

Hybridations entre *Globodera rostochiensis* (Wollenweber), *G. pallida* (Stone), *G. virginiae* (Miller & Gray), *G. solanacearum* (Miller & Gray) et *G. "mexicana"* (Campos-Vela). Description et devenir des hybrides

Didier MUGNIÉRY, Michel BOSSIS et Jean-Sébastien PIERRE

INRA, Laboratoire de Recherches de la Chaire de Zoologie,
Domaine de la Motte-au-Vicomte, B.P. 29, 33650 Le Rheu, France.

Accepted for publication 17 October 1991.

Résumé — La validité spécifique des espèces de *Globodera* des Solanacées est étudiée par hybridation réalisée *in vitro* après obtention de femelles vierges développées sur racines de tomate cultivée en boîte de Petri. Les mensurations faites sur les juvéniles montrent que *G. rostochiensis* (GR) et *G. virginiae* (GV) sont très éloignées des autres espèces étudiées ici, *G. pallida* (GP), *G. solanacearum* (GS) et *G. « mexicana »* (GM). Les juvéniles hybrides ne présentent le caractère typique du disque péri-oral de GR que si cette espèce est utilisée comme l'un des parents. Le contrôle de la viabilité et de la fertilité des hybrides montre que GR est incompatible avec les autres espèces. Par contre, les hybrides formés avec GV et GS sont viables et féconds et donnent naissance à une deuxième génération. GV et GS ne peuvent donc pas être considérées comme des espèces séparées et en conséquence *G. solanacearum* est considéré comme un synonyme mineur de *G. virginiae*. GM est un groupe charnière entre GP et GS dans la mesure où, utilisé comme mâle, il donne des hybrides viables et féconds.

Summary — *Hybridization between Globodera rostochiensis (Wollenweber), G. pallida (Stone), G. virginiae (Miller & Gray), G. solanacearum (Miller & Gray) and G. « mexicana » (Campos-Vela). Description and future of the hybrids* — The validity of *Globodera* species parasites of Solanaceous plants was studied by cross-hybridization between the following species : *G. rostochiensis* (GR), *G. pallida* (GP), *G. virginiae* (GV), *G. solanacearum* (GS) and *G. « mexicana »* (GM). Controlled matings were carried out *in vitro*. The virginity of the females was guaranteed by use of the Petri dish method : only one juvenile was inoculated on tomato cultured on agar in Petri dish. Measurements made on parent populations showed that GR and GV were distinct from the group formed by GP, GS and GM. The stylet of the hybrid juveniles had the shape and length of GP, but the oral lips led resembled those of GR when this species was used as a parent. The viability and fecundity of the hybrids were investigated by the inoculation of these hybrids on tomato roots cultured as described. Hybrids from GR were not viable nor fertile when they developed into males. Hybrids between GS and GV were as viable and fertile as each of the parent species and therefore GS and GV cannot be considered as distinct species; consequently *G. solanacearum* is considered a junior synonym of *G. virginiae*. GM seemed to be an intermediate group. Hybrids derived from male GP and females GS were as viable and fertile as each of the parent species. A cytoplasmic incompatibility may be inferred and the relationship between these species is discussed.

Key-words : *Globodera*, hybridation.

A l'exception de *Globodera rostochiensis* (Wollenweber, 1923) Behrens, 1975 les différences morphologiques existant entre les espèces décrites de *Globodera* inféodées aux Solanacées sont légères et subtiles. Ce sont cependant ces différences morphologiques observées chez les mâles, les femelles, les juvéniles et les kystes qui ont été à la base de leur description.

Ce sont surtout les différences existant entre les deux espèces sud-américaines se développant sur pomme de terre, *G. rostochiensis* et *G. pallida* (Stone, 1972) Behrens, 1975 qui ont été étudiées (Stone, 1972). Ultérieurement, le statut spécifique de ces deux espèces a été confirmé par la démonstration de leur non-interfécondité après hybridation *in vitro* (Mugniéry, 1979).

Entre les espèces nord-américaines, *G. tabacum* (Lownsbery & Lownsbery, 1954), Behrens, 1975, *G. vir-*

giniae (Miller & Gray, 1968), Behrens, 1975, *G. solanacearum* (Miller & Gray, 1972), Behrens, 1975 et *G. « mexicana »*, espèce taxonomiquement non valide car décrite dans la thèse non publiée de Campos-Vela (1967) et l'espèce sud-américaine *G. pallida*, les différences observées sont très faibles et ne permettent pas ou très mal de les différencier, que ce soit par la gamme d'hôte (Roberts & Stone, 1981), la morphologie des juvéniles ou celle des kystes (Hesling, 1978; Stone, 1983). Les différences existant entre *G. tabacum*, *G. virginiae* et *G. solanacearum* ont paru suffisamment faibles à Luc *et al.* (1988) pour considérer ces taxa comme des sous-espèces de *G. tabacum*. La validité de ces espèces est donc posée et divers auteurs ont tenté de la résoudre par le biais de l'hybridation. Green et Miller (1969) réalisent de telles hybridations mais n'étudient pas la

fertilité des hybrides formés. Stone (1983), rapportant des essais non publiés de Stone et Parrot, conclut que les espèces nord-américaines sont toutes interfécondes et que leurs hybrides sont viables et féconds. Malheureusement, la technique de Parrot (1972) utilisée ne permet pas de garantir la virginité des femelles utilisées. Cette garantie est fournie dans les expériences de Miller (1983), mais celui-ci n'indique pas la proportion de croisements positifs ni même la relative viabilité des hybrides obtenus.

Ce problème est repris ici avec les différentes espèces citées, sauf *G. tabacum* pour des raisons d'élevage, en utilisant la technique d'élevage des nématodes à kyste en boîte de Petri (Mugniéry & Person, 1976) qui garantit la virginité des femelles utilisées et permet de contrôler la viabilité des hybrides formés.

Matériel et méthodes

Une population de chaque espèce est utilisée : *G. rostochiensis* Écosse, G.-B. (GR), *G. pallida* Guiclan F (GP), *G. virginiae* souche Stnd-Wdt (GV), *G. solanacearum* souche 52 A DL (GS) et *G. mexicana* souche 75-122-1 (GM). Les juvéniles sont obtenus après humectation des kystes dans de l'exsudat de racines de tomate.

TECHNIQUE D'HYBRIDATION

Une graine de tomate cv. Saint-Pierre, désinfectée dans une solution alcoolique de bichlorure de mercure à 0,2 %, est déposée sur de l'eau gélosée à 1,5 % coulée en boîte de Petri. L'inoculation est réalisée par dépôt de juvéniles sur la racine pivotante. Dans le cas de la pomme de terre, celle-ci est cultivée à partir d'un germe accompagné d'un fragment de tubercule sur de l'eau gélosée à 2 % coulée en boîte de Petri. Le cv. Bintje est utilisé. Les boîtes de Petri sont conservées au laboratoire à 20 °C environ.

Les femelles vierges sont obtenues par dépôt d'un seul juvénile par boîte et les mâles par dépôt d'une vingtaine de juvéniles par boîte. Dès leur apparition sur la gélose, les mâles sont prélevés et déposés à proximité d'une femelle vierge.

DEVENIR DES HYBRIDES OBTENUS

Les kystes contenant des juvéniles hybrides sont conservés au froid (4 °C) pendant 4 mois puis mis à éclore. Les juvéniles éclos sont déposés en groupes de dix sur racine de tomate cultivée en boîte de Petri et également sur racine de pomme de terre si l'un des parents est GR ou GP. L'hybridation de ces deux dernières espèces n'est pas effectuée car réalisée antérieurement (Mugniéry, 1979).

OBSERVATIONS MORPHOLOGIQUES

Elles sont faites sur vingt juvéniles tués à l'eau chaude (65 °C) et fixés au formol froid à 4 % (Stone, 1971). Les critères mesurés sont la longueur du stylet, la distance séparant la base du stylet de l'orifice de la glande

œsophagienne dorsale (OGD), la distance entre la valve du bulbe médian et le pore excréteur (BMPE), la longueur de la queue et celle de la partie hyaline terminale de la queue. La tête des juvéniles et la figure périnéale des femelles sont observées au microscope à balayage après fixation dans du polyéthylène-glycol (Rivoal, 1974).

Résultats

HYBRIDATIONS

Quel que soit le sens du croisement réalisé, il a été facile d'obtenir des kystes contenant des œufs (Tableau 1).

DEVENIR DES HYBRIDES F1 (Tableau 2)

Parent femelle GR

× mâle GM : le développement sur pomme de terre et sur tomate est très lent. 45 jours sont nécessaires pour parvenir à l'état adulte. Seuls quelques mâles parviennent à maturité.

× mâle GS : aucun développement n'est observé sur pomme de terre et tomate. De nombreux juvéniles ressortent des racines.

× mâle GV : le développement très lent, de l'ordre de 45 jours, ne donne lieu qu'à la formation de mâles : 10 pour 40 J2 inoculés sur pomme de terre, 9 pour 60 J2 inoculés sur tomate. Les autres juvéniles restent bloqués au deuxième stade.

Parent femelle GP

× mâle GM : le développement jusqu'au stade adulte est un peu plus long que celui observé chez les

Tableau 1. Croisements réalisés et résultats.

Femelle × mâle	Femelles fécondées	Femelles vierges
GM × GP	11	0
GS × GP	2	1
GV × GP	3	0
GM × GS	6	2
GR × GS	7	8
GP × GS	13	0
GV × GS	6	0
GP × GM	4	7
GR × GM	4	9
GS × GM	1	0
GV × GM	2	1
GP × GV	12	0
GR × GV	13	4
GM × GV	11	2
GS × GV	5	0
GM × GR	11	1
GS × GR	5	0
GV × GR	3	0

(GM = *Globodera* " mexicana "; GP = *G. pallida*; GR = *G. rostochiensis*; GS = *G. solanacearum*; GV = *G. virginiae*.)

Tableau 2. Caractéristique morphométrique des juvéniles parentaux et hybrides (μm).

	STYLET	OGD	BMPE	QUEUE (partie hyaline)	QUEUE (longueur totale)
GR	22,0 \pm 0,1 f	4,6 \pm 0,2 g	33,0 \pm 0,5 bcd	25,5 \pm 0,5 cdef	49,6 \pm 0,7 efgh
GP	24,1 \pm 0,2 a	5,2 \pm 0,2 bcdef	39,0 \pm 0,7 a	29,0 \pm 0,5 a	55,4 \pm 0,7 a
GM	23,5 \pm 0,2 bc	5,2 \pm 0,2 abcdef	33,4 \pm 0,5 bcd	25,8 \pm 0,5 bcdef	51,7 \pm 0,7 bcde
GS	23,7 \pm 0,2 ab	5,1 \pm 0,2 bcdef	37,6 \pm 0,6 a	28,2 \pm 0,5 ab	54,0 \pm 0,6 ab
GV	23,1 \pm 0,1 de	5,6 \pm 0,1 abcde	35,1 \pm 0,5 b	25,4 \pm 0,7 bcdef	52,6 \pm 0,6 abcd
GR \times GV	22,8 \pm 0,1 de	5,6 \pm 0,1 abcde	31,0 \pm 0,5 de	23,8 \pm 0,5 fgh	50,0 \pm 0,7 defgh
GP \times GM	22,9 \pm 0,1 de	4,9 \pm 0,1 efg	31,0 \pm 0,5 de	24,3 \pm 0,5 efgh	50,4 \pm 0,6 cdefg
GP \times GS	23,8 \pm 0,2 abc	5,1 \pm 0,2 cdefg	32,1 \pm 0,5 de	26,1 \pm 0,6 bcdef	50,9 \pm 0,7 cdef
GP \times GV	23,9 \pm 0,3 abc	5,5 \pm 0,2 abcde	32,2 \pm 1,1 de	25,4 \pm 0,9 cdef	50,6 \pm 1,6 cdefg
GM \times GR	22,6 \pm 0,2 ef	4,8 \pm 0,1 fg	28,1 \pm 0,5 fg	24,7 \pm 0,4 defg	50,7 \pm 0,7 defg
GM \times GP	23,1 \pm 0,2 cde	5,0 \pm 0,1 defg	31,0 \pm 0,5 de	24,1 \pm 0,5 efgh	49,0 \pm 0,7 fgh
GM \times GS	23,6 \pm 0,1 abc	5,6 \pm 0,2 abcd	30,4 \pm 0,5 de	26,8 \pm 0,5 abcd	53,7 \pm 0,7 ab
GS \times GR	22,6 \pm 0,1 de	5,1 \pm 0,1 bcdef	32,6 \pm 0,6 bcd	22,1 \pm 0,4 h	46,9 \pm 0,7 h
GS \times GM	23,3 \pm 0,1 bcd	5,6 \pm 0,1 abcd	34,6 \pm 0,4 bc	27,2 \pm 0,5 abc	52,9 \pm 0,8 abc
GS \times GV	22,9 \pm 0,1 de	5,8 \pm 0,1 ab	30,0 \pm 0,5 ef	24,3 \pm 0,5 efgh	47,6 \pm 0,8 gh
GV \times GR	22,2 \pm 0,2 f	5,2 \pm 0,2 abcdef	29,8 \pm 0,7 ef	23,4 \pm 0,6 gh	47,0 \pm 0,8 h
GV \times GM	23,5 \pm 0,1 bc	5,6 \pm 0,2 abc	26,5 \pm 0,6 g	26,5 \pm 0,4 bcde	52,5 \pm 0,8 bcde
GV \times GS	23,7 \pm 0,1 abc	5,8 \pm 0,1 a	32,4 \pm 0,4 cd	27,0 \pm 0,5 abcd	51,7 \pm 0,6 bcdef

OGD = distance entre la base du stylet et l'orifice de la glande dorsale; BMPE = distance entre la valve du bulbe médian et le pore excréteur. (GM = *Globodera* "mexicana"; GP = *G. pallida*; GR = *G. rostochiensis*; GS = *G. solanacearum*; GV = *G. virginiae*.)

Les lettres correspondent au seuil de signification 5 %.

parents : 25 jours contre 16. Sur tomate, il produit de nombreux adultes : 22 femelles pour 44 juvéniles inoculés. Ces femelles contiennent des œufs. Sur pomme de terre, seuls les mâles parviennent à maturité : 28 sont obtenus pour 75 juvéniles inoculés.

\times mâles GS et GV : aucun développement n'est observé sur tomate et sur pomme de terre. Tous les juvéniles retrouvés dans les racines 60 jours après inoculation sont bloqués au stade 2.

Parent femelle GM

\times mâle GR : aucun développement n'est observé sur pomme de terre et sur tomate.

\times mâle GP : le développement sur pomme de terre et sur tomate est assez lent, de l'ordre de 25 jours contre 16 pour les parents. Sur pomme de terre, seuls les mâles atteignent la maturité : 23 sont obtenus pour 126 J2 inoculés. Sur tomate, de très nombreux mâles sont présents pour très peu de femelles, 5 pour 40 J2 inoculés. Ces femelles restent stériles.

\times mâles GS et GV : aucun développement n'est observé sur tomate et de nombreux juvéniles ressortent des racines.

Parent femelle GS

\times mâle GR : aucun développement n'est observé sur pomme de terre. Sur tomate, quelques mâles parviennent à maturité 60 jours après inoculation.

\times mâle GP : aucun développement n'est noté sur pomme de terre. Sur tomate, quelques mâles parviennent à maturité. Une seule femelle pour 60 J2 inoculés parvient à maturité, mais elle reste vierge.

\times mâles GM et GV : sur tomate, le développement est très rapide et semblable à celui des parents. De très nombreux mâles et femelles parviennent à maturité. Le pourcentage de femelles développées par rapport au nombre de J2 inoculés est de 60 %, donc très élevé. Ces femelles sont fertiles et contiennent de nombreux œufs.

Parent femelle GV

\times mâle GR : le développement est lent et nécessite 45 jours pour obtenir quelques mâles sur tomate. Le reste de la population demeure bloqué au stade 2.

\times mâle GP : aucune éclosion n'a pu être obtenue. A l'ouverture des kystes, les œufs avaient dégénéré ou ne dépassaient pas le stade gastrula.

\times mâle GM : aucun développement n'a été observé. 60 jours après inoculation, les juvéniles étaient toujours bloqués au stade 2.

\times mâle GS : le développement sur tomate est très rapide et les adultes sont observés 16 à 17 jours après inoculation. Le pourcentage de femelles formées par rapport au nombre de J2 inoculés est de 50 %. Les femelles très nombreuses contiennent des œufs.

Tous les kystes contenant des œufs F2 ont été mis en éclosion et inoculés sur tomate. Il s'agit des croisements GP \times GM, GS \times GM, GS \times GV et GV \times GS. Dans tous les cas, le développement a été assuré et de nombreuses femelles fécondées ont été obtenues. En aucun cas, le développement n'a été retardé.

Tous les mâles obtenus à l'exception du croisement GV \times GS ont été déposés à proximité de femelles

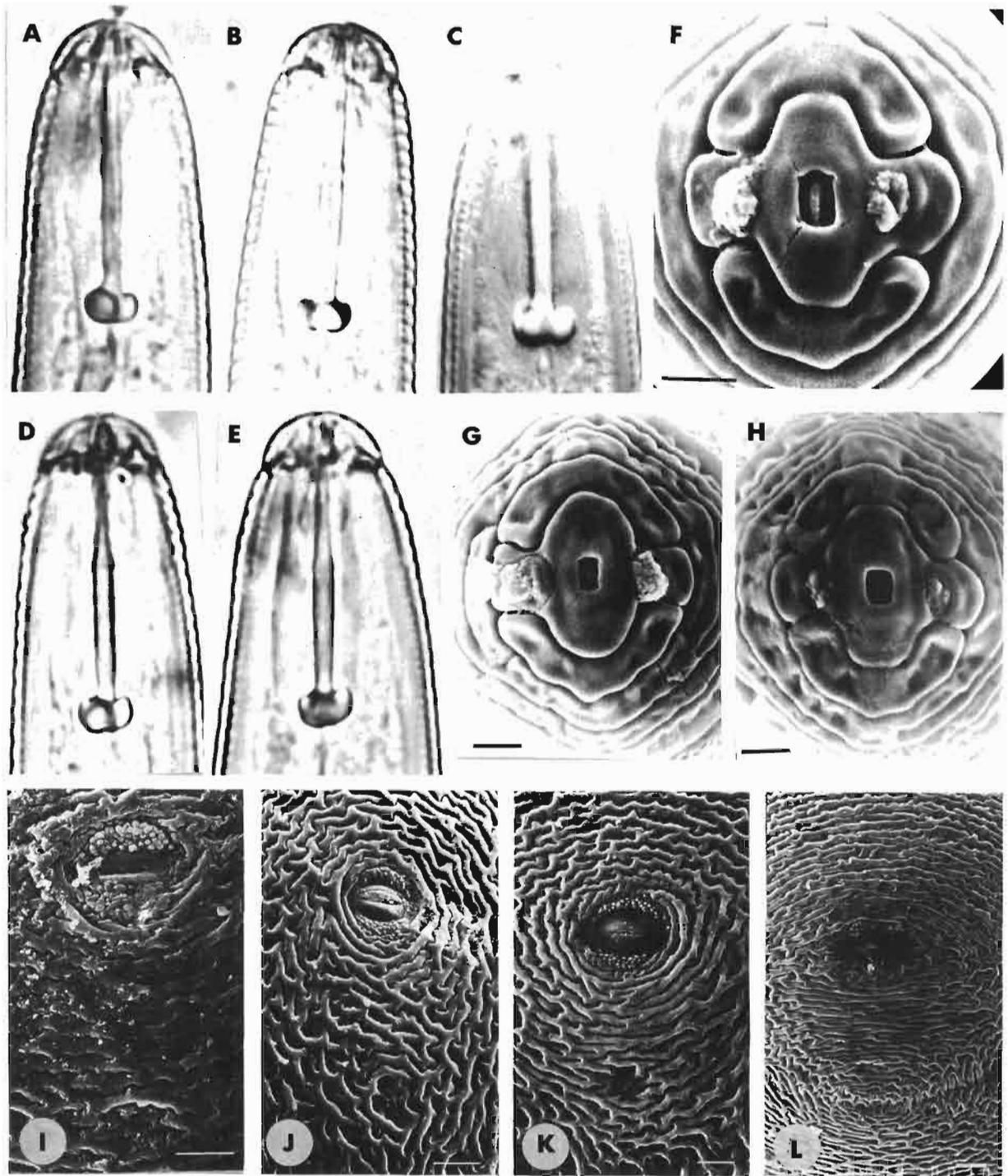


Fig. 1. Stylet et disque péri-oral de juvéniles hybrides et figures périnéales des femelles parentales. A : GM × GR; B : GV × GS; C : GS × GM; D : GV × GM; E : GR × GV; F : GM × GP; G : GM × GR; H : GP × GV; I : GP; J : GV; K : GS; L : GM. (GM = *Globodera* "mexicana"; GP = *G. pallida*; GR = *G. rostochiensis*; GS = *G. solanacearum*; GV = *G. virginiae*.)

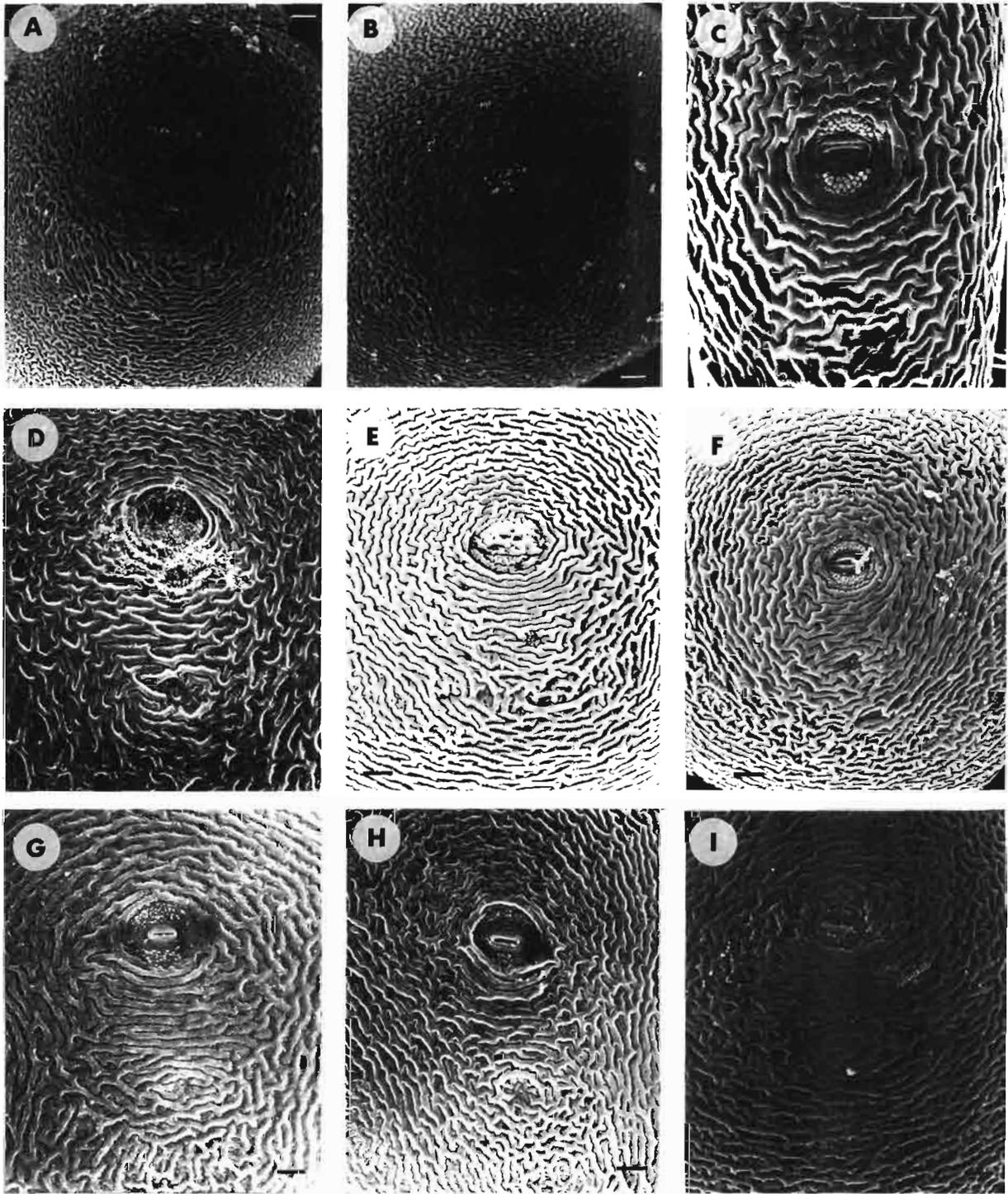


Fig. 2. Figures périnéales des femelles hybrides. A, B, C : GV × GS; D : GS × GP; E : GS × GM; F : GS × GV; G, H : GP × GM; I : GM × GP. (GM = *Globodera* "mexicana"; GP = *G. pallida*; GR = *G. rostochiensis*; GS = *G. solanacearum*; GV = *G. virginiae*.)

vierges appartenant à l'une ou l'autre des espèces étudiées. Les seuls croisements positifs observés, ayant donné lieu à une descendance viable et féconde, ont été les suivants :

- femelles GP et GM × mâle (GM × GP)
- femelles GP et GM × mâle (GP × GM)
- femelles GS et GV × mâle (GS × GV)

MORPHOLOGIE DES HYBRIDES

La distinction entre espèces portant sur la face antérieure des boutons basaux du stylet (Hesling, 1978) ne nous est pas apparue évidente, hormis le cas de GR. La variabilité intraspécifique de ce caractère est très forte et l'appréciation est trop subjective. Nous estimerons que tous les boutons basaux arrondis vers l'arrière appartiennent au phénotype "*rostochiensis*". Les boutons basaux du stylet des juvéniles hybrides observés sont tous du type "*pallida*", pointus vers l'avant (Fig. 1 A-E). Les lèvres et le disque péri-oral sont également du type "*pallida*", de forme générale quadrangulaire, exception faite des hybrides provenant de GR, que celui-ci ait été utilisé comme mâle ou comme femelle (Fig. 1 F-H).

Les figures périnéales des femelles hybrides obtenues sont plus compliquées à analyser car il existe un continuum morphologique entre les populations utilisées des diverses espèces, GR étant encore une fois très éloigné par suite de la grandeur du rapport de Granek. C'est uniquement sur les rides périnéales que les différences sont observables, car la variabilité du nombre et de la forme des tubercules de la fenêtre est trop grande pour être d'une quelconque utilité.

Chez les populations étudiées, les rides périnéales (Fig. 1 I-L) sont :

- régulières, épaisses et grossières chez GP
- régulières, plus fines et très serrées chez GM
- régulières et peu épaisses chez GS
- irrégulières et peu épaisses chez GV.

Les femelles hybrides présentent une très forte homogénéité morphologique à l'intérieur d'un même croisement. On en trouve un exemple à la figure 2 chez GP × GM et GV × GS. Dans les croisements GV × GS et GS × GV, c'est le phénotype GV qui domine. Pour les hybrides GP × GM et l'hybride GM × GP, c'est le phénotype GP qui domine. Par contre, chez GS × GM, la régularité des rides est très proche de celle de GM. Une seule femelle GS × GP a été obtenue. Son phénotype est proche de celui de GS (Fig. 2).

MORPHOMÉTRIE DES JUVÉNILES

Tous n'ont pu être mesurés car certains croisements n'ont donné lieu qu'à une éclosion très faible et les juvéniles éclos ont été préférentiellement inoculés sur tomate plutôt que sacrifiés pour étude morphométrique. L'examen du Tableau 3 montre que dans le cas où l'on disposait d'hybrides obtenus dans les deux sens du croisement, les différences dues au sens du croisement

Tableau 3. Viabilité et fertilité des hybrides obtenus.

femelle	mâle				
	GR	GP	GM	GS	GV
GR	+	—	—	—	—
GP	—	+	+	—	—
GM	—	—	+	—	—
GS	—	—	+	+	+
GV	—	—	—	+	+

+ : croisement fertile;

— : croisement non fertile.

(GM = *Globodera* "*mexicana*"; GP = *G. pallida*; GR = *G. rostochiensis*; GS = *G. solanacearum*; GV = *G. virginiae*.)

sont inexistantes. On peut supposer que pour les croisements manquants, les hybrides obtenus dans l'autre sens auraient été semblables. C'est d'ailleurs ce qui avait été observé pour les croisements GP × GR (Mugniéry, 1979).

L'examen des mensurations des parents confirme la ténuité des différences existant entre les espèces utilisées. La plus petite longueur du stylet de GR (Stone, 1972), notable avec la population de GR utilisée ici, se remarque dès lors que GR est un parent quelconque des hybrides obtenus. Les autres critères ne discriminent pas les espèces ni leurs hybrides. Les données disponibles ont été soumises à une analyse en composantes principales (Fig. 3). GP, GM et GS constituent un groupe homogène. GV et GR sont relativement éloignés de ce groupe. Les hybrides obtenus se dispersent sur le plan

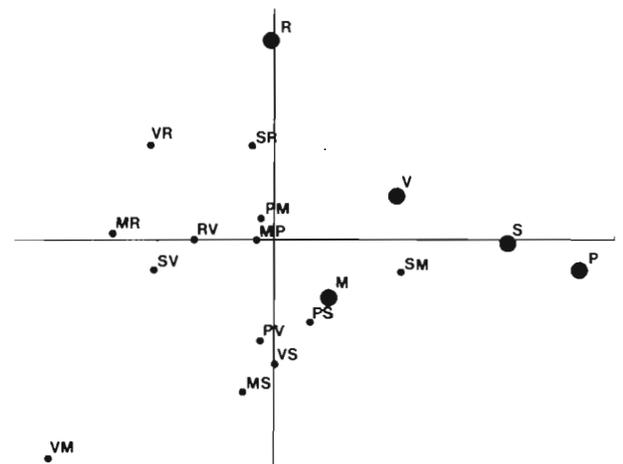


Fig. 3. Analyse en composantes principales des critères morphométriques des juvéniles parentaux et hybrides. (M = *Globodera* "*mexicana*"; P = *G. pallida*; R = *G. rostochiensis*; S = *G. solanacearum*; V = *G. virginiae*.)

avec une propension marquée pour les hybrides provenant d'un parent GR à se rapprocher de celui-ci.

Discussion

Toutes les espèces de *Globodera* spécifiques des Solanacées, hormis *G. tabacum* non étudié ici, sont hybridables. Mais elles ne donnent pas toutes des descendants viables et féconds. Quand il existe un critère morphologique discriminant, il se transmet avec une dominance du phénotype GR pour le disque péri-oral et les lèvres, avec une dominance du phénotype GP pour la forme des boutons basaux. Le caractère « rides périnéales » se transmet de manière complexe sans qu'il soit possible de savoir s'il s'agit de caractères spécifiques ou propres aux populations utilisées.

De toutes ces espèces, *G. rostochiensis* est la plus éloignée. C'est celle qui présente le maximum de différences morphologiques évidentes, couleur jaune des femelles, forme des boutons basaux des juvéniles ronds et tournés vers l'arrière, grandeur du rapport de Granek, nombre et forme des rides entre l'anus et la fenêtre vulvaire. De plus, aucun des croisements réalisés avec les autres espèces ne donne une descendance viable et féconde.

Les autres espèces sont plus proches. Même si l'analyse morphométrique des juvéniles laissait penser que *G. virginiae* était aussi éloignée que *G. rostochiensis*, les résultats issus des croisements réalisés avec *G. solanacearum* montrent que ces deux groupes sont totalement conspécifiques. Le développement des hybrides s'effectue sans entrave, à la même vitesse que celui de chacun des parents. De plus, le pourcentage de femelles formées est suffisamment élevé pour qu'on ne suppose pas que seuls quelques juvéniles hybrides sont viables et féconds. Il est clair que l'hybridation expérimentale entre formes allopatriques n'apporte de renseignements décisifs que quand les résultats sont négatifs. Quand ils sont positifs comme c'est le cas ici, ils ne sont jamais totalement décisifs. De nombreux exemples tirés des vertébrés montrent que des espèces indiscutablement distinctes telles le canard et le faisan s'hybrident en conditions de captivité. Mais tous les exemples disponibles se rapportent à des vertébrés chez lesquels les conditions d'élevage peuvent avoir des conséquences éthologiques importantes (Générmont & Lamotte, 1980). Il est difficile dans le cas des nématodes d'entrevoir de tels phénomènes. On pourrait considérer que l'on a affaire à des espèces naissantes, espèces stériles en conditions naturelles par suite de barrières diverses, éthologiques, écologiques, ... ici géographiques mais expérimentalement interfertiles par suite de l'absence d'isolement génétique (Bernardi, 1980). Ceci constitue ce que Turesson (1922) appelle une coenospécies. Cependant, l'absence de barrière génétique et l'extrême ressemblance morphologique constatée ici et par divers systématiciens (Luc *et al.*, 1988) nous amènent à ne considérer ces deux formes

allopatriques que comme une seule et unique espèce. Pour des raisons d'antériorité, nous proposons donc de considérer *G. solanacearum* comme synonyme mineur de *G. virginiae*.

Le cas de *G. « mexicana »*, espèce non valide, est beaucoup plus complexe. Elle se croise avec *G. pallida* et *G. solanacearum* dans un sens préférentiel qui est le même pour les deux types de croisements. Tout se passe comme si l'on avait affaire à une espèce ou un groupe charnière où l'incompatibilité cytoplasmique serait envisageable. Le fait que ces croisements perdurent au moins jusqu'à la deuxième génération montre que la distance génétique existant entre *G. « mexicana »* d'une part, *G. pallida* et *G. solanacearum* d'autre part est extrêmement faible. On peut envisager la possibilité d'une origine des espèces de *Globodera* à partir de l'Amérique centrale avec deux directions, nord et sud, de dispersion. Les individus les plus éloignés géographiquement ont progressivement perdu toute compatibilité génétique et se sont séparés suffisamment pour être considérés comme des espèces *sensu stricto*. Le groupe central représenté par *G. « mexicana »* a conservé suffisamment de compatibilité pour se croiser avec les espèces génétiquement les plus proches. Par contre, nous ne voyons aucune explication à l'impossibilité de croisement avec *G. virginiae* que nous avons montré être conspécifique à *G. solanacearum*.

Enfin l'importance à accorder chez les juvéniles aux critères morphométriques pour séparer des espèces très proches peut être remise en question quand il n'existe aucun critère morphologique discriminant comme pour GR. Les conclusions qui auraient pu être tirées de l'analyse en composantes principales auraient été contredites par les résultats des croisements. Seule l'hybridation peut donner une réponse sans trop d'ambiguïté, tout en indiquant le type de phylogénie rencontrée. Celle-ci sera ultérieurement précisée par les résultats d'électrophorèse bidimensionnelle qui indiqueront le degré d'apparentement de ces groupes entre eux et l'opportunité d'étudier leurs hybrides.

Remerciements

Les auteurs remercient le Prof. L. I. Miller de l'Université Polytechnique de Virginie (E.-U.) pour la fourniture des espèces de *Globodera* nord-américaines, Mmes Oger et Querrien pour l'aide technique.

Références

- BERNARDI, G. (1980). Les catégories taxonomiques de la systématique évolutive. In : Bocquet, C., Générmont, J. & Lamotte, M. (Eds). *Les problèmes de l'espèce dans le monde animal, Tome III*. Paris, Soc. Zool. France : 373-425.
- CAMPOS-VELA, A. (1967). *Taxonomy, life cycle and host range of Heterodera mexicana n. sp. (Nematoda : Heteroderida)*. Ph. D. Thesis, University of Wisconsin, 70 p.
- GENERMONT, J. & LAMOTTE, M. (1980). Le concept biologique de l'espèce dans la zoologie contemporaine. In : Boc-

- quet, C., Générmont, J. & Lamotte, M. (Eds). *Les problèmes de l'espèce dans le monde animal, Tome III*. Paris, Soc. zool. France : 427-450.
- GREEN, C. D. & MILLER, L. I. (1969). Cyst Nematodes. Attraction of males to females. *Rep. Rothamsted exp. Stn. for 1968, Part 1* : 153-158.
- HESLING, J. J. (1978). Cyst Nematodes : morphology and identification of *Heterodera*, *Globodera* and *Punctodera*. In : Southey, J. F. (Ed.). *Plant Nematology*. London, H.M.S.O. : 115-125.
- LOWNSBERY, B. F. & LOWNSBERY, J. W. (1954). *Heterodera tabacum* new species, a parasite of Solanaceous plants in Connecticut. *Proc. helminth. Soc. Wash.*, 21 : 42-47.
- LUC, M., MAGGENTI, A. R. & FORTUNER, R. (1988). A reappraisal of Tylenchina (Nemata). 9. The family Heteroderidae Filip'ev & Schuurmans Stekhoven, 1941. *Revue Nématol.*, 11 : 159-176.
- MILLER, L. I. & GRAY, B. J. (1968). Horsenettle cyst nematode, *Heterodera virginiae* n. sp., a parasite of solanaceous plants. *Nematologica*, 14 : 535-543.
- MILLER, L. I. & GRAY, B. J. (1972). *Heterodera solanacearum* n. sp., a parasite of solanaceous plants. *Nematologica*, 18 : 404-413.
- MILLER, L. I. (1983). Diversity of selected taxa of *Globodera* and *Heterodera* and their interspecific and intergeneric hybrids. In : Stone, A. R., Platt, H. M. & Khalil, L. F. (Eds). *Concepts in nematode systematics*. London, Academic Press : 207-220.
- MUGNIÉRY, D. & PERSON, F. (1976). Méthode d'élevage de quelques espèces de nematodes à kyste du genre *Heterodera*. *Sci agron. Rennes* : 217-220.
- MUGNIÉRY, D. (1979). Hybridation entre *Globodera rostochiensis* (Wollenweber) et *Globodera pallida* (Stone). *Revue Nématol.*, 2 : 153-159.
- PARROT, D. (1972). Mating of *Heterodera rostochiensis* pathotypes. *Ann. appl. Biol.*, 71 : 271-273.
- RIVOAL, R. (1974). Observations de caractères morphologiques de quelques espèces d'*Heterodera* au microscope électronique à balayage. *Sci. agron. Rennes* : 43-45.
- ROBERTS, P. A. & STONE, A. R. (1981). Host ranges of *Globodera* species within *Solanum* subgenus *Leptostemonum*. *Nematologica*, 27 : 172-189.
- STONE, A. R. (1971). Effect of processing on measurements of *Heterodera rostochiensis* larvae. *Nematologica*, 17 : 167-171.
- STONE, A. R. (1972). *Heterodera pallida* n. sp. (Nematoda : Heteroderidae), a second species of potato cyst nematode. *Nematologica*, 18 : 591-606.
- STONE, A. R. (1983). Three approaches to the status of a species complex, with a revision of some species of *Globodera*. In : Stone, A. R., Platt, H. M. & Khalil, L. F. (Eds). *Concepts in nematode systematics*. London, Academic Press : 221-233.
- TURESSON, G. (1922). The species and the variety as ecological units. *Hereditas*, 3 : 100-113.