

HISTOPATOLOGÍA DE LAS AGALLAS INDUCIDAS POR *NACOBBUS ABERRANS* THORNE *ET ALLEN* EN FRIJOL (*PHASEOLUS VULGARIS* L.)

R. Martínez-Fuentes¹, A. Tovar-Soto^{2*}, G. Laguna-Hernández³ y R. Torres-Coronel²

¹ Becario CONACYT Reg. 189748 rimfumex@yahoo.com.mx,

² Laboratorio de Nematología Agrícola, Departamento de Parasitología ENCB-IPN Prolongación Carpio y Plan de Ayala s/n Col. Sto. Tomás, Delegación Miguel Hidalgo, CP. 11340, Méx., D.F. *Becario COFAA-IPN

³ Laboratorio de Estructura y Fisiología de Plantas, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, C.P. 04510, Méx., D.F.

Resumen. Se estudió la histopatología de las agallas inducidas por *Nacobbus aberrans* en las raíces de frijol *Phaseolus vulgaris* cv. Canario a los 105 días después de inoculado con 15 000 huevos del nematodo en plantas de 30 días de germinadas en suelo pasteurizado; las alteraciones histológicas en el sistema radical del hospedante se observaron en raíces incluidas en Tissue Teck® O.C.T. (Optimal Cutting Temperature) Compound™ y cortadas en criostato Microm HM505N® a -30°C a 10 µm de grosor y teñidas con las técnicas fucsina básica-verde rápido y cuádruple de Johansen. Las agallas mostraron un sincitio sacular formado por células hipertrofiadas multinucleadas con paredes celulares fragmentadas. El sincitio invadió y desorganizó el cilindro vascular que mostró formación de vasos nuevos. En la corteza se encontraron células hiperplásicas delimitando el sincitio, y otras con síntesis activa de almidón, así como cristales de naturaleza desconocida. Se discute el carácter multinucleado del sincitio por disolución de paredes de las células hipertrofiadas con núcleos replicados, la existencia de razas fisiológicas del nematodo y las diversas respuestas histológicas en el germoplasma de frijol en México ante la infección con *N. aberrans*.

Palabras clave: Falso nematodo agallador, formación de sincitio, reacción de planta huésped.

Summary. *Histopathology of the galls induced by Nacobbus aberrans in bean (Phaseolus vulgaris L.).* The histopathology of galls induced by *N. aberrans* in the roots of bean cv. Canario was studied 105 days after inoculation with 15,000 nematode eggs per plant in plants previously germinated for 30 days in pasteurized soil. The histological alterations were observed in roots embedded in Tissue Teck® O.C.T.™, sectioned in a cryostat Microm HM505N® at -30 °C into 10 µm thick sections and stained with basic fuchsin-fast-green and Johansen quadruple techniques. The sectioned galls showed a saciform syncytium composed of hypertrophic multinucleate cells with fragmented cell walls. The formation of the syncytium disrupted the vascular cylinder, which showed formation of new vessels. In the root cortex there were hyperplastic cells delimiting the syncytium and cells active in starch synthesis and crystals of unknown nature. The origin of multinucleate syncytia through cell wall dissolution of hypertrophic cells with replicated nuclei, the physiological races of the nematode and the response of bean germplasm to *N. aberrans* occurring in Mexico are discussed.

Keywords: False root-knot nematode, syncytium formation, host plant reaction.

En México, el nematodo falso agallador de la raíz, *Nacobbus aberrans* (Thorne, 1935) Thorne *et Allen*, 1944 tiene gran importancia en varias zonas agrícolas, con un amplio número de huéspedes donde destacan plantas cultivadas y silvestres (Montes, 1979; Silva-Jaramillo, 1989; De la Jara *et al.*, 1990; Hernández, 1992; Velásquez-Valle, 2001; Cristóbal-Alejo, 2001; Manzanilla-López *et al.*, 2002; Flores, 2003).

Las poblaciones mexicanas del nematodo muestran variación para huéspedes y se han establecido esquemas de razas que no han sido plenamente aceptados, básicamente por la ausencia de un juego de diferenciales estandarizado para su separación (Cid del Prado-Vera, 1993; Toledo *et al.*, 1993; Manzanilla-López *et al.*, 2002).

Un síntoma causado por *N. aberrans* en las raíces de las plantas que parasita es la presencia de agallas que a nivel histológico han sido estudiadas en papa (*Solanum tuberosum* L.), chile (*Capsicum annuum* L.), remolacha (*Beta vulgaris* L.), espinaca (*Spinacea oleracea* L.), jitomate (*Solanum lycopersicum* L.) y en numerosas plantas silvestres en donde se ha evidenciado un sincitio en la

corteza que invade y desorganiza el cilindro vascular (Lordello *et al.*, 1961; Castillo y Marbán-Mendoza, 1984; Inserra *et al.*, 1985; Caballero y Muñoz, 1987; Tovar *et al.*, 1990; Doucet *et al.*, 1997; Doucet *et al.*, 2007).

El efecto de *N. aberrans* en frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) se ha estudiado desde el punto de vista agronómico (Silva-Jaramillo, 1989; Zamudio *et al.*, 1990; García-Camargo y Trejo, 1995) y se desconoce la magnitud del daño histológico causado en la raíz. El objetivo de este trabajo fue describir la histopatología de las agallas inducidas en raíces de frijol cv. Canario por *N. aberrans* población Tecamachalco (Puebla, México).

MATERIALES Y MÉTODOS

Para el estudio se eligió la interacción *N. aberrans* con frijol cv. Canario por ser positiva para agallamiento de raíz y reproducción del nematodo (Silva-Jaramillo, 1989). El cultivar se caracteriza por ser de crecimiento indeterminado, de ciclo largo (120 días) y de granos de color amarillo.

La población de *N. aberrans* fue proporcionada por el Laboratorio de Nematología Agrícola del Departamento de Parasitología de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional (ENCB-IPN). Esta población se colectó en el municipio de Tecamachalco (23° 00' 9" latitud norte, 102° 30' 7" longitud oeste, a 2195 metros sobre el nivel del mar), en el estado de Puebla, México en 1995 y desde entonces se mantiene en jitomate cv. Río Grande en invernadero.

Plantas de frijol cv. Canario de 30 días, crecidas en macetas con 1 kg de suelo pasteurizado por calor, fueron inoculadas con 15 000 huevos de *N. aberrans* y mantenidas bajo condiciones de invernadero a 25-30 °C (temperatura media = 27 °C) junto con plantas de las mismas características sin inocular. Con el fin de asegurar un mayor agallamiento, las plantas testigos fueron retiradas de sus macetas 105 días después de inoculadas (ddi), las raíces fueron cortadas del tallo, lavadas con

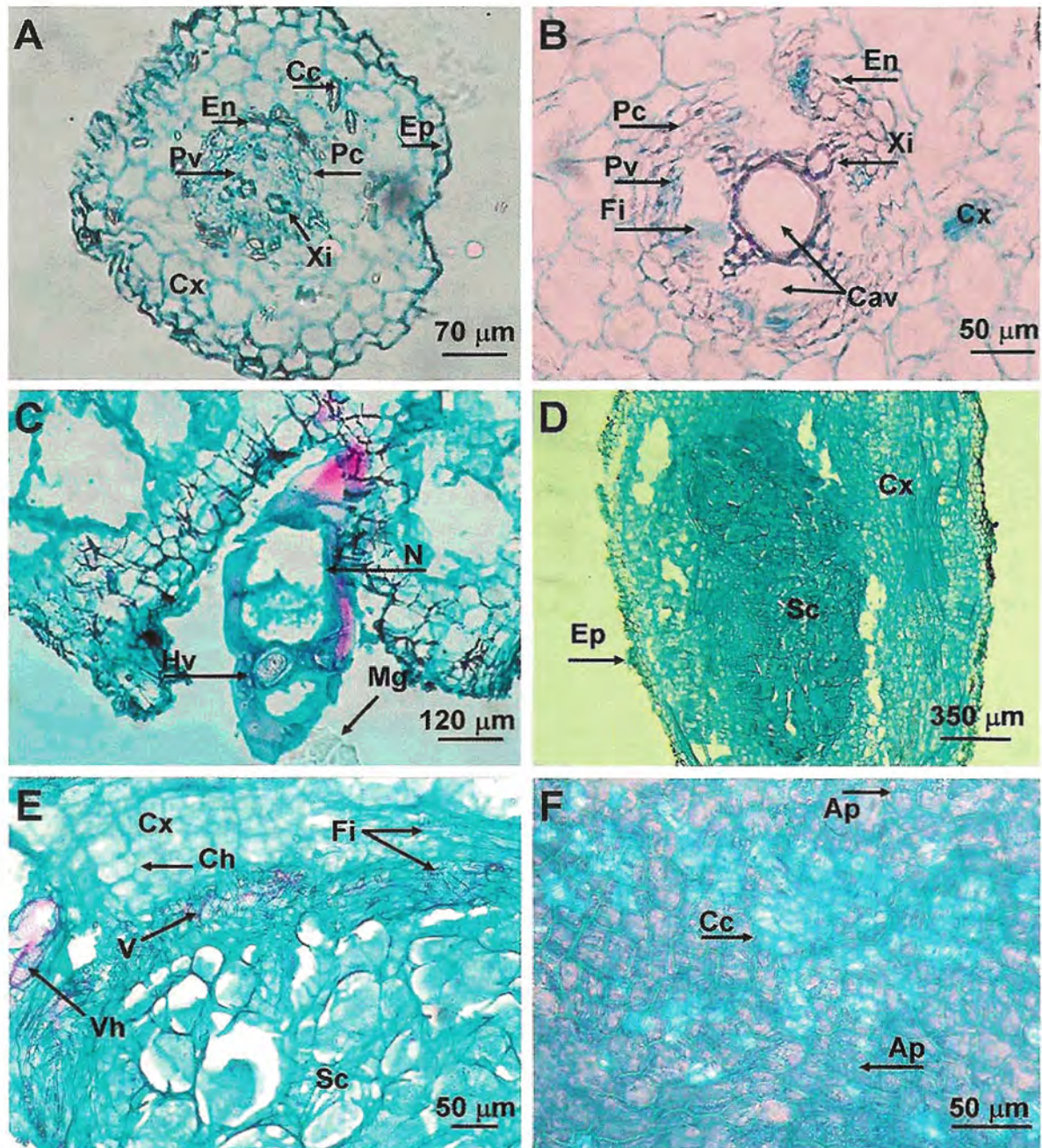


Fig. 1. Cortes histológicos de raíces de frijol cv. Canario infectado y no infectado con *N. aberrans* población Tecamachalco teñidos con la técnica de fucsina básica-verde rápido. A) Corte transversal (testigo) de la zona de diferenciación cercana a la zona de proliferación; B) Corte transversal (testigo) de la zona de maduración; C) Corte longitudinal de la parte baja de una agalla con una hembra parcialmente extruída; D) Corte longitudinal de una agalla completa con sincitio; E) Corte transversal del sincitio delimitado por fibras y vasos, algunos con hipertrofia; F) Cristales y gránulos de almidón en células de corteza observados en contraste de fases. Ap = amiloplastos; Cav = cavidad; Cc = cristales en corteza; Ch = célula hipertrofiada; Cx = corteza; En = endodermis; Ep = epidermis; Fi = fibras; Hv = huevo; Mg = masa de gelatina; N = nematodo; Pc = periciclo; Pv = parénquima vascular; Sc = sincitio; V = vasos; Vh = vasos hipertrofiados; Xi = xilema.

agua corriente y colocadas en fijador FAA (Formol-Alcohol etílico 96%- Ácido acético); 48 horas después se lavaron con agua corriente por una hora y fueron embebidas en una mezcla de glicoles y resinas solubles en agua (10.24% w/w de alcohol polivinílico, 4.26% w/w de polietilén glicol y 85.50% w/w de ingredientes no reactivos) Tissue Teck® O.C.T (Optimal Cutting Temperature) Compound™ (Finetek®, 2009) y congeladas a -30 °C. Posteriormente se realizaron cortes histológicos

en el plano transversal y longitudinal de 10 µm de grosor en un criostato Microm HM505N®. Los cortes fueron transferidos a portaobjetos previamente bañados en una solución de gelatina Difco® al 2% y teñidos por las técnicas de fucsina básica-verde rápido y la cuádruple de Johansen según procedimientos recomendados por Carvajal-Sandoval (1991) y López-Curto *et al.* (2005) respectivamente realizando el montaje en resina sintética Sigma®.

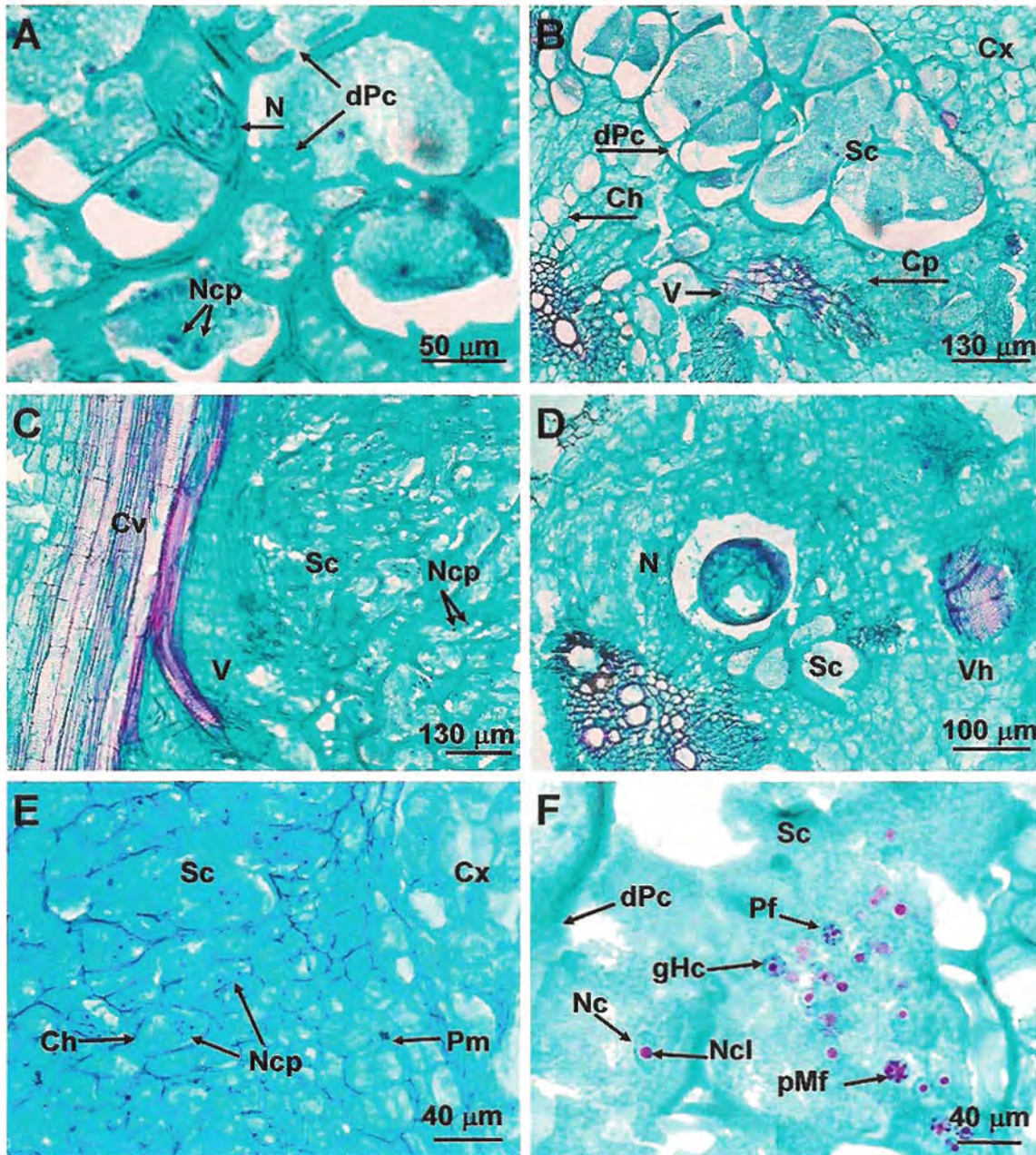


Fig. 2. Cortes histológicos de raíces de frijol cv. Canario agalladas con *N. aberrans* población Tecamachalco teñidos con la técnica de fucsina básica-verde rápido. A) células sincitiales mostrando disolución de paredes; B) Corte transversal del sincitio en el cilindro vascular, con desplazamiento de vasos xilemáticos e hipertrofia e hiperplasia de parénquima vascular; C) Corte longitudinal de raíz agallada, con vasos del cilindro vascular desplazados hacia el sincitio; D) Corte transversal que ubica la presencia de vasos xilemáticos hipertrofiados; E) Células hipertrofiadas adjuntas al sincitio, con núcleos polarizados, se observa una placa metafásica en una de estas células; F) Detalle de una región del sincitio con numerosos núcleos mostrando su nucleolo, conteniendo cúmulos de heterocromatina, y figuras mitóticas. Ch = células hipertrofiadas; Cp = células hiperplásicas; Cv = cilindro vascular; Cx = corteza; dPc = disolución de paredes celulares; gH = cúmulos de heterocromatina; N = nematodo; Nc = núcleos; Ncl = nucleolo; Ncp = núcleos polarizados; Pf = Profase; Pm = placa metafásica; pMf = prometafase; Sc = sincitio; V = vasos; Vh = vaso hipertrofiado.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los testigos (raíces sin agallas) mostraron en la zona de diferenciación de la raíz una epidermis monoestratificada y una corteza con grandes células parenquimatosas irregulares con paredes primarias delgadas y con cristales prismáticos de naturaleza desconocida; la endodermis se mostró como una sola capa de células isodiamétricas pequeñas seguidas por el periciclo que rodeaba al parénqui-

ma vascular diferenciándose en tejidos conductores (Fig. 1A).

La zona de maduración de la raíz presentó pelos radiculares. Las células epidérmicas tuvieron paredes primarias engrosadas, la corteza mostró células parenquimáticas grandes alrededor del cilindro vascular con un actinostelete tetrarca con cavidades entre los brazos y en el centro del estele; junto al periciclo se encontraron fibras y parénquima vascular; el floema se dispuso adjun-

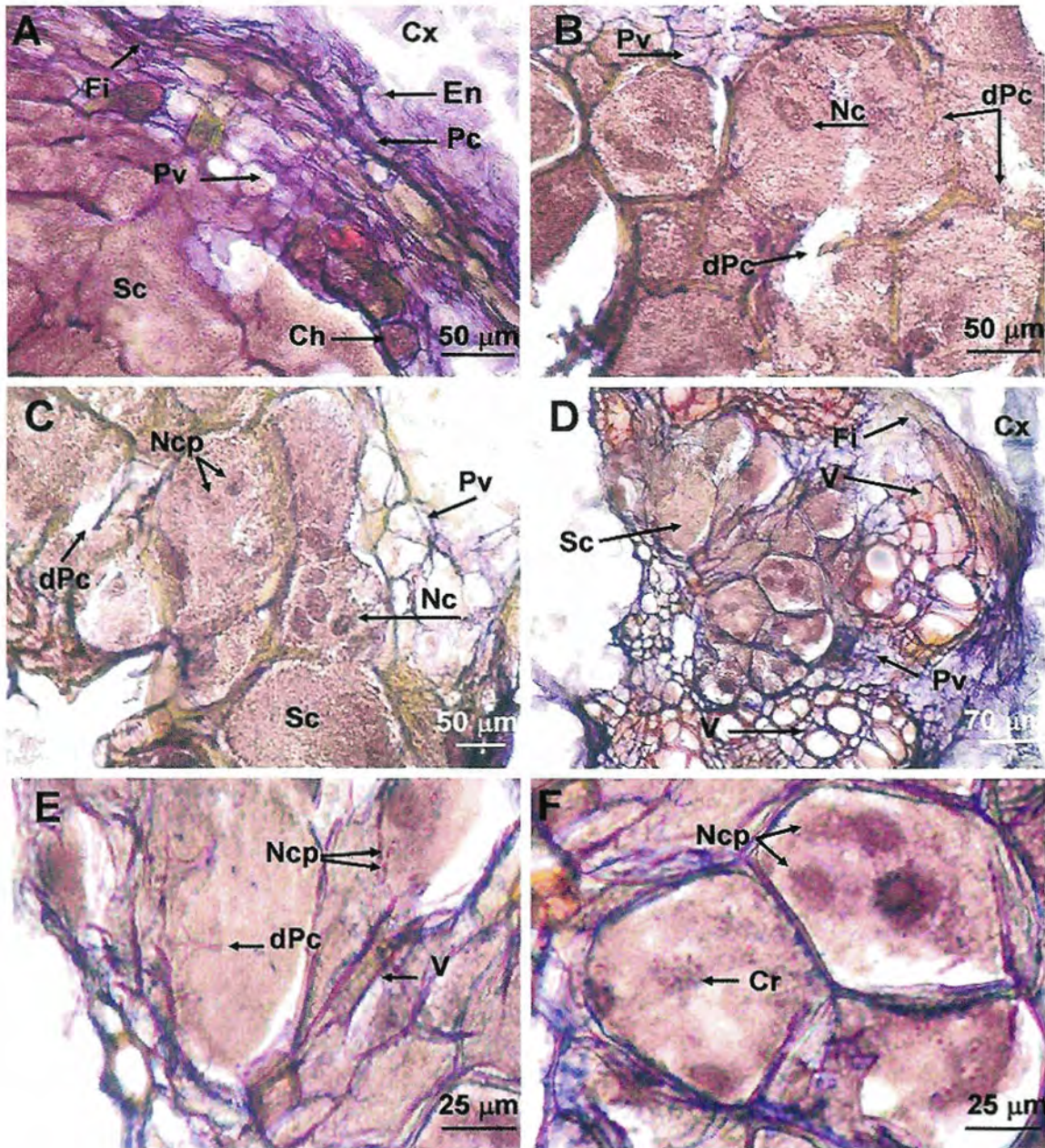


Fig. 3. Cortes transversales de sincitios inducidos por *N. aberrans* población Tecamachalco en la raíz de frijol cv. Canario a 105 ddi teñidos con la técnica cuádruple de Johansen; A) Parte del sincitio delimitado por la endodermis y el periciclo diferenciándose en fibras; B) Disolución de las paredes de células sincitiales, el color verde amarillento sugiere su naturaleza celulósica; C) Células sincitiales multinucleadas con variación morfológica de núcleos; D) Desplazamiento, rompimiento y diferenciación de vasos por crecimiento del sincitio en cilindro vascular; E) Células sincitiales con paredes celulares disueltas y núcleos polarizados; F) Células sincitiales con una placa metafásica con cromosomas, y núcleos polarizados. Ch = célula hipertrofiada; Cr = cromosomas; Cx = corteza; dPc = disolución de paredes celulares; En = endodermis; Fi = fibras; Nc = núcleos; Ncp = núcleos polarizados; Pc = periciclo; Pv = parénquima vascular; Sc = sincitio; V = vasos.

to al xilema (Fig. 1B).

Los cortes de las raíces agalladas mostraron hembras semiobesas con algunos huevos en su interior, con la región caudal extruída de la agalla y asociadas con incipientes masas de gelatinas (Fig. 1C). Se evidenció la presencia de un sincitio sacular que ocupó transversal y longitudinalmente casi el 50% de la agalla (Fig. 1D), similar a los sincitios fusiformes inducidos en papa (Finetti, 1990) lo que contrasta con los sincitios cordados, reniformes, sigmoides, irregulares o de medio sol descritos en otros huéspedes; la literatura refiere que los sincitios inducidos por *N. aberrans* tienen formas y tamaños que dependen de la especie de planta parasitada (Castillo, 1982; Castillo y Marbán-Mendoza, 1984; Caballero y Muñoz, 1987; Ponce de León y Doucet, 1989; Jatala y Hadad, 1992; Aguilar, 1994).

El sincitio se localizó en corteza y cilindro vascular delimitado en algunos casos por la endodermis y el periciclo y en otros por células diferenciándose en fibras que marcaron la separación del sincitio con la corteza (Figs 1E, 3A), que presentó células hiperplásicas con numerosos amiloplastos y cristales prismáticos (Fig. 1F), similares a los encontrados en las raíces de los testigos aunque en mayor número (Fig. 1A). Las células del sincitio mostraron citoplasma multinucleado, denso, homogéneo y continuo, debido a la disolución de paredes celulares (Figs 2A, 3B), y con núcleos grandes con variación morfológica (Fig. 3C). Esto concuerda con lo reportado para otros cultivos (remolacha, chile, espinaca, papa, jitomate y algunas arvenses) (Schuster y Thorne, 1956; Schuster *et al.*, 1965; Castillo, 1982; Inserra *et al.*, 1983; Castillo y Marbán-Mendoza, 1984; Caballero y Muñoz, 1987; Ponce de León y Doucet, 1989; Jatala y Haddad, 1992; Aguilar, 1994; Doucet *et al.*, 2007).

La forma tetrarca del estele se desorganizó como resultado del desarrollo del sincitio entre los brazos del actinostele (Figs 2B, 3D), con desplazamiento y rompimiento de vasos que mantuvieron la continuidad del cilindro vascular (Fig. 2C), siendo las alteraciones similares a las detectadas en chile, jitomate y remolacha por otros autores (Jones, 1981; Castillo, 1982; Inserra *et al.*, 1983; Castillo y Marbán-Mendoza, 1984), detectándose además hiperplasia e hipertrofia de células del parénquima vascular (Fig. 2B), hipertrofia de vasos (Figs 1E, 2D) y diferenciación de fibras y vasos a partir de células parenquimáticas y del periciclo cercanas al sincitio (Figs 1E, 3A, 3D).

La presencia de células hipertrofiadas vecinas al sincitio y al periciclo (Figs 1E, 3A), la diferenciación de fibras y vasos en el estele y la ausencia de las cavidades presentes en el cilindro vascular de la zona de maduración en las raíces normales (Fig. 1B) sugieren que el sincitio se origina de células parenquimáticas del cilindro vascular en la zona de diferenciación de la raíz (Fig. 1A), muy semejante a lo reportado por Doucet *et al.* (1997) para jitomate, berenjena (*Solanum melongena* L.) y quinoa (*Chenopodium album* L.), aunque otros autores consideran que el sincitio se forma en la corteza y no

afecta al cilindro vascular (Dropkin, 1969; Endo, 1987).

En algunas regiones del sincitio se encontraron numerosos núcleos, algunos con nucleolos grandes, otros con cúmulos de cromatina compacta de diferente tamaño y disposición, distribuida de forma cromocéntrica (Vázquez-Nin *et al.*, 2003) y otros más en los que se podían observar figuras mitóticas como profases y prometáfases (Fig. 2F).

Aún cuando hubo disolución de paredes (Figs 2A, 3E), muchas de las células sincitiales conservaron parte de éstas y mostraron una condición multinucleada con núcleos polarizados (Figs 2A, 2E, 3C, 3F), y en algunos casos con placas metafásicas donde se visualizaban cromosomas (Fig. 3F). Las células hipertrofiadas adjuntas al sincitio también mostraron placas metafásicas y núcleos polarizados que indican cariocinesis sin citocinesis, condición que mantuvieron antes y durante la incorporación al sincitio (Fig. 2E), lo que sugiere que la condición multinucleada de éste ocurre por la incorporación de células hipertrofiadas con núcleos replicados, con disolución de paredes celulares, así como replicación de núcleos en el mismo sincitio.

Estas observaciones concuerdan con lo reportado por Jones y Payne (1977) quienes consideran que en jitomate el sincitio crece sólo por incorporación de células hiperplásicas externas, debiéndose la continuidad del citoplasma a la disolución de las paredes celulares, posiblemente por digestión enzimática en los campos de las punteaduras. Vovlas *et al.* (2007) consideran que la fusión de las células del sincitio no es total y mantienen su individualidad. En general se considera que los sincitios inducidos por los nematodos formadores de quistes, reniformes y del género *Nacobbus* obtienen su condición multinucleada por disolución de paredes de las células afectadas, mientras que en las células gigantes inducidas por *Meloidogyne* spp. la condición multinucleada es alcanzada por cariocinesis sin citocinesis (Endo, 1987; Doucet *et al.*, 2007). Lo que se observa en este estudio es la formación del sincitio por ambos procesos.

La aplicación de las técnicas histoquímicas ha proporcionado información sobre los cambios que ocurren en las células de plantas infectadas por nematodos endoparásitos ya que han revelado el elevado número de organelos y metabolismo inducidos en ellas (Endo, 1987); la tinción cuádruple de Johansen puso en evidencia la naturaleza celulósica de las paredes de las células sincitiales (Figs 3B, 3C) caracterizada por una coloración verde amarillenta, la riqueza proteínica del citoplasma y el elevado número de núcleos, siendo en este sentido una técnica más contrastante que la tinción fucsina básica-verde rápido.

En chile el sincitio es formado por hembras jóvenes que recién terminaron el cuarto estadio a 30 ddi encontrándose bien desarrollado a los 60 ddi (Castillo, 1982). Por los objetivos y las condiciones en que se realizó el presente estudio no se determinó el tiempo de inicio de la formación del sincitio, ni el estadio de desarrollo del nematodo que lo indujo.

La duración del ciclo de vida de *N. aberrans* varía dependiendo de la temperatura, estadio de desarrollo del nematodo y del huésped usado en infecciones bajo condiciones experimentales (e.g. embriogénesis más tiempo de generación y capacidad de diapausa (Anthoine *et al.*, 2006). En remolacha y jitomate por ejemplo dura 30 y 36 días a 25 °C respectivamente (Prasad y Webster, 1967; Inserra *et al.*, 1983; Inserra *et al.*, 1985); en papa de 25 a 50 días (Jatala, 1985), mientras que Manzanilla-López *et al.* (2002) mencionan que en general el ciclo de vida de este nematodo puede durar 28 hasta 95 días (e.g. considerando el tiempo para el desarrollo del ciclo desde huevo hasta hembra en ovoposición y/o eclosión de la siguiente generación de J2).

La observación de hembras adultas que a los 105 ddi empezaban a depositar huevos (Fig. 1C) concuerda con lo anterior y sugiere que el ciclo de vida de este nematodo es largo, si se considera que la inoculación de las plantas se realizó con huevos en vez de juveniles de segundo estadio (J2) que tardan aproximadamente de 7 a 10 días en eclosionar en agua destilada (observación personal).

Estudios hechos en México han sugerido la existencia de razas fisiológicas de *N. aberrans* que debido a la ausencia de un juego de huéspedes diferenciales estandarizado no han sido totalmente aceptadas (Toledo *et al.*, 1993; Cid del Prado-Vera, 1993). Basándose en la clasificación original de razas de Inserra *et al.* (1985), Manzanilla-López *et al.* (2002) las colocan en tres grupos: 1) grupo de la remolacha, con poblaciones en Norteamérica, Argentina y probablemente Ecuador, 2) grupo de la papa, presente en las regiones andinas de Argentina, Bolivia y Chile y 3) del frijol y del chile para poblaciones reportadas en México.

Toledo *et al.* (1993) consideran a la población Tecamachalco de *N. aberrans* como parásita del frijol, mientras que Hernández (2001) afirma que no lo es; ambos autores trabajaron con poblaciones de campo. La población usada en este estudio se ha mantenido en invernadero por más de 10 años en jitomate y produjo poco agallamiento y reproducción en frijol. Ésto indica la importancia de caracterizar apropiadamente las poblaciones de este nematodo presentes en México.

La literatura señala que hay poblaciones de *N. aberrans* que agallan y se reproducen en frijol, y existen cultivares que pueden considerarse resistentes a éstas (Toledo *et al.*, 1993; Hernández, 2001), así como hay poblaciones que no lo tienen como huésped; sin embargo, la población de Chapingo, Estado de México perteneciente a este grupo, puede infectarlo y establecerse en cavidades rodeadas de células hipertrofiadas, sin reproducirse y sin inducir la formación de agallas o sincitios y deteniendo su desarrollo en estados J3 y J4 (Martínez-Fuentes *et al.*, 2009). Un proceso similar ocurre en algunas plantas silvestres (*Taraxacum officinalis* L., *Brassica campestris* Weber ex Wigg) y cultivadas (*Hordeum vulgare* L.) consideradas cultivos trampa (Céspedes *et al.*, 1998; Castiblanco *et al.*, 1999).

Lo anterior sugiere que en el germoplasma de frijol existente en México puede darse diversas respuestas diferenciales e histológicas de los cultivares a poblaciones específicas de *Nacobbus aberrans* por lo que cualquier esquema de huéspedes diferenciales para la separación de razas debe tomar en cuenta esta observación.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean agradecer al CONACYT por el apoyo económico brindado al primer autor a través de la beca con registro 189748, a la Dra. Rosa H. Manzanilla-López de Rothamsted Research, UK y al Dr. Fernando de la Jara-Alcocer del Laboratorio de Nematología del Departamento de Parasitología de la ENCB-IPN por la revisión del escrito, así como a la QBP Esther Uria Galicia del Departamento de Morfología de la ENCB-IPN por haber facilitado y asesorado en el manejo del criostato.

LITERATURA CITADA

- Aguilar S.P., 1994. Histopatología comparada de las agallas producidas por *Nacobbus aberrans* Thorne y Allen, 1944 en jitomate *Lycopersicon esculentum* Mill. y en maleza asociada. Tesis Biólogo. ENCB-IPN. México, D.F., México, 45 pp.
- Anthoine G., Gauthier J.P., and Mugniéry D., 2006. Éléments de biologie chez *Nacobbus aberrans* (Thorne, 1935) Thorne and Allen, 1944 (Nematoda: Pratylenchidae): 1- Capacités de quiescence et de diapause. *OEPP/EPP Bulletin*, 36: 359-364.
- Caballero E.L. y Muñoz M.A., 1987. Cuatro fechas de siembra e histopatología de tres variedades de espinaca (*Spinacea oleracea* L.) al ataque del nematodo falso agallador *Nacobbus* sp. Thorne y Allen, 1944. Tesis Ingeniero Agrónomo. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, Edo. de México, México, 106 pp.
- Carvajal-Sandoval A., 1991. Manual de Histología Vegetal. Depto. de Botánica Fanerogámica Secc. de Anatomía Vegetal. ENCB-IPN. México, D.F., México, 31 pp.
- Castiblanco O., Franco J. y Montecinos R., 1999. Razas y gama de hospedantes en diferentes poblaciones del nematodo *Nacobbus aberrans* (Thorne, 1935) Thorne y Allen, 1944. *Revista Latinoamericana de la Papa* 11: 85-96.
- Castillo P.G., 1982. Histopatología y desarrollo de *Nacobbus aberrans* Thorne y Allen, 1944, en raíces de *Capsicum annum* y *C. baccatum*. Tesis Maestría. Colegio de Posgraduados, Chapingo, Edo. de México, México, 68 pp.
- Castillo P.G. y Marbán-Mendoza N., 1984. Histopatología y desarrollo de *Nacobbus aberrans* Thorne y Allen, 1944, en raíces de *Capsicum annum* y *C. baccatum*. *Agrociencia*, 56: 85-93.
- Céspedes L., Franco, J. y Montalvo R., 1998. Comportamiento de diferentes especies vegetales a la invasión y desarrollo de *Nacobbus aberrans* (Thorne, 1935) Thorne y Allen, 1944. *Nematropica*, 28: 165-171.
- Cid del Prado-Vera I., 1993. Morphological variation and host test for Mexican populations of *Nacobbus aberrans*

- (Thorne, 1935) Thorne and Allen, 1944. *Nematropica*, 23: 113. [Abstr].
- Cristóbal-Alejo J., 2001. Estudios epidemiológicos, alteraciones nutrimentales y estadios de sobrevivencia en el patosistema *Lycopersicon esculentum* - *Nacobbus aberrans*. Tesis Doctorado. Colegio de Posgraduados, Instituto de Fitosanidad, Montecillo, Edo. de México, México, 68 pp.
- De la Jara A.F., Zerón B.F. y Tovar S.A., 1990. Malezas como posibles reservorios de *Nacobbus aberrans* en diversos cultivos de Actopan, Hidalgo, México. *Agrociencia serie Protección Vegetal*, 1: 153-157.
- Doucet M.E., De Ponce De Leon E.L., Tordable M.C. y Poloni N., 1997. *Nacobbus aberrans* y su asociación con vegetales en Argentina. *Nematologia mediterranea*, 25: 279-285.
- Doucet M.E., Lax P., Lorenzo E., Gallardo C. y Muruaga S. de L'Argentier, 2007. Observaciones histológicas de fitonematodos sedentarios en dos variedades de papa andina (*Solanum tuberosum* L. Subs. *andigenum*) del norte argentino. *Nematropica*, 37: 121-125.
- Dropkin V.H., 1969. Cellular response of plants to nematode infections. *Annual Review of Phytopathology*, 7: 102-122.
- Endo B.Y., 1987. Histopathology and ultrastructure of crops invaded by certain sedentary endoparasitic nematodes. Pp. 196-210. In: *Vistas on Nematology*. (Veech J.A. and Dickson D.W., eds). American Society of Nematologist. Painter Printing Co. De Leon Springs, Florida, 509 pp.
- Finetek®, 2009. Product Catalogue. www.sakura.eu
- Finetti S.M., 1990. Histopathological changes induced by *Nacobbus aberrans* in resistant and susceptible potato roots. *Revue de Nématologie* 13: 155-160.
- Flores C.R., 2003. Búsqueda y aislamiento de algunos hongos nematófagos para el control de *Nacobbus aberrans* (Thorne, 1935) Thorne y Allen, 1944 en México. Tesis Maestría. Colegio de Postgraduados, Montecillo, Edo. de México, México, 89 pp.
- García-Camargo J. y Trejo G., 1995. Daño causado por *Nacobbus aberrans* en tres variedades de frijol. Memorias XXII Congreso Nacional de Fitopatología, 9-11 de Agosto, 1995, Guadalajara, Jalisco, México. *Revista Mexicana de Fitopatología*, 13: 154 [Abstr].
- Hernández A.J., 1992. Estudio del rango de hospederas hortícolas de *Nacobbus aberrans* (Thorne, 1935) Thorne y Allen 1944. Tesis Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Cuautitlán, UNAM, Cuautitlán, Estado de México, México, 119 pp.
- Hernández A.J., 2001. Respuesta de genotipos de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) a *Nacobbus aberrans*. Tesis Maestría. Fitopatología. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Edo de México, México, 76 pp.
- Inserra R.N., Vovlas N., Griffin G.D. and Anderson J.L., 1983. Development of the false root-knot, *Nacobbus aberrans*, on sugarbeet. *Journal of Nematology*: 15: 288-296.
- Inserra R.N., Griffin G.D. and Anderson J.L., 1985. The false root - knot nematode *Nacobbus aberrans*. Research Bulletin 510 Utah Agriculture Experiment Station and crops Research Laboratory, Utah State University, Logan, Utah. USA, 14 pp.
- Jatala P., 1985. El nematodo falso nodulador de la raíz. Pp. 47-55. In: *Fitonematología Avanzada* (N. Marbán-Mendoza and I. Thomason eds). Colegio de Postgraduados, Montecillo, Edo. de México, México, 385 pp.
- Jatala P. and Haddad R., 1992. Histopathology of potato roots infected with *Nacobbus aberrans*. *Nematropica*, 22: 127-128.
- Jones M.G.K., 1981. Host cell responses to endoparasitic nematode attack: structure and function of giant cell and syncytia. *Annals of Applied Biology*, 97: 353-372.
- Jones M.G.K. and Payne H.L., 1977. Scanning electron microscopy of syncytia induced by *Nacobbus aberrans* in tomato roots. *Nematologica*, 23: 172-176.
- López-Curto M.L., Márquez-Guzmán J. y Murguía-Sánchez G., 2005. Técnicas para el estudio del desarrollo en Angiospermas. Coordinación de Servicios Editoriales de la Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F. México, 178 pp.
- Lordello L.G.E., Zamith A.P.L. and Boock O.J., 1961. Two nematodes found attacking potato in Cochabamba, Bolivia. *Anais da Academia Brasileira de Ciencias*, 33: 209-215.
- Manzanilla-López R.H., Costilla M.A., Doucet M., Franco J., Inserra R.N., Lehman P.S., Cid del Prado-Vera I., Souza R. M. and Evans K., 2002. The genus *Nacobbus* Thorne y Allen, 1944 (Nematoda: Pratylenchidae): Systematic, distribution, biology and management. *Nematropica*, 32: 149-227.
- Martínez-Fuentes R., Tovar-Soto A., Torres-Coronel R. y Brechú-Franco A.E., 2009. Histopatología en cultivares de frijol (*Phaseolus vulgaris* L) no hospedantes de *Nacobbus aberrans* (Thorne 1935) Thorne y Allen, 1944. *Nematropica*, 39: 293-299.
- Montes B.R., 1979. Avances de la Nematología en México. SARH. CSAT. México, D.F. México, 120 pp.
- Ponce de León E.J. and Doucet M., 1989. The genus *Nacobbus aberrans* Thorne y Allen, 1944 in Argentina. 2. Association between *Nacobbus aberrans* (Thorne 1935) Thorne y Allen, 1944 and the weed *Sysimbrium irio*. L. *Revue de Nematologie*, 12: 269-271.
- Prasad S.K. and Webster J.W., 1967. Effect of temperature on the rate of development of *Nacobbus serendipiticus* in excised tomato roots. *Nematologica*, 13: 85-90.
- Silva-Jaramillo J., 1989. Manejo de *Nacobbus aberrans* (Thorne, 1935) Thorne and Allen, 1944, asociado al cultivo del frijol en el Valle de Valsequillo, Puebla. Tesis Maestría. Colegio de Posgraduados. Montecillo, Edo. de México, México, 68 pp.
- Schuster M.L. and Thorne G., 1956. Distribution, relation to weeds, and histology of sugar beet root galls caused by *Nacobbus batatiformis* Thorne and Schuster. *Journal of the American Society of Sugar Beets Technology*, 13: 523-537.
- Schuster M.L., Sandstedt R. and Estes L.W., 1965. Host-parasite relations of *Nacobbus batatiformis* and the sugarbeet and other host. *Journal of the American Society of Sugar Beet Technology*, 6: 523-537.
- Toledo R.J.C., Sosa-Moss C. y Zavaleta-Mejía E. 1993. Gama de hospederos de cinco poblaciones mexicanas de *Nacobbus aberrans*. *Nematropica*, 23: 105-108.
- Tovar S.A., De la Jara, A.F., Aguilar S.P. y Torres C.R., 1990. Estudio histopatológico comparativo de *Nacobbus aberrans* en jitomate (*Lycopersicon esculentum*) var. "Contessa" y malezas. Memorias XVII Congreso Nacional de Fitopatología, 26-30 de Marzo, 1990, Culiacán, Sinaloa, México. p 81.

- Vázquez-Nin G.H., Echeverría-Martínez O.M. y Jiménez-García L.F., 2003. El núcleo interfásico. *In* Biología celular y molecular. Pp. 341-394. (Jiménez-García L.F. y Merchant-Larios Comps H., eds). Editorial Pearson Educación de México. México, D. F., México.
- Velásquez-Valle R., 2001. Nematodos agalladores afectando hortalizas y otros cultivos en el norte centro de México. *Revista Mexicana de Fitopatología*, 19: 107-109.
- Vovlas N., Nico A.I., De Luca F., De Giorgi C. and Castillo P., 2007. Diagnosis and molecular variability of an Argentinean population of *Nacobbus aberrans* with some observations on Histopathology in tomato. *Journal of Nematology*, 39: 17-26.
- Zamudio G.V., Carballo A. y Marbán N., 1990. Gama de huéspedes y evaluación del daño de *Nacobbus aberrans* (Thorne, 1935) Thorne y Allen 1944, en hortalizas comerciales. *Revista Mexicana de Fitopatología*, 8: 9-12.

Aceptado para publicar el 14 de abril 2010.