

# Influence de quelques facteurs sur la pénétration du nématode *Heterodera oryzae* dans les racines du riz

G. REVERSAT  
Laboratoire de Nématologie  
Centre ORSTOM d'Adiopodoumé  
B.P. 20 Abidjan (Côte d'Ivoire)

G. MERNY  
Laboratoire de Nématologie  
Centre ORSTOM de Dakar  
B.P. 1386 Dakar (Sénégal)

## RÉSUMÉ

Dans le but de mettre au point les méthodes optimales d'inoculation des juvéniles d'*Heterodera oryzae* nécessaires pour analyser la dynamique des populations, les auteurs ont étudié l'influence de quelques facteurs sur la pénétration de ce parasite. Ils ont constaté que la granulométrie du substrat, en milieu inondé, exerce une influence importante sur l'intensité de la pénétration.

Ils notent l'existence d'une granulométrie pour laquelle la pénétration est maximale et d'une autre pour laquelle elle est minimale. Une expérience comparative avec *Hirschmanniella spinicaudata* leur permet d'établir que cette influence est liée à la taille de l'animal.

Ils montrent par ailleurs, que la cinétique de pénétration est linéaire pendant les 11 premiers jours qui suivent l'inoculation et que la pénétration augmente avec l'âge de la plante au moment de l'inoculation.

## SUMMARY

In order to develop an effective inoculation method for population dynamic studies, experiments have been carried out on the influence of some factors on the penetration of *Heterodera oryzae* juveniles in rice roots.

The rate of penetration is proportional to the time elapsed between the inoculation and the examination of the roots during the first 11 days and rises with the age of the plant.

A relation has been proved between particle size of the substratum and the rate of penetration. For a given species, the size of the particles corresponding to the minimum and the maximum penetration are related to the average length of the species involved, as shown by the comparison of the penetration of juveniles of *Heterodera oryzae* and *Hirschmanniella spinicaudata*.

Divers facteurs externes sont susceptibles d'influencer la pénétration des nématodes phytoparasites dans les racines de leur hôte. Il convient de citer à ce sujet les études de VAN GUNDY & STOLZY (1961) et de WALLACE (1966), concernant les juvéniles de *Meloidogyne javanica*. Le but du présent travail était d'entreprendre une étude semblable sur les juvéniles

d'*Heterodera oryzae* Luc & Berdon, 1961, parasite du Riz irrigué. Cette étude comporte deux particularités.

La première particularité tient à la possibilité qu'a l'espèce étudiée d'accomplir la totalité de son cycle en conditions immergées. Il paraît vraisemblable que la fourniture d'oxygène au milieu par la plante hôte, le Riz (AIMI, 1960), explique ce phénomène. En tout état de cause, l'expérimentation pouvant avoir lieu en conditions submergées, on s'affranchit de la nécessité de contrôler l'état hydrique du substrat. Cette exigence entraîne souvent des problèmes de reproductibilité sur le plan des techniques d'une part et des interférences avec certains des facteurs étudiés d'autre part.

La seconde particularité tient au choix des facteurs dont les influences ont été étudiées. Il s'agissait de définir les conditions optimales de la pénétration en vue de mettre en train des études de dynamique des populations. On a choisi de travailler dans des conditions aussi standardisées que possible, en cultivant la plante sur sable et solution nutritive. On a ainsi étudié les influences de trois facteurs : granulométrie du sable, âge de la plante au moment de l'inoculation et temps de contact entre la plante et son inoculum.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Cinq expériences distinctes ont été réalisées. Les expériences n<sup>os</sup> 1, 2 et 3 étudient l'influence de la granulométrie, l'expérience n<sup>o</sup> 4 examine l'influence de l'âge de la plante et l'expérience n<sup>o</sup> 5, celle du temps de contact.

## PARASITE

Pour les expériences n<sup>os</sup> 1, 3, 4 et 5, il s'agit de la souche d'*Heterodera oryzae* entretenue depuis 1961 au laboratoire, par réinoculation mensuelle sur Riz. L'inoculum utilisé aussi bien pour les expériences que pour l'entretien était constitué par des juvéniles du second stade, obtenus en faisant éclore des masses d'œufs dans l'eau pendant 3-4 jours. Pour l'expérience n<sup>o</sup> 2 sont utilisés, aux fins de comparaison, des juvéniles du second stade d'*Hirschmanniella spinicaudata*, également parasite du Riz irrigué (MERNY, 1970). Une extraction à l'asperseur de racines de Riz infestées

par cette espèce, fournit une population comportant tous les stades. Les juvéniles du second stade sont extraits de cette population par une élutriation différentielle à l'aide de l'appareil de Seinhorst, suivie d'un triage à la pipette sous la loupe binoculaire.

#### NOTE

La variété Moroberekan d'*Oryza sativa* a été employée pour les cinq expériences. Les graines sont mises à germer à l'humidité (asperseur ou sable et eau en boîte de Pétri), puis repiquées cinq jours après, sur un substrat dans un contenant.

#### SUBSTRAT

Le substrat est constitué d'une part de solution nutritive minérale d'Hoagland diluée au 1/2 et d'autre part de sable de lagune lavé (lavage à l'acide chlorhydrique 5 N, rinçage puis séchage au four). Dans les expériences n<sup>os</sup> 4 et 5, le sable est utilisé après ce seul traitement.

Pour les expériences n<sup>os</sup> 1 et 2, sept catégories granulométriques sont préparées à partir de ce sable lavé, à l'aide d'une série de huit tamis métalliques à mailles de 1 600, 1 000, 630, 400, 250, 160, 100 et 50  $\mu\text{m}$ .

Pour l'expérience n<sup>o</sup> 3, deux catégories granulométriques sont préparées à partir de ce sable lavé à l'aide d'un tamis métallique à maille de 250  $\mu\text{m}$  : une fraction fine (de granulométrie inférieure à 250  $\mu\text{m}$ ) et une fraction grossière (de granulométrie supérieure à 250  $\mu\text{m}$ ). Puis on réalise plusieurs mélanges des deux fractions, caractérisés chacun par sa composition pondérale (en pourcentage) en fraction fine : 0% (fraction grossière seule), 8%, 16%, 32% et 100% (fraction fine seule).

#### CONTENANTS

Dans les expériences n<sup>os</sup> 1 et 2 sont utilisés des tubes de verre à fond plat de 10 mm de diamètre et de 40 mm de longueur. Les expériences n<sup>os</sup> 3, 4 et 5 sont réalisées dans des piluliers de verre de 30 mm de diamètre et de 80 mm de longueur.

#### INOCULATIONS

L'inoculum est délivré à l'état de suspension dans l'eau. Chaque contenant reçoit 3 cm<sup>3</sup> de suspension représentant 300 juvéniles pour les expériences n<sup>os</sup> 1, 2 et 4 et 500 juvéniles pour les expériences n<sup>os</sup> 3 et 5.

Dans les cinq expériences on repique une plante par contenant : après avoir délivré un certain volume de solution nutritive dans un contenant, une plante est maintenue à sa place définitive dans le contenant à l'aide d'une pince, tandis que l'on verse le sable en pluie. Dans tous les cas, on veille à ce qu'il y ait un excès net de liquide. Dans les expériences n<sup>os</sup> 1, 2, 4 et 5, l'inoculum est ajouté à la solution nutritive avant le repiquage. Dans l'expérience n<sup>o</sup> 3, l'inoculum est ajouté après le repiquage à la surface du substrat.

Dans les expériences n<sup>os</sup> 1, 2, 3 et 5, l'inoculation a lieu lors du repiquage après cinq jours de germination. Dans l'expérience n<sup>o</sup> 4, des lots de graines sont mis à germer à des intervalles de cinq jours, puis repiqués après cinq jours de germination sans inoculum. Lors de l'inoculation, les plantes sont dépotées puis repiquées à nouveau avec leur inoculum. De cette façon, l'inoculation de plantes d'âges variables pouvait avoir lieu le même jour avec un inoculum homogène.

#### EVALUATION DE LA PÉNÉTRATION

Les plantes sont dépotées après le temps de contact nécessaire avec l'inoculum : dans les expériences n<sup>os</sup> 1, 2, 3 et 4, après un temps arbitrairement fixé à 11 jours et dans l'expérience n<sup>o</sup> 5, après des temps variables.

Les racines lavées sont fixées, puis colorées au lactophénol bleu coton à froid (de GUIRAN, 1966). Les racines d'une plante sont étalées et pressées entre deux plaques de verre fixées par des pinces. Le comptage des animaux colorés présents dans les racines est fait à l'aide de la loupe binoculaire. Les chiffres donnés par la suite sont les moyennes des répétitions des différents traitements.

#### RÉSULTATS

##### VARIABILITÉ DES DONNÉES

Les répétitions d'un même essai présentent une forte variabilité. Par exemple, dans l'expérience n<sup>o</sup> 3, pour le mélange à 32% de fraction fine, la pénétration moyenne est de 34 nématodes par plante et correspond aux 25 chiffres suivants : 0, 1, 2, 3, 4, 4, 15, 22, 22, 26, 26, 29, 36, 36, 36, 37, 43, 44, 49, 52, 53, 74, 75, 79 et 84. La distribution de ces chiffres ne suit pas une loi normale. Par contre, la transformation de la variable par la relation  $(x + 0,5)^{1/2}$  normalise à peu près ces données. Les différents essais des cinq expériences présentent une variabilité semblable.

##### INFLUENCE DE LA GRANULOMÉTRIE SUR LA PÉNÉTRATION

Les résultats de l'expérience n<sup>o</sup> 1 sont donnés par la figure 1 A, ceux de l'expérience n<sup>o</sup> 2 par la figure 1 B et ceux de l'expérience n<sup>o</sup> 3 par la figure 2.

Les histogrammes des figures 1 A et 1 B ont des allures semblables et révèlent une influence de la granulométrie sur la pénétration. On constate en effet l'existence d'une classe granulométrique pour laquelle la pénétration est maximale et d'une autre classe granulométrique pour laquelle la pénétration est minimale. Les valeurs numériques de ces classes caractéristiques diffèrent pour les deux espèces étudiées : la classe à pénétration maximale est la classe 100-160  $\mu\text{m}$  pour *Heterodera oryzae* et la classe 160-250  $\mu\text{m}$  pour *Hirschmanniella spinicaudata*. De même la classe à pénétration minimale est la classe 250-400  $\mu\text{m}$  pour la première espèce et la classe 630-1 000  $\mu\text{m}$  pour la seconde espèce. Les juvéniles des deux espèces diffèrent par leur longueur moyenne qui est de 450  $\mu\text{m}$  pour *Heterodera oryzae* et de 800  $\mu\text{m}$

pour *Hirschmanniella spinicaudata*. Les valeurs numériques des classes caractéristiques sont donc plus élevées pour l'espèce la plus longue.

Le diagramme de la figure 2 se décompose en deux parties. Dans la première partie de 0 à 32%, la pénétration croît fortement et linéairement avec le pourcentage de fraction fine. Dans la seconde partie, de 32 à 100%, la pénétration augmente faiblement avec le pourcentage de fraction fine.

#### INFLUENCE DE L'ÂGE DE LA PLANTE SUR LA PÉNÉTRATION

Les résultats de l'expérience n° 4 sont donnés par la figure 3. Les inoculations ont eu lieu 5, 10, 15 et 20 jours après la mise en germination des graines. On constate que la pénétration croît avec l'âge de la plante. L'expérience n'a pas été poursuivie avec des plantes plus âgées, car l'importance du système racinaire rend alors les comptages difficiles.

#### INFLUENCE DU TEMPS DE CONTACT SUR LA PÉNÉTRATION

Les résultats de l'expérience n° 5 sont donnés par la figure 4. Les comptages ont été pratiqués sur des plantes fixées respectivement 1, 2, 5, 11 et 16 jours après l'inoculation. On n'observe pas de temps de latence : la pénétration commence dès le premier jour. Pendant les 11 premiers jours, la pénétration croît linéairement en fonction du temps de contact. A 16 jours était observée l'apparition des premières masses d'œufs. L'éclosion de ces masses d'œufs étant immédiate; le risque se présentait d'avoir un inoculum additif. L'expérience n'a donc pas été poursuivie au-delà de 16 jours.

## DISCUSSION

### VARIABILITÉ

L'origine de la variabilité observée semble difficilement pouvoir être attribuée à l'inoculum. En effet d'une part l'effectif de l'inoculum délivré dans chaque contenant est important (300 ou 500 juvéniles) et d'autre part, cet inoculum est pris au hasard à la pipette dans une suspension constamment homogénéisée qui contient plusieurs dizaines de milliers de juvéniles. Comme base à d'éventuels travaux ultérieurs sur ce sujet, nous sommes donc conduits à proposer, comme hypothèse, que cette variabilité est attribuable à la plante, en relation avec le nombre, la qualité et la longueur de ses racines.

L'examen des résultats montre, par ailleurs, que, lorsque les moyennes des variables transformées (par la relation  $(x + 0,5)^{1/2}$ ) relatives à deux essais sont significativement différentes, le rapport des moyennes des variables non transformées correspondantes est égal au minimum à 2. L'influence générale des différents facteurs testés dans cette étude est donc statistiquement prouvée. Par contre certains couples de points sur les courbes ne sont pas statistiquement distincts : l'allure de ces courbes n'est donc qu'indicative.

En définitive, il apparaît :

1) Que la technique décrite ne peut mettre en évidence que l'influence de facteurs à l'action tranchée (moyennes dans un rapport de l'ordre de 2) ;

2) Que la mise en évidence de l'influence de facteurs à l'action plus modérée ne peut se faire qu'en modifiant la technique de façon à réduire la variabilité et à normaliser la distribution. Une méthode relativement simple consisterait à placer un certain nombre de plantes (5, 10, 20 ou plus) par contenant et à évaluer la pénétration par contenant. La technique de comptage devrait être alors plus rapide : on pourrait utiliser l'homogénéisation préalable au mixer utilisée par WALLACE (1966).

### GRANULOMÉTRIE

A partir du dépôt de l'inoculum dans le contenant, la pénétration se décompose en deux phases successives :

1) Le déplacement depuis le lieu de dépôt jusqu'au contact de la racine ;

2) La pénétration proprement dite.

Dans une étude de l'influence exercée par la granulométrie, cette distinction est importante car les études de WALLACE (1963) ont montré l'influence de ce facteur sur le déplacement.

A l'issue de son étude sur l'influence de la granulométrie sur la pénétration des juvéniles de *Meloidogyne javanica* WALLACE (1966) admet qu'on ne peut s'affranchir complètement du facteur déplacement, mais qu'on peut en minimiser l'influence en employant un volume minimum de substrat pour un volume maximum de racines. Cette dernière condition nous semblait être réalisée dans nos expériences n°s 1 et 2 (fig. 1) : en effet, le déplacement horizontal maximum était de 1 cm. Cependant nos résultats sont en contradiction avec ceux de WALLACE (1966) qui, dans ces conditions d'un faible déplacement, n'observe pas d'effet direct de la granulométrie sur la pénétration. Par contre, nos résultats présentent une certaine similitude avec ceux qui sont obtenus par le même auteur (WALLACE, 1958) concernant la comparaison des déplacements d'*Heterodera schachtii* et de *Ditylenchus dipsaci* en fonction de la granulométrie. Pour chacune de ces deux espèces, était mise en évidence une classe granulométrique optimale pour le déplacement du nématode : la classe 150-250  $\mu\text{m}$  pour *Heterodera schachtii* qui a une longueur moyenne de l'ordre de 500  $\mu\text{m}$  et la classe 250-500  $\mu\text{m}$  pour *Ditylenchus dipsaci* qui a une longueur moyenne de l'ordre de 1 000  $\mu\text{m}$ . WALLACE observe alors que le rapport de la taille optimale des particules à la longueur du nématode est de l'ordre de 1/3. En fait, en prenant pour taille optimale des particules la moyenne arithmétique des limites de la classe optimale, on trouve 1/2,5 pour *Heterodera schachtii* ( $1/2,5 = (150 + 250)/2 \times 500$ ) et 1/2,7 pour *Ditylenchus dipsaci* ( $1/2,7 = (250 + 500)/2 \times 1\ 000$ ). Par ailleurs, à partir de nos résultats, le même calcul donne 1/3,5 pour *Heterodera oryzae* ( $1/3,5 = (100 + 160)/2 \times 450$ ) et 1/3,9 pour *Hirschmanniella spinicaudata* ( $1/3,9 =$

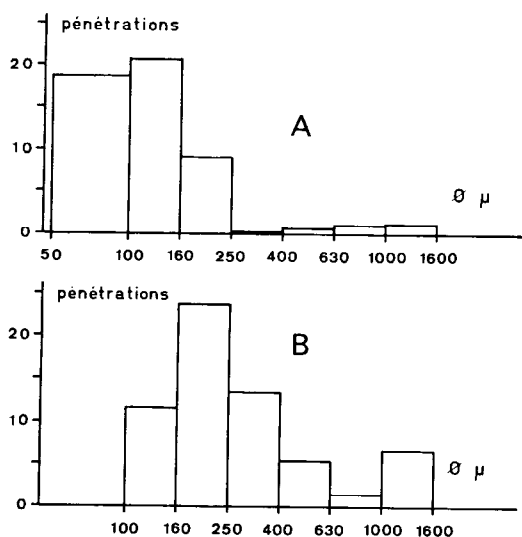


Fig. 1. — Influence de la granulométrie du substrat sur la pénétration des nématodes dans les racines du riz  
 Abscisses : diamètre des particules en  $\mu\text{m}$  (sur une échelle logarithmique). Ordonnées : nombre de juvéniles pénétrés par plant.  
 A : Juvéniles d'*Heterodera oryzae*  
 (20 répétitions pour chaque classe. Expérience n° 1)  
 B : Juvéniles d'*Hirschmanniella spinicaudata*  
 (10 répétitions pour chaque classe. Expérience n° 2)

160 + 250)/2 × 800). Si cet écart entre les deux ordres de grandeur du rapport, 1/2,5 — 2,7 d'une part et 1/3,5 — 3,9 d'autre part était significatif, la granulométrie aurait une influence distincte sur la pénétration proprement dite d'une part et sur le déplacement d'autre part. Avant de pouvoir conclure, il est évidemment nécessaire d'évaluer ce rapport concernant le déplacement pour nos deux espèces.

L'expérience n° 3 (fig. 2) n'a pas été effectuée avec un déplacement minimum, on peut donc considérer que le facteur déplacement est en cause. On peut donner l'interprétation suivante de la courbe obtenue. La fraction grossière seule présenterait des méats que le juvénile ne pourrait franchir en raison de sa taille trop faible. L'addition de fraction fine comblerait ces méats avec des particules de granulométrie suffisamment faible pour permettre le déplacement horizontal du juvénile. Pour que le juvénile puisse se déplacer jusqu'à la racine, il serait nécessaire qu'il puisse suivre une série de méats comblés contigus depuis son lieu de dépôt jusqu'à la racine. La probabilité pour que cette série existe augmenterait avec la proportion de méats comblés, donc avec la proportion de fraction fine. Cette augmentation de la proportion de méats comblés se ferait de 0 à 32% de fraction fine. A partir de 32% de fraction fine, la totalité des méats serait comblée et le déplacement de tous les juvéniles vers les racines serait possible.

Il n'est donc pas prouvé que la granulométrie ait une influence sur la pénétration proprement dite. Ce point ne pourra être éventuellement éclairci qu'à

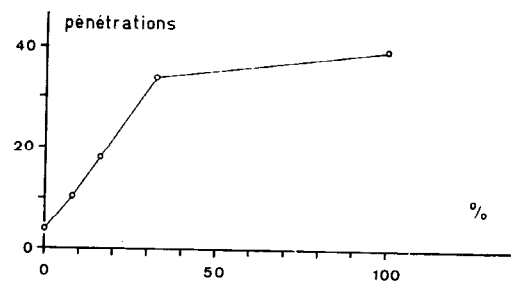


Fig. 2. — Influence de la granulométrie du substrat sur la pénétration des juvéniles d'*Heterodera oryzae* dans les racines du riz (Expérience n° 3)  
 Abscisses : fraction fine du sable en pourcentage pondéral.  
 Ordonnées : nombre de juvéniles pénétrés par plant  
 (25 répétitions pour chaque point)

la suite d'expériences complémentaires. Par contre, ces expériences ont prouvé que la granulométrie avait une influence sur le phénomène de pénétration global. Pour obtenir une pénétration maximale on utilisera au mieux du sable de granulométrie comprise entre 100 et 160  $\mu\text{m}$ , sinon de la fraction fine (de granulométrie inférieure à 250  $\mu\text{m}$ ), et au pis du sable enrichi en fraction fine (de composition finale comprenant de 40 à 50% de fraction fine).

#### AGE DE LA PLANTE

L'importance de la pénétration croît avec l'âge de la plante (fig. 3). Ce vieillissement de la plante est surtout caractérisé par une augmentation du nombre et de la longueur des racines. Sur la nature de l'influence de ce facteur, deux hypothèses, d'ailleurs compatibles, peuvent être émises. La première hypothèse considère l'existence de sites privilégiés, favorables à la pénétration, sur les racines. Le nombre de ces sites constituerait un facteur limitant de la pénétration et augmenterait avec l'accroissement du système racinaire. La seconde hypothèse considère le déplacement qu'ont à effectuer les juvéniles depuis

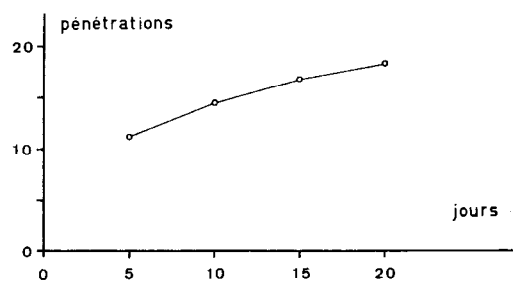


Fig. 3. — Influence de l'âge de la plante sur la pénétration des juvéniles d'*Heterodera oryzae* dans les racines du riz. (Expérience n° 4)  
 Abscisses : âge de la plante au moment de l'inoculation (en jours) à partir de la mise en germination des graines). Ordonnées : nombre de juvéniles pénétrés par plant  
 (25 répétitions pour chaque point)

leur lieu de dépôt jusqu'au contact des racines. La proportion des juvéniles de l'inoculum capables de franchir cette distance constituerait un facteur limitant de la pénétration, et augmenterait lorsque cette distance à franchir diminuerait. Cette distance diminue lorsque la densité linéaire de racines par unité de volume du substrat augmente, lors de l'accroissement du système racinaire.

#### TEMPS DE CONTACT

Les résultats de l'expérience n° 5 (fig. 4) apportent deux informations sur le phénomène de pénétration.

Tout d'abord la capacité de pénétration de l'inoculum se manifeste encore 16 jours au moins après l'inoculation.

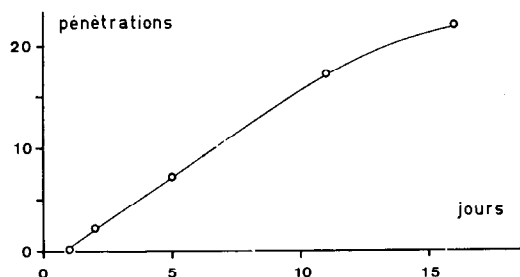


Fig. 4. — Influence du temps de contact entre l'inoculum et la plante sur la pénétration des juvéniles d'*Heterodera oryzae* dans les racines du riz. (Expérience n° 5)

Abscisses : temps de contact en jours. Ordonnées : nombre de juvéniles pénétrés par plant (20 répétitions pour chaque point)

Ensuite, la pénétration dans une plante présente une cinétique progressive. Ce caractère peut être attribué à deux causes. La première cause est la croissance de la plante au cours du temps de contact. Cependant, la pente de la cinétique (fig. 4) est beaucoup plus importante que celle de l'augmentation de pénétration en fonction de l'âge du plant (fig. 3). Il semble donc que l'âge de la plante ne soit pas le seul facteur en cause. On ne peut actuellement que proposer une hypothèse sur la nature du second facteur impliqué dans l'allure de cette cinétique. Cette hypothèse considère la durée du déplacement des juvéniles depuis leur lieu de dépôt jusqu'au contact de la racine. Cette durée serait variable en raison des deux paramètres qui la déterminent et qui peuvent varier d'un juvénile à l'autre : la distance à franchir d'une part et la vitesse de déplacement du juvénile d'autre part. Ainsi l'arrivée des juvéniles au contact de la racine, puis leur pénétration se feraient d'une façon étalée dans le temps.

#### CONCLUSION

L'ensemble des résultats obtenus dans cette étude présente deux niveaux d'intérêt.

Le premier niveau est d'ordre pratique. Il concerne le choix des conditions optimales dans lesquelles peut être réalisée une expérience d'infestation, impliquant

un contrôle de la pénétration. Le choix de la granulométrie du sable a été exposé dans la partie de la discussion réservée à la granulométrie. Le choix de l'âge de la plante est un compromis entre l'importance de la pénétration et la difficulté du comptage qui augmentent toutes deux avec l'âge de la plante. L'inoculation sur une plante âgée de 10 jours constitue une solution satisfaisante. Le temps de contact est limité au maximum à 16 jours et le caractère linéaire de la cinétique de pénétration implique de choisir un temps de contact suffisamment long pour obtenir des chiffres conséquents. En pratique, un temps de contact de 10 à 12 jours est convenable.

Le second niveau est d'ordre théorique. Le phénomène de pénétration se révèle être un paramètre quantitatif susceptible d'importantes variations sous l'influence de certains facteurs. Ce phénomène de pénétration constituant la première phase active du parasitisme de la plante par le nématode, il est à priori intéressant de chercher si d'autres facteurs, en particulier parmi ceux qui sont susceptibles d'être contrôlés, peuvent également exercer une influence sur l'aspect quantitatif de la pénétration.

#### REMERCIEMENTS

Les auteurs expriment toute leur gratitude à M. le Professeur V. NICON et à M. M. LUC, qui ont bien voulu revoir le présent texte.

#### BIBLIOGRAPHIE

- AIMI (R.) - 1960 - Cell physiological study on the function of the root. IV. Active oxygen supply into the root from leaves in rice plant. *Proc. Crop Sci. Soc. Japan*, **29**, 51-54.
- GUIRAN (G. de) - 1966 - Coloration des nématodes dans les tissus végétaux par le bleu coton à froid. *Nematologica*, **12**, 646.
- GUNDY (S. D. van) & STOLZY (L. H.) - 1961 - Influence of soil oxygen concentration on the development of *Meloidogyne javanica*. *Science*, **134**, 665-666.
- LUC (M.) & BERDON-BRIZUELA (R.) - 1961 - *Heterodera oryzae* n. sp. (Nematoda : Tylenchoidea) parasite du Riz en Côte d'Ivoire. *Nematologica*, **6**, 272-279.
- MERNY (G.) - 1970 - Les nématodes phytoparasites des rizières inondées en Côte d'Ivoire. I. Les espèces observées. *Cahier ORSTOM, sér. Biol.*, **11**, 3-43.
- WALLACE (H. R.) - 1958 - Movement of eelworm. II. A comparative study of the movement in soil of *Heterodera schachtii* Schmidt and of *Ditylenchus dipsaci* (Kühn) Filipjev. *Ann. Appl. Biol.*, **46**, 86-94.
- WALLACE (H. R.) - 1963 - *The biology of plant parasit nematodes*. Edward Arnold, London, 1 vol. 280 p.
- WALLACE (H. R.) - 1966 - Factors influencing the infectivity of plant parasitic nematodes. *Proc. Roy. Soc., sér. B.*, **164**, 592-614.