

Los nematodos fitopatógenos y la nematología agraria en España: importancia y principales avances científicos

Pablo Castillo (Instituto de Agricultura Sostenible, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Córdoba. e-mail: p.castillo@csic.es)

INTRODUCCIÓN

Los nematodos constituyen un grupo de organismos residentes en el suelo que es extraordinariamente diverso y complejo y ampliamente distribuido en todos agroecosistemas, siendo algunos de ellos parásitos de plantas. Prácticamente cualquier cultivo agrícola puede sufrir un perjuicio importante debido al parasitismo de alguna especie de nematodo fitoparásito. La magnitud de las pérdidas que ocasionan depende fundamentalmente de la densidad de población en suelo y/o raíces, de la susceptibilidad del cultivo, y de las condiciones medioambientales. Además, algunos de ellos pueden transmitir virus vegetales causantes de importantes enfermedades. El objetivo de esta contribución es destacar los avances científicos de la Nematología agraria en España durante los últimos 30 años (1981-2011), destacando los hitos alcanzados en cada una de las áreas de especialización y su significación para el sector agrario, incluyendo etiología y diagnóstico, biología, ecología y distribución geográfica, epidemiología, patogénesis, resistencia y relaciones huésped-parásito, interacciones con otros patógenos, y control. Obviamente, resumir en sólo unas pocas líneas dichos avances científicos no es una tarea simple, por lo que aquí se pretende únicamente resaltar aquellos avances científicos que por su novedad o impacto científico hayan tenido mayor significación.

Diagnóstico

Durante estos 30 años se han llevado a cabo numerosas prospecciones de nematodos fitoparásitos en todo el territorio español, incluyendo una gran diversidad de cultivos agrícolas, constituyendo algunas de las enfermedades diagnosticadas nuevas citas de sus agentes en España (Tabla 1). Entre todas ellas, podemos destacar la detección del nematodo de la madera del pino (*Bursaphelenchus xylophilus*) en Extremadura en 2008, y en Galicia en 2010 (ABELLEIRA *et al.*, 2011). Las prospecciones en viñedo han demostrado que *Xiphinema index* se encuentra ampliamente distribuido en todas las zonas vitivinícolas españolas, con una prevalencia entre el 10 y el 30% (ARIAS y FRESNO, 1994; FRESNO *et al.*, 2001; TÉLIZ *et al.*, 2007; GUTIÉRREZ-GUTIÉRREZ *et al.*, 2011), y los análisis moleculares basados en ADN mitocondrial (*COI*) y nuclear (*D2-D3*) de poblaciones con diferente origen geográfico han demostrado una elevada homogeneidad intraespecífica, lo que sugiere un solo origen común, como consecuencia de una introducción en suelo infestado o material vegetal (GUTIÉRREZ-GUTIÉRREZ *et al.*, 2011). Asimismo, las prospecciones de nepovirus transmitidos por *Xiphinema* spp., han permitido detectar por 1ª vez en España el virus del mosaico del *Arabis* (*Arabis mosaic virus* o *ArMV*) en Galicia y La Rioja Alavesa (ABELLEIRA *et al.*, 2010). Se ha constatado (mediante diagnóstico ELISA y RT-PCR en planta y en nematodos vectores) la extensión del virus del entrenudo corto infeccioso de la vid (*Grapevine fanleaf virus* o *GFLV*) en Andalucía (PALOMARES-RIUS *et al.*, 2011), Alicante (BERTOLINI *et al.*, 2010), Castilla-La Mancha (FRESNO *et al.*, 2001), Castilla y León (GARCÍA-BENAVIDES *et al.*, 1994), y Mallorca (CRETAZZO *et al.*, 2010). Y se ha estudiado la diversidad molecular de

135 clones de GFLV mediante el análisis de polimorfismos conformacionales de cadenas sencillas de ADN (SSCP), detectándose 12 haplotipos diferentes (PALOMARES-RIUS *et al.*, 2011).

Durante este periodo, las prospecciones en otros frutales se han concentrado en cítricos destacando las infecciones por *Tylenchulus semipenetrans* en >75% de parcelas en Levante, Andalucía y Cataluña (NAVAS *et al.*, 1992; VERDEJO-LUCAS *et al.*, 1995; SORRIBAS *et al.*, 2008; VERDEJO-LUCAS y NOMBELA, 2011), y la identificación del biotipo Mediterráneo de *T. semipenetrans* como el más extendido en todas las zonas cítricas españolas (VERDEJO-LUCAS *et al.*, 1997). En frutales de pepita y hueso, destacan las infecciones por *Pratylenchus vulnus* (CASTILLO y VOVLAS, 2007; PINOCHET, 2011). En olivo las prospecciones han sido escasas, destacando la realizada en la provincia de Jaén con infestaciones por varios ectoparásitos migratorios (*Helicotylenchus* spp., *Xiphinema* spp., *Longidorus* spp., *Trichodorus* spp., Peña-Santiago, 1990), y detectándose por primera vez el nematodo formador de quistes *Heterodera mediterranea* en suelos arenosos de Sevilla (CASTILLO *et al.*, 1999), y *Rotylenchulus macrosoma* en olivo silvestre (CASTILLO *et al.*, 2003); y dada la capacidad de ambos nematodos de reproducirse sobre los cultivares de olivo Picual y Arbequina, se alertó sobre su introducción a otras áreas cultivadas. Asimismo, prospecciones en viveros de frutales (hueso y pepita, olivo, cítricos) y forestales, demostraron la infestación de sustratos y la infección de plantones por nematodos lesionadores (*Pratylenchus* spp.) y/o noduladores de raíces (*Meloidogyne* spp.), y *Xiphinema coxi* en coníferas, se alertó de la importancia de estas infecciones/infestaciones en la dispersión de nematodos a otras áreas (ABELLEIRA *et al.*, 1996; NICO *et al.*, 2002; VERDEJO-LUCAS y PINOCHET, 1991; TALAVERA *et al.*, 1999).

En remolacha azucarera, además de constatar las infestaciones de suelos por *Heterodera schachtii* en todas las zonas remolacheras de España (LÓPEZ-ROBLES *et al.*, 2001; ITURRITXA, y SALAZAR, 2002), en Andalucía se detectaron infecciones muy severas por el nematodo del tallo y el bulbo, *Ditylenchus dipsaci* en el cuello de la remolacha, causando pérdidas de producción considerables (CASTILLO *et al.*, 2007). En cereales se han señalado los problemas causados por nematodos formadores de quistes *Heterodera avenae* y *Heterodera filipjevi* (antiguo patotipo o raza 3 de *H. avenae*, como demostraron estudios isoenzimáticos y moleculares ANDRÉS *et al.*, 2001), *D. dipsaci* en Castilla-La Mancha (NOMBELA *et al.*, 1985), y en leguminosas especialmente garbanzo, lenteja, guisante, veza, se detectaron *Meloidogyne artiellia*, *Pratylenchus thornei*, *Heterodera goettingiana* (CASTILLO *et al.*, 1996; NOMBELA *et al.*, 1985; TALAVERA y TOBAR, 1997). En arroz, se detectó *Aphelenchoides besseyi* (causante del ápice blanco de las hojas) en Valencia, Tarragona y Sevilla (CARRERES, 2005; CARRERES *et al.*, 2010). En patata se han detectado infestaciones severas por *Globodera pallida* y *G. rostochiensis* en Canarias, Castilla y León, Galicia, La Rioja, vegas de Motril-Salobreña, (ÁLVAREZ *et al.*, 2005; MARTÍNEZ-BERINGOLA *et al.*, 1988, ROSENDE *et al.*, 2003; TALAVERA *et al.*, 1998).

En horticolas y cultivos protegidos las especies de *Meloidogyne* constituyen el principal problema nematológico, que se ha agravado con la intensificación de la agricultura, el monocultivo y la reciente eliminación del bromuro de metilo (VERDEJO-LUCAS y CASTILLO, 2011). En tomate (invernadero y campo abierto) en Cataluña la prevalencia de *Meloidogyne* spp. fue del 49% (SORRIBAS y VERDEJO-LUCAS, 1994). En fresa en Andalucía se detectó por primera vez *Meloidogyne hapla* (VEGA *et al.*, 2002), y *Aphelenchoides fragariae* (ESCUER y BELLO, 2000). También se han detectado infecciones por formadores de quistes como *Heterodera cruciferae* en brasicas en La Rioja y Valencia, y *H. schachtii* en acelgas en Madrid y Navarra (BELLO *et al.*, 1999). En tabaco, además de *Globodera tabacum* se detectaron *Meloidogyne* spp., *Helicotylenchus* spp., y *Pratylenchus* spp. (ESPÁRRAGO y NAVAS, 1995; SALMERÓN y CABELLO, 1989). En ornamentales y flor cortada se han citado *Meloidogyne* spp. en clavel en Andalucía (TALAVERA *et al.*, 2010), *Aphelenchoides fragariae* en el País Vasco y *Aphelenchoides ritzemabosi* en Canarias (ESCUER y BELLO, 2000), varios nematodos ectoparásitos en camelias en Galicia (*Xiphinema* spp., *Trichodorus* spp., *Paratrichodorus* spp., ABELLEIRA *et al.*, 2004).

En los albores del siglo XXI, la caracterización morfológica sigue siendo esencial para identificación de los nematodos fitoparásitos (CASTILLO y VERDEJO-LUCAS, 2011). Sin embargo, esta identificación debe complementarse con estudios polifásicos, incluyendo el uso de marcadores bioquímicos (patrones de isoenzimas en *Pratylenchus*, *Globodera* y *Meloidogyne*, ANDRÉS *et al.*, 2000; FULLAONDO *et al.*, 2001; CALVO *et al.*, 2005; respectivamente) y de secuencias de ADN (CENIS, 1992; 1993; CASTILLO *et al.*, 2003). De hecho, los avances en estudios filogenéticos de nematodos fitoparásitos utilizando secuencias de genes conservados han demostrado que numerosas especies de nematodos descritas según su morfología son en realidad especies crípticas (casi idénticas morfológicamente pero genéticamente distintas) (VOVLAS *et al.*, 2011; GUTIÉRREZ *et al.*, 2010). Durante los últimos 30 años, el diagnóstico de nematodos fitopatógenos en España ha avanzado considerablemente debido fundamentalmente a la incorporación e integración de nuevos avances científicos (Tabla 2) como el análisis de RFLPs (Polimorfismos basados en la longitud de los fragmentos de restricción) para el diagnóstico de especies de *Meloidogyne* (CENIS, 1992; 1993), *Globodera* (GONZÁLEZ *et al.*, 1995), y secuencias basadas en RAPDs (amplificación al azar de ADN polimórfico) (FULLAONDO *et al.*, 1999). Asimismo, para el diagnóstico específico se han utilizado secuencias de ADN

Nematodo	Planta huésped	Referencia
<i>Aphelenchoides besseyi</i>	Arroz	CARRERES <i>et al.</i> , 2010
<i>Aphelenchoides fragariae</i>	Fresa y ornamentales	ESCUER <i>et al.</i> , 1995
<i>Aphelenchoides ritzemabosi</i>	Ornamentales	ESCUER y BELLO, 2000
<i>Bursaphelenchus xylophilus</i>	Pino	ABELLEIRA <i>et al.</i> , 2011
<i>Ditylenchus dipsaci</i>	Remolacha	CASTILLO <i>et al.</i> , 2007
<i>Ditylenchus gigas</i>	Haba	VOVLAS <i>et al.</i> , 2011
<i>Globodera tabacum</i>	Tabaco	ESPÁRRAGO y BLANCO, 2002
<i>Heterodera cruciferae</i>	Crucíferas	ROMERO, 1982; BELLO <i>et al.</i> , 1999
<i>Heterodera cyperi</i>	Chufa	ROMERO y LÓPEZ-LHORCA, 1996
<i>Heterodera filipjevi</i>	Cereales	ROMERO <i>et al.</i> , 1996
<i>Heterodera humuli</i>	Lúpulo	LÓPEZ-ROBLES y ROMERO, 1989
<i>Heterodera mediterranea</i>	Olivo	CASTILLO <i>et al.</i> , 1999
<i>Heterodera ripae</i>	Ortiga	LÓPEZ-ROBLES <i>et al.</i> , 2011
<i>Longidorus alvegus</i>	Vid	GUTIÉRREZ-GUTIÉRREZ <i>et al.</i> , 2011
<i>Longidorus magnus</i>	Vid	GUTIÉRREZ-GUTIÉRREZ <i>et al.</i> , 2011
<i>Longidorus pini</i>	Pino	ANDRÉS y ARIAS, 1987
<i>Meloidogyne baetica</i>	Acebucho	CASTILLO <i>et al.</i> , 2003
<i>Meloidogyne dimensis</i>	Rabanillo marítimo	PALOMARES <i>et al.</i> , 2007
<i>Meloidogyne hapla</i>	Fresa	VEGA <i>et al.</i> , 2002
<i>Meloidogyne hispanica</i>	Vid	CASTILLO <i>et al.</i> , 2009
<i>Meloidogyne sylvestris</i>	Acebo	CASTILLO <i>et al.</i> , 2010
<i>Paratrichodorus pachydermus</i>	Vid	LÓPEZ-PÉREZ <i>et al.</i> , 2001
<i>Paratrichodorus teres</i>	Tabaco	LÓPEZ-PÉREZ <i>et al.</i> , 2001
<i>Rotylenchulus macrosoma</i>	Acebucho	CASTILLO <i>et al.</i> , 2003
<i>Xiphinema hispidum</i>	Vid	GUTIÉRREZ-GUTIÉRREZ <i>et al.</i> , 2011

Tabla 1. Nuevas citas de nematodos fitoparásitos en España durante el período 1981-2011.

ribosómico como son la región ITS1-5.8S-ITS2, el fragmento D2-D3 del gen de la subunidad 28S, y la subunidad 18S (CASTILLO *et al.*, 2003), ADN mitocondrial (VOVLAS *et al.*, 2011; PALOMARES-RIUS *et al.*, 2011), o ADN satélite (CARRASCO BALLESTEROS *et al.*, 2007).

Además, estudios de patogenicidad han permitido caracterizar los biotipos del nematodo de los cítricos *T. semipenetrans* en España, incluyendo el biotipo Poncirus (MURGUÍA *et al.*, 2005), biotipo Mediterráneo (VERDEJO-LUCAS *et al.*, 1997), los patotipos Ha71, Ha81 y Ha22 de *H. avenae* (SÁNCHEZ y ZANCADA, 1987), y los patotipos Ro1 y Ro4 de *G. rostochiensis*, y Pa1 y Pa2 de *G. pallida* en patata (MARTÍNEZ BERINGOLA *et al.*, 1987; GONZÁLEZ *et al.*, 1996). Asimismo, se han caracterizado patogénicamente 140 poblaciones españolas de *Meloidogyne* en especies huésped diferenciales (HARTMAN & SASSER, 1985) que han permitido describir dos nuevas razas de *M. incognita* (razas 5 y 6, que solo se reproducen sobre tomate, y tabaco y tomate, respectivamente), una nueva raza de *M. javanica* (raza 5, que solo se reproduce sobre tomate), y nuevas citas para España de la raza 3 de *M. arenaria* y la raza 1 de *M. javanica* (ROBERTSON *et al.*, 2009).

Biología, ecología y epidemiología

Los estudios sobre biología, ecología y epidemiología de nematodos en diversos agrosistemas han sido relativamente escasos, pero han supuesto un avance significativo en el conocimiento durante estos 30 años (ARIAS *et al.*, 1986; BELLO *et al.*, 1996; SORRIBAS *et al.*, 2008; 2010). La evaluación de la biodiversidad nematológica y la estructura de sus comunidades fue un indicador fiable y muy útil del nivel de contaminación de suelos por metales pesados y de la sanidad del suelo en el desastre ocasionado por los vertidos de la mina de Aznalcóllar en Huelva (SÁNCHEZ-MORENO y NAVAS, 2007; NAVAS *et al.*, 2010). Asimismo, estudios sobre la estructura y diversidad de las comunidades de nematodos en fresa y otros agrosistemas indicaron que los nematodos son excelentes bioindicadores del manejo sostenible del suelo (NOMBELA *et al.*, 1999; GARCÍA ÁLVAREZ *et al.*, 2004; SÁNCHEZ MORENO *et al.*, 2006; 2010). Un estudio sobre *T. semipenetrans* en cítricos en Cataluña demostró que las densidades de población del nematodo estuvieron correlacionadas negativamente con el contenido de N (probablemente por el efecto nematocida del amonio) y positivamente con el contenido de K (SORRIBAS *et al.*, 2008).

Un estudio sobre la ecología de *Xiphinema diversicaudatum* y *Xiphinema pachtaicum*, demostró que su distribución está fuertemente influenciada por el tipo de vegetación y tipo de suelo (NAVAS *et al.*, 1988). Diversos estudios demostraron la supervivencia de *P. thornei* y *Merlinius brevidens* en suelos de Andalucía mediante anhidrobiosis (TOBAR *et al.*, 1995; 1996; TALAVERA *et al.*, 1998; TALAVERA y VALOR, 2000).

En epidemiología, el trabajo desarrollado por Talavera *et al.* (2009) permitió establecer por primera vez un modelo de predicción para el manejo integrado de *M. javanica* en tomate en invernadero en Cataluña, Baleares y Andalucía, y determinar la temperatura mínima de infección, la relación entre la población inicial, la tasa de reproducción y la productividad, así como la supervivencia del nematodo en ausencia de la planta huésped.

Patogenicidad, Patogénesis, Resistencia, relaciones huésped-parásito e Interacciones con otros patógenos

Las investigaciones para determinar la patogenicidad y umbral de daño de nematodos-planta huésped no han sido muy abundantes en este período, aunque podemos destacar diversos estudios realizados en condiciones controladas con una gran diversidad de plantas huésped y especies de nematodos: *M. javanica*-tomate (VERDEJO-LUCAS *et al.*, 1994), *M. javanica*-pepino (ORNAT *et al.*, 1997); *M. arenaria*-morera (CASTILLO *et al.*, 2001), *P. vulnus*-olivo y *Meloidogyne* spp.-olivo (NICO *et al.*, 2003), *M. javanica*-patata (VOVLAS *et al.*, 2005), *M. arenaria*-albahaca (VOVLAS *et al.*, 2008), *M. incognita*-apio (VOVLAS *et al.*, 2008), *X. index*-vid, *Meloidogyne* spp.-vid (GUTIÉRREZ-GUTIÉRREZ *et al.*, 2011). En condiciones de campo, destaca el estudio sobre *T. semipenetrans* en naranjo cv. Clemenules realizado por Sorribas *et al.* (2008).

Los avances alcanzados en patogénesis y resistencia han sido numerosos, incluyendo las investigaciones sobre *H. avenae* en cultivares de trigo susceptible y resistente que demostraron que varias enzimas (peroxidasas, esterases y superóxido dismutasas) estaban implicadas (directa o indirectamente) en los mecanismos de defensa de la planta mediante la producción de lignina (ANDRÉS *et al.*, 2001). Además, se ha desarrollado una intensa investigación para transferir resistencia desde *Aegilops* spp. a trigo (ROMERO *et al.*, 1998; ANDRÉS, 2011). Algunas de las líneas obtenidas resultaron resistentes también a *P. thornei*, otro nematodo patógeno del trigo (NOMBELA y ROMERO, 1999; 2001; ANDRÉS, 2011); y en condiciones de campo el cv. Donpedro de trigo duro mostró cierta resistencia a este nematodo (TALAVERA y VANSTONE, 2001).

En cereales y leguminosas se estudió la respuesta de la planta a nivel ultraestructural a infecciones por el nematodo *Longidorus belloii*, y los resultados demostraron que las células infectadas no presentaban citoplasma y mostraban necrosis como consecuencia de la perforación por el estilete (ANDRÉS *et al.* 1989). Asimismo, un estudio de histopatología cuantitativa en garbanzo y *Meloidogyne* spp. demostró que el número de núcleos por célula gigante y el tamaño de los nódulos radicales fue dependiente de la especie del nematodo, pero no el tamaño ni el número de células gigantes del sitio de alimentación (VOVLAS *et al.*, 2005). Y recientes estudios de transcriptómica demostraron que la expresión génica en células gigantes de *Arabidopsis* tienen homología con las de *Agrobacterium* (BARCALA *et al.*, 2010).

En frutales de pepita y hueso se ha llevado a cabo un extenso programa de resistencia frente a *Meloidogyne* spp. y *P. vulnus* (PINOCHET, 2011). Se han desarrollado algunos portainjertos resistentes a *Meloidogyne* spp.; sin embargo frente a *P. vulnus* solo se ha podido detectar resistencia en ciruelo híbrido Bruce

Nematodo	Técnica/Marcador	Referencia
<i>Bursaphelenchus xylophilus</i>	RFLP	ROBERTSON <i>et al.</i> , 2011
<i>Ditylenchus dipsaci</i>	D2D3, ITS, 18S, COI	VOVLAS <i>et al.</i> , 2011
<i>Ditylenchus gigas</i>	D2D3, ITS, 18S, COI	VOVLAS <i>et al.</i> , 2011
<i>Globodera pallida</i>	RAPDs	FULLAONDO <i>et al.</i> , 1999
<i>Globodera rostochiensis</i>	RAPDs	FULLAONDO <i>et al.</i> , 1999
<i>Globodera pallida</i>	RFLP	GONZÁLEZ <i>et al.</i> , 1995
<i>Globodera rostochiensis</i>	RFLP	GONZÁLEZ <i>et al.</i> , 1995
<i>Heterodera fici</i>	ITS-RFLPs	MADANI <i>et al.</i> , 2004
<i>Heterodera filipjevi</i>	ITS-RFLPs	MADANI <i>et al.</i> , 2004
<i>Heterodera hordecalis</i>	ITS-RFLPs	MADANI <i>et al.</i> , 2004
<i>Heterodera humuli</i>	ITS-RFLPs	MADANI <i>et al.</i> , 2004
<i>Heterodera ripae</i>	ITS-RFLPs	MADANI <i>et al.</i> , 2004
<i>Meloidogyne arenaria</i>	RFLP	CENIS, 1992
<i>Meloidogyne artiellia</i>	D2D3, ITS, 18S	CASTILLO <i>et al.</i> , 2003
<i>Meloidogyne baetica</i>	D2D3, ITS, 18S	CASTILLO <i>et al.</i> , 2003
<i>Meloidogyne danensis</i>	D2D3, ITS, 18S	PALOMARES <i>et al.</i> , 2007
<i>Meloidogyne hapla</i>	RFLP	CENIS, 1992
<i>Meloidogyne hispanica</i>	D2D3, ITS, 18S	Castillo <i>et al.</i> , 2009
<i>Meloidogyne incognita</i>	RFLP	CENIS, 1992
<i>Meloidogyne javanica</i>	RFLP	CENIS, 1992
<i>Meloidogyne sylvestrus</i>	D2D3, ITS, 18S	CASTILLO <i>et al.</i> , 2010
<i>Pratylenchus thornei</i>	SCAR, D2D3, ITS, 18S	CARRASCO <i>et al.</i> , 2009; DE LUCA <i>et al.</i> , 2011
<i>Pratylenchus mediterraneus</i>	D2D3, ITS, 18S	DE LUCA <i>et al.</i> , 2011
<i>Zygotylenchus guevarai</i>	D2D3, ITS, 18S	PALOMARES <i>et al.</i> , 2010
<i>Pratylenchus neglectus</i>	D2D3, ITS, 18S	DE LUCA <i>et al.</i> , 2011
<i>Pratylenchus vulnus</i>	D2D3, ITS, 18S	DE LUCA <i>et al.</i> , 2011
<i>Pratylenchus goodeyi</i>	D2D3, ITS, 18S	DE LUCA <i>et al.</i> , 2011
<i>Longidorus alvegus</i>	D2D3, ITS, 18S	GUTIÉRREZ-GUTIÉRREZ <i>et al.</i> , 2011
<i>Longidorus magnus</i>	D2D3, ITS, 18S	GUTIÉRREZ-GUTIÉRREZ <i>et al.</i> , 2011
<i>Xiphinema pachtaicum</i>	D2D3, ITS, 18S, COI	GUTIÉRREZ-GUTIÉRREZ <i>et al.</i> , 2011
<i>Xiphinema index</i>	D2D3, ITS, 18S, COI	GUTIÉRREZ-GUTIÉRREZ <i>et al.</i> , 2011
<i>Xiphinema italiae</i>	D2D3, ITS, 18S	GUTIÉRREZ-GUTIÉRREZ <i>et al.</i> , 2011
<i>Xiphinema rivesi</i>	D2D3, ITS, 18S	GUTIÉRREZ-GUTIÉRREZ <i>et al.</i> , 2011

Tabla 2. Diagnóstico molecular de nematodos fitoparásitos en España durante el período 1981-2011.

(*Prunus salicina* x *Prunus angustifolia*) que se ha mostrado asimismo resistente a *M. javanica* (PINOCHET *et al.*, 1996); mientras que en otros portainjertos de ciruelo solo se ha podido detectar tolerancia (PINOCHET *et al.*, 1993; ALCAÑIZ *et al.*, 1996; PINOCHET, 2011). Varios híbridos ciruelo-almendro han sido ya comercializados como resistentes a *Meloidogyne* spp. y con resistencia moderada frente a *P. vulnus*, y constituyen una alternativa en problemas de replante de *Prunus* spp. (FELIPE, 2009; PINOCHET, 2010). También se ha identificado resistencia a los biotipos Mediterráneo y Poncirus de *T. semipenetrans* en patrones híbridos de cítricos adaptados a las condiciones edáficas y agronómicas españolas, siendo los híbridos que cuentan con *Poncirus trifoliata* como parental los que brindan una nueva herramienta para el control de este nematodo (VERDEJO-LUCAS *et al.*, 1977; 2000; GALEANO *et al.*, 2003; VIERA *et al.*, 2006; VERDEJO-LUCAS y NOMBELA, 2011).

En tomate han sido numerosos los estudios de resistencia frente a *Meloidogyne* spp., particularmente son destacables los avances en la detección de cultivares y patrones resistentes de tomate, portadores del gen *Mi* que reducen significativamente la tasa de reproducción e inóculo del nematodo (SORRIBAS *et al.*, 2005; CORTADA *et al.*, 2009; TALAVERA *et al.*, 2009; VERDEJO-LUCAS y CASTILLO, 2011). No obstante, la capacidad reproductiva de *Meloidogyne* spp. varía dependiendo del genotipo de tomate considerado (SORRIBAS y VERDEJO-LUCAS, 1994; LÓPEZ-PÉREZ *et al.*, 2006; CORTADA *et al.*, 2008; VERDEJO-LUCAS y CASTILLO, 2011). Aunque el uso continuado de cultivares de tomate resistentes en una parcela se ha demostrado que incrementa la probabilidad de selección de poblaciones virulentas del nematodo capaces de superar la resistencia (SORRIBAS *et al.*, 2005; TALAVERA *et al.*, 2009; VERDEJO-LUCAS y CASTILLO, 2011). Asimismo, en tomate se ha demostrado que el gen *Mi-1.2* confiere resistencia combinada a los biotipos B y Q de la mosca blanca (*Bemisia tabaci*) (NOMBELA *et al.*, 2003; ANDRÉS, 2011).

En pimiento también se ha identificado resistencia a *Meloidogyne* spp.. Piedra Buena *et al.* (2006) han demostrado que un cultivar local de Uruguay (Cuarentino) fue resistente a algunos aislados españoles de *M. incognita*. Asimismo, en batata, Piedra Buena *et al.* (2011) detectaron dos cultivares resistentes a *Meloidogyne* spp., que pueden ser prometedores para su uso en la comunidad Valenciana.

A parte de los perjuicios directos que ocasionan los nematodos en cultivos agrícolas, el parasitismo por nematodos tiene un efecto indirecto sobre las respuestas de las plantas a otros patógenos de suelo, especialmente hongos fitopatógenos. Un caso paradigmático en este último escenario es la supresión de la resistencia a la Fusariosis vascular del garbanzo (causada por *Fusarium oxysporum* f. sp. *ciceris*) por la co-infección de la planta resistente con *M. artiellia*, siendo este efecto dependiente de la raza del hongo, nivel de inóculo de éste y genotipo de garbanzo (CASTILLO *et al.*, 2003; NAVAS-CORTÉS *et al.*, 2008). El análisis proteómico del sistema radical de estas plantas demostró que la respuesta diferencial estuvo relacionada con algunas enzimas con funciones de estrés y defensa de la planta (PALOMARES-RIUS *et al.*, 2011). Asimismo, la severidad de la Fusariosis vascular del tabaco causada por *F. oxysporum* f. sp. *nicotianae* se vio incrementada por co-infecciones de *Globodera tabacum* en Extremadura (ESPÁRRAGO *et al.*, 2004). No obstante, en otras interacciones (*F. oxysporum* f. sp. *ciceris*-*P. thornei*) la severidad de la enfermedad no se ve afectada, pero sí la reproducción y colonización vascular del hongo (CASTILLO *et al.*, 1998). Similarmente, la severidad de la Seca o Tristeza del pimiento incrementó por co-infecciones de *M. incognita* y *Phytophthora capsici* en Murcia (Ros *et al.*, 2004).

Control de nematodos

La complejidad de las enfermedades que afectan al sistema radical de las plantas dificulta su control eficiente y determinan que las acciones y medidas más adecuadas para ello deban ser de naturaleza preventiva y requieran la aplicación de estrategias de control integrado. Las investigaciones y avances obtenidos en este aspecto han incluido estrategias para el control integrado de nematodos. El barbecho, junto con la destrucción de raíces del cultivo anterior, han demostrado reducir la tasa de supervivencia (61%) de *Meloidogyne* spp. en invernaderos de Cataluña (ORNAT *et al.*, 1999); y en replante de viñedo en Murcia, el barbecho combinado con biofumigación y solarización, han demostrado eliminar las poblaciones de *X. index*, aun persistiendo en el suelo raíces de vid (BELLO *et al.*, 2004). No obstante, en varios estudios las malas hierbas han demostrado ser reservorios y huéspedes alternativos (BARCELÓ *et al.*, 1997; CASTILLO *et al.*, 2006). Similarmente, la utilización de plantas antagonistas o sus extractos han demostrado reducir significativamente las poblaciones de nematodos (p. ej. aceites esenciales de crisantemo para *M. artiellia*, PÉREZ *et al.*, 2003); y *Tagetes patula* fue resistente a *Meloidogyne* spp. (PIEDRA-BUENA *et al.*, 2008). Por otro lado, la utilización de cultivos trampa como el uso de lechuga en Cataluña trasplantada en octubre actúa reduciendo las poblaciones de *M. javanica* en un 48-80% (SORRIBAS *et al.*, 2006).

La incorporación al suelo de enmiendas orgánicas, particularmente aquellas que tienen un elevado contenido de nitrógeno, ha mostrado un efecto supresivo

frente a nematodos. En experimentos en tomate en invernadero López-Pérez *et al.* (2005) comprobaron la eficacia de la biofumigación con restos de brócoli, tomate o melón combinado con el uso de gallinaza (LÓPEZ-PÉREZ *et al.*, 2005); y el uso de compost de corcho en sustratos viverísticos de olivo redujo significativamente las poblaciones de *M. incognita* y de *M. javanica* (NICO *et al.*, 2003). Similarmente, la utilización de residuos agrícolas, compostados o no, se ha mostrado eficiente para el control de *Meloidogyne* spp., p. e. residuos de pimiento, fresa, tomate, pepino, industrias del zumo de naranja, combinados o no con estiércol de oveja redujeron significativamente las poblaciones de *M. incognita* (PIEDRA BUENA *et al.*, 2006).

Las investigaciones en control biológico han sido numerosas y diversas, incluyendo el uso de: hongos antagonistas de nematodos (*Pochonia chlamydosporia*, *Paecilomyces lilacinus*, *Trichoderma harzianum*, SORRIBAS *et al.*, 2003; VERDEJO *et al.*, 2009; SUÁREZ *et al.*, 2004); bacterias (*Pasteuria penetrans*, *Pseudomonas fluorescens*, *Pantoea agglomerans*, SORRIBAS *et al.*, 2000; TALAVERA *et al.*, 2002; GALEANO *et al.*, 2003; AGUSTÍ *et al.*, 2006); o el uso de micorrizas en diversos patosistemas (*Pratylenchus goodeyi*-banana, *P. vulnus*-*Prunus* spp., tomate-*Meloidogyne* spp., *Meloidogyne* spp.-plantones de olivo, JAIZME-VEGA y PINOCHET, 1997; JAIZME-VEGA *et al.*, 2001; TALAVERA *et al.*, 2001; CALVET *et al.*, 2004; CASTILLO *et al.*, 2006).

La solarización se ha mostrado muy efectiva para el control de algunos nematodos como *D. dipsaci* en ajo en Castilla-La Mancha y Andalucía (ANDRÉS y CABRERA, 2002); frente *M. incognita* en lechuga y melón en Extremadura (MEJÍAS *et al.*, 1995); frente a *G. pallida* y *G. rostochiensis* en patata en Mallorca (ALONSO *et al.*, 2004; MAYOL *et al.*, 2004); y para la desinfección de sustratos viverísticos de olivo (NICO *et al.*, 2003), o semilleros de tomate (MEJÍAS *et al.*, 1995).

La desinfección del suelo con compuestos químicos se usa cuando no existe otro método de control disponible. Se ha evaluado el uso de plásticos virtualmente impermeables (VIF) que permiten reducir las dosis del compuesto químico manteniendo la capacidad de control (p. ej. en fresa para el control de *M. hapla* y *P. penetrans*, VEGA *et al.*, 2002). El uso de oxamilo ha sido efectivo en el control de *D. dipsaci* en ajo (ANDRÉS y CABRERA, 2002), o en cítricos (VERDEJO-LUCAS *et al.* 2005). También se han evaluado promotores del crecimiento como TerraPy Ag® frente a *M. javanica* en tomate en invernadero, reduciendo la nodulación y las poblaciones del nematodo (VERDEJO-LUCAS *et al.*, 2003); pero no se ha mostrado efectivo frente a otros nematodos como *G. pallida* en patata en Mallorca (MAYOL *et al.*, 2004). El uso de aminoácidos como nematicidas, como la DL-metionina, que inhibió la eclosión de *M. incognita* (TALAVERA y MIZUKUBO, 2005) y fue efectivo en el control de *G. pallida* en patata en Mallorca (MAYOL *et al.*, 2004).

BIBLIOGRAFÍA

ANDRÉS, M. F., y VERDEJO-LUCAS, S. 2011. *Enfermedades causadas por nematodos fitoparásitos en España*. PHYTOMA-España, Valencia, 255 pp.

* Las referencias citadas en el texto no se incluyen por falta de espacio y pueden encontrarse en el libro citado, o requerirse al autor.