

VARIATION SAISONNIERE ET EFFET DE LA TEMPÉRATURE SUR L'INOCULUM POTENTIEL DU SOL DE *TYLENCHULUS SEMIPENETRANS*

S. Kallel et M.M. B'Chir

Institut National Agronomique de Tunisie 43, Avenue Charles Nicole 1082 Tunis- Mabrajène, Tunisie
E-mail: Kallel.sadreddine@inat.agrinet.tn

Résumé. Les populations saisonnières de *Tylenchulus semipenetrans* dans le sol ne semblent pas régulées par l'éclosion des œufs et dépendraient de la fécondité des femelles et de la viabilité des larves dans le sol. La température extrême (Coup de sirocco) enregistrée dans le sol pendant le mois de juillet 2000 semble affecter fortement la population du nématode. L'exposition *in vitro* des masses d'œufs à cette température affecte faiblement l'émergence des larves. En revanche, cette température rendant les larves infestantes immobiles après seulement trois heures d'exposition est responsable de la mortalité de 99% des larves après une durée de 12 heures. La durée de vie des larves exposées à la température de 34 °C n'est pas affectée par rapport à celle placées à 25 °C. Cette température induit une quiescence larvaire. L'exposition des œufs à cette température n'a pas d'effet sur la durée de vie des larves émergentes mais affecte le sex-ratio après une durée de 24 heures. Ce résultat a été confirmé sur des masses d'œufs récoltées pendant le mois de juillet 2000. Le déclin de la population du nématode, pendant la période estivale, est lié donc à la température. Pendant l'été 2001, où la température n'est pas un facteur limitant la population, la durée de vie des larves issues des œufs fraîchement pondus diminue fortement puis elle se rétablit au début de l'automne.

Summary. Seasonal variations and temperature effect on the soil potential inoculum of *Tylenchulus semipenetrans*. Seasonal populations of *Tylenchulus semipenetrans* in soil do not seem to be regulated by the hatching of eggs and depends on the fertility of females and the viability of juveniles in soil. The temperature of 34 °C recorded in soil during the month of July 2000 seems to strongly affect the population growth of the nematode. *In vitro*, the exposure of eggs masses at this temperature reduced eclosion. Motility of the juveniles decreased after three hours exposure at this temperature. After 12 hours at 34 °C, 99% of juveniles died. Juvenile senescence is not affected by this temperature, suggesting that it induces larval quiescence. The exposure of eggs to this temperature had no effect on the mortality of emerging larvae but affected the sex ratio after a period of 24 hours. Similar results were found with eggs collected during July 2000; the result shows that the decline of the nematode population, during the summer period is related to the temperature. During the summer 2001, when the temperature was not a limiting factor, the mortality of larvae was less than in 2000 and numbers increased in the beginning of the autumn.

Plusieurs travaux effectués sur des agrumes en vergers montrent que les populations de *Tylenchulus semipenetrans* Cobb fluctuent selon une évolution bi-modale avec un pic au printemps et un pic en automne (Macaron, 1972; B'Chir et Kallel, 1992; Al-Sayed *et al.*, 1993; Abd-Elgawad *et al.*, 1994). Cette variation de l'infestation est fonction de l'abondance du système racinaire (Duncan et Noling, 1987), de l'âge des racines (Cohn, 1966), des réserves en amidon des racines (Duncan *et al.*, 1993) et des conditions abiotiques principalement la température (Davis, 1984) et l'humidité du sol (Duncan et El Morschedy, 1996). La période printanière et automnale où règne une température variant entre 20 °C et 30 °C, est optimale pour le développement des nématodes et notamment l'éclosion des œufs, l'infestation des racines par les larves L2 et la ponte des œufs (O'Bannon *et al.*, 1966; Macaron, 1972). Les saisons hivernale et estivale correspondent à une période où la population du nématode dans le sol décline. Des températures inférieures à 15 °C bloquent l'éclosion des œufs et les larves infestantes dans le sol entrent en quiescence (Van Gundy *et al.*, 1967; Baines *et al.*, 1978; Cooper et Van Gundy, 1971), ce qui leur permet de se maintenir dans le sol pendant de

longues périodes sans que leur pouvoir infectieux ne soit affecté (Vilardebo et Luc, 1962; Cohn, 1966; Vilardebo, 1971). Cette tolérance des larves aux températures extrêmes est inversement liée à l'humidité relative du sol (Tsai et Van Gundy, 1989). Des températures proches de 0 °C provoquent une létalité larvaire (Cohn, 1966). Le déclin de la population du sol pendant l'été est par contre controversé. Duncan et Cohn (1990) impliquent les facteurs biotiques dans la diminution de la population larvaire estivale. Cohn (1964) explique que cette chute de la population est liée à la réduction de la disponibilité des racines nourricières à la pénétration et au développement du nématode. Enfin, Duncan et Eissenstat (1993) relient ce déclin à une diminution de la disponibilité des réserves énergétiques en sucre des racines.

Le but du présent travail est d'apporter des éléments d'explication de la variation de la population du nématode *T. semipenetrans* en étudiant la fécondité des femelles, l'éclosion des œufs et la viabilité des larves L2. Cette étude tente d'expliquer la diminution de la densité de population du nématode en prenant en compte l'âge des masses d'œufs, l'effet de température du sol sur l'éclosion des œufs et la mobilité des larves *in vitro*.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Les racines naturellement infestées par *Tylenchulus semipenetrans* ont été prélevées entre 0 et 30 cm de profondeur, selon la technique décrite par Duncan (1986); dans un verger d'oranger greffé sur bigaradier (*Citrus aurantium* L.) installé sur un sol sablonneux situé au Cap Bon dans la région agrumicole de la Tunisie. Les jeunes radicules prélevées sont nettoyées délicatement à l'eau de robinet pour les débarrasser de la matière organique et des particules du sol. Sous loupe binoculaire, les masses d'œufs ont été séparées délicatement des racines nourricières grâce à une aiguille.

1. Evolution saisonnière de l'inoculum potentiel du nématode dans le sol

Les racines sont prélevées dans un verger naturellement infesté aux dates suivantes: 30 juillet 2000 (été), 10 octobre 2000 (automne), 1^{er} février 2001 (hiver), 30 mai 2001 (printemps) et 30 juillet 2001 (été).

1.1. Eclosion des œufs du nématode à 25 °C

A chaque date, un total de 50 masses d'œufs sont prélevées sur les racines et réparties dans cinq boîtes de pétri de 50 mm de diamètre dans environ 30 ml d'eau distillée. Les boîtes sont mises à incuber à l'obscurité et à 25 °C, température optimale d'éclosion et de développement du nématode (Macaron, 1972; O'Bannon *et al.*, 1966). Les larves sont dénombrées dans l'eau tous les deux jours. Une fois que l'éclosion est achevée, les masses d'œufs sont dilacérées dans une goutte d'eau entre lame et lamelle et les œufs non éclos sont dénombrés sous loupe binoculaire.

1.2. Fertilité des femelles

Un lot d'une soixantaine de masses d'œufs délicatement prélevées sont dilacérées dans une goutte d'eau distillée entre lame et lamelle afin de dénombrer sous loupe le nombre d'œufs pondus.

1.3. Mortalité des larves à 25 °C

Six lots de deux cents masses d'œufs environ prélevées des échantillons de racine sont placées dans un tamis dont les mailles ont 1 mm de diamètre sur une double épaisseur de papier en cellulose. Les tamis sont placés dans des boîtes de Pétri de 90 mm de diamètre contenant de l'eau distillée puis placées à incuber à 25 °C. L'eau est remplacée quotidiennement. Au cinquième jour d'incubation les larves écloses sont récupérées et placées dans des boîtes de pétri de 50 mm de diamètre. Ce lot de six boîtes a été placé à 25 °C et à l'obscurité dans un incubateur. L'observation consiste à dénombrer les larves mortes après 0, 2, 4, 8, 16, 24, 32, 48, 64, 80, 96, 112 et 128 jours d'incubation.

2. Effet de la température extrême estivale sur l'inoculum potentiel du nématode dans le sol

2.1. Eclosion des œufs de 34 °C

Dix masses d'œufs de *T. semipenetrans* sont installées par boîtes de Pétri de 50 mm de diamètre dans 30 ml d'eau distillée environ. Un lot de cinq boîtes contenant les masses d'œufs a été incubé à 25 °C et un lot de 20 boîtes de pétri a été exposé à 34 ± 1 °C. Après 1, 2, 3 et 4 semaines, un lot de cinq boîtes, prélevé au hasard, est transférés à 25 °C. A l'éclosion, les masses d'œufs sont dilacérées dans une goutte d'eau entre lame et lamelle et les œufs non éclos sont dénombrés sous loupe binoculaire.

2.2. Effet du transfert des œufs de 34 °C à 25 °C sur la mortalité des larves émergeantes et les mâles

Environ cinq cent masses d'œufs sont placées dans un tamis sur une double épaisseur de papier en cellulose. Les tamis sont placés dans des boîtes de Pétri de 90 mm de diamètre contenant de l'eau distillée. Un lot est placé à 25 °C et trois lots de masses d'œufs sont exposés à 34 °C pendant 6, 12 et 24 heures. L'eau est ensuite remplacée par une à 25 °C et les masses d'œufs sont mises à éclore à l'obscurité à 25 °C. L'eau est remplacée quotidiennement. Au cinquième jour d'incubation les larves écloses sont récupérées et placées dans des boîtes de Pétri de 50 mm de diamètre. L'observation consiste à dénombrer les mâles et les larves mortes après 0, 2, 4, 8, 16, 24, 32, 48, 64, 80, 96, 112 et 128 jours d'incubation.

2.3. Mortalité des larves à 34 °C et effet du transfert des larves de 34 °C à 25 °C

Un millier de masses d'œufs est mis à éclore de la même manière que l'expérience précédente. Un lot de six boîtes a été placé à 25 °C et douze lots de quatre boîtes sont disposés au hasard dans un incubateur où règne une température de 34 ± 1 °C. Après 0 hr, 1/4 hr, 1/2 hr, 1 hr, 1 hr 1/2, 2 hr, 2 hr 1/2, 3 hr, 6 hr, 12 hr, 24 hr, 36 hr et 48 hr à 34 °C, les larves mobiles sont dénombrées, puis les boîtes de Pétri sont transférées à 25 °C. Après 1, 4, 8, 16, 32, 48, 64, 80, 96 et 112 jours, les larves vivantes sont dénombrées. Une larve est considérée vivante lorsqu'elle est mobile, sa partie antérieure est mobile et bouge après excitation mécanique par un poils ou après exposition aux radiations lumineuses.

3. Mortalité des larves et la fécondité des femelles pendant la période estivale

Durant l'année 2001, un échantillonnage mensuel a été effectué dans le même verger entre le 30 mai et le 30 août.

Pour chaque échantillon, la mortalité des larves et la fécondité des femelles (nombre d'œufs par masse d'œufs) ont été évaluées de la même manière que pour les essais relatifs à l'évolution saisonnière de l'inoculum potentiel dans le sol du nématode.

RÉSULTATS

L'émergence des larves ne varie pas en fonction des saisons (Fig. 1). Le pourcentage d'éclosion en moyenne est de 87,6% pendant le printemps, 80,2% pendant l'été, 91,5% pendant l'automne et 85,1% pendant l'hiver. La variabilité de nombre d'œufs par masse d'œufs est beaucoup plus importante en automne et en hiver qu'en printemps et en été. La fécondité des femelles augmente à partir du printemps et devient maximale en hiver (Tableau I).

L'évolution de la sénescence larvaire dans l'eau et à 25 °C présente deux phases. Un pic entre 0 et 16 jours relatif à la biologie du mâle qui se développe en absence de la plante-hôte en passant par différents stades larvaires séparés par des mues, succédé par une phase relative à la mortalité naturelle des larves femelles (Fig. 2). L'importance du pic correspondant au développement des mâles est fonction des saisons. Ce pic est absent pendant l'été 2000 (Fig. 2), période pendant laquelle la température du sol a dépassé à deux reprises les 35 °C (coup de sirocco). Par contre en été 2001 où les coups de sirocco étaient absents, ce scénario ne s'est pas reproduit (Fig. 3). La viabilité des larves femelles est signi-

ficativement plus élevée au printemps que pendant les autres saisons de l'année. En effet, à 24 jours d'incubation, le pourcentage de larves vivantes au printemps est de 62% puis tombe à 23%, 37% et 23% respectivement en automne, en hiver et en été. La durée de vie des larves issues de la ponte printanière est de 128 jours. Alors que la durée de vie des larves issues de ponte estivale est de 64 jours, les pontes automnales et hivernales donnent des larves à viabilité intermédiaire.

Les œufs exposés à une température de 25 °C éclosent rapidement et l'émergence des larves à cette température s'achève après 20 jours d'exposition. L'exposition à une température de 34 °C a pour conséquence l'émergence d'une faible portion de larves présentes dans la masse d'œuf et le blocage de l'éclosion des œufs embryonnés et en phase de développement, le transfert des œufs à une température de 25 °C (Fig. 4) permet sans temps de latence l'émergence des larves à la même vitesse que les nids témoins. Cette vitesse diminue en fonction de la période d'exposition à une température de 34 °C.

Le pourcentage d'éclosion des œufs après exposition à une température de 34 °C diminue de 40% après une semaine d'éclosion puis diminue faiblement pour atteindre 20% après une exposition pendant quatre se-

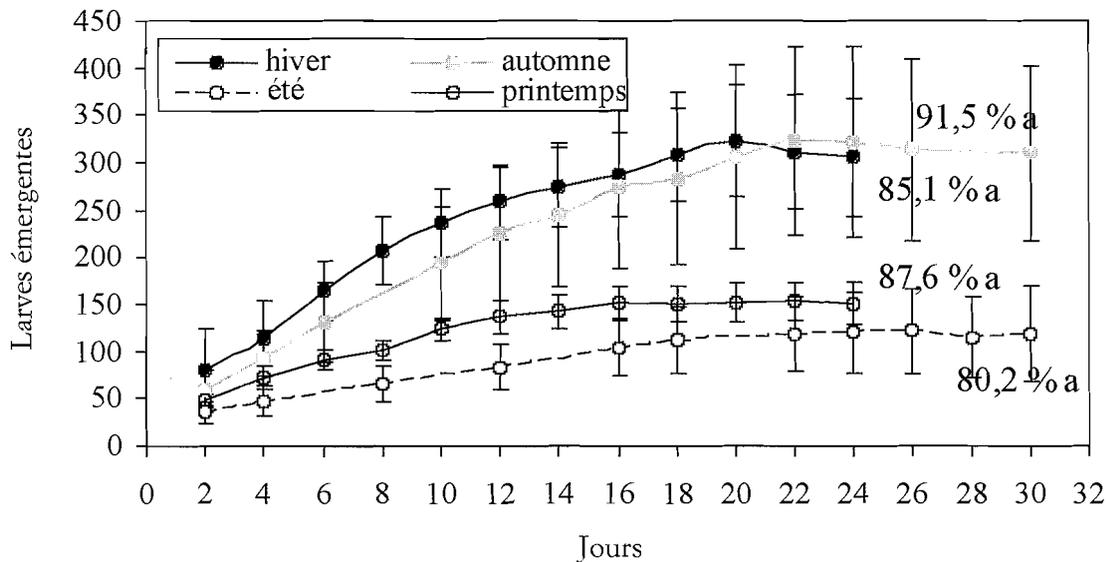


Fig. 1. Evolution de l'éclosion à 25 °C des œufs de *T. semipenetrans* récoltés pendant les différentes saisons (depuis l'automne 2000 jusqu'à l'été 2001). Les barres correspondent aux intervalles de confiance à $P = 0,05$ et les moyennes du pourcentage d'éclosion des œufs suivies des mêmes lettres (a, b) ne sont pas significativement différentes selon le test de Student, Newman et Keuls à la probabilité $P = 0,05$.

Tableau I. Evolution de la fécondité des femelles en fonction des saisons.

	Été 2000	Automne 2000	Hiver 2000	Printemps 2001	Été 2001
Nombre d'œufs/femelle	17,8 bc	21,6 cd	25,7 d	12,3 ab	11,6 a
Ecart-type	12,6	18,1	29,9	10,4	11,4
Amplitude	0-43	0-81	2-165	0-39	0-51

Les moyennes précédant des lettres différentes (a,b) sont significativement différentes à la probabilité $P = 0,05$ selon le test de Student-Newman et Keuls.

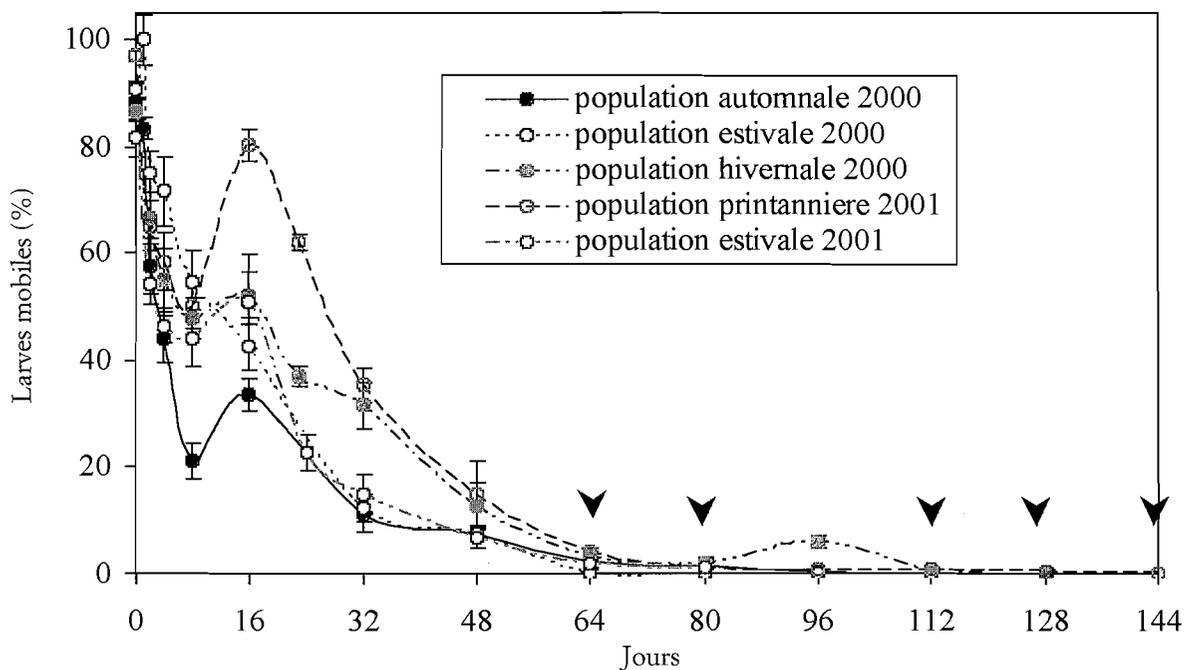


Fig. 2. Evolution de la survie (exprimée par la mobilité) à 25 °C des larves infestantes de deuxième stade de *T. semipenetrans* issues de masses d'œufs récoltées pendant les différentes saisons. Les barres correspondent aux intervalles de confiance à $P = 0,05$.

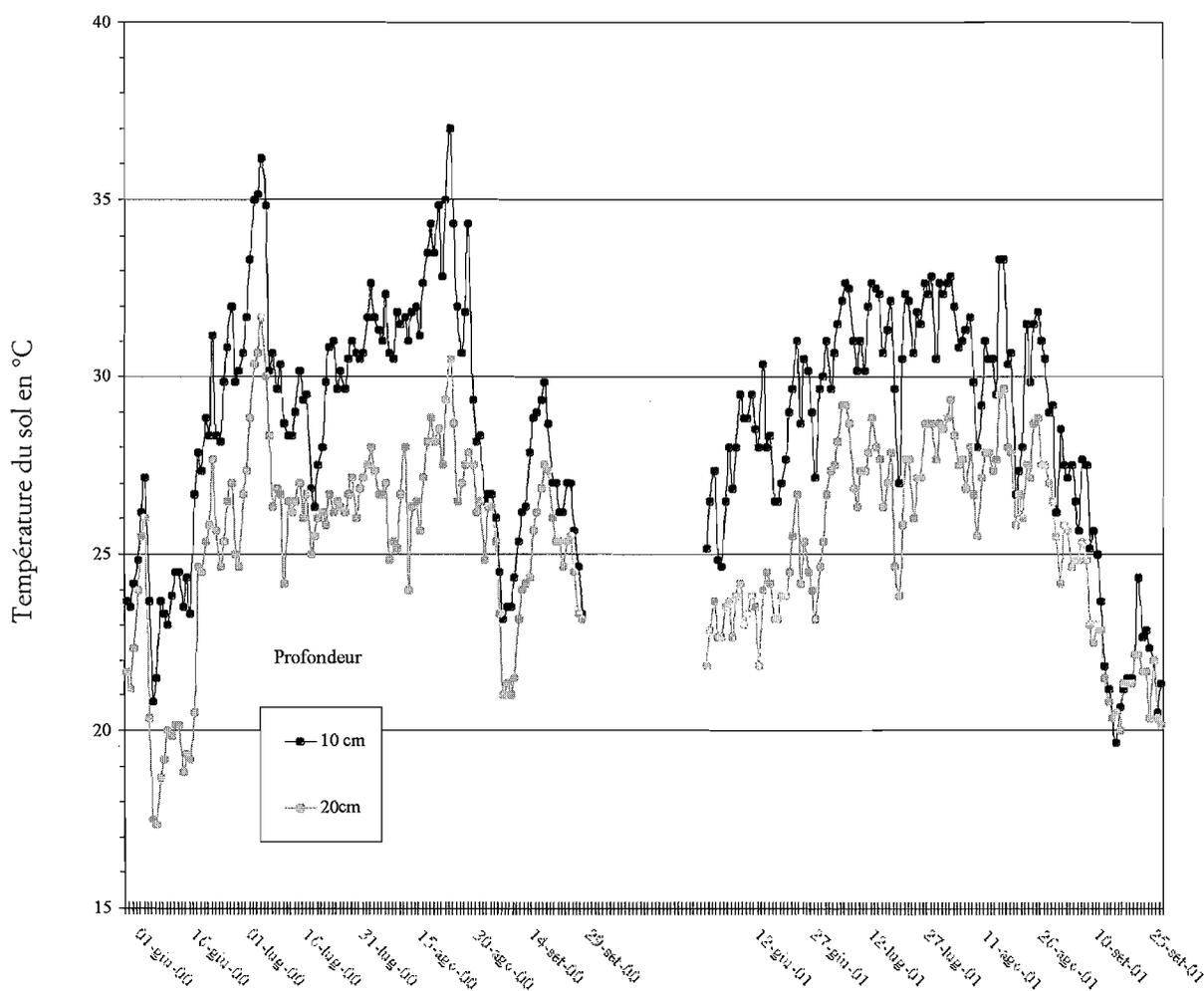


Fig. 3. Evolution de la température du sol à deux profondeurs dans la région agricole de la Tunisie (Cap Bon) pendant les périodes estivales 2000 et 2001.

maines (Fig. 4).

La viabilité des larves émergentes n'est pas modifiée par l'exposition des œufs à la température extrême (Fig. 5A). Par contre, leur exposition pendant 24 heures à 34 °C a pour effet d'atténuer fortement le pic correspondant au développement des mâles. En effet, après l'exposition à cette température, le pourcentage des mâles passe de 25% à 10% (Fig. 5B). Ces résultats sont également obtenus pendant le mois de juillet 2000 (Fig. 4) période où il a fait relativement chaud (Fig. 3)

La température a un effet sur la mobilité des larves et sur leur mortalité. L'exposition des larves à une température de 34 °C a pour effet de diminuer leur mobilité pro-

gressivement après une demi-heure pour s'annuler complètement après trois heures (Fig. 6). La mortalité à cette température débute à deux heures 30 minutes et après 12 heures d'exposition, 99% de nématodes restent immobiles après un séjour de 24 heures à 25 °C (Fig. 7). L'exposition des larves à des laps de temps différents à 34 °C agit sur la quiescence des larves. En effet, les larves vivantes issues d'une exposition pendant une durée supérieure à trois heures à une température de 34 °C présentent une mortalité plus faible que celle issues après un laps de temps plus court à cette température extrême ou exposées à une température de 25 °C (Fig. 8).

Pendant l'été 2001, où la température n'est pas un

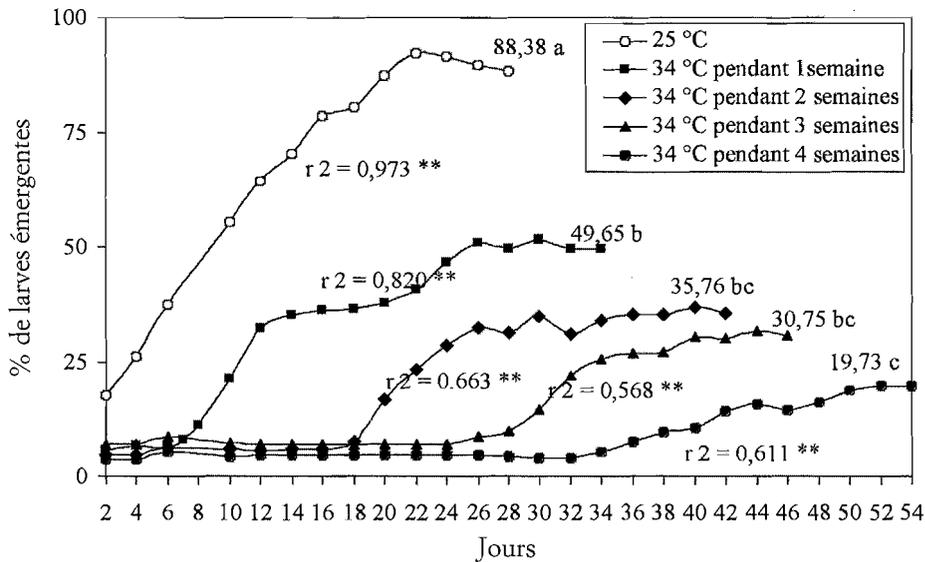


Fig. 4. Effet de l'exposition à 34 °C à différentes périodes sur l'éclosion des œufs de *T. semipenetrans*. Les moyennes suivies des mêmes lettres (a,b) ne sont pas significativement différentes selon le test de Student, Newman et Keuls à la probabilité de P = 0,05. (**) indique une différence hautement significative entre le coefficient de corrélation (r) et la valeur théorique nulle à la probabilité P = 0,05.

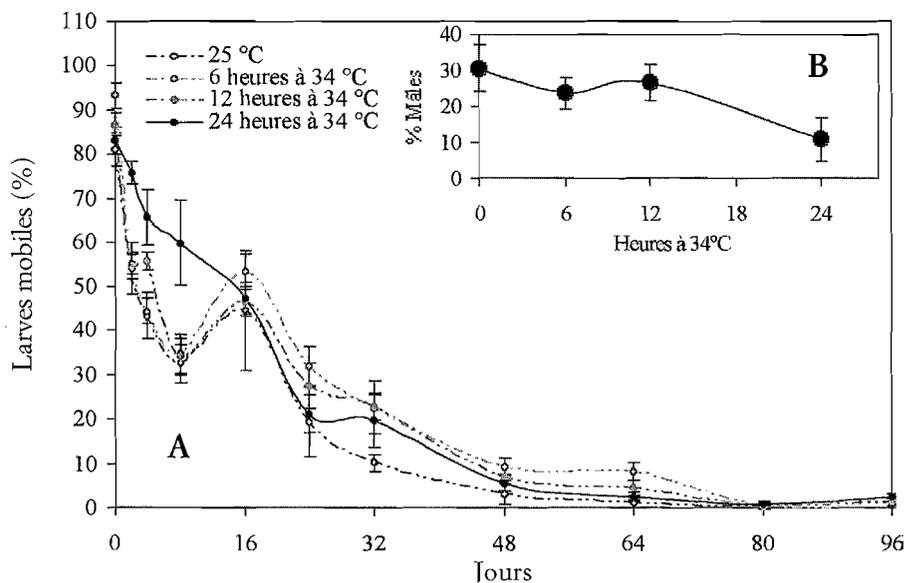


Fig. 5. Evolution de la survie (exprimée par la mobilité) des larves (A) et de la proportion de mâles de *T. semipenetrans* (B) issus de masses d'œufs exposées à différentes périodes à 34 °C. Les barres correspondent aux intervalles de confiance à P = 0,05.

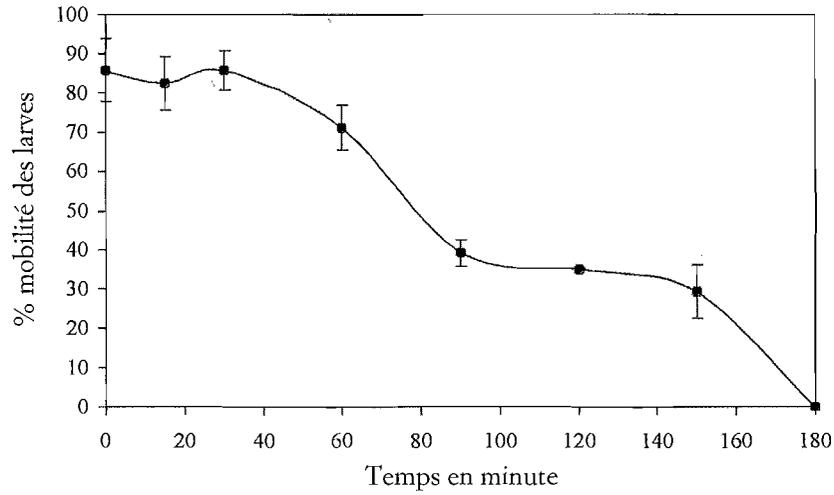


Fig. 6. Evolution de la mobilité des larves mâles de *T. semipenetrans* exposées pendant des périodes croissantes à 34 °C. Les barres correspondent aux intervalles de confiance à $P = 0,05$.

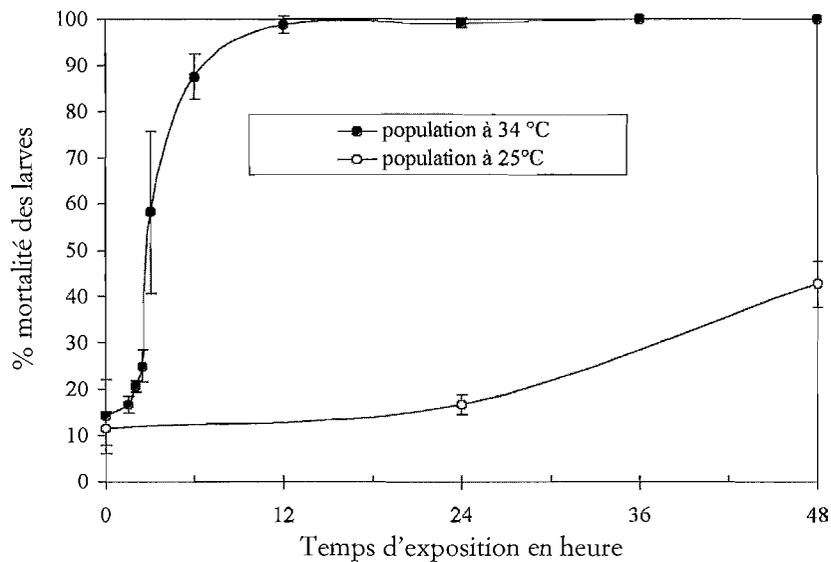


Fig. 7. Evolution du pourcentage de mortalité des larves de *T. semipenetrans* après différents temps d'exposition à 34 °C puis un séjour de 24 heures à 25 °C. Les barres correspondent aux intervalles de confiance à $P = 0,05$.

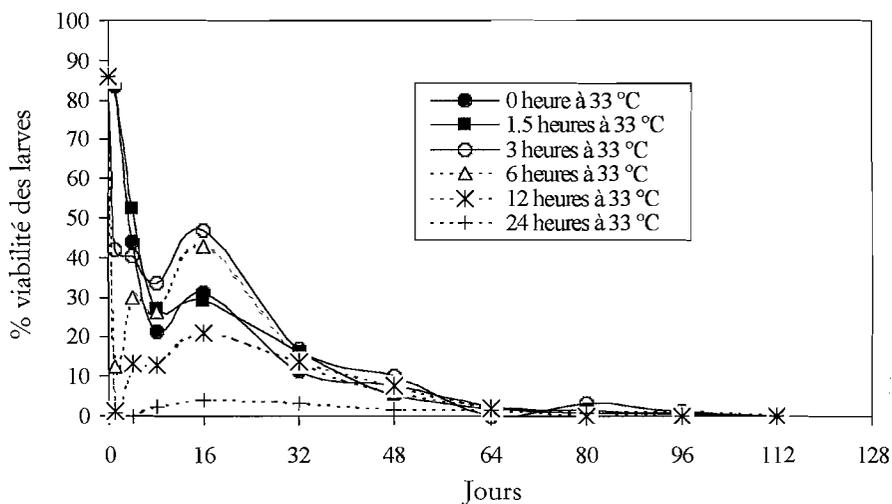


Fig. 8. Arrière-effet des différents temps d'exposition à une température de 34 °C sur la sénescence des larves de *T. semipenetrans* à 25 °C.

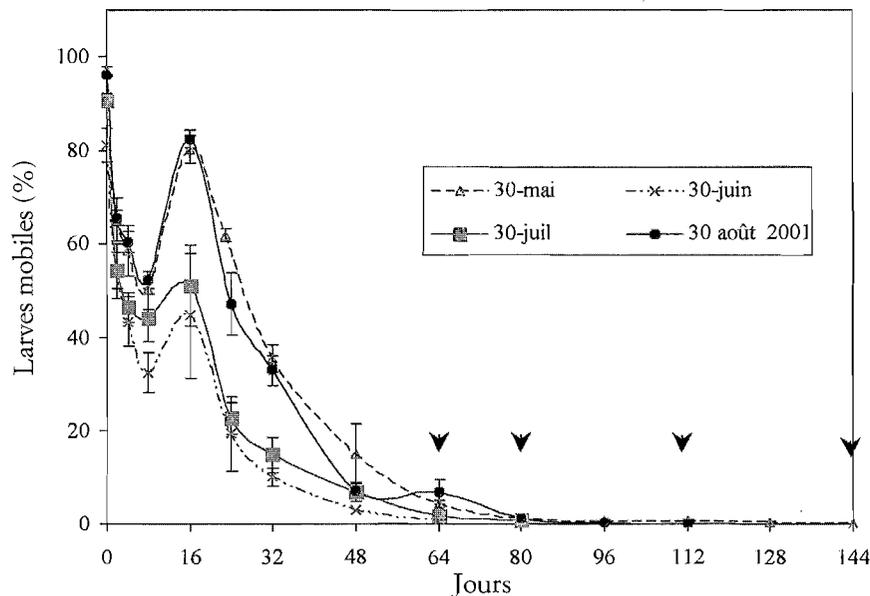


Fig. 9. Evolution mensuelle de la viabilité des larves de *T. semipenetrans* pendant la période estivale. Les barres correspondent aux intervalles de confiance à $P = 0,05$.

Tableau II. Evolution mensuelle de la fécondité pendant la période estivale.

	30 mai 2001	30 juin 2001	30 juillet 2001	30 août 2001
Nombre d'œufs/femelle	12,3 a	7,8 b	11,6 a	7,4 b
Ecart-type	10,4	7,9	11,4	7,5
Amplitude	0-39	0-34	0-51	0-64

Les moyennes précédants des lettres différentes (a,b) sont significativement différentes à la probabilité $P = 0,05$ selon le test de Student-Newman et Keuls.

facteur limitant la population du nématode, la fécondité des femelles (Tableau II) et la longévité des larves (Fig. 9) ont été évaluées.

Le nombre d'œufs par femelle varie fortement pendant la période estivale 2001 avec deux pics en fin de mois de mai et juillet sous l'effet du jeu de la ponte et de l'éclosion. Malgré la ponte des œufs par les femelles, une dépression de la survie des larves est observée pendant la période estivale. Cette sénescence des larves diminue d'abord de la fin mai jusqu'à la fin juin pour rester minimal entre le mois de juillet et le mois d'août. La viabilité redevient en début de mois de septembre comme elle a été observée à la fin du printemps (Fig. 9).

DISCUSSION

L'éclosion des œufs ne semble pas réguler la population du nématode dans le sol en fonction des saisons et les facteurs biotiques, malgré leur présence, ne semblent pas influencer la viabilité des œufs et leur pouvoir d'éclosion. La population larvaire du sol pendant les différentes saisons dépend par contre du nombre d'œufs par masse d'œufs et donc de la fécondité des femelles. L'observation des nématodes sur les racines de

citrus provenant des mêmes arbres et la variabilité saisonnière du nombre d'œufs par femelle montrent que ce nématode présente deux générations par an. La première population de femelles qui s'est fixée sur les racines au printemps pour pondre des œufs jusqu'à la saison hivernale. Cette population diminue fortement sous l'effet des coups de sirocco survenant pendant la période estivale (Kallel et Abdelwahed-Ghariani, 2003). La deuxième vague de femelles commence à pondre en automne et se maintient sur les racines pendant l'hiver. Les œufs produits par les femelles automnales sont à l'origine de la population larvaire printanière. La présence des deux populations de femelles avec des niveaux de fécondité différentes pourrait expliquer la grande variabilité observée en automne et en hiver.

La biologie du nématode des Citrus est sous l'influence de la phénologie de la plante hôte et les conditions abiotiques du sol. Pendant les différentes saisons, la vitesse de l'éclosion et la mortalité des œufs restent identiques, ces résultats montrent que l'éclosion n'est pas régulée (diapause) et que pendant la période estivale la diminution de la population dans nos conditions ne serait pas en rapport avec l'action biotique comme cela a été proposé par Duncan et Cohn (1990). La viabilité des larves dans le sol, par contre, présente un

effet saisonnier. La durée de vie des larves varie entre 64 et 128 jours à 25 °C pendant respectivement l'été et le printemps. Ces résultats confirment ceux obtenus par Van Gundy *et al.* (1967) sur la viabilité de *T. semipenetrans*. La viabilité des larves est fonction des réserves des œufs et dépend donc de la période de ponte (Cooper et Van Gundy, 1971). L'exposition des œufs et des larves à des températures extrêmes a pour conséquence d'abaisser la population du nématode dans le sol en agissant sur l'éclosion des œufs et la viabilité des larves (Cohn, 1966; Davis, 1984; Tsai et Van Gundy, 1989). La température extrême de 34 °C enregistrée dans le sol pendant la période estivale permet le blocage de l'éclosion des œufs *in vitro*. Les œufs disposés en masse résistent à cette température même après quatre semaines d'exposition. Par contre, cette exposition agirait sur le sex-ratio; les larves mâles seraient plus sensibles aux températures extrêmes. L'évolution de la sénescence des larves pendant l'année où il y a eu deux pics de chaleurs (été 2000) est identique que celle des larves issues d'œufs ayant subi une exposition de 24 heures à 34 °C. Ces résultats montrent que la température a une action prépondérante sur la population du nématode (Sorribas *et al.*, 2000). Cohn (1966) a obtenu les mêmes résultats pour les températures extrêmes inférieures (10 °C). Les larves de *T. semipenetrans* luttent contre l'élévation de température par la diminution de leur mobilité contrairement aux *Meloidogyne javanica* (Van Gundy *et al.*, 1967; Reversat, 1981a) et la consommation d'oxygène pour préserver leurs réserves (Cooper et Van Gundy, 1971; Reversat, 1981b, 1981c). La quiescence de ces larves subsiste même après le choc thermique ce qui permet de préserver la sénescence des larves. L'exposition élevée à cette température a pour effet une mortalité des larves, ce qui pourrait expliquer la forte baisse de la population du nématode dans le sol pendant la période estivale. Pendant cette période, la fécondité des femelles la plus élevée est enregistrée en fin juillet (Duncan et Eissenstat, 1993). Pendant l'année où la température n'est pas un facteur limitant, la sénescence des larves femelles varie entre 64 et 80 jours, malgré la ponte d'œufs pendant le mois de juillet. La viabilité est, par contre, maximale entre la fin du printemps (144 jours) et le début de l'automne (112 jours). Cette dépression de la sénescence des larves pendant la période estivale serait en rapport avec la diminution de la matière sèche des racines (Kallel et Abdelwahed-Ghariani, 2003) et la nutrition des femelles (Cooper et Van Gundy, 1971). Ces résultats montrent que la ponte est bloquée pendant la période estivale et que la femelle se remet à pondre pendant le mois d'août après la croissance racinaire. La diminution de la sénescence larvaire et de la fécondité des femelles montre une large adaptation de ce nématode à la culture et aux conditions de températures estivales dans la région méditerranéenne.

LITTÉRATURE CITÉE

- Abd-Elgawad M.N., Youssef M.M. et Shamseldeen M.M., 1994. Observations on the population fluctuations of the citrus nematode on Calamander orange in Egypt. *Pakistan Journal of Nematology*, 12: 87-94.
- Al-Sayed A.A., Abdel-Hameed S.H. et El-Nagar H.I., 1993. Population dynamics of *Tylenchulus semipenetrans* in relation to citrus and soil temperature. *Bulletin of Faculty of Agriculture of University of Cairo*, 44: 183-190.
- Baines R.C., Van Gundy S.D. et Du Charme E.P., 1978. Nematodes attacking citrus. Pp. 321- 345. In: The citrus industry vol. IV (Reuther W., Calavan E.C. et Carman G.E. eds). University of California, Division of Agriculture Science, USA.
- B'Chir M.M. et Kallel S., 1992. Effects of *Tylenchulus semipenetrans* on the morphogenesis of juvenile citrus trees. Proceeding of the 7th Congress of the International Society of Citriculture. International Society of Citriculture, Catania (Italy), pp. 62-76.
- Cohn E., 1964. Penetration of the citrus nematode in relation to root development. *Nematologica*, 10: 594-600.
- Cohn E., 1966. Observations of the survival of free-living stages of the citrus nematode. *Nematologica*, 12: 321-327.
- Cooper A.F. Jr et Van Gundy S.D., 1971. Senescence, quiescence, and cryptobiosis. Pp. 297-318. In: Plant parasitic nematodes vol. II (Zuckerman B.M., Mai W.F. et Rohde R.A. eds). Academic Press, New York (U.S.A.) and London (U.K.).
- Davis R.M., 1984. Distribution of *Tylenchulus semipenetrans* in a Texas grapefruit orchard. *Journal of Nematology*, 16: 313-317.
- Duncan L.W., 1986. The spatial distribution of citrus feeder roots and of citrus nematode, *Tylenchulus semipenetrans*. *Revue de Nématologie*, 9: 233-240.
- Duncan L.W. et Cohn E., 1990. Nematode parasites of citrus. Pp. 321-346. In: Plant Parasitic Nematodes in Subtropical and Tropical Agriculture (Luc M., Sikora R.A. et Bridge J. eds), CAB International, Wallingford, UK.
- Duncan L.W. et El Morshedy M.M., 1996. Population changes of *Tylenchulus semipenetrans* under localized versus uniform drought in the citrus root zone. *Journal of Nematology*, 28: 360-368.
- Duncan L.W. et Eissenstat D.M., 1993. Responses of *Tylenchulus semipenetrans* to citrus fruit removal: implications for carbohydrate competition. *Journal of Nematology*, 25: 7-14.
- Duncan L.W., Graham J.H. et Timmer L.W., 1993. Seasonal patterns associated with *Tylenchulus semipenetrans* and *Phytophthora parasitica* in the citrus rhizosphere. *Phytopathology*, 83: 573-581.
- Duncan L.W. et Noling J.W., 1987. The relationship between development of the citrus root system and infestation by *Tylenchulus semipenetrans*. *Revue de Nématologie*, 10: 61-66.
- Kallel S. et Abdelwahed-Ghariani A., 2003. Relation entre la défoliation des agrumes en vergers du Cap Bon et les dégâts associés au nématode des Citrus, *Tylenchulus semipenetrans* Cobb. *Revue de l'I. N. A. T.*, 18: sous presse.
- Macaron J., 1972. Contribution à l'étude du nématode phytophage *Tylenchulus semipenetrans*. Thèse Ph.D., Université

- des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier (France), pp. 190.
- O'Bannon J.H., Reynolds H.W. et Leathers C.R., 1966. Effects of temperature on penetration, development, and reproduction of *Tylenchulus semipenetrans*. *Nematologica*, 12: 483-487.
- Reversat G., 1981a. Consumption of food reserves by starved second-stage juveniles of *Meloidogyne javanica* under conditions inducing osmobiosis. *Nematologica*, 27: 207-214.
- Reversat G., 1981b. Age related changes in the chemical oxygen demand of second stage juveniles of *Meloidogyne javanica* and *Heterodera oryzae*. *Nematologica*, 27: 220-227.
- Reversat G., 1981c. Effects of ageing and starvation on respiration and food reserve content in adult *Hirschmanniella spinicaudata*. *Revue de Nématologie*, 4: 125-130.
- Sorribas F.J., Verdejo-Lucas S., Forner J.B., Alcaide A., Pons J. et Ornat C., 2000. Seasonality of *Tylenchulus semipenetrans* Cobb and *Pasteuria* sp. in citrus orchards in Spain. *Journal of Nematology*, 32(Suppl.): 622-632.
- Tsai B.Y. et Van Gundy S., 1989. Tolerance of proto-anhydrobiotic citrus nematodes to adverse conditions. *Revue de Nématologie*, 12: 107-112.
- Van Gundy S.D., Bird A.F. et Wallace H.R., 1967. Aging and starvation in larvae of *Meloidogyne javanica* and *Tylenchulus semipenetrans*. *Phytopathology*, 57: 559-571.
- Vilardebo A., 1971. Nématoses des citrus. Pp. 499-518. In: Les nématodes des cultures (Journées d'études et information). ACTA-FNGPC, Paris, France.
- Vilardebo A. et Luc M., 1962. Le slow decline des citrus du au nématode *Tylenchulus semipenetrans* Cobb. *Fruits*, 16: 445-454.