

P/NAAQ 222

15/12/83

**Guía Para la Identificación de Las Cuatro Especies
Más Comunes del Nemátodo Agallador
(Meloidogyne Especies),
Con Una Clave Pictórica**

931-0614

Por:

J. D. Eisenback
H. Hirschmann
J. N. Sasser
A. C. Triantaphyllou

Traducida al español, por:

C. Sosa-Moss
Profesor visitante, Departamento de
Fitopatología de la Universidad del
Estado de Carolina del Norte



Publicación cooperativa entre:
Departments of Plant Pathology and Genetics
North Carolina State University

Departamento de Fitopatología
Colegio de Postgraduados, Chapingo, México

Agencia para el Desarrollo Internacional, de
los Estados Unidos

Raleigh, North Carolina
1983

Para conseguir esta publicación, escribir a:

**Dr. J. N. Sasser
Department of Plant Pathology
North Carolina State University
P.O. Box 5397
Raleigh, NC 27650
U. S. A.**

PREFACIO A LA EDICIÓN EN INGLÉS

El control de los nemátodos agalladores, *Meloidogyne* spp., por rotación de cultivos o mediante el uso de cultivares resistentes puede ser realizado solamente si se conocen las especies y razas patogénicas que se pretenden controlar. Se requiere de la identificación precisa porque algunas especies o razas atacan ciertos cultivos mientras que otras no, y la resistencia desarrollada en un cultivar, no es necesariamente efectiva contra todas las especies o razas de nemátodos agalladores. Dada la importancia de la identificación en la planeación de programas de control efectivo, se requiere de un método rápido y confiable para identificar poblaciones de nemátodos agalladores.

Han sido descritas hasta la fecha, aproximadamente 45 especies de *Meloidogyne* y cada año están siendo reportadas otras nuevas; aunque la mayoría de ellas están adecuadamente descritas, se están incrementando cada vez más las dificultades para distinguirlas, basándose en la información de que se dispone hasta ahora. Las dificultades se derivan de la considerable variación que presentan los individuos de una misma especie, en muchos de los caracteres usados actualmente para separar las especies; por ejemplo, los modelos perineales son muy variables y las medidas de varios otros caracteres, muchas veces se sobreponen entre especies.

Uno de los objetivos principales del Proyecto Internacional de *Meloidogyne* (IMP) ha sido, reevaluar los diferentes tipos de caracteres taxonómicos (morfología, respuesta del hospedante, citología y bioquímica) y descubrir caracteres nuevos y más confiables, útiles para la diferenciación de especies. Se han analizado muchas poblaciones en detalle, con el Microscopio Electrónico de Rastreo (MER) y el Microscopio Óptico Compuesto (MOC); además, se ha considerado la respuesta de la planta a las diferentes especies y razas, usando ciertas hospedantes diferenciales, como un complemento a los datos morfológicos. Cientos de poblaciones se han caracterizado citológicamente para determinar el modo de reproducción y el número de cromosomas para cada especie. Cierta información útil para el diagnóstico, ha sido obtenida con estudios bioquímicos, lo que proporciona caracteres adicionales para la identificación. Aunque puede ser posible identificar una población observando un número limitado de caracteres en pocos especímenes, frecuentemente esto no puede realizarse, sobre todo por investigadores con poca experiencia en la sistemática de *Meloidogyne*. Además, confiar excesivamente en uno o dos caracteres, por muy confiables que parezcan, incrementa las probabilidades de una identificación incorrecta.

El propósito principal de esta guía es auxiliar a los colaboradores del IMP, así como a nematólogos, fitopatólogos y otros investigadores, en la identificación de las cuatro especies de nemátodos agalladores más comunes que son: *Meloidogyne incognita*, *M. javanica*, *M. arenaria* y *M. hapla*. Estas son las especies más importantes económicamente y son responsables del 90% o más del daño a cultivos agrícolas, causados por nemátodos de este género. A medida que se vaya obteniendo información suficiente para identificar otras especies o grupos de especies, se irán preparando suplementos de esta publicación.

Esta guía hace hincapié en la identificación basada en datos morfológicos y de respuesta de hospedantes, lo que puede ser realizado fácilmente por investigadores con experiencia y—equipo de laboratorio limitados. También se proporcionan datos complementarios útiles, tales como: detalles de las estructuras obtenidos con el MER, citogenética y bioquímica. Desafortunadamente, esas características complementarias requieren de personal entrenado y de equipo sofisticado, que no está disponible en muchos laboratorios.

Los autores desean agradecer a la Srita. Milly Oldham, por tipografiar el manuscrito en inglés. Se hace extensivo el agradecimiento al Dr. K. R. Barker, Dr. J. L. Starr, Sr. A. L. Taylor y Srita. Gean Cliff por revisar la publicación en inglés y hacer muchas sugerencias útiles. En forma especial, desean agradecer a la Agencia para el Desarrollo Internacional de los Estados Unidos (USAID) por financiar el Proyecto Internacional de *Meloidogyne* y hacer posible que esta guía quede a disposición de nuestros colaboradores en los países en desarrollo.

PREFACIO A LA EDICIÓN EN ESPAÑOL

Mucho puede decirse de la importancia económica que en todo el mundo tienen los nemátodos del género *Meloidogyne*; también podría enfatizarse aquí, que es imposible implementar programas de rotación de cultivos o de mejoramiento genético para obtener variedades resistentes a estos nemátodos, si no se hace la identificación precisa de la especie y raza que daña a tal o cual cultivo, en cada región en particular. Sin embargo, esto ha sido señalado ya en las diferentes publicaciones del Proyecto Internacional de *Meloidogyne* y ha sido tratado ampliamente en el prefacio de la edición en inglés, cuya traducción se incluye en esta clave.

Por lo tanto, es mejor aprovechar esta oportunidad para explicar los objetivos de esta traducción: en todos los países donde se habla español, existen muchos investigadores que se ocupan de los nemátodos del género *Meloidogyne*, por la alta frecuencia con que se encuentran atacando a diversos cultivos, por la facilidad con que se observan los síntomas de su ataque en las raíces y porque en la mayoría de los casos, la consecuente reducción de cosecha es tan obvia, que no necesita ser demostrada sino evaluada. Muchos de estos agrónomos o biólogos interesados en los nemátodos del género *Meloidogyne*, se encuentran para la identificación de ellos, con un gran obstáculo: las claves están publicadas en lenguas extranjeras. Este es el objetivo único de esta traducción; facilitarles la identificación hasta especie y raza, de estos importantes nemátodos.

La clave se refiere solamente a *M. incognita*, *M. arenaria*, *M. javanica* y *M. hapla*, pero como estas son las cuatro especies más comunes y más ampliamente distribuidas en el mundo, su identificación contribuirá al conocimiento de la mayoría de las poblaciones de nemátodos agalladores; además, usando hasta donde sea posible, las diferentes características aquí propuestas, se reducen grandemente las posibilidades de error.

Es necesario hacer ciertas aclaraciones con respecto a esta traducción, que va dirigida a los pueblos de idioma español de todo el mundo: por razones fáciles de comprender, el español usado es el que se habla en México y los nombres comunes de los cultivos, son también los que predominantemente se dan en este país; así, se hace referencia a cacahuete en lugar de maní, a sandía en vez de patilla, a chile y no a pimiento o ají, etc., nombres usados en otros países.

Por otra parte, se hizo una investigación gramatical, hasta donde fué posible, sobre lo que podría ser el nombre común más correcto para los nemátodos del género *Meloidogyne*; por la naturaleza del tumor que forman, deben llamarse "nemátodos agalladores" y no "nemátodos noduladores," y mucho menos "nemátodos del nudo de la raíz," como a veces se les llama. También, la traducción más correcta de "scanning electron microscope," debe ser "microscopio electrónico de rastreo" y no de "barrido," como generalmente se le nombra; este nombre aquí propuesto, se basa en el patrón de movimiento, seguido por los electrones en este aparato.

Fué de gran valor la ayuda del Biol. Mario Alberto Hernández Cuapio y de la Srita. Karina Roblez, para realizar este trabajo, por lo que debo expresarles aquí mi agradecimiento.

Carlos SOSA-MOSS
Chapingo, Mex.

14

CONTENIDO

Prefacio a la edición en inglés	iii
Prefacio a la edición en español	iv
Parte 1. Descripción general de varios enfoques taxonómicos para las especies de <i>Meloidogyne</i>.	
I. Morfología	1
II. Prueba de hospedantes diferenciales	3
III. Sintomatología	4
IV. Citogenética	4
V. Bioquímica	4
VI. Ecología	4
Parte 2. Clave pictórica para las cuatro especies más comunes de <i>Meloidogyne</i>.	
I. Introducción	7
II. Clave pictórica	8
Parte 3. Caracterización de las cuatro especies más comunes de <i>Meloidogyne</i>.	
I. <i>Meloidogyne incognita</i>	
A. Morfología	17
1. Hembras	17
a. Modelos perineales	17
b. Estiletes	17
c. Morfología de la cabeza	17
2. Machos	17
a. Morfología de la cabeza	17
b. Estiletes	17
3. Juveniles de segundo estadio	17
4. Medidas útiles	17
B. Prueba de hospedantes diferenciales	17
C. Sintomatología	17
D. Citogenética	17
E. Bioquímica	21
F. Ecología	21
II. <i>Meloidogyne javanica</i> .	
A. Morfología	22
1. Hembras	22
a. Modelos perineales	22
b. Estiletes	22
c. Morfología de la cabeza	22
2. Machos	22
a. Morfología de la cabeza	22
b. Estiletes	23
3. Juveniles de segundo estadio	23
4. Características morfológicas adicionales	23
5. Medidas útiles	23
B. Prueba de hospedantes diferenciales	23
C. Sintomatología	23
D. Citogenética	23
E. Bioquímica	23
F. Ecología	23

III. <i>Meloidogyne arenaria.</i>	
A. Morfología	27
1. Hembras	27
a. Modelos perineales	27
b. Estiletos	27
c. Morfología de la cabeza	28
2. Machos	30
a. Morfología de la cabeza	30
b. Estiletos	30
3. Juveniles de segundo estadio	30
4. Medidas útiles	30
B. Prueba de hospedantes diferenciales	30
C. Sintomatología	30
D. Citogenética	30
E. Bioquímica	30
F. Ecología	31
IV. <i>Meloidogyne hapla</i>	
A. Morfología	33
1. Hembras	33
a. Modelos perineales	33
b. Estiletos	33
c. Morfología de la cabeza	33
2. Machos	33
a. Morfología de la cabeza	33
b. Estiletos	33
3. Juveniles de segundo estadio	33
4. Medidas útiles	33
B. Prueba de hospedantes diferenciales	35
C. Sintomatología	35
D. Citogenética	35
E. Bioquímica	35
F. Ecología	37
APENDICE. Comparación de las cuatro especies.	
I. Estiletos de las hembras	45
A. Comparación al microscopio óptico y microscopio electrónico de rastreo	45
B. Clave basada en la morfología del estilete de las hembras	45
II. Clave basada en citología	47
Referencias selectas	48

Parte I. Descripción general de varios enfoques taxonómicos para las especies de *Meloidogyne*.

I. Morfología

La morfología básica de las especies de *Meloidogyne* es bastante similar; sin embargo, existen ciertos caracteres distintivos que son de utilidad en la diferenciación de ellas. Esos caracteres incluyen: la morfología del modelo perineal, la morfología de la cabeza de hembras, machos y juveniles del segundo estadio y la morfología del estilete de hembras y machos (Figs. 1.1-1.8). Los modelos perineales de las hembras y la forma de la cabeza de los machos, parecen ser los caracteres más útiles. La morfología del estilete es también confiable pero puede ser usada solamente en especímenes que son preparados convenientemente y observados en posición lateral precisa. Caracteres adicionales, tales como el número de líneas en los campos laterales, pueden ser útiles en la identificación de algunas especies y serán señalados en el momento oportuno. Deben tomarse en cuenta también, ciertos datos morfométricos que pueden usarse para, por eliminación, descartar algunas especies en el proceso de identificación. Una población nunca debe identificarse únicamente con medidas, debido a que éstas son variables y se superponen entre especies.

Los detalles de los caracteres más útiles de cada especie, se presentan en la parte 3 de esta guía en fotografías tomadas con microscopio electrónico de rastreo (MER), en microscopio óptico compuesto (MOC) y dibujados. Actualmente no es posible indentificar especies en forma rutinaria con el MER porque este aparato no está a disposición de muchos investigadores; sin embargo, este microscopio permite ver con muchísima más claridad algunos de los detalles morfológicos que son imprecisos en el MOC; por esta razón, las fotografías tomadas con el MER, que se

incluyen, ayudan a interpretar los caracteres observados en el óptico.

Se examinó la morfología de más de 100 poblaciones de las cuatro especies más comunes, procedentes de diferentes áreas geográficas del mundo. Aunque fueron observadas algunas variaciones morfológicas entre y dentro de las poblaciones de esas especies, la mayoría de ellas pueden ser fácilmente identificadas cuando se toman en cuenta varios caracteres. Se intentó seleccionar para cada especie, lo que se consideró una población "típica." La mayor parte de las fotografías y dibujos que se presentan, fueron por lo tanto, tomados de esa población única de cada especie en particular, seleccionada de la colección "viva" de especies de *Meloidogyne*, que existe en la Universidad del Estado de Carolina del Norte.

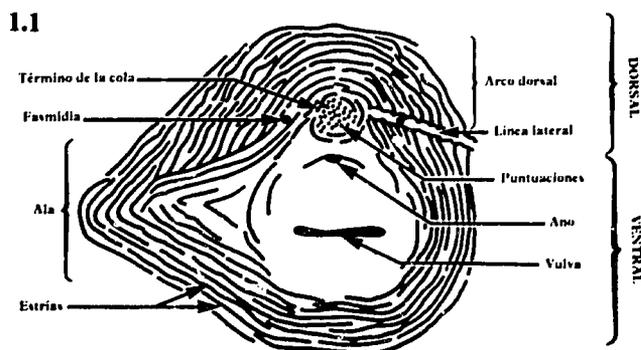


Fig. 1.1. Morfología general de un modelo perineal.

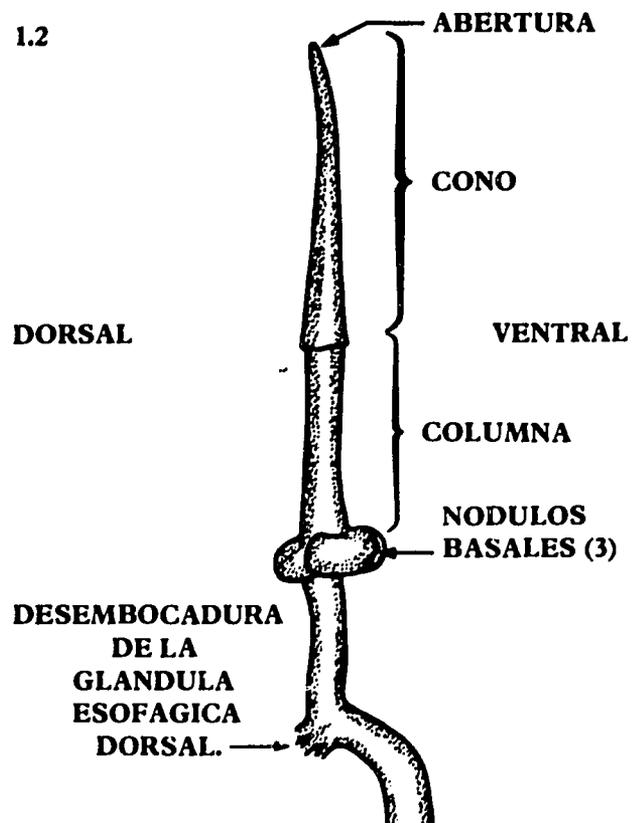
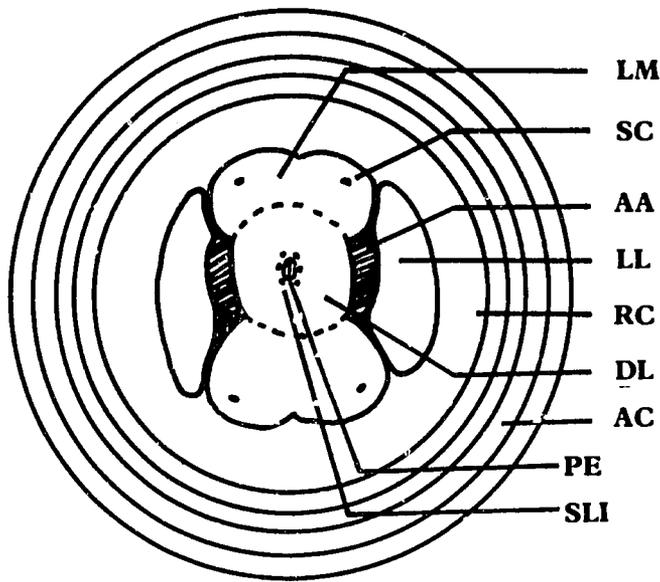
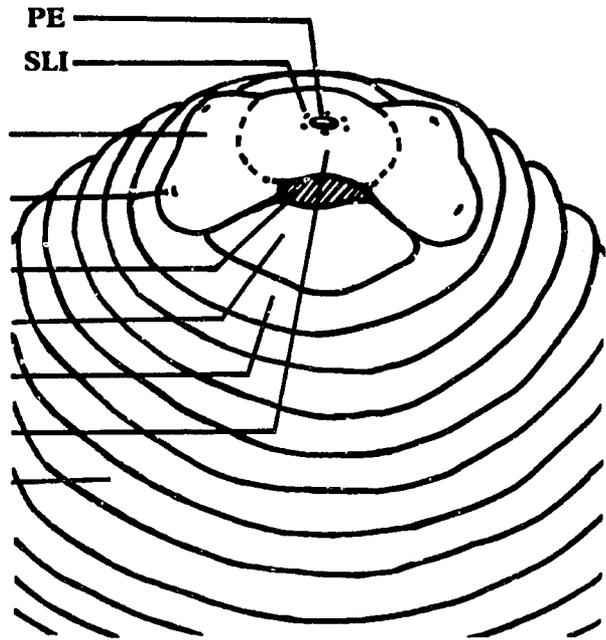


Fig. 1.2. Morfología básica del estilete de una hembra del nemátodo agallador.

1.3

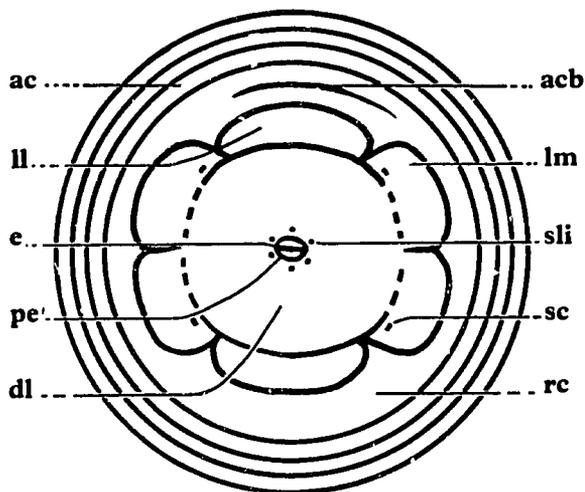


1.4

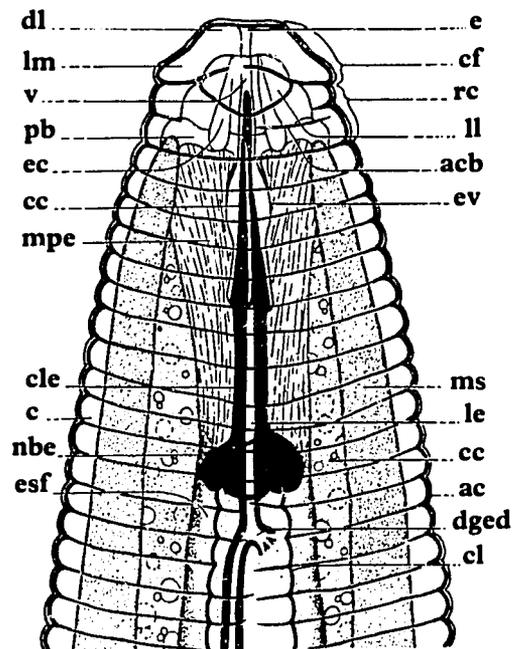


Figs. 1.3-1.4. Diagramas que ilustran la morfología general de la cabeza de una hembra, tal como se ve en el MER. 1.3) Vista frontal. 1.4) Vista lateral. AA, abertura amficial; AC, anillos del cuerpo; SC, sensilas cefálicas; RC, región cefálica; SLI, sensilas labiales interiores; DL, disco labial; LL, labio lateral; LM, labio medio; PE, preestoma.

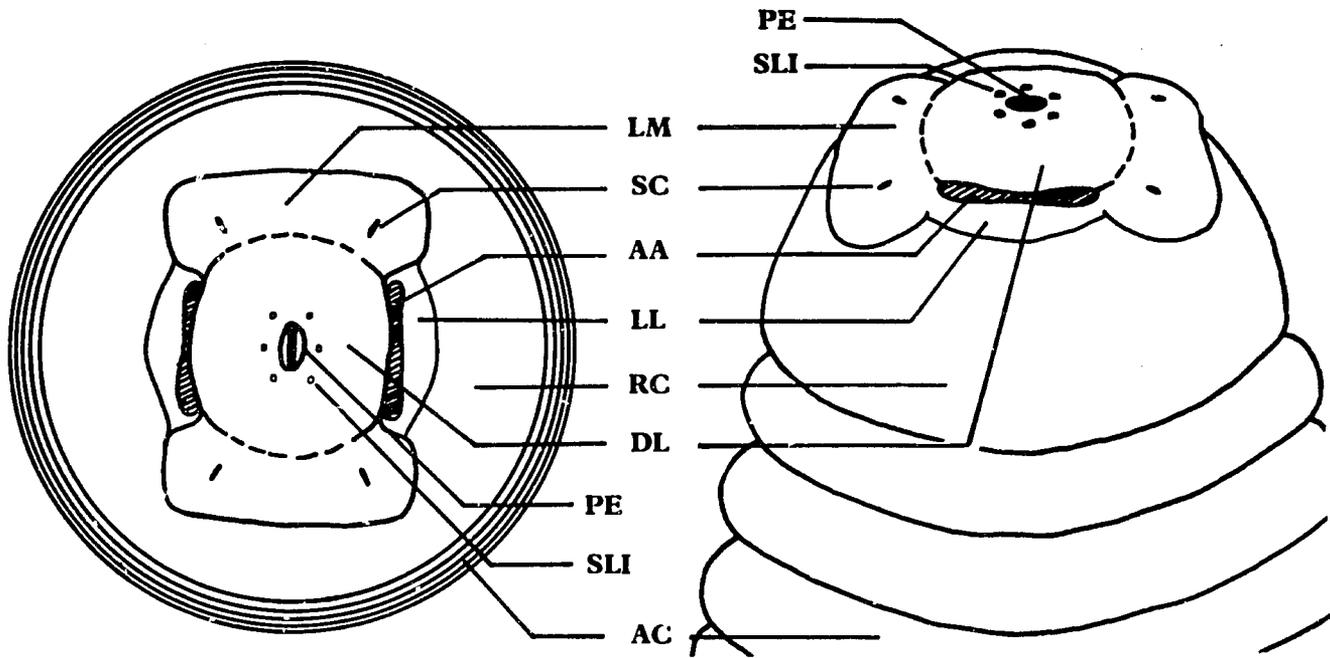
1.5



1.6



Figs. 1.5-1.6. Ilustraciones de la morfología básica de la cabeza y estilete de un macho, tal como se observa en el MOC y en el MER. 1.5) Vista frontal (MER). 1.6) Vista lateral (MOC y MER). ac, anillos del cuerpo; cc, cavidad del cuerpo; pb, placa basal; ec, esqueleto cefálico; sc, sensilas cefálicas; c, cutícula; dged, desembocadura de la glándula esofágica dorsal; esf, esófago; acb, anillos de la cabeza; cf, cápsula cefálica; rc, región cefálica; sli, sensilas labiales interiores; dl, disco labial; cl, campo lateral; ll, labio lateral; lm, labio medio; pe, preestoma; ms, músculos somáticos; e, estoma; ce, cono del estilete; nbe, nódulos basales del estilete; le, lumen del estilete; mpe, músculos protractores del estilete; cle, columna del estilete; v, vestíbulo; ev, extensión del vestíbulo.



Figs. 1.7-1.8. Morfología general de la cabeza de un juvenil de segundo estadio como se observa en el MER. 1.7) Vista frontal. 1.8) Vista lateral. AA, abertura amfídial; AC, anillos del cuerpo; SC, sensilas cefálicas; RC, región cefálica; SLI, sensilas labiales interiores; DL, disco labial; LL, labio lateral; LM labio medio; PE, preestoma.

II. Prueba de Hospedantes Diferenciales.

La prueba de respuesta de hospedantes diferenciales, da una indicación preliminar de la especie de nemátodo agallador de que se trata, al compararse con el cuadro de respuesta típica de las hospedantes (Tabla 1.1); con estas pruebas pueden detectarse también variaciones en la capacidad parasítica, al observarse respuestas, significativamente diferentes a la típica.

No puede confiarse totalmente en la prueba de hospedantes diferenciales para la identificación, porque en una misma población puede haber más de una especie o puede tratarse de una especie para la cual no hay datos, o los hay muy limitados. La prueba de respuesta de hospedantes diferenciales es bastante segura para identificar a las cuatro especies más comunes.

Cuando la reacción de una población dentro de una especie, es marcadamente diferente de lo usual, esto indica que la población bajo estudio es diferente de la norma. Así, por ejemplo, han sido detectadas algunas poblaciones de *M. javanica* que infectan y se reproducen en chile y cacahuate, cuando la mayoría de poblaciones de esta especie no infectan ni se reproducen en esos dos cultivos. De esta forma, la prueba de hospedantes diferenciales, hecha con cientos de poblaciones de las diferentes especies, procedentes de muchas partes del mundo, han permitido obtener información útil respecto a posibles diferencias en el comportamiento parasítico entre poblaciones de una especie dada. Sin embargo, la identificación definitiva, debe basarse en datos morfológicos, citológicos y bioquímicos.

Tabla 1.1. Respuesta típica de las hospedantes diferenciales, a las cuatro especies más comunes de *Meloidogyne*¹

Especies de <i>Meloidogyne</i>	Tabaco	Algodón	Chile	Sandía	Cacahuate	Tomate
<i>M. incognita</i>	☐ ² (+) ³	⊕ (-)	+	+	-	+
<i>M. javanica</i>	+	-	☐ (+)	+	- (+)	+
<i>M. hapla</i>	+	-	+	☐	⊕	+
<i>M. arenaria</i>	+	-	+	+	⊕ (-)	+

¹ Las variedades de plantas son: Tabaco NC95; algodón Deltapine 16; Chile California Wonder; Sandía Charleston Gray; Cacahuate Florunner y Tomate Rutgers.

² El cuadrado indica la clave diferencial para cada especie.

³ El paréntesis indica que una pequeña proporción de poblaciones ataca a esa hospedante.

III. Sintomatología

Los síntomas de la parte aérea de las plantas infectadas con nemátodos agalladores, son similares a aquellos causados por otros patógenos de la raíz y/o por condiciones ambientales que restringen el flujo de agua o de nutrientes. Síntomas tales como reducción de crecimiento, clorosis del follaje, susceptibilidad al marchitamiento y producción reducida de frutos, son los más comunes. Los síntomas más característicos de la infección por nemátodos agalladores se presentan en la raíces. La mayoría de especies de *Meloidogyne* inducen a la raíz infectada a engrosarse alrededor del punto donde el nemátodo se está alimentando, formándose así la típica agalla radicular. Las agallas pueden presentarse simples. Varias de ellas coalescen para formar un conjunto masivo de agallas. Algunas especies estimulan también a la planta a producir muchas raíces laterales que emergen de la agalla, lo que da por resultado un sistema radical compacto, anormalmente abundante y entrelazado. Aunque algunas especies producen un tipo característico de agallamiento, la identificación de ellas no puede hacerse basándose solamente en esos síntomas radicales.

IV. Citogenética

La información citológica y citogenética de las especies, puede ser usada para complementar los datos morfológicos en la identificación, y muchas veces, para comprobar la identificación de ciertas especies de importancia. Los caracteres citogenéticos más importantes de los nemátodos agalladores, son: forma de reproducción, proceso de maduración de los oocitos y número de cromosomas (Fig. 1.9). Algunas especies se reproducen por fertilización cruzada (anfimixis), otras por partenogénesis (partenogénesis mitótica obligatoria) y otras más, por fertilización cruzada y partenogénesis (partenogénesis meiotica facultativa). En las especies con fertilización cruzada y partenogénesis facultativa, se presenta meiosis durante la maduración de los oocitos, lo que implica apareamiento de cromosomas homólogos y formación de bivalentes (tétradas). En esas especies el número haploide (n) de bivalentes se observa en la metafase de la primera división de maduración. En las especies que presentan partenogénesis obligada, no sucede la meiosis y en esos casos, la maduración de los oocitos consiste de una división mitótica simple. El número diploide de cromosomas univalentes (diadas) se observa en la metafase de la división simple de maduración. Además de esas diferencias, el número cromosómico puede ser diferente entre especies y también puede variar dentro de la misma especie. En general, el número haploide de cromosomas en especies en que se efectúa la meiosis, varía de $n = 14$ a $n = 19$ y el número diploide de cromosomas, observado en especies ameioticas, varía de $2n = 30$ a $2n = 56$. Estas

variaciones citogenéticas son caracteres taxonómicos útiles y pueden ser una ayuda muy confiable en la identificación de algunas especies. Aunque obtener esta información exige cierta experiencia con los procedimientos citológicos y disponer de equipo de laboratorio, puede ser conveniente usarla en centros de investigación que tengan interés especial en los nemátodos agalladores.

V. Bioquímica

Los análisis de proteína, vía electroforésis con gel de poliacrilamida, pueden proporcionar información adicional para distinguir especies de los nemátodos agalladores. Los modelos electroforéticos de varias enzimas, particularmente de la esterasa, malato deshidrogenasa y α -glicerofosfato deshidrogenasa, son diferentes para cada especie.

Los modelos de esterasa son los más útiles para la identificación de las cuatro especies más comunes de *Meloidogyne* y están incluidos en esta guía (Fig. 1.10). La movilidad electroforética relativa (Rf) de las esterases más importantes varían de acuerdo con las condiciones electroforéticas empleadas en cada laboratorio. Por esta razón, hemos estandarizado el Rf de la banda mayor de *M. hapla* a .50 y ajustado en relación con ella el Rf de las bandas de las otras especies. De esta forma, una población desconocida, podrá ser comparada siempre en el mismo plano, con una población de una especie conocida y las Rfs pueden ser transformadas al mismo nivel. Solamente las bandas mayores de la actividad de esterasa, parecen tener valor taxonómico. Muchas bandas menores están presentes en la mayoría de las especies, pero en ellas se observa gran variación dentro de las poblaciones de la misma especie; además la detección de dichas bandas no es fácil y muchas veces es incierta.

VI. Ecología

La mayor parte de la información ecológica no puede ser usada directamente en la identificación, pero algunas diferencias pueden ser útiles para eliminar a ciertas especies, del estudio. La supervivencia es influenciada principalmente por la temperatura, humedad y disponibilidad de hospedantes adecuadas. Generalmente, las condiciones climáticas que son favorables para una hospedante dada, son igualmente favorables para el nemátodo. La habilidad de las cuatro especies más comunes, para atacar a tantas plantas cultivadas diferentes, es la causa de que estén ampliamente distribuidas. Las diferencias en la preferencia por la hospedante, pueden ser útiles taxonómicamente, como ya se discutió previamente. Las especies no incluidas en esta guía son más específicas en la selección de sus hospedantes, y por lo tanto, tienen limitada importancia agrícola y distribución geográfica restringida.

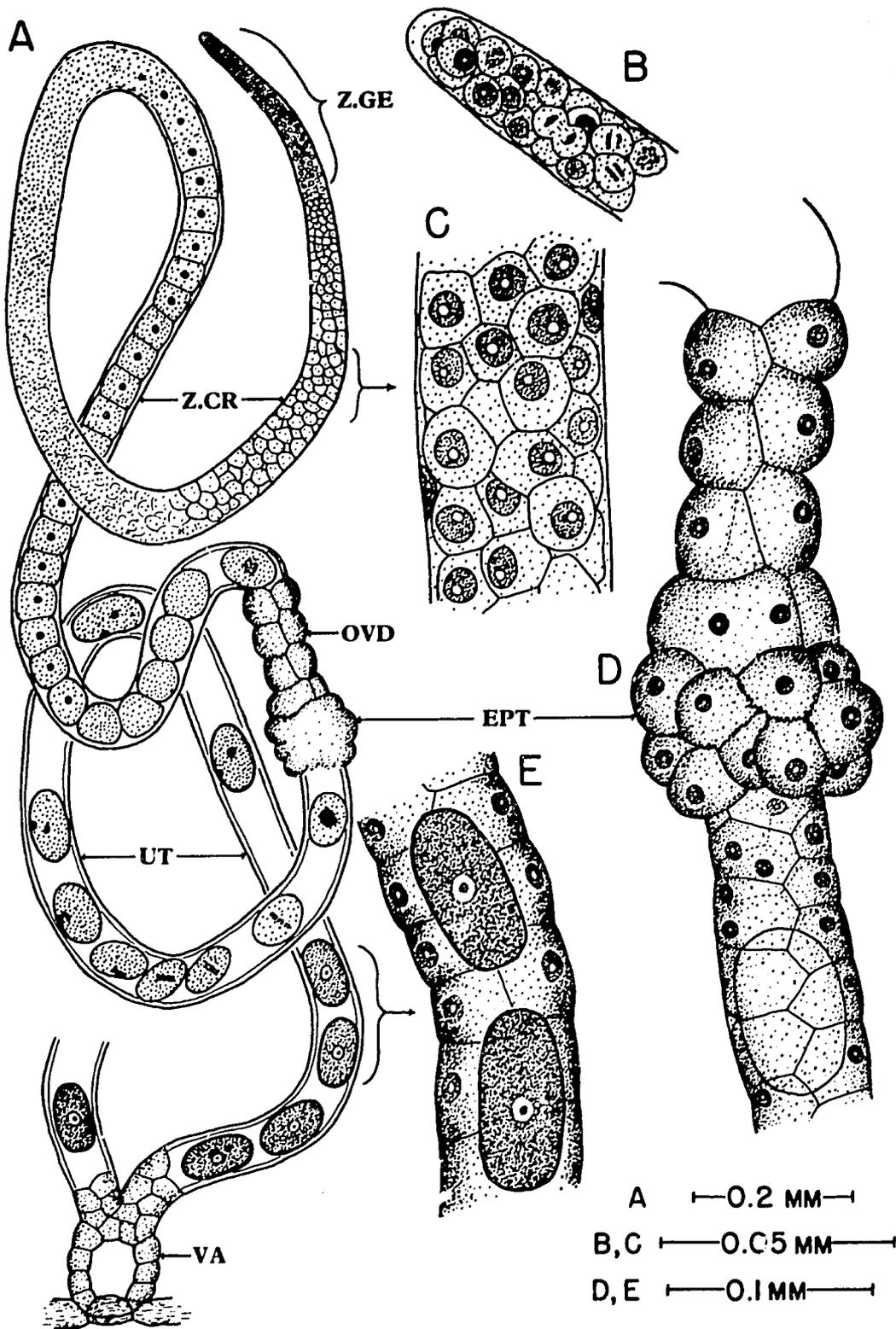


Fig. 1.9. A. Sistema reproductivo femenino de *Meloidogyne javanica*, mostrando la zona germinal (Z.GE), zona de crecimiento (Z.CR), oviducto (OVD), espermateca (EPT), útero (UT) y vagina (VA). El sistema reproductivo de las otras especies importantes de *Meloidogyne* es idéntico al de *M. javanica*. B, C, D y E son dibujos de regiones amplificadas del sistema reproductivo. El proceso de ovogénesis que se ilustra en "B," muestra una división mitótica simple que es típica de todas las especies mitóticamente partenogénicas de *Meloidogyne*. Este modelo está modificado en *M. incognita* y en *M. hapla* raza A. Ver texto. (De acuerdo con Triantaphyllou: *Nematologica* 7:105-113, 1962).

1.10

Rf

M. hapla

M. arenaria

M. incognita

M. javanica

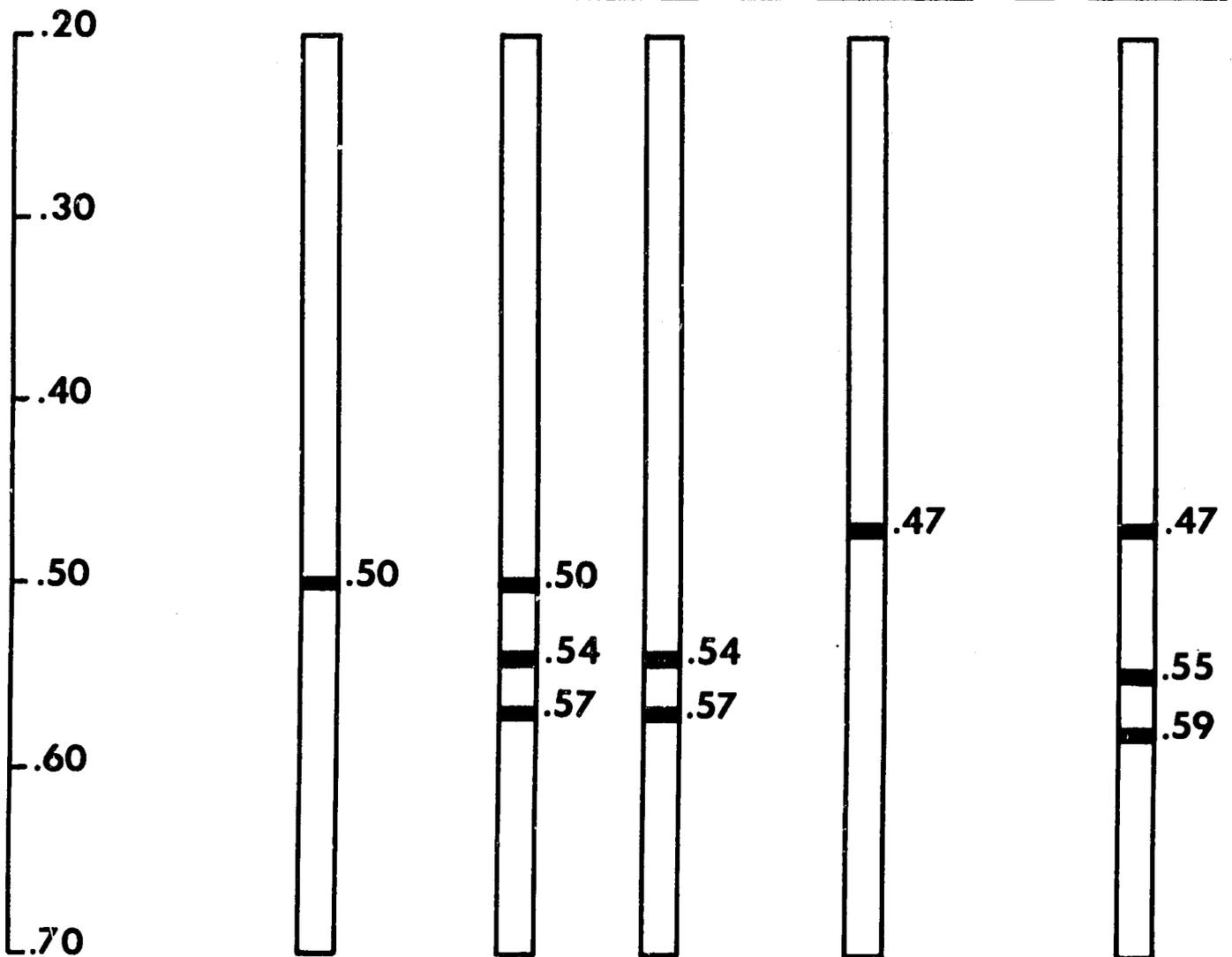


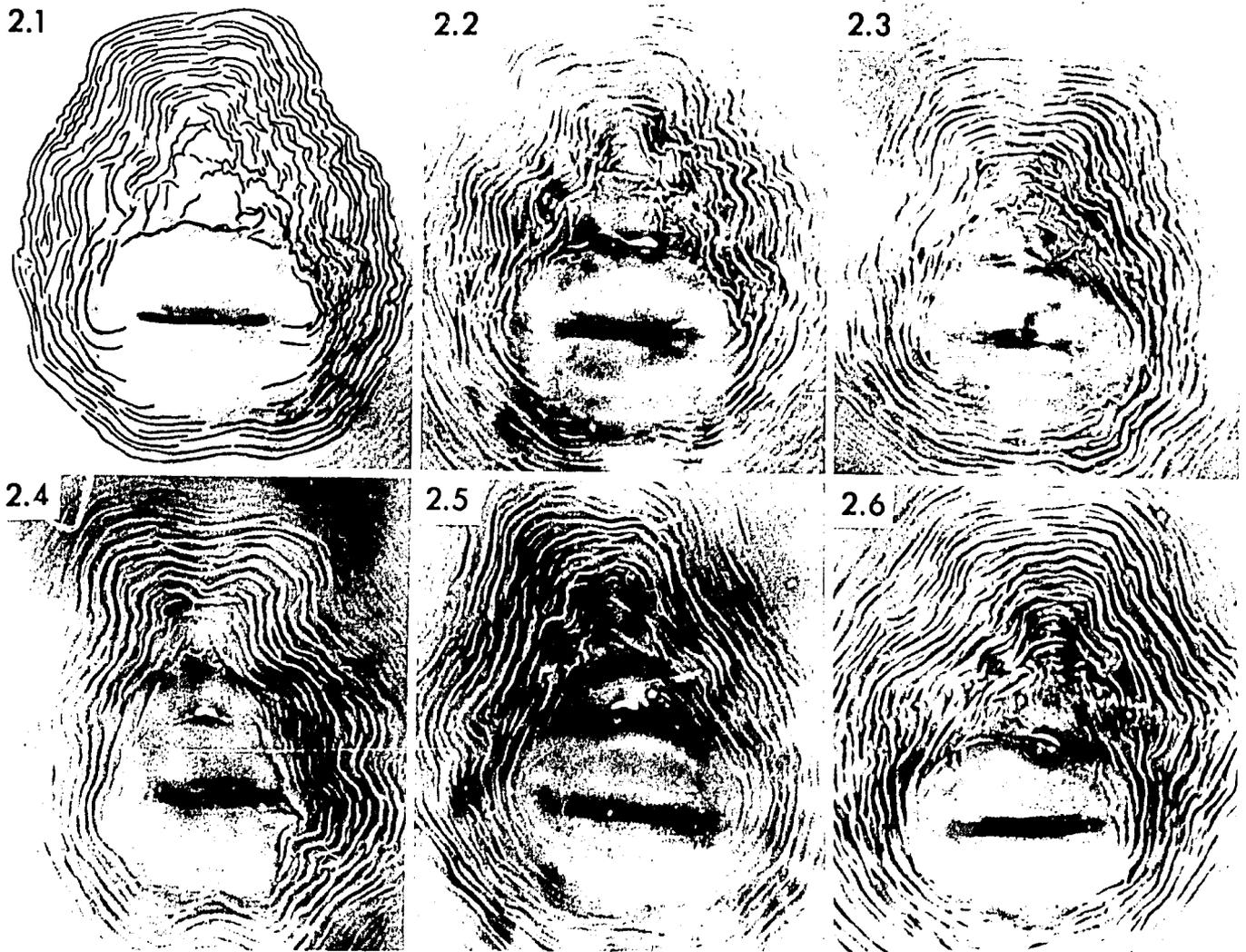
Fig. 1.10. Bandas mayores de esterasa en hembras de cuatro especies de *Meloidogyne*, tal como se observan en electroforesis con gel de acrilamida coloreada con α -Naftil acetato. (Adaptada de datos aún no publicados, por Janati, Berge, Dalmasso y Triantaphyllou).

Parte 2. Clave pictórica para las cuatro especies más comunes de *Meloidogyne*

I. Introducción

Esta clave esta basada en: (A) morfología de los modelos perineales, (B) forma de la cabeza de los machos, (C) morfología del estilete de los machos y (D) prueba de hospedantes diferenciales. Aunque pueden hacerse identificaciones tentativas con cada uno de estos caracteres por sí solos, deben considerarse tantos de ellos como sea posible. Respecto a la prueba de hospedantes diferenciales, la población en cuestión debe primero incrementarse en una hospedante apropiada, para obtener suficientes individuos e inocular las diferentes plantas de la prueba. (Ver Taylor y Sasser, 1978, para el instructivo de la prueba de

hospedantes diferenciales). Los machos pueden obtenerse incubando en una cámara húmeda a temperatura del laboratorio, raíces infestadas, previamente lavadas. Deben prepararse montajes de machos y modelos perineales de hembras adultas, para compararlos con las fotografías mostradas en esta guía. En caso de que se trate de una mezcla de poblaciones de dos especies o de que la prueba de hospedantes diferenciales no dé los resultados típicos, deben prepararse varios modelos perineales, así como montajes de machos, si están presentes, con los nemátodos encontrados en cada una de las hospedantes infectadas.

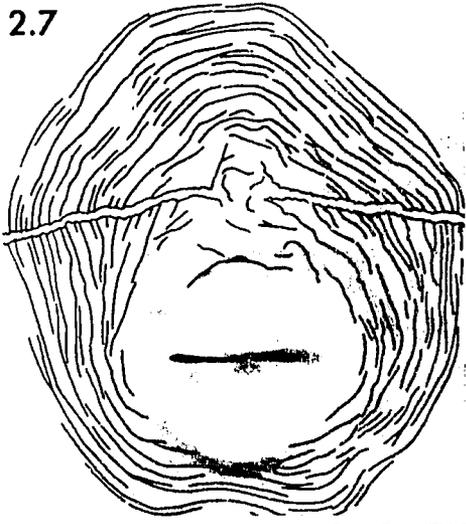


Figs. 2.1-2.6. Modelos perineales de *Meloidogyne incognita*. El arco dorsal alto y cuadrado, es la característica determinante para identificar esta especie. Las figuras 2.1 y 2.2 son fotografías del mismo modelo perineal, pero en la Fig. 2.1, las estriás fueron acentuadas con tinta.

II. Clave Pictórica

- I. (A) Modelo perineal con arco dorsal alto, sin líneas laterales claramente visibles (Figs. 2.1-2.6); (B) cabeza del macho con disco labial cóncavo centralmente, más alto que el nivel de los labios medios (Fig. 2.25); (C) parte anterior del estilete del macho en forma de “remo,” con punta roma; nódulos basales, de redondeados a ampliamente elongados; distancia de la base de los nódulos a la desembocadura de la glándula esofágica dorsal (DGED), corta, de 2-3 μm (Fig. 2.25); (D) se reproduce en chile y sandía, pero no en cacahuete *M. incognita*.
 - 1. No se reproducen en algodón ni en tabaco resistente raza 1
 - 2. Se reproducen en tabaco resistente, pero no en algodón raza 2
 - 3. Se reproducen en algodón, pero no en tabaco resistente raza 3
 - 4. Se reproducen en ambos, algodón y tabaco resistente raza 4

2.7



2.8



2.9



2.10



2.11



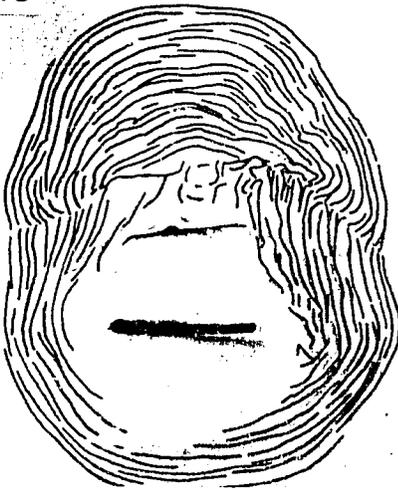
2.12



Figs. 2.7-2.12. Modelos perineales de *Meloidogyne javanica*. El carácter determinante, son las líneas laterales bien visibles, que separan las estrias dorsales de las ventrales. En la figura 2.7 se observan las estrias acentuadas con tinta, de la fotografía mostrada en la Fig. 2.8.

I.' (A) Modelo perineal con arco bajo a redondeado, con o sin líneas laterales visibles (si las líneas laterales están presentes, el arco puede ser alto); (B) cabeza del macho con el disco labial fusionado a los labios medios (cápsula cefálica), formando un perfil continuo; (C) terminación del estilete del macho, en punta; (D) se reproduce en tabaco resistente, pero no en algodón II.

2.13



2.14



2.15



2.16



2.17



2.18



Figs. 2.13-2.18. Modelos perineales de *Meloidogyne arenaria*. El arco dorsal con "hombreras," formadas por ondulaciones pronunciadas de las estriás dorsales, cerca de las líneas laterales, y las estriás que se bifurcan, también cerca de las líneas laterales, son los caracteres más importantes de los modelos perineales de *M. arenaria*. Las figuras 2.13 y 2.14 son fotografías del mismo modelo, excepto que las estriás fueron acentuadas con tinta en la Fig. 2.13

- II.** (A) Modelo perineal con líneas laterales visibles (Figs. 2.7-2.12); (B) cápsula cefálica del macho elevada, casi tan ancha como la región cefálica (Fig. 2.26); (C) nódulos basales del estilete del macho, compactos y amplios; distancia de la base de los nódulos a la DGED, corta, de 2-3 μm (Fig. 2.26); (D) se reproducen en sandía pero no en chile, algodón o cacahuate *M. javanica*.

2.19



2.20



2.21



2.22



2.23



2.24



Figs. 2.19-2.24. Modelos perineales de *Meloidogyne hapla*. En conjunto, la forma de hexágono redondeado a óvalo aplanado, y la presencia de puntuaciones en el área en que termina la cola, son los caracteres determinantes para esta especie (la fijación puede afectar la presencia de las puntuaciones). La figura 2.19 es un retoque con tinta, de la fotografía mostrada en la Fig. 2.20.

II.' (A) Modelo perineal sin líneas laterales bien visibles; arco, de redondeado a aplanado; (B) cápsula cefálica del macho, plana con declive hacia la parte posterior o elevada y no tan ancha como la región cefálica; (C) nódulos basales del estilete del macho, ni compactos ni amplios; distancia de la base de los nódulos a la DGED, larga, de 4-7 μm ; (D) se reproducen en tabaco resistente y chile III.

2.25

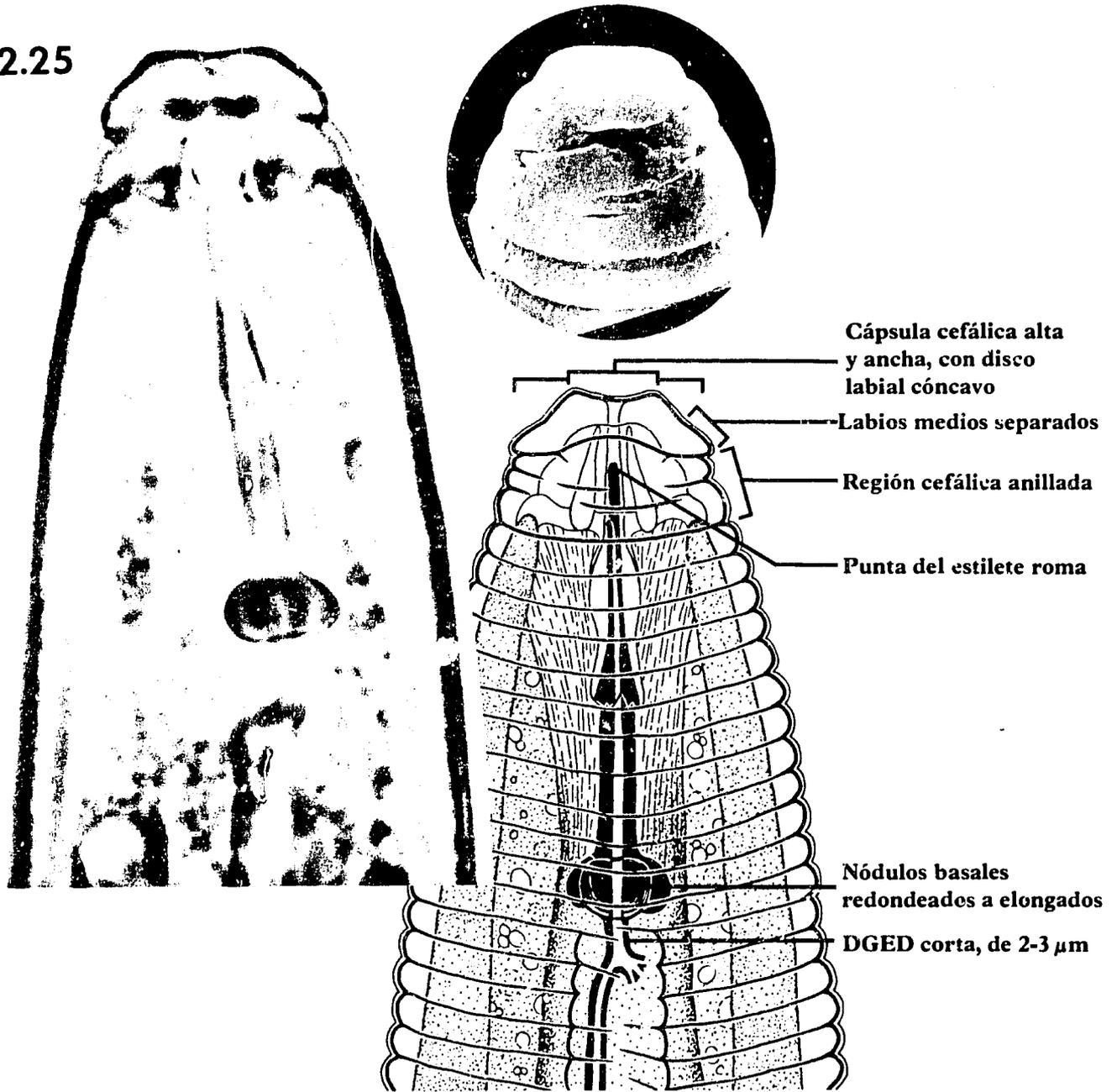


Fig. 2.25 Fotografías en microscopio óptico compuesto y en microscopio electrónico de rastreo, y dibujo de la cabeza de un macho de *Meloidogyne incognita*.

- III.** (A) Estrias dorsales y ventrales bifurcadas, uniéndose en ángulo en los campos laterales; estrias dorsales con ondulaciones pronunciadas formando una "hombreira" en el arco (Figs. 2.13-2.18); (B) cápsula cefálica plana, con declive hacia la parte posterior, casi tan ancha como la región cefálica (Figs. 2.27); (C) nódulos basales del estilete, separándose gradualmente de la columna; distancia de la base de los nódulos a la DGED, larga, de 4-7 μm (Fig. 2.27); (D) se reproducen en tabaco resistente, chile y sandía, pero no en algodón *M. arenaria*.
- | | |
|--|---------|
| 1. Se reproducen en cacahuete | raza 1. |
| 2. No se reproducen en cacahuete | raza 2. |

2.26

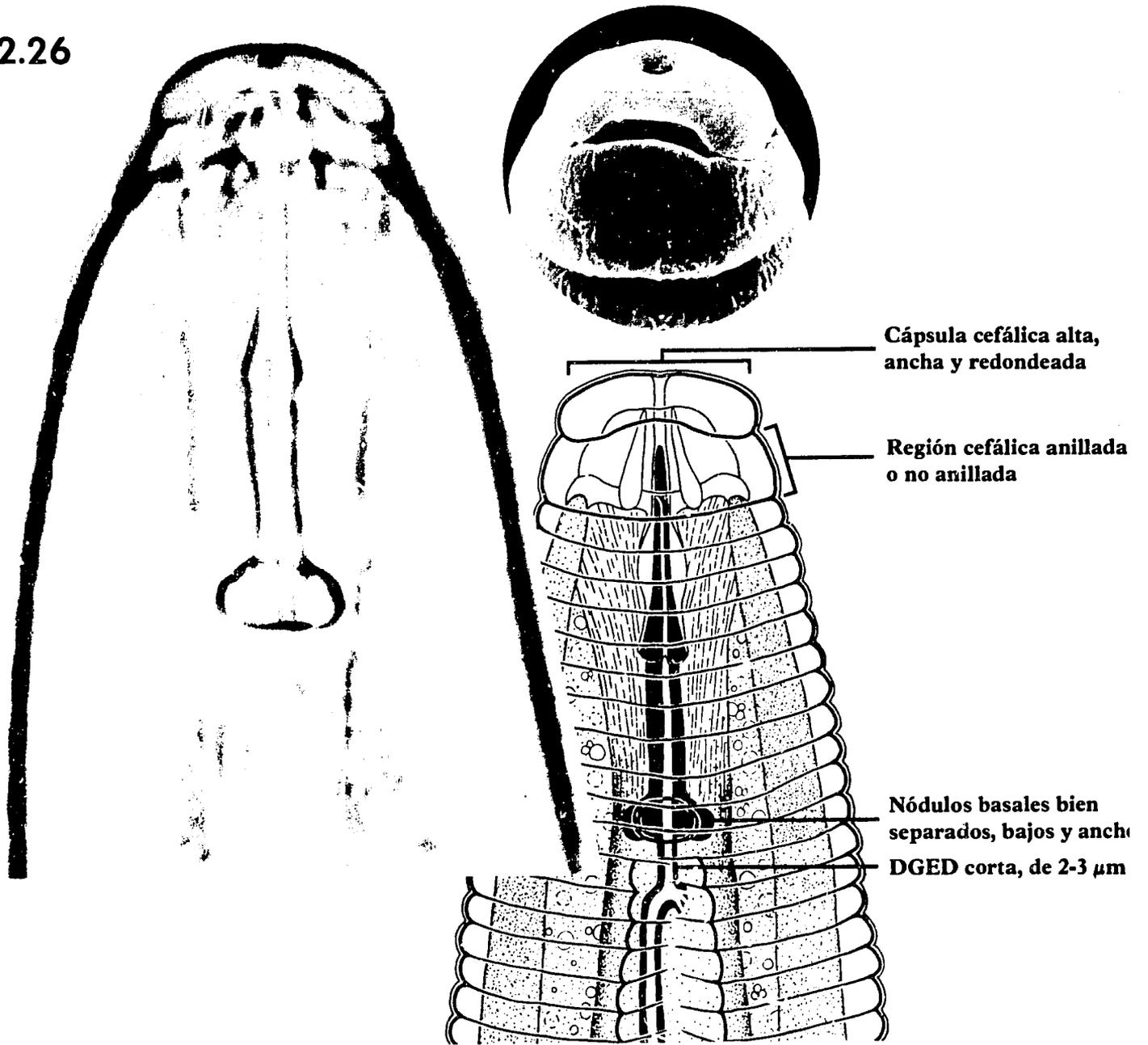


Fig. 2.26. Fotografías en microscopio óptico compuesto y en microscopio electrónico de rastreo, y dibujo de la cabeza de un macho de *Meloidogyne javanica*.

III.' (A) Modelo perineal sin hombreras en el arco; (B) cápsula cefálica del macho elevada, no tan ancha como la región cefálica, sin declive hacia la parte posterior; (C) nódulos basales del estilete, redondeados, bien separados de la columna; (D) no se reproducen en algodón ni sandía IV.

2.27

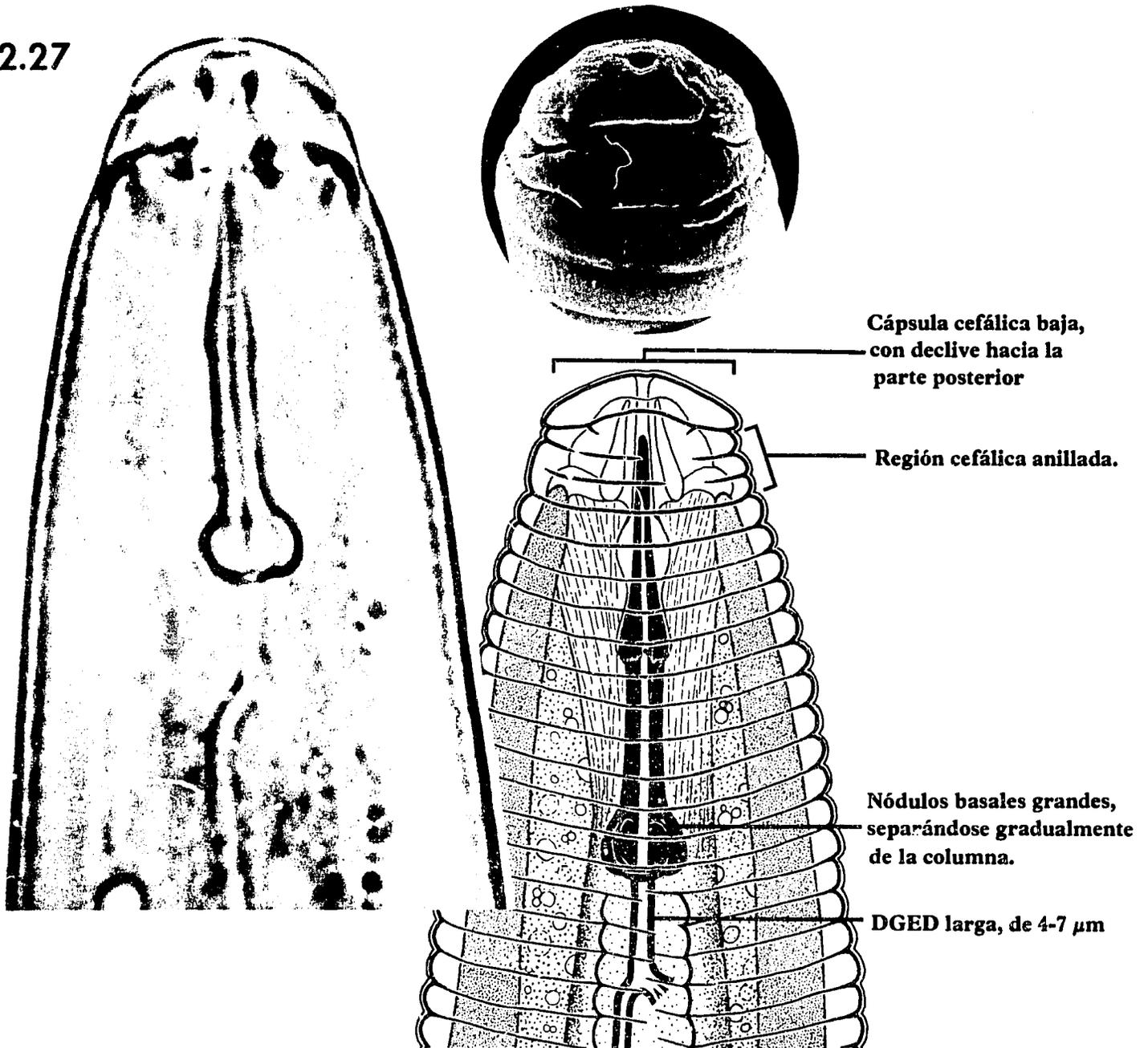


Fig. 2.27. Fotografías en microscopio óptico compuesto y en microscopio electrónico de rastreo, y dibujo de la cabeza de un macho de *Meloidogyne arenaria*.

IV. (A) Modelo perineal, de hexágono casi redondeado a ovalo aplanado; frecuentemente con puntuaciones en el área donde termina la cola (Figs. 2.19-2.24); (B) región cefálica de los machos, usualmente bien separada de los anillos del cuerpo; cápsula cefálica no tan ancha como la región cefálica (Fig. 2.28); (C) estilete delgado y corto; nódulos basales del estilete, redondeados, bien separados de la columna; distancia de la base de los nódulos a la DGED, larga, de 4-6 μm (Fig. 2.28); (D) se reproducen en tabaco resistente, chile y cacahuate, pero no en sandía ni algodón *M. hapla*.

2.28

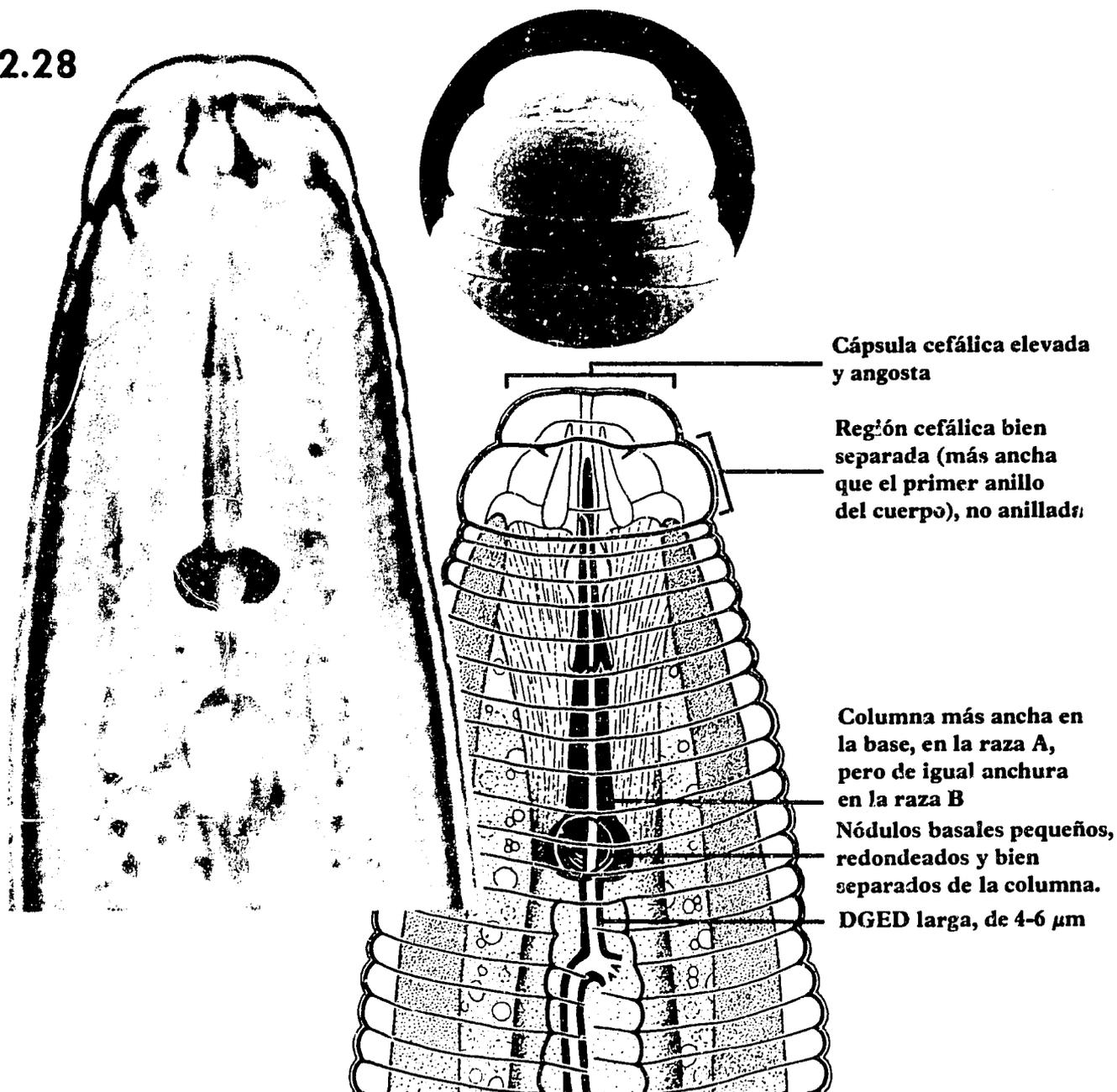


Fig. 2.28. Fotografías en microscopio óptico compuesto y microscopio electrónico de rastreo, y dibujo de la cabeza de un macho de *Meloidogyne hapia*.

IV! Modelo perineal, forma de la cabeza del macho, morfología del estilete del mismo o reacción de las plantas diferenciales, diferentes de lo descrito hasta aquí, indican que probablemente la población no corresponde a ninguna de las cuatro especies más comunes.

Parte 3. Caracterización completa de las cuatro especies más comunes de *Meloidogyne*

I. *Meloidogyne incognita*

A. *Morfología*. Todas las fotografías son de la población 68 del Proyecto Internacional de *Meloidogyne*, procedente de Carolina del Norte, identificarla como raza patógena 1 con 41-43 cromosomas.

1. Hembras.

a. Modelos perineales.—Los modelos perineales de *M. incognita* (Figs. 3.1-3.4) tienen un arco dorsal alto formado por estrías que pueden ser desde lisas hasta onduladas. Algunas estrías se bifurcan cerca de las líneas laterales, las que no están claramente visibles. Frecuentemente se observan estrías que se dirigen hacia la vulva.

b. Estiletes.—En *M. incognita* (Figs. 3.5-3.7) el cono del estilete está claramente curvado dorsalmente. La porción anterior del cono es cilíndrica y la mitad posterior, cónica. La columna es ligeramente más ancha en la base. Los nódulos son anchos y planos, separados de la columna y con proyecciones hacia la parte anterior tan marcadas en algunos especímenes, que cada nódulo se ve como si fueran dos.

c. *Morfología de la cabeza (MER)*.—El disco labial y los labios medios de *M. incognita* (Figs. 3.8-3.9), tienen forma de "mancuerna" (los labios medios son más anchos que el disco labial) en vista frontal. En el lado ventral del disco labial, están presentes dos protuberancias. Los labios laterales son grandes y están separados de los labios medios redondeados; generalmente se fusionan con la región cefálica, en un tramo lateral corto. La región cefálica está frecuentemente surcada por un anillo discontinuo.

2. Machos

a. *Morfología de la cabeza*.—La forma de la cabeza de los machos de *M. incognita* (Figs. 3.10-3.13) es muy característica, por lo que no se confunde fácilmente con ninguna otra especie. El disco labial es grande y redondeado, cóncavo centralmente y más alto que los labios medios, los cuales son tan anchos como la región cefálica que generalmente presenta 2 ó 3 anillos incompletos.

b. *Estiletes*.—La punta del estilete de los machos de *M. incognita* (Figs. 3.12-3.14) es roma y más ancha que la porción media del cono. Una proyección en el lado ventral del cono, marca la abertura del lumen del estilete, la cual queda localizada a una distancia equivalente a un cuarto de la longitud del cono, a partir de la punta del estilete. La columna es generalmente cilíndrica y con frecuencia es más angosta cerca de los nódulos basales; éstos están separados de la columna, presentan proyecciones hacia la parte anterior y pueden ser de anchos y planos a redondeados.

3. Juveniles de segundo estadio.

Morfología de la cabeza (MER).—En los juveniles de segundo estadio de *M. incognita* (Figs. 3.15-3.16), el disco labial y los labios medios presentan forma de "mancuerna," en vista frontal. El disco labial es pequeño y redondo, ligeramente más elevado que los labios medios. Los labios laterales forman un mismo perfil con la región cefálica, la que usualmente presenta de dos a cuatro anillos incompletos.

4. Medidas útiles (de tres poblaciones, 50 especímenes de cada una; se dan los rangos de variación y entre paréntesis la media).

Longitud total de los juveniles de segundo estadio, 346-463 (405) μm ; longitud de la cola, 42-62 (52) μm ; distancia de la terminación de la cabeza a la base del estilete, 14-16 (15) μm ; longitud del estilete de la hembra, 15-17 (16) μm ; longitud del estilete del macho, 23-25 (24) μm .

B. *Prueba de hospedantes diferenciales*. De acuerdo con la prueba de Hospedantes Diferenciales de Carolina del Norte, *M. incognita* presenta cuatro razas patógenas. Todas las poblaciones de las cuatro razas se reproducen en chile, sandía, y tomate; pero varían en su respuesta a tabaco resistente y algodón. Las poblaciones de la raza 1 no se reproducen en tabaco ni algodón; las de la raza 2, se reproducen en tabaco pero no en algodón; las de la raza 3, no se reproducen en tabaco pero sí en algodón y las de la raza 4 se reproducen en ambos vegetales. La reacción de las poblaciones de las cuatro razas de *M. incognita* se suman en la Tabla 3.1.

Tabla 3.1. Prueba de hospedantes diferenciales para la identificación de razas de *Meloidogyne incognita*.

Razas de <i>Meloidogyne incognita</i>	Algodón Deltapine 16	Tabaco NC 95
Raza 1	—	—
Raza 2	—	+
Raza 3	+	—
Raza 4	+	+

C. *Sintomatología*. En plantas susceptibles las poblaciones de *M. incognita* pueden producir agallas individualizadas, pero generalmente éstas coalescen para formar agallas grandes y algunas veces masivas (por ejemplo, en cucurbitáceas). Generalmente el tipo de agallamiento no se considera útil para la identificación de la especie.

D. *Citogenética*. Las poblaciones de *M. incognita* se repro-

3.1



3.2



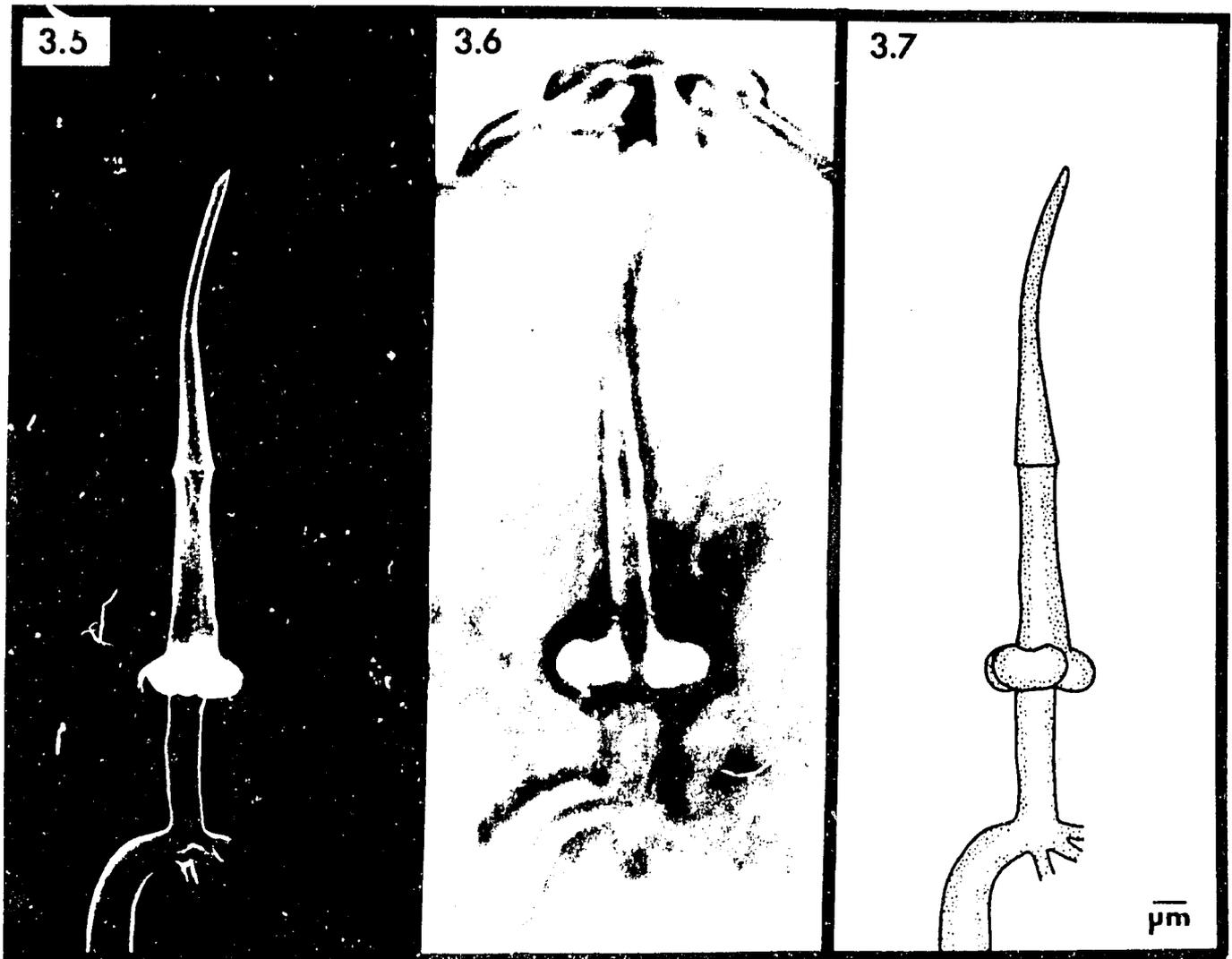
3.3



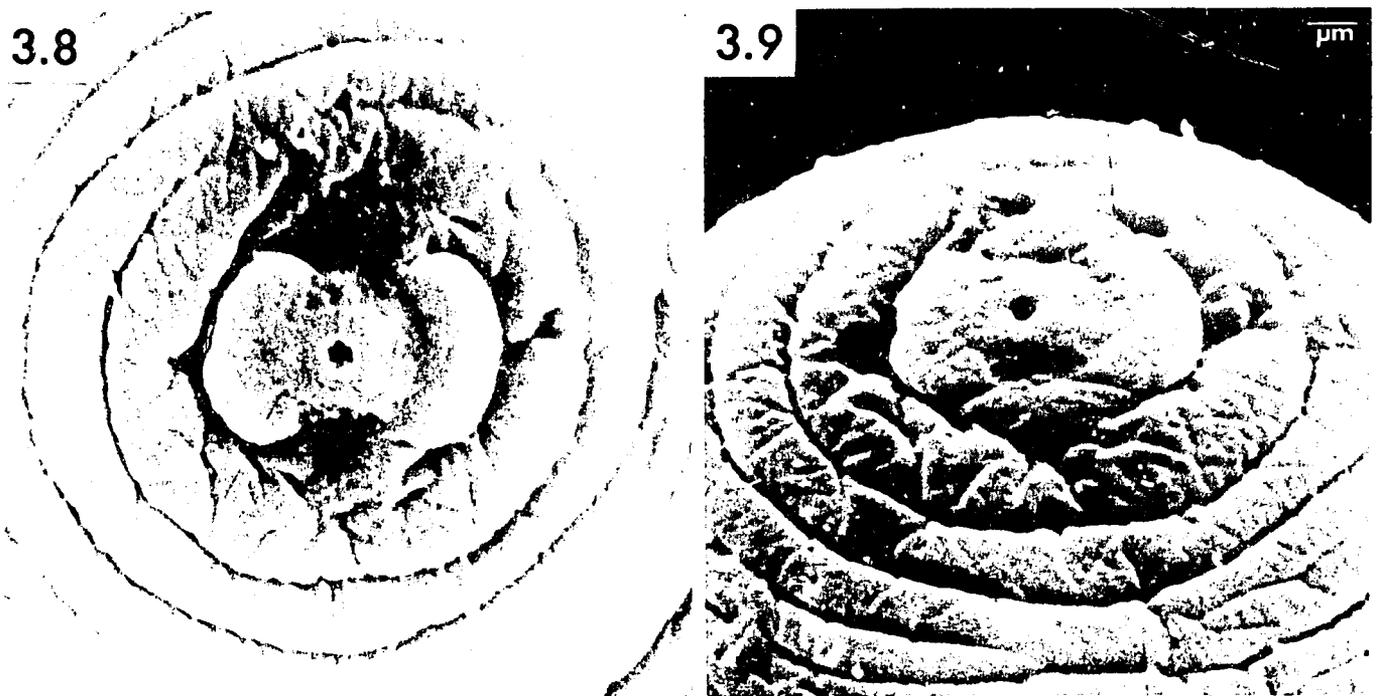
3.4



Figs. 3.1-3.4 Modelos perineales de *Meloidogyne incognita*.

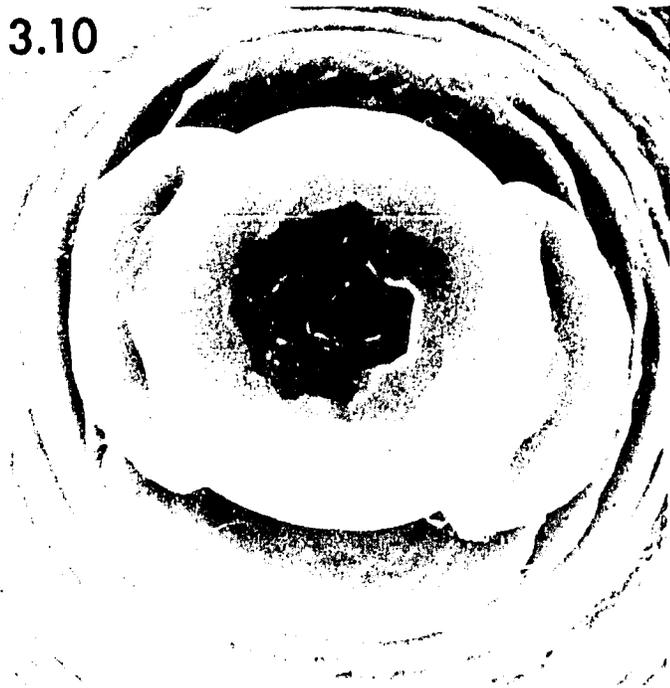


Figs. 3.5-3.7. Fotografías en microscopio electrónico de rastreo y en microscopio óptico compuesto, y dibujo del estilete de una hembra de *Meloidogyne incognita*.

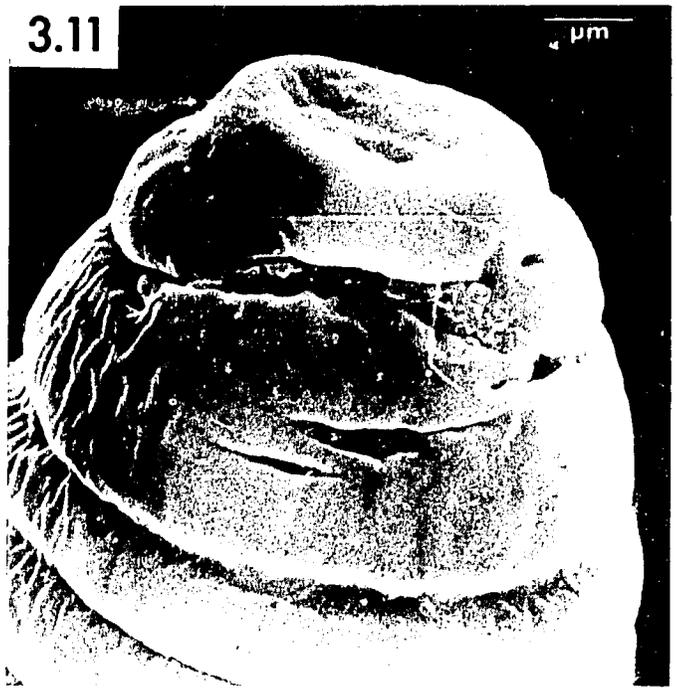


Figs. 3.8-3.9. Vista frontal y lateral, respectivamente, de la cabeza de una hembra de *Meloidogyne incognita* (microscopio electrónico de rastreo).

3.10

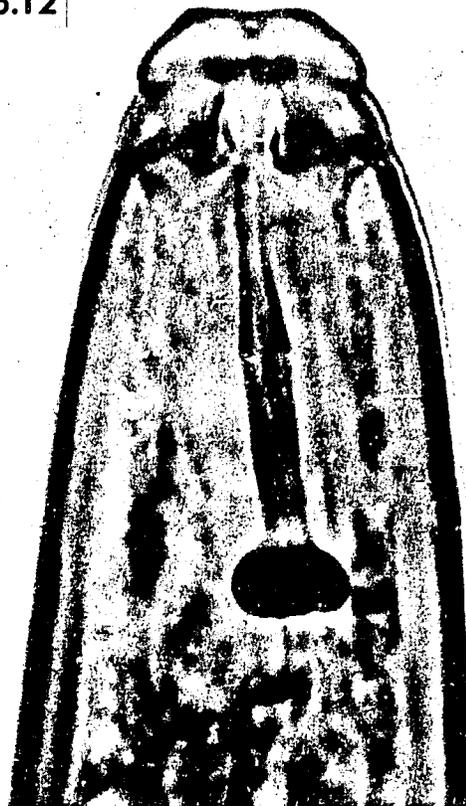


3.11

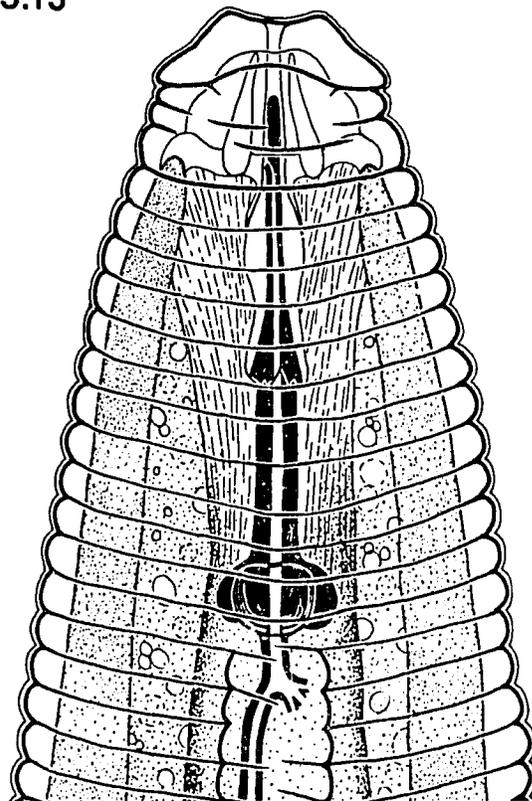


Figs. 3.10-3.11. Vista frontal y lateral, respectivamente, de la cabeza de un macho de *Meloidogyne incognita* (microscopio electrónico de rastreo).

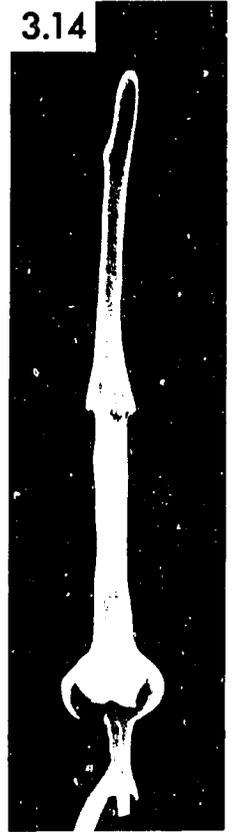
3.12



3.13



3.14



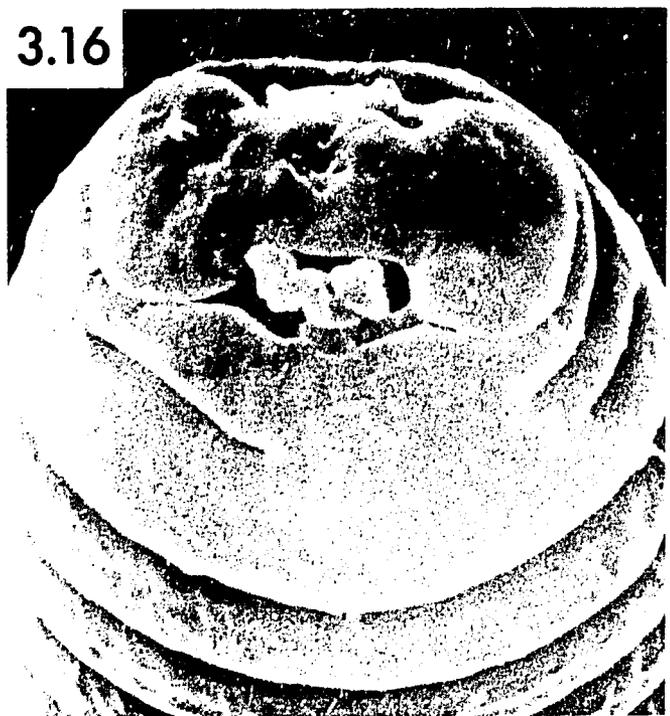
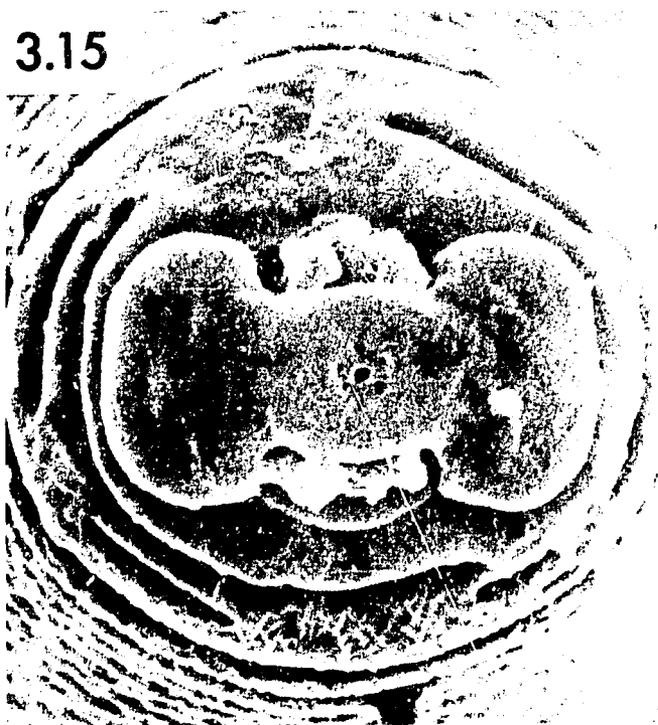
Figs. 3.12-3.14. 3.12, 3.13). Fotografía en microscopio óptico compuesto y dibujo de la cabeza y estilete de un macho de *Meloidogyne incognita*. 3.14). Fotografía en microscopio electrónico de rastreo, de un estilete extraído de un macho de *M. incognita*.

ducen exclusivamente por partenogénesis mitótica. Hay dos formas cromosómicas dentro de esta especie; una tiene $2n=32-36$ cromosomas y se considera que es diploide; la otra tiene $2n=40-46$ cromosomas y probablemente representa un triploide. La forma triploide es definitivamente la más común y ampliamente distribuida alrededor del mundo. Todas las poblaciones de *M. incognita* tienen una característica citológica única, que las separa de las poblaciones de cualquier otra especie de *Meloidogyne*. Los oocitos de *M. incognita* están en profase cuando pasan a través de la espermateca y permanecen en este estado hasta que emigran a la parte posterior del útero, en donde repentinamente avanzan a la metafase. Durante todo este prolongado período de profase, los cromosomas están amontonados, muy compactos entre sí y no pueden verse individualmente ni contarse (Figs. 3.17-3.18). Los oocitos de todas las otras especies de *Meloidogyne*, avanzan a la metafase tan pronto como pasan a través de la espermateca al útero (Fig. 1.9). Además, los cromosomas están esparcidos en una área grande, son bien visibles y pueden ser contados.

E. **Bioquímica.** Es característica de *M. incognita* una sola banda mayor de actividad de esterasa a $R_f=0.47$ (Fig.

1.10). No han sido detectadas desviaciones de este modelo básico entre 20 poblaciones de diverso origen estudiadas hasta ahora. Existen variaciones en bandas menores, que probablemente no son características de la especie.

F. **Ecología.** *Meloidogyne incognita* representa alrededor del 52% de las especies de *Meloidogyne* colectadas a través del Proyecto Internacional de *Meloidogyne*; se presenta en una área geográfica más amplia que las otras especies (aproximadamente 40° de latitud Norte a 33° de latitud Sur) y tiene un rango de hospedantes muy extenso. Esta especie está presente donde el promedio anual de temperatura es del rango de 18 a 30°C , con el mayor número de poblaciones viniendo de áreas donde el rango es 24 a 27°C (47%). La temperatura alta óptima mensual, es aproximadamente de 27°C . Frecuentemente esta especie se encuentra coexistiendo con *M. javanica*. De un total de 423 poblaciones estudiadas de *M. incognita*, 72% fueron de la raza patógena 1; 15% de la raza 2; 11% de la raza 3; y 2% de la raza 4. Por lo tanto, 87% del total de las poblaciones de *M. incognita* no se reproducen en algodón, 83% no se reproducen en tabaco resistente y ninguna de las cuatro razas se reproducen en cacahuete.



Figs. 3.15-3.16. Vista frontal y lateral, respectivamente, de la cabeza de un juvenil de segundo estadio de *Meloidogyne incognita*, (microscopio electrónico de rastreo).

3.17

3.18



Figs. 3.17-3.18. Cromosomas en profase y metafase, en oocitos madurando de *M. incognita*. La mayoría de oocitos presentes en los úteros, están en profase, con los cromosomas agrupados muy juntos (Fig. 3.17). Solamente uno o dos oocitos, en la parte posterior de cada útero, están en metafase (Fig. 3.18) y muestran los cromosomas separados.

II. *Meloidogyne javanica*

A. *Morfología*. Todas las fotografías son de la población 76 del Proyecto Internacional de *Meloidogyne*, originaria de Georgia, con 44 cromosomas.

1. *Hembras*.

a. Modelos perineales.—Los modelos de *M. javanica* (Figs. 3.19-3.22) tienen un arco dorsal que puede ser redondeado a aplanado. El rasgo característico de este modelo, son las incisuras laterales bien visibles que lo dividen en regiones dorsal y ventral. Pocas o ninguna estría cruzan las incisuras laterales y algunas se dirigen hacia la vulva.

b. Estiletes.—Los estiletes de las hembras de *M. javanica* (Figs. 3.23-3.25), son similares a los de *M. incognita*, excepto en que el cono no está claramente

curvado dorsalmente y en que gradualmente se incrementa su anchura hacia la parte posterior. La columna se ensancha ligeramente solo en la parte posterior, y los nódulos basales son cortos y anchos, frecuentemente proyectados hacia la parte anterior.

c. *Morfología de la cabeza (MER)*.—En *M. javanica* (Figs. 3.26-3.27) el disco labial y los labios medios tienen forma de “mancuerna.” El disco labial tiene dos protuberancias prominentes, en el lado ventral. Usualmente los labios medios presentan una incisura, lo que sugiere una división de ellos en pares de labios medios. Los labios laterales son grandes, elongados, y separados de los labios medios y de la región cefálica. Esta presenta con frecuencia un anillo incompleto.

2. *Machos*
- a. *Morfología de la cabeza.*—En *M. javanica* (Figs. 3.28-3.31) el disco labial, grande y plano y los labios medios, están fusionados. La cápsula cefálica es alta y casi tan ancha como la región cefálica. En esta población en particular, la región cefálica no está anillada, pero algunas otras poblaciones de *M. javanica* tienen 2-3 anillos en la cabeza.
- b. *Estiletes.*—El cono del estilete de los machos de *M. javanica* (Figs. 3.30-3.32) es angosto en la punta, pero muy ancho posteriormente. La columna es cilíndrica y frecuentemente se estrecha cerca de la unión con los nódulos basales del estilete; éstos son aplanados, anchos y separados de la columna.
3. *Juveniles de segundo estadio.*
Morfología de la cabeza (MER).—El disco labial y los labios medios de los juveniles de segundo estadio de *M. javanica* (Figs. 3.33-3.34), tienen la forma de "corbata de moño." Los labios laterales son triangulares y están abajo del nivel del disco labial y los labios medios. Ocasionalmente, la región cefálica puede tener un anillo corto, pero generalmente es lisa.
4. *Caracteres morfológicos adicionales.* Algunas poblaciones de *M. javanica* producen machos intersexos que son característicos de la especie. Esos intersexos muestran diferentes grados de caracteres sexuales secundarios de hembra, que varían desde una pequeña protuberancia ventral, anterior a las espículas, hasta una gran protuberancia dividida por una vulva rudimentaria. Algunas poblaciones producen casi exclusivamente intersexos, mientras que otras producen únicamente machos normales.
5. *Medidas útiles* (de tres poblaciones, 30 especímenes de cada una; se dan los rangos de variación y entre paréntesis la media). Longitud total del juvenil de segundo estadio, 402-560 (488) μm ; longitud de la cola, 51-63 (56) μm ; distancia de la terminación de la cabeza a la base del estilete, 14-16 (15) μm ; longitud del estilete de la hembra, 14-18 (16) μm ; longitud del estilete del macho, 18-22 (20) μm .
- B. *Prueba de hospedantes diferenciales.* Los resultados de la Prueba de Hospedantes Diferenciales de Carolina del Norte, muestran que las poblaciones de *M. javanica* se reproducen en tabaco resistente a agalladores, sandía y tomate. La mayoría de poblaciones de *M. javanica* no se reproducen en algodón, chile o cacahuate. Pocas poblaciones pueden reproducirse en chile y aún menos, pueden reproducirse en cacahuate.
- C. *Sintomatología.* Las agallas producidas por las poblaciones de *M. javanica* son similares a las de *M. incognita* y no se consideran útiles para diagnosticar la especie.
- D. *Citogenética.* Las poblaciones de *M. javanica* se reproducen exclusivamente por partenogénesis mitótica. El número de cromosomas varía de $2n=43$ a 48. Todas las poblaciones presentan la misma forma cromosómica que puede corresponder a un triploide. En la metafase de la división simple de maduración, los cromosomas de *M. javanica* son univalentes (diadas), que se esparcen en una gran placa en la metafase y pueden ser contados más fácilmente que los de ninguna otra especie (Fig. 3.35). Usualmente, de dos a cuatro oocitos localizados en el útero, cerca de la espermateca, están en metafase y pueden ser usados para el estudio. Todos los otros oocitos en el útero han avanzado a la anafase y telofase y tienen un valor limitado para estudios citológicos.
- E. *Bioquímica.* Son típicas de *M. javanica* tres bandas mayores de actividad de esterasa a $R_f=.47, .55$ y $.59$, (Fig. 1.10). No han sido observadas variaciones a este modelo dentro de 20 poblaciones de diferente origen examinadas hasta ahora.
- F. *Ecología.* *Meloidogyne javanica*, con una sola raza patogénica detectada, comprende alrededor del 31% de las especies de *Meloidogyne* colectadas a través del Proyecto Internacional de *Meloidogyne*. Como *M. incognita*, esta especie tiene un rango de hospedantes muy extenso, pero su rango de latitud es de alrededor de 3 grados menos; de aproximadamente 33° Norte a 33° Sur. En regiones donde la lluvia está más o menos uniformemente distribuida durante el año, *M. javanica*, *M. incognita* y ocasionalmente *M. arenaria*, se encuentran en las mismas poblaciones de campo. En regiones con una estación seca bien definida y con menos de 5 mm de precipitación por mes, durante tres o más meses sucesivos, *M. javanica* puede ser la especie predominante. *M. javanica* no se reproduce en fresa, algodón, o cacahuate y rara vez en chile. Por lo tanto, un nemátodo agallador que se reproduzca en esos cultivos, o uno encontrado en la parte—septentrional de Estados Unidos, Canadá y Reino Unido o países similares, con temperatura parecida, probablemente no será *M. javanica*.

3.19



3.20



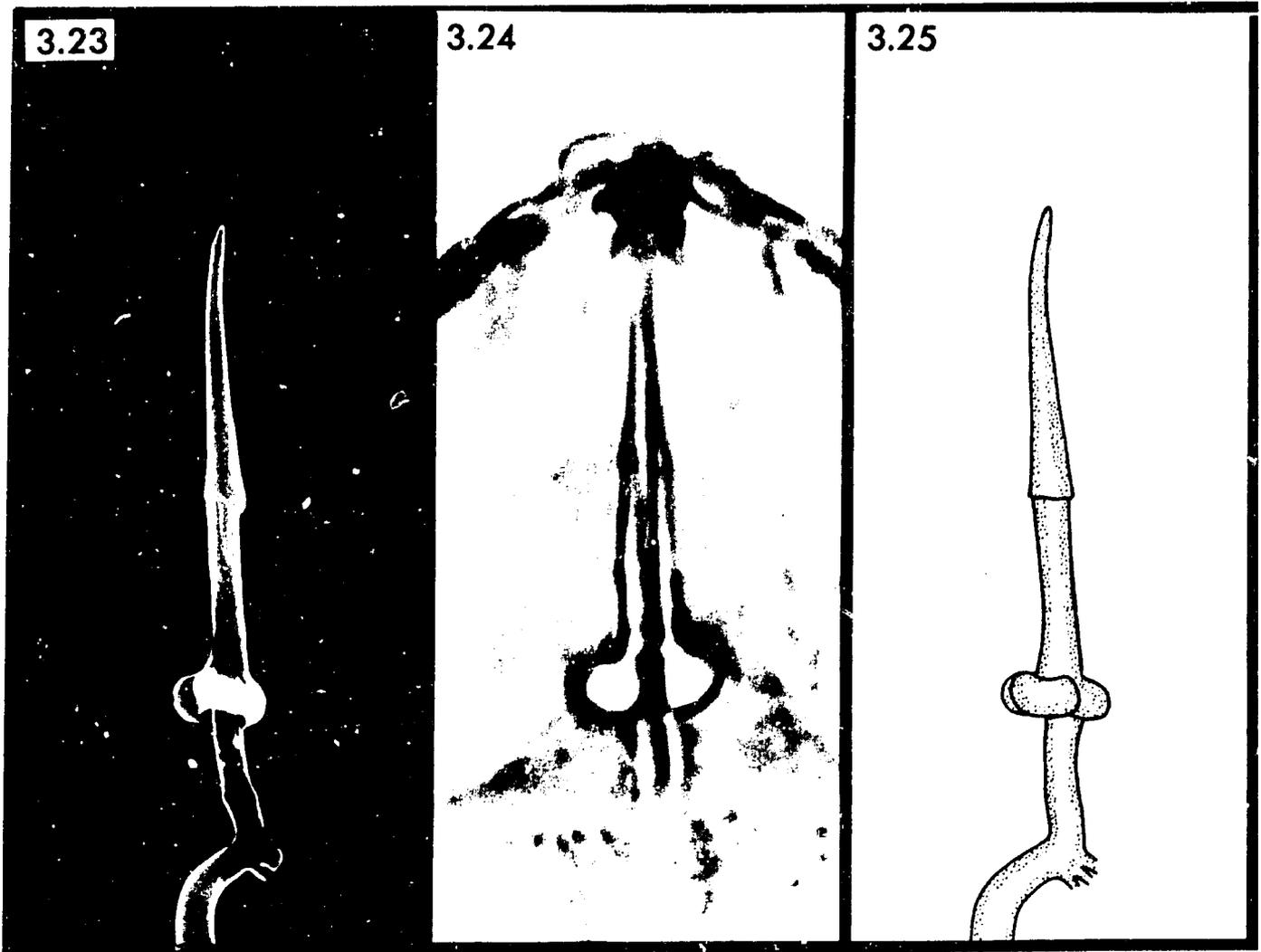
3.21



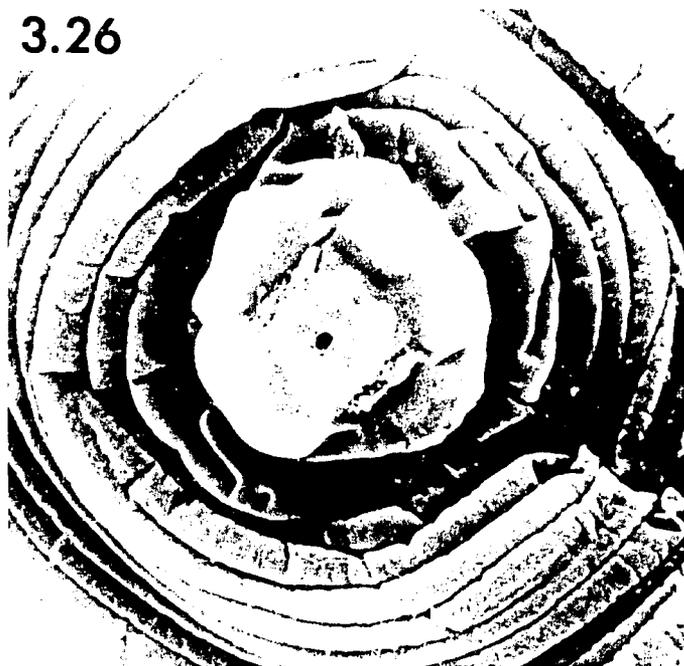
3.22



Figs. 3.19-3.22. Modelos perineales de *Meloidogyne javanica*.

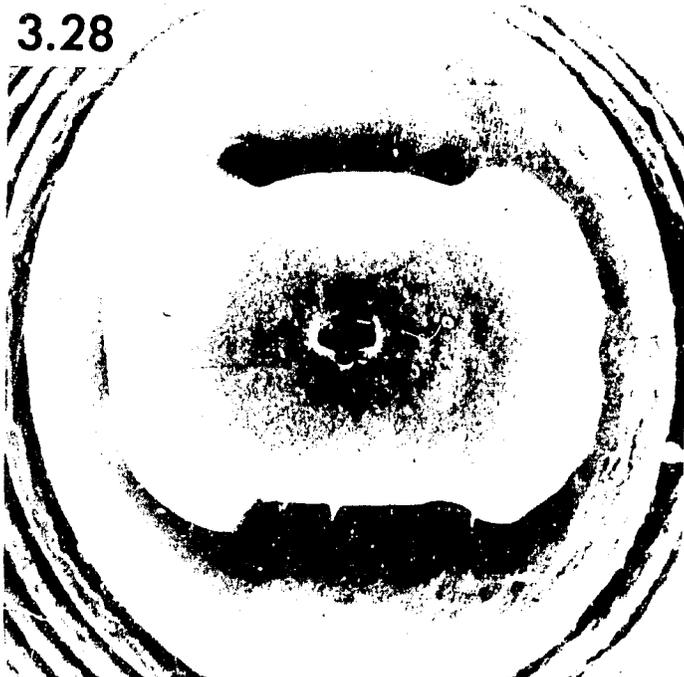


Figs. 3.23-3.25. Fotografías al microscopio electrónico de rastreo y al microscopio óptico compuesto, y dibujo del estilete de una hembra de *Meloidogyne javanica*.



Figs. 3.26-3.27. Vista frontal y lateral, respectivamente, de la cabeza de una hembra de *Meloidogyne javanica* (microscopio electrónico de rastreo).

3.28

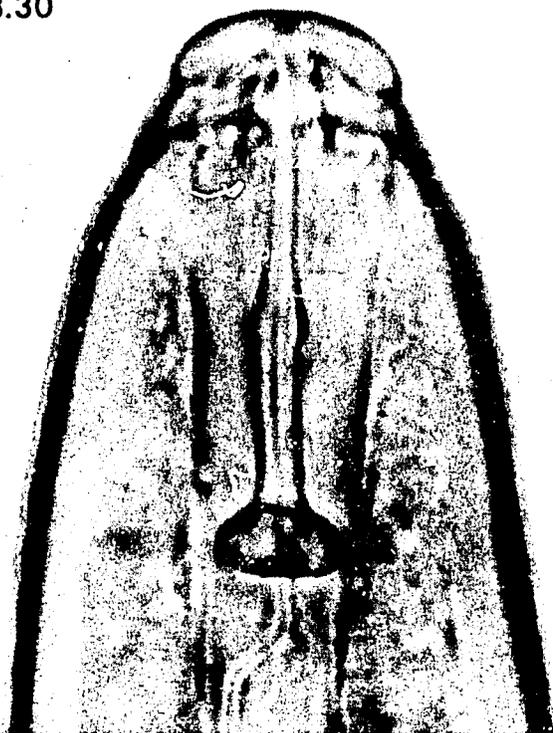


3.29

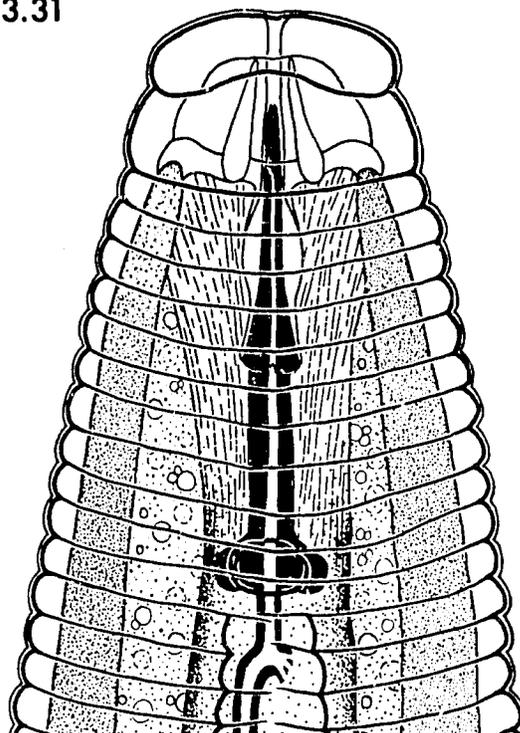


Figs. 3.28-3.29. Vista frontal y lateral, respectivamente, de la cabeza del macho de *Meloidogyne javanica* (microscopio electrónico de rastreo).

3.30



3.31

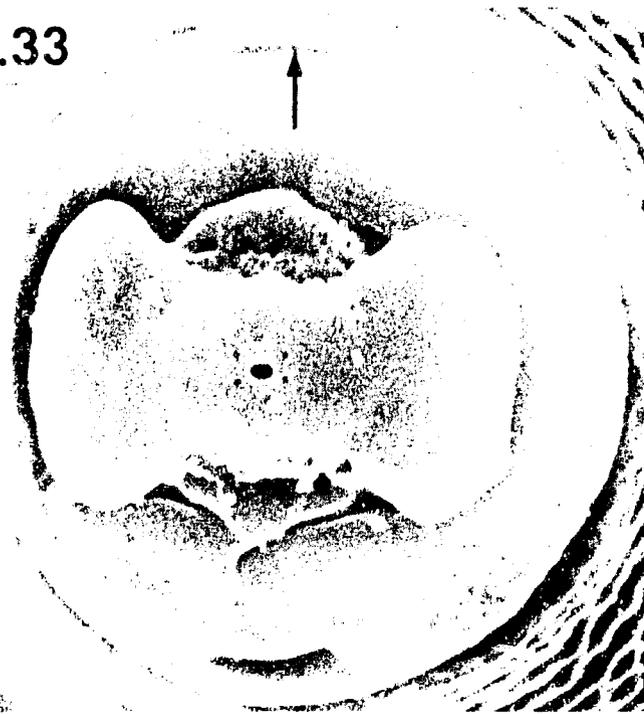


3.32



Figs. 3.30-3.32. 3.30, 3.31) Fotografía al microscopio óptico compuesto y dibujo de la cabeza y estilete de un macho de *Meloidogyne javanica*. 3.32) Fotografía al microscopio electrónico de rastreo, del estilete extraído de un macho de *M. javanica*.

3.33



3.34



Figs. 3.33-3.34. Vista frontal y lateral, respectivamente, de la cabeza de un juvenil de segundo estadio de *Meloidogyne javanica* (microscopio electrónico de rastreo).

3.35



Fig. 3.35. Cromosomas en prometafase, de la división simple de maduración, de oocitos de *M. javanica*. Los cromosomas son univalentes (diadas), lo que indica que la especie se reproduce por partenogénesis mitótica. (Según Triantaphyllou: *Nematologica* 7: 105-113, 1963).

III. *Meloidogyne arenaria*

A. *Morfología*. Todas las fotografías son de la población del Proyecto Internacional de *Meloidogyne* registrada con el número 351, procedente de Florida, raza patogénica I con 54 cromosomas.

1. Hembras.

a. Modelos perineales.—El arco dorsal en las poblaciones de *M. arenaria* (Figs. 3.36-3.39) es de aplanado a redondeado. Las estrías en el arco se curvan ligeramente hacia las líneas laterales y forman generalmente una ondulación pronunciada, llamada "hombreira." Frecuentemente las estrías dorsales y ventrales se unen formando un ángulo, en las líneas laterales; algunas se bifurcan y son cortas e irregulares, cerca de las líneas laterales. Las estrías son lisas a onduladas y algunas pueden dirigirse hacia la vulva. Los modelos perineales pueden también presentar estrías que se prolongan lateralmente para formar una o dos alas. Variantes de algunas poblaciones, presentan modelos perineales similares a los de *M. hapla* o *M. incognita*.

b. Estiletos.—Las hembras de *M. arenaria* (Figs. 3.40-3.42) tienen estiletos típicos que son muy característicos de la especie. En general, el estilete es muy robusto; ambos, el cono y la columna son gruesos.

La columna incrementa su anchura hacia la base y emerge gradualmente de los nódulos basales del estilete; éstos son anchos y redondeados en su parte posterior.

3.36



3.37



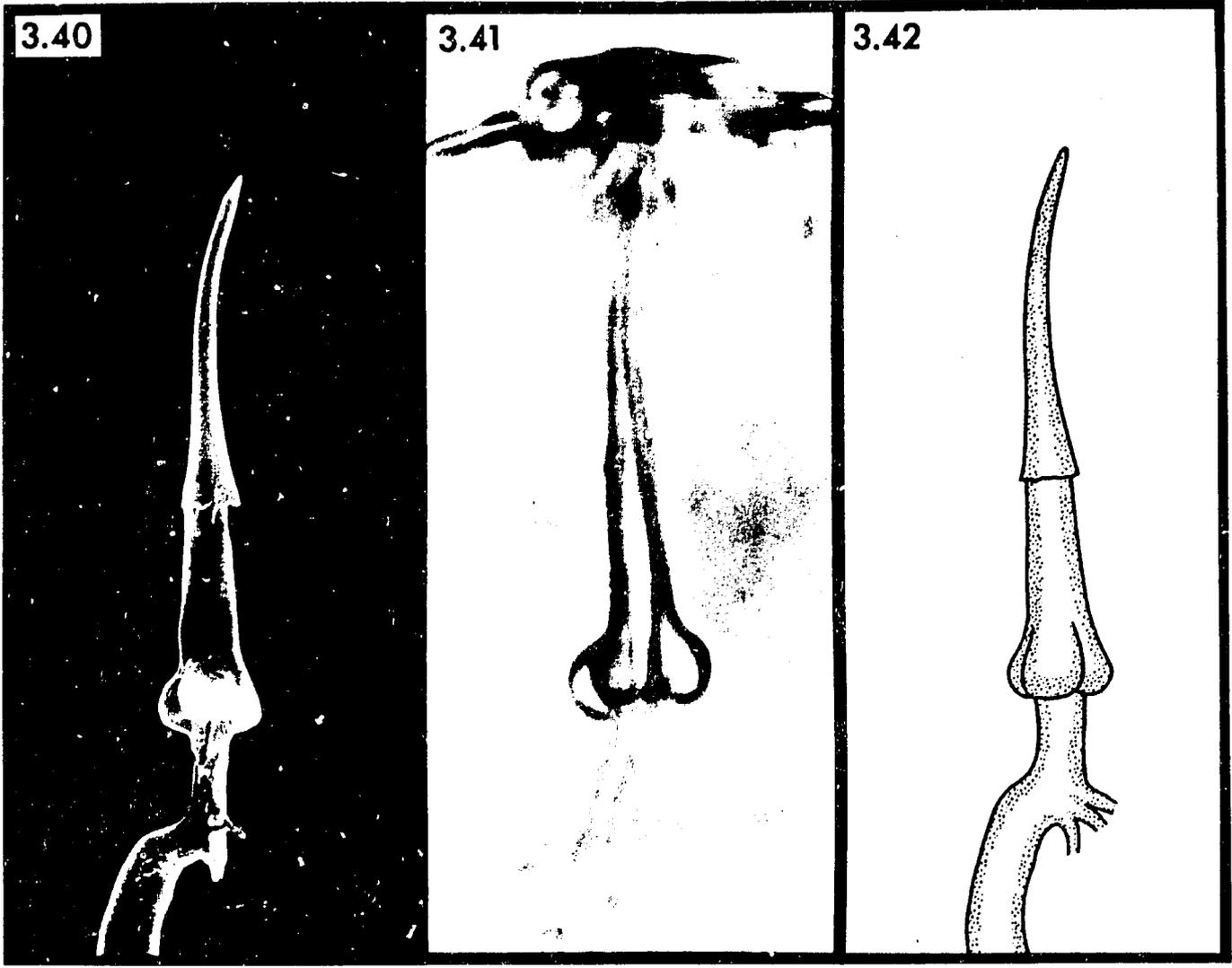
3.38



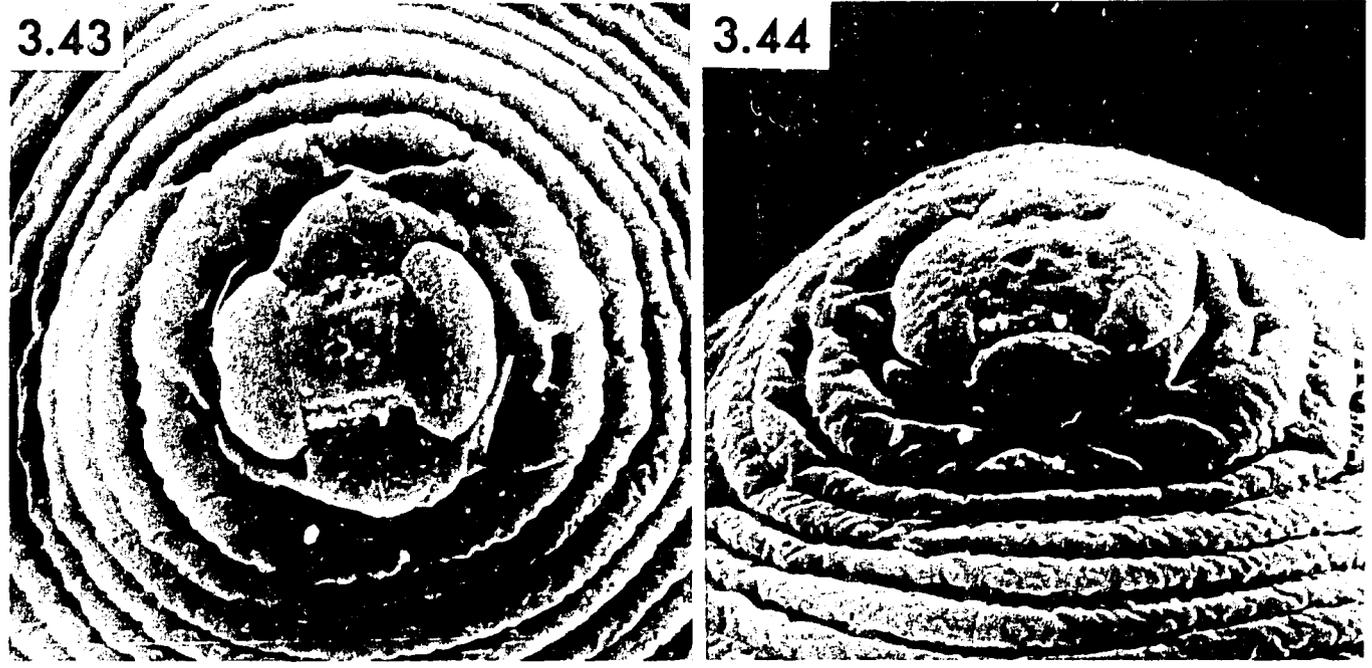
3.39



Figs. 3.36-3.39. Modelos perineales de *Meloidogyne arenaria*.



Figs. 3.40-3.42. Fotografías al microscopio electrónico de rastreo y al microscopio óptico compuesto, y dibujo del estilete de una hembra de *Meloidogyne arenaria*.



Figs. 3.43-3.44. Vista frontal y lateral, respectivamente, de la cabeza de una hembra de *Meloidogyne arenaria* (microscopio electrónico de rastreo).

c. Morfología de la cabeza.—El disco labial y los labios medios de *M. arenaria* (Figs. 3.43-3.44) tienen forma de “mancuerna.” Como en *M. incognita* y *M. javanica*, los labios laterales son grandes y están separados de los labios medios y de la región cefálica; ésta generalmente presenta un anillo incompleto.

2. Machos.

a. Morfología de la cabeza.—La cápsula cefálica de los machos de *M. arenaria* (Figs. 3.45-3.48) es baja y con declive hacia la parte posterior. Forma una estructura lisa y continua que es casi tan ancha como la región cefálica, la cual presenta dos o tres anillos incompletos.

b. Estiletos.—El cono del estilete de los machos de *M. arenaria* (Figs. 3.47-3.49) es puntiagudo y la abertura del lumen está señalada en el lado ventral, por una pequeña protuberancia. La porción posterior del cono es mucho más ancha que la parte anterior de la columna; ésta generalmente es cilíndrica, aunque su diámetro puede incrementarse ligeramente en la parte media. Los nódulos basales del estilete proyectados hacia la parte anterior, son muy grandes y emergen gradualmente de la columna.

3. Juveniles de segundo estadio.

Morfología de la cabeza.—En *M. arenaria* (Figs. 3.50-3.51), el disco labial y los labios medios tienen forma de “mancuerna” y son elongados. Los labios laterales son largos y están abajo del nivel del disco labial y labios medios. En la mayoría de los especímenes, la región cefálica no está anillada; sin embargo, algunos presentan dos o tres anillos cefálicos.

4. Medidas útiles (de tres poblaciones, 30 especímenes de

cada una; se dan los rangos de variación y entre parentésis, la media).

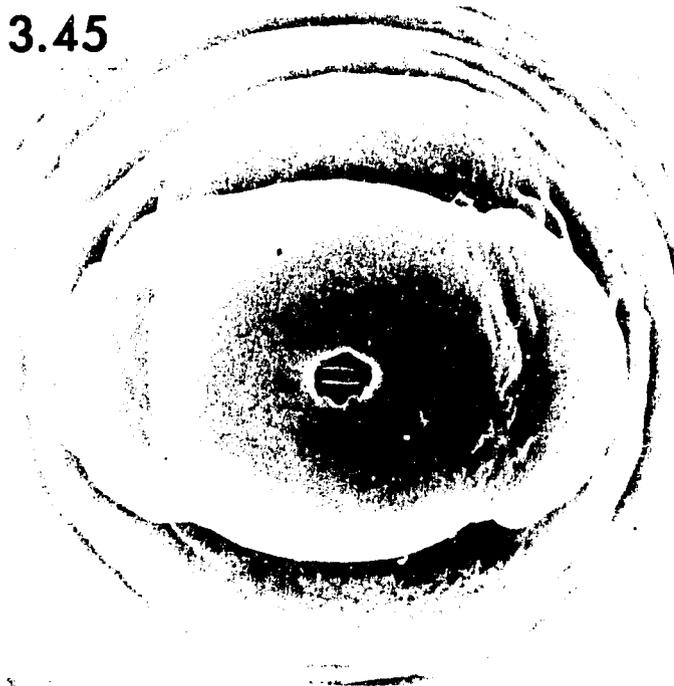
Longitud total del juvenil de segundo estadio, 398-605 (521) μm ; longitud de la cola, 44-69 (58) μm ; distancia de la terminación de la cabeza a la base del estilete, 14-16 (15) μm ; longitud del estilete de la hembra 13-17 (15) μm ; longitud del estilete del macho, 20-25 (22) μm .

B. Prueba de hospedantes diferenciales. Las poblaciones de *M. arenaria* se separan en dos razas patogénicas, con la Prueba de Hospedantes Diferenciales de Carolina del Norte. Las poblaciones de la raza 1 se reproducen en cacahuate, pero las poblaciones de la raza 2 no se reproducen en ese vegetal. La mayoría de las poblaciones de ambas razas, se reproducen en tabaco resistente, sandía y tomate, pero no en algodón.

C. Sintomatología. Las poblaciones de *M. arenaria* generalmente producen muchas agallas pequeñas, en forma de “cuentas de rosario,” que no tienen raíces laterales cortas. En la Fig. 3.52 se muestra una fotografía de una raíz agallada típica. Sin embargo, muy frecuentemente las agallas producidas por las poblaciones de *M. arenaria* son similares a las de *M. incognita* y *M. javanica*.

D. Citogenética. Todas las poblaciones de *M. arenaria* se reproducen por partenogénesis mitótica. Están reconocidas en esta especie dos razas cromosómicas; la raza A es la más común e incluye poblaciones triploides con $2n=50$ a 56 cromosomas (Fig. 3.53) y la raza B es diploide con $2n=34$ a 37 cromosomas (Fig. 3.54). Los cromosomas de *M. arenaria* son similares en morfología y comportamiento a los de *M. javanica*. Las dos

3.45



3.46



Figs. 3.45-3.46. Vista frontal y lateral, respectivamente, de la cabeza de un macho de *Meloidogyne arenaria* (microscopio electrónico de rastreo).

especies difieren solamente en el número de cromosomas; por lo tanto, la determinación del número aproximado de cromosomas es esencial para diferenciarlas.

E. *Bioquímica*. Respecto a los modelos de esterasa, hay

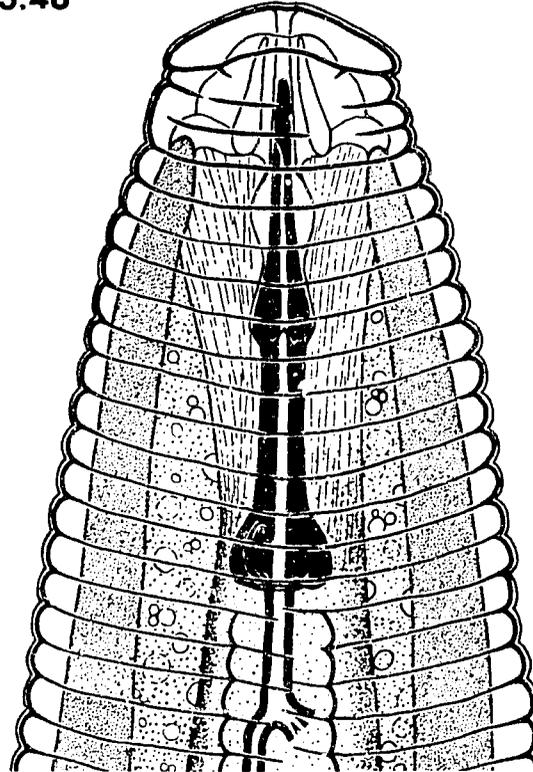
dos formas de *M. arenaria* (Fig. 1.10). La forma más común presenta dos bandas mayores de actividad de esterasa, a $Rf = .54$ y $.57$; la otra forma tiene, además, una banda a $Rf = .50$.

F. *Ecología*. *M. arenaria* es considerablemente menos

3.47



3.48

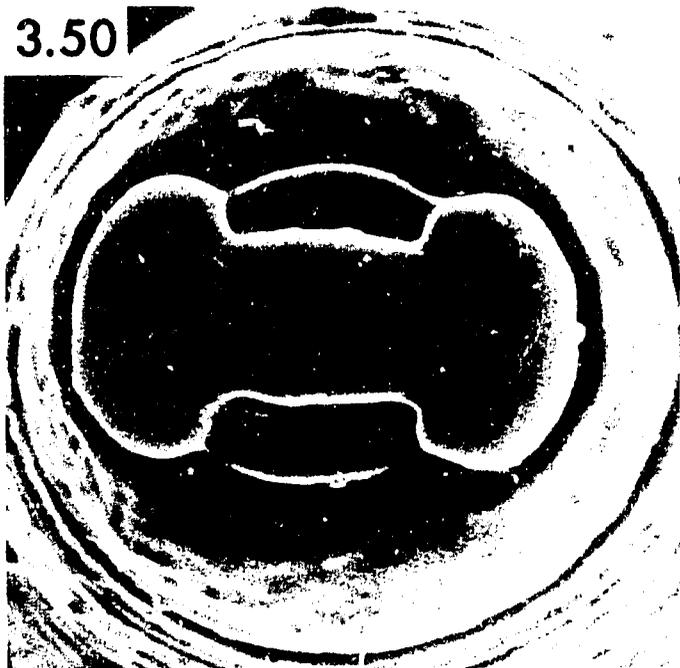


3.49



Figs. 3.47-3.49. 3.47, 3.48) Fotografía al microscopio óptico compuesto y dibujo de la cabeza y estilete de un macho de *Meloidogyne arenaria*. 3.49) Fotografía al Microscopio Electrónico de Rastreo, del estilete extraído de un macho de *M. arenaria*.

3.50



3.51



Figs. 3.50-3.51. Vista frontal y lateral, respectivamente, de la cabeza de un juvenil de segundo estadio de *Meloidogyne arenaria* (microscopio electrónico de rastreo).

3.52

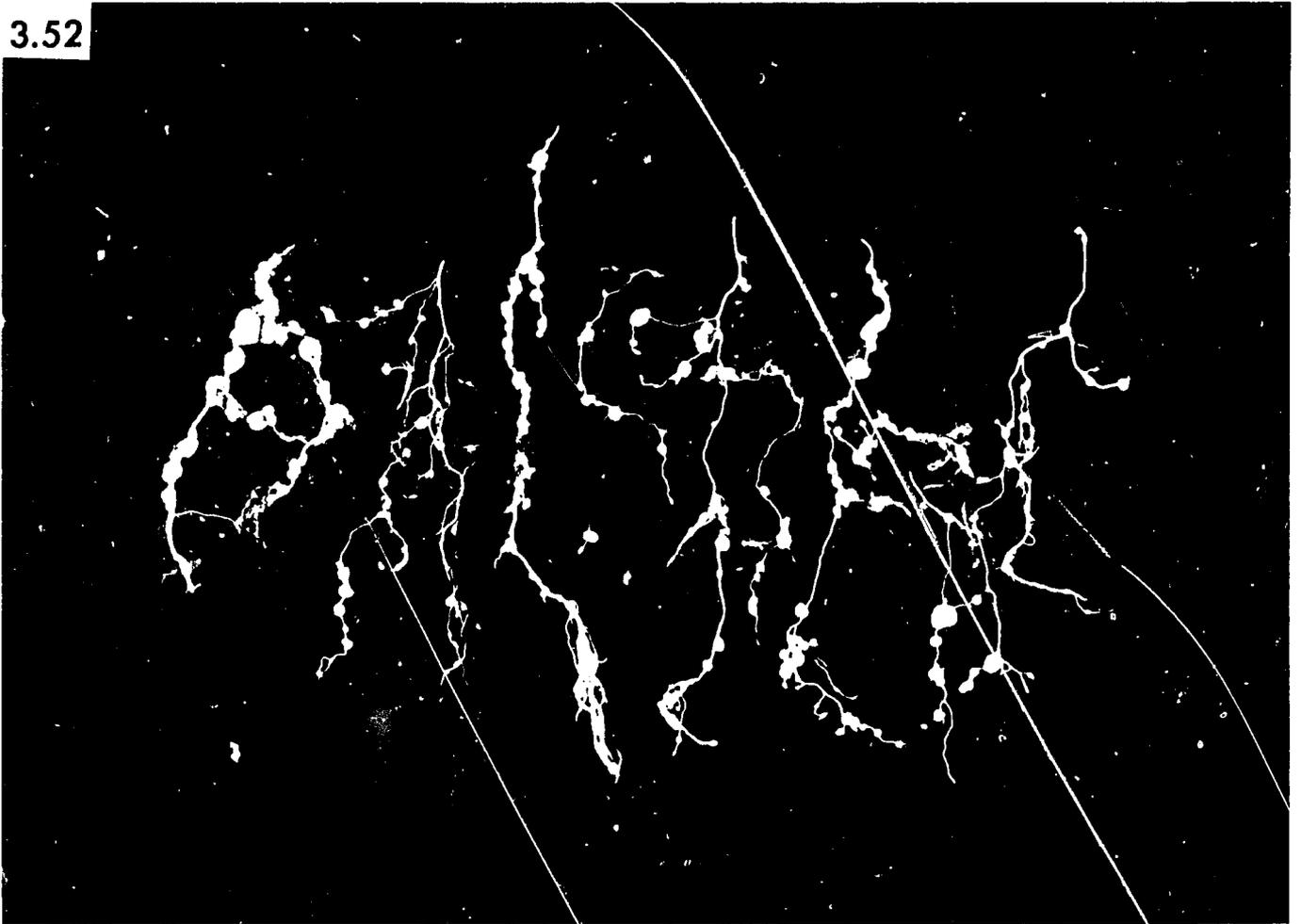


Fig. 3.52. Raíces de tomate con agallas causadas por *Meloidogyne arenaria*.

3.53



3.54



Fig. 3.53-3.54. Cromosomas en prometafase, de la división simple de maduración, de los oocitos de *M. arenaria*. 3.53) Raza A triploide con 53 cromosomas. 3.54) Raza B diploide con 36 cromosomas. Ambas razas tienen cromosomas univalentes (diadas) y se reproducen por partenogénesis mitótica. (Según Triantaphyllou: J. Morphol. 113:487-499, 1963).

importante que *M. incognita* o *M. javanica*, representando alrededor del 8% de las poblaciones encontradas en las muestras colectadas a través del Proyecto Internacional de *Meloidogyne*. Su distribución en los hemisferios norte y sur, se aproxima a la de *M. incognita*. La temperatura alta óptima mensual, es de aproximadamente 24°C. Dos razas patogénicas se reconocen; la raza 1 se reproduce en cacahuete y la raza 2 no. La raza 2 generalmente no se reproduce en Chile y ninguna de las dos razas se reproduce en algodón o fresa.

IV. *Meloidogyne hapla*

A. *Morfología*. Las fotografías son de las siguientes poblaciones del Proyecto Internacional de *Meloidogyne*: la 42 procedente de Canadá, con 15 cromosomas; las 6, 86 y 48 de Carolina del Norte con 16, 17 y 45 cromosomas respectivamente; la 66 de Maryland con 45 cromosomas y la 230, de Chile con 48 cromosomas.

1. *Hembras*

a. Modelos perineales.—Los modelos perineales de las poblaciones de *Meloidogyne hapla* (Figs. 3.55-3.58) varían desde casi hexágonos redondeados hasta óvalos ligeramente aplanados. El arco dorsal es generalmente aplanado; las líneas laterales no son visibles, aunque pueden estar indicadas por ligeras irregularidades en las estrías o por que las estrías dorsales y ventrales se unen formando un ángulo. Algunas estrías pueden prolongarse lateralmente y formar una o dos alas. Las estrías son lisas a onduladas. El área terminal de la cola presenta generalmente puntuaciones que son una buena característica para identificar a esta especie; estas puntuaciones pueden estar ausentes en algunos especímenes preservados, debido al proceso de fijación.

b. Estiletes.—Los estiletes de las hembras de *M. hapla* (Figs. 3.59-3.61) son pequeños, comparados con los de las otras tres especies más comunes. El cono está curvado sólo ligeramente hacia la parte dorsal y la columna es más ancha en la base. Los nódulos basales de los estiletes de *M. hapla*, son redondeados y claramente separados de la columna.

c. Morfología de la cabeza (MER).—El disco labial y los labios medios de las hembras de *M. hapla* (Figs. 3.62-3.67), son asimétricos. Los labios laterales pequeños y triangulares, se fusionan con el labio ventral, pero están separados del labio dorsal. La región cefálica es grande y no presenta anillos. La morfología de la cabeza de varias poblaciones citológicas de las razas A y B es muy similar, aunque difieren en ciertos detalles. La población de la raza A con 15 cromosomas (Figs. 3.62-3.63), difiere de las poblaciones típicas de *M. hapla*, en que los labios medios terminan formando un ángulo.

2. *Machos*

a. Morfología de la cabeza.—Los machos de las razas

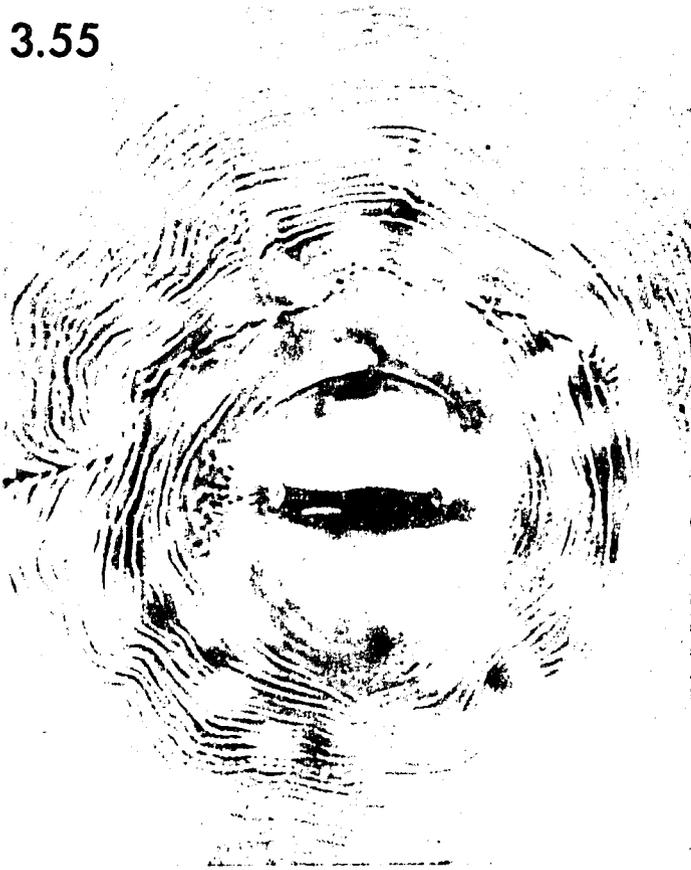
A y B de *M. hapla*, tienen similar morfología de la cabeza (Figs. 3.68-3.77, 3.79-3.80). La cápsula cefálica es alta y mucho más reducida que la región cefálica; ésta no es anillada y está generalmente bien separada del cuerpo, porque su diámetro es mayor que el del primer anillo corporal. También, la anchura y grosor de los anillos del cuerpo decrecen a medida que están más cerca de la región cefálica. Las diferencias entre las razas de *M. hapla*, son ligeras. Los machos de la raza A (Figs. 3.68-3.73) tienen los labios laterales apenas indicados, mientras que en los machos de la raza B (Figs. 3.74-3.75) faltan por completo. Una población de la raza A con 15 cromosomas (Figs. 3.68-3.69, 3.82-3.83) presenta una morfología de la cabeza que es única; la cápsula cefálica es más baja y un poco menos reducida; los labios medios terminan en ángulo en lugar de ser cuadrados o redondeados. Además, la región cefálica no está separada de los anillos del cuerpo, cuyo diámetro y anchura no se reducen como en las otras poblaciones, y es difícil determinar con el microscopio óptico compuesto, en dónde termina la región cefálica y dónde empiezan los anillos del cuerpo. Sin embargo, la morfología del estilete de esta población (Figs. 3.82-3.83) es la típica de la raza A de *M. hapla*.

b. Estiletes.—Los estiletes de *M. hapla* (Figs. 3.76-3.83) son mucho más delgados y cortos que los de las otras tres especies más comunes. El cono incrementa gradualmente su anchura hacia la parte posterior, y en su base no es mucho más ancho que la parte anterior de la columna. La columna de las poblaciones de la raza A, se hace más gruesa a medida que está más cerca de los nódulos basales del estilete; éstos son redondeados y separados de la columna. Los estiletes de las poblaciones de la raza B (Figs. 3.79-3.81) son diferentes de los de la raza A; son más largos, la columna permanece cilíndrica y frecuentemente se le forma una marca en la unión con los nódulos basales del estilete, los que son más grandes. Las dos razas pueden, por lo tanto, separarse en base a la morfología del estilete de los machos.

3. *Juveniles de segundo estadio*

Morfología de la cabeza (MER).—Existen algunas diferencias en la morfología de la cabeza de los juveniles de segundo estadio, de las razas A y B de *M. hapla* (Figs. 3.84-3.91). Las poblaciones de la raza A con diferentes números de cromosomas (Figs. 3.84-3.89), difieren también en algunos aspectos. Las poblaciones de la raza B (Figs. 3.90-3.91) son, por el contrario, morfológicamente uniformes. En todas las poblaciones de la raza A, el disco labial está fusionado con los labios medios formando un mismo perfil. Existen diferencias entre las poblaciones cromosómicas, en la forma del labio medio. La población con 15 cromosomas tiene

3.55



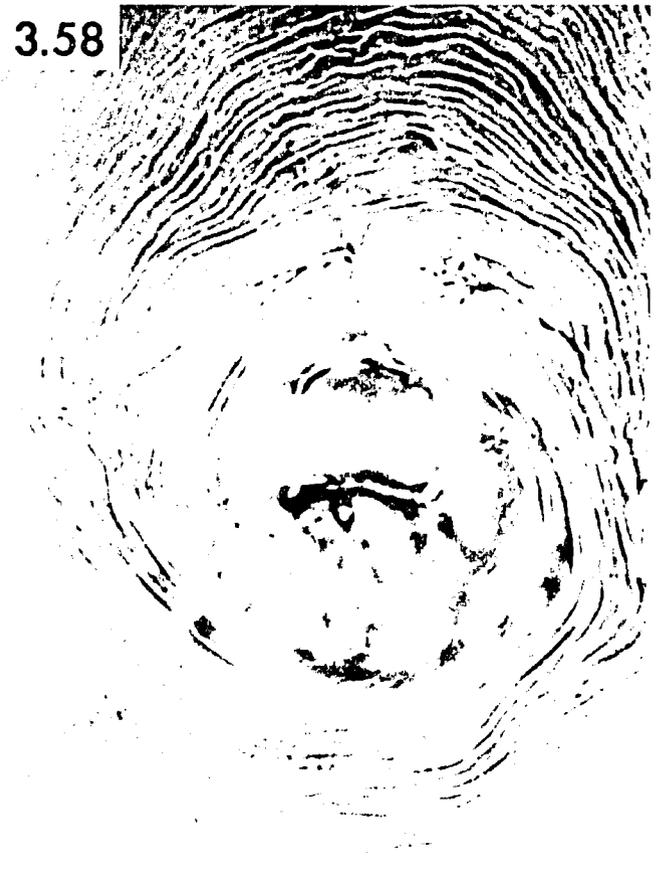
3.56



3.57



3.58



Figs. 3.55-3.58. Modelos perineales de *Meloidogyne hapla*.

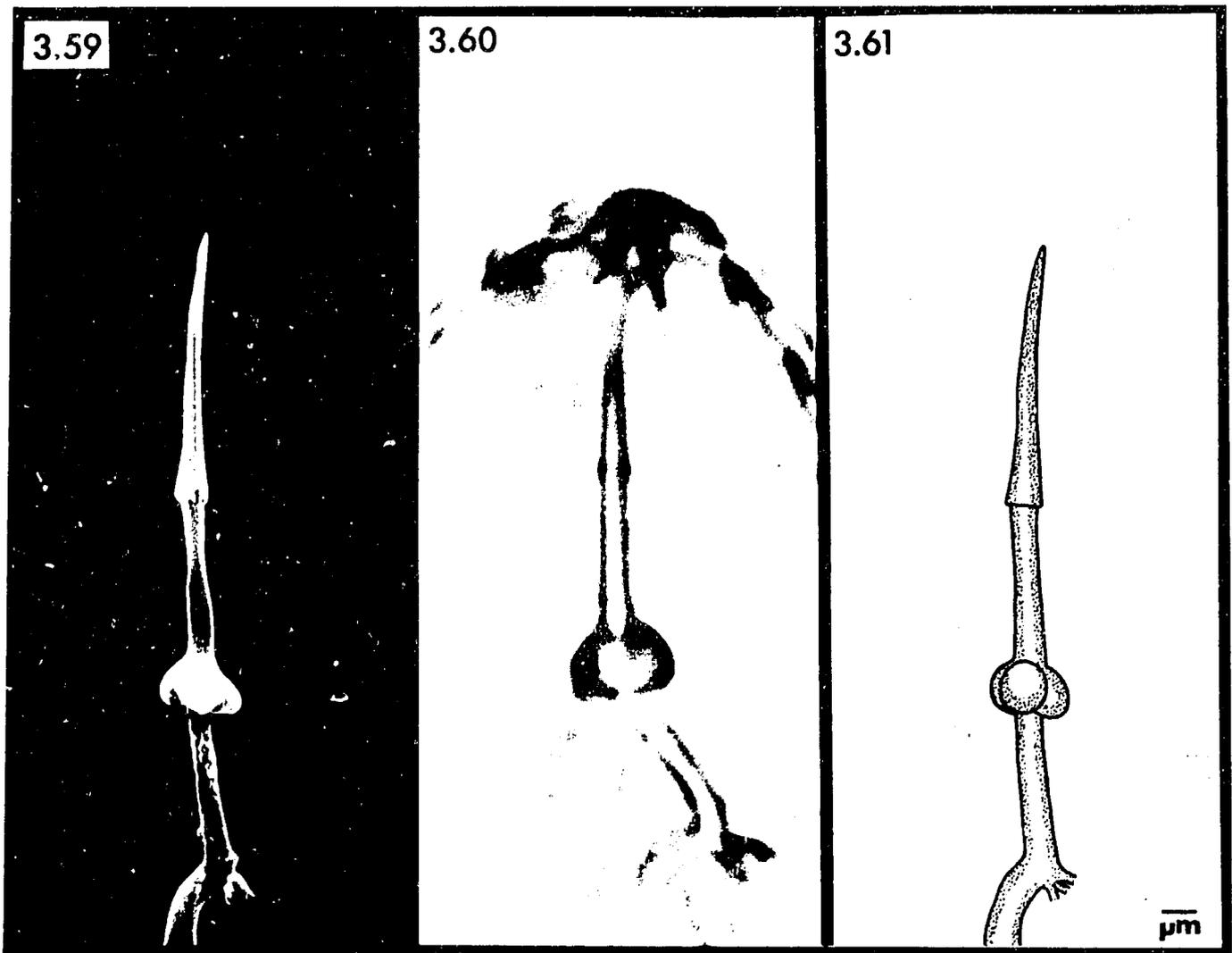
labios medios triangulares, los de la población con 16 cromosomas son rectangulares y los de la población con 17 cromosomas son redondeados. En todas las poblaciones de la raza B, el disco labial es redondeado y está sobre el nivel de los labios medios, que son también redondeados. La región cefálica es lisa en todas las poblaciones de *M. hapla*.

4. *Medidas útiles* (de tres poblaciones de cada raza, 30 especímenes de cada una; se dan los rangos de variación y entre paréntesis la media).

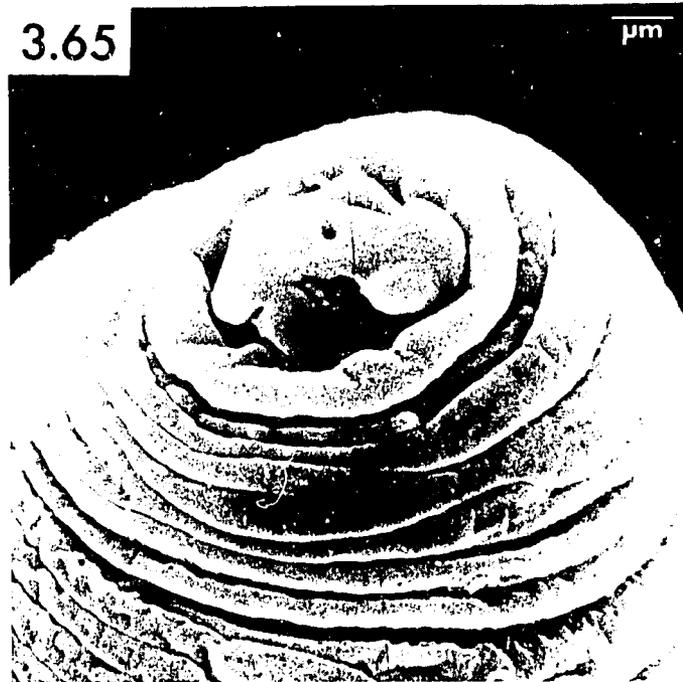
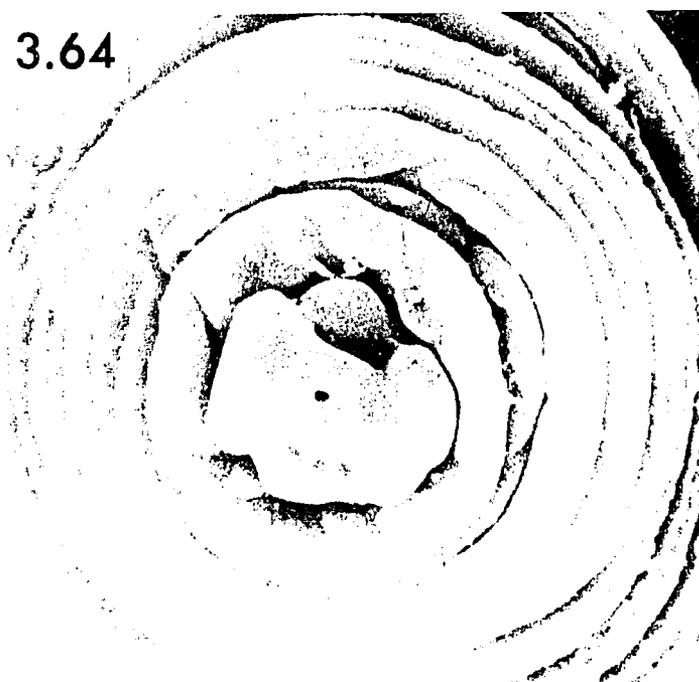
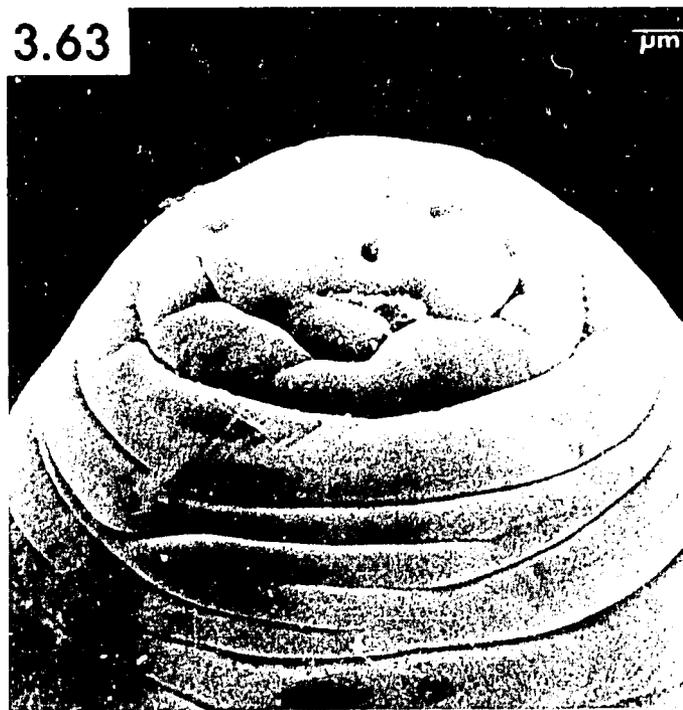
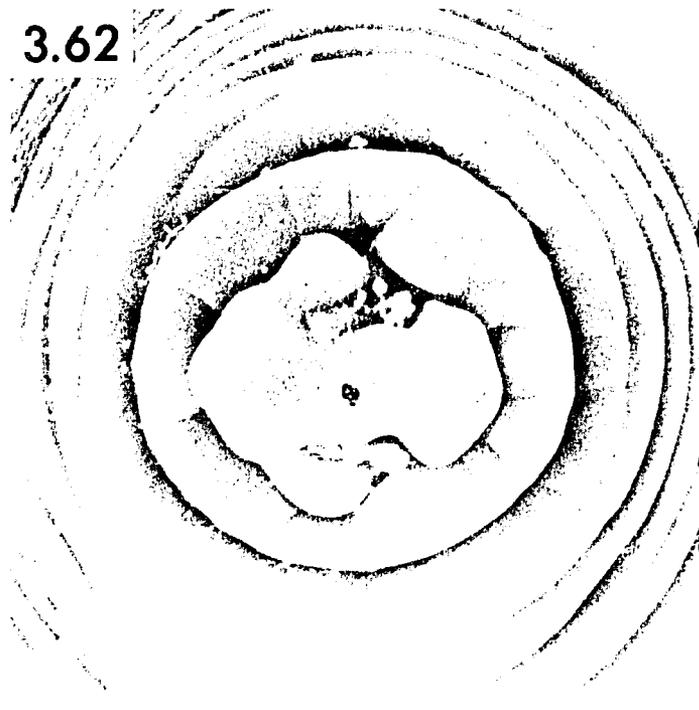
Longitud total del juvenil de segundo estadio, raza A, 357-467 (413) μm ; longitud total, raza B, 410-517 (475) μm ; longitud de la cola, raza A, 46-58 (53) μm ; longitud de la cola, raza B, 54-69 (62) μm ; distancia de la terminación de la cabeza a la base del estilete, raza A, 14-16 (15) μm ; distancia de la terminación de la cabeza a la base del estilete, raza B, 15-17 (16) μm ; longitud del estilete de la hembra, raza A, 13-17 (15) μm ; longitud del estilete de la hembra, raza B,

15-17 (16) μm ; longitud de estilete del macho, raza A, 17-23 (20) μm ; longitud del estilete del macho, raza B, 19-23 (21) μm .

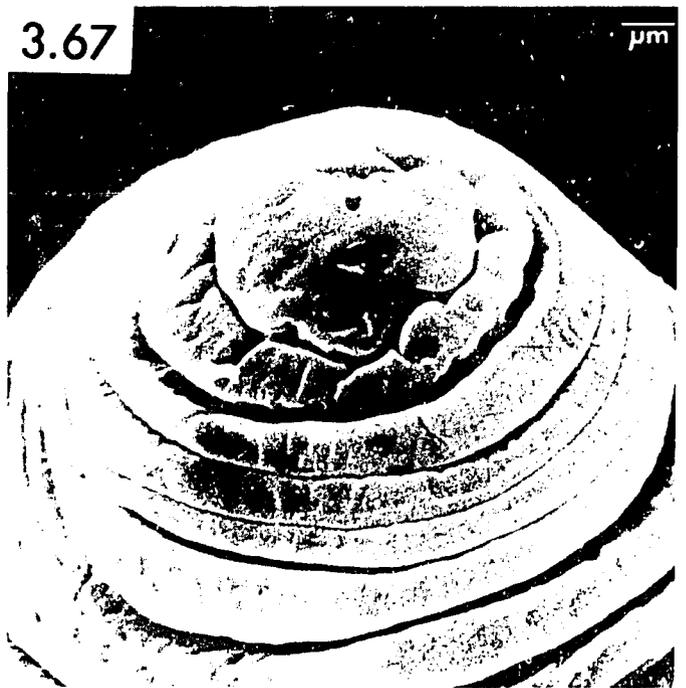
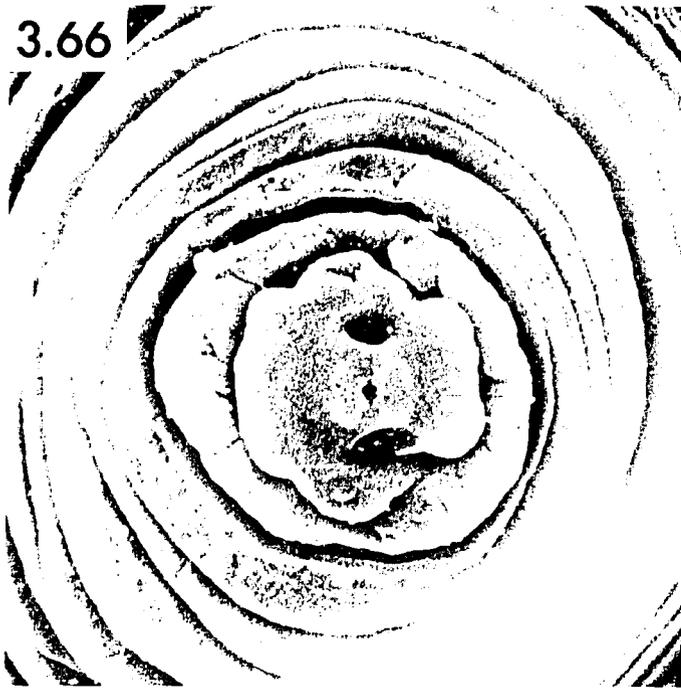
- B. *Prueba de hospedantes diferenciales*. Las poblaciones de *M. hapla* se reproducen en tabaco resistente, chile, cacahuate y tomate y los hospedantes no favorables para esta especie son: algodón y sandía, de acuerdo con la Prueba de hospedantes diferenciales de Carolina del Norte.
- C. *Sintomatología*. En plantas susceptibles, las poblaciones de *M. hapla* frecuentemente producen síntomas en la raíz, que permiten el diagnóstico de la especie. Las agallas tienden a ser pequeñas y tienen muchas raicillas sumamente ramificadas que hacen al sistema radical compacto y enmarañado (Fig. 3.92).
- D. *Citogenética*. *M. hapla* está formada de poblaciones pertenecientes a dos razas citogenéticas distintas (A y B). La raza A es la más común e incluye poblaciones que se reproducen por partenogénesis meiótica facultativa.



Figs. 3.59-3.61. Fotografías al microscopio electrónico de rastreo y al microscopio óptico compuesto y dibujo del estilete de una hembra de *Meloidogyne hapla*.



Figs. 3.62-3.65. Hembras de *Meloidogyne hapla* raza A (Microscopio electrónico de rastreo). 3.62, 3.63) Vista frontal y lateral, respectivamente, de la cabeza de un hembra de una población de *M. hapla* con 15 cromosomas. 3.64, 3.65) Vista frontal y lateral, respectivamente, de la cabeza de una hembra de una población típica de *M. hapla*, con 16 y 17 cromosomas.

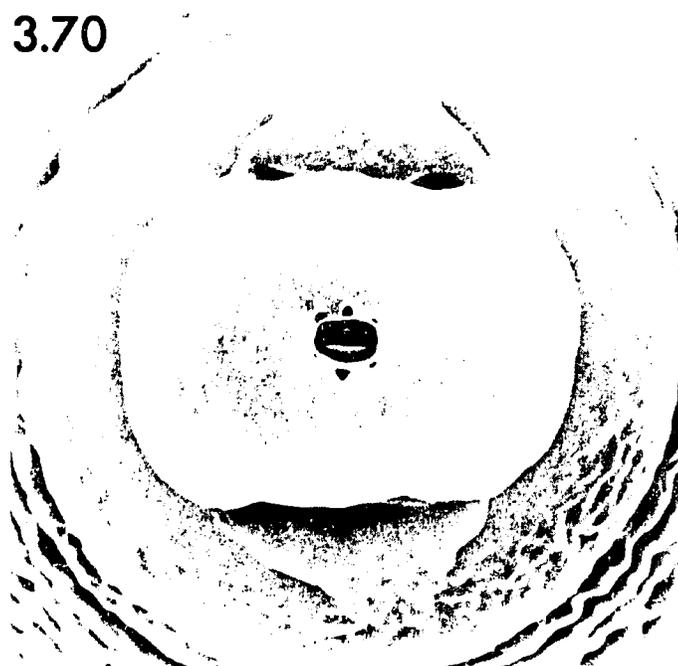
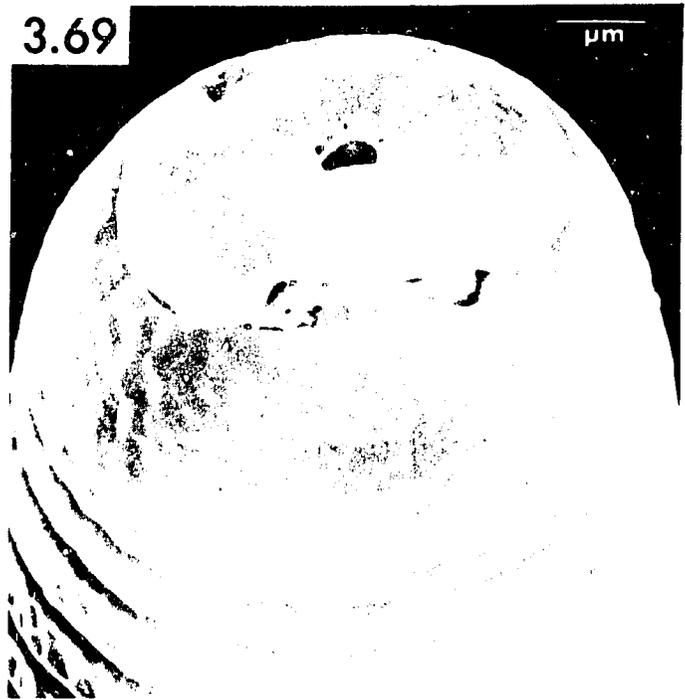
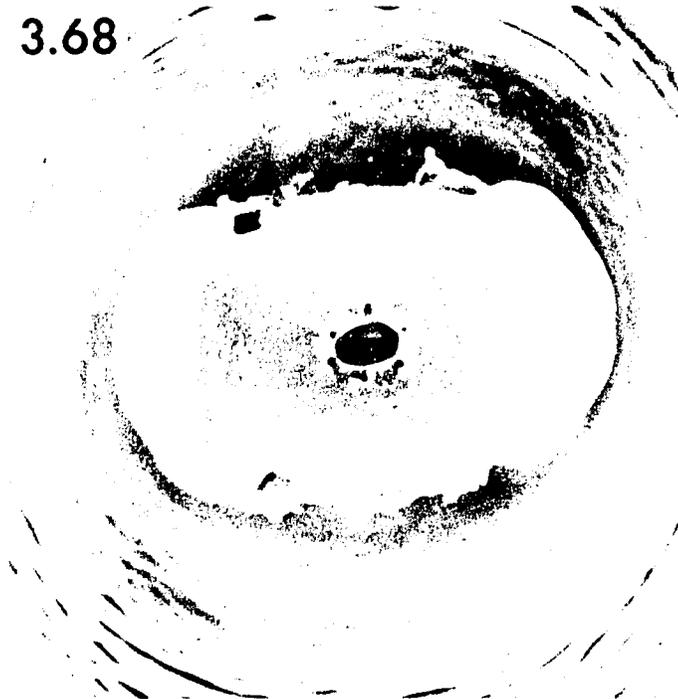


Figs. 3.66-3.67. Vista frontal y lateral, respectivamente, de la cabeza de una hembra de *Meloidogyne hapla* raza B (microscopio electrónico de rastreo).

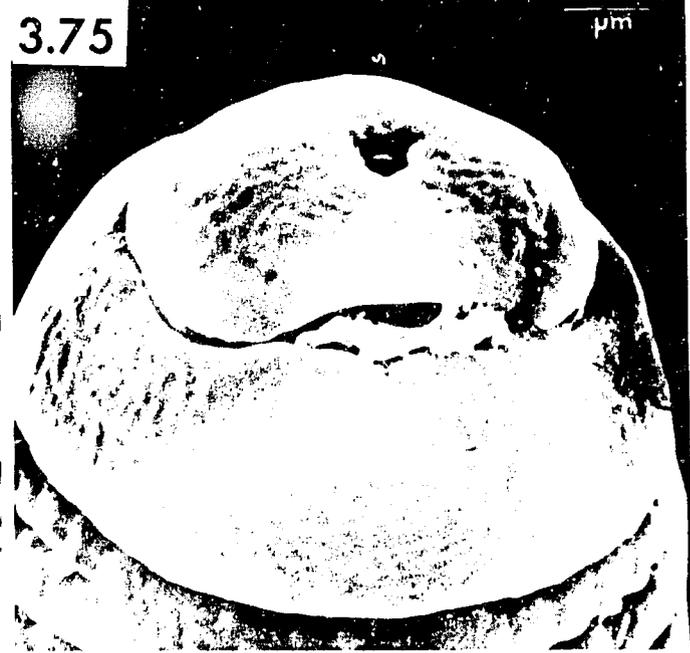
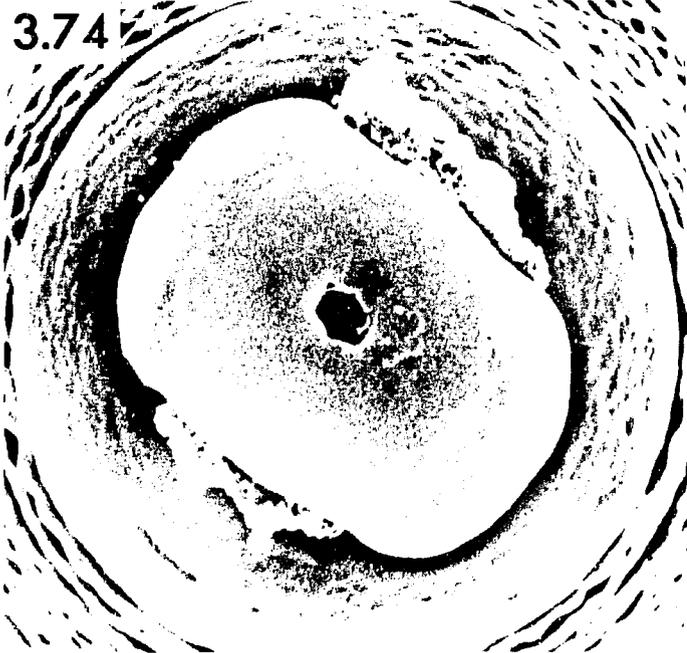
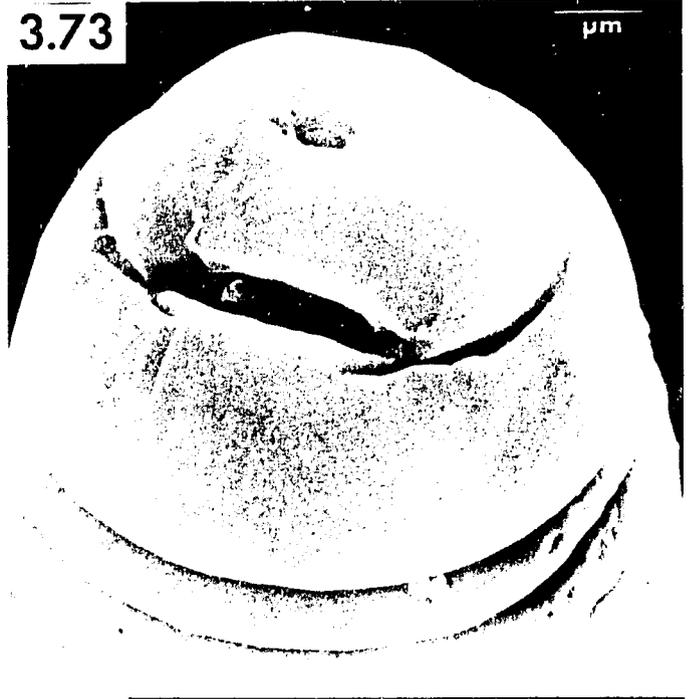
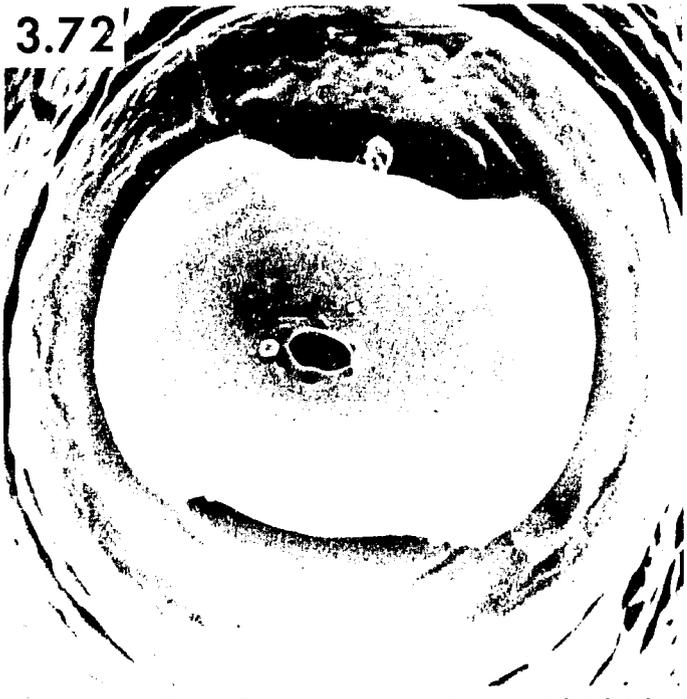
tiva. La mayoría de ellas tienen un número haploide de cromosomas de $n=17$ ó 16 (Figs. 3.93-3.94) y algunas tienen $n=15$ ó 14 . Las poblaciones de la raza B se reproducen exclusivamente por partenogénesis mitótica. Algunas de ellas son diploides con $2n=30$ a 31 pero la mayoría son triploides con $2n=43$ a 48 cromosomas. Las poblaciones de la raza A, son fácilmente identificadas citogenéticamente, por la presencia de 14 a 17 cromosomas bivalentes (tétradas) en la metafase de la primera división de maduración de los oocitos. Ninguna de las otras tres especies más comunes forman bivalentes. Sin embargo, distinguir la raza B de *M. hapla*, de las otras especies, no es posible sin la ayuda de otros caracteres taxonómicos. Las poblaciones de la raza B tienen cromosomas univalentes (diadas), similares en morfología y comportamiento a los de *M. arenaria* y *M. javanica*. También, hay una superposición en el número de cromosomas, entre *M. hapla* raza B y *M. javanica*.

E. **Bioquímica.** Es característica de *M. hapla*, una sola banda mayor de actividad de esterasa a $R_f=0.50$ (Fig 1.10). No han sido detectadas desviaciones de este modelo, entre 25 poblaciones de diverso origen estudiadas hasta ahora. Existen algunas variaciones en bandas menores, que parecen no tener valor taxonómico.

F. **Ecología.** *M. hapla* fue encontrada en alrededor de 8% de las poblaciones colectadas a través del Proyecto Internacional de *Meloidogyne*. Se sabe que está presente y causa serias pérdidas a los cultivos en las regiones más frías del mundo. En los Estados Unidos se encuentra de aproximadamente 34° a 47° de latitud norte. Cuando está presente en áreas subtropicales o tropicales (Ecuador, Costa Rica, Taiwan), es siempre en alturas elevadas (1,000 o más metros). Puede encontrarse a bajas altitudes en el hemisferio sur, al norte o alrededor de la latitud 45° sur. Ocasionalmente hay reportes de *M. hapla* en el sur de Estados Unidos (Georgia, Florida, Louisiana), pero se cree que son introducciones recientes, en fresa u otras plantas traídas de climas más nórdicos. *M. hapla* es más específica en hospedantes, que las otras tres especies. Es un parásito serio en Virginia y Carolina del Norte (aproximadamente los límites más al sur de su presencia en el este de Estados Unidos), en cacahuate, fresa, papa, zanahoria, rosales, lechuga, apio y otros cultivos de clima frío. Esta especie no ataca sandía, algodón, okra, ni ninguno de los pastos y cereales (maíz, trigo, cebada, centeno). Por lo tanto, un nemátodo agallador que ataque sandía, algodón, okra, maíz y otros cultivos, en regiones con esas temperaturas, probablemente no es *M. hapla*.

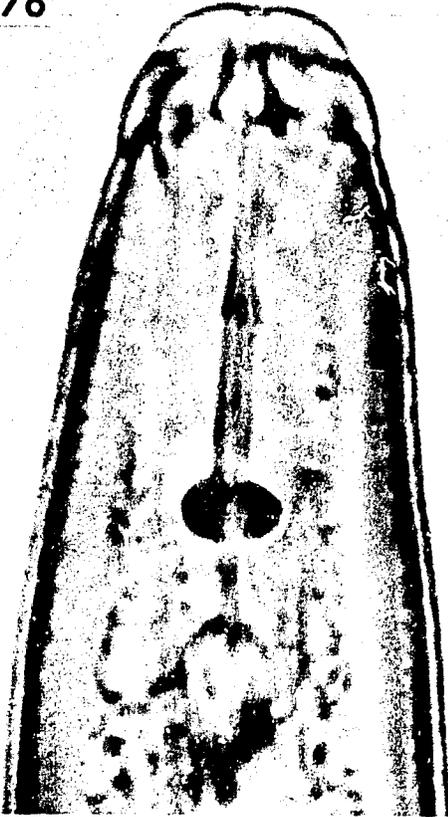


Figs. 3.68-3.71. Machos de *Meloidogyne hapla* raza A (Microscopio electrónico de rastreo). 3.68, 3.69) Vista frontal y lateral, respectivamente, de la cabeza de un macho de una población de *M. hapla* con 15 cromosomas. 3.70, 3.71) Vista frontal y lateral, respectivamente, de la cabeza de un macho de *M. hapla*, de una población con 16 cromosomas.

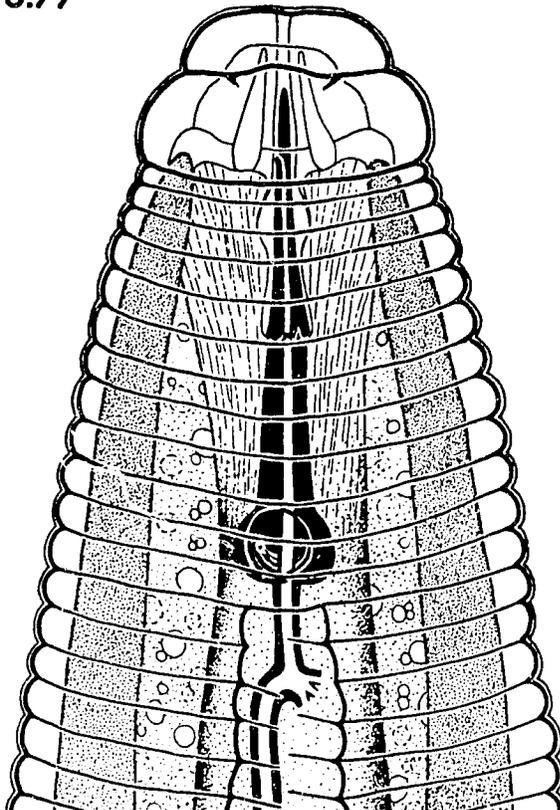


Figs. 3.72-3.75. Machos de *Meloidogyne hapla* (Microscopio electrónico de rastreo). 3.72, 3.73). Vista frontal y lateral, respectivamente, de la cabeza de un macho de una población de la raza A de *M. hapla*, con 17 cromosomas. 3.74, 3.75) Vista frontal y lateral, respectivamente, de la cabeza de un macho de una población de la raza B de *M. hapla*, con 45 cromosomas.

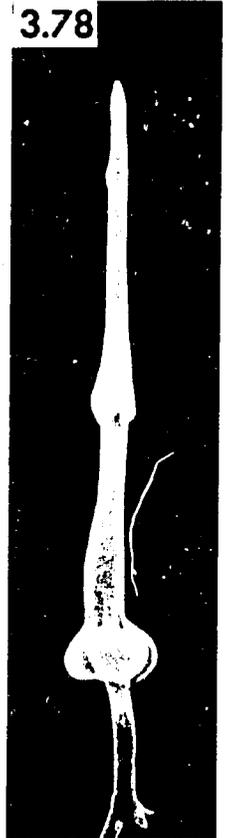
3.76



3.77



3.78

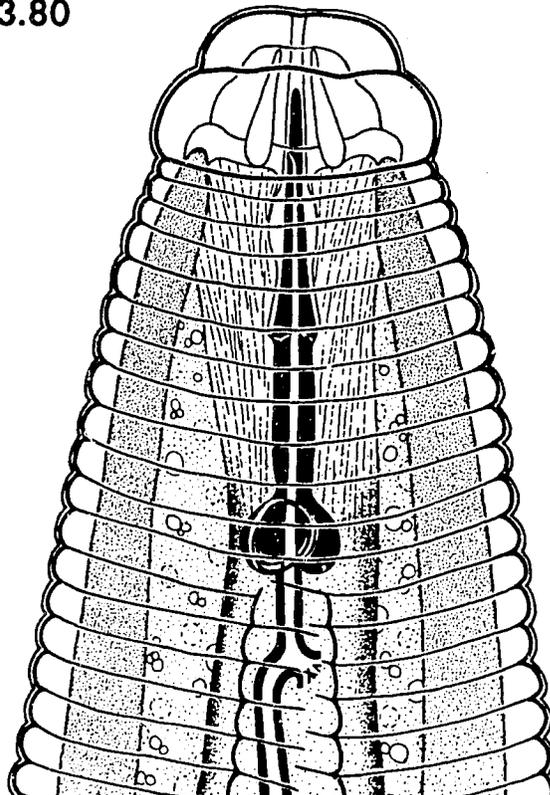


Figs. 3.76-3.78. 3.76, 3.77) Fotografía al microscopio óptico compuesto y dibujo de la cabeza y estilete de un macho de *Meloidogyne hapla* raza A. 3.78) Estilete extraído de un macho de *M. hapla* raza A (microscopio electrónico de rastreo).

3.79



3.80



3.81

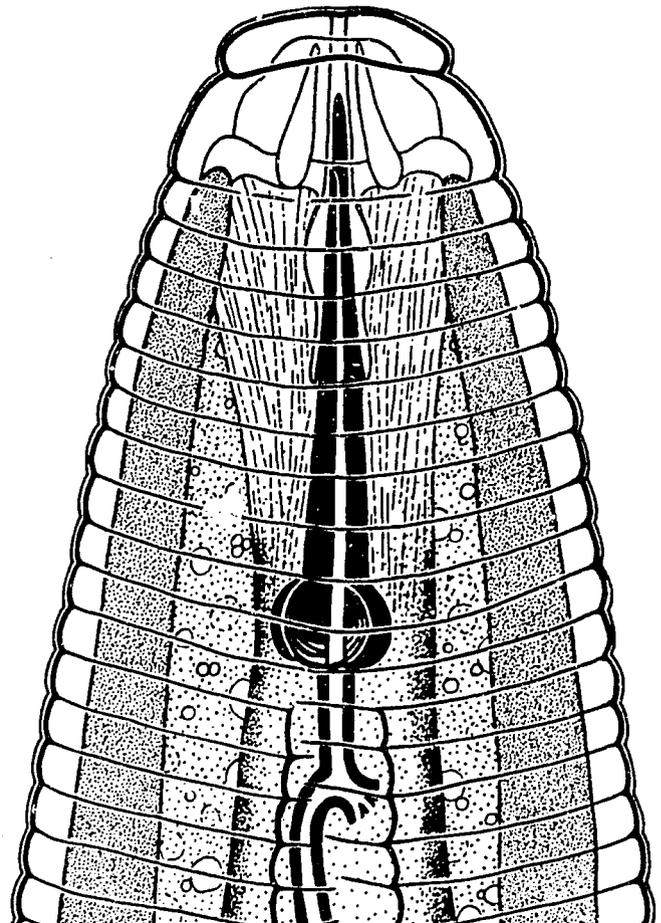


Figs. 3.79-3.81. 3.79, 3.80) Fotografía al microscopio óptico compuesto y dibujo de la cabeza y estilete de un macho de *Meloidogyne hapla* raza B. 3.81) Estilete extraído de un macho de *M. hapla* raza B (microscopio electrónico de rastreo).

3.82

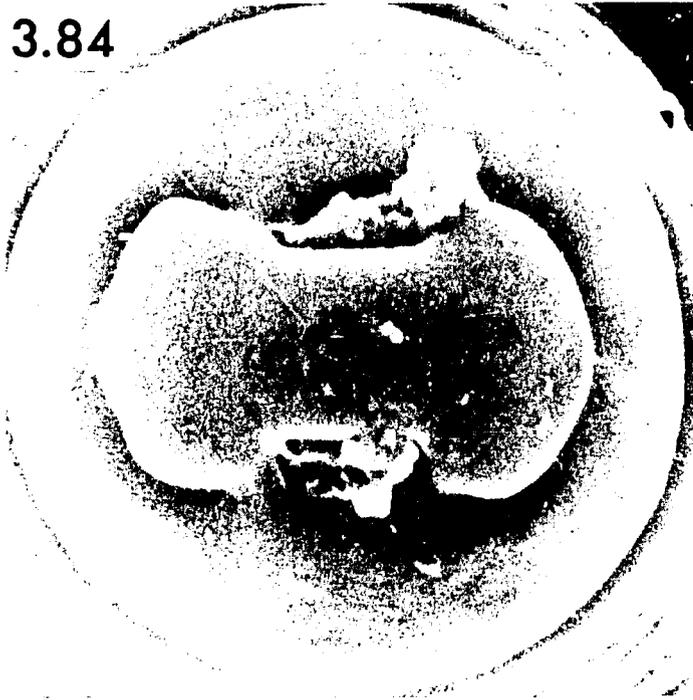


3.83

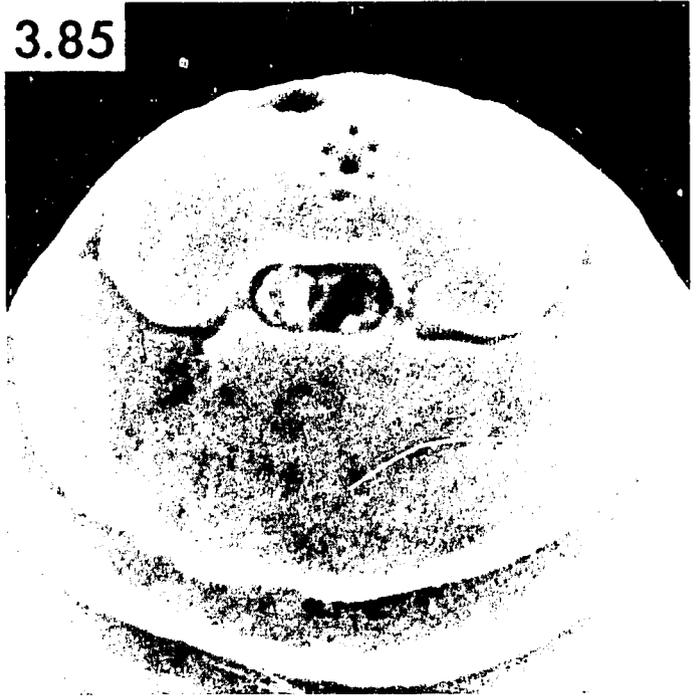


Figs. 3.82-3.83. Fotografía al microscopio óptico compuesto y dibujo de la cabeza y estilete de un macho de una población de *Meloidogyne hapla* raza A, con 15 cromosomas.

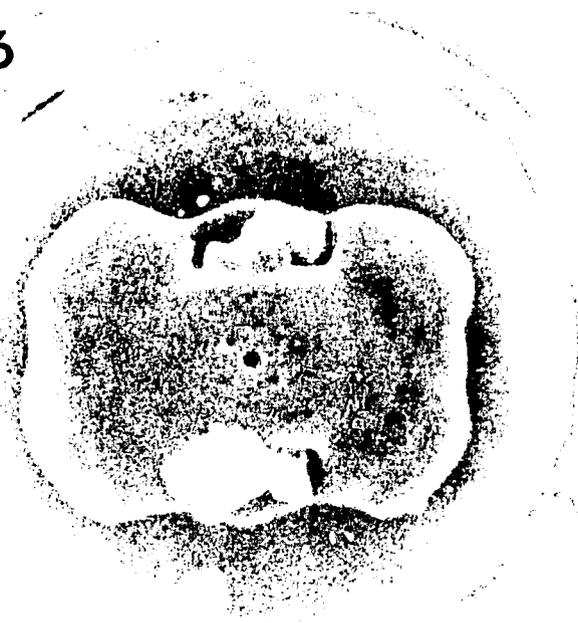
3.84



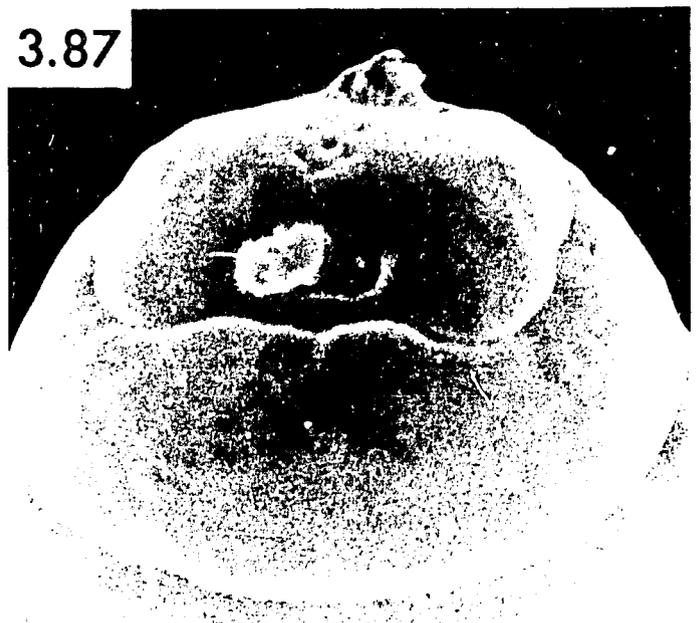
3.85



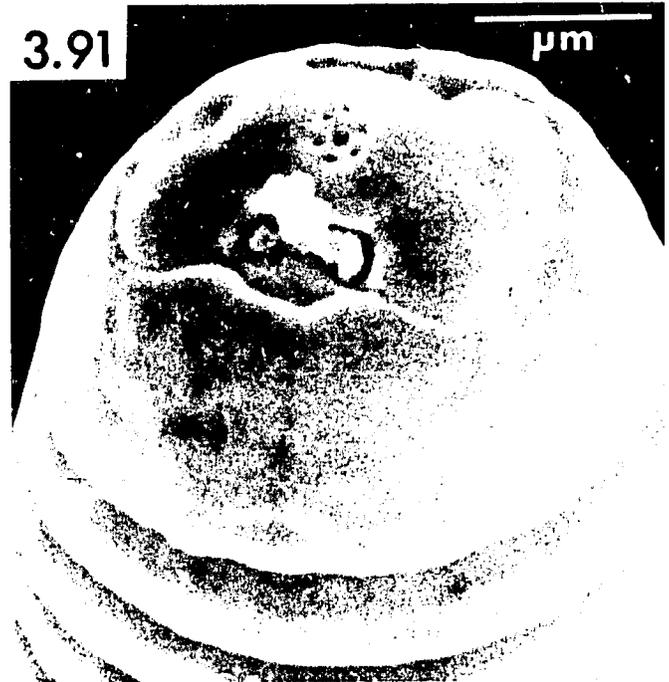
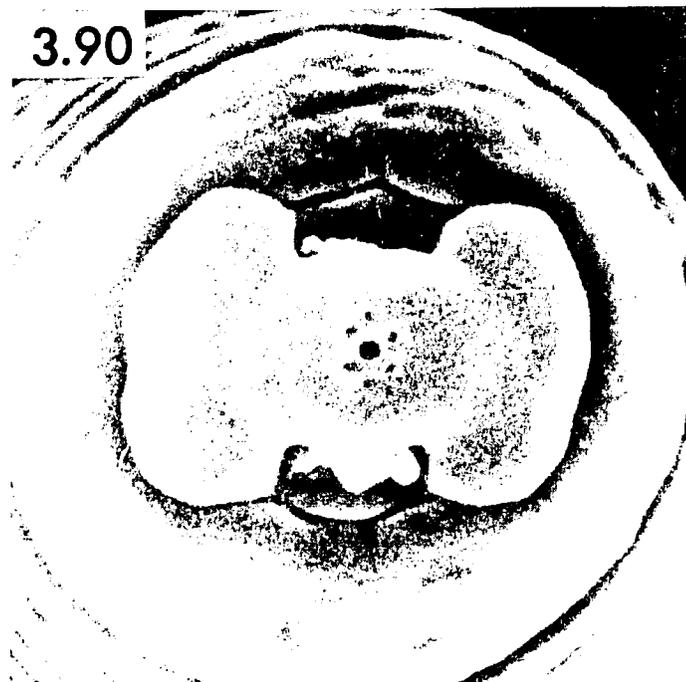
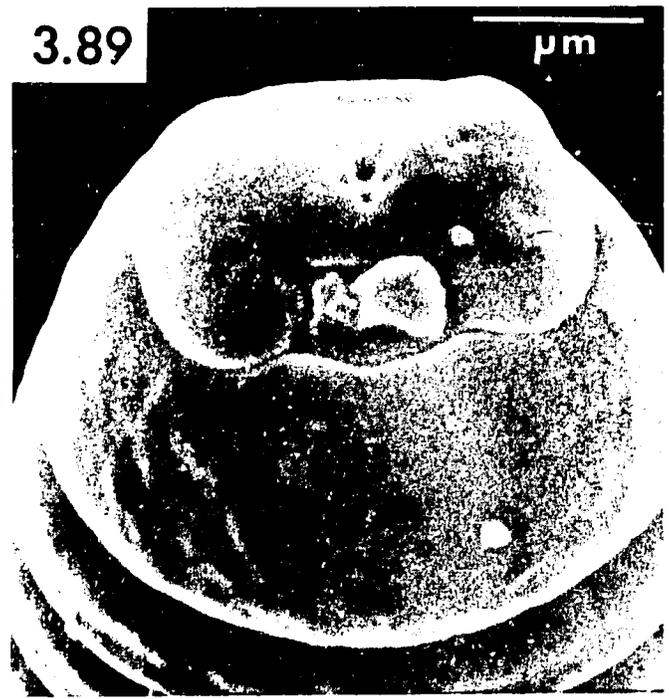
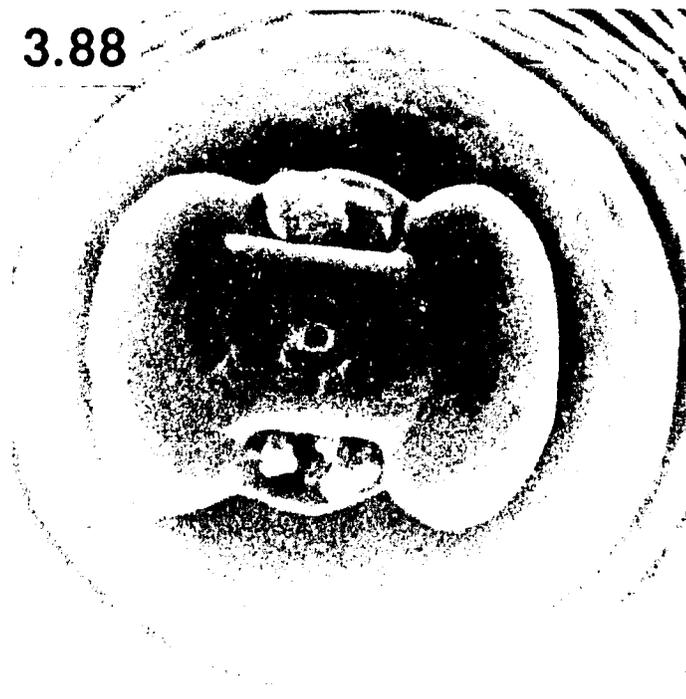
3.86



3.87



Figs. 3.84-3.87. Juveniles de segundo estadio de *Meloidogyne hapla* raza A (Microscopio electrónico de rastreo). 3.84, 3.85) Vista frontal y lateral, respectivamente, de la cabeza de un juvenil de segundo estadio, de una población de *M. hapla*, con 15 cromosomas. 3.86, 3.87) Vista frontal y lateral, respectivamente, de la cabeza de un juvenil de segundo estadio, de una población de *M. hapla*, con 16 cromosomas.



Figs. 3.88-3.91. Juveniles de segundo estadio de *Meloidogyne hapla* (Microscopio electrónico de rastreo). 3.88, 3.89) Cabeza de un juvenil de segundo estadio, de una población de *M. hapla* raza A, con 17 cromosomas. 3.90, 3.91) Cabeza de un juvenil de segundo estadio, de una población de *M. hapla* raza B, con 48 cromosomas.

3.92

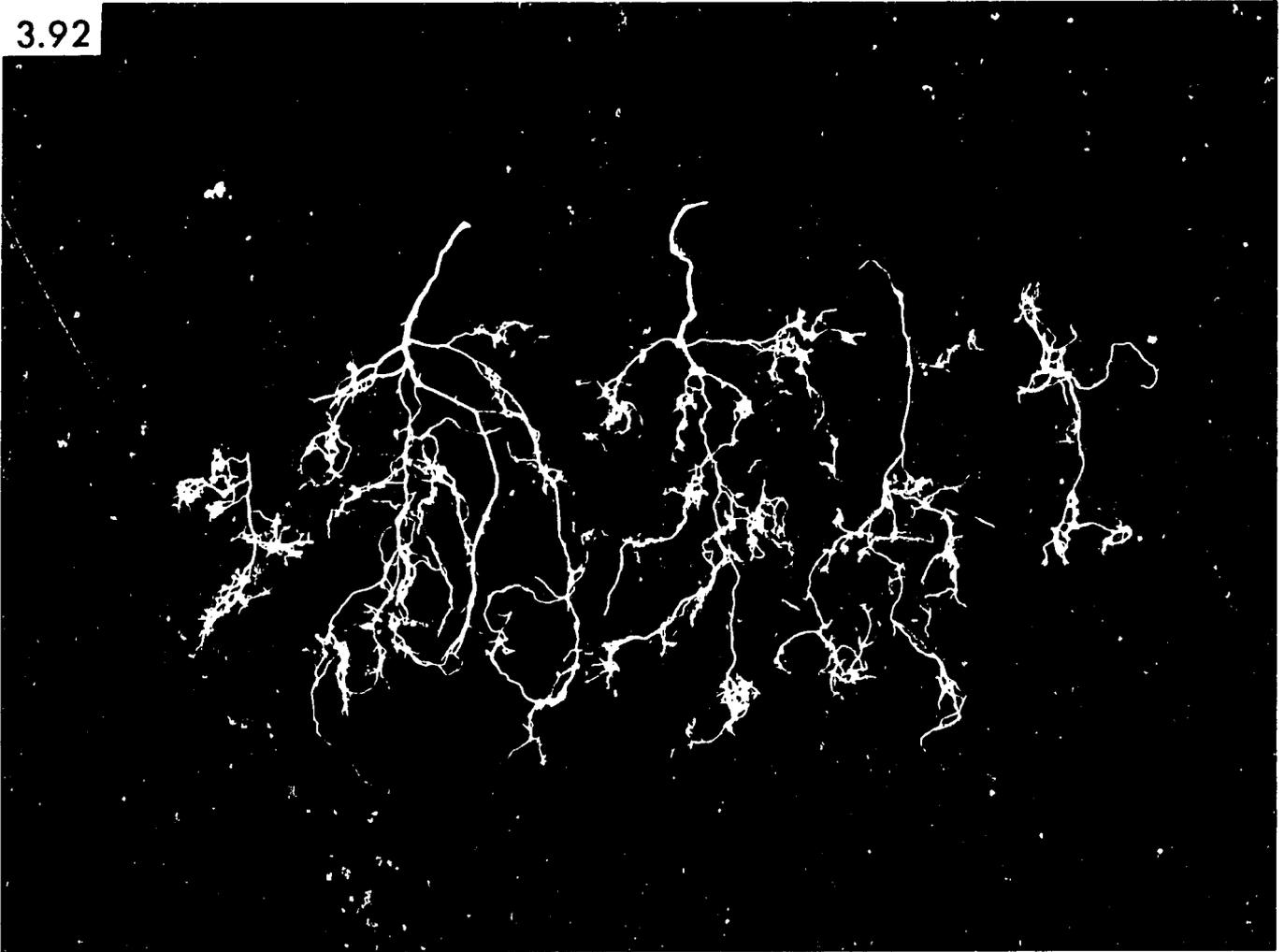


Fig. 3.92. Raíces de tomate con agallas causadas por *Meloidogyne hapla*.

3.93



3.94



Figs. 3.93-3.94. Cromosomas en prometafase, durante la primera división de maduración de *M. hapla* raza A; son bivalentes (tétradas), lo que indica que ocurre el apareamiento de cromosomas homólogos. Los cromosomas de *M. hapla* raza B, son similares a los de *M. arenaria*. (Según Triantaphyllou: J. Morphol. 118: 403-414, 1966).

Apéndice

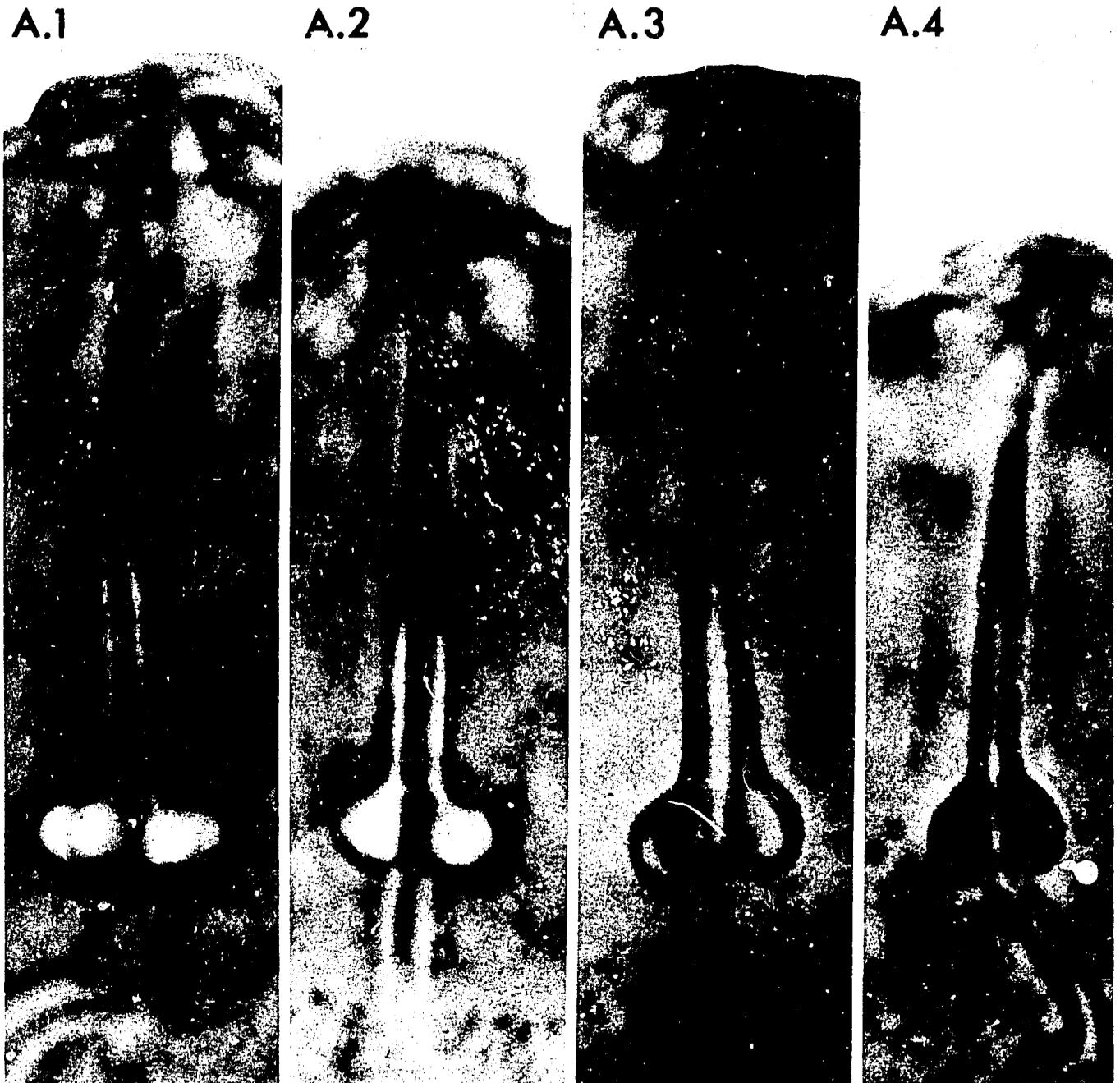
Comparación de las cuatro especies más comunes de *Meloidogyne*

I. Estiletes de las hembras

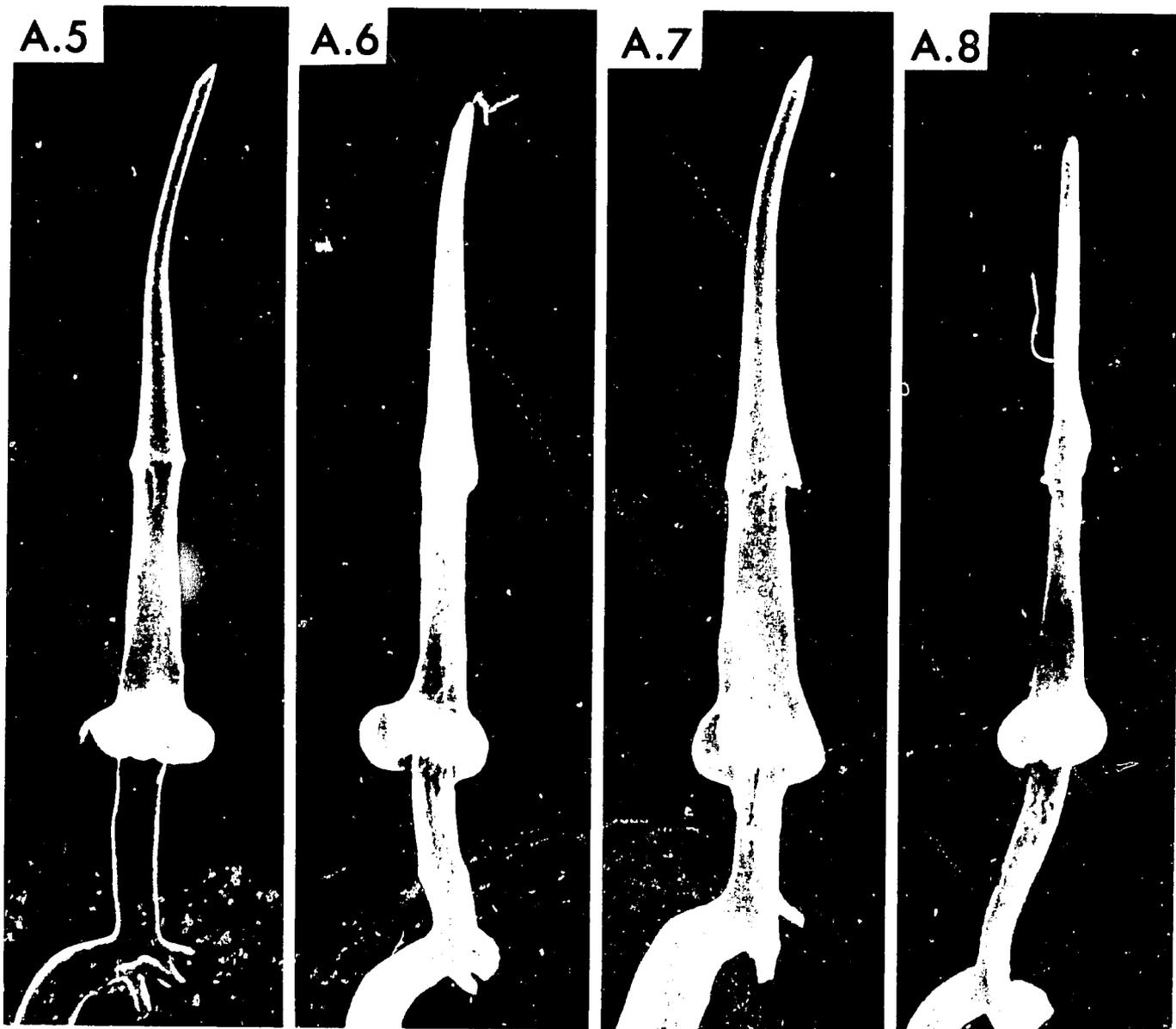
A. Comparación al microscopio óptico compuesto y microscopio electrónico de rastreo (Figs. A.1-A.8).

B. Clave basada en la morfología del estilete de las hembras (Tabla A.1).

II. Clava basada en citología (Tabla A.2).



Figs. A.1-A.4. Comparación de los estiletes de las hembras de *Meloidogyne incognita*, *M. javanica*, *M. arenaria* y *M. hapla*, respectivamente (microscopio óptico compuesto).



Figs. A.5-A.8 Comparación de estiletes extraídos de hembras de *Meloidogyne incognita*, *M. javanica*, *M. arenaria* y *M. hapla*, respectivamente (microscopio electrónico de rastreo).

Tabla A.1. Clave para las cuatro especies más comunes de *Meloidogyne*, basada en la morfología del estilete de las hembras.

- | | |
|--|---------------------|
| 1. Estilete delicado, nódulos basales redondeados y separados de la columna | <i>M. hapla</i> |
| Estilete robusto, nódulos basales no redondeados | 2. |
| 2. Nódulos basales del estilete, separándose gradualmente de la columna; todo el estilete muy grueso | <i>M. arenaria</i> |
| Nódulos basales del estilete, anchos y separados de la columna | 3. |
| 3. Parte anterior del cono, visiblemente curvada hacia la parte dorsal | <i>M. incognita</i> |
| Parte anterior del cono, sólo ligeramente curvada hacia la parte dorsal | <i>M. javanica</i> |

Tabla A.2. Clave para las especies más comunes de *Meloidogyne* spp., basada en datos citológicos.

1. Cromosomas en profase, no separados, agrupados en forma compacta en una área pequeña (Figs. 3.17-3.18). La mayoría de los oocitos de una hembra están en profase I, y solamente unos pocos pueden haber avanzado a la metafase I	<i>M. incognita</i>
Cromosomas en profase, bien separados uno de otro (Figs. 3.35, 3.53-3.54, 3.93-3.94). La mayoría de los oocitos de una hembra, han avanzado hasta la anafase y telofase I	2
2. Los cromosomas en prometafase y metafase son bivalentes (tétradas-Figs. 3.93-3.94) y en número pequeño (14-19)	3
Los cromosomas en prometafase y metafase son univalentes (diadas-Figs. 3.35, 3.53-3.54) y en gran número (30-56)	4
3. Número de cromosomas bivalentes $n=19$	<i>M. microtyla</i>
Número de cromosomas bivalentes $n=18$	varias especies ¹
Número de cromosomas bivalentes $n=17,16,15$ ó 14 (Figs. 3.93-3.94)	<i>M. hapla</i> (raza A)
4. Número de cromosomas univalentes $2n=30-31$	<i>M. hapla</i> (raza B)
Número de cromosomas univalentes $2n=34-37$	<i>M. arenaria</i> (raza B)
Número de cromosomas univalentes $3n=42-48$ (Fig. 3.35)	<i>M. javanica</i> ⁰
	<i>M. hapla</i> (raza B) ²
Número de cromosomas univalentes $3n=50-56$ (Fig. 3.53)	<i>M. arenaria</i> (raza A)

¹ En este grupo puede estar cualquiera de las especies siguientes: *M. carolinensis*, *M. megatyla*, *M. exigua*, *M. graminicola*, *M. naasi*, *M. graminis* o *M. ottersoni*. También algunas otras especies raras descritas, con rango de hospedantes y distribución geográfica limitadas, se esperaría que pertenezcan a esta categoría.

² Aunque hay una sobreposición en el número de cromosomas entre *M. javanica* y *M. hapla* (raza B), las probabilidades de error en la identificación no son grandes, si se consideran al mismo tiempo características morfológicas o de especificidad de hospedantes. Además, la distribución geográfica conocida es de utilidad; *M. javanica* está ampliamente distribuida en regiones tropicales, subtropicales y algunas templadas; *M. hapla* (raza B) con 43-45 cromosomas, es muy rara y se sabe solamente de unas pocas poblaciones en los Estados Unidos y Europa. *M. hapla* (raza B) con 48 cromosomas se conoce que existe solamente en Chile, América del sur.

Referencias Selectas

Morfología

- Chitwood, B.G. 1949. "Root-knot nematodes." I.A. revision of the genus *Meloidogyne* Goeldi, 1887. Proc. Helminthol. Soc. Wash. 16:90-104.
- Eisenback, J.D. y H. Hirschmann. 1979. Morphological comparison of second-stage juveniles of six populations of *Meloidogyne hapla* by SEM. J. Nematol. 11:5-16.
- Eisenback, J.D. y H. Hirschmann. 1979. Morphological comparison of second-stage juveniles of several *Meloidogyne* species (root-knot nematodes) by scanning electron microscopy. SEM/1979,III, SEM, Inc., AMF O'Hare, Ill. 60606. Pp. 223-230.
- Eisenback, J.D. y H. Hirschmann. 1980. Morphological comparison of *Meloidogyne* males by scanning electron microscopy. J. Nematol. 12:23-32.
- Eisenback, J. D., H. Hirschmann y A. C. Triantaphyllou. 1980. Morphological comparison of *Meloidogyne* female head structures, perineal patterns, and stylets. J. Nematol. 12:300-313.
- Esser, R. P., V. G. Perry y A. L. Taylor. 1976. A diagnostic compendium of the genus *Meloidogyne* (Nematoda: Heteroderidae). Proc. Helminthol. Soc. Wash. 43:138-150.
- Franklin, M. T. 1965. *Meloidogyne*—Root-knot eelworms. Pp. 59-88 in J. F. Southey, ed. Plant Nematology, Technical Bulletin No. 7. Her Majesty's Stationery Office, London.
- Taylor, A. L. y J. N. Sasser. 1978. Biology,—Identification and Control of Root-Knot Nematodes (*Meloidogyne* species). A cooperative publication of the Department of Plant Pathology, North Carolina State University and the United States Agency for International Development. North Carolina State Graphics, Raleigh, N.C. 111 pp.
- Taylor, A. L., V. H. Dropkin, y G. C. Martin. 1955. Perineal patterns of root-knot nematodes. Phytopathology 45:26-34.
- Whitehead, A. G. 1968. Taxonomy of *Meloidogyne* (Nematodes: Heteroderidae) with descriptions of four new species. Trans. Zool. Soc., London 31:263-401.

Prueba de hospedantes diferenciales

- Taylor, A. L. y J. N. Sasser 1978. Biology, Identification and Control of Root-Knot Nematodes (*Meloidogyne* species). A cooperative publication of the Department of Plant Pathology, North Carolina State University and the United States Agency for International Development. North Carolina State Graphics, Raleigh, N.C. 111 pp.

Citogenética

- Triantaphyllou, A. C. 1979. Cytogenetics of root-knot nematodes. Pp. 85-109 in Lamberti, F., and C. E. Taylor, eds. Root-knot nematodes (*Meloidogyne* Species). Systematics, Biology and Control. Academic Press, New York.
- Triantaphyllou, A. C. y H. Hirschmann. 1980. Cytogenetics and morphology in relation to evolution and speciation of plant-parasitic nematodes. Ann. Rev. Phytopath. 18:333-359.

Bioquímica

- Dalmasso, A. y J. B. Berge. 1978. Molecular polymorphism and phylogenetic relationship in some *Meloidogyne* spp: Application to the taxonomy of *Meloidogyne*. J. Nematol. 10:323-332.
- Hussey, R. 1979. Biochemical systematics of nematodes—A review. Helminthol. Abstr. 48:141-148.

Ecología

- Sasser, J. N., A. L. Taylor y L. A. Nelson. 1980. Ecological factors influencing survival and pathogenicity of *Meloidogyne* species. J. Nematol. 12:327 (Abstr.).
- Van Gundy, S. D. 1976. Ecology of root-knot nematodes. Pp. 64-74 in Proceedings of the research planning conference on root-knot nematodes *Meloidogyne* spp. North Carolina State University, Raleigh, North Carolina, January 12-16, 1976.