

two months periods at 20°. In the soil, winter hatching of this race is arrested when temperatures exceed 10°. Rising temperatures enhanced the limitation of the proportion of annual hatching. Diapause and fluctuation of temperature effects explained at least that four annual cycles are possible for this race. The races of *H. avenae* studied show two types of diapause which delay hatching of second stage larvae during several years. Diapause of southern Fr 1 is strictly necessary and durable and would express an adaptation to severe mediterranean climatic conditions. Diapause of northern Fr 4 is facultative, due to fluctuation of temperature and is effective only on a small proportion of larvae content of cysts. In oceanic climates, this race is rarely subjected to limiting conditions and has more possibilities to find adequate hosts during almost the whole year. Results of these long-term studies have defined characteristic hatching patterns which demonstrate high ecological adaptability for this nematode. They permit also, by adequate thermic treatments, to control the production of great numbers of hatched larvae useful for different biological experiments.

Selon la situation géographique de ses populations, *Heterodera avenae* Woll. présente des différences dans les périodes d'activité puisqu'en Australie du Sud, le parasite éclôt durant la période hivernale (Meagher, 1970), alors que la sortie des larves se produit au printemps au Danemark (Andersen, 1961) ou en Grande-Bretagne (Kerry & Jenkinson, 1976). Evans et Perry (1976) supposent que le décalage dans les schémas d'éclosion est la conséquence d'une diapause des larves de deuxième stade contenues dans les kystes. Cette diapause opérerait pendant l'été pour les populations australiennes situées en climat de type méditerranéen et serait levée à la fin de l'automne, au moment de l'abaissement des températures (Banyer & Fisher, 1971). Elle inhiberait l'activité des populations d'Europe septentrionale pendant l'automne et une partie de l'hiver et serait supprimée par le relèvement des températures au début du printemps (Clarke & Perry, 1977).

Deux populations géographiques distinctes d'*H. avenae* en France présentent des analogies avec les deux types décrits par Evans et Perry (1976). Il s'agit de la population méridionale de Villasavary de type Fr 1 dont l'éclosion, plutôt hivernale, est subordonnée à la levée d'une diapause estivale obligatoire qui se produit au cours de l'automne à la faveur de l'abaissement des températures ; la population septentrionale de Nuisement-sur-Cooile de type Fr 4 présente une diapause estivo-automnale induite par les températures estivales dont la levée, possible entre 5° et 15°, est plus marquée après un séjour à basse température (Rivoal, 1979).

Notre but est de préciser les caractéristiques des deux types de diapause présentés par ces populations que l'on a récemment qualifiées d'écotypes (Rivoal, 1982), ainsi que l'influence des variations de température sur le déterminisme de leur induction et de leur levée. Nous rapportons divers résultats obtenus en poursuivant pendant trois ou quatre années les

Matériel et méthode

Les kystes des races Fr 1 et Fr 4 sont tous issus d'élevages réalisés en conditions extérieures à Rennes, sur *Triticum aestivum* cv. Hardi (Rivoal, 1977).

Dans une première expérimentation, on cherche à évaluer les possibilités de cycles successifs d'éclosion chez des kystes qui, formés en juillet 1976, sont placés d'octobre 1976 à juin 1980, soit à température constante de 5°, soit dans le sol, à 10 cm de profondeur. Neuf ou dix kystes sont utilisés pour chacune des deux races. Ils sont immergés isolément dans de petits tubes en matière plastique contenant 0.8 ml d'eau du robinet. Les dénombrements des larves écloses, éliminées après chaque comptage, sont effectués toutes les semaines.

Une seconde expérience est mise en place afin d'évaluer les capacités d'éclosion chez des kystes qui, confrontés à différentes conditions thermiques entre juillet 1975 et octobre 1976, ont fourni un pourcentage faible (0,1 à 5,3 %) de larves dans le cas de Fr 1, plus élevé mais très variable (8,2 à 79,1 %) dans celui de Fr 4 (Tab. 1). Elle consiste à transférer systématiquement à 5° des kystes préalablement conservés à 10° ou 15° ; le séjour à 5° étant, pour certains d'entre eux, ultérieurement interrompu par une période de 2 mois à 20° qui simule les conditions thermiques estivales (Tab. 2). L'expérience est menée de novembre 1976 à juin 1980.

Les kystes utilisés proviennent de la subdivision des lots antérieurs à novembre 1976, en deux séries de cinq couples isolés comme précédemment dans des tubes remplis d'eau et identifiés par le numéro du traitement original suivi ou non d'un astérisque. Les larves écloses sont dénombrées et éliminées tous les mois.

Les résultats sont établis en pourcentage cumulé d'éclosion calculé après recensement des larves non

Tableau 1

Effectifs en larves viables (1) et pourcentages d'éclosion (2) chez les races Fr 1 et Fr 4 d'*Heterodera avenae* confrontées à différentes conditions thermiques de juillet 1975 à octobre 1976.

Numbers of viable juveniles (1) and percentage hatch (2) of Fr 1 and Fr 4 races of Heterodera avenae studied in different thermic conditions from july 1975 to october 1976.

Numéro du traitement	Conditions thermiques	Fr 1		Fr 4	
		(1)	(2)	(1)	(2)
17	5° (1 mois)	8 336	0,9	4 650	67,5
20	5° (2 mois)				
12	10° (1 mois)	9 122	1,2	3 506	8,2
15	10° (2 mois)				
18	5° (1 mois)	5 314	0,1	4 238	15,9

elles apparaissent fortement contrastées et prennent une forme droite. Elles sont dites non viables lorsqu'elles prennent une forme en zig-zag et sont fortement vacuolées. Les analyses statistiques sont effectuées après transformation angulaire des pourcentages cumulés.

Résultats

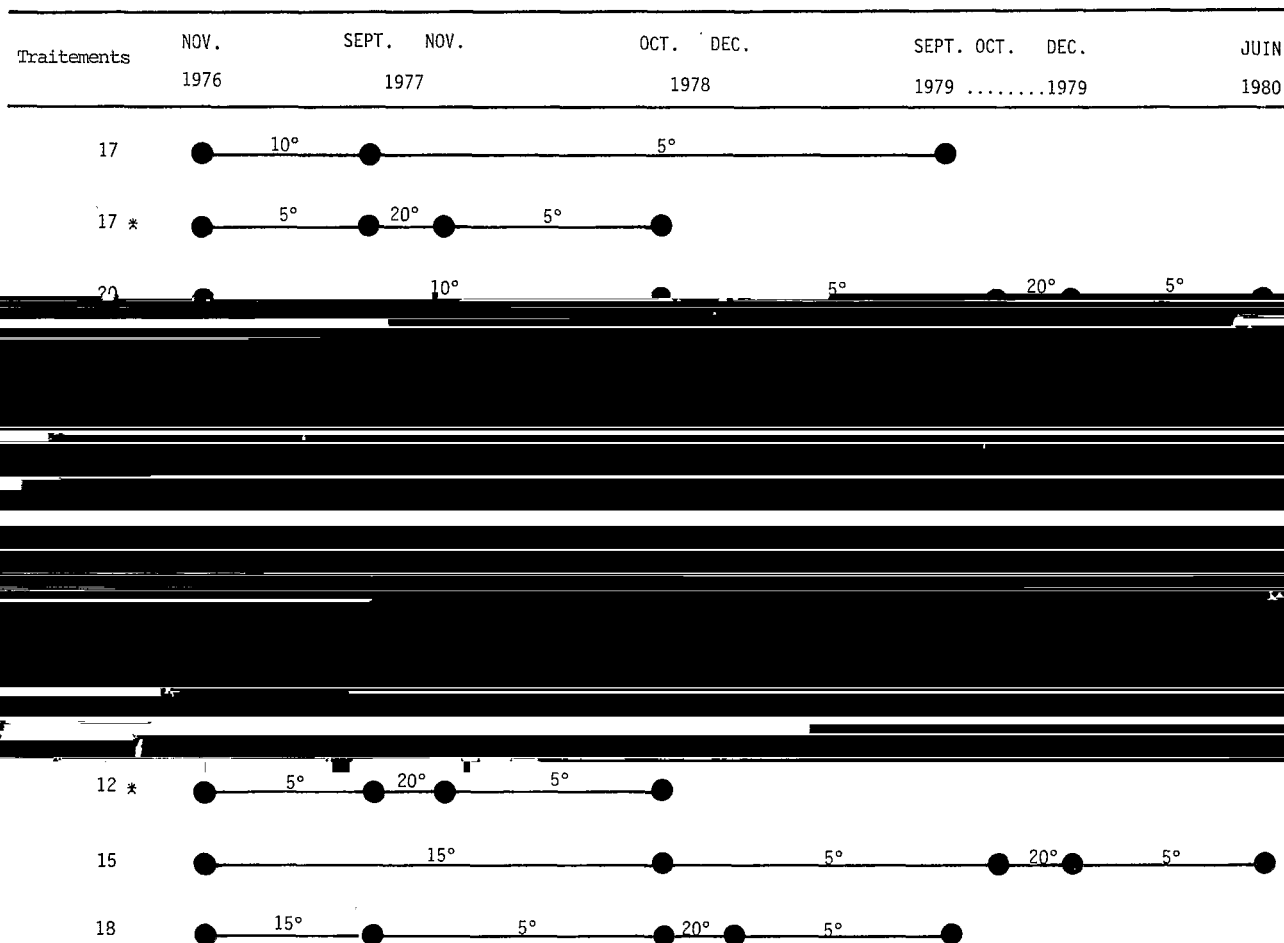
POTENTIALITÉS D'ÉCLOSION DES POPULATIONS FR 1 ET FR 4 DANS LE SOL ET À TEMPÉRATURE CONSTANTE (Fig. 1 et 2)

Aussi bien à 5° que dans le sol, l'éclosion de Fr 1 débute en novembre 1976, c'est-à-dire cinq mois après la date présumée de la formation des kystes. Dans le sol, l'éclosion débute lors de l'abaissement de

Tableau 2

Conditions thermiques appliquées aux kystes des races Fr 1 et Fr 4 d'*Heterodera avenae* de novembre 1976 à juin 1980

Thermic conditions applied to Fr 1 and Fr 4 cysts of Heterodera avenae from november 1976 to june 1980



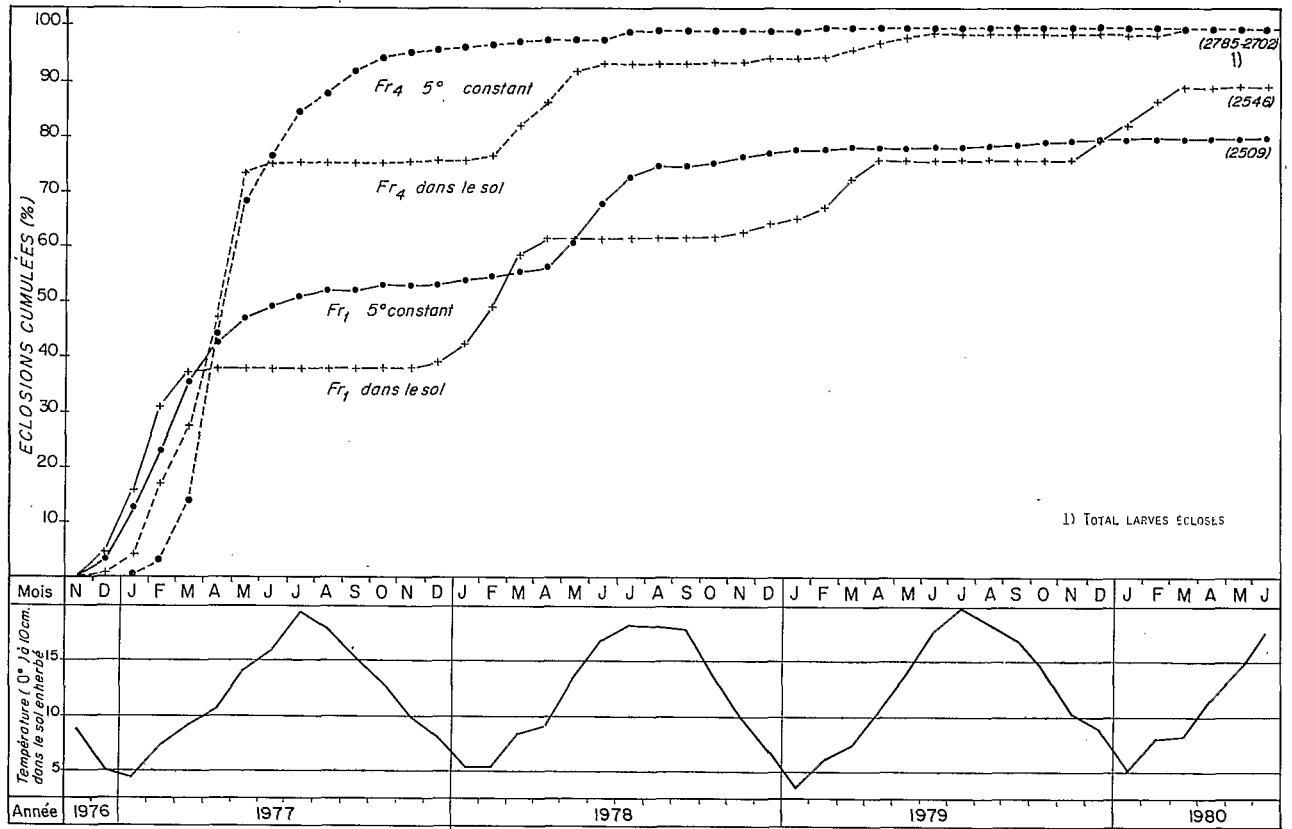


Fig. 1 : Cycles successifs d'éclosion des deux races Fr 1 et Fr 4 d'*Heterodera avenae* dans le sol et à température constante : pourcentages cumulés de larves écloses.

Successive hatching cycles of Heterodera avenae, races Fr 1 and Fr 4 in the soil and at constant temperature : cumulative percentages of hatched larvae.

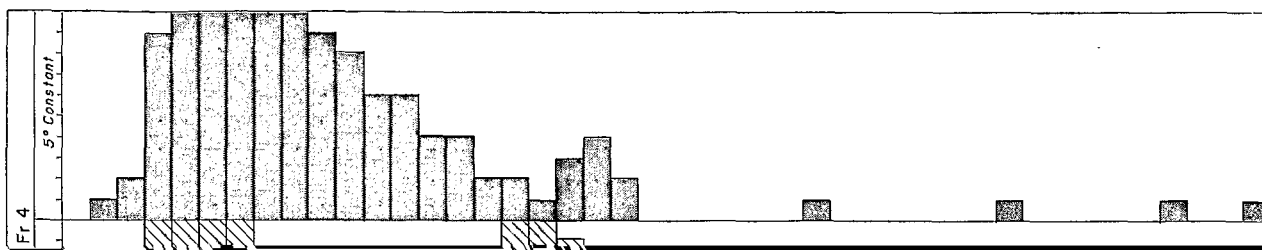
la température en dessous de 10° et s'arrête quand 10° sont de nouveau atteints (Fig. 1). Quatre cycles annuels, conduisant à une sortie de 90 % des larves, se produisent systématiquement en période hivernale avec un départ vers le mois de novembre et un arrêt dans le courant d'avril.

L'éclosion de Fr 1 à 5° s'effectue de manière rela-

fait, elles débutent en décembre et s'arrêtent au cours du mois de juin, quand 15° sont dépassés dans le sol.

La comparaison de l'amplitude des différents cycles d'éclosion montre, à 5°, une plus forte propension à éclore pour Fr 4 que pour Fr 1. Par ailleurs, pour les deux races, les variations thermiques sai-

Évolution des diapauses chez Heterodera avenae



Discussion

Les larves néonates de deuxième stade d'*H. avenae* présentent à l'intérieur des kystes maternels une inhibition de l'éclosion que Clarke et Perry (1977) ont attribuée au phénomène de diapause.

La diapause de la race septentrionale Fr 4 est facultative et opère de juillet à décembre (Rivoal, 1979). Elle est invariablement levée chez toutes les larves puisque l'éclosion à 5° constant conduit, en un seul cycle, à l'épuisement du contenu larvaire des kystes. Dans le sol, les sorties larvaires sont fractionnées par une interruption de l'éclosion qui se produit à la fin du printemps, quand 15° sont dépassés et se poursuit jusqu'à l'hiver suivant.

fluctuation des conditions thermiques. Le déterminisme de la levée de la diapause de Fr 1 permet, en climat méditerranéen, une synchronisation de l'activité du parasite avec la présence des stades végétatifs adéquats de l'hôte. Il assure en outre une meilleure conservation de l'espèce dans un écosystème relativement adverse. Cet écotype présente de réelles analogies avec son homologue d'Australie du Sud : la période d'éclosion est hivernale pour ces deux populations qui ont en outre besoin d'un séjour à température élevée pour pouvoir ultérieurement éclore massivement à basse température (Banyer & Fisher, 1971 ; Fisher, 1981).

Il n'y a par contre pas de contingentement inné dans l'éclosion de l'écotype septentrional Fr 4 qui se produit d'ailleurs de manière massive entre 5° et

RÉFÉRENCES

ANDERSEN, S. (1961). *Resistens mod havrel*, *Heterodera avenae*. Kobenhavn, Meddr. K. Vet.-og Landhøjsk. aff. Landbr. Pl. Kult. 179 p.

OGUNFOWORA, A. O. & EVANS, A. A. F. (1977). Factors affecting the hatch of eggs of *Meloidogyne naasi*, an example of diapause in a second stage larva. *Nematologica*, 23 : 137-146.