



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA

Caracterización morfológica y molecular de fitonematodos asociados a *Musa spp.*, en el Valle del Cauca y el eje cafetero

Donald Heberth Riascos Ortiz

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias Agropecuarias
Palmira, Colombia

2019

Caracterización morfológica y molecular de fitonematodos asociados a *Musa* spp., en el Valle del Cauca y el eje cafetero

Donald Heberth Riascos Ortiz

Tesis de investigación presentada como requisito parcial para optar al título de:
Doctor en Ciencias Agropecuarias

Director:

Ph.D. Jaime Eduardo Muñoz Flórez

Codirectora:

Ph.D. Ana Teresa Mosquera

Línea de Investigación:

Protección de Cultivos

Grupo de Investigación:

Diversidad Biológica

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias Agropecuarias
Palmira, Colombia

2019

Dedicatoria

A mis hijos Danna y Daniel Riascos Arias por ser quienes me motivan cada día a cumplir mis metas. Los amo, espero ser su apoyo hasta que Dios me lo permita. A mis padres por inculcar en mi valores y por enseñarme a alcanzar mis propósitos con mi propio esfuerzo. A carolina Arias, Maritza Riascos, Juana Cabeza, por el apoyo brindado

Agradecimientos

Al profesor Jaime Eduardo Muñoz Flórez, vinculado a la Universidad Nacional de Colombia, sede Palmira, por su apoyo y disposición en la estructuración y ejecución de la propuesta de investigación. Siempre estuvo presto a atender mis inquietudes y a través de su gestión y su forma de ser diligente facilitó los procesos académicos, investigativos y administrativos que llevaran a feliz término esta investigación.

A la profesora Ana Teresa Mosquera, vinculada al Departamento de Ciencias Naturales y Matemáticas de la Universidad Pontificia Javeriana, sede Cali, por sus valiosos aportes académicos y científicos durante la formulación y ejecución de esta investigación, siempre mostrando plena disposición para atender y resolver mis dudas. En ocasiones hubo llamados de atención, que tomé de la mejor manera porque estos siempre fueron constructivos y tenían como única intención ayudar a mi formación académico-investigativa.

A la Doctora Francia Varón de Agudelo, Consultora del Centro de Investigación en Palma de Aceite-CENIPALMA y docente del curso de Nematología para posgrado en la Facultad de Ciencias Agropecuarias de la Universidad Nacional de Colombia, sede Palmira, por enseñarme a identificar fitonematodos, pero también por ser una excelente maestra, empeñada en que la nematología en Colombia continúe vigente. Agradezco sus valiosos comentarios, aportes y sugerencias durante la formulación y ejecución de esta investigación.

A Colciencias y Colfuturo, por proveer a través de la beca 727 de 2015, los recursos financieros para matrícula, sostenimiento, pasantía y proyecto de investigación. De igual manera agradezco a la Oficina de Relaciones Exteriores de la Universidad Nacional de Colombia, sede Palmira, por el apoyo financiero brindado por concepto de pasantía internacional.

VI Caracterización morfológica y molecular de fitonematodos asociados a *Musa* spp. en el Valle del Cauca y el eje cafetero

Al proyecto de investigación denominado “Tecnologías innovadoras para el manejo integrado de plagas y enfermedades limitantes de plátano y banano en el Valle del Cauca”, por el apoyo financiero para la adquisición de reactivos de biología molecular y la colecta de muestras de suelo rizosférico y raíces en cultivos de plátano y banano.

A Marcelo Gonçalves de Oliveira, investigador científico del Instituto Biológico de Campinas-Brasil, por acogerme y hacerme sentir bien durante mi estancia en el Laboratorio de Nematología de la misma institución, como parte de una pasantía internacional, que me permitió afianzar conocimientos, aprender técnicas de taxonomía clásica para la identificación de nematodos fitoparásitos y bioquímicas para la identificación de especies de *Meloidogyne*.

A Paula Rúgeles, estudiante de doctorado en Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Colombia, sede Palmira, por su orientación y apoyo brindado durante mi estancia en el Laboratorio de Biología Molecular de la Universidad Nacional de Colombia, sede Palmira. También por ser una persona diligente, su experiencia permitió que los dispendiosos trámites administrativos para ejecución del presupuesto asignado al proyecto, no retrasaran la investigación.

A Danny Rojas, Ph.D. y Ángel Vale, Ph.D., por su buena disposición para asesorar el análisis bioinformático de las secuencias de ADN de fitonematodos. De igual manera, agradezco sus aportes, correcciones y sugerencias realizadas como revisores de los artículos derivados de esta investigación.

A Jorge Mario Londoño, M. Sc., por su apoyo durante la fase de estandarización de metodologías de biología molecular para la amplificación y purificación de productos de PCR. También por propiciar espacios de discusión de tópicos académicos y de capacitación para el análisis bioinformático de secuencias de ADN.

A Carlos Emiro Arboleda, estudiante de Maestría en Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Colombia, sede Palmira, por el apoyo brindado durante la fase de colecta y procesamiento de muestras de suelo rizosférico y raíces con fines de extracción de fitonematodos asociados a cultivos de plátano y banano.

Zulaima Elizabeth Vargas, estudiante de Maestría en Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Colombia, sede Palmira, por su gestión y acompañamiento en campo para la colecta de muestras en cultivos de plátano y banano.

A los productores de plátano y banano, por permitirnos el ingreso a sus sistemas de producción para la toma de muestras. Pese al incumplimiento de promesas por parte de proyectos y personas en el pasado, como fue manifestado por algunos de ellos, siempre hubo la mejor disposición para atender nuestras visitas.

Al grupo de investigación en Diversidad Biológica y los compañeros del Laboratorio de Biología Molecular de la Universidad Nacional de Colombia, sede Palmira, por acogerme de la mejor manera, sobre todo al principio, cuando me sentía un total desconocido. Gracias al grupo entendí las ventajas de trabajar en sinergia con otras personas.

A Patricia Mosquera, estudiante de doctorado en Ciencias Agrarias y a la Bióloga Mabell Orobio, por sus orientaciones para la preparación de muestras de fitonematodos y análisis de Microscopía de la Universidad del Cauca.

A Erminio Paredes Valencia, Ph.D., y al ingeniero agrónomo Francisco Sánchez por el soporte brindado para el análisis e interpretación estadística de los datos poblacionales registrados para los fitonematodos asociados a *Musa spp.*

A los jurados evaluadores, por el tiempo invertido y disposición para evaluar la propuesta de investigación y los resultados de la misma. Sus recomendaciones fueron importantes para llevar a feliz término esta investigación.

Resumen

Con el propósito de ampliar la información taxonómica de los fitonemátodos asociados a cultivos de *Musa* spp., en el Valle del Cauca y el eje cafetero, en el presente estudio fueron colectadas muestras compuestas de raíces y suelo rizosférico en cultivos de plátano y banano de diferentes municipios del Valle del Cauca, Quindío, Risaralda y Caldas. A las muestras se les realizó la extracción, cuantificación e identificación de fitonemátodos hasta nivel de género. Posteriormente, a los géneros con mayor distribución geográfica y densidad poblacional se les realizó la identificación de especies mediante análisis morfológico como patrón perineal, morfométrico como mediciones de caracteres diagnósticos, bioquímico como perfil electroforético de esterasa y molecular como amplificación y secuenciación del segmento D2-D3 del ARN ribosomal, Citocromo oxidasa subunidad I y Nad5 del ADN mitocondrial. Se encontró que los géneros de fitonemátodos con mayor prominencia en raíces fueron *Meloidogyne*, *Helicotylenchus*, *Radopholus*, *Pratylenchus* y *Rotylenchulus*, con valores de 3869, 2396, 877, 65 y 10; mientras que en suelo rizosférico fueron *Helicotylenchus*, *Meloidogyne*, *Rotylenchulus* y *Radopholus*, con valores de 600, 373, 71 y 47, respectivamente. Con los análisis morfológicos, morfométricos, bioquímicos y moleculares se identificaron nueve especies de fitonemátodos, así: cuatro de *Meloidogyne* (*M. incognita*, *M. incognita* var. *acrita*, *M. arenaria* y *M. hispanica*), cuatro de *Helicotylenchus* (*H. multicinctus*, *H. dihystera*, *H. cf. erythrinae* y *H. cf. californicus*) y una de *Rotylenchulus* (*R. reniformis*).

Palabras clave: Plátano, banano, *Meloidogyne*, *Helicotylenchus* y *Rotylenchulus*.

Abstract

For to amply the taxonomic information of the plant-parasitic nematodes associated with *Musa* spp. crops in the department of the Valle del Cauca and “eje cafetero”, in the present research were taken compound samples of roots and soil in plantain and banana crops of different municipalities of Valle del Cauca, Quindío, Risaralda and Caldas. Of the samples collected, were isolated, identified to the level genus and quantified the plant-parasitic nematodes. Posteriorly, the plant-parasitic nematodes of the genus with major geographic distribution and population density were identified to the level of specie through of morphological (perineal patterns), morphometric (measurements of diagnostic characters), biochemical (electrophoretic profile of esterase isozyme) and molecular (amplification and secuencionat of D2-D3 expansion segment of RNAr and Citochrome oxidase subunit I-COI and NAD5 of DNAmt) analysis. According with the results, the plant-parasitic nematodes genus with major prominence in roots were *Meloidogyne*, *Helicotylenchus*, *Radopholus*, *Pratylenchus* y *Rotylenchulus*, with value of 3869, 2396, 877, 65 y 10, while in soil were *Helicotylenchus*, *Meloidogyne*, *Rotylenchulus* y *Radopholus* with 600, 373, 71 y 47, respectively. According with morphological, morphometrical, biochemical and molecular data, nine plant-parasitic nematodes species were identified in plantain and banana, four of *Meloidogyne* (*M. incognita*, *M. incognita* var. *acrita*, *M. arenaria* y *M. hispanica*), four of *Helicotylenchus* (*H. multicinctus*, *H. dihystera*, *H. cf. erythrinae* y *H. cf. californicus*) and one of *Rotylenchulus* (*R. reniformis*).

Keywords: Plantain, banana, *Meloidogyne*, *Helicotylenchus* y *Rotylenchulus*.

Contenido

	Pág.
Resumen.....	XI
Lista de figuras	XV
Lista de tablas.....	XX
Introducción	1
1. Importancia relativa de fitonematodos asociados a <i>Musa spp</i>.....	5
1.1 Introducción.....	5
1.2 Materiales y métodos	9
1.2.1 Localización	9
1.2.2 Muestreo	9
1.2.3 Extracción de fitonematodos	9
1.2.4 Identificación y cuantificación de poblaciones de fitonematodos	10
1.2.5 Análisis estadístico de datos poblacionales	11
1.3 Resultados.....	12
1.4 Discusión	26
2. Identificación de especies de <i>Meloidogyne</i> asociadas a <i>Musa spp</i>.....	33
2.1 Introducción.....	33
2.2 Materiales y métodos	35
2.2.1 Muestreo y extracción de nematodos	35
2.2.2 Identificación morfológica de nematodos	36
2.2.3 Identificación bioquímica de nematodos	36
2.2.4 Identificación molecular	37
2.2.5 Análisis filogenético	37
2.3 Resultados.....	38
2.3.1 Identificación morfológica	38
2.3.2 Identificación bioquímica	38
2.3.3 Identificación molecular	39
2.3.4 Análisis filogenético	42
2.4 Discusión	48
3. Identificación de especies de <i>Helicotylenchus</i> asociadas a <i>Musa spp</i>.....	53
3.1 Introducción	53

3.2 Materiales y métodos	54
3.2.1 Área de estudio, muestreo y extracción de nematodos.....	54
3.2.2 Análisis morfológico y morfométrico.....	55
3.2.3 Análisis estadístico	55
3.2.4 Extracción, amplificación y secuenciación de ADN	55
3.2.5 Análisis filogenético	56
3.3 Resultados.....	57
3.3.1 Identificación morfológica y morfométrica de nematodos.....	57
3.3.2 Identificación molecular de nematodos	66
3.3.3 Relaciones filogenéticas de los nematodos	67
3.4 Discusión	70
4. Identificación de especies de <i>Rotylenchulus</i> asociadas a <i>Musa</i> spp.	75
4.1 Introducción.....	75
4.2 Materiales y métodos	77
4.2.1 Muestreo, extracción, análisis morfológico y morfométrico de nematodos .	77
4.2.2 Análisis estadístico	78
4.2.3 Análisis molecular	78
4.2.4 Análisis filogenético	79
4.3 Resultados.....	80
4.3.1 Identificación morfológica y morfométrica	80
4.3.2 Identificación molecular	83
4.4 Discusión	87
5. Conclusiones y recomendaciones.....	91
5.1 Conclusiones.....	91
5.2 Recomendaciones	93
Referencias Bibliográficas	95

Listas de figuras

	Pág.
Figura 1-1. Ubicación geográfica, altitudinal de los municipios muestreados en los departamentos del Valle del Cauca, Risaralda, Quindío, Caldas y Antioquía e información de los géneros de fitonematodos con mayor importancia relativa.	14
Figura 1-2. Análisis de conglomerados para nematodos en raíces de plátano y banano en las diferentes localidades muestreadas.	20
Figura 1-3. Análisis de conglomerados para nematodos en suelo rizosférico de plátano y banano en las diferentes localidades muestreadas.....	21
Figura 1-4. Correlaciones entre las densidades en raíces y suelo para los fitonematodos con mayor importancia relativa. A. Correlaciones entre las densidades en raíces y suelo para los fitonematodos con mayor importancia relativa. A. <i>Meloidogyne</i> , B. <i>Helicotylenchus</i> , C. <i>Radopholus</i> y D. <i>Pratylenchus</i>	24
Figura 1-5. Correlaciones entre fitonematodos con importancia relativa en raíces y suelo. A. <i>Meloidogyne</i> y <i>Helicotylenchus</i> en raíces, B. <i>Meloidogyne</i> y <i>Radopholus</i> en raíces, C. <i>Meloidogyne</i> y <i>Pratylenchus</i> en raíces, D. <i>Meloidogyne</i> y <i>Helicotylenchus</i> en suelo, E. <i>Meloidogyne</i> y <i>Radopholus</i> en suelo y F. <i>Meloidogyne</i> y <i>Pratylenchus</i> en suelo.....	25
Figura 1-6. Correlaciones entre fitonematodos con importancia relativa cuando uno de ellos ocurre en raíces y el otro en suelo. A. <i>Meloidogyne</i> en raíces y <i>Helicotylenchus</i> en suelo, B. <i>Helicotylenchus</i> en raíces y <i>Pratylenchus</i> en suelo, C. <i>Helicotylenchus</i> en raíces y <i>Rotylenchulus</i> en suelo, D. <i>Radopholus</i> en raíces y <i>Meloidogyne</i> en suelo, E. <i>Helicotylenchus</i> en raíces y <i>Radopholus</i> en suelo y F. <i>Meloidogyne</i> en raíces y <i>Pratylenchus</i> en suelo.	26

Figura 2-1. Patrón perineal de *M. incognita* (Poblaciones S4, S6 y S7). C. Patrón perineal de *M. incognita* var. *acrita* (Población S6). D. Perfil electroforético de esterasa para poblaciones de *Meloidogyne* asociadas con *Musa spp.* en Colombia. Líneas 1-5: material de cinco hembras diferentes de la misma población fueron colocados en un solo pozo. Línea 6-10: material de una sola hembra de una población fue colocado en un solo pozo. Línea 1. *M. javanica* -j3 ($R_m = 1,00; 1,25; 1,40$), Línea 2. *M. incognita* -I1 ($R_m = 1,00$) asociado a la rizosfera de banano en Calarcá-Quindío (S7), Línea 3. *M. incognita* -I1 ($R_m = 1,00$) asociado con raíces de banano en Calarcá-Quindío (S7), Línea 4. *M. incognita* -I1 ($R_m = 1,00$) y *M. incognita* var. *acrita* -F1 ($R_m = 1,25$) asociado a la rizosfera de plátano en Calarcá-Quindío (S6), Línea 5. *M. incognita* var. *acrita* -F1 ($R_m = 1,25$) asociado con raíces de plátano en Calarcá-Quindío (S6), Línea 6. *M. incognita* -I1 ($R_m = 1,00$) asociado a la rizosfera de plátano en Córdoba-Quindío (S4), Línea 7. *M. incognita* -I1 ($R_m = 1,00$) asociado con la rizosfera de banana en Calarcá-Quindío (S7), Línea 8. *M. incognita* -I1 ($R_m = 1,00$) asociado con raíces de banana en Calarcá-Quindío (S7), Línea 9. *M. incognita* var. *acrita* -F1 ($R_m = 1,25$) asociado a la rizosfera de plátano en Calarcá-Quindío (S6) y Línea 10. *M. incognita* -I1 ($R_m = 1,00$) asociado con raíces de plátano en Calarcá-Quindío (S6)..... 40

Figura 2-2. Filogenia con Máxima Verosimilitud de *Meloidogyne* basado en el segmento de expansión D2-D3 de 28S ARNr y 250 bootstraps. El grupo externo (*Pratylenchus scribneri*) es mostrado con letra de color gris; las secuencias obtenidas en este estudio aparecen con letra negrita. Los valores en los nodos representan el soporte de bootstrap. La escala representa el número de sustituciones por sitio 43

Figura 2-3. Filogenia Bayesiana de *Meloidogyne* basada en el segmento de expansión D2-D3 de 28S ARNr. La filogenia es un árbol consenso de una distribución posterior de 1600 árboles que fueron inferidos en MrBayes. El grupo externo (*Pratylenchus scribneri*) es mostrado en letra de color gris; las secuencias obtenidas en este estudio aparecen con letra negrita. Los valores en los nodos representan la probabilidad posterior. La escala representa el número de sustituciones por sitio. 44

Figura 2-4. Filogenia con Máxima Verosimilitud de *Meloidogyne* basado en citocromo oxidase subunidad I (COI) y 250 bootstraps. El grupo externo (*Pratylenchus brachyurus*) es mostrado con letra de color gris; las secuencias obtenidas en este estudio aparecen con letra negrita. Los valores en los nodos representan el soporte de bootstrap. La escala representa el número de sustituciones por sitio. 45

Figura 2-5. Filogenia Bayesiana de *Meloidogyne* basada en citocromo oxidasa subunidad I (COI). La filogenia es un árbol consenso de una distribución posterior de 1600 árboles que fueron inferidos en MrBayes. El grupo externo (*Pratylenchus brachyurus*) es mostrado en letra de color gris; las secuencias obtenidas en este estudio aparecen con letra negrita. Los valores en los nodos representan la probabilidad posterior. La escala representa el número de sustituciones por sitio. 46

- Figura 2-6.** Filogenia con Máxima Verosimilitud de *Meloidogyne* basado en Nad5 y 250 bootstraps. El grupo externo (*Aphelenchoides besseyi*) es mostrado con letra de color gris; las secuencias obtenidas en este estudio aparecen con letra negrita. Los valores en los nodos representan el soporte de bootstrap. La escala representa el número de sustituciones por sitio..... 47
- Figura 2-7.** Filogenia Bayesiana de *Meloidogyne* basada en Nad5. La filogenia es un árbol consenso de una distribución posterior de 1600 árboles que fueron inferidos en MrBayes. El grupo externo (*Aphelenchoides besseyi*) es mostrado en letra de color gris; las secuencias obtenidas en este estudio aparecen con letra negrita. Los valores en los nodos representan la probabilidad posterior. La escala representa el número de sustituciones por sitio..... 48
- Figura 3-1.** *Helicotylenchus multicinctus*. A. Habitus post–mortem de una hembra, B y C. Región anterior del cuerpo de una hembra, D y E. Región posterior del cuerpo de una hembra. F. Región media del cuerpo de una hembra. G. Un macho. vu = Vulva, dgo = Orificio de la glándula dorsal esofágica, an = Ano, lf = Campo lateral, sptc = Espermatoteca, spc = Espícula..... 59
- Figura 3-2.** A. Habitus post–mortem de una hembra de *H. dihystera*, B. Región anterior del cuerpo de una hembra de *H. dihystera*, C. Región Posterior del cuerpo de una hembra de *H. dihystera*, D. Habitus post–mortem de una hembra de *H. erythrinae*, E. Región anterior del cuerpo de una hembra de *H. erythrinae*, F. Región posterior del cuerpo de una hembra de *H. erythrinae*, G. Espermatoteca llena de esperma de una hembra de *H. erythrinae*, H. Habitus post–mortem de una hembra de *H. californicus*, I. Región anterior del cuerpo de una hembra de *H. californicus*, J. Región Posterior del cuerpo de una hembra de *H. californicus* con proyección ventral corta y puntiaguda, K. Región posterior del cuerpo de una hembra de *H. californicus* con proyección ventral corta y roma..... 60
- Figura 3-3.** Poblaciones de *H. multicinctus* (HM), *H. dihystera* (HD), *H. erythrinae* (HE) y *H. californicus* (HC) de Colombia y Brasil pueden ser asignadas a su especie correspondiente basado en datos morfométricos. Se muestran los dos primeros ejes del Análisis de Componentes Principales (PCA). 65
- Figura 3-4.** Dendrograma obtenido por un Análisis de Conglomerados para clasificar las poblaciones colombianas y brasileras de *H. multicinctus* (HM), *H. dihystera* (HD), *H. erythrinae* (HE) y *H. californicus* (HC). 65

Figura 3-5. Filogenia con Máxima Verosimilitud de *Helicotylenchus*. El árbol fue estimado usando el segmento de expansión D2–D3 del 28S ARNr y 250 bootstraps. El grupo externo (*Rotylenchus magnus*) es mostrado en tipo de letra de color gris; las secuencias obtenidas en este estudio aparecen con letra negrita. Los valores en los nodos representan el soporte de bootstrap. La escala representa el número de sustituciones por sitio. 69

Figura 3-6. Filogenia Bayesiana de *Helicotylenchus* basada en el segmento de expansión D2–D3 del 28S ARNr. La filogenia es un árbol consenso de una distribución posterior de 1600 árboles que fueron inferidos en MrBayes. El grupo externo (*Rotylenchus magnus*) es mostrado en letra de color gris; las secuencias obtenidas en este estudio aparecen con letra negrita. Los valores en los nodos representan la probabilidad posterior. La escala representa el número de sustituciones por sitio. 70

Figura 4-1. Biplot para poblaciones colombianas y brasileras de *Rotylenchulus reniformis* asociadas con banana y plátano y otras especies del género. Se muestran los dos primeros ejes de un Análisis de componentes principales (PCA). 80

Figura 4-2. *Rotylenchulus reniformis*. A. Hembra inmadura, B. Macho, C y D. Región anterior del cuerpo de una hembra, E. Región posterior de una hembra inmadura y F. Región posterior de un macho. v = Vulva, s = Espícula, dgo = Orificio de la Glándula Esofágica Dorsal, an = Ano, h = Porción hialina de la cola. 82

Figura 4-3. Filogenia con Máxima Verosimilitud de *Rotylenchulus* estimado usando el segmento de expansión D2–D3 del 28S ARNr y 250 bootstraps. El grupo externo (*Hoplolaimus seinhorsti*) es mostrado con letra de color gris; las secuencias obtenidas en este estudio aparecen con letra negrita. Los valores en los nodos representan el soporte de bootstrap. La escala representa el número de sustituciones por sitio. 84

Figura 4-4. Filogenia Bayesiana de *Rotylenchulus* basada en el segmento de expansión D2–D3 del 28S ARNr. La filogenia es un árbol consenso de una distribución posterior de 1600 árboles que fueron inferidos en MrBayes. El grupo externo (*Hoplolaimus seinhorsti*) es mostrado en letra de color gris; las secuencias obtenidas en este estudio aparecen con letra negrita. Los valores en los nodos representan la probabilidad posterior. La escala representa el número de sustituciones por sitio. 85

Figura 4-5. Filogenia con Máxima Verosimilitud de *Rotylenchulus*. El árbol fue estimado usando citocromo oxidasa subunidad I (COI) y 250 bootstraps. El grupo externo (*Hoplolaimus magnystilus*) es mostrado con letra de color gris; las secuencias obtenidas en este estudio aparecen con letra negrita. Los valores en los nodos representan el soporte de bootstrap. La escala representa el número de sustituciones por sitio. 86

Figura 4-6. Filogenia Bayesiana de *Rotylenchulus* basada en citocromo oxidase subunidad I (COI). La filogenia es un árbol consenso de una distribución posterior de 1600 árboles que fueron inferidos en MrBayes. El grupo externo (*Hoplolaimus magnystilus*) es mostrado en letra de color gris; las secuencias obtenidas en este estudio aparecen con letra negrita. Los valores en los nodos representan la probabilidad posterior. La escala representa el número de sustituciones por sitio..... 87

Listas de tablas

	Pág.
Tabla 1-1. Ubicación de los sistemas de producción en los diferentes departamentos...	13
Tabla 1-2. Parámetros ecológicos y parasíticos de fitonematodos asociados a raíces de plátano y banano en los departamentos del Valle del Cauca, Quindío, Risaralda y Caldas*.	15
Tabla 1-3. Parámetros ecológicos y parasíticos de fitonematodos asociados a la rizósfera de plátano y banano en los departamentos del Valle del Cauca, Quindío, Risaralda y Caldas*.....	16
Tabla 1-4. Parámetros ecológicos y parasíticos de fitonematodos asociados a raíces de plátano y banano en los diferentes municipios muestreados en el Valle del Cauca, Quindío, Risaralda y Caldas.....	17
Tabla 1-5. Parámetros ecológicos y parasíticos de fitonematodos asociados a suelo rizosférico de plátano y banano en los diferentes municipios muestreados en el Valle del Cauca, Quindío, Risaralda y Caldas.	18
Tabla 1-6. Valor de prominencia de fitonematodos asociados a raíces y suelo rizosférico de plátano y banano.	20
Tabla 1-7. Análisis de conglomerados para nematodos en raíces y suelo rizosférico de plátano y banano en las diferentes localidades muestreadas.....	21
Tabla 1-8. Análisis de correlación de Pearson con el total de datos registrados para cada muestra y género o tipo de nematodo.....	22
Tabla 1-9. Valores propios y varianza total para cada componente principal.	22
Tabla 1-10. Correlación entre los primeros cuatro componentes principales y las variables densidad de nematodos en raíces y en suelo.....	22

Tabla 1-11. Análisis de correlación de Pearson con los registros poblacionales en raíces y suelo para los géneros de fitonematodos con mayor importancia relativa.	23
Tabla 2-1. Información de las muestras colectadas en cultivos de <i>Musa</i> spp. en el Valle del Cauca, Quindío, Risaralda y Caldas entre 2016-2018 y utilizadas para identificación de especies de <i>Meloidogyne</i>	35
Tabla 2-2. Especies de <i>Meloidogyne</i> identificadas en cultivos de <i>Musa</i> spp. en el Valle del Cauca, Quindío, Risaralda y Caldas mediante análisis morfológico, bioquímico y molecular.	41
Tabla 3-1. Datos morfométricos de poblaciones estudiadas y de referencia de <i>H. multicinctus</i>	61
Tabla 3-2. Datos morfométricos de poblaciones estudiadas y de referencia de <i>H. dihystera</i>	62
Tabla 3-3. Datos morfométricos de poblaciones estudiadas y de referencia de <i>H. erythrinae</i>	63
Tabla 3-4. Datos morfométricos de poblaciones estudiadas y de referencia de <i>H. californicus</i>	64
Tabla 3-5. Valores propios y varianza total para cada componente principal.	66
Tabla 3-6. Correlaciones entre los primeros cuatro componentes principales y los parámetros morfométricos de hembras en <i>Helicotylenchus</i> spp.	66
Tabla 3-7. Especies de <i>Helicotylenchus</i> identificadas en cultivos de <i>Musa</i> spp. en el Valle del Cauca, Quindío y Risaralda mediante análisis morfológico y molecular.	67
Tabla 4-1. Datos morfométricos de poblaciones estudiadas y de referencia para <i>R. reniformis</i> y <i>R. borealis</i>	81
Tabla 4-2. Valores propios y proporción de la varianza total para cada componente principal.	83
Tabla 4-3. Correlaciones entre los siete componentes principales y los parámetros morfométricos para hembras inmaduras en <i>Rotylenchulus</i> spp.	83

Tabla 4-4. Especies de <i>Rotylenchulus</i> identificadas en cultivos de <i>Musa</i> spp. en el Valle del Cauca mediante análisis morfológico y molecular.....	84
---	----

Referencias Bibliográficas

- Adiko, A. (1988). Plant-parasitic nematodes associated with plantain, *Musa paradisiaca* (AAB), in the Ivory Coast. *Revue de nématologie*, 11, 109-113.
- Agrios, G. (2005). Plant pathology. Fifth edition. Elsevier academic press. 922p.
- Agudelo, P., Robbins, R. T., McD. Stewart, J., & Szalanski, A. L. (2005). Intraspecific Variability of *Rotylenchulus reniformis* from Cotton-growing Regions in the United States. *Journal of Nematology*, 37, 105 – 114.
- Aguirre, O., Chavez, C., Giraud, A. & Araya, M. (2016). Frequencies and population densities of plant-parasitic nematodes on banana (*Musa AAA*) plantations in Ecuador from 2008 to 2014. *Agronomía colombiana*, 34, 61-73.
- Ahmed, M., Sapp, M., Prior, T., Karssen, G., & Alan, M. (2016). Technological advancements and their importance for nematode identification. *Soil*, 2, 257-270.
- Altschul, S. F., Gish, W., Miller, W., Myers, E. W., & Lipman, D. J. (1990). Basic local alignment search tool. *Journal of Molecular Biology*, 215, 403-410.
- Araya, M. (2003). Situación actual del manejo de nematodos en banano (*Musa AAA*) y plátano (*Musa AAB*) en el trópico americano. En Rivas, G. & Rosales, F. (eds.). Manejo convencional y alternativo de la sigatoka negra, nematodos y otras plagas asociadas al cultivo de Musaceas en los trópicos (Pp. 79 – 102). Ecuador: INIBAP – MUSALAC.
- Araya, M. & De Waele, D. (2004). Spatial distribution of nematodes in three banana (*Musa AAA*) root part considering two root thickness in three farm management systems. *Acta Oecologica*, 26, 137–148.
- Araya, M., Serrano, E. & Vargas, A. (2011). Relación entre el contenido de nutrientes en suelo y raíces de banano (*Musa AAA*) con el peso de raíces y número de nematodos. *Fitosanidad*, 15, 163-177.
- Ayala, A., & Roman, J. (1963). Distribution and host range of the burrowing nematode in Puerto Rican soils. *Journal of Agriculture*, 47, 28 – 37.
- Barekye, A., Kashaija, I. N., Tushemereirwe, W. K. & Adipala, E. (2000). Comparison of damage levels caused by *Radopholus similis* and *Helicotylenchus multicinctus* on bananas in Uganda. *Annals of Applied Biology*, 137, 273–278.

- Barker, K. & Koenning, S. (1998). Developing sustainable systems for nematode management. *Annual Review of Phytopathology*, 36, 165-205.
- Barriga, R., & Cubillos, G. (1980). Principales nematodos fitoparásitos asociados con cultivos de plátano (*Musa AAB* y *Musa ABB*) en cuatro regiones de Colombia. *Fitopatología colombiana*, 9, 80 – 92.
- Bautista, L., Bolaños, M., Asakawa, N. & Villegas, B. (2015). Respuesta de fitonematodos de plátano *Musa AAB Simmonds* a estrategias de manejo integrado del suelo y nutrición. *Luna Azul*, 40, 69-84.
- Bergé, J. B., & A. Dalmasso. (1975). Caractéristiques biochimiques de quelques populations de *Meloidogyne hapla* et *Meloidogyne* spp. *Cahiers ORSTOM série Biologie Nématologie*, 10, 263-271.
- Boag, B. & Shamim Jairajpuri, M. (1985). *Helicotylenchus scoticus* n.sp. and a conspectus of the genus *Helicotylenchus* Steiner, 1945 (Tylenchida: Nematoda). *Systematic Parasitology*, 7, 47–58.
- Bowles, J., Blair, D. & McManus, D. (1992). Genetic variants within the genus *Echinococcus* identified by mitochondrial DNA sequencing. *Molecular and Biochemical Parasitology*, 54, 165–174.
- Brentu, F., Speijer, P., Green, K., Hemeng, B., de Waele, D. & Coyne, D. (2004). Micro-plot evaluation of the yield reduction potential of *Pratylenchus coffeae*, *Helicotylenchus multicinctus* and *Meloidogyne javanica* on 'Apantu-pa' (*Musa AAB* group) in Ghana. *Nematology*, 6, 455-462.
- Bridge, J., Price, N. & Kofi, P. (1995). Plant parasitic nematodes of plantain and other crops in Cameroon, West Africa. *Fundamental and applied Nematology*, 18, 251-260.
- Bridge, J. (1996). Nematode management in sustainable and subsistence agriculture. *Annual Review of Phytopathology*, 34, 201-225.
- Bridge, J., Fogain, R. & Speijer, P. (1997). Nematodos lesionadores de los bananos. *Plagas de Musa. Hoja divulgativa No. 2*.
- Bridge J (2000). Nematodes on bananas and plantains in Africa: research trends and management strategies relating to the small-scale farmer. *Acta Horticulturae*, 540, 391–408.
- Brooks, F. (2008). Burrowing Nematode. *The Plant Health Instructor*.
- Cabrales, L. (1995). Determinación del sitio de muestreo de raíces en estudios nematológicos del banano. *Fitopatología colombiana*, 19, 72-77.
- Campos, V., D'arc, R. & Ferreira, V. (1987). Nematóides parásitos de grandes culturas identificados em localidades de Minas Gerais e São Paulo. *Nematologia Brasileira*, 11, 226–232.

- Cardona-Piedrahita, L. & Guzmán-Piedrahita, O. 2013. Mecanismos de diseminación de nematodos fitoparásitos en plátano (*Musa acuminata* SIMMONDS). *Agronomía*, 21, 26-36.
- Carneiro, R. M. D. G., Almeida, M. R. & Carneiro, R. G. (1996). Enzyme phenotypes of Brazilian populations of *Meloidogyne* spp. *Fundamental and Applied Nematology*, 19, 555-560.
- Carneiro, R. M. D. G., Almeida, M. R. & Quénéhervé, P. (2000). Enzyme phenotypes of *Meloidogyne* spp. populations. *Nematology*, 26, 645-654.
- Carpenter, A. S., & Lewis, S. A. (1991). *Meloidogyne arenaria* populations on soybean. *Supplement to Journal of Nematology*, 23, 639-645.
- Castillo, P. & Gómez-Barcina, A. (1993). Plant-parasitic nematodes associated with tropical and subtropical crops in southern Spain. *Nematology Mediterranean*, 21, 45-47.
- Castillo, P. & Vovlas, N. (2007). *Pratylenchus* (Nematoda: Pratylenchidae): Diagnosis, biology, pathogenicity and management (Nematology monographs and perspectives). Leiden Koninklijke Brill.
- Chabrier, C. & Quénéhervé, P. (2008). Preventing nematodes from spreading: A case study with *Radopholus similis* (Cobb) Thorne in a banana field. *Crop protection*, 27, 1237-1243.
- Chabrier, C., Tixier, P., Duyck, P., Carles, C. & Quénéhervé, P. (2010). Factors influencing the survivorship of the burrowing nematode, *Radopholus similis* (Cobb.) Thorne in two types of soil from banana plantations in Martinique. *Applied Soil Ecology*, 44, 116-123.
- Chávez, C. & Araya, M. (2010). Spatial-temporal distribution of plant-parasitic nematodes in banana (*Musa AAA*) plantations in Ecuador. *Journal of Applied Biosciences*, 33, 2057-2069.
- Chitamba, J., Manjeru, P., Chinheya, C., Mudada, N. & Handiseni, M. (2013). Plant-parasitic nematodes associated with banana (*Musa* spp.) in Rusitu Valley, Zimbabwe. *Nematropica*, 43, 113-118.
- Chitwood, B. G. (1949). "Root-Knot nematodes"-Part I. A revision of the genus *Meloidogyne* Goeldi, 1887. *The Helminthological Society of Washington*, 16, 90-104.
- Cofcewicz, E. T., Carneiro, R. M. D. G., Randig, O., Chabrier, C. & Quénéhervé, P. (2005). Diversity of *Meloidogyne* spp. on *Musa* in Martinique, Guadeloupe, and French Guiana. *Journal of Nematology*, 37, 313 – 322.
- Costa Manso, E. S. B. G., Tenente, R. C. V., Ferraz, L. C. C. B., Oliveira, L. S. & Mesquita, R. (1994). Catalogue of phytoparasitic nematodes found associated with different types of plants in Brazil. Brasília, DF, Brasil, Ministério da Agricultura, EMBRAPA/CENARGEN/SPI.

- Coyne, D., Cortada, L., Dalzell, J., Claudius-Cole, A., Haukeland, S., Luambano, N. & Talwana, H. (2018). Plant-parasitic nematodes and food security in Sub-Saharan Africa. *Annual Review of Phytopathology*, 56, 381-403
- Crozzoli, R., Martínez, G. & Rivas, D. (1995). Manejo y fluctuaciones poblacionales de *Helicotylenchus multicinctus* y *Meloidogyne incognita* en banano en Venezuela. *Nematropica*, 25, 61-66.
- Crozzoli, R., Perichi, G., Vovlas, N. & Greco, N. (2004). Effect of *Rotylenchulus reniformis* on the growth of papaya in pots. *Nematropica*, 35, 53 – 58.
- Crozzoli, R. (2009). Nematodes of tropical fruit crops in Venezuela. In: Ciancio, A. & Mukerji, K. G. (eds), Integrated Management of Fruit Crops and Forest Nematodes. (pp. 63–83). India Springer.
- Cunha, T., Visotto, L., Lopes, E., & Oliveira, C.M.G. (2108). Diagnostic methods for identification of root-knot nematodes species from Brazil. *Ciência Rural*, 48, 1-11
- Curiel, R., & Ospino, H. (2001). Estudio preliminar del rango de hospedantes de *Rotylenchulus reniformis* y su patogenicidad en banano y plátano. En Cayón, D. & Salazar, F. (eds.). Resumenes analíticos de la investigación sobre el plátano en Colombia. (Pp. 280) Colombia: Corpoica-Inibap-Asiplat.
- Daneel, M., De Jager, K., Van Den Bergh, I., De Smet, M. & De Waele, D. (2015). Occurrence and pathogenicity of plant-parasitic nematodes on commonly grown banana cultivars in South Africa. *Nematropica*, 45, 118 – 127.
- Dasgupta, D., Raski, D., & Sher, S. (1968). A revisión of the genus *Rotylenchulus* Linford and Oliveira, 1940 (Nematoda: Tylenchidae). *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*, 35, 169 – 172.
- Davide, R. G., Marasigan, L. Q. (1985). Yield loss assessment and evaluation of resistance of banana cultivars to the nematodes *Radopholus similis* Thorne and *Meloidogyne incognita* Chitwood. *Philippine Agricultural*, 68, 335-349.
- Davide, R.G. 1996. Overview of nematodes as a limiting factor in *Musa* production. in E. A. Frison, J. P. Horry, & D. De Waele, eds. Proceedings of the workshop on New frontiers in resistance breeding for nematode, *Fusarium* and *Sigatoka*, 2-5 October 1995 (Pp. 27-31). Kuala Lumpur, Malaysia: International Network for the Improvement of Banana and Plantain, Montpellier, France.
- De Ley, P., Felix, M. A., Frisse, L. M., Nadler, S. A., Sternberg, P. W. & Thomas, W. K. (1999). Molecular and morphological characterisation of two reproductively isolated species with mirror-image anatomy (Nematoda: Cephalobidae). *Nematology*, 1, 591–612.
- De Waele, D., & Davide, R.G. (1998). The Root-Knot Nematodes of Banana. *Meloidogyne incognita* (Kofoid & White, 1919) Chitwood, 1949, *Meloidogyne javanica* (Treub, 1885) Chitwood, 1949. International Network for the Improvement of Banana and Plantain. *Musa pest Factsheet No. 3*, Montpellier, France.

- Dias-Arieira, C. (2010). Fitonematoides associados a frutíferas na região Noroeste do Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Fruticultura*, 32, 1064–1071.
- Diaz, A., Lisse, I., Raoult-Wack, A. & Bricas, N. (1998). Consumption trends of plantain chips and consumer appreciation of their quality in Cali (Colombia). *Tropical Science*, 38, 171-178.
- Eisenback, J. D. & Triantaphyllou, H. H. (1991). Root-knot nematodes: *Meloidogyne* species and races. In Nickle, W. R. (ed.) *Manual of Agricultural Nematology* (Pp. 191-274). New York: Marcell Dekker.
- Eisenback, J.D. (1993). Interactions between nematodes in cohabitation. In: Khan, M.W. (ed.). *Nematode interactions*. (Pp. 134-174). Chapman and Hall.
- Esbenshade, P. R. & Triantaphyllou, A. C. (1985). Use of Enzyme Phenotypes for Identification of *Meloidogyne* Species. *Journal of nematology*, 17, 6-20.
- Esser, R. P., Perry, V. G. & Taylor, A. L. (1976). A Diagnostic Compendium of the Genus *Meloidogyne* (Nematoda: Heteroderidae). *The helminthological Society of Washington*, 43, 138 – 150.
- Esteves, I., Maleita, C. & Abrantes, I. (2015). Root-lesion and root-knot nematodes parasitizing potato. *Europe Journal of plant pathology*, 141, 397-406
- Evans, A. & Fisher, J. (1970). The excretory system of three *Ditylenchus* spp. *Journal of Nematology*, 2, 260-264.
- Fallas, G. A., Sarah, J. L. & Fargette, M. (1995). Reproductive fitness and pathogenicity of eight *Radopholus similis* isolates on banana plants (*Musa AAA* cv. Poyo). *Nematropica*, 25, 135-141.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations-FAO. (2018). Production quantity and yield of plantains and banana in the world and Colombia. Recuperado el día 18 de abril de 2018. <http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC>
- Food and Agriculture Organization of the United Nations-FAO. (2019). Production quantity and yield of plantains and banana in the and world Colombia. Recuperado el día 22 de enero de 2019. <http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC/visualize>
- Fargette, M. & Quénéhervé, P. (1988). Populations of nematodes in soils under banana, cv. Poyo, in the Ivory Coast: The nematofauna occurring in the banana producing areas. *Revue de Nématologie*, 11, 239 – 244.
- Fassuliotis, G. (1970). Resistance of *Cucumis* spp. to the Root-knot Nematode, *Meloidogyne incognita acrita*. *Journal of nematology*, 2, 174-178.
- Fortuner, R. (1979). Morphometrical variability in *Helicotylenchus* Steiner, 1945. I. The progeny of a single female. *Revue de Nématologie*, 2, 197–202.
- Fortuner, R., Merny, G. & Roux, C. (1981). Morphometrical variability in *Helicotylenchus* Steiner, 1945. 3. Observations on African populations of *Helicotylenchus dihystera* and considerations on related species. *Revue de Nématologie*, 4, 235–260.

- Fortuner, R., Maggenti, A. & Whittaker, L. (1984). Morphometrical variability in *Helicotylenchus* Steiner, 1945. 4: Study of field populations of *H. pseudorobustus* and related species. *Revue de Nématologie*, 7, 121–135.
- Fortuner, R. (1984). Morphometrical variability in *Helicotylenchus* Steiner, 1945. 6: Value of the characters used for specific identification. *Revue de Nématologie*, 7, 245–264.
- Fortuner, R., Louis, P. & Geniet, D. (2018). On the morphometric identity of populations of *Helicotylenchus pseudorobustus* (Steiner, 1914) Golden, 1956 (Tylenchida: Hoplolaimidae). *Nematology*, 20, 423–439.
- Gaidashova, S., Okech, S., Van den Berg, E., Marais, M., Gatarayiha, C. & Ragama, P. (2004). Plant-parasitic nematodes in banana-based farming systems in Rwanda: species profile, distribution and abundance. *African Plant Protection*, 10, 27-33.
- Ganji, S., Jenkins, J., & Wubben, M. (2014). Molecular characterization of the reniform nematode C-type lectin gene reveals a likely role in mitigating environmental stresses during plant parasitism. *Gene*, 537, 269 – 278.
- García, L. E. & Sanchez, M. V. (2012). Characterization of a Root-Knot Nematode Population of *Meloidogyne arenaria* from Tupungato (Mendoza, Argentina). *Journal of nematology*, 44, 291-301.
- Germani, G. (1978). Morphological and biometrical characters of three west-African species of *Rotylenchulus* Linford & Oliveira (Nematoda: Tylenchida). *Revue de Nématologie*, 1, 241 – 250.
- Godefroid, M., Tixier, P., Chabrier, C., Djigal, D. & Quénéhervé, P. (2017). Associations of soil type and previous crop with plant-feeding nematode communities in plantain agrosystems. *Applied Soil Ecology*, 113, 63–70.
- Golden, A. (1956). Taxonomy of the spiral nematode (*Rotylenchus* and *Helicotylenchus*), and the developmental stages and host-parasite relationship of *R. buxophilus* n. sp., attacking boxwood. Maryland Agricultural Experiment Station Bulletin A-85, 28pp.
- Golden, A. & Birchfield, W. (1978). *Meloidogyne incognita* wartellei n. subsp. (Meloidogynidae), a Root-knot Nematode on Resistant Soybeans in Louisiana. *Journal of nematology*, 10, 269-277.
- Gómez J. (1980). Determinación de la infestación de fitonematodos en plantaciones bananeras de Urabá, Colombia. *Fitopatología Colombiana*, 9, 19-32
- Gómez, J. (1983). Nematodos fitoparásitos y su importancia económica en plantas de plátano en Colombia. *Seminario internacional sobre el plátano*. Manizales, Colombia. 80.
- Gowen, S. & Quénéhervé, P. (1990). Nematode parasites of bananas, plantains and abaca. In: Luc, M., Sikora, R. and Bridge, J. (eds). *Plant parasitic nematodes in subtropical and tropical agriculture*. (Pp. 431-537). CAB International.

- Gúzman-Piedrahita, O. & Castaño-Zapata, J. (2004). Reconocimiento de nematodos fitopatógenos en plátanos Dominicano Hartón (*Musa AAB Simmonds*), África, Fhia 20 y Fhia 21 en la granja Montelindo, municipio de Palestina (Caldas), Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas y Físicas y Naturales*, 28, 295-301.
- Guzmán-Piedrahita, Ó. (2011a). Importancia de los nematodos espiral, *Helicotylenchus multicinctus* (COBB) Golden y *H. dihystera* (COBB) Sher, en banano y plátano. *Agronomía*, 19, 19–32.
- Guzmán-Piedrahita, Ó. (2011b). El nematodo barrenador (*Radopholus similis* [Cobb] Thorne) del banano y plátano. *Luna Azul*, 33: 137-153.
- Guzmán, Ó., Castaño, J. & Villegas, B. (2012). Efecto de la limpieza sanitaria de cormos de plátano (*Musa AAB Simmonds*) sobre nematodos fitoparásitos. *Revista UDCA Actualidad & Divulgación Científica*, 15, 87 – 95.
- Hartman, K. & Sasser, J. N. (1985). Identification of *Meloidogyne* species on the basis of differential hosts test and perineal pattern morphology. In Barker, K. R., Carter, C. C. & Sasser, J.N. (eds.). An advanced treatise on *Meloidogyne*. Volume II (Pp. 69–77). Raleigh, North Carolina: North Carolina State University Graphics.
- Heald, C. M. & Inserra, R. N. (1988). Effect of Temperature on Infection and Survival of *Rotylenchulus reniformis*. *Journal of nematology*, 20, 356 – 361.
- Holguin, C. M., Gerard, P., Mueller, J. D., Khalilian, A., & Agudelo, P. (2015). Spatial distribution of reniform nematode in cotton as influenced by soil texture and crop rotations. *Phytopathology*, 105, 674 – 683.
- Honfo, F., Tenkouano, A. & Coulibaly, O. (2011). Banana and plantain-based foods consumption by children and mothers in Cameroon and Southern Nigeria: A comparative study. *African Journal of Food Science*, 5, 287-291.
- Ibrahim, H. M., Hosseini, P., Alkharouf, N. W., Hussein, E. H., Gamal El-Din Ael, K., Aly, M.A., & Matthews, B.F. (2011). Analysis of Gene expression in soybean (*Glycine max*) roots in response to the root knot nematode *Meloidogyne incognita* using microarrays and KEGG pathways. *BMC Genomics*, 12, 220-236.
- Janssen, T., Karssen, G., Verhaeven, M., Coyne, D. & Bert, W. (2016). Mitochondrial coding genome analysis of tropical root-knot nematodes (*Meloidogyne*) supports haplotype based diagnostics and reveals evidence of recent reticulate evolution. *Scientific reports*, 6, 22591.
- Janssen, T., Karssen, G., Topalovic, O., Coyne, D., & Bert, W. (2017). Integrative taxonomy of root-knot nematodes reveals multiple independent origins of mitotic parthenogenesis. *PLoS ONE*, 12, 1-31.
- Jaraba, J. D. & Lozano, Z. (2008). *Meloidogyne* spp. asociados al cultivo de plátano (*Musa AAB*) en Tierralta y Valencia (Córdoba). *Revista temas agrarios*, 13, 36-44.

- Jones, D. (2009). Disease and pest constraints to banana production. *Acta horticulturae*, 828, 21-36.
- Jones, J. T., Haegeman, A., Danchin, E. G., Gaur, H. S., Helder, J., Jones, M. G., Kikuchi, T., Manzanilla-López, R., Palomares-Rius, J. E., Wesemael, W. M. & Perry, R. N. (2013). Top 10 plant-parasitic nematodes in molecular plant pathology. *Molecular Plant Pathology*, 14, 946 – 961.
- Kamira, M., Hauser, S., van Asten, P., Coyne, D. & Talwana, H. (2013). Plant parasitic nematodes associated with banana and plantain in eastern and western Democratic Republic of Congo. *Nematropica*, 43, 216-225.
- Karakas, M. (2007). Life cycle and mating behavior of *Helicotylenchus multicinctus* (Nematoda: Hoplolaimidae) on excised *Musa cavendishii* roots. *Biologia Bratislava*, 62, 320–322.
- KarsSEN, G. (2002). The plant parasitic nematode genus *Meloidogyne* Goeldi, 1892 (Tylenchida) in Europe. Leiden, The Netherlands: Brill Academic Publisher, 156 p.
- Katoh, K., Misawa, K., Kuma, K. & Miyata, T. (2002). MAFFT: a novel method for rapid multiple sequence alignment based on fast Fourier transform. *Nucleic Acids Research*, 30, 3059–3066.
- Khan, M. R. (2005). Hosts and non-hosts of reniform nematode, *Rotylenchulus reniformis* Linford & Oliveira, 1940- A critical review. *Environment and Ecology*, 23, 124 – 140.
- Khan, M. & Hasan, M. (2010). Nematode diversity in banana rhizosphere from west Bengal, India. *Journal of Plant Protection Research*, 50, 263–267.
- Knight, K. W. L., Barber, C. J. & Page, G. D. (1997). Plant-parasitic Nematodes of New Zealand Recorded by Host Association. *Journal of nematology*, 29, 640-656.
- Kaur, H., & Attri, R. (2013). Morphological and Morphometrical Characterization of *Meloidogyne incognita* from Different Host Plants in Four Districts of Punjab, India. *Journal of nematology*, 45, 122-127.
- Kearse, M., Moir, R., Wilson, A., Stones-Havas, S., Cheung, M., Sturrock, S., Buxton, S., Cooper, A., Markowitz, S., Duran, C., Thierer, T., Ashton, B., Meintjes, P. & Drummond, A. (2012). Geneious Basic: An integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics*, 28, 1647-1649.
- Kimenju, J., Karanja, N., Mutua, G., Rimberia, B. & Wachira, P. (2009). Nematode community structure as influenced by land use and intensity of cultivation. *Tropical and subtropical agroecosystems*, 11, 353-360.
- Kolombia, Y., KarsSEN, G., Viaene, N., Lava Kumar, P., de Sutter, N., Joos, L., Coyne, D. L. & Bert, W. (2017). Diversity of Root-Knot nematodes associated with tubers of yam (*Dioscorea* spp.) established using isozyme analysis and mitochondrial DNA-based identification. *Journal of Nematology*, 49, 177-188.

- Krall, E. (1990). Root parasitic nematodes family Hoplolaimidae. New Delhi, Paul press. 573 pp.
- Lara, S. & Nuñez, A. (2016). Nematodos fitoparásitos asociados a raíces de plátano (*Musa acuminate AA*) en el centro de Veracruz, México. *Revista mexicana de fitopatología*, 34, 116-130.
- Leach, M., Agudelo, P. & Gerard, P. (2009). Effect of Temperature on the Embryogenesis of Geographic Populations of *Rotylenchulus reniformis*. *Journal of nematology*, 41, 23 – 27.
- Linford, M. & Oliveira, J. (1940). *Rotylenchulus reniformis*, nov. gen., n. sp., nematode parasite of roots. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*, 7, 35 – 42.
- Loos, C. A. (1959). Symptom Expression of *Fusarium* Wilt Disease of the Gros Michel Banana in the Presence of *Radopholus similis* (Cobb, 1893) Thorne, 1949 and *Meloidogyne incognita acrita* Chitwood, 1949. *The Helminthological Society of Washington*, 26, 103-11.
- López-Pérez, J. A., Escuer, M., Díez-Rojo, M. A., Robertson, L., Piedra Buena, A., López-Cepero, J. & Bello, A. (2011). Host range of *Meloidogyne arenaria* (Neal, 1889) Chitwood, 1949 (Nematoda: Meloidogynidae) in Spain. *Nematropica*, 41, 130-140.
- McSorley, R. & Parrado, J. L. (1986). *Helicotylenchus multicinctus* on bananas: An international problem. *Nematropica*, 16, 73–91.
- Mekete, T., Dababat, A., Sekora, N., Akyazi, F. & Abebe, E. (2012). Identification key for agriculturally important plant-parasitic nematodes Prepared for the International Nematode Diagnosis and Identification Course 2012 - A manual for nematology. Mexico, D.F.: CIMMYT.
- Miller, M.A., Pfeiffer, W. & Schwartz T. (2010). Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. *Gateway Computing Environments Workshop*, 1–8.
- Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural-MADER. (2018). Estadísticas para el cultivo de banano en Colombia. (April 09, 2018). <http://www.agronet.gov.co/estadistica/Paginas/default.aspx>
- Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural-MADER. (2019). Estadísticas para el cultivo de banano en Colombia. (January 22, 2019). <https://www.agronet.gov.co/estadistica/Paginas/home.aspx?cod=1>
- Mizukubo, T., Toida, Y. & Keereewan. (1992). A survey of the nematodes attacking crops in Thailand I genus *Helicotylenchus* Steiner, 1945. *Japanese Journal of Nematology*, 22, 26–36.
- Moens, T., Araya, M. & De Waele, D. (2001). Correlations between nematode numbers and damage to banana (*Musa AAA*) roots under commercial conditions. *Nematropica*, 31, 55-65.

- Moens, T., Araya, M., Swennen, R. & De Waele, D. (2006). Reproduction and pathogenicity of *Helicotylenchus multicinctus*, *Meloidogyne incognita* and *Pratylenchus coffeae*, and their interaction with *Radopholus similis* on *Musa*. *Nematology*, 8, 45-58.
- Moore, S. R., & Lawrence, K. S. (2012). *Rotylenchulus reniformis* in cotton: Current methods of management and the future of site-specific management. *Nemtropica*, 42, 227-236.
- Múnera, G. E. (2008). Biodiversity of phytoparasitic nematodes associated with Musaceae and fruit crops in Colombia. Ph. D. Thesis. Ghent University. P 223.
- Múnera, G. E., Bert, W. & Decraemer, W. (2009). Morphological and molecular characterization of *Pratylenchus araucensis* n. sp. (Pratylenchidae), a root-lesion nematode associated with *Musa* plants in Colombia. *Nematologica*, 11, 799–813.
- Nakasono, K. (2004). Studies on Morphological and Physio-Ecological Variations of the Reniform Nematode, *Rotylenchulus reniformis* Linford and Oliveira, 1940 with an Emphasis on Differential Geographical Distribution of Amphimictic and Parthenogenetic Populations in Japan. *Journal of Nematology*, 36, 356-420.
- Nath, R., Mukherjee, B. & Dasgupta, M. (1998). Population behaviour of *Helicotylenchus multicinctus* in soil and roots of banana in Tripura, India. *Fundamental and Applied Nematology*, 21, 353– 358.
- Navarro, R., Gaviria, B. M., & Carvajal, P. A. (2011). Caracterización de especies *Meloidogyne* en zonas bananeras de Antioquia y Magdalena. *Revista Universidad Católica de Oriente*, 31, 21-30.
- Ngoc Chau, N., Vu Thanh, N., De Waele, D., Geraert, E. (1997). Plant-parasitic nematodes associated with banana in Vietnam. *International Journal of Nematology*, 7, 122–126.
- Niño, N., Costa, G., Mansan, R., Perito, E., Fortes, C., Coiti, R., Mota, M., Grynberg, P., Pereira, J., Cares, J. & Gerard, R. (2017). Gene expression analysis in *Musa acuminata* during compatible interactions with *Meloidogyne incognita*. *Annals of Botany*, 119, 915–930.
- Nobre, C., Hazelmann, R. H., Powers, S. & Oliveira, I. M. (2012). Host status of cultivated plants to *Meloidogyne hispanica*. *European Journal of Plant Pathology*, 133, 449-460.
- Noe, J. P. (1991). Development of *Meloidogyne arenaria* on peanut and soybean under two temperature cycles. *Journal of Nematology*, 23, 468-476.
- Norton, D. (1978). Ecology of plant-parasitic nematodes. New York, Wiley. 268 p.
- Nyaku, S., Kantety, R., Lawrence, K., Van Santen, E., & Sharma, G. (2013). Canonical discriminant analysis of *Rotylenchulus reniformis* in Alabama. *Nemtropica*, 43, 171-181.

- Nyaku, S., Sripathi, V., Kantety, R., Cseke, S., Buyyarapu, R., Mc Ewan, R., Gu, Y., Lawrence, K., Senwo, Z., Sripathi, P., George, P. & Sharma, G. (2014). Characterization of the reniform nematode genome by shotgun sequencing. *Genome*, 57, 209 – 221.
- Nyaku, S., Kantety, R., Ceber, E., Lawrence, K., Honger, J. & Sharma, G. (2016). Principal Component Analysis and Molecular Characterization of Reniform Nematode Populations in Alabama. *The Plant Pathology Journal*, 32, 1 – 13.
- Olaniyi, M. & Osuloye, O. (2014). Cultivar Differences in the Level of Protection against Plant Parasitic Nematodes Conferred by Mycorrhizal Fungi Association on Plantain. *Journal of Natural Sciences Research*, 17, 153-158.
- Oliveira, D., Lima, R., Silva, D. G. & Silva, R. V. (2011). Characterization of *Meloidogyne incognita* populations from São Paulo and Minas Gerais state and their pathogenicity on coffee plants. *Tropical plant pathology*, 36, 190-194.
- Oliveira C.M.G., Rocha, A. & Blok, V. (2011). Morphological and molecular diagnostics for plant-parasitic nematodes: working together to get the identification done. *Tropical Plant Pathology*, 36, 65-73.
- Oliveira C.M.G., Tomazini, M. D., Bessi, R. & Inomoto, M.M. 2012. Nematoides. In Eiras, M. & Galleti, S. R. (eds.). Técnicas de diagnóstico de fitopatógenos. (Pp. 103–135). São Paulo: Devir livraria.
- Oramas, D. & Román, J. (1980). Plant parasitic nematodes associated with plantain (*Musa acuminata* x *M. balbisiana*, AAB). *Journal of agriculture of University of Puerto Rico*, 52-59.
- Oramas, D. & Román, J. (2006). Histopatología de los nematodos *Radopholus similis*, *Pratylenchus coffeae*, *Rotylenchulus reniformis* y *Meloidogyne incognita* en plátano (*Musa acuminata* x *M. balbisiana*, AAB. *Journal of agriculture of University of Puerto Rico*, 90, 83-97.
- Orbin, D. (1973). Histopathology of Soybean Roots Infected with *Helicotylenchus dihystera*. *Journal of Nematology*, 5, 37–40.
- Palomares-Rius, J., Cantalapiedra-Navarrete, C., Archidona-Yuste, A., Tzortzakakis, E., Birmpilis, I., Vovlas, N., Subbotin, S. & Castillo, P. (2018). Prevalence and molecular diversity of reniform nematodes of the genus *Rotylenchulus* (Nematoda: Rotylenchulinae) in the Mediterranean Basin. *European Journal of Plant Pathology*, 150, 439 – 455.
- Pattison, A., Stanton, J., Cobon, J. & Doogan, V. (2002). Population dynamics and economic threshold of the nematodes *Radopholus similis* and *Pratylenchus goodeyi* on banana in Australia. *International Journal of Pest Management*, 48, 107- 111.
- Perry, V., Darling, H. & Thorne, G. (1959). Anatomy, taxonomy and control of certain spiral nematodes attacking blue grass in Wisconsin. *Research bulletin / University of Wisconsin, College of Agricultural and Life Sciences, Research Division*, 207, 24 p.

- Posada, D. (2008). JModelTest: phylogenetic model averaging. *Molecular Biology and Evolution*, 25, 1253-1256.
- Powers, T., Harris, T., Higgins, R., Mullin, P., & Powers, K. (2018). Discovery and identification of *Meloidogyne* species using COI DNA Barcoding. *Journal of Nematology*, 50, 399-412.
- Quénéhervé, P. (1989). Population of nematodes in soils under banana, cv. Poyo, in Ivory Coast. 4. Seasonal dynamics of populations in organic soil. *Revue de Nématologie*, 12, 161-170.
- Quénéhervé, P. (1990). Spatial arrangement of nematodes around the banana plant in the Ivory Coast: related comments on the interaction among concomitant phytophagous nematodes. *Acta Ecológica*, 11, 875-886.
- Quénéhervé, P., Barrière, V., Salmon, F., Houdin, F., Achard, R., Gertrude, J., Marie-Luce, S., Chabrier, C., Duyck, P. & Tixier, P. (2011). Effect of banana crop mixtures on the plant-feeding nematode community. *Applied Soil Ecology*, 49, 40-45.
- Ravichandra, N.G. (2014). Nematode diseases of horticultural crops. In Ravichandra, N. G. (ed.). *Horticultural nematology*. (Pp. 127–205). India: Springer.
- Robinson, A., Inserra, R., Caswell-Chen, E., Vovlas, N., & Troccoli, A. (1997). *Rotylenchulus* species: Identification, distribution, host ranges, and crop plant resistance. *Nematropica*, 27, 127 – 180.
- Ronquist, F., Teslenko, M., van der Mark, P., Ayres, D., Darling, A., Höhna, S., Larget, B., Liu, L., Suchard, M. & Huelsenbeck, J. (2012). MrBayes 3.2: Efficient Bayesian Phylogenetic Inference and Model Choice Across a Large Model Space. *Systematic Biology*, 61, 539–542.
- Roux, N., Baurens, F.C., Dolezel, J., Hribová, Harrison, P., Town, C., Sasaki, T., Matsumoto, T., Aert, R., Remy, S., Souza, M. & Lagoda, P. (2008). Genomics of Banana and Plantain (*Musa spp.*), Major Staple Crops in the Tropics. In Moore, P.H. & Ming, R. (eds.). *Genomics of Tropical Crop Plants* (pp. 83-111). Springer.
- Roy, K., Roy, S., Sarkar, S., Rathod, A. & Pramanik, A. (2014). Diversity of migratory nematode endoparasites of banana. *Journal of Crop and Weed*, 10, 375–391.
- Santor, R.W. & Davide, R.G. (1992). Interrelaionship of *Radopholus similis* and *Meloidogyne incognita* in banana. In Davide, R.G. (ed.). *Studies on nematodes affecting bananas in the Philippines*. (pp. 71-77). Philippine Agriculture and Resources Research Foundation, Los Baños, Philippines.
- Sasser, J. N., Eisenback, J. D., Carter, C. C. & Triantaphyllou, A. C. (1983). The international *Meloidogyne* project-its goals and accomplishments. *Annual Review of Phytopathology*, 21, 271- 288.

- Sayed, S., Mohamed, S., Bilal, M., Sidam, A., Yasmin, R. & Mohamed, Z. (2014). Population Distribution of Plant-parasitic Nematodes of Bananas in Peninsular Malaysia. *Sains Malaysiana*, 43, 175-183.
- Selvaraj, S., Ganeshamoorthi, P., Anand, T., Raguchander, T., Seenivasan, N. & Samiyappan, R. (2014). Evaluation of a liquid formulation of *Pseudomonas fluorescens* against *Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense* and *Helicotylenchus multicinctus* in banana plantation. *Biocontrol*, 59, 345 – 355.
- Sher, S. (1961). Revisión de los Hoplolaiminae (Nematoda). I. Clasificación de los géneros y especies nominales. *Nematologica*, 6, 155–169.
- Siddiqi, M. (1972). *Helicotylenchus dihystera*. C.I.H. Description of plant-parasitic nematodes. Set 1, No. 9. Agricultural Bureaux, UK, Farnham, Royal.
- Siddiqi, M. (1973). *Helicotylenchus multicinctus*. C.I.H. Description of plant-parasitic nematodes. Set 2, No. 23. Agricultural Bureaux, UK, Farnham, Royal.
- Singh, S. K., Hodda, M. & Ash, J. (2013). Plant-parasitic nematodes of potential phytosanitary importance, their main hosts and reported yield losses. *Bulletin OEPP/EPPO*, 43, 334–374.
- Speijer, P. R. & Ssango, F. (1999). Evaluation of *Musa* host plant response using nematode densities and damage indices. *Nematropica*, 29, 185–192.
- Speijer, P., Omolara, M. & De Waele, D. (2001). Plant parasitic nematodes associated with plantain (*Musa* spp., AAB-group) in southern Nigeria and their relative importance compared to other biotic constraints. *Nematology*, 3, 423-436.
- Stamatakis, A. (2014). RAxML version 8: A tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics*, 30, 1312–1313.
- Subbotin, S., Inserra, R., Marais, M., Mullin, P., Powers, T., Roberts, P., Van Den Berg, E., Yeates, G. & Baldwin, J. (2011). Diversity and phylogenetic relationships within the spiral nematodes of *Helicotylenchus* Steiner, 1945 (Tylenchida: Hoplolaimidae) as inferred from analysis of the D2–D3 expansion segments of 28S rRNA gene sequences. *Nematology*, 13, 333– 345.
- Subbotin, S., Vovlas, N., Yeates, G., Hallmann, J., Kiewnick, S., Chizhov, V., Manzanilla-López, R., Inserra, R. & Castillo, P. (2015). Morphological and molecular characterisation of *Helicotylenchus pseudorobustus* (Steiner, 1914) Golden, 1956 and related species (Tylenchida: Hoplolaimidae) with a phylogeny of the genus. *Nematology*, 17, 27–52.
- Tandingan, I., De Ley, P., Vierstraete, A., Karssen, G., Moens, M. & Vanfleterens, J. (2002). Phylogenetic Analyses of *Meloidogyne* Small Subunit rDNA. *Journal of nematology*, 34, 319-327.
- Tanimola, A., Asimeaa, A. & Ofuru, S. (2013). Status of Plant-parasitic Nematodes on Plantain (*Musa paradisiaca* (L.)) in Choba, Rivers State, Nigeria. *World Journal of Agricultural Sciences*, 9, 189-195.

- Tarté R. & Pinochet J. (1981). Problemas nematológicos del banano, contribuciones recientes a su conocimiento y combate. Panamá, UPEB. 32p.
- Tigano, M., Carneiro, R. M. D. G., Jeyaprakash, A., Dickson, D. & Adams, B. J. (2005). Phylogeny of *Meloidogyne* spp. based on 18S rDNA and the intergenic region of mitochondrial DNA sequences. *Nematology*, 7, 851-862.
- Torrado-Jaime, M. & Castaño-Zapata, J. (2009). Incidencia de nematodos en plátano en distintos estados fenológicos. *Agronomía Colombiana*, 27, 237-244.
- Triantaphyllou, A. C., & Sasser, J. N. (1960). Variations in perineal patterns and host specificity of *Meloidogyne incognita*. *Phytopathology*, 50, 724-735.
- Tripathi, L., Babirye, A. & Atkinson, H. (2015). Field resistance of transgenic plantain to nematodes has potential for future African food security. *Scientific reports*, 5, 1-10.
- Tzortzakakis, E., Cantalapiedra-Navarrete, C., Castillo, P., Palomares-Rius, J. & Archidona-Yuste, A. (2017). Morphological and Molecular Identification of *Longidorus euonymus* and *Helicotylenchus multicinctus* from the Rhizosphere of Grapevine and Banana in Greece. *Journal of Nematology*, 49, 233–235.
- Umesh, K. & Ferris, H. (1994). Influence of temperature and host plant on the interaction between *Pratylenchus neglectus* and *Meloidogyne chitwoodi*. *Journal of nematology*, 26, 65-71.
- Uzma, I., Nasira, K., Firoza, K. & Shahina, F. (2015). Review of genus *Helicotylenchus* Steiner, 1945 (Nematoda: Hoplolaimidae) with update diagnostic compendium. *Pakistan Journal of Nematology*, 33, 115–160.
- Van Den Berg, E. & Heyns, J. (1975). South African Hoplolaiminae. 4. The genus *Helicotylenchus* Steiner, 1945. *Phytophylactica*, 7, 35–52.
- Van Den Berg, E., Marais, M., Gaidashova, S. & Tiedt, L. (2003). Hoplolaimidae Filip'ev, 1934 (Nemata) from Rwandan banana fields. *African Plant Protection*, 9, 31–42.
- Van Den Berg, E., Palomares-Rius, J., Vovlas, N., Tiedt, L., Castillo, P., & Subbotin, S. (2016). Morphological and molecular characterisation of one new and several known species of the reniform nematode, *Rotylenchulus* Linford & Oliveira, 1940 (Hoplolaimidae: Rotylenchulinae), and a phylogeny of the genus. *Nematology*, 18, 67-107.
- Varón de Agudelo, F.; Castillo, G. P. (2001). Seminario taller sobre identificación de nematodos de importancia en agricultura. Guía Práctica. ASCOLFI, Palmira, Marzo 28-30 de 2001.
- Villegas, C. 1989. Reconocimiento de nematodos en plátano Dominic-Hartón Enano *Musa AAB*. En X Congreso de la Asociación Colombiana de Fitopatología y Ciencias Afines. Cali (Colombia). 10-14 de julio de 1989. p 86.
- Villegas, C. & Arango, L. (1990). Nematodos en plátano Dominic Hartón enano (*Musa AAB*). *Cenicafe-Avances técnicos*, 150: 1-4.

- Volcy, C. (1998). Nematodos. Tomo 2. Diversidad y parasitismo en plantas. Universidad Nacional de Colombia. Medellín, Colombia.
- Volcy, C. (2011). Past and present of the nematode *Radopholus similis* (Cobb) Thorne with emphasis on *Musa*: a review. *Agronomía colombiana*, 29, 433-440.
- Vovlas, N. & Ekanayake, H. (1985). Histological alterations induced by *Rotylenchulus reniformis* alone and simultaneously with *Meloidogyne incognita* on banana roots. *Nematropica*, 15, 9-17.
- Wang, K. & Hooks, C. (2009). Plant-parasitic nematodes and their associated natural enemies within banana (*Musa* spp.) plantings in Hawaii. *Nematropica*, 39, 57-73.
- Wount, W. & Yeates, G. (1994). *Helicotylenchus* species (Nematoda: Tylenchida) from native vegetation and undisturbed soils in New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology*, 21, 213–224.
- Wubben, M., Callahan, F., Scheffler, B. (2010). Transcript analysis of parasitic females of the sedentary semi-endoparasitic nematode *Rotylenchulus reniformis*. *Molecular and Biochemical Parasitology*, 177, 31 – 40.
- Ye, W., Zeng, Y. & Kerns, J. (2015). Molecular Characterisation and Diagnosis of Root-Knot Nematodes (*Meloidogyne* spp.) from Turfgrasses in North Carolina, USA. *Plos one*, 10, 1-16.
- Zhou, X., Liu, G. K., Xiao, S. & Zhang, S. S. (2015). First report of *Meloidogyne graminicola* Infecting Banana in China. *Plant Disease*, 99, 420.
- Zuñiga, G., Ortiz, R. & Varón de Agudelo, F. (1979). Nematodos asociados con el cultivo del plátano (*Musa* AAB o ABB) en el Valle del Cauca. *Fitopatología colombiana*, 8, 40-52.