

Existence chez la pomme de terre de résistance induite vis-à-vis de *Globodera rostochiensis*

Didier MUGNIÉRY *, Catherine BALANDRAS * (1)⁺ et Patrick ROUSSELLE **

* Laboratoire de Recherche de la Chaire de Zoologie de l'ENSA de Rennes, INRA, Domaine de la Motte-au-Vicomte, 35650 Le Rheu, France et

** Station d'Amélioration de la Pomme de Terre et des Plantes à Bulbes, INRA, Ploudaniel, 29260 Lesneven, France.

Accepted for publication 22 October 1993.

Résumé – Le mécanisme de résistance à *G. rostochiensis* Ro1/4 de deux génotypes ex-*vernei* de pomme de terre et leurs parents est étudié selon diverses méthodologies. Les résultats obtenus *in vitro*, à partir de plantes cultivées en boîte de Petri montrent que la résistance est incomplète. Par contre, la résistance mesurée à partir de tests réalisés en pots est analogue à celle induite par le gène H1. L'influence possible des exsudats radiculaires sur ces discordances est étudiée et réfutée : pour certains génotypes, l'éclosion est supérieure à celle induite par le témoin; pour d'autres, elle est inférieure mais la différence mesurée est insuffisante pour expliquer l'ampleur des discordances observées. Les tests *in vivo* montrent en fait que l'invasion progressive des juvéniles de *G. rostochiensis* induit, à partir d'une certaine quantité de juvéniles, une résistance quasi totale sur toute la longueur de la racine. Cette résistance agit alors également vis-à-vis de *G. pallida*. Le rôle possible des phytoalexines ou de protéines de défense, PR, est envisagé.

Summary – Induced resistance in potato against *Globodera rostochiensis* – Two ex-*vernei* tetraploid genotypes of potato and their parents were studied for their resistance to *G. rostochiensis* Ro1/4. From tests made *in vitro*, on plants grown in Petri dishes, these genotypes decreased, but did not completely suppress the development of females as happens with all resistant genotypes containing the H1 gene. In pot tests, the level of resistance was nearly as strong as that conferred by the H1 gene. The possibility that differences exist in the activity of potato root diffusates was tested and refuted, some of the resistant genotypes inducing greater hatching than the susceptible control. Two other resistant genotypes produced slightly lower rates of hatching but the difference was insufficient to account for observed differences in resistance. In the *in vivo* studies, it appeared that invasion of the roots by juveniles of *G. rostochiensis* induced an almost complete resistance to them and also to *G. pallida*. The possible role of phytoalexins or of PR proteins is discussed.

Key-words : induced resistance, *Globodera rostochiensis*, potato.

Les tests de résistance de variétés nouvelles de pomme de terre à l'égard de *Globodera rostochiensis* sont réalisés, soit *in vivo* en pots de végétation, soit *in vitro* en boîte de Petri. De nombreux articles ont été récemment consacrés à l'intérêt et aux limites de ces types de tests (Phillips *et al.*, 1989; Mugniéry *et al.*, 1989) et une comparaison a été effectuée en utilisant les mêmes génotypes et les mêmes populations de nématodes (Mugniéry & Balandras, 1989).

Normalement, le test pratiqué n'influe pas sur le résultat définitif quand la résistance est conférée par le gène H1 issu de *Solanum andigena* CPC 1673. Cependant, et essentiellement avec *G. pallida* Stone, quelques discordances sont parfois observées. Gonzalès et Scurrah (1982) notent que ces discordances, très rares avec le pathotype péruvien P4A, le sont beaucoup plus fréquemment avec le pathotype P5A, analogue au pathotype européen Pa3 défini par Kort *et al.* (1972).

Lors de tests de résistance effectués dans le cadre de l'enregistrement de nouvelles variétés de pommes de terre, de fortes discordances sont apparues pour deux génotypes, tous les deux issus de génotypes tétraploïdes dont la résistance vis-à-vis de *G. rostochiensis* provenait de *S. vernei*. Nous avons recherché l'origine de ces discordances chez ces deux génotypes ainsi que chez leurs ascendants résistants respectifs.

Matériel et méthodes

a) Les nématodes utilisés sont *G. rostochiensis* Ro1/4 population de référence Écosse. La population de *G. pallida* utilisée dans les essais 5 et 6 appartient au pathotype Pa2/3, population de référence Guiclan.

Les génotypes étudiés sont les hybrides 101.83.3, issu de Fécuva et Blondy, issu d'Astarté. Ces deux derniers cultivars, Fécuva et Astarté, présentent une résistance partielle élevée à l'égard de *G. rostochiensis* Ro1/4. Ils

⁺ Adresse actuelle : Germicopa, Station de Recherches sur la Pomme de Terre, Kerguivarch, 29119 Chateaneuf du Faou, France.

sont tous deux issus de *S. vermei*. Les témoins non résistants de référence sont les cultivars Désirée ou Bintje.

b) Les essais en pots sont réalisés en serre. Chaque tubercule est planté dans un récipient contenant 700 g d'un mélange terre-sable-terreau et infesté par dix kystes enfermés dans un tulle de nylon à maille de 200 µm. L'inoculum moyen de départ se situe entre trois et cinq juvéniles (J2) par gramme de sol. Les nématodes endoradiculaires sont extraits par broyage-centrifugation des racines et du sol. Après sénescence du végétal, les kystes sont extraits à l'éluatrieur de Kort, suivi d'un broyage-centrifugation.

Les essais en boîte de Petri sont réalisés selon la méthode de Mugniéry et Person (1976).

L'exsudat radicaire (ER) est obtenu en déposant les tubercules sur un tamis à maille de 500 µm placé sur un récipient rempli d'eau du robinet. Le tout est conservé à l'obscurité. L'ER standard est récupéré au bout de quatre semaines. Il est réparti sur des kystes isolés et changé une fois par semaine lors du dénombrement de J2 éclos. En fin d'expérimentation, les kystes sont ouverts et les œufs viables non éclos sont dénombrés afin d'apprécier le pourcentage d'éclosion.

c) Les essais sont réalisés de la façon suivante :

1) *essai 1* : Les géotypes sont testés *in vivo* et *in vitro*. Le nombre de répétitions *in vivo* est de quatre. L'inoculum *in vitro* par racine est de cinq juvéniles.

2) *essai 2* : Les ER des différents géotypes sont comparés entre eux. De plus, la dynamique de l'ER est étudiée par un essai complémentaire où l'exsudat utilisé chaque semaine est celui produit par les divers géotypes lors de la semaine précédente.

3) *essai 3* : Un essai de confirmation est réalisé en pot avec un inoculum de trois à cinq J2 par gramme de sol, complété par une analyse des stades endoradiculaires et une évaluation de l'éclosion des kystes parentaux par ouverture de ceux-ci et dénombrement des œufs viables éclos et non éclos.

4) *essais 4* : divers essais *in vitro* sont réalisés par inoculation successives de J2, séparées par des intervalles de 24 h. Une double et une quadruple inoculation est réalisée, cette dernière n'étant faite qu'avec le Cv. Blondy. Pour la double inoculation, on détermine, par dissection des racines juste avant la sortie des premiers mâles, les divers stades endoradiculaires pour calculer les pourcentages de pénétration et de développement ainsi que le rapport des sexes. Pour la quadruple inoculation, seules les femelles sont dénombrées. L'inoculum est de cinq ou dix J2 par racine.

5) *essai 5* : Avec le cv. Blondy, trois inoculations successives de cinq J2 de *G. rostochiensis* sont réalisées, suivies d'une simple inoculation de cinq J2 de *G. pallida*. Le délai entre les inoculations est de 24 heures. Un témoin est inoculé par cinq J2 de *G. pallida* sur des racines d'une longueur équivalente à celle sur lesquelles l'inoculum de *G. pallida* suivant l'inoculum de *G. rostochiensis* a été déposé. Seules les femelles de chacune des deux espèces sont dénombrées.

6) *essai 6* : Les cvs Blondy, Astarté et Fécuva sont testés en pot de végétation selon la procédure suivante : infestation seule de *G. rostochiensis* au semis et deux semaines plus tard; infestation de *G. rostochiensis* au semis, suivie deux semaines plus tard par une infestation de *G. pallida*; infestation de *G. pallida* au semis et deux semaines après semis. Il y a quatre répétitions. L'inoculum consiste en dix kystes enfermés dans un tulle de nylon, correspondant à 4 J2/g de sol. Seuls les kystes néoformés sont dénombrés après sénescence du végétal.

Résultats

ESSAI 1

Le nombre de kystes formés en pot est extrêmement réduit sur tous les géotypes testés. Il y a cependant multiplication, confirmant au moins pour « Astarté » et pour « Fécuva » que la résistance n'est pas totale. La même conclusion s'impose pour les deux autres géotypes (Tableau 1).

Tab. 1. Discordance entre les tests en pot et les tests en boîte de Petri.

	101.83.3	« Blondy »	« Astarté »	« Fécuva »	« Désirée »
Essai en pots					
Nombre de kystes formés	(0-8)	(0-8)	(1-20)	(3-24)	(386-558)
Taux de multiplication	0,4 ± 0,1	0,4 ± 0,1	0,8 ± 0,2	1,1 ± 0,3	46,2 ± 2,4
Essai en boîte de Petri					
larves inoculées	180	65	115	185	160
femelles formées	42	13	20	18	118
%	23	20	17	10	74

* Inoculum initial : dix kystes de *Globodera rostochiensis* Ro1/4.

Le taux de formation des femelles en boîte de Petri est également réduit pour « Astarté » et pour « Fécuva », mais il est largement supérieur au zéro enregistré avec ces cultivars comportant le gène H1. Chez les géotypes testés, ce taux varie de 10 à 23 %, montrant que le développement vers le stade femelle est possible, mais réduit par rapport au témoin. La discordance entre les deux types de tests est donc mise en évidence : le test en pot conduirait logiquement à inscrire tous ces cultivars ou géotypes comme résistants, le test en boîte de Petri rejeterait les deux hybrides, selon le seuil admis.

Considérant le fait qu'en boîte de Petri, on ne tient pas compte de l'influence possible des ER, ceux-ci sont donc étudiés.

ESSAI 2

Les ER standards des différents géotypes n'ont pas la même efficacité. Ceux produits par « Fécuva » et l'hy-

bride issu de « Fécuva » ne diffèrent pas de celui produit par « Désirée » tout en lui étant supérieur. Ceux produits par « Astarté » et « Blondy » ne diffèrent pas entre eux, mais sont significativement inférieurs aux précédents (Fig. 1). L'étude de la dynamique de l'ER confirme en partie ces résultats (Fig. 2). L'effet des ER croît avec le temps, régulièrement pour « Désirée », très rapidement pour « Fécuva » et l'hybride issu de « Fécuva », très lentement pour « Astarté » et « Blondy ». L'ER de ce dernier est significativement inférieur à celui de « Désirée », de « Fécuva » et de l'hybride de « Fécuva » tout au long de l'expérimentation.

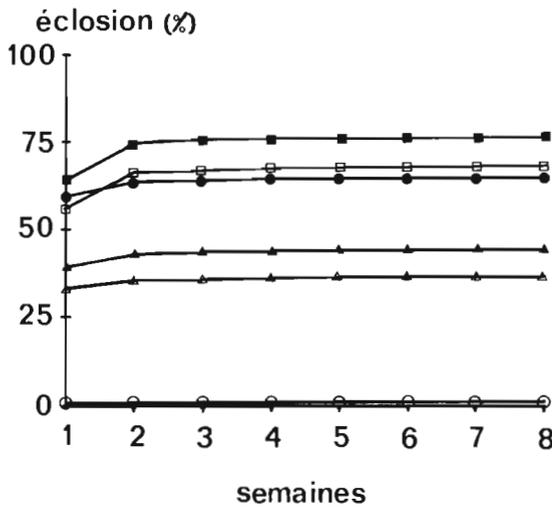


Fig. 1. Éclosion de *Globodera rostochiensis* induite par l'exsudat radicalaire standard de cinq génotypes (■ : 101.83.3; □ : Fécuva; ● : Désirée; ▲ : Astarté; △ : Blondy ○ : eau).

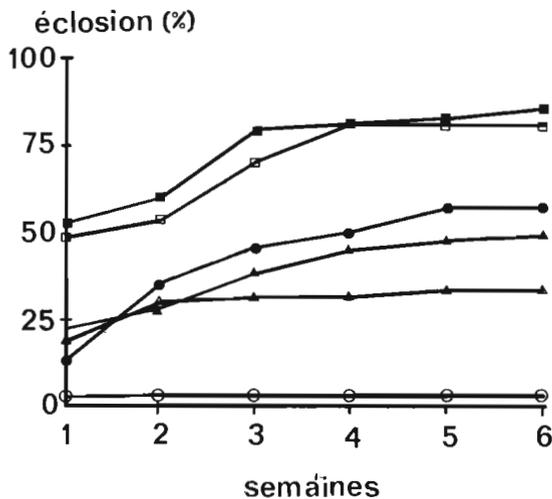


Fig. 2. Éclosion de *Globodera rostochiensis* induite par l'exsudat radicalaire hebdomadaire de cinq génotypes (■ : 101.83.3; □ : Fécuva; ● : Désirée; ▲ : Astarté; △ : Blondy ○ : eau).

Il y a donc avec « Blondy » réduction de l'éclosion de la population de *G. rostochiensis* utilisée. Cette réduction, si importante qu'elle soit, ne peut cependant expliquer à elle seule les discordances existant entre les tests *in vivo* et *in vitro*. D'autre part, la très forte éclosion due aux ER de « Fécuva » et de son hybride est suffisante pour rejeter l'hypothèse explicative d'un effet des ER.

ESSAI 3

Les éclosions des kystes parentaux confirment en tout point les résultats précédents (Tableau 2). Le déficit

Tab. 2. Évolution des stades parasitaires de *Globodera rostochiensis* Ro1/4 dans divers cultivars.

Dates		30/01	7/02	13/02	20/02	27/02	20/03
101.83.3	Racines (g)	4 ± e	15 ± 1	15 ± 1	19 ± 3	21 ± 2	23 ± 1
	Éclosion	13 ± 4	95 ± 3	94 ± 1	-	-	-
	J2	1 ±	25 ± 2	17 ± 3	11 ± 2	11 ± 2	-
	J3	0	0	3 ± 1	1 ± e	1 ± e	-
	J4 mâle	0	0	0	2 ± e	1 ± e	-
	J4 femelle	0	0	±	e ± e	e ± e	-
	mâle	0	0	0	e ± e	5 ± 1	-
	femelle	0	0	0	e ± e	e ± e	0,1 ± e
	« Blondy »	Racines (g)	2 ± e	6 ± 2	8 ± 2	7 ± 3	10 ± 2
Éclosion	6 ± 2	2 ± 6	90 ± 2	-	-	-	
J2	e ± e	37 ± 9	36 ± 9	37 ± 13	20 ± 7	-	
J3	0	0	10 ± 6	4 ± 2	2 ± 1	-	
J4 mâle	0	0	0	2 ± 1	1 ± e	-	
J4 femelle	0	0	0	e ± e	e ± e	-	
mâle	0	0	0	e ± e	7 ± 2	-	
femelle	0	0	0	e ± e	e ± e	0,5 ± 0,3	
« Astarté »	Racines (g)	2 ± 1	5 ± 1	13 ± 1	11 ± 1	11 ± 1	13 ± 2
Éclosion	17 ± 3	29 ± 4	95 ± 2	-	-	-	
J2	1 ± 1	25 ± 10	25 ± 1	31 ± 2	17 ± 5	-	
J3	0	0	3 ± 1	3 ± e	1 ± e	-	
J4 mâle	0	0	0	2 ± e	1 ± 1	-	
J4 femelle	0	0	0	1 ± e	e ± e	-	
mâle	0	0	0	e ± e	6 ± 2	-	
femelle	0	0	0	e ± e	e ± e	0,5 ± 0,2	
« Fécuva »	Racines (g)	5 ± 1	14 ± 2	18 ± 2	24 ± 3	25 ± 4	20 ± 2
Éclosion	17 ± 1	65 ± 15	94 ± 1	-	-	-	
J2	2 ± e	24 ± 5	17 ± 3	13 ± 4	9 ± 2	-	
J3	0	0	2 ±	1 ± 1	1 ± e	-	
J4 mâle	0	0	e ± e	2 ± 1	e ± e	-	
J4 femelle	0	0	e ± e	1 ± e	e ± e	-	
mâle	0	0	0	0	3 ± 1	-	
femelle	0	0	0	0	e ± e	0,7 ± 0,1	
« Désirée »	Racines (g)	2 ± e	11 ± 1	18 ± 2	18 ± 2	22 ± 3	19 ± 2
Éclosion	8 ± 2	54 ± 10	98 ± e	-	-	-	
J2	1 ± e	32 ± 4	6 ± e	5 ± 3	1 ± e	-	
J3	0	0	23 ± 3	6 ± 2	1 ± e	-	
J4 mâle	0	0	±	9 ± 2	e ± e	-	
J4 femelle	0	0	±	3 ± 1	e ± e	-	
mâle	0	0	0	2 ± 1	39 ± 9	-	
femelle	0	0	0	2 ± 1	4 ± 1	29 ± 2	

d'éclosion enregistré avec « Astarté » et « Blondy » est important pendant les deux premières semaines, mais il se comble par la suite. L'hypothèse d'un quelconque effet significatif des ER est là encore infirmé.

L'analyse du développement des stades endoradicaux montre qu'aucun génotype ne s'oppose à la pénétration des juvéniles, bien qu'une sortie des juvéniles des racines après pénétration ne soit pas exclue comme cela a été suggéré chez les clones comportant le gène H1 (Forrest *et al.*, 1986; Mullin & Brodie, 1988). Le phénomène manifeste est une non évolution des J2 qu'on n'observe pas chez « Désirée ». Les quelques nématodes parvenant au stade adulte, hormis quelques rares femelles sont des mâles, bien qu'en quantité très réduite par rapport à ceux formés dans « Désirée ».

De toute évidence, la résistance observée *in vivo* s'exprime dans les racines, après pénétration.

ESSAI 4

Le rôle potentiel des ER étant éliminé, on peut considérer qu'une différence essentielle entre les deux types de tests tient à la densité d'inoculum et au fait qu'en boîte de Petri, les racines ne sont infestées qu'une seule fois, celles poussant en pot étant susceptibles de l'être au fur et à mesure de leur croissance et de l'éclosion des J2. Une double inoculation de cinq J2 par racine poussant en boîte de Petri n'entraîne aucune modification du devenir des nématodes (Tableau 3). L'augmentation de l'inoculum entraîne comme prévu sur Désirée une diminution du nombre de femelles formées, due comme montré par Trudgill (1967) et Mugniéry et Fayet (1984) à une détermination épigénique du sexe, sensible essentiellement à partir de 20 J2 par racine. Sur « Blondy », on observe le même effet à partir de la même densité d'inoculum par racine. A cette densité, le pourcentage de femelles formées est fortement réduit. L'effet d'une quadruple inoculation sur « Désirée » produit aux faibles inoculum une faible réduction du nombre de femelles formées. Chez « Blondy », cette réduction est très importante et entraîne la formation d'un nombre marginal de femelles (Tableau 4).

ESSAI 5

Chez « Blondy », les réactions visibles sur racines infestées par *G. rostochiensis* sont très prononcées et d'aspect nécrotique. Une résistance par phytoalexines pourrait être envisagée. En général, la synthèse des phytoalexines est déclenchée de manière spécifique par un pathogène donné mais leur spectre d'action est très général. Le Tableau 5 montre l'effet d'une pré-inoculation de *G. rostochiensis* sur le devenir subséquent de *G. pallida*, inoculé 24 heures après trois inoculations successives de *G. rostochiensis*. Sur « Désirée », on observe une indifférence totale entre les deux espèces, *G. pallida* se développant de la même manière, qu'il y ait eu ou non infestation antérieure par *G. rostochiensis*. Par contre, *G. pallida* seul se développe correctement sur « Blondy ». *G. pallida* inoculé après trois inoculations

Tab. 3. Effet d'une double inoculation sur la même racine de *Globodera rostochiensis* Ro1/4 en boîte de Petri.

	« Désirée »	« Blondy »
1 ^{er} dépôt		
larves inoculées	90	100
femelles formées	68	34
%	76	34
2 ^e dépôt		
larves inoculées	90	100
femelles formées	62	35
%	69	35

* L'inoculum est de cinq J2 par dépôt.

Tab. 4. Effet de la densité d'inoculum et de 4 inoculations successives de *Globodera rostochiensis* Ro1 en boîte de Petri.

	« Désirée »				« Blondy »			
	Péné-	Blo-	IA	femelles	Péné-	Blo-	IA	femelles
	tration	cage	♂/♀	formées	tration	cage	♂/♀	formées
	%	%	%	%	%	%	%	
1 × 5 J2/racine	79	13	0,1	63	63	32	0,8	24
4 × 5 J2/racine	62	8	0,1	52	51	48	2,1	9
1 × 10 J2/racine	75	9	0,1	62	56	20	0,8	25
4 × 10 J2/racine	56	7	0,1	48	47	60	1,6	7
1 × 20 J2/racine	79	29	0,6	35	47	37	1,2	13

* 200 J2 sont inoculés par expérimentation.

Tab. 5. Effet d'une préinoculation de *Globodera rostochiensis* Ro 1/4 sur *G. pallida* Pa 2/3 en boîte de Petri.

	3 × 5 J2 GR/racine + 1 × 5 J2 GP/racine	1 × 5 J2 GP/racine
* Désirée »	100 ♀/225 J2 (45 %)	35 ♀/75 J2 (47 %)
* Blondy »	21 ♀/270 J2 (8 %)	10 ♀/90 J2 (12 %)
	30 ♀/ 85 J2 (38 %)	

* GR = *G. rostochiensis*, GP = *G. pallida*.

successives de *G. rostochiensis* voit son développement très fortement contrarié.

ESSAI 6

Que l'on ait affaire à l'une ou l'autre espèce, l'inoculation effectuée tardivement entraîne un léger déficit en kystes formés. Ce déficit s'explique facilement par le fait que les loci de pénétration sont moins favorables à la formation des femelles, étant donné la nature épigénique de la détermination du sexe de ces deux espèces.

L'inoculation mixte *G. rostochiensis* suivie de *G. pallida* entraîne un déficit global de formation des kystes de 16 %, 28 %, 33 % et 24 % respectivement pour « Bintje », « Astarté », « Fécuva » et « Blondy ». Ce déficit, non significatif chez « Bintje » au test chi², peut s'expliquer

Tab. 6. Effet d'une préinoculation de *Globodera rostochiensis* Ro 1/4 sur le développement de *G. pallida* Pa 2/3 inoculé en pot deux semaines après.

au semis	Nombre de kystes formés après inoculation de GR Ro 1/4 et GP Pa 2/3				« Blondy »
	au semis + deux semaines	« Bintje »	« Astarté »	« Fécuva »	
GR Ro 1/4		825 ± 165	35 ± 7	79 ± 10	53 ± 10
	GR Ro1/4	1140 ± 129	20 ± 3	38 ± 4	50 ± 14
GP Pa 2/3		635 ± 126	377 ± 51	591 ± 79	489 ± 65
	GP Pa 2/3	574 ± 89	336 ± 17	596 ± 60	342 ± 61
GR Ro 1/4	GP Pa 2/3	1172 ± 27	267 ± 29	455 ± 74	361 ± 49

par l'augmentation de l'inoculum et donc par une augmentation de la compétition. Chez les autres génotypes, ce déficit est significatif au même test. Il confirme, mais avec moins d'ampleur, les résultats de résistance croisée observée *in vitro*.

Discussion

Chez les génotypes étudiés et spécialement chez « Blondy » où l'intégralité des expérimentations a pu être réalisée, il apparaît un type de résistance induite non encore décelé. Cette résistance se manifeste par un pourcentage de juvéniles non développés important et par un sexe-ratio largement supérieur à celui observé chez « Désirée », utilisé ici comme témoin. Dès lors que l'inoculation est ponctuelle et unique, c'est le seul phénomène observable. L'intensité de cette réaction de résistance croît mais dans des proportions faibles si la quantité locale d'inoculum croît. Là encore, cette réaction est analogue à celle enregistrée chez des génotypes non résistants soumis à une pression locale croissante de juvéniles qui conduit à une diminution du nombre de nématodes développés et à une augmentation de l'indice andrique (Mugniéry & Fayet, 1984). Si la racine est soumise à une succession d'agressions, chacune de faible ampleur, elle réagit de manière systémique par une réaction brutale et quasiment totale en bloquant les J2 ayant préalablement pénétré et en orientant le phénotype de nématodes développés vers le sexe mâle. Cette réaction est occasionnée par *G. rostochiensis*. Une fois enclenchée, elle agit vis-à-vis de *G. pallida* à l'égard duquel aucune réaction directe de résistance n'est notable. Ce phénomène est à comparer à celui décrit pour les phytoalexines, dont l'induction est spécifiquement due à un pathogène donné et qui sont actives de manière aspécifique vis-à-vis d'autres pathogènes. La présence et l'activité des phytoalexines a été mise en évidence chez le soja vis-à-vis de *Meloidogyne incognita* (Kaplan *et al.*, 1980 *a, b*). Sur pomme de terre, Zinovieva et Chalova (1987) montrent l'activité de la rishitine et de la lubimine contre *Ditylenchus dipsaci* et *D. destructor*. Cependant, il faut noter que les phytoalexines ne sont normalement jamais associées à des résistances polygéniques et

la résistance provenant de *S. vernei* est bien polygénique vis-à-vis de *G. rostochiensis*. Une autre possibilité envisageable est l'existence de protéines de défense PR. Dans la mesure où la résistance induite est observée à longue distance du point d'inoculation du premier pathogène, que celui-ci soit de la même espèce ou d'une espèce différente du second, cette hypothèse pourrait paraître plus vraisemblable. Là encore, il faut noter qu'aucune protéine de défense PR n'a jamais été citée comme toxique à l'égard de nématodes.

Dans la pratique, l'existence de cette résistance induite compromet fortement l'utilisation seule de la technique *in vitro* de la boîte de Petri pour tester la résistance de la pomme de terre à *G. rostochiensis* Ro1/4 quand celle-ci n'est pas seulement due au gène H1. D'autre part, il est clair que l'activité de cette réaction, induite par *G. rostochiensis*, ne semble pas suffisante dans les conditions naturelles pour réduire les populations de *G. pallida* en cas d'infestation mixte.

Références

- FORREST, J. M. S., TRUDGILL, D. L. & COTES, L. M. (1986). The fate of juveniles of *Globodera rostochiensis* and *G. pallida* in roots of susceptible and resistant potato cultivars with gene H1. *Nematologica*, 32 : 106-114.
- GONZALEZ, A. & SCURRAH, M. (1982). Discrepancy between testing and tubers in progeny screenings for resistance to potato cyst nematode *Globodera pallida*. *Proc. int. Congr. C.I.P., Lima, Peru, 22-27 Feb. 1982* : 89-90.
- KAPLAN, D. T., KEEN, N. T. & THOMASON, I. J. (1980 *a*). Association of glyceollin in incompatible response of soybean roots to *Meloidogyne incognita*. *Physiol. Pl. Pathol.*, 16 : 309-318.
- KAPLAN, D. T., KEEN, N. T. & THOMASON, I. J. (1980 *b*). Studies on the mode of action of glyceollin in soybean incompatibility to the root knot nematode *Meloidogyne incognita*. *Physiol. Pl. Pathol.*, 16 : 319-325.
- KORT, J., ROSS, H., RUMPENHORST, H. J. & STONE, A. R. (1977). An international scheme for identifying and classifying pathotypes of potato cyst-nematodes *Globodera rostochiensis* and *G. pallida*. *Nematologica*, 23 : 333-339.

- MULLIN, B. A. & BRODIE, B. B. (1988). Effects of host resistance on second-stage juveniles and adults of *Globodera rostochiensis*. *J. Nematol.*, 20 : 335-339.
- MUGNIÉRY, D. & BALANDRAS, C. (1989). Influence du test et de la population de *Globodera pallida* sur l'évaluation de la résistance des variétés de pomme de terre en inscription. *Potato Res.*, 32 : 311-320.
- MUGNIÉRY, D. & FAYET, G. (1984). Détermination du sexe de *Globodera rostochiensis* Woll et influence des niveaux d'infestation sur la pénétration, le développement et le sexe de ce nématode. *Revue Nématol.*, 7 : 233-238.
- MUGNIÉRY, D. & PERSON, F. (1976). Méthode d'élevage de quelques nématodes à kyste du genre *Heterodera*. *Sci. agron., Rennes* : 217-220.
- MUGNIÉRY, D., PHILLIPS, M. S., RUMPENHORST, H. J., STONE, A. R., TREUR, A., TRUDGILL, D. L. (1989). Assessment of partial resistance of potato to, and pathotype and virulence differences in, potato cyst nematodes. *EPPO Bull.* 19 : 7-25.
- PHILLIPS, M. S., RUMPENHORST, H. J., TRUDGILL, D. L. (1989). Environmental interactions in the assessment of partial resistance in potato cyst nematodes. II. Interactions with and virulence differences between populations of *Globodera pallida*. *Nematologica*, 25 : 207-215.
- TRUDGILL, D. L. (1967). The effect of environment on sex determination in *Heterodera rostochiensis*. *Nematologica*, 13 : 263-272.
- ZINOVIEVA, S. V. & CHALOVA, L. I. (1987). Phytoalexins of potato and their role in the resistance to stem nematodes. *Helminthologia*, 24 : 303-309.