



Relaciones planta-plaga-nematodos fitoparásitos: ¿podemos esperar una respuesta consistente de la planta frente a los mismos, o quien pega primero pega dos veces?

Ainhoa Martínez-Medina¹, Carolina Escobar², Francisco J Sorribas³

¹Plant-Microorganism Interaction, Institute of Natural Resources and Agrobiological of Salamanca (IRNASA-CSIC), Calle Cordel de Merinas, 40, 37008, Salamanca. e-mail: ainhoa.martinez@irnasa.csic.es

²University of Castilla La Mancha, Facultad de Ciencias Ambientales y Bioquímica, Departamento de Ciencias Ambientales, Plant Biotechnology and Molecular Biology group, Avda. Carlos III, S/N, 45071 Toledo. e-mail: Carolina.Escobar@uclm.es

³Departamento de Ingeniería agroalimentaria y Biotecnología, Universitat Politècnica de Catalunya, Esteve Terradas 8, 08860 Castelldefels. e-mail: Francesc.xavier.sorribas@upc.edu

RESUMEN

Las plantas reaccionan al ataque de patógenos y plagas mediante cambios fisiológicos y bioquímicos para combatirlos. Dichos cambios pueden ser localizados en la zona de interacción, o sistémicos, por lo que pueden afectar a otros organismos que interaccionen con las plantas en tejidos distales. En esta revisión se presenta en primer lugar, el efecto que los nematodos endoparásitos sedentarios de la raíz, principalmente del género *Meloidogyne* spp., provocan en la fisiología de sus plantas hospedadoras. Además, analizamos resultados recientes sobre el impacto de la infección de las raíces por los nematodos en las interacciones de las plantas con insectos plaga de la parte aérea; así como el impacto que las plagas de la parte aérea ejercen sobre las interacciones planta-nematodo. Los resultados publicados muestran que los cambios sistémicos inducidos en las plantas, sea por los nematodos parasitando la raíz o por las plagas de la parte aérea, afectan la biología de ambos organismos. No obstante, los resultados obtenidos son muy diversos, dependiendo fundamentalmente del sistema de estudio, de las condiciones abióticas, y de la secuencia del ataque. El conocimiento de estas complejas redes de interacciones y de las respuestas subyacentes de la planta, es esencial para poder realizar modelos conceptuales más realistas sobre las interacciones de las plantas en condiciones de campo. Este conocimiento es además fundamental para diseñar estrategias de gestión que maximicen la eficacia de las técnicas de control utilizadas frente a un amplio rango de plagas y enfermedades que afectan a los cultivos.

PALABRAS CLAVE: nematodo fitoendoparásito, interacciones parte aérea-raíz, relaciones multitróficas, resistencia inducida, sistema inmune.

NEMATODOS FITOPARÁSITOS DEL GÉNERO *Meloidogyne*

Meloidogyne es el principal género de nematodos fitoparásitos que limita la producción hortícola a nivel mundial (Hallman y Meressa, 2018). Es, además, el único nematodo fitoparásito presente en los suelos que son frecuentemente desinfectados (Verdejo-Lucas *et al.*, 2002, 2013). En suelos no desinfectados, éste se encuentra formando parte de comunidades más diversas (Giné *et al.*, 2013). No obstante, dado el amplio rango de plantas hospedadoras de las tres especies del nematodo más frecuentemente detectadas en España (*M. arenaria*, *M. incognita* y *M. javanica*), el estatus de buen huésped de las principales especies cultivadas, y las condiciones favorables para el desarrollo del nematodo durante el cultivo de las mismas, éste prevalece y alcanza densidades de población que causan pérdidas significativas de producción.

El ciclo biológico de estas tres principales especies de nematodos es similar. Los juveniles de segundo estadio (J2) penetran la raíz de la planta hospedadora por la zona de elongación, próxima al ápice radicular mediante la acción mecánica del estilete que tienen en la región anterior, y con la ayuda de secreciones esofágicas que hidrolizan la pared celular, particularmente activas en la lámina media para separar las paredes entre células. El nematodo migra intercelularmente por el córtex hacia el meristemo de la raíz por donde penetra en el cilindro vascular. Aunque no hay experimentos que aún lo confirmen, es ampliamente aceptado, que este comportamiento se produce para evitar el impedimento de la banda de Caspari, donde la pared es muy gruesa. En el cilindro vascular se establecerá, induciendo un sitio de alimentación permanente. En la mayoría de las especies vegetales en el sitio de alimentación se produce un engrosamiento de los tejidos de la raíz, principalmente del córtex y de la zona vascular,





por hiperplasia y/o hipertrofia de las células, que da nombre a este pseudo-órgano llamado nódulo o agalla (**Figuras 1 y 2**). Dentro de la agalla se forman de 5 a 8 células gigantes especializadas en la alimentación del nematodo (**Figura 1**). Estas, aumentan más de 200 veces de volumen respecto a las células de alrededor, tienen invaginaciones de membrana, vacuolas fragmentadas, así como una forma amorfa y lobulada que muy posiblemente compense la reducción de la proporción superficie/volumen a medida que aumentan de tamaño, lo que comprometería seriamente la eficiencia en la transferencia de nutrientes (Cabrera *et al.*, 2015; Escobar *et al.*, 2015; **Figura 1**). Las células gigantes sufren mitosis con citocinesis parciales, endoreduplicación y cambios muy drásticos en su citoesqueleto; así como modificaciones en su pared que permiten el aumento de volumen (Escobar *et al.*, 2015). Además, estas células sufren profundos cambios a nivel transcripcional comparados con plantas no infectadas, como, por ejemplo, la modulación de genes relacionados con el metabolismo primario o del ciclo celular. En el caso de éste último, se han observado cambios en la expresión de genes relacionados tanto con la entrada en mitosis como en la fase de síntesis de DNA, así por ejemplo se inducen ciclinas y kinasas dependientes de ciclinas (CYC, CDKs; Barcala *et al.*, 2010; Portillo *et al.*, 2013; Almeida-Engler *et al.*, 2015). Se ha descrito además la modulación de inhibidores de determinadas fases del ciclo celular como las “Kip-Related Proteins” (KRPs; Vieira y de Almeida-Engler, 2017), lo que indica que es necesaria una regulación muy fina de este proceso. Otros genes de la planta que se ven alterados incluyen aquéllos relacionados con cambios en el citoesqueleto, o genes que codifican proteínas implicadas en modificaciones de la pared celular de las familias de las expansinas, celulasas y enzimas modificadoras de pectinas, entre otras (de Almeida-Engler *et al.*, 2010; Wieczorek, 2015). Además, un proceso muy relevante que ocurre en las raíces infectadas con los nematodos es la represión, al menos local en agallas y/o células gigantes, de genes relacionados con el metabolismo secundario (del metabolismo de los fenilpropanoides, flavonoides y terpenoides, entre otros), particularmente de aquéllos genes implicados en la respuesta defensiva de la planta (Barcala *et al.*, 2010; Portillo *et al.*, 2013; Martínez-Medina *et al.*, 2021). A este respecto, los nematodos usan una batería de efectores supresores de las defensas, posiblemente inhibiendo mecanismos generales de defensa de la planta como “PAMP-triggered immunity” (PTI) ó “effector triggered immunity” (ETI) para mantenerse durante todo su ciclo vital en una interacción muy estrecha con las células gigantes de las que dependen de manera obligada para obtener su alimento (Mantelin *et al.*, 2015 ; Truong *et al.*, 2015). Las agallas, que incluyen las células gigantes en el tejido vascular, son el síntoma más característico de la enfermedad causada por *Meloidogyne* spp. (**Figura 2**).

Bajo condiciones favorables se sucederán tres mudas (J3, J4) hasta alcanzar el estadio de hembra adulta. La reproducción se produce por mitosis partenogenética. Las hembras depositan los huevos dentro de una matriz gelatinosa (la masa de huevos) que se localiza en la superficie y/o dentro de la raíz (**Figura 3**). Dentro del huevo, se desarrolla el J1 que mudará a J2 y emergerá buscando una raíz para infectar. Si las condiciones

son desfavorables (altas densidades de población, escasez de alimentos o plantas estresadas) alcanzará el estadio de macho que emergerá de la raíz y no se alimentará, siendo este un mecanismo de regulación de la población. La emergencia de los juveniles está condicionada por la humedad, la aireación y la temperatura del suelo. Asimismo, la duración del ciclo de

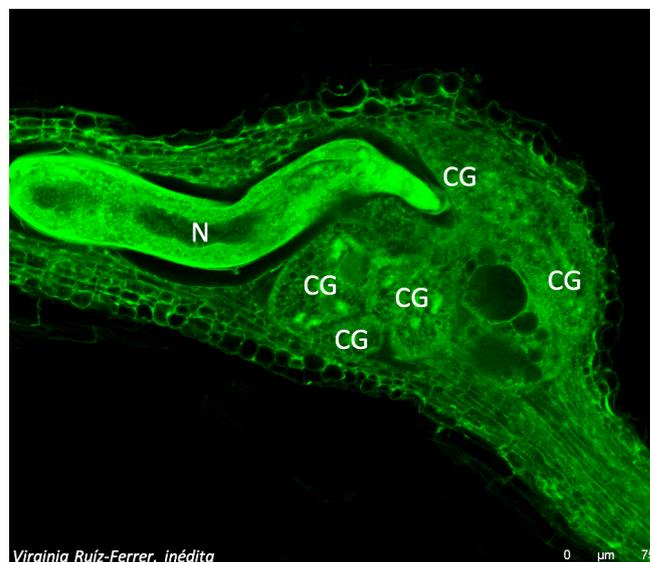


Figura 1. Imagen de una sección al microscopio confocal de una agalla de 14 días post-infección producida por *Meloidogyne javanica* en *Arabidopsis thaliana*, genotipo Col-0. El tratamiento de las muestras se realizó según Cabrera *et al.* (2018). Se observa el nematodo (N) y las células gigantes (CG).



Figura 2. Raíz de tomate agallada por *Meloidogyne* spp.



vida del nematodo dependerá de la temperatura del suelo y de la interacción especie de *Meloidogyne*-planta hospedadora (Sorribas *et al.*, 2020).

RESPUESTA DE LA PLANTA FRENTE A NEMATODOS FITOPARÁSITOS DEL GÉNERO *Meloidogyne* Y A PLAGAS ¿QUÉ TIENEN EN COMÚN?

Las plantas disponen de mecanismos de defensa constitutivos e inducibles para hacer frente a estreses bióticos y abióticos. Tras un ataque de una plaga o patógeno, las defensas inducibles se pueden expresar de forma local, actuando en la zona de reconocimiento del agente o de su actividad, o bien se pueden expresar de forma sistémica, protegiendo así otras partes de la planta alejadas del lugar de la interacción (Agrios, 2005). De forma general, la defensa sistémica inducida frente a plagas y *Meloidogyne* spp. está mayoritariamente regulada por tres fitohormonas generalmente asociadas a mecanismos de defensa de las plantas: ácido jasmónico (JA), etileno (ET) y ácido salicílico (SA), aunque la importancia relativa de cada una de ellas parece variar según la forma de alimentación del organismo (García *et al.*, 2021). Mientras que la ruta regulada por el JA es la vía preponderante frente a thrips (raspador-succionador; Abe *et al.*, 2012) e insectos masticadores, la ruta regulada por el SA, lo es frente a insectos chupadores. Frente a otras plagas, como los ácaros (raspador-succionador), la defensa de la planta es mediada por ambas rutas, de forma semejante a como ocurre frente a *Meloidogyne* spp. (Kaloshian *et al.*, 2011). El papel del ET frente a nematodos parece estar restringido a su atracción hacia las raíces (Fudali *et al.*, 2013).

La especificidad de la respuesta frente a plagas y nematodos ha sido asociada al reconocimiento específico de los sitios de alimentación y el tipo de daño, o a elicitores específicos de las secreciones de la plaga o del nematodo (Santamaria *et al.*, 2018; Shukla *et al.*, 2018). En cuanto a la respuesta de la planta, esta es dinámica a lo largo de la interacción (Shukla *et al.*, 2018), y el resultado final de la misma estará influenciado por factores fisicoquímicos y biológicos del ambiente en el que se desarrolla. La interacción de la planta con (micro)organismos,

o con compuestos químicos, incluidos compuestos volátiles capaces de inducir las defensas de la planta, previamente a la interacción con la plaga y/o el patógeno, puede inhibir con mayor o menor intensidad la actividad y/o desarrollo del agente estresor (Martínez-Medina *et al.*, 2017; Pérez-Hedo *et al.*, 2018a y b, 2021; Ghahremani *et al.*, 2019 y 2020; Pocerull *et al.*, 2020; Rivero *et al.*, 2021; Sorribas *et al.*, resultados no publicados). Este es un aspecto esencial para el desarrollo de sistemas de gestión integrada de plagas y enfermedades, con objeto de maximizar la eficacia de control a través de la planta.

¿CÓMO INFLUYE *Meloidogyne* spp. EN LAS INTERACCIONES PLANTA-PLAGA?

Los nematodos fitoparásitos en general, y *Meloidogyne* spp. en particular, alteran de manera significativa la fisiología de sus plantas hospedadoras, principalmente mediante la inducción de cambios en el contenido y distribución de los nutrientes; así como mediante la alteración de su estado defensivo. Diversos estudios están demostrando que estos cambios no se limitan a los tejidos y órganos locales de las raíces infectadas, sino que se pueden propagar a otros sitios distales de la planta; pudiendo afectar el estado nutricional y el estado defensivo de los tejidos y órganos de la parte aérea (Figura 4). De esta manera, los nematodos fitoparásitos pueden influir de manera significativa en las interacciones de las plantas con insectos herbívoros que se alimentan de los tejidos de la parte aérea (Hol *et al.*, 2013, 2016; Arce *et al.*, 2017; Hoysted *et al.*, 2017; van Dam *et al.*, 2018; Mbaluto *et al.*, 2021). No obstante, la influencia de los nematodos fitoparásitos en las interacciones planta-plaga, así como los principales mecanismos que subyacen estos efectos, siguen siendo muy desconocidos, y las investigaciones indican que pueden ser muy variables dependiendo del sistema biológico de estudio, de las condiciones abióticas y de la secuencia de llegada. Por ejemplo, la identidad de los nematodos fitoparásitos y de los insectos herbívoros, o la susceptibilidad de la propia planta son factores importantes que pueden determinar el impacto de los nematodos en las interacciones planta-plaga (Wondafrash *et al.*, 2013). Estudios más recientes demuestran además que

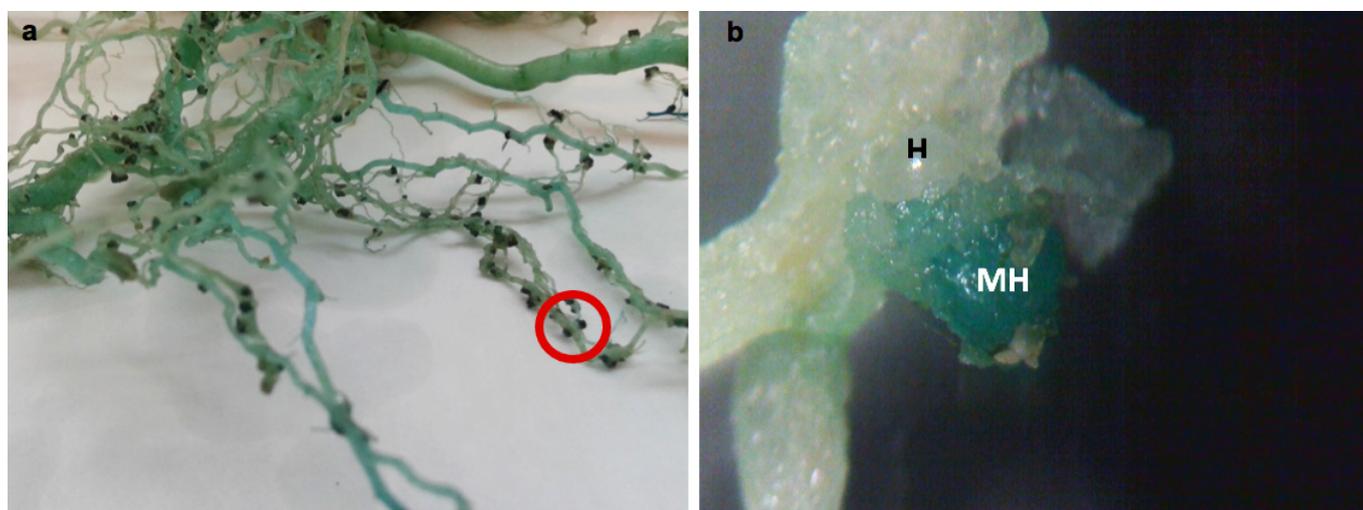


Figura 3. Masas de huevos de *Meloidogyne* spp. teñidas de color azul con erioglaucina (circulo) (a) y detalle de hembra (H) con masa de huevos teñida de azul con erioglaucina (MH) (b)





estos efectos pueden ser muy variables en función de estadio específico en el que se encuentre el ciclo de la enfermedad (Mbaluto *et al.*, 2020, 2021).

Una de las principales alteraciones inducidas por los nematodos endoparásitos sedentarios es la formación de los sitios de alimentación que actúan como sumidero de nutrientes, asegurando a los nematodos un suministro continuo de los recursos de la planta hospedadora. La continua adquisición de nutrientes por parte de los nematodos conlleva importantes modificaciones, tanto en el metabolismo primario como en la distribución de los recursos y la relación fuente-sumidero de la propia planta. Esto puede afectar de manera importante a la disponibilidad de los nutrientes en los otros órganos y tejidos de la planta, alterando por lo tanto la calidad y cantidad de los nutrientes disponibles para los insectos herbívoros que se alimentan de las hojas. Uno de los sistemas más estudiados en este aspecto, es el caso de la interacción entre los nematodos fitoparásitos y los insectos chupadores que se alimentan del floema, tales como los pulgones. Se ha hipotetizado que los sumideros de nutrientes creados por estos insectos en las hojas pueden “competir” con los creados

por los nematodos endoparásitos sedentarios en las raíces. Por ejemplo, se ha observado que *M. incognita* puede competir superando al pulgón *Myzus persicae* al atenuar la magnitud de los sumideros de nutrientes inducidos por el pulgón, causando una disminución en su crecimiento y su fecundidad (Kaplan *et al.*, 2011). De manera análoga, la infección por *Heterodera schachtii* disminuye la cantidad de aminoácidos y azúcares en el floema de *Brassica oleracea*, lo que se correlaciona negativamente con el desarrollo del pulgón de la col *Brevicoryne brassicae* (Hol *et al.*, 2013).

Además de los cambios directos en la calidad nutricional de la parte aérea, la asignación de los recursos de la planta a la síntesis de compuestos defensivos está generalmente relacionada con el estado nutricional de la planta (Hamilton *et al.*, 2001). Puesto que los nematodos fitoparásitos alteran el estado nutricional de la planta, esto puede afectar de manera indirecta al estado defensivo de la planta hospedadora, influyendo por lo tanto en las interacciones planta-plaga. Asimismo, la respuesta inmune desencadenada tras la infección de las raíces por los nematodos fitoparásitos puede propagarse a otros órganos y tejidos de la planta, modificando el estado defensivo de las hojas. Si bien, la

dirección y la magnitud de estos cambios parece estar influenciada por la identidad del nematodo y de la planta hospedadora. Por ejemplo, se observó que la infección de raíces de *Brassica* spp. con *M. incognita* produjo un aumento en los niveles de glucosinolatos en las hojas, mientras que la infección con *H. schachtii* no produjo ningún cambio (Lohmann *et al.*, 2009; Hol *et al.*, 2013). Además de glucosinolatos, se ha observado que los nematodos inducen cambios en la acumulación de otros compuestos relacionados con las defensas en las hojas de las plantas infectadas. Estos incluyen entre otros, proteínas PR (pathogen related), inhibidores de proteasas, peroxidasas, catalasas y otros transcritos relacionados con las rutas del SA y del JA (Hamamouch *et al.*, 2011; Kyndt *et al.*, 2012, 2017; Arce *et al.*, 2017; Guo y Ge, 2017). Esta acumulación diferencial de compuestos defensivos se ha relacionado con una mayor o menor resistencia frente a plagas en plantas infectadas con nematodos (van Dam *et al.*, 2005; 2018; Wurst y van der Putten, 2007; Kyndt *et al.*, 2017). Estudios más recientes, ponen de manifiesto, que además de los cambios directos en la acumulación de compuestos defensivos en las hojas, la infección por nematodos fitoparásitos puede modular la respuesta defensiva de la planta desencadenada por el ataque de las plagas. Por ejemplo, se ha observado que la infección de *M. incognita* en plantas de tomate impide la represión de determinados alcaloides mediada en las hojas por el pulgón *Macrosiphum euphorbiae* (Mbaluto *et al.*, 2021). De manera general, todos estos estudios demuestran el gran impacto que tienen los nematodos fitoparásitos en las interacciones planta-plaga. Aunque los mecanismos que subyacen este fenómeno siguen siendo muy desconocidos, y los resultados muy diversos en función del contexto biótico y abiótico.

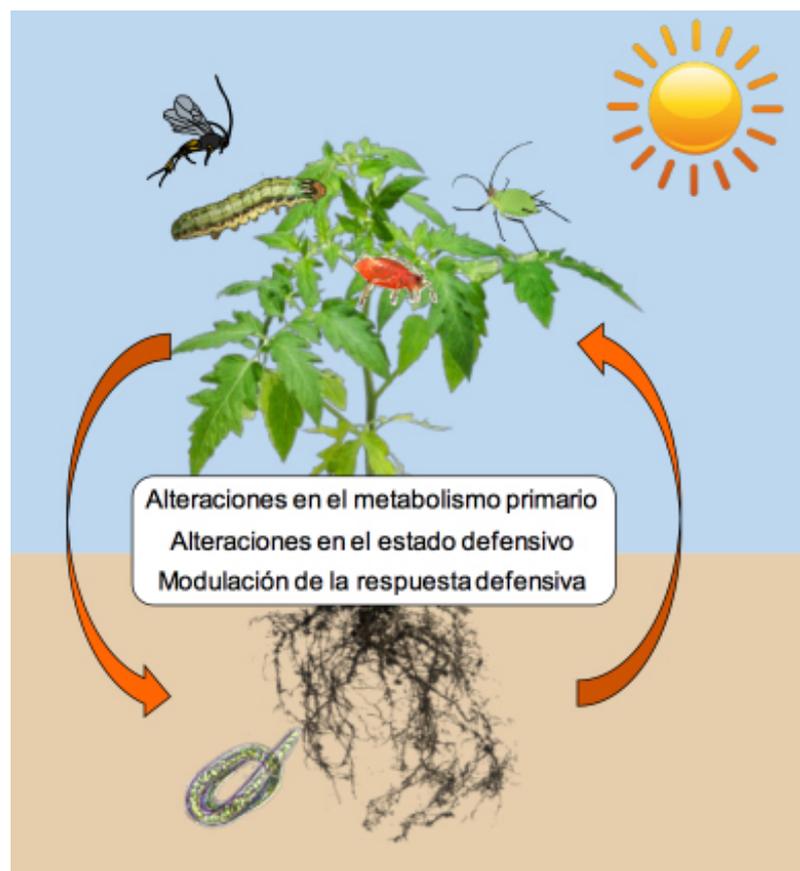


Figura 4. Las plantas median las interacciones entre organismos que viven en diferentes compartimentos, como los nematodos fitoparásitos de las raíces y los insectos plaga de las hojas. Estas interacciones mediadas por las plantas ocurren principalmente como consecuencia de los cambios en el metabolismo primario y el estado defensivo que ocurren tras una primera interacción, y que pueden afectar sistémicamente a los tejidos y órganos distales de esta primera interacción. Además, una primera interacción de la planta con nematodos o con insectos plaga puede modular las respuestas inducidas por el otro organismo. Todas estas interacciones además ocurren en un contexto abiótico que influye de manera importante en las mismas.



¿CÓMO INFLUYEN LAS PLAGAS EN LAS INTERACCIONES PLANTA-*Meloidogyne* spp.?

De manera similar al impacto que tienen los nematodos fitoparásitos en las interacciones planta-plaga; varios estudios han demostrado que la herbivoría o la simulación de herbivoría en las hojas, puede afectar la susceptibilidad de las raíces frente a la infección por nematodos fitoparásitos. Si bien, estas interacciones han sido mucho menos estudiadas, y los mecanismos responsables son prácticamente desconocidos. Diversos estudios demuestran que las respuestas inducidas por las plagas en la parte aérea de las plantas pueden tanto aumentar como disminuir la resistencia de las raíces frente al ataque de nematodos fitoparásitos, dependiendo del sistema de estudio y de los parámetros específicos evaluados. Por ejemplo, la defoliación de plantas de tabaco por larvas de *Manduca sexta* resultó en un aumento del número de huevos producidos por *M. incognita* (Kaplan *et al.*, 2008), pero no afectó al número de agallas (Machado *et al.*, 2018). Por el contrario, se observó una disminución en el número de agallas de *Meloidogyne* en raíces de plantas infestadas en las hojas con pulgones (Kafle *et al.*, 2017) o sometidas a herbivoría continuada por *M. sexta* (Martínez-Medina *et al.*, 2021), o tratadas con jasmonatos (Nahar *et al.*, 2011; Vieira dos Santos *et al.*, 2013). Esta variabilidad de resultados, pone de manifiesto la complejidad de las interacciones plaga-planta-nematodo.

Entre los mecanismos que regulan el impacto de las plagas en las interacciones planta-nematodo, se han sugerido cambios en el metabolismo primario y en el estado defensivo de las raíces, inducidos sistémicamente por las plagas. Por ejemplo, algunos estudios demuestran que las respuestas desencadenadas tras la herbivoría alteran de manera importante la acumulación de compuestos defensivos y el estado nutricional de las raíces, lo cual puede afectar a las interacciones planta-nematodo (Kaplan *et al.*, 2008; Machado *et al.*, 2013, 2018; Mbaluto *et al.*, 2020, 2021; Martínez-Medina *et al.*, 2021). A esto hay que añadir, que estudios más recientes, ponen de manifiesto que las plagas pueden modular el perfil metabólico de la raíz asociado a la infección con nematodos (Mbaluto *et al.*, 2020, 2021; Martínez-Medina *et al.*, 2021). Por ejemplo, se ha descrito que las respuestas inducidas por plagas en las hojas pueden prevenir la represión de las defensas provocadas por los nematodos en las raíces, dificultando a los nematodos el proceso infectivo (Martínez-Medina *et al.*, 2021), de forma similar a como ocurriría por la acción de enemigos naturales de plagas de la parte aérea que presenta episodios de herbivora (Sorribas *et al.*, resultados no publicados).

¿CÓMO INFLUYE *Meloidogyne* spp. EN LAS INTERACCIONES PLANTA-PLAGA A NIVEL MULTITRÓFICO?

Además de la acumulación de compuestos defensivos (defensas directas), el ataque de las plagas también puede inducir en las plantas la producción de compuestos volátiles que, si bien no afectan directamente a los insectos, atraen insectos que los parasitan o los depredan. Esta segunda línea defensiva se conoce como defensas indirectas, y está controlada en gran medida, por las mismas rutas hormonales

que regulan las defensas directas, tales como las rutas del JA o del SA (Dicke, 2008; Baldwin, 2010). Por lo tanto, los organismos que son capaces de manipular estas rutas, como los nematodos fitoparásitos, tienen el potencial de influir en la producción de volátiles de las plantas y la atracción de los enemigos naturales de las plagas. Además, el impacto de los nematodos en el crecimiento y el contenido en nutrientes de la planta también tiene el potencial de afectar a la producción de las defensas indirectas. Por ejemplo, Arce *et al.* (2017) observaron que la infección de raíces de tomate por *M. incognita* alteró de manera significativa la emisión de volátiles de las hojas, de tal manera que las hembras del minador de hojas *Tuta absoluta* evitaron poner huevos en las plantas infectadas con *M. incognita*.

Por otro lado, los enemigos naturales de los herbívoros, particularmente los parasitoides, dependen de sus insectos hospedadores para completar su ciclo de vida; y su crecimiento puede verse comprometido en un hospedador de baja calidad (Mackauer *et al.*, 1997). Los sumideros creados por los nematodos fitoparásitos pueden incurrir en un descenso de nutrientes, lo que puede afectar a la calidad nutricional de los insectos herbívoros, e incluso a su resistencia frente a los enemigos naturales. Como consecuencia, esto puede afectar al crecimiento y desarrollo de los enemigos naturales de las plagas. Por ejemplo, se ha observado que la infección del nematodo *Heterodera glycines* en soja (*Glycine max*) aumenta el tiempo de desarrollo y reduce el peso corporal de larvas de *Spodoptera litura*, lo que se ha asociado con un rendimiento reducido de su avispa parasitoide *Meteorus pulchricornis* (Li *et al.*, 2017).

CONCLUSIONES

Los nematodos fitoendoparásitos sedentarios del género *Meloidogyne* spp. desarrollan una interacción muy sofisticada con la planta hospedadora. Por un lado, mantienen localmente las defensas controladas para poder completar su ciclo de vida dentro de la planta. Por otro lado, el impacto que producen en la planta incluye alteraciones nutricionales, ya que inducen verdaderos órganos sumideros de los que se alimentan. A esto hay que añadir, que producen cambios hormonales que modulan las respuestas defensivas de forma sistémica. Estos cambios nutricionales e inmunes afectan de manera importante a las plagas que colonizan la parte aérea de las plantas. De manera análoga, los cambios producidos por la interacción de plagas en la parte aérea pueden modificar las respuestas de la planta frente al ataque de los nematodos en las raíces, y la capacidad de establecimiento y reproducción de éstos. Sin embargo, el resultado de las interacciones planta-plaga-nematodo fitoparásito, es muy variable dependiendo del sistema de estudio, de las condiciones abióticas o de la secuencia de llegada; y los principales mecanismos que subyacen estos efectos siguen siendo muy desconocidos. Dada la abundancia de nematodos fitoparásitos y plagas en condiciones de campo, las plantas van a interactuar inevitablemente con ambos grupos de herbívoros. Por lo tanto, para poder predecir el comportamiento de las plantas en condiciones de campo, es necesario aumentar nuestro





conocimiento sobre cómo las plantas integran las diferentes respuestas inducidas tras el ataque de estos grupos de herbívoros en las raíces y en las hojas. El estudio detallado de las respuestas que se producen en estas complejas relaciones multitróficas que se establecen en condiciones de campo, es clave para desarrollar estrategias de gestión integrada de plagas y enfermedades en el marco de una agricultura sostenible.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen la financiación de la Red de Investigación RED2018-102407-T, del Ministerio de Ciencia e Innovación y Fondos Feder. AMM agradece, la financiación del programa para la Atracción de Talento Científico a Salamanca, de la Fundación Salamanca Ciudad de Cultura y Saberes y el Ayuntamiento de Salamanca; CE agradece la financiación al Ministerio de Ciencia e Innovación (PID2019-105924RB-I00) y al gobierno Regional de la Junta de Castilla- La Mancha (SBPLY/17/180501/000287); y FJS agradece al Ministerio de Economía y Competitividad y Fondos Feder la financiación del proyecto AGL2017-89785-R.





REFERENCIAS

- Abe H, Tomitaka Y, Shimoda T, Seo S, Sakurai T, Kugimiya S, Tsuda S y Kobayashi M.** 2012. Antagonistic plant defense system regulated by phytohormones assists interactions among vector insect, thrips and a tospovirus. *Plant and Cell Physiology* 53: 204-12.
- Agrios GN.** 2005. *Plant Pathology*, 5ª Edición. London: Academic Press.
- Arce CC, Machado RA, Ribas NS, Cristaldo PF, Ataíde LM, Pallini Â, Carmo FM, Freitas LG y Lima E.** 2017. Nematode root herbivory in tomato increases leaf defenses and reduces leaf miner oviposition and performance. *Journal of Chemical Ecology* 43: 120-128.
- Baldwin IT.** 2010. Plant volatiles. *Current Biology* 20: R392-R397.
- Barcala M, García A, Cabrera J, Casson S, Lindsey K, Favery B, García-Casado G, Solano R, Fenoll C y Escobar, C.** 2010. Early transcriptomic events in microdissected *Arabidopsis* nematode-induced giant cells. *Plant Journal* 61: 698-712.
- Cabrera J, Díaz-Manzano FE, Barcala M, Arganda-Carreras I, de Almeida-Engler J, Engler G, Fenoll F y Escobar C.** 2015. Phenotyping nematode feeding sites: Three dimensional reconstruction and volumetric measurements of giant cells induced by root-knot nematodes in *Arabidopsis*. *New Phytologist* 206: 868-880.
- Cabrera J, Olmo R, Ruíz-Ferrer V, Abreu I, Hermans C, Fenoll C y Escobar C.** 2018. A phenotyping method of giant cells from root-knot nematode feeding sites by confocal microscopy highlights a role for CHITINASE-LIKE 1 in *Arabidopsis*. *International Journal of Molecular Sciences* 19: 429.
- de Almeida-Engler J, Rodiuc N, Smertenko A y Abad P.** 2010. Plant actin cytoskeleton remodeling by plant parasitic nematodes. *Plant Signaling & Behavior* 5: 213-217.
- de Almeida Engler J, Vieira P, Rodiuc N, Grossi de Sa MF y Engler G.** 2015. The plant cell cycle machinery: usurped and modulated by plant-parasitic nematodes. *Advances in Botanical Research* 73: 91-118.
- Dicke M.** 2008. Behavioral and community ecology of plants that cry for help. *Plant, Cell & Environment* 32:654-665.
- Escobar C, Barcala M, Cabrera J, Fenoll C.** 2015. Overview of root-knot nematodes and giant cells. *Advances in Botanical Research* 73:1-32.
- Fudali SL, Wang C y Williamson VM.** 2013. Ethylene signaling pathway modulates attractiveness of host roots to the root-knot nematode *Meloidogyne hapla*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*. 26: 75-86.
- García A, Martínez M, Díaz I y Santamaría ME.** 2021. The price of the induced defense against pests: a meta-analysis. *Frontiers in Plant Science* 11: 615122.
- Ghahremani Z, Escudero N, Beltrán-Anadón D, Saus E, Cunqueiro M, Andilla J, Loza-Alvarez P, Gabaldón T y Sorribas FJ.** 2020. *Bacillus firmus* Strain I-1582, a nematode antagonist by itself and through the plant. *Frontiers in Plant Science* 11: 796.
- Ghahremani Z, Escudero N, Saus E, Gabaldón T y Sorribas FJ.** 2019. *Pochonia chlamydosporia* induces plant-dependent systemic resistance to *Meloidogyne incognita*. *Frontiers in Plant Science* 10: 945.
- Giné A, Bonmatí M, Sarro A, Stchiegel A, Valero J, Ornat C, Fernández C y Sorribas FJ.** 2013. Natural occurrence of fungal egg parasites of root-knot nematodes, *Meloidogyne* spp. in organic and integrated vegetable production systems in Spain. *Biocontrol* 58: 407-416.
- Guo H y Ge F.** 2017. Root nematode infection enhances leaf defense against whitefly in tomato. *Arthropod-Plant Interactions* 11: 23-33.
- Hallman J y Meressa BH.** 2018. Nematode parasites of vegetables. In: Sikora RA, Coyne D, Hallman J, Timper P (eds) *Plant Parasitic Nematodes in Subtropical and Tropical Agriculture*, Wallingford: CAB International, pp 346-410.
- Hamamouch N, Li C, Seo PJ, Park CM y Davis EL.** 2011. Expression of *Arabidopsis* pathogenesis-related genes during nematode infection. *Molecular Plant Pathology* 12: 355-364.
- Hamilton JG, Arthur RZ, Delucia EH y Berenbaum MR.** 2001. The carbon-nutrient balance hypothesis : its rise and fall. *Ecology Letters* 4: 86-95.
- Hol WHG, De Boer W, Termorshuizen AJ, Meyer KM, Schneider JHM, van Der Putten WH y van Dam NM.** 2013. *Heterodera schachtii* nematodes interfere with aphid-plant relations on *Brassica oleracea*. *Journal of Chemical Ecology* 39: 1193-1203.
- Hol, WHG, Raaijmakers CE, Mons I, Meyer KM y van Dam NM.** 2016. Root-lesion nematodes suppress cabbage aphid population development by reducing aphid daily reproduction. *Frontiers in Plant Science* 7: 111.
- Hoysted GA, Lilley CJ, Field KJ, Dickinson M, Hartley SE y Urwin PE.** 2017. A plant-feeding nematode indirectly increases the fitness of an aphid. *Frontiers in Plant Science* 8:1897.
- Kafle D, Hänel A, Lortzing T, Steppuhn A y Wurst S.** 2017. Sequential above- and belowground herbivory modifies plant responses depending on herbivore identity. *BMC Ecology* 17: 5
- Kaloshian I, Desmond OJ y Atamian HS.** 2011. Disease resistance-genes and defense responses during incompatible interactions. In: Jones J, Gheysen G, Fenoll C (eds) *Genomics and Molecular Genetics of Plant-Nematode Interactions*. Springer, Dordrecht, pp 309-324.





- Kaplan I, Halitschke R, Kessler A, Rehill BJ, Sardanelli S y Denno RF.** 2008. Physiological integration of roots and shoots in plant defense strategies links above- and belowground herbivory. *Ecology Letters* 11: 841-851.
- Kaplan I, Sardanelli S, Rehill BJ y Denno RF.** 2011. Toward a mechanistic understanding of competition in vascular-feeding herbivores: an empirical test of the sink competition hypothesis. *Oecologia* 166: 627-636.
- Kyndt T, Nahar K, Haegeman A, De Vleeschauwer D, Hofte M y Gheysen G.** 2012. Comparing systemic defence-related gene expression changes upon migratory and sedentary nematode attack in rice. *Plant Biology* 14: 73-82.
- Kyndt T, Zemene HY, Haeck A, Singh R, De Vleeschauwer D, Denil S, De Meyer T, Höfte M, Demeestere K y Gheysen.** 2017. Belowground attack by the root knot nematode *Meloidogyne graminicola* predisposes rice to blast disease. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 30: 255-266.
- Li X, Li B, y Meng L.** 2017. Belowground nematode herbivory of resistant soybean cultivars impairs the performances of an aboveground caterpillar and its parasitoid. *Ecological Entomology* 42: 712-720.
- Lohmann M, Scheu S y Müller C.** 2009. Decomposers and root feeders interactively affect plant defence in *Sinapis alba*. *Oecologia* 160: 289-298.
- Machado RAR, Arce CCM, McClure MA, Baldwin IT y Erb M.** 2018. Aboveground herbivory induced jasmonates disproportionately reduce plant reproductive potential by facilitating root nematode infestation. *Plant, Cell & Environment* 41: 797-808.
- Machado RAR, Ferrieri AP, Robert CAM, Glauser G, Kallenbach M, Baldwin IT y Erb M.** 2013. Leaf-herbivore attack reduces carbon reserves and regrowth from the roots via jasmonate and auxin signaling. *New Phytologist* 200: 1234-1246.
- Mackauer M, Sequeira R y Otto M.** 1997. Growth and development in parasitoid wasps: adaptation to variable host resources. In: Dettner K, Bauer G, Völkl W (eds) *Vertical Food Web Interactions*. Ecological Studies (Analysis and Synthesis), vol 130. Springer, Berlin, Heidelberg, pp 191-203.
- Mantelin S, Thorpe y Jones JT.** 2015. Suppression of plant defences by plant-parasitic Nematodes. *Advances in Botanical Research* 73: 325-337.
- Martínez-Medina A, Fernandez I, Lok GB, Pozo MJ, Pieterse CMJ y van Wees SCM.** 2017. Shifting from priming of salicylic acid- to jasmonic acid-regulated defences by *Trichoderma* protects tomato against the root knot nematode *Meloidogyne incognita*. *New Phytologist* 213: 1363-1377.
- Martínez-Medina A, Mbaluto CM, Maedicke A, Weinhold A, Vergara F y van Dam NM.** 2021. Leaf herbivory counteracts the repression of jasmonate-related defences triggered by *Meloidogyne incognita* in tomato roots. Artículo Aceptado en *Plant Physiology* 187 : 1762-1778.
- Mbaluto CM, Ahmad EM, Fu M, Martínez-Medina A y van Dam NM.** 2020. The impact of *Spodoptera exigua* herbivory on *Meloidogyne incognita*-induced root responses depends on the nematodes' life cycle stages. *AoB Plants* 12: plaa029.
- Mbaluto CM, Ahmad EM, Mädicke A, Grosser K, van Dam NM y Martínez-Medina A.** 2021. Induced local and systemic defense responses in tomato underlying interactions between the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* and the potato aphid *Macrosiphum euphorbiae*. *Frontiers in Plant Science* 12: 543.
- Nahar K, Kyndt T, De Vleeschauwer D, Hofte M y Gheysen G.** 2011. The jasmonate pathway is a key player in systemically induced defense against root knot nematodes in rice. *Plant Physiology* 157: 305-316.
- Pérez-Hedo M, Alonso-Valiente M, Vacas, S, Gallego C, Pons C, Arbona V, Rambla JL, Navarro-Llopis V, Granell A y Urbaneja A.** 2021. Plant exposure to herbivore-induced plant volatiles: a sustainable approach through eliciting plant defenses. *Journal of Pest Science*.
- Pérez-Hedo M, Arias-Sanguino AM y Urbaneja A.** 2018a. Induced tomato plant resistance against *Tetranychus urticae* triggered by the phytophagy of *Nesidiocoris tenuis*. *Frontiers in Plant Science* 9: 1419.
- Pérez-Hedo M, Rambla JL, Granell A y Urbaneja A.** 2018b. Biological activity and specificity of Miridae-induced plant volatiles. *Biocontrol* 63:203-213.
- Pocurull M, Fullana AM, Ferro M, Valero P, Escudero N, Saus E, Gabaldón T y Sorribas FJ.** 2020. Commercial formulations of *Trichoderma* induce systemic plant resistance to *Meloidogyne incognita* in tomato and the effect is additive to that of the Mi-1.2 resistance gene. *Frontiers in Microbiology* 10:3042.
- Portillo M, Cabrera J, Lindsey K, Topping J, Andrés MF, Emiliozzi M, Oliveros JC, García-Casado G, Solano S, Koltai H, Resnick N, Fenoll C and Escobar, C.** 2013. Distinct and conserved transcriptomic changes during nematode-induced giant cell development in tomato compared with Arabidopsis: a functional role for gene repression. *New Phytologist*. 197: 1276-1290.
- Rivero J, Lidoy J, Llopis-Giménez A, Herrero S, Flors V y Pozo MJ.** 2021. Mycorrhizal symbiosis primes the accumulation of antiherbivore compounds and enhances herbivore mortality in tomato. *Journal of Experimental Botany* 72: 5038-5050.



Santamaria ME, Diaz I, y Martinez M. 2018. Dehydration stress contributes to the enhancement of plant defense response and mite performance on barley. *Frontiers in Plant Science*. 9:458.

Shukla N, Yadav R, Kaur P, Rasmussen S, Goel S, Agarwal M, Jagannath A, Gupta R y Kumar A. 2018. Transcriptome analysis of root-knot nematode (*Meloidogyne incognita*)-infected tomato (*Solanum lycopersicum*) roots reveals complex gene expression profiles and metabolic networks of both host and nematode during susceptible and resistance responses. *Molecular Plant Pathology* 19: 615–633.

Sorribas FJ, Djian-Caporalino C y Mateille T. 2020. Nematodes. In Gullino, ML, Albajes R, Nicot P (eds) *Integrated Pest and Disease Management in Greenhouse Crops*. Springer: Cham, Switzerland, pp 147–174.

Thuong NM, Nguyen C-N, Abad P, Quentin M y Favery B. 2015. Function of root-knot nematode effector and their targets in plant Parasitism. *Advances in Botanical Research*. 73: 293-319.

van Dam NM, Raaijmakers CE y van Der Putten WH. 2005. Root herbivory reduces growth and survival of the shoot feeding specialist *Pieris rapae* on *Brassica nigra*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 115: 161-170.

van Dam NM, Wondafrash M, Mathur V y Tytgat TOG. 2018. Differences in hormonal signaling triggered by two root-feeding nematode species result in contrasting effects on aphid population growth. *Frontiers in Ecology and Evolution* 6: 88.

Verdejo-Lucas S, Blanco M, Talavera M, Stchigel AM y Sorribas FJ. 2013. Fungi recovered from root-knot nematodes infecting vegetables under protected cultivation. *Biocontrol Science and Technology* 23: 277-287.

Verdejo-Lucas S, Ornat C, Sorribas FJ, y Stchigel A. 2002. Species of root-knot nematodes and fungal egg parasites recovered from vegetables in Almería and Barcelona, Spain. *Journal of Nematology* 34: 405-408.

Vieira dos Santos MC, Curtis RHC y Abrantes I. 2013. Effect of plant elicitors on the reproduction of the root-knot nematode *Meloidogyne chitwoodi* on susceptible hosts. *European Journal of Plant Pathology* 136: 193-202.

Vieira P y de Almeida-Engler J. 2017. Plant Cyclin-Dependent Kinase Inhibitors of the KRP Family: potent inhibitors of root-knot nematode feeding sites in plant roots. *Frontiers in Plant Science* 8:1514.

Wieczorek. 2015 Cell Wall Alterations in Nematode-Infected Roots. *Advances in Botanical Research*. 73:61-90.

Wondafrash M, van Dam NM y Tytgat TOG. 2013. Plant systemic induced responses mediate interactions between root parasitic nematodes and aboveground herbivorous insects. *Frontiers in Plant Science* 4: 87.

Wurst S y van der Putten WH. 2007. Root herbivore identity matters in plant-mediated interactions between root and shoot herbivores. *Basic and Applied Ecology* 8: 491-499.

