

Vitesse de développement, en fonction de la température, de *Globodera rostochiensis* et *G. pallida* (Nematoda : Heteroderidae)

Didier MUGNIERY (1)

I.N.R.A., Laboratoire de Recherches de la Chaire de Zoologie, E.N.S.A.,
65, rue de Saint-Brieuc, Rennes, France.

RÉSUMÉ

À température identique, la vitesse de développement sur pomme de terre des nématodes à kystes, *Globodera rostochiensis* et *G. pallida*, n'est pas identique. Par des expériences menées en conditions contrôlées, il est montré que *G. rostochiensis* est plus compétitif que *G. pallida* à haute température (24 °C) et inversement à basse température (9,5 °C). Pour chaque stade de chaque espèce, isolé ou cumulé, sont calculés les seuils de développement et les constantes thermiques. Les seuils de développement sont estimés à 3,9 °C pour *G. pallida* et 6,2 °C pour *G. rostochiensis*, confirmant l'observation précédente.

Par l'utilisation de ces résultats en conditions naturelles, on peut suivre, avec une bonne précision, l'évolution des populations endoradiculaires en utilisant les sommes des températures journalières relevées à 13 cm de profondeur, ce qui est un premier pas pour la prévision de dates de récoltes opérées avant maturation des kystes.

SUMMARY

Post embryonic development, in relation with temperature, of Globodera rostochiensis and G. pallida (Nematoda : Heteroderidae)

In controlled conditions, the relation between temperature and rate of development of *Globodera rostochiensis* and *G. pallida* on potatoes was studied, using two methods.

By extraction of nematodes from infested plants, the rate of development in relation with temperature was evaluated by recording the first nematodes to emerge.

When nematodes were reared on potatoes cultivated in Petri dish allowing direct observation of the nematodes it was possible to follow the whole development of *Globodera* spp. and to calculate the relation between temperature and rate of development of the most advanced nematodes.

The results show that *G. pallida* competes successfully with *G. rostochiensis* at low temperature (9.5 °C.) and reciprocally at high temperature (24 °C.). The developmental zero and the thermal constant are 3.9 °C. and 272°/j. for *G. pallida* and 6.2 °C. and 204°/j. for *G. rostochiensis*.

In using these results, it is possible, in natural conditions, to predict with little risk the evolution of eelworm population by the accumulated heat measured at a depth of 13 cm. That would be a first step for the control of these nematodes by selecting an accurate harvest period before the maturation of the cysts.

Une des méthodes culturales de lutte contre les nématodes à kystes de la pomme de terre, *Globodera rostochiensis* (Wollenweber, 1923) Mulvey & Stone, 1976 et *G. pallida* (Stone,

1973) Mulvey & Stone, 1976 consiste à récolter les pommes de terre avant la maturation des kystes en formation (Mugniery, 1976 ; Caubel, Mugniery & Rivoal, 1975). Ce procédé, pour être économiquement optimum, c'est-à-dire reculer la date de récolte le plus possible, exige de connaître à tout moment et le plus précisément possible, le degré d'évolution des populations

(1) Avec la collaboration technique de Madeleine OGER

de nématodes endoradiculaires. Ainsi, pour l'utilisation du colza comme plante piège contre *Heterodera schachtii*, il a été calculé qu'une somme de températures de 427 °/J, avec comme base 10 °C, est nécessaire pour assurer le développement complet d'une génération (Christmann, 1971).

Pour *G. rostochiensis* et *G. pallida*, certains auteurs ont essayé de mesurer *in vivo*, en conditions contrôlées ou non, la relation température-durée de développement. Fenwick (1951) tente aux champs de connaître l'effet cumulé de la température. Ferris (1957) étudie au laboratoire l'influence de températures assez élevées (18,3 °C à 29,4 °C). Mais ces résultats ne sont pas suffisamment précis pour bien connaître la vitesse de développement de ces nématodes.

Evans (1968), par des études conduites aux champs, détermine qu'il faut approximativement 556 °/J avec 4,4 °C comme température-seuil de développement, pour que la plupart des larves infestantes de *G. rostochiensis* deviennent de jeunes adultes.

Nous avons donc cherché à étudier, le plus précisément possible, la relation température-durée de développement et à voir dans quelle mesure cette relation était utilisable dans les conditions naturelles.

Effet de la température au laboratoire.

MÉTHODES ET OBSERVATIONS PRÉLIMINAIRES

Les méthodes traditionnelles d'étude du développement des nématodes à kystes consistent à analyser les populations endoradiculaires à intervalles répétés et prédéterminés. Par suite de la fixation ou du broyage du végétal, les nématodes extraits ne peuvent pas reprendre leur développement : on suppose donc que l'échantillon prélevé pour chaque analyse est suffisamment représentatif, bien qu'il s'agisse chaque fois d'autres plantes.

Matériel et méthode

Des tubercules germés (cv. Ostara) sont placés dans de la terre contaminée par des kystes de

G. pallida, race E, prêts à éclore. L'ensemble reste à peu près à 15 °C pendant le temps nécessaire à la formation des racines et à leur invasion par les larves. Ce délai varie de 5 à 7 jours selon l'état de germination des tubercules. Quand les racines atteignent 4 à 5 cm, les plants sont déterrés, soigneusement lavés à l'eau pour éliminer toute source ultérieure de contamination et déposés dans un récipient contenant du terreau stérilisé. Chaque groupe est placé à 10°, 15° et 20 °C. Tous les 8, 6 et 4 jours respectivement pour chacune de ces trois températures, quatre récipients sont prélevés pour analyse individuelle : l'intégralité du terreau et du végétal est broyée, puis centrifugée selon la méthode décrite par Coolen et D'Herde (1972). La totalité de la population endoradiculaire est dénombrée stade par stade. La population de chaque stade sera, dans les résultats, exprimée en pourcentage de la population totale. A titre indicatif, l'infestation est comprise entre 500 et 2 000 individus par plante.

Résultats

Nous présenterons ici les résultats correspondant à l'essai mené à 15 °C, étant donné que les mêmes conclusions peuvent être tirées des autres expérimentations. Ces résultats, exprimés dans la figure 1, montrent l'évolution globale des populations.

Il s'ensuit qu'il est très difficile de savoir quand commence ou finit exactement un stade quelconque. De même, la durée totale du deuxième stade larvaire (L_2), dit stade infestant, est extrêmement difficile à préciser, car on ne peut pas savoir à quel moment ces larves sont entrées dans les racines. Enfin, on constate que pour tous les stades et en particulier le stade L_2 , il existe des arrêts de développement considérables. Il n'est donc pas possible d'établir une moyenne d'apparition d'un stade, car les courbes que l'on peut construire présentent une asymétrie vers la gauche très importante.

L'analyse de ces résultats a donc fait intervenir le raisonnement suivant : on considérera que si au jour J (i), les individus les plus évolués occupent la classe larvaire L (n), ce seront ces individus que l'on retrouvera au jour J (i + 6), dans la classe L (n + 1), si celle-ci n'est pas vide.

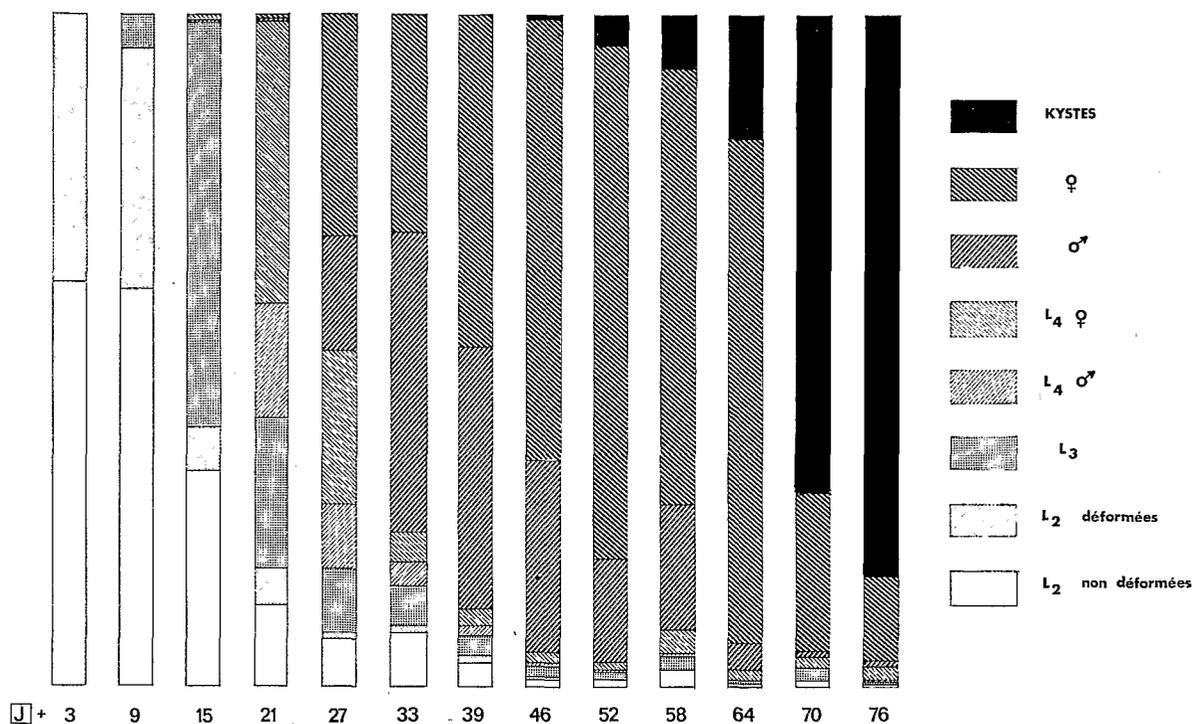


Fig. 1. Evolution dans le temps, en pourcentage, des populations de *G. pallida*, à 15 °C, sur le cultivar Ostara. (Le jour j correspond au jour de repiquage du végétal).

Development in time, expressed as percentage of populations of G. pallida, at 15 °C., on Ostara cultivar (the day j corresponds to the planting date).

Discussion et conclusion

L'examen de la figure 2 conduit à plusieurs observations : tous les individus infestants L₂ qui pénètrent ne commencent pas leur développement en même temps : certains commencent de suite, d'autres plus tard, certains jamais. Parvenus au stade suivant L₃, quelques individus réagissent de la même manière, la majorité continuant leur cycle, d'autres s'arrêtant quelque temps puis repartant. Tout se passe comme s'il existait des blocages.

Mais pour tous ces individus, dès lors qu'ils ne sont pas ou plus bloqués, le développement se fait de manière homogène et la variabilité individuelle semble très faible. Globalement, dès qu'un individu commence le développement de l'un de ses stades, il le fait à la même vitesse que l'ont fait les individus plus évolués. Dès lors il est possible de connaître la vitesse de développement des nématodes endoradiculaires en n'analysant, par exemple, que les plus rapides.

La dernière conséquence que l'on peut tirer est qu'il est possible, avec une marge d'incertitude donnée, de connaître la durée de développement des stades larvaires L₃ et L₄, mais que la méthode de contamination ne permet pas de connaître, avec suffisamment de précision, la durée du stade L₂ et par voie de conséquence, la durée totale du cycle L₂-adulte.

VITESSE DE DÉVELOPPEMENT DES INDIVIDUS LES PLUS RAPIDES

Matériel et méthode

La méthode d'élevage des nématodes est celle que nous avons décrite (Mugniery & Person, 1977), sur racines de pomme de terre, en boîte de Petri gélosée. Le cultivar utilisé est Roseval, des essais préliminaires ayant montré qu'aucune différence n'existait entre les résultats obtenus avec les cultivars Roseval, Ostara et Sirtema.

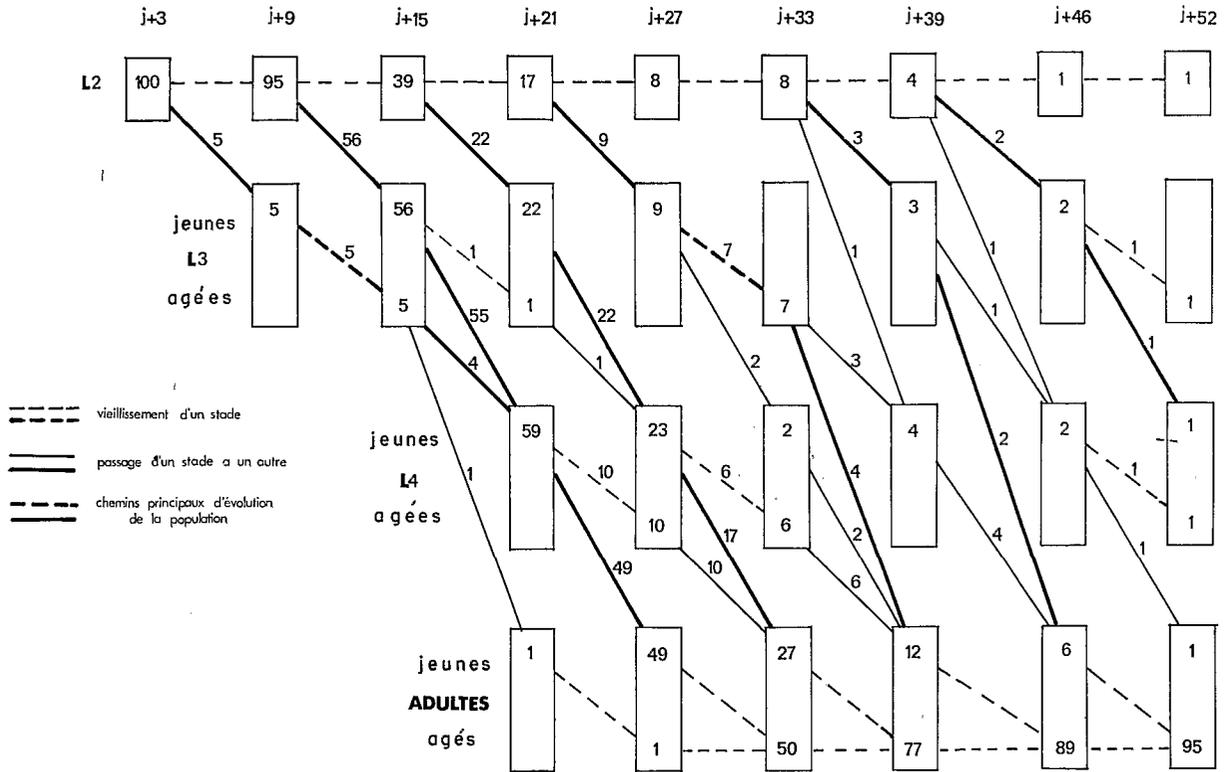


Fig. 2. Diagramme d'évolution des différents stades de *G. pallida* à 15 °C sur le cultivar Ostara.
 Development of different stages of *G. pallida* at 15 °C. on Ostara cultivar.

Deux souches de nématodes sont utilisées, *G. pallida*, race E (origine Saint-Malo) et *G. rostochiensis*, race A (origine Noirmoutier). Les larves sont dispersées sur les racines par lot minimum de 50 individus et l'on contrôle les premières pénétrations au microscope. A température ambiante, celles-ci commencent 30 à 45 minutes après inoculation et trois heures plus tard, plus de la moitié des nématodes se retrouvent dans les racines. Au bout de trois heures, les boîtes de Petri sont placées dans des enceintes obscures, à 9,5 °C, 11,5 °C, 15 °C, 18 °C, 19 °C, 24 °C. Le début du développement commence environ trois heures après l'inoculation. Le contrôle des stades larvaires s'effectue au microscope, sans manipulation des nématodes. Cependant, pour la détermination précise du début du stade L₃, souvent peu visible dans les racines, on procédera à des dissections radiculaire d'assurance. Pour la commodité des observations :

— est dénommé « début de L₃ », tout individu situé dans la cuticule L₂, tel que, quand on ôte au scalpel cette cuticule, le stade L₃ apparaisse complètement formé ;

— est dénommé « début du stade L₄ ♂ », tout individu dont la mobilité commence à être visible dans la cuticule L₃. Le stade L₄ ♀ se forme au même moment, mais la mue est plus difficile à observer ;

— le stade adulte est imprécis à observer car les mâles formés restent dans les cuticules L₃ et L₄ et la transformation en femelles est peu évidente. On notera donc la sortie des mâles, qui correspond dans le temps à l'apparition de la « matrix » chez les femelles.

Résultats

Les résultats sont transcrits, pour les deux espèces, dans le tableau 1. Il est à noter que toutes ces expérimentations ont été recommen-

cées trois à quatre fois, soit pour préciser un début de stade, soit pour confirmer les notations précédentes. Aucune contradiction n'a jamais été observée. Ces résultats sont en parfait accord avec ceux obtenus précédemment. La méthode d'élevage utilisée est donc sans influence sur le développement des nématodes. Elle apporte une bien meilleure précision que la méthode précédente.

Discussion

Graphiquement, on peut représenter les résultats du tableau 1 par les figures 3 a et 3 b, pour les deux espèces ou races étudiées. Classiquement, la relation température-durée de développement est de forme hyperbolique. Nous avons donc représenté également en ordonnée les inverses et l'on voit que les résultats des essais

conduits à 24 °C ne s'ajustent pas avec les autres, surtout pour *G. pallida*. Ils sont donc éliminés des calculs suivants. Les caractéristiques de la régression températures-inverses des durées de développement, sont inscrites dans le tableau 2. Dans tous les cas, les coefficients de corrélation sont hautement significatifs.

Pour *G. rostochiensis* les températures-seuils de développement, sont approximativement les mêmes pour chaque stade. Il s'ensuit que les régressions, températures-durées de développement de deux ou trois premiers stades cumulés, sont légitimes. Pour *G. pallida*, il n'en va pas de même, surtout par suite du seuil de développement du troisième stade qui diffère notablement des autres. Cependant, comme les températures testées sont toutes très supérieures au plus élevé des seuils de développement, l'erreur faite en cumulant plusieurs stades successifs devient négligeable.

Tableau 1

Temps d'apparition des divers stades de *G. pallida* et de *G. rostochiensis* sur cultivar Roseval à différentes températures (les durées correspondent à la mue des individus les plus rapides et sont exprimées en jours).

Table 1

Time necessary for the appearance of different stages of *G. pallida* and *G. rostochiensis* on the potato cultivar Roseval at different temperatures (the time intervals correspond to the molting time of the most rapidly developing individuals and are expressed in days).

	24 °C	19 °C	18 °C	15 °C	11,5 °C	9,5 °C
<i>Globodera rostochiensis</i>						
L ₃	4,66	5,66	6,00	8,60	13,66	19,70
L ₄	8,60	10,23	10,95	14,20	24,66	35,00
♂	13,90	15,90	17,00	24,20	39,30	58,40
<i>G. pallida</i>						
L ₃	5,55	5,86	6,00	8,66	12,60	19,50
L ₄	10,36	11,55	11,70	15,00	22,05	32,00
♂	16,50	18,55	19,00	24,50	34,60	52,05

Tableau 2

Caractéristiques de la régression températures-durée de développement des nématodes à kystes de la pomme de terre.

Table 2

Relationships between temperature and development time of different stages of *G. pallida* and *G. rostochiensis*

	Degré de liberté	Coefficient de corrélation	T. seuil de développement	Constante thermique (degrés-jours)
<i>G. pallida</i>				
L ₂	3	0,996	5,50	78
L ₃	3	0,977	1,05	98
L ₄ (♂)	3	0,994	3,79	105
L ₂ + L ₃	3	0,996	4,02	168
L ₂ + L ₃ + L ₄ (♂) ..	3	0,997	3,93	272
<i>G. rostochiensis</i>				
L ₂	3	0,997	5,99	74
L ₃	3	0,982	5,45	60
L ₄ (♂)	3	0,986	6,88	70
L ₂ + L ₃	3	0,999	5,77	134
L ₂ + L ₃ + L ₄ (♂) ..	3	0,998	6,23	204

Plusieurs constatations sont évidentes. Les seuils de développement de *G. pallida* sont toujours inférieurs à ceux de *G. rostochiensis*, stade par stade, ou globalement. Les températures basses favorisent *G. pallida*, les deux espèces se retrouvent à égalité vers 13-15 °C et à température élevée *G. rostochiensis* est nettement favorisé. Ceci est particulièrement net à 24 °C, température pour laquelle on assiste à un décrochement évident dans l'ajustement de la courbe de développement de *G. pallida*, décrochement moins prononcé pour *G. rostochiensis*.

Il faut remarquer que ces résultats ne correspondent pas à ceux d'Evans (1968). Si le seuil de développement est peu différent, la constante thermique indiquée par cet auteur est très supérieure à celle calculée ici. Cette différence s'explique probablement par le fait que, tra-

vaillant dans les conditions naturelles, il ne tient compte que des moyennes de populations et non des individus les plus rapides. Or, le phénomène de blocage est, cette fois-ci, vérifié, puisque l'on peut voir les nématodes à l'intérieur des racines. Ces blocages sont très fréquents au stade L₂, moins fréquents au stade L₃, fréquents au stade L₄ ♀, très rares au stade L₄ ♂. Il a pu être confirmé que dès qu'un stade se débloque, le nématode se développe à la même vitesse que les autres individus ; enfin, certains individus bloqués ne reprennent jamais leur développement. Ce phénomène ne semble pas explicable facilement : il n'existe pas de liaison avec d'autres phénomènes comme la concurrence, la surpopulation locale, la présence des nématodes dans les radicules, etc. Il est à noter que le blocage des stades L₂ et L₃ est courant chez *G. pallida* et moins fréquent chez *G. rostochiensis*.

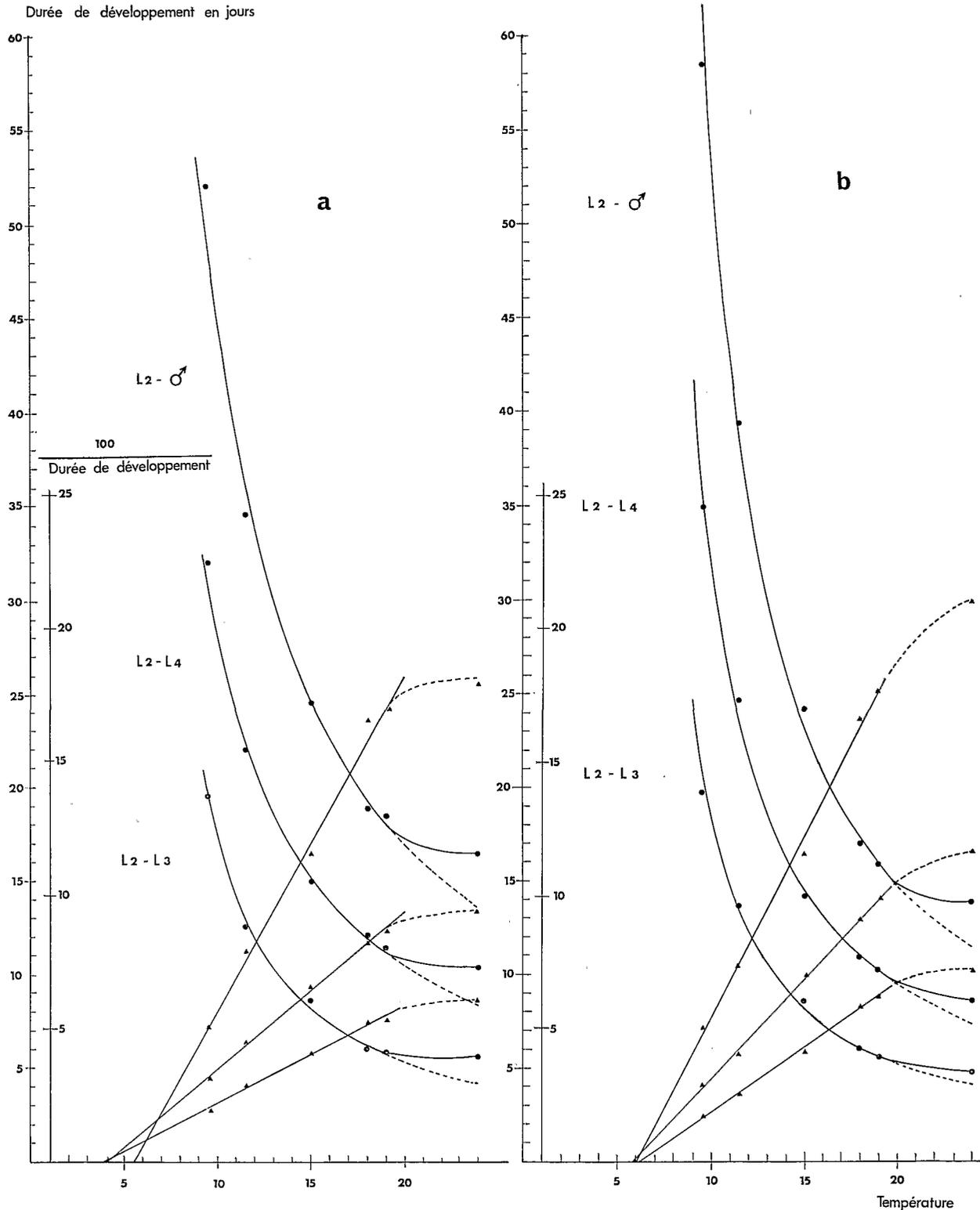


Fig. 3. Vitesse de développement des individus les plus rapides de *G. pallida* et de *G. rostochiensis* sur le cultivar Roseval (a = *G. pallida* E, Saint-Malo ; b = *G. rostochiensis*, Noirmoutier).

Rate of development of the most rapidly developing individuals of *G. pallida* and *G. rostochiensis* on Roseval cultivar (a = *G. pallida* E, from Saint Malo ; b = *G. rostochiensis*, from Noirmoutier).

Effet de la température en conditions naturelles.

L'influence de la température sur le développement des nématodes en conditions contrôlées étant connue, il convient de savoir dans quelle mesure cette relation est utilisable en conditions naturelles. Or, on sait qu'il existe dans le sol un gradient thermique qui s'inverse une fois par jour. Ainsi les températures relevées en surface ont des maxima plus élevés et des minima plus bas qu'en profondeur. De plus, la variation n'est pas symétrique, car les températures moyennes journalières de surface sont presque toujours plus élevées qu'en profondeur. Le problème consiste donc à savoir à quel niveau doit se faire le relevé de température pour que les évolutions naturelles des populations coïncident avec les évolutions théoriques basées sur la constante thermique.

Matériel et méthode

Sur des parcelles infestées, deux plants complets de pomme de terre sont prélevés chaque semaine, analysés isolément par broyage et centrifugation. Les stades endoradiculaires sont dénombrés par sous-échantillonnage, à l'exception de ceux qui, appartenant à des classes peu représentées, sont comptés avec précision. Des thermosondes enregistreuses, contrôlées par des thermomètres à mercure (minima et maxima) sont installées à 7 cm et 13 cm de profondeur, sur terrain nu. Un thermomètre enregistreur est installé sous abri à un mètre de hauteur.

Les expérimentations ont été conduites en 1974 et 1976 à Noirmoutier (parcelle contaminée par *G. rostochiensis*), en 1975 et 1976 à Saint-Malo (parcelle contaminée par *G. pallida*) et en 1976 à Rennes sur quatre parcelles contaminées par *G. pallida* provenant de Saint-Malo. En 1975 et 1976, les plantations sont effectuées à quatre dates, respectivement à Saint-Malo et à Rennes, de manière à ce que quatre évolutions différentes de population puissent être comparées à l'aide d'une seule série de relevés de température.

Résultats

Les données recueillies à 7 cm de profondeur et un mètre de hauteur ne seront pas discutées

ici, car il n'a pas été possible de faire le moindre ajustement théorique avec les données observées sur le terrain : les prévisions d'apparitions de stades sont systématiquement optimistes pour les données à - 7 cm, optimistes et aléatoires pour les données à + 1 m. Nous ne donnerons donc que les résultats fournis par les enregistrements effectués à - 13 cm.

Pour tous les cas le problème majeur revient à savoir quand doit débiter le calcul de la somme des températures. Pour *G. pallida*, à Saint-Malo ou à Rennes, on doit le faire 10 jours après plantation des pommes de terre, ce qui correspond au délai de pénétration des premières larves infestantes, sauf si la germination n'a pu se faire pour des raisons particulières, froid ou sécheresse, par exemple. A Rennes en 1976, année caractérisée par une très forte sécheresse, la germination n'a eu lieu normalement que pour la plantation du 19 mars. Pour la plantation du 20 avril, le sol a été arrosé trois jours après, pour celle du 7 mai le jour même et pour celle du 15 mai, 11 jours après. Pour ces dernières plantations le calcul ne s'effectuera donc que respectivement 13 jours, 10 jours et 21 jours après plantation. Pour *G. rostochiensis*, les plantations se sont étagées, selon les années, du 20 février au 14 mars. A l'intérieur de cette marge, les premières larves infestantes n'ont jamais été trouvées dans les racines avant le 25 mars. Les calculs commenceront donc à cette date.

On trouvera, au tableau 3, les dates observées et théoriques d'apparition des stades L₃, L₄ et adulte. Les analyses étant hebdomadaires, les résultats observés, marqués par un intervalle, indiquent que ce stade est apparu à l'intérieur de cet intervalle. Quand l'analyse met en évidence que quelques individus seulement ont franchi le stade le plus avancé, on estimera que ce stade est apparu le jour même ou la veille et inversement.

Discussion

La lecture du tableau 3 montre que la prévision d'apparition des divers stades coïncide de très près avec les données de terrain et ce, d'autant plus que l'on approche du stade adulte. On remarquera que souvent la date théorique d'apparition des adultes est un peu en retard

sur la date observée. Ceci est dû au fait que les données théoriques sont calculées à partir de la sortie des mâles, alors que ceux-ci ne sortent pas immédiatement des racines après leur formation. Or, à l'extraction certains des mâles se trouvent encore dans la cuticule L_3 . Il existe donc un retard que l'on retrouve dans le tableau 4. Les dates théoriques de présence des adultes correspondent en fait aux premières sorties des mâles, donc aux premières fécondations.

Conclusion.

La technique d'élevage des nématodes à kystes, mise au point sur pomme de terre pous-

sant en boîte de Petri gélosée, a permis de connaître avec précision l'influence de la température sur le développement des nématodes et de confirmer les résultats d'expérimentations faites en pots. Les deux espèces étudiées ont des comportements assez différents. *G. pallida* semble être plus adapté à des conditions froides que *G. rostochiensis*. Ces résultats concordent d'ailleurs avec ceux de Stone et Webley (1975) et de Parrot et Berry (1975) sur l'influence de la température sur l'éclosion des kystes et la résistance des kystes aux fortes températures. Si ces deux espèces ne sont pas interfécondes (Parrot, 1972), ces différences dans l'éclosion et le développement peuvent expliquer, en partie, la prédominance locale de telle ou telle espèce en fonction des conditions climatiques.

Tableau 3

Comparaison des dates d'apparition des stades de *G. pallida* et de *G. rostochiensis*, déterminées par l'analyse et estimées par le calcul de la constante thermique (les températures sont relevées à 13 cm de profondeur).

Table 3

Dates of the appearance of L_3 , L_4 and adults of *G. pallida* and *G. rostochiensis* observed in the field compared to the expected dates calculated from the temperature constant (temperature recorded at a depth of 13 cm).

	Plantation	Stade L_3		Stade L_4		Stade adulte	
		Observé	Théorique	Observé	Théorique	Observé	Théorique
Saint-Malo 1975	12/3	21/4	21-22/4	28/4	27-28/4	5-12/5	10/5
	19/3	21/4	23/4	28/4	29/4	5-12/5	12-13/5
	26/3	21-28/4	23-24/4	28/4- 5/5	30/4- 1/5	5-12/5	13-14/5
	2/4	21-28/4	24/4	28/4- 5/5	2/5	5-12/5	15/5
Saint-Malo 1976	30/3	19/4	21/4	26/4- 3/5	30/4	10/5	10/5
Rennes 1976	19/3	—	15/4	15-20/4	22/4	3/5	5/5
	20/4	10/5	9/5	17/5	16/5	24/5	23-24/5
	7/5	24/5	23-24/5	31/5- 8/6	29/5	31/5- 8/6	5/6
	19/5	14/6	13-14/6	14-21/6	18/6	21/6	23/6
Noirmoutier 1974	14/3	18-24/4	12-13/4	24/4- 2/5	26/4	7-14/5	9/5
Noirmoutier 1976	20/2	11-12/4	11-12/4	20-21/4	19-20/4	29-30/4	28/4

Cependant, il faudrait vérifier si toutes les souches de *G. pallida* et de *G. rostochiensis* présentent la même réponse et s'il n'existe pas des races ou des adaptations géographiques. A cet égard, il serait intéressant de tester les races écossaises de *G. rostochiensis*, qu'Hominick (1976) soupçonne d'être douées d'une vitesse de développement plus rapide que les autres, parce que sélectionnées par la récolte hâtive et répétée de pommes de terre primeurs.

La connaissance de la relation température-durée de développement permet, sans difficulté particulière, de connaître le degré d'évolution des populations endoradiculaires par l'utilisation de la constante thermique. On peut donc, avec une assez bonne approximation, déterminer la date de récolte des pommes de terre dans l'optique de la lutte intégrée (Caubel, Mugniery & Rivoal, 1975). Des trois points de relevés utilisés, celui situé à 13 cm de profondeur donne de très bons résultats. Des recherches ultérieures viseront à améliorer cet ajustement par des relevés de température faits à d'autres profondeurs.

RÉFÉRENCES

- CAUBEL, G., MUGNIERY, D. & RIVOAL, R. (1975). Lutte intégrée en culture de pomme de terre et de céréales : cas des nématodes. *Sci. agron., Rennes* (1975) : 101-106.
- CHRISTMANN, J. C. (1971). Les nématodes de la betterave. In : *Les nématodes des cultures* A.C.T.A. — F.N.G.P.C. : 258-272.
- COOLEN, W. A. & D'HERDE, C. J. (1972). *A method for the quantitative extraction of nematodes from plant tissue*. Min. Agric., St. agric. Res. Center., Ghent, 77 p.
- EVANS, K. (1968). *The influence of some factors on the reproduction of Heterodera rostochiensis*. Ph. D. Thesis, London Univ., 218 p.
- FENWICK, D. W. (1951). The effect of temperature on the development of the potato root eelworm *Heterodera rostochiensis*. *Ann. appl. Biol.*, 38 : 615-617.
- FERRIS, J. M. (1957). Effect of soil temperature on the life cycle of the golden nematode in host and non host species. *Phytopathology*, 47 : 221-230.
- HOMINICK, W. M. (1976). Adaptation of *Heterodera rostochiensis* to low heat accumulation during the growth of early potatoes in Ayrshire. *XIIIth intern. Nemat. Symp., Dublin*, 5-11 sept. 1976 : 43-45.
- MUGNIERY, D. (1976) Etablissement d'un modèle de dynamique de population d'*Heterodera pallida* (Stone) : applications à un cas pratique de lutte intégrée. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, 8 : 315-329.
- MUGNIERY, D. & PERSON, F. (1977). Méthode d'élevage de quelques nématodes à kyste du genre *Heterodera*. *Sci. agron. Rennes* (1976) : 217-220.
- PARROT, D. (1972), Mating of *Heterodera rostochiensis* pathotypes. *Ann. appl. Biol.*, 71 : 271-273.
- PARROT, D. & BERRY, M. M. (1975). Hatching of encysted eggs. In : Jones F. G. W. *Nematology Department, Rothamsted Exp. Stn Rept for 1975* : 198.
- STONE, L. E. W. & WEBLEY, D. P. (1975). The effect of heat on the hatching of potato cyst eelworms. *Pl. Pathol.*, 24 : 74-76.

Accepté pour publication le 1^{er} août 1977.