

# Dinâmica de nemátodes fitoparasitas e sua relação com alguns parâmetros físico-químicos do solo durante o cultivo de beterraba sacarina

## Population dynamics of plant-parasitic nematodes and their relationships with some soil physico-chemical characteristics during sugarbeet cultivation

P. Barbosa<sup>1</sup>, P. Vieira<sup>1</sup> & M. Mota<sup>1</sup>

---

### RESUMO

O objectivo do estudo centrou-se na avaliação da dinâmica de nemátodes fitoparasitas, e relação com alguns parâmetros físico-químicos, num terreno utilizado para produção de beterraba sacarina, na zona de Coruche. Com o intuito de acompanhar o processo de crescimento da cultura, o estudo foi efectuado de Janeiro a Junho de 2003. Recorreu-se a métodos *standard* para a amostragem, extracção e observação dos nemátodes. Empregaram-se comparações estatísticas (Kruskal-Wallis) na análise da distribuição mensal dos fitoparasitas. As relações entre indivíduos e parâmetros físico-químicos do seu *habitat* foram verificadas por análise de componentes principais (PCA), análise canónica de correspondência (CCA) e correlações. Em virtude das acções causadas pelas práticas agrícolas, a comunidade decresceu de Janeiro a Abril, aumentando até Junho com o início do processo de rega. O número de nemátodes do género *Meloidogyne* foi significativamente supe-

rior, secundado por *Helicotylenchus* e *Tylenchus*. As correlações entre indivíduos e parâmetros ambientais indicam que, aparte a influência directa do hospedeiro, o cálcio, o potássio, o azoto e a humidade do solo influenciaram a abundância e as relações entre os géneros.

### ABSTRACT

The objective of this research was studying population dynamics of plant-parasitic nematodes (PPN) and their relationships with some soil physico-chemical characteristics, from 1 plot used for sugarbeet production in Coruche. The study was performed from January to June 2003, following the plant growth cycle. Standard sampling, extraction and observation methods were employed. Statistical comparisons (Kruskal-Wallis) were used to analyze nematode monthly distribution. Principal Component Analysis (PCA), Correspondence Canonical Analysis (CCA) and correlations were used to

---

<sup>1</sup> NemaLab/ Instituto de Ciências Agrárias Mediterrânicas (ICAM), Universidade de Évora, 7002-554 Évora; e-mail: pedro\_barbosa@zmail.pt

correlate PPN numbers and several physical and chemical parameters. As a result of agricultural practices, the community declined from January to April, following a period of increase until June, as a result of irrigation. Among PPN, numbers of *Meloidogyne* were significantly higher, followed by *Helicotylenchus* and *Tylenchus*. The correlations between these groups and environmental parameters show that, apart from the direct influence of the host, calcium, potassium, nitrogen and soil moisture influenced the abundance and relation between genera.

## INTRODUÇÃO

Desde a implementação do seu cultivo e transformação no início do século XIX que a beterraba sacarina (*Beta vulgaris vulgaris* L.) tem progressivamente ganho protagonismo como cultura de importância económica quer a nível mundial quer nacional. Presentemente, afigura-se como uma das culturas mais promissoras em termos de viabilidade económica e de vitalidade agrícola para muitos países. Em Portugal, assume-se como alternativa às culturas tradicionais existentes encerrando um elevado interesse quer agronómico quer económico (DAI, 2004). A requalificação de terrenos e o aumento das áreas de cultivo de regadio, com o Alqueva como expoente máximo, impulsionam os desejos de agricultores e produtores, aglomerados num sistema altamente organizado, de uma maior quota de cultura para o nosso país e maiores apoios por parte do Governo e da UE.

Os nemátodes estão englobados nas mais importantes pragas que afectam o cultivo da beterraba, cifrando-se em 10% as perdas induzidas por estes organismos na quantidade de açúcar produzido (Steele, 1984; Sasser, 1989). Diversas espécies

alimentam-se nas raízes ou, ocasionalmente, nos tecidos caulinares; as sementes jovens são particularmente susceptíveis, podendo sofrer lesões irrecuperáveis (Cooke, 1993). À escala mundial, os géneros *Heterodera* e *Meloidogyne* assumem-se como os principais agentes da perda de produtividade em terrenos com beterraba sacarina (Steele, 1984; Shurtleff & Averre, 2000; Starr *et al.*, 2002).

Em termos globais, a investigação em torno das relações entre nemátodes fitoparasitas e variáveis do solo de terrenos sujeitos a cultivo, atribui particular preponderância aos géneros/espécies que induzem mais prejuízos. Contudo, apesar do hospedeiro exercer um papel predominante na distribuição e na presença/ausência dos indivíduos deste grupo de organismos, as acções inerentes às práticas agrícolas implementadas resultam em alterações dos parâmetros físico-químicos do solo, condicionando a composição e distribuição da comunidade de nemátodes associada à cultura (Yeates, 1999).

Com o intuito de acompanhar a evolução dos nemátodes fitoparasitas associados a terrenos de beterraba sacarina e a sua relação com diversos factores do solo, foi realizado um estudo ao longo da época de desenvolvimento desta cultura.

## MATERIAL E MÉTODOS

### Localização

O terreno em estudo, denominado de Courela Grande, localiza-se no concelho de Coruche e engloba uma área cultivável de cerca de 5,7 ha de aluvião primário. Encontra-se associado à rede de produção de beterraba sacarina sob alçada da empresa transformadora DAI – Sociedade para o Desenvolvimento Agro-Industrial S.A.

## Processo de amostragem

A recolha de solo foi efectuada mensalmente, de Janeiro a Junho de 2003. Com o intuito de aumentar a representatividade da amostragem, procedeu-se à divisão do terreno em cinco zonas de área semelhante. A análise da comunidade resultou do somatório destas, partindo-se do pressuposto que não haveria diferenças significativas entre as mesmas. Para cada zona foi obtida uma “amostra composta”, resultante de 20 pontos de amostragem em ziguezague entre linhas de cultivo a uma profundidade de 0-20cm.

## Obtenção de variáveis ambientais

O solo necessário para a determinação dos parâmetros físico-químicos foi obtido em 6 pontos, ao longo da linha média do terreno. O material, acomodado individualmente num saco de plástico, destinou-se à análise de pH, fósforo, azoto, potássio, cálcio, magnésio, matéria orgânica e humidade do solo. Em virtude da indisponibilidade de material específico e da impossibilidade da implementação do mesmo, a temperatura do solo foi aferida recorrendo a um simples termómetro deixado no solo, registando-se o seu valor após 20 minutos. As análises foram efectuadas no Laboratório Químico-Agrícola e no Laboratório de Física de Solos da Universidade de Évora, seguindo os métodos normalmente empregues na determinação de cada parâmetro (ver Midgley & Torrance, 1978; Thomas, 1982).

## Extracção, contagem e identificação

O material de cada zona foi manualmente homogeneizado, retirando-se 8 sub-amostras de 200 g. Os nemátodes foram extraídos por decantação e crivagem (crivos de 25, 60 e 325 *mesh*), seguido de flutuação

centrífuga (Caveness & Jensen, 1955). Procedeu-se à fixação do material com formalina 4% (Barker, 1985). Cada sub-amostra foi colocada numa placa de contagem e observada sob microscópio óptico invertido (Olympus CK30®). Identificaram-se os nemátodes fitoparasitas até à categoria de género de acordo com Brzeski (1998) e Siddiqi (2000). A abundância de nemátodes foi expressa em número de indivíduos por 200 g de solo.

## Análise estatística

Os dados obtidos foram analisados no software estatístico *STATISTICA 6.0*® e *STATSDIRECT 2.4.1*.® sobre três vertentes.

Primeiro, na análise da variação média mensal de cada género fitoparasita, em virtude da não normalidade dos dados mesmo após transformação, recorreu-se ao teste não paramétrico Kruskal-Wallis e a posteriores comparações múltiplas pelo método de Dwass-Steel-Chritchlow-Fligner (Critchlow & Fligner, 1991).

Segundo, para determinar as relações estabelecidas entre os indivíduos fitoparasitas e entre os 9 parâmetros ambientais, efectuou-se uma análise de componentes principais (PCA) (Manly, 1986; Legendre & Legendre, 1998) para cada grupo. As variáveis referentes à densidade de cada género foram relativizadas antes da análise por  $X_{ij}/((\sum X_j^{**p})^{**1/p}$ , com  $p=1$ .

Por fim, para estabelecer a relação de cada género fitoparasita face a cada parâmetro ambiental, recorreu-se a uma análise canónica de correspondência (CCA) (Manly, 1986; Legendre & Legendre, 1998) com valores centrados e normalizados. Estudou-se as possíveis correlações de cada género fitoparasita relativamente a cada um dos parâmetros ambientais através de uma correlação bivariada, empregando o coeficiente de Pearson (Sokal & Rohlf, 1995).

## RESULTADOS

### Características e relação entre parâmetros físico-químicos do solo

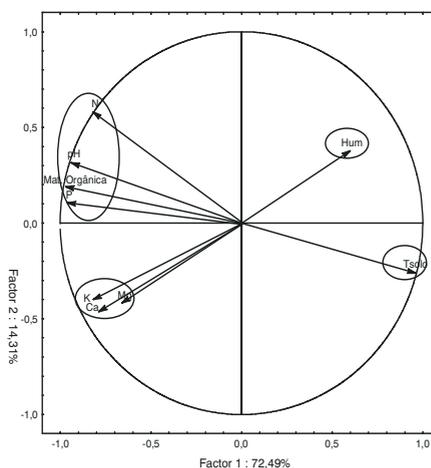
Os vários resultados obtidos para a caracterização físico-química do solo ao longo dos meses de estudo são sumariados no Quadro 1.

Os resultados da análise de componentes principais dos 9 parâmetros seleccionados encontram-se sumariados na Figura 1. Os dois primeiros factores conservaram 86% da variação total. O factor 1 (72% da variação) opôs, no essencial, a temperatura e humidade do solo face à matéria orgânica, pH e fósforo. O segundo factor (14%) separou o valor de azoto e de pH do potássio e do cálcio.

Na generalidade, evidencia-se a diferenciação entre os parâmetros de carácter físico (humidade e temperatura do solo) e os de carácter químico. Em termos específicos, é visível a divisão ocorrida entre os componentes que diminuíram no tempo, essencialmente associados à fertilização (potássio, fósforo, azoto e matéria orgânica) e os que aumentaram, em virtude da época do ano (temperatura do solo) e do incremento do processo de rega (humidade do solo) (Quadro 1).

Pela interpretação da matriz de correlação dos factores mensais relativos aos parâmetros ambientais (Figura 2), observa-se que os agrupamentos definidos

foram distintos entre si, não deixando contudo de haver uma evolução sazonal.

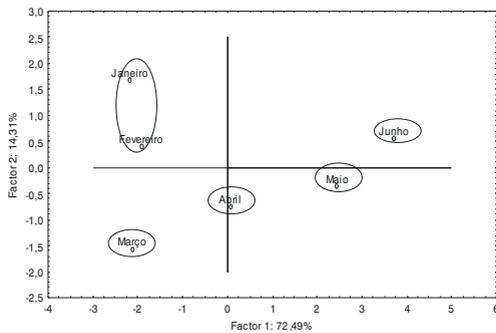


**Figura 1** – Resultados da PCA entre parâmetros físico-químicos do solo de Janeiro a Junho de 2003 para a profundidade 0-20cm. Circulo de correlação

A progressão temporal evidenciou uma conjunção dos parâmetros do solo bastante semelhante de Janeiro a Março e uma maior diferenciação nos restantes meses. Em termos de valoração, evidenciou-se a diminuição ocorrida no primeiro trimestre, como resultado do esgotamento de nutrientes, invertendo-se essa tendência no tempo pelo acréscimo da humidade do solo, em virtude da rega.

**QUADRO 1** – Características físico-químicas do aluviossolo de Janeiro a Junho de 2003. Valores médios de seis réplicas

	Janeiro	Fevereiro	Março	Abril	Maio	Junho
Temperatura do solo (°C)	10	11	13	15	19	21
Humidade do solo (%)	10,1	7,1	6,2	11,8	9,0	12,1
pH	8,1	7,9	7,8	7,7	7,5	7,3
Matéria orgânica (%)	1,0	1,0	1,0	0,7	0,6	0,5
N (ppm)	52	37	19	16	6	4
P (ppm)	215	210	213	195	169	177
K (ppm)	119	148	159	126	110	67
Ca (meq/100g)	4,29	4,72	5,37	5,09	3,51	2,95
Mg (meq/100g)	0,20	0,15	0,24	0,23	0,13	0,13



**Figura 2** – Resultados da PCA entre parâmetros físico-químicos do solo de Janeiro a Junho de 2003 para a profundidade 0-20cm. Projeção dos factores

### Quantificação e relações entre nemátodes fitoparasitas

No terreno em estudo foram identificados sete géneros de nemátodes fitoparasitas: *Tylenchus*, *Helicotylenchus*, *Pratylenchus*, *Meloidogyne*, *Criconebella*, *Hemicycliophora* e *Trichodorus*.

Recorrendo à Figura 3, observou-se uma evolução semelhante entre os géneros *Tylenchus*, *Helicotylenchus* e *Meloidogyne* para o período de estudo, e em menor escala para o género *Criconebella*. Durante o primeiro trimestre do ano, o número médio de indivíduos destes géneros sofreu uma redução, mais acentuada em *Meloidogyne* entre Fevereiro e Março. De Março a Maio houve um aumento do número médio de efectivos, com maior incidência em *Helicotylenchus*. O mês de Junho caracterizou-se pelo forte incremento ocorrido, em particular com *Meloidogyne*, por seu lado, *Criconebella* decresceu atingindo o valor mínimo da sua distribuição.

Os géneros *Pratylenchus*, *Trichodorus* e *Hemicycliophora* representaram uma pequena fracção do número total de indivíduos desta comunidade, registando-se um

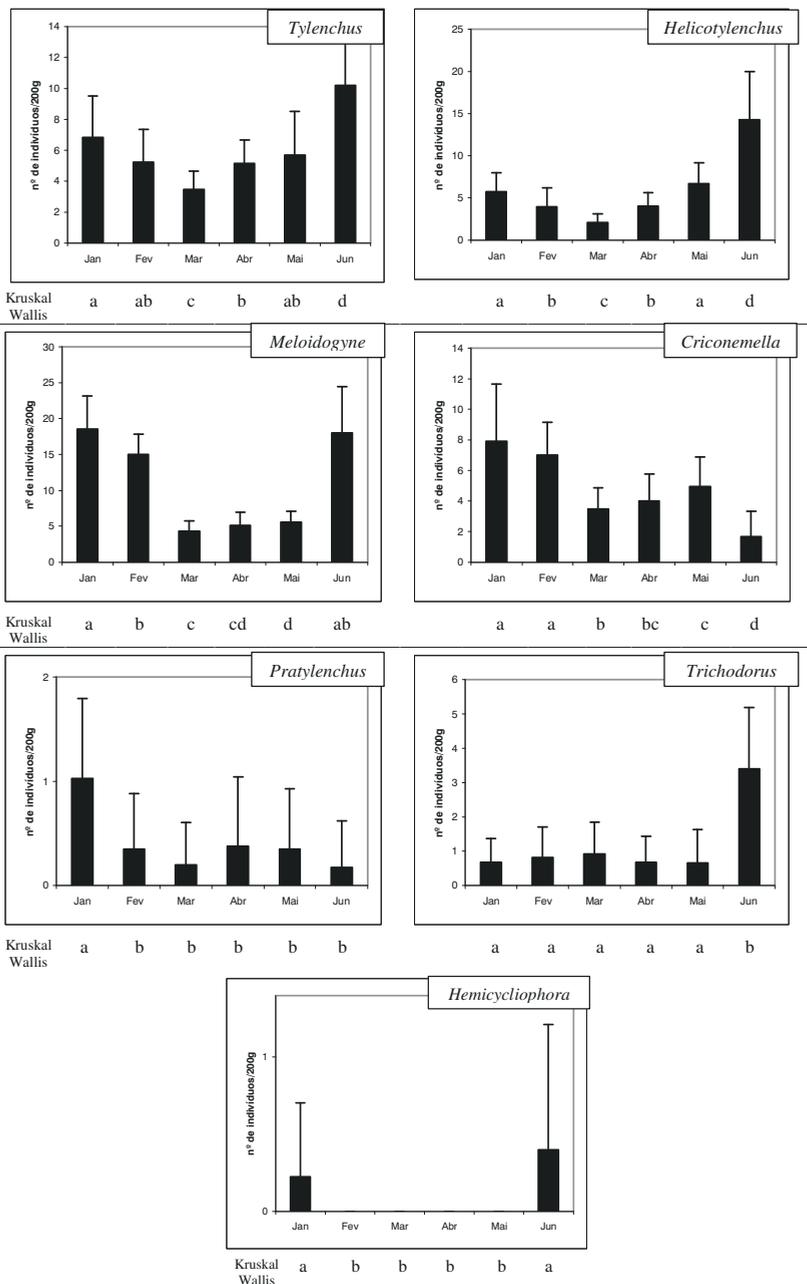
número bastante reduzido de efectivos ao longo do período de estudo.

Os valores próprios da análise de componentes principais para os géneros observados demonstraram que o primeiro factor explicou 45% da variação total (Figura 4). No círculo de correlação, este factor representado pelo eixo horizontal, opôs *Tylenchus*, com as coordenadas positivas mais elevadas, face a *Meloidogyne* e *Hemicycliophora*, com as maiores coordenadas negativas. O segundo factor contribuiu com 36% da variação e evidenciou a oposição de *Helicotylenchus* e *Trichodorus* em relação a *Criconebella* e *Pratylenchus*. *Tylenchus*, *Meloidogyne* e *Hemicycliophora* ocuparam uma posição intermédia.

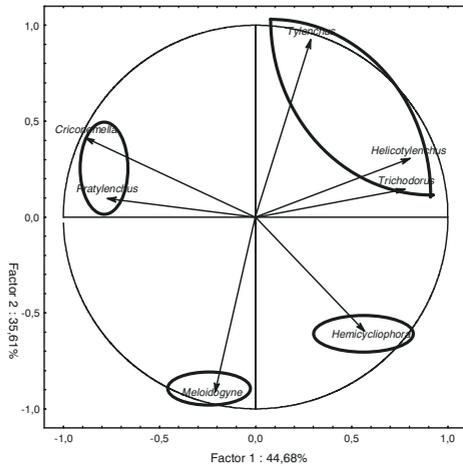
Os agrupamentos assinalados derivam da abundância de cada género ao longo dos seis meses. O conjunto formado por *Criconebella* e *Pratylenchus* sofreu uma redução ao longo do tempo. O grupo composto por *Tylenchus*, *Helicotylenchus* e *Trichodorus* apresentou mais efectivos no início e no fim do estudo. O género *Hemicycliophora* seguiu uma distribuição semelhante ao grupo anterior, mas a sua fraca abundância colocou-o à parte. *Meloidogyne* não apresentou uma distribuição caracterizável, sendo igualmente o género mais abundante.

Pela interpretação da matriz de correlação dos factores mensais relativamente aos géneros fitoparasitas durante os seis meses (Figura 5), definiu-se um grupo sazonal para o **Inverno**, composto por Janeiro e Fevereiro, um grupo para a **Primavera**, constituído por Março, Abril e Maio, e um grupo de **Verão**, formado unicamente por Junho.

O factor 1 (linha horizontal) encerrou a variação no tempo, enquanto que o factor 2 fez a separação dos meses com menor abundância (maiores coordenadas positivas) face aos de maior abundância. As comunidades de cada grupo sazonal exibiram um

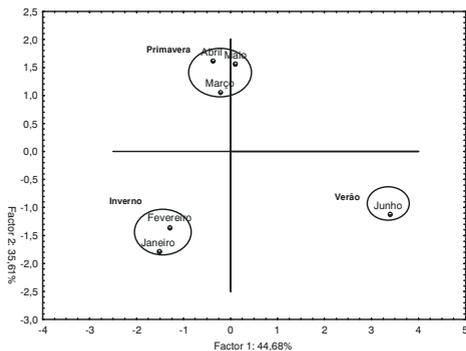


**Figura 3** – Variação do número médio de indivíduos/200g (+ desvio padrão) para os gêneros fitoparasitas ao longo de seis meses para a profundidade 0-20cm. Escalas diferentes. *Kruskal-Wallis* por gênero - letras diferentes representam diferenças significativas ( $p < 0.05$ ) entre meses



**Figura 4** – Resultados da PCA entre gêneros fitoparasitas de Janeiro a Junho de 2003 para a profundidade 0-20cm. Circulo de correlação

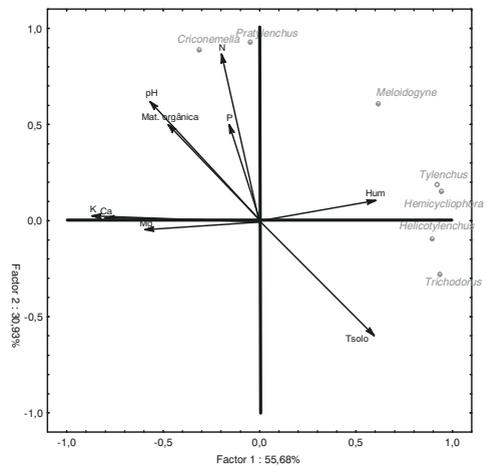
forte isolamento. A referente ao Inverno caracterizou-se pela maior abundância, a de Primavera, ocupando uma posição intermédia, aproximou-se da de Inverno e a de Verão, com a menor abundância, afastou-se claramente das demais.



**Figura 5** – Resultados da PCA entre gêneros fitoparasitas de Janeiro a Junho de 2003 para a profundidade 0-20cm. Projecção dos factores

### Relação entre fitoparasitas e parâmetros físico-químicos do solo

Os valores próprios da análise de correspondência canónica entre fitoparasitas e parâmetros do solo demonstraram que o primeiro factor considerou 56% de toda a variação e que o segundo factor foi responsável por 31% (Figura 6). O resultado desta análise não evidenciou alterações significativas, quando comparada com a PCA para aos parâmetros do solo. Relativamente aos fitoparasitas, houve uma aproximação de *Tylenchus*, *Meloidogyne* e *Hemicycliophora* relativamente a *Helicotylenchus* e *Trichodorus*, formando um agrupamento não evidente na PCA, essa situação reflectiu-se no avizinhamiento de *Criconebella* e *Pratylenchus*.



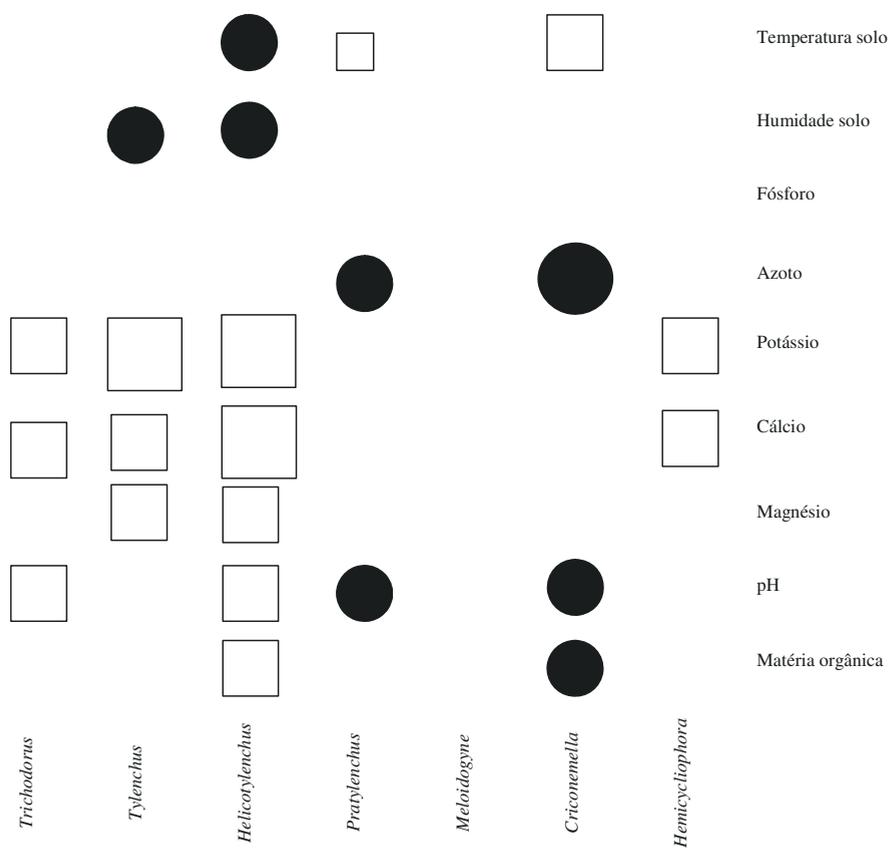
**Figura 6** – Resultados da CCA entre nemátodes fitoparasitas e parâmetros físico-químicos do solo de Janeiro a Junho de 2003, à profundidade 0-20cm

A matriz de correlação entre os nemátodes fitoparasitas e os parâmetros físico-químicos do solo é sumariada na Figura 7. O género *Helicotylenchus* estabelece o

maior número de correlações (7), tendo em conta o número total de parâmetros ambientais utilizados neste estudo. O mesmo género apresenta ainda o maior número de correlações negativas (5). Das correlações obtidas, apenas as relativas ao potássio, cálcio e magnésio foram sempre negativas, por seu turno, as relativas à humidade do solo e azoto foram positivas, não se verificando qualquer tipo de correlação entre estes factores e o género *Meloidogyne*

## DISCUSSÃO

Ao longo dos seis meses de estudo não se verificou uma dominância constante por parte de um dos géneros fitoparasitas associados a este sistema de cultura. No entanto, o género *Meloidogyne* foi o género mais representado no somatório dos meses, embora a sua densidade se reporte em exclusivo a indivíduos juvenis e machos presentes no solo, e como tal a sua real



**Figura 7** – Matriz de correlações entre nemátodes fitoparasitas e parâmetros físico-químicos do solo ( $\alpha= 0,05$ ), de Janeiro a Junho de 2003, à profundidade 0-20cm. O tamanho dos círculos (correlações positivas) e dos quadrados (correlações negativas) é proporcional ao grau de correlação (Pearson)

população encontra-se subestimada. Apesar de se incluir entre os principais parasitas das culturas, na presente conjectura esta população não prejudicou a produtividade da beterraba (DAI, 2004).

Em outros estudos realizados (Paracer *et al.*, 1967; Shurtleff, 1980) verificou-se que em número elevado, nomeadamente dos géneros *Tylenchus* e *Helicotylenchus*, podem ser considerados como praga para este tipo de cultura, contudo, tratando-se de nemátodes que se alimentam na superfície da raiz durante curtos períodos, o seu efeito será adverso apenas na presença de uma grande população (Shurtleff & Averre, 2000).

O género *Criconemella* apresentou mais efectivos na fase inicial da cultura, em virtude destes indivíduos encontrarem-se normalmente associados a árvores de fruto como os pessegueiros (anteriormente existentes) (Eisenback, 2002), servindo as culturas como hospedeiro secundário.

Com uma expressão bastante menor, foram identificados, os géneros *Pratylenchus*, *Trichodorus* e *Hemicycliophora*. Contrariamente aos anteriores, que aumentaram de abundância após o início da rega, a presença destes nemátodes após essa situação foi quase residual e nem o aumento da disponibilidade alimentar, nem a maior humidade do solo foram suficientes para um forte acréscimo.

A fraca apetência destes géneros pela beterraba parece indicar que esta actuará como factor limitante para as suas populações, servindo no entanto como hospedeiro secundário, já que, no caso de *Pratylenchus*, o valor máximo registado inicialmente será hipoteticamente fruto da sua distribuição cosmopolita em terrenos com milho (cultivado anteriormente) (Luc *et al.*, 1990).

As relações entre fitoparasitas espelham as situações agrícolas do terreno: elevada perturbação inicial, com uma comunidade

específica para Janeiro/Fevereiro (Inverno) – presença mais efectiva de *Meloidogyne* e ainda com *Tylenchus* e *Criconemella*; intenso processo de rega, com uma comunidade distinta da anterior, para Junho (Verão) – predomínio de *Meloidogyne*, mas com *Tylenchus* e essencialmente *Helicotylenchus* a apresentarem maior densidade, significativa presença de *Trichodorus*.

O decréscimo sofrido na generalidade dos géneros fitoparasitas, durante o primeiro trimestre, encontra-se relacionado com as baixas temperaturas e reduzida humidade do solo (Quadro 1, Figura 6 e 7). No entanto, nos meses seguintes essa tendência foi invertida, em virtude do aumento das temperaturas e do início do processo de rega, traduzindo-se numa maior abundância e actividade por parte dos nemátodes deste grupo trófico (Gupta & Yeates, 1997). A humidade do solo acabou por ser o parâmetro que influenciou, com maior ou menor intensidade, a maioria dos géneros fitoparasitas (Ferris *et al.*, 1971; McSorley, 1997; Yeates, 1998). Essa relação foi mais evidente na fase final da cultura, tipologicamente com mais humidade do solo.

A planta hospedeira desempenhou um papel fundamental na distribuição destes indivíduos e no condicionamento físico e químico da área adjacente à raiz. A CCA (Figura 6) revelou uma forte correlação entre fitoparasitas e parâmetros do solo, concordante com resultados alcançados em trabalhos semelhantes (Kandji *et al.*, 2001; Cadet *et al.*, 2004).

No geral, a densidade dos vários géneros diminuiu perante o aumento do teor dos parâmetros associados à fertilização (potássio, cálcio ou magnésio) que induzem a imergência de um conjunto de organismos seus antagonistas (Hominick, 1999).

Por outro lado, o pH (Morgan & MacLean, 1968; Cadet *et al.*, 1994; Korthals *et al.*, 1996), a matéria orgânica (Norton *et*

al., 1971), ou o azoto, assumiram-se como favoráveis para uma presença mais efectiva de *Pratylenchus* e *Criconebella*, em particular na fase inicial da cultura em que predominaram as baixas temperaturas, as quantidades de azoto/matéria orgânica (da fertilização) foram mais elevadas e o pH superior. Tais parâmetros foram claramente adversos para os demais géneros, em particular para *Helicotylenchus*.

O género *Meloidogyne* apresentou uma distribuição intermédia face aos demais indivíduos, ligeiramente influenciado pela humidade do solo e pelo azoto. O teor de fósforo foi indiferente para estes indivíduos fitoparasitas.

#### AGRADECIMENTOS

Ao Professor Doutor Russel Alpizar Jara (Universidade de Évora) e à Professora Doutora Helena Adão (Universidade de Évora), pelo seu inestimável apoio, disponibilidade e esclarecimentos prestados em todo o tratamento estatístico. À Engenheira Francisca Figo pela ajuda cedida na parte laboratorial. Ao Engenheiro Manuel Espadinha, Director Agrícola da DAI – Sociedade para o Desenvolvimento Agro-Industrial S.A., por toda a informação e apoio cedidos.

#### REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Barker, K. R. 1985. Sampling nematodes communities. In K. R. Barker, C. C. Carter & J. N. Sasser (eds) *An Advanced Treatise on Meloidogyne, vol. II.*, pp. 3-17. North Carolina State University Graphics, USA.
- Brzeski, M. W. 1998. *Nematodes of Tylenchina in Poland and temperate Europe*. Muzeum i Instytut Zoologii Polska Akademia Nauk, Warszawa, Poland.
- Cadet, P., Berry, S. & Spaul, V. 2004. Mapping of interactions between soil factors and nematodes. *European Journal of Soil Biology* **39**: 1-10.
- Cadet, P., Thioulouse, J. & Albrecht, A. 1994. Relationships between ferrisol properties and the structure of plant parasitic nematode communities on sugarcane in Martinique (French West Indies). *Acta Ecologica* **15**: 767-780.
- Caviness, F. E. & Jensen, H. J. 1955. Modification of the centrifugal-flotation technique for isolation and concentration of nematodes and their eggs from soil and plant tissue. *Proceedings of the Helminthological Soc. of Washington* **22**:87-89.
- Cooke, D. 1993. Nematode parasites of sugarbeet. In K. Evans, D. L. Trudgill & J. M. Webster (eds) *Plant Parasitic Nematodes in Temperate Agriculture*, pp. 133-170.
- Critchlow, D. E. & Fligner, M.A. 1991. On distribution-free multiple comparisons in the one-way analysis of variance. *Communications of Statistical Theory and Methods* **20**: 127-39.
- DAI. 2004. *Evolução da cultura de beterraba sacarina e perspectivas*. Não publ.
- Eisenback, J. D. 2002. *Identification guides for the most common genera of plant-parasitic nematodes*. Mactode Publications, Blacksburg, Virginia.
- Ferris, V. R., Ferris, J. M., Bernard, R. L. & Probst, A. H. 1971. Community structure of plant-parasitic nematodes in soybean rotation fields. *Journal of Nematology* **3**: 339.
- Gupta, V. R. & Yeates, G. W. 1997. Soil microfauna as bioindicators of soil health. In C. E. Pankhurst, B. M. Doube & V. R. Gupta (eds) *Biological Indicators of Soil Health*, pp. 201-234. CAB International, Oxon.
- Hominick, B. 1999. Nematodes. *Proceedings of the International Workshop on*

- Tropical Soil Biology: Opportunities and Challenges for African Agriculture*. Nairobi, Kenya.
- Kandji, S. T., Ogol, C. O. & Albrecht, A. 2001. Diversity of plant-parasitic nematodes and their relationships with some soil physico-chemical characteristics in improved fallows in western Kenya. *Applied Soil Ecology* **18**: 143-157.
- Korthals, W. G., Alaexey, D. A., Lexmond, T. M., Kammenga, J. E. & Bongers, T. 1996. Long-term effects of copper and pH on the nematode community in an agroecosystem. *Environmental Toxicology and Chemistry* **15**: 979-985.
- Legendre, P. & L. Legendre. 1998. *Numerical Ecology, second English edition*. Elsevier Science B.V., Amsterdam.
- Luc, M., Sikora, R. A. & Bridge, J. 1990. *Plant-Parasitic Nematodes in Subtropical and Tropical Agriculture*. CAB International Institute of Parasitology, Wallingford, UK.
- Manly, B. F. 1986. *Multivariate Statistical Methods – a primer*. Chapman & Hall, Ltd, London, UK.
- McSorley, R. 1997. Relationships of crop and rainfall to soil nematode community structure in perennial agroecosystems. *Applied Soil Ecology* **6(2)**: 147-159.
- Midgley, D. & Torrance, K. 1978. *Potentiometric Water Analysis*. John Wiley and Sons, Inc, New York, USA.
- Morgan, G. T. & MacLean, A. A. 1968. Influence of soil pH on an introduced population of *Pratylenchus penetrans*. *Nematologica* **14**: 311.
- Norton, D. C., Frederick, L. R., Ponchillia, P. E. & Nyhan, J. W. 1971. Correlations of nematodes and soil properties in soybean fields. *J. of Nematology* **3**: 154.
- Paracer, S. M., Wassem, M. & Zuckerman, B. M. 1967. The biology and pathogenicity of the awl nematode, *Dolichodorus heterocephalus*. *Nematologica* **13**: 517.
- Sasser, J. N. 1989. *Plant-parasitic Nematodes: the farmer's hidden enemy*. Department of Plant Pathology and Consortium of International Crop Protection, North Carolina State University, Raleigh, USA.
- Shurtleff, M. C. 1980. *Compendium of corn diseases - second edition*. American Phytopathological Society.
- Shurtleff, M. C. & Averre III, C. W. 2000. *Diagnosing plant disease caused by nematodes*. APS Press, Minnesota, USA.
- Siddiqi, M. R. 2000. *Tylenchida – parasites of plants and insects*. CABI Publishing, Wallingford, UK.
- Sokal, R. R. & Rohlf, F. J. 1995. *Biometry, third edition*. W.M. Freeman and Company, New York, USA.
- Starr, J.L., Bridge, J. & Cook, R. 2002. Resistance to plant-parasitic nematodes: history, current use and future potential. In J. L. Starr, R. Cook & J. Bridge (eds) *Plant Resistance to Parasitic Nematodes*. CABI Publ. New York, USA.
- Steele, A. E. 1984. Nematode parasites of sugar beet. In W. R. Nickle (ed) *Plant and Insect Nematodes*, pp. 507-545. Marcel Dekker, Inc, New York, USA.
- Thomas, G. W. 1982. Exchangeable Cations. In A. L. Page, R. H. Miller & D. R. Keeney (eds) *Methods of Soil Analysis. Part 2. Chemical and Microbiological Properties – Agronomy Monograph n°. 9, second edition*, pp. 159-165. Soil Science Society of America, Inc., Madison, USA.
- Yeates, G. W. 1998. Soil nematode assemblages: regulators of ecosystem productivity. *Phytoparasitica* **26(2)**: 97-100.
- Yeates, G. W. 1999. Effects of plants on nematode community structure. *Annual Review of Phytopathology* **37**: 127-149.