

Istituto Policattedra di Biologia Animale, Università di Catania, Italia
Istituto di Zoologia, Università Statale di Milano, Italia

ALIMENTAZIONE E VALENZA ECOLOGICA DEI NEMATODI LIBERI⁽¹⁾

di

M. T. VINCIGUERRA e A. ZULLINI

Ogni anno, nelle foreste temperate, cadono al suolo, in un ettaro, dalle 2 alle 4 t di foglie, cortecce, fiori e altro materiale vegetale. Si aggiunga a ciò quanto viene ceduto al terreno dagli apparati radicali delle piante (circa 1-2 tonnellate) e si avrà un quadro abbastanza impressionante dell'entità del nuovo materiale organico che ogni anno viene a far parte del suolo (Burges e Raw, 1967).

I resti vegetali, come le spoglie e i rifiuti animali, costituiscono nel loro insieme un complesso di materiali ricchi di energia potenziale chimica. Tale energia, come è noto, proviene dalla luce solare momentaneamente catturata e imprigionata dalle piante. Lentamente, ma inesorabilmente, essa verrà interamente restituita allo spazio extraterrestre sotto forma di calore a bassa temperatura; nel frattempo la materia organica viene risolta completamente in acqua, anidride carbonica e sali minerali.

Questo processo non avviene in modo semplice e lineare: dobbiamo invece immaginarlo come una « cascata di energia » che, da livelli elevati di energia potenziale (corrispondenti alla lettiera) scende verso stadî energetici sempre più bassi. Ciò avviene dapprima attraverso la demolizione delle proteine e degli zuccheri più semplici, poi con l'utilizzo dell'amido, della pectina, della cellulosa e, più tardi, della lignina. In capo a un anno quasi tutto il materiale organico costituente una foglia si trasforma così in quel vasto complesso di sostanze che sono gli acidi umici. La loro permanenza nel

(1) Feeding and ecological valence of free living nematodes.

suolo è lunghissima, si calcola un tempo di « vita media » di oltre mille anni (Perrin *et al.*, 1967), ma alla fine anch'essi vengono demoliti e tutto ciò che rimane del materiale di partenza sono, come si è detto, sostanze inorganiche non ulteriormente ossidabili.

Ma quello che qui importa considerare è che la cascata di energia di cui sopra comporta una sequenza di eventi biochimici (nel corso della decomposizione) resi possibili da successioni di organismi viventi. Il substrato originale si trasforma via via in substrati sempre più poveri di energia atti, ciascuno, ad essere attaccati da una serie ben definita di organismi. Ciò però implica nuove sintesi di materiale organico e vivente che, nel suolo, compare sotto forma di nuovi Funghi, Attinomiceti, Batteri, Protozoi, Rotiferi, Nematodi, Enchitreidi, Collemboli, Coleotteri, Acari, Gasteropodi ecc. In tal modo l'energia potenziale del sistema, pur continuando ad abbassarsi, si concentra nel frattempo in nuovi nuclei di produzione secondaria, destinati però a decadere ben presto nel corso generale dei processi di decomposizione. Il flusso energetico complessivo si comporta così come l'acqua di un fiume che non è priva di vortici e controcorrenti, i quali solo in apparenza contraddicono la generale tendenza verso una progressiva diminuzione dell'energia potenziale del sistema.

Nel processo di decomposizione della materia organica si possono quindi individuare due cicli fra loro concatenati. A un ciclo primario appartengono tutti gli organismi che si nutrono direttamente della materia organica del suolo (Batteri, Funghi, Attinomiceti, Alghe eterotrofe, larve di Insetti, Oligocheti). Su questo ciclo se ne innesta uno secondario, costituito da tutti gli organismi che si cibano di quelli del ciclo primario. Altri organismi ancora vanno a costituire cicli di ordine superiore.

In questo quadro si inserisce il discorso su uno dei componenti più importanti della microfauna del suolo: i Nematodi. Precisiamo per prima cosa che la loro importanza è soprattutto numerica. Già da tempo è noto che 10 o 20 milioni di individui per metro quadro sono valori tutt'altro che eccezionali; valori di centinaia o addirittura di mille o più individui per centimetro cubo di terreno vengono segnalati da vari Autori. Numeri così elevati trassero in inganno i primi ricercatori che attribuirono ai Nematodi del suolo il ruolo di decompositori primari. Ma nel 1949 Nielsen dimostrò che i Nematodi, in natura, non si alimentano di detrito organico, ma di cellule viventi. Le particelle di detrito che talora si scorgono nell'in-

testino di questi animali, infatti, non bastano a fornire le calorie necessarie al loro elevato metabolismo. La loro alimentazione, insomma, non è assolutamente paragonabile a quella degli Oligocheti. Persino i Batteri uccisi col semplice calore non bastano al nematode batteriofago *Rhabditis strongyloides* per raggiungere la maturità sessuale (Hirschmann, 1952). Perciò il termine di « saprofagi », sovente affibbiato a certi Nematodi del suolo, deve essere respinto come errato e, infatti, oggi non viene generalmente più usato dagli studiosi, anche se non mancano tentativi di classificazione trofica che si basano sulla distinzione fra Nematodi « saprofagi » e « biofagi » (Zjubin, 1972).

Non errato, ma di scarso significato, è il termine di « pararizobionti », che, nell'elaborata classificazione trofica di Paramonov (1952) sta a indicare tutti i Nematodi del suolo non parassiti. Sotto questo termine si cela, infatti, una vasta gamma di specie dal più diverso significato ecologico. Quale sia questo significato e a quale aspetti trofico corrisponda è quanto ci apprestiamo ad illustrare.

Notizie e ipotesi riguardanti l'alimentazione dei Nematodi sono state fornite in gran copia da numerosi Autori: le prime risalgono al secolo scorso. Bastian (1865) suppone che i Nematodi liberi si cibino esclusivamente di materiale di origine vegetale e che ingeriscano il cibo mediante suzione; de Man (1884) concorda con Bastian riguardo alla fonte alimentare dei Nematodi, fatta eccezione per *Mononchus* e *Dorylaimus* che egli ha visto nutrirsi di altri Nematodi. Secondo Oerley (1886) i Rhabditidae si cibano di materiale animale o vegetale in decomposizione; ciò viene ribadito da Potts (1910) per *Rhabditis* e *Diplogaster* che però sarebbero capaci di nutrirsi anche di Batteri e dei loro prodotti. Diem (1903) osserva una particolare abbondanza di Nematodi vicino alle radici delle piante superiori e ipotizza che essi attacchino i tessuti vegetali viventi.

Da allora le annotazioni riguardanti le abitudini alimentari dei Nematodi si fanno sempre più numerose. I metodi di indagine di volta in volta usati sono stati i più diversi: esame del contenuto intestinale, osservazione diretta dei Nematodi mentre si cibano, colture di Nematodi su organismi noti e deduzioni derivanti dall'osservazione delle strutture anatomiche dell'esofago e della cavità boccale. Le conoscenze attuali, tuttavia, sono ancora frammentarie e incomplete ed è auspicabile che ulteriori ricerche vengano condotte in questa direzione.

Sulla base di quanto noto sono state costruite numerose classificazioni trofiche dei Nematodi, sulla cui elencazione non ci soffermeremo; ci limiteremo qui a passare in rassegna le principali categorie finora proposte.

La categoria trofica più nota e maggiormente studiata è quella dei Nematodi cosiddetti *fitoparassiti*, di quelli, cioè, che attaccano

le piante superiori. Rientrano nella nostra trattazione perchè gran parte di essi trascorre almeno una parte del ciclo biologico nel suolo. A questa categoria appartengono essenzialmente i Tylenchida che, col loro sottile ma robusto stiletto boccale, sono in grado di perforare le pareti delle cellule delle piante e succhiarne il contenuto. Anche fra i Dorylaimida, gruppo filogeneticamente assai distante dal precedente, vi sono generi che attaccano le piante superiori: quelli delle famiglie Longidoridae e Trichodoridae in primo luogo, e probabilmente anche altri, come *Tylencholaimus* ed *Enchodelus*. È interessante notare che in questi generi, per un fenomeno di convergenza morfologica, lo stiletto boccale ha assunto una forma che lo fa assomigliare a quello dei Tylenchida.

Nielsen (1949) distingue tra i Nematodi delle piante tre categorie:

Alla prima ascrive quelle forme parassite che vivono in associazione costante con le radici delle piante e in rapporto a ciò hanno sviluppato delle specializzazioni morfologiche, quali il corpo sacciforme delle femmine, come *Heterodera* e *Tylenchulus*. Si tratta dei Nematodi più dannosi all'agricoltura.

Nella seconda include quelle specie che, pur essendo più o meno parassite, non hanno sviluppato alcuna specializzazione morfologica e non sono comunque parassite obbligate. Tra queste elenca alcune specie di *Rotylenchus*, *Pratylenchus*, *Ditylenchus*, *Anguina* e *Aphelenchoides*.

Nella terza categoria pone quelle specie che, pur essendo associate alle radici delle piante, si trovano anche libere nel suolo e, in molti casi, si nutrono prevalentemente di funghi. Sono specie appartenenti ai generi *Tylenchus*, *Tylenchorhynchus*, *Ditylenchus*, *Rotylenchus* e *Aphelenchoides*.

Altre classificazioni trofiche dei Nematodi fitoparassiti sono state fatte successivamente da Paramonov (1952, 1962) e da Brzeski (1971). Recentemente però Yeates (1971) ha preferito distinguere, tra i Nematodi che si nutrono delle piante superiori, le forme realmente parassite da quelle semplicemente fitofaghe. In base alla definizione di parassitismo data da Smith nel 1962, tra l'ospite e il parassita dovrebbe esistere un'associazione intima e continua e anche un certo grado di dipendenza metabolica del parassita dall'ospite. Queste condizioni si verificano solo in quei Nematodi delle piante le cui femmine sono sedentarie ed eventualmente sacciformi, come gli Heteroderidae, i Tylenchulidae, i Naccobinae, le specie galligene

di *Anguina* e forse alcuni Criconematidae. Tutti gli altri Nematodi associati in qualche misura alle piante sono da considerarsi semplicemente dei fitofagi che ricavano il nutrimento da piante superiori, anziché da Alghe o da Funghi.

Un'altra categoria di Nematodi che si cibano di organismi vegetali è quella dei microerbivori, proposta da Yeates nel 1967, che comprende le specie di Nematodi che si nutrono di Alghe e/o di Funghi. Dato però che molte si nutrono solo di Alghe o solo di Funghi, lo stesso Autore ha preferito successivamente ripartirle in due categorie distinte: quella dei fungivori e quella degli algovori (1971).

Son *fungivori* molti Nematodi provvisti di stiletto boccale sottile, essenzialmente Tylenchida, appartenenti ai generi *Aphelenchoides*, *Aphelenchus*, *Ditylenchus*, *Neotylenchus*, *Hexatylus*, *Bursaphelenchus*, *Paraphelenchus*. Essi si nutrono dei Funghi che si sviluppano sulle sostanze vegetali in decomposizione o delle micorrize. Un caso assai rilevante è quello di *Aphelenchus avenae* che può impedire la formazione delle micorrize del pino, divenendo così indirettamente nocivo per il pino stesso.

Anche fra i Dorylaimida esistono alcune forme fungivore, come *Labronema* (Ferris, 1968), ed *Eudorylaimus ettersbergensis* che sarebbe stato visto nutrirsi di conidi (Hollis, 1957). A parte questo caso, tutti i Nematodi fungivori attaccano esclusivamente il micelio. La penetrazione dello stiletto nella parete cellulare, di natura cellulosa o chitinosa, è probabilmente agevolata in alcuni di essi dalla secrezione di enzimi idrolitici: l'esistenza di cellulasi e chitinasi è stata dimostrata in *Ditylenchus myceliophagus* (Tracey, 1958) e di cellulasi in *D. triformis*. Il meccanismo di attacco delle ife da parte dei Nematodi è stato descritto da diversi Autori (Anderson, 1964; Cayrol, 1970; Christie e Arndt, 1963; Hechler, 1962): l'animale addossa l'estremità cefalica alla parete dell'ifa in modo che lo stiletto si trovi orientato perpendicolarmente ad essa; successivamente lo stiletto inizia a muoversi velocemente e ritmicamente avanti e indietro finché la parete del micelio non viene perforata. L'ingestione del succo miceliare può essere immediata, come in *D. myceliophagus* che aspira in 30 secondi una quantità di protoplasma corrispondente alla capacità di assunzione del suo esofago per poi ritirarsi ed attaccare il micelio in un altro punto. In molte altre specie l'assunzione del cibo è preceduta dall'inoculazione, nei tessuti feriti,

del secreto della ghiandola dorsale che determina una predigestione extraorale. In questo caso il processo di assunzione del cibo è molto più lento e duraturo (da 35 minuti a 3 ore).

È provato che ogni specie di Nematodi fungivori attacca solo determinate specie di Funghi (Mankau e Mankau, 1963; Cayrol, 1967). Sembra che tale preferenza non sia dovuta a fattori biochimici, ma a un fatto meccanico e cioè alle dimensioni relative delle ife fungine rispetto a quelle del Nematode (Cayrol, 1970). Infatti i Nematodi riescono ad attaccare solo quelle ife le cui dimensioni sono comprese tra $1/4$ e $1/3$ del loro diametro. Cayrol (1971) ritiene che questo fatto possa essere utilizzato nella lotta biologica contro i Funghi patogeni del suolo; egli, infatti, avendo provato a introdurre in colture di piante di melone esemplari di *Aphelenchoides composticola*, le cui dimensioni sono in perfetta correlazione con quelle delle ife del fungo patogeno *Fusarium oxysporum* ssp. *melonis*, constatò che, se l'animale veniva introdotto nel suolo almeno quindici giorni prima della messa in posto delle piantine, l'attacco del fungo non si verificava.

Nel suolo l'incontro fra i Nematodi e Funghi « attaccabili » è del tutto casuale, poichè i Funghi, a differenza delle radici delle piante, non diffondono alcuna sostanza che attragga i Nematodi (Anderson, 1964; Cayrol e Ritter, 1967).

Sembra che esistano forme fungivore anche tra i Nematodi privi di stiletto; ne è un esempio *Panagrolaimus mycophilus* che si nutre degli sclerozi di un ascomicete (Steiner, 1934). A questa stessa categoria trofica, infine, si possono ascrivere alcune specie di Nematodi che si nutrono di lieviti, appartenenti ai generi *Alaimus*, *Rhabditis* e *Panagrellus*.

Molto meno noti, fino a questo momento, sono i Nematodi algivori. Da tempo è stato osservato, per es., che *Aphelenchoides parietinus* può cibarsi dell'alga *Chlamydomonas nivalis* e che ciò colora di rosso il suo intestino (Menzel, 1914); inoltre *Tripyla glomerans*, secondo osservazioni fatte nel lago di Lunz, pare nutrirsi di sole Diatomee (Micoletzky, 1921). Certi Dorylaimidae, Tylenchidae e Aphelenchoididae possono alimentarsi anche succhiando il protoplasma di Alghe (Micoletzky, 1925). In molti Dorylaimidae del suolo, anche a una certa profondità e in pieno inverno, l'intestino appare verde di clorofilla di derivazione algale (Seidenschwartz, 1923). Nielsen (1949) ha allevato con successo su substrato algale esemplari di *Tylencholaimus*, *Aporcelaimellus* ed *Eudorylaimus* ed ha osservato

la presenza di Alghe nell'esofago di *Punctodora ratzeburgensis*. Inoltre sono stati allevati su colture algali *Eudorylaimus ettersbergensis* (Hollis, 1957) e una specie di *Aporcelaimellus* (Wood, 1977). Diatomee e altre Alghe sono state segnalate nell'intestino di molti Chromadorida terrestri e d'acqua dolce. Infine *Tripyla* e *Tobrilus*, oltre che di Ciliati e di Rotiferi, possono nutrirsi anche di Alghe (Goodey, 1963), e così pure altre specie tipicamente carnivore, come fra i Mononchidae, soprattutto nel periodo giovanile.

Yeates (1971) propone di distinguere fra gli algovori i « perforatori » dagli « ingeritori », in base alla modalità di assunzione del cibo. Al primo gruppo apparterebbero i Tylenchida, al secondo i Chromadorida, gli Enoplida e i Dorylaimida.

Una delle categorie trofiche più importanti e ricche di specie è quella dei *batteriofagi* comprendente quasi tutte le forme di Nematodi del suolo sprovviste di stiletto boccale. Questi Nematodi si possono allevare con grande facilità su sostanze in decomposizione (p. es. cibo avariato o detrito vegetale), e ciò ha fatto credere per lungo tempo che fossero animali saprofagi. Tuttavia l'esame del contenuto intestinale non ha mostrato, se non in quantità trascurabile, la presenza di particelle di detrito organico, ma al contrario un gran numero di Batteri. Già verso il 1910 venne allora enunciata l'ipotesi che il nutrimento di questi Nematodi fosse essenzialmente batterico (Potts, 1910; Steiner, 1914). Il primo a dimostrare sperimentalmente questo fatto fu McCoy (1929) che allevò delle larve di *Ancylostoma* su colture batteriche. Altri ottennero successivamente gli stessi risultati con alcune specie di *Rhabditis* (Dotterweich, 1938; Teunissen, 1939; Briggs, 1946) e Nielsen (1949) allevò con successo su colture batteriche diverse specie di Rhabditida, Araeolaimida, Chromadorida, Enoplida e Monhysterida. Lo stesso Autore dimostrò, contemporaneamente, che i Nematodi si nutrivano proprio dei Batteri, e non dei loro prodotti di degradazione, confutando così l'ipotesi avanzata in tal senso da Collier (1928).

Ancora oggi tuttavia si fa strada l'ipotesi che alcuni Nematodi si nutrano effettivamente di detrito organico; questo sembra essere il caso di alcuni Rhabditida (Yeates, 1971) e di certe specie marine come *Monhystera filicaudata* (Tietjen, 1967) e *Pontonema vulgaris* (Jennings e Colam, 1970).

I nematodi batteriofagi sono caratterizzati da uno stoma più o meno tubulare e da un esofago provvisto di bulbo. I più tipici sono i Rhabditida e gli Araeolaimida, ma sono numerose le specie di Mo-

nhysterida, Chromadorida ed Enoplida a nutrizione prevalentemente batterica.

È stato osservato che una data specie di Nematodi può nutrirsi solo di certe specie di Batteri (Briggs, 1946). È stato inoltre osservato che alcuni Nematodi tipicamente batteriofagi (*Rhabditis oxyerca*, *Rh. quercophila*, *Rh. ultima*) posti in condizioni axeniche, non sono in grado di vivere per l'assenza dei Batteri e, più precisamente, per l'assenza del rispettivo complesso batterico, tipico per ciascuna specie. Sembra che ciò sia dovuto al fatto che, per una data specie di Nematodi, solo alcuni Batteri posseggono tutte le sostanze nutritive che consentono loro di accrescersi e di riprodursi rapidamente. Altri Batteri permettono solo uno sviluppo molto lento e stentato, mentre altri ancora non sono assolutamente in grado di assicurarne la crescita e la sopravvivenza (Cayrol e Dreyfus, 1975). Questo è il motivo per cui questi Nematodi portano sempre nel canale alimentare i complessi batterici indispensabili al loro sviluppo: li disseminano nel substrato, procurandosi così un abbondante nutrimento, e ne favoriscono pure la proliferazione liberando nel substrato delle sostanze che ne stimolano la crescita (Van Haut, 1956; Cayrol e B'Chir, 1973).

L'esistenza di tali relazioni tra Batteri e Nematodi conferisce a questi ultimi un ruolo di primaria importanza nella vita del suolo, consistente nella diffusione e nel controllo dei decompositori primari. I Nematodi batteriofagi, inoltre, influenzano indirettamente anche le colture, dal momento che possono diffondere nel substrato Batteri nocivi o utili allo sviluppo di certe piante. È noto, per es., che la proliferazione di *Rhabditis lambda* stimola la moltiplicazione del batterio *Pseudomonas tolaasi*, agente di una grave malattia dei funghi commestibili (Steiner, 1933). Cayrol e Dreyfus (1975) ipotizzano addirittura la possibilità di utilizzare i Nematodi batteriofagi per disseminare Batteri « utili » nei vari substrati, per esempio allo scopo di rivitalizzare suoli resi sterili da disinfezioni troppo drastiche o per stimolare nei funghi mangerecci la formazione dei carpofori (che può avvenire solo in presenza di certi Batteri) o in altri casi ancora.

Un'altra categoria trofica è quella dei *predatori*. Tipici predatori sono i Mononchina che sono tutti carnivori anche se spesso nel loro intestino, particolarmente in quello dei giovani, si trovano resti vegetali e Batteri. Numerose forme predatrici si trovano anche fra

gli Enoplida e i Dorylaimina e alcune anche fra i Tylenchida e i Rhabditida.

I Mononchina posseggono un'ampia cavità boccale con pareti robuste e con uno o più grossi denti a cui talvolta si aggiungono file di dentelli. Essi si nutrono di altri Nematodi, di Rotiferi, Tardigradi, piccoli Oligocheti e probabilmente di Protozoi. I Mononchina, a differenza di altri Nematodi predatori, non immobilizzano la preda, ma riescono ad esercitare nei suoi confronti una tale forza di suzione da riuscire a ingerirla intera, se di piccole dimensioni, oppure a succhiarne il contenuto (dopo averla perforata col dente dorsale) se di grossa mole (Banage, 1964). Un *Plectus* attaccato da un *Prionchulus* continuò a muoversi per 18 minuti prima di morire per svuotamento del corpo (Banage, 1960). I Mononchina sono molto voraci: un esemplare di *Mononchus* è stato visto predare in un sol giorno ben 83 larve di *Meloidogyne* (Steiner e Heinly, 1922). Questi Nematodi sono stati descritti da Tarjan (1957) come feroci assassini, che divorano i loro piccoli e uccidono anche se sono sazi. Nemes (1974) ha invece osservato che *Prionchulus punctatus*, allevato a spese di *Plectus* e *Aphelenchus* vivi, non diviene cannibale neanche dopo sei settimane di digiuno. Colture fatte su agar hanno dimostrato che i Mononchina non vengono attratti chimicamente dalla preda; di essa si accorgono solo quando, casualmente, ne vengono a contatto con le labbra: in tal caso sferrano subitamente l'attacco. Non sempre la preda soccombe: è stato osservato che un mononchide, subito dopo avere attaccato un grosso *Discolaimus*, presentava una grande bolla d'aria nella cavità boccale e ciò inibiva completamente l'azione aggressiva (Esser, 1963). Un altro caso è quello di una larva di *Rhabditis* che è riuscita ad uscire viva attraverso la vulva del *Mononchus* che l'aveva ingerita, causandone la morte (Steiner e Heinly, 1922).

Generi tipicamente predatori vi sono anche tra i Tripylidae (*Tripyla*, *Tobrilus*, *Trischistoma*). Questi, grazie all'estrema dilatabilità della cavità boccale e del lume esofageo, sono capaci di ingerire in un sol boccone anche Nematodi di grossa mole (Cobb, 1918). Taluni si nutrono anche di Tardigradi, Rotiferi e Protozoi (Micoletzky, 1925; Lapage, 1937; Nielsen, 1949).

Fra i Monhysteridae è sicuramente predatore *Mesotheristus setosus*, nel cui intestino sono stati osservati mastax di Rotiferi (Nielsen, 1949).

Fra i Dorylaimida i generi predatori sono numerosi: *Aporce-*

laimus, *Dorylaimus*, *Labronema*, *Nygolaimus*, *Actinolaimus*, *Discolaimus*, *Carcharolaimus* ed altri ancora. Sono forme provviste di uno stiletto boccale generalmente robusto e a lume ampio, che utilizzano per perforare la preda e aspirarne il contenuto. Gli organismi predati possono essere altri Nematodi, fra cui gli stessi Mononchina, Oligocheti, Protozoi, Acari, uova di Rotiferi ecc. Osservazioni condotte su alcune specie di Dorylaimida allevati in agar (Esser, 1963) hanno mostrato che essi predano soprattutto le uova di nematode, perforando e succhiando avidamente tutte quelle che incontrano e risparmiando soltanto quelle deposte da femmine della loro stessa specie, grazie probabilmente a qualche fattore chimico. È stato anche osservato che i Dorylaimida predatori vengono attratti chimicamente da un nematode fatto a pezzi e che la medesima vittima può essere attaccata contemporaneamente da due o tre predatori. Osservazioni fatte su *E. ettersbergensis* inducono a escludere, per questi predatori, la possibilità di iniettare succhi digestivi negli organismi attaccati (Hollis, 1957). Altre osservazioni su *Carcharolaimus* mentre preda un altro nematode lasciano invece supporre il contrario (Esser, 1963).

Un altro gruppo di predatori provvisti di stiletto è costituito da alcuni generi di Aphelenchoidea. Il più tipico ed aggressivo è *Seinura*, nematode di piccole dimensioni armato di breve stiletto, capace però di attaccare Nematodi anche di grossa mole. Anche in questo caso la preda viene attaccata solo in seguito a un contatto casuale e viene istantaneamente paralizzata dall'iniezione di succhi digestivi che ne disintegrano i tessuti e li rendono atti ad essere succhiati (Linford e Oliveira, 1937). Un solo individuo di *Seinura* può uccidere da venti a trenta individui di *Aphelenchus avenae*, nel giro di 12-15 ore. A volte parecchi individui attaccano in massa lo stesso nematode: su di un solo *Aphelenchus* ne sono stati contati ben 18 (Hechler, 1963). Sembra che *Seinura* sia capace di predare anche le uova di *A. avenae*, e inoltre sono stati osservati casi di cannibalismo (Hechler, 1963; Esser, 1963; Esser e Sobers, 1964; Wood 1975), ma solo in assenza di prede appartenenti ad altre specie. Fra le specie che in condizioni di allevamento sono state attaccate da *Seinura* ve ne sono molte di fitoparassiti quali *Ditylenchus dipsaci*, *Heterodera trifolii*, *Meloidogyne hapla*, *Neotylenchus linfordi*, oltre al già citato *A. avenae*. Uno studio condotto su di una fungaia ha messo in evidenza la relazione esistente tra l'azione predatrice di *Seinura* e la rapida diminuzione del numero di individui della popolazione

di *D. myceliophagus* (Cayrol, 1970). Il ruolo che le specie di *Seinura* esplicano nel suolo nel limitare la diffusione delle forme nocive può essere dunque molto importante.

Sempre fra gli Aphelenchoidea sono stati segnalati quali predatori *A. avenae*, che in un caso ha attaccato le uova di un *Cephalobus* (Boosalis e Mankau, 1965) e alcuni *Aphelenchoides*.

Diversi generi predatori si trovano anche fra i Diplogasteridae (*Butlerius*, *Diplenteron*, *Mesodiplogaster* e *Mononchoides*), ma in coltura si è visto che gli stessi individui possono comportarsi allo stesso tempo sia da predatori che da batteriofagi (Sohlenius, 1973).

Yeates (1971) propone anche per i predatori la suddivisione in « perforatori » e « ingeritori ».

Un'ultima categoria trofica è quella degli *onnivori*, in cui Bagnage (1963) include i Dorylaimina, nematodi che, come abbiamo visto, possono nutrirsi sia di vegetali che di animali e le cui abitudini alimentari sono in gran parte sconosciute. Tuttavia questo sembra essere un raggruppamento piuttosto artificioso, perchè è noto che mentre alcuni Dorylaimida sono esclusivamente predatori, altri si nutrono prevalentemente di Alghe o di Funghi, altri ancora attaccano le piante superiori; pertanto sembra più opportuno ripartirne le singole specie fra le diverse categorie trofiche che abbiamo fin qui elencato.

Prima di fare un bilancio globale del significato ambientale dei Nematodi, è opportuno spendere due parole sui microrganismi del suolo che costituiscono il loro alimento. I dati che seguono riportano le stime medie di densità secondo vari Autori (Burges e Raw, 1967).

I *Batteri* costituiscono il gruppo di organismi del suolo più numeroso: 1 g ne può contenere da meno di un milione a diversi miliardi; in prima approssimazione si può ritenere che un suolo medio ne contenga 2 miliardi per grammo, corrispondente allo 0,2% in peso.

Gli *Attinomiceti* e i *Funghi* sono difficili da valutare quantitativamente, ma spore di questi organismi sono state trovate nel suolo con densità di oltre un milione per grammo.

Le *Alghe* (Cianoficee, Xantoficee, Diatomee e Cloroficee) si possono trovare da poche decine fino a molte migliaia di cellule per grammo.

Gli *Zooflagellati* presenti nel suolo si contano a migliaia o a decine di migliaia per grammo. Valori di poco inferiori si trovano per le *Amebe*. Le *Tecamebe* colonizzano soprattutto l'orizzonte A, subito sotto all'orizzonte H, e raggiungono le decine o le centinaia di individui per grammo. I *Ciliati* presentano densità di cento o più individui per grammo. I Protozoi, complessivamente, pesano in media una ventina di grammi per metro quadrato.

Gli *Enchitreidi*, infine, si contano a decine di migliaia per metro quadro.

Per capire meglio la distribuzione dei Nematodi nei diversi substrati, è il caso di citare qui le due regole del Beijerinck valide per i Batteri: 1) Tutto è dappertutto; 2) È il substrato che seleziona. Tali concetti non sono altrettanto applicabili ai Nematodi, perché per questi ultimi vi sono pur sempre condizionamenti zoogeografici e limitazioni dovute alle modalità di diffusione. Tuttavia anche per i Nematodi è in gran parte vero che potenzialmente ogni specie, o meglio ogni gruppo di specie, può trovarsi su qualsivoglia substrato non appena questo offra sufficienti possibilità di sviluppo. La colonizzazione del suolo da parte dei Nematodi, pertanto, dipende in ultima analisi dalle potenzialità trofiche, dal clima e dal tipo di suolo. Così nei terreni ricchi di umidità abbondano gli algovori (soprattutto Dorylaimina); nei suoli normali, oltre a questi ultimi, vi sono anche molti batteriofagi (*Plectus*, *Acrobeles*, *Teratocephalus*, *Rhabditis* ecc.), mentre nei suoli asciutti tornano ad essere numerosi i Dorylaimina. È noto infatti che molte Alghe, soprattutto Cianoficee e Diatomee, possono rimanere quiescenti in un suolo secco anche per molte decine d'anni, pronte a riprendere l'attività col ritorno dell'acqua. I Dorylaimida, d'altro canto, non sono strettamente legati alle Alghe, ma possono nutrirsi anche di altri organismi.

Nella dieta dei Nematodi il rapporto tra proteine, grassi e carboidrati è in media di 2:1:1, il che corrisponde a 4,6 cal per ogni ml di ossigeno utilizzato (Nielsen, 1949; Wasilewska, 1971). Bisogna tuttavia tenere presente che le sostanze componenti i microrganismi endogeni, e quindi le calorie disponibili, sono diverse da dieta a dieta. La composizione chimica complessiva del protoplasma batterico, per es., corrisponde alla formula empirica $C_5H_7O_2N$ con un rapporto C/N di 5. Per i Funghi, invece, la formula è $C_{10}H_{17}O_6N$ con un rapporto C/N pari a 10; si tratta cioè di organismi relativamente poveri di azoto e ricchi di carboidrati. Il protoplasma delle Alghe (studiato in *Chlorella*) presenta la formula empirica $C_6H_{10}O_2N$ con un rapporto C/N uguale a 6, simile cioè a quello dei Batteri (McKinney, 1962).

Nei suoli studiati dalla Wasilewska (1971) i Nematodi consumano materiale vivente per valori che vanno da circa 57.000 a un massimo di 234.000 kcal per ettaro all'anno; le singole componenti trofiche sono, in ordine d'importanza, le seguenti: microvori, onnivori, fungivori, fitoparassiti e predatori.

I Nematodi, come tutti i microrganismi del suolo, esplicano — in definitiva — le seguenti due importantissime funzioni: 1) incidono sulla velocità di mineralizzazione dei resti vegetali 2) costi-

tuiscono una riserva di materiale di facile utilizzazione e di rapida circolazione. Per quanto riguarda l'azoto, per es., è stato calcolato che i Nematodi ne utilizzano (in protoplasma, in prodotti di escrezione e in exuvie) circa un decimo di quanto viene assorbito, durante una stagione di crescita, da parte del ricoprimento vegetale, e cioè circa 1-27 kg di azoto/ha in 100 giorni (Nielsen, 1949; Dowe, 1970).

Altri esperimenti (Deubert, 1963) inoltre, hanno dimostrato che la presenza dei Nematodi nel suolo accelera in modo significativo i processi di decomposizione delle sostanze organiche anche se, come si è detto, questi animali non assumono direttamente i detriti organici, ma regolano, diffondono e controllano i decompositori primari.

Quanto esposto fin qui presenta un interesse teorico senza dubbio notevole e di fatto costituisce il punto di partenza per le ricerche più sofisticate anche a fini applicativi. Non è qui il caso di ricordare come la conoscenza della biologia dei Nematodi liberi costituisca una base indispensabile per un corretto indirizzo degli sforzi che si stanno facendo in tutto il mondo allo scopo di controllare certi parassiti, ivi compresi i Nematodi che attaccano le piante. Qualsiasi studio moderno di gestione del suolo, inoltre, non può prescindere dagli organismi che popolano e formano il suolo stesso.

Ma c'è un altro aspetto, molto interessante, che attualmente ci preme illustrare: la diagnosi ambientale fatta per mezzo di analisi biocenotiche.

Il concetto di base è il seguente: se è vero, come è vero, che gli organismi vivono in un ambiente in quanto vi si sono adattati, e che ogni ambiente non può ospitare che una determinata biocenosi, sarà anche vero che, data una biocenosi, ad essa non potrà che corrispondere un complesso ben preciso di parametri ambientali. Detto in parole povere: dimmi chi sei e ti dirò in che ambiente vivi.

Da queste considerazioni nasce il concetto di « bioindicatore » o « indicatore ecologico ». Sembra un concetto semplice, ma esso comporta, come vedremo, una complessa problematica dalle numerose sfaccettature che, lungi dall'essere definitivamente risolta, rappresenta uno dei punti di discussione più violenta nel contemporaneo dibattito ecologico.

Vediamo innanzitutto che cosa si debba intendere per bioindicatore: il rapporto specie/individui, la singola specie, una porzione della biocenosi, o la sua totalità? Esaminiamo brevemente la questione a partire dal primo punto.

È ben noto, in ecologia, il concetto di diversità. Per diversità

ecologica si intende un rapporto (espresso secondo formule più o meno complicate) tra numero di specie e numero di individui. La espressione più accettata e più significativa della diversità (perchè derivante dalla teoria dell'informazione) è la formula di Shannon $H = -\sum p_i \cdot \log_2 p_i$ dove p_i è la probabilità di trovare una data specie entro la biocenosi in istudio. Dato che un ambiente è ecologicamente equilibrato quando presenta un elevato numero di specie in rapporto agli individui ospitati, si è assunto che un basso indice di diversità è sintomo di alterazione e di instabilità ambientale. Numerosi studi compiuti in merito hanno rilevato un pieno accordo con la teoria, ma in altri casi essa sembra ammettere troppe eccezioni e perciò non viene condivisa da tutti gli ecologi.

Per esempio un campo coltivato è una tipica situazione a bassa diversità ambientale, sia relativamente ai vegetali che ospita, sia rispetto alla microflora, alla microfauna ecc. Ma la natura tende costantemente verso condizioni di diversità elevata: ecco allora che la monocoltura, lasciata a se stessa, viene attaccata da ogni sorta di animali, invasa da « erbacce », ecc.; essa evolve insomma verso una situazione via via più ricca di forme e più diversificata. È appunto in questo che consiste la sua instabilità. Solamente quando si sarà formata una comunità altamente diversificata, questa potrà mantenersi da sé, senza l'intervento di pesticidi o di altri fattori artificiali; e allora avremo il climax, la comunità stabile. Possiamo dunque considerare gli insetticidi, i nematocidi e i pesticidi in genere, come il prezzo da pagare per mantenere bassa la diversità. Che tale prezzo sia giustificato in termini ambientali (ricordiamo che l'impatto ecologico dei pesticidi è, a lunga scadenza, gravissimo) è tutt'altro che certo, ma questo è argomento che meriterebbe una trattazione a parte.

Passando al secondo dei punti sopra citati, affermiamo subito che, sebbene la presenza/assenza di una specie in un ambiente costituisca un dato di grande interesse, essa è di regola del tutto insufficiente per un qualsiasi giudizio sulla qualità dell'ambiente. Ciò è tanto più vero in quanto, come è stato chiarito in questi ultimi sei o sette anni, una specie non deve intendersi come un insieme uniforme di caratteri, ma un complesso polimorfo di individui in cui vi è una variabilità che interessa addirittura il 30 o il 50% degli enzimi. Ciò fa sì che la presenza di una specie può avere, in una certa regione, un significato ecologico assai diverso da quello presentato in un'altra

regione. In tal caso non vale più il rapporto biunivoco: una specie-una nicchia, bensì: una popolazione-una nicchia.

Per una diagnosi ambientale si impone allora la necessità di considerare più specie insieme, affinché la sovrapposizione delle singole valenze ecologiche possa fornire un risultato obiettivo che, prescindendo da questo o quel fenomeno di adattamento, sia rappresentativo delle condizioni dell'ambiente in istudio.

Poiché è praticamente impossibile prendere in esame, per un dato ambiente, l'intera comunità, è necessario restringere il campo a uno o a pochi gruppi sistematici. Orbene, noi riteniamo che i Nematodi liberi costituiscano un gruppo particolarmente adatto per fungere da indicatori ecologici in natura. Per quanto riguarda il suolo ciò è dimostrato dal fatto che, nonostante la scarsità degli studi fatti in merito, lo spettro trofico di una nematocenosi appare già abbastanza indicativo dello stato del suolo che la ospita. Una prima informazione emerge già dal numero delle specie di Nematodi presenti e dal valore dell'indice di diversità. A questi dati « formali » si aggiungono poi le deduzioni che si possono trarre dal peso di presenza percentuale dei singoli gruppi.

Fra i Tylenchida si devono distinguere innanzitutto le specie micofaghe da quelle fitoparassite e, tra queste ultime, quelle ectoed endoparassite, quelle più e quelle meno dannose. I Tylenchida sono numerosi soprattutto nelle zone che sopportano interventi colturali intensi; nelle aree naturali, per contro, essi, pur potendo avvalersi in teoria degli apparati radicali delle piante, rimangono sempre a livelli percentuali relativamente bassi (Egunjobi, 1971).

I Rhabditida sono indicatori ecologici particolarmente importanti. La loro alimentazione, tipicamente batteriofaga, la loro capacità di vivere in ambienti poveri di ossigeno e a pressione osmotica relativamente elevata, e la loro grande velocità di riproduzione, li rende adatti alla colonizzazione di substrati ricchi di materiale organico facilmente degradabile. Tale è il caso delle feci, grandi o microscopiche che siano, e dei primi prodotti di demolizione liberati dai detriti vegetali in seguito agli attacchi fungini. Tutti questi substrati ospitano tipicamente una ricca flora batterica e, di conseguenza, una ricca cenosi di Rhabditida. Sulle feci degli animali si innescano fenomeni demolitivi a ciclo breve (Sachs, 1950; Gunhold, 1952), ma implicanti un'intensa attività metabolica. Questi fenomeni sono particolarmente importanti nel caso dei terreni soggetti a pas-

colo e, in generale, nelle zone fecalizzate. In suoli di questo tipo i Rhabditida sono molto numerosi, fino a mille e più esemplari per ml di terreno (Sohlenius, 1973).

Ancora più chiaro è il significato dei Rhabditida negli ambienti d'acqua dolce. Nel caso degli inquinamenti dovuti a sostanze organiche (scarichi di fogna, di industrie zootecniche, alimentari, carriere ecc.), il sedimento degli stagni e dei fiumi diviene sede di una cospicua attività batterica alla quale fa riscontro un popolamento nematologico costituito quasi interamente da Rhabditida (Hirschmann, 1952; Tsalolichin, 1976). La percentuale degli individui di questo ordine sul totale dei Nematodi presenti è addirittura proporzionale all'entità dell'inquinamento dei sedimenti e del COD dell'acqua (Zullini, 1976 a). Sembra inoltre che certi Diplogasteridae siano meno saprofiti della maggior parte dei Rhabditidae, ma una migliore definizione delle valenze ecologiche dei singoli taxa deve ancora essere fatta. È noto inoltre che nei Nematodi marini il consumo di ossigeno (e quindi le esigenze ambientali anche in fatto di inquinamento) e le dimensioni della cavità boccale sono correlati positivamente (Weiser e Kanwischer, 1961). Questa relazione sembra sussistere anche presso i Diplogasteridae d'acqua dolce (Zullini, 1976 b), ma sono necessarie ulteriori ricerche per correlare il metabolismo, le esigenze alimentari e la valenza ecologica delle singole specie.

Concludendo sui Rhabditida diremo pertanto che si tratta di Nematodi a sviluppo veloce che colonizzano di preferenza foci di materiale organico in rapida decomposizione, oppure zone ampiamente fecalizzate e inquinate o soggette a disturbo. Questi Nematodi attuano pertanto una strategia demografica di tipo *r*.

Un quadro opposto è presentato, invece, dai Dorylaimina; essi si nutrono per lo più di Alghe, tanto nel suolo che nell'ambiente acquatico, ma le specie di maggiori dimensioni sono spesso predatrici. È interessante notare che lo stiletto boccale dei Dorylaimina, molto diverso da quello dei Tylenchida, li costringe a una dieta e a una nicchia ecologica altrettanto diversa. Il loro ciclo biologico è particolarmente lento: certe specie possono presentare anche solo una o due generazioni l'anno. Le uova deposte, a loro volta, sono poco numerose. Ciò significa, in definitiva, che i Dorylaimina adottano una strategia demografica di tipo *K*, e infatti essi vivono soprattutto negli ambienti stabili, climax, dove l'azione di disturbo dell'uomo e degli animali domestici si fa sentire di meno (Johnson

et al., 1974). Nel caso invece di disclimax, per es. una foresta alterata dal pascolo e dal taglio degli alberi, la percentuale di Dorylaimina può drasticamente ridursi al 5% dei Nematodi presenti (Ferris e Ferris, 1972). Sarebbe molto interessante conoscere anche l'effetto del calpestio sui Nematodi del suolo e sui Dorylaimina in particolare, ma non abbiamo dati in proposito.

Probabilmente i Mononchina e gli Enoplina presentano esigenze simili a quelle dei Dorylaimina, ma vi sono ancora pochi dati per poterlo affermare. Questi due gruppi, come è noto, comprendono predatori altamente specializzati. Nelle acque dolci essi si dimostrano sensibili all'inquinamento organico ed esigono in genere ambienti puliti ed ossigenati.

Meno chiaro ancora è il significato ambientale degli Araeolaimida e dei Monhysterida. Si tratta di specie batteriofaghe e algovore ma, a differenza dei Rhabditida, colonizzano acque relativamente pulite (Zullini, 1976 a). Poco si sa delle loro esigenze ambientali nel suolo.

Da tutto quanto abbiamo detto finora emerge la complessità della problematica legata ai Nematodi liberi. Né potrebbe essere altrimenti dato l'elevato numero di specie comprese in questo gruppo e quindi l'ampio spettro funzionale da esso presentato. Se poi si rammenta che i Nematodi sono i Metazoi più numerosi del pianeta, risulterà anche più chiaramente l'interesse teorico e pratico del loro studio. Benché le specie parassite (dell'uomo, degli animali domestici e delle piante) pongono problemi urgenti e gravi di primaria importanza, nondimeno le forme libere sono coinvolte in una tematica biologica così vasta da meritare un'attenzione ben più approfondita di quanto non sia avvenuto finora. Tale tematica va dalla partecipazione ai processi di formazione del suolo all'uso dei Nematodi come bioindicatori, per non parlare degli aspetti biochimici, fisiologici, anatomici, evolutivi e via dicendo. Tutto ciò, oltre a fornire un quadro più completo di questo gruppo animale, rappresenta un prezioso contributo che la nematologia può dare alla biologia generale e all'ecologia.

LAVORI CITATI

- ANDERSON R. V., 1964 - Feeding of *Ditylenchus destructor*. *Phytopathology*, 54: 1121-1126.
BANAGE W. B., 1960 - Studies on the nematode fauna of moorland soil. Ph. D. Thesis: Univ. of Durham.

- BANAGE W.B., 1963 - The ecological importance of free-living soil nematodes with special reference to these of moorland soil. *J. Anim. Ecol.*, 32: 133-140.
- BANAGE W.B., 1964 - Some aspects of the ecology of soil nematodes. *Proc. E. Afr. Acad.*, 2: 67-74.
- BASTIAN H.C., 1865 - Monograph on the Anguillulidae. *Linn. Soc. London Trans.*, 25: 73-184.
- BOOSALIS M.G. e MANKAU R., 1965 - Parasitism and predation of soil micro-organisms. In: « Ecology of soil borne plant pathogens », ed. Baker & Snyder, Berkeley, 374-389.
- BRIGGS M.P., 1946 - Culture methods for a free-living nematode. Ph. D. Thesis Stanford Univ. California, 190 pp.
- BRZESKI M.W., 1971 - Nematodes associated with cabbage in Poland. General ecological observations. *Zesz. Probl. Post. nauk. roln.*, 121: 125-132.
- BURGES A. e RAW F., 1967 - Soil biology. Acad. Press, London & N.Y. 532 pp.
- CAYROL J.C., 1967 - Etudes préliminaires des relations entre quelques champignons pathogènes des végétaux et deux espèces de nématodes mycophages: *Ditylenchus myceliophagus* J.B. Goodey, 1958 et *Aphelenchoides composticola* M.T. Franklin, 1957. *Annls Epiphyt.*, 18: 317-329.
- CAYROL J.C., 1970 - Mise en évidence d'un facteur de résistance mécanique des Champignons à l'égard des nématodes mycophages. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 270: 813-816.
- CAYROL J.C., 1971 - Rôle des nématodes dans l'équilibre biologique des sols. Influence des traitements nématicides. In: Les nématodes des cultures. Paris: Assoc. Coord. Techn. Agric. (ACTA), 67-142.
- CAYROL J.C. e B'CHIR M.M., 1973 - Rôle des divers nématodes saprophages sur la multiplication des bactéries associées à quelques dépérissements du champignon de couche. *Ann. Phytopath.*, 4, 409.
- CAYROL J.C. e DREYFUS B., 1975 - Etudes préliminaires sur les relations entre nématodes libres et bactéries dans le sol. *Bull. Soc. Biol.*, 169: 166-172.
- CAYROL J.C. e RITTER M., 1967 - Importance et motivation des déplacements des nématodes dans le sol et recherches sur les migrations de *Ditylenchus myceliophagus*. *Rev. Zool. Agric. Appl.*, 66: 92-102.
- CHRISTIE J.R. e ARNDT C.H., 1936 - Feedings habits of the nematodes *Aphelenchoides parietinus* and *Aphelenchus avenae*. *Phytopathology*, 26: 698-701.
- COBB N.A., 1918 - Estimating the nema population of soil. *U.S. Dept. Agr. Bur. Plant Ind. Agr. Tech. Cir.*, 1: 1-48.
- COLLIER W.A., 1928 - Züchtung parasitischer Würmer. *Abderh. Handb. Biol. Arbeitsm.*, 9.
- DEUBERT K.H., 1963 - Untersuchungen über die Bedeutung freilebender Nematoden für den Abbau organischer Substanzen. *Nematologica*, 9: 495-501.
- DIEM K., 1903 - Untersuchungen über die Bodenfauna in den Alpen. Diss. Zürich.
- DOTTERWEICH H., 1938 - Die Züchtung von *Rhabditis teres* (A. Schn.) für physiologische und genetische Untersuchungen. *Zool. Anz.*, 1-122.
- DOWE A., 1970 - Zur Rolle der Nematoden innerhalb der Bodenfauna. *Wissensch. Zeitschrift Univ. Rostok (Math. Nat.)*, 8: 587-590.
- EGUNJOBI O.A., 1971 - Soil and litter nematodes of some New Zealand forests and pastures. *N. Z. J. Sci.*, 14: 568-579.
- ESSER R.P., 1963 - Nematode interactions in plates of non-sterile water agar. *Proc. Soil Crop Sci. Soc. Fla.*, 23: 121-138.
- ESSER R.P. e SOBERS E.K., 1964 - Natural enemies of nematodes. *Proc. Soil Crop Sci. Soc. Fla.*, 24: 326-353.
- FERRIS V., 1968 - Biometric analyses in the genus *Labronema* (Nematoda: Dorylaimida) with a description of *L. thornei* n.sp. *Nematologica*, 14: 276-284.

- FERRIS V. R. e FERRIS J. M., 1972 - Nematode community dynamics in natural and disturbed environments. Internat. Symp. Nematology (11^o) Reading UK (Sept. 1972), Abstracts 21-22.
- GOODEY T., 1963 - Soil and freshwater nematodes (riscritto da J. B. Goodey), London, Methuen, 544 pp.
- GUNHOLD P., 1952 - Ueber die in Kompost lebenden Nematoden. *Bonn. zool. Beitr.*, 3: 151-166.
- van HAUT H., 1956 - Das Champignon Myzel als Indikator für die Wirkung saprober Nematoden in Komposten. *Nematologica*, 1: 165-173.
- HECHLER H. C., 1962 - The description, feeding habits and life history of *Neotylenchus linfordi* n.sp., a mycophagous nematode. *Proc. helm. Soc. Wash.*, 29: 19-27.
- HECHLER H. C., 1963 - Description, developmental biology and habits of *Seinura tenuicaudata* (de Man) J. B. Goodey, 1960 (Nematoda: Aphelenchoididae) a nematode predator. *Proc. helm. Soc. Wash.*, 30: 182-195.
- HIRSCHMANN H., 1952 - Die Nematoden der Wassergrenze mittelfränkischer Gewässer. *Zool. Jb. (Syst.)*, Jena 81: 313-436.
- HOLLIS J. P., 1957 - Cultural studies with *Dorylaimus ettersbergensis*. *Phytopathology*, 47: 468-473.
- JENNINGS J. B. e COLAM J. B., 1970 - Gut structure, digestive physiology and food storage in *Pontonema vulgaris* (Nematoda: Enoplida). *J. zool.*, London, 161: 211-221.
- JOHNSON S. R., FERRIS J. M. e FERRIS V. R., 1974 - Nematode community structure of forest woodlots. III. Ordination of taxonomic groups and biomass. *J. Nematol.*, 6: 118-126.
- KRUSBERG L. R., 1960 - Hydrolitic and respiratory enzymes of species of *Ditylenchus* and *Pratylenchus*. *Phytopathology*, 50: 9-22.
- LAPAGE G., 1937 - Nematodes parasitic. *Anim. Heth. Leaf.*, 11: 340.
- LINFORD M. B. e OLIVEIRA J. M., 1937 - The feeding of hollow-spear nematodes on other nematodes. *Science*, 85: 295-297.
- DE MAN J. G., 1884 - Die frei in der reinen Erde und im süßen-Wasser lebenden Nematoden der niederländischen Fauna. Brill, Leiden 206 pp.
- MANKAU R. e MANKAU S. K., 1963 - The role of mycophagous nematodes in the soil. In: J. Doeksen e J. van der Drift: « Soil organisms » N. Holland Publ., Amsterdam, 271-280.
- McCOY O. R., 1929 - The suitability of various bacteria as food for hookworm larvae. *Am. J. Hyg.*, 10: 207-209.
- MENZEL R., 1914 - Ueber die mikroskopische Landfauna der schweizerischen Hochalpen. *Arch. Naturgesch.*, 80 A: 1-98.
- McKINNEY R. E., 1962 - Microbiology for sanitary engineers. McGraw-Hill Book Co., N.Y. & London, 293 pp.
- MICOLETZKY H., 1921 - Die freilebenden Erd-Nematoden. *Arch. Naturgesch. (A)*, 87: 1-650.
- MICOLETZKY H., 1925 - Die freilebenden Süßwasser- und Moornematoden Dänemarks. *Mém. Acad. r. Sc. Lett. Danemark*, Copenhague (Sc.), 10: 53-310.
- NELMES A. J., 1974 - Evaluation of the feeding behaviour of *Prionchulus punctatus* (Cobb), a nematode predator. *J. Anim. Ecol.*, 43: 553-565.
- NIELSEN C. O., 1949 - Studies on the soil microfauna. II. The soil inhabiting nematodes. *Natura Jutl.*, 2: 1-131.
- OERLEY L., 1886 - Die Rhabditiden und ihre medizinische Bedeutung. Berlin, 84 pp.
- PARAMONOV A. A., 1952 - Opyt ekologicesko klassifikacii fitonematod. *Trudy Gel'mint Lab.*, 6: 338-369.

- PARAMONOV A. A., 1962 - Plant parasitic nematodes. Vol. I Mosca (English translation IPST Jerusalem, 1968, 390 pp.).
- PERRIN R. M. S., WILLIS E. H., e HODGE C. A. H., 1964 - Dating of humus podzols by residual radiocarbon activity. *Nature*, 202: 165-166.
- POTTS F. A., 1910 - Notes on the free-living nematodes. *Q. Jl. Microsc. Sci.*, 55: 433-484.
- SACHS G. H., 1950 - Die Nematodenfauna der Rinderexkremente. *Zool. Jb. (Syst.)*, 79: 209-272.
- SEIDENSCHWARZ L., 1923 - Jahreszyklus freilebenden Erdnematoden einer Tiroler Alpenwiese. *Arb. Zool. Inst. Univ. Innsbruck*, 1: 35-71.
- SOHLENIUS B., 1968 - Studies of the interactions between *Mesodiplogaster* sp. and other rhabditid nematodes and a protozoan. *Pedobiologia*, 8: 340-344.
- SOHLENIUS B., 1973 - Structure and dynamics of populations of *Rhabditis* (Nematoda, Rhabditidae) from forest soil. *Pedobiologia*, 13: 368-375.
- STEINER G., 1914 - Freilebende Nematoden aus der Schweiz. *Arch. Hydrobiol. Planktonk.*, 9: 259-438.
- STEINER G., 1933 - *Rhabditis lambdiensis*, a nematode possibly acting as a disease agent in mushroom beds. *J. Agric. Res. Wash.*, 46: 427-435.
- STEINER G., 1934 - *Procephalobus mycophilus* n.g. n.sp. (Cephalobidae), a nematode living in the sclerotia of the fungus *Balansia claviceps*. *Proc. helm. Soc. Wash.*, 1: 54-56.
- STEINER G. e HEINLY H., 1922 - The possibility of control of *Heterodera radiculicola* and other plant-injuring nemas by means of predatory nemas especially by *Mononchus papillatus* Bastian. *J. Wash. Acad. Sci.*, 12: 367-386.
- TARJAN A. C., 1957 - Ferocious little Mononchs kill nematodes for you. *Sunshine State Agric. Res. Rep. Fla.*, 2: 14-15.
- TEUNISSEN R. J. H., 1939 - Croissance, périodicité et parasitisme chez quelques nématodes libres. *Diss. Utrecht*, 12: 245-270.
- TIETJEN J. H., 1967 - Observations on the ecology of the marine nematode *Monhystera filicaudata* Allgen 1929. *Trans. Am. microsc. Soc.*, 86: 304-306.
- TRACEY M. V., 1958 - Cellulase and chitinase in plant nematodes. *Nematologica*, 3: 179-183.
- TSALOLICHIN S. I., 1976 - Svobodnoživuščie nematody kak indikatorы zagržsjenja presnych vod. In: «Metody biologiceskogo analiza presnych vod», Akad. Nauk SSSR, Zool. Inst., Leningrad, 118-122.
- WASILEWSKA L., 1971 - Nematodes of the dunes in the Kampinos forest. II. Community structure based on numbers of individuals, state of biomass and respiratory metabolism. *Ekol. pol.*, 19: 651-688.
- WIESER W. e KANWISHER J., 1961 - Ecological and physiological studies on marine nematodes from a small salt marsh near Woods Hole, Massachusetts. *Limnol. Oceanogr.*, 6: 262-270.
- WOOD F. H., 1974 - Biology of *Aporcelaimellus* sp. (Nematoda: Aporcelaimidae). *Nematologica*, 19: 528-537.
- WOOD F. H., 1975 - Biology of *Seinura demani* (Nematoda: Aphelenchoididae). *Nematologica*, 20: 347-353.
- YEATES G. W., 1971 - Feeding types and feeding groups in plant and soil nematodes. *Pedobiologia*, 11: 173-179.
- ZJUBIN B. N., 1972 - Printsipy troficeskogo gruppirovanja fitonematod. In: Nematody rastenij. Voronezh SSSR: Tsent. chern. kniz. Izdat, 82-84.
- ZULLINI A., 1976a - Nematodes as indicators of river pollution. *Nematol. mediterr.*, 4: 13-22.
- ZULLINI A., 1976b - I nematodi di alcuni impianti depurazione a fanghi attivi. *Ateneo Parmense, acta nat.*, 12: 271-283.

Accettato per la pubblicazione il 30 dicembre 1977.