

Revisión de la familia Longidoridae (Nematoda)

Review of the family Longidoridae (Nematoda)

Chaves Eliseo^{1*}, Rusconi Matías^{2*}, Salas Augusto², Achinelly María Fernanda²

RESUMEN: Los longidóridos son un grupo de nematodos polífagos y ectoparásitos de la raíz, asociados generalmente con plantas herbáceas. Pueden tolerar suelos muy secos o muy húmedos. La distribución de este grupo de nematodos en el suelo está condicionada por la temperatura, el tipo de suelo y la vegetación, mientras que en la distribución vertical, la textura del suelo, la humedad y los hospedadores son los factores preponderantes. Se alimentan de la punta de la raíz, provocando el oscurecimiento del tejido, hiperplasia, proliferación de las raíces laterales y, en algunos casos, agallas. Los nematodos longidóridos han recibido mayor atención desde que se descubrió que *Xiphinema index* es el vector del virus de la hoja de la vid (*Grapevine fanleaf virus*- GFLV-). Este nematodo es de distribución mundial, siendo la vid su principal hospedador. Las especies transmisoras de virus constituyen las de mayor relevancia por la importancia económica que adquieren. En esta revisión, se brinda información acerca de estos nematodos a nivel genérico, se actualiza el listado de especies presentes en Sudamérica, las especies transmisoras de virus en Argentina y las especies cuarentenarias de Argentina y Uruguay.

Palabras clave: Nematodos, Longidoridos, Virus, Argentina.

ABSTRACT: Longidorids are a group of polyphagous nematodes and ectoparasites of the root, usually associated with herbaceous plants. They can tolerate very dry or very humid soils. The distribution of this group of nematodes in the soil is conditioned by temperature, soil type and vegetation, whilst in the vertical distribution, soil texture, humidity and hosts are the predominant factors. They feed on the tip of the root, causing darkening of the tissue, hyperplasia, proliferation of the lateral roots and, in some cases, knots. The longidorids have received more attention since it was discovered that *Xiphinema index* was the vector of the virus of the grapevine leaf (*Grapevine fanleaf virus* - GFLV-) This nematode is of worldwide distribution, being the grapevine its main host. The species transmitting viruses are the most relevant because of the economic importance they acquire. This review provides information about these nematodes at a generic level, updating the list of species present in South America, the species transmitting viruses in Argentina and the quarantine species of Argentina and Uruguay.

Keywords: Nematodes, Longidorids, Virus, Argentina.

CARACTERÍSTICAS GENERALES

Los longidóridos son un grupo de nematodos polífagos y ectoparásitos de la raíz, asociados generalmente con plantas herbáceas, si bien *Xiphinema* Cobb, 1913 se alimenta más frecuentemente de raíces de plantas leñosas. Los adultos pueden sobrevivir sin plantas hospedadoras por períodos largos de tiempo (Hunt, 1993).

Poseen un cuerpo largo y fino, miden entre 1,5 a 13 mm de longitud y debido a estas características, son muy susceptibles a las variaciones del ambiente. Poseen un estilete largo y fino con lumen y apertura delgados, denominado odontoestilete; la parte anterior

del esófago cuticularizada, el odontóforo, es simple, en forma de varilla o con bordes basales engrosados. Se reproducen por anfimixis o partenogénesis, siendo machos y hembras semejantes en sus características generales. El ciclo de vida es largo, pudiendo variar entre 9 semanas y 9 meses (Hunt, 1993).

En general, poseen cuatro estadios juveniles, pero algunas especies de *Xiphinema* y *Longidorus* Micoletzky, 1922 presentan sólo tres. Los juveniles presentan las características morfológicas del adulto, a excepción del desarrollo del sistema reproductor y la presencia de un odontoestilete de reemplazo localizado en el esófago (Robbins *et al.*, 1996;

¹Nema-Agris, La Plata. ²Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores. CEPAVE (CCT La Plata, CONICET/UNLP), 121 y 60 (1900) La Plata, Buenos Aires, Argentina. *Estos autores contribuyeron igualmente en la elaboración del manuscrito y deben ser considerados como primeros autores

Correspondencia: rusconi@cepave.edu.ar

Halbrendt et al., 1997).

La distribución de este grupo de nematodos en el suelo está condicionada por la temperatura, el tipo de suelo y la vegetación, pudiendo tolerar suelos muy secos o muy húmedos. En la distribución vertical, la textura del suelo, la humedad y los hospedadores son los factores preponderantes (Zullini, 1975).

Se alimentan de la punta de la raíz, provocando el oscurecimiento del tejido, hiperplasia, proliferación de raíces laterales y, en algunos casos, agallas (Hunt, 1993). Pueden permanecer en estado de quiescencia durante los meses de invierno, como se ha observado en *Xiphinema mediterraneum* Martelli y Lamberti, 1967 (Weischer, 1975).

Los longidóridos han recibido mayor atención desde que se descubrió que *Xiphinema index* Thorn y Allen, 1950 actúa como vector del virus de la hoja de la vid (*Grapevine fanleaf virus- GFLV-*) (Hewitt et al., 1958). Este nematodo es de distribución mundial, siendo la vid su principal hospedador (Decreamer y Chaves, 2012).

En esta revisión, se brinda información acerca de los nematodos longidóridos a nivel genérico, las especies presentes en Sudamérica, las especies transmisoras de virus en Argentina y las especies cuarentenarias de Argentina y Uruguay.

Familia Longidoridae Thorne, 1935 (tomado en parte de Coomans, 1975 y Hunt, 1993)

Género tipo: *Longidorus* Micoletzky, 1922

Subfamilia tipo: Longidorinae Thorne, 1935

Diagnosis: Longidoroidea. Cuerpo largo y delgado, entre 1,5 mm y 13 mm de largo. Adoptan la forma de C una vez fijados, raramente se presentan rectos. Cutícula lisa. Región labial continua con el contorno del cuerpo, o separada de éste por una expansión, constricción o depresión. Labios unidos, con 6 + 10 círculos de papilas. Anfidios con fovea en forma de embudo o de estribo y con abertura en forma de poro o ranura (Fig. 1). Odontostilete alargado y fino, de 50 a 220 µm de largo, con lumen y apertura delgados. Odontóforo simple, en forma de varilla o con bordes basales engrosados. Unión entre el odontostilete y el odontóforo simple o compleja. Anillo guía del odontostilete simple o doble, localizado cerca de la región labial o cerca de la base del odontostilete. Faringe (=esófago) con una parte anterior tubular, no muscular, separada de una parte muscular amplia que comprende alrededor de un cuarto del largo total del esófago. Tres glándulas esofágicas, una dorsal y dos ventrosublaterales, de diferente forma, tamaño y ubicación en los distintos géneros. Sistema reproductor femenino didélfico, con vulva de

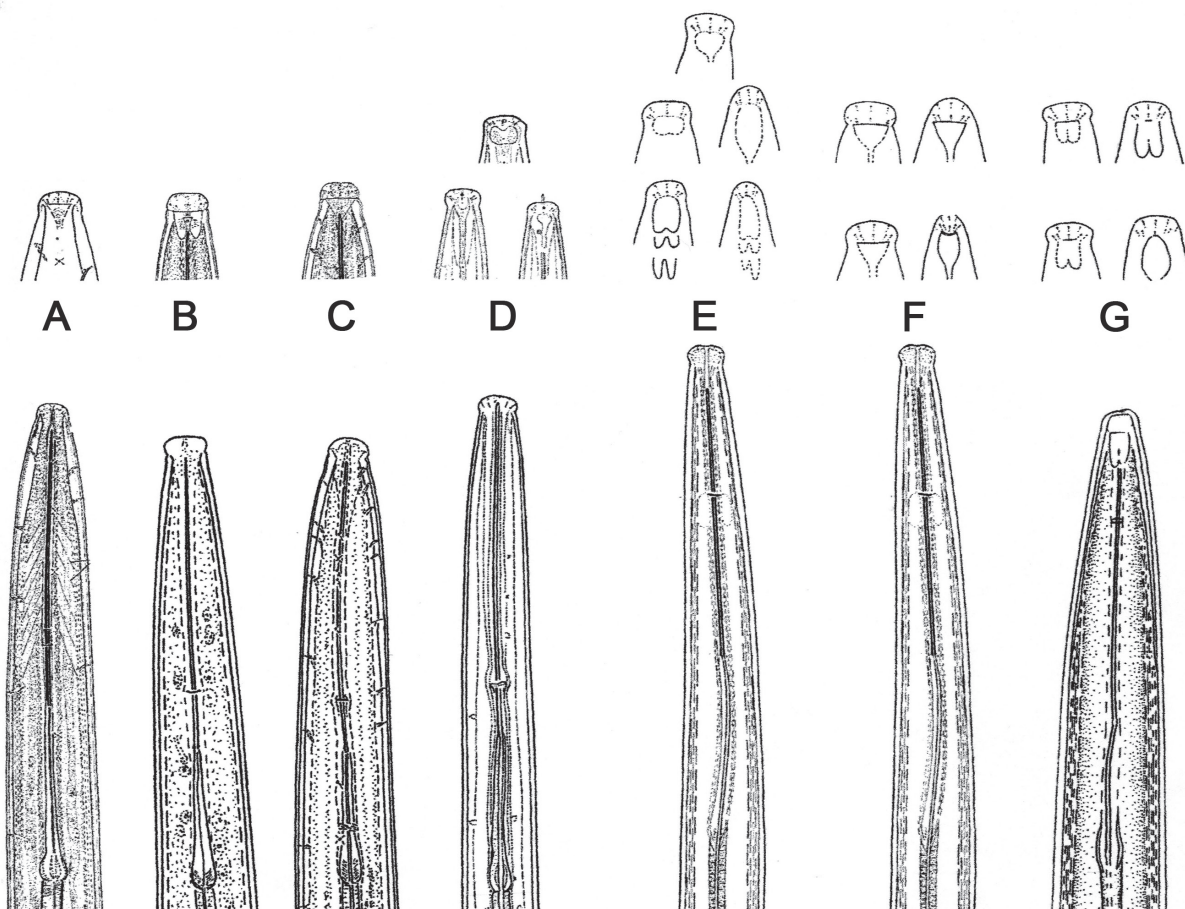


Figura 1. Comparación genérica de la cabeza y la región del odontostilo de los Longidoridae mostrando variación de la fovea anfidial y la abertura. A. *Xiphinema*. B. *Australodoros*. C. *Paraxiphidoros*. D. *Xiphidoros*. E. *Longidoros*. F. *Paralongidoros*. G. *Longidoroides*. (extraído de Manzanilla-López, 2012).

posición ecuatorial (didélfica). Puede ser monodélfica o pseudomonodélfica, en estos casos, la vulva se desplaza hacia la zona donde se encuentra la rama genital reducida. Machos con dos testículos, el posterior, doblado; ambos testículos opuestos, uniéndose en el vaso deferente. Un par de espículas esclerotizadas, situadas en el saco espicular donde se insertan los músculos protractores y retractores. Las espículas son arqueadas y bien desarrolladas, y en la parte externa distal presentan una pequeña pieza guía lateral, el gubernaculum. Extremo caudal del macho con papilas copulatorias (*supplements*), las cuales consisten en un par cerca de la cloaca y una serie medioventral de 1 a 20 papilas. Cola generalmente similar en ambos sexos: corta, conoide o hemisférica, con o sin mucrón terminal, conoide alargada y filiforme.

La morfología y posición del estoma y el anillo guía tienen carácter diagnóstico. En la parte ensanchada del esófago se encuentran el núcleo de la glándula dorsal y los núcleos de las glándulas ventrosublaterales. La posición, tamaño y forma del núcleo de la glándula dorsal es otro de los caracteres utilizados en la identificación de los géneros

En *Xiphinema*, el núcleo de la glándula dorsal (DN) es de mayor tamaño que los núcleos de las glándulas ventrosublaterales, tiene forma redondeada y está situado cerca de su desembocadura (orificio dorsal-DO-); en cambio, en los demás longidóridos, el núcleo de la glándula dorsal es más pequeño que los núcleos de las glándulas ventrosublaterales y está ubicado en la parte posterior, lejos de su desembocadura.

El género *Paraxiphidorus* se asemeja a las especies de *Paralongidorus* con región labial expandida y amplia fovea, pero *Paraxiphidorus* presenta la base del estilete claramente bifurcada, odontóforo con bordes basales débilmente engrosados, anillo guía en posición posterior y número pequeño de papilas copulatorias ventromedianas, la posterior situada enfrente de las espículas. *Australodoros* se asemeja a las especies de *Longidorus* y *Longidoroides* con fovea bilobulada, pero difiere de éstas por tener la base del odontoestilete bifurcada y el anillo guía ubicado posteriormente. *Australodoros* se acerca más a *Paraxiphidorus* y *Xiphidorus* y se agrupa dentro de los Xiphidorini, los cuales están confinados a Sudamérica y son vicariantes con Longidorini.

Clasificación y diagnóstico de los géneros de la familia Longidoridae (adaptado de Decraemer y Chaves, 2012)

La familia Longidoridae (Dorylaimida), comprende 2 subfamilias y 7 géneros (Decraemer y Geraert, 2006): *Xiphinema*, *Longidorus*, *Paralongidorus*, *Xiphidorus*, *Longidoroides*, *Paraxiphidorus* y *Australodoros*.

Longidoridae Thorne, 1935

- Longidorinae Thorne, 1935

Longidorini

Longidorus Micoletzky, 1922

Paralongidorus Siddiqi et al., 1963

Longidoroides Khan et al., 1978

Xiphidorini

Xiphidorus Monteiro, 1976

Paraxiphidorus Coomans y Chaves, 1995

Australodoros Coomans et al., 2004

- Xiphinematinae Dalmaso, 1969

Xiphinema Cobb, 1913

Los géneros de Longidoridae se diferencian por la estructura del odontoestilete y el odontóforo, por la posición del anillo guía, el tamaño y la posición de las glándulas de la faringe, por la forma del anfidio y por la forma y tamaño de la abertura anfidial (Decraemer y Robbins, 2007). La buena observación e interpretación de estos caracteres es de singular importancia para evitar incurrir en errores de determinación genérica o de especie.

Diagnosis a nivel subfamilia (Decraemer y Chaves, 2012)

Anfidios con fovea en forma de saco, embudo o estribo y abertura en forma de poro o de ranura. Anillo guía simple. Núcleo de la glándula dorsal de la faringe ubicado posteriormente, a cierta distancia de su desembocadura. Sistema reproductor femenino anfidélfico. Cola corta, conoide, similar en ambos sexos.

Longidorinae

Anfidios con fovea en forma de estribo y abertura en forma de ranura. Anillo guía doble. Núcleo de la glándula dorsal de la faringe ubicado anteriormente, a igual nivel de su desembocadura. Sistema reproductor femenino monodélfico o anfidélfico. Cola corta, conoide, larga o filiforme; similar en ambos sexos

Xiphinematinae

Diagnosis a nivel tribu (Decraemer y Chaves, 2012)

Anillo guía simple, ubicado en la parte anterior del odontoestilete, cerca de la región labial; odontóforo sin engrosamientos basales

Longidorini

Anillo guía simple, ubicado en la parte posterior del odontoestilete; odontóforo con engrosamientos basales débiles a moderados

Xiphidorini

Diagnosis a nivel de género (adaptado de Decraemer y Chaves, 2012)

Anillo guía simple, ubicado en la parte anterior del odontoestilete, cerca de la región labial; odontóforo sin engrosamientos basales. Núcleo de la glándula

dorsal de la faringe más pequeño que los núcleos de las glándulas ventrosublaterales, ubicado en la parte posterior, lejos de su desembocadura

Longidorus, Paralongidorus, Longidoroides

Anillo guía simple, ubicado en la parte posterior del odontoestilete; odontóforo con engrosamientos basales débiles a moderados. Núcleo de la glándula dorsal de la faringe más pequeño que los núcleos de las glándulas ventrosublaterales, ubicado en la parte posterior, lejos de su desembocadura

Xiphidorus, Paraxiphidorus, Australodorus

Anillo guía doble, ubicado en la parte posterior del odontoestilete; odontóforo con engrosamientos basales fuertes, esclerotizados. Núcleo de la glándula dorsal de la faringe ancho, redondeado, de mayor tamaño que los núcleos de las glándulas ventrosublaterales y ubicado en el mismo nivel o detrás y cerca de su desembocadura

Xiphinema

Descripción de los géneros (adaptado de Hunt, 1993)

Longidorus Micoletzky, 1922 (Fig. 2)

Región labial redondeada, expandida o continua con el contorno del cuerpo. Anfidios con fovea en forma de saco o de forma variada (bilobulada o no, simétrica o asimétrica) y abertura en forma de poro. Base del odontoestilete no bifurcada. Odontóforo con engrosamientos basales pequeños a moderados. Anillo guía generalmente alrededor del tercio anterior del odontoestilete, raramente en el segundo tercio (hasta el 40%). Vaina guía débilmente doblada en el cheilostoma cuando el odontoestilete está expelido. Patrón de las glándulas de la faringe con pequeño núcleo dorsal, localizado detrás y lejos de su correspondiente desembocadura (DO-DN = 10,5-27,5% del largo del bulbo de la faringe). Sistema reproductor femenino didélfico, anfidélfico, con útero uniforme. Machos con papilas copulatorias ventromedianas cerca de las espículas. Cola similar en ambos sexos, conoide o ampliamente redondeada.

Paralongidorus Siddiqi et al., 1963 (Fig. 3)

Región labial redondeada, expandida o continua con el contorno del cuerpo. Anfidios con fovea en forma de estribo y abertura amplia en forma de ranura. Base del odontoestilete no bifurcada. Odontóforo con engrosamientos basales pequeños a prominentes. Anillo guía generalmente alrededor del tercio anterior del odontoestilete o cerca del segundo tercio (hasta el 60%). Vaina guía doblada en el cheilostoma cuando el odontoestilete está expelido. Patrón de las glándulas de la faringe con pequeño DN, localizado detrás y lejos de su correspondiente desembocadura (DO-DN= 13,5-26%). Sistema reproductor femenino didélfico,

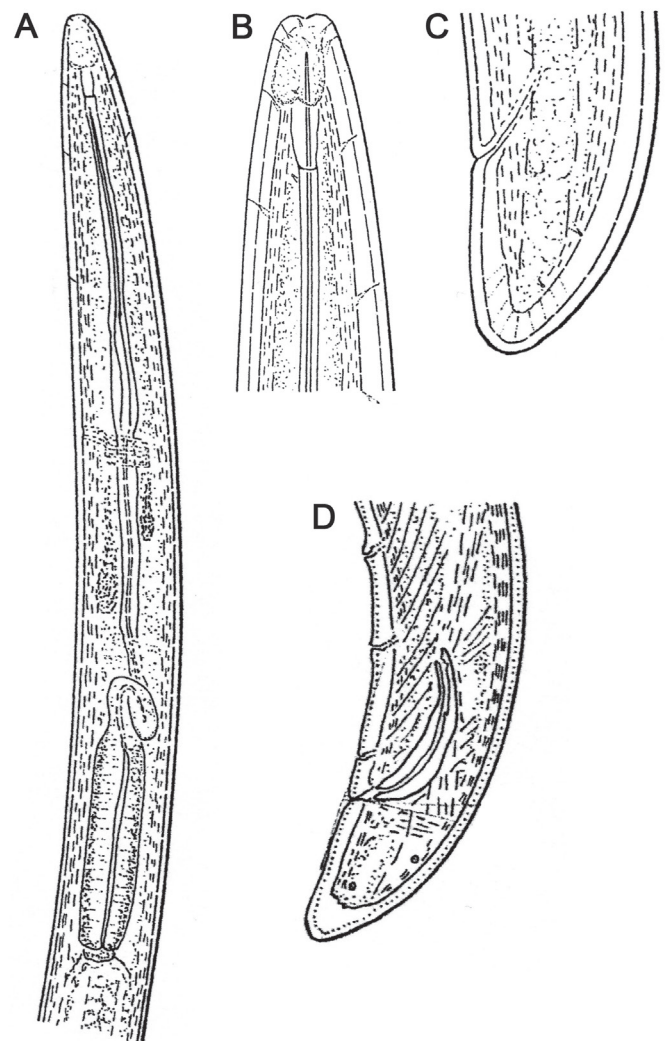


Figura 2. *Longidorus laevicapitatus*. A-C. Hembra. A. Región esofágica. B. Región anterior. C. Región posterior. D. Macho. Extremo posterior. (extraído de C.I.H. Descriptions of Plant-parasitic Nematodes, 1977).

anfidélfico, con útero uniforme. Machos con papilas copulatorias ventromedianas cerca de las espículas. Cola similar en ambos sexos, conoide o ampliamente redondeada.

Longidoroides Khan et al., 1978 (de Hunt, 1993 p.202) (Fig. 4)

Con características semejantes a *Paralongidorus* y *Longidorus*, excepto en la forma del anfidio, cuya fovea tiene forma de saco y una amplia abertura en forma de ranura. Región labial continua con el contorno del cuerpo o excepcionalmente expandida. Anfidios con fovea en forma de saco o bilobulada y abertura en forma de ranura. Base del odontoestilete no bifurcada. Odontóforo sin engrosamientos basales. Anillo guía del odontoestilete localizado en el tercio anterior del mismo, cerca de la región labial. Patrón de las glándulas de la faringe con el núcleo dorsal más pequeño que los núcleos de las glándulas ventrosublaterales y localizado posteriormente respecto de su desembocadura. Sistema reproductor femenino didélfico, anfidélfico,

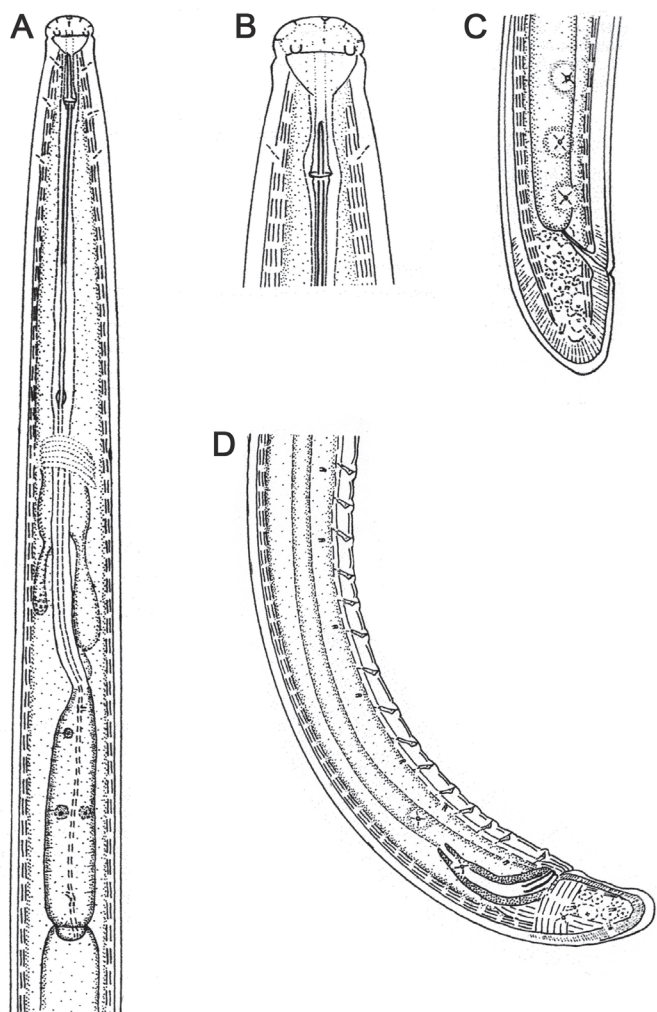


Figura 3. *Paralongidorus spasskii* (Hembra) A. Región esofágica. B. Región anterior. C. Región posterior. D. (Macho) Región posterior. (extraído de Liebenberg et al., 1993).

sin piezas esclerotizadas en el útero. Machos con papilas copulatorias ventromedianas. Cola corta, conoide, similar en ambos sexos.

Xiphidurus Monteiro, 1976 (Fig. 5)

Región labial expandida, separada del cuerpo. Anfidios con fovea simétrica, en forma de copa, de saco o bilobulada y abertura pequeña, circular o en forma de ranura. Base del odontoestilete bifurcada. Odontóforo con engrosamientos basales moderados. Anillo guía alrededor del tercio posterior del odontoestilete cuando éste está retraído. Vaina guía solamente doblada en el cheilostoma cuando el odontoestilete está expulsado. Músculos retractores faringiales similares a *Xiphinema*. Patrón de las glándulas de la faringe con pequeño DN, localizado detrás y lejos de su correspondiente desembocadura (DO-DN = 12-21,5 %). Sistema reproductor femenino didélfico, anfidélfico, con útero uniforme, con o sin espinas esclerotizadas. Machos con papilas copulatorias ventromedianas lejos del radio de las espículas. Cola similar en ambos sexos, convexa, conoide o digitada.

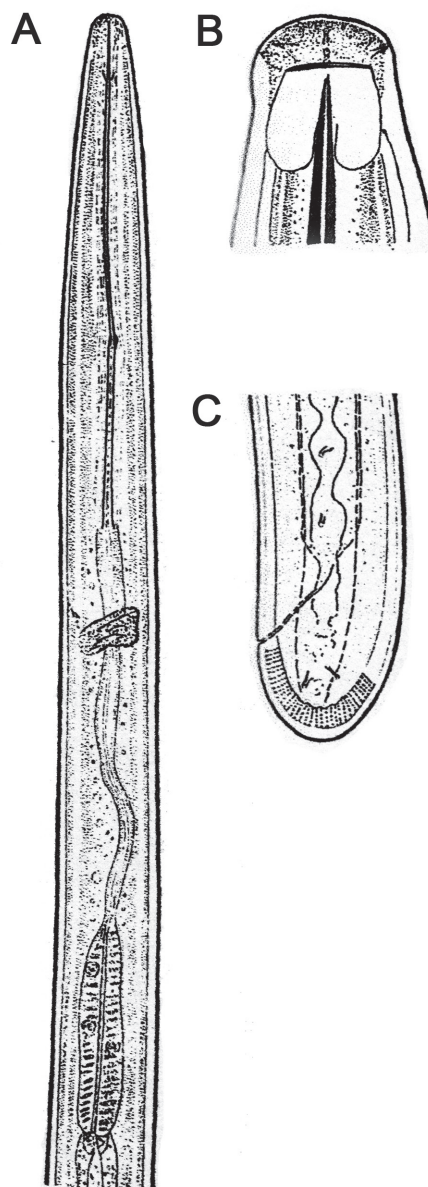


Figura 4. *Longidoroides afzali* (Hembra) A. Región esofágica. B. Región anterior. C. Región posterior. (extraído de Jairajpuri y Ahmad, 1992).

Paraxiphidurus Coomans y Chaves, 1995 (Fig. 6)

Región labial expandida, separada del cuerpo. Anfidios con fovea ancha en forma de estribo y abertura amplia en forma de ranura. Base del odontoestilete bifurcada. Odontóforo con engrosamientos basales débiles. Anillo guía alrededor del tercio posterior del odontoestilete cuando éste está retraído. Vaina guía solamente doblada en el cheilostoma cuando el odontoestilete está expulsado. Patrón de las glándulas de la faringe con DN pequeño, localizado detrás y lejos de su correspondiente desembocadura (DO-DN= 14 %). Sistema reproductor femenino didélfico, anfidélfico, con cristaloides en su parte distal. Machos con papilas copulatorias ventromedianas lejos del radio de las espículas. Cola convexa, conoide, con punta redondeada.

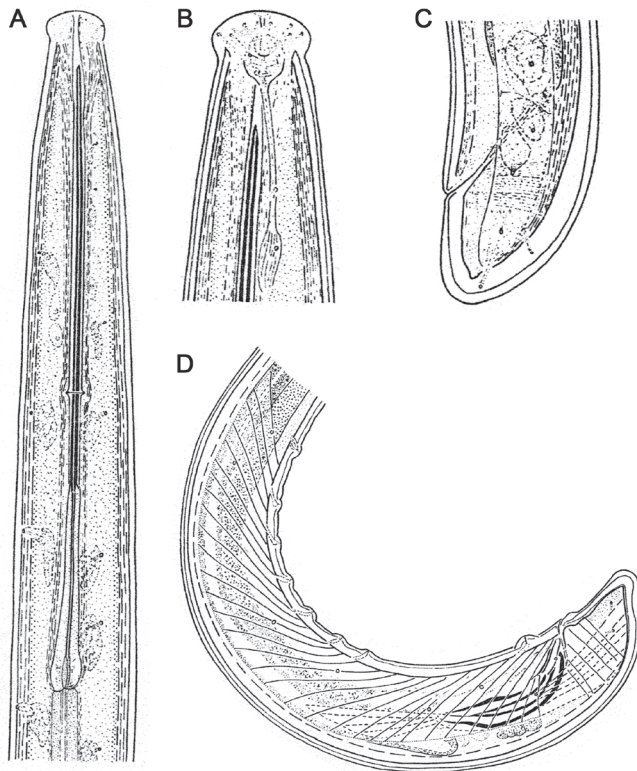


Figura 5. *Xiphidurus balcarceanus* (Hembra). A. Región esofágica. B. Región anterior. C. Región posterior. D (Macho) Región posterior. (extraído de Chaves y Coomans, 1984).

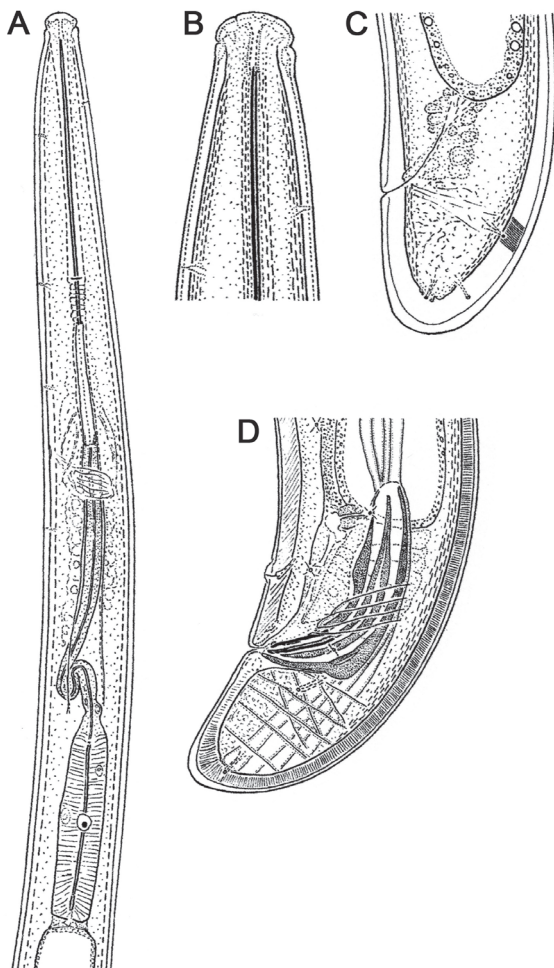


Figura 6. *Paraxiphidurus michelluci*. A-C. Hembra. A. Región esofágica. B. Región anterior. C. Región posterior. D. Macho. Región posterior. (extraído de Coomans y Chaves, 1995).

Australodoris Coomans et al., 2004 (Fig. 7)
 Región labial bien expandida. Anfidios con fovea bilobulada y abertura amplia en forma de ranura. Base del odontoestilete bifurcada. Odontóforo con engrosamientos basales débiles. Anillo guía alrededor de la parte posterior del odontoestilete. Vaina guía solamente doblada en el cheilostoma cuando el odontoestilete está expuesto. Patrón de las glándulas de la faringe con DN pequeño, localizado detrás y lejos de su correspondiente desembocadura (DO-DN = 16 %). Sistema reproductor femenino didélfico, anfidélfico. Machos con papilas copulatorias ventromedianas alejadas del radio de las espículas. Cola convexa, conoide, con punta redondeada.

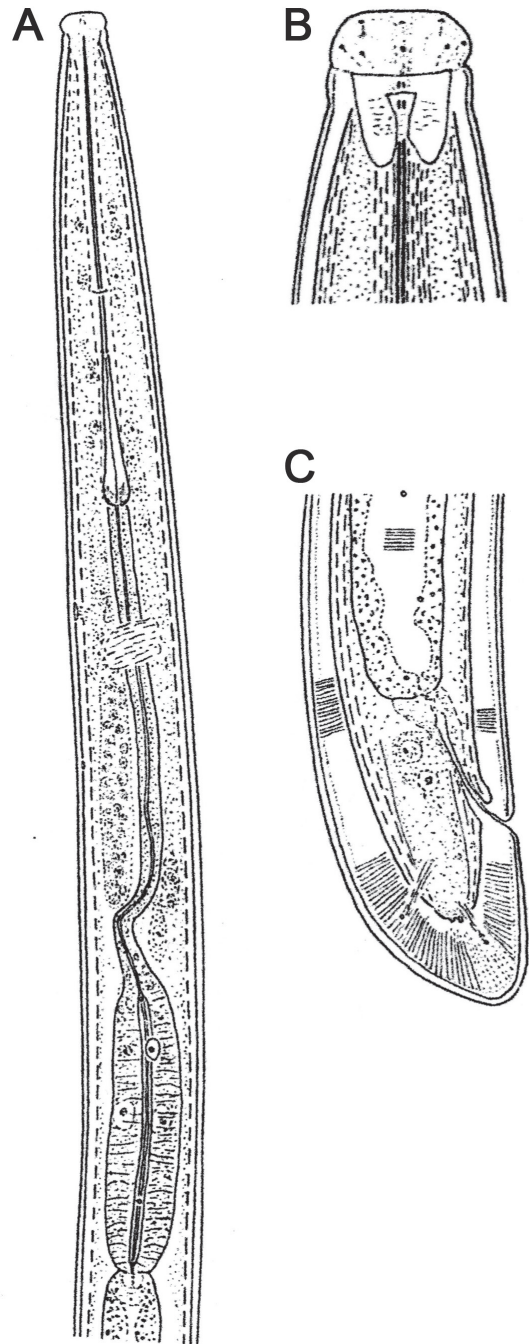


Figura 7. *Australodoris enigmaticus* (Hembra). A. Región esofágica. B. Región anterior. C. Región posterior. (extraído de Coomans et al., 2004).

Xiphinema Cobb, 1913 (Fig. 8)

Región labial redondeada, expandida o continua con el contorno del cuerpo. Anfidios generalmente con fovea en forma de estribo o de copa y abertura en forma de ranura amplia. Base del odontoestilete bifurcada. Odontóforo con engrosamientos basales fuertes, esclerotizados. Anillo guía alrededor del tercio posterior del odontoestilete cuando éste está en posición normal. Con músculos dilatadores de la boca. Vaina guía doblada en el cheilostoma cuando el odontoestilete está en posición normal; el margen anterior de la misma asemeja un segundo anillo guía. Sin músculos retractores del estilete; con músculos faringales retractores. Parte delgada de la faringe con músculos radiales en toda su longitud. Patrón de las glándulas de la faringe DN ancho, redondeado, localizado en el mismo nivel o detrás y cerca del DO (DO-DN generalmente menor que el 6 %). Sistema reproductor femenino variable, típicamente didélfico,

anfídelfico, pero en algunas especies hay pérdida parcial o total de la rama anterior. Útero corto a largo y diferenciado en varias partes; en algunas especies con espinas esclerotizadas y/o cuerpos refringentes (órganos Z y pseudo Z). Machos con papilas copulatorias ventromedianas generalmente lejos del radio de las espículas. Cola generalmente similar en ambos sexos, variando desde redondeada, digitada, conoide alargada a filiforme.

Origen y dispersión

Coomans (1985, 1996) sostiene que los longidóridos se han diversificado desde un antecesor próximo a los Pungentinae en el período Devónico o Carbonífero y probablemente en la zona norte de Gondwana, que corresponde a la parte oeste, norte y central del África actual, y a la mitad norte de Sudamérica. El género *Xiphinema* se expandió rápidamente hacia la parte más austral de Gondwana, incluyendo la parte sur de las actuales Sudamérica, África, India, Madagascar, Antártica y Oceanía. En el Jurásico se diversificaron longidóridos asociados con una flora más diversa. *Paralongidorus*, el más primitivo, en el este y norte de Gondwana, *Longidoroides* pudo haberse originado en el este de Gondwana, en el período en que África e India estaban conectadas y *Longidorus* en el este de Gondwana antes que este continente se dividiera. Teniendo en cuenta que *Paraxiphidorus*, *Xiphidorus* y *Australodorus* quedaron confinados a Sudamérica, se puede asumir con seguridad que se originaron en dicho continente después de la deriva de Gondwana durante el Cretácico. El género *Xiphidorus* puede representar un estado relictual transicional en la evolución de los Longidorinae a partir de los Xiphinematinae.

Distribución actual de los géneros

De acuerdo con Decraemer y Robbins (2007), *Longidorus* se distribuye en Europa, India, Norteamérica, Sudáfrica, China, Australia, Nueva Zelanda y Sudamérica. Recientemente, fue citado para Argentina por Chaves (2009) y Azpilicueta y Chaves (2013); *Paralongidorus* se distribuye en India, Sudáfrica, Europa, Australia y Norteamérica; *Longidoroides* en India, Sudáfrica y recientemente fue registrado por Rashid y col. (1986) en Brasil, mientras que *Australodorus*, *Paraxiphidorus* y *Xiphidorus* están restringidos a Sudamérica.

Listado de especies para Sudamérica (Luc y Doucet, 1990; Doucet et al., 1998; Crozzoli, 2002; Oliveira y Neilson, 2006; Chaves y Mondino, 2013; Azpilicueta y Chaves, 2013)

Xiphinema americanum Cobb, 1913

X. basiri Siddiqi, 1959

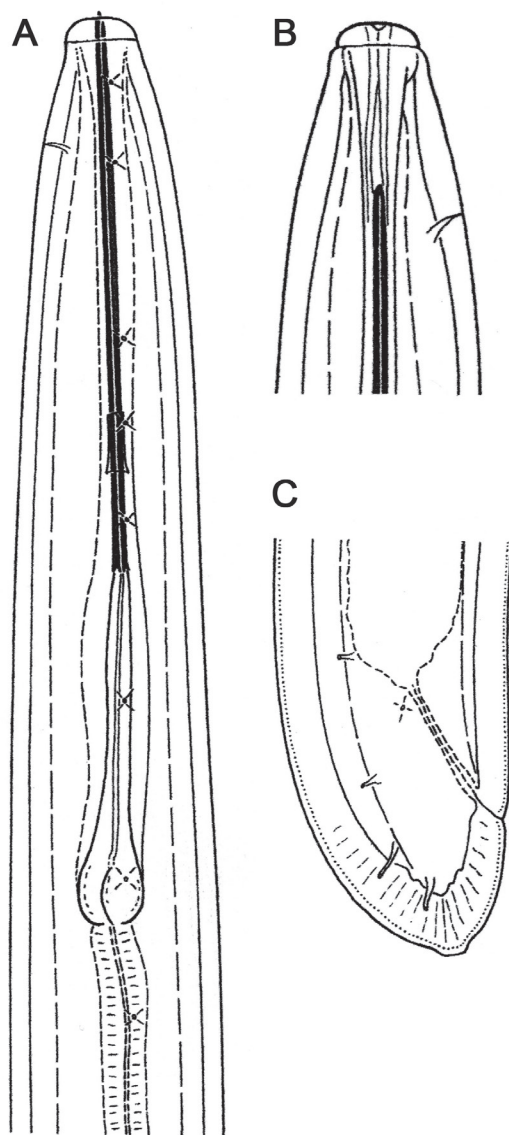


Figura 8. *Xiphinema smoliki* (Hembra). A. Región esofágica. B. Región anterior. C. Región posterior. (extraído de Luc y Coomans, 1988).

X. brasiliense Lordello, 1951
X. brevicolle Lordello y Costa, 1961
X. californicum Lamberti y Bleve-Zacheo, 1979
X. clavatum Heyns, 1965
X. clavicaudatum Huang et al., 1987
X. colombiense Hunt, 1982
X. costaricense Lamberti y Tarjan, 1974
X. coxi Tarjan, 1964
X. diffusum Lamberti y Bleve-Zacheo, 1979
X. dimidiatum Loof y Sharma, 1979
X. diversicaudatum Micoletzky, 1927
X. elongatum Schuurmans et al., 1938
X. ensiculiferum (Cobb, 1893) Thorne, 1937
X. filicaudatum filicaudatum Loof y Maas, 1972
X. filicaudatum labratum Luc y Coomans, 1992
X. fluminense Huang et al., 1987
X. georgianum Lamberti y Bleve-Zacheo, 1979
X. guillaumeti Germani, 1989
X. ifacolum Luc, 1961
X. imambaski Loof y Maas, 1972
X. inaequale Khan y Ahmad, 1977
X. index Thorn y Allen, 1950
X. insigne Loos, 1949
X. italiae Meyl, 1953
X. krugj Lordello, 1955
X. llanosum Siddiqi y Lenné, 1989
X. longicaudatum (Luc, 1961) Luc y Hunt, 1978
X. machoni Hunt, 1980
X. macrostylum Esser, 1966
X. mammatum Siddiqi, 1979
X. mammillatum Shuurmans et al., 1938
X. oryzae Bos y Loof, 1985
X. oxycaudatum Lamberti y Bleve-Zacheo, 1979
X. pachticum (Tulaganov, 1938) Kirjanova, 1951
X. parasetariae Luc, 1978
X. paritaliae Loof y Sharma, 1979
X. parvum Lamberti et al., 1991
X. paulistanum Carvalho, 1965
X. peruvianum Lamberti y Bleve-Zacheo, 1979
X. radicolica Goodey, 1936
X. riocaquetae Hunt, 1984
X. rivesi Dalmasso, 1969
X. setariae Luc, 1958
X. surinamense Loof y Maas, 1972
X. torvum Siddiqi, 2000
X. uthaense Lamberti y Bleve-Zacheo, 1979
X. variegatum Siddiqi, 2000
X. vicarium Siddiqi, 2000
X. vulgare Tarjan, 1964
X. vuittenezzi Luc et al., 1963
Xiphidorus achalae Luc y Doucet, 1984
X. amazonensis Uesugi et al., 1985
X. balcarceanus Chaves y Coomans, 1984
X. minor Rashid, Coomans y Sharma, 1986
X. saladillensis Chaves y Coomans, 1984

X. tucumanensis Coomans y Chaves, 1984
X. uruguayensis Coomans et al., 1996
X. yepesara parthenus (Monteiro et al., 1981) Decreamer et al., 1996
X. yepesara yepesara Monteiro, 1976
Paraxiphidorus brevistylus Decreamer et al., 1998
P. heynsi Coomans et al., 1996
P. michelluci Coomans y Chaves, 1995
Longidorus elongatus (de Man, 1876) Micoletzky, 1922
L. laevicapitatus Williams, 1959
Australodoros enigmaticus Coomans, 2004

TRANSMISIÓN DE VIRUS

El primer informe sobre la transmisión de virus por nematodos fue dado por Hewitt et al. (1958) para *Xiphinema index*, vector del *grapevine fanleaf virus*. Los virus transmitidos por los longidóridos pertenecen al grupo de los nepovirus. Taylor y Robertson (1975) informaron que cinco especies de *Xiphinema* estaban implicadas en la transmisión de seis nepovirus y cuatro especies de *Longidorus* en la transmisión de tres nepovirus. Brown y Weischer (1998), encontraron que 18 especies de *Longidorus*, *Paralongidorus* y *Xiphinema* eran vectores de 12 nepovirus.

En el continente americano fueron identificadas cinco especies de *Xiphinema* y una especie de *Longidorus* como vectores naturales de nepovirus (Halbrendt, 1993).

Tanto los adultos como los juveniles son capaces de transmitir virus. Los machos de *X. diversicaudatum* y *X. coxi* transmiten el virus latente de la mancha anular (*Strawberry latent ringspot virus*) menos frecuentemente que las hembras, probablemente debido a la frecuencia de alimentación más que a la eficiencia de transmisión (Taylor y Robertson, 1975).

Ciclo de transmisión

Los longidóridos son capaces de adquirir los virus en una hora y se estima que probablemente adquieren una cantidad suficiente para transmitirlos en los pocos segundos que tardan en alimentarse de una planta sana. Los sitios específicos de retención del virus difieren entre los géneros *Xiphinema* y *Longidorus*. En *Xiphinema*, los virus quedan retenidos en el lumen del esófago y en el revestimiento del odontóforo, mientras que en *Longidorus*, el lugar de retención es el revestimiento del anillo guía que envuelve al odontoestilete. En ambos géneros, las partículas del virus se pierden en cada muda y, por lo tanto, los nematodos deben alimentarse de células infectadas antes de que la transmisión pueda ser posible nuevamente. *Xiphinema* retiene los virus por un período mayor que *Longidorus* (Hunt, 1993; Decreamer y Chaves, 2012).

Daños

Las especies transmisoras de virus, constituyen las de mayor relevancia por la importancia económica debido a los daños que ocasionan en plantas hospedadoras. En la tabla 1, adaptada de Taylor y Robertson (1975), se listan los virus y los nematodos transmisores correspondientes. Los nepovirus infectan plantas silvestres, cultivos anuales y cultivos perennes. El rango natural del huésped varía mucho con cada virus, al igual que la gravedad de las enfermedades que inducen (Martelli y Taylor, 1990).

En árboles frutales, el primer síntoma de infección consiste en la aparición de manchas en las hojas de las plantas. Entre los virus que afectan frutales se pueden mencionar el CLRV y TomRSV que causan trastornos en el manzano (*Malus sylvestris*) conocidos como "flat apple" y "union necrosis and decline", respectivamente. En el primero, las plantas afectadas se vuelven progresivamente más débiles y atrofiadas, mientras que en el segundo los árboles infectados desarrollan una necrosis de la madera en el cilindro en la unión del injerto, posiblemente debido a la reacción hipersensible del vástago al virus, lo que conduce a una disminución progresiva (Martelli y Taylor, 1990). El cerezo (*Prunus avium*) es susceptible al TomRSV por lo que los árboles afectados ven reducido su vigor y rendimiento. Este mismo agente (TomRSV) afecta también al duraznero (*Prunus persica*), causando diferentes patrones de decoloración amarilla y

distorsión severa de las hojas (Martelli y Taylor, 1990).

En plantas perennes como viñedos, la enfermedad a veces no se manifiesta hasta 2 ó 3 años después de la plantación y se extiende muy lentamente, pocos metros al año. Otra característica a destacar es la persistencia de la infección en el suelo durante períodos largos, incluso en barbechos o en presencia de plantas resistentes (Arias, 1983).

Un ejemplo importante de enfermedad causada por nepovirus (GLFV) es la degeneración de la vid, que consiste en síndromes caracterizados por deformaciones de las hojas, moteado clorótico, reducción del vigor y mala fijación de la fruta (hoja de abanico); o por decoloraciones amarillas brillantes del follaje (mosaico amarillo) o manchas amarillas de cromo a lo largo de las venas principales (Martelli y Taylor, 1990).

Algunos nepovirus (ArMV, RRV, SLRV, TBRV y TomRSV) infectan a la frutilla. Los síntomas consisten en manchas cloróticas, anillos y / o manchas amarillas de las hojas, que también pueden estar torcidas, ahuecadas o arrugadas (Martelli y Taylor, 1990).

La patología a nivel de la raíz es similar en *Longidorus* y *Xiphinema*, donde se observa un oscurecimiento del tejido, hiperplasia cortical, proliferación de las raíces laterales y agallas en la punta de la raíz. A veces, se establece una respuesta necrótica en la vecindad del sitio de alimentación (Hunt, 1993; Weischer y Almeida, 1995).

Tabla 1. Virus y nematodos transmisores. (*) Virus presentes en Argentina

Virus	Vector	Cultivo infectado
Arabic mosaic virus (ArMV)*	<i>X. diversicaudatum</i> , <i>X. coxi</i>	Tomate cherry, pepino, vid, frambuesa, ruibarbo
Tomato ringspot viruses (ToRV)	<i>X. bricolense</i>	Tomates
Tomato black ring virus (TBRV)	<i>L. attenuatus</i> , <i>L. elongatus</i>	Apio, alcachofa, lechuga, durazno, papa, frambuesa, frutilla, remolacha, tomate
Cherry rasp leaf virus (CRLV)*	<i>X. californicum</i> , <i>X. rivesi</i>	Cereza, ajo
Cherry chlorotic ringspot virus (CCRV)	<i>X. diversicaudatum</i>	Cereza
Cherry leaf roll virus (CLRV)	<i>X. diversicaudatum</i> , <i>X. coxi</i> , <i>X. vuittenezi</i> , <i>L. elongatus</i> , <i>L. leptocephalus</i>	Tomate cherry, mora, olmo, ruibarbo
Tobacco ringspot virus (TRV)	<i>X. californicum</i> , <i>X. americanum</i> , <i>X. coxi</i> , <i>X. rivesi</i>	Poroto, arándano, gladiolo, vid, tabaco
Peach rosette virus (PRV)	<i>X. rivesi</i> , <i>L. diadecturus</i>	Durazno
Strawberry latent ringspot virus (SLRSV)*	<i>X. diversicaudatum</i> , <i>X. coxi</i>	Grosella negra, tomate cherry, apio, durazno, ciruela, frambuesa, frutilla
Grapevine fanleaf virus (GLFV)*	<i>X. index</i> , <i>X. italiae</i>	Vid, durazno
Hop strain virus	<i>X. diversicaudatum</i>	Lúpulo
Mulberry ringspot virus (MRV)	<i>L. martini</i>	Mora
Raspberry ringspot virus (RpRSV) (Scottish strain)	<i>X. diversicaudatum</i> , <i>L. elongatus</i> , <i>L. macrosoma</i>	Arándano, frambuesa, grosella roja, frutilla
Raspberry ringspot virus (RpRSV) (English strain)	<i>X. diversicaudatum</i> , <i>L. elongatus</i> , <i>L. macrosoma</i>	Tomate

Hábitat

Los longidóridos son más abundantes en suelos arenosos o bien estructurados que en suelos pesados, aunque las especies pequeñas pueden ser más abundantes en estos últimos (Zullini, 1975). Las poblaciones son altas en profundidades por debajo de 20 cm, aunque pueden encontrarse a profundidades mayores a un metro. *Xiphinema mediterraneum*, puede encontrarse a 1,50 m de profundidad en viñedos y *X. index* a 3 metros de profundidad en suelo arenoso. *Longidorus porfundorum* puede encontrarse entre 60 y 90 cm de profundidad (Zullini, 1975; Weischer y Almeida, 1995).

Los longidóridos son frágiles y dependen en gran medida de su biotopo; generalmente ocupan habitats uniformes (Boag et al., 1987). Debido a su cuerpo delgado y largo, son de movimientos lentos y susceptibles a los daños mecánicos. Son considerados estrategias K y del tipo de alimentación 1d (alimentación de plantas) en la clasificación de los hábitos alimenticios dada por Yeates et al. (1993).

De los tres tipos de distribución horizontal de los organismos en el espacio, regular, al azar y agregada, la última parece constituir la regla en los nematodos. Sin embargo, se ha observado que algunos longidóridos presentan una distribución menos agregada que otros grupos de nematodos (Boag et al., 1987).

Alimentación

El ciclo de la alimentación comprende las fases de exploración, penetración, salivación, ingestión y retirada. La penetración difiere entre *Longidorus* y *Xiphinema*, ya que en *Longidorus* el odontoestilete penetra en el centro de la raíz hasta que está totalmente proyectado, mientras que en *Xiphinema*, el odontoestilete generalmente penetra sólo a una corta distancia (Hunt, 1993). *Longidorus* muestra preferencia por alimentarse de la punta de la raíz, la cual, al ser atacada, toma la forma de gancho o forma una agalla terminal. Las raíces laterales que se forman son también atacadas. *Xiphinema* no se alimenta cerca de la punta de la raíz, a menudo ataca en la zona de los pelos radicales (Hunt, 1993; Weischer y Almeida, 1995).

Extracción de los longidóridos de la muestra de suelo

La eficiencia en detectar los nematodos del suelo o en estimar su abundancia, depende del diseño del muestreo y de las técnicas de extracción. Los longidóridos se extraen del suelo mediante la aplicación de diferentes técnicas (Flegg, 1967; Coolen y D'Herde, 1977; Brown y Boag, 1988). El número de nematodos separados de una muestra está influenciado por la época del año, el tamaño de la muestra, las herramientas de muestreo y la distribución horizontal

y vertical de los nematodos (Boag et al., 1987). El conocimiento de ambas distribuciones es una herramienta útil para lograr precisión en el muestreo, sobre todo para lograr extraer individuos aún en poblaciones con baja densidad de nematodos en el suelo.

Situación en Argentina y Uruguay

En Argentina, cuatro géneros de Longidoridae están presentes: *Xiphinema* con siete especies (*X. krugi*, *X. index*, *X. surinamense*, *X. americanum*, *X. rivesi*, *X. diversicaudatum* y *X. vulgare*), *Xiphidorus* con seis especies (*X. achalae*, *X. parthenus*, *X. tucumanensis*, *X. yepesara*, *X. saladillensis* y *X. balcarceanus*) (Luc y Doucet, 1990; Chaves y Mondino, 2013), *Longidorus* con dos especies (*L. elongatus* y *L. laevicapitatus*) (Azpillicueta y Chaves, 2013) y *Paraxiphidorus* con dos especies (*Paraxiphidorus michelluci*, *P. brevistylus*) (Coomans y Chaves, 1996; Decraemer et al., 1998).

En Uruguay, se citaron tres especies de *Xiphinema* (*X. americanum*, *X. index* y *X. krugi*) (Alvarez Argudin, 1970; Meza y Alvarez Argudin, 1974), tres especies de *Xiphidorus* (*X. uruguayensis*, *X. balcarceanus*, *X. minor*), una especie de *Paraxiphidorus* (*P. heynsi*) (Coomans et al., 1996) y una de *Australodorus* (*A. enigmaticus*) (Coomans et al., 2004).

Plaga cuarentenaria

Se considera una plaga cuarentenaria a aquella que reviste importancia económica potencial para el área en peligro aún cuando no se encuentra presente o, si lo está, no está extendida y se encuentra bajo control oficial (FAO 2017). Dentro de la familia Longidoridae las especies citadas para Argentina: *Xiphinema brevicolle* (parasitando *Olea europea*), *Xiphinema diversicaudatum* (parasitando *Fragaria* spp., *Malus* spp., *Mentha* spp., *Pinus ponderosa*, *Prunus* spp., *Pyrus* spp., *Rosa* spp., *Rubus* spp., *Vitis* spp.) y *Xiphinema italiae* (parasitando vid, frutales, coníferas, eucalipto) y Uruguay: *Xiphinema californicum* (parasitando *Prunus avium*, *Vitis* spp.), *Xiphinema diversicaudatum* (parasitando *Fragaria* spp., *Mentha* spp., *Pinus ponderosa*, *Prunus* spp., *Pyrus* spp., *Rosa* spp., *Rubus* spp., *Vitis* spp.), *Xiphinema italiae* (parasitando *Citrus* spp., *Vitis vinifera*), son consideradas de importancia cuarentenaria (FAO 2007, 2018).

CONCLUSION

La capacidad de especies de nematodos de la familia Longidoridae de transmitir virus que ocasionan daños a una gran variedad de plantas hospedadoras las convierten en especies de importancia económica. Debido a esto, es fundamental contar con un registro actualizado sobre la distribución y tipos de virus asociados. En esta revisión, se brinda información acerca de estos nematodos a nivel genérico, se

actualiza el listado de especies presentes en Sudamérica, las especies transmisoras de virus en Argentina y las especies cuarentenarias de Argentina y Uruguay. La divulgación de estos datos será de vital importancia para el monitoreo de estos organismos y la disminución de los daños que puedan ocasionar.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a la Diseñadora en Comunicación Visual, Laura Morote por confeccionar las láminas del presente trabajo.

LITERATURA CITADA

- Alvarez Argudin, J. 1970. New information of nematodes of vine in Uruguay. Boletín Informativo, Ministerio de Ganadería y Agricultura, Uruguay N° 1342: 5-6.
- Arias, M. 1983. Nematodos transmisores de virus en los árboles frutales. Boletín de Sanidad Vegetal. Plagas 9, 167-181.
- Azpilicueta, C., Chaves, E. 2013. Morphometrics of a population of *Longidorus* juveniles and a female of *L. laevicapitatus*, species found for the first time in Argentina. Nematropica, 43, 271-275.
- Boag, B., Brown, D.J.F., Topham, P.B. 1987. Vertical and horizontal distribution of virus-vector nematodes and implications for sampling procedures. Nematology 33, 83-96.
- Brown, D.F., Weischer, B. 1998. Specificity, exclusivity and complementarity in the transmission of plant viruses by plant parasitic nematodes: an annotated terminology. Fundamental applied Nematology 21: 1-11.
- Brown, D.J. F., Boag, B. 1988. An examination of methods used to extract virus-vector nematodes (Nematoda: Longidoridae and Trichodoridae) from soil samples. Nematologia mediterranea 16, 93-99.
- Chaves, E. 2009. Nematode distribution on horticultural crops from the provinces of Buenos Aires and Rio Negro, Argentina (Poster presentation). Second International Congress of Tropical Nematology, ONTA-SBN, 4-9 Octubre 2009, Maceió, Brazil, p. 119 [Abstr.]
- Chaves, E.; Coomans, A. 1984. Three new species of *Xiphidorus* from Argentina with comments on *Xiphinema sandellum* Heyns, 1966. Revue Nématologie. 7, 3-12.
- Chaves, E, Mondino, E. 2013. Description of some *Xiphinema* species populations (nematoda) from Argentina. Nematropica 43 (43): 68-77.
- Coolen, W.A., D'Herde, C.J. 1977. Extraction de *Longidorus* and *Xiphinema* spp. du sol par centrifugation en utilisant du silice colloidal. Nematologia mediterranea 5, 195-206.
- Coomans, A. 1975. Morphology of Longidoridae. In: Lamberti, F., Taylor, F.C.E. and Seinhorst, J.W. (Eds.). Nematode vectors of plant viruses. London and New York, Plenum Press, pp.15-37.
- Coomans, A. 1985. A phylogenetic approach to the classification of the Longidoridae (Nematoda: Dorylaimida). Agriculture, Ecosystems and Environment 12, 335-354.
- Coomans, A. 1996. Phylogeny of the Longidoridae. Russian Journal of Nematology 4, 51-60.
- Coomans, A., Chaves, E. 1996. *Paraxiphidorus michelluci* n. g., n. sp. from Argentina (Nematoda: Longidoridae) Fundamental and Applied Nematology. 18 (3), 303-306.
- Coomans, A., Chaves, E., De León, L. 1996. Xiphidoriini (Nematoda: Longidoridae) from Uruguay. Bulletin de l'Institut Royale des Sciences Naturelles de Belgique. Biologie 66, 5-15.
- Coomans, A., Olmos, I., Casella, E., Chaves, E. 2004. *Australodorus enigmaticus* n. g. n. sp. (Nematoda: Longidoridae) from Uruguay. Nematology 6 (2), 183-191.
- Crozzoli, R. 2002. Especies de nematodes fitoparasíticos en Venezuela. Interciencia 27 (7), 354-364.
- Decraemer, W., Chaves, E. 2012. Longidoridae and Trichodoridae. In: Manzanilla-López, R. H. and Marbán-Mendoza, N. (eds.) Practical Plant Nematology. Biblioteca Básica de Agricultura, Mexico, pp. 579-617.
- Decraemer, W., Geraert, E. 2006. Ectoparasitic nematodes. En: Perry, R.N. & Moens, M. (Eds.). Plant Nematology. CABI Publishing: Wallingford, UK. 447.
- Decraemer, W., Robbins, R.T. 2007. The who, what and where of Longidoridae and Trichodoridae. Journal of Nematology 39, 295-297.
- Decraemer, W., Doucet, M. E., Coomans, A. 1998. Longidoridae from Argentina with the description of *Paraxiphidorus brevistylus* sp. n. (Nematoda: Longidoridae). Fundamental and applied nematology 21 (4), 371-388.
- Doucet, M. E., Ferraz, L. C., Magunacelaya, J. C., Brown, D. J. F. 1998: The occurrence and distribution of longidoridae (nematoda) in Latin America. Russian Journal of nematology 6: 111-128.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). 2007. Lista de plagas Cuarentenarias Ausentes.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). 2017. Normas internacionales para medidas fitosanitarias 5: Glosario de términos fitosanitarios.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). 2018. Lista de plagas Cuarentenarias Ausentes.
- Flegg, J.J.M. 1967. Extraction of *Xiphinema* and *Longidorus* from soil by a modification of Cobb's

- decanting and sieving technique. *Annals of applied Biology* 60, 429-437.
- Gooch, P.S.; Siddiqi, M.R.; Franklin, M.T. 1977. C.I.H. Descriptions of Plant-parasitic Nematodes. Commonwealth Agricultural Bureaux. In: *Agris*. 46 pp.
- Halbrendt, J.M. 1993. Virus-vector Longidoridae and their associated viruses in the Americas. *Russian Journal of Nematology* 1, 65-68.
- Halbrendt, J.M.; R.T. Robbins, T.C. Vrain; Brown, D.J.F. 1997. *Longidorus*, *Paralongidorus* and *Xiphinema* species with three juvenile developmental stages. *Mededelingen van de Faculteit Landbouwwetenschappen Rijksuniversiteit Gent*. 62/3, 691-699.
- Hewitt, W.B.; Raski, D.J.; Goheen, A.C. 1958. Nematode vector of soil-borne fanleaf virus of grapevines. *Phytopathology* 48, 586-595.
- Hunt, D.J. 1993. Aphelenchida, Longidoridae and Tichodoridae: their systematics and bionomics. *International Institut of Parasitology*. CAB International, 352 pp.
- Jairajpuri, M. S.; Ahmad, W. 1992. Dorylaimida. Freelifving, predaceous and plant-parasitic nematodes. New Delhi, India, Oxford & IBH Publishing Co. 458 p.
- Liebenberg, W., Heyns, J and Swart, A. 1993. Studies on *Paralongidorus* species from South Africa. III. Redescription of two species and new data on the morphology of several others (Nematoda: Longidoridae). *Phytophylactica* 25, 231-242.
- Luc, M.; Coomans, A. 1988. *Xiphinema smoliki* n. sp. and *Longidorus pawneensis* n. sp. (Nemata: Longidoridae) from Colorado, USA. *Revue de Nematologie* 11 (2), 137-142.
- Luc, M; Doucet, M. E. 1990. La familia Longidoridae Thorne, 1935 (Nemata) en Argentina. *Distribución*. *Revista de Ciencia Agropecuaria, Córdoba, Argentina* 7: 19-25.
- Manzanilla-López, R. H.; Marbán-Mendoza, N. *Practical Plant Nematology*. 2012. Montecillo, Texcoco: Biblioteca Básica de Agricultura. 881 pp.
- Martelli, G. P., Taylor, C. E. 1990. Distribution of Viruses and their Nematode Vectors. *Advances in Disease Vector Research* 151-189.
- Meza, L., Alvarez Argudin, J. 1974. Primera lista de nematodos fitoparásitos determinados para el Uruguay. Montevideo (UY): MAP, dirección y centro de investigación en sanidad vegetal. 7pp.
- Oliveira, C.M.G., Neilson, R. 2006. Taxonomy of Longidorid Nematodes and Dichotomous Keys for the Identification of *Xiphinema* and *Xiphidorus* Species Recorded in Brazil. *Arquivos do Instituto Biology Sao Paulo* 73,131-141.
- 28 Rashid, F., Coomans, A., Sharma, R.D. 1986. Longidoridae (Nemata: Dorylaimida) from Bahia State, Brazil. *Nematologia mediterranea* 14, 235-250.
- Robbins, R.T.; Brown, D.J.F.; Halbrendt, J.M.; Vrain, T.C. 1996. Compendium of juvenile stages of *Xiphinema* species (Nematoda: Longidoridae). *Russian Journal of Nematology* 4, 163-171.
- Siddiqi, M.R., Baujard, P., Mounport, D. 1993. Descriptions of *Paratylenchus pernoxius* sp. n. and *Paralongidorus duncani* sp. n. from Senegal, and the synonymization of *Longidoroides* with *Paralongidorus*. *Afro-Asian Journal of Nematology* 3, 81-89.
- Taylor, C.E, Robertson, W.M. 1975. Acquisition, retention and transmission of viruses by nematodes. In: Lamberti, F., Taylor, F.C.E. and Seinhorst, J.W. (Eds.). *Nematode vectors of plant viruses*. London and New York, Plenum Press, pp. 253-276.
- Yeates, G.W.; Bongers, T.; de Goede, R.G.M.; Freckman, D.W.; Georgieva, S.S. 1993. Feeding habits in soil nematodes Families and Genera-An outline for soil ecologists. *Journal of Nematology* 25, 315-331.
- Weischer, B. 1975. Ecology of *Xiphinema* and *Longidorus*. In *Nematode Vectors of Plant Viruses*. (eds. F. Lamberti, C. E. Taylor and J. W. Seinhorst), Plenum Press: London and New York, 291-307.
- Weischer, B., Almeida, M.T.M. 1995. Ecology of longidorid nematodes. *Russian Journal of Nematology* 31, 9-21.
- Zullini, A. 1975. Ecologia dei nematodi del suolo. *Memoria Istituto Lombardo Scienze e Lettere* 26, 289-380.

Recibido: 15 de julio 2019

Aceptado: 24 de septiembre 2019
