

CAMBIOS ANATÓMICOS EN RAÍCES DE CEBADA (*Hordeum vulgare* L.) INDUCIDOS POR *CACTODERA GALINSOGAE*

ANATOMICAL CHANGES ON BARLEY ROOTS (*Hordeum vulgare* L.) INDUCED BY *CACTODERA GALINSOGAE*

Alejandro Tovar-Soto¹, Ignacio Cid del Prado-Vera², Julie Margaret-Nicol³, Kenneth Evans⁴, José S. Sandoval-Islas²,
Angel Martínez-Garza[†] y Elizabeth Cárdenas-Soriano²

¹Departamento de Parasitología. ENCB-IPN. ²Fitopatología. Campus Montecillo. Colegio de Postgraduados. 56230. Montecillo, Estado de México. ³International Wheat and Maize Improvement Centre (CIMMYT), P.O. Box 39, Emek, 06571, Ankara, Turkey. ⁴Nematode Interactions Unit, Rothamsted Research, Harpenden, Herts, AL52JQ, U.K.

RESUMEN

Se describen las alteraciones anatómicas causadas por *C. galinsogae* en las raíces de cebada (*Hordeum vulgare*) cv. Esmeralda, recolectadas a 10, 20 y 40 d post-emergencia de las plantas, en Singuilucan, Hidalgo. Se trata de un patógeno descrito recientemente, del cual se desconocen las lesiones que induce en la hospedera. El examen histológico mostró a los 10 d juveniles (J2, J3) en el tejido cortical, observándose rompimiento de las células aledañas. A los 20 d, los juveniles (J3, J4) se encontraron próximos al cilindro vascular. Además se observó la inducción de primordios laterales cerca del nematodo. Los sitios de alimentación, pequeños e irregulares, abarcaron menos de 50% del cilindro vascular y el tejido cortical, con disolución de paredes celulares internas y engrosamiento de las celulares externas, y con desorganización, desplazamiento y rompimiento del xilema y floema. A 40 d, en los cortes transversales, los sincicios tuvieron mayor tamaño, abarcando de 50 a 60% del cilindro vascular. A nivel celular los cambios fueron similares a los observados a los 20 d, además de encontrarse abundante almidón. Las hembras maduras se observaron en la corteza rodeadas por una capa de felógeno y los machos aparecieron doblados en el mismo tejido.

Palabras clave: Alteraciones anatómicas, México, nematodo formador de quistes, poaceae.

INTRODUCCIÓN

Los nematodos de la familia Heteroderidae inducen cambios morfológicos en las células del hospedante para formar sitios de alimentación conocidos como sincicios. Las células del hospedante son modificadas para proveer de alimento a las hembras durante su desarrollo (Mundo-Ocampo, 1985).

C. galinsogae (Tovar-Soto *et al.*, 2003), es un nematodo formador de quistes, parásito en raíces de cebada (*Hordeum vulgare*, L.), trigo (*Triticum aestivum* L.),

ABSTRACT

The anatomical changes in barley (*Hordeum vulgare* L.) cv. Esmeralda roots caused by *C. galinsogae*, collected at 10, 20, and 40 days after plant emergence at Singuilucan, Hidalgo are described. It is a recently described pathogen, whose lesions induced on the host plant are unknown. The histological exam showed the 10-day-old juveniles (J2, J3) in the cortical tissue, breaking of neighbouring cells being observed. At 20 d, the juveniles (J3, J4) were found close to the vascular cylinder. Furthermore, the induction of lateral primordia near the nematode was observed. The feeding sites, small and irregular, covered less than 50% of the vascular cylinder and the cortical tissue, with dissolution of internal, and thickening of external cell walls and with disorganization, displacement, and breaking of xylem and phloem. At 40 d, in the cross sections, syncytia were larger, covering 50 to 60% of the vascular cylinder. At cell level, the changes were similar to those observed at 20 d, besides starch being present in abundance. Mature females were observed in the cortex, surrounded by a layer of cork cambium, and the males appeared bent in the same tissue.

Key words: Anatomical changes, México, cyst-forming nematode, poaceae.

INTRODUCTION

The nematodes of the Heteroderidae family induce morphological changes in the cells of their host in order to form feeding sites known as syncytia. The cells of the host are modified to provide food for the females during their development (Mundo-Ocampo, 1985).

C. galinsogae (Tovar-Soto *et al.*, 2003) is a cyst-forming nematode, parasite in roots of barley (*Hordeum vulgare*, L.), wheat (*Triticum aestivum* L.), maize (*Zea mays* L.), and some weeds growing in the barley fields in the High Valleys of the State of Hidalgo, México. (Zúñiga *et al.*, 2001; Tovar-Soto *et al.*, 2003).

Recibido: Marzo, 2006. Aprobado: Mayo, 2007.

Publicado como ARTÍCULO en *Agrociencia* 41: 555-561. 2007.

maíz (*Zea mays* L.) y de algunas arvenses que crecen en los campos de cebada (*Hordeum vulgare*, L.), en los Valles Altos del estado de Hidalgo, México. (Zúñiga *et al.*, 2001; Tovar-Soto *et al.*, 2003).

Las especies del género *Cactodera* tienen como hospedantes principalmente a miembros de Cactaceae, Chenopodiaceae y Amaranthaceae (Evans y Rowe, 1998); aunque algunas especies se han encontrado parasitando a miembros de Polygonaceae, Betulaceae, Portulacaceae, Rosaceae, Caryophyllaceae y Cruciferae (Evans y Rowe, 1998; Cid del Prado y Rowe, 2000, Sharma *et al.*, 2001). Existe poca información de especies de *Cactodera* parásitas de cereales como cebada y otros cultivos (Peng y Vovlas, 1994). Por ser *C. galinsogae* una especie recientemente descrita, no se conocen las alteraciones anatómicas que induce en las raíces de cebada, aspecto relevante para entender el efecto que este parásito tiene con sus hospedantes agrícolas. Por tanto, el objetivo de este estudio fue describir las alteraciones anatómicas inducidas por *C. galinsogae* en las raíces de cebada cv. Esmeralda y relacionarlas con las fases de desarrollo del nematodo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Durante el ciclo agrícola primavera-verano de 2002, a 10, 20 y 40 d post-emergencia, se recolectaron raíces de cebada (cv. Esmeralda) en un campo naturalmente infestado con *C. galinsogae* en la localidad La Raya, Singuilucan (Hidalgo). Como testigos se recolectaron en el mismo campo raíces de plantas sin infectar. Las raíces recolectadas en cada fecha fueron depositadas en una bolsa de polietileno y transportadas al Laboratorio de Nematología del IFTT del Colegio de Postgraduados, en donde se lavaron y cortaron en trozos de 0.5 cm y posteriormente se fijaron con FAA. Parte del material fue teñido con fucsina ácida-lactoglicerol y transparentado en esencia de clavo, y los fragmentos de raíz se montaron completos en resina sintética para observar las fases del nematodo (De la Jara *et al.*, 1994). La otra parte de las raíces se incluyó en parafina para efectuar cortes longitudinales y transversales de 8-10 μm de espesor con un microtomo de rotación y teñidas con safranina-verde rápido (Carvajal-Sandoval, 1996).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

A 10 d de post-emergencia de las plantas, en los cortes transversales y longitudinales de los testigos se observó una separación clara entre la epidermis, la corteza y el sistema vascular (xilema, floema), pero en ninguno hubo alteración alguna (Figuras 1 A, B). En las monocotiledóneas el sistema radical está formado por raíces adventicias originadas en el tallo; estas raíces se ramifican y forman el sistema radical fibroso (Esau, 1982). En los cortes longitudinales de los problemas (raíces infectadas) aparecieron juveniles J2 y

The hosts of genus *Cactodera* species are mainly members of Cactaceae, Chenopodiaceae, and Amaranthaceae (Evans and Rowe, 1998), although some species have been found parasitizing members of Polygonaceae, Betulaceae, Portulacaceae, Rosaceae, Caryophyllaceae, and Cruciferae (Evans and Rowe, 1998; Cid del Prado and Rowe, 2000; Sharma *et al.*, 2001). There is little information about species of *Cactodera* as parasites of cereals like barley and other crops (Peng and Vovlas, 1994). The anatomical changes induced to barley roots by *C. galinsogae* are not known for its being a recently described species, an important aspect for understanding the effect (impact) this parasite has on its agricultural hosts. Therefore, the objective of this study was to describe the anatomical changes induced by *C. galinsogae* to the roots of barley cv. Esmeralda, and to relate them with the developmental stages of the nematode.

MATERIALS AND METHODS

During the agricultural cycle spring-summer 2002, barley roots (cv. Esmeralda) were collected in a field naturally infested with *C. galinsogae* in the locality of La Raya, Singuilucan (Hidalgo) at 10, 20, and 40 d after plant emergence. In the same field, roots of plants without infestation were collected as control. The roots collected at each date were deposited in polyethylene bags and taken to the Laboratorio de Nematología del IFTT of the Colegio de Postgraduados, where they were washed and cut into 0.5 cm pieces and afterwards fixed with FAA. Part of the material was stained with fuchsine lacto glycerol acid and made transparent in clove essence, and the root fragments were set complete in synthetic resin so that the nematode phases could be observed (De la Jara *et al.*, 1994). The rest of the roots was included in paraffin and stained with fast green-safranin to make 8-10 μm -thick lengthwise and cross sections using a rotation microtome (Carvajal-Sandoval, 1996).

RESULTS AND DISCUSSION

At 10 d after plant emergence, a clear separation among epidermis, cortex, and vascular system (xylem, phloem) began to show in the longitudinal and cross sections of the controls, but in none of them there was any change (Figures 1A,B). In monocotyledons the root system is formed by adventitious roots, originated in the stem; these roots are ramified and develop the fibrous radical system (Esau, 1982). In the lengthwise cuts of the problems (infected roots), J2 and J3 juveniles appeared in the cortex, where there was thickening and breaking of epidermis cell walls and the cortical tissue, besides the formation of a cavity made by the juvenile at migrating (Figure 1C, D). Intracellular migration of J2 is of destructive type and ends when the nematode transforms a cell very close to the vascular

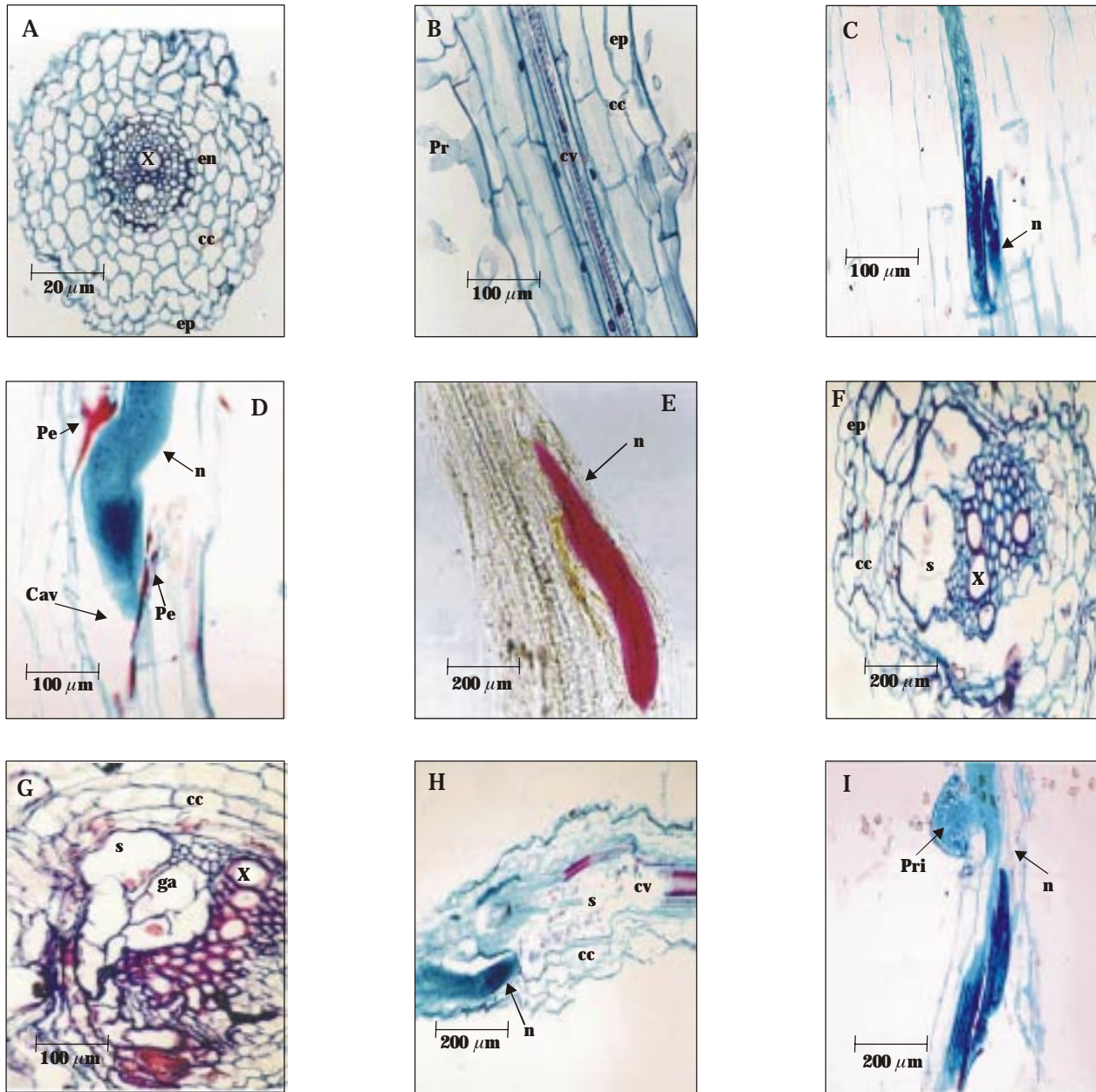


Figura 1. Fotomicrografías de las alteraciones anatómicas inducidas por *Cactodera galinsogae* en las raíces de cebada cv. Esmeralda a 10 y 20 días post-emergencia de la plantas. A) Testigo en corte transversal 100X; B) Testigo en corte longitudinal 200X; C) Corte longitudinal de problema a los 10 días con juvenil de segundo estadio (J2) en las células del tejido cortical 200X; D) Corte longitudinal de problema donde se muestra al nematodo en el tejido cortical dejando un hueco 200X; E) Juvenil (J3) en raíz teñida con fucsina-lactoglicerol y transparentada con esencia de clavo 100X; F) Corte transversal problema a los 20 días mostrando el sincicio 200X; G) Corte transversal problema a los 20 días mostrando el sincicio con desplazamiento del xilema y floema 200X; H) Corte longitudinal problema a los 20 días con sincicio alargado a partir de la región anterior del nematodo 100X; I) Primordio lateral cerca de un nematodo 100X: cav=cavidad, cc=células de la corteza, cv=cilindro vascular, ep=epidermis, en=endodermis, ga=gránulos de almidón, n=nematodo, pe=pared engrosada, pr=pelo radical, pri=primordio lateral, s=sincicio, x=xilema.

Figure 1. Photomicrographs of anatomical changes induced by *Cactodera galinsogae* in barley roots cv. Esmeralda at 10 and 20 days after plant emergence. A) Control in cross section 100X; B) Control in longitudinal 200X; C) Longitudinal section of the problem at 10 d with juvenile at second stage (J2) in cortical tissue cells 200X; D) Longitudinal section of the problem where the nematode in cortical tissue is shown leaving a gap 200X; E) Juvenile (J3) in root, stained with fuchsin lactoglycerol acid and transparentized with clove essence 100X; F) Problem cross section at 20 days showing syncytium 200X; G) Problem cross section at 20 days showing syncytium with xylem and phloem displacement 200X; H) Problem longitudinal section at 20 days with elongated syncytium from the nematode front region 100X; I) Lateral primordia developed close to the nematode 100X: cav=cavity; cc=cortex cells; cv=vascular cylinder; ep=epidermis; en=endodermis; ga=starch granules; n=nematode; pe=thickened wall; pr=radical hair; pri=lateral primordium; s=syncytium; x=xylem

J3 en la corteza, en donde hubo engrosamiento y ruptura de paredes celulares de la epidermis y del tejido cortical; además de la formación de una cavidad que hizo el juvenil al migrar (Figura 1C, D). La migración intracelular de los J2 es de tipo destructivo y termina cuando el nematodo transforma una célula muy próxima al cilindro vascular en la célula sincicial inicial (CCI) (Wyss, 1992), a partir de la cual se desarrolla el sincicio por la disolución parcial de paredes celulares y por la fusión del protoplasto de las células vecinas (Wyss y Zunke, 1986). Estas mismas fases (J2 y J3) se encontraron en las raíces transparentadas con esencia de clavo, embebidas en la corteza (Figura 1E).

Después de 20 d, en los cortes en plano transversal se observaron sitios de alimentación, pequeños, e irregulares, formados por 4 a 8 células, abarcando parte del cilindro vascular y el tejido cortical, el citoplasma del sincicio mostró la presencia de almidón, la disolución parcial de paredes celulares internas y el engrosamiento de las paredes externas, además hubo desplazamiento moderado del xilema y floema (Figura 1 F, G).

En el plano longitudinal de los cortes hubo sincicios alargados, localizados en la parte anterior del nematodo, y en donde se apreció la desorganización, el desplazamiento y la ruptura del xilema y floema, el citoplasma del sincicio se mostró denso y granuloso (Figura 1 H). En este mismo plano, los sitios de alimentación, inducidos por las futuras hembras del nematodo, juveniles J4 midieron de 210 a 250 μm de largo por 58 a 80 μm de ancho. Además se desarrollaron primordios laterales en algunas raíces próximos a los nematodos (Figura 1 I). La proliferación de raíces laterales por algunos miembros de Heteroderidae ha sido documentada por la literatura (Bockenhoff *et al.*, 1996). En las raíces transparentadas se observaron los J4, embebidos en la corteza y muy próximos al cilindro vascular (Figura 2 A).

A los 40 d post-emergencia, en los cortes transversales los sincicios ocuparon 50 a 60% del cilindro central, encontrándose los nematodos principalmente en las raíces secundarias y terciarias. El citoplasma del sincicio, además de denso y granuloso, tiene una gran cantidad de almidón (Figura 2B). La literatura refiere que algunos nematodos inducen la formación de almidón en el juvenil j4 después de iniciar la formación del sincicio, los cuerpos de almidón están presentes mientras las paredes celulares están disolviéndose, pero desaparecen cuando la hembra empieza a ovipositar (Dropkin, 1969). Las dimensiones de los sincicios en este plano fueron de 64 a 80 μm de largo \times 40 a 54 μm de ancho. El xilema y floema se mostraron desorganizados por los sitios de alimentación que los empujaron (Figuras 2 B, C), lo que coincide con observaciones hechas por Baldwin y Bell (1985) y Endo (1987) para

cylinder in the initial syncytial cell (CCI) (Wyss, 1992), from which the syncytium develops by partial dissolution of cell walls and fusion of the protoplasts of the neighbour cells (Wyss and Zunke, 1986). These same stages (J2 and J3) were found in the roots transparentized with clove essence, within the cortex (Figure 1E).

After 20 d, in the cuts on transverse plane, small and irregular feeding sites were observed, made up of 4 to 8 cells, covering part of the vascular cylinder and the cortical tissue; cytoplasm of the syncytium showed presence of starch, partial dissolution of internal cell walls, and the thickening of the external walls; besides, there was moderate xylem and phloem displacement (Figures 1F, G).

In the longitudinal plane of the sections, there were elongated syncytia located in the front part of the nematode; and in which disorganization, displacement, and xylem and phloem breaking were appreciated, the syncytium cytoplasm appeared dense and granular (Figure 1H). In this same plane, the feeding sites induced by the future nematode females, the J4 juveniles were 210 to 250 μm long by 58 to 80 μm wide. Furthermore, lateral primordia developed in some roots next to the nematodes (Figure 1 I). Proliferation of lateral roots by some members of Heteroderidae has been documented in the literature (Bockenhoff *et al.*, 1996). In the transparentized roots, J4 were observed within the cortex and very close to the vascular cylinder (Figure 2 A).

At 40 d after plant emergence, in the cross sections syncytia occupied 50 to 60% of the central cylinder, nematodes mainly being found in secondary and tertiary roots. Syncytium cytoplasm, besides being dense and granular, has a large amount of starch (Figure 2 B). Literature reports that some nematodes induce starch formation in the J4 juvenile after initiating the formation of the syncytium; starch bodies are present while cell walls are dissolving, but disappear when the female starts oviposition (Dropkin, 1969). Syncytia dimensions in this plane were 64 to 80 μm length by 40 to 54 μm width; xylem and phloem appeared disorganized by the feeding sites that pushed them aside (Figures 2 B, C), which agrees with observations made by Baldwin and Bell (1985) and Endo (1987) for other Heteroderidae. Furthermore, adult females appeared lodging in the cortical tissue next to the vascular cylinder, around which thickening of cell walls was seen, which formed a layer of cork cambium (Figure 2 D); this substance is related to biochemical defence mechanisms, present in the vascular plants to counteract pathogen attacks (Agrios, 1998). In the transparentized roots, females, males, and juveniles were found, the females with their front part submerged in them, and the rear end of their body outside the roots; besides,

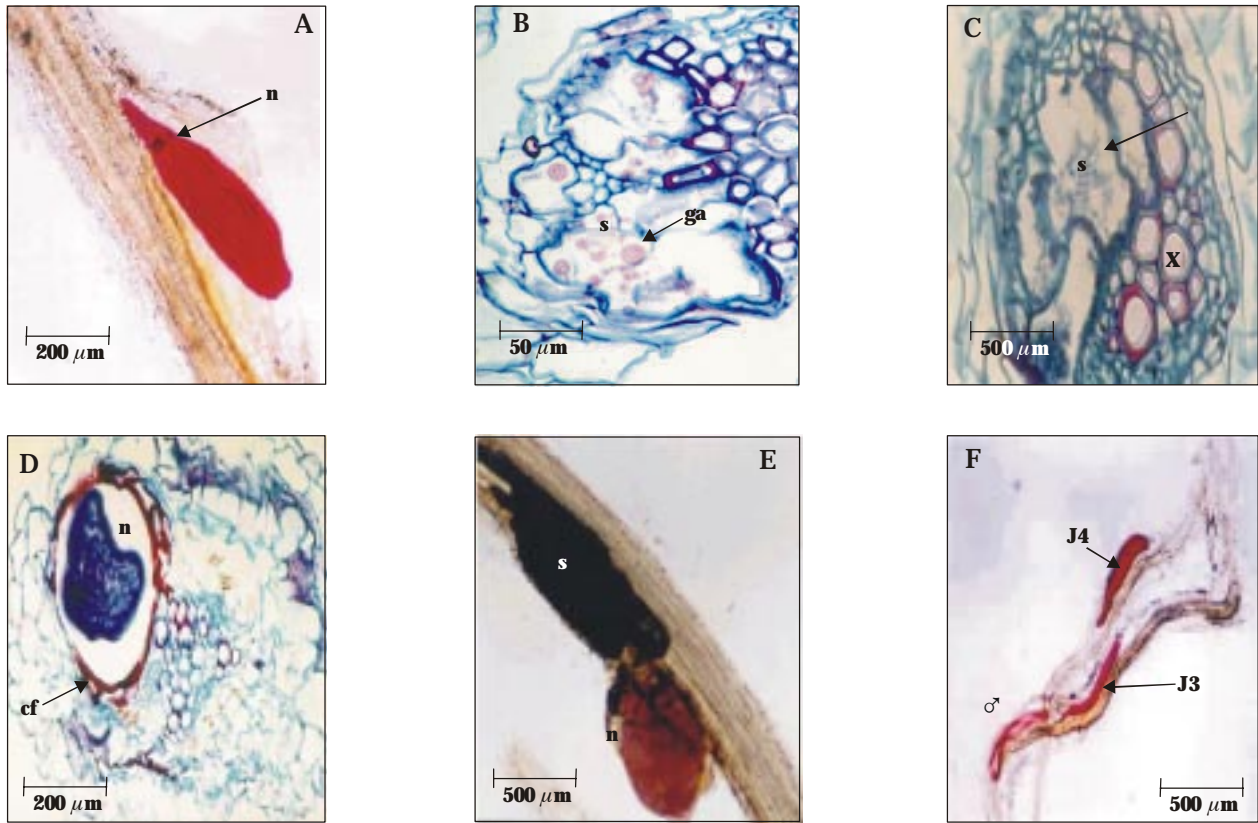


Figura 2. Fotomicrografías de las alteraciones anatómicas inducidas por *Cactodera galinsogae* en las raíces de cebada cv. Esmeralda a 20 y 40 días post-emergencia de las plantas. A) Juvenil J4 en raíz problema teñida con fucsina-lactoglicerol transparentada con esencia de clavo a los 20 días 100X; B) Corte transversal problema a los 40 días mostrando el sincicio con gran cantidad de almidón 400X; C) Corte transversal problema a los 40 días mostrando el sincicio con citoplasma denso y gránulos 400X; D) Corte transversal problema a los 40 días mostrando una hembra madura rodeada por una cubierta de felógeno 100X; E) Hembra madura en raíz de problema a los 40 días, teñida con fucsina-lactoglicerol y transparentada con esencia de clavo en donde se aprecia la lesión en negro 40X; F) Machos, juveniles J3 y J4 dentro de una raíz teñida con fucsina-lactoglicerol y transparentada con esencia de clavo de problema a los 40 días 400X., cf= cubierta de felógeno, ga= gránulos de almidón, n= nematodo, s= sincicio, x= xilema, J3= juvenil de tercer estadio, J4= juvenil de cuarto estadio, ♂= macho.

Figure 2. Photomicrographs of anatomical changes induced by *Cactodera galinsogae* in barley roots cv. Esmeralda at 20 and 40 days after plant emergence. A) Juvenile J4 in problem root stained with fuchsin lacto glycerol acid and transparentized with clove essence at 20 d 100X; B) Problem cross section at 40 days showing the syncytium with large amount of starch 400X; C) Problem cross section at 40 days showing syncytium with dense and granular cytoplasm 400X; D) Problem cross section at 40 d showing a mature female surrounded by a cork cambium cover 100X; E) Mature female in problem root at 40 d stained with fuchsin lacto glycerol acid and transparentized with clove essence, where lesion is appreciated in black 40X; F) Males, J3 and J4 juveniles within a root stained with fuchsin lacto glycerol acid and transparentized with clove essence of a problem at 40 d 400X; cf= cork cambium cover; ga= starch granules; n= nematode; s= syntycium; x= xylem; J3= juvenile of tertiary stage; J4= juvenile of fourth stage; ♂= male.

otros heteroderidos. Además aparecieron hembras adultas alojadas en el tejido cortical próximas al cilindro vascular, alrededor de las cuales hubo engrosamiento de paredes celulares que formaron una capa de felógeno (Figura 2 D); la presencia de dicha sustancia está relacionada con los mecanismos bioquímicos de defensa presentes en las plantas vasculares para contrarrestar el ataque de patógenos (Agrios, 1998). En las raíces transparentadas se encontraron hembras, machos y juveniles; las hembras, con la parte anterior embebida

the magnitude of the lesion induced by the females could be appreciated, evident by the black coloration of the root (Figure 2 E); the males appeared bent within the roots; in some roots, also J2, J3, and J4 juveniles were observed, which indicates overlapping of generations (Jones *et al.*, 1998) (Figure 2 F).

In barley roots, *C. galinsogae* induced syncytia, localized in the vascular cylinder and the cortical tissue. In the former there were disorganization, lateral displacement, and xylem and phloem breaking, which

en éstas, y con la parte posterior de su cuerpo fuera de las raíces, además, se apreció la magnitud de la lesión inducida por las hembras, puesta de manifiesto por la coloración negra de la raíz (Figura 2 E); los machos aparecieron doblados dentro de las raíces; en algunas raíces, se observaron además juveniles J2, J3 y J4, lo que indica el sobrelapamiento de generaciones (Jones *et al.*, 1998) (Figura 2 F).

C. galinsogae indujo, en raíces de cebada, sincicios localizados en el cilindro vascular y el tejido cortical. En el primero hubo desorganización, desplazamiento lateral y ruptura del xilema y floema; lo que coincide con lo reportado por Suárez *et al.* (1985) y Endo, (1987), quienes indicaron que los sincicios también pueden iniciarse en las células de la endodermis, del periciclo o en células adyacentes al cilindro vascular, frecuentemente opuestas a los polos del protoxilema. Los sincicios inducidos por algunos miembros de Heteroderinae tienen tamaño y forma variada. *C. eremica* Baldwin & Bell, 1985 induce la formación de sincicios grandes, arriñonados, con desorganización de gran parte del cilindro vascular en las raíces de *Atriplex confertifolia* (Torr. & Frém.) S. Wats, 1849, (Baldwin y Bell, 1985). *Punctodera chalcoensis* Mulvey, Stone & Sosa-Moss, 1987 induce sincicios en las células de la endodermis y en las células adyacentes del periciclo, en las raíces de maíz (Suárez *et al.*, 1985). En esta investigación se encontró congruencia entre los diferentes grados de desarrollo de los sitios de alimentación inducidos y las fases de desarrollo de *C. galinsogae*, como se muestra en las imágenes de las raíces transparentadas.

CONCLUSIONES

C. galinsogae indujo sincicios irregulares, alojados en el cilindro vascular y en la corteza de las raíces secundarias y terciarias de cebada (cv. Esmeralda), en donde produjo la desorganización, desplazamiento y ruptura del xilema y floema.

Las alteraciones inducidas por *C. galinsogae* a nivel celular fueron: disolución y engrosamiento de paredes celulares, citoplasma del sincicio denso y granuloso, con presencia de almidón, e inducción de primordios laterales en las raíces de cebada cv. Esmeralda.

En las raíces transparentadas se observaron las fases de J2 y J3 a los 10 d; J3 y J4 a los 20 d; y hembras maduras, machos y juveniles J2, J3 y J4 a los 40 d post-emergencia de las plantas.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se deriva la tesis doctoral del primer autor, quien agradece al Instituto Politécnico Nacional haber otorgado los permisos

agree with what was reported by Suárez *et al.* (1985) and Endo (1987), who indicated that syncytia may also originate in the cells of the epidermis, endodermis, the pericycle, or in cells adjacent to the vascular cylinder, often opposite to the protoxylem poles. Syncytia induced by some Heteroderinae members are of varied size and shape. *C. eremica* (Baldwin & Bell, 1985), induces the formation of large kidney-shaped syncytia with disorganization of a large part of the vascular cylinder in the roots of *Atriplex confertifolia* (Torr. & Frém.; S. Wats, 1849); *Punctodera chalcoensis* (Mulvey, Stone & Sosa-Moss; 1987) induces syncytia in endodermis cells and in the cells adjacent to the pericycle in maize roots (Suárez *et al.*, 1985). In this research, coherence was found among the different degrees of development of the induced feeding sites and the development phases of *C. galinsogae*, as shown in the images of the transparentized roots.

CONCLUSIONS

C. galinsogae induced irregular syncytia lodging in the vascular cylinder and in the cortex of secondary and tertiary barley roots (cv. Esmeralda), where they produced dis organization, displacement, and xylem and phloem breaking.

The changes caused by *C. galinsogae* at cell level were: dissolution and thickening of cell walls, dense and granular cytoplasm of the syncytium with starch presence, and induction of lateral primordia in barley roots cv. Esmeralda.

In transparentized roots, phases J2 and J3 at 10 days, J3 and J4 at 20 days, and mature females, males, and J2, J3, and J4 juveniles at 40 days after plant emergence were observed.

—End of the English version—



para sus estudios. También agradece al CONACYT el apoyo financiero al proyecto de investigación 31676-B.

LITERATURA CITADA

- Agrios, N. G. 1998. Fitopatología. 2ª edición. Noriega Editores, D. F. 838 p.
- Baldwin, G. J., and H. A. Bell. 1985. *Cactodera eremica* n. sp., *Afenestrata africana* (Luc *et al.*, 1973) n. gen., n. comb., and an emended diagnosis of *Sarisodera* Wouts and Sher, 1971 (Heteroderidae). J. Nematol. 17: 187-201.
- Bockenhoff, A., A. M. D. Prior, W. M. F. Grundler, and J. K. Oparka. 1996. Induction of phloem unloading in *Arabidopsis thaliana* roots by the parasitic nematode *Heterodera schachtii*. Plant Physiol. 112: 1421-1427.

- Carvajal-Sandoval, A. 1996. Manual de Histología Vegetal. Instituto Politécnico Nacional. México, D. F. 42 p.
- Cid del Prado, V. I., and J. A. Rowe. 2000. *Cactodera evansi* sp. n. and *Meloidodera astonei* sp. n. (Tylenchida: Heteroderidae) from Mexico. *International Journal of Nematology* 10: 159-168.
- De la Jara, A. F., B. F. Zerón, S. A. Tovar y C. R. Torres. 1994. Manual de Prácticas de Nematología Agrícola. Depto. de Parasitología, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN., México, D. F. 107 p.
- Dropkin, H. V. 1969. Cellular responses of plants to nematode infections. *Ann. Rev. Phytopathology* 7: 101-122.
- Endo, B. Y. 1987. Histopathology and ultrastructure of crops invaded by certain sedentary endoparasitic nematodes. *In: Vistas on Nematology: A Commemoration of the Twenty-fifth Anniversary of the Society of Nematologists*. Veech, J. A., and D. W. Dickson (eds). Painter Printing Co., De Leon Springs, Florida, USA. pp: 196-210.
- Esau, K. 1982. Anatomía de las Plantas con Semilla. Editorial Hemisferio Sur. Buenos Aires, Argentina. 512 p.
- Evans, K., and J. A. Rowe. 1998. Distribution and economic importance. *In: The Cyst Nematodes*. Sharma, S. B. (ed). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands. pp: 1-30.
- Jones, W. P., L. G. Tylka, and N. R. Perry. 1998. Hatching. *In: Perry, N. R., and J. D. Wright* (eds). *The Physiology and Biochemistry of Free-living and Plant Parasitic Nematodes*. CAB International, Wallingford, Oxon, U.K. pp: 181-212.
- Mundo-Ocampo, M. 1985. Cambios celulares inducidos por algunos géneros de la familia Heteroderidae en sus hospedantes. *In: Fitonematología Avanzada I*. Marbán, M. N., e I. J. Thomason (eds) Colegio de Postgraduados, Chapingo, México. pp: 37-45.
- Peng, D. L., and N. Vovlas. 1994. Occurrence of the cyst-forming nematode *Cactodera thornei* in China. *Nematolog. Mediterránea* 22: 75-78.
- Sharma, S. B., K. K. Causal, M. Sinh, S. Pande, P. Pokharel, and P. R. Upreti. 2001. Description of a new specie *Cactodera johanseni* (Nematoda: Heteroderidae) from Nepal. *International Journal of Nematology* 11: 39-42.
- Suárez, Z., C. Sosa-Moss, and N. R. Inserra. 1985. Anatomical changes induced by *Punctodera chalconensis* in corn roots. *J. Nematol.* 17: 242-244.
- Tovar-Soto, A., V. I. Cid del Prado, M. J. Nicol, K. Evans, I. S. Sandoval, and G. A. Martínez. 2003. *Cactodera galinsogae* n. sp. (Nemata: Heteroderidae) on barley of the High Valleys of México. *Nematropica* 33: 41-54.
- Wyss, U. 1992. Observations on the feeding behaviour of *Heterodera schachtii* throughout development, including events during moulting. *Fundam. Appl. Nematol.* 15: 75-89.
- Wyss, U., and U. Zunke. 1986. Observations on the behaviour of second stage juveniles of *Heterodera schachtii* inside host roots. *Revue Nematol.* 9: 153-165.
- Zúñiga, G. J., A. M. Gutiérrez, V. I. Cid del Prado, y S. A. Tovar. 2001. Gama de hospedantes de *Cactodera* sp. aislada en los Valles Altos de México. *Nematropica* 31: 134 (Abst.).