

Host suitability of five populations of wild tomato (*Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme*) for nematode *Nacobbus aberrans sensu lato*

Aptitud de cinco poblaciones de jitomate silvestre (*Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme*) como hospedante del nematodo *Nacobbus aberrans sensu lato*

Estefanía Elizabeth Cazares-Álvarez, Carlos Méndez-Inocencio, CIIDIR-IPN Unidad Michoacán. Justo Sierra 28, Jiquilpan, Michoacán, México, C.P. 59510; **Isaac Zepeda-Jazo**, Universidad de La Ciénega del Estado de Michoacán de Ocampo. Avenida Universidad 3000, Lomas de la Universidad, Sahuayo, Michoacán, México, C.P. 59103; **Ernesto Fernández-Herrera**, Universidad de Sonora, Departamento de Agricultura y Ganadería. Carretera Bahía de Kino Km 21, Hermosillo, Sonora, México, C.P. 83340; **José Roberto Medina-Medrano, Edgar Villar-Luna***, CONACYT-Instituto Politécnico Nacional, CIIDIR Unidad Michoacán. Justo Sierra 28, Jiquilpan, Michoacán, México, C. P. 59510. *Autor para correspondencia: evillarlu@conacyt.mx

Recibido: 03 de Mayo, 2019.

Aceptado: 03 de Julio, 2019.

Cazares-Álvarez EE, Méndez-Inocencio C, Zepeda-Jazo I, Fernández-Herrera E, Medina-Medrano JR and Villar-Luna E. 2019. Host suitability of five populations of wild tomato (*Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme*) for nematode *Nacobbus aberrans sensu lato*. Mexican Journal of Phytopathology 37(3): 432-443.

DOI: 10.18781/R.MEX.FIT.1905-1

Primera publicación DOI: 27 de Julio, 2019.

First DOI publication: July 27, 2019.

Resumen. *Nacobbus aberrans sensu lato* es uno de los nematodos más importantes en el cultivo de jitomate. Para su manejo, es de importancia el estudio de estrategias sostenibles como la resistencia genética, comúnmente encontrada en parientes silvestres de los cultivos. Al respecto, surgió

Abstract. *Nacobbus aberrans sensu lato* is one of the most important plant parasitic nematodes (PPN) in tomato crop. For the management of this PPN, it is important to study sustainable strategies such as genetic resistance, commonly found in crop wild relatives. In this regard, there was interest in knowing the response of local populations (Michoacán, Mexico) of wild tomato (*Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme*) to the inoculation with second stage juveniles. Three experiments (E1, E2, and E3) were mounted. Five wild genotypes and one cultivated genotype (cv. Rio Grande) were evaluated. At 7 and 21 days after the inoculation (dai), the number of nematodes within the root was evaluated, and at the 45 and 60 dai root galling was recorded. In the E1 and E2 experiments, at 7 and 21 dai, the J2 and J3-J4 stages were found. In all three experiments, there was root galling, and at

el interés por conocer la respuesta de poblaciones locales (Michoacán, México) de jitomate silvestre (*Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme*) a la inoculación con juveniles de segundo estadio de *N. aberrans* s.l. Se montaron tres experimentos (E1, E2, y E3). Se evaluaron cinco genotipos silvestres y uno cultivado (cv. Río grande). A los 7 y 21 días posteriores a la inoculación (dpi) se evaluó el número de nematodos dentro de la raíz, y a los 45 y 60 dpi el agallamiento de raíces. En E1 y E2, a 7 y 21 dpi se encontraron los estadios J₂ y J₃-J₄. En los tres experimentos ocurrió agallamiento, y a 60 dpi la producción de huevos fue evidente. *N. aberrans* s.l. invadió las raíces, y completó su desarrollo y reproducción. Estos resultados revelan la aptitud de las cinco poblaciones mexicanas de jitomate silvestre como hospedantes del nematodo, y sugieren la necesidad de explorar otras solanáceas silvestres como posibles fuentes de resistencia al nematodo.

Palabras clave: fitoparásito, falso agallador, tinguaraque, susceptibilidad.

El jitomate (*Solanum lycopersicum* L.) es una de las hortalizas de mayor relevancia económica y agroalimenticia (Blancard, 2012). México es el noveno productor a nivel mundial (FAOSTAT, 2017), sin embargo, la producción es comprometida por enfermedades inducidas por hongos, bacterias, virus y nematodos (Blancard, 2012). Los nematodos más problemáticos en el cultivo son los agalladores *Meloidogyne* spp. y *Nacobbus aberrans sensu lato* (Cristóbal-Alejo *et al.*, 2006; Blancard, 2012). En México, *N. aberrans* s.l. afecta principalmente a cultivos de chile (*Capsicum annuum* L.), jitomate (*S. lycopersicum* L.) y frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) (Manzanilla-López *et al.*, 2002; Reid *et al.*, 2003). El nematodo induce el agallamiento de raíces, dificultando la absorción de agua y nutrimentos,

60 dai egg production was evident. *N. aberrans* s.l. invaded the roots and completed its development and reproduction. These results reveal the suitability of the five Mexican populations of wild tomatoes as hosts of the nematode and suggest the need to explore other wild solanaceae as possible sources of resistance to the nematode.

Key words: phytoparasite, false root-knot nematode, tinguaraque, susceptibility.

Tomato (*Solanum lycopersicum* L.) is one of the most economically and agri-food important vegetables (Blancard, 2012). Mexico ranks ninth in tomato production worldwide (FAOSTAT, 2017), but its production is compromised by diseases caused by fungi, bacteria, viruses and nematodes (Blancard, 2012). The most problematic nematodes that affect tomato crops are root-knot nematodes *Meloidogyne* spp. and *Nacobbus aberrans sensu lato* (Cristóbal-Alejo *et al.*, 2006; Blancard, 2012). In Mexico, *N. aberrans* s.l. affects mainly chili pepper crops (*Capsicum annuum* L.), tomato (*S. lycopersicum*) and bean (*Phaseolus vulgaris* L.) (Manzanilla-López *et al.*, 2002; Reid *et al.*, 2003). The nematode causes root galling, which hinders the absorption of water and nutrients and leads to a reduced root system, chlorosis, stunting and wilt, and, like other nematodes, its management involves the use of synthetic nematicides (Manzanilla-López *et al.*, 2002; Hallmann and Meressa, 2018).

Therefore, the study of ecological alternatives for management of plant parasitic nematodes is of interest in order to contribute to reducing the use of chemical nematicides, and thus their negative effects on human health and the environment. These alternatives include the use of biological control agents, organic amendments and genetic resistance, among others (Manzanilla-López *et*

lo que deriva en la reducción del sistema radical, clorosis, enanismo y marchitez; y al igual que otros nematodos, su manejo comprende el uso de nematicidas sintéticos (Manzanilla-López *et al.*, 2002; Hallmann y Meressa, 2018).

El estudio de alternativas ecológicas para el manejo de nematodos fitoparásitos es de interés para contribuir a la reducción del uso de nematicidas químicos y por ende de los efectos negativos que tienen en la salud humana y el entorno ambiental. Estas alternativas comprenden el uso de biocontroladores, enmiendas orgánicas, resistencia genética, entre otros (Manzanilla-López *et al.*, 2002; Hallmann y Meressa, 2018). El aprovechamiento del fondo genético de parientes silvestres (PS) de cultivos en los sistemas agrícolas está bien documentado (Sánchez-Peña *et al.*, 2006; Hajjar y Hodgkin, 2007). Los PS involucran a los progenitores de los cultivos y a especies más o menos relacionadas, los cuales por sus altos niveles de diversidad genética son promisorios como fuentes de resistencia a plagas y enfermedades (Hajjar y Hodgkin, 2007). Son varios los PS de jitomate que se han reportado como resistentes a fitopatógenos (Grandillo *et al.*, 2011); por ejemplo, la resistencia a *M. incognita*, *M. javanica* y *M. arenaria* es principalmente conferida por los genes *Mi*, característica que fue transferida a jitomate desde su pariente silvestre *S. peruvianum* (*L. peruvianum*) (Yaghoobi *et al.*, 1995). Se ha demostrado que los genes *Mi* no son efectivos contra *N. aberrans s.l.*, y en estudios exploratorios no se han encontrado fuentes confiables de resistencia contra este nematodo en jitomate (Veremis *et al.*, 1997; Cabrera *et al.*, 2017). En México, el jitomate silvestre (*S. lycopersicum* var. *cerasiforme*) crece bajo condiciones inhóspitas y comúnmente es considerado como arvense en los cultivos. En Michoacán son localmente conocidos como “tinguaraques”, y algunas poblaciones son tolerantes al estrés hídrico y a ciertas plagas y

al., 2002; Hallmann and Meressa, 2018). The use of the genetic background of crop wild relatives (WR) in agricultural systems is well documented (Sánchez-Peña *et al.*, 2006; Hajjar and Hodgkin, 2007). WRs include the progenitors and species that are more or less related; because of their high levels of genetic diversity, these species could be used as sources of resistance to pests and diseases (Hajjar and Hodgkin, 2007). Several tomato WRs have been reported to be resistant to plant pathogens (Grandillo *et al.*, 2011); for example, the resistance to *M. incognita*, *M. javanica* and *M. arenaria* is conferred mainly by the *Mi* genes, a characteristic that was transferred to tomato from its wild relative *S. peruvianum* (*L. peruvianum*) (Yaghoobi *et al.*, 1995). It has been demonstrated that *Mi* genes are not effective against *N. aberrans s.l.*, and no reliable sources of resistance against this nematode in tomato have been found (Veremis *et al.*, 1997; Cabrera *et al.*, 2017). In Mexico, wild tomato (*S. lycopersicum* var. *cerasiforme*) grows under inhospitable conditions and is commonly considered a crop-weed. In Michoacán, wild tomatoes are locally known as “tinguaraques”, and some populations are tolerant to water stress and certain pests and diseases (Sánchez-Peña *et al.*, 2006; Álvarez-Hernández *et al.*, 2009). So far, no studies have been conducted on the development of *N. aberrans s.l.* in these genotypes in Michoacán. Therefore, the aim of this study was to know the response of five local populations of wild tomato and one cultivated variety to inoculation with second-stage juveniles (J_2) of the nematode.

The seeds of wild tomato (WT) were obtained from tomatoes collected in the municipalities of Jiquilpan (19° 59' 5" N, 102° 42' 2" W) and Villamar: Los negritos (20° 03' 28" N, 102° 36' 29" W), El platanal (20° 03' 43" N, 102° 35' 55" W) and Emiliano Zapata (19° 58' 47" N, 102° 37' 12" W) (located in the Ciénega de Chapala

enfermedades (Sánchez-Peña *et al.*, 2006; Álvarez-Hernández *et al.*, 2009). A la fecha, no existen estudios sobre el desarrollo de *N. aberrans s.l.* en estos genotipos michoacanos. Por tanto, el objetivo del presente trabajo fue conocer la respuesta de cinco poblaciones locales de JS y una variedad cultivada a la inoculación con juveniles de segundo estadio de este nematodo.

Las semillas de jitomate silvestre (JS) provinieron de frutos recolectados en los municipios de Jiquilpan (19° 59' 5" N, 102° 42' 2" W), y Villamar: Los negritos (20° 03' 28" N, 102° 36' 29" W), El platanal (20° 03' 43" N, 102° 35' 55" W), y Emiliano Zapata (19° 58' 47" N, 102° 37' 12" W) (ubicados en la Ciénega de Chapala "región Michoacán"), los frutos fueron de tamaño pequeño según la clasificación descrita por Álvarez-Hernández *et al.* (2009). Las poblaciones se denominaron como TGM-J, TGM-N, TGM-P, TGM-B y TGM-Z. Las semillas se desinfectaron superficialmente con NaClO al 1% y se germinaron a 25±1 °C. Como referencia de susceptibilidad a *N. aberrans s.l.* se incluyó al cv. Río grande (cvRG) como control. Las plántulas se trasplantaron en macetas conteniendo arena esterilizada y se mantuvieron en una cámara de crecimiento a 27±1 °C con un fotoperiodo de 14 h luz. El riego se realizó cada 24 h, y la fertilización quincenalmente con Nitrofoska™ 12-12-12 (3.1 g por litro de agua). Para la inoculación de las plantas con *N. aberrans s.l.*, el inóculo se obtuvo de raíces agalladas de jitomate (cultivo monoxénico) (población del Colegio de Postgraduados Campus Montecillo, Estado de México, México) (Villar-Luna *et al.*, 2017). La extracción de huevos se realizó según Hussey y Barker (1973), y la obtención de J₂ fue con la técnica de Baermann usando placas de Petri e incubando los huevos en agua esteril a 25±1 °C. La inoculación con J₂ se realizó cuando las plantas cumplieron 25 días de edad. Para contabilizar los nematodos en el interior de las raíces, éstas se

"Michoacán region"); the tomatoes were small in size according to the classification described by Álvarez-Hernández *et al.* (2009). The populations were named TGM-J, TGM-N, TGM-P, TGM-B and TGM-Z. The surface of the seeds was disinfected with 1% NaClO and the seeds germinated at 25±1 °C. As a reference of the susceptibility to *N. aberrans s.l.*, cultivar Río Grande (cvRG) was included as the control. The seedlings were transplanted to pots containing sterilized sand and kept in a growth chamber at 27±1 °C and a photoperiod of 14 h light. Irrigation was applied every 24 h, and fertilization using Nitrofoska™ 12-12-12 (3.1 g per liter of water) every two weeks. For the inoculation of the plants with *N. aberrans s.l.*, the inoculum was obtained from galled tomato roots (monoxenic culture) (population from Colegio de Postgraduados Campus Montecillo, State of Mexico, Mexico) (Villar-Luna *et al.*, 2017). Egg extraction was performed according to Hussey and Barker (1973), and J₂ was obtained by applying Baermann's technique, that is, using Petri dishes and incubating the eggs in sterile water at 25±1 °C. The inoculation with J₂ was carried out when the plants turned 25 days old. To count the nematodes within the roots, the roots were stained using the sodium hypochlorite-acid fuchsin method (Byrd *et al.*, 1983), the number of nematodes per root (NNR) was recorded, and the juvenile and adult stages were observed under an optical microscope (10x) (Zeiss Primo Star, Germany). The galling rate was evaluated using a 0-5 scale: 0: roots without galls; 1: 1-20% galling; 2: 21-40%; 3: 41-60%; 4: 61-80%; and 5: 81-100% (Oka *et al.*, 2009). To determine the number of eggs, they were extracted from each root, according to Hussey and Barker (1973), and counted under a stereoscopic microscope (Zeiss, Germany).

Three independent experiments were established using a completely random design. In experiments

tiñeron por el método hipoclorito de sodio-fucsina ácida (Byrd *et al.*, 1983), se registró el número de nematodos por raíz (NNR) y los estadios juveniles y adultos bajo un microscopio óptico (10x) (Zeiss Primo Star, Germany). El índice de agallamiento se evaluó según una escala de 0-5: 0: raíces sin agallas; 1: 1-20 % de agallamiento; 2: 21-40%; 3: 41-60%; 4: 61-80%; y 5: 81-100% (Oka *et al.*, 2009). Para determinar el número de huevos, de cada raíz se realizó la extracción según Hussey y Barker (1973), y se contabilizaron bajo un microscopio estereoscopio (Zeiss, Germany).

Se establecieron tres experimentos independientes y el diseño experimental fue completamente al azar. En los experimentos 1 y 2 se evaluaron los tratamientos: 1) JS (TGM-J), y 2) cvRG, ambos inoculados con *N. aberrans s. l.*. El primer experimento (E1) comprendió trece plantas de cada genotipo, las cuales fueron crecidas en macetas con 75 cm³ de arena e inoculadas (1000 J₂/planta). A los 21 días posteriores a la inoculación (dpi) se evaluó el NNR (n=5 plantas), y a 45 dpi se registró el índice de agallamiento de raíces (n=8 plantas). El segundo experimento (E2) también comprendió trece plantas de cada genotipo, cada una de ellas se inoculó con 300 J₂, y las evaluaciones se realizaron a 7 y 21 dpi (NNR) (n=4 plantas), y a 60 dpi (número de agallas y huevos) (n=5 plantas). En E2, las plantas fueron crecidas en macetas con 25 cm³ de arena y a 21 dpi fueron trasplantadas por segunda vez en macetas con 75 cm³ (para permitir un mejor desarrollo de raíces). En el experimento 3 (E3), los tratamientos consistieron de cinco genotipos: TGM-J, TGM-N, TGM-P, TGM-B, TGM-Z, y cvRG; las plantas se crecieron en macetas de 25 cm³, el nivel de inoculo fue de 500 J₂ por planta, y a 60 dpi se evaluó el número de agallas por gramo de raíz (n=5 plantas). Los datos del número de nematodos, agallas y huevos fueron transformados a log₁₀ (x + 1), se sometieron a un análisis de varianza (ANOVA), y

1 and 2, the following treatments were evaluated: 1) WT (TGM-J) and 2) cvRG, both inoculated with *N. aberrans s. l.* The first experiment (E1) included thirteen plants of each genotype, which were grown in pots containing 75 cm³ of sand and inoculated (1000 J₂/plant). Twenty-one days post inoculation (dpi), the NNR (n=5 plants) was evaluated, and at 45 dpi, the rate of root galling (n=8 plants) was recorded. The second experiment (E2) also included thirteen plants of each genotype, which were inoculated with 300 J₂, and evaluated at 7 and 21 dpi (NNR) (n=4 plants), and at 60 dpi (number of galls and eggs) (n=5 plants). In E2, the plants were grown in pots containing 25 cm³ of sand, transplanted at 21 dpi for a second time to pots containing 75 cm³ of sand (to allow better root development). In experiment 3 (E3), the treatments included five genotypes: TGM-J, TGM-N, TGM-P, TGM-B, TGM-Z and cvRG; the plants were grown in 25 cm³ pots, the level of the inoculum was 500 J₂ per plant, and galls per gram of root (n=5 plants) were evaluated at 60 dpi. Data of the number of nematodes, galls and eggs were converted to log₁₀ (x + 1), subjected to an analysis of variance (ANOVA) and the means were compared by applying Tukey's method ($p \leq 0.05$) using the SAS program version 9.0 (SAS Institute Inc., 2002).

Juveniles observed in roots of all the genotypes corresponded to stages J₂, J₃ and J₄ at the different evaluation times (Figure 1). Even though there were numerical differences in E1 at 21 dpi, they were not statistically significant, and at this time, stages J₃ and J₄ were evident. In E2, J₃ predominated at 7 dpi, and few J₂ were observed; at 14 dpi, the juveniles corresponded to J₃ and J₄; and at 21 dpi, J₄ predominated. In E1, at 21 dpi, the average percentage of nematodes within the roots was 5.6% in WT (TGM-J) and 6.7% in cvRG. In E2, at 7 dpi, the TGM-J was 20%, while in cvJRG, it was 24.3%; and at 21 dpi, it was 4.7% and 13.2%,

de comparación de medias con el método de Tukey ($p \leq 0.05$) utilizando el programa SAS versión 9.0 (SAS Institute Inc., 2002).

En raíces de todos los genotipos de jitomate, los juveniles observados correspondieron a los estadios J_2 , J_3 y J_4 en los distintos tiempos de evaluación (Figura 1). En el E1, a 21 dpi, aun cuando numéricamente hubo diferencias, éstas no fueron estadísticamente significativas, a este tiempo fueron evidentes los estadios J_3 y J_4 . En el E2, a 7 dpi predominaron J_3 , también se observaron escasos J_2 ; a 14 dpi, los juveniles correspondieron a J_3 y J_4 ; y a 21 dpi, J_4 fueron los predominantes. En el E1, a 21 dpi el porcentaje promedio de nematodos en el interior de las raíces fue de 5.6% en el JS (TGM-J) y de 6.7% en el cvRG. En el E2, a 7 dpi en TGM-J fue de 20% mientras que en cvJRG fue de 24.3%; y a 21 dpi fue de 4.7% y 13.2%, respectivamente

respectively (Table 1). In the third experiment (E3), all the wild tomato populations showed typical *N. aberrans s. l.* galls in their roots (rosary-type galls). It must be noted that in some wild populations, the nematode caused greater galling than in cvRG, but they were not statistically different (Table 2). In E2, the second transplanting promoted better root development, but the number of galls did not increase at 60 dpi.

All the stages of *N. aberrans s.l.* were evident both in WT TGM-J and cvRG, and their characteristics were in agreement with the results described by Manzanilla-López *et al.* (2002), that is, the J_2 had long and thin bodies, J_3 and J_4 were longer and wider (arranged in the shape of a “C” or rolled up), and the adult female had a spindle-to-globose shape (Figure 1D). As for the NNR, the reduced number at 7 dpi (E2) compared to the

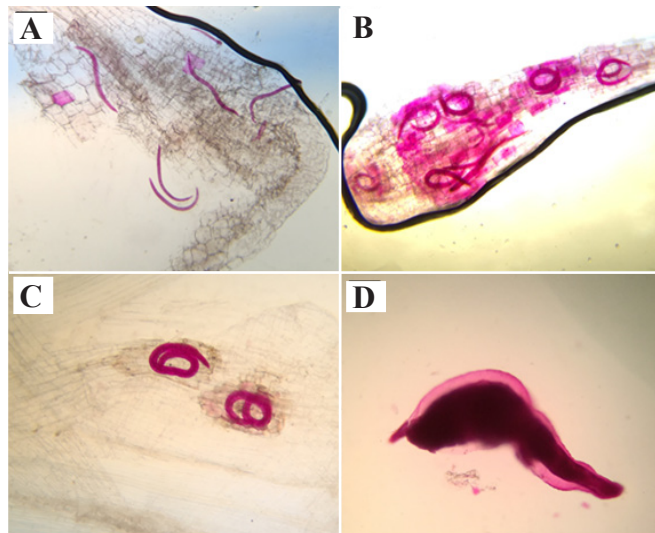


Figura 1. Estadios de *Nacobbus aberrans sensu lato* observados en raíces de *Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme* y *S. lycopersicum* cv. Río grande. A: juveniles del segundo estadio (J_2); B: juveniles del tercer estadio (J_3); C: juveniles del cuarto estadio (J_4); y D: hembra adulta. Fotos representativas de raíces teñidas por el método hipoclorito de sodio-fucsina-ácida.

Figure 1. Stages of *Nacobbus aberrans sensu lato* observed in roots of *Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme* and *S. lycopersicum* cv. Río grande. A: juveniles of the second stage (J_2); B: juveniles of the third stage (J_3); C: juveniles of the fourth stage (J_4); and D: adult female. Representative photos of roots stained using the sodium hypochlorite-acid fuchsin method.

(Cuadro 1). En el tercer experimento (E3), todas las poblaciones de jitomate silvestre mostraron agallas características de *N. aberrans s. l.* en sus raíces (agallamiento tipo rosario). Cabe destacar que, en algunas poblaciones silvestres, el nematodo indujo un mayor agallamiento con respecto al cvRG, no obstante, no fueron estadísticamente diferentes (Cuadro 2). En E2, el segundo trasplante promovió un mejor desarrollo de raíces, no obstante, el número de agallas no se incrementó a 60 dpi. (Figura 2).

Tanto en el JS TGM-J como en el cvRG fueron evidentes todos los estadios de *N. aberrans s.l.*, y sus características fueron consistentes con lo descrito por Manzanilla-López *et al.* (2002); así, los J₂ fueron de cuerpo alargado y delgado, los J₃ y J₄ fueron más largos y anchos (dispuestos en forma de “C” o enrollados, y la hembra adulta fue en forma de huso tendiendo a globosa (Fig. 1D). En cuanto al NNR, el reducido número a 7 dpi (E2) con respecto

initial inoculum (300 J₂) may be associated with the juveniles’ migratory habit, and it is possible that a certain proportion of individuals were outside of the root when measurements were taken, and that not all of them succeeded in invading the root. Before reaching the adult stage, *N. aberrans s.l.* nematodes are usually migratory (they enter and leave the root frequently), and this is a common behavior of J₂, J₃, J₄ and the immature female, while the adult female has a sessile habit similar to that of *Meloidogyne* spp. (Manzanilla-López *et al.*, 2002). Similarly, Godínez-Vidal *et al.* (2013) reported that during the compatible *Capsicum annum*-*N. aberrans* interaction, at 7 dpi only 12.3% of the inoculated J₂ were observed inside the roots. The same as in *Meloidogyne* spp., a certain proportion of individuals that enter the root are different, some are female and others are male; males are vermiform and leave the root, while females become wider

Cuadro 1. Estadios juveniles, agallas y huevos en raíces de tinguaraque (*Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme*) inoculadas con *Nacobbus aberrans sensu lato*.

Table 1. Juvenile stages, galls and eggs in tinguaraque roots (*Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme*) inoculated with *Nacobbus aberrans sensu lato*.

Genotipo	Exp	Nematodos ^z		Agallamiento		Huevos 60 ^y
		7	21	45 ^z	60 ^y	
TGM-J	1	nd	56.40±4.93 (1.75±0.04 ^a)	1.75±0.16 ^a	nd	nd
RG		nd	66.80±6.30 (1.82±0.04 ^a)	2.25±0.31 ^a	nd	nd
TGM-J	2	60.00±12.68 (1.75±0.10 ^a)	14.00±5.12 (1.09±0.16 ^a)	nd	2.46±0.37 (0.53±0.05 ^a)	219.21±21.75 (2.33±0.04 ^a)
RG		73.00±7.12 (1.86±0.04 ^a)	39.75±11.74 (1.56±0.11 ^a)	nd	0.68±0.12 (0.22±0.03 ^b)	137.52±28.77 (2.10±0.10 ^a)

TGM-J: jitomate silvestre; RG: cv. Río grande. 7, 21, 45 y 60: días post-inoculación con *Nacobbus aberrans sensu lato*. [†]Número de nematodos (diferentes estadios) por raíz. [‡]Número de agallas y huevos por g de raíz. [§]Índice de agallamiento evaluado según una escala de 0-5, donde 0: raíces sin agallas; 1: 1-20% de agallamiento; 2: 21-40%; 3: 41-60%; 4: 61-80%; y 5: 81-100% (Oka *et al.*, 2009). nd: no determinado. Los valores representan la media ± error estándar. Medias con la misma letra no son significativamente diferentes (Tukey, *p*<0.05). El ANOVA se realizó utilizando datos transformados [$\log_{10}(x + 1)$] y se muestran entre paréntesis / TGM-J: wild tomato; RG: cv. Río grande. 7, 21, 45 and 60: days post inoculation with *Nacobbus aberrans sensu lato*. [†]Number of nematodes (different stages) per root. [‡]Number of galls and eggs per g of root. [§]Gall index according to a 0-5 scale, where 0: roots without galls; 1: 1-20% galling; 2: 21-40%; 3: 41-60%; 4: 61-80%; and 5: 81-100% (Oka *et al.*, 2009). nd: not determined. The values represent the means ± standard error. Means with the same letter are not statistically different (Tukey, *p*<0.05). The ANOVA was conducted using converted data [$\log_{10}(x + 1)$] and are shown in parentheses.

Cuadro 2. Agallamiento inducido por *Nacobbus aberrans sensu lato* en raíces de *Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme* (tinguaraque).**Table 2. Galls caused by *Nacobbus aberrans sensu lato* in roots of *Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme* (tinguaraque).**

Tratamiento	Agallas/g de raíz
TGM-J	98.38±7.64 (1.99±0.03 ^a)
TGM-N	65.18±12.53 (1.79±0.08 ^a)
TGM-P	90.42±18.76 (1.92±0.10 ^a)
TGM-B	57.22±5.79 (1.76±0.04 ^a)
TGM-Z	59.77±4.27 (1.78±0.03 ^a)
RG	58.32±2.02 (1.77±0.01 ^a)

Los valores representan la media ± error estándar. Medias con la misma letra no son significativamente diferentes (Tukey, $p < 0.05$). RG: cv. Río grande. El ANOVA se realizó utilizando datos transformados [$\log_{10}(x + 1)$] y se muestran entre paréntesis / The values represent the media ± standard error. Means with the same letter are not significantly different (Tukey, $p < 0.05$). RG: cv. Río Grande. The ANOVA was conducted using converted data [$\log_{10}(x + 1)$] and they are shown in parentheses.

al inoculo inicial (300 J₂), se asocia con el hábito migratorio de los juveniles, es posible que cierta

and adopt a sessile stage (Manzanilla-López *et al.*, 2002). This explains what happened in E2, where the NNR at 21 dpi was lower than at 7 dpi. Regarding root galling and egg production, all the WT populations in E2 and E3 were susceptible, because the nematode completed its life cycle, the same as in cvRG. The opposite occurs in resistant plants, since the nematode's life cycle is usually interrupted at any of its juvenile stages. This blockage is conditioned by a hypersensitive response, a mechanism characterized by local necrosis at the infection site, which confines and eliminates the pathogen (Williamson and Kumar, 2006). The resistance to root-knot nematodes is characterized by the inability of the individuals to establish a specialized feeding site, females do not complete their development, and there is minimum formation of galls and eggs, which sometimes cannot even be observed (Williamson and Kumar, 2006). The data on galling and eggs in this study are similar to those reported by Veremis

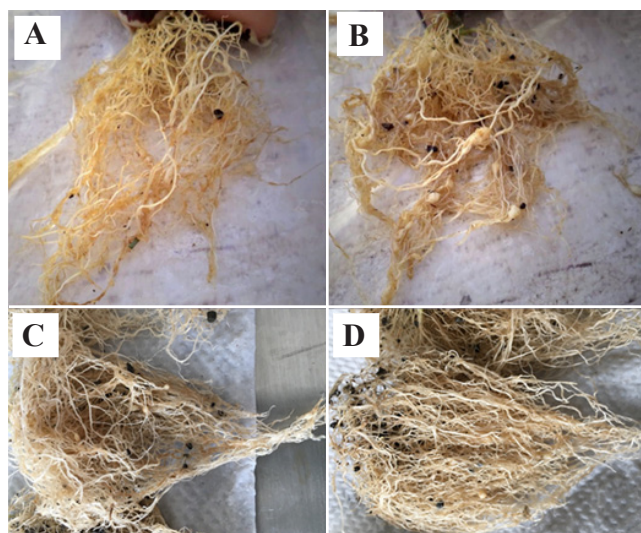


Figura 2. Raíces agalladas por *Nacobbus aberrans sensu lato* (población Montecillo) a 45 (A-B) y 60 (C-D) días post-inoculación. A y C) *Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme*; B y D) *S. lycopersicum* cv. Río grande.

Figure 2. Galls caused by *Nacobbus aberrans sensu lato* in roots (Montecillo population) at 45 (A-B) and 60 (C-D) days post inoculation. A and C) *Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme*; B and D) *S. lycopersicum* cv. Río grande.

proporción de individuos estuvieran fuera de la raíz al momento de realizar el registro, aunado al hecho de que no todos tienen éxito en invadir la raíz. *N. aberrans s.l.*, previo a su etapa adulta, es generalmente migratorio (ingreso y egreso frecuente de la raíz), este comportamiento es común de los J₂, J₃, J₄ y la hembra inmadura; mientras que la hembra adulta exhibe un hábito sésil parecido a *Meloidogyne* spp. (Manzanilla-López *et al.*, 2002). Similarmente, Godínez-Vidal *et al.* (2013) reportaron que en la interacción compatible *Capsicum annuum*-*N. aberrans*, a 7 dpi solo el 12.3% de los J₂ inoculados fueron observados dentro de las raíces. Al igual que en *Meloidogyne* spp., cierta proporción de individuos que ingresan a la raíz se diferencian en hembras y otros en machos, los machos son vermiformes y abandonan la raíz, mientras que las hembras se ensanchan y adoptan el estado sésil (Manzanilla-López *et al.*, 2002). Lo anterior explica lo ocurrido en el E2, donde a 21 dpi hubo un decremento en el NNR con respecto a los 7 dpi. Con relación al agallamiento de raíces y producción de huevos, en los E2 y E3, todas las poblaciones de JS fueron susceptibles, debido a que el nematodo completó su ciclo de vida al igual que en el cvRG. En plantas resistentes ocurre lo opuesto, usualmente el ciclo de vida es interrumpido en cualquiera de los estadios juveniles del nematodo, este bloqueo es condicionado por una respuesta hipersensitiva, mecanismo que se caracteriza por una necrosis local en el sitio de infección, la cual confina y elimina al patógeno (Williamson y Kumar, 2006). La resistencia a nematodos agalladores se caracteriza por el fracaso de los individuos para formar un sitio especializado de alimentación, las hembras no completan su desarrollo, y la formación de agallas y huevos es mínima e incluso no observables (Williamson y Kumar, 2006). Los datos de agallamiento y huevos en este trabajo son similares a los reportados por Veremis *et al.* (1997), quienes confrontaron un

et al. (1997), who confronted an *L. esculentum* var. *cerasiforme* genotype against an Argentinian *N. aberrans s.l.* population; although the number of eggs and galls was lower than that on cv. Rutgers (susceptible), the genotype was considered susceptible. Different *N. aberrans s.l.* populations can induce a different response in their hosts and vice versa. For example, Toledo *et al.* (1993) revealed the great parasitic ability of *N. aberrans s.l.* in 10 hosts: tomato, chili, purslane (*Portulaca oleracea*), sugar beet (*Beta vulgaris*), chard (*Beta vulgaris* var. *cicla*), potato (*Solanum tuberosum*), cucumber (*Cucumis sativus*), radish (*Raphanus sativus*), squash (*Cucurbita pepo*) and bean; six of them were susceptible to four population of the nematode. This also suggested that *N. aberrans s.l.* races are present in Mexico.

The susceptibility of wild plants to phytoparasitic nematodes is not unusual. For example, Veremis *et al.* (1997) found that several wild accessions of *L. chmielewskii*, *L. peruvianum*, *L. peruvianum* var. *glandulosum*, *L. hirsutum* and *L. pimpinellifolium* were susceptible to *N. aberrans s.l.* A study conducted by Ruiz de Galarreta *et al.* (1998), who evaluated 90 wild species of *Solanum* (98 accessions) against *Globodera pallida*, also revealed that only 12 accessions were resistant. However, several of the susceptible ones showed resistance to the *Phytophthora infestans* oomycete and to four phytopathogenic viruses. Under another scenario, the wild relative of *L. pimpinellifolium* (= *S. pimpinellifolium*) was susceptible to *M. javanica*; this genotype had a galling rate similar to that of susceptible tomato lines but was catalogued as tolerant because its fruit production was not altered (Udo *et al.*, 2008). The results reveal that local collections of *S. lycopersicum* var. *cerasiforme* are able to host the *N. aberrans* population used in this study. *N. aberrans s.l.* invaded the roots and completed its development and reproduction cycle.

genotipo de *L. esculentum* var. *cerasiforme* contra una población argentina de *N. aberrans s.l.*; aun cuando el número de huevos y de agallas fue inferior al del cv. Rutgers (susceptible), el genotipo fue considerado susceptible. Diferentes poblaciones de *N. aberrans s. l.* pueden inducir una respuesta distinta en sus hospedantes y viceversa. Por ejemplo, Toledo *et al.* (1993) revelaron la gran capacidad parasítica de *N. aberrans s.l.* sobre diez hospedantes jitomate, chile, verdolaga (*Portulaca oleracea* L.), remolacha (*Beta vulgaris* L.), acelga (*Beta vulgaris* var. *cicla*), papa (*Solanum tuberosum* L.), pepino (*Cucumis sativus* L.), rábano (*Raphanus sativus* L.), calabacita (*Cucurbita pepo* L.), y frijol, seis de ellos fueron susceptibles a cuatro poblaciones del nematodo, lo anterior también sugirió la presencia de razas de *N. aberrans s.l.* en México.

La susceptibilidad de plantas silvestres a nematodos fitoparásitos no es inusual, por ejemplo, Veremis *et al.* (1997) encontraron que varias accesiones silvestres de *L. chmielewskii*, *L. peruvianum*, *L. peruvianum* var. *glandulosum*, *L. hirsutum*, y *L. pimpinellifolium* resultaron susceptibles a *N. aberrans s.l.* También, un trabajo desarrollado por Ruiz de Galarreta *et al.* (1998) quienes evaluaron 90 especies silvestres de *Solanum* (98 accesiones) contra *Globodera pallida*, reveló que solo doce accesiones resultaron resistentes; sin embargo, varias de aquellas que resultaron susceptibles, mostraron resistencia al oomiceto *Phytophthora infestans* y a cuatro virus fitopatógenos. En otro escenario, el pariente silvestre *L. pimpinellifolium* (= *S. pimpinellifolium*) fue susceptible a *M. javanica*, este genotipo presentó un índice de agallamiento similar al de líneas susceptibles de jitomate, no obstante, fue catalogado como tolerante debido a que su producción de frutos no fue alterada (Udo *et al.*, 2008). Los resultados revelan la capacidad de las colectas locales de *S. lycopersicum* var. *cerasiforme* de ser hospedantes de la población de *N. aberrans* utilizada

The above suggests the need to explore other wild native solanaceous plants as possible sources of resistance, because this information is currently scarce. We do not recommend including tinguaraque in *N. aberrans s.l.* management programs (in the region where samples were taken), for example, those that are used as rootstocks in soils infested with the nematode. In addition to its phytosanitary use, tinguaraque is a resource valued by the rural population in western Mexico, because it has food (in sauces) and medicinal uses for humans and animals. Therefore, it is essential to promote its conservation. However, when it grows as a weed in crop fields, it is at risk because herbicides are used and grasses are burned (Rodríguez-Guzmán *et al.*, 2009).

~~~~~ End of the English version ~~~~~

en este trabajo. *N. aberrans s.l.* invadió las raíces, y completó su desarrollo y reproducción. Lo anterior sugiere la necesidad de explorar otras solanáceas silvestres nativas como posibles fuentes de resistencia, información que a la fecha es escasa. No se recomienda la inclusión del tinguaraque en programas de manejo de *N. aberrans s.l.* (en la región donde se realizaron las colectas), por ejemplo, aquellos que involucren su uso como portainjertos en suelos infestados con este nematodo. Aunado al aprovechamiento fitosanitario del tinguaraque, este material constituye un recurso valorado por la población rural en el occidente de México, tiene usos alimenticios -como la elaboración de salsas- y medicinales para humanos y animales; por tanto, es crucial promover su conservación, sin embargo, al crecer como arvense en los cultivos, enfrenta riesgos por el uso de herbicidas y quemas de pastizales (Rodríguez-Guzmán *et al.*, 2009).

## LITERATURA CITADA

- Álvarez-Hernández JC, Cortez-Madrigal H, García-Ruiz I, Ceja-Torres LF y Pérez-Domínguez JF. 2009. Incidencia de plagas en injertos de jitomate (*Solanum lycopersicum*) sobre parientes silvestres. Revista Colombiana de Entomología 35: 150-155. [http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S0120-04882009000200007](http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0120-04882009000200007)
- Blancard D. 2012. Tomato diseases, identification, biology and control: a colour handbook. Second edition. Manson Publishing Ltd. London, UK. 688 p. <http://dx.doi.org/10.1201/b15145>
- Byrd Jr DW, Kirkpatrick T and Barker KR. 1983. An improved technique for clearing and staining plant tissues for detection of nematodes. Journal of Nematology 15:142-143. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2618249/pdf/142.pdf>
- Cabrera VA, Dottori N and Doucet ME. 2017. Histopathology of roots of three tomato cultivars infected with two separate isolates of the false root-knot nematode *Nacobbus aberrans*. European Journal of Plant Pathology 148: 393-403. <http://dx.doi.org/10.1007/s10658-016-1097-1>
- Cristóbal-Alejo J, Mora-Aguilera G, Manzanilla-López RH, Marbán-Néndoza N, Sánchez-García P, Cid del Prado-Vera I and Evans K. 2006. Epidemiology and integrated control of *Nacobbus aberrans* on tomato in Mexico. Nematology 8: 727-737. <http://dx.doi.org/10.1163/156854106778877929>
- FAOSTAT. 2017. Food and Agriculture Organization of the United Nations, FAOSTAT Database. Available online at: <http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC/visualize>
- Godínez-Vidal D, Rocha-Sosa M, Sepúlveda-García EB, Lozoya-Gloria E, Rojas-Martínez RI, Guevara-Olvera L and Zavaleta-Mejía E. 2013. Transcript accumulation of the mevalonate pathway genes and enzymatic activity of HMGC<sub>o</sub>A-r and EAS in chilli CM-334 infected by the false root-knot nematode *Nacobbus aberrans*. Plant and Soil 372: 339-348. <http://dx.doi.org/10.1007/s11104-013-1743-8>
- Grandillo S, Chetelat R, Knapp S, Spooner D, Peralta I, Camareri M, Perez O, Termolino P, Tripodi P, Chiusano ML, Ercolano MR, Frusciant L, Monti L and Pignone D. 2011. *Solanum* sect. *Lycopersicon*. Pp: 129-215. In: Kole C (ed.). Wild crop relatives: genomic and breeding resources, vegetables. Springer Heidelberg Dordrecht London New York. 282 p. <http://dx.doi.org/10.1007/978-3-642-20450-0>
- Hajjar R and Hodgkin T. 2007. The use of wild relatives in crop improvement: a survey of developments over the last 20 years. Euphytica 156:1-13. <http://dx.doi.org/10.1007/s10681-007-9363-0>
- Hallmann J and Meressa BH. 2018. Nematode parasites of vegetables. Pp: 346-410. In: Sikora RA, Coyne D, Hallmann J and Timper P. (eds.). Plant parasitic nematodes in subtropical and tropical agriculture. Third edition. CABI International. Oxfordshire, UK. 876 p. <http://dx.doi.org/10.1079/9781786391247.0346>
- Hussey RS and Barker KR. 1973. A comparison of methods of collecting inocula for *Meloidogyne* spp., including a new technique. The Plant Disease Reporter 57: 1025-1028. <https://babel.hathitrust.org/cgi/pt?id=uc1.31175001263642;view=1up;seq=491>
- Manzanilla-López RH, Costilla MA, Doucet M, Franco J, Inserra RN, Lehman PS, Cid del Prado-Vera I, Souza RM, and Evans K. 2002. The genus *Nacobbus* Thorne & Allen, 1944 (Nematoda: Pratylenchidae): systematics, distribution, biology and management. Nematropica 32:149-227. <http://journals.fcla.edu/nematropica/article/view/69655>
- Oka Y, Shuker S and Tkachi N. 2009. Nematicidal efficacy of MCW-2, a new nematicide of the fluoroalkenyl group, against the root-knot nematode *Meloidogyne javanica*. Pest Management Science 65: 1082-1089. <http://dx.doi.org/10.1002/ps.1796>
- Reid A, Manzanilla-López RH and Hunt DJ. 2003. *Nacobbus aberrans* (Thorne, 1935) Thorne & Allen, 1944 (Nematoda: Pratylenchidae); a nascent species complex revealed by RFLP analysis and sequencing of the ITS-rDNA region. Nematology 5: 441-451.
- Rodríguez-Guzmán E, Vargas-Canela D, Sánchez-González JJ, Lépiz-Ildefonso R, Rodríguez-Contreras A, Ruiz-Corral JA, Puente-Ovalle P y Miranda-Medrano R. 2009. Etimología de *Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme* en el occidente de México. Naturaleza y Desarrollo 7:45-57. [https://www.ciidiroaxaca.ipn.mx/revista/sites/www.ciidiroaxaca.ipn.mx.revista/files/pdf/vol7num2/NatyDes\\_Vol-7-2-Art4.pdf](https://www.ciidiroaxaca.ipn.mx/revista/sites/www.ciidiroaxaca.ipn.mx.revista/files/pdf/vol7num2/NatyDes_Vol-7-2-Art4.pdf)
- Ruiz de Galarreta JI, Carrasco A, Salazar A, Barrena I, Iturritxa E, Marquinez R, Legorburu FJ and Ritter E. 1998. Wild *Solanum* species as resistance sources against different pathogens of potato. Potato Research 41: 57-68. <http://dx.doi.org/10.1007/BF02360262>
- Sánchez-Peña P, Oyama K, Núñez-Farfán J, Fornoni J, Hernández-Verdugo S, Márquez-Guzmán J and Garzón-Tiznado JA. 2006. Sources of resistance to whitefly (*Bemisia spp.*) in wild populations of *Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme* (Dunal) spooner G.J. Anderson et R.K. Jansen in Northwestern Mexico. Genetic Resources and Crop Evolution 53: 711-719. <http://dx.doi.org/10.1007/s10722-004-3943-9>
- SAS Institute Inc. 2002. SAS Procedures Guide, Version 9.0 (Computer program). SAS Institute Inc., Cary, N.C.
- Toledo RJC, Sosa-Moss C y Zavaleta-Mejía E. 1993. Gama de hospederos de cinco poblaciones mexicanas de *Nacobbus aberrans*. Nematropica 23: 105-108. <http://journals.fcla.edu/nematropica/article/view/64066>
- Udo IA, Uguru MI, Ogbuji RO and Ukeh DA. 2008. Sources of tolerance to root-knot nematode, *Meloidogyne javanica*, in cultivated and wild tomato species. Plant Pathology Journal 7: 40-44. <http://dx.doi.org/10.3923/ppj.2008.40.44>
- Veremis JC, Cap GB and Roberts PA. 1997. A search for resistance in *Lycopersicon* spp. to *Nacobbus aberrans*. Plant Disease 81: 217-221. <http://dx.doi.org/10.1094/PDIS.1997.81.2.217>
- Villar-Luna E, Rojas-Martínez RI, Reyes-Trejo B, Gómez-Rodríguez O and Zavaleta-Mejía E. 2017. Mevalonate pathway genes expressed in chilli CM334 inoculated with *Phytophthora capsici* and infected by *Nacobbus aberrans* and *Meloidogyne enterolobii*. European Journal of Plant Pathology 148:867-881. <https://doi.org/10.1007/s10658-016-1142-0>
- Williamson VM and Kumar A. 2006. Nematode resistance in plants: the battle underground. Trends in Genetics 22: 396-403. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tig.2006.05.003>

Yaghoobi J, Kaloshian I, Wen Y and Williamson VM. 1995. Mapping a new nematode resistance locus in *Lycopersicon peruvianum*. Theoretical and Applied Genetics 91: 457-464. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00222973>