

Institut National Recherche Agronomique, Zoologie, B.P. 29, 35653 Le Rheu, France

COMPORTEMENT DE POPULATIONS GÉOGRAPHIQUES DE *HETERODERA SCHACHTII* ET *H. TRIFOLII*, VIS A VIS DE BETTERAVES

par

C. PORTE, A. MAHFOUD¹ et G. CAUBEL

Résumé. Une gamme de souches de *Heterodera schachtii* provenant de régions géographiques différentes a été testée dans le but de révéler l'existence éventuelle de souches virulentes contournant la résistance de betteraves sucrières provenant de *Beta procumbens*. Sur la variété témoin Betty, quarante jours après l'inoculation de 600 juvéniles, l'effectif moyen des femelles formées par plante varie légèrement selon les populations testées et un faible nombre de plantes portent moins de vingt individus. Sur les lignées résistantes de betterave, et pour la plupart des populations testées, la multiplication est faible et de très nombreuses plantes portent moins de dix femelles. Quelques rares plantes toutefois ne comportent pas la résistance. Ce résultat est conforme à la situation observée dans tous les essais de laboratoire et de plein champ. Pour trois populations par contre, la majorité des betteraves portent en moyenne de onze à vingt femelles par plante. Il semble bien que ces souches comportent des individus plus virulents. De plus, les rares kystes formés apparaissent plus précocement que sur Betty, leur taille est nettement inférieure et ils contiennent un effectif nettement plus réduit de juvéniles par kyste par rapport à Betty. Les lignées de betterave résistantes étudiées assurent une multiplication non négligeable de populations qui diffèrent du point de vue de leur origine géographique ou culturale. Il paraît donc exister d'emblée dans ces populations des individus virulents vis à vis de(s) gène(s) de résistance considéré(s).

Summary. Reaction of geographically dispersed populations of *Heterodera schachtii* and *H. trifolii* to resistant lines of sugar-beet. Populations of *Heterodera schachtii* from several countries were tested to assess the possible occurrence of strains capable of breaking resistance in sugar-beet derived from *Beta procumbens*. Forty days after inoculation with 600 juveniles of 16 populations of *H. schachtii* and one of *H. trifolii*, the number of females on the control cultivar Betty ranged from 43 to 110 depending on the population. The number of females that developed on resistant sugar-beet lines was generally low, mostly less than ten per plant. However, with three populations eleven to 20 females per plant were produced. In general, cysts produced on resistant sugar-beet appeared earlier and were smaller than those on cv. Betty. The experimental evidence indicates that some populations of *H. schachtii* are capable of multiplying on resistant lines of sugar-beet because some virulent individuals overcome resistance.

Le nématode à kyste, *Heterodera schachtii* Schmidt, constitue une contrainte dans les zones betteravières à rotation courte où il peut occasionner de sérieuses chutes de rendement. Si

l'utilisation de nématicides, de certains radis et moutardes résistants contribuent à réduire ces pertes, l'introduction de variétés résistantes de betterave à sucre apporte une amélioration par-

¹ Adresse actuelle: Office Régional de Mise en Valeur du Sous Massa, BP 21, Agadir, Maroc.

ticulièrement significative pour l'agriculteur (Caubel *et al.*, 1997). Malheureusement, sur betterave sucrière (*Beta vulgaris* L. subsp. *vulgaris*), aucune source de résistance n'a été décelée; il a donc fallu introduire la résistance connue chez des espèces sauvages de la section *Procumbentes*. Des plantes diploïdes résistantes ont été produites à partir de lignées d'addition monosomiques. Les premières betteraves sucrières résistantes ont été obtenues, en utilisant notamment la résistance de *B. procumbens* Chr. Sm. (Werner *et al.*, 1995), quatre sont actuellement inscrites au catalogue français des variétés. Quelques études rapportent les performances nématologiques et agronomiques de ces betteraves, dans des conditions culturales diversifiées, saines ou infestées (Anon 1989 à 1995; Heijbroek, 1991; Porte *et al.*, 1993 et 1995). Par ailleurs, ces recherches sont généralement entreprises sur un nombre limité de populations du parasite car *H. schachtii* a été longtemps considéré comme une espèce peu variable. Les études menées jusqu'ici au laboratoire INRA du Rheu et au champ par l'Institut Technique de la Betterave pour évaluer ces betteraves sucrières indiquent que la résistance se maintient avec les populations éprouvées du nématode. Les nématologistes se sont interrogés sur l'existence d'éventuels pathotypes capables de surmonter la résistance; ainsi dans le cadre d'un essai coopératif européen la comparaison de 37 populations européennes sur un hybride portant la résistance de *B. procumbens* ne semble pas indiquer l'existence de virulence dans cet échantillon de populations (Cooke, 1990). Toutefois, Müller (1990) signale pour la première fois la présence d'individus virulents dans des populations allemandes. L'existence de souches virulentes contournant la résistance au nématode provenant de *B. procumbens* a été signalée depuis par Miller (1994) et par Heijbroek (com. pers.), de plus, la sélection pour la virulence est possible au laboratoire (Lange *et al.*, 1993). Les données publiées ne concernent en définitive qu'un nombre limité de populations

du nématode, en conséquence il a paru intéressant de connaître l'éventuelle variabilité existant entre les populations de nématode. Cette étude a été menée sur différentes betteraves en utilisant une gamme de populations de *H. schachtii* provenant de diverses régions géographiques, une population de l'espèce voisine *H. trifolii* Goffart f. sp. *beta*, a été également utilisée car c'est un ravageur potentiel de la betterave et d'autres cultures (Maas, 1982). Une variabilité protéique entre ces deux espèces et entre les populations a été mise en évidence par l'utilisation de l'électrophorèse bidimensionnelle mais aucune protéine associée à la virulence n'a été détectée (Bossis *et al.*, 1997). Quelques populations de ces deux espèces sont étudiées ici quant à la variabilité de leur multiplication sur des betteraves résistantes ou non.

Matériel et méthodes

La résistance de betteraves sucrières à l'égard de différentes populations de nématodes est évaluée en utilisant une méthodologie unique au cours de divers essais séparés. Pour chaque population de nématode, les lignées résistantes de betterave sucrière sont comparées avec une variété témoin. Quatre essais (A à D) sont menés séparément, mais en chambre de culture sous des conditions expérimentales contrôlées assez similaires à quelques variantes près; ainsi, le nombre de répétitions est généralement de 30, il atteint 80 dans l'essai B. Les cultivars ou lignées de betteraves varient ainsi que les populations de *H. schachtii* utilisées, ainsi l'essai A compare l'ensemble des populations; les essais B à D, seulement une part d'entre elles. L'évaluation de la résistance est réalisée selon une technique dérivée de celle mise au point par Toxopeus et Lubberts (1979) et décrite par Caubel et Chaubet (1988). Les jeunes plantes, cultivées dans des pots de 70 ml contenant un mélange de sable de Fontainebleau et de kaolin lorsqu'elles sont âgées de quinze jours sont inoculées avec des

juvéniles du deuxième stade larvaire (J2). Le test D fait exception: il est mené sur terre en pots de un litre et inoculés à raison de cinq J2 par g. Afin d'obtenir des conditions expérimentales comparables pour chaque essai, les nématodes ont tous été multipliés préalablement sur colza, les kystes alors obtenus sont mis en éclosion pour produire des J2. Les cultures sont menées en chambre de culture à 20-23 °C, avec seize heures de lumière artificielle. L'analyse individuelle des plantes intervient généralement 40 jours plus tard, afin d'obtenir la première génération du nématode. Les femelles et les kystes sont récupérés sur un tamis de 250 µm. Lorsque les tests sont poursuivis jusqu'au développement de la deuxième génération, un éventuel repiquage des plantes intervient dans des pots de 250 ml.

Divers cultivars de betteraves sucrières: Betty (A), Regina (B et D) et Aramis (C), tous bons multiplicateurs de *H. schachtii*, sont comparés à des betteraves dont la résistance provient de *B. procumbens*: un cultivar résistant, Évasion, fourni par la firme Hilleshög et étudié précédemment sous l'appellation HM 1091 par Mahfoud *et al.*, (1996) (essai A); le pollinisateur diploïde B883, produit par le Centre Hollandais de Recherche pour la Sélection Végétale (Heijbroek, 1991) et obtenu par des rétrocroisements avec une lignée homozygote monosomique d'addition de Savitsky (1975) (essai D); deux hybrides hétérozygotes issus de croisements entre le pollinisateur B883 et une lignée mâle stérile provenant soit de la firme Van der Have: H4624 (essai C), soit d'origine non signalée: 9590/88 (essai B). Ce dernier a été utilisé dans un essai réalisé par le groupe de travail sur *H. schachtii*, créé au sein de la Société Européenne de Nématologie (Cooke, 1990).

Enfin, à titre de comparaison, des résultats concernant le radis fourrager résistant cv. Nemex comparé au cv. Silettina et obtenus dans le cadre du même groupe de travail (Cooke, 1988) sont aussi rapportés ici.

Les populations des deux espèces d'*Heterodera* proviennent à l'origine de diverses zones géo-

graphiques et prélevées dans des champs naturellement infestés (Tableau I). Elles sont multipliées au laboratoire sur betterave ou colza. Les populations d'origine européenne sont celles utilisées dans l'essai coopératif mentionné antérieurement, la population n° 8 est signalée par Müller (com. pers.) pour être virulente à l'égard de la résistance de la betterave. Les kystes de *H. trifolii* f. sp. *beta* proviennent d'un verger où le nématode s'est multiplié vraisemblablement sur des mauvaises herbes. Par ailleurs, la plupart de ces souches ont été caractérisées au niveau des protéines révélées par électrophorèse bidimensionnelle (Bossis *et al.*, 1997).

Les distributions des femelles font l'objet d'une étude d'ajustement à la loi binomiale négative de Taylor (1961), testé par la méthode du khi carré. Deux paramètres, la moyenne arithmétique μ et l'indice de dispersion de la distribution k , définissent cette distribution; la série des probabilités est le développement de $(p-q)^{-k}$ avec $q = \mu/k$ et $p = 1+q$.

Résultats

Les résultats concernent la variabilité observée entre populations de *H. schachtii* et *H. trifolii* sur des plantes résistantes ou non. Quel que soit le cultivar utilisé au cours des différents essais, la multiplication est toujours notable sur betterave sucrière, mais elle varie plus ou moins selon les conditions expérimentales et éventuellement, selon la population testée (Tableau II). Ainsi, sur Betty, l'effectif moyen des femelles formées varie de 43 à 109 selon les populations et, une seule plante sur l'ensemble porte moins de dix femelles. Pour Regina, les effectifs calculés sur 60 répétitions indiquent que la multiplication des populations est moyenne; sur la variété Aramis, elle est variable selon les populations et reste assez faible. Les distributions des femelles sur tous ces cultivars sont toujours sensiblement normales, mais il en est différemment sur les matériels résistants.

TABLEAU I - Origine géographique et culturelle des populations de *Heterodera schachtii* (HS) et *H. trifolii* f. sp. beta (HT) étudiées.

Population		Lieu d'origine		Culture
1	HS 12	France	Finistère	chou
2	HS 31	France	Nord 1	betterave sucrière
3	HS 17	Italie	Rovigo	id
4	HS 22	Espagne	Aldearrubia	id
5	HS 18	Allemagne	Hannovre	id
6	HS 16	Pays-Bas	Westmaas	id
7	HS 15	Angleterre	Burry	id
8	HS 23	Allemagne	Schladen	id
9	HS 14	Irlande	Dublin	id
10	HS 26	Afrique Sud	Rondebult	betterave rouge
11	HT 113	France	Corse	verger
12	HS 2	France	Pas-de-Calais	betterave sucrière
13	HS 8	France	Aisne 1	id
14	HS 9	France	Nord 2	id
15	HS 10	France	Marne	id
16	HS 21	France	Oise	id
17	HS 108	France	Aisne 2	id

La distribution des femelles sur les betteraves résistantes étudiées est bimodale. La séparation entre plantes résistantes et non résistantes s'effectue généralement avec netteté, soit que toutes portent un effectif de femelles inférieur à environ dix, soit que deux groupes distincts apparaissent nettement autour de cette limite. Ainsi, sur l'hybride H4624 hétérozygote pour la résistance, les plantes pour lesquelles la résistance n'a pas été transmise se différencient aisément des autres car elles portent plus de sept femelles. Dans le cas des populations n° 8, 9 et 10 dans l'essai A, un faible doute persiste pour distinguer certaines plantes résistantes, car plus de la moitié des betteraves portent plus de dix individus et surtout parce que la distribution des femelles est continue de 0 à 31. Sur la betterave cv. Évasion, les effectifs moyens de femelles et de kystes formés pour chaque population de *H. schachtii*, hormis les populations n. 7, 8, 9 et 10 considérées ultérieurement, varient de 1,4 à 3,4 individus par plante et globalement, environ 3%

des plantes assurent une multiplication forte du nématode. Toutes les populations testées dans cet essai donnent des résultats très semblables entre eux. Enfin, sur la betterave 9590/88, la distribution des femelles présente une majorité de plantes avec moins de une femelle et de 6 à 11% de plantes non résistantes. Pour l'ensemble des populations confondues, ces plantes non résistantes, avec en moyenne 48,7 femelles par plante multiplient *H. schachtii* autant que Regina, avec 40 femelles dans cet essai.

Sur les plantes résistantes, l'étude des dénombrement des femelles montre que la courbe de distribution est nettement asymétrique, les valeurs des moyennes arithmétiques sont faibles, inférieures à celles des variances; la part des plantes sans aucune femelle varie selon l'essai. L'ajustement à une loi de distribution théorique de type binomial négatif a été testé et montre que le paramètre k , caractéristique de cette loi, prend des valeurs faibles (Tableau II). Cet ajustement est statistiquement acceptable,

sauf dans le cas des populations 5 et 13 où le nombre de degrés de liberté est très faible.

Les rares kystes formés sur les betteraves résistantes apparaissent un peu plus précocement que sur le cultivar témoin et leur taille est nettement inférieure. Sur les plantes effectivement résistantes du cv. Évasion, les kystes dominent avec de 62 à 88%, selon les populations. Par contre sur Betty, les kystes nouvellement formés sont toujours beaucoup moins abondants que les femelles à la date de contrôle considérée, ils représentent selon les popula-

tions de 12% à 42% du total des nématodes extraits (essai A). Le développement biologique semble donc être légèrement plus rapide sur betterave résistante (Tableau III). Ceci est conforté dans le cas des quelques plantes cv. Évasion qui ne comportent visiblement pas la résistance (74,3 femelles par plante) car la proportion de femelles y est identique à celle observée sur Betty. Les kystes de la population n° 17, formés sur Betty ont une taille normale, 78% d'entre eux sont recueillis sur un tamis de 400 µm de maille et ils renferment en moyenne 416

TABLEAU II - *Effectifs moyens (m) des femelles de différentes populations de H. schachtii et H. trifolii (HT) formées sur betteraves témoins (A: Betty; B: Regina et C: Aramis) et résistantes (A: Evasion, B: 9590/88 et C: H4624); pour ces plantes résistantes, sont indiqués la variance (v) et l'indice k de la loi binomiale.*

Essai	Population	Variétés témoins		Variétés de betteraves résistantes	
		m	m	v	k
A	7	109,6	6,1	13,8	5,0
	8	97,0	12,7	59,7	1,2
	11 (HT)	75,6	56,1	—	—
	4	72,9	1,7	2,7	1,2
	2	71,9	1,9	3,8	1,9
	5	63,7	1,4	2,0	3,5
	1	51,9	2,7	3,8	5,6
	10	49,2	10,7	48,9	1,7
	6	48,1	2,5	5,7	2,0
	3	43,4	3,4	6,1	5,7
	9	43,1	10,7	31,2	4,5
B	12	55,7	1,3	2,8	1,0
	13	51,7	0,5	0,5	6,4
	1	30,5	0,9	1,9	0,9
	14	22,2	0,6	1,3	0,6
	15	43,3	1,0	1,9	0,9
C	4	42,5	1,0		
	8	36,3	10,5		
	5	33,1	1,9		
	7	24,9	0,8		
	9	24,4	1,0		
	6	22,2	1,0		
	11 (HT)	21,0	11,9		

(-) aucun plante ne porte moins de dix femelles.

juvéniles par kyste. Sur cv. Évasion par contre, 97% des kystes sont petits, inférieurs à 400 µm et contiennent seulement 58 juvéniles en moyenne par kyste. L'étude de la distribution de la taille des kystes provenant de diverses populations montre l'influence de la variété. Les kystes de petit calibre sont plus nombreux en proportion sur cv. Évasion: par exemple, sur un tamis de 355 µm de maille, on récupère 80% (environ 70 à 90% selon la population) des kystes formés sur Betty et seulement 20% (dix à 30%) sur les plantes cv. Évasion reconnues résistantes (Tableau IV). La répartition selon la taille des kystes formés sur les plantes Évasion non résistantes est très semblable à ceux récoltés sur Betty. En outre, dans le cas des trois populations n° 8, 9 et 10, les kystes formés sur les betteraves cv. Évasion sont de petite taille, quel que soit leur effectif.

Pour les populations n° 7, mais surtout 8, 9 et 10 dans l'essai A, la multiplication moyenne avoisine dix individus par plante, avec de nombreuses plantes portant plus de dix individus, respectivement 18, 61, 49 et 42% pour les souches 7 à 10. Malgré la difficulté de déterminer dans quelques rares cas, si une plante est vraiment résistante ou non; il semble bien que ces quelques souches de *H. schachtii* comportent des individus plus virulents vis à vis de(s) gène(s) de résistance de la betterave cv. Évasion. Les résultats concernant la population 8 vont dans le même sens dans l'essai C. La comparaison de la multiplication de diverses populations sur la lignée B883 dans l'essai D montre son bon niveau de résistance à l'égard des populations, 12, 14 et 17, avec la formation d'un très faible nombre de kystes (2,0 à 8,2 par pot), 40 semaines après le semis de la betterave en sol inoculé; toutefois avec la population 8, comme dans les essais précédents, la résistance est moindre, avec 30,9 kystes par pot. Avec ces populations plus virulentes, de 10 à 30 kystes sont produits sur une majorité des plantes du cv. Évasion; une distinction nette est impossible entre plante résistante et non résistante, comme si-

TABLEAU III - Effectifs moyen de femelles (F) et de kystes (K) observés par plante après l'inoculation de juvéniles appartenant à dix populations de *H. schachtii* et une de *H. trifolii* (essai A).

	Betty	Evasion	
		résistante	non-résistante
<i>H. schachtii</i>			
Nombre total plantes	150	341	9
F + K	64,6	5,5	74,3
F / K	3,1	0,3	2,9
<i>H. trifolii</i>			
F + K	69,1	56,1	
F / K	4,3	0,3	

TABLEAU IV - Pourcentages de kystes inférieurs à 355 µm, appartenant à dix populations de *H. schachtii*, formés sur les betteraves cv. Betty et sur les plantes résistantes ou non du cv. Évasion (essai A)

Population	Betty	Evasion	
		non-résistante	résistante
1	11	14	44
2	8	5	62
3	13	11	50
4	7	4	39
5	9	-	51
6	9	-	56
7	9	9	49
8	4	44	55
9	4	46	46
10	11	46	35

(-) aucune plante non-résistante.

gnalé précédemment; de plus, les kystes restent de petite taille.

A l'égard de *Heterodera trifolii*, le cv. Évasion ne manifeste aucune résistance puisque 56 femelles sont formées en moyenne sur chaque plante, contre 69 sur Betty (Tableau III). De plus, les kystes, de tailles comparables, appa-

raissent légèrement plus tôt comparativement à *H. schachtii*; la population femelle adulte, évaluée après 40 jours, dans des conditions expérimentales identiques, est constituée de 19% de kystes sur Betty et de 73% sur Évasion.

Discussion

Toutes les populations étudiées se développent bien sur les cultivars classiques de betterave utilisés. Ainsi, les betteraves Aramis, Betty et Régina sont multiplicatrices des deux espèces de nématodes étudiées. Par contre sur cv. Évasion, résistant, la multiplication de la plupart des populations est faible puisque de très nombreuses plantes portent moins de dix femelles. Cette limite pour séparer les plantes résistantes des autres est également adoptée par Lange *et al.* (1993) dans des conditions expérimentales assez voisines. Biologiquement cela signifie que la résistance n'est pas totale et donc que les plantes formant quelques femelles sont plus ou moins abondantes selon le matériel végétal.

La loi de distribution des femelles sur les betteraves résistantes montre que l'ajustement à un type binomial négatif est acceptable tout comme cela a été signalé sur le radis résistant (Caubel et Chaubet, 1988). Une transformation des données en $\log(x+1)$ est donc recommandée pour rendre les distributions normales.

Toutefois, parmi les souches d'origines géographiques et culturelles étudiées, il semble bien exister d'emblée des individus portant des gènes de virulence, ainsi les lignées résistantes de betterave assurent une multiplication non négligeable de trois populations, allemande, irlandaise et sud-africaine. Müller (1992) signale que la population n° 8 est virulente sur une lignée de betterave homozygote comportant le chromosome pro-1 de *B. procumbens*, mais vis à vis de laquelle la résistance des espèces sauvages (*B. procumbens* et *B. patellaris*) n'est pas contournée. Par contre, les résultats obtenus sur radis fourrager dans le cadre de l'étude européen-

ne rapportée par Cooke (1988) indiquent que le niveau de résistance du cv. Nemex est identique selon les cinq populations européennes testées (n° 3, 5, 6, 7, 8 et 9) et donc que cette résistance est maintenue vis à vis de ces populations allemande et irlandaise considérées. La variabilité protéique observée par Bossis *et al.* (1997) entre ces populations se caractérise par une distance génétique importante entre la population 9 et les autres populations européennes, mais la distance génétique reste faible entre les populations allemandes 5 et 8; en outre aucune protéine associées à la virulence n'a été détectée.

Par ailleurs, sur betterave résistante, les kystes des deux espèces de nématode sont plus abondants en proportion que les femelles, c'est l'inverse pour la betterave Betty. Il semble donc que, sur betterave résistante, la femelle se transforme en kyste prématurément, et reste de petite taille. La résistance s'exprime donc aussi sur la fécondité moindre des femelles, qui est liée à la taille des kystes (Mahfoud *et al.*, 1996). Quelle que soit la variété considérée, la multiplication de *H. trifolii* est bonne, ce résultat confirme donc celui de Lange (com. pers.). La petite taille des kystes obtenus sur cv. Évasion est associée, là aussi, à leur faible contenu en juvéniles. La vitesse de développement de ce nématode sur betterave semble identique à celle de *H. schachtii*, correspondant aux observations de Maas (1982).

L'introduction agronomique de nouvelles variétés résistantes nécessite la connaissance des propriétés de virulence des populations. Si la sélection de populations plus virulentes au laboratoire a été observée, qu'en est-il dans les conditions pratiques de culture de la betterave? Dans le cas des nématodes à kyste de la pomme de terre la sélection pour des allèles de virulence est plutôt lente après l'utilisation de cultivars résistants (Turner, 1983); il est nécessaire de tester s'il en est de même dans le cas de *H. schachtii*, étant donné que certaines populations du champ semblent comporter d'emblée des individus plus virulents.

Remerciements. Les auteurs remercient l'Institut Technique de la Betterave pour leur soutien à la réalisation de cette étude, ainsi que MM. Buisson, Cooke, Daiber, Heijbroek, Marzin, Moore, Müller, Tacconi, pour la fourniture de nématodes; MM. Fouillard (Hilleshög) et Goussen (Van der Have) pour la fourniture de graines.

Littérature citée

ANON, 1989 à 1995. Publications de l'ITB, *Comptes rendus annuels des travaux*, ITB Ed., 45 Rue de Naples, Paris.

BOSSIS M., CAUBEL G. et PORTE C., 1997. Variabilité protéique observée par électrophorèse bidimensionnelle sur neufs isolats d'*Heterodera schachtii* provenant de 6 pays européens et sur deux isolats d'*H. trifolii* f. sp. *beta*. *Fund. appl. Nematol.*, 20: 149-155.

CAUBEL G. et CHAUBET B., 1988. Méthodologie pour l'évaluation de la résistance des Crucifères à *Heterodera schachtii* Schmidt. *C.R. Acad. Agric. France*, 74: 93-98.

CAUBEL G., ESQUIBET M. et PORTE C., 1997. La résistance variétale pour lutter contre les nématodes: cas de *Heterodera schachtii* sur betterave et de *Ditylenchus dipsaci* sur fève. *C.R. 4ème Conférence Int. sur les Ravageurs en Agriculture*, Montpellier, 6-8 janvier 1997, pp. 1013-1020.

COOKE D. A., 1988. A comparison of the virulence of *Heterodera schachtii* populations from six countries on two cruciferous green manure crops. *Report of an IIRB/ESN co-operative experiment*. 1-9.

COOKE D. A., 1990. Resistance of a sugar-beet hybrid to geographically distinct *Heterodera schachtii* populations. *Report of an IIRB/ESN co-operative experiment*. 1-4.

HEIJBROEK W., 1991. The production capacity of nematode resistant hybrids and their effect on population development of *Heterodera schachtii*. *C.R. 54ème Congrès d'hiver IIRB*, Bruxelles, 20-21 février 1991, pp. 167-178.

LANGE W., MÜLLER J. et DE BOCK T. S. M., 1993. Virulence in the beet cyst nematode (*Heterodera schachtii*) versus some alien genes for resistance in beet. *Fundam. appl. Nematol.*, 16: 447-454.

MAAS P. W. T., 1982. Biology and pathogenicity of the yellow beet cyst nematode, a host race of *Heterodera trifolii* on sugar beet in The Netherlands. *Nematologica*, 28: 77-93.

MAHFOUD A., PORTE C. et CAUBEL G., 1996. La résistance de la betterave sucrière HM 1091 vis à vis du nématode à kyste *Heterodera schachtii*. *Nematol. mediterr.*, 24: 227-233.

MILLER L. I., 1994. Variation in development of five isolates of *Heterodera schachtii* on six sugarbeet X *Beta procumbens* interspecific hybrids. *J. Nematol.*, 26: 111.

MÜLLER J., 1990. Virulenzunterschiede bei *Heterodera schachtii* gegenüber resistenten *Beta*-Rübenotypen. *Mitt. biol. Bundesanst. Land Forstwirtschaft*, Berlin-Dahlem, 26: 455.

MÜLLER J., 1992. Detection of pathotypes by assessing the virulence of *Heterodera schachtii* populations. *Nematologica*, 38: 50-64.

PORTE C., CAUBEL G. et MUCHEMBLED C., 1993. Betteraves résistantes au nématode à kyste *Heterodera schachtii*: expérimentations de plein champ et de laboratoire. *C.R. 3ème Conférence Int. sur les Ravageurs en Agriculture*, Montpellier, 7-9 décembre 1993, pp. 1035-1042.

PORTE C., MUCHEMBLED C. et CAUBEL G., 1995. La résistance de la betterave sucrière au nématode à kyste *Heterodera schachtii*. *C.R. 58ème Congrès IIRB*, 19-22 juin 1995, Beaune, pp. 233-241.

SAVITSKY H., 1975. Hybridization between *Beta vulgaris* and *B. patellares* and transmission of nematode (*Heterodera schachtii*) resistance to sugarbeet. *Can. J. Gen. Cytol.*, 17: 197-209.

TAYLOR L. R., 1961. Agregation, variance and the mean. *Nature*, Lond., 189: 732-735.

TOXOPEUS J. H. et LUBBERTS H., 1979. Breeding for resistance to the sugar beet nematode (*Heterodera schachtii* Schm.) in cruciferous crops. *Proc. Eucarpia Cruciferae Conf.*, Wageningen The Netherlands, 1-3 October 1979, p. 151.

TURNER S. J., STONE A. R. et PERRY J. N., 1983. Selection of potato cyst-nematodes on resistant *Solanum vernei* hybrids. *Euphytica*, 32: 911-917.

WERNER T., KARLSSON G., RYDSTRÖM G. et HALLDEN C., 1995. Breeding for beet-cyst nematode (*Heterodera schachtii*) resistance. *C.R. 58ème Congrès IIRB*, 19-22 juin 1995, Beaune, pp. 163-164.