

# MORFOLOGÍA, MORFOMETRÍA Y HOSPEDANTES DIFERENCIALES DE POBLACIONES DE *MELOIDOGYNE* DE LOS ESTADOS ARAGUA Y ZULIA, VENEZUELA

Guillermo Perichi y Renato Crozzoli

Universidad Central de Venezuela, Facultad de Agronomía, Instituto de Zoología Agrícola, Laboratorio de Nematología Agrícola, Apartado Postal 4579, Maracay 2101-A, estado Aragua, Venezuela.

Recibido: 01 de febrero de 2010.

Aceptado: 28 de mayo de 2010.

## RESUMEN

Perichi, G. y Crozzoli, R. 2010. Morfología, morfometría y hospedantes diferenciales de poblaciones de *Meloidogyne* de los estados Aragua y Zulia, Venezuela. *Fitopatol. Venez.* 23:5-15

Con la finalidad de caracterizar morfológicamente y evaluar el comportamiento frente a hospedantes diferenciales, fueron aisladas tres poblaciones de *Meloidogyne* provenientes del municipio Mara (estado Zulia) y una procedente del municipio Libertador (estado Aragua). Estas poblaciones, se incrementaron en umbráculo (T=26 °C) a partir de una sola masa de huevos inoculada en tomate cv Rutgers. Las especies identificadas fueron *Meloidogyne enterolobii* y *Meloidogyne incognita* raza 1. El estudio morfológico reveló que el poro excretor de las hembras de *M. enterolobii* se encuentra ubicado a nivel del metacarpus, mientras que en *M. incognita* está ubicado anteriormente, cercano a la base del estilete. La relación entre la distancia desde la cabeza hasta el poro excretor y la longitud del estilete fue de 4,1-4,5 y 1,2-2,5 para *M. enterolobii* y *M. incognita*, respectivamente. Esta característica diferencial se señala como útil para separar ambas especies. Los patrones perineales de las hembras de *M. enterolobii* fueron similares, en parte, a los reportados en la descripción original. Aproximadamente el 40% de las hembras mostraron un patrón perineal redondeado u ovalado; el 60% restante presentó un patrón con arco dorsal alto y trapezoidal, parecido al de *M. incognita*. Los machos de *M. enterolobii* presentaron una cabeza truncada, sin estriaciones y con un disco labial plano; en cambio, los de *M. incognita* presentaron un disco labial cóncavo centralmente. Los juveniles de segundo estadio no poseen características importantes que permitan diferenciar las dos especies. La reacción a hospedantes diferenciales señaló la presencia de la raza 1 de *M. incognita*, mientras que las poblaciones de *M. enterolobii* reaccionaron como *M. incognita* raza 2.

Palabras clave adicionales: identificación, *Meloidogyne enterolobii*, *Meloidogyne incognita*, nematodo agallador.

## ABSTRACT

Perichi, G. and Crozzoli, R. 2010. Morphology, morphometry and differential host of populations of *Meloidogyne* from Aragua and Zulia State, Venezuela. *Fitopatol. Venez.* 23:5-15

With the purpose to characterize three populations of *Meloidogyne* from Mara municipality (Zulia State) and one from Libertador municipality (Aragua State), morphological and morphometrical comparison and a study of reaction to differential hosts were realized. Populations, from a single eggs mass, were increased on tomato cv Rutgers in a greenhouse to a temperature of 26 °C. The populations from Zulia State were identified as *Meloidogyne enterolobii* and the population from Aragua State was identified as *Meloidogyne incognita*. The excretory pore position in the females of *M. enterolobii* is generally located at metacarpus level, while in *M. incognita* is located previously and near to the base of the stylet. The relationship among the excretory pore distance from anterior end and stylet length were 4,1-4,5 and 1,2-2,5 for *M. enterolobii* and *M. incognita*, respectively. The perineal patterns of females of *M. enterolobii* were partially similar, to those reported in the literature. Approximately the 40% of *M. enterolobii* females showed round or ovoid perineal pattern; remaining 60% presented a high trapezoidal dorsal arch similar to *M. incognita*. The males of *M. enterolobii* presents a truncated head without striations and a plane labial disk; the head of *M. incognita* present a concave labial disk. The second stage juveniles ones does not possess important morphological or morphometric characteristics that allow differentiating easily the two species. The reaction to differential hosts indicated that *M. incognita* belongs to race 1 and the three populations of *M. enterolobii* as *M. incognita* race 2.

Additional key words: identification, *Meloidogyne enterolobii*, *Meloidogyne incognita*, root-knot nematode.

## INTRODUCCIÓN

En Venezuela, hasta la fecha, se han identificado ocho especies de nematodos agalladores, siendo *M. incognita* (Kofoid & White, 1919) Chitwood, 1949 la de mayor distribución y la que mayores daños causa en los cultivos; por su parte, *M. javanica* (Treub, 1885) Chitwood, 1949 tiene una distribución más restringida; sin embargo, sus efectos negativos sobre muchos cultivos han sido señalados por diferentes autores. Las otras especies presentes en el país son *M. hapla* Chitwood, 1949, *M. exigua* Göeldi, 1889, *M. graminis* (Sledge & Golden, 1964) Whitehead, 1968, *M. salasi* López, 1968, *M. enterolobii* Yang & Eisenback, 1983 y esporádicamente también ha sido reportada *M. arenaria* (Neal, 1889) Chitwood, 1949 (4,14,15,16,17,18).

El estado Zulia posee una capacidad de producción que lo convierte en una de las principales zonas productoras de importantes cultivos en el país, siendo el plátano y los

frutales los que contribuyen con la mayor participación al Producto Interno Bruto agrícola regional (3). El guayabo constituye un cultivo de marcado interés; sin embargo, en muchas plantaciones se presentan notables disminuciones de rendimiento y las plantas manifiestan clorosis generalizada, defoliaciones y agallamientos en las raíces. La presencia de altas poblaciones de *M. incognita* y *M. arenaria*, además de la sintomatología observada en las plantas, hacen suponer que estos nematodos sean los causantes de la problemática y por ende un factor limitante para el establecimiento y desarrollo del cultivo (6). Recientemente, en la misma zona y cultivo, ha sido señalada también la especie *M. enterolobii* (14,17).

La morfología de los nematodos del género *Meloidogyne* es muy similar y algunas especies presentan patrones perineales parecidos como sucede con las especies *M. incognita* y *M. enterolobii* (1,19). Por ello, la identificación precisa y confiable, basada solamente en estudios morfológicos es una

tarea ardua y difícil. Sin embargo, la utilización de otros estadios de desarrollo tales como machos y juveniles de segundo estadio, así como la prueba de hospedantes diferenciales, pueden ayudar en su identificación.

Con esta investigación se pretende caracterizar algunas poblaciones de *Meloidogyne* y contribuir con el conocimiento de la(s) especie(s) presente(s) en la zona de producción del cultivo de guayabo en el estado Zulia, utilizando caracteres morfológicos y de comportamiento frente a hospedantes diferenciales.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Fueron aisladas tres poblaciones de *Meloidogyne*, procedentes del Centro Frutícola del Zulia-CORPOZULIA, ubicado en el municipio Mara del estado Zulia, dos de guayabo (*Psidium guajava* L.) y una de semeruco (*Malpighia glabra* L.), adicionalmente, se incluyó una población de *Meloidogyne* proveniente de banano (*Musa* AAA) cultivado en el municipio Libertador del estado Aragua, con la finalidad de realizar comparaciones morfológicas, morfométricas y de hospedantes diferenciales. Estas poblaciones, se denominaron 1, 2, 3 y 4, respectivamente y se incrementaron en el umbráculo del Laboratorio de Nematología Agrícola de la Facultad de Agronomía de la Universidad Central de Venezuela, en Maracay, a partir de una masa de huevos inoculada en plántulas de tomate cv Rutgers a una temperatura promedio de 26°C.

**Caracterización morfológica y morfométrica de las hembras adultas.** Para estudiar las características de las hembras, se observaron 20 especímenes de cada población los cuales se extrajeron de las raíces bajo un microscopio estereoscópico. Una vez removidas, fueron montadas en láminas temporales y medidas. La caracterización del patrón perineal de las hembras adultas se realizó siguiendo el método propuesto por Taylor y Netscher (23).

**Caracterización morfológica y morfométrica de machos y juveniles de segundo estadio (J2).** Para estudiar las características de los machos y J2, se observaron 20 especímenes de cada estadio y población extraídos de las raíces, las cuales fueron trituradas en una licuadora durante 30 seg a una velocidad baja, limpiándose luego con el filtro de algodón modificado (7). Los nematodos obtenidos fueron fijados en formol caliente (80°C) al 2,5 % y almacenados durante una semana en un envase de vidrio cerrado herméticamente. Transcurrido ese lapso se montaron en láminas permanentes siguiendo el método rápido de Seinhorts (12). Posteriormente, con la ayuda de un microscopio compuesto se caracterizaron morfológicamente y se realizaron mediciones.

**Respuesta a hospedantes diferenciales.** Para este estudio, semillas de algodón (*Gossypium hirsutum* L.) cv Deltapine 16, tabaco (*Nicotiana tabacum* L.) cv NC 95, pimentón (*Capsicum annum* L.) cv California Wonder, patilla (*Citrullus vulgaris* Schrad.) cv Charleston Gray, maní (*Arachis hypogaea* L.) cv Florunner y tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.) cv Rutgers fueron sembradas en envases plásticos de 15 cm de diámetro que contenían 1000 cm<sup>3</sup> de suelo arenoso previamente esterilizado en estufa (10). Treinta días después de la germinación, tres plantas de cada cultivar fueron inoculadas con 10000 huevos de cada población

de *Meloidogyne*. Cuarenta y cinco días mas tarde fueron sacadas de los envases, sus raíces lavadas con agua corriente y posteriormente examinadas para determinar la presencia de masas de huevos o agallas. Cada planta fue evaluada de acuerdo al siguiente índice: 0 = ausencia de masas de huevos o agallas; 1 = 1-2 masas de huevos o agallas; 2 = 3-10 masas de huevos o agallas; 3 = 11-30 masas de huevos o agallas; 4 = 31-100 masas de huevos o agallas y 5 = más de 100 masas de huevos o agallas (24).

## RESULTADOS

**Caracterización morfológica y morfométrica de las hembras.** Los nematodos agalladores del género *Meloidogyne* de las poblaciones 1, 2 y 3, se corresponden morfológica y morfométricamente con *M. enterolobii*, mientras que la 4, corresponde a *M. incognita*.

Las hembras de *M. enterolobii* presentaron un cuerpo por lo general piriforme y de tamaño variable. Las observaciones, al microscopio óptico (MO), mostraron una región cefálica no anillada y cuello alargado, estilete con cono ligeramente curvado dorsalmente, columna ligeramente más ancha en la base y poro excretor ubicado más o menos a nivel del bulbo medio (Figs. 1A y 1C). El 56,3; 46,7 y 18,2% de las hembras de las poblaciones 1, 2 y 3, respectivamente, mostraron un patrón perineal con arco dorsal redondeado u ovalado (Figuras 2A, 2B y 2C), mientras que el resto de estas poblaciones, presentó patrones con arco dorsal alto y trapezoidal, parecidos a los de *M. incognita* (Figs. 2D, 2E y 2F). Otras características observadas, fueron la presencia de líneas laterales en el 6,7 y 18,2 % de las poblaciones 2 y 3, respectivamente, y fasmídios visibles en las tres poblaciones oscilando los porcentajes entre 53,3 y 100 % (Cuadro 1).

Las hembras de *M. incognita* (población 4) presentaron un cuerpo redondeado y variable en tamaño. Al MO, se observó un estilete con cono curvado dorsalmente, columna más ancha en la base, protuberancias basales prominentes y poro excretor ubicado más o menos cerca de la base del estilete (Figs. 1B y 1D). Los patrones perineales de la población de *M. incognita* proveniente del estado Aragua presentaron en su totalidad un arco dorsal alto y trapezoidal (Figuras 2G, 2H y 2I), las líneas laterales y los fasmídios fueron observados en 27,3 y 9,1% de los casos, respectivamente. La longitud promedio del estilete de *M. incognita* fue de 15,3 µm oscilando entre 13 y 17,7 µm, mientras que en *M. enterolobii* la longitud de las tres poblaciones osciló entre 11,5 y 17,7 µm. El CV de la longitud del estilete para las tres poblaciones de *M. enterolobii* osciló entre 8,2 y 11,7 %, resultando ser el menos variable de todas las medidas (Cuadro 2).

Por otra parte, la distancia que va desde la base del estilete hasta la desembocadura de la glándula esofágica dorsal (DEGO), en las hembras de las poblaciones de *M. enterolobii*, es relativamente más amplia si se compara con la población de *M. incognita*. El valor de DEGO es de alrededor de 5,7 µm para *M. enterolobii* y 3,9 µm para *M. incognita*; sin embargo, valores que se solapan fueron encontrados en este trabajo. El rango de la relación entre la distancia desde el extremo anterior del nematodo al el poro excretor (EP) y la longitud del estilete (ST) para *M. enterolobii*

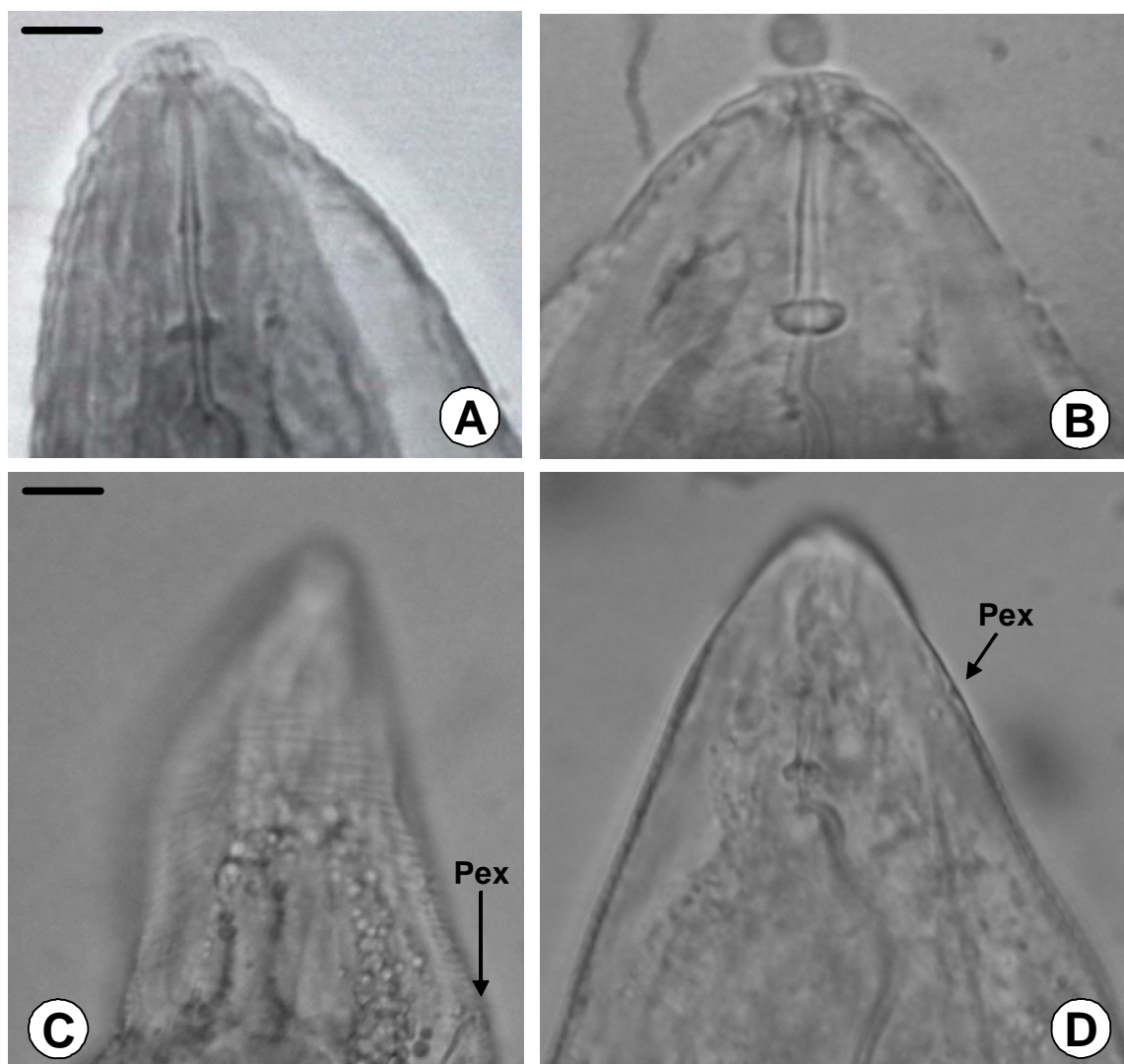


Fig. 1. *Meloidogyne enterolobii* (hembra). A) Parte anterior. C) Ubicación del poro excretor (Pex). *Meloidogyne incognita* (hembra). B) Parte anterior. D) Ubicación de poro excretor (Pex). Barra en A = 5 µm en A y B; barra en C = 10 µm en C y D.

osciló entre 2,3 y 6,3 con un promedio aproximado de 4,4, mientras que para *M. incognita* osciló entre 1,2 y 2,5 con un promedio de 1,9 (Cuadro 2).

**Caracterización morfológica y morfométrica de los machos.** Los machos de *M. enterolobii* y *M. incognita* son de cuerpo vermiforme y de tamaño variable. Las observaciones al MO de *M. enterolobii*, mostraron una cabeza trapezoidal, disco labial plano, cápsula relativamente alta y tan ancha como la región cefálica y sin anillos (Fig. 3A). El estilete es robusto y angosto en la punta, pero ancho posteriormente. La columna del estilete es cilíndrica y algunas veces estrecha cerca de la unión de las protuberancias basales, estas últimas son de forma aplanada (Fig. 3B). Poseen espículas curvadas ventralmente y de cuatro líneas longitudinales incompletamente aeroladas (Figs. 4A y 4B).

En *M. incognita*, las observaciones al MO por el contrario, mostraron un disco labial grande, cóncavo centralmente y labios medios tan anchos como la región cefálica. Estilete robusto y protuberancias basales redondeadas (Fig. 3C). Presencia de espículas también ligeramente curvadas ventralmente y cuatro líneas longitudinales incompletamente

aeroladas (Figs. 4D y 4E). La longitud del estilete, para las tres poblaciones de *M. enterolobii*, osciló entre 18,4 y 26,2 µm, mientras, que la población de *M. incognita* presentó valores comprendidos entre 19 y 25,8 µm. El DEGO, para las poblaciones de *M. enterolobii* osciló entre 4,5 y 6,7 µm con un promedio de 5,9 µm, mientras que *M. incognita* fue de 1,6 y 4,8 µm, con un promedio de 3,5 µm (Cuadro 3).

**Caracterización morfológica y morfométrica de los juveniles de segundo estadio (J2).** La morfología de los J2 de las poblaciones de *M. enterolobii* y *M. incognita* son muy similares. Presentan un cuerpo vermiforme, región cefálica hemiesferoidal, estilete débil, recto dilatado y cola que se afina gradualmente presentando una terminación redondeada y en ocasiones un lóbulo. Al igual que los machos, también poseen cuatro líneas longitudinales; sin embargo, en los J2 no se observa claramente la interrupción de las líneas longitudinales, observadas en los machos (Figs. 3D, 3E, 3F, 3G, 4E y 4F).

Las medidas y relaciones morfométricas son similares a las reportadas para los J2 de estas especies. La mayoría de los caracteres morfométricos evaluados mostraron coeficientes

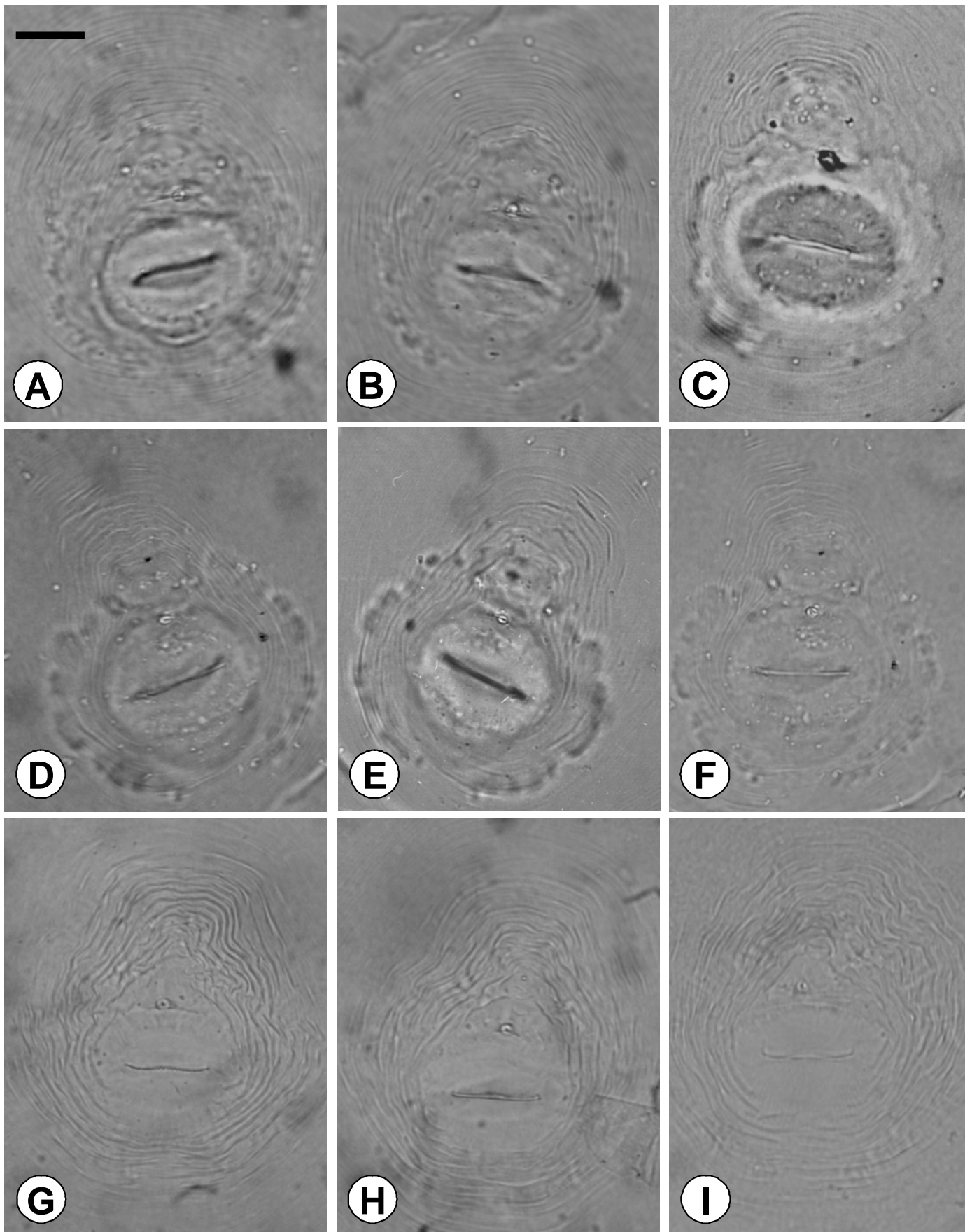


Fig. 2. *Meloidogyne enterolobii* (hembra). A, B, C) Patrones perineales típicos. D, E, F) Patrones similares a los de *Meloidogyne incognita*. *Meloidogyne incognita* (hembra). G, H, I) Patrones perineales típicos. Barra en A = 16  $\mu$ m en A-I.

Cuadro 1. Frecuencia de aparición de algunas características en el patrón perineal de tres poblaciones de *Meloidogyne enterolobii* y una de *Meloidogyne incognita*.

Características observadas	Poblaciones de <i>M. enterolobii</i>			<i>M. incognita</i>
	1	2	3	
	Frecuencia (%)			
Arco dorsal alto y trapezoidal	43,7	53,3	72,7	100,0
Arco dorsal redondeado u ovalado	5,3	46,7	18,2	0,0
Arco dorsal bajo	0,0	0,0	9,1	0,0
Fasmídios visibles	81,3	53,3	100,0	27,3
Fasmídios no visibles	18,7	46,7	0,0	72,7
Presencia de líneas laterales	0,0	6,7	18,2	9,1
Ausencia de líneas laterales	100,0	93,3	81,8	90,9
Similitud con el patrón perineal de la población descrita por Rammah & Hirschmann (1988)	56,3	46,7	9,1	-
Patrón perineal similar a <i>M. incognita</i>	43,7	53,3	54,4	-
Patrón perineal de <i>M. incognita</i>	-	-	-	90,9
Patrón perineal aberrante	0,0	0,0	36,4	9,1

de variación menores a 10 %. La longitud del cuerpo en *M. enterolobii* osciló entre 439 y 524  $\mu\text{m}$  y en *M. incognita*, entre 380 y 593  $\mu\text{m}$ . La distancia que va desde la cabeza hasta el poro excretor (Pex), alcanzó valores comprendidos entre 87,2 y 121  $\mu\text{m}$  y entre 66,1 y 100  $\mu\text{m}$  para *M. enterolobii* y *M. incognita*, respectivamente, mientras que los valores promedio de longitud de la cola fueron de 55,6 y 52  $\mu\text{m}$  para las poblaciones de *M. enterolobii* y *M. incognita*, respectivamente.

El DEGO de los J2 de *M. enterolobii*, osciló entre 2,6 y 4,6  $\mu\text{m}$  con un valor promedio de 3,5  $\mu\text{m}$  mientras que en *M. incognita* osciló entre 1,9 y 2,6  $\mu\text{m}$ , con un valor promedio de 2,5  $\mu\text{m}$  (Cuadro 4).

**Respuesta a los hospedantes diferenciales.** El comportamiento de las poblaciones de *Meloidogyne* evaluadas se presenta en el Cuadro 5. Las poblaciones 1, 2 y 3 (*M. enterolobii*) se comportaron como *M. incognita* raza 2; no mostrando reproducción alguna en las plantas de algodón y maní; en el resto de los hospedantes se observaron variaciones en cuanto al índice de agallamiento (IA) e índice de masas de huevos (IMH). En tomate, tanto el IA como el IMH fue de 5, en tabaco y pimentón el IA fue de 3 con agallas pequeñas y el IMH osciló entre 4 y 5. Por su parte, la patilla se comportó como un buen hospedante de *M. enterolobii* al presentar un gran número de masas de huevos y agallas. La población de *M. incognita*, de acuerdo a la respuesta a los hospedantes diferenciales pertenece a la raza 1 (31). Para esta especie, las plantas de tomate (IMH=4), pimentón (IMH=4) y patilla (IMH=3), se comportaron como buenos hospedantes, mientras que en algodón, tabaco y maní no se observaron evidencias de reproducción (IA e IMH=0).

## DISCUSIÓN

**Caracterización morfológica y morfométrica de las hembras.** Las características morfológicas de las hembras de las poblaciones de *M. enterolobii* y de *M. incognita* estudiadas son similares a las señaladas en las descripciones originales de las especies y a poblaciones de diferentes localidades geográficas (1,8,19,25).

La morfología de los patrones perineales de las poblaciones de *M. enterolobii* provenientes del estado Zulia, en parte, fue similar a la reportada en la descripción original (25). Sin embargo, poblaciones de *M. enterolobii*, con arco dorsal alto y trapezoidal han sido reportadas en Brasil y Florida (USA) (1). En Cuba, algunos patrones perineales de hembras provenientes de café, presentaron características semejantes a las de *M. arenaria* y poblaciones no cubanas de *M. enterolobii* exhibieron patrones parecidos a los de *M. incognita* (21). Igualmente, la presencia o ausencia de líneas laterales también ha sido señalada en poblaciones de *M. enterolobii* en Cuba y Puerto Rico (USA) (1,19,21).

Por otra parte, un patrón con arco dorsal alto y trapezoidal es el que se describe como típico para *M. incognita* y resulta ser el más frecuente dentro de las poblaciones de esta especie en el mundo, independientemente de su raza (8,24). En Costa Rica, encontraron que entre 70 y 90 % de los patrones analizados en cuatro poblaciones de *M. incognita* eran piriformes trapezoidales (11).

Los patrones perineales de la población de *M. incognita* analizada, resultan ser estables y poco variables en sus características; estos resultados y el hecho de haber encontrado una gran variabilidad en los patrones perineales en las poblaciones de *M. enterolobii* provenientes del estado Zulia, sugieren que son fácilmente confundibles y tal vez es por ello que los primeros reportes en Venezuela (6), basados en la morfología del patrón perineal hacían referencias a las especies *M. incognita* y *M. arenaria*. El uso de esta característica por sí sola no constituye una buena herramienta de diagnóstico y debe ser complementada con otros estudios morfológicos y bioquímicos (22).

En su conjunto, las medidas y relaciones, también se corresponden con las corrientemente aceptadas para las especies *M. enterolobii* y *M. incognita* (1,8,13,19,25) y el CV es, en general, equivalente al observado en las descripciones o trabajos relacionados con ambas especies (1,19,25).

Poblaciones de *M. enterolobii* en Florida (USA), presentaron estiletos de 14  $\mu\text{m}$ , mientras que los de *M. incognita* fueron de 15  $\mu\text{m}$  (1). Sin embargo, los amplios rangos obtenidos en este trabajo y los presentados por Eisenback *et al.* (8); Jepson (13); Rammah e Hirschmann (19) y Yang y

Cuadro 2. Medidas y relaciones morfométricas de hembras de tres poblaciones venezolanas de *Meloidogyne enterolobii*, una de *Meloidogyne incognita* y dos poblaciones de *M. enterolobii* tomadas de la literatura [promedio, desviación estándar, coeficiente de variación (%) y rango].

Medidas y relaciones	<i>M. enterolobii</i>			<i>M. incognita</i>	<i>M. enterolobii</i>	<i>M. mayaguensis</i> (= <i>M. enterolobii</i> )
	Población 1 (n=20)	Población 2 (n=20)	Población 3 (n=20)	Población 4 (n=20)	(Yang & Eisenback, 1988) (n=20)	(Ramamah & Hirschmann, 1988) (n=35)
Longitud del cuerpo (L) (µm)	693,7 ± 51,7 [7,5] (620,8-800,0)	648,4 ± 86,4 [13,3] (472,0-832,6)	690,6 ± 78,9 [11,4] (573,9-870,5)	775,2 ± 72,8 [9,4] (664,1-896,3)	735,0 ± 92,83 [12,6] (541,3-926,3)	651,2 ± 52,7 [12,4] (518,5-769,5)
Ancho máximo del cuerpo (A) (µm)	490,7 ± 66,4 [13,5] (339,2-640,0)	413,7 ± 61,9 [15,0] (295,0-511,4)	490,7 ± 54,1 [11,0] (354,6-548,1)	616,5 ± 48,9 [7,9] (515,8-709,3)	606,8 ± 120,52 [19,9] (375,7-809,7)	501,0 ± 44,2 [9,0] (413,1-599,4)
Longitud del cuello (µm)	200,9 ± 49,8 [24,8] (128,0-352,0)	199,1 ± 33,3 [16,7] (149,1-265,8)	197,2 ± 47,1 [23,9] (129,0-290,2)	162,3 ± 33,9 [20,9] (96,7-225,7)	218,4 ± 74,16 [34] (114,3-466,8)	170,8 ± 73,1 [42,8] (81,0-526,5)
Ancho del cuerpo a nivel del cuello (µm)	126,5 ± 32,4 [25,6] (70,4-224,0)	136,0 ± 16,6 [12,2] (110,2-162,1)	131,7 ± 21,8 [16,6] (90,3-180,5)	155,5 ± 45,7 [29,4] (64,5-257,9)	-	160,6 ± 33,1 [20,6] (81,0-234,9)
Longitud del estilete (ST) (µm)	14,1 ± 1,3 [9,2] (12,8-16,1)	13,7 ± 1,6 [11,7] (11,5-16,4)	14,6 ± 1,2 [8,2] (12,9-17,7)	15,3 ± 1,4 [9,2] (13,0-17,7)	15,1 ± 1,35 [8,9] (13,2-18)	15,8 ± 0,8 [5,1] (13,8-16,8)
Desembocadura de la glándula faríngea dorsal desde la base del estilete (DEGO) (µm)	5,3 ± 0,9 [17,0] (3,2-6,4)	5,8 ± 1,0 [17,2] (3,3-6,6)	6,0 ± 0,7 [11,7] (4,8-6,4)	3,9 ± 0,8 [20,6] (3,2-4,8)	4,9 ± 0,78 [15,9] (3,7-6,2)	4,8 ± 0,8 [16,7] (3,5-6,7)
Distancia desde la cabeza hasta el poro excretor (µm)	64,3 ± 6,8 [10,6] (56,0-75,8)	61,6 ± 14,7 [23,8] (34,4-85,2)	61,5 ± 10,8 [17,6] (45,1-80,6)	28,0 ± 3,8 [13,6] (19,3-33,9)	62,9 ± 10,5 [16,7] (42,3-80,6)	48,2 ± 13,6 [28,2] (25,9-86,6)
Posición del poro excretor (Porcentaje con relación a L)	9,3 ± 1,4 [15,1] (7,6-12,1)	9,6 ± 2,3 [24,0] (5,6-15,3)	9,1 ± 2,3 [25,3] (5,4-13,5)	3,6 ± 0,7 [19,4] (2,2-4,8)	-	-
Longitud de la vulva (µm)	24,8 ± 2,8 [11,3] (21,0-29,0)	22,6 ± 2,8 [12,4] (17,7-25,8)	24,3 ± 2,2 [9,1] (21,0-29,0)	25,0 ± 2,3 [9,2] (19,3-27,4)	28,7 ± 1,96 [6,8] (25,3-32,4)	26,1 ± 1,9 [7,3] (20,9-30,4)
Distancia desde la vulva hasta el ano (µm)	19,7 ± 2,0 [10,2] (16,1-24,2)	19,1 ± 4,3 [22,5] (14,5-30,0)	19,6 ± 1,5 [7,7] (17,7-22,6)	20,6 ± 2,1 [10,2] (16,1-24,2)	22,2 ± 1,76 [7,9] (19,7-26,6)	18,4 ± 1,5 [8,2] (12,7-21,1)
L/A	1,5 ± 0,2 [13,3] (1,2-2,0)	1,6 ± 0,2 [12,5] (1,3-2,0)	1,4 ± 0,2 [14,3] (1,2-1,8)	1,3 ± 0,1 [7,7] (1,0-1,5)	1,25 ± 0,23 [18,4] (0,97-1,94)	1,3 ± 0,1 [7,7] (1,1-1,6)
Longitud del cuerpo sin el cuello/A	1,0 ± 0,1 [10,0] (0,9-1,2)	1,1 ± 0,1 [9,1] (0,9-1,3)	1,0 ± 0,1 [10,0] (0,9-1,2)	1,0 ± 0,1 [10,0] (0,9-1,2)	-	1,0 ± 0,2 [20,0] (0,2-1,2)
Distancia desde el extremo anterior del cuerpo al poro excretor/ST	4,5 ± 0,7 [15,6] (3,1-5,6)	4,5 ± 1,1 [24,4] (2,3-6,3)	4,1 ± 0,7 [17,0] (3,1-5,0)	1,9 ± 0,4 [21,1] (1,2-2,5)	-	-

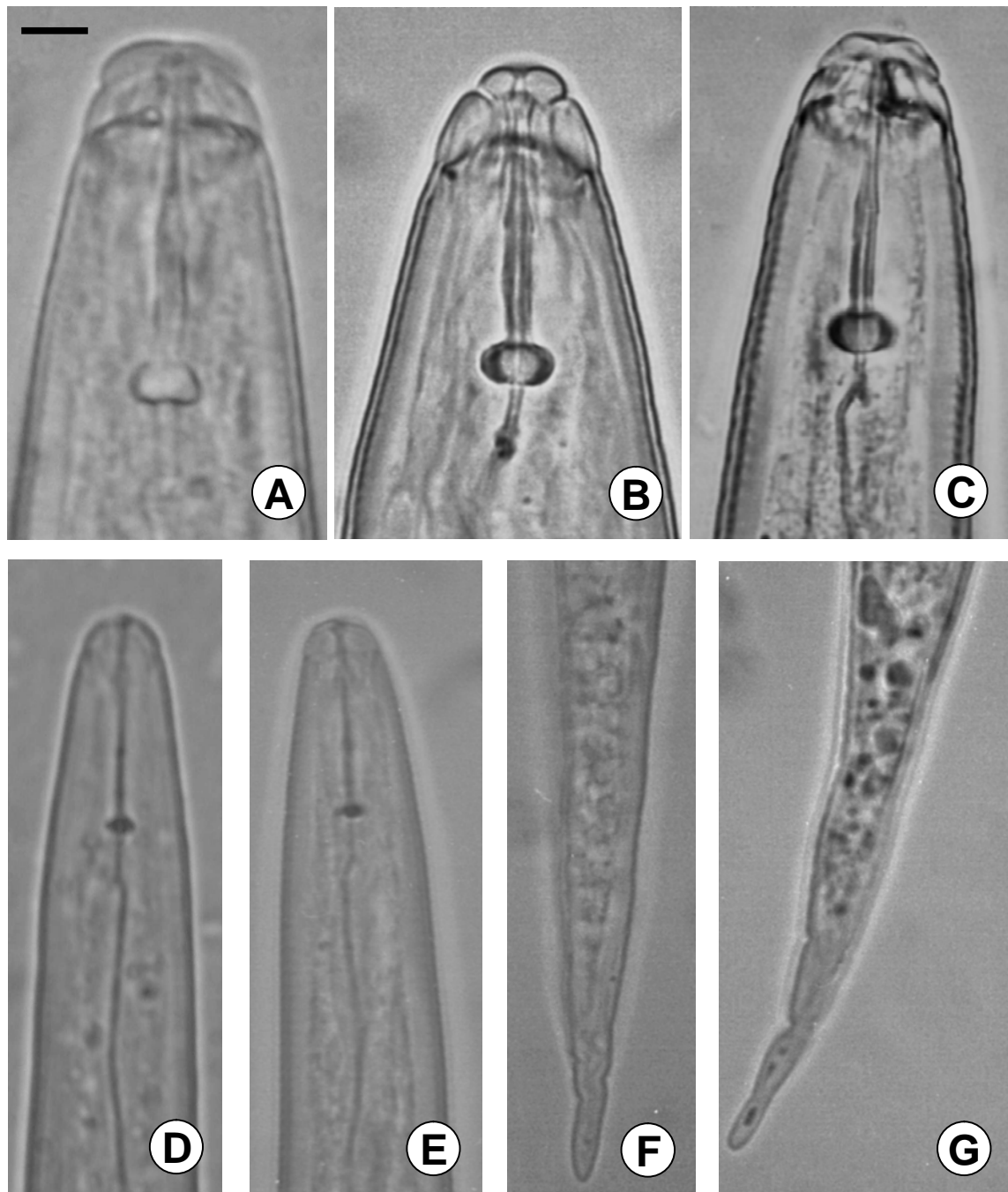


Fig. 3. *Meloidogyne enterolobii* (macho). A) Cabeza en vista lateral y B) en vista dorsal. (Juveniles de segundo estadio). D) Parte anterior. F) Terminación de la cola. *Meloidogyne incognita* (macho). C) Cabeza en vista lateral. (Juveniles de segundo estadio). E) Parte anterior. G) Terminación de la cola. Barra A = 5  $\mu$ m en A-G.

Eisenback (25) para *M. enterolobii* y *M. incognita* complican la separación de estas especies utilizando esta sola característica. Basados en estos resultados, las hembras de *M. enterolobii* pueden ser separadas de *M. incognita* por la morfología del patrón perineal y por la posición de poro excretor.

**Caracterización morfológica y morfométrica de los machos.** Las características morfológicas de los machos de *M. enterolobii* y de *M. incognita* estudiadas no difieren de las señaladas en las descripciones originales o a poblaciones de diferentes localidades geográficas (8,13,19,25).

En los machos de *M. enterolobii*, la cabeza es trapezoidal y la cápsula relativamente alta y tan ancha como la región cefálica y sin anillos, son características muy similares a las reportadas por Rammah e Hirschmann (20) para *M. javanica*. Sin embargo, el valor de DEGO es mucho mayor que en *M. javanica*.

En cuanto a los aspectos morfométricos de los machos de las poblaciones de *M. enterolobii* estudiadas, las medidas y relaciones presentaron en su conjunto una variabilidad mayor que la observada en la descripción original, pero, los promedios y rangos reportados, son similares a los mencionados por Rammah e Hirschmann y Yang y Eisenback (19,25).

Cuadro 3. Medidas y relaciones morfométricas de machos de tres poblaciones venezolanas de *Meloidogyne enterolobii*, una de *Meloidogyne incognita* y dos poblaciones de *M. enterolobii* tomadas de la literatura [promedio, desviación estándar, coeficiente de variación (%) y rango].

Medidas y relaciones	<i>M. enterolobii</i>			<i>M. incognita</i>	<i>M. enterolobii</i>	<i>M. mayaguensis</i>
	Población 1 (n=20)	Población 2 (n=20)	Población 3 (n=20)	Población 4 (n=20)	(Yang & Eisenback, 1983) (n=20)	(Rammah & Hirschmann, 1988) (n=30)
Longitud del cuerpo (L) (µm)	1581,6 ± 261,8 [16,6] (865,3-1802,9)	1428,4 ± 220,8 [15,5] (931,0-1819,3)	1164,7 ± 230,2 [19,8] (803,8-1612,0)	1487,5 ± 287,1 [19,3] (935,0-2031,1)	1599,8 ± 159,91 [10] (1348,6-1913,3)	1503,0 ± 141,9 [9,4] (1175,0-1742,0)
Ancho máximo del cuerpo (A) (µm)	38,0 ± 4,8 [12,6] (28,8-44,2)	32,7 ± 3,6 [11,0] (26,9-38,0)	31,1 ± 4,4 [14,1] (25,7-39,3)	31,2 ± 3,8 [12,2] (22,6-37,1)	42,3 ± 3,56 [8,4] (37-48,3)	37,8 ± 3,1 [8,2] (32,2-44,4)
Longitud del estilete (µm)	23,1 ± 1,9 [8,2] (19,6-26,2)	21,5 ± 1,7 [7,9] (18,4-24,9)	21,4 ± 1,7 [7,9] (19,0-24,3)	22,9 ± 2,0 [8,7] (19,0-25,8)	23,4 ± 0,96 [4,1] (21,2-25,5)	22,9 ± 0,8 [3,4] (20,7-24,6)
Desembocadura de la glándula faríngea dorsal desde la base del estilete DEGO (µm)	6,3 ± 0,5 [7,9] (4,9-6,7)	5,7 ± 0,5 [8,8] (4,6-6,5)	5,6 ± 0,7 [12,5] (4,5-6,6)	3,5 ± 1,1 [31,4] (1,6-4,8)	4,7 ± 0,41 [8,7] (3,7-5,3)	4,1 ± 0,4 [9,8] (3,3-5,0)
Distancia desde la cabeza hasta la valvula del bulbo medio (µm)	101,0 ± 8,6 [8,5] (85,2-116,3)	93,6 ± 6,8 [7,3] (80,6-106,4)	92,1 ± 7,7 [8,3] (78,9-106,5)	89,3 ± 8,4 [9,4] (74,2-111,2)	-	92,1 ± 4,3 [4,7] (84,8-102,0)
Distancia desde la cabeza hasta el poro excretor (µm)	174,7 ± 30,2 [17,3] (136,0-229,5)	156,6 ± 27,2 [17,4] (113,1-201,6)	147,3 ± 21,4 [14,5] (104,8-196,7)	152,7 ± 18,6 [12,2] (124,1-185,4)	178,2 ± 11,16 [6,3] (159,7-206,2)	166,4 ± 8,8 [5,2] (147,2-180,8)
Longitud de la cola (Lc) (µm)	16,1 ± 1,5 [9,3] (13,1-18,0)	12,1 ± 2,0 [16,5] (9,7-16,1)	13,5 ± 1,5 [11,1] (11,1-16,1)	11,0 ± 1,9 [17,2] (8,1-14,5)	12,5 ± 2,24 [17,9] (8,6-20,2)	14,3 ± 1,1 [7,7] (11,3-16,3)
Ancho del cuerpo a nivel de la cloaca (Ac) (µm)	21,0 ± 1,8 [8,5] (18,0-24,0)	19,2 ± 2,6 [13,5] (16,1-24,2)	19,9 ± 2,0 [10,0] (16,1-22,6)	18,4 ± 2,4 [13,0] (14,5-22,6)	-	-
Longitud de las espículas (µm)	26,8 ± 3,4 [12,7] (21,3-31,4)	24,2 ± 2,7 [11,2] (19,7-29,5)	25,9 ± 3,3 [12,7] (19,7-32,2)	28,7 ± 3,9 [13,6] (21,0-35,5)	30,4 ± 1,16 [3,8] (27,3-32,1)	28,3 ± 1,5 [5,3] (24,4-31,3)
Longitud del gubernáculo (µm)	7,0 ± 0,8 [11,4] (5,9-8,2)	6,4 ± 0,9 [14,1] (5,2-8,1)	7,0 ± 1,1 [15,7] (5,2-9,7)	7,6 ± 1,1 [14,5] (6,4-9,7)	6,2 ± 0,96 [15,5] (4,8-8)	7,1 ± 0,6 [8,4] (6,1-9,3)
L/A	41,3 ± 5,9 [14,3] (30,0-47,5)	43,7 ± 4,6 [10,5] (33,8-50,6)	37,6 ± 5,7 [15,2] (24,9-47,7)	47,8 ± 8,0 [16,7] (31,0-60,5)	37,9 ± 3,15 [8,3] (34,1-45,5)	39,9 ± 3,9 [9,7] (31,1-49,6)
L/distancia desde la cabeza hasta la valvula del bulbo medio	15,1 ± 2,4 [15,9] (10,2-18,0)	15,1 ± 3,1 [20,5] (9,6-19,6)	16,9 ± 2,3 [17,8] (12-22,0)	16,4 ± 3,5 [21,3] (12-18,8)	15,8 ± 1,32 [8,4] (13,8-18,4)	16,3 ± 1,5 [9,2] (14,1-19,1)
L/Lc	98,5 ± 17,8 [18,1] (66,1-124,1)	114,1 ± 21,1 [18,5] (77,3-145,0)	86,6 ± 15,7 [18,1] (64,0-115,0)	141,8 ± 30,5 [21,5] (81,2-209,0)	131,6 ± 24,15 [18,4] (72-173,4)	105,7 ± 10,0 [9,4] (85,8-124,3)
Lc/Ac	0,8 ± 0,1 [12,5] (0,7-0,9)	0,6 ± 0,1 [16,7] (0,6-0,8)	0,7 ± 0,1 [14,3] (0,6-0,8)	0,6 ± 0,1 [16,7] (0,4-0,8)	-	-



Cuadro 4. Medidas y relaciones morfométricas de juveniles de segundo estadio de tres poblaciones venezolanas de *Meloidogyne enterolobii*, una de *Meloidogyne incognita* y dos poblaciones de *M. enterolobii* tomadas de la literatura [promedio, desviación estándar, coeficiente de variación (%) y rango].

Medidas y relaciones	<i>M. enterolobii</i>				<i>M. incognita</i>		<i>M. enterolobii</i>	
	Población 1 (n=20)	Población 2 (n=20)	Población 3 (n=20)	Población 4 (n=20)	(Yang & Eisenback, 1983) (n=30)	(Ramman & Hirschmann, 1988) (n=35)	(=M. enterolobii)	
Longitud del cuerpo (L) (µm)	473,2 ± 19,8 [4,2] (439,9-511,3)	479,2 ± 26,9 [5,6] (439,3-524,5)	480,6 ± 20,0 [4,2] (439,3-511,4)	453,0 ± 64,8 [14,3] (380,4-593,2)	486,6 ± 16,61 [3,8] (405-472,9)	453,6 ± 28,4 [6,3] (390,4-528,0)		
Ancho máximo del cuerpo (A) (µm)	15,2 ± 0,9 [6,0] (13,1-16,4)	16,3 ± 0,9 [5,5] (14,4-17,7)	16,3 ± 1,0 [6,1] (15,1-17,7)	13,4 ± 1,2 [8,9] (11,6-16,1)	15,3 ± 0,89 [5,8] (13,9-17,8)	14,7 ± 0,5 [3,4] (13,8-15,8)		
Longitud del estilete (µm)	10,4 ± 0,7 [6,7] (9,2-11,6)	10,7 ± 0,7 [6,5] (9,2-12,5)	11,1 ± 0,8 [7,2] (9,8-12,5)	10,4 ± 1,0 [9,6] (9,0-12,9)	11,7 ± 0,45 [3,8] (10,8-13)	11,6 ± 0,3 [2,5] (11,1-12,2)		
Desembocadura de la glándula faríngea dorsal desde la base del estilete DEGO (µm)	3,4 ± 0,4 [11,8] (2,6-3,9)	3,3 ± 0,5 [15,2] (2,6-3,9)	3,9 ± 0,6 [15,4] (3,3-4,6)	2,5 ± 0,3 [12,0] (1,9-2,6)	3,4 ± 0,33 [9,7] (2,8-4,3)	3,9 ± 0,2 [5,1] (3,3-4,3)		
Distancia desde la cabeza hasta el poro excretor (µm)	96,6 ± 4,0 [4,1] (89,8-103,5)	101,0 ± 7,3 [7,2] (87,2-121,3)	99,9 ± 4,0 [4,0] (94,4-108,2)	84,1 ± 11,6 [13,8] (66,1-100,0)	91,7 ± 3,34 [3,6] (84,0-98,6)	87,6 ± 3,3 [3,8] (79,9-97,9)		
Posición del poro excretor (porcentaje con relación a L)	20,5 ± 1,4 [6,8] (17,6-23,1)	21,1 ± 1,3 [6,1] (18,7-23,1)	20,8 ± 1,1 [5,3] (18,7-23,8)	18,4 ± 1,2 [6,5] (16,0-19,8)	-	19,4 ± 1,0 [5,1] (17,8-22,3)		
Longitud de la cola (Lc) (µm)	52,5 ± 5,0 [9,5] (43,0-64,2)	55,4 ± 5,9 [10,6] (45,2-68,2)	58,8 ± 3,8 [6,4] (49,2-64,2)	52,0 ± 6,9 [13,3] (40,0-61,9)	56,4 ± 4,48 [7,9] (40,0-61,9)	54,4 ± 3,6 [6,6] (49,2-62,9)		
Ancho del cuerpo a nivel del ano (Aa) (µm)	10,2 ± 0,7 [6,9] (9,2-11,1)	10,7 ± 1,0 [9,3] (9,2-13,1)	11,1 ± 1,4 [12,6] (7,9-13,1)	9,2 ± 1,1 [12,0] (7,1-11,3)	-	-		
L/A	31,1 ± 1,8 [5,7] (27,9-34,0)	29,3 ± 2,2 [7,5] (25,2-31,9)	29,6 ± 2,6 [8,8] (24,8-33,0)	34,0 ± 4,4 [12,9] (26,7-41,8)	28,6 ± 1,88 [6,6] (24,0-32,5)	30,9 ± 1,9 [6,1] (26,4-34,7)		
L/Lc	8,9 ± 0,8 [9,0] (7,8-10,7)	8,7 ± 1,0 [11,5] (6,6-10,5)	8,2 ± 0,6 [7,3] (7,3-9,7)	8,8 ± 1,4 [15,9] (7,0-12,2)	7,8 ± 0,65 [8,3] (6,8-10,1)	8,3 ± 0,4 [4,8] (7,0-9,2)		
Lc/Aa	5,1 ± 0,4 [7,8] (4,3-6,1)	5,2 ± 0,6 [11,5] (4,4-6,2)	5,4 ± 0,6 [11,1] (4,6-7,2)	5,7 ± 0,7 [12,3] (4,6-7,4)	-	5,0 ± 0,4 [8,0] (4,3-5,7)		

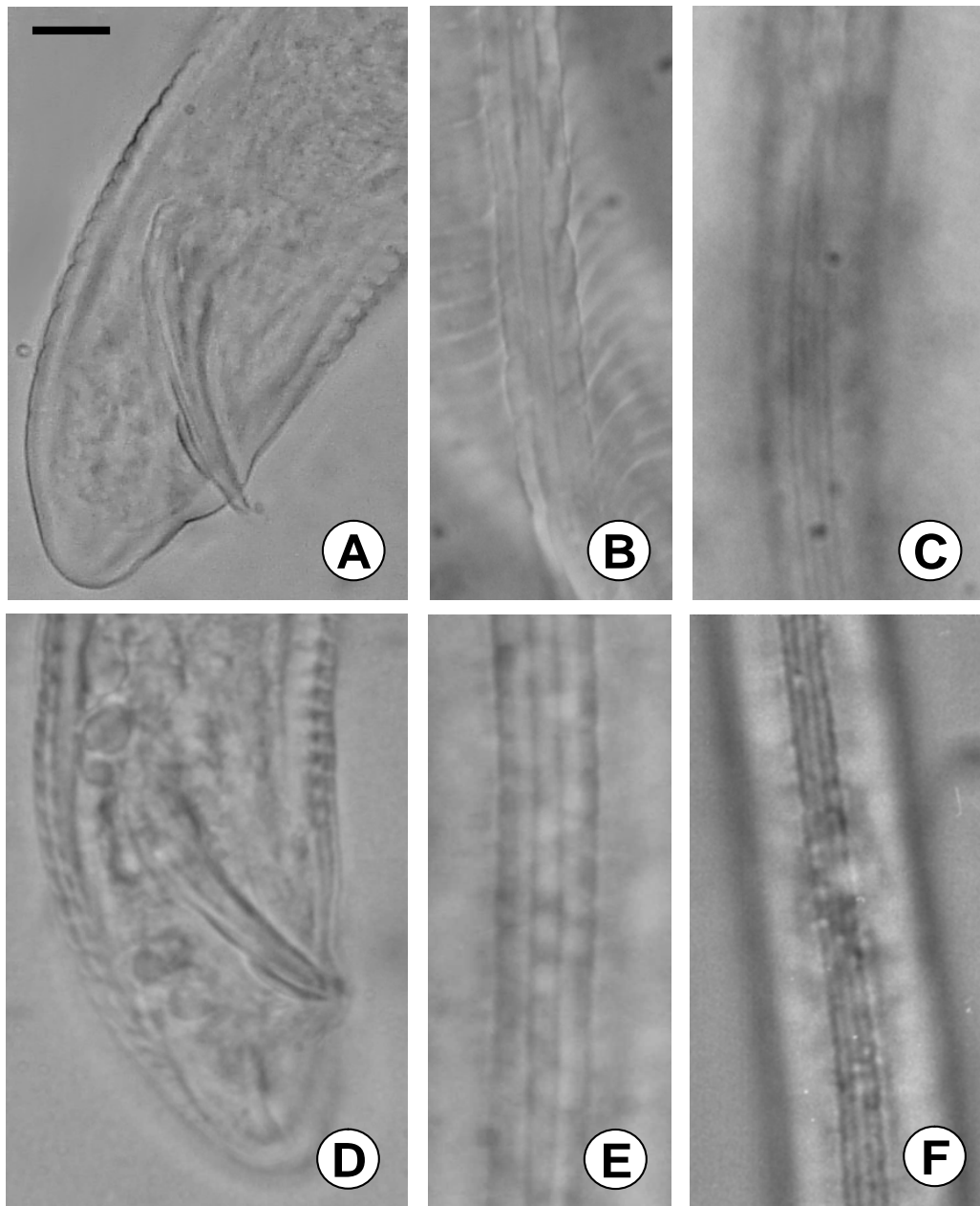


Fig. 4. *Meloidogyne enterolobii* (macho). A) Detalle de las espículas. B) Líneas laterales. (Juveniles de segundo estadio). C) Líneas laterales. *Meloidogyne incognita* (macho). D) Detalle de las espículas. E) Líneas laterales. (Juveniles de segundo estadio). F) Líneas laterales. Barra en A = 7  $\mu$ m en A-F.

Esta variación morfométrica del DEGO y las notables diferencias en la morfología de la cabeza de *M. enterolobii* y *M. incognita* parecen constituir una herramienta para separar estas dos especies.

**Caracterización morfológica y morfométrica de los juveniles de segundo estadio.** En los juveniles de segundo estadio, si bien algunas características pueden ser usadas, otras carecen de valor taxonómico (21) y la separación es muy difícil aún más cuando se solapan los valores morfométricos como los encontrados en *M. enterolobii* y *M. incognita*.

**Respuesta a los hospedantes diferenciales.** Resultados similares obtenidos en este trabajo fueron reportados en Puerto Rico y Cuba para *M. enterolobii* (20,21). Variaciones a este comportamiento se han observado en poblaciones de *M.*

*enterolobii* provenientes de Florida, USA y África Occidental los cuales mostraban una reacción similar a *M. incognita* raza 4, reproduciéndose en algodón y tabaco (1). Asimismo, una prueba de hospedantes diferenciales realizada por Crozzoli y Casassa (5), con una población venezolana de *Meloidogyne* proveniente del CentroFrutícola del Zulia-CORPOZULIA, no mostró evidencias de reproducción en plantas de tabaco, maní y algodón comportándose como *M. incognita* raza 1.

Estos resultados, que muestran variabilidad en la respuesta reproductiva de *M. enterolobii* ante los diferentes hospedantes de la prueba de Carolina del Norte, sugieren la posibilidad de existencia de razas dentro de esta especie como lo señalan Brito *et. al.* (1).

Cuadro 5. Prueba de hospedantes diferenciales de Carolina del Norte de tres poblaciones de *Meloidogyne enterolobii* y una de *Meloidogyne incognita*.

Hospedantes	<i>M. enterolobii</i>						<i>M. incognita</i>	
	Población 1		Población 2		Población 3		IA	IMH
	IA*	IMH**	IA	IMH	IA	IMH		
Algodón 'Deltapine 16'	0	0	0	0	0	0	0	0
Tabaco 'NC 95'	3	5	3	4	3	5	0	0
Pimentón 'California Wonder'	3	5	3	5	3	4	2	4
Patilla 'Charleston Gray'	4	5	3	4	5	5	3	3
Maní 'Florunner'	0	0	0	0	0	0	0	0
Tomate 'Rutgers'	5	5	5	5	5	5	4	4

\*Indice de agallamiento; \*\*Indice de masas de huevos: 0=ninguna; 1=1-2; 2=3-10; 3=11-30; 4=31-100; 5>100 agallas o masas de huevos.

Con respecto a la población de *M. incognita*, estos resultados, se corresponden con la especie y raza de *Meloidogyne* asociada en muchos cultivos en Venezuela y el mundo (4,24). En el país, esta especie está presente en todas las zonas productoras de banano (9). Por otra parte, la raza 1 de *M. incognita* fue considerada originalmente como uno de los principales problemas fitosanitarios en el cultivo del guayabo en el municipio Mara del estado Zulia (2).

## LITERATURA CITADA

1. Brito, J., Powers, T., Mullin, P., Inserra, R. and Dickson, D., 2004. Morphological and molecular characterization of *Meloidogyne mayaguensis* isolates from Florida. *Journal of Nematology* 36:232-240.
2. Casassa, A., Matheus, J., Crozzoli, R., Bravo, V. y González, C., 1997. Respuesta de algunas selecciones de guayabo al nematodo *Meloidogyne incognita* en el municipio Mara del estado Zulia, Venezuela. *Fitopatología Venezolana* 10:5-8.
3. CORPOZULIA., 2000. Diagnóstico del Sector Agrícola Regional. Maracaibo, Venezuela. Mimeografiado. 35 pp.
4. Crozzoli, R., 2002. Especies de nematodos fitoparasíticos en Venezuela. *Interciencia* 27:354-364.
5. Crozzoli, R. y Casassa, A., 1998. Especies y razas de *Meloidogyne* en el cultivo del guayabo en Venezuela. *Revista de la Facultad de Agronomía (LUZ)* 15:107-108.
6. Crozzoli, R., Casassa, A., Rivas, D. y Matheus, J., 1991. Nematodos fitoparasitos asociados al cultivo del guayabo en el estado Zulia, Venezuela. *Fitopatología Venezolana* 4:2-6.
7. Crozzoli, R. y Rivas, D., 1987. Uso de toallas faciales de producción nacional como alternativa al filtro de algodón en la limpieza de la muestras nematológicas. *Fitopatología Venezolana* 1:32-33.
8. Eisenback, J. and Triantaphyllou, A., 1991. Root-Knot Nematodes: *Meloidogyne* Species and Race. In: *Manual of Agricultural Nematology*. (W. Nickle ed.). Marcel Dekker, Inc. New York, USA. pp. 191-274.
9. Haddad, O., Meredith, J. y Martínez, G., 1975. Nematodos parasíticos asociados a cultivares y clones de bananos en Venezuela. *Nematropica* 5:33-39.
10. Hartmann, K. and Sasser, J. 1985. Identification of *Meloidogyne* species on the basis differential host test and perineal-pattern morphology. In: *Advanced Treatise on Meloidogyne*. Vol. II. Methodology. International *Meloidogyne* Project. North Carolina State Graphics. Raleigh, USA. pp. 69-77.
11. Hidalgo, L. y López, R., 1980. Caracterización morfométrica de cuatro poblaciones de *Meloidogyne incognita* en Costa Rica. *Turrialba* 30:129-135.
12. s'Jacob, J. and Van Bezooijen, J., 1971. A manual for practical work in nematology. Wageningen Agricultural University, Wageningen, The Netherlands. 65 pp.
13. Jepson, S., 1987. Identification of root-knot nematodes (*Meloidogyne* species). CAB International. Wallingford, UK. 265 pp.
14. Lugo, Z., Crozzoli, R., Molinari, S., Greco, N., Perichi, G. y Jiménez, N. 2005. Patrones isoenzimáticos de poblaciones venezolanas de *Meloidogyne* spp. *Fitopatología Venezolana* 18:26-29.
15. Medina, A., Crozzoli, R. y Perichi, G., 2005. *Meloidogyne salasi* (Nematoda: Meloidogynidae) asociado con el cultivo del arroz en Venezuela. *Fitopatología Venezolana* 18:66.
16. Medina, A., Crozzoli, R. y Perichi, G. 2009. Nematodos fitoparasitos asociados a los arrozales en Venezuela. *Nematologia Mediterranea* 37:59-66.
17. Molinari, S., Lamberti, F., Crozzoli, R., Sharma, S. y Portales, S., 2005. Isozyme patterns of exotic *Meloidogyne* spp. Populations. *Nematologia mediterranea* 33:61-65.
18. Perichi, G., Crozzoli, R. y Alcano, M. 2006. Primer reporte de *Meloidogyne graminis* (Nematoda: Tylenchida) en Venezuela. *Fitopatología Venezolana* 19:17-18.
19. Rammah, A. and Hirschmann, H., 1988. *Meloidogyne enterolobii* n. sp. (Meloidogynidae) a Root-Knot Nematode from Puerto Rico. *Journal of Nematology* 20:58-69.
20. Rammah, A. and Hirschmann, H., 1990. Morphological comparison of three host races of *Meloidogyne javanica*. *Journal of Nematology* 22:56-68.
21. Rodríguez, M., 2000. Identificación y caracterización de *Meloidogyne mayaguensis* (Nematoda: Meloidogynidae) en el café en Cuba. Tesis doctoral. La Habana Universidad de la Habana. Cuba. 79 pp.
22. Shurtleff, M. and Averre, C., 2000. Diagnosing plant diseases caused by nematodes. APS Press, The American Phytopathological Society. Minnesota, USA. 187 pp.
23. Taylor, D.P. and Netscher, C., 1974. An improved technique for preparing perineal patterns of *Meloidogyne* spp. *Nematologica* 20:268-269.
24. Taylor, A. y Sasser, J., 1983. Biología, identificación y control de los nematodos de nódulo de la raíz (Especies de *Meloidogyne*). Carolina del Norte y Agencia de Estados Unidos para el Desarrollo Internacional. Raleigh, USA. 111 pp.
25. Yang, B. and Eisenback, J.D. 1983 *Meloidogyne enterolobii* n.sp. (Meloidogynidae), a root-knot nematode parasitizing pacara tree in China. *Journal of Nematology* 15:381-391.