

Nematodos transmisores de virus de los árboles frutales

MARÍA ARIAS

Se hace una revisión de la bibliografía existente acerca de los nematodos transmisores de virus en árboles frutales. Se da la relación de aquellas especies que han aparecido asociadas a virosis, dándose una descripción de las que se han comprobado como transmisoras de virus y una clave para su identificación. Por último, se analizan los mecanismos de transmisión y los medios de lucha contra estos nematodos.

M. ARIAS. *Instituto Español de Entomología, C.S.I.C., Madrid.*

INTRODUCCION

Los nematodos transmisores de virus deben destacarse, dentro de los nematodos patógenos, por su especial interés en los cultivos, puesto que además de su acción directa sobre los mismos, que justifica en sí misma las medidas de erradicación, están relacionados con las enfermedades producidas por virus.

Aunque casi desde principios de siglo se sospechaba del papel de los nematodos como vectores de virus, no se tuvo evidencia de ello hasta que HEWITT *et al.* (1958) comprobaron experimentalmente que *Xiphinema index* era el vector del «fanleaf» de la vid. Este descubrimiento abrió un nuevo campo en la Fitopatología y rápidamente se hicieron nuevos descubrimientos sobre la transmisión de distintas especies en diferentes cultivos y países; así como sobre la localización de virus en el nematodo, mediante la aplicación de técnicas de microscopía electrónica; sobre la

especificidad entre virus y nematodos, ciclos de vida, relaciones huésped-parásito, morfología y taxonomía, distribución geográfica, etc. Todo ello ha contribuido a que, a partir de los años 70, sea uno de los grupos de nematodos mejor estudiados, habiéndose realizado en 1974 un seminario que reunió a especialistas de todo el Mundo sobre los distintos aspectos en torno a este grupo, en Italia LAMBERTI *et al.* (1974).

Hasta el momento son 18 las especies de nematodos que se conocen como vectores de 11 virus serológicamente distintos, si bien solamente son vectores de virus algunas especies de Dorilaímidos de los géneros *Xiphinema*, *Longidorus*, *Paralongidorus* (Siddiqia), *Trichodorus* y *Paratrachodorus*. Estos géneros se encuentran ampliamente distribuidos y, en general, son polífagos aunque el número de individuos de sus poblaciones varía considerablemente de unos hospedadores a otros. Por otro lado, los vectores de plantas perennes parecen limitarse a los géneros de la fami-

lia *Longidoridae* (*Longidorus*, *Paralongidorus* y *Xiphinema*), su papel como tales sólo se ha comprobado en algunas especies, pero día a día se van descubriendo nuevos casos.

Los virus transmitidos por nematodos pertenecen a dos grupos de los 16 incluidos en la clasificación de HARRISON *et al.* (1971) atendiendo a la forma de sus partículas: los que CADMAN (1963) llamó NEPO virus que están constituidos por partículas isométricas de unos 30 nm. de diámetro, son en general «ringspot virus» y se transmiten por especies de los géneros *Longidorus*, *Paralongidorus* o *Siddiqia* y *Xiphinema*, tienen una gama muy amplia de hospedadores herbáceos y leñosos, transmitiéndose frecuentemente por semilla, HARRISON (1960); el segundo grupo incluye los virus con partículas de estructura helicoidal rígida que les dá aspecto tubular y que HARRISON (1974) denominó NETU virus y posteriormente TOBRA virus, se transmiten por especies de los géneros *Trichodorus* y *Paratrachodorus*, su gama de hospedadores, todos herbáceos, es restringida y no se transmiten por semilla.

Por todo ello, no nos ocuparemos en este trabajo de este último grupo de nematodos, algunas de cuyas especies pueden originar mermas en los cultivos de frutales por su acción directa, pero ninguna de ellas ha sido comprobada como vector de virosis.

El primer síntoma de infección consiste en la aparición de manchas en las hojas de las plantas. En plantas perennes como viñedos o frutales la enfermedad a veces no se manifiesta hasta 2 ó 3 años después de la plantación y se extiende muy lentamente, pocos metros al año. Otra característica a destacar es la persistencia de la infección en el suelo durante períodos largos, incluso en barbechos o en presencia de plantas resistentes. Algunas de las enfermedades causadas por los NEPO virus en árboles frutales son graves, mientras

que otras tienen por sí mismas poca incidencia, pero pueden formar complejos con otros virus, como es el caso del «cort nûe» del melocotonero que es el resultado de la asociación del «strawberry latent ringspot virus» y el «prunus dwarf virus».

Por todo ello, es obvio, que no basta poner una plantación libre de virus, sino que es preciso investigar la presencia de estos nematodos en el suelo y, en su caso, erradicarlos.

ANTECEDENTES

El interés por los nematodos transmisores de virus es relativamente reciente, de su incidencia en frutales GOODEY *et al.* (1965) solamente recogen seis citas: las de *Xiphinema americanum* (WHITE, 1960 y LOWNSBERRY *et al.*, 1963), *X. diversicaudatum* (MAESSENER, 1962), *Longidorus maximus* (STURHAN, 1963) y *Trichodorus viruliferus* (PITCHER *in* GOODEY *et al.*, 1965).

La reunión de la NATO a que antes aludíamos dió lugar a una publicación que fue editada por LAMBERTI, TAYLOR y SEINHORTS (1974), que constituye una puesta a punto de los diferentes aspectos relacionados con el tema, incluyendo además los resúmenes de las discusiones, que permiten tener una idea crítica sobre cada tema, así como sugerencias para futuras investigaciones, merecen destacarse de esta obra los artículos sobre morfología (COOMANS), ultraestructura (ROBERTSON y TAYLOR), relaciones huésped-parásito (COHN), virus transmitidos por nematodos (MARTELLI), taxonomía (LAMBERTI LUC y LOOF), adquisición y retención de virus (TAYLOR y ROBERTSON) y ecología (WEISCHER), que recogen prácticamente todo lo existente sobre estos temas hasta la fecha.

La importancia de los nematodos transmisores de virus en árboles frutales comienza con el descubrimiento de CADMAN y LISTER (1961) de que el «yellow bud mo-

saic» (mosaico con brotes amarillos) del melocotonero estaba producido por una raza del «tomato ringspot virus» y cuando TAYLOR (1961) demostró la transmisión del «Raspberry ringspot» por *Longidorus elongatus*. Posteriormente FRITSCHÉ y KEGLER (1964) encontraron que el «cherry leaf roll virus» (virus del enrollado de la hoja del cerezo) era transmitido por *X. diversicaudatum* y *X. coxi*, lo que constituye la primera cita para Europa.

MAC ELROY (1972) hace un estudio sobre los nematodos en frutales, en él revisa los problemas que estos plantean, tanto por su acción directa como por la transmisión de virosis, su importancia económica y medidas de control; recoge siete citas sobre transmisión de virus en frutales y de cuatro especies de nematodos.

Entre 1970 y 1983 se han publicado más de 150 trabajos sobre nematodos posibles transmisores de virus asociados a frutales, en su mayor parte (75) se trata de simples citas de estos nematodos en diversos cultivos de frutales; 15 son descripciones de nuevas especies de las familias *Longidoridae* y *Trichodoridae*, cuya planta huésped es un frutal, la mayor parte de ellas han sido recogidas en los trabajos de revisión antes indicados, con la excepción de *X. mamillocaudatum*, *X. nagarjunensis*, *X. neodimorphicaudatum* y *L. dialictulus*; 14 trabajos son de métodos de control; otros 14 estudios biológicos; 13 sobre la asociación de estos nematodos a daños en la planta huésped; 12 son estudios experimentales y de comprobación de determinadas virosis y el resto tratan de fisiología, ultraestructura, morfometría y dinámica de poblaciones.

Hasta el momento son 47 las especies de nematodos posibles transmisores de virus que se han encontrado asociadas con árboles frutales, 19 de ellas pertenecen al género *Xiphinema*, (16) *Longidorus*, (5) *Paralongidorus* o *Siddiqia*, (5) *Trichodorus* y (2) *Paratrachodorus*; de ellas solamente

X. americanum, *X. Coxi*, *X. diversicaudatum*, *X. vuittenezi*, *L. macrosoma*, *L. martini*, *L. elongatus*, *L. leptocephalus* y *Siddiqia maximus* son especies comprobadas experimentalmente como transmisoras de virus, encontrándose *L. attenuatus*, *X. pachtaicum* y *X. rivesi* asociados a melocotonero y cerezo con virosis.

En la tabla (I) se recogen los virus transmitidos por cada una de estas especies, con la indicación del país y autor de cada cita.

CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS

En este apartado nos limitamos a descubrir la morfología general de los longidóridos y la de aquellos géneros y especies que han sido comprobadas experimentalmente como vectores de virus en árboles frutales. Dándose al final una clave para la determinación de los mismos.

Morfología general.—Los longidóridos se distinguen del resto de los Dorilaimidos por poseer un odontostilo muy largo y por la naturaleza del anillo guía existente alrededor del mismo, así como por la gran longitud de su cuerpo que es relativamente delgado.

Los Longidóridos son de mediana a gran longitud, varía entre 1,5 y 13 mm.; la forma general de su cuerpo es curvada por su parte ventral, en forma de «C» o espiral, pocas veces aparecen rectos; la curvatura es más pronunciada en la región caudal, especialmente en los machos. La parte anterior (región labial) puede ser continua o diferenciada del contorno del cuerpo, su anchura es variable; la cola es generalmente corta, hemisférica con o sin mucrón, pudiendo ser también cónica alargada o incluso larga y filiforme, la variabilidad de la forma de la cola es considerable en el género *Xiphinema*. Todos los Longidóridos poseen un estilete muy largo que introducen en las células de las plantas de cuyo contenido se alimentan.

Tabla 9.I. — Nematodos transmisores de virus de los árboles frutales

Nematodos	Virus	Cultivos	País	Autor
<i>L. attenuatus</i>	TBRV *	melocotonero	UK	HARRISON <i>et al.</i> (1961)
<i>L. elongatus</i>	CLRV	cerezo	UK	JONES <i>et al.</i> (1981)
	TBRV	cerezo y melocotonero	UK	POSNETTE <i>et al.</i> (1974)
<i>L. leptcephalus</i>	CLRV	cerezo	UK	JONES <i>et al.</i> (1981)
<i>L. macrosoma</i>	CCR	cerezo	Alemania	FRICTSICHE <i>et al.</i> (1968)
	RRV	cerezo	UK	HARRISON (1964)
<i>L. martini</i>	MRV	cerezo y melocotonero	Alemania	FRICTSICHE <i>et al.</i> (1968)
		morera	UK	POSNETTE <i>et al.</i> (1974)
<i>S. maximus</i>	CLRV	cerezo	Japón	HIRATA (1972)
<i>X. americanum</i>	CRLV	cerezo	USA	JONES <i>et al.</i> (1981)
	PSP	melocotonero	USA	NYLAND <i>et al.</i> (1969) BLOOM <i>et al.</i> (1970)
<i>X. coxi</i>	TRV	cerezo	USA	MILBRATH <i>et al.</i> (1961)
		melocotonero	USA	TELIZ <i>et al.</i> (1967)
		manzano y melocotonero	USA	FORER <i>et al.</i> (1982)
	AMV	cerezo	Alemania	FRICTSICHE <i>et al.</i> (1964)
<i>X. diversicaudatum</i>	CLRV	cerezo y ciruelo	UK	POSNETTE <i>et al.</i> (1974)
	CCR	cerezo	Alemania	FRICTSICHE <i>et al.</i> (1974)
		cerezo	Alemania	FRICTSICHE <i>et al.</i> (1968)
	CLRV	cerezo	Alemania	FRICTSICHE <i>et al.</i> (1968)
<i>X. rivesi</i>	AMV	cerezo y ciruelo	UK	POSNETTE <i>et al.</i> (1974)
		cerezo	Francia	VUITTENEZ <i>et al.</i> (1971)
	RRV	cerezo y ciruelo	UK	JHA <i>et al.</i> (1969)
		cerezo	Alemania	FRICTSICHE <i>et al.</i> (1968)
<i>X. pachtaicum</i>	SLRV	cerezo, ciruelo y melocotonero	UK	LISTER (1974)
	SRV	melocotonero	Alemania	CORTE (1968)
<i>X. rivesi</i>	TRV *	manzano y melocotonero	USA	FORER <i>et al.</i> (1982)
<i>X. pachtaicum</i>	PSP *	melocotonero	Italia	GIUNCHENDI <i>et al.</i> (1974)
<i>X. vuittenezi</i>	CLRV	cerezo	UK	FLEGG (1969)

(*) Apareció asociado pero no se ha comprobado experimentalmente que lo transmita. AMV = «Arabis Mosaic Virus»; CCRV = «CherryClorotic Ringspot Virus»; CLRV = «Cherry Leaf Roll Virus»; CRLV = «Cherry Rasp Leaf Virus»; MRV = «Mulberry Ringspot Virus»; PSP = «Prunus Stem Pitting Virus»; RRV = «Raspberry Ringspot Virus»; SRV = «Strawberry Ringspot Virus»; TBRV = «Tomato Black Ringspot Virus»; TRV = «Tomato Ringspot Virus».

El estilete es axial, hueco (odontostilo) con una extensión (odontóforo) que se continua con la parte anterior del esófago, que es delgada y termina en un bulbo esofágico posterior musculoso y prominente. El bulbo esofágico tiene un conducto glandular dorsal y una glándula en su parte anterior, un par de glándulas subventrales situadas aproximadamente en la parte cenral y, a veces, se observa un conducto glandular que abre hacia la base del mismo. Existe también una válvula

esofageo-intestinal (cardias) en su unión con el intestino.

La cutícula es generalmente lisa, aunque a veces se distinguen estrías en las regiones cervical y caudal, donde la capa interna es más gruesa, las estrías transversales dan a la cola un aspecto radial.

Presentan cordones hipodérmicos de 1/3 a 1/4 de la anchura del cuerpo en su parte media, que se estrechan hasta constituir una línea fina en la región esofágica y se ensanchan algo en la anal. El

cordón tiene apariencia glandular y da lugar a una serie de poros distribuidos todo a lo largo del cuerpo, en posición ventral y dorsal, especialmente en la región esofágica, son órganos receptores.

En la región cefálica existen otros órganos receptores, las pápilas y los anfidios, estos últimos son quimiorreceptores; las aperturas anfidiales son laterales, sublabiales; en *Xiphinema* son anchas, como cortes, y los anfidios en forma de estribo o embudo, mientras que en *Longidorus* las aperturas son difícilmente perceptibles y los anfidios tienden a ser grandes y de forma variable de unas especies a otras; por último en *Paralongidorus* y *Siddiqia* las aperturas son hendiduras transversales de anchura variable, siendo los anfidios de forma variable también.

Las hembras presentan una vulva que es una hendidura transversal, situada aproximadamente en la parte central del cuerpo, las ramas genitales son en general dobles, opuestas, relativamente cortas y con ovarios doblados hacia detrás (retroflexos). En algunos ejemplares de *Xiphinema* la rama anterior está atrofiada y la vulva tiene una posición más anterior, así mismo este género tiene una estructura del tracto genital más complicada que *Longidorus* y *Siddiqia*.

La cola de los machos suele ser de forma similar a la de las hembras, presenta espículas macizas, curvadas ventralmente y piezas laterales accesorias, un par de pápilas adanales y una serie de pápilas suplementarias prominentes de situación ventromediana (suplementos). Los testículos son dobles y opuestos, el anterior llega casi hasta la mitad del cuerpo, y están conectados con el vaso deferente de la cloaca. En la zona de los suplementos existen músculos copulatorios prominentes, oblicuos.

Existen cuatro estados larvarios, el primero es el que emerge del huevo. Los estados larvarios se reconocen porque tienen un odontostilo funcional y otro de

repuesto que está situado en la pared de la parte anterior del esófago, la primera fase larvaria se distingue de las otras en que la parte anterior del odontostilo de repuesto está encajada en la pared del odontóforo del estilete funcional. Los primeros estados larvarios de algunas especies tienen una forma caudal característica. Cuando las larvas mudan para pasar de una fase a otra, cambian la cutícula, la pared de los sacos anfidiales, la de la parte anterior del esófago, la cutícula rectal y el odontostilo funcional; los odontostilos de repuesto de la fase anterior se adelantan y se unen a un odontóforo reformado y, al mismo tiempo, antes de que se complete la muda, se forma un nuevo odontostilo de repuesto en la pared del esófago, de este modo en algunas larvas pueden observarse tres odontostilos en el proceso de muda: uno con la muda, otro funcional y el nuevo de repuesto. La muda desde la cuarta fase al adulto es similar a las demás, excepto en que el estilete de repuesto no se forma, aunque a veces se percibe en la pared de la parte anterior del esófago de los adultos, una punta vestigial.

Género *Longidorus* Micoletzky, 1922.

Se caracteriza por presentar el anillo guía sencillo prominente, situado en la parte anterior del odontostilo. La unión del odontostilo con el odontóforo es simple, nunca aparece dentada. El odontóforo también es sencillo, no presenta rebordes basales. La vulva se encuentra situada en la parte media del cuerpo, presenta ramas genitales dobles, opuestas, con los ovarios retroflexos. La cola es cónico-redondeada o cónica. Los nucleos de la glándula dorsal se encuentran situados bastante posteriores a su orificio. La región labial es continua o ensanchada con respecto al contorno del cuerpo. Los anfidios son

grandes, saciformes, frecuentemente aparecen lobulados en la base, la apertura anfidial es pequeña, puntiforme.

L. elongatus (de Man. 1876) Thorne et Swanger, 1936

Cuerpo largo y delgado de 4,5 a 5 mm. de longitud, en forma de «C» abierta, más curvado en el macho en su tercio posterior, se adelgaza paulatinamente hacia la región labial que es continua o muy ligeramente diferenciada del contorno del cuerpo, aplanada en su parte anterior y con una anchura de 1/2 a 1/3 de la anchura de cuerpo a la altura del anillo guía. Los anfidios son grandes, saciformes, con la base bilobulada en vista lateral, alcanzan la mitad de la distancia entre la región labial y el anillo guía, las aperturas son puntiformes y se encuentran en la base de la región labial. El odontostilo es largo, de 72 a 102 μm . de longitud y el odontóforo de 34 a 71 μm . La cola es convexa en su parte dorsal y cóncava o más bien aplanada en la ventral, tan larga como 1 a 1,3 veces la anchura del cuerpo al nivel del ano; en las larvas es más larga respecto de su anchura. La hembra presenta la vulva como una hendidura transversa de 1/3 de la anchura del cuerpo en su parte media; las gónadas son dobles, opuestas y retroflexas. El macho tiene espículas dobles, prominentes, de 58 μm . de longitud, arqueadas, con el extremo distal redondeado; presenta piezas guías laterales con los extremos bifurcados y una serie de pápilas suplementarias y poros laterales; las gónadas son dobles, opuestas y el testículo anterior llega casi hasta la mitad del cuerpo. Los machos son muy escasos, no aparecen en la mayor parte de las poblaciones.

Esta especie se encuentra distribuida principalmente en las regiones templadas, aunque también es común en Gran Bretaña

y el Oeste de Europa. Se alimenta de una amplia variedad de cultivos herbáceos, anuales y perennes; se conocen más de 60 especies de plantas a las que daña, respecto a los frutales se ha encontrado asociada a cerezo, manzano, melocotonero, palmera datilera y peral. Se ha comprobado experimentalmente que es vector de virus en cultivos herbáceos del TBRV en melocotonero y cerezo y del CLRV en cerezo.

L. leptcephalus Hooper, 1961

Cuerpo largo y delgado, de 3,5 a 4,9 mm. de longitud. La región labial es estrecha, su anchura es aproximadamente la mitad de la del cuerpo a la altura del anillo guía, ligeramente más redondeada que en *L. elongatus* y muy poco diferenciada del contorno de cuerpo. Los anfidios llegan hasta la mitad de la distancia entre el extremo anterior y el anillo guía y son bilobulados en la base. Presentan de 3 a 5 poros ventrales en la parte anterior de la región esofágica y un solo poro dorsal, posterior al anillo guía. El odontostilo mide de 60 a 70 μm . y el odontóforo de 41 a 46 μm . La cola es convexa por la parte dorsal y cónica o aplanada por la ventral, con el término cónico, casi digitado. El tracto genital de la hembra es el típico del género. No se han encontrado machos. Los estados larvarios presentan un aspecto similar a los adultos, excepto en que la cola en la primera fase es cónica y aproximadamente 3 veces más larga que ancha.

Según FLEGG (1967), esta especie presenta dos formas con diferentes tamaños; en las poblaciones originales descritas por Hooper, la media de la longitud del cuerpo en las hembras es de 4,2 mm. y la del odontostilo de 64 μm , una serie de poblaciones han mostrado las mismas medidas; sin embargo, se han encontrado poblaciones con una media de longitud de

5,2 mm. y un odontostilo de 74 μm ; el tamaño de ambas formas en general se superpone.

Esta especie aparece bien distribuida en Inglaterra, Gales y Escocia y se ha encontrado ocasionalmente en Europa Continental, en general asociado a suelos pesados y a praderas. VALDEZ (1972) lo encontró asociado al RRV y posteriormente JONES *et al* (1981) han comprobado que transmite el CLRV al cerezo.

L. macrosoma Hooper, 1961

Cuerpo largo y robusto, de 8 a 11 mm. de longitud, curvado hacia el lado ventral en su mitad posterior, más acentuadamente en los machos. La región labial es ancha, aproximadamente como la mitad de la anchura del cuerpo a la altura del anillo guía, continúa con el contorno del cuerpo, aplanada o ligeramente cóncava con apariencia truncada. Los sacos anfidales son grandes, estrechados en su parte posterior, no presentan lóbulos y llegan casi hasta el anillo guía. En la parte anterior de la región esofágica aparecen de 2 a 4 poros dorsales y de 5 a 8 ventrales. La cola es hemisférica o ampliamente redondeada, similar en ambos sexos, aunque más curvada en los machos; es corta, menor de 2/3 de su anchura. El aparato genital de la hembra es el típico del género. Los machos son bastante frecuentes, tienen espículas macizas de 105 μm . de longitud y piezas guía laterales que se estrechan hacia su parte distal; presentan un par de suplementos adanales y una serie escalonada de 15 a 19 ventrales. Las larvas son similares a los adultos, excepto en la cola de la primera fase que es dos veces más larga que ancha y presenta el término digitado.

Esta especie parece estar restringida a las regiones templadas de Europa, se ha encontrado en Alemania, Bélgica, España,

Francia, Gran Bretaña, Irlanda e Italia. Experimentalmente presenta una gama amplia de hospedadores, pero se conocen poco sus hospedadores naturales; apareció asociada tanto a plantas herbáceas como leñosas, se ha encontrado asociada a cerezo, manzano y melocotonero y se ha comprobado que transmite el CLRV, el PSP y TRV en cerezo y melocotonero.

L. martini Merny, 1966

Cuerpo en forma de «C», adelgazado gradualmente hacia el extremo anterior y bruscamente hacia el posterior, de 3,2 a 4,3 mm. de longitud. Región labial más ancha que el contorno del cuerpo, redondeada. Parte anterior del estilete de 83 a 96 μm , ligeramente curvada en su mitad posterior, odontóforo de 51 a 61 μm . de longitud. Aperturas anfidales puntiformes, no se observan lóbulos anfidales. El esófago y tracto genital de la hembra son los típicos del género. La cola es aproximadamente tan larga como ancha, en la hembra el término es redondeado, mientras que en el macho existe un mamelón terminal que puede ser corto o alargarse en forma digitada. Las espículas son curvas de 34 a 41 μm . de longitud, las piezas guía laterales son bifurcadas de 13 μm ; presenta dos pares de suplementos, uno adanal y otro ligeramente anterior al ano, seguidos de una línea de 5 a 8 suplementos aislados; las gónadas son dobles y llegan casi hasta la mitad del cuerpo.

Se ha encontrado en Rodesia y Japón, asociada a raíces de vid y repetidas veces a morera, en la que se ha comprobado que transmite el MRV.

Género *Siddiqia* (Bütschli, 1874) Khan, Chawla *et Saha*, 1978

Con características similares a *Longidorus*, pero con la región labial diferencia-

da del contorno del cuerpo por una constricción clara, al nivel de la apertura anfídial. Los anfídios presentan forma de embudo o estribo y la apertura anfídial es ancha, como un corte o hendidura transversal.

Siddiqia maximus (Bütschli, 1874) Khan, Chawla *et* Saha, 1978

Cuerpo largo, de 7,6 a 12,3 mm. de longitud, y robusto, curvado hacia su parte ventral en la región caudal, más acentuadamente en el macho. La región labial es prominente y redondeada, de una anchura superior a los $3/4$ de la anchura del cuerpo a la altura del anillo guía, diferenciada del contorno del cuerpo por una constricción. El odontostilo mide de 152 a 187 μm . de longitud y el odontóforo de 42 a 70 μm . Las aperturas anfídiales son anchas, los anfídios, en forma de embudo, llegan hasta la mitad de la distancia entre el extremo anterior y el anillo guía. La cola es corta, ampliamente redondeada y aproximadamente $2/3$ más ancha que larga. Los machos presentan un par de suplementos adanales y de 14 a 15 ventromedianos; las espículas son macizas, de 100 a 106 μm . de longitud, con piezas guía laterales. En las larvas de primera fase la cola es 1,4 veces más ancha que larga y muestra el término digitado. Los machos son poco frecuentes.

Es la única especie de este género con cierta distribución en Europa. Se ha encontrado con poca frecuencia en bosques en las Islas Británicas y es común en suelos aluviales de Francia y Alemania. Es una especie muy polífaga, ataca a 93 especies de plantas tanto hortícolas como leñosas (vid o frutales) y plantas acompañantes de cultivos. Produce agallas en las raíces de las plantas que ataca y también necrosis. Se ha comprobado que es vector del CLRV del cerezo.

Género *Xiphinema* Cobb, 1913

Se caracteriza por tener las aperturas anfídiales anchas, como cortes laterales que ocupan casi toda la base de la región labial; los anfídios tienen, en general, forma de embudo o estribo. La base del odontostilo es bifurcada, presenta dos o tres dientes en su unión con el odontóforo, este muestra rebordes prominentes. La vaina que envuelve el estilete presenta dos anillos guía a la altura de la base del odontostilo, de los cuales el posterior es el más patente. La posición de la vulva es variable, dependiendo de la constitución del aparato genital, ya que a veces las gónadas son dobles, opuestas, retroflexas (didélficas) y presentan la vulva en las proximidades de la parte media del cuerpo, mientras que otras especies tienen una sola rama ovárica (mono délficas) y la vulva en posición más anterior; otras tienen una rama ovárica vestigial, sin ovario (pseudomonodélficas) y suelen presentar la vulva en posición media. La forma de la cola también varía de unas especies a otras, pudiendo ser ampliamente redondeada, con un mucrón o mamelón terminal, cónica, alargada e incluso filiforme. La glándula esofágica dorsal está situada justamente detrás de su orificio.

X. americanum Cobb, 1913

Cuerpo alargado, adelgazado gradualmente hacia los extremos, en forma de espiral, más curvado hacia la parte ventral en su tercio posterior, sobre todo, en los machos. De talla media, 1,4 a 1,8 mm. de longitud. La región labial es redondeada, separada del contorno del cuerpo por una ligera depresión. Los anfídios y sus aperturas son los típicos del género. El odontostilo es robusto, de 70 a 86 μm . de longitud, el odontóforo bien desarrollado, de 38 a 50 μm . El anillo

guía está situado a 49-66 μm . del extremo anterior del cuerpo. El esófago es típico del género. La vulva es como un corte transversal con los labios ligeramente salientes. Las gónadas son dobles, opuestas retroflexas con el útero corto sin esperma ni órgano «Z». La cola es cónica, curvada hacia el lado ventral, con 2 ó 3 poros caudales y el término más o menos redondeado; en los machos tiene un par de suplementos adanales precedidos de 7 a 11 pápilas ventromedianas.

Esta especie presenta una gran variedad y según diversos autores se trata de un complejo de especies (LIMA, 1965; TARJAN, 1969 y LAMBERTI *et al.*, 1979), estos últimos estudian material de gran parte de los países en que ha sido citada y concluyen que es una especie con una distribución geográfica muy limitada a la parte Este de Norteamérica, así mismo, indican que debe reconsiderarse su posición como transmisor de virus. De cualquier modo, esta especie ha sido citada en muchos países, especialmente en regiones de clima templado, Norte y Centro de Sudamérica, Africa, Ceilán, India, URRS, Japón, Australia y Nueva Zelanda. Las citas en Europa se tratan probablemente de *X. pachtaicum* y *X. brevicolle*, que son especies taxonómicamente muy próximas. Está considerada como una especie polífaga, asociada principalmente a bosques y frutales, en los que se ha citado en cerezo, ciruelo, manzano, mango, melocotonero, morera, nogal y peral. Se ha comprobado que actúa como vector del CLRV en cerezo; PSP en melocotonero y TRV en cerezo, manzano y melocotonero.

X. coxi Tarjan, 1964

La morfología general de esta especie es muy parecida a la de *X. diversicaudatum*, su longitud es de 3 a 4 mm. La región labial diferenciada del contorno del

cuerpo. La vulva en situación posterior (40-46 por 100), el tracto genital de la hembra es didélfico, con las ramas más o menos iguales, bien diferenciadas y con órgano «Z». La cola es cónico-digitada, casi dos veces más larga que ancha. No se han encontrado machos.

Se ha localizado en USA, Francia, España, Alemania y con poca frecuencia en las Islas Británicas. Parece ser una especie polífaga, se ha comprobado que transmite el AMV y CLRV en cerezo y ciruelo.

X. diversicaudatum (Micoletzky, 1927) Thorne, 1939

Cuerpo curvado en «C», de 4 a 5,5 mm. de longitud, cutícula lisa con 22 poros laterales en la región esofágica y 157 en el resto del cuerpo. La región labial es redondeada y continua con el contorno del cuerpo, presenta anfidios post-labiales en forma de embudo, con aperturas casi tan anchas como la región labial. El odontostilo es de 134 μm de longitud, bifurcado en la base, en la unión con el odontóforo que mide 75 μm . y tiene rebordes prominentes, el anillo guía se encuentra situado a unas 125 μm . del extremo anterior del cuerpo. El esófago es típico del género. La vulva es como un corte o hendidura transversal, situada a 34-66 por 100 de la longitud del cuerpo, de la parte anterior del mismo; las gónadas son dobles, simétricas, opuestas y retroflexas, constan de oviducto, útero y esfínter con órgano «Z». La cola es convexo-cónica con el término digitado, el mucrón mide unas 12 μm . de longitud; en los machos las espículas son robustas, curvadas en su parte media hacia el lado ventral; los testículos dobles situados al lado derecho del intestino, el anterior recto y el posterior retroflexo; presentan un par de pápilas complementarias submedianas a 21 μm . del ano. Las larvas son similares a los adultos, excepto

en la forma de la cola que carece de mucrón y, en la primera fase, es cónico-alargada y arqueada hacia la parte ventral.

Esta especie está distribuida preferentemente en regiones templadas en muchos países europeos, habiéndose citado también en Canadá, Nueva Zelanda, Australia y en la isla de Guam, en el Pacífico. Presenta una gama amplia de hospedadores, tanto plantas herbáceas como leñosas, cultivadas o no. En frutales se ha citado en cerezo, ciruelo, higuera, manzano, membrillero y peral principalmente. Se ha comprobado que es vector del AMV y CLRV en cerezo y ciruelo, CCRV en cerezo y SRV en cerezo, ciruelo y melocotonero.

X. vuittenezi Luc, Lima Weischer et Flegg, 1964

Bastante similar a *X. diversicaudatum*, pero de menor tamaño, de 2,8 a 3,8 mm. de longitud. La región labial diferenciada del contorno del cuerpo por constricción. Vulva casi en la parte media del cuerpo, las ramas genitales bien diferenciadas, iguales, sin órgano «Z». Cola corta, redondeada con un mamelón pequeño situado en el centro. Los machos son poco frecuentes y presentan una morfología similar a la hembra.

Es una especie continental, muy extendida por Centroeuroa, aunque también se ha citado esporádicamente en Inglaterra, España y Portugal. Se ha encontrado asociada a plantas herbáceas y leñosas, pero la mayoría de las poblaciones continentales se encuentran asociadas a viñedos y algunas a frutales, sobre todo, albaricoquero, almendro, cerezo, manzano, melocotonero y peral. Es vector comprobado del CLRV en cerezo.

Clave de géneros y especies

1 Anillo guía sencillo, situado en la mitad anterior del odontostilo, cuya base no aparece dentada; la base del odontóforo carece de rebordes 2

Anillo guía doble, situado en la parte posterior del odontostilo que presenta su base dentada, la base del odontóforo presenta rebordes. Los anfidios tienen forma de embudo o estribo, la apertura anfidal es grande como un corte o hendidura en la base de los labios *Xiphrinema*

2 Anfidios grandes, saciformes, a veces con la base lobulada, aperturas anfidiales pequeñas, puntiformes *Longidorus*

Anfidios en forma de embudo, aperturas anfidiales grandes, como hendiduras transversales en la base de la región labial, que está diferenciada del contorno del cuerpo por una clara constricción *Siddiqia* (*S. maximus*)

Género *Longidorus*

1 Odontostilo mayor de 120 μm . de longitud, región labial continua con el contorno del

cuerpo, de más de 7 mm. de longitud, cola de la hembra redondeada, más corta que ancha *L. macrosoma*

Odontostilo de menos de 120 μm . de longitud, cola de la hembra cónica o cónico-redondeada más larga que ancha 2

2 Región labial ensanchada, bien diferenciada del contorno del cuerpo; cola cónico-redondeada *L. martini*

Región labial continua con el contorno del cuerpo 3

3 Cola cónica, estilete mayor de 80 μm . de unos 95 μm . aproximadamente *L. elongatus*

Cola cónica o casi digitada, estilete de una longitud inferior a los 80 μm *L. leptocephalus*

Género *Xiphinema*

1 Longitud superior a 3 mm. 2

Longitud de 2 mm. o menos, cola corta, cónica con el término redondeado *X. americanum*

2 Cola redondeada, con un mucrón terminal 3

Cola cónico-digitada *X. coxi*

3 Cola hemisférica o ligeramente cónica, con un mucrón bien patente *X. diversicaudatum*

Cola hemisférica con una protuberancia terminal pequeña *X. wittenezi*

MECANISMO DE TRANSMISION DE VIROSIS

Desde el descubrimiento de *X. index* como vector del «fan leaf» de la vid por HEWITT *et al* (1958), se han realizado numerosos estudios sobre su transmisión, utilizándose técnicas muy diversas y en condiciones muy diferentes, que hace que los datos no siempre sean comparables. Damos a continuación una idea general de los mecanismos de transmisión de virus por nematodos, basándonos principalmente en el trabajo de TAYLOR y ROBERTSON (1974).

Se ha comprobado que tanto los adultos como las fases larvarias son capaces de tomar, retener y transmitir el virus, siendo unos u otros más eficientes según los distintos virus y plantas.

El período mínimo necesario para que un nematodo adquiera y sea capaz de transmitir el virus es de una hora o menos, en condiciones experimentales, posiblemente basta con que se alimente una sola vez de la planta infectada, para que lo adquiera y pueda transmitirlo, lo que sería cuestión de tan sólo unos segundos; sin embargo, TELIZ *et al.* (1966) y AYALA *et al* (1966) han comprobado que la eficacia de la infección es mayor cuanto mayor es el período en que el nematodo ha permanecido alimentándose.

Respecto a la persistencia del virus en el nematodo, se ha comprobado experimentalmente que puede permanecer durante semanas, sin que el nematodo se

alimento, aunque lógicamente las poblaciones disminuyen con la inanición; así, por ejemplo, HARRISON *et al.* (1974) encuentran que *X. diversicaudatum* puede vivir alimentándose de una variedad de frambuesa que es aparentemente inmune al mosaico y transmitir el virus al cabo de ocho meses; según LISTER *et al.* (1967), TAYLOR (1968, 1970 y 1972) el RRV persiste en *L. elongatus* durante 8 semanas a 20° C y AYALA y ALLEN (1968) y VAN HOOFF (1973) encuentran que las especies de *Longidorus* retienen el virus durante períodos inferiores a los que los retiene las especies de *Xiphinema* y los Trichodóridos, en los que pueden persistir hasta 2 años e incluso 27 semanas.

Por otro lado, se ha demostrado que son muchos los nematodos capaces de adquirir el virus al alimentarse de plantas enfermas, pero son relativamente pocos los capaces de transmitirlos, e incluso un vector dado puede transmitir un determinado virus pero no otro y, del mismo modo, un virus puede transmitirse por un vector determinado, pero no por otra especie próxima desde el punto de vista taxonómico, así *L. elongatus* es capaz de transmitir la raza escocesa del RRV y TBRV pero *L. macrosoma* solamente transmite la raza inglesa de RRV y *L. attenuatus* sólo la de TRV. En los Trichodóridos esta especificidad también existe, pero parece estar menos desarrollada.

Los nematodos adquieren y transmiten el virus al alimentarse en el extremo apical de las raicillas de la planta huésped, pero existe una secuencia de situaciones complejas respecto a las propiedades biológicas e interacciones del virus-nematodo-planta para que esto suceda, el éxito de la transmisión depende de que dichas interacciones se completen en cada fase, interacciones que pueden resumirse del modo siguiente:

Secuencia	Proceso	Interacciones
Planta	Multiplicación	—
Planta/Nematodo	Alimentación	Planta/Nematodo
Nematodo	Retención	Virus/Nematodo
Nematodo/Planta	Inoculación	Planta/Nematodo/Virus
Planta	Infección	Virus/Planta

Las zonas de retención de los virus en los nematodos se han descubierto mediante su estudio al microscópio electrónico en cortes ultrafinos. TAYLOR y ROBERTSON (1969) encontraron que *L. elongatus* retienen las partículas del virus en la membrana que envuelve el estilete, y los mismos autores en 1970 vieron las partículas de virus en *X. diversicaudatum* asociadas a la capa cuticular que tapiza el lumen del esófago, desde la parte anterior del odontostilo al final del bulbo basal, de modo similar a como las retienen las especies de Trichodóridos.

Las partículas de virus se retienen de modo selectivo en los lugares indicados cuando los virus contenidos en la savia de las plantas pasan al intestino del nematodo. Otros virus contenidos en esta savia, que no son transmitidos por estos nematodos, no aparecen retenidos en dichos lugares, según encontraron TAYLOR y ROBERTSON (1969). La especificidad, por tanto, parece reflejar una asociación específica entre las proteínas de la superficie del virus y las de la superficie cuticular del nematodo en el lugar de retención, que se deduce de las observaciones ultramicroscópicas, aunque los factores que intervienen en este proceso son por el momento mera especulación.

De la comparación de la capacidad relativa de transmisión de los virus serológicamente próximos por un mismo nematodo, se ha concluido que la especificidad del vector se desarrolla más cuanto más diferente es serológicamente el virus y de-

crece según aumenta la similitud antigénica.

Parece paradójico que, aunque razas de virus serológicamente diferentes puedan tener vectores diferentes, como por ejemplo las razas inglesa y escocesa del TBRV, que se transmiten por *L. macrosoma* y *L. elongatus* respectivamente, virus sin relación serológica alguna, sean transmitidos por el mismo vector, como el AMV y SLRV ambos transmitidos por *X. diversicaudatum*, HARRISON *et al.* (1974) sugieren que esto puede ser debido a que las partículas de la superficie del virus son las que influyen en la especificidad y pueden ser distintas de las que influyen en la especificidad de retención a la pared del nematodo, de modo que la diferencia en un tipo de partículas no implica necesariamente la diferencia en las otras. La densidad de carga en la superficie es el factor determinante de la adsorción de las partículas del virus en los lugares de retención, que puede ser semejante en dos virus serológicamente diferentes, pero también, un cambio en el determinante antigénico (serológico) del virus, puede dar lugar a una alteración en su densidad de carga superficial.

Para que un virus se transmita es preciso que sus partículas primero se asocien y después se separen del lugar de retención del nematodo. La separación puede ocurrir cuando la saliva pasa del nematodo a la célula de la planta, durante la fase inicial de su alimentación en la planta, y puede llevarse a cabo debido al pH, condiciones iónicas que cambien o a causa de efectos enzimáticos de la saliva del nematodo o de las sustancias que retienen las partículas del virus unidas a la superficie cuticular del nematodo. Sin embargo, este proceso es lento ya que los virus pueden persistir durante semans en sus vectores y pueden transmitirse en serie a varias plantas, según indican TAYLOR y ROBERTSON (1973).

Según HARRISON *et al.* (1961), los virus no permanecen en el nematodo después de la muda, puesto que el lugar de retención en *Longidorus* es la cutícula interna del estoma, estilete y vaina del mismo, que cambian a la par que la cutícula externa en el proceso de muda. En *Xiphinema* y *Trichodorus* la retención se realiza en la cutícula que tapiza la pared interna del esófago, que no cambia con la muda, pero TAYLOR y ROBERTSON (1970) han observado al microscopio electrónico que en *Xiphinema* ocurren cambios estructurales considerables durante el proceso de muda, en los que la pared del esófago pasa al intestino juntamente con las partículas de virus que puedan estar retenidas en ella, por lo que, después de cada muda, la pared esofágica aparece libre de virus y por lo tanto es infectiva.

La última fase del proceso de transmisión es la inoculación de las partículas de virus en las células de las plantas; solamente se produce la transmisión cuando las partículas de virus se inoculan en células no dañadas o afectadas por el nematodo, ya que el virus es incapaz de replicarse en ellas o pasar a la célula adyacente. La inoculación se efectúa cuando las partículas de virus entran, con la saliva del nematodo, en las células de la planta en una interfase en la que lo permita la especificidad de transmisión.

CONTROL, TECNICAS Y PERSPECTIVAS DE FUTURAS INVESTIGACIONES

Entre las medidas de control las más importantes son las preventivas, para ello deben tenerse en cuenta una serie de normas generales, como son, la comprobación de la existencia de nematodos transmisores de virus antes de efectuar la plantación y, en su caso, realizar tratamientos con nematicidas; cuidar la introducción de

plantones libres de virus y de nematodos, así como la utilización, cuando ello sea posible, de variedades resistentes, y, por último, el control de las plantas acompañantes del cultivo para evitar las fuentes alternativas de alimento de nematodos y de infección vírica.

Resumiendo, deben cuidarse extremadamente las medidas fitosanitarias que prevengan las infestación, no sólo para este grupo de nematodos, sino también para todos los fitoparásitos, tales como el control de viveros, la desinfección de plantones previa a la plantación y, como indicamos antes, el estudio y, en su caso desinfección del suelo, antes de efectuar la plantación, la vigilancia de las malas hierbas como reservorios del virus y/o del nematodo, y, en fin, el estudio de variedades resistentes.

Para la localización de estos nematodos en el suelo hay que tener en cuenta las características morfológicas, biológicas y ecológicas de cada especie, tanto para realizar un muestreo adecuado, como para la elección del método de extracción apropiado, ya que la presencia de un solo ejemplar de una especie transmisora de virus, representa un peligro para la plantación a medio plazo.

Las poblaciones de este grupo de nematodos, fluctúan mucho en su distribución vertical en el suelo, principalmente en función del contenido de agua del mismo, por lo que en muchas ocasiones se encuentran a profundidades superiores a los 50 cm. en las capas de gran contenido de arcilla que retienen la humedad en los períodos de sequía. Por lo tanto, para realizar un muestreo adecuado hay que tomar las muestras a dicha profundidad, lo que generalmente se realiza mediante el empleo

de sondas. Este factor es también importante a la hora de planificar un tratamiento químico del suelo, ya que la mayor parte de las técnicas empleadas no permiten al producto alcanzar tales profundidades, por lo que resulta ineficaz, máxime si tenemos en cuenta que las raíces de los árboles frutales si las alcanzan.

Debido a su gran tamaño, no son adecuados para su extracción los métodos basados en la densidad de los nematodos, como son los de centrifugación, ya que a veces se pierden en el proceso de decantación, por ello, se consideran más eficaces aquellos métodos que se basan en la movilidad, como es el de FLEGG (1967). En el caso de especies muy grandes, como *L. macrosoma*, deben utilizarse mallas de apertura de poro más gruesas que lo habitual, a fin de conseguir una mayor eficacia en la extracción.

Si tenemos en cuenta que de las 47 especies de nematodos posibles transmisores de virus, que han aparecido asociadas con árboles frutales, solamente 9 de ellas están comprobadas como vectoras de estas enfermedades y otras dos han aparecido asociadas a síntomas de la enfermedad, sin que se haya comprobado experimentalmente su papel como tales, y, es muy posible que sean muchas más las especies de este grupo de nematodos capaces de actuar como vectores de virus y su acción como tales se comprobará conforme, se perfeccionen las técnicas para su cultivo en el laboratorio, los estudios serológicos sobre la relación huésped-parásito, así como las técnicas ultraestructurales que nos lleven a un mejor conocimiento del mecanismo de transmisión.

Agradezco al Dr. Bello sus sugerencias y ayuda.

ABSTRACT

ARIAS, M., 1983: Nematodos transmisores de virus de los árboles frutales, *Bol. Serv. Plagas*, 9: 167-181.

A revision of papers on virus transmitter nematodes on fruit trees crops have been carried out. A relation of the nematodes associated with such a diseases as well as a description and a key for identification of the evidenced virus vector species are give. Finally, the transmission mechanisms and control measurements are analyzed.

REFERENCIAS

En atención a la brevedad, se incluyen aquí únicamente aquellas citas que no figuran en los trabajos de conjunto de GOODEY *et al.* (1965), MCELROY (1972) y LAMBERTI (1974).

- BLOOM, J. R., SMITH, S. H. and STOFFER., 1968: Evidence that *Xiphinema americanum* transmits the causal agent of *Prunus* stem pitting. *Phytopathology*, 62: 667-668.
- CADMAN, C. H. and LISTER, R. M., 1961: Relationship between tomato ringspot and peach yellow bud mosaic viruses. *Phytopathol.* 51: 29-31.
- CORTE, A., 1968: Soilborne viruses associated with a peach disease occurring in Northern Italy. *TagBer. dt. Akad. Landw. Wiss. Berl.*, 97: 187-194.
- FLEGG, J. J. M., 1967: Extraction of *Xiphinema* and *Longidorus* species from soil by a modification of Cobb's decanting and sieving technique. *Ann. apl. Bio.*, 60: 429-437.
- FORER, L. B. and STOFFER, R. F., 1982: *Xiphinema* spp asociated with tomato ringspot virus infection of Pennsylvania fruit crops. *Plant Disease*, 66: 735-736.
- GIUNCHENDI, L. e TACCONI, R., 1974: Deperimento di peschi in rapporto alla virosi «butertura del legno». *Informatore Fitopatologico*, 24: 5-8.
- GOODEY, J. B., FRANKLIN, MARY nd HOOPER, D. J., 1965: *The nematode parasites of plants catalogued under their hosts*. Comm. Agric. Bull., 214 pp.
- HIRATA, A., 1972: Plant parasitic nematodes associated with mulberry plants in Guama Prefecture. *Japanese Journal of Nematology*, 2: 20-22.
- JONES, A. T., MCELROY, F. D. and BROWN, D. J. F., 1981: Tests for transmission of cherry leaf roll virus using *Longidorus*, *Paralongidorus* and *Xiphinema* nematodes. *Ann. apl. Biol.*, 99: 143-150.
- LAMBERTI, F., TAYLOR, C. E. and SEINHORTS, J. W., 1974: *Nematode Vectors of Plant Viruses*. NATO Advanced Study Institutes Series. Series A. Plenum Press, 460 pp.
- LAMBERTI, F. and BLEVE-ZACHEO Teresa, 1979: Studies on *Xiphinema americanum sensu lato* with descriptions of fifteen new species (Nematoda, Longidoridae). *Nemat. medit.*, 7: 51-106.
- MCELROY, F. D., 1972: Nematodes of tree fruits and small fruits. In: *Economic nematology*. Edit. by Webster. Acad. Press. London 335-376.
- POSNETTE, A. F. and PITCHER, R. S., 1974: Soil-borne virus diseases of fruit plants. *Advisory Leaflet, Ministry of Agriculture, Fisheries and Food*, n.º 564, 5 pp.
- VUITTENEZ, A. et KUSZALA, J., 1971: Le virus de la mosaïque le l'arabis associé á une maladie á éations du cerisier (*Prunus avium* L.) chez les variétés á kirsch de la région des Vosges. *Ann. de Phytop.*, 3: 485-491.