

Biologie d'*Heterodera avenae* Wollenweber en France

II. Etude des différences dans les conditions thermiques d'éclosion des races Fr₁ et Fr₄

Roger RIVOAL (*)

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

RÉSUMÉ

Deux races françaises géographiquement distinctes d'*Heterodera avenae* Fr₁, méridionale et Fr₄, septentrionale présentent des conditions thermiques d'éclosion différentes qui correspondent à la levée d'une diapause chez les larves enkystées. Celle-ci, d'une durée de 4 à 5 mois après la formation des larves, est obligatoire dans le cas de Fr₁, facultative et induite par la période estivale pour Fr₄.

La diapause estivale de Fr₁ est levée par des températures basses, de l'ordre de 5°, le relèvement des températures au printemps ayant pour effet de stopper l'éclosion des larves. La diapause estivo-automnale de Fr₄ est levée naturellement en présence d'une gamme plus large de températures (5° à 15°). Le séjour à basses températures (5° ou 10°) prédispose le parasite à une sortie massive et durable lorsque les kystes sont ultérieurement placés à 10° ou 15°; le transfert à 20° est, par contre, suivi, comme pour Fr₁, d'une sortie plus brève des larves.

Ces conditions thermiques d'éclosion sont en accord total avec les périodes d'activité du parasite et expliquent le décalage existant entre le cycle hivernal de Fr₁ et celui, plutôt printanier, de Fr₄. L'interprétation du processus d'éclosion de la race Fr₄ est transposable aux populations d'*H. avenae* situées dans les autres contrées d'Europe ou d'Amérique du Nord. La race Fr₁, méridionale, présente une réelle analogie avec la population d'Australie du Sud. Ses caractéristiques biologiques sont actuellement originales pour l'hémisphère nord mais vraisemblablement non exceptionnelles; elles devraient se retrouver chez d'autres populations situées en climat xérothermique, dans les régions circum-méditerranéennes en particulier.

SUMMARY

Biology of Heterodera avenae Wollenweber in France. II. Comparative study of hatching thermic conditions between Fr₁ and Fr₄ races

Two distinct geographic races of *Heterodera avenae* exhibit different hatching thermic conditions which correspond to the break of a four to five months diapause in infective encysted larvae. This diapause is estival and obligatory for meridional Fr₁ race. In the case of septentrional Fr₄ one, it is facultative and acts during summer and autumn.

Fr₁ hatches mainly about 5° and rising of temperature to 10°, 15° and 20° is always followed by a fast and short emergence of larvae. Fr₄ is active between 5° and 15° but 10° is the optimum condition. A low temperature stage at 5° or 10° increases hatch during a longer period when cysts are placed at subsequent higher temperatures of 10° and 15°. Transferred to 20°, hatching of Fr₄ is increased but shorter than in the two other conditions.

There is total agreement between hatching schemes in thermic controlled conditions and activity periods of these two races observed in their original areas; their respective biological characteristics seem to show a real adaptation of these races to distinct ecosystems.

Estival diapause of Fr₄ would operate to protect this nematode against dry and hot summer of meridional area

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

of France, covered by a mediterranean climate. Also encysted larvae remain dormant until falling temperatures allow hatching of larvae in which diapause is completed. But at the end of winter, subsequent rising of temperature induced dormancy which gave protection against new spring or summer unfavourable conditions.

On the other hand Fr_4 is able to hatch just after the cyst formation but summer or hot stage (2 months at 20°) induced dormancy which would permit this race to resist unfavourable cold conditions in septentrional areas of France. But low temperatures stimulate hatching when cysts are then transferred to 10, 15° and 20°, as we saw, in natural spring conditions.

These two races are also distinct by the total hatching capacity. On a fifteen months period, Fr_4 hatching led to emptying cyst larvae content whereas Fr_1 cysts gave, in the optimum conditions, 60% of their larvae numbers.

Hatching conditions of Fr_4 cysts are apparently the same that those of other septentrional European or American populations and we may consider that this activity pattern is suitable in areas with oceanic temperate climate. Similarity of Fr_1 with the Australian race is confirmed by estival diapause which is induced or suppressed by rising and falling of temperature. Also, it would be interesting to compare Fr_1 with other mediterranean races located in areas with xerothermic climate.

In France, we continue intensive study to ascertain the real influence of temperature on successive hatching cycles of these two races. Moreover, we try to establish the genetic determinism of these biological characteristics since it was recently confirmed that Fr_1 and Fr_4 belong to the same species.

Sosa Moss (1966), puis Rivoal (1978) ont démontré, en France, l'existence d'un décalage marqué dans les cycles d'activité de deux races géographiques distinctes d'*Heterodera avenae* Wollenweber. L'une, Fr_4 , septentrionale, présente un cycle plutôt printanier, comme ses homologues d'autres pays d'Europe du nord (Kerry & Jenkinson, 1976). L'autre, Fr_1 , méridionale, dans un climat proche du type méditerranéen, a une activité essentiellement hivernale, semblable d'ailleurs à celle de la race d'Australie du sud (Meagher, 1970). Ce décalage entre les cycles d'activité persiste même après le transfert et l'élevage des races dans un climat de type intermédiaire (Rivoal, 1978), ce qui laisse supposer l'existence de caractéristiques biologiques propres les faisant réagir différemment aux variations de température. Parallèlement aux études menées sur les cycles d'éclosion et de développement, nous avons entrepris de connaître, en conditions expérimentales, l'influence de la température sur la mise en activité de ces deux races Fr_1 et Fr_4 comme cela a été préalablement réalisé, de manière approfondie, sur la race d'Australie par Banyer et Fisher (1971 a & b). Nous avons ainsi cherché à compenser l'absence de telles données sur la biologie d'*H. avenae* dans l'hémisphère nord (Canada et Europe), laquelle est d'ailleurs déplorée par Evans et Perry (1976).

Ces recherches ont eu pour but d'évaluer les potentialités d'éclosion de ces deux races à tem-

pérature constante et en fonction de la durée d'un séjour préalable en conditions extérieures, juste après la formation de leurs kystes. Elles ont également visé à connaître l'influence sur les schémas d'éclosion de différentes combinaisons thermiques qui simulent les variations occasionnées par la succession des saisons.

Matériel et méthodes

Les différentes expérimentations consistent à évaluer les éclosions de larves à partir des kystes soumis aux différents traitements thermiques présentés ci-après (Tab. 1). Pour les deux races Fr_1 (méridionale) issue de Villasavary (département de l'Aude) et Fr_4 (nordique) originaire de Nuisement-sur-Coole (département de la Marne), les kystes utilisés sont toujours des individus nouvellement formés. Ils sont obtenus à Rennes par des élevages réalisés sur le même hôte, *Triticum aestivum* cv. Hardi, selon la méthode précédemment décrite (Rivoal, 1977 & 1978).

Dans une première série d'expérimentations, les kystes arrivés à maturité en juillet 1973 sont laissés dans les conditions extérieures jusqu'au début des mois de septembre, octobre, novembre et janvier suivants. Puis des lots sont prélevés et placés à 5°, 10°, 15° et 20° soit directement,

Tableau 1

Liste des différents traitements thermiques appliqués aux kystes des races Fr₁ et Fr₄ d'*Heterodera avenae*.

Table 1

List of different thermic conditions applied to the cysts of Fr₁ and Fr₄ *Heterodera avenae* races.

Traitements		Dates de mise en expérimentation des kystes				
		1973			1974	1975
		Septembre *	Octobre *	Novembre *	Janvier *	Juillet **
Températures constantes	5°	+	+	+	+	+
	10°	+	+	+	+	+
	15°	+	+	+	+	+
	20°	+	+	+	+	+
Températures décroissantes	20°	1 mois				
		2 mois	+ 5°			+
		8 mois				
	20°	1 mois	+10°			+
		2 mois				
	20°	1 mois	+15°			+
		2 mois				
	10°	1 mois	+ 5°			+
	2 mois					
Températures croissantes	5°	1 mois	+10°	+	+	+
		2 mois				
	5°	1 mois	+15°	+	+	+
		2 mois				
	5°	1 mois	+20°	+	+	+
		2 mois				
	10°	1 mois	+15°	+	+	+
		2 mois				
10°	1 mois	+20°	+	+	+	
	2 mois					

* kystes formés en juillet 1973.

** kystes formés en juillet 1975.

soit après avoir subi un séjour de 1 ou 2 mois à 5° ou 10°. Ces expérimentations prennent fin en juillet 1974.

Dans une seconde série d'études, réalisées à partir de juillet 1975 et dont nous ne présentons ici que les résultats enregistrés jusqu'en octobre 1976, les kystes sont prélevés juste après leur formation. Certains sont soumis aux mêmes traitements thermiques que précédemment ; d'autres subissent une période de températures plus ou moins élevées, 20° ou 10° pendant un, deux ou huit mois, puis sont transférés à des tem-

pératures respectivement plus basses de 15°, 10° ou 5°.

Pour chaque traitement, il est constitué cinq lots de cinq kystes, à l'exception des échantillons de Fr₁ prélevés en novembre et en décembre 1973 qui, pour des raisons matérielles, n'ont comporté que trois répétitions. Les kystes sont immergés, à l'obscurité, dans de petits tubes en matière plastique contenant 0,8 cm³ d'eau du robinet. Les comptages de larves écloses que l'on élimine immédiatement sont réalisés chaque mois. Le reliquat des larves non écloses est re-

censé à l'issue de ces deux séries d'expérimentations, après écrasage des kystes. Ce dénombrement est réalisé, après dilution, sur une partie aliquote pour les échantillons de la première série ou sur l'intégralité des individus pour ceux de la deuxième.

Les pourcentages d'éclosion cumulée représentés sur les différents graphiques sont calculés sur les effectifs totaux en larves viables. A titre indicatif, dans l'essai mené de septembre 1973 à juillet 1974, ceux-ci varient de 4 000 à 11 000 individus dans le cas de Fr_1 , de 5 000 à 12 000 dans celui de Fr_4 ; les effectifs sont compris entre 6 000 et 9 000 pour Fr_1 et entre 3 000 et 6 000 pour Fr_4 dans les expérimentations menées entre juillet 1975 et octobre 1976. Ces données correspondent pour chaque traitement aux moyennes des cinq ou trois répétitions et sont représentées pour les deux races, sur la même figure. Lorsque les éclosions sont faibles, nous donnons uniquement les pourcentages globaux de sortie des larves. L'analyse statistique est réalisée sur les pourcentages finaux d'éclosion, par le test F quand les variances dans les données des différents traitements sont homogènes, par le test non paramétrique de Kruskal et Wallis dans le cas contraire.

Evolution des potentialités d'éclosion à différentes températures constantes en fonction de la durée du séjour des kystes à l'extérieur

L'analyse des résultats permet d'établir des différences dans le comportement des deux races au niveau des critères suivants : la température optimale d'éclosion, le délai et la vitesse de sortie des larves ainsi que le taux maximal d'éclosion.

TEMPÉRATURE OPTIMALE D'ÉCLOSION

Quelle que soit la date de mise en traitement des kystes, les larves de la race Fr_1 éclosent essentiellement à la plus basse des températures testées, soit 5° (Fig. 1 ; F-J). Quelques sorties se produisent à 10° et 15° dans chaque série

d'échantillons mais elles sont toujours faibles, inférieures ou égales à 10% du contenu des kystes.

La race Fr_4 entre en activité en présence d'une gamme plus large de températures s'étalant de 5° à 15° (Fig. 1 ; A-E). Pour toutes les dates de prélèvement des kystes, de juillet à janvier, 5° et 10° sont les températures les plus adéquates, si l'on se réfère aux pourcentages finaux d'éclosion qui sont d'ailleurs rarement significativement différents ; mais les sorties de larves sont plus rapides à 10°. L'éclosion de la race Fr_4 à 15° est toujours plus faible qu'aux deux autres températures ; elle s'accroît cependant chez les kystes prélevés à partir du mois de septembre, qui ont subi à l'extérieur la période estivale (Fig. 1, B-E).

L'éclosion de ces deux races est inexistante à 20° hormis chez les kystes de Fr_4 prélevés en janvier (Fig. 1 ; E) où elle se produit uniquement dans le premier mois qui suit la mise en traitement. L'effet inhibiteur de cette température n'est cependant pas redhibitoire pour ces deux races puisque l'éclosion se produit à la suite du transfert de leurs kystes à 5° (Fig. 2 ; C & F). L'éclosion de Fr_1 est en outre significativement accrue à la suite de ce traitement (Fig. 1 F).

DÉLAI D'ÉCLOSION

L'éclosion chez les kystes de Fr_4 étudiés juste après leur formation en juillet 1975 commence, aux quatre températures testées, après un délai à peu près identique qui est inférieur à deux mois (Fig. 1, A).

Le déclenchement de ce processus est par contre retardé chez les kystes de 1973 ayant subi la période estivale. En effet, chez les kystes de septembre, à la température optimale de 10°, l'éclosion de Fr_4 ne débute qu'après le mois de novembre, soit quatre mois après la date de leur formation (Fig. 1, B). Ce délai d'éclosion est le même pour les deux autres dates de mise en traitement comparables, octobre et novembre (Fig. 1, C & D).

A 5° et 15°, le délai d'éclosion de cette race est encore plus long quand les kystes sont prélevés en septembre et octobre puisque les sorties ne sont réellement observées qu'après le mois de février (Fig. 1, B & C) mais plus par-

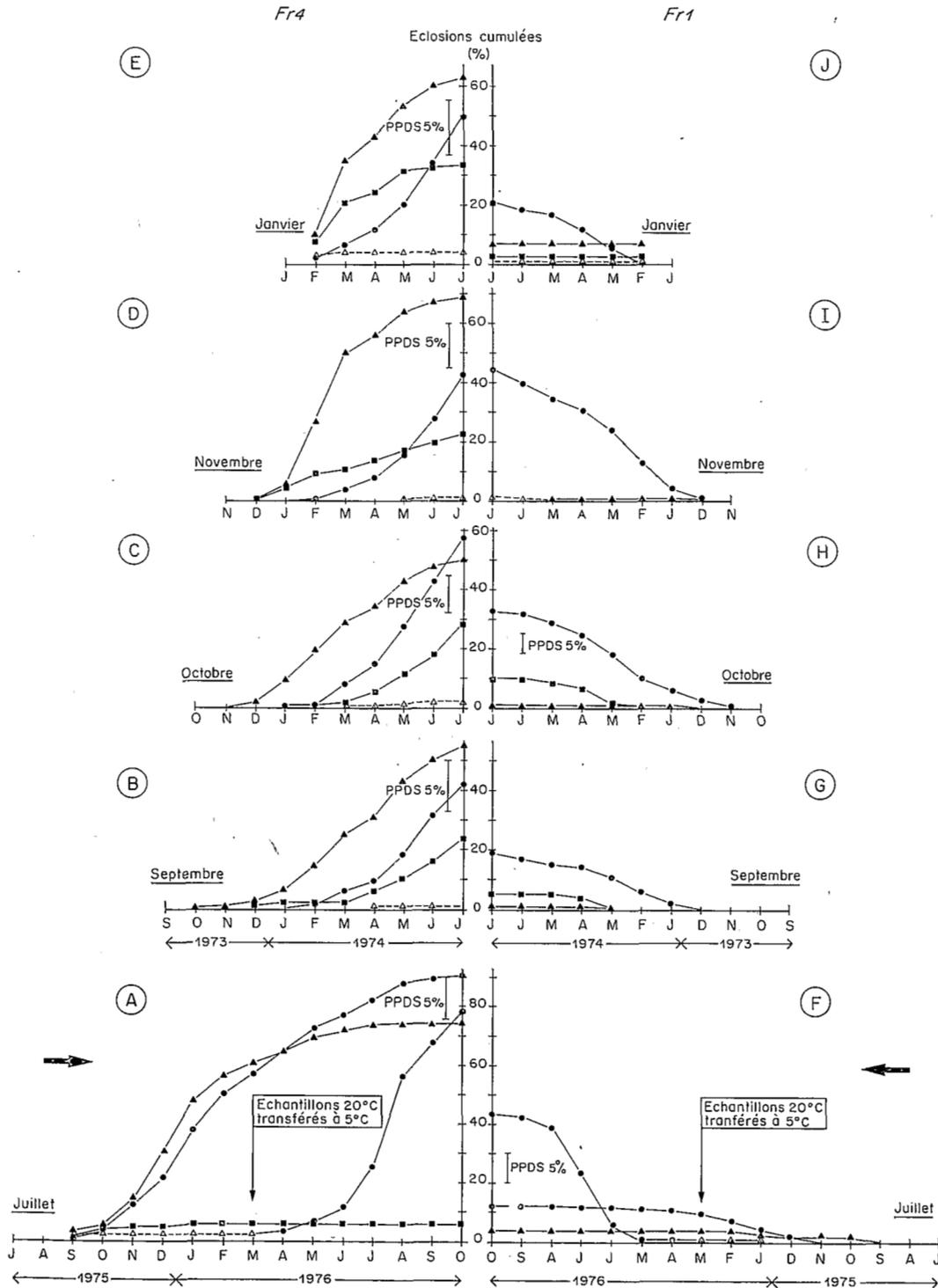


Fig. 1. Eclussions à température constante de 5° (ronds noirs), 10° (triangles noirs), 15° (carrés noirs) ou 20° (triangles blancs) des deux races Fr₁ et Fr₄ d'*Heterodera avenae*.
 Hatching of Fr₁ and Fr₄ races of *Heterodera avenae* at constant temperatures : 5° (black circles), 10° (black triangles), 15° (black squares) and 20° (white triangles).

ticulièrement à 15°, ce délai se raccourcit chez les échantillons prélevés ultérieurement, en novembre et en janvier (Fig. 1, D & E).

Les kystes de Fr₁ placés à 5° en juillet ne donnent des larves qu'à partir du mois de novembre suivant soit après un délai de 4 mois (Fig. 1, F). Quelques sorties plus précoces sont possibles à 10° mais elles sont faibles, inférieures à 2% du contenu larvaire des kystes. Ce délai d'éclosion de quatre à cinq mois se retrouve chez les kystes prélevés en septembre, octobre et novembre (Fig. 1, G-I) et placés à 5°, où l'on n'observe les premières sorties de larves qu'après le mois de novembre. A 10° et 15° le délai d'éclosion est allongé chez les kystes prélevés en septembre (Fig. 1, G), mais il tend à raccourcir chez les échantillons étudiés ultérieurement ; plus particulièrement en janvier, (Fig. 1, J) puisque les éclosions sont massives dans le premier mois qui suit la mise en traitement.

VITESSE DES ÉCLOSIONS

Comme l'indique la pente des courbes à 5° et 10°, l'éclosion de la race Fr₄ est plus rapide chez les kystes prélevés en juillet (Fig. 1, A) que chez ceux étudiés deux mois plus tard, à partir du mois de septembre (Fig. 1, B). La période estivale semble avoir pour effet de freiner l'éclosion chez ce deuxième lot de kystes où celle-ci se produit de manière progressive. Le relèvement des courbes, observé pour les échantillons prélevés ultérieurement d'octobre à janvier, montre que le vieillissement des kystes prédispose les larves à une sortie d'autant plus massive que le séjour à l'extérieur est long (Fig. 1, C-E). Cette influence du vieillissement sur la rapidité de sortie des larves est confirmée à 15° et l'on observe en outre par rapport à 5° une inversion des schémas d'éclosion entre d'une part les échantillons prélevés en septembre et octobre (Fig. 1, B & C) et d'autre part ceux expérimentés à partir de novembre et janvier (Fig. 1, D & E).

L'éclosion de Fr₁ à 5° se fait également de manière progressive après le délai obligatoire de quatre à cinq mois. Le vieillissement à l'extérieur semble accroître la vitesse de sortie des larves ; ceci est plus particulièrement observé chez les échantillons étudiés en octobre et no-

vembre (Fig. 1, H & I) alors que ceux de janvier, pour une cause inexplicée, donnent peu d'individus. Le passage de ces kystes à 10° et 15° est par contre suivi d'une sortie brutale, exclusivement dans le premier mois qui suit leur passage de l'extérieur aux conditions expérimentales.

TAUX GLOBAUX D'ÉCLOSION

La comparaison des taux d'éclosion chez les lots de kystes prélevés à des dates différentes est difficile à établir car les éclosions survenues à l'extérieur avant la mise en expérimentation, plus particulièrement chez les lots de novembre à janvier de Fr₁, n'ont pas été enregistrées. Cependant on remarque que les sorties sont toujours plus faibles pour la race méridionale Fr₁ que pour la race septentrionale Fr₄. Cette différence est constatée chez les échantillons prélevés en juillet 1975 où, après 15 mois à 5°, 12% seulement de larves Fr₁ sont écloses contre 90% pour Fr₄. Elle se maintient même après l'application d'un traitement stimulant (20° pendant 8 mois suivi de 5°) puisque les éclosions de Fr₁, qui sont significativement augmentées par rapport à la température constante, demeurent de moitié inférieures à celles de Fr₄. Enfin cette différence marquée dans les taux globaux d'éclosion se retrouve chez les kystes de 1973 ; en effet, aux températures optimales respectives de 10° et 5°, les sorties globales confondues chez les kystes correspondant aux quatre dates de mise en expérimentation sont pour Fr₄ (58%) exactement doubles de celles enregistrées pour Fr₁ (29%).

L'analyse de ces résultats fait entrevoir chez ces deux races l'existence d'une phase d'inactivité qui pourrait être, soit naturelle dans le cas de Fr₁, soit induite par les conditions thermiques extérieures dans le cas de Fr₄. Cette dernière race, juste après la formation de ses kystes, est capable d'amorcer le processus d'éclosion alors qu'après avoir subi une période estivale naturelle correspondant au séjour à l'extérieur entre juillet et septembre, ses larves semblent devoir observer un délai plus long pour entrer en activité. Par contre Fr₁, ayant ou non subi la période chaude, est incapable d'éclore sans l'observation d'un délai d'au moins quatre mois.

**Influence de l'abaissement
de la température sur les potentialités
d'éclosion chez les kystes
mis en expérimentation
juste après leur formation**

Ce traitement a pour but de simuler les conditions thermiques d'une période estivale plus ou moins chaude et longue et du passage aux conditions automnales et hivernales. A cet effet, des kystes prélevés en juillet 1975 sont soumis à 20° pendant un, deux ou huit mois puis sont transférés à 15°, 10° ou 5°; d'autres issus des mêmes élevages subissent un séjour de un ou deux mois à 10° puis sont placés à 5°.

**ÉCLOSIONS À 5° APRÈS UN OU DEUX MOIS À 10°
(Fig. 2, A & D)**

Ce traitement ne modifie pas de manière tangible le schéma d'éclosion de la race Fr₄ qui, en septembre, à l'issue de son séjour à 10°, éclot de la même manière qu'à la température constante correspondante (Fig. 1, A). Le séjour de deux mois à 10° semble prédisposer le parasite à une sortie plus rapide qu'après un mois de prétraitement mais les sorties globales sont identiques pour ces deux traitements.

La température de 10° appliquée pendant seulement un mois augmente par contre significativement l'éclosion de la race Fr₁ transférée à 5° (Fig. 2, D). Cette activité ne commence cependant, comme à température constante (Fig. 1, F), qu'après un délai de quatre à cinq mois.

**ÉCLOSIONS À 15° ET 10° APRÈS UN OU DEUX
MOIS À 20° (Fig. 2, B & E)**

Quelle que soit la durée du séjour à 20°, la sortie des larves Fr₄ à 10° (Fig. 2, B) est retardée d'environ deux mois par rapport aux résultats observés à température constante (Fig. 1, A).

La vitesse d'éclosion est, comme dans le traitement précédent, diminuée dans les premiers mois qui suivent le changement de température constante. A 15°, il y a par contre accélération et augmentation globale significative des sorties, plus particulièrement quand le séjour à 20° a duré deux mois.

L'éclosion de Fr₁ ne se produit qu'à 10° après le même délai obligatoire d'environ cinq mois (Fig. 2, E). Les sorties sont accrues après le

séjour préalable de deux mois à 20° mais cessent rapidement, trois mois après le début de l'éclosion.

**ÉCLOSIONS À 5° APRÈS UN, DEUX OU HUIT MOIS
À 20° (Fig. 2, C & F)**

L'inhibition de l'éclosion des deux races à 20°, observée à température constante (Fig. 1, A & F), est facilement levée par le transfert des kystes à 5°. La période estivale simulée de un ou deux mois fait doubler le délai de sortie chez les kystes de Fr₄ transférés à 5° mais les sorties globales, au bout de quatorze ou quinze mois, sont identiques à celles observées à température constante. Ce traitement de un ou deux mois à 20° ne modifie pas le délai de sortie de la race Fr₁ qui demeure de l'ordre de cinq mois (Fig. 2, F); mais les éclosions cumulées sont significativement augmentées plus particulièrement après deux mois de prétraitement à 20°.

Par contre, après huit mois à 20°, les délais d'éclosion de ces deux races sont considérablement réduits puisque les larves en sortent soit immédiatement (cas de Fr₄), soit un mois seulement après le transfert à 5° (cas de Fr₁). Ce traitement a également pour conséquence d'accélérer la sortie des larves: ceci se voit par la pente plus forte des courbes. De plus, les sorties globales, au bout de sept mois, sont statistiquement identiques ou se rapprochent des effectifs recensés sur une période double, dans le cas des deux autres conditions comportant un ou deux mois à 20°.

L'application de températures estivales pendant un ou deux mois à des kystes néoformés n'a donc pas les mêmes conséquences sur l'éclosion des deux races. Le délai d'éclosion de Fr₄ placée ensuite à 10° ou 5° est allongé d'environ deux mois alors que celui de Fr₁ se maintient, comme à température constante, à quatre ou cinq mois. Mais ce délai est pour les deux races réduit ou même annulé lorsque le séjour à 20° est porté à huit mois. La vitesse et les taux globaux d'éclosion de la race Fr₄ ne sont pas significativement augmentés à la suite de ce traitement excepté pour les lots placés à 15° après deux mois à 20°. Il en est différemment pour Fr₁ dont les éclosions sont fortement stimulées aussi bien à la température optimale de 5° qu'à 10°.

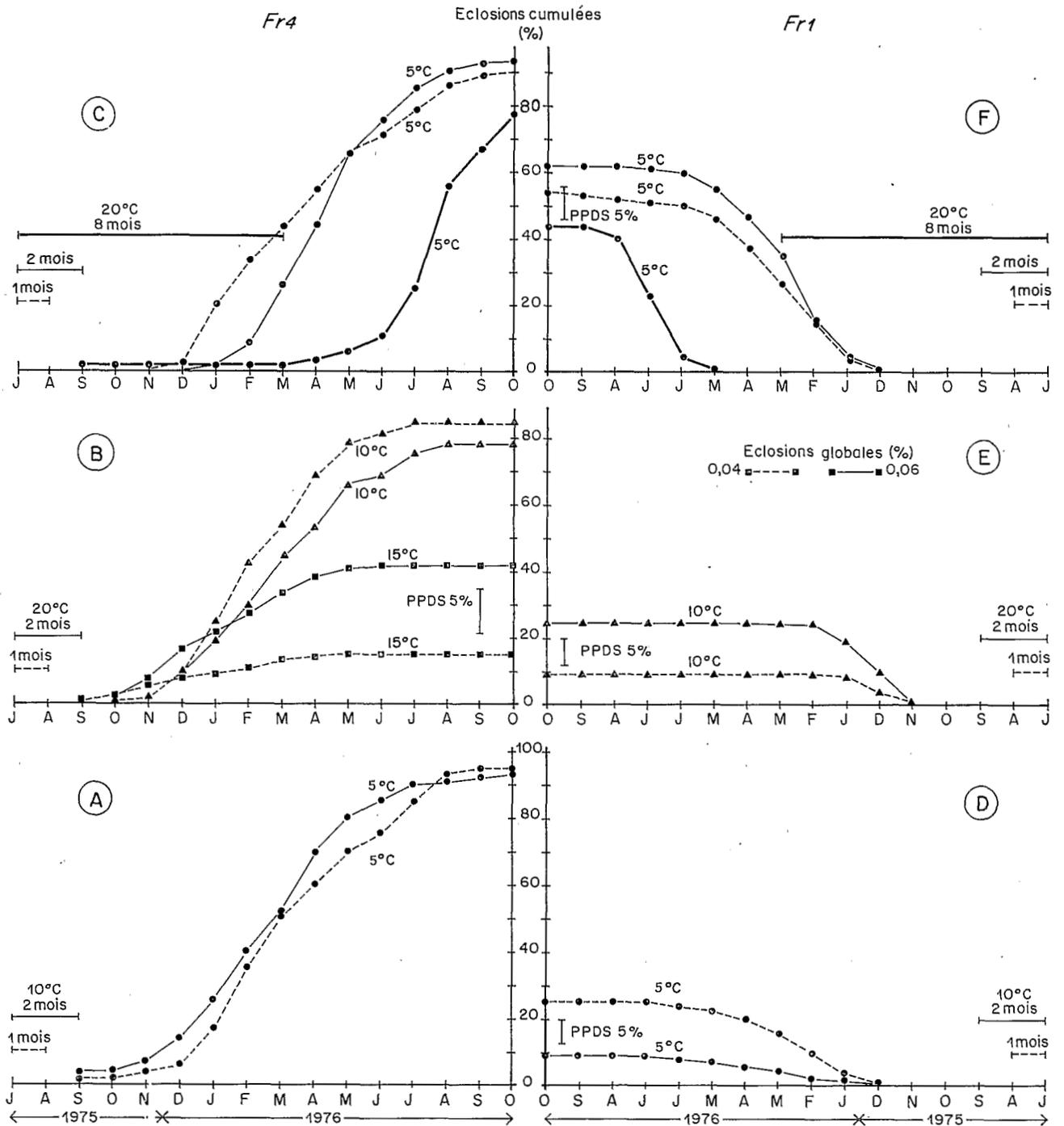


Fig. 2. Influence de l'abaissement des températures sur l'éclosion des deux races d'*Heterodera avenae* Fr₁ et Fr₄. A et D : Éclosions à 5° (ronds noirs) après un séjour de 1 ou 2 mois à 10°. B et E : Éclosions à 10° (triangles noirs) ou 15° (carrés noirs) après un séjour de 1 ou 2 mois à 20°. C et F : Éclosions à 5° (ronds noirs) après un séjour de 1, 2 ou 8 mois à 20°.

Influence of decrease in temperature on hatching of Fr₁ and Fr₄ races of *Heterodera avenae*. A and D : Hatching at 5° (black circles) after a stage of one or two months at 10°. B and E : Hatching at 10° (black triangles) or 15° (black squares) after a stage of one or two months at 20°. C and F : Hatching at 5° (black circles) after a stage of one, two or eight months at 20°.

L'application de cet été simulé a «grosso modo» les mêmes effets que celui vécu naturellement par les kystes de Fr_4 formés en juillet 1973 et mis en expérimentation au mois de septembre suivant (Fig. 1, B). Il y a homogénéité remarquable des résultats pour ce qui concerne le délai et la vitesse d'éclosion. Les seules différences s'observent au niveau des taux finaux d'éclosion qui sont, pour Fr_1 et Fr_4 , plus élevés après l'application de la période estivale artificielle.

**Influence du relèvement
de la température
sur les potentialités d'éclosion
chez des kystes soustraits
à différentes dates
aux conditions extérieures**

Les différents traitements appliqués consistent à simuler les variations thermiques occasionnées par la succession de l'hiver, du printemps et du début de l'été. Ils sont appliqués à des lots de kystes prélevés en septembre, octobre, novembre 1973 et janvier 1974 qui ont été ainsi préalablement soumis pendant des temps différents aux conditions extérieures. Dans la première série d'expérimentations, des lots de kystes séjournent un à deux mois à 5° puis sont transférés à 10°, 15° ou 20°. D'autres sont soumis à 10° pendant un ou deux mois puis placés à 15° ou 20°, dans la seconde.

**ÉCLOSIONS À 10°, 15° ET 20° APRÈS UN SÉJOUR
DE UN OU DEUX MOIS À 5° (Fig. 3)**

Par rapport aux données recueillies à température constante, ces traitements ne modifient pas tangiblement les schémas d'éclosion de ces deux races lorsque leurs kystes sont mis en expérimentation en juillet ou en septembre (Fig. 3, A, B & F, G). La race Fr_4 , étudiée à partir de juillet, présente à 10° une éclosion légèrement accélérée dans les premiers mois qui suivent le transfert des kystes, mais cette phase d'éclosion est plus courte qu'à 10° continu, (Fig. 1, A) si bien que les pourcentages finaux

ne sont pas modifiés. L'éclosion de cette race à 15° est légèrement stimulée quand le prétraitement à 5° a duré seulement un mois. Pour ces deux dates de prélèvement, Fr_1 éclot si peu qu'il est difficile ou impossible de dresser les courbes.

Par contre le séjour à 5° a pour effet de stimuler l'éclosion chez les kystes de ces deux races expérimentés ultérieurement en octobre, novembre et janvier. Par rapport aux résultats obtenus aux températures constantes correspondantes (Fig. 1, C-E), l'éclosion de Fr_4 est accélérée chez les kystes d'octobre placés à 10° et 15° et les sorties globales y sont significativement augmentées quand le séjour préalable au froid a duré deux mois (Fig. 3, C). Cet effet se maintient chez les échantillons étudiés à partir de novembre et de janvier (Fig. 3, D & E). Il se manifeste avec seulement un mois de traitement à 5° et lorsque les kystes sont transférés aux températures les plus élevées (15° & 20°). La stimulation dans ce dernier cas est toujours brève puisque les éclosions se font uniquement dans le premier mois qui suit le changement de température.

L'augmentation de l'éclosion s'observe également dans le cas de la race Fr_1 . Elle débute chez les kystes prélevés en octobre et placés à 10° (Fig. 3, H). Mais elle est la plus significative chez ceux étudiés à partir de novembre et janvier lorsque les kystes ont subi plus particulièrement deux mois à 5° (Fig. 3, I & J). Cette stimulation de l'éclosion après relèvement des températures est toujours brève puisque les sorties se produisent essentiellement durant le premier mois qui suit le transfert des échantillons à 10°, 15° ou 20°.

**ÉCLOSIONS À 15° OU 20° APRÈS UN SÉJOUR DE
UN OU DEUX MOIS À 10° (Fig. 4)**

Seule la race Fr_4 présente des éclosions importantes à la suite de ces traitements qui, d'une durée de deux mois, font accroître à 15° les sorties globales chez les kystes prélevés en juillet (Fig. 4, A). Cette stimulation de l'éclosion à 15° est absente chez les kystes prélevés en septembre (Fig. 4, B) mais on l'observe à nouveau chez ceux d'octobre où elle se traduit par une accé-

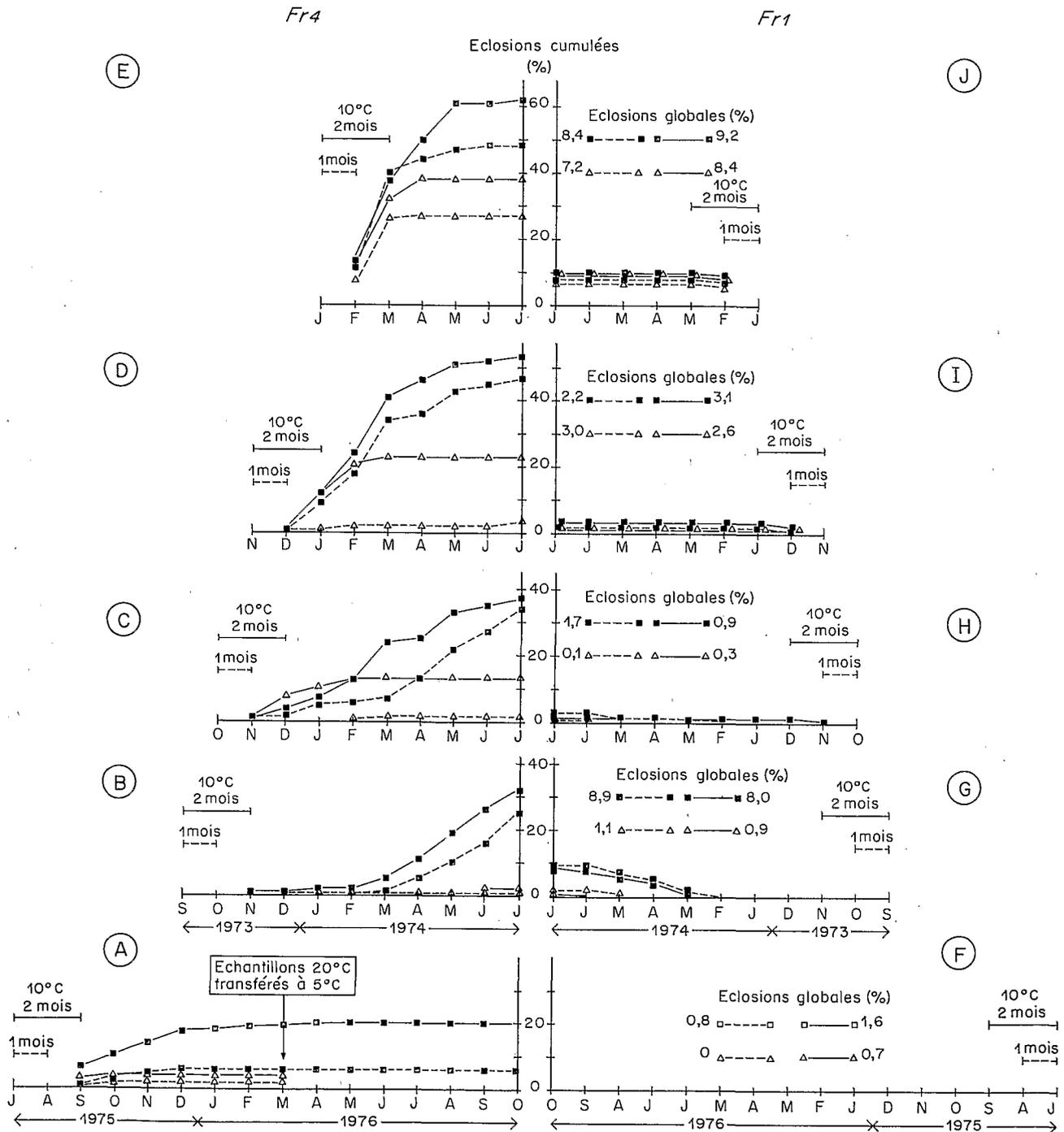


Fig. 4. Eclosions des deux races Fr_1 et Fr_4 d'*Heterodera avenae* à 15° (carrés noirs) ou 20° (triangles blancs) après un séjour de un ou deux mois à 10°.

Hatchings of Fr_1 and Fr_4 races of *Heterodera avenae* after rising of temperature at 15° (black squares) or 20° (white triangles) after a stage of one or two months at 10°.

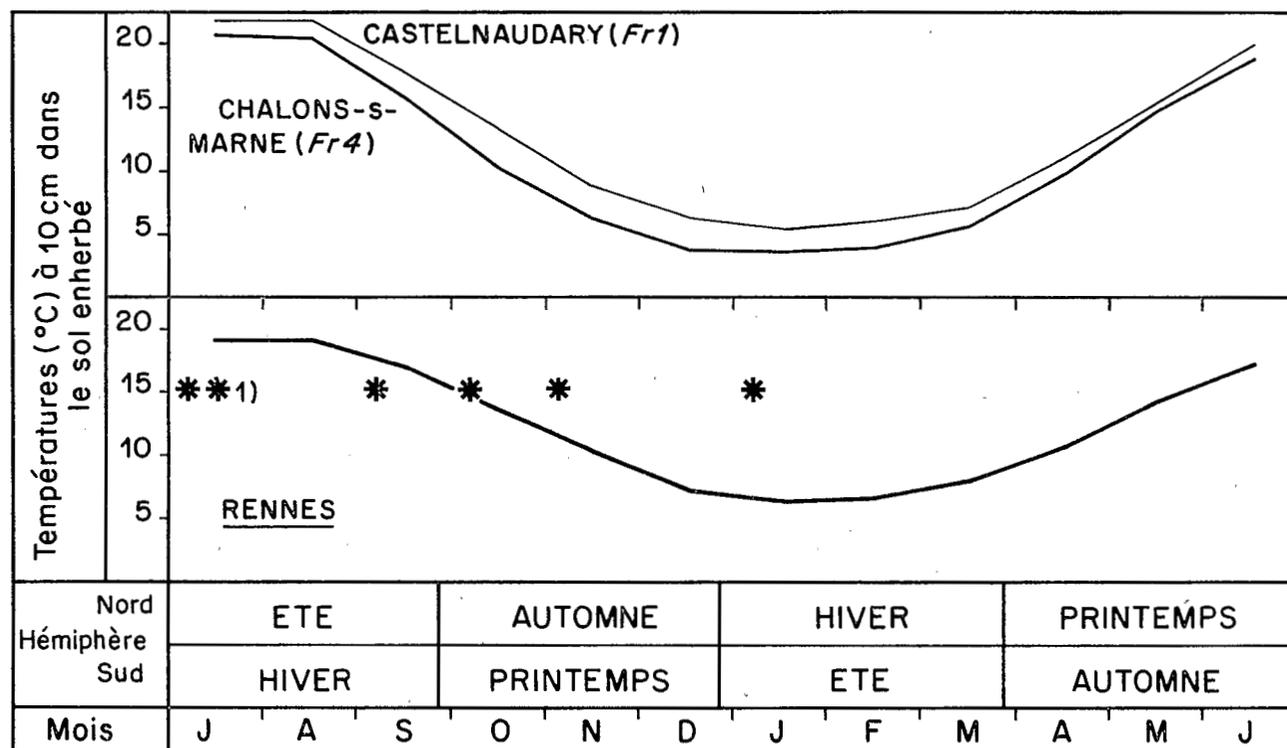


Fig. 5. Relevés des températures moyennes sur 5 années (1971-1976) à Rennes ainsi que dans les régions dont sont issues les races Fr_1 et Fr_4 d'*Heterodera avenae*.

(1) Kystes mis en expérimentation : (*) en 1973 (**) en 1975.

Average temperature data during five years (1971-1976) in Rennes and in the areas of Fr_1 and Fr_4 *Heterodera avenae* races.

(1) Beginning of experimentation with cysts : (*) in 1973 (**) in 1975.

lération des sorties lorsque le séjour préalable à 10° a duré deux mois. L'augmentation de la vitesse et des taux globaux d'éclosion est la plus significative chez les kystes prélevés en novembre (Fig. 4, D) où elle se manifeste déjà avec un mois de prétraitement à 10°. Elle se retrouve chez les kystes prélevés en janvier ayant subi un ou deux mois à 10° (Fig. 4, E). Le relèvement des températures de 10° à 20° ne stimule l'éclosion de Fr_4 que chez les kystes prélevés à partir du mois d'octobre (Fig. 4, C) avec un séjour préalable à 10° de deux mois. Ce traitement produit le même effet chez les échantillons étudiés en novembre (Fig. 4, D) alors que l'augmentation des sorties, brèves et massives, chez les kystes de janvier s'observe après seulement un mois de prétraitement à 10°.

Les températures de 15° et 20° sont par contre réellement inadéquates pour l'éclosion de Fr_1 et le séjour préalable de un ou deux mois à 10° ne modifie pas cette caractéristique. Quelques sorties sont observées à 15° chez les kystes de septembre, (Fig. 4, G) : elles sont globalement identiques à celles enregistrées à température constante (Fig. 1, G). D'autres se produisent chez les kystes de janvier au cours du séjour préalable à 10° (Fig. 4, J) ; elles sont vraisemblablement déclenchées à la suite du transfert des échantillons des conditions extérieures froides, proches de 6° (Fig. 5), à la température expérimentale plus élevée de 10°.

Des relèvements de température simulant la succession de l'hiver, du printemps, voire du début de l'été ont des conséquences différentes

sur l'éclosion de ces deux races d'*H. avenae*. Dans le cas de la race septentrionale Fr₄, ces traitements ont pour effet de prédisposer le parasite à une sortie plus rapide et plus massive qu'à température constante. Cet effet ne s'observe cependant que chez les kystes prélevés, soit tôt, en juillet, soit plus tard à partir d'octobre. Cette stimulation de l'éclosion se traduit aussi bien par une accélération des sorties que par une augmentation significative des effectifs globaux. Elle paraît être influencée par la durée de la période froide appliquée au parasite qui peut être aussi bien artificielle (5° ou 10° pendant un à deux mois) que naturelle (séjour prolongé en conditions extérieures pour les kystes étudiés en novembre et en janvier). Il y a d'ailleurs encore similitude dans les schémas d'éclosion à 10° voire 15° entre d'une part les échantillons prélevés en janvier qui ont vécu la période hivernale naturelle (Fig. 1, E) et ceux de novembre qui ont été soumis à 5° pendant un ou deux mois (Fig. 3, D). Le prolongement de la période froide par l'application de un ou deux mois à 5° aux nématodes prélevés en janvier fait accroître l'éclosion d'autant plus fortement que les échantillons sont transférés à des températures subséquentes plus élevées (15° et 20°). Mais l'éclosion à 20° se produit toujours de manière brève, dans les deux mois qui suivent le changement de température. Le même effet est obtenu quand des échantillons prélevés à partir d'octobre subissent un processus de réchauffement par le séjour à 10° pendant deux mois suivi de 20° (Fig. 4, C, D & E). Ces résultats confirment l'existence d'un repos, d'environ quatre à cinq mois, chez les larves de la race Fr₄, induit vraisemblablement par les conditions thermiques estivales. Pendant cette période, le parasite est incapable d'éclore et n'est apparemment pas physiologiquement réceptif aux variables thermiques qui lui sont appliquées.

Ces traitements ont comparativement moins d'effets sur l'éclosion de Fr₁. Après l'observation d'une période de maturation obligatoire entre juillet et novembre, le séjour hivernal prédispose le parasite à éclore quant il est placé à des températures subséquentes plus élevées (10°, 15° et 20°). Mais à la différence de Fr₄ cette éclosion est toujours brève, se produisant uniquement juste après le changement de température.

Discussion

Les résultats complémentaires des ces deux séries d'expérimentations confirment l'existence, chez ces deux races d'*H. avenae*, des caractéristiques biologiques différentes annoncées précédemment (Rivoal 1975, 1978).

La race méridionale Fr₁ éclot essentiellement à basse température de 5° voire 10°, après avoir subi une période de maturation d'une durée de quatre à cinq mois qui semble devoir obligatoirement s'effectuer à température élevée. Au delà de cette période, les larves sont aptes à sortir progressivement des kystes et elles le font d'autant plus rapidement que ces derniers ont vieilli à des températures basses de fin d'automne et de début d'hiver naturels ou simulés. Un relèvement thermique subséquent entraîne une éclosion toujours brève dont l'importance paraît être en rapport avec la durée de froid précédemment reçue. Il semble qu'un quota relativement faible (environ 30%) du contenu larvaire des kystes soit apte à éclore; ce pourcentage est significativement augmenté en remplaçant, après la formation des kystes, la période estivale naturelle par un traitement thermique plus constant de un ou deux mois à 20°. Le relèvement printanier simulé des températures pourrait avoir pour effet d'accélérer la sortie des individus aptes à éclore, les autres étant remis en dormance comme le reste du contenu larvaire des kystes.

La race septentrionale Fr₄ présente par contre une gamme plus large de températures favorables à son éclosion; 5° et 10° sont les conditions les plus favorables mais des sorties importantes se produisent à 15° et 20°, plus particulièrement lorsque les kystes ont subi une période préalable de températures plus basses (5° ou 10°). Le processus d'éclosion paraît pouvoir se déclencher immédiatement chez les jeunes kystes que l'on place, en juillet juste après leur formation, dans les conditions citées précédemment. Il est par contre retardé de trois à quatre mois, et lent à s'affirmer, chez ceux qui ont subi des conditions estivales aussi bien naturelles qu'artificielles. Ultérieurement, l'application de températures basses simulant une période hivernale (5°) ou printanière (10°) prédispose le parasite à une sortie rapide, massive et durable,

lorsqu'on le transfère à des températures de 10° et surtout 15°.

Ces processus d'éclosion dans différentes conditions thermiques sont, pour les deux races, en accord total avec leurs cycles, bien différents, observés comparativement en conditions naturelles. La caractéristique la plus importante est sans nul doute le repos physiologique observé par les larves enkystées ; cet arrêt dans l'activité doit être assimilé à une diapause qui serait de type obligatoire dans le cas de Fr₁, de type facultatif et induite par les conditions thermiques estivales dans celui de Fr₄, si nous transposons à ces cas les définitions fournies par Evans et Perry (1976).

Deux systèmes différents permettraient l'adaptation de ces races à leurs milieux respectifs. En zone méridionale, au climat proche du type méditerranéen, la diapause protégerait Fr₁ de conditions estivales adverses : les températures dans le sol sont supérieures à 20° pendant juillet et août (Fig. 5) et habituellement, en l'absence de précipitations régulières, la sécheresse sévit. L'activité de cette race pourrait être déclenchée à la fin de l'automne, à la suite de l'abaissement de température qui coïncide avec la présence d'autres conditions favorables ou obligatoires pour la survie et la pullulation du nématode. En effet les plantes hôtes sont mises en place, dans cette région, essentiellement au début de l'hiver et, d'autre part, le parasite trouve à ce moment des conditions adéquates d'humidité pour se déplacer dans le sol, par suite des fortes pluies automnales propres à cette zone climatique. Le relèvement des températures au début du printemps aurait par contre pour effet de stopper l'activité de cette race, ainsi protégée des conditions défavorables de la nouvelle période estivale.

La race Fr₄, septentrionale, se trouve dans une zone aux étés légèrement moins chauds (Fig. 5) et où le facteur hygrométrique, comme dans d'autres pays d'Europe du Nord (Jones, Larbey & Parrott, 1969), est rarement limitant. La diapause facultative induite par les températures estivales aurait pour effet de retarder le déclenchement du processus d'éclosion qui, possible à 15° comme à 10°, s'observe d'ailleurs en conditions naturelles à la fin de l'automne et au début de l'hiver. En l'absence de diapause, Fr₄ écloreait en automne et les larves seraient

ainsi confrontées aux rigueurs de l'hiver. Mais apparemment peu de larves sont aptes à éclore à ce moment ce qui permettrait aux autres, encore inactives, de supporter des températures basses du sol (3° à 4°) pendant au moins trois mois de l'année. Cette période hivernale prédisposerait par contre une grande proportion d'individus à éclore de manière massive et durable au printemps suivant, lorsque la température du sol remonte à 10° et 15°, comme nous l'avons d'ailleurs également constaté en conditions naturelles. Dans le sol suffisamment humide de cette région septentrionale, les larves de Fr₄ peuvent, sans difficultés, se déplacer et pénétrer dans les plantés hôtes cultivées, lesquelles, en fonction de leur résistance au froid, sont implantées soit à l'automne soit au début du printemps. Enfin, cette race cesse rapidement son activité lorsque les plus hautes températures annonçant le début de l'été interviennent, selon le même processus évoqué pour la race méridionale Fr₁.

En dehors des différences observées dans les cycles et les conditions de mise en activité, il est également intéressant de constater que ces deux races se distinguent par l'intensité de leur éclosion. Chez les kystes de Fr₄ placés en conditions thermiques adéquates, les sorties sont toujours massives et le processus d'éclosion aboutit après quinze mois à l'épuisement presque total du contenu des kystes. Cette éclosion est par contre contingentée chez les kystes de Fr₁, race plus «économe», qui, dans les meilleures conditions, ne libère que 60% de ses larves. D'ailleurs, à la suite de cette expérimentation ce reliquat de larves a pu être mis en activité par l'application successive de températures estivales et hivernales (Rivoal, non publié).

Comme l'ont indiqué Clarke et Perry (1977), des travaux importants ont concerné, dans de nombreux pays, l'influence de la température sur l'éclosion d'*H. avenae* sans qu'il soit d'ailleurs possible, dans la plupart des cas, d'établir une comparaison précise entre les différentes races en raison du manque de standardisation des conditions expérimentales. Cependant on peut admettre que la race septentrionale Fr₄ présente des conditions de mise en activité semblables à celles de races d'autres pays de l'hémisphère nord, tels le Canada (Fushtey & Johnson, 1966), la Grande-Bretagne (Cotten, 1962 ; Kerry & Jenkinson, 1976), le Danemark (Juhl, 1968) ; on

peut de plus considérer que l'interprétation du cycle d'activité est transposable aux zones au climat océanique plus ou moins tempéré. La race Fr₁ s'avère par contre semblable à la race étudiée en Australie du Sud, laquelle présente cependant des températures optimales d'éclosion plus élevées. Ces différences peuvent être liées au fait que la race australe se trouve dans une zone au climat légèrement plus chaud (Meagher, 1970) que celui de la zone méridionale infestée par Fr₁ en France.

De plus, en Australie, les études ont été réalisées essentiellement sur les larves enchorionées et artificiellement sorties des kystes, alors que nous avons préféré étudier l'éclosion à partir du kyste, considérant, comme Ellenby (1956), que cette unité écologique est le siège de nombreux phénomènes physiques et chimiques qui doivent influencer la sortie de leurs larves. Néanmoins, il semble y avoir réellement analogie entre ces deux races situées dans des zones aux climats proches en raison, d'une part, de l'existence d'une diapause estivale obligatoire et, d'autre part, du rôle primordial des variations de températures pour le déclenchement et la levée de ce repos physiologique, mis en évidence par Banyer et Fisher (1971 b).

La variabilité des conditions d'éclosion présentée par plusieurs races d'*H. avenae* semble traduire une remarquable capacité d'adaptation qui pourrait expliquer sa large distribution dans le monde (Meagher, 1977). Ainsi serait-il intéressant de comparer les conditions de mise en activité de la race méridionale Fr₁ avec celles d'autres populations de l'hémisphère nord, situées dans des zones au climat xéothermique, telles que celle signalée récemment par Kyrou (1976) en Grèce. D'une manière générale, pour mieux préciser les possibilités de développement et les conséquences de différentes situations écologiques sur la biologie d'*H. avenae* il serait souhaitable d'approfondir l'étude des cycles d'éclosion sur le plus grand nombre de races issues de zones à latitude et altitude distinctes. Une telle étude comparative fondée sur un protocole expérimental simple mais rigoureux devrait pouvoir être entreprise, aussi bien au champ qu'en conditions thermiques contrôlées, par un réseau international d'observateurs collaborant étroitement, comme cela est réalisé actuellement en Europe du Nord pour la sur-

veillance de vols d'aphides et de divers autres insectes.

En France, nous poursuivons l'étude de l'influence de la température sur le déclenchement de cycles successifs d'éclosion de Fr₁ et Fr₄, aussi bien en conditions naturelles qu'artificielles. Parallèlement, nous cherchons à connaître le déterminisme génétique de ces caractéristiques biologiques puisqu'il a été récemment démontré que ces deux races appartiennent réellement à la même espèce (Person & Rivoal, 1979).

RÉFÉRENCES

- BANYER, R. J. & FISHER, J. M. (1971 a). Effect of temperature on hatching of eggs of *Heterodera avenae*. *Nematologica*, 17 : 519-534.
- BANYER, R. J. & FISHER, J. M. (1971 b). Seasonal variation in hatching of eggs of *Heterodera avenae*. *Nematologica*, 17 : 225-236.
- CLARKE, A. J. & PERRY, R. N. (1977). Hatching of cyst-nematodes. *Nematologica*, 23 : 350-368.
- COTTEN, J. (1962). Effect of temperature on hatching in the cereal root eelworm. *Nature, Lond* : 195-308.
- ELLENBY, C. (1956). The cyst of the potato-root eelworm (*Heterodera rostochiensis* Wollenweber) as a hatching unit. *Ann. appl. Biol.*, 44 : 1-15.
- EVANS, A. A. F. & PERRY, R. N. (1976). *Survival strategies in nematodes*. In : Croll, N. A. (Ed.) *The organization of Nematodes*. London & New York, Acad. Press : 383-424.
- FUSHTEY, S. G. & JOHNSON, P. W. (1966). The biology of the oat cyst nematode *Heterodera avenae* in Canada. I : the effect of temperature on the hatchability of cyst and emergence of larvae. *Nematologica*, 12 : 313-320.
- JONES, F. G. W., LARBAY, D. W. & PARROTT, D. M. (1969). The influence of soil structure and moisture on nematodes especially *Xiphinema*, *Longidorus*, *Trichodorus* and *Heterodera* spp. *Soil Biol. Biochem.*, 1 : 153-165.
- JUHL, M. (1968). [The influence of alternating temperature on the hatching of the oat nematode (*Heterodera avenae*)]. *Tidsskr. Pl. Avl.*, 72 : 42-63.
- 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.
- KYROU, N. C. (1976). Biological notes on *Heterodera avenae* Woll., 1924 studied on wheat in Central Macedonia. *Annls. Inst. Phytoph. Benaki, N. S.*, 11 : 187-192.

- 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.
- PERSON, F. & RIVOAL, R. (1979). Hybridation entre les races Fr₁ et Fr₄ d'*Heterodera avenae* Wollenweber en France et étude du comportement d'agressivité des descendants F₁. *Revue Nématol.*, 2 : 177-183.
- 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.
- RIVOAL, R. (1978). Biologie d'*Heterodera avenae* Wollenweber en France. I. Différences dans les cycles d'éclosion et de développement des deux races Fr₁ et Fr₄. *Revue Nématol.*, 1 : 171-179.
- SOSA MOSS, C. (1966). *Contribution à l'étude d'un nématode phytoparasite : Heterodera avenae* Woll. Thèse Faculté des sciences, Univ. Paris, 149 p.

Accepté pour publication le 31 mai 1979.