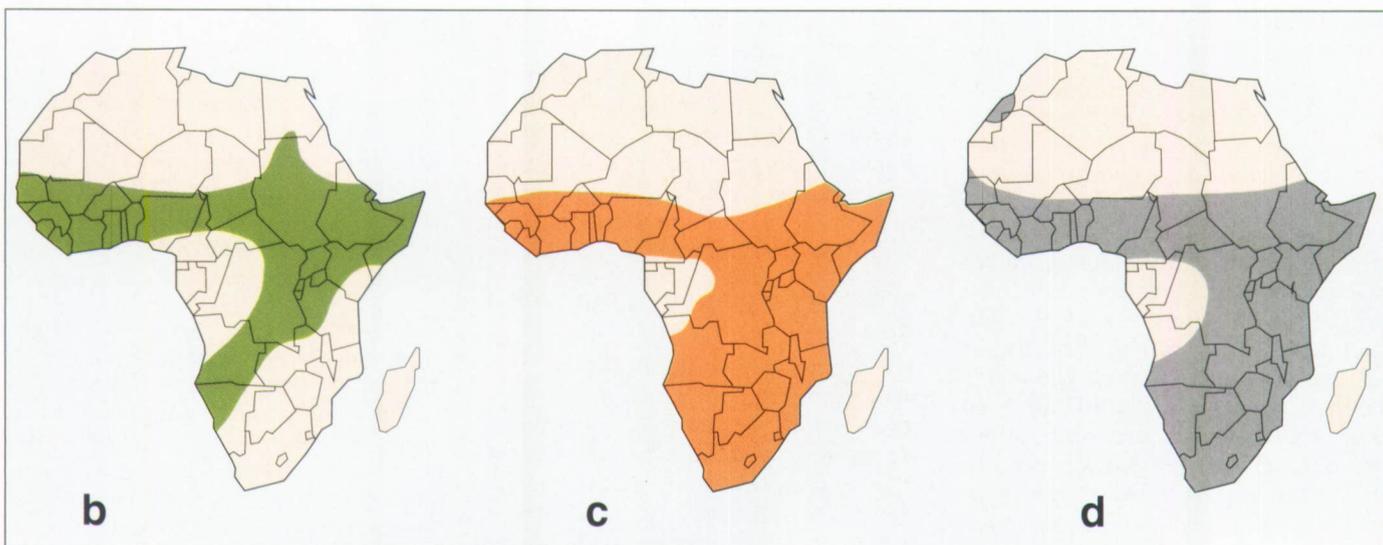


Figure 1b. Distribution de *Striga hermonthica*.

1c. Distribution de *Striga asiatica*.

1d. Distribution de *Striga gesnerioides*.

Figure 1b. Distribution of *Striga hermonthica*.

1c. Distribution of *Striga asiatica*.

1d. Distribution of *Striga gesnerioides*.



◀ Photo 1. Influence du parasitisme de *S. hermonthica* sur la croissance et le développement du sorgho en pot.

Photo 1. Effect of *S. hermonthica* on the growth and the development of sorghum grown in pots.



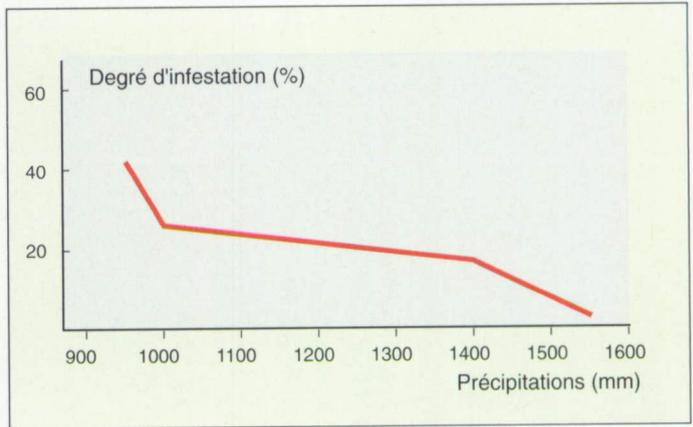
Photo 2. Inflorescence de *S. hermonthica*.

Photo 2. Inflorescence of *S. hermonthica*.



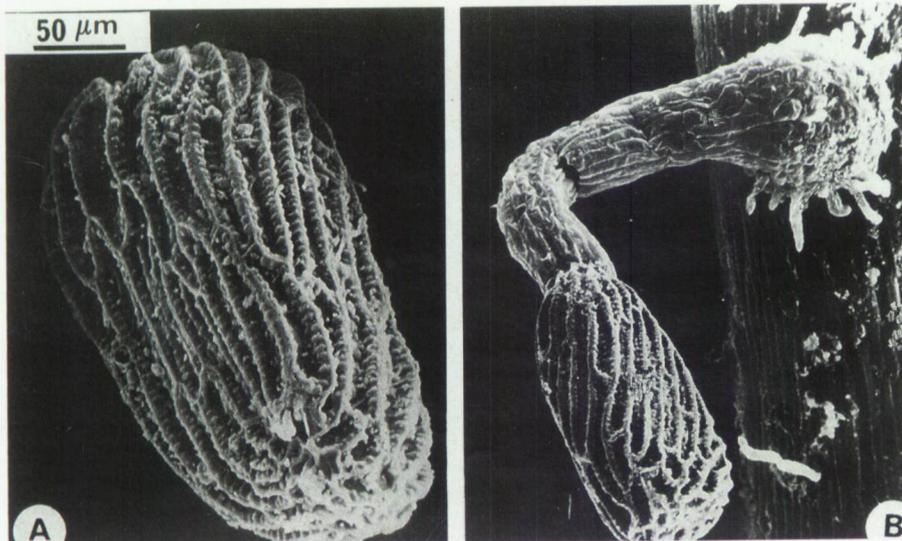
**Photo 3.** Relations entre les appareils racinaires de la plante-hôte (sorgho) et du parasite (*S. hermonthica*) par l'intermédiaire de suçoirs (flèche).

**Photo 3.** Relationship between the root systems of the host plant (sorghum) and parasite (*S. hermonthica*) through haustoria (arrow).



**Figure 2.** Relation entre le degré d'infestation des céréales par *S. hermonthica* et la hauteur des précipitations au Togo (d'après Vogt et al. [34]).

**Figure 2.** Relationship between the degree of infestation of grain crops by *S. hermonthica* and rainfall in Togo.



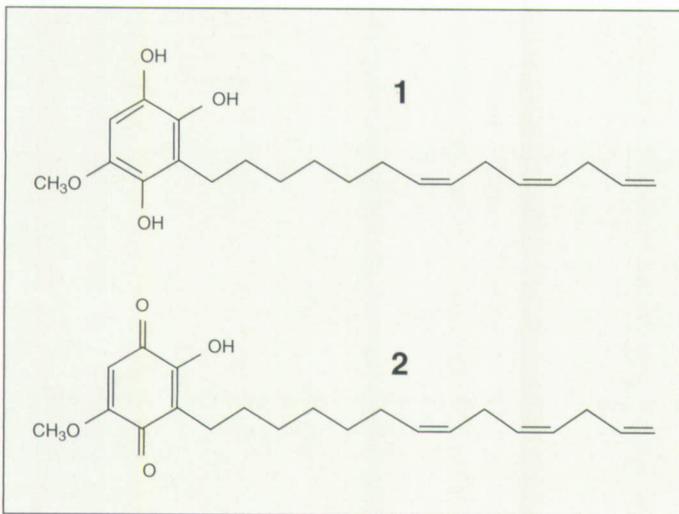
**Photo 4.** La graine de *S. gesnerioides*.  
A : graine non germée.  
B : phase initiale de la fixation de *S. gesnerioides* sur la racine de l'hôte (d'après Dembele [6]).

**Photo 4.** The seed of *S. gesnerioides*.  
A : ungerminated seed.  
B : early stage of the attachment of *S. gesnerioides* seedling to the host root.

quinone ou 2,6-DMBQ,\* figure 4) [14]. Cette benzoquinone induit la formation de cellules papilleuses à l'extrémité de la racine de *Striga* qui se renfle tout en adhérant à la racine de l'hôte (photo 4B). Cette phase correspond au début du développement de l'haustorium ou suçoir.

Les cellules situées à l'extrémité de la radicule de *Striga* pénètrent dans la racine de l'hôte pour former le suçoir définitif et fonctionnel. La structure du suçoir, qui a déjà été décrite [5], est caractérisée par un raccord direct entre le xylème de l'hôte et celui du parasite et par des zones de contact entre les cellules parenchymateuses des deux partenaires.

Les connaissances actuelles sur les signaux impliqués dans la germination et la phase initiale de fixation du *Striga* sont résumées dans la figure 5. D'autres signaux ou mécanismes de reconnaissance doivent intervenir ultérieurement pendant la différenciation du suçoir, mais ils sont actuellement



**Figure 3.** Exemple d'une molécule stimulant la germination de *Striga* : la sorgoléone 358. 1 : forme active (hydroquinone) ; 2 : forme inactive (quinone).

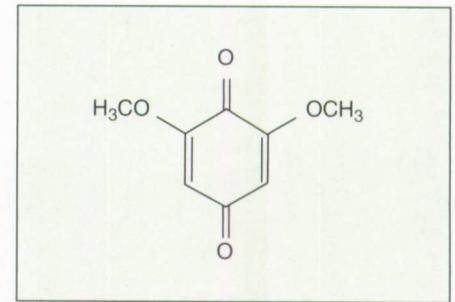
**Figure 3.** Example of a natural molecule that stimulates germination of *Striga* seed : Sorgolone 358. 1 : active form (hydroquinone) ; 2 : inactive form (quinone).

inconnus. Une meilleure connaissance de l'ensemble de ces processus pourrait déboucher sur la mise au point de moyens de lutte sélectifs et efficaces.

### Le parasite et l'eau

Les *Striga* présentent une intensité transpiratoire très élevée, caractéristique que l'on retrouve, à un degré moins

dre, chez de nombreuses autres Scrophulariacées hémiparasites des zones tempérées [15]. La transpiration diurne de *S. hermonthica* est près de 4 fois supérieure à celle de son hôte, celle de *S. asiatica* 8 fois plus forte (tableau 2). Les plants de sorgho parasités par *Striga* présentent une intensité transpiratoire inférieure de 30 à 50 % par



**Figure 4.** Une benzoquinone capable d'induire le début de formation des suçoirs (2,6-DMBQ).

**Figure 4.** A benzoquinone (2,6-DMBQ) inducing the early stage of haustorium development.

rapport au témoin non parasité. Compte tenu des faibles valeurs de leur intensité photosynthétique (tableau 3), ces deux parasites ont une efficacité d'utilisation de l'eau 6 à 15 fois plus faible que celle de leur hôte.

Contrairement aux angiospermes autotrophes de type C3 et C4 chez lesquelles la transpiration nocturne est pratiquement nulle (réduite à la transpiration cuticulaire), les *Striga* conservent une intensité transpiratoire élevée. Cette dernière est égale à 60 % environ de la valeur mesurée pendant le jour [16]. Ceci résulte d'une particularité du fonctionnement des stomates du parasite : une sensibilité limitée des cellules de garde à l'obscurité, à l'acide abscissique et au stress hydrique. Des expériences réalisées *in vitro* sur épiderme isolé suggèrent que c'est la teneur élevée en K<sup>+</sup> des cellules épidermiques du parasite qui expliquerait l'insensibilité des stomates de *Striga* aux effecteurs habituels [17], les transferts de K<sup>+</sup> normalement associés aux mouvements d'ouverture et de fermeture des stomates ne pouvant plus s'effectuer avec une amplitude suffisante.

L'amplitude de la transpiration du *Striga* et le défaut de sa régulation correspondent à un trait caractéristique important de ces parasites. Le *Striga* dispose d'une stratégie lui permettant de retirer en permanence, le jour comme la nuit, chez un hôte bien alimenté en eau ou en situation de stress

## Tableau 2

Transpiration diurne (T) et efficacité d'utilisation de l'eau (EUE) chez le sorgho parasité et non parasité et chez le parasite (*S. hermonthica* et *S. asiatica*)

Matériel végétal	T (mmol d'eau/dm <sup>2</sup> /ha)	EUE (mmol CO <sub>2</sub> /mole d'eau)
<b>Feuilles de sorgho</b>		
— plante non parasitée	194	3,4
— plante parasitée par <i>S. hermonthica</i>	130	2,6
— plante parasitée par <i>S. asiatica</i>	97	3,1
<b>Feuilles de <i>S. hermonthica</i></b>	475	0,44
<b>Feuilles de <i>S. asiatica</i></b>	777	0,20

(d'après Press *et al.* [18])

Diurnal transpiration rates (T) and water use efficiency (EUE) in parasitized and non-parasitized sorghum and in the parasite (*Striga hermonthica* and *S. asiatica*)

hydrique, l'eau et les nutriments indispensables. Ainsi, dans l'association sorgho - *S. hermonthica* soumise à un stress hydrique progressif, la transpiration de l'hôte cesse dès que le contenu relatif en eau (CRE) de ses feuilles atteint la valeur de 85 %, alors que, chez le parasite, la transpiration continue tant que le CRE des feuilles ne s'est pas abaissé à une valeur inférieure à 70 % [18]. Ce transfert d'eau et de nutriments, y compris en situation de

stress, est également attesté par les valeurs du potentiel hydrique des deux partenaires (tableau 4).

Le parasite maintient ainsi, en permanence, son potentiel hydrique à une valeur inférieure à celle de son hôte. Cet abaissement du potentiel hydrique du parasite semble résulter conjointement d'une déshydratation partielle (diminution du CRE) et d'une accumulation d'ions minéraux (notamment de  $K^+$ ) et de solutés organiques com-

patibles ; parmi ces derniers, le mannitol, glucide soluble majeur chez le *Striga* [19], pourrait jouer un rôle important comme cela a été démontré récemment chez une autre angiosperme hémiparasite [20, 21].

**Tableau 3**

**Photosynthèse nette (PN) et respiration à l'obscurité (R) des feuilles de *S. hermonthica*, de *S. asiatica* et de *Sorghum bicolor* (L.) Moench CV CSH1**

Matériel végétal	Échanges de CO <sub>2</sub> (mmole/dm <sup>2</sup> /h)	
	PN	R
<b>Feuilles de sorgho</b>		
– plante non parasitée	1,04	0,047
– plante parasitée par <i>S. hermonthica</i>	0,44	0,060
– plante parasitée par <i>S. asiatica</i>	0,39	0,046
<b>Feuilles de <i>S. hermonthica</i></b>	0,21	0,200
<b>Feuilles de <i>S. asiatica</i></b>	0,16	0,244

(d'après Press et al. [18])

**Net photosynthesis (PN) and dark respiration (R) of leaves of *S. hermonthica*, *S. asiatica* and *Sorghum bicolor* (L.) Moench CV CSH1**

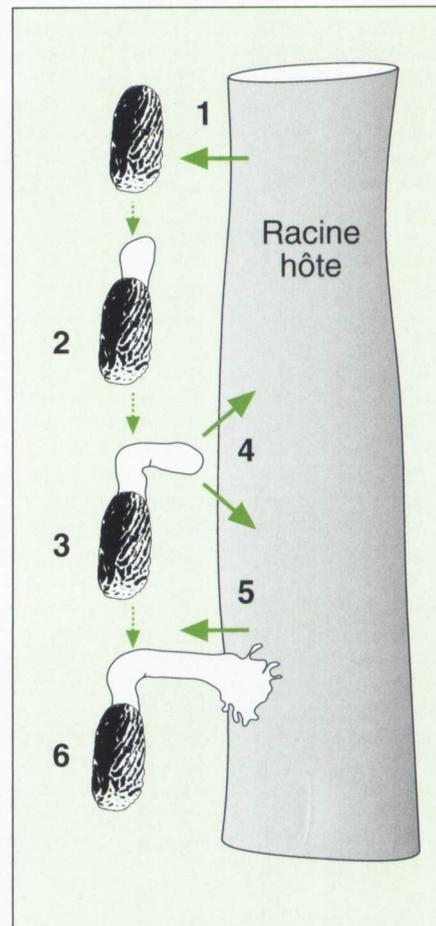
**Tableau 4**

**Potentiel hydrique des feuilles de l'hôte (sorgho et mil) et du parasite (*S. hermonthica* et *S. asiatica*) dans différentes conditions d'alimentation hydrique**

Matériel végétal	Potentiel hydrique des feuilles (MPa)	
	Alimentation hydrique normale	Stress hydrique
Hôte = sorgho	- 1,01	- 1,86
Parasite = <i>S. hermonthica</i>	- 1,11	- 2,30
Hôte = sorgho	- 1,03	-
Parasite = <i>S. asiatica</i>	- 1,40	-
Hôte = mil	- 0,93	- 2,9
Parasite = <i>S. hermonthica</i>	- 1,06	- 3,3

(d'après Stewart et al. [19])

**Water potential of host (sorghum and millet) and parasite (*S. hermonthica* and *S. asiatica*) leaves under various conditions of water supply**



**Figure 5.** Échanges de signaux intervenant dans l'induction de la germination et dans la phase initiale de fixation de *Striga* sur son hôte. Le stimulant (1) induit la germination de la graine de *Striga* (2) et oriente la croissance de la racine du parasite (3). Les enzymes sécrétées par la racine de *Striga* (4) permettent la libération de benzoquinone à partir des parois cellulaires de l'hôte (5). La benzoquinone contrôle la phase initiale de la fixation du *Striga* sur la racine de l'hôte (6).

**Figure 5.** Exchange of signals involved in the control of *Striga* seed germination and in the early stage of attachment of the seedling to the host root. The germination stimulant (1) induces *Striga* seed germination (2) and controls the growth of the *Striga* seedling root towards the host root (3). Enzymes exuded by the root of the *Striga* seedling (4) induce the oxidation of phenylpropanoid compounds in the host root cell wall and the release of benzoquinones (5) which control the early stage of haustorium development (6).

## Summary

### *Striga*, a food-crop pest : recent data on biology and control

P. Thalouarn, A. Fer

Among the parasitic weeds, *Orobanche* (broomrape) and *Striga* (witchweed) are extremely harmful to crops. They belong to two closely related families of dicotyledons : the *Orobanchaceae* and *Scrophulariaceae*. The genus *Striga* is widespread over intertropical Africa and south east Asia. Three species of the *Striga* genus (*S. hermonthica*, *S. asiatica* and *S. aspera*) cause almost all the damage observed in maize, sorghum, millet, rice and sugarcane fields, whereas *S. gesnerioides* is a pest of legumes, tobacco and sweet potato. Although the economic cost of witchweed is difficult to estimate accurately, it probably represents a loss of some billion US dollars for African farmers.

#### Syndromes and damage

Leaf scorching with necrotic spots on maize parasitized by *S. hermonthica* is the first symptom observed. Stunting and ear reduction occur with low-resistant varieties. When the crop is heavily infested no ears are formed. A syndrome rating scale used for measurement of maize tolerance to *Striga* is presented. Chlorosis is the first symptom of cowpea infestation by *S. gesnerioides*. Foliar dessication and reduction in number and weight of pods occur later.

In the African savanna and Sahelian areas, losses in yield often exceed 15 % and in some cases may reach 80 or even 100 %. As a result, long fallow periods and even abandon of farms may occur. Poor soil, low precipitation, high density of inhabitants, and lack of crop-rotation are among the main factors increasing soil contamination by *Striga* seeds. In Nigeria, maize, sorghum and millet are grown on approximately 11 million hectares, 40 % of which are infested, mostly by *S. hermonthica*. The average loss in yield is estimated to be about 35 %, an economic cost of approximately ten billion French francs. In Africa, *Striga* is found in 40 countries and causes heavy damage in 17. Almost 40 million hectares are infested or threatened by witchweed.

#### Biology and physiology

*Striga* species are not only observed on crops during the rainy season. They have also been observed on several wild grasses. These alternative hosts have contributed in maintaining witchweed as an endemic pest in the African savanna zone. Roots are underdeveloped and fixed onto those of the host plant by means of a haustorium. In order to understand the harm caused by *Striga*, attention should be directed to its fecundity, which is reported to vary from around 10 000 to 100 000 seeds produced per *Striga* plant. *Striga gesnerioides* differs to some extent from other *Striga*. This species is nearly holoparasitic of wild legumes or cowpea by means of a large haustorium.

#### Seeds and germination

*Striga* seeds are very small (200 to 400  $\mu\text{m}$  in diameter) and, after ripening, remain dormant for several months. During the next rainy season, they become able to germinate after they have been conditioned in a warm, moist environment for several days. However, conditioned seeds must receive a chemical signal, provided by root exudates

of host plants or non-host species (trap plants), for germination to be induced. These natural germination stimulants, as well as other less specific substances, seem to act by eliciting the synthesis of ethylene which could probably initiate the biochemical events leading to germination. The stimulants may also control the growth of the *Striga* seedling root towards the host root. Enzymes released by the growing *Striga* root liberate quinonoid compounds, such as 2,6-DMBQ which in turn trigger haustorial development.

#### *Striga* and water

In *S. hermonthica* and *S. asiatica*, rates of day-time transpiration are 4 to 8 times higher than in their host (sorghum). Transpiration rates in parasitized sorghum plants are 30 to 50 % lower than in unparasitized control plants. In these parasites, stomatal closure is low in response to environmental factors which usually control guard cell movements (darkness and water stress), even after treatment with abscisic acid. This anomalous behavior of stomata in *Striga* may be a consequence of the high potassium content in the parasite's leaves.

*Striga* always maintains its water potential to a value lower than that of its host. High transpiration rates and accumulation of inorganic and organic solutes in *Striga* are thought to maintain the water potential gradient between the host and the attached parasite.

#### Photosynthesis and carbon acquisition

*Striga* leaves are characterized by large numbers of stomata on both faces, a poorly differentiated palisade layer and a relatively low number of chloroplasts per cell.

In *S. hermonthica* and *S. asiatica*, the value of net photosynthesis is about 5 fold lower than that measured in the host plant. Because of its low photosynthetic activity and high transpiration rate, *Striga* exhibits a very low water use efficiency.

These observations suggest that there is a requirement for host carbon to support the growth of the parasite. Indeed, *Striga*, which is entirely dependent upon its host during its subterranean stage of development, still receives appreciable additional amount of carbon from the host plant after emergence. Moreover, the parasite induces a strong reduction in its host's photosynthetic activity ; this lowered photosynthetic rate may result largely from water stress conditions induced in the host.

#### *Striga* control

##### Propagation of *Striga*

The genus *Striga* has diversified widely since the beginning of the Third Era in Africa.

Two main factors may have contributed to the survival of the present *Striga* species : their fecundity (in terms of seed production) and their ability to parasitize wild plants. Over the past two or three decades, *Striga* infestation has spread dramatically due to erratic rainfall, less animal waste, the introduction of machinery and irrigation, increasing population and therefore intensive land use.

## Summary

*Striga asiatica* was introduced accidentally into Carolina (USA) after the Second World War. The high rate of propagation caused the subsequent infestation of 200,000 hectares within a few years.

Breeding for *Striga* resistance in grain crops and cowpea. Host plant resistance is known to be an inexpensive method of controlling *Striga*. Screening in pot cultures infested by *S. gesnerioides* has identified only one highly resistant line of *Vigna unguiculata* (B.301), a land race from Botswana. It was crossed to susceptible varieties which were already of agronomic interest and resistant to several insects and diseases. A single dominant gene « Rsg » was reported to be responsible for resistance to *Striga*. Although progress has been made in breeding for sorghum and maize varieties resistant to witchweed, no immune variety has been identified so far. The most successful breeding lines developed as now are known as resistant lines characterized by reduced losses in yield and a lower *Striga* seed production.

### Resistance mechanisms

Among the almost 20 000 sorghum lines screened so far, approximately 4 % low-stimulant lines have been identified. These lines were tested in *Striga* — infested plots and 10 % were found to be resistant. Nevertheless, as some other resistant varieties exhibited a high production of germination stimulant such as sorgoleone, other resistance mechanisms are probably involved. One sorghum cultivar reported to be resistant has been found to induce haustoria at a great distance from the root, thus preventing attachment. It is likely that early formation of structural barriers in the host root tissues also accounts for the effective resistance of many varieties. Much work is needed to understand host resistance mechanisms and establish the degree of resistance of varieties reported to be resistant with any degree of certainty.

### Chemical control of *Striga*

Various chemical control strategies have been developed in the USA for the eradication of *S. asiatica* over the last 30 years.

Depletion of seed reserves in cultivated soils can be achieved in two ways : inducing suicidal germination by ethylene or killing the seeds by fumigants such as methyl bromide. These methods are effective but they require specialized equipment and are very expensive.

Control of *Striga* in non-crop areas can be achieved through the use of non-selective herbicides such as glyphosate and paraquat. Control of *Striga* in crops is much more difficult. Several soil-applied herbicides are able to reduce *Striga* emergence, but the herbicide used should be carefully selected in order to prevent damage to the crop species itself. Such herbicides also control non-parasitic weeds in the crop, some of which are host plants for *Striga*. However, soil-applied herbicides which control the parasite as it emerges or just before do not prevent the irreversible damage inflicted on the crop during *Striga*'s early subterranean development. Moreover, these herbicides do not result in a 100 % reduction of *Striga* emergence. Consequently, chemical control methods able to kill *Striga* after its emergence are also needed in order to prevent new seed production.

Control of *Striga* after emergence can be achieved through the use of herbicides applied to the foliage of the parasite.

*Dicamba*, 2,4-D, oxyfluorfen or linuron may be useful, provided that the herbicide is not damaging to the crop. Recently, it has been shown that a systemic herbicide such as *Dicamba*, applied as a spray to the foliage of sorghum or maize before emergence of *Striga*, provided good control of the parasite at its early stage of development without damaging the crops.

Existing chemical control methods need to be improved, perhaps using new more selective systemic herbicides, before they are used in Africa.

### Other methods of controlling *Striga*

Many agronomists have suggested using zero or minimum tillage to avoid burying *Striga* seeds which could be brought to the surface in later years and result in reinfestation. Infestation by witchweed has always been associated with low soil fertility. It has often been reported that the application of either inorganic fertilizer or farmyard manure reduces both field infestation by *Striga* and losses in crop yields. When the degree of infestation reaches a high level, crop rotation should be used. This could be done with trap crops which induce the germination of *Striga* seeds but are not parasitized. Soyabean, cotton and groundnut are reported to be trap crops. Effective control through the use of long fallow periods is unlikely, as several African savanna grass species are alternative hosts to *Striga*.

Intercropping is known to be an effective practice in reducing *Striga* emergence. The crops in the interrow may have one or several of the following effects : induction of abortive germination as a trap crop, increasing nitrogen in the soil, or decreasing the soil temperature which promotes inhibition of *Striga* seed germination.

Solarization is a method of soil disinfection. By placing a clear plastic sheet over the soil, the resulting high soil temperatures reduce seed viability. However, the efficacy of solarization decreases with increasing soil depth, and more attention should be given to the viability of soil microorganisms. Since the control of parasitic weeds by the practices described above is difficult and often ineffective, hand pulling and hoe weeding are the most common practices used by small-scale farmers. A slight yield increase results from this tedious and labor-intensive operation but, overall, hand pulling could be envisaged as a long-term method for reducing the seed reservoir in fields.

During the last two decades, biological control has not made decisive progress. Several insects feeding on *Striga* species are natural enemies with the potential to act as biological agents, and some efforts have been made to introduce them and achieve long-term control. But fungi, bacteria and even viruses could also be of interest in biological control ; this is a method that still needs much more work.

### Conclusion

Alone, none of the methods described above can control *Striga* effectively. Progress can only be achieved through the integration of various methods in a package. Local conditions of the socio-economic environments should be taken into account to select the appropriate technologies.

*Cahiers Agricultures* 1993 ; 2 : 167-82.

L'importance de la transpiration dans la stratégie parasitaire du *Striga* est telle que ce processus physiologique pourrait constituer une cible pour la mise au point d'une méthode de lutte sélective [22].

## Photosynthèse et acquisition du carbone

### • L'appareil photosynthétique du *Striga*

Les feuilles de *S. hermonthica* présentent des stomates sur les deux faces, avec une densité stomatique plus élevée sur l'épiderme inférieur (150 à 180 stomates par mm<sup>2</sup>) que sur l'épiderme supérieur (60 à 110 stomates par mm<sup>2</sup>). Ces stomates, dont les cellules de garde ont une longueur de 30 µm, ont des dimensions tout à fait similaires à celles des stomates des végétaux autotrophes [23, 24].

Le mésophylle comporte un parenchyme palissadique réduit à une assise de cellules, tandis que le parenchyme lacuneux est plus développé (5 à 7 assises de cellules).

La densité stomatique élevée, le volume important des chambres sous stomatiques [23] et le fait qu'elles soient largement reliées aux espaces intercellulaires du parenchyme assimilateur font que la feuille de *S. hermonthica* présente une structure particulièrement favorable à la diffusion des gaz.

Les cellules de parenchyme assimilateur ne renferment chacune que 5 à 7 chloroplastes [23]; ce nombre est nettement plus faible que celui rencontré chez les végétaux supérieurs autotrophes. Les chloroplastes de *S. hermonthica* ont cependant une structure classique avec une quinzaine de grana par chloroplaste et de 8 à 10 thylakoïdes par granum [23]. La teneur en chlorophylle a et b, ramenée à l'unité de surface foliaire, est environ 3 fois plus faible chez *S. hermonthica* que chez une Scrophulariacée autotrophe telle que le muflier (*Antirrhinum majus*); de même, l'activité de la RuBPc exprimée par gramme de tissu frais est nettement plus faible chez le parasite que chez le muflier [25].

### • L'activité photosynthétique du *Striga* et celle de l'hôte

L'existence d'un seul type de chloro-

plaste, la faible activité de la phosphoenolpyruvate carboxylase [25] et l'existence d'une photorespiration [18] permettent de conclure que le métabolisme photosynthétique de *S. hermonthica* est de type C3.

La photosynthèse nette (PN) mesurée sous éclairage saturant (2 000 µmoles de radiations photosynthétiquement actives/m<sup>2</sup>/s) est 6 fois plus faible chez *S. hermonthica* que chez le muflier [26].

Les valeurs de la photosynthèse nette sous éclairage saturant et celles de la respiration à l'obscurité ont été mesurées sur les feuilles de *S. hermonthica* et de *S. asiatica* et sur celles d'une plante-hôte habituelle, le sorgho (tableau 3). Elles confirment que l'intensité de la photosynthèse nette des parasites est très inférieure à celle de l'hôte (environ 5 fois). En outre, en présence des parasites, la photosynthèse nette du sorgho parasité est réduite de plus de 50 % par comparaison avec le sorgho non parasité. Les valeurs respectives de la photosynthèse nette du mil (*Pennisetum typhoides*) non parasité, du mil parasité et de *S. hermonthica* sont similaires à celles données pour le couple sorgho - *S. hermonthica* [27].

### • La dépendance du parasite vis-à-vis de l'hôte pour le carbone

Les faibles valeurs de la photosynthèse nette de *S. hermonthica* et de *S. asiatica* comparées aux valeurs élevées de la respiration à l'obscurité donnent à penser que ces parasites prélèvent des substrats carbonés chez leur hôte.

L'utilisation de molécules marquées a démontré l'existence d'un tel transfert, mais sans en préciser l'intensité [28]. Des études, basées sur la mesure des échanges gazeux et de la biomasse, ont permis, par modélisation, d'évaluer l'importance du prélèvement de substances carbonées. Il apparaît qu'un tiers environ du carbone incorporé dans *S. hermonthica* provient de l'hôte [29]. Cette estimation a été confirmée par mesure du taux de discrimination du <sup>13</sup>C (δ <sup>13</sup>C) qui présente une valeur différente chez des plantes de type C4 comme le sorgho et le mil et chez les plantes de type C3 comme le *Striga*; ces études montrent qu'un tiers environ du carbone accumulé dans des plants de *S. hermonthica* et *S. asiatica*,

au cours de la croissance postérieure à l'émergence, est prélevé chez l'hôte [30].

### • Les causes possibles des faibles intensités photosynthétiques chez l'hôte et le parasite

La faible intensité de l'activité photosynthétique enregistrée chez *Striga* ne paraît pas résulter d'un déficit en pigments assimilateurs, ni d'une difficulté d'approvisionnement en CO<sub>2</sub>. Par ailleurs, la seule étude réalisée à ce jour sur chloroplastes isolés de *Striga* n'a pas permis de déceler de déficiences particulières au niveau des principaux constituants de la chaîne photosynthétique [31]. Les recherches devraient être poursuivies dans ce domaine et élargies aux enzymes du métabolisme carboné. Elles devraient aussi faire appel à la biologie moléculaire. Dans ce domaine, il a été montré dans notre laboratoire que chez *S. hermonthica* et *S. gesnerioides*, le gène plastidial *rbcl* codant pour la grande sous-unité de la RuBPc est de longueur identique mais a subi un certain nombre de mutations par rapport au même gène chez des autotrophes. D'autre part, la longueur de l'ADN plastidial de *S. hermonthica* (130 kb) est peu différente de celle du tabac (155 kb), ce qui suggère aussi que, chez cette espèce, il n'y a probablement pas de déficiences dans les constituants de la chaîne photosynthétique codés par l'ADN chloroplastique [32]. Des conclusions analogues peuvent être tirées d'observations réalisées sur *S. asiatica* [33].

En ce qui concerne les causes de la forte réduction de l'intensité photosynthétique de l'hôte en réponse au parasitisme du *Striga*, aucune réponse définitive ne peut être apportée. Mais l'état de stress hydrique imposé à l'hôte par le parasite pourrait expliquer, pour une large part, la forte diminution de l'intensité photosynthétique chez l'hôte parasité [18]. Le parasite pourrait également exercer un effet inhibiteur sur l'activité photosynthétique de la plante parasitée. La sécrétion d'une toxine a été invoquée, de même qu'une modification de l'équilibre hormonal de la plante parasitée, mais les explications avancées restent pour l'instant du domaine des hypothèses.

## Lutte contre les *Striga*

Pour lutter efficacement contre les plus redoutables des espèces de *Striga*, il importe tout d'abord de savoir comment elles peuvent assurer leur pérennité dans une culture ou une végétation spontanée et par quels mécanismes elles se propagent.

### Maintien et propagation des *Striga*

Le genre *Striga* est apparu et s'est diversifié dans l'ancien monde à partir de l'ère tertiaire. Ses différentes espèces n'ont pu s'y maintenir, avant de connaître l'expansion actuelle, que grâce à deux particularités biologiques majeures :

— la production par plante de dizaines de milliers de graines ayant une grande longévité, puisqu'il est connu qu'elles peuvent, dans certains cas, rester 20 ans dans le sol et conserver une aptitude à germer et à donner une plante ;

— la possibilité de se développer sur plusieurs espèces d'hôtes. Ainsi, *S. gesnerioides* et *S. asiatica* peuvent être rencontrés en Afrique de l'Ouest dans des prairies naturelles où ils parasitent de nombreuses espèces spontanées sans intérêt agronomique.

Quant à *S. hermonthica*, originaire du Soudan comme pourrait l'être aussi le sorgho, il se serait répandu sur le continent en même temps que se propageait la culture du sorgho. Cet exemple montre le rôle déterminant joué par l'homme dans la propagation de ce fléau qui s'est accélérée dans les 20 dernières années. Si les *Striga* ont pu se répandre simultanément avec une plante-hôte cultivée devenant plus ou moins tolérante à son parasite, l'introduction et le développement de la culture du maïs, qui s'est révélé très sensible, a été catastrophique de ce point de vue dans bien des régions.

Des changements dans les pratiques culturales comme la réalisation de labours plus fréquents et plus profonds, ce qui contribue à augmenter le volume de sol occupé par les graines de *Striga*, ou l'absence de rotations dans les cultures, sont considérés comme des causes importantes de l'aggravation des dégâts. Une corrélation étroite entre

l'appauvrissement en matière organique des sols et leur degré d'infestation a été montrée, comme par exemple au Ghana (figure 6). Mais l'augmentation de la pression démographique (figure 7), le développement des communications et des déplacements, l'utilisation de semences contaminées sont encore d'autres facteurs très importants de développement du phénomène. A l'échelle d'une localité, des contaminations par les outils agricoles, les eaux d'irrigation, les déjections animales et les paysans eux-mêmes sont difficiles à éviter.

L'introduction accidentelle de *Striga asiatica* aux USA, découverte en 1956, et l'infestation de 200 000 hectares qui en a résulté démontrent très clairement le caractère redoutable de ces parasites.

### Lutte par utilisation de variétés résistantes

Depuis que le *Striga* est devenu un parasite redoutable des grandes cultures de la ceinture intertropicale, de nombreux moyens de lutte ont été conçus, testés et mis en œuvre à une plus ou moins grande échelle. Ils portent sur des modifications de certaines pratiques culturales et sur la destruc-

tion des graines ou des plants de *Striga* par des moyens chimiques ou autres, notamment biologiques. Mais l'utilisation de variétés résistantes au parasite devrait constituer le moyen de lutte le moins coûteux et le moins exigeant en travail et en technicité pour les agriculteurs.

#### • Sélection de variétés résistantes au *Striga*

Afin de rendre plus clair cet exposé, les définitions que nous avons retenues des termes décrivant la résistance sont données dans le tableau 5. Si des variétés de *Vigna unguiculata* immunes par rapport au *S. gesnerioides* ont pu être sélectionnées, il n'en va pas de même, jusqu'à présent, pour le sorgho et le maïs, pour lesquels on doit se contenter, dans les meilleurs des cas, de variétés résistantes qui ne sont parasitées que par un nombre réduit de *Striga* (10 à 20 % par rapport aux variétés sensibles). Mais ces variétés résistantes représentent un progrès par rapport aux variétés tolérantes qui, bien que préservant le rendement, sont redoutables à moyen terme puisqu'elles contribuent à l'augmentation du stock de graines de *Striga* dans le sol.

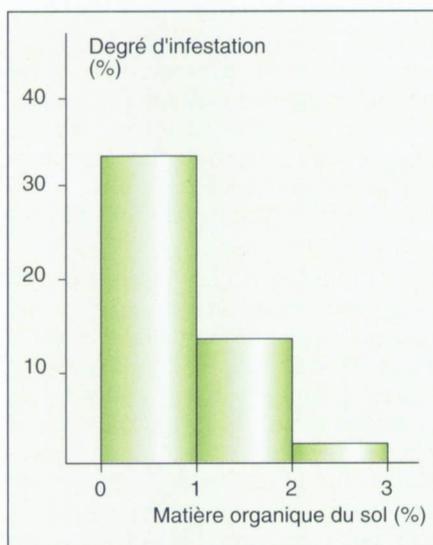


Figure 6. Influence du contenu en matière organique du sol sur le degré d'infestation des céréales par *S. hermonthica* au Ghana (d'après Vogt *et al.* [34]).

Figure 6. Relationship between the organic matter content in soil and the degree of infestation of grain crops by *S. hermonthica* in Ghana.

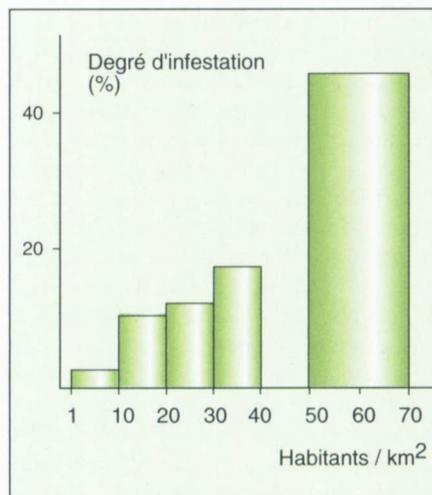


Figure 7. Influence du nombre d'habitants au km<sup>2</sup> sur le degré d'infestation des céréales par *S. hermonthica* au Ghana (d'après Vogt *et al.* [34]).

Figure 7. Relationship between grain crop infestation by *S. hermonthica* in Ghana and population density.

## Tableau 5

### Définition des variétés en relation avec leur résistance au *Striga*

Terme	Définition
Variété (sensible)	Nombreux <i>Striga</i> observés, émergés ou non. Nombreux symptômes et très importante baisse du rendement.
Variété tolérante	Autant (ou presque) de <i>Striga</i> visibles qu'avec les variétés sensibles. Pas de baisse de rendement vraiment significative (par rapport à une variété résistante)
Variété résistante	Le nombre de <i>Striga</i> observés diminue avec la résistance. Rendement nettement plus important que les variétés sensibles.
Variété immune	Aucun <i>Striga</i> visible.

### Definition of varieties in relation to their resistance to *Striga*

Chez *Vigna unguiculata*, la sélection de certaines variétés immunes a été faite en croisant une variété originaire du Botswana (B. 301) avec des variétés agronomiquement intéressantes et résistantes à d'autres maladies et parasites [35]. Les résultats de ces différents croisements permettent de conclure à l'existence d'un seul gène de résistance dominant, le gène *Rsg* (résistance à *Striga gesnerioïdes*). Pour ce qui concerne le sorgho, de nombreuses lignées plus ou moins résistantes ont été sélectionnées. Le système génétique qui commande cette résistance est encore mal connu mais semble multigénique. Si quelques variétés à haut rendement ont pu recevoir des gènes de résistance à partir de croisements avec des populations locales, il semble très difficile de renforcer la résistance d'une descendance à partir de parents déjà plus ou moins résistants [36]. A cause de son introduction relativement récente dans la savane africaine, le maïs ne présente pas le même degré de tolérance que le sorgho ou le mil. Toutefois, des lignées tolérantes et des lignées résistantes ont été sélectionnées, notamment à l'Institut international d'agriculture tropicale (IITA, Ibadan, Nigeria) par Kim [2]. Parmi ces lignées, les plus résistantes permettent de maintenir les rendements tout en ne faisant pas augmenter le stock de graines de *Striga* dans le sol. Mais l'obtention de

variétés immunes et intéressantes agronomiquement reste un objectif prioritaire.

#### • Les modalités de résistance au *Striga*

La sélection de variétés résistantes deviendra peut-être moins empirique lorsque seront mieux connus et compris les modalités et les mécanismes de la résistance au *Striga*.

Le moindre développement de l'appareil racinaire de la plante-hôte a été considéré par certains auteurs comme un moyen « fortuit » de réduire l'importance du parasitisme. Si certaines observations renforcent cette hypothèse, d'autres exemples sont en contradiction avec elle.

La stimulation de la germination du *Striga* par des molécules exsudées des racines de la future plante-hôte a amené les scientifiques à rechercher des lignées à faible pouvoir stimulant de la germination. Mais, parmi les très nombreuses lignées de sorgho testées par l'ICRISAT, 10 % de celles qui ont un exsudat faiblement stimulant se révèlent résistantes au *Striga*. C'est donc qu'il y a d'autres mécanismes de résistance qui interviennent.

On l'a vu, des communications moléculaires dans les deux sens, entre la graine et la racine-hôte, aboutissent à la formation d'un haustorium. Il est permis d'envisager que la sensibilité

aux enzymes émises par la germination de *Striga* ou que l'émission de 2,6-DMBQ déclenchant la formation de l'haustorium puisse différer d'une lignée à l'autre et que cela ait un rapport avec le phénomène de résistance. Ainsi, le sorgho P 967083, qui présente une certaine résistance au *Striga*, est capable de provoquer la formation d'haustorium à une distance trop grande de la racine, rendant alors l'attachement impossible [37].

La résistance mécanique de l'hôte à la pénétration et à l'installation du *Striga* a été peu étudiée jusqu'à présent bien qu'elle soit, à notre point de vue, un problème-clé.

Maiti *et al.* [38] constatent que des sorgho résistants à *S. asiatica* présentent des épaissements des parois du péricycle et de l'endoderme. Olivier *et al.* [39] démontrent que le sorgho résistant IS.7777 développe très rapidement des épaissements pariétaux, probablement riches en composés phénoliques, qui vont empêcher le « branchement » du *S. hermonthica* sur les tissus vasculaires de l'hôte. A l'opposé, les variétés sensibles présentent un début de résistance mécanique bien trop tardif.

Mieux connaître les mécanismes de résistance, déterminer le ou les gènes qui les commandent, tenter d'introduire plusieurs de ces gènes au sein d'un même génome, tout cela constitue des objectifs ambitieux pour les chercheurs impliqués dans les programmes de lutte contre le *Striga*. A cette nécessité, s'ajoute celle de mieux caractériser et comprendre les variations du degré de virulence rencontrées dans les populations de *Striga*. Cela passe aussi par la connaissance de la variabilité génétique à l'intérieur des principales espèces de ce parasite. Dans notre laboratoire, de telles études sont actuellement en cours pour *Striga hermonthica*.

#### Lutte chimique

L'essentiel des données relatives aux possibilités de lutte chimique contre les *Striga* repose essentiellement sur les travaux réalisés aux États-Unis depuis 30 ans environ pour éliminer *Striga asiatica* de Caroline où il avait été introduit accidentellement [40, 41]. Ce programme d'éradication du parasite avait un double objectif :

— éliminer les graines de *Striga* des parcelles contaminées par des traitements susceptibles de les dévitaliser ou de provoquer leur germination-suicide ;

— détruire tous les plants de *Striga* se développant, en zone cultivée ou non, pour empêcher toute nouvelle production de semences.

#### • Destruction du stock de graines dans le sol

Elle peut être obtenue par induction de germinations-suicides ou par dévitalisation des graines par fumigation [40]. L'injection d'éthylène dans le sol provoque la germination des graines préconditionnées. En l'absence d'hôtes, les graines germées épuisent leurs réserves et meurent en quelques jours. Ce traitement permet de détruire environ 90 % des graines préconditionnées présentes dans le sol. Les stimulants artificiels de germination (analogues de synthèse du strigol) sur lesquels on avait fondé beaucoup d'espoir sont relativement peu efficaces dans les conditions du champ et leur utilisation est très coûteuse.

La fumigation reste le moyen le plus efficace pour dévitaliser le stock de graines d'un sol. Le bromure de méthyle est le fumigant le plus efficace, mais son utilisation nécessite un personnel très qualifié et s'avère très coûteuse (environ 12 000 F/ha). D'autres produits, appliqués sur le sol en solution (métam-sodium) ou en granulés (dazomet), sont à l'origine d'un dégagement de vapeurs dévitalisant les graines ainsi que la plupart des agents phytopathogènes du sol. L'utilisation de ces derniers produits sur le terrain est plus facile que celle du bromure de méthyle ; elle est aussi moins chère, mais s'avère moins efficace.

#### • Destruction du *Striga* avant ou après son émergence

La destruction des *Striga* dans les zones non cultivées peut être obtenue par utilisation d'herbicides non sélectifs tels que le glyphosate et le paraquat [42]. La destruction de *Striga asiatica* dans les cultures pose des problèmes beaucoup plus délicats. Parmi les très nombreux herbicides testés, quelques-uns se sont révélés être à la fois tolérés par certaines cultures et efficaces sur le parasite (tableau 6). Ainsi, un certain nombre d'herbicides, compatibles avec

la culture considérée (dinitroanilines, oxyfluorène, métolachlore, chlorthal...) et appliqués au sol selon des modalités précises, permettent de réduire fortement l'émergence du *Striga*.

Ces herbicides éliminent aussi un certain nombre d'adventices non parasites qui sont des hôtes potentiels du *Striga* et, à ce titre, ont un double intérêt. Cependant, la plupart de ces produits agissent tardivement sur le parasite, lorsque l'extrémité de sa tige atteint la partie superficielle du sol où se trouvent les molécules actives. De ce fait, le parasite, au cours de sa phase

de vie souterraine, a déjà infligé de graves dommages à la culture. En outre, le traitement limite fortement l'émergence des parasites, mais il ne l'annule généralement pas. Par conséquent, des traitements ultérieurs sont nécessaires pour dévitaliser les *Striga* émergés.

La destruction du parasite après émergence peut être obtenue par traitement appliqué sur le feuillage du *Striga*. Des produits tels que l'oxyfluorène, le linuron, le paraquat, le 2,4-D et le dicamba peuvent être utilisés dans la mesure où, naturellement, la culture est tolérante vis-à-vis de l'herbicide uti-

### Tableau 6

Liste et efficacité des herbicides utilisés dans le cadre des stratégies de lutte chimique mises en œuvre aux États-Unis pour l'éradication de *Striga asiatica*. L'efficacité d'un herbicide est indiquée par le signe +

Herbicides utilisés	Inhibition de l'émergence du <i>Striga</i> par application au sol*	Destruction du <i>Striga</i> par application sur le feuillage du parasite**	Destruction précoce du <i>Striga</i> par application d'herbicides systémiques sur le feuillage de l'hôte***
<i>Dinitroanilines</i>			
— Trifluraline	+		
— Pendiméthaline	+		
— Benfluraline	+		
<i>Diphényl-éthers</i>			
— Oxyfluorène	+	+	
<i>Triazines</i>			
— Amétryne		+	
<i>Urées substituées</i>			
— Linuron		+	
<i>Amides (chloracétamide)</i>			
— Métolachlore	+	+	
<i>Bipyridyles</i>			
— Paraquat		+	
<i>Herbicides divers</i>			
— Chlorthal (dérivé phtalique)	+		
— Dichlobénil (Nitrile)	+		
<i>Herbicides auxiniques</i>			
— 2,4-D		+	+
— Dicamba	+	+	+

(d'après Eplée *et al.* [41])

\* Ces herbicides doivent être incorporés au sol avant l'installation de la culture ou appliqués au sol avant ou après émergence de la culture, selon les cas envisagés. En outre, l'herbicide choisi doit être sans action sur la culture considérée.

\*\* Les traitements dirigés contre le parasite ne peuvent pas être réalisés en présence d'hôtes sensibles à l'herbicide utilisé, ni à proximité d'autres cultures sensibles.

\*\*\* Ces traitements ne peuvent être réalisés que sur les cultures tolérantes à l'herbicide, à des doses rigoureusement définies et suivant un calendrier précis.

List and efficacy of herbicides used in chemical control of *Striga asiatica* in the United States. The herbicide efficacy is indicated by the symbol +

lisé. De tels traitements peuvent également détruire des adventices-hôtes du *Striga* et présentent donc un double intérêt.

Les travaux actuels, s'inspirant des stratégies de lutte déjà utilisées contre d'autres parasites tels que l'orobanche [43] et la cuscute [44], s'orientent vers l'étude des possibilités d'utilisation d'herbicides systémiques. De tels produits, appliqués sur la culture et transportés vers les racines, pourraient dévitaliser les jeunes plants de *Striga* dès leur fixation sur l'hôte [45]. La destruction précoce du parasite permet alors de limiter l'infestation et de ne pas trop affecter le rendement de la culture. Dans les cultures de maïs et de sorgho, de bons résultats ont été obtenus avec le dicamba dont les conditions d'application doivent cependant être scrupuleusement respectées [46]. Sur ces mêmes cultures, le 2,4-D permet lui aussi de limiter l'infestation, mais de façon moins efficace. Les stratégies de lutte chimique utilisées aux États-Unis ont montré leur efficacité contre *Striga asiatica* [41]. Cette efficacité devrait s'avérer similaire vis-à-vis de *S. hermonthica*. Par contre, la lutte chimique contre *S. gesnerioides* n'a pratiquement pas été abordée. A ce propos, il serait intéressant de tester les possibilités d'utilisation d'herbicides systémiques sélectifs des légumineuses, comme les imidazolines par exemple.

Les recherches sur les méthodes de lutte chimique contre les *Striga* doivent être poursuivies, pour les rendre plus sélectives et efficaces. Mais il convient aussi et surtout de se préoccuper, dès à présent, de les étendre et de les adapter au contexte de l'agriculture africaine.

## Autres moyens de lutte

### • Lutte par modification de certaines pratiques culturales

Le travail du sol par un labour profond est déconseillé par les spécialistes de la lutte [47] car il enfouit les graines de *Striga* qui pourront revenir dans les couches plus superficielles quelques années plus tard à l'occasion d'un autre labour. Toutefois, on ne sait pas encore exactement qu'elle est l'influence de cet enfouissement en profondeur sur la longévité de la graine, son pouvoir germinatif et la

possibilité d'arriver à maturité pour les plantes issues de ces graines.

La corrélation entre la pauvreté des sols et le développement des *Striga* a déjà été soulignée (figure 6). L'azote paraît être un facteur déterminant et un apport approprié peut permettre d'obtenir 4 fois plus de biomasse de sorgho et 4 fois moins de biomasse de *Striga hermonthica* [48]. Mais d'autres auteurs observent que des maïs ou des sorgho rendus très vigoureux par la fertilisation azotée peuvent être parasités par de très nombreux *Striga*. Cet azote du sol diminue très nettement le pouvoir stimulant de la germination des exsudats de sorgho [49]. On peut aussi avancer comme hypothèse complémentaire que la fertilisation azotée provoque une croissance plus rapide de l'hôte, plus à même de résister au parasite. Mais l'azote n'est probablement pas le seul élément du sol à prendre en compte ; ainsi, il a été montré qu'un apport de paille 6 semaines avant le semis du sorgho permet d'obtenir des exsudats racinaires ayant perdu presque tout pouvoir de stimulation de la germination [50]. Reste à voir si les réalités climatiques et financières des régions touchées permettent de mettre en œuvre ces propositions d'enrichissement des sols. Il en va de même pour l'idée, séduisante, consistant à réaliser des semis précoces favorisant l'installation de la culture avant que le *Striga* ne trouve les conditions les plus favorables à son développement, ou encore pour l'utilisation de variétés précoces à cycle court qui permettront d'obtenir une récolte avant que les *Striga* n'arrivent à maturité. Ceci facilitera leur destruction ultérieure et contribuera à diminuer le stock de graines dans le sol [51].

Quand le degré d'infestation des parcelles est élevé, la rotation de culture pratiquée avec des espèces insensibles au *Striga* constitue une méthode de lutte assez efficace si elle peut être poursuivie sur 4 ou 5 années. De bons résultats ont ainsi été obtenus avec du soja et du coton, qui sont considérées comme des plantes-pièges, ou faux-hôtes, déclenchant la germination-suicide du *Striga*. Mais bien souvent, des raisons édaphiques, climatiques et socio-économiques font que cette utilisation des cultures de substitution n'est pas pratiquée et que la monocul-

ture, très caractéristique des petites exploitations africaines, aboutit inexorablement à la nécessité de longues jachères, voire d'abandon de fermes ou de villages.

La pratique de cultures associées, ou *intercropping*, consistant à réaliser une deuxième culture dans l'entre-rang, voire dans le rang, diminue l'émergence des *Striga*. Observant cet effet sur *S. hermonthica* quand il associe l'arachide au sorgho, Carson [52] pense que c'est la diminution de 2° C de la température du sol, quand il est recouvert par l'arachide, qui limite la germination du parasite. Ajoutons que l'arachide est aussi considérée comme une espèce déclenchant la germination-suicide du *Striga*. Le même auteur démontre qu'une légumineuse sauvage (*Cassia obtusifolia*), semée avant le maïs puis éliminée 10 à 20 jours après la levée, permet aussi de réduire très sensiblement l'infestation [53]. Là encore, deux effets défavorables à la germination du *Striga* peuvent avoir un effet additif : la diminution de la température du sol et son enrichissement en azote.

A la suite d'observations montrant l'effet létal des températures élevées pour les graines, des essais de solarisation en parcelles expérimentales sous film plastique ont été conduits [54]. Dans ces conditions, alors que les températures peuvent atteindre 60° C sous le film, les graines enfouies à 2 cm de profondeur sont tuées. Mais un peu plus en profondeur elles restent tout à fait viables, ce qui démontre les limites de ce moyen de lutte dont les effets sur la microflore du sol n'ont pas été, jusqu'à présent, bien évalués.

L'arrachage manuel, bien que long et fastidieux, est une autre pratique utilisée par les petits fermiers africains. Cette technique ne préserve pas toujours le rendement car on considère que les dégâts sont en grande partie commis avant l'émergence du parasite. Mais elle contribue à faire diminuer le stock de graines dans le sol si les pieds sont vraiment détruits avant qu'ils ne libèrent leurs semences. Répétée pendant plusieurs années, cette pratique peut s'avérer être un moyen efficace de décontamination [47]. Pour préserver le rendement d'une part, et pour éviter l'émergence d'autres plantules souterraines d'autre part, la date d'arrachage ne doit être ni trop tardive, ni trop

précoce, donc correctement raisonnée. La meilleure date pourrait se situer 2 mois après le semis du sorgho. La destruction des *Striga* par application d'antitranspirants qui sont responsables d'une augmentation de la température foliaire de quelques degrés (5° à 7° C) provoquant la mort de la plante-parasite a été démontrée [22]. Mais ce moyen de lutte demande une technicité de l'agriculteur et entraîne des coûts et des difficultés d'approvisionnement qui le rendent inapplicable à grande échelle dans les conditions socio-économiques actuelles.

### • Lutte biologique

De nouveaux espoirs ont été, et sont encore, fondés sur la lutte biologique. Il y a déjà plus de 20 ans qu'ont commencé à être établis en Inde, au Pakistan et en Afrique de l'Est, des inventaires des insectes et des autres parasites potentiels du *Striga*. Dix insectes ont fait l'objet d'une évaluation de leur potentiel d'agents de lutte [55]. Parmi ces oligophages, *Smicronyx*, un gallicole, a déjà été introduit dans des régions infestées. D'autres, comme *Junonia orithya* un défoliateur, *Eurytoma* gallicole sur les tiges de *S. hermonthica*, ou encore *Ophiomyia strigalis* destructeur de racines et de tiges, sont considérés comme d'intéressants agents de lutte biologique. L'utilisation de champignons (*Cercospora*, *Phoma*, *Fusarium*), de bactéries et peut-être même de virus a été envisagée. Beaucoup reste à faire dans ce domaine de la lutte biologique, mais cette piste n'est pas abandonnée et des résultats intéressants pourraient bien être obtenus à court ou à moyen terme.

## Conclusion et perspectives

Tous les agronomes spécialistes du *Striga* sont d'accord pour affirmer qu'aucun moyen de lutte utilisé seul ne permet d'obtenir un résultat satisfaisant en matière de rendement et de décontamination du sol. En revanche, des essais combinant fertilisation azotée, arrachage manuel, utilisation de l'atrazine, rotation ou/et cultures associées permettent d'obtenir de bons résultats [56], quoique l'atrazine soit réputée sans effet sur le *Striga* [45].

Lagoke *et al.* [47] préconisent, en plus, l'utilisation de variétés tolérantes ou résistantes, la lutte contre les hôtes spontanés du *Striga*, le binage, le raisonnement de la date de semis ainsi que diverses mesures destinées à éviter une nouvelle contamination : quarantaine, contrôle de l'eau d'irrigation, utilisation de déjections animales non contaminées et décontamination du matériel agricole.

Une approche plus méthodique et raisonnée de l'utilisation des différents moyens de lutte a été récemment proposée [3]. L'établissement d'un cadre de lutte intégrée s'appuyant sur deux modèles est proposé. Le premier de ces modèles relève de l'étude de la dynamique de la population des graines de *Striga* dans le sol et de l'impact des pratiques culturales et des moyens de lutte sur la croissance de cette population. Le deuxième modèle est destiné à évaluer les « paquets de technologies », c'est-à-dire la combinaison de ces pratiques, en tenant compte des caractéristiques socio-économiques de la région où la lutte est envisagée. Les deux critères retenus pour définir ces régions sont la densité de la population et la facilité d'accès à un marché où s'effectuent les achats de semences, de produits, etc. et les éventuelles ventes. Ainsi, en tenant compte de l'environnement socio-économique et du niveau d'infestation initial, les moyens de lutte les plus susceptibles de réduire le mal sont proposés.

Cela sera-t-il suffisant pour parvenir à une éradication ?

Il sera certainement plus difficile, sinon probablement impossible, d'éradiquer le *Striga* d'Afrique que cela ne l'a été des États-Unis où il aura fallu tout de même 40 ans et la mise en œuvre de considérables moyens techniques et financiers. Mais des progrès notables pourront sans doute être réalisés si des moyens accrus sont trouvés pour :

— développer la recherche fondamentale dans des axes définis en accord avec les agronomes spécialistes du *Striga* ;

— mieux la faire passer dans les travaux de recherche appliquée ;

— améliorer la qualité de cette recherche appliquée qui manque trop souvent de la rigueur permettant d'obtenir des résultats fiables ;

— mieux coordonner les activités de recherche des différents organismes

impliqués dans la lutte contre le *Striga*, tout en tenant compte aussi de la diversité des contextes socio-économiques ;

— informer et former à la lutte techniciens agricoles et fermiers africains ■

---

## Résumé

Les *Striga* sont des végétaux supérieurs parasites appartenant à la famille des Scrophulariacées. Les quatre espèces les plus nocives (*S. asiatica*, *S. aspera*, *S. gesnerioides*, *S. hermonthica*) provoquent des pertes de rendement dans les cultures vivrières, et notamment céréalières, qui sont estimées à plusieurs milliards de dollars. L'Afrique intertropicale est la zone la plus touchée par ces plantes qui, non seulement, affectent gravement les rendements mais, également, infestent les sols en produisant, par pied, des dizaines de milliers de graines à grande longévité.

Dans cet article, après une caractérisation de la symptomatologie et des dégâts occasionnés par le parasite, le point est fait sur les dernières connaissances biologiques, physiologiques et biochimiques permettant de comprendre l'installation de la relation hôte-parasite au niveau des racines. Un aspect caractéristique de cette relation est le détournement par le *Striga* d'une part importante du flux transpiratoire de son hôte. Ceci provoque chez l'hôte un stress s'accompagnant d'une dessiccation et, donc, d'une forte réduction de l'activité photosynthétique.

Les moyens de lutte contre ces parasites sont présentés. Aucun d'entre eux ne permet à lui seul de parvenir à une éradication. Cependant, l'utilisation raisonnée et conjointe de moyens de lutte adaptés aux spécificités pédo-climatiques et à la diversité des contextes socio-économiques devrait permettre de limiter l'impact et l'extension de ce type de parasitisme.

## Références

1. Raynal-Roques A. Diversification in the genus *Striga*. In : Ransom JK, et al., éd. *Proceedings of the 5th International Symposium on Parasitic Weeds*. Nairobi : CIMMYT, 1991 : 251-61.
2. Kim SK. Breeding maize for *Striga* tolerance and the development of a field infestation technique. In : Kim SK, éd. *Combating Striga in Africa*. Proceedings of an international workshop (1988 IITA Nigeria) 1991 : 96-108.
3. Cardwell KF, Smith J, Weber G, Awad A. Framework for orientation of *Striga* research at IITA. In : Ransom JK, et al., éd. *Proceedings of the 5th International Symposium on Parasitic Weeds*. Nairobi : CIMMYT, 1991 : 503-11.
4. Thalouarn P, Arnaud MC, Théodet C, Rey L. Cytological, biochemical and genetic aspects of carbon fixation in *Striga hermonthica* and *Striga gesnerioides*. In : Ransom JK, et al., éd. *Proceedings of the 5th International Symposium on Parasitic Weeds*. Nairobi : CIMMYT, 1991 : 51-7.
5. Sallé G, Raynal-Roques A. Le *Striga*. *La Recherche* 1989 : 206 : 44-52.
6. Dembélé B. Aspects biologiques et agronomiques de deux Scrophulariacées parasites tropicales : *Striga hermonthica* (Del.) Benth. et *Striga gesnerioides* (Willd.) Vatke. Thèse de Docteur Ingénieur ENSA Montpellier, 1988 : 100 p.
7. Cook CE, Whichard LP, Turner B, Wall ME, Egley GH. Germination of witchweed (*Striga lutea* Lour.) : Isolation and properties of a potent stimulant. *Science* 1966 : 154 : 1189-90.
8. Netzly DH, Riopel JL, Ejeta G, Butler LG. Germination stimulants of witchweed (*Striga asiatica*) from hydrophobic root exudate of sorghum (*Sorghum bicolor*). *Weed Sci* 1988 : 36 : 441-6.
9. Fate G, Chang M, Lynn DG. Control of germination in *Striga asiatica* : the chemistry of spatial definition. *Plant Physiol* 1990 : 93 : 201-7.
10. Stewart GR, Press MC. The physiology and biochemistry of parasitic angiosperms. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 1990 : 41 : 127-51.
11. Babiker AGT, Parker C, Suttle JC. Induction of *Striga* seed germination by thiazuron. *Weed Res* 1992 : 32 : 243-8.
12. Logan DC, Stewart GR. Role of ethylene in the germination of the hemiparasite *Striga hermonthica*. *Plant Physiol* 1991 : 97 : 1435-8.
13. Jackson MB, Parker C. Induction of germination by a strigol analogue requires ethylene action in *Striga hermonthica* but not in *S. forbesii*. *Plant Physiol* 1991 : 138 : 383-6.
14. Lynn DG, Chang M. Phenolic signals in cohabitation : implications for plant development. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 1990 : 41 : 497-526.
15. Press MC, Graves JD, Stewart GR. Transpiration and carbon acquisition in root hemiparasites. *J Exp Bot* 1988 : 39 : 1009-14.
16. Press MC, Tuohy JM, Stewart GR. Leaf conductance, transpiration and relative water content of *Striga hermonthica* (Del.) Benth. and *S. asiatica* (L.) Kuntze (Scrophulariaceae) and their host *Sorghum bicolor* (L.) Moench (Gramineae). In : Weber HC, Forstreuter W, éd. *Proceedings of the 4th International Symposium on Parasitic Flowering Plants*, Marburg, Germany, 1987 : 631-6.
17. Smith L, Stewart GR. Effect of Potassium levels on the stomatal behavior of the hemiparasite *Striga hermonthica*. *Plant Physiol* 1990 : 94 : 1472-6.
18. Press MC, Tuohy J, Stewart GR. Gas exchange characteristics of the *Sorghum-Striga* host-parasite association. *Plant Physiol* 1987 : 84 : 814-9.
19. Stewart GR, Nour J, Mac Queen M, Shah N. Aspects of the biochemistry of *Striga*. In : Ayensu ES, et al., éd. *Striga Biology and control*. Proceedings of a workshop (1983, Sénégal) ICSU Press 1984 : 161-78.
20. Fer A, Simier P, Arnaud MC, Rey L, Renaudin S. Carbon acquisition and metabolism in a root hemiparasitic angiosperm, *Thesium humile* (Santalaceae) growing on wheat (*Triticum vulgare*). *Aust J Plant Physiol* 1993 ; 20 : 15-24.
21. Simier P, Fer A, Renaudin S. Identification of main osmotically active solutes in the unstressed and water-stressed hemiparasitic angiosperm *Thesium humile* and its host *Triticum vulgare*. *Aust J Plant Physiol* 1993 ; 20 : 223-30.
22. Press MC, Nour JJ, Bebawi FF, Stewart GR. Antitranspirant-induced heat stress in the parasitic plant *Striga hermonthica*. A novel method of control. *J Exp Bot* 1989 : 40 : 585-91.
23. Tuohy J, Smith EA, Stewart GR. The parasitic habit : Trends in morphological and ultrastructural reductionism. In : Borg SJ, éd. *Proceedings of a workshop on biology and control of Orobanche* (LH/VPO, Wageningen, The Netherlands) 1986 : 86-95.
24. Poirier P. Contribution à l'étude des émissions d'eau et de leur contrôle chez quelques types d'Angiospermes parasites. Diplôme d'Etudes Approfondies, Université de Nantes 1991 : 25 p.
25. Press MC, Shah N, Stewart GR. The parasitic habit : Trends in metabolic reductionism. In : Borg SJ, éd. *Proceedings of a workshop on biology and control of Orobanche* (LH/VPO, Wageningen, The Netherlands) 1986 : 96-106.
26. Shah N, Smirnoff N, Stewart GR. Photosynthesis and stomatal characteristics of *Striga hermonthica* in relation to its parasitic habit. *Physiol Plant* 1987 : 69 : 699-703.
27. Graves JD, Wylde A, Press MC, Stewart GR. Growth and carbon allocation in *Pennisetum typhoides* infected with the parasitic angiosperm *Striga hermonthica*. *Plant Cell Environ* 1990 : 13 : 367-73.
28. Okonkwo SNC. Studies on *Striga senegalensis* II. Translocation of  $C^{14}$ -labelled photosynthate, Urea- $C^{14}$  and Sulphur- $^{35}$  between host and parasite. *Am J Bot* 1966 : 53 : 142-8.
29. Graves JD, Press MC, Stewart GR. A carbon balance model of the *Sorghum-Striga hermonthica* host-parasite association. *Plant Cell Environ* 1989 : 12 : 101-7.
30. Press MC, Shah N, Tuohy JM, Stewart GR. Carbon isotope ratios demonstrate carbon flux from  $C4$  host to  $C3$  parasite. *Plant Physiol* 1987 : 85 : 1143-5.
31. Tuquet C, Farineau N, Sallé G. Biochemical composition and photosynthetic activity of chloroplasts from *Striga hermonthica* and *Striga aspera*, root-parasites of field-grown cereals. *Physiol Plant* 1990 : 78 : 574-82.
32. Gallais S. Etude comparée de l'ADN chloroplastique de *Striga hermonthica* (Del.) Benth. et de *Striga gesnerioides* (Willd.) Vatke. Diplôme d'Etudes Approfondies, Université de Nantes, 1992 : 25 p.
33. De Pamphilis CW, Palmer JD. Loss of photosynthetic and chlororespiratory genes from the plastid genome of a parasitic flowering plant. *Nature* 1990 : 348 : 337-9.
34. Vogt W, Sauerborn J, Honish M. *Striga hermonthica*, distribution and infestation in Ghana and Togo on grain crops. In : Ransom JK, et al., éd. *Proceedings of the 5th International Symposium on Parasitic Weeds*. Nairobi : CIMMYT, 1991 : 372-7.
35. Singh BB, Emechebe AM. Breeding for resistance to *Striga* and *Alectra* in Cowpea. In : Ransom JK, et al., éd. *Proceedings of the 5th International Symposium on Parasitic Weeds*. Nairobi : CIMMYT, 1991 : 303-5.
36. Ramaiah KV. Breeding for *Striga* resistance in Sorghum and Millet. In : Kim SK, éd. *Combating Striga in Africa*. Proceedings of an international workshop (1988 IITA Nigeria) 1991 : 75-80.
37. Butler LG. Biotechnology research on *Striga*. In : Kim SK, éd. *Combating Striga in Africa*. Proceedings of an international workshop (1988 IITA Nigeria) 1991 : 42-7.
38. Maiti RK, Ramaiah KV, Bisen SS, Chidley VL. A comparative study of the haustorial development of *Striga asiatica* (L.) Kuntze on sorghum cultivars. *Ann Bot* 1984 : 54 : 447-57.
39. Olivier A, Benhamou N, Leroux GD. Mechanisms of resistance to *Striga hermonthica* in sorghum (*Sorghum bicolor*). In : Ransom JK, et al., éd. *Proceedings of the 5th International Symposium on Parasitic Weeds*. Nairobi : CIMMYT, 1991 : 127-36.
40. Eplee RE. The *Striga* eradication program in the United States of America. In : Musselman LJ, et al., éd. *Proceedings of the 2nd Symposium on parasitic weeds*. North Carolina State University, Raleigh, 1979 : 269-72.
41. Eplee RE, Westbrook SRG, Norris RS. Chemical control of *Striga*. In : Kim SK, éd. *Combating Striga in Africa*. Proceedings of an international workshop (1988 IITA Nigeria) 1991 : 61-8.
42. Langston MA, English TJ, Eplee RE. Witchweed (*Striga asiatica*) eradication in the United States of America : Herbicides. In : Musselman LJ, et al., éd. *Proceedings of the 2nd Symposium on parasitic weeds*. North Carolina State University, Raleigh, 1979 : 273-7.
43. Schmitt U, Schluter K, Boorsma PA. Chemical control of *Orobanche crenata* in broad beans F.A.O. *Plant Protection Bulletin* 1979 : 27 : 88.
44. Liu ZQ, Fer A, Lecocq M. L'imazaquine : un herbicide prometteur pour la lutte curative contre la Cuscute (*Cuscuta* spp.) dans les cultures de Soja (*Glycine max*). *Weed Res* 1991 : 31 : 33-40.
45. Awad AE, Worsham AD, Corbin FT, Eplee RE. Absorption translocation and metabolism of foliarly applied  $^{14}C$ -dicamba in sorghum (*Sorghum bicolor*) and corn (*Zea mays*) parasitised with witchweed (*Striga asiatica*). In : Ransom JK, et al., éd. *Proceedings of the 5th International Symposium on Parasitic Weeds*. Nairobi : CIMMYT, 1991 : 533-6.
46. Eplee RE, Norris RS. Control of *Striga asiatica* (L.) Kuntze with Systemic herbicides. In : Weber HC, Forstreuter W, éd. *Proceedings of the 4th International Symposium on Parasitic Flowering Plants*. Marburg (Germany), 1987 : 183-6.
47. Lagoke STO, Parkinson V, Agunbiade RM. Parasitic weeds and control methods in Africa. In : Kim SK, éd. *Combating Striga in Africa*. Proceedings of an international workshop (1988 IITA Nigeria) 1991 : 3-14.
48. Gworgwor NA, Weber HC. Effect of N-application on sorghum growth, *Striga* infestation and the osmotic pressure of the parasite in relation to the host. *J Plant Physiol* 1991 : 139 : 194-8.
49. Raju PS, Osman MA, Soman P, Peacock JM. Effects of N, P and K on *Striga asiatica* (L.) Kuntze seed germination and infestation of sorghum. *Weed Res* 1990 : 30 : 139-44.
50. Combari A, Pineau R, Schiavon M. Influence du degré de décomposition de produits organiques sur la germination de graines de *Striga hermonthica* (Del.) Benth. *Weed Res* 1990 : 30 : 29-34.
51. Akobundu IO. Integrated weed management for *Striga* control in cropping systems in Africa. In : Kim SK, éd. *Combating Striga in Africa*. Proceedings of an international workshop (1988 IITA Nigeria) 1991 : 122-5.
52. Carson AG. Effect of incorporating sorghum and groundnuts on density of *Striga hermonthica* in the Gambia. *Trop Pest Management* 1989 : 35 : 130-2.
53. Carson AG, Kunjo EM. Control of *Striga* in Gambia. In : Ransom JK, et al., éd. *Proceedings of the 5th International Symposium on Parasitic Weeds*. Nairobi : CIMMYT, 1991 : 486-93.
54. Osman MA, Raju PS, Peacock JM. The effect of soil temperature, moisture and nitrogen on *Striga asiatica* (L.) Kuntze seed germination, viability and emergence on sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench) roots under field conditions. *Plant and Soil* 1991 : 313 : 265-74.
55. Greathead DJ. The natural enemies of *Striga* species, and the prospects for their utilisation as biological control agents. In : Ayensu ES, et al., éd. *Striga Biology and control*. Proceedings of a workshop (1983, Sénégal) ICSU Press 1984 : 133-60.
56. Ogo RC, Chaudhry AB. Incidence of *Striga hermonthica* in Kainji Lake area of Nigerian savanna and possible measures to contain its impact on crop yields. *Zimbabwe Agricult J* 1986 : 83 : 87-91.