
REQUERIMENTS TÈRMICS I DINÀMICA DE POBLACIÓ DE *MELOIDOGYNE* SPP. EN COGOMBRE I PÈRDUES DE PRODUCCIÓ EN HIVERNACLE

**Ariadna Giné,¹ Manuel López-Gómez,² María Dolores Vela,³
Cèsar Ornat,¹ Miguel Talavera,⁴ Soledad Verdejo-Lucas⁵
i Francesc Xavier Sorribas¹**

1. Departament d'Enginyeria Agroalimentària i Biotecnologia (DEAB),
Universitat Politècnica de Catalunya (UPC)
2. Departament de Protecció Vegetal, Institut de Recerca i Tecnologia
Agroalimentàries (IRTA)
3. Instituto Andaluz de Investigación y Formación Agraria, Pesquera,
Alimentaria y de la Producción Ecológica (IFAPA), Centro de Chipiona
4. IFAPA, Centro Camino de Purchil, Granada
5. IFAPA, Centro de la Mojenera, Almería

REBUT: 28 de maig de 2014 – ACCEPTAT: 12 de juny de 2014

RESUM

Es van dur a terme diversos estudis per a determinar: *a*) els requeriments tèrmics necessaris perquè *Meloidogyne incognita* i *M. javanica* completin un cicle de vida en cogombre, considerant dues etapes del cicle: entre la inoculació del sòl amb formes juvenils a l'inici de la producció d'ous, i de l'inici de la producció d'ous a l'inici d'emergència de juvenils de la generació següent; *b*) la taxa màxima de multiplicació i la densitat d'equilibri de *M. incognita* en cogombre, i *c*) les pèrdues de producció del cogombre conreat de juliol a novembre en hivernacle. Els requeriments tèrmics de *M. incognita* i *M. javanica* en cogombre no van diferir entre processos biològics. El nombre de graus acumulats (graus/dia, *GD*) necessaris des de la inoculació del sòl amb juvenils fins que el nematode assolí l'estadi de femella adulta i començà a pondre ous va ser de 294 per sobre la temperatura base (*T_b*) de 12,1 °C; 213 (*T_b* = 8,0 °C) des de l'inici de producció d'ous fins que

Correspondència: Francesc Xavier Sorribas. C. Esteve Terradas, 8, 08860 Castelldefels. A/e: Francesc.xavier.sorribas@upc.edu.

s'inicià l'emergència de formes juvenils, i 500 ($T_b = 11,4$ °C) per a completar el cicle de vida. Els experiments a l'hivernacle es van realitzar entre els anys 2009 i 2012. *M. incognita* va completar tres generacions per cultiu. La taxa màxima de multiplicació va ser de 1.147, i la densitat d'equilibri, de 625 formes juvenils (J2) per 250 cm⁻³ de sòl. La relació entre la densitat de nematodes just abans de trasplantar (P_i) i la producció de cogombre s'ajustà al model de pèrdues de producció de dany de Seinhorst. El llindar de tolerància del cultiu va ser inferior al nivell de detecció, i assolí pèrdues màximes de producció del 88 %.

PARAULES CLAU: *Cucumis sativus*, densitat d'equilibri, *Meloidogyne* spp., taxa de multiplicació, requeriments tèrmics, llindar de tolerància.

REQUERIMIENTOS TÉRMICOS Y DINÁMICA DE POBLACIÓN DE MELOIDOGYNE SPP. EN PEPINO Y PÉRDIDAS DE PRODUCCIÓN EN INVERNADERO

RESUMEN

Se llevaron a cabo varios estudios para determinar: *a*) los requerimientos térmicos necesarios para que *Meloidogyne incognita* y *M. javanica* completen un ciclo de vida en pepino, considerando dos etapas del ciclo biológico: desde la inoculación del suelo con formas juveniles hasta el inicio de producción de huevos, y desde el inicio de producción de huevos hasta el inicio de la emergencia de los juveniles de la siguiente generación; *b*) la tasa máxima de multiplicación y la densidad de equilibrio de *M. incognita* en pepino, y *c*) las pérdidas de producción del pepino cultivado desde julio a noviembre en invernadero. Los requerimientos térmicos necesarios para completar el ciclo de vida de *M. incognita* y *M. javanica* en pepino, así como para completar cada una de las etapas, no difirieron. El número de grados acumulados (grados/día, *GD*) necesarios desde la inoculación del suelo hasta que el nematodo alcanza el estadio de hembra adulta que empieza a producir huevos fue de 294 por encima de 12,1 °C de temperatura base (T_b); 213 ($T_b = 8,0$ °C) desde el inicio de producción de huevos hasta el inicio de la emergencia de juveniles, y 500 ($T_b = 11,4$ °C) para completar el ciclo de vida. En los experimentos en invernadero realizados desde 2009 hasta 2012, *M. incognita* completó tres generaciones por cultivo. La tasa máxima de multiplicación fue de 1.147, y la densidad de equilibrio, de 625 formas juveniles (J2) por 250 cm⁻³ de suelo. La relación entre la densidad de nematodo justo antes de trasplantar (P_i) y la producción de pepino se ajustó al modelo de pérdidas de producción de Seinhorst. El límite de tolerancia se encontraba por debajo del nivel de detección, y se alcanzaron pérdidas máximas de producción del 88 %.

Requeriments tèrmics i dinàmica de població de *Meloidogyne* spp.

PALABRAS CLAVE: *Cucumis sativus*, densidad de equilibrio, *Meloidogyne* spp., tasa de multiplicación, requerimientos térmicos, límite de tolerancia.

THERMAL REQUIREMENTS AND POPULATION DYNAMICS OF ROOT-KNOT NEMATODES ON CUCUMBER AND YIELD LOSSES UNDER PROTECTED CULTIVATION

ABSTRACT

Several studies were carried out to determine: *a*) thermal requirements for completion of the life cycle of *Meloidogyne incognita* and *M. javanica* on cucumber considering two stages in the cycle: from soil inoculation to the start of egg laying by females, and from the start of egg laying to the start of the emergence of juveniles; *b*) the maximum multiplication rate and the equilibrium density of *M. incognita*, and *c*) yield losses of cucumber cultivated from July to November in plastic greenhouse. The thermal requirements of *M. incognita* and *M. javanica* in cucumber did not differ between biological processes. The number of accumulated degrees (degrees/day, *DD*) from soil inoculation with juveniles to the point where the nematode reached the adult female stage and started laying eggs was 294 above 12.1°C of base temperature (*T_b*); 213 (*T_b* = 8.0°C) for egg production and emergence of juveniles (*J₂*), and 500 (*T_b* = 11.4°C) to complete the life cycle. In plastic greenhouse experiments conducted from 2009 to 2012, *M. incognita* completed three generations per crop. The maximum multiplication rate was 1,147 and the equilibrium density was 625 juveniles (*J₂*) per 250 cm⁻³ soil. The relationship between nematode densities at planting (*P_i*) and cucumber yield fitted the Seinhorst damage function model. The tolerance limit was below detection level with a maximum yield loss of 88%.

KEYWORDS: *Cucumis sativus*, equilibrium density, *Meloidogyne* spp., multiplication rate, thermal requirements, tolerance limit.

1. INTRODUCCIÓ

El cultiu del cogombre (*Cucumis sativus* L.) a Espanya ocupa una superfície de 8.148 ha, amb una producció anual de 664.975 tones, de les quals un 63,5 % es cultiva sota coberta. Concretament, a Catalunya el cultiu ocupa 114 ha i es produeixen 3.475 tones anualment (Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, 2012). Es tracta d'un cultiu susceptible a les espècies del nematode *Meloidogyne* més comunes (*Meloidogyne arenaria*, *M. incognita* i *M. javanica*), les quals poden reduir la producció fins a un 60 %

en hivernacles comercials (Ornat *et al.*, 1997). *Meloidogyne* spp. és un animal poiquiloterm; la temperatura del sòl afecta la seva taxa de desenvolupament (Tyler, 1933), el nombre de generacions que pot completar, la taxa de creixement i les pèrdues de producció del cultiu (Ehwaeti *et al.*, 1998). Perquè el nematode completi el seu cicle en un cultiu o per a canviar d'estadi biològic requereix un nombre de graus acumulats (graus/dia, *GD*) per sobre d'una temperatura base (*Tb*). El cicle de vida de *Meloidogyne* comença amb les formes juvenils de segon estadi (J2), localitzades al sòl, que penetren a les arrels de la planta hoste, estableixen un lloc d'alimentació permanent i esdevenen sedentàries. Sota condicions favorables, els J2 muden tres vegades fins a arribar a femella adulta. Les femelles es reproduïxen partogènicament, ponen un gran nombre d'ous dins d'una matriu gelatinosa, la massa d'ous, que es localitza en la superfície o dins de les agalles de les arrels. La majoria dels ous es desenvolupen fins a juvenils de primer estadi que muden una vegada dins l'ou. Els J2 emergiran de l'ou i deixaran la massa d'ous a la recerca d'una nova arrel (Taylor i Sasser, 1978). En absència de factors limitadors, les poblacions de *Meloidogyne* incrementen proporcionalment a la densitat prèvia al trasplantament (*Pi*). La taxa de multiplicació (*Pf/Pi*, on *Pf* és la densitat al final del cultiu) és màxima (*a*) a valors baixos de *Pi*, però decreix quan *Pi* s'incrementa a causa de la competència per l'aliment (Seinhorst, 1970), tendint a establir-se al voltant de la densitat d'equilibri (*E*), en la qual la planta pot proporcionar suficient aliment per a mantenir la població (*Pf = Pi*). Les dues constants, *a* i *E*, són indicadors de l'estatus de l'hoste (Seinhorst, 1967). La *Pi* també està relacionada amb la producció, descrita amb la funció de dany de Seinhorst (1965), que ens dóna informació sobre la tolerància de la planta.

Els objectius del present estudi van ser:

- a) Determinar els requeriments tèrmics de diferents estadis biològics i del cicle complet de *M. incognita* i *M. javanica* en cogombre.
- b) Determinar la taxa màxima de multiplicació i la densitat d'equilibri de *M. incognita*.
- c) Determinar les pèrdues de producció provocades per *M. incognita* en cogombre en hivernacle.

2. MATERIAL I MÈTODES

2.1. Requeriments tèrmics

Es van determinar els requeriments tèrmics dels estadis biològics: «inoculació de sòl amb formes juvenils a inici de producció d'ous» i «inici de producció d'ous a inici d'emergència de juvenils de la generació següent», i del cicle complet de *M. incognita* i *M. javanica* en cogombre.

Requeriments tèrmics i dinàmica de població de *Meloidogyne* spp.

Plantes de cogombre cv. Dasher II de dues setmanes d'edat es van trasplantar en pots de 200 cm³ amb sorra estèril, van ser inoculades una setmana més tard amb 200 J2 i es van col·locar en cambres climàtiques (16 h de llum i 8 h de foscor) a temperatures de 17, 21, 25 i 28 °C.

Es van dur a terme diferents valoracions per a seguir els estadis biològics. Es prenién tres plantes periòdicament per a seguir el desenvolupament i, quan l'estadi biològic s'esperava que aparegués, les plantes es prenién diàriament. Per a observar els nematodes a l'interior de les arrels, es tenyien amb una solució al 0,05 % de fucsina àcida (Bridge i Page, 1982). Per a observar la producció d'ous i l'emergència de J2, les arrels se submergien en una solució d'erio glucina al 0,01 % durant dues hores per a tenyir de blau la gelatina de les masses d'ou (Omwega *et al.*, 1988) i poder-les així col·locar en una solució a l'1 % de NaOCl per a desfer-les i observar els ous buits i/o els J2.

Les temperatures de cada cambra es van registrar diàriament cada trenta minuts mitjançant una sonda introduïda dins dels pots. El nombre de dies requerits per a cada estadi biològic es va expressar com la inversa del temps transcorregut entre estadi ($dies^{-1}$) per a obtenir la relació lineal amb les temperatures del sòl ($dies^{-1} = aT - b$). La temperatura base (T_b) es va calcular quan $dies^{-1} = 0$, $T_b = b/a$. Els graus/dia acumulats (GD) per sobre de T_b es van calcular com la inversa del pendent ($1/a$) (Trudgill, 1995). Les rectes de regressió per estadi biològic i pel cicle complet es van comparar entre les espècies de *Meloidogyne* i, si no es trobaven diferències ($P < 0,05$), es generava un model general.

2.2. Assaig en hivernacle

En l'hivernacle de plàstic de la Universitat Politècnica de Catalunya localitzat a Viladecans i infestat de *M. incognita* es va determinar la taxa màxima de multiplicació (a), la densitat d'equilibri (E) i les pèrdues de producció de cogombre.

En cadascuna de les seixanta parcel·les de 9,6 m² de l'hivernacle es van cultivar vint-i-quatre plantes de cogombre cv. Dasher II durant els mesos de juliol a novembre dels anys 2009 al 2012. Les temperatures del sòl es van registrar diàriament per a cada cultiu a intervals de 30 min amb sondes col·locades a una profunditat de 15 cm.

Es va estimar la P_i i la P_f prenent mostres del sòl de cada parcel·la a l'inici i al final de cada cultiu i col·locant-les en safates Baermann (Whitehead i Hemming, 1965) durant una setmana. Per a determinar la producció, es collien i es pesaven els fruits, quan assolien una mida comercial, de les vuit plantes centrals de cada parcel·la. La producció relativa de cogombre amb els valors de P_i es va sotmetre a una anàlisi de regressió per a determi-

nar si s'ajustava a la funció de dany del nematode sobre un cultiu de Seinhorst ($y = m + (1 - m) z^{(Pi - T)}$, on y : producció relativa del cultiu; m : producció mínima relativa del cultiu; T : límit de tolerància del cultiu; z : constant relacionada amb l'efecte d'un sol nematode sobre el cultiu). Si no es trobaven diferències entre m , T i z , les dades s'agregaven per a construir un model general. La taxa de multiplicació (Pf/Pi) es va calcular transformant les dades a $\log_{10}(x)$ i la relació entre Pf/Pi i Pi per any va ser sotmesa a una anàlisi de variància per a comparar les rectes de regressió. Si no es trobaven diferències entre els anys ($P < 0,05$), s'elaborava un model general per a estimar la taxa màxima de multiplicació (a) i la densitat d'equilibri (E).

3. RESULTATS I DISCUSSIÓ

3.1. Requeriments tèrmics

La inversa del temps fins a la producció d'ous i fins a l'emergència de J2, així com per a completar el cicle de vida, es va incrementar de manera lineal amb la temperatura, i alhora no va diferir entre espècies ($P < 0,05$).

Els requeriments tèrmics fins a la producció d'ous, fins a l'emergència i per al cicle de vida complet es mostren en la taula I.

Altres estudis han desenvolupat models fenològics de cicles de vida complets i separant estadis biològics per a moltes espècies de *Meloidogyne* en plantes cultivades (Ferris *et al.*, 1978; Lahtinen *et al.*, 1988; Madulu i Trudgill, 1994; Ploeg i Maris, 1999; Tzortzakakis i Trudgill, 2005; Maleita *et al.*, 2012). Separar els requeriments tèrmics en els estadis biològics estudiats és útil per a prendre decisions a camp com canviar les dates de plantació per a prevenir la infecció de les arrels, reduir el nombre de generacions i prevenir les pèrdues de producció o reduir la infestació utilitzant cultius trampa. A més, també pot ser útil per a incrementar l'eficàcia d'antagonistes

TAULA I. *Temperatura base (Tb) i graus/dia (GD) per als estadis biològics «Inoculació - producció d'ous», «producció d'ous - emergència de juvenils» i cicle complet de Meloidogyne incognita i Meloidogyne javanica en cogombre cv. Dasher II*

Inoculació - producció d'ous		Producció d'ous - emergència		Cicle de vida complet	
Tb (°C)	GD (°C acumulats)	Tb (°C)	GD (°C acumulats)	Tb (°C)	GD (°C acumulats)
12,1	294	8	213	14	500

FONT: Elaboració pròpia.

Requeriments tèrmics i dinàmica de població de *Meloidogyne* spp.

o nematicides per a aplicar-los quan les femelles comencen a pondre els ous o els J2 comencen a emergir. No obstant això, els requeriments tèrmics han de ser validats a camp per tal que puguin ser utilitzats per tècnics i agricultors tal com s'utilitzen ja per al cultiu de tomàquet a Califòrnia ($T_b = 10\text{ }^\circ\text{C}$ i $S[GD]=600\text{-}700\text{ }^\circ\text{C}$) (Ferris *et al.*, 1985).

3.2. Assaig en hivernacle

Durant els quatre anys de producció, les temperatures del sòl van oscil·lar de $16,8\text{ }^\circ\text{C}$ a $33,5\text{ }^\circ\text{C}$. Concretament, *M. incognita* va completar tres generacions ($T_b = 11,4\text{ }^\circ\text{C}$) el 2009 ($GD=1.596\text{ }^\circ\text{C}$) i el 2012 ($GD=1.524\text{ }^\circ\text{C}$) i dues el 2010 ($GD=1.465\text{ }^\circ\text{C}$) i el 2011 ($GD=1.473\text{ }^\circ\text{C}$). El rang de valors de P_i va oscil·lar de 0 a $11.802\text{ J2 per } 250\text{ cm}^{-3}$ de sòl. Les relacions entre P_i i P_f/P_i es van ajustar a una funció potencial negativa. Les funcions entre els anys no van diferir estadísticament ($P < 0,05$); per tant, es va poder obtenir un model general ($P_f/P_i = 1.147,2 (P_i^{-1,0932})$; $R^2 = 0,6105$, $P < 0,0001$) en què la taxa màxima de multiplicació (a) va ser 1.147 i la densitat d'equilibri (E) $625\text{ J2 per } 250\text{ cm}^{-3}$ de sòl. La producció de cogombre en parcel·les sense nematodes va ser entre $5,4$ i $4,3\text{ kg/m}^2$ de superfície conreada el 2009, 2010 i 2012. El 2011, les plantes de cogombre no van produir cap fruit comercial a causa de l'avortament de les flors. La relació entre la producció de cogombre i la P_i es va ajustar a la funció de dany de Seinhorst els anys 2009, 2010 i 2012 (taula II). El límit de tolerància (T) va ser inferior al de detecció, amb pèrdues màximes de producció del 88 %.

En hivernacle, la taxa màxima de multiplicació i la densitat d'equilibri de *M. incognita* en cogombre va ser de 31,5 % i de 27 %, menor que en tomàquet susceptible cv. Durinta, en què el nematode completa tres generacions

TAULA II. Paràmetres estimats de la funció de dany de Seinhorst per a cogombre cv. Dasher II cultivat de juliol a novembre en hivernacle infestat per *Meloidogyne incognita* (anys 2009, 2010 i 2012)

Any	m	T (J2 250 cm^{-3} sòl)	z	R^2	P	Temperatura acumulada del sòl ($^\circ\text{C}$)
2009	$0,34 \pm 0,08$	$0,0004 \pm 0,0004$	$0,92 \pm 0,13$	0,662	$< 0,0001$	2.862
2010	$0,14 \pm 0,06$	$0,4 \pm 0,3$	$0,90 \pm 0,07$	0,685	$< 0,0001$	2.674
2012	$0,12 \pm 0,06$	$0,0003 \pm 0,0004$	$0,96 \pm 0,03$	0,489	$< 0,0001$	2.642

Valors expressats com les mitjanes \pm interval de confiança (95 %); m : producció mínima relativa de cogombre cv. Dasher II; T : límit de tolerància; z : constant relacionada amb l'efecte d'un nematode.

FONT: Elaboració pròpia.

(Giné *et al.*, 2012). Per tant, la densitat de població de *M. incognita* s'incrementarà més en tomàquet susceptible que en cogombre. El límit de tolerància en cogombre es troba sota el nivell de detecció, és a dir, que pot experimentar pèrdues de producció a baixes densitats del nematode. Doncs, el cogombre cv. Dasher II es considera un hoste susceptible-intolerant comparat amb un tomàquet cv. Durinta susceptible-tolerant.

4. CONCLUSIONS

Aquest treball dóna informació sobre el desenvolupament de *Meloidogyne* spp. en cogombre considerant els requeriments tèrmics (*Tb* i *S*), el creixement màxim de la població del nematode (*a*), quina serà la seva tendència (*E*) i l'efecte sobre la producció en les nostres condicions climàtiques. Amb aquestes dades i registrant alhora les temperatures del sòl durant un cultiu comercial, podrem prendre decisions més acurades per a un control més eficaç del nematode.

5. AGRAÏMENTS

Hem d'agrair a l'Institut Nacional d'Investigació i Tecnologia Agrària i Alimentària (INIA) i al Fons Europeu de Desenvolupament Regional (FEDER) el finançament del projecte RTA2010-00017-C02.

BIBLIOGRAFIA

- BRIDGE, J.; PAGE, S. L. J. (1982). «The rice root-knot nematode, *Meloidogyne graminicola*, on deep water rice (*Oryza sativa* subsp. *indica*)». *Revue de Nematologie*, núm. 5, p. 225-232.
- EHWAETI, M. E.; PHILLIPS, M. S.; TRUDGILL, D. L. (1998). «Dynamics of damage to tomato by *Meloidogyne incognita*». *Fundamentals and Applied Nematology*, núm 21, p. 627-635.
- FERRIS, H.; DU VERNAY, H. S.; SMALL, R. H. (1978). «Development of a soil-temperature data base on *Meloidogyne arenaria* for a simulation model». *Journal of Nematology*, núm 10, p.198-201.
- FERRIS, H.; ROBERTS, P. A.; THOMASON, I. J. (1985). «Nematodes». A: IPM MANUAL GROUP. *Integrated pest management for tomatoes*. Oakland, CA: University of California. Statewide Integrated Pest Management Project. Division of Agriculture and Natural Resources, p. 60-65. [Publicació núm. 3274]
- GINÉ, A.; ORNAT, C.; SORRIBAS, F. J. (2012). «Dinámica de población de *Meloi-*

Requeriments tèrmics i dinàmica de població de *Meloidogyne* spp.

- dogyne incognita* en cultivo de tomate y de pepino en invernadero». *Phytoma España*, núm. 237, p. 103.
- GRECO, N.; DI VITO, M. (2009). «Population dynamics and damage levels». A: PERRY, R. N.; MOENS, M.; STARR, J. L. (ed.). *Root-knot nematodes*. Wallingford, UK: CAB International, p. 246-274.
- LAHTINEN, A. E.; TRUDGILL, D. L.; THLIKKALA, K. (1988). «Threshold temperature and minimum time requirements for the complete life cycle of *Meloidogyne hapla* from northern Europe». *Nematologica*, núm. 34, p. 443-451.
- MADULU, J.; TRUDGILL, D. L. (1994). «Influence of temperature on *Meloidogyne javanica*». *Nematologica*, núm. 40, p. 230-243.
- MALEITA, C.; CURTIS, R.; ABRANTES, I. (2012). «Thermal requirements for the embryonic development and life cycle of *Meloidogyne hispanica*». *Plant Pathology*, núm. 61, p. 1002-1010.
- MINISTERIO DE AGRICULTURA, ALIMENTACIÓN Y MEDIO AMBIENTE (2012). «Superficies y producciones de cultivos: pepino» [en línea]. A: *Anuario de estadística 2011*. <<http://www.magrama.gob.es/es/estadistica/temas/publicaciones/anuario-de-estadistica/2011/default.aspx?parte=3&capitulo=13&grupo=6&seccion=23>> [Consulta: gener 2014]
- OMWEGA, C.; THOMASON, I. J.; ROBERTS, P. A. (1988). «A non-destructive technique for screening bean germplasm for resistance to *Meloidogyne incognita*». *Plant Disease*, núm. 72, p. 970-972.
- ORNAT, C.; VERDEJO-LUCAS, S.; SORRIBAS, F. J. (1997). «Effect of the previous crop on population densities of *Meloidogyne javanica* and yield of cucumber». *Nematropica*, núm. 27, p. 85-90.
- PLOEG, A. T.; MARIS, P. C. (1999). «Effects of temperature on the duration of the life cycle of a *Meloidogyne incognita* population. *Nematology*, núm. 1, p. 389-393.
- SEINHORST, J. W. (1965). «The relation between nematode density and damage to plants». *Nematologica*, núm. 11, p. 137-154.
- (1967). «The relationship between population increase and population density in plant parasitic nematodes. III. Definition of terms host, host status and resistance. IV. The influence of external conditions on the regulation of population density». *Nematologica*, núm. 13, p. 429-442.
- (1970). «Dynamics of population of plant parasitic nematodes». *Annual Review of Phytopathology*, núm. 8, p. 131-156.
- TAYLOR, A. L.; SASSER, J. N. (1978). *Biology, identification and control of root-knot nematodes* (*Meloidogyne* species). Raleigh, North Carolina: Department of Plant Pathology, North Carolina State University: US Agency for International Development.
- TRUDGILL, D. L. (1995). «An assessment of the relevance of thermal time models to Nematology». *Fundamentals and Applied Nematology*, núm. 18, p. 407-417.

- TYLER, J. (1933). «Development of the root-knot nematode as affected by temperature». *Hilgardia*, núm. 7, p. 391-415.
- TZORTZAKAKIS, A.; TRUDGILL, D. L. (2005). «A comparative study of the thermal time requirements for embryogenesis in *Meloidogyne javanica* and *M. incognita*». *Nematology*, núm. 7, p. 313-315.
- WHITEHEAD, A. G.; HEMMING, J. R. (1965). «A comparison of some quantitative methods of extracting small vermiform nematodes from soil». *Annual of Applied Biology*, núm. 55, p. 25-38.