

Los nematodos como indicadores ambientales en agroecosistemas

S. Sánchez-Moreno^{1,*}, M. Talavera²

- (1) Unidad de Productos Fitosanitarios (DTEVPF), Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria, Ctra. Coruña km 7.5 28040 Madrid, España.
(2) IFAPA Centro Camino de Purchil, Grupo AGROECOSOST, Apdo. 2027, 18080 Granada, España.

* Autor de correspondencia: S. Sánchez-Moreno [sarasm@inia.es]

> Recibido el 10 de octubre de 2012 aceptado el 23 de enero de 2013.

Sánchez-Moreno, S., Talavera, M. (2013). Los nematodos como indicadores ambientales en agroecosistemas. *Ecosistemas* 22(1):50-55. Doi.: 10.7818/ECOS.2013.22-1.09

El suelo es una unidad básica en el funcionamiento y dinámica de los agroecosistemas, ya que proporciona el sustento físico y biológico para la producción vegetal. Aunque el efecto de las prácticas antropógenas sobre el componente abiótico del suelo está ampliamente documentado, existen pocas herramientas capaces de medir el impacto de estas prácticas en la biodiversidad del ecosistema edáfico.

Los nematodos del suelo constituyen un grupo de invertebrados de elevada importancia ecológica que presentan atributos que les convierte en valiosas herramientas como indicadores biológicos. Su extraordinaria diversidad taxonómica y funcional, su abundancia y ubiquidad, y la rápida respuesta de las comunidades de nematodos edáficos a perturbaciones ambientales, como el laboreo o la aplicación de insumos químicos, han convertido la nematofauna en un indicador clave en la evaluación del efecto del manejo agrario sobre los ecosistemas. La participación de los nematodos en múltiples eslabones funcionales dentro de la red trófica edáfica hace que sean también indicadores de numerosos procesos ecológicos y biológicos, como el mantenimiento del ciclo de nutrientes o el control de especies plaga. Este trabajo sintetiza los resultados obtenidos en la utilización de la nematofauna como indicadora de perturbaciones ambientales en los agroecosistemas, y expone una breve reseña del estado de la Nematología como disciplina científica en España.

Palabras clave: Diversidad biológica, red trófica, funcionalidad del suelo, índices ecológicos

Sánchez-Moreno, S., Talavera, M. (2013). Nematodes as environmental indicators in agroecosystems. *Ecosistemas* 22(1):50-55. Doi.: 10.7818/ECOS.2013.22-1.09

Since soils provide the basic physical and biological support for plant production, they are the basic unit for agroecosystem dynamics and functioning. Although the effects of anthropogenic practices on the soil abiotic component are widely documented, there are few tools able to assess the impact of these practices on soil biodiversity.

Soil nematodes are a group of soil invertebrates with high ecological relevance, presenting interesting attributes that make them useful tools as biological indicators. Their high taxonomic and functional diversity, their abundance and ubiquity, and the fast response of nematode assemblages to environmental perturbations such as tillage or chemical inputs have converted the nematode community into a key indicator on the evaluation of agricultural management on ecosystems. Nematodes participate in multiple functional groups of the soil food web, and can be used as indicator of ecological and biological processes such as the maintenance of nutrient cycling and soil suppressiveness against pest or invasive species. This article summarizes the results obtained by the use of nematodes as indicators of environmental perturbations on agroecosystems, and briefly discusses the situation of Nematology as a scientific discipline in Spain.

Key words: Biological diversity, food web, soil functioning, ecological indices

El suelo como sistema fundamental para la sostenibilidad agraria

El modelo de una agricultura sostenible demandado por la sociedad y propuesto por organismos internacionales fomenta el cambio de un tipo de producción agraria intensiva, con excesiva confianza en los agroquímicos, por otro en el que se integren prácticas agrícolas compatibles con el respeto al medio ambiente. En este nuevo escenario, la sostenibilidad de los sistemas agrícolas depende de la utilización óptima de los recursos naturales disponibles, entre ellos el suelo.

El suelo es, según la FAO, la raíz de la agricultura sostenible (FAO 2001) ya que constituye el sistema fundamental sobre el que se mantiene no sólo la producción agraria, sino una buena parte

de los servicios de los ecosistemas que sustentan el bienestar humano (CEE 2006), como el mantenimiento del ciclo de nutrientes, el secuestro de carbono o la producción de alimentos, fibras y madera. El valor de la totalidad de los servicios de los ecosistemas que provee el suelo se ha estimado en 1.5 billones de dólares al año (Gupta et al. 2009). Es por ello que el concepto tradicional de "suelo sano" como aquel libre de patógenos, ha sido reconvertido a otro de "suelo saludable" en el que se consideran otros aspectos, como la capacidad para realizar tales servicios esenciales con el mínimo de insumos añadidos. El desarrollo y evaluación de índices o indicadores que proporcionen información sobre la estructura y función de los procesos ecológicos en los suelos supone, por tanto, el primer y fundamental paso a la hora de decidir qué agrosistemas pueden considerarse como sostenibles (Neher 2001).

La fracción biótica del suelo es el componente esencial en tales procesos ecológicos, “*Life on earth relies on life in earth*”, ya que los organismos edáficos son los principales responsables de la mineralización del carbono y el nitrógeno, de la supresión o inducción de plagas, del secuestro de carbono, de la reparación biológica de los suelos degradados y contaminados y en última instancia de la productividad agrícola (Wardle 1999; van der Heijden et al. 2008).

Las poblaciones de estos organismos responden de forma distinta a diferentes tipos de manejo, por lo que pueden utilizarse como indicadores del efecto que estas prácticas tienen sobre el agroecosistema. Entre ellos, la mesofauna del suelo (artrópodos, nematodos y tardígrados) presenta una serie de ventajas respecto a la microflora (bacterias, hongos y algas) y a la microfauna (protozoos) como bioindicadores (Zalidis et al. 2004). En primer lugar, se encuentra uno o dos niveles más alta en la cadena alimenticia, por lo que integra las propiedades químicas, físicas y biológicas de los recursos alimenticios, y en segundo lugar su ciclo de vida (de días a años) es más largo que el de los microbios metabólicamente activos (de horas a días), por lo que sus poblaciones son más estables y no están sujetas a fluctuaciones temporales por liberaciones efímeras de nutrientes (Mulder et al. 2005). Nematodos (Bongers 1999), colémbolos (Frampton 1997) y ácaros (Ruf 1998) son los tres grandes grupos de la mesofauna que han sido considerados como indicadores biológicos. De estos tres, los nematodos han sido considerados bioindicadores con más frecuencia debido a un mayor conocimiento de su taxonomía e historia natural (Gupta y Yeates 1997) y a que juegan un papel muy importante en procesos ecológicos esenciales del suelo.

Los nematodos como indicadores ecológicos

Los nematodos edáficos constituyen un grupo de invertebrados de elevada importancia ecológica y económica que presentan atributos que les convierte en valiosas herramientas como indicadores biológicos y ecológicos, ya que presentan una distribución diferencial en los suelos según su grado de conservación, siendo especialmente sensibles a las prácticas de manejo agrícola y a los contaminantes ambientales (Bongers 1999; Ferris et al. 2001; Yeates 2003). Los nematodos son invertebrados pseudocelomados, de pequeño tamaño (típicamente de menos de 1 mm de largo), que habitan en todos los ecosistemas terrestres y que presentan generalmente abundancias de varios millones de individuos por m² (Yeates y Bongers 1999). Los nematodos edáficos viven en la película de agua que rodea las partículas del suelo, y presentan una cutícula semipermeable que les hace estar en contacto directo con cualquier contaminante. Son además extraordinariamente diversos y ocupan diferentes eslabones funcionales dentro de la red trófica edáfica. Los nematodos edáficos pueden clasificarse fundamentalmente en cuatro grandes grupos tróficos. I) Micróvoros, que se alimentan de bacterias (bacterívoros) y hongos (fungívoros), regulan las poblaciones microbianas y participan activamente en el mantenimiento del ciclo de nutrientes y en la mineralización del N; II) Herbívoros, que se alimentan de las raíces de las plantas (aunque algunas especies parasitan tallos y hojas), y pueden provocar daños importantes en las cosechas (como por ejemplo los nematodos formadores de quistes de los géneros *Globodera* y *Heterodera*, o los nematodos formadores de agallas en las raíces del género *Meloidogyne*); III y IV) Omnívoros y predadores, que se alimentan de otros organismos edáficos (incluidos otros nematodos) y pueden ser importantes en la supresión de especies plaga o invasoras. Pueden presentar estiletes o dientes para la sujeción de presas, y son en general más sensibles a las perturbaciones ambientales, por lo que tiene una relevancia especial como indicadores de la salud del suelo. Aunque estos son los grupos tróficos fundamentales, también pueden encontrarse en el suelo nematodos parásitos de insectos, muy sensibles al manejo agrario (Campos-Herrera et al. 2008).

Las características fundamentales que hacen de estos organismos excelentes bioindicadores son:

1. Presentan especies que pueden ser incluidas en al menos cuatro grandes grupos tróficos, que, unido a la variabilidad de tipos de ciclos de vida dan lugar a numerosos grupos funcionales.
2. Al contrario que en otros grupos de la fauna del suelo, los grupos tróficos de nematodos son fácilmente identificables por estructuras morfológicas asociadas a sus hábitos alimenticios (Fig. 1).
3. Son relativamente pequeños y presentan ciclos vitales relativamente cortos lo que les permite responder rápidamente a cambios en el ambiente, a la vez que las fluctuaciones en sus poblaciones no son tan rápidas como las de otros microorganismos del suelo.
4. Son ubicuos, aparecen incluso en áreas contaminadas y se encuentran distribuidos a lo largo de todo el perfil del suelo. Estas características no son frecuentes en el resto de los organismos

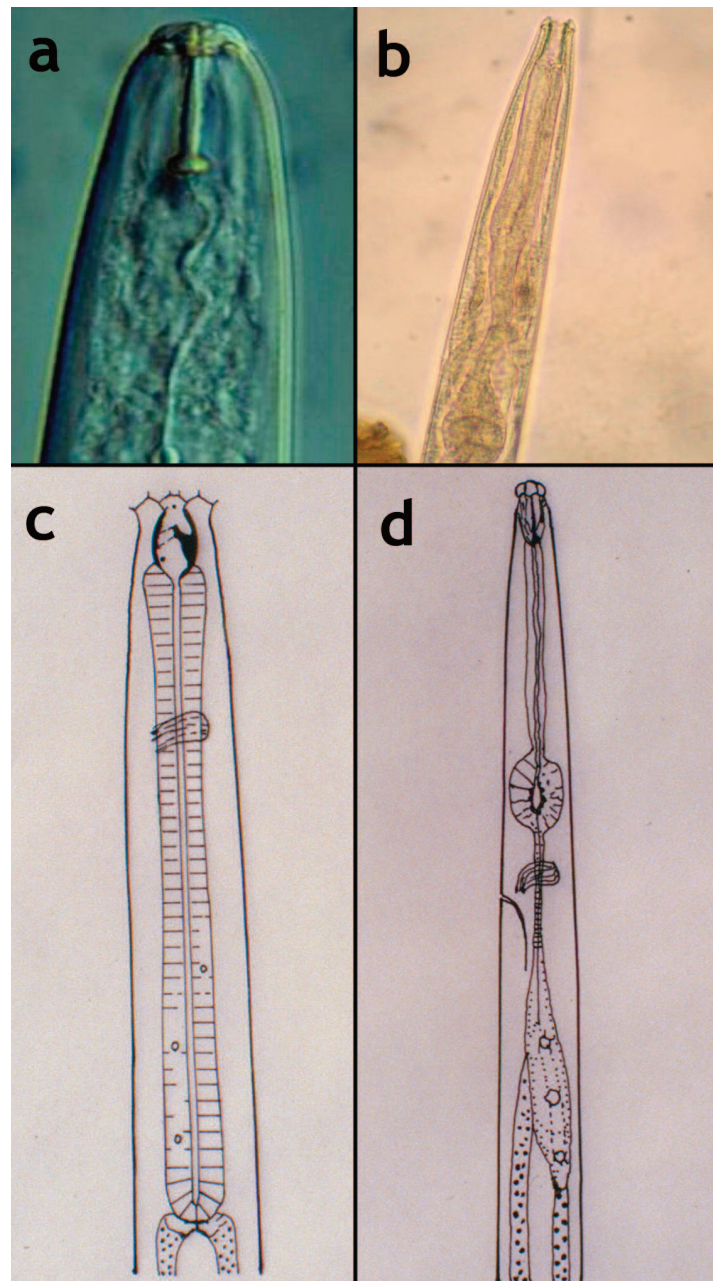


Figura 1. Diferencias morfológicas entre los tractos digestivos de diferentes grupos tróficos de nematodos, (a) sección anterior del nematodo fitoparásito *Pratylenchus* sp. en el que se observa el fuerte estilete (estructura hueca que sirve para perforar la pared y succionar el contenido de las células vegetales); (b) estoma tubular y bulbo basal de un nematodo bacterívoro rhabditido; (c) estoma en forma de barril con diente lateral de un nematodo predador; y (d) sección anterior de un nematodo fungívoro, mostrando un estilete delicado y un fuerte bulbo medio. Fotos y dibujos por cortesía de Tomás Salmerón y Miguel Talavera (IFAPA).

edáficos, que suelen estar especializados desde el punto de vista trófico y localizados en los horizontes edáficos antrópicos.

5. Debido a su abundancia y tamaño es posible extraerlos del suelo y estimar sus densidades con relativa facilidad en comparación con otros organismos edáficos.
6. Poseen una cutícula permeable que les hace estar en contacto directo con los contaminantes.
7. Algunos nematodos presentan estados de resistencia o quiescencia que les permiten sobrevivir inactivos cuando las condiciones de crecimiento o desarrollo no son favorables, mientras que otros son extremadamente sensibles a los cambios ambientales.

La utilización de los nematodos como indicadores ambientales comenzó en los años 70, cuando empezaron a usarse como indicadores de contaminación en sistemas acuáticos (por ejemplo, el nematodo dulceacuícola *Panagrellus redivivus* ha sido usado para determinar los efectos tóxicos de más de 400 productos químicos (Samoiloff 1987) y actualmente el nematodo *Caenorhabditis elegans* se usa en varios protocolos estándar de ecotoxicidad ambiental (Leung et al. 2008)).

El estudio de las comunidades de nematodos del suelo también puede proporcionar géneros o especies que sean especialmente sensibles o tolerantes a impactos específicos de determinadas prácticas agrícolas, por lo que pueden ser utilizados como bioindicadores de determinados usos del suelo (Yeates y Van der Meulen 1996). Neher y Olson (1999), Hodda et al. (2001) y Fiscus y Neher (2002) sugirieron una serie de taxones como especies clave en el caso de alteraciones físicas o químicas en el agroecosistema. No obstante la selección de taxones clave como bioindicadores debe ser ejercida con precaución, debido a que las prácticas agrícolas a menudo emplean una combinación de alteraciones físicas y químicas que pueden producir efectos contrapuestos en la estructura de las comunidades nematológicas (Fiscus and Neher 2002). Las condiciones locales también pueden jugar un papel relevante, y determinados taxones pueden comportarse como sensibles o resistentes a un cierto tipo de perturbación en función de condiciones específicas (Sánchez-Moreno et al. 2006).

Los índices de madurez

En los años 80, el interés por el uso de los nematodos como indicadores en sistemas terrestres se incrementó, y comenzaron a utilizarse índices sencillos de presencia/ausencia, abundancia, proporciones de grupos tróficos, e índices de diversidad y similitud, como el índice de diversidad de Shannon o el índice de similitud de Jaccard (Sohlenius y Wasilewska 1984; Freckman y Caswell 1985, Zullini y Peretti 1986). La primera base sólida que afianzó la ecología de nematodos como disciplina independiente de la fitopatología la estableció Tom Bongers en 1990, cuando clasificó todas las familias de nematodos terrestres y acuáticos en la escala colonizador-persistente (cp) (Bongers 1990), una escala discreta de cinco grupos por la que las familias de nematodos se clasifican en función de las características de su ciclo de vida (Tabla 1). Basados en la escala cp, se desarrollaron los índices de madurez (Bongers 1990; Bongers y Bongers 1998; Bongers y Ferris 1999), indicadores del estado sucesional, y por lo tanto de conservación, del suelo, que se han utilizado en un gran número de artículos científicos. El índice de Madurez (MI) tiene en cuenta la contribución promediada de cada uno de los grupos cp a la comunidad de nematodos, de forma que suelos con mayores valores del MI presentan mayores contribuciones de los nematodos más sensibles a las perturbaciones, consiguiendo así un indicador del estado de sucesión ecológica. Mientras que el MI tiene en cuenta los nematodos de vida libre, el Índice de Parásitos de Plantas (PPI) (Bongers 1990) considera exclusivamente los nematodos herbívoros y fitoparásitos. Seguidamente se propuso el Σ MI (Yeates 1994), que incluye tanto los nematodos de vida libre como los fitoparásitos. En cualquiera de los casos, como la sucesión ecológica de la comunidad de nematodos se ve interrumpida constantemente por las

prácticas agrícolas, el estado sucesional de una comunidad puede reflejar el estado de alteración del suelo. Los índices de madurez responden también de forma precisa a procesos no agrícolas, como a la contaminación del suelo por cobre o a la acidificación (Yeates y Bongers 1999). Junto con el desarrollo de los índices de madurez, también fue fundamental la recopilación de todo el conocimiento generado hasta el momento sobre los grupos tróficos de nematodos, que permitió la clasificación de todos los géneros terrestres de nematodos en 8 grupos tróficos fundamentales (Yeates et al. 1993).

Los índices de la red trófica

Los índices de la red trófica edáfica (Ferris et al. 2001) tienen en cuenta el conocimiento combinado sobre los cinco grupos cp y los cinco grupos tróficos fundamentales (bacterívoros, fungívoros, herbívoros y fitoparásitos, omnívoros y predadores). Las combinaciones posibles de estas dos clasificaciones resultan en 16 grupos funcionales, en cuyas abundancias relativas se basan los cálculos de los índices de la red trófica, que permiten evaluar el estado general de la red trófica cuando se ve afectada por el manejo agrícola (Dupont et al. 2009). El desarrollo de estos índices permitió inferir el rol ecológico de los nematodos del suelo en el marco más general de la estructura y función de la red trófica edáfica. Los cuatro índices de la red trófica definen el tipo de descomposición de la materia orgánica predominante en un lugar determinado, así como el grado de complejidad de la red (Tabla 1). En numerosos sistemas agrarios se ha demostrado que los valores del Índice de Enriquecimiento se relacionan positivamente con la cantidad de N presente en el suelo, y con la biomasa producida por el cultivo en cuestión (DuPont et al. 2009). El Índice de Estructura, por su parte, se correlaciona con la presencia de otros organismos edáficos predadores, como los ácaros (Sánchez-Moreno et al. 2009).

La combinación del Índice de Estructura y el de Enriquecimiento, indicadores de dos de las funciones más importantes en el agroecosistema (mantenimiento de la fertilidad del suelo y supresión de especies plaga), puede representarse gráficamente, para llevar a cabo un diagnóstico del estado de la red trófica, con cuatro posibles estados: Degradada, Madura, Perturbada o Estructurada. Un agroecosistema saludable tendrá una buena fertilidad del suelo y será capaz de suprimir de manera efectiva las especies plaga, por lo que presentará valores altos del Índice de Enriquecimiento y valores altos del Índice de Estructura. El manejo agrícola implica cierto grado de perturbación en el suelo, que afecta en primer lugar a los organismos más sensibles, como predadores y omnívoros, por lo que es común que los agroecosistemas presenten bajos valores del índice de Estructura, que aumenta al reducir el grado de perturbación (Ferris et al. 2001). Los sistemas convencionales con aportes importantes de fertilizantes presentan generalmente valores altos del Índice de Enriquecimiento, pero estos valores altos, indicadores de buena fertilidad, pueden darse también en sistemas menos perturbados en los que los aportes de nutrientes se hacen en forma de enmiendas orgánicas complejas (Fig. 2). Es común que sistemas agrícolas con cultivos leñosos y manejo ecológico presenten una buena condición de la red trófica, aunque con valores del Índice de Estructura menores que los encontrados en suelos naturales (Fig. 3).

Las huellas metabólicas

Los indicadores más recientes desarrollados para el estudio de la comunidad de nematodos son una extensión de los índices de la red trófica. Las Huellas Metabólicas (Ferris 2010) tienen en cuenta, además de las características del ciclo de vida de cada nematodo, la biomasa de éstos en el suelo estudiado. A través de la estima del carbono medio consumido por cada nematodo a lo largo de su ciclo de vida, las Huellas Metabólicas infieren la magnitud de la función que cada grupo de nematodos realiza en el suelo (por ejemplo regulando las poblaciones de hongos y bacterias edáficas

Tabla 1. Características fundamentales de los grupos cp e interpretación de los índices de la red trófica.

| Definición de términos |
|---|
| <p>Escala colonizador-persistente</p> <p>cp-1. Ciclos de vida cortos, estrategias de la r, micróvoros oportunistas del enriquecimiento, resistentes a las perturbaciones ambientales, primeros colonizadores en la sucesión ecológica.</p> <p>cp-2. Ciclos de vida cortos, estrategias de la r, micróvoros, resistentes a las perturbaciones ambientales, a menudo muy abundantes.</p> <p>cp-3. Ciclos de vida más largos, más sensibles a las condiciones ambientales. Micróvoros, herbívoros, algunos predadores.</p> <p>cp- 4-5. Ciclo de vida largo, de gran tamaño, muy sensibles a las perturbaciones. Generalmente predadores y omnívoros.</p> |
| <p>Índices de la red trófica</p> <p>Índice de Enriquecimiento, indicador de fertilidad y del incremento de las poblaciones de bacterias generadas tras un proceso de enriquecimiento orgánico.</p> <p>Índice del Canal, indicador de un canal activo de descomposición de la materia orgánica lento, mediada por hongos que descomponen la materia orgánica más recalcitrante.</p> <p>Índice de Estructura, basado en los eslabones más altos de la red, indicador de la complejidad de la red trófica y de la capacidad de supresión de especies invasoras y especies plaga.</p> <p>Índice Basal, indicador de la presencia de los nematodos llamados basales, resistentes a las perturbaciones, indicador de redes tróficas degradadas.</p> |

Adaptado de Ferris et al. (2001).

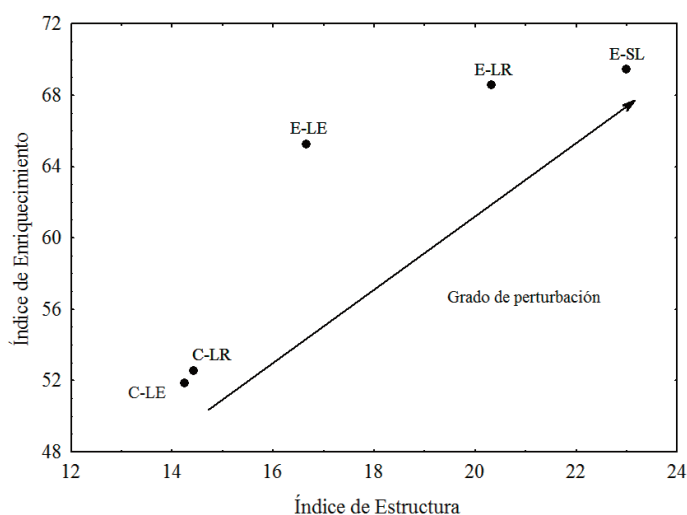


Figura 2. Valores medios del Índice de Estructura y del Índice del Enriquecimiento en un sistema experimental con dos tipos de manejo: convencional (con productos fitosanitarios) (C) y ecológico (sin productos fitosanitarios) (E), y tres tipos de laboreo: estándar (varios pases al año)(LE), reducido (LR) y sin laboreo (SL), combinado en cinco sistemas (C-LE, C-LR, E-LE, E-LR, E-SL) (modificado de Sánchez-Moreno et al., 2009).

o suprimiendo especies plaga). Al haber sido propuestas recientemente, requieren todavía de comprobación experimental para asentarse como indicadores, pero lo publicado hasta la fecha muestra que la actividad de los nematodos inferida a través de las huellas metabólicas se incrementa significativamente con la incorporación de residuos vegetales en el suelo (Zhang et al. 2012), y que varían significativamente con la calidad del material vegetal incorporado (Ferris et al. 2012).

La Nematología en España

El inicio de la Nematología en España puede establecerse durante los años 50 y 60 del siglo XX, con los trabajos del profesor Gadea (Gadea 1952) y del equipo del Dr. Jiménez-Millán (Jiménez-Millán et al. 1965). A partir de este momento, el estudio de los nematodos fitoparásitos adquirió una gran importancia debido a las

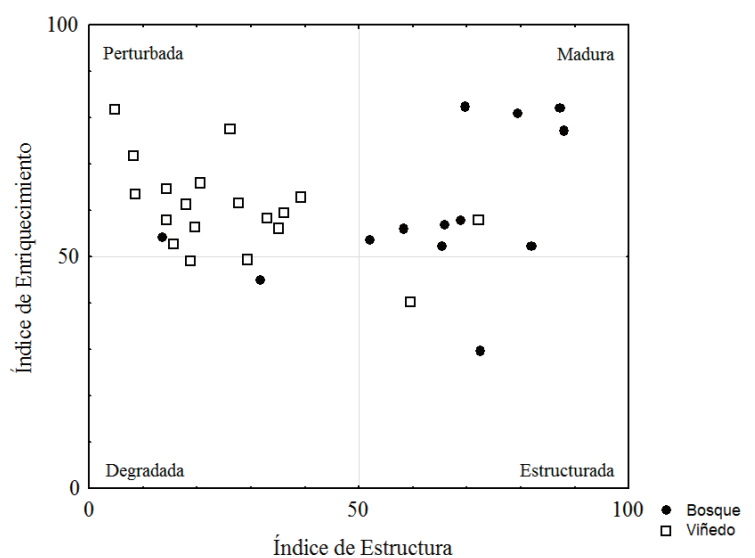


Figura 3. Diagnóstico del estado de la red trófica edáfica en suelos procedentes de un bosque de encinas y un viñedo ecológico del valle de Napa (California) (modificado de Sánchez-Moreno y Ferris, 2007).

implicaciones agrícolas y económicas que presentan, convirtiendo la Nematología agrícola en una parte importante de la investigación agraria española. Durante años, científicos españoles han trabajado en el estudio de la biología y epidemiología de diversos nematodos fitoparásitos como *Meloidogyne* spp. en hortalizas (Verdejo-Lucas et al. 1994; Castillo et al. 2006), *Globodera* spp. en patata (Martínez-Beringola et al. 1987), *Heterodera avenae* en cereales (Romero et al. 1991), *Pratylenchus* spp. en frutales (Pinochet et al. 1993), *Tylenchulus semipenetrans* en cítricos (Verdejo-Lucas et al. 1997) o *Ditylenchus dipsaci* en ajo (Andrés y López-Fando 1996). También se ha investigado el desarrollo de alternativas no químicas al control de nematodos patógenos, como la biofumigación con residuos vegetales o estiércol, la solarización, o el uso de residuos de la industria agroalimentaria (Bello et al. 2004, Nico et al. 2004, López-Pérez et al. 2005 y 2010.) y en la utilización de enemigos naturales para el control de las poblaciones de nematodos

plaga con bacterias parásitas como *Pasteuria penetrans* o micorrizas arbusculares (Talavera et al. 2002a y 2002b; Castillo et al. 2006) o el hongo *Pochonia chlamydosporia* (Sorribas et al. 2003) y el uso de genes de resistencia frente a nematodos patógenos (Verdejo-Lucas et al. 2009, 2012). Una excelente revisión de las enfermedades causadas por nematodos fitoparásitos en España se ha publicado recientemente (Andrés Yeves y Verdejo-Lucas 2011).

Los trabajos centrados en la biología y ecología de los nematodos de vida libre y su interés como indicadores son más escasos, pero no han parado de aumentar en los últimos años. A partir de los años 80 el equipo liderado por el Dr. Peña-Santiago en la Universidad de Jaén ha contribuido enormemente al conocimiento taxonómico de los nematodos dorilaímidos (nematodos de gran tamaño predadores y herbívoros fundamentalmente), de forma que los dorilaímidos de España son, seguramente, los mejor conocidos de Europa (ver, p.e., Guerrero et al. 2008; Peña-Santiago y Liébanas 2002). El estudio de la nematofauna y su valor como bioindicador de los procesos de recuperación de suelos, mediante la utilización de laboreo de conservación en áreas cerealistas (Bello y López-Fando 1993) y pastos (Nombela et al. 1999), ha permitido observar un aumento de la abundancia y diversidad de las formas saprófagas, micófagas, omnívoras y depredadoras en suelos sometidos a técnicas de no laboreo, al mismo tiempo que las poblaciones de las especies fitoparásitas se mantienen en niveles inferiores a los de daño. Urzelai y colaboradores (2000) mostraron la adecuación de los índices de diversidad trófica de nematodos en la evaluación de la salud del suelo en ambientes mediterráneos, y Navas y colaboradores (2010) expusieron cómo los índices de diversidad clásicos aplicados a las comunidades de nematodos edáficos y los índices de madurez responden a la contaminación del suelo por metales pesados. En agroecosistemas intensivos, se ha mostrado cómo el uso de fumigantes edáficos reduce la diversidad de nematodos y degrada las redes tróficas edáficas (Sánchez-Moreno et al. 2010).

Conclusiones

Los nematodos edáficos presentan características biológicas y ecológicas que les convierten en excelentes indicadores del estado de conservación del suelo en sistemas agrarios. Los nematodos presentan una extraordinaria diversidad taxonómica y funcional, y existen, además, indicadores específicos desarrollados para el estudio de las comunidades de nematodos, como los índices de madurez, indicadores del estado sucesional del suelo, y los índices de la red trófica, indicadores de funciones edáficas como el mantenimiento del ciclo de nutrientes y la capacidad de supresión de especies plaga. En España hay numerosos científicos trabajando en nematología agraria, y el interés por la ecología de nematodos y su uso como indicadores ambientales se está incrementando rápidamente.

Referencias

Andrés, M.F., López-Fando, C. 1996. La transmisión de nematodos a través de semillas y bulbos: consecuencias epidemiológicas. En: Llacer, G. López, M.M., Trapero, A. y Bello, A. (eds), *Patología Vegetal*, pp:1105-1118. Phytoma España y SEF. Valencia, España.

Andrés Yeves, M.F., Verdejo Lucas, S. 2011. *Enfermedades causadas por nematodos fitoparásitos en España*. Phytoma-España, Valencia, España. 255 pp.

Bello, A., López-Fando, C. 1993. Los nematodos del suelo indicadores de la degradación y recuperación de un Xeralf. *Actas del XII Congreso Latinoamericano de la Ciencia del Suelo*, 419-426, Salamanca, España.

Bello, A., Arias, M.A., López-Pérez, J.A., García-Álvarez, A., Fresno, J., Escuer, M., Arcos, S.C., Lacasa, A., Sanz, R., Gómez, P., Díez-Rojo, M.A., Piedra Buena, A., Goitia, C., De La Horra, J.I., Martínez, C. 2004. Biofumigation, fallow, and nematode Management in vineyard replant. *Nematropica* 34:53-64.

Bongers, T. 1990. The Maturity Index: An ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. *Oecologia* 83:14-19.

Bongers, T. 1999. The Maturity Index, the evolution of nematode life-history traits, adaptive radiation, and cp-scaling. *Plant and Soil* 212:13-22.

Bongers, T., Bongers, M. 1998. Functional diversity of nematodes. *Applied Soil Ecology* 10:239-251.

Bongers, T., Ferris, H. 1999. Nematode community structure as a biomonitor in environmental monitoring. *Trends in Ecology and Evolution* 14:224-228

Campos-Herrera, R., Gómez-Rosa, J.M., Escuer, M., Cuadra, L., Barrios, L., Gutiérrez, C. 2008. Diversity, occurrence, and life characteristics of natural entomopathogenic nematode populations from La Rioja (Northern Spain) under different agricultural management and their relationships with soil factors. *Soil Biology and Biochemistry* 40:1474-1484.

Castillo, P., Nico, A.I., Azcón-Aguilar, C., Del Río Rincón, C., Calvet, C., Jiménez-Díaz, R.M. 2006. Protection of olive planting stocks against parasitism of root-knot nematodes by arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Pathology* 55(5):705-713.

CEE (Comisión de las Comunidades Europeas) 2006. Propuesta de Directiva del Parlamento Europeo y del Consejo por la que se establece un marco para la protección del suelo y se modifica la Directiva 2004/35/CE. Bruselas, 22.9.2006. COM(2006) 232 final. 31 pp.

DuPont, S.T., Ferris, H., Van Horn, M. 2009. Effects of cover crop quality and quantity on nematode-based soil food webs and nutrient cycling. *Applied Soil Ecology* 41:157-167.

FAO (Food and Agriculture Organization) 2001. *Agricultural Biological Diversity: Soil biodiversity and Sustainable Agriculture*: paper submitted by the Food and Agriculture Organization of the United Nations. Montreal, 12-16 November 2001. UNEP/CBD/SBSTTA/7/Inf/11. 28 pp.

Ferris, H., Bongers, T., de Goede R.G.M. 2001. A framework for soil food web diagnostics: extension of the nematode faunal analysis concept. *Applied Soil Ecology* 18:13-29.

Ferris, H. 2010. Form and function: Metabolic footprints of nematodes in the soil food web. *European Journal of Soil Biology* 46:97-104.

Ferris, H., Sánchez-Moreno, S., Brennan, E. 2012. Structure, functions and interguild relationships of the soil nematode assemblage in organic vegetable production. *Applied Soil Ecology* 61:16-25.

Fiscus D.A., Neher D.A. 2002. Distinguishing sensitivity of free living soil nematode genera to physical and chemical disturbances. *Ecological Applications* 12:565-575.

Frampton, G.K. 1997. The potential of Collembola as indicators of pesticide usage: Evidence and methods from the UK arable ecosystem. *Pedobiologia* 41:179-184.

Freckman D.W., Caswell E.P. 1985. The ecology of nematodes in agrosystems. *Annual Review of Phytopathology* 23:275-296.

Gadea, E. 1952. Contribución al estudio de los nematodos libres terrestres y dulceacuicolas de la fauna española. *Publicaciones del Instituto de Biología Aplicada, Serie Zoología* 5:1.213.

Guerrero, P., Liébanas, G., Peña-Santiago, R. 2008. Nematodes of the order Dorylaimida from Andalucía Oriental, Spain. The genus *Enchodelus* Thorne, 1939. 2. Description of three known species with rounded tail and long odontostyle. *Nematology* 10(4):451-470.

Gupta S.R., Yeates G.W. 1997. Soil microfauna as bioindicators of soil health. En: Pankhurst, C., Doube, B.M. y Gupta, V.V.S.R. (eds.), *Biological indicators of soil health*, pp. 201-233, CAB International, New York, USA.

Gupta, S.R., Neelam, Kumar, R., 2009. Soil Ecology, Biodiversity, and Carbon Management. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences* 35:129-161.

Hodda, M., Stewart, E., FitzGibbon, F., Reid, I., Longstaff, B.C., Packer, I. 2001. *Nematodes - Useful Indicators of Soil Conditions*. A report for the Rural Industries Research and Development Corporation CSIRO Entomology. 58 pp. Publication 98/141, RIRDC, Kingston, Australia.

Jiménez-Millán, F., Arias, M., Bello, A., López-Pedregal, J.M. 1965. Catálogo de los nemátodos fitoparásitos y peri-radicales encontrados en España. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural* 63:47-104.

Leung, M.C.K., Williams, P.L., Benedetto, A., Au, C., Helmcke, K.J., Aschner, M., Meyer, J.N. 2008. *Caenorhabditis elegans*: An emerging model in Biomedical and Environmental Toxicology. *Toxicological Sciences* 106:5-28.

López-Pérez, J.A., Roubtsova, T., Ploeg, A. 2005. Effect of three plant residues and chicken manure used as biofumigants at three temperatures on *Meloidogyne incognita* infestation of tomato in greenhouse experiments. *Journal of Nematology* 37(4):489-494.

López-Pérez, J.A., Roubtsova, T., De Cara García, M., Ploeg, A. 2010. The potential of five winter-grown crops to reduce root-knot nematode damage and increase yield of tomato. *Journal of Nematology* 42(2):120-127

- Martínez-Beringola, M.L., Franco, L., Paz-Vivas, L.M., Gutierrez, M.P. 1987. Patotipos españoles de *Globodera rostochiesis* y *G. pallida*. *Nematologia Mediterranea* 15:193-203.
- Mulder, C., Schouten, A.J., Hund-Rinke, K., Breure, A.M. 2005. The use of nematodes in ecological soil classification and assessment concepts. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 62:278-289.
- Navas, A., Flores-Romero, P., Sánchez-Moreno, S., Camargo, J.A., McGawley, E.C. 2010. Effects of heavy metal soil pollution on nematode communities after the Aznalcóllar mining spill. *Nematropica* 40(1):13-30.
- Neher, D.A. 2001. Nematode communities as ecological indicators of agroecosystem health. En *Agroecosystem Sustainability: Developing Practical Strategies* (ed. Gliessman, S.R.), pp 105-120, Boca Raton, FL, USA.
- Neher, D.A., Olson, R.K., 1999. Nematode communities in soils of four farm cropping management systems. *Pedobiologia* 43(5):430-438.
- Nico, A.I., Jiménez-Díaz, R.M., Castillo, P. 2004. Control of root-knot nematodes by composted agro-industrial wastes in potting mixtures. *Crop Protection* 23(7):581-587.
- Nombela, G., Navas, A., Bello, A. 1999. Nematodes as bioindicators of dry pasture recovery after temporary rye cultivation. *Soil Biology and Biochemistry* 31:535-541.
- Peña-Santiago, R., Liébanas, G. 2002. Nematodes of the order Dorylaimida from Andalucía Oriental, Spain. New observations of *Chitwoodiellus parafuscus*, with comments on the genus *Chitwoodiellus* Jiménez-Guirado & Peña-Santiago, 1992. *Nematology* 4(3):371-380.
- Pinochet, J., Marull, J., Rodríguez-Kabana, R., Felipe, A., Fernández, C. 1993. Pathogenicity of *Pratylenchus vulnus* on plum rootstocks. *Fundamental and applied Nematology* 16:375-380.
- Romero, M.D., Valdeolivas, A., Lacasta, C. 1991. Incidence of *Heterodera avenae* on the growth and yield of cereals in Spain. *Nematologia Mediterranea* 19:77-79.
- Ruf, A. 1998. A Maturity Index for predatory soil mites (Mesostigmata: Gamasina) as an indicator of environmental impacts of pollution on forest soils. *Applied Soil Ecology* 9:447-452.
- Samoiloff, M.R. 1987. Nematodes as indicators of toxic environmental contaminants. En *Vistas on Nematology: A commemoration of the 25th annual meeting of The Society of Nematologists*, (eds. Veech, J.A. y Dickson, D.W.), pp. 433-439, Hyattsville, MD, USA.
- Sánchez-Moreno, S., Minoshima, H., Ferris, H., Jackson, L.E., 2006. Linking soil properties and nematode community composition: effects of soil management on soil food webs. *Nematology* 8:703-715.
- Sánchez-Moreno, S., Ferris, H., 2007. Suppressive service of the soil food web: Effects of environmental management. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 119:75-87.
- Sánchez-Moreno, S., Jiménez, L., Alonso-Prados, J.L., García-Baudín, J.M., 2010. Nematodes as indicators of fumigant effects on soil food webs in strawberry crops in Southern Spain. *Ecological Indicators* 10:148-156.
- Sánchez-Moreno, S., Nicola, N., Ferris, H., Zalom, F., 2009. Effects of agricultural management on nematode - mite assemblages: Soil food web indices as predictors of mite community composition. *Applied Soil Ecology* 41:107-117.
- Sohlenius, B., Wasilewska, L. 1984. Influence of irrigation and fertilization on the nematode community in a Swedish pine forest soil. *Journal of Applied Ecology* 21:327-342.
- Sorribas, F.J., Ornat, C., Galeano, M., Verdejo-Lucas, S. 2003. Evaluation of a native and introduced isolate of *Pochonia chlamydosporia* against *Meloidogyne javanica*. *Biocontrol Science and Technology* 13(8):707-714.
- Talavera, M., Itou, K., Mizukubo, T. 2002a. Combined application of *Glomus* sp. and *Pasteuria penetrans* for reducing *Meloidogyne incognita* (Tylenchida: Meloidogynidae) populations and improving tomato growth. *Applied Entomology and Zoology* 37(1):61-67.
- Talavera, M., Mizukubo, T., Ito, K., Aiba, S. 2002b. Effect of spore inoculum and agricultural practices on the vertical distribution of the biocontrol plant-growth-promoting bacterium *Pasteuria penetrans* and growth of *Meloidogyne incognita*-infected tomato. *Biology and Fertility of Soils* 35(6):435-440.
- Urzelai, A., Hernández A.J., Pastor J., 2000. Biotic indices based on soil nematode communities for assessing soil quality in terrestrial ecosystems. *Science of the Total Environment* 247:253-261.
- van der Heijden, M.G.A., Bardgett, R.D., van Straalen, N.M. 2008. The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 11:296-310.
- Verdejo-Lucas, S., Sorribas, F.J., Puigdomenech, P. 1994. Pérdidas de producción en lechuga y tomate causadas por *Meloidogyne javanica* en invernadero. *Investigación Agraria: Producción y Protección Vegetales* 2:395-400.
- Verdejo-Lucas, S., Sorribas, F.J., Pons, J., Forner, J.B., Alcaide, A. 1997. The Mediterranean biotypes of *Tylenchulus semipenetrans* in Spanish citrus orchards. *Fundamental and Applied Nematology* 20:399-404.
- Verdejo-Lucas, S., Cortada, L., Sorribas, F.J., Ornat, C. 2009. Selection of virulent populations of *Meloidogyne javanica* by repeated cultivation of mi resistance gene tomato rootstocks under field conditions. *Plant Pathology* 58(5):990-998.
- Verdejo-Lucas, S., Talavera, M., Andrés, M.F. 2012. Virulence response to the Mi.1 gene of *Meloidogyne* populations from tomato in greenhouses. *Crop Protection* 39:97-105.
- Wardle, D.A. 1999. How soil food webs make plants grow. *Trends in Ecology and Evolution* 14:418-420.
- Yeates, G.W., 1994. Modification and qualification of the nematode maturity index. *Pedobiologia* 38:97-101.
- Yeates G.W. 2003. Nematodes as soil indicator: functional and biodiversity aspects. *Biology and Fertility of Soils* 37:199-210.
- Yeates, G.W., Bongers, T., 1999. Nematode diversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 74(1-3):113-135.
- Yeates G.W., Bongers, T., de Goede R.G.M., Freckman D.W., Georgieva S.S. 1993. Feeding habits in soil nematode families and genera - An outline for soil Ecologists. *Journal of Nematology* 25(3):315-331.
- Yeates G.W., Van der Meulen H. 1996. Recolonization of methyl-bromide sterilized soils by plant and soil nematodes over 52 months. *Biology and Fertility of Soils* 21:1-6.
- Zalidis, G.C., Tsiafouli, M.A., Takavakoglou, V., Bilas, G., Misopolinos, N. 2004. Selecting agri-environmental indicators to facilitate monitoring and assessment of EU agri-environmental measures effectiveness. *Journal of Environmental Management* 70:315-321.
- Zhang, X., Li, Q., Zhu, A., Liang, W., Zhang, J., Steinberger, Y. 2012. Effects of tillage and residue management on soil nematode communities in North China. *Ecological Indicators* 13:75-81.
- Zullini A., Peretti, E. 1986. Lead pollution and moss-inhabiting nematodes of an industrial area. *Water, Air and Soil Pollution* 27:403-410.