

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

Roger RIVOAL (1)

INRA, Laboratoire de Recherches de la chaire de Zoologie, ENSA,
65 rue de Saint-Brieuc, Rennes, France.

RÉSUMÉ

Deux races d'*H. avenae*, Fr 1, méridionale, et Fr 4, septentrionale, présentent des cycles d'éclosion et d'infestation distincts. Fr 1 a une activité essentiellement hivernale alors que Fr 4 éclot surtout au printemps. Ce décalage dans les périodes d'éclosion se répercute sur le développement endophyte du parasite qui arrive à maturité plus précocement dans le sud du pays que dans le nord.

Après transfert et élevage de ces races dans une situation au climat intermédiaire (Rennes), l'écart entre leurs cycles d'activité persiste. Il pourrait traduire l'existence de caractéristiques biologiques héréditaires les faisant réagir différemment aux variations de température.

La race Fr 4 a un cycle d'éclosion semblable à celui des autres populations d'Europe du Nord alors que Fr 1 se rapproche étroitement de celle d'Australie du Sud.

SUMMARY

Biology of Heterodera avenae Wollenweber in France :

1) Differences in hatching and development cycles of two races Fr 1 and Fr 4

Two distinct geographic races of *Heterodera avenae*, Fr 1 from the southern part of France (département de l'Aude) and Fr 4 from the north (département de la Marne), exhibited different hatching and infestation cycles. Activity of Fr 1 was essentially hibernal while Fr 4 hatched more in spring. This discrepancy affected development cycles since Fr 1 reached maturity before Fr 4.

Transferred and reared for three years in Rennes (Britany), in an intermediate climatic situation, these differences between hatching periods were constant. They may relate to hereditary biological characteristics in these races which would react differently to temperature variations.

Activity of Fr 1 seemed adapted to low temperatures, about 5 °C, and was suppressed after rising the temperature. Whereas, Fr 4 hatched best at higher temperatures, about 10 °C, and its activity would have begun and was stimulated by warming of the soil, especially by transfer from 5° to 10° or 15 °C.

Fr 4 seems to be homologous to other populations from northern parts of Europe while Fr 1, by its hibernal activity, may be compared with the south Australian race.

Intensive study is underway to ascertain the real influence of temperature on hatching of these two races of *H. avenae*.

De nombreuses études effectuées en Europe et en Australie ont montré des différences dans les cycles d'activité d'*Heterodera avenae*, selon

l'origine géographique des populations du parasite.

En Europe du Nord et plus particulièrement en Grande-Bretagne (Duggan, 1961 ; Kerry & Jenkinson, 1976) ou au Danemark (Andersen, 1961), l'éclosion d'*H. avenae* se produit essentiellement au printemps, du mois de mars à la

(1) Avec la collaboration technique de Mlle Marie-Annick COLIN.

mi-juin. Dans ces zones à climat océanique plus ou moins tempéré, les températures basses de l'hiver prédisposeraient le parasite à éclore massivement à cette époque de l'année, lorsque le sol se réchauffe (Cotten, 1962), et d'autant plus que la pluviosité est élevée (Dixon, 1963).

En Australie du Sud, au climat de type méditerranéen caractérisé par des étés chauds et secs et des hivers frais et humides, l'éclosion du nématode se produit par contre à la fin de l'automne et durant l'hiver austral, au moment de l'abaissement des températures et des plus fortes précipitations (Meagher, 1970 ; Banyer & Fisher, 1971a). Les températures basses, non obligatoires pour l'éclosion des larves, lèveraient cependant mieux leur dormance, laquelle serait induite par une forte élévation de la température (Banyer & Fisher, 1971b).

H. avenae est largement distribué de par le monde (Meagher, 1977). Dans l'hémisphère boréal, on le rencontre, sous diverses latitudes, aussi bien en Europe septentrionale que méridionale (Mezzetti, 1953 ; Ritter, 1961), en Inde (Swarup & Singh, 1964), au Moyen-Orient (Minz, 1957), en Afrique du Nord (Ritter, 1959 ; Scotto la Massese, 1961). Comme l'a suggéré Meagher (1970), il est intéressant de savoir si dans des contrées plus chaudes que celles de l'Europe du Nord, le cycle et les conditions d'éclosion du parasite sont différents et se rapprochent éventuellement de ceux décrits en Australie.

Nous avons tenté cette comparaison avec des populations françaises. Dans notre pays, on trouve *H. avenae* aussi bien dans la partie septentrionale dont le climat se rapproche de celui de la Grande-Bretagne, voire du Danemark, que dans la partie méridionale où règne un climat de type méditerranéen.

Une étude effectuée par Sosa Moss (1966) sur une population méridionale du Languedoc-Roussillon avait montré un cycle d'éclosion voisin de celui qui est observé en Australie du Sud avec notamment une éclosion automnale et hivernale des larves, coïncidant avec une période de températures basses et de pluviosité élevée. En 1972, une première expérimentation nous a permis d'étudier, dans leurs zones respectives d'origine, les cycles de développement de deux populations géographiques distinctes : l'une issue de cette région méridionale

se montrant plus précoce qu'une autre située en Champagne septentrionale.

A partir de 1973, nous avons développé l'étude comparative des caractéristiques biologiques de ces deux populations qui se sont révélées être, par la suite, deux races distinctes par leur comportement aussi bien de multiplication sur divers cultivars (Rivoal, 1977) que d'éclosion en présence de différentes conditions thermiques (Rivoal, 1975). La présente publication rend compte des résultats obtenus lors de l'étude des cycles d'éclosion et de développement des parasites dans leurs régions d'origine ainsi qu'à Rennes (Ile-et-Vilaine), ce transfert des races dans une zone climatique intermédiaire ayant pour but de séparer l'influence des facteurs écologiques et endogènes sur leur cycle d'activité.

Matériel et méthodes

Les deux populations d'*H. avenae* étudiées sont la race méridionale Fr 1 issue de Villasavary (département de l'Aude) et le type septentrional Fr 4, originaire de Nuisement sur Coole (département de la Marne).

En 1972-1973, le cycle d'éclosion et de développement de ces deux races est étudié au moyen d'élevages réalisés en conditions extérieures, dans les régions d'origine et à Rennes. A cet effet, dans des pots en argile de 16 cm de diamètre, enterrés et remplis de sol infesté prélevé dans les foyers respectifs en septembre 1972, il est cultivé les meilleurs hôtes de ces deux races connus à cette époque, *Avena saliva* cv. Prieuré pour Fr 4 et *Trilicium durum* cv. Bidi 17 pour Fr 1.

Les semis, à raison de dix caryopses par pot, ont été réalisés à la même date, le 15 novembre 1972, dans les trois lieux d'expérimentation qui sont : Castelnaudary (Aude) situé à 13,5 km de Villasavary pour Fr 1, Suippes (Marne) distant de 30 km de Nuisement sur Coole pour Fr 4 et Rennes. Ces trois lieux ont une faible altitude, inférieure à 200 m, mais ils se différencient notablement par leurs conditions thermiques (Fig. 1).

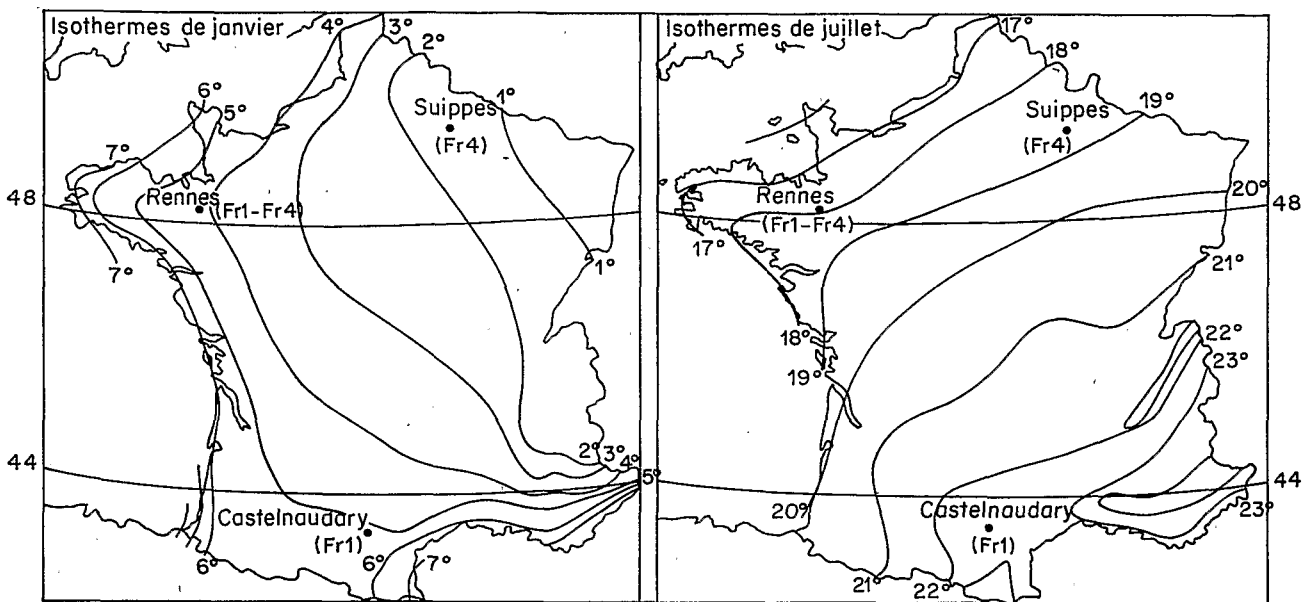


Fig. 1. Situation géographique des lieux d'expérimentation concernant l'étude des cycles d'éclosion et d'infestation d'*Heterodera avenae* et données climatiques (température de l'air) en France.

Location of experimentation upon hatching and infestation cycles of Heterodera avenae and air temperature data in France.

Vers le quinzième jour de chaque mois, de décembre 1972 à juin 1973, et pour chaque race, le contenu d'un pot est prélevé dans les trois localités et analysé afin de dénombrer d'une part les larves libres ou encore contenues dans les kystes, d'autre part les effectifs des différents stades endoparasites. Les premiers sont extraits à l'aide de l'élutriateur de Kort (1960), à la sortie duquel sont placés trois tamis superposés : l'un à mailles de 250 μm qui a pour but d'arrêter les kystes, les deux autres à mailles de 50 μm qui retiennent les larves libres. Ces dernières sont ensuite extraites du refus des tamis par la méthode de centrifugation-flottation (Gooris & D'Herde, 1972) alors que les kystes sont triés et écrasés pour en déterminer le contenu larvaire. Durant les trois premiers mois de l'étude, les formes endoradiculaires sont dénombrées après dissection, sous le microscope stéréoscopique, du système racinaire soigneusement débarrassé des particules terreuses ; ultérieurement, elles sont extraites par la méthode de centrifugation-flottation après broyage des racines dans un mixeur ménager (Coolen & D'Herde, 1972).

Dans une seconde expérimentation effectuée uniquement à Rennes en 1976-1977, le cycle d'éclosion de ces deux races est à nouveau étudié en tentant d'évaluer l'influence des variations de température sur son déroulement. Des kystes néoformés, issus d'élevages réalisés à Rennes en conditions extérieures depuis trois années dont les deux dernières sur le même hôte, le blé cv. Hardi, sont ainsi placés d'une part à 10 cm de profondeur dans un sol enherbé, d'autre part dans une chambre climatisée réglée à une température voisine de 5 °C. Chaque traitement est constitué par 10 kystes prélevés le 19 octobre 1976 et isolés, individuellement, dans de petits godets en matière plastique contenant 0,8 cm³ d'eau du robinet. L'essai est mis en place le 20 octobre 1976 ; les dénombrements des larves écloses qui sont éliminées après chaque comptage débutent un mois après et sont effectués régulièrement, toutes les semaines, jusqu'à fin juillet 1977.

Les données thermiques, relevées à 10 cm de profondeur dans le sol enherbé, proviennent d'enregistrements locaux pour Castelnaudary et Rennes et de la Station Agronomique de

Châlons-sur-Marne (Marne) qui est située à 20 km du lieu d'expérimentation de Suippes. Elles correspondent aux moyennes des minima et maxima, mensuelles pour la première expérimentation, hebdomadaires pour la seconde.

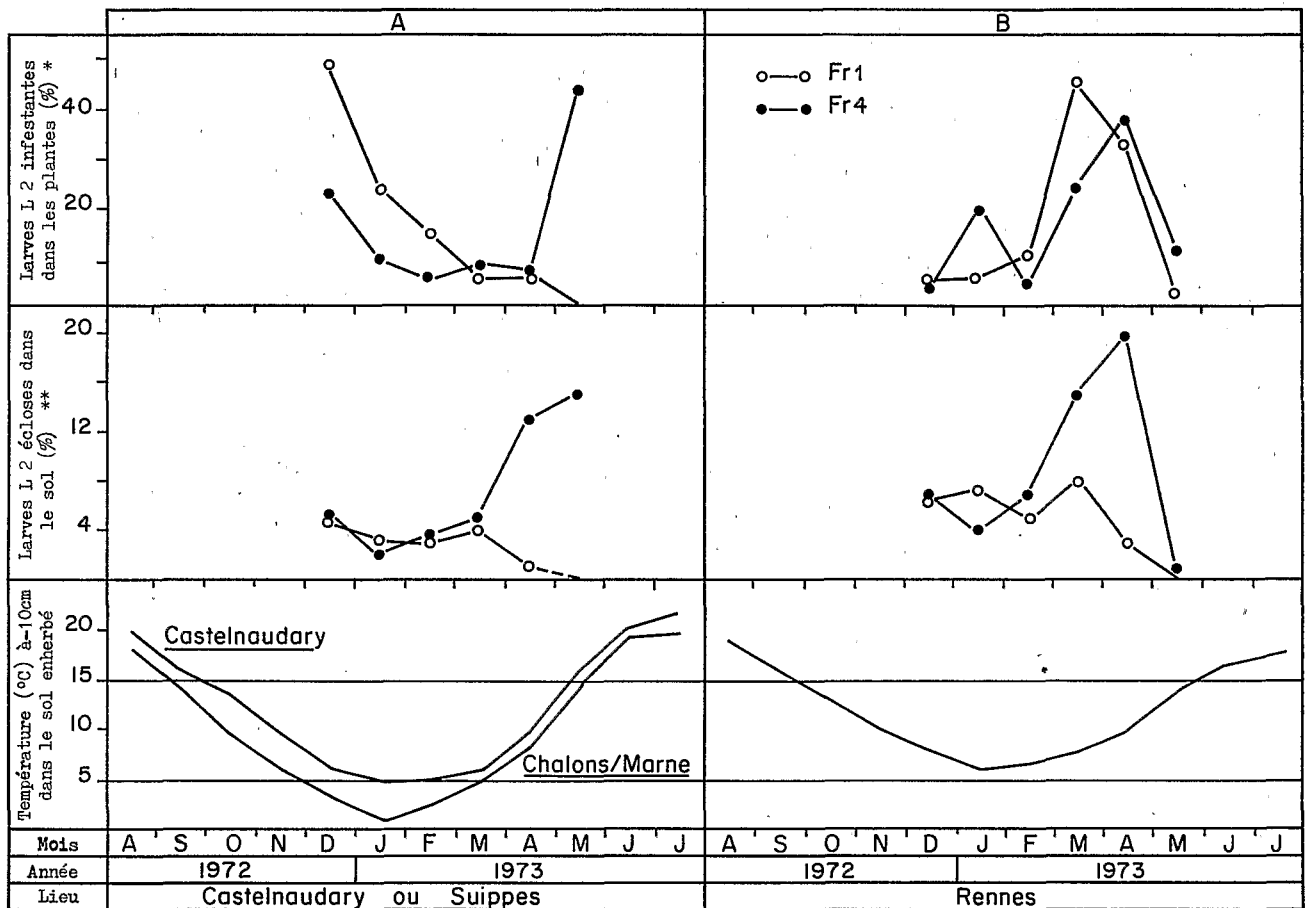
Résultats

DIFFÉRENCES DANS LES CYCLES D'ÉCLOSION ET DE PÉNÉTRATION

Dans la première expérimentation, l'examen

des effectifs en larves de deuxième stade recensées dans le sol et dans les plantes met en évidence des différences dans les cycles d'éclosion et de pénétration de ces deux races, aussi bien dans les régions d'origine qu'à Rennes (Fig. 2).

La race Fr 1, à Castelnaudary (Fig. 2A), présente une activité essentiellement hivernale, effective dès le mois de décembre et qui cesse entre mars et avril. La race Fr 4, à Suippes, est active également dès le mois de décembre mais son éclosion, qui paraît freinée durant l'hiver, est bien plus massive au printemps.



* = Répartition des individus sur toute la durée de l'essai ; ** = par rapport au potentiel infectieux total.

Fig. 2. Cycles d'éclosion et d'infestation de deux races d'*Heterodera avenae* dans leurs régions d'origine et à Rennes (Fr 1 : méridionale ; Fr 4 : septentrionale).

*Hatching and infestation cycles of two Heterodera avenae races in their original areas and at Rennes (Fr 1 : southern race ; Fr 4 : northern race). * = Distribution of individuals throughout the duration of the study. ** = With regard to total potential infectivity.*

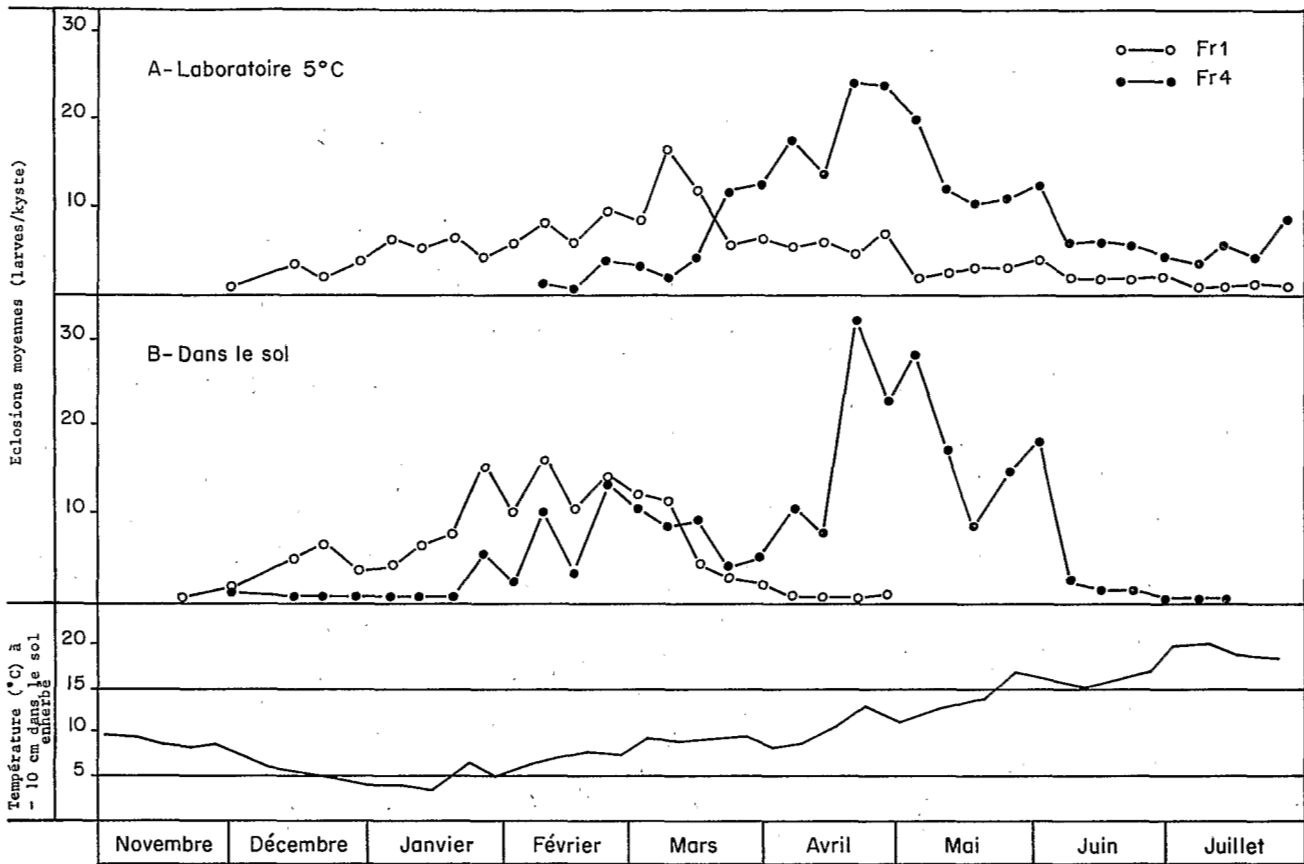


Fig. 3. Cycles d'éclosion dans le sol et à température constante de deux races d'*Heterodera avenae* (Fr 1 : méridionale ; Fr 4 : septentrionale).

Hatching cycles in soil and at constant temperature of two Heterodera avenae races. (Fr 1 : southern race ; Fr 4 : northern race).

A Rennes (Fig. 2B), placées dans des conditions identiques, ces deux races présentent des cycles d'activité aux différences quelque peu atténuées. La période d'éclosion et de pénétration de la population méridionale qui demeure essentiellement hivernale est prolongée cependant jusqu'au mois d'avril, les sorties les plus importantes étant enregistrées en mars. La race septentrionale Fr 4 présente un schéma d'activité à peu près identique à celui que l'on a observé dans sa zone d'origine, mais le transfert a néanmoins pour effet d'avancer d'environ un mois le maximum de sortie des larves, laquelle semble coïncider avec la remontée de la température dans le sol.

Les résultats de la deuxième expérimentation réalisée à Rennes en 1976-1977, en conditions

plus strictes, nous montrent à nouveau des cycles d'éclosion différents chez ces deux races (Fig. 3).

Dans le sol, à 10 cm de profondeur, les éclosions moyennes échelonnées, ramenées au nombre de larves par kyste sont encore, comme en 1972-1973, plus précoces pour la race méridionale que pour celle du nord (Fig. 3B). La sortie des larves de la race Fr 1 se produit essentiellement en hiver, de décembre à la fin mars, et coïncide avec la période des plus basses températures dans le sol. Elle est apparemment stimulée par le réchauffement qui débute à la mi-janvier mais elle cesse quand la température se rapproche à nouveau de 10 °C.

La race Fr 4 présente une très faible éclosion jusqu'à mi-janvier, date à laquelle elle entre

réellement en activité. Une première phase de sortie se produit jusqu'à mi-mars ; une seconde, aux éclosions plus importantes, lui succède à partir du début du mois d'avril tandis que la température passe de 10 °C à 15 °C. L'activité de cette race diminue très fortement dans la première semaine du mois de juin pour une température de sol légèrement supérieure à 15 °C ; elle cesse totalement au début de juillet.

Placées au laboratoire, à une température constante voisine de 5 °C, ces deux races présentent deux cycles d'éclosion encore distincts (Fig. 3A). La race Fr 1 commence rapidement à éclore, dans les 45 jours qui suivent la mise en place de l'expérimentation. Sa phase d'activité, qui correspond *grosso modo* à celle observée dans le sol, se prolonge jusqu'à fin juin. Par contre, la race Fr 4 n'écloît qu'au bout de quatre mois de séjour à cette température basse. Son éclosion débute donc à mi-février et se poursuit jusqu'au terme de nos enregistrements, en juillet.

Pour chaque race et dans les deux conditions expérimentales, il y a coïncidence dans les cycles d'éclosion qui ont cependant leur déroulement fortement modifié par les variations thermiques. Ainsi, le délai d'éclosion de la race Fr 4 est significativement réduit à la suite du relèvement de la température qui, ultérieurement, occasionne l'arrêt de son activité lorsque plus de 15 °C sont atteints dans le sol ; la sortie des larves de la race Fr 1 est d'autre part suspendue plus tôt, en avril, alors que la température n'est que de 10 °C.

DIFFÉRENCES DANS LE CYCLE DE DÉVELOPPEMENT

Dans leurs régions d'origine, la race méridionale présente un développement plus précoce que celle du Nord. En effet, si le troisième stade larvaire de Fr 1 apparaît dès le mois de février à Castelnaudary (Fig. 4B), il faut attendre le mois d'avril pour observer celui de Fr 4 à Suippes. En avril et mai, la présence respectivement de plus de 30 et 25% des larves de deuxième stade endoracinaires de Fr 4 (Fig. 4A) confirme l'activité essentiellement printanière de cette race alors que les proportions très faibles ou l'absence de larves infestantes à

Castelnaudary sont la conséquence logique de l'arrêt de l'éclosion de Fr 1, survenu entre mars et avril. Cette précocité de Fr 1 s'observe lors de l'apparition de tous les stades ultérieurs de développement et plus particulièrement des adultes, mâles et femelles. Ainsi, au mois de mai, Fr 1, composée uniquement d'adultes, fournit près de 75% de femelles gravides et de kystes alors qu'un mois plus tard, en juin, Fr 4 présente à peine 10% de ces stades. Les différences observées nous paraissent résulter en partie de la précocité d'éclosion des parasites. Mais il est probable qu'en zone méridionale la température, qui est toujours supérieure de quelques degrés à celle enregistrée dans le département de la Marne, accélère le développement de la race Fr 1.

A Rennes, on constate une très forte atténuation de ces différences (Fig. 4C et D). Le stade L₃ apparaît simultanément pour les deux races au mois de mars. Ultérieurement, en considérant les proportions plus faibles du stade L₂ et plus fortes de tous les autres stades, Fr 1 conserve par rapport à Fr 4 une précocité de développement qui nous paraît essentiellement liée au cycle d'éclosion. Le transfert des populations à Rennes a pour effet d'avancer d'environ un mois le cycle de développement de la race septentrionale et de retarder d'autant celui de la race méridionale.

Ces modifications peuvent s'expliquer par l'influence de la température qui, toujours plus élevée à Rennes que dans la Marne (Fig. 2), a certainement accéléré le développement de Fr 4. Le retard dans l'apparition du stade L₃ de Fr 1 à Rennes n'est pas logique puisqu'en février et en mars les températures sont plus élevées dans l'Ille-et-Vilaine que dans l'Aude. Mais, ultérieurement, le rôle des conditions thermiques intervient à nouveau du fait que le réchauffement plus tardif à Rennes qu'à Castelnaudary pourrait être responsable du retard du développement de cette race.

Discussion

Les résultats de ces deux expérimentations démontrent l'existence de cycles d'éclosion et de développement différents chez deux races d'origine géographique différente. La popula-

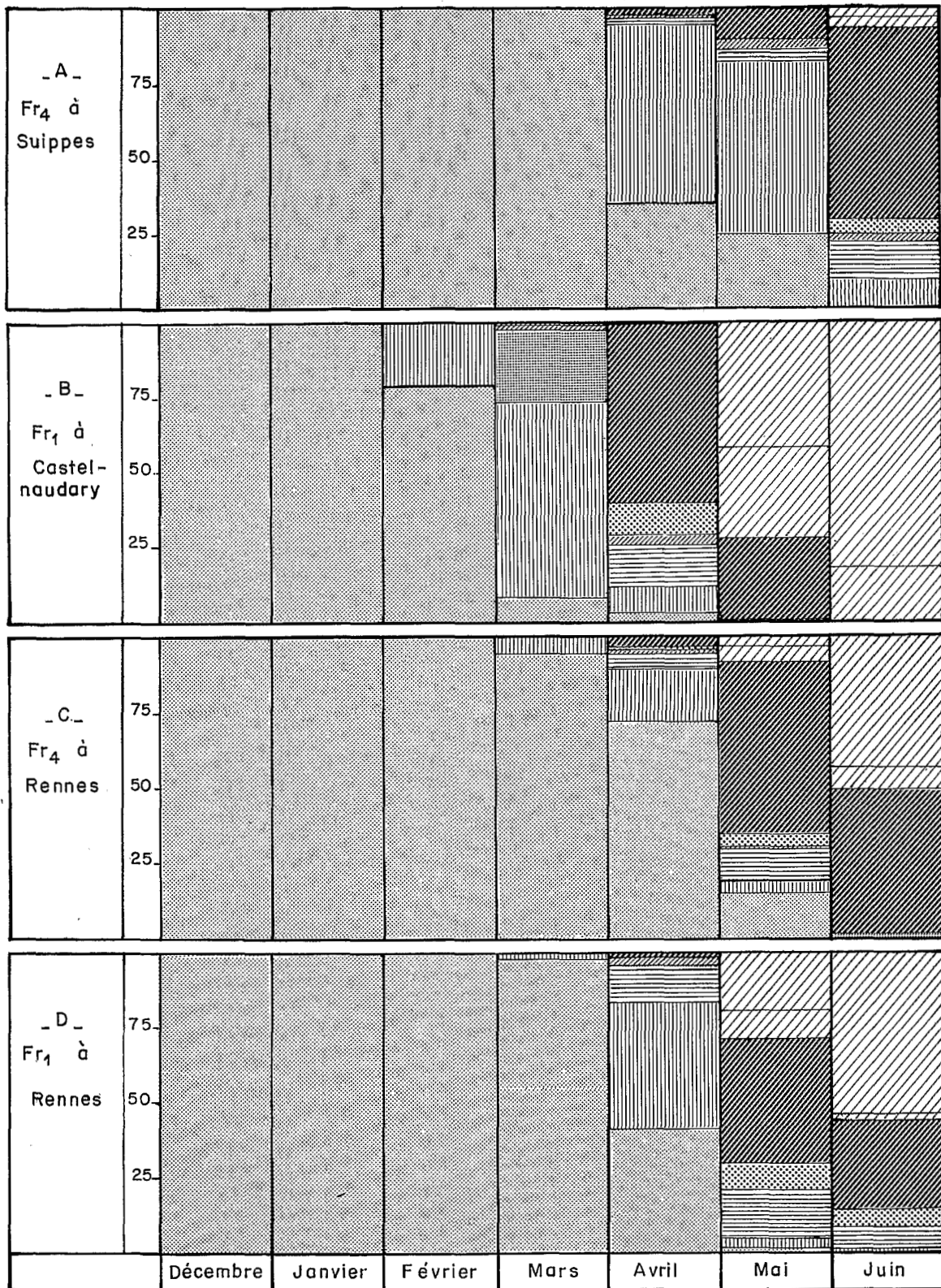


Fig. 4. Cycles de développement de deux races d'*Heterodera avenae* dans leurs régions d'origine et à Rennes : proportions relatives des différents stades de Fr 1 (méridionale) et Fr 4 (septentrionale).

Development cycles of two Heterodera avenae races in their original areas and in Rennes : relative proportions of different stages of Fr 1 (southern) and Fr 4 (northern).

tion méridionale Fr 1 présente une activité d'éclosion hivernale débutant, au moins, en décembre et qui semble cesser au début du printemps. A l'opposé, la race septentrionale Fr 4, peu active durant la période froide, libère ses larves essentiellement au printemps selon un rythme qui pourrait coïncider avec le relèvement des températures dans le sol.

On pourrait penser que ces écarts sont dus essentiellement à des conditions écologiques distinctes comme l'indiquent les enregistrements thermiques locaux. Mais le transfert de ces populations à Rennes a seulement pour effet d'atténuer les différences entre les deux cycles qui demeurent distincts ; ceci semble indiquer l'existence de caractéristiques biologiques propres à chacune de ces deux races. En effet, même après avoir été élevé à Rennes pendant trois années, Fr 1 conserve une activité hivernale qui pourrait correspondre à une exigence de températures basses, de l'ordre de 5 °C, pour l'éclosion de ses larves. L'arrêt du cycle d'éclosion qui se produit entre mars et avril (Fig. 3B) paraît être déterminé par une élévation de la température. Celle-ci est stimulante au début de sa montée mais elle inhibe rapidement l'éclosion lorsqu'elle atteint la valeur de 10 °C. Au contraire, la race septentrionale Fr 4 présente une activité essentiellement printanière qui pourrait traduire la nécessité de températures plus élevées pour éclore. Elle semble posséder, en outre, un rythme endogène d'éclosion printanier car, à la température constante de 5 °C (Fig. 3A), on observe des éclosions importantes durant cette saison. Apparemment, Fr 4 est capable d'éclore à 5 °C mais son délai d'éclosion est fortement raccourci par le relèvement de la température du sol qui, d'abord, stimule la sortie des larves puis la fait cesser au-delà de 15 °C. Par conséquent, les deux races Fr 1 et Fr 4 paraissent bien posséder des cycles d'éclosion différents qui pourraient résulter d'exigences thermiques héréditaires distinctes.

Ces résultats sont en accord avec nos observations antérieures concernant les conditions thermiques de mise en activité de ces deux races (Rivoal, 1975). La température optimale d'éclosion de Fr 1 est en effet de l'ordre de 5 °C, ce qui correspond à la valeur enregistrée durant la période d'activité hivernale de cette popu-

lation dans le Sud de la France. Un relèvement thermique de 5 °C à 10 °C, voire 15 °C, simulant le réchauffement printanier a pour conséquence, comme en conditions extérieures, d'occasionner une sortie importante mais brève des larves. Le cycle essentiellement printanier de Fr 4 est également en conformité avec les données enregistrées au laboratoire. Cette race présente une température optimale d'éclosion de 10 °C, plus élevée donc que dans le cas précédent ; en outre, elle réagit plus favorablement à une élévation identique des conditions thermiques qui entraîne une sortie massive et durable de ses larves.

Par contre, les différences observées dans le cycle de développement endophyte nous paraissent liées plus aux conditions écologiques qu'à d'éventuelles caractéristiques biologiques distinctes de ces deux races. Les écarts observés dans les zones d'origine ne se retrouvent pas après transfert des populations à Rennes. La légère précocité de Fr 1 établie d'après les proportions des effectifs du stade L₃ en avril et de femelles gravides en mai y est fictive car il faut tenir compte des effectifs encore importants de larves infestantes de la race Fr 4 à cette période de l'année. Une comparaison plus fine des vitesses de développement ne peut pas être faite ici car la fréquence des prélèvements et des analyses de végétaux est trop faible. Cependant, les délais importants, de deux à quatre mois selon les situations, que l'on observe entre la pénétration des larves de deuxième stade et l'apparition des larves de troisième stade traduisent une exigence de températures distinctes pour l'accomplissement de ces deux phases de développement.

Il est intéressant de comparer ces deux races à celles déjà étudiées à l'étranger. La race Fr 4, septentrionale, est semblable aux populations d'Europe du Nord alors que Fr 1, par sa période d'activité hivernale et plus particulièrement par son aptitude à cesser d'éclore lorsqu'elle est confrontée à un réchauffement artificiel ou naturel, se rapproche de la race présente en Australie du Sud (Meagher, 1970 ; Banyer & Fisher, 1971a et b). L'analogie entre la race septentrionale Fr 4 et d'autres plus nordiques est logique compte tenu de la proximité et des caractéristiques voisines des écosystèmes dans lesquels elles se trouvent. Elle est par contre

surprenante et présente un intérêt scientifique incontestable dans le cas de Fr 1 que l'on apparente à la population australienne. C'est pour cette raison qu'une étude plus approfondie des conditions thermiques de mise en activité de ces deux races Fr 1 et Fr 4 est en cours. Elle devrait nous renseigner davantage sur leurs caractéristiques biologiques propres et les similitudes qu'elles présentent avec leurs homologues d'Europe du Nord et d'Australie.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier MM. P. Mailhol (Coopérative agricole de Castelnaudary) et G. Morlet (Groupement de Vulgarisation agricole de Suippes) pour l'aide qu'ils m'ont apportée tout au long de cette étude, notamment pour la mise en place des expérimentations et le prélèvement des échantillons.

RÉFÉRENCES

- ANDERSEN, S. (1961). *Resistens mod havredå, Heterodera avenae*. København Meddr. K. Vet.-og Landbohøjsk. afd. Landbr. Pl. Kult., 179 p.
- BANYER, R. J. & FISHER, J. M. (1971 a). Seasonal variation in hatching of eggs of *Heterodera avenae*. *Nematologica*, 17 : 225-236.
- BANYER, R. J. & FISHER, J. M. (1971 b). Effect of temperature on hatching of eggs of *Heterodera avenae*. *Nematologica*, 17 : 519-534.
- COOLEN, W. A. & D'HERDE, C. J. (1972). *A method for the quantitative extraction of nematodes from plant tissue*. Ghent, Min. Agric., St. agric. Res. Cent., 77 p.
- COTTEN, J. (1962). Effect of temperature on hatching in the cereal root eelworm. *Nature, Lond.*, 195 : 308.
- DIXON, C. M. (1963). The effect of spring rainfall on the host-parasite relationship between the cereal root eelworm (*Heterodera avenae* Woll.) and the oat plant (*Avena sativa* L.). *Nematologica*, 9 : 521-526.
- DUGGAN, J. J. (1961). Seasonal variations in the activity of cereal root eelworm (*Heterodera major*, O. Schmidt, 1930). *Scient. Proc. R. Dubl. Soc.*, Series B, 1 : 21-24.
- GOORIS, J. & D'HERDE, C. J. (1972). *A method for the quantitative extraction of eggs and second stage juveniles of Meloidogyne spp. from soil*. Ghent, Public. Min. Agric., St. agr. Res. Cent., 36 p.
- KERRY, B. R. & JENKINSON, S. C. (1976). Observations on emergence, survival and root invasion of second stage larvae of the cereal cyst-nematode, *Heterodera avenae*. *Nematologica*, 22 : 467-474.
- KORT, J. (1960). *A technique for the extraction of Heterodera cyst from wet soil and for the estimation of their egg and larval content*. Wageningen, Multilit. Pl. Ziekt. kund. Dienst., 7 p.
- MEAGHER, J. W. (1970). Seasonal fluctuations in numbers of larvae of the cereal cyst nematode (*Heterodera avenae*) and of *Pratylenchus minyus* and *Tylenchorhynchus brevidens* in soil. *Nematologica*, 16 : 333-347.
- MEAGHER, J. W. (1977). World dissemination of the Cereal-cyst Nematode (*Heterodera avenae*) and its potential as a Pathogen of Wheat. *J. Nematol.*, 9 : 9-15.
- MEZETTI, A. (1953). Osservazioni sull'anguillulosi radicale dei cereali in Italia. *Annali Sper. agr. n. s.*, 7 : 743-758.
- MINZ, G. (1957). Crops damage by nematodes in Israel. *Nematologica*, 2, Suppl. : 405 S.
- RITTER, M. (1959). Contribution à l'étude des nématodes phytoparasites de la Tunisie. *Ann. Inst. natn. agron. (Tn.)*, 32 : 55-77.
- RITTER, M. (1961). Biologie, variations de population et importance pratique, dans le Midi de la France, d'*Heterodera avenae* Filipjev (1934), nématode parasite de céréales. 86^e Congr. Soc. sav., Montpellier, 657-667.
- RIVOAL, R. (1975). Le nématode à kystes des céréales *Heterodera avenae* Woll. en France : nuisibilité, caractéristiques biologiques et perspectives de lutte. *Bull. O.E.P.P.*, 4 : 425-435.
- 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.
- SCOTTO LA MASSESE, C. (1961). Aperçu sur les problèmes posés par les nématodes phytoparasites en Algérie. In « Les Nématodes ». *Journ. Et. et Inf. C.N.R.A. Versailles*, 83-109.
- SOSA MOSS, C. (1966). *Contribution à l'étude d'un nématode phytoparasite : Heterodera avenae Woll.* Thèse. Fac. Sci. Univ. Paris, 149 p.
- SWARUP, G. & SINGH, K. (1964). Studies on the population of *Heterodera avenae* Woll. causing Molya disease of wheat and barley in Rajasthan. *Indian Phytopath.*, 17 : 212-215.

Accepté pour publication le 12 janvier 1978.