

El género *Heterodera* en hortalizas en España

A. BELLO, M. ESCUER, R. SANZ

Se señala que los nematodos del género *Heterodera*, aunque son generalmente específicos, pueden presentar algunos hospedadores comunes, por ello es de gran interés la identificación correcta de las especies y conocer el rango de hospedadores, para poder establecer medidas de control basadas en la rotación de cultivos. Se considera que, los nematodos formadores de quistes del género *Heterodera*, pueden originar problemas graves en los cultivos de hortalizas, cuando el uso del suelo es intensivo y no existe un sistema de rotación adecuado.

Se estudian en este trabajo poblaciones de *H. cruciferae* encontradas sobre brasicas en Llutxent y Paiporta (Valencia) y en San Pedro del Pinatar (Murcia) y de *H. schachtii* sobre acelgas de Villa del Prado (Madrid) y Pamplona (Navarra) y se cita *H. goettingiana* sobre habas en La Herrera (Albacete). Se dan claves politómicas para la identificación de estas especies. Se señala su distribución en España, los hospedadores de interés agronómico de las tres especies y aspectos relacionados con su biología y métodos de control.

A. BELLO, M. ESCUER, R. SANZ: Dpto de Agroecología, Centro de Ciencias Medioambientales, CSIC. Serrano 115 dpdo, E-28006 Madrid.

Palabras claves: nematodos fitoparásitos, rotación de cultivos, *H. cruciferae*, *H. goettingiana*, *H. schachtii*.

INTRODUCCIÓN

La importancia económica de los nematodos formadores de quistes se ha centrado fundamentalmente en nuestro país en los nematodos de la papa (*Globodera pallida* y *G. rostochiensis*), de la remolacha (*Heterodera schachtii*) y los nematodos de los cereales (*H. avenae*), aunque existen otras especies que parasitan a los cultivos hortalizas y frutales.

Los nematodos del género *Heterodera*, debido a su especificidad, no han llegado a constituir problemas graves para nuestros cultivos hortalizas, aunque la intensificación de cultivos y el diseño de sistemas de rotación de cultivos que no tienen en cuenta la posible presencia de estos nematodos, son una de las causas de que aparezcan problemas aislados causados por *H. cruciferae* en

crucíferas, *H. goettingiana* en leguminosas, *H. schachtii* en acelgas, aunque también es posible que se planteen en el futuro problemas de *Globodera* en tomates y berenjena, así como de *H. carotae* en zanahoria (POTTER y OLTHOF, 1993).

La mayoría de citas en España del género *Heterodera* sobre hortalizas se pueden considerar erróneas, si tenemos en cuenta su especificidad, y únicamente son válidas las citas de *H. goettingiana* en habas de Andoain (Guzúspuzcoa) y Sangüesa (Navarra) (ROMERO *et al.* 1973), en guisantes y habas en El Carpio de Tajo (Toledo) (SÁNCHEZ y BELLO 1984), así como en varias localidades de los valles del Guadalfeo, Guadiana Menor, Genil y en la Vega de Granada (TOBAR-JIMÉNEZ 1963, TOBAR-JIMÉNEZ y GUEVARA-POZO, 1967) y la de *H. cruciferae* en un campo de coles en Muro de Aguas en La Rioja (ROMERO 1982).

Debido al rango de hospedadores comunes que pueden presentar estas especies (Cuadro 1) y a la similitud morfológica y morfométrica existente entre *H. cruciferae*, *H. goettingiana* y *H. schachtii* (Cuadro 2), se hace indispensable una identificación correcta. En este trabajo se describen las poblaciones de *H. cruciferae* de Llutxent y Paiporta (Valencia), y San Pedro del Pinatar (Murcia); de *H. schachtii* en acelga de Villa del Prado (Madrid) y Pamplona (Navarra). Se dan claves politómicas para la identificación de los nematodos formadores de quistes asociados a plantas hortícolas, se señalan los hospedadores de interés agrícola comunes a las tres especies (Cuadro 1), así como diferentes aspectos de su biología y se describen los métodos de control.

DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES DE HETERODERA ENCONTRADAS

En este trabajo se describen los nematodos parásitos de plantas hortícolas *Heterodera cruciferae*, *H. goettingiana* y *H. schachtii*, indicando los caracteres morfológicos y morfométricos de las tres especies y remarcando las diferencias existentes entre ellas (Cuadro 2), aportando medidas de las poblaciones más abundantes de Paiporta (Valencia) sobre coliflor para *H. cruciferae* y la población de Villa del Prado (Madrid) sobre acelga para *H. schachtii* y se eligen las medidas de STONE & COURSE (1974) por ser los autores de la última revisión de *H. goettingiana*. Se señala el rango de hospedadores de cada especie, la distribución en el mundo y se dan aspectos

Cuadro 1. - Plantas huésped de *H. cruciferae*, *H. goettingiana* y *H. schachtii* en climas templados

Especie	Nombre vulgar	<i>H. cruciferae</i>	<i>H. goettingiana</i>	<i>H. schachtii</i>
<i>Anethum graveolens</i>	Eneldo	-	-	+
<i>Apium graveolens cv dulce</i>	Apio	-	-	+
<i>Beta vulgaris</i>	Remolacha	-	-	+
<i>Brassica napobrassica cv arvensis</i>	Nabo	+	-	+
<i>B. oleracea cv acephala</i>	Col Rizada	+	-	+
<i>B. oleracea cv botrytis</i>	Brócoli	+	-	+
<i>B. oleracea cv botrytis</i>	Coliflor	+	-	+
<i>B. oleracea cv capitata</i>	Col	+	-	+
<i>B. oleracea cv caulorapa</i>	»	+	-	+
<i>B. oleracea cv gemmifera</i>	Coles de Bruselas	+	-	+
<i>B. pekinensis</i>	Col China	-	-	+
<i>Cichorium intybus cv foliosum</i>	Achicoria	-	-	+
<i>C. intybus cv sativum</i>	»	-	-	+
<i>Cicer arietinum</i>	Garbanzo	-	+	+
<i>Lens esculenta</i>	Lentejas	-	+	+
<i>Lupinus albus</i>	Lupino	-	+	-
<i>L. luteus</i>	Altramuz	-	+	+
<i>Lycopersicon esculentum</i>	Tomate	-	-	+
<i>Phaseolus vulgaris</i>	Judía	-	-	+
<i>Pisum sativum</i>	Guisante	+	+	+
<i>Raphanus sativus</i>	Rábano	+	-	+
<i>Spinacia oleracea</i>	Espinacas	-	-	+
<i>Vicia faba</i>	Haba	-	+	-
<i>V. sativa</i>	Arveja	-	+	-
<i>V. villosa</i>	»	-	+	-

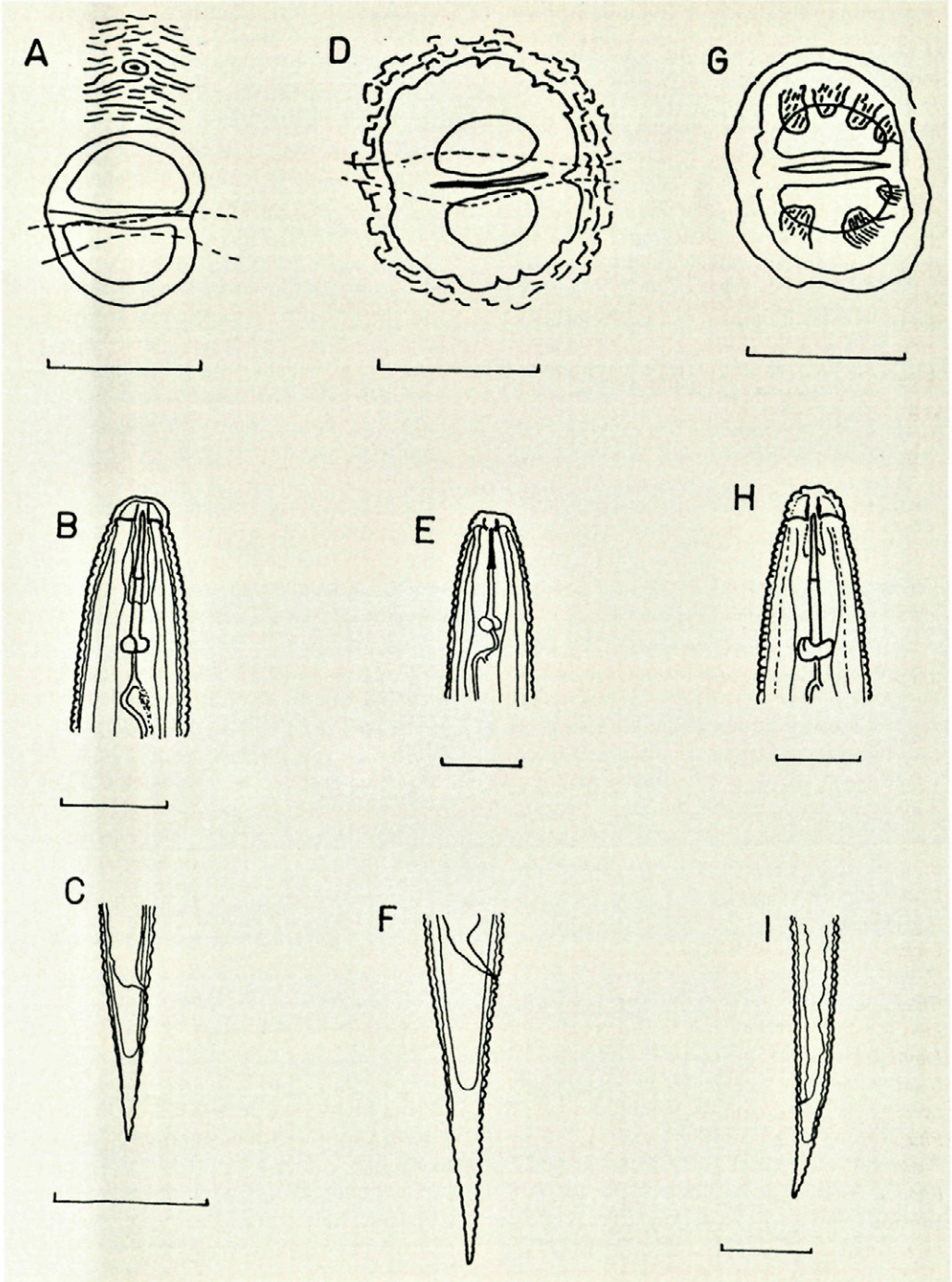


Fig. 1. - Cono vulvar, región anterior y caudal de juveniles: A,B,C, *Heterodera cruciferae*; D,E,F, *H. goettingiana*; G,H,I, *H. schachtii*. Escala de medidas A,C,D,F,G,I. 50 μ m B,E,H. 15 μ m.

relativos a su biología. Por último se analizan las técnicas de control y se señala la distribución de estas especies en España.

Heterodera cruciferae Franklin, 1945
(Figs 1, 2)

FLANKLIN (1945) al describir *H. cruciferae* la diferencia de *H. schachtii* en la longitud de los juveniles, en el tamaño de los quistes, el cono vulvar menos desarrollado y el rango de hospedadores. MILES (1951) duda de la validez específica de *H. cruciferae* y consideró que la separación de esta especie respecto a otras, especialmente *H. schachtii*, era imposible teniendo en cuenta solo los caracteres morfológicos. OOSTENBRINK y DEN OUDEN (1953) y COOPER (1955) demostraron que era posible una identificación y diferenciación de ambas especies teniendo en cuenta las características de los quistes. La relación de *H. cruciferae* con otras especies del género y el rango de hospedadores, que incluye casi sólo especies de la familia cruciferae y algunas labiadas, quedó definido claramente en el trabajo de STONE Y ROWE (1976). *H. schachtii* es mucho más polífaga ya que parasita plantas pertenecientes a unas 25 familias diferentes (RASKI, 1952), entre ellas se incluyen Amarantaceae, Caryophyllaceae, Chenopodiaceae, Cruciferae, Labiatae, Phytolaccaceae, Polygonaceae, Portulacaceae, Scrophulariaceae, Solanaceae y Tropaeolaceae.

Medidas de una población de Paiporta sobre coliflor. Quistes: n = 30; L = 555 µm (427-624); anchura = 399 µm (326-464); longitud de la fenestra = 38.9 µm (22-58.8); anchura de la fenestra = 38.4 µm (30-50); semifenestra = 15 µm (11-19.4); longitud orificio vulvar = 36.9 µm (28.8-47.7); anchura puente = 6.3 µm (3.3-8.3). **Machos:** n = 11; L = 1149 µm (1081-1283); a = 44.5 (34.3 - 43.8); St = 27.1 µm (25-28); Espícula = 32.2 µm (25.4-32.3). **Juveniles:** n = 30; L = 438 µm (407-479); a = 22.4 (20-25.2); b = 3.4 (2.7-7.4); c = 9 (7.1-12.5); St = 23.5 m (21.9-25.4); longitud de la cola = 49.2 m (34.1-58.9); zona hialina = 27.3 m (20.7-33.9); OGE = 5.2 (3.8-8.6).

Descripción. Hembras: Cuerpo casi esférico con el cuello y el cono vulvar proyectados. Región labial con 2 ó 3 estrias. Cuerpo con la superficie reticulada, sin estrias ni banda lateral. Vulva transversal rodeada ventral y dorsalmente por un área de paredes finas, la fenestra que está dividida por el puente vulvar de paredes más gruesas. Hendidura vulvar más larga que el puente. Las hembras son blancas cuando jóvenes y de color castaño cuando se transforman en quistes. El saco ovígeno está rodeado por una matriz gelatinosa que puede llegar a ser casi de igual tamaño que la hembra y está lleno de huevos. **Quistes:** Casi esféricos o con forma de limón. **Apertura vulvar del tipo ambifenestrada** con los arcos de la fenestra bajos y separados por un puente vulvar estrecho. El arco vulvar «underbridge» largo y fino. **Bullae ausente.** Pared de quiste castaño oscuro con una estructura reticular y con puntuaciones. El saco ovígeno, que en la mayoría de los quistes se suele perder, contiene alrededor de 200 huevos y en algunos casos machos atrapados. **Machos:** Vermiformes. Cuerpo curvado en estado de relajación, parte posterior del cuerpo girada en 90-180°. Cutícula estriada con cuatro líneas en la banda lateral, la parte externa aerolada. Región labial con 5-6 estrias. Estilete bien desarrollado. Espículas curvadas y unidas para formar un tubo. Terminación de las espículas bidentada o tridentada. Gubernáculo simple. **Juveniles:** Vermiforme. Cutícula regularmente estriada con las 7-8 primeros estrias más anchas que las del resto del cuerpo. Banda lateral con 4 líneas. Región labial diferenciada con 3-4 estrias dirigidas hacia delante. Cola atenuada uniformemente. Terminación caudal redonda. **Zona hialina cerca del 50% de la longitud de la cola y casi de igual longitud que el estilete.**

GRUJICIC y KRNJAIĆ (1966) estudian detalladamente la morfología y morfometría del quiste, huevos y juveniles de una población de *H. cruciferae* encontrada en Yugoslavia, señalando que el quiste es pequeño de 563.9 x 416.3 m y los juveniles 410 m de longitud

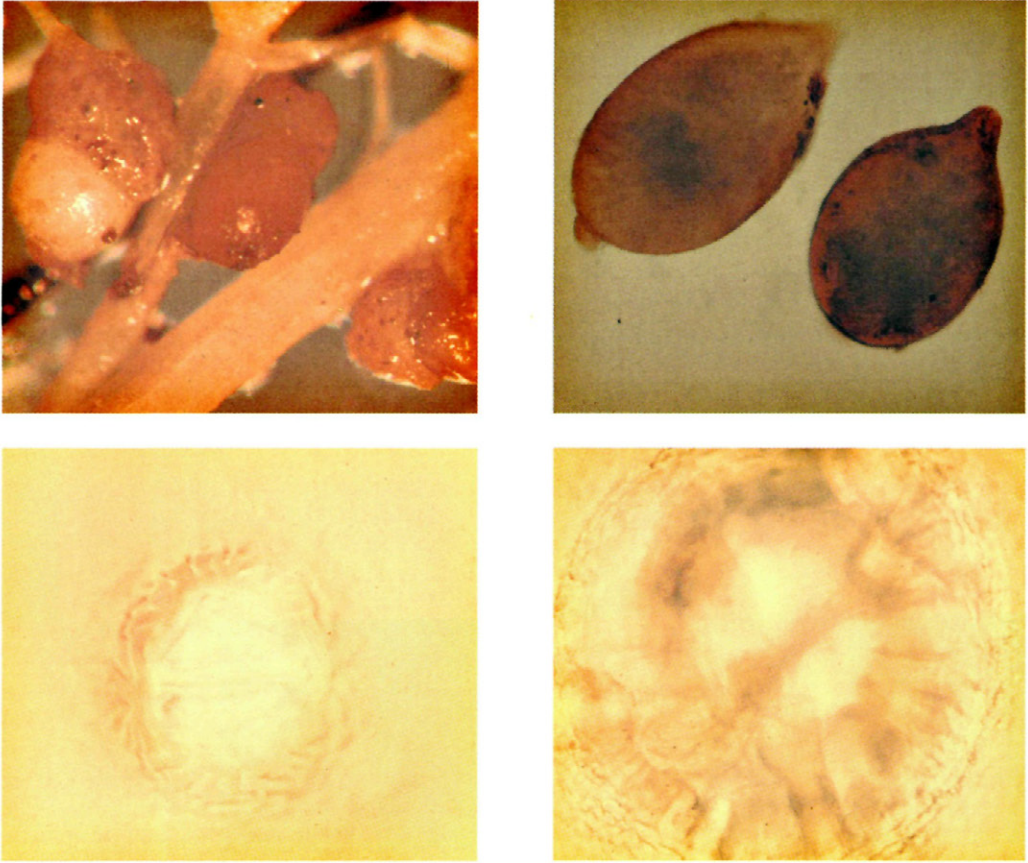


Fig. 2.

- A. Quistes con saco ovígeno de *Heterodera cruciferae* sobre col;
- B. Quistes de *H.schachtii* y *H.cruciferae*;
- C. Cono vulvar de *H.cruciferae*;
- D. Cono vulva de *H.schachtii*.

media. Según WEBSTER y HOOPER (1968) *H.cruciferae*, *H.goettingiana* y *H.carotae* forman un grupo serológicamente indeterminado y YEATES (1970) encontró que estas especies no se cruzan. STONE (1975) compara los caracteres morfológicos de las tres especies con *H.urticae*, formando un subgrupo distinto dentro del género.

H.cruciferae está ampliamente distribuida en las áreas de cultivo de *Brassica* en Inglaterra, incluyendo Bedfordshire, Gales, Lincolnshire y Norfolk (STONE y ROWE, 1976). Ha sido citada ampliamente en Europa: Ale-

mania, Armenia, Azerbaiyan, Bélgica, Bulgaria, Croacia, España, Francia, Holanda, Hungría, Irlanda, Letonia, Lituania, Polonia, Portugal, Suiza, Turquía, Ucrania, Yugoslavia y parte de Rusia Central. STIRLING y WICKS (1975) citan esta especie en Australia. En EEUU SIDDIQUI *et al.* (1973) citan *H.cruciferae* en California, donde causa daños significativos en cultivos de crucíferas y aparece frecuentemente asociada a *H.schachtii*.

Todas las especies y variedades de *Brassica* estudiadas por FRANKLIN (1945, 1951) y JONES (1950) fueron huéspedes de *H.cruciferae*. Algunos géneros de la familia Cruciferae tienen especies que son parasitadas por el nematodo, aunque *Aethionema*, *Hesperis* y *Matthiola* no son susceptibles (WINSLOW, 1954). De las plantas herbáceas de la familia

de labiadas WINSLOW (1954) señala que *Lamium album*, *L. purpureum* y *Stachys annua* son buenos hospedadores y HESLING (1963) observa que *Stachys arvensis* también lo es, por lo que considera que las labiadas podrían ser un reservorio importante.

H. cruciferae es excepcional entre las especies formadoras de quistes de las zonas templadas ya que, a diferencia de las otras especies de *Heterodera*, parasita cultivos de invierno. En el Norte de Europa, el número de generaciones producidas en un cultivo depende de la época de crecimiento del cultivo y la fecha de siembra. Puede presentarse un máximo de tres generaciones, a lo largo del año, sobre cultivares tardíos en coles de Bruselas (*Brassica oleracea* cv *gemmifera*), coliflor de primavera (*B. oleracea* cv *botrytis*) y col de primavera, pero una sola generación en cultivos de verano de coliflores y coles. En el Sur de Gales, *H. cruciferae* sobre repollo cv *Winningstadt* puede producir dos generaciones entre abril y primeros de septiembre, pero los juveniles infestivos de septiembre solamente llegan a desarrollarse como hembras inmaduras en diciembre LEWIS (1971). Los juveniles no invaden al huésped a temperatura por debajo de 4°C, pero los nematodos dentro de la raíz continúan desarrollándose lentamente durante el invierno.

H. cruciferae es anfimictica, no hay información acerca del efecto que los factores medioambientales tienen sobre la proporción de machos y hembras. El número de cromosomas bivalentes es 9 como en otros nematodos formadores de quistes (SHEPHERD, 1965). *H. cruciferae* eclosiona ante el estímulo producido por sustancias excretadas por *Brassica* spp, pero no por las excretadas por otras crucíferas o por la labiada huésped *Lamium purpureum* (SHEPHERD, 1965). THOMAS (1956) intentó estimar la proporción de *H. cruciferae* y *H. schachtii* en poblaciones mezcladas usando este efecto diferencial, pero no llega a ninguna conclusión debido a que *H. schachtii* eclosiona bajo el estímulo de muchas crucíferas distintas de *Brassica* spp.

El ácido flavínico a concentración de 0.6-3

mmolar en solución acuosa es efectivo como agente eclosionante de *H. cruciferae*, pero no son efectivos los ácidos anhydrotetrónico, picrolónico y pícrico que si lo son para algunas especies de *Heterodera* (CLARKE y SHEPHERD, 1967). DONCASTER y SEYMOUR (1973) describen el comportamiento de los juveniles de segundo estadio cuando eclosionan y buscan los lugares de penetración y confirman que los machos no se alimentan. Los juveniles de *H. cruciferae* eclosionan fácilmente en los quistes y masas de huevos cuando se exponen al aceite de semillas de colza (HOSHY y EVANS, 1986). La eclosión disminuye de modo importante cuando las hembras son blancas o castañas a las cuales se les ha quitado las masas de huevos. La eclosión se produce a 8°C de temperatura, es mayor a 12, 16, 20, 24°C, aunque el mayor porcentaje de eclosión se produce a una temperatura de 16°C. El desarrollo del nematodo entre las raíces de la colza se da a temperatura entre 8-24°C, siendo más rápido a mayor temperatura. A temperatura de 5°C el ciclo completo de juvenil a juvenil requiere una media de 680 grados día. Se requieren tan solo 210 grados día para la aparición de las masas de huevos en la hembra adulta. En Escocia se pueden producir dos generaciones seguidas, la segunda no alcanzaría la madurez debido a que solo hay 850 grados día, en el sur de Inglaterra donde se logran 1100 grados día la segunda generación se completaría totalmente. Los quistes contienen alrededor de 220 huevos y las masas ovígenas unos 150.

H. cruciferae no es considerada un problema importante, FRANKLIN (1951) sugiere que puede estar implicado un hongo cuando se producen fallos en el cultivo relacionados con *H. cruciferae*. LEAR *et al.* (1966) observan la existencia de un efecto sinérgico entre el nematodo y el hongo *Plasmodiophora brassicae*. Los daños causados por *H. cruciferae* pueden ser muy similares a los causados por *H. schachtii*, aunque esta última especie es de mayor importancia económica (OOSTENBRINK y DEN OUDEN 1953). DONCASTER (1952) no encontró síntomas patentes en las plántulas de coles, con una densidad de

población de 125 juveniles g^{-1} de suelo. SYKES y WINFIELD (1966) señalan que por encima de 25 huevos g^{-1} hay pérdidas significativas y daños severos por encima de 75 huevos g^{-1} de suelo en Lincolnshire, donde el 20 % de los campos infestados tienen densidades de población suficiente para causar daños económicos. Las plantas de *Brassica* parasitadas muestran un crecimiento pobre, pigmentación roja en las hojas, un desarrollo desmesurado de las raíces laterales y no se observan síntomas de clorosis (LEWIS, 1971).

Debido a su especificidad y al limitado rango de hospedadores *H. cruciferae* puede ser controlada por medio de rotaciones de cultivos. Se ha demostrado que son también eficaces los tratamientos químicos para su control, LEAR *et al.* (1966) aumentan la producción de coles de brúselas fumigando con 55 $l\ ha^{-1}$ de D-D o 100 ppm de DBCP en agua aplicado en el momento del trasplante, STIRLING y WICKS (1975) observaron un incremento de la producción de coles al tratar con 225 $l\ ha^{-1}$ de D-D, 45 $l\ ha^{-1}$ de DBCP ó 22 $l\ ha^{-1}$ de Fenamino, siendo el D-D el producto con el que se obtuvo mejores resultados y un incremento mayor de la producción, KORUNIC (1974) encuentra que 750 $l\ ha^{-1}$ de Terabol fue más eficaz que el D-D y Basamid en el control de *H. cruciferae* en Yugoslavia.

Distribución en España

H. cruciferae está poco extendida en España se ha encontrado en Muro de Aguas (La Rioja) sobre *Brassica* y en suelo de un campo de cebada próximo al anterior (ROMERO, 1982), siendo nueva las citas sobre coliflor y coles en Llutxent y Paiporta (Valencia), y en San Pedro del Pinatar (Murcia).

Heterodera goettingiana Liebscher, 1892 (Fig. 1)

Medidas (según STONE y COURSE, 1974). **Quistes:** L = 521 μm (468-574); anchura = 372 μm (328-416); longitud de la fenestra =

35.3 μm (29.4-41.2); anchura de la fenestra = 37.4 μm (33.1-41.7); semifenestra = 16.3 μm (12.4-20.2); longitud orificio vulvar = 39.9 μm (47.1-32.7); anchura puente = 3 μm (2.13-3.9). **Macho:** L = 1270 μm (1158-1382); a = 51.4 (46.8-56); St = 26.8 μm (25.8-27.8); Espícula = 26.5 μm (22.2-30.8). **Juveniles:** L = 486 μm (464-508) a = 25.1 (24-26.2); St = 26.4 μm (23.8-25.4); longitud de la cola = 60.1 μm (54.8-65.4); zona hialina = 37 μm (33.8-40.2); OGE = 5.3 (4.6-6).

Descripción. Hembras: cuerpo con forma de limón. Región labial con uno a tres estrias, parte anterior del cuello irregularmente estriado y el resto del cuerpo sin estriación ni banda lateral. Superficie del cuerpo se halla cubierta con marcas reticulares que tienen aspecto de ladrillos. Región vulvar y caudal con un cono proyectado en posición opuesta a la región labial, con el ano en posición dorsal. Las hembras son blancas cuando emergen de la raíz y castañas cuando están muertas. **Quistes:** Tiene forma de limón con el cuello y el cono vulvar saliente. **Cono vulvar ambifenestrado.** La región vulvar puede estar intacta en los quistes nuevos pero en los viejos la delgada pared de la cutícula de la región terminal se pierde dejando una fenestra abierta que esta cruzada por el puente vulvar con la apertura vulvar dividiendo la fenestra en dos orificios semicirculares. «Underbrige» bien desarrollado. **Bullae ausente.** Quiste con la superficie cubierta de marcas reticulares que tienen aspecto de ladrillos. Capas subcristalinas no visibles al microscopio óptico. **Machos:** Vermiformes. Cuerpo curvado en estado de relajación, parte posterior del cuerpo girada en 90-180°. Cutícula estriada con cuatro líneas en la banda lateral. Estilete bien desarrollado con los nódulos redondos y el margen dirigido hacia atrás. Espícula curvada y unida para formar un tubo. Terminación de la espícula bidentada. Gubernáculo simple. **Juveniles:** Vermiforme. Cutícula regularmente estriada. Banda lateral con 4 líneas. Región labial diferenciada con 2-3 estrias. Estilete robusto, nódulos basales muy desarrollados ligeramente redondeados o con el margen dirigido

hacia delante. Cola atenuada uniformemente. Terminación caudal redonda. Zona hialina cerca del 60% de la longitud de la cola y de 1.5 veces la longitud del estilete.

H.goettingiana está ampliamente distribuida en Europa (OOSTENBRINK, 1951; GAROFALO, 1964 a, JONES, 1965), Rusia (KIRJANOVA y KRALL, 1971), EEUU (THORNE, 1961). JONES (1965) da detalles de la distribución en Inglaterra y Escocia y señala que la mayoría de las infestaciones se dan en los huertos, jardines y campos de cultivo. El hospedador de mayor importancia económica es el guisante (*Pisum sativum*), además, parasita las habas (*Vicia faba*), arvejas (*Vicia* sp), soja (*Glycine max*), y lentejas (*Lens sculenta*). La mayoría de los hospedadores de *H.goettingiana* pertenecen a la familia de las leguminosas (WISLOW, 1954). Se han señalado numerosas plantas como hospedadores entre ellas nueve especies de *Lathyrus* sp, tres especies de *Pisum* spp y diecisiete de *Vicia* spp. JONES (1950) y GOODEY *et al.* (1965) dan información detallada de las plantas hospedadoras de *H.goettingiana*.

El desarrollo y biología es similar a otras especies de *Heterodera* sp, el primer estadio juvenil tiene lugar dentro del huevo, la forma infestiva J2 es móvil y el desarrollo a adulto requiere otras tres mudas. GUEVARA BENÍTEZ *et al.* (1970) señalan que la máxima invasión en las raíces de *Vicia sativa* se dá 65 días después de iniciarse el crecimiento; el mayor número de juveniles mudando se observa a 71-98 días después, mientras que los primeros machos no aparecen hasta 58-98 días, alcanzándose el máximo a los 117-129 días de iniciarse el crecimiento. En guisantes de una población de 4 huevos g⁻¹ de suelo sólo el 50% de los huevos llegó a hembras, pero con una población de 359 huevos g⁻¹ sólo se originó 1% de hembras (JONES *et al.* 1965). Numerosos autores han demostrado que el nematodo puede permanecer en el suelo en ausencia del cultivo susceptible hasta 10-12 años. La eclosión de los juveniles en campo sólo es estimulada por la presencia del cultivo (SHEPHER, 1962). WINSLOW (1955 a) obtuvo 15% de emergencia en agua destilada

de quistes recientemente extraídos de un cultivo con guisantes. Extractos de raíz del hospedador y numerosos compuestos químicos no fueron efectivos como estimulantes de la eclosión, solamente se consiguió con hipoclorito cálcico al 5%, probablemente porque se disuelve la cáscara del huevo.

Los guisantes infestados por *H.goettingiana* presentan una reducción del crecimiento pero sin que se produzca una excesiva formación de raíces laterales característica de otras especies de *Heterodera*. Sólo se produce una generación en la estación de crecimiento (DECKER, 1981). La infestación es mucho mayor si los guisantes son sembrados en abril comparándolos con los sembrados en el mes de julio en los que solo llegan a desarrollarse algunos quistes. Las plantas pueden presentar estrés hídrico aunque la población del nematodo sea baja (MORIARTY, 1962). Con frecuencia se produce deficiencia de nitrógeno en guisantes debido a que la formación de nódulos por las bacterias fijadoras de nitrógeno se ve reducida o no se presenta. La infestación por hongos es frecuente y se agrava con la presencia del nematodo. GAROFANO (1964 b) encuentra que el daño en guisantes y altramuces cultivados en arena estéril es más severo y aparece más pronto cuando la infestación se produce por *H.goettingiana* y *Fusarium oxysporum*, aunque los síntomas característicos aparecen también cuando se infesta sólo con el nematodo. Infestando guisantes resistentes a *Fusarium* con juveniles de *H.goettingiana* previamente tratados con una solución de hipoclorito al 5% para esterilizar su superficie, OOSTENBRINK (1955) observó que el efecto primario en la aparición de los síntomas se debían al nematodo.

En el campo las plantas enfermas aparecen en rodales, las hojas más bajas amarillean y las plantas florecen mucho más pronto de lo habitual o no llegan a florecer. Los rodales se van extendiendo en los años sucesivos si no se toman medidas de control. La relación entre la población inicial y el rendimiento es variable. WINSLOW (1955 b) señala que la pérdida de cosecha en guisantes fue total con una población de 331 huevos g⁻¹ y reducción

del 75 % con una población de 250 huevos g⁻¹ en macetas comparándola con otra población que presentaba 18 huevos g⁻¹. GRECO *et al.* (1991) encuentran que con una densidad de población de 0.5 huevos por g⁻¹ de suelo hay una reducción en el número de vainas y con una población de 64 huevos g⁻¹ no se producen vainas. Aunque se han realizado pocos experimentos en los que se demuestre que los productos químicos son eficaces para el control de *H.goettingiana*, WHITEHEAD *et al.* (1974) obtienen buenos resultados con pequeñas cantidades de aldicarb u oxamilo incorporado a los semilleros antes de sembrar y en suelo areno-arcilloso encuentran que solamente fue efectivo el aldicarb.

Distribución en España

H.goettingiana se ha encontrado en España sobre habas de Andoaín (Guipuzcoa) y Sangüesa (Navarra) (ROMERO *et al.* 1973), en guisantes y habas en El Carpio de Tajo (Toledo) (SÁNCHEZ y BELLO, 1984), así como en varias localidades de los valles del Guadalfeo, Guadiana Menor, Genil y en la Vega de Granada (TOBAR-JIMÉNEZ, 1963 y TOBAR-JIMÉNEZ y GUEVARA-POZO, 1967), nosotros la hemos encontrado sobre habas en La Herrera (Albacete).

Heterodera schachtii A. Schmidt, 1871 (Figs 1,2).

Medidas de una población de Villa del Prado. **Quistes:** n = 30; L = 788 µm (595-1027); anchura = 506 µm (348-685); Longitud de la fenestra = 37.9 µm (24.4-50); anchura de la fenestra = 32.8 µm (20.1-38.8); semifenestra = 17 µm (12-20); longitud orificio vulvar = 32.9 µm (22.2-46.6); anchura puente = 5.8 µm (3.3-8.8). **Juveniles:** n = 30 L = 426.9 µm (382.3-484.7); a = 22 (13-26); c = 10.3 (8.9-16.2); c' = 3.4 (2.4-3.9); St = 23.3 µm (21.1-25.8); longitud de la cola = 42 µm (27.5-48.6); zona hialina = 23.6 µm (17.6-30.1). OGE = 5.3 (3.4-6.8).

Descripción. Hembras: Hembra blanca con forma de limón. Cono vulvar prominente con saco ovígeno cubierto por una matriz gelatinosa con pocos huevos, la mayoría se hallan en el interior de la hembra. **Quistes:** blancos cuando la hembra es joven y castaño oscuro cuando está muerta. La superficie del quiste es rugosa y reticulada en forma de zigzag y con puntos dispuestos irregularmente. Cono vulvar ambifenestrado, semifenestras separadas por el puente vulvar. El orificio de la terminación vulvar es aproximadamente igual al puente vulvar. En el interior del cono vulvar adherido a las paredes de la vagina se halla el arco vulvar «underbridge» grueso con los extremos no bifurcados y un número irregular de estructuras oscuras y grandes «bullae», que tienen forma de muela especialmente en la zona anal, situadas en un solo nivel y distribuidas irregularmente. Ano visible. El quiste se desprende de las raíces, conteniendo de 500-600 huevos, que permanecen viables en el suelo hasta más de 6 años. **Juveniles:** vermiformes. Región labial separada del contorno del cuerpo, hemisférica con cuatro estrias. Armazón labial hexarradio. Banda lateral con cuatro líneas. Región caudal cónica con la terminación redonda. Porción terminal de la cola hialina de 1-1.25 veces la longitud del estilete. Fasmidio oscuro, postanal. **Machos:** Cuerpo con la región caudal girada unos 90-180 grados en posición de relajación. Región labial separada del resto del cuerpo por una constricción, terminando en un disco y con tres a cuatro estrias. Estilete con los nódulos dirigidos hacia delante. Región caudal redondeada con una longitud menor de la mitad de la anchura del cuerpo. Estrias diferenciadas, banda lateral con cuatro líneas no aeroladas. Testículos simples. Espícula curvada, ligeramente ensanchada anteriormente y hendida posteriormente. Gubernáculo simple.

Los climas templados parece que son más favorables para el desarrollo de *H.schachtii*, aunque tiene un amplio rango de tolerancia a climas cálidos. *H.schachtii* se halla ampliamente distribuida en Europa desde España hasta Finlandia y de Irlanda hasta Bulgaria.

También en Rusia, Turquía, Israel, en EEUU en los estados del este y del oeste, Canadá, Australia y Sudáfrica. Es una especie polífaga, principalmente de la familia de las quenopodiáceas y crucíferas. De las quenopodiáceas parasitan las variedades de *Beta vulgaris* y *Spinacea oleracea*, de las crucíferas *Brassica oleracea* y variedades de *B.napus*, *B.rapa* y *Rhaphanus sativus*. El nematodo también infesta *Rheum rhaponticum*, muchas especies de *Beta*, *Chenopodium*, *Brassica* y *Arabis*. LÓPEZ-ROBLES y ROMERO (1988) citan el nematodo parasitando *Amarantus albus*, *A.hybridus*, *A.retroflexus*, *Capsella bursa-pastoris*, *C.rubella*, *Chenopodium album*, *Polygonum aviculare*, *P.persicaria*, *Portulaca oleracea*, *Sisymbrium irio*, *Solanum nigrum* y *Stelaria media*. Muchas de estas plantas son malas hierbas y pueden actuar como hospedadores alternativos manteniendo la infestación de cosecha a cosecha susceptible.

En la remolacha los juveniles penetran en las raíces causando una paralización del crecimiento o la muerte de la planta. El daño producido en las raíces reduce el crecimiento y disminuye la producción. En los suelos secos y con fuerte insolación las plantas se marchitan rápidamente. Las plantas enfermas aparecen en rodales pero si se continúa cultivando la planta sensible, las áreas aumentan rápidamente de tamaño llegando en poco tiempo a extenderse a toda la parcela. FRANKLIN (1972) señala que *H.schachtii* está en general asociado con la presencia de un inóculo inicial muy elevado, en EEUU, Canadá y Polonia un buen número de cultivos de *Brassica* son afectados severamente por el nematodo. Una fuerte infestación puede reducir la producción de coles y otras brasicas (BRZESKI *et al.* 1970), aproximadamente unos diez quistes por gramo suelen causar serios daños en el cultivo. Los daños pueden ser más severos cuando se hallan asociados al nematodo otros patógenos. *Rhizoctonia solani* produce daños más severos por la presencia del nematodo que sólo el hongo, probablemente porque la penetración del hongo se ve facilitada por la rotura del córtex de las

raíces y también porque las células gigantes son lugares favorables para el desarrollo del patógeno.

Las solanáceas no son buenas hospedadoras de *H.schachtii*, aunque se ha aislado en tomate. GRIFFITH y WAITE (1982) sugieren que *H.schachtii* puede constituir una amenaza potencial para la producción de tomate máxima cuando se halla en combinación con especies del género *Meloidogyne*. En California se viene cultivando en rotación tomates y remolachas durante muchos años y no son afectados por *H.schachtii*, a pesar de que se halle o no presente *Meloidogyne*.

Un control adecuado puede conseguirse cultivando plantas no sensibles. En Europa una rotación de seis años es satisfactoria. Las leguminosas, especialmente la alfalfa, causan una reducción apreciable de las poblaciones del nematodo en EEUU (STEELE y PRICE, 1965). Se han realizado ensayos para la selección de variedades resistentes a *H.schachtii* en EEUU, Inglaterra y Polonia (CURTIS, 1970 y FRANKLIN, 1972). Los tratamientos químicos son difíciles porque los juveniles del nematodo se hallan dentro de los quistes que están distribuidos ampliamente en el suelo. En Alemania encuentran que los tratamientos con aldicarb a dosis de 50 kg ha⁻¹ reducen los daños en remolacha (STEUDEL y THIELEMANN, 1970) y en EEUU los tratamientos con Temik fueron eficaces (JORGENSEN, 1969), aunque este nematicida no es eficaz en todos los suelos. El D-D fue satisfactorio en España (TOBAR JIMÉNEZ, 1966), pero en Inglaterra cuando se inyecta 224 l ha⁻¹ en líneas, en diciembre en suelos pantanosos no se controla el nematodo, aunque la producción de azúcar en el año siguiente se incrementa. La aplicación de Telone a la dosis de 375 l ha⁻¹ en líneas, cuando se aplica inmediatamente antes de sembrar, reduce un 70% el número de hembras en las raíces de remolacha y aplicando 36 kg ha⁻¹ de Temik se reduce un 58% el número de hembras en raíz (WHITEHEAD y TITE, 1967). La utilidad de los nematicidas para el control del nematodo de la remolacha depende del tipo de suelo y del valor del

siguiente cultivo. Como los nematocidas no pueden erradicar el nematodo en el campo, la rotación de cultivos debe ser practicada al mismo tiempo que las medidas de control químico. ALTMAN y THOMASON (1971) dan una tabla en la que muestran el efecto de los tratamientos nematocidas después de varias rotaciones en campos de remolacha azucarrera en Colorado, EEUU.

Aunque *H. cruciferae* tiene hospedadores en común con *H. schachtii* el rango de hospedadores está limitado principalmente a las crucíferas (STONE y ROWE, 1976). Algunas especies de *Alyssum*, *Cheirantus* e *Iberis* se conocen como huéspedes de *H. cruciferae* y algunas especies de *Amaranthus* y varias crucíferas ornamentales y especies de *Dianthus*, *Gypsophila*, *Lupinus*, *Saponaria* y *Tropaeolum* se han señalado como hospedadores de *H. schachtii* (SOUTHEY, 1993).

McCANN (1981) estudia los niveles de población a los cuales *H. cruciferae* y *H. schachtii* causan daño sobre col cv Firmhead, observando que a los doce días de ser inoculada la col con *H. schachtii*, se produce una reducción significativa en el peso seco de las raíces, mientras que la reducción no se observa en el caso de *H. cruciferae*. A los 24 y 36 días la reducción en la masa radicular se manifiesta con las dos especies y se produce una reducción de la masa radicular al incrementarse de inóculo.

Distribución en España

Desde la primera cita de una enfermedad en remolacha en la Granja Escuela de Zaragoza que BELLO (1985) considera causada por *H. schachtii*, ésta especie se encuentra citada en España en más de cien trabajos, comunicaciones y tesis doctorales (LÓPEZ-ROBLES, 1995). La distribución de *H. schachtii* en España es muy amplia y se localiza en la cuenca del Duero en la zona Norte, en las cuencas del Tajo y Guediana en el centro y en la cuenca del Guadalquivir en el Sur y además en las provincias de La Rioja, Navarra y Zaragoza en la Cuenca del Ebro. BELLO

(1985) recoge las referencias de *H. schachtii* sobre remolacha, apareciendo en alrededor de 30 provincias peninsulares y en Betancuria (Fuerteventura) (BELLO y ROMERO, 1973). LÓPEZ-ROBLES (1995) da la distribución de esta especie en España e información sobre su ecología. Nosotros la hemos encontrado sobre acelgas en Villa del Prado (Madrid) y Pamplona (Navarra).

CLAVE PARA LA IDENTIFICACIÓN DE ESPECIES DE *HETERODERA* DE HORTALIZAS

Los nematodos que forman quistes se incluyen en los géneros *Globodera* que tienen quistes redondos y en *Heterodera* que presentan quistes en forma de limón. El hospedador, la forma y el color de los quistes son los primeros datos a tener en cuenta en el campo. En el laboratorio se tendrá en cuenta el tamaño de los quistes, determinado por la longitud (L) y anchura (A). La superficie del quiste tiene interés por cuanto es irregular y presenta marcas cuticulares que pueden variar en las distintas especies. La forma del cono vulvar y estructuras asociadas son caracteres que se usan en la identificación de las especies. En el extremo del cono se halla una zona de pared fina (fenestra) dividida por la apertura vulvar con los labios vulvares que forman el puente vulvar. El puente vulvar divide la fenestra en dos semifenestras. Según la forma de fenestra pueden ser **ambifenestradas** (Fig. 1) si las dos semifenestras están separadas por un puente estrecho, siendo la longitud de la fenestra aproximadamente igual a la anchura, y **bifenestrada** si el puente es ancho y las semifenestras son casi redondas. La «**bullae**» son estructuras en forma de nódulos sencillos o ramificados que se encuentran aislados o en grupos dentro del cono vulvar. Los caracteres para la identificación de las especies son **los quistes: la longitud de la fenestra (l) y la anchura (b) y en los juveniles: la longitud del cuerpo (L), longitud de la cola, y de la zona hialina** (Cuadro 2).

Cuadro 2. - Caracteres para diferenciar las especies de *Heterodera* parásitas de hortalizas (*)

Caracteres		H.cruciferae	H.goettingiana	H.schachtii
Quistes	Bullae	—	—	+
	Marcas superficiales	Irregulares	Forma de ladrillo	Irregulares
	Longitud	427-624	468-574	487-934
	Anchura	326-464	328-416	287-725
Juveniles	Longitud	407-479	464-508	328-484
	L. cola	34-59	54-65	27-51
	L.zona hialina	20-34	34-40	17-34
Hospedador principal		Crucíferas	Leguminosas	Quenopodiáceas

(*) Las medidas se dan en μm y los rangos de variabilidad son los más aceptados en la bibliografía.

AGRADECIMIENTOS

A. GALA, C. MARTÍNEZ y JOSÉ M.^a CARREÑO por su ayuda técnica, a ALFREDO DE MIGUEL y MIGUEL GARCIA MORATO de la Conselleria de Agricultura, Pesca y Alimentación (Valencia), ALFREDO LACASA del Dpto de Producción Vegetal (C.I.D.A. de Muria),

M.^a JOSÉ MELO de la Estación Experimental de Llutxent (Valencia), RICARDO BIURRÚN del ITGA (Navarra) y FRANCISCO TORROX de Surinver (Alicante) por su colaboración. El trabajo se ha realizado dentro del convenio de la Dirección de Sanidad de la Producción Agraria (MAPA) y el CSIC y el proyecto INIA-SR-97-130.

ABSTRACT

BELLO, A.; M. ESCUER & R. SANZ, 1999: The genus *Heterodera* on vegetables in Spain. *Bol. San. Veg. Plagas*, **25** (3): 321-334.

The cyst forming nematodes of the genus *Heterodera* are considered as potential serious problem producers in vegetable crops due to the intensive use of the soil and the lack of an adequate system of crop rotation. Although, the nematodes of the *Heterodera* genus are generally specific, it is pointed out that some hosts are common and so it is of great importance the correct identification of the species and the class of hosts to establish control measures based on crop rotation.

In this paper, populations of *H.cruciferae* found on crucifers in Llutxent and Paiporta (Valencia), and San Pedro del Pinatar (Murcia), *H.schachtii* on Swiss chard in Villa del Prado (Madrid) and Pamplona (Navarra) are studied and *H.goettingiana* on lima beans from La Herrera (Albacete) is cited. Polytomic keys to identify these species are given, their distribution in Spain is marked out and also the host with agronomic interest of the three species and finally some aspects related to its biology and control measures are pointed out.

Key words: Plant parasitic nematodes, crop rotation, *H.cruciferae*, *H.goettingiana* *H.schachtii*.

REFERENCIAS

- ALTMAN, J.; I. J. THOMASON, 1971: Nematodes and their control. In: JOHNSON, R. T.; J. M. ALEXANDER; G. E. RUSH; G. R. HAWKES (Eds). *Advances in Sugarbeet Production: Principles and Practices*. Iowa State University Press. Ames, 335-370.
- BELLO, A., 1985: Los nematodos en España y su efecto en la remolacha azucarera. *II Jornadas Internacionales de Estudios Remolacheros*, Nov. Valladolid, 1-46.
- BELLO, A.; M. D. ROMERO, 1973: *Heterodera schachtii* Schmidt, 1871 (Nematoda: Heteroderidae) en los suelos de las Islas Canarias. *An. Edafol. Agrobiol.*, **32**: 887-892.
- BRZESKI, M. W.; J. SMOTER; J. BAKOWSKI, 1970: Nematodes associated with cabbage in Poland. VIII. Field pathogenicity test with *Heterodera schachtii* Schm. *Bull. Acad. Pol. Sci. Sér. Sci. Biol.* **18**: 297-209
- CLARKE, A. J.; A. M. SHEPHERD, 1967: Flavianic acid as a hatching agent for *Heterodera cruciferae* Franklin and other cyst nematodes. *Nature*, **213**: 419-420.
- COOPER, B. A., 1955: A preliminary key to British species of *Heterodera* for use in soil examination. *Soil Zoology*. Proc. Univ. Nottingham. Butterworth Co. Ltd., London. pp. 269-280.
- CURTIS, G. J., 1970: Resistance of sugar beet to the cyst-nematode *Heterodera schachtii* Schm. *Ann appl. Biol.* **66**: 169-177
- DECKER, H., 1981: *Plant Nematodes and their Control*. Amerind Publishing Co., New Delhi (English Translation from Russian version Published in 1972 by Kolas Publishers, Moscow). 544 pp.
- DONCASTER, C. C., 1952: In: PETERS, B.G. *Nematology Department*. Report of the Rothamsted Experimental Station, Harpenden. 93-99
- DONCASTER, C. C.; M. K. SEYMOUR, 1973: Exploration and selection of penetration site by Tylenchida. *Nematologica*, **19**: 137-145
- FRANKLIN, M. T., 1945: On *Heterodera cruciferae* n.sp. of brassicas, and on a *Heterodera* strain infecting clover and dock. *J. Helminthol.*, **21**: 71-84.
- FRANKLIN, M. T., 1951: *The cyst-forming species of Heterodera*. Commonwealth Agricultural Bureaux, Bucks, England. 147 pp.
- Franklin, M.T. 1972: *Heterodera schachtii* C.I.H. *Description of Plant-Parasitic Nematodes* Set 1, No 2. St. Albans, Herts, England.
- GAROFALO, F., 1964 a: *Heterodera goettingiana* Liebscher e *Fusarium oxysporum* (Woll.) Snyder et Hans. Agenti dell'avvizzimento delle piante di pisello (*Pisum sativum* L.) in piemonte. *Boll. Lab. Sper. Oss. Fitopatol.*, **27** (1): 34-50.
- GAROFALO, F., 1964 b: Fenomeni di correlazione tra *Heterodera goettingiana* Liebscher e *Fusarium oxysporum* (Schl.) Sny. et Hans., nell'avvizzimento delle piante di pisello et di lupino. *Boll. Lab. Sper. Oss. Fitopatol.*, **27** (2): 33-48.
- GOODEY, J. B.; M. T. FRANKLIN; D. J. HOOPER, 1965. *T. Goodey's The Nematode Parasites of Plant Catalogued under their Hosts*. Farnham Royal: Commonwealth Agricultural Bureaux, 3rd edit., iv+214 pp.
- GRECO, N.; H. FERRIS; A. BRANDONISIO, 1991: Effect of *Heterodera goettingiana* populations densities on the yield of pea, broad bean and vetch. *Revue de Nématologie*, **14**: 619-624.
- GRIFFIN, G. D.; W. W. WAITE, 1982: Pathological interaction of a combination of *Heterodera schachtii* and *Meloidogyne hapla* on tomato. *J. Nematol.*, **14**: 182-187.
- GRUJICIC, G.; D. KRNJAC, 1966: *Heterodera cruciferae* Franklin, 1945 stetna nematoda na korenu kupusa u Jugoslaviji. *Zast Bilja*, **17**: 309-313.
- GUEVARA BENITEZ, D.; A. TOBAR JIMÉNEZ; D. GUEVARA POZO, 1970. Estudio cuantitativo del ciclo vital de *Heterodera goettingiana* Liebscher, 1962 y de la posibilidad de su control mediante cultivo cepo. *Revista Ibérica Parasitología*, **30**: 229-272
- HESLING, J. J. 1963: New hosts of the brassica cyst nematode *Pl. Path.*, **12**: 184.
- HOSHY, P. K.; K. EVANS 1986: Hatching form cyst and egg sacs of *Heterodera cruciferae* and effects of temperature on hatching and development on oilseed rape. *Ann. Appl. Biol.*, **109**: 163-171.
- JONES, F. G. W. 1950: Observations on the beet eelworm and other cyst forming species of *Heterodera*. *Ann. Appl. Biol.*, **37**: 407-440
- JONES, F. G. W. 1965. *Plant nematology*. In: SOUTHEY, J. F. (Ed). Tech. Bull. Min. Ag. Fish Fd. 2nd edit., NO. 7, London: H.M.S.O., 212-216
- JONES, F. G. W.; V. H. MEATON; D. M. PARROTT; A. M. SHEPHERD; J. M. KING, 1965. Population studies on pea cyst nematode *Heterodera goettingiana* Liebs. *Annals of applied Biology*, **55**: 13-23.
- JORGENSEN, E. C. 1969: Control of the sugarbeet nematode, *Heterodera schachtii* on sugarbeets with organophosphate and carbamate nematicides. *Pl. Dis. Repr.* **53**: 629-630
- KIRJANOVA, E. S.; E. L. KRALL 1971: *Parasitic nematodes of plants and their control*. Vol. II. Leningrad: Izdatel'stvo. Nauka, 522 pp.
- KORUNIC, Z. 1974: Suzbijanje Kupusne nematode - *Heterodera cruciferae* F. nematocidima u rasadniku kupusa. *Agronomski Glasnik*, **37**: 35-40.
- LEAR, B.; D.E. JOHNSON; S. T. MIYAGAWA; R. H. SCIARONI, 1966: Yield response of Brussels sprouts associated with control of sugarbeet nematode and cabbage root nematode in combination with the club root organism, *Plamodiophora brassicae*. *Pl. Dis. Repr.*, **50**: 133-135.
- LEWIS, S. 1971: Observations on the development of the brassica cyst eelworm. *Pl. Pathol.*, **20**: 144-148
- LÓPEZ-ROBLES, D. J. 1995: Caracterización agroecológica de *Heterodera schachtii* en España. *Nematol. medit.*, **23**: 65-71.
- LÓPEZ-ROBLES, D. J.; M. D. ROMERO 1988: *Heterodera schachtii* (Nematoda: Heteroderidae) en comunidades nitrófilas de Salamanca (España). *Nematologia mediterranea*, **16**: 59-61.
- MCCANN, J. 1981: Threshold populations of *Heterodera cruciferae* and *H.schachtii* causing damage to cabbage seedlings. *Pl. Dis. Repr.*, **65**: 264-266.
- MILES, M. 1951: Cyst-forming eelworm on cruciferous plants. *Nature*, **167**: 533.
- MORIARTY, F. 1962: The effects of sowing time and of nitrogen on peas, *Pisum sativum* and on pea root eelworm, *Heterodera goettingiana* Liebscher. *Nematologica*, **8**: 169-175.

- OOSTENBRINK, M. 1951: Het erwtenzystenaaltje, *Heterodera goettingiana* Liebscher, in Nederland. Tijdschr. Pl. Ziekten, **57**: 52-64.
- OOSTENBRINK, M. 1955: Een inoculatieproef met het erwtenzystenaaltje, *Heterodera goettingiana* Liebscher. Tijdschr. Pl. Ziekten, **61**: 65-68.
- OOSTENBRINK, M.; H. DEN OUDEN, 1953: De structuur van de kegeltop als taxonomisch kenmerk bij *Heterodera*-soorten met Citroenvormige cysten. Tijdschr. plantenziekten, **60**: 146-161.
- POTTER, J. W.; T. H. A. OLTHOF, 1993: Nematodes pest of vegetable crops. In: K. EVANS, D. L. TRUDGILL, J. M. WEBSTER (Eds). *Plant Parasitic Nematodes in Temperate Agriculture*. CAB International, 171-207.
- RASKI, D. J. 1952: On the host range of sugar-beet nematode in California. *Pl. Dis. Repr.*, **36**: 5-6
- ROMERO, M. D. 1982: Primera cita para España de *Heterodera cruciferae*. *Nematologia mediterranea*, **10**: 223-226.
- ROMERO, M. D.; A. BELLO; M. ARIAS, 1973. The genus *Heterodera* Schmidt in Spain. *Nematologia mediterranea*, **1**: 83-91.
- SANCHEZ, A.; A. BELLO, 1984: Valoración y estudio de los problemas fitoneematológicos en la provincia de Toledo. En: *Estudio Agrobiológico de la Provincia de Toledo*. Instituto Provincial de Investigación y Estudios Toledanos (Eds). Toledo, 325-358.
- SHEPHERD, A. M. 1962: The emergence of larva from cyst in the genus *Heterodera*. Technical Communication No 32. Commonwealth Agricultural Bureaux, Farmham Royal U.K. 90 pp.
- SHEPHERD, A. M. 1965: *Heterodera*: Biology. In: Southey, J.F. (Ed). *Plant Nematology*. Technical Bulletin No. 7. Ministry of Agriculture, Fisheries and Food. Her Majesty's Stationery Office, London. pp. 89-102.
- SIDDIQUI, I. A.; S. A. SHER; A. M. FRENCH 1973: *Distribution of plant parasitic nematodes in California*. California, Dept. Food and Agric., Div. Plant Industry, Sacramento. 324 pp.
- SOUTHEY, J. F. 1993: Nematode pest of ornamental and bulbs crops. In: K. EVANS, D. L. TRUDGILL, J. M. WEBSTER (Eds). *Plant Parasitic Nematodes in Temperate Agriculture*. CAB International, 463-499.
- STEELE, A. E.; C. PRICE 1965: The effects of five legume crops on soil populations of the sugar beet nematode (*Heterodera schachtii* Schmidt). *J. Am. Soc. Sug. Beet Technol.*, **13**: 314-317.
- STEUDEL, W.; R. THIELEMANN, 1970. Weitere Untersuchungen zur Frage der Empfindlichkeit von Zuckerrüben gegen den Rübennematoden. (*Heterodera schachtii* Schmidt). *Zucker*, **23**: 106-109
- STIRLING, G.R.; T. J. WICKS, 1975: *Heterodera cruciferae* on cabbages in South Australia and its chemical control. *Pl. Dis. Repr.*, **59**: 43-45.
- STONE, A. R. 1975: Head morphology of second-stage juveniles of some Heteroderidae (Nematoda: Tylenchoidea). *Nematologica*, **21**: 81-88.
- STONE, A. R.; J. A. COURSE, 1974: *Heterodera goettingiana*. C.I.H. Descriptions of Plant-Parasitic Nematodes Set 4, No. 47, St. Albans, Herts, England.
- STONE, A. R.; J. A. ROWE, 1976: *Heterodera cruciferae*. C.I.H. Descriptions of Plant-Parasitic Nematodes Set 6, No. 90, St. Albans, Herts, England.
- SYKES, G. B.; A. L. WINFIELD, 1966: Studies on brassica cyst nematode *Heterodera cruciferae*. *Nematologica*, **12**: 530-538.
- THOMAS, P. R., 1956: Estimation of beet eelworm and cabbage root eelworm by hatching responses in host plant diffusate. *Plant Pathology*, **5**: 62-65.
- THORNE, G., 1961: *Principles of Nematology*. New York: McGraw-Hill Book co., Inc., xiv + 553 pp.
- TOBAR JIMÉNEZ, A., 1963. La *Heterodera goettingiana* Liebscher, 1892 parásito de las habas (*Vicia faba* L.) granadinas. *Revista Ibérica de Parasitología*, **22**: 323-328.
- TOBAR JIMÉNEZ, A., 1966: Experiencias sobre el control del «sueño» de la remolacha azucarera *Beta vulgaris* L. producido por el nematodo *Heterodera schachtii* A. Schmidt, 1871. II Estudio comparativo de diferentes dosis de nematicidas y fijación de los distintos factores que influyen en los resultados de su aplicación comercial. *Rev. Ibér. Parasitol.*, **26**: 81-93
- TOBAR JIMÉNEZ, A.; D. GUEVARA POZO, 1967. Estudio parasitológico de la provincia de Granada. *Revista Ibérica de Parasitología*, **27**: 135-172.
- WEBSTER, J. M.; D. J. HOOPER, 1968: Serological and morphological studies on the inter and intraspecific differences of the plant parasitic nematodes *Heterodera* and *Ditylenchus*. *Parasitol.*, **58**: 879-891.
- WHITEHEAD, A. G.; D. J. TITE, 1967: Report of the Rothamsted Experimental Station for 1967. Harpenden: Rothamsted Experimental Station, 430 pp.
- WHITEHEAD, A. G.; D. J. TITE; J. E. FRASER; E. M. FRENCH, 1974: Control of pea cyst-nematode, *Heterodera goettingiana*, by small amounts of aldicarb, Du Pont 1410, Ciba-Geigy 10576 or Dowco 275 applied to the soil at planting time. *Ann. Appl. Biol.*, **78**: 331-335.
- WINSLOW, R. D., 1954: Provisional list of host plants of some root eelworm (*Heterodera* spp.). *Ann. Appl. Biol.*, **41**: 591-605.
- WINSLOW, R. D., 1955 a: The hatching responses of some root eelworms of the genus *Heterodera*. *Annals of Applied Biology*, **43**: 19-36.
- WINSLOW, R. D., 1955 b: The effect of some leguminous crops on the soil population level of pea root eelworm. *Plant Pathology*. London. **4**: 86-88.
- YEATES, G. W., 1970: Failure of *Heterodera carotae*, *H. cruciferae* and *H. goettingiana* to interbreed in vitro. *Nematologica*, **16**: 153-156.

(Recepción: 21 abril 1999)

(Aceptación: 4 agosto 1999)