

# Cinétique transcuticulaire et accumulation d'un carbamate nématocide et de ses métabolites : origine de la sélectivité vis-à-vis des nématodes

Jean-Baptiste BERGÉ, André CUANY & Jean-Marc BRIDE

INRA, Station de Recherches sur les Nématodes, 123 boulevard Francis Meilland, 06602 Antibes, France.

## RÉSUMÉ

L'activité nématocide de l'aldicarbe et de son sulfoxyde a été étudiée, après différents temps d'incubation, ainsi que leur absorption par les nématodes. L'absorption de l'aldicarbe par les nématodes est très rapide mais dépend du nombre de nématodes ainsi que de la concentration du pesticide. Les études comparatives ont donc été réalisées à partir d'un nombre constant de nématodes mis en présence d'un volume et d'une concentration identiques de la solution pesticide.

Pour un même temps d'incubation, la pénétration de l'aldicarbe est supérieure chez les larves sensibles de *M. arenaria*, relativement aux larves tolérantes de *N. carpocapsae* entourées de leur exuvie. Chez *N. carpocapsae* il s'agit d'une résistance d'ordre physique, puisque l'élimination de l'exuvie augmente la pénétration de l'aldicarbe dans les animaux. Chez les deux nématodes les concentrations d'aldicarbe accumulées dans des animaux sont supérieures à la concentration initiale d'aldicarbe dans le milieu d'incubation. L'accumulation pour un même temps est supérieure chez *M. arenaria*. Le sulfoxyde d'aldicarbe pénètre moins bien dans les nématodes que l'aldicarbe, ce qui peut être dû au caractère polaire du sulfoxyde. Ainsi, et malgré les propriétés inhibitrices de l'acétylcholinestérase (AChE) supérieure du sulfoxyde, son activité paralysante *in vivo* est inférieure à celle de l'aldicarbe.

La vitesse et l'amplitude de métabolisation de l'aldicarbe et du rejet du sulfoxyde par les nématodes dans le milieu sont identiques chez *M. arenaria* et *N. carpocapsae* débarrassés de leur exuvie, la moindre sensibilité de cette dernière espèce doit être due à des causes internes (systèmes enzymatiques). En revanche, la cinétique de rejet du sulfoxyde en fonction de sa concentration dans le milieu extérieur, pourrait expliquer les effets synergiques, observés *in vivo* des mélanges aldicarbe + sulfoxyde + sulfone.

## SUMMARY

*Transcuticular kinetics and accumulation of a carbamate nematocide and its metabolites : origin of selectivity on the nematodes*

An average of two thousand of second stage juveniles of *Meloidogyne arenaria* or third stage juveniles of *Neoplectana carpocapsae* were placed in wells of microtitration plates containing 2  $\mu$ l of  $10^{-3}$  or  $10^{-2}$  M aldicarb or sulfoxide. After varying incubation periods, the pesticide solution under study was recovered and analysed by high performance liquid chromatography. The nematocide activity of the compounds was observed simultaneously. Absorption by the nematodes was found to be very fast, and dependent on the ratio between the number of nematodes and the volume and concentration of the pesticide solution. The comparative studies were therefore standardized by using always a constant volume and concentration of pesticide solution and a constant number of nematodes.

For any given incubation periode, the penetration of aldicarb was greater for larvae of *M. arenaria*, which are susceptible, compared with larvae of *N. carpocapsae*, which are tolerant and surrounded by an exuvium. In *N. carpocapsae* the resistance is physical, since the removal of the exuvium increased the possibility of aldicarb penetration. In both species, the concentration of aldicarb accumulated in the animals was greater than the initial concentration in the external medium. At any given time, accumulation was greater in *M. arenaria*. Aldicarb sulfoxide penetrated less into the nematodes than did aldicarb, which may be due to the greater polarity of sulfoxide. Thus, in spite of the greater inhibition properties of the sulfoxide, on acetylcholinesterase (AChE) *in vitro*, its paralysing ability *in vivo* is less than that of aldicarb.

The speed and amount of aldicarb metabolization and excretion of sulfoxide into the medium are the same for *M. arenaria* and *N. carpocapsae* when their exuvium is removed. The tolerance of *N. carpocapsae* can thus only

be explained if alternative hypotheses are considered such as differences in the oxidation status of the pesticide in the nematodes or the types of enzymes systems-involved during oxidation. The synergistic effects observed in vivo with mixtures of aldicarb, sulfoxide and sulfone could nevertheless be explained by the kinetics of sulfoxide excretion by the animals in relation to its concentration in the external medium.

Plusieurs auteurs ont déjà souligné que l'activité des nématicides est dépendante des possibilités de pénétration, d'accumulation et de métabolisation des produits dans les nématodes (Marks, Thomason & Castro, 1968 ; Castro & Thomason, 1973 ; Le Patourel & Wright, 1976 ; Batterby, Le Patourel & Wright, 1977). Ces derniers auteurs montrent en particulier que l'espèce *Aphelenchus avenae* Bastian, 1865, sensible à l'aldicarbe, accumule et métabolise ce produit presque entièrement en sulfoxyde en 24 heures, alors que *Panagrellus redivivus* Goodey, 1945, plus tolérant, en métabolise deux à trois fois moins.

Nous avons observé une différence analogue entre les larves infestantes de *Meloidogyne javanica*, (Treub, 1885) Chitwood, 1949, qui sont, in vivo, plus sensibles et celles de *Neoplectana carpocapsae*, protégées ou non de leur exuvie, qui sont plus tolérantes. Il est difficile de donner un rapport de sensibilité entre ces deux espèces. En effet, si la  $DE_{50}$  est voisine de  $5 \cdot 10^{-5}$  M d'aldicarbe pour *M. javanica*, elle n'a pas pu être déterminée dans le cas de *N. carpocapsae* où on sait qu'elle est supérieure à  $10^{-2}$  M (Mitiche, 1980). Il s'ensuit que le rapport de tolérance est supérieur à 100. Une partie de ces différences de comportement peut s'expliquer par le fait que les acétylcholinesthérasés solubles (AChE) de *M. javanica* sont inhibées par l'aldicarbe et sa sulfone à des concentrations environ cinq fois plus faibles que celles de *N. carpocapsae*. Il n'y a pas de différence en revanche dans le cas du sulfoxyde (Cuany *et al.*, 1981). La sensibilité de l'enzyme cible à l'aldicarbe ou à ses dérivés d'oxydation n'explique donc pas en totalité son mode d'action. D'autre part, on ne peut expliquer pourquoi, in vivo, l'activité de l'aldicarbe est supérieure à celle du sulfoxyde, alors que c'est l'inverse qui est observé in vitro chez *M. arenaria*, le sulfoxyde est en effet vingt fois plus inhibiteur des AChE solubles de ce nématode que l'aldicarbe ou la sulfone. Ce paradoxe est encore plus accentué en ce qui concerne les AChE solubles de *N. carpocapsae* (le sulfoxyde est, dans ce cas, 100 fois plus inhibiteur in vitro).

Deux voies de recherches ont été mises en œuvre afin d'expliquer ces phénomènes apparemment contradictoires :

— Cinétique comparée de pénétration de l'aldicarbe et du sulfoxyde dans les organismes.

— Vitesse comparée de métabolisation de l'aldicarbe chez les deux espèces de nématodes. A ce pro-

pos, et afin de vérifier que la métabolisation se déroule à l'intérieur des animaux, nous avons été amenés à préciser le rôle éventuel des exsudats de nématodes.

### Matériel et méthodes

A l'aide d'une seringue à gaz de chromatographie munie d'un dispositif de filtration, les larves de *M. arenaria* et de *N. carpocapsae* sont concentrées en un point et rapidement séchées sur un filtre Millipore de  $1.2 \mu\text{m}$ . L'amas de nématodes obtenu est prélevé et disposé dans une cupule conique de « plaque à microtitration » dans laquelle est disposée la solution d'aldicarbe de concentration connue. Chaque cupule est recouverte d'une lamelle lutée à l'huile de paraffine durant le temps de contact. Environ 2 000 nématodes sont mis en contact avec  $2 \mu\text{l}$  de solution du pesticide. Après différents temps de contact, on récupère la solution d'aldicarbe que l'on a préalablement diluée en séparant les nématodes sur un filtre Millipore®, comme précédemment. Ceux-ci sont ensuite dénombrés. La solution témoin (sans nématodes) est également passée au travers d'un filtre Millipore afin de compenser les effets de l'adsorption du pesticide sur la cellulose. L'analyse des solutions se fait en chromatographie liquide à haute performance. Le rapport des surfaces intégrées des pics « aldicarbe » permet de calculer les pourcentages d'absorption de l'aldicarbe dans le temps, ramenés à un nombre donné de nématodes. Dans les conditions spécifiques de mise en évidence de l'aldicarbe (phase mobile n° 1 : mélange à 50% de méthanol + 50% d'eau enrichie de 2% d'acide acétique) il est également possible de révéler le sulfoxyde d'aldicarbe qui présente un temps de rétention plus court. On a pu apprécier de cette manière les quantités de sulfoxyde rejetées par les animaux dans le milieu extérieur.

L'analyse plus spécifique de l'absorption du sulfoxyde d'aldicarbe se fait de la même façon, mais avec une phase mobile n° 2 constituée de 20% de méthanol et 80% d'eau à 2% d'acide acétique. Dans tous les cas la colonne est une silice greffée RP 18 de  $7 \mu\text{m}$ , le débit de la phase mobile est de  $1 \text{ ml} \cdot \text{min}^{-1}$ . Dans ces conditions de chromatographie les temps de rétention sont de 428 secondes pour l'aldicarbe et 167 secondes pour le sulfoxyde dans la phase mobile n° 1, tandis que celui du sulfoxyde est de 385 secondes dans la phase mobile n° 2, alors que dans ces conditions l'aldicarbe n'est pas révé-

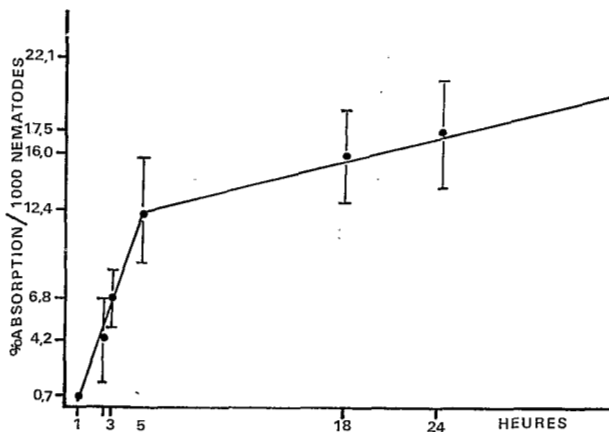


Fig. 1. Cinétique de pénétration de l'aldicarbe dans les larves de *M. arenaria* (5 répétitions de 2 000 nématodes dans 2  $\mu$ l. d'aldicarbe à  $10^{-3}$  M). Equations des droites : de 1 à 5 heures :  $y = 2.96x - 2.33$  ( $r = 0.99$ ) ; de 5 à 48 heures :  $y = 0.22x + 11.8$  ( $r = 0.99$ ).

*Kinetics of penetration of aldicarb into M. arenaria larvae (5 replicates of 2 000 nematodes each in 2  $\mu$ l aldicarb at a concentration of  $10^{-3}$  M). Equation of linear regression : 1 to 5 hours :  $y = 2.96x - 2.33$  ( $r = 0.99$ ) ; 5 to 48 hours :  $y = 0.22x + 11.8$  ( $r = 0.99$ ).*

La détection se fait à la sortie de la colonne à l'aide d'un détecteur UV, soit à réseau, soit à filtre à 254 nm. Ces conditions de détection ne sont pas les meilleures, puisque  $\Sigma$  max. se trouve à 210 nm, mais elles sont suffisantes.

## Résultats

### CINÉTIQUE COMPARÉE DES PÉNÉTRATIONS DE L'ALDICARBE DANS *M. arenaria* ET *N. carpocapsae*

Comme en témoignent les résultats présentés à la figure 1, la pénétration de l'aldicarbe dans les larves infestantes de *M. arenaria* est très rapide durant les cinq premières heures de contact ; ensuite elle est plus lente. Les points obtenus jusqu'à cinq heures d'une part et de cinq heures à 48 heures d'autre part s'ajustent à deux droites de régression de pentes très différentes. Il est probable cependant que le phénomène de pénétration suive une courbe d'allure logarithmique que nous n'avons pas pu mettre en évidence avec nos points d'observation. C'est ce que semblent indiquer les résultats obtenus récemment avec le benzo ( $\alpha$ ) pyrène. Si on fait varier le nombre de larves infestantes dans un volume constant de solution du pesticide, le pourcentage d'absorption augmente dans le même sens, mais la quantité

pondérale d'aldicarbe absorbée en 24 heures pour 1 000 larves (exprimée en ng sur la figure 2) diminue quand le nombre de nématodes croît.

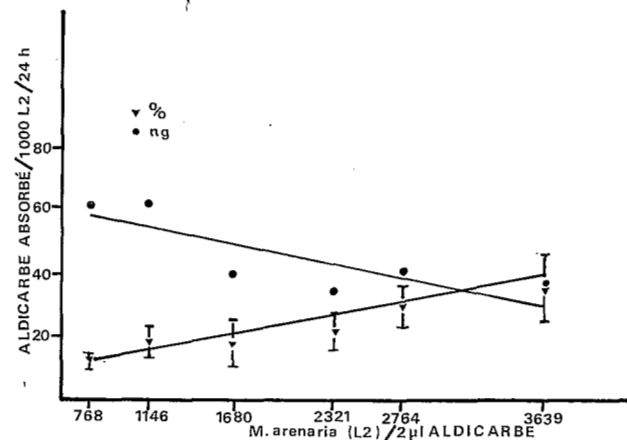


Fig. 2. Influence du nombre de larves dans un volume constant de pesticide sur le pourcentage et la quantité de pesticide absorbé par 1 000 larves. Equations des droites : % :  $y = -0.0079x + 6.69$  ( $r = 0.96$ ) ; ng :  $y = 0.0089x + 64.5$  ( $r = 0.78$ ).

*Influence of the number of larvae in a constant volume of the pesticide on the percentage and amount of pesticide absorbed by 1 000 larvae. Equations of linear regression : % :  $y = -0.0079x + 6.69$  ( $r = 0.96$ ) ; ng :  $y = 0.0089x + 64.5$  ( $r = 0.78$ ).*

D'autre part, si on augmente la concentration en aldicarbe des solutions d'incubation (figure 3), le pourcentage de produit absorbé en 24 heures par un nombre constant de nématodes décroît, mais le poids final de produit absorbé (exprimé en ng) augmente considérablement. Il tend vers un palier que nous n'avons pas atteint dans les limites de cette expérience.

Nous avons tenu compte de ces facteurs de variation pour l'étude comparative de l'absorption de l'aldicarbe chez les deux espèces de nématodes, en veillant à disposer un nombre constant d'individus dans un volume et une concentration identiques de produit.

Les résultats portés à la figure 4 montrent que les larves de troisième stade de *N. carpocapsae*, entourées de l'exuvie du deuxième stade larvaire, absorbent très peu d'aldicarbe comparativement à celles de *M. arenaria*. En revanche, les larves de *N. carpocapsae* débarrassées de leur exuvie par un traitement à l'eau de Javel du commerce à 10% durant quinze minutes, absorbent l'aldicarbe dans les mêmes proportions que les L<sub>2</sub> de *M. arenaria*. Si on se réfère non plus au nombre mais au volume des nématodes,

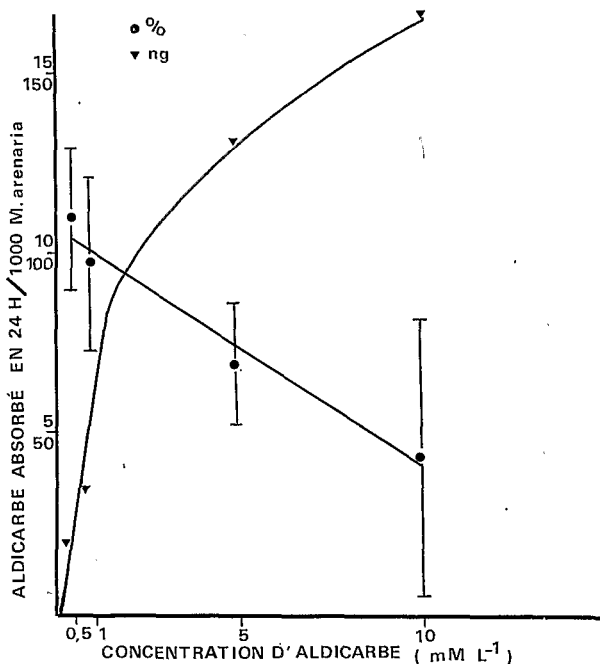


Fig. 3. Influence de la concentration en aldicarbe de la solution d'incubation sur le pourcentage et la quantité totale de produit absorbé (2 165 nématodes dans 2 µl de solution, 4 répétitions pour chaque concentration).

Effect of varying aldicarb concentration in the incubation solution on the percentage and the total amount of the pesticide absorbed (2 165 nematodes in 2 µl of solution ; 4 replicates of each concentration).

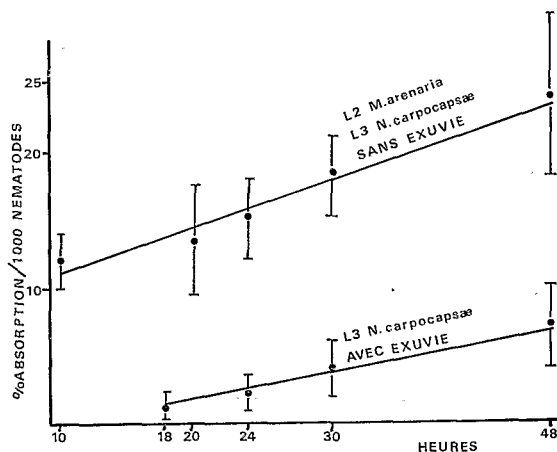


Fig. 4. Cinétique de l'absorption de l'aldicarbe chez *M. arenaria* et *N. carpocapsae* avec ou sans exuvie (2 165 nématodes pour 4 µl d'aldicarbe 10<sup>-3</sup> M, 5 répétitions).

Kinetics of absorption of aldicarb by *M. arenaria* and *N. carpocapsae* with or without exuvium (2 165 nematodes for 4 µl of aldicarb at 10<sup>-3</sup> M concentration, 5 replicates).

on calcule que 1 000 larves de *M. arenaria* représentent un volume approximatif de 12.10<sup>-5</sup> ml contre 18.10<sup>-5</sup> ml pour 1 000 larves de *N. carpocapsae*. Tenant compte d'autre part de la quantité d'aldicarbe absorbée par ces deux espèces de nématodes, on peut facilement calculer la concentration d'aldicarbe présente dans les animaux (avant métabolisation et excrétion des métabolites) par rapport au milieu d'incubation et démontrer que cette concentration est supérieure à la concentration initiale d'aldicarbe du milieu d'incubation (il y a accumulation) et que celle-ci est plus importante chez *M. arenaria*. Par exemple, après 48 heures d'incubation dans une solution d'aldicarbe à 10<sup>-3</sup> M, la concentration d'aldicarbe dans les nématodes est de 3,8.10<sup>-3</sup> M dans les *Meloidogyne* et de 2,5.10<sup>-3</sup> M dans les *Neoplectana* sans exuvie.

#### CINÉTIQUE COMPARÉE DE L'ABSORPTION DE L'ALDICARBE ET DU SULFOXYDE

Les nématodes sont placés durant 48 ou 72 heures dans une solution d'aldicarbe ou de sulfoxyde à 10<sup>-2</sup> M. On calcule, pour chaque temps, et sur un minimum de cinq répétitions, les pourcentages et les quantités correspondantes de produit absorbé chez les deux espèces de nématodes (Tab. 1). Il apparaît que *M. arenaria* absorbe davantage d'aldicarbe que de sulfoxyde. Il en est de même pour *N. carpocapsae* en présence des exuvies larvaires. Chez les deux espèces l'absorption de l'aldicarbe est deux fois plus importante après 72 heures d'incubation.

#### MÉTABOLISATION DE L'ALDICARBE

La cinétique de métabolisation a été appréciée par l'analyse du sulfoxyde rejeté par les animaux dans le milieu d'incubation, L'oxydation de l'aldicarbe en sulfoxyde et son excrétion peuvent être révélées dans le milieu d'incubation après dix heures de contact avec le pesticide (cas de *M. arenaria* et de *N. carpocapsae* sans exuvie). Il faut attendre 48 heures dans les cas de *N. carpocapsae* avec exuvie. La figure 5 présente les quantités de sulfoxyde rejetées en fonction des quantités d'aldicarbe absorbées par 1 000 nématodes à partir d'une solution d'incubation à 10<sup>-2</sup> M d'aldicarbe. On observe une relation linéaire entre ces deux grandeurs dans les 72 premières heures de l'expérience.

L'extraction et l'analyse du pesticide et de ses métabolites à partir de larves sans exuvie de *N. carpocapsae*, soumises au préalable à une incubation de 48 heures dans une solution d'aldicarbe à 10<sup>-3</sup> M, révèlent exclusivement la présence d'aldicarbe ; la

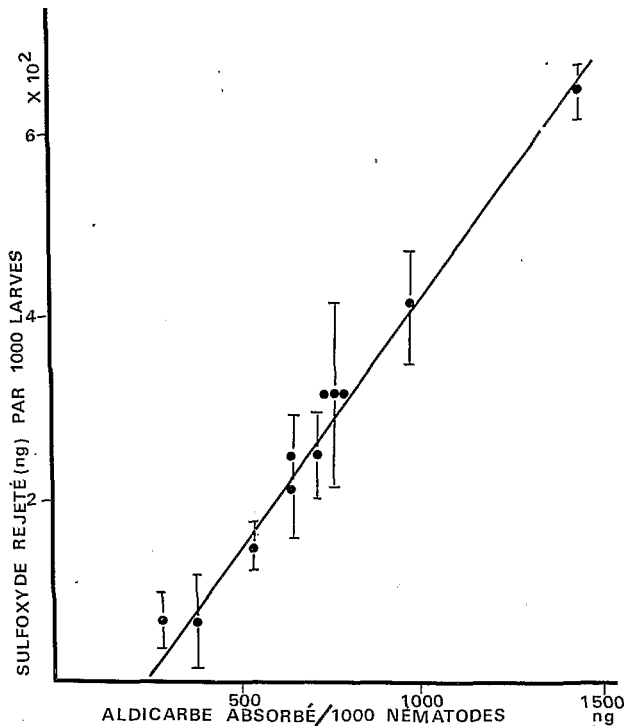


Fig. 5. Rejet de sulfoxyde dans le milieu d'incubation en fonction des quantités d'aldicarbe absorbées par 1 000 larves de *M. arenaria* ou *N. carpocapsae* sans exuvie. Equation de la droite :  $y = 0.55x - 133$  ( $r = 0.98$ ).

*Excretion of sulfoxide into the incubation medium in relation to the amount of aldicarb absorbed by 1 000 larvae of M. arenaria or N. carpocapsae without exuvium. Equation of linear regression :  $y = 0.55x - 133$  ( $r = 0.98$ ).*

quasi totalité du sulfoxyde métabolisé se retrouve dans le milieu extérieur. Cependant le bilan obtenu n'est pas parfait et il est possible qu'une infime quantité de sulfoxyde, difficile à analyser, demeure dans les nématodes (Leroy, 1981). Cet auteur montre enfin que les exsudats de larves de *N. carpocapsae* sans exuvie sont incapable d'assurer la métabolisation de l'aldicarbe et que son siège est situé dans les organismes après participation des voies oxydatives naturelles.

## Discussion

L'absorption de l'aldicarbe par les nématodes est très rapide, mais dépend à la fois des concentrations des solutions et de l'abondance des nématodes par rapport au milieu environnant.

Tableau 1

Cinétique comparée de la pénétration de l'aldicarbe et du sulfoxyde chez *Meloidogyne arenaria* et *N. carpocapsae*

Comparative kinetics of penetration of aldicarb and sulfoxide into *Meloidogyne arenaria* and *N. carpocapsae*

Produits	Temps d'incubation en heures	% d'absorption et nombre de ng absorbés par 1 000 larves à partir d'une solution d'aldicarbe à $10^{-2}$ M			
		M. arenaria *		N. carpocapsae **	
		%	ng	%	ng
Aldicarbe	48	17,26	657	10,10	384
	72	29,10	1107	17,23	655
Sulfoxyde	48	11,86	489	8,13	335
	72	12,98	535	8,15	336

\* Conditions expérimentales : 2 371 L<sub>2</sub> de *M. arenaria* ( $\sigma = 309$ ) dans 2  $\mu$ l d'une solution d'aldicarbe ou de sulfoxyde à  $10^{-2}$  M.

\*\* Conditions expérimentales : 2 192 L<sub>3</sub> de *N. carpocapsae* avec leur exuvie dans 2  $\mu$ l d'une solution d'aldicarbe ou de sulfoxyde à  $10^{-2}$  M.

Cette rapidité d'absorption a également été vérifiée in vivo pour le benzopyrène en fluorimétrie (études en cours sur les mécanismes oxydatifs des nématodes). Le nombre de nématodes dans la phase aqueuse du sol n'est probablement pas un facteur déterminant dans la nature, mais on a pu mesurer son importance dans les études de laboratoire relatives aux cinétiques d'échanges.

Par suite des facultés d'accumulation du produit chez le nématode, la concentration du nématicide dans la phase aqueuse intervient davantage sur la rapidité de l'activité que sur son expression finale. En effet, en présence d'une faible concentration, la dose effective sera malgré tout réalisée au bout d'un temps plus long. On entrevoit donc une nouvelle possibilité de lutte à partir de solutions très diluées du pesticide. Il restera à définir la dose minimale nécessaire à l'activité. Une recherche dans ce sens est entreprise dans notre laboratoire au niveau de l'inhibition des cholinestérases amphidiales par l'aldicarbe en rapport avec le comportement d'orientation des nématodes.

La mesure des échanges transcuticulaires chez *M. arenaria* et *N. carpocapsae* débouche dans notre étude sur la mise en évidence d'une stratégie de résistance d'ordre physique, l'exuvie larvaire des L<sub>3</sub> de *N. carpocapsae* freinant la pénétration de l'aldi-

carbe. Un phénomène identique pourrait expliquer la relative tolérance à l'aldicarbe des larves des troisième et quatrième stades de *Meloidogyne* (Cuany, Bergé & Scotto La Massese, 1973) qui ne s'alimentent guère (Trudgill, 1972) et qui sont également protégées par une exuvie. De plus, en raison de la présence presque exclusive de sulfoxyde à l'intérieur des racines, la pénétration dans ces larves âgées doit être plus faible (Tab. 1). Cependant la rôle protecteur de l'exuvie est loin d'expliquer entièrement les différences de sensibilité des deux espèces. En effet, si l'exuvie est enlevée, *N. carpocapsae* demeure plus tolérant que *M. arenaria*, bien qu'ils absorbent et métabolisent la même quantité de produit. Il faut cependant noter que la concentration du produit dans les larves plus volumineuses de *N. carpocapsae* est légèrement plus faible.

Ceci, combiné à une sensibilité moins élevée de l'AChE chez cet animal vis-à-vis de l'aldicarbe, peut, dans une certaine mesure, expliquer la différence observée in vivo entre les deux espèces. Cependant il est difficile d'admettre que l'addition des deux phénomènes puisse entraîner un facteur de tolérance supérieur à 100. Une des possibilités est que le nématode sensible transforme plus rapidement, et de façon plus importante, l'aldicarbe en sulfoxyde. Si ceci est le cas dans le couple *P. redivivus* et *A. avenae* (Batterby *et al.*, 1977), il semble qu'il n'en soit pas de même dans le cas présent, puisque l'excrétion du sulfoxyde est identique chez les deux espèces. Cependant, ceci n'implique pas obligatoirement que l'état de l'aldicarbe stocké dans les nématodes soit identique. La réponse à la question précédente nécessite une démarche différente de la simple mesure de l'absorption, à savoir :

— Etat d'oxydation du pesticide dans les nématodes.

— Systèmes enzymatiques mis en jeu dans l'oxydation, à savoir s'il s'agit d'un système à un ou à deux électrons.

— Possibilités d'échange du sulfoxyde, c'est en effet le plus inhibiteur d'AChE parmi les molécules étudiées. Une grande partie de la sensibilité pourrait être due aux capacités plus ou moins grandes d'échange de cette molécule.

La cinétique d'absorption du sulfoxyde permet également de comprendre pourquoi, bien qu'il soit l'antiAChE le plus puissant, son activité paralysante ne soit pas plus importante que celle de l'aldicarbe. En effet, il apparaît que si la phase rapide d'absorption du sulfoxyde existe on atteint un palier qui se trouve à des quantités absorbées environ deux fois moins importantes en gros que pour l'aldicarbe. Ceci est important dans la mesure où, après un trai-

tement à l'aldicarbe, on retrouve dans la solution du sol un mélange aldicarbe + sulfoxyde. L'absorption de cette dernière molécule rejetée très rapidement au début, en raison de son absence dans le milieu extérieur, pourrait, à terme, se ralentir à mesure de son accumulation dans le milieu. Ceci pourrait expliquer dans une certaine mesure le fait qu'un traitement comportant initialement un mélange aldicarbe + sulfoxyde + sulfone présente un effet paralysant synergisé et non pas simplement additif (Mitiche, 1980).

Ainsi, la tolérance de certaines espèces de nématodes à l'aldicarbe est le résultat d'une combinaison de facteurs qui font intervenir des mécanismes multiples, parmi lesquels celui des échanges mérite d'être étudié en détail.

#### RÉFÉRENCES

- BATTERBY, S., LE PATOUREL, G.N.J. & WRIGHT, D.J. (1977). Accumulation and metabolism of aldicarb by the free-living nematodes *Aphelenchus avenae* and *Panagrellus redivivus*. *Ann. appl. Biol.*, 86 : 69-76.
- CASTRO, C.E. & THOMASON, I.J. (1973). Permeation dynamics and osmoregulation in *Aphelenchus avenae*. *Nematologica*, 19 : 100-108.
- CUANY, A., BERGÉ, J.B. & SCOTTO LA MASSÈSE, C. (1973). Observations sur l'emploi des nématicides endothérapie contre le genre *Meloidogyne* en horticulture florale. *OEPP/EPPO Bull.*, 3 : 75-87.
- CUANY, A., BERNIER, F., BRIDE, J.M., WALLACH, J. & BERGÉ, J.B. (1981). Caractérisation des cholinestérases chez deux nématodes : action inhibitrice de l'aldicarbe et de ses dérivés d'oxydation. *Trav. Soc. Pharm., Montpellier*, 41 : 81-85.
- LE PATOUREL, G.N.J. & WRIGHT, D.J. (1976). Some factors affecting the susceptibility of two nematode species to phorate. *Pestic. Biochem. Physiol.*, 6 : 296-305.
- LEROY, J.B. (1981). *Mesure de l'effet nématicide d'un pesticide chimique dans diverses conditions de milieu : contribution à l'étude du phénomène de métabolisation de l'aldicarbe*. Thèse Doct. Pharm., Univ. Aix-Marseille, Fac. Pharm., Marseille, 85 p.
- MARKS, C.F., THOMASON, J. & CASTRO, C.E. (1968). Dynamics of the permeation of nematodes by water, nematocides and other substances. *Exptl. Parasit.*, 22 : 321-337.
- MITICHE, F. (1980). *Réactions spécifiques des nématodes aux pesticides : exemple de l'aldicarbe et de ses dérivés vis-à-vis de quelques espèces phytoparasites*. D.E.A. Univ. Sci. Tech. Languedoc, Montpellier, 30 p.
- TRUDGILL, D.L. (1972). Influence of feeding duration on moulting and sex determination of *Meloidogyne incognita*. *Nematologica*, 18 : 476-482.

Accepté pour publication le 8 mars 1982.