

# Hybridation entre les races Fr<sub>1</sub> et Fr<sub>4</sub> d'*Heterodera avenae* Wollenweber en France et étude du comportement d'agressivité des descendants F<sub>1</sub>

Françoise PERSON et Roger RIVOAL

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

## RÉSUMÉ

Des femelles vierges de la race Fr<sub>1</sub>, méridionale, sont accouplées avec des mâles de la race Fr<sub>4</sub>, septentrionale, d'*H. avenae*. Les femelles Fr<sub>1</sub> ainsi fécondées produisent des larves F<sub>1</sub> hybrides qui se développent en mâles et femelles gravides sur des plantes multiplicatrices des deux parents. Ces femelles hybrides sont fécondes, ce qui démontre l'appartenance des races Fr<sub>1</sub> et Fr<sub>4</sub> à la même espèce. Le comportement d'agressivité des larves hybrides F<sub>1</sub> est testé sur les cultivars d'orge discriminants ne multipliant que l'un des deux parents. Aucune femelle F<sub>1</sub> ne peut se développer sur ces cultivars. Ceci démontre que les caractères d'agressivité de Fr<sub>1</sub> et Fr<sub>4</sub> vis-à-vis de ces plantes sont récessifs et que ces deux races sont homozygotes et homogènes pour ces caractères.

## SUMMARY

*Obtaining F<sub>1</sub> hybrids of races Fr<sub>1</sub> and Fr<sub>4</sub> of Heterodera avenae Wollenweber in France  
and a study of their aggressivity*

Fr<sub>1</sub> and Fr<sub>4</sub> races of *H. avenae* from southern and northern France, respectively, are characterized by distinct differences in aggressivity. Although morphologically identical, they nevertheless exhibit differences in their cycles of activity and thermic requirements for hatching.

Fr<sub>1</sub> females and Fr<sub>4</sub> males were crossed to test the existence of one or two species. Fr<sub>1</sub> females were developed from single larvae reared individually on plants grown on agar in Petri dishes. Males of the other population were obtained from mass cultures. They were transferred individually onto the matrix of each female which, subsequently, became gravid and developed into a cyst. F<sub>1</sub> hybrid larvae thus obtained developed into males or females on good hosts of the parents, such as wheat cv. Hardi and barley cv. Aramir. These F<sub>1</sub> females became gravid and gave viable progeny. These results demonstrated that Fr<sub>1</sub> and Fr<sub>4</sub> are conspecific. Development of other F<sub>1</sub> larvae hybrids was studied on differential barley cultivars on which only one of the two parents can develop: barley cv. Siri or cv. P31-322-1 for Fr<sub>1</sub> and cv. Ortolan or cv. Vogue for Fr<sub>4</sub>. No females were obtained on these cultivars although a number of males were found. Aggressivity characteristics of the two races against these four barley cultivars are born by recessive genes. Results demonstrate that races were homozygous and homogeneous for these characters and that the crossing technique was reliable.

When parents are mixed in field conditions, new races can be produced by interbreeding of races Fr<sub>1</sub> and Fr<sub>4</sub>. Other studies are in progress on aggressivity genes in the four races Fr<sub>1</sub>, Fr<sub>2</sub>, Fr<sub>3</sub> and Fr<sub>4</sub>.

*Heterodera avenae* Wollenweber, nématode à kystes des céréales, présente en France quatre races qui se caractérisent par leur agressivité ou aptitude à se multiplier différemment sur une gamme d'hôtes déterminée (Rivoal, 1977). L'étude morphobiométrique effectuée aussi bien

sur les femelles que sur les larves de deuxième stade, soit au microscope optique soit au microscope électronique à balayage, n'a permis de déceler aucune différence entre ces quatre races (Rivoal, 1974). Par contre, deux d'entre elles, se trouvant dans des zones géographiques éloi-

gnées, Fr<sub>1</sub> méridionale et Fr<sub>4</sub> septentrionale, présentent un décalage dans les cycles d'éclosion (Rivoal, 1978) ainsi que des différences dans les conditions thermiques de mise en activité (Rivoal, 1979).

L'existence de telles différences entre les races Fr<sub>1</sub> et Fr<sub>4</sub> montre la variabilité à l'intérieur de l'espèce *H. avenae*. Elle rend souhaitable l'étude de leurs croisements qui doit permettre la compréhension des mécanismes génétiques impliqués dans les relations plante-nématode. Nous avons croisé ces deux races entre elles. L'étude de la viabilité et de la fécondité de leurs descendants a été réalisée sur des cultivars de céréales multipliant indistinctement les deux races parentales. Par la suite, nous avons étudié le comportement d'agressivité des hybrides F<sub>1</sub> issus des croisements « ♀ Fr<sub>1</sub> × ♂ Fr<sub>4</sub> » à l'égard de cultivars discriminants ne multipliant que l'une des deux populations.

## Matériel et méthodes

### MATÉRIEL

Les deux populations utilisées des races Fr<sub>1</sub> et Fr<sub>4</sub> d'*H. avenae* ont pour origine respecti-

vement les localités de Villasavary (Département de l'Aude) et de Nuisement-sur-Coole (Département de la Marne). Les kystes proviennent des expérimentations de caractérisation des races réalisées en 1975 (Rivoal, 1977). Ils sont issus des orges discriminantes suivantes : les cv. Siri et P 31-322-1, qui ne multiplient que Fr<sub>1</sub> et le cv. Ortolan qui ne permet le développement que de Fr<sub>4</sub>.

Après leur formation, les kystes sont conservés au sec, à la température de 5°. L'éclosion de leurs larves est obtenue à 5° dans l'eau du robinet après les avoir exposés à 20° durant deux mois (Rivoal, 1979). Les inoculations ont été effectuées soit sur des plantes multiplicatrices sans effet discriminant : le blé cv. Hardi et l'orge cv. Aramir, soit sur les orges discriminantes ci-dessus mentionnés ainsi que l'orge cv. Vogue (Tabl. 1).

### MÉTHODES

#### Obtention des hybrides

Les croisements sont effectués en utilisant des femelles vierges issues de l'élevage d'une seule larve sur une plante cultivée isolément en boîte de Petri sur milieu à l'eau gélosée, selon une méthode précédemment décrite (Mugniery & Person, 1976). Parallèlement, les mâles sont produits à partir de l'élevage de 30 larves par

Tableau 1

Différenciation des races Fr<sub>1</sub> et Fr<sub>4</sub> d'*Heterodera avenae* par leur reproduction ou agressivité sur diverses variétés de céréales

Table 1

Reaction of certain wheat and barley cultivars to races Fr<sub>1</sub> and Fr<sub>4</sub> of *Heterodera avenae*

Race	Plantes « multiplicatrices »		Plantes « discriminantes »			
	Blé cv. Hardi	Orge cv. Aramir	Orge cv. Siri	Orge cv. P 31-322-1	Orge cv. Ortolan	Orge cv. Vogue
Fr <sub>1</sub> (race méridionale)	+	+	+	+	—	—
Fr <sub>4</sub> (race septentrionale)	+	+	—	—	+	+

+ = formation de femelles.  
females formed.

— = absence de femelles.  
no females formed.

plante à l'aide de la même technique ; 35 à 40 jours après le début de l'élevage, le contenu de la boîte de Petri additionné d'eau est transféré sur un tamis dont les mailles de 20  $\mu\text{m}$  permettent le passage des individus actifs. Ces mâles sont récupérés puis déposés séparément sur des femelles vierges de l'autre population. Lorsque la femelle est formée sur une racine immergée, il est nécessaire d'enlever la gélose à l'aide d'une aiguille lancéolée pour pouvoir y déposer les mâles. Les boîtes de Petri contenant les couples sont laissées à une température proche de 19° pendant un mois. Après ce délai, les femelles blanches ou à l'état de kyste brun sont transférées dans un tube en matière plastique contenant 2 cm<sup>3</sup> d'eau du robinet. Elles y subissent un traitement pour déclencher l'éclosion de leurs larves, à savoir deux mois à 20° et passage à 5°.

#### Etude des hybrides

Les larves hybrides issues de chaque femelle sont transférées sur les plantes multiplicatrices (blé cv. Hardi et orge cv. Aramir) pour tester leur viabilité et la fécondité des adultes formés. D'autres larves provenant des mêmes kystes sont placées sur les plantes discriminantes afin de préciser leur comportement sur celles-ci. Pour pouvoir étudier la descendance de chacun des couples, nous avons pris soin de ne pas mélanger les larves issues de kystes différents.

A inoculum égal, la race Fr<sub>1</sub> produit plus de femelles que la race Fr<sub>4</sub> (Person & Doussinault, 1978). Nous avons supposé que les hybrides F<sub>1</sub> avaient une virulence au moins égale à celle du parent le moins virulent. Nous avons donc utilisé le nombre de larves nécessaire pour révéler l'agressivité de Fr<sub>4</sub> chez qui l'inoculation de 48 larves sur une seule plante aboutit toujours à la formation d'au moins une femelle.

L'éclosion des larves s'étant échelonnée sur une période de six mois et afin d'éviter la perte du pouvoir infectieux pendant la conservation (Davies & Fisher, 1976), les larves ont été prélevées et comptées tous les quinze jours. Le caractère multiplicateur des plantes discriminantes et multiplicatrices peut être révélé aussi bien avec des inoculums de douze larves sur quatre boîtes de Petri qu'avec un inoculum de 48 larves sur une seule (Person & Doussinault, 1978). En conséquence, suivant le nombre de

larves disponibles, des inoculums proches de 48 ou de douze nématodes ont été employés sur les plantes discriminantes.

## Résultats

### OBTENTION D'HYBRIDES

Soixante-cinq élevages d'une seule larve de la race Fr<sub>1</sub> effectués sur orge cv. Aramir ont fourni quinze femelles vierges, ce qui représente un pourcentage de réussite de 23% de femelles formées par rapport au nombre de larves infestantes. Croisées chacune avec un mâle Fr<sub>4</sub>, elles ont toutes évolué en kystes contenant des œufs. Par contre sur un lot de quinze femelles vierges

Tableau 2

Eclosion des larves hybrides F<sub>1</sub> d'*Heterodera avenae* issues des croisements ♀ Fr<sub>1</sub> × ♂ Fr<sub>4</sub>

Table 2

Number of *Heterodera avenae* larvae hatching/emerging from ♀ Fr<sub>1</sub> × ♂ Fr<sub>4</sub> crosses with observation on time necessary for emergence and duration of hatching period

Numéro du kyste ♀ Fr <sub>1</sub> × ♂ Fr <sub>4</sub> parent	Nombre de larves hybrides F <sub>1</sub> écloses	Délai de sortie (en mois)	Durée de l'éclosion (en mois)
Assigned number of cyst developed from ♀ Fr <sub>1</sub> × ♂ Fr <sub>4</sub>	Number of F <sub>1</sub> hybrid larvae that hatched	Time necessary to emerge (in months)	Duration of hatching period (in months)
1	292	5	9
2	22	10	0,5
3	157	11,5	8,5
4	222	10	6
5	147	5	10
6	1	8,5	—*
7	6	16	—*
8	5	5	—*
9	1	12,5	—*

\* Larves écloses en une seule fois.

\* Larves hatched at one time.

n'ayant pas été en présence de mâle, il n'a jamais été observé d'œufs embryonnés. Ces résultats démontrent la possibilité d'accouplement entre ces deux races et la fécondation obligatoire pour la production de larves, déjà signalée par Sosa Moss (1966).

Les kystes issus de l'accouplement « ♀ Fr<sub>1</sub> × ♂ Fr<sub>4</sub> » ont été mis en éclosion et actuellement neuf d'entre eux ont fourni des larves hybrides F<sub>1</sub> qui ont éclo après un délai minimum de cinq mois (Tabl. 2).

L'éclosion des larves F<sub>1</sub> présente une grande hétérogénéité en ce qui concerne le délai de sortie, la durée de la période d'éclosion ainsi que les effectifs enregistrés. Le délai de sortie minimum de cinq mois semble correspondre à celui constaté pour la race Fr<sub>1</sub> qui présente un repos

physiologique obligatoire, ou diapause, d'une durée équivalente (Rivoal, 1979). Des délais d'éclosion supérieurs (dix, onze et demi, voire seize mois) ont été parfois observés. Ils pourraient s'expliquer par une cause différente : chez les femelles mises en condition d'éclosion alors qu'elles sont encore blanches, les œufs n'ont pas accompli en totalité leur embryogénèse. Il n'est pas encore possible de juger la fécondité totale de ces différents kystes car, même chez ceux qui ont fourni le plus grand nombre de larves, il y a encore de nombreux individus en dormance, visibles à travers la cuticule des femelles.

DÉVELOPPEMENT ET REPRODUCTION DES HYBRIDES F<sub>1</sub>

Les larves F<sub>1</sub> issues du croisement « ♀ Fr<sub>1</sub> × ♂ Fr<sub>4</sub> » et élevées sur des plantes multiplicatrices non discriminantes (blé cv. Hardi et orge cv. Aramir) ont fourni des femelles gravides ainsi que des mâles (Tabl. 3), ces derniers n'ayant d'ailleurs pas pu être récupérés en totalité par la technique utilisée. Si l'on compare les pour-

Tableau 3

Développement des larves hybrides F<sub>1</sub> d'*Heterodera avenae* issues des croisements ♀ Fr<sub>1</sub> × ♂ Fr<sub>4</sub> sur cultivars multiplicateurs non discriminants

Table 3

Development of *Heterodera avenae* hybrids F<sub>1</sub> issued from crossings ♀ Fr<sub>1</sub> × ♂ Fr<sub>4</sub> on several non discriminant cultivars

Numéro du kyste ♀ Fr <sub>1</sub> × ♂ Fr <sub>4</sub> parent	Cultivar			
	Aramir		Hardi	
	(1)	(2)	(1)	(2)
1	77	19 ♀ 7 ♂	11	2 ♀ 0 ♂
3			47	2 ♀ 0 ♂
4			43	7 ♀ 3 ♂
5	15	0 ♀ 1 ♂	14	1 ♀ 0 ♂
TOTAL	92	19 ♀ 8 ♂	115	12 ♀ 3 ♂

- (1) Nombre de larves F<sub>1</sub> étudiées.  
*Number of inoculated F<sub>1</sub> larvae.*
- (2) Effectif des mâles et femelles gravides formés.  
*Number of males and gravid females.*

Tableau 4

Comparaison du développement des hybrides F<sub>1</sub> d'*Heterodera avenae* et des parents Fr<sub>1</sub> et Fr<sub>4</sub> sur cultivars multiplicateurs non discriminants

Table 4

Comparative development of *Heterodera avenae* hybrids F<sub>1</sub> and Fr<sub>1</sub> or Fr<sub>4</sub> parents on non discriminant cultivars

cultivar	Nématode					
	Fr <sub>1</sub>		Fr <sub>4</sub>		F <sub>1</sub>	
	(1)	(2)	(1)	(2)	(1)	(2)
Hardi	120	25,8	144	9,7	117	10,3
Aramir	96	22,9	96	16,7	92	20,7

- (1) Nombre de larves étudiées.  
*Number of inoculated larvae.*
- (2) Pourcentage de femelles formées par rapport au nombre de larves étudiées.  
*Percentage of larvae having developed into females.*

Tableau 5

Éclosion des larves  $F_2$  d'*Heterodera avenae* issues des croisements entre hybrides  $F_1$ 

Table 5

Hatching *Heterodera avenae*  $F_2$  larvae issued from crossings between  $Fr_1$  hybrids

	Femelles hybrides $F_1$ issues du kyste n° 1 (♀ $Fr_1$ × ♂ $Fr_4$ )			Femelles hybrides $F_1$ issues du kyste n° 4 (♀ $Fr_1$ × ♂ $Fr_4$ )			
	F <sub>1</sub> hybrid females issued from cyst n° 1 (♀ $Fr_1$ × ♂ $Fr_4$ )			F <sub>1</sub> hybrid females issued from cyst n° 4 (♀ $Fr_1$ × ♂ $Fr_4$ )			
	a*	b*	c*	d**	e**	f**	g**
Délai de sortie des larves $F_2$ (en mois) <i>Time necessary for <math>F_2</math> larvae to emerge (in months)</i>	10	11	8	5,5	5,5	5,5	5,5
Durée de l'éclosion (en mois) <i>Duration of hatching (in months)</i>	3	3	6	***	***	***	***
Nombre de larves $F_2$ écloses <i>Number of hatched <math>F_2</math> larvae</i>	24	15	30	39	63	5	42

Femelles mises en éclosion à l'état : \* de femelle blanche, \*\* de kyste.  
*Females treated for hatching as : \* white female, \*\* cyst.*

\*\*\* Larves écloses en une seule fois.

\*\*\* *Larvae hatched at one time.*

centages de femelles obtenus et ceux observés précédemment avec les races  $Fr_1$  et  $Fr_4$ , on constate que la virulence de l'hybride  $F_1$  est au moins égale à celle de la race  $Fr_4$  vis-à-vis du blé cv. Hardi et de l'orge cv. Aramir (Tabl.4). Ces femelles  $F_1$  transformées en kystes et mises en condition d'éclosion ont produit actuellement pour sept d'entre elles, des larves infectieuses  $F_2$  (Tabl. 5). Nous constatons à nouveau une différence dans les délais de sortie apparemment due aux mêmes causes que celles citées précédemment. L'influence de la maturité de la femelle sur la précocité d'éclosion des larves est en outre confirmée par le fait que les sorties de celles-ci se produisent plus tôt chez les femelles placées en condition d'éclosion à l'état de kyste brun et non pas de femelles blanches.

Ces résultats indiquent que les hybrides  $F_1$  issus des croisements « ♀  $Fr_1$  × ♂  $Fr_4$  » sont féconds puisqu'ils ont une descendance  $F_2$  et

démontrent que  $Fr_1$  et  $Fr_4$  sont effectivement deux races d'une même espèce.

#### DÉVELOPPEMENT DES HYBRIDES $F_1$ SUR PLANTES MULTIPLICATRICES DISCRIMINANTES

Aucune larve hybride  $F_1$  issue de cinq kystes « ♀  $Fr_1$  × ♂  $Fr_4$  » ne s'est développée sur les cultivars d'orge discriminants Ortolan, Siri, Vogue et P 31-322-1 (Tabl. 6), bien que la présence de quelques mâles soit notée sur tous les cultivars testés. La formation de ces mâles confirme la viabilité des larves après l'infestation des plantes qui est déjà constatée sur les plantes multiplicatrices non discriminantes (Tabl. 3). Le comportement sur les plantes discriminantes des larves hybrides  $F_1$  montre qu'elles ont une agressivité différente de celle des deux parents et démontre que les gènes responsables de l'agres-

Tableau 6

Comportement d'agressivité des larves hybrides  $F_1$  d'*Heterodera avenae* issues du croisement ♀  $Fr_1 \times \sigma Fr_4$  sur cultivars discriminants d'orge

Table 6

Development of *Heterodera avenae*  $F_1$  hybrids issued from ♀  $Fr_1 \times \sigma Fr_4$  crosses on barley discriminant cultivars

Numéro du kyste ♀ $Fr_1 \times \sigma Fr_4$ parent	Cultivar							
	Ortolan		Siri		Vogue		P 31-322-1	
	(1)	(2)	(1)	(2)	(1)	(2)	(1)	(2)
1	101	0 ♀ 2 ♂	66	0 ♀ 3 ♂				
2					20	0 ♀ 0 ♂		
3	48	0 ♀ 0 ♂			12	0 ♀ 0 ♂	19	0 ♀ 1 ♂
4			30	0 ♀ 3 ♂	30	0 ♀ 2 ♂	32	0 ♀ 1 ♂
5	37	0 ♀ 0 ♂	25	0 ♀ 0 ♂			21	0 ♀ 1 ♂
Total	186	0 ♀ 2 ♂	121	0 ♀ 6 ♂	62	0 ♀ 2 ♂	72	0 ♀ 3 ♂

(1) nombre de larves  $F_1$  étudiées.  
number of inoculated larvae.

(2) effectif des mâles et femelles gravides formés.  
number of males and gravid females.

sivité de  $Fr_1$  vis-à-vis des orges cv. P 31-322-1 ou cv. Siri et de  $Fr_4$  vis-à-vis des orges cv. Ortolan ou cv. Vogue sont récessifs.

### Discussion et conclusion

Les hybrides issus du croisement « ♀  $Fr_1 \times \sigma Fr_4$  » étant féconds, les individus des deux races  $Fr_1$  (méridionale) et  $Fr_4$  (septentrionale) appartiennent à la même espèce. Ces races sont homozygotes et homogènes pour leurs gènes d'agressivité vis-à-vis des quatre orges discriminantes testées puisqu'il n'y a en aucun cas for-

mation de femelle hybride  $F_1$  sur ces cultivars. Ces races correspondent réellement aux pathotypes des parasites animaux ou végétaux définis par Van der Planck (1963) et caractérisés par leurs agressivités distinctes. Ce n'est pas toujours le cas en nématologie, car des croisements entre les races A et Bolivia de *Globodera rostochiensis* donnent quelques hybrides capables de se multiplier sur la plante discriminante *Solanum tuberosum* subsp. *andigena*. (Parrott, 1972), leur formation pouvant être liée à une hétérogénéité des races parentales utilisées.

L'homogénéité du comportement d'agressivité des individus  $F_1$  issus de nos croisements « ♀  $Fr_1 \times \sigma Fr_4$  » prouve que la technique de croisement et d'étude des descendants est fiable

et évite tout mélange involontaire des individus des deux races. Elle constitue un progrès par rapport aux autres méthodes utilisées. Ainsi, en effectuant des croisements entre les races 1 et 2 d'*H. avenae*, Andersen (1965) constate, au Danemark, la présence de femelles hybrides  $F_1$  sur l'orge discriminante cv. Drost qui, selon lui, proviendrait d'un mélange involontaire de ces races lors de l'expérimentation. La méthode d'hybridation utilisée par Triantaphyllou (1975) pour croiser les races Candem et Gates d'*Heterodera glycines* ne nous semble pas satisfaisante. Les femelles sont obtenues par élevage de masse et les mâles de la même population sont éliminés à la suite de l'immersion du système racinaire du soja multiplicateur cv. Lee. Nous pouvons supposer, malgré les témoins utilisés, que l'élimination des mâles n'est pas totale et que certains d'entre eux, à développement plus tardif, sont capables de féconder quelques femelles dont la descendance pourrait augmenter le nombre de femelles trouvées sur le cultivar de soja discriminant Pickett.

L'interfécondité de  $Fr_1$  et  $Fr_4$  rend donc possible la création par recombinaisons de races à agressivité différente de celle des deux parents. Les travaux en cours ont pour but de préciser les potentialités d'adaptation des parasites sur diverses plantes.

#### RÉFÉRENCES

- ANDERSEN, S. (1965). Heredity of race 1 or race 2 in *Heterodera avenae*. *Nematologica*, 11 : 121-124.
- DAVIES, K. A. & FISHER, J. V. (1976). Factors influencing the number of larvae of *Heterodera avenae* invading barley seedlings in vitro. *Nematologica*, 22 : 153-162.
- MUGNIERY, D. & PERSON, F. (1976). Méthode d'élevage de quelques nématodes à kystes du genre *Heterodera*. *Sci. agron.*, Rennes (1976) : 217-220.
- PARROTT, D. M. (1972). Mating of *Heterodera rostochiensis* pathotypes. *Ann. appl. Biol.*, 71 : 271-273.
- PERSON, F. & DOUSSINAULT, G. (1978). Influence de la température, de l'agressivité et de la virulence des races d'*Heterodera avenae* Woll. dans la mise au point d'un test de résistance de céréales en conditions contrôlées : utilisation en sélection. *Ann. Amélior. Pl.*, 28 : 513-527.
- RIVOAL, R. (1974). Observations des caractères morphologiques de quelques espèces d'*Heterodera* au microscope électronique à balayage. *Sci. agron.*, Rennes (1974) : 43-49.
- RIVOAL, R. (1977). Identification des races biologiques du Nématode à kystes des céréales *Heterodera avenae* Woll., en France. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, 9 : 261-272.
- RIVOAL, R. (1978). Biologie d'*Heterodera avenae* Wollenweber en France. I. Différences dans les cycles d'éclosion et de développement des deux races  $Fr_1$  et  $Fr_4$ . *Revue Nématol.* 1 : 171-179.
- RIVOAL, R. (1979). Biologie d'*Heterodera avenae* Wollenweber en France. II. Etude des différences dans les conditions thermiques d'éclosion des races  $Fr_1$  et  $Fr_4$ . *Revue Nématol.*, 2 : 233-248.
- SOSA MOSS, C. (1966). Contribution à l'étude d'un nématode phytoparasite : *Heterodera avenae* Woll. *Thèse Fac. Sci. Univ. Paris*, 149. p.
- TRIANAPHYLLOU, A. (1975). Structure of races of *Heterodera glycines* and inheritance of ability to reproduce on resistant Soybeans. *J. Nematol.*, 7 : 356-364.
- VAN DER PLANCK, J. E. (1963). *Plant diseases. Epidemics and Control*. New York, Academic Press : 349 p.

Accepté pour publication le 29 janvier 1979.