

Los nematodos fitopatógenos como inductores de estrés biótico en plantas

Phytopathogenic nematodes as inductors of biotic stress in plants

Nematoides fitopatógenos como inductores do estresse biótico em plantas

Donald Heberth Riascos Ortíz

Agrónomo del Trópico Húmedo. Magister en ciencias agrarias, énfasis fitopatología

Profesor Auxiliar Universidad del Pacífico. Buenaventura, Valle del Cauca-Colombia.

dhriascoso@gmail.com

Resumen

Los nematodos fitoparásitos son agentes infecciosos que causan enfermedades en las plantas, a través de diferentes mecanismos, pero especialmente mediante la secreción de factores de patogenicidad denominados Patrones Moleculares Asociados al Patógeno y Efectores. En esta investigación se analiza la forma cómo estas proteínas requeridas por los nematodos para establecerse en sus hospederos, alteran la estructura y función de las células de las plantas, así como también reprograman la expresión génica de las células vegetales. Algunos nematodos, y principalmente los endoparásitos sedentarios, establecen relaciones parasíticas complejas con sus hospederos, en los cuales inducen la formación de sitios de alimentación (células gigantes en el caso de Meloidogyne). Se concluye que estos nematodos inducen la formación de síntomas, a manera de agallas, a nivel de raíces por procesos de hipertrofia (alargamiento celular) e hiperplasia (división celular excesiva). Además, estos daños a nivel de la planta resultan en alteraciones fisiológicas, especialmente por obstrucción de cilindros vasculares, lo que impide la translocación normal de agua y nutrientes, y por consiguiente la expresión de marchitamientos, con efectos deletéreos sobre la producción. De igual

manera, las plantas han desarrollado estrategias de reconocimiento de factores de patogenicidad de los nematodos para expresar sus mecanismos de defensa.

Palabras clave: efectores, fitoparásitos, hipertrofia, hiperplasia, Meloidogyne

Abstract

The phyto-parasitic nematodes are infectious agents that cause diseases in plants, through different mechanisms, but especially by means of the secretion of pathogenicity factors and effectors, denominated pathogen associated molecular patterns. This research analyses the way these proteins required by the nematodes are established in their hosts, they alter the structure and function of plants cells, as well as they reprogram the genetic expression of vegetal cells. Some nematodes, and mostly the sedentary endoparasites, establish complex parasitic bounds with their hosts, in which they induce the formation of alimentation places (gigantic cells in Meloidogyne case). It is concluded that these nematodes induce the formation of symptoms, as a gall, in the root level by hypertrophy processes (cellular

elongation) and hyperplasia (excessive cellular division). Otherwise, these damages in plant level result as physiological alterations, especially by vascular cylinders obstruction what blocks the normal water and nutrients translocation, and consequently the wilting expression, with deleterious effects over the production. Likewise, plants have developed recognition strategies of pathogenicity factors of these nematodes in order to express their defense mechanisms.

Key-words: effectors, phyto-parasites, hypertrophy, hyperplasia, *Meloidogyne*

Resumo

Fitonematóides são agentes infecciosos que causam doenças em plantas, através de diferentes mecanismos, mas especialmente através da secreção de fatores de virulência conhecidos como Padrões Molecular associados ao patógeno e efetores. Nesta pesquisa analisa-se a maneira como estas proteínas necessárias por nematóides para se-estabelecer no seu hospedeiro, alteram a

estrutura e função das células de plantas, bem como a expressão do gene reprogramado de células vegetais. Alguns nematóides e endoparasitos principalmente sedentários, estabelecem relações parasitárias complexas com seus hospedeiros, nos quais induzem formação de locais de alimentação (células gigantes no caso de *Meloidogyne*). Concluímos que estes nematóides induzem a formação de sintomas, em forma de galhas, ao nível de raízes processos de hipertrofia (alongamento celular) e hiperplasia (divisão celular excessiva). Além disso, estes danos ao nível da planta terminam em alterações fisiológicas, em especial cilindros de obstrução vascular, o que impede a translocação normal de água e nutrientes, e, portanto, a expressão de murchidão, com efeitos deletérios sobre a produção. Da mesma forma, as plantas têm desenvolvido estratégias de reconhecimento de fatores de patogenicidade de nematóides para expressar seus mecanismos de defesa.

Palavras-chave: efetores fitoparásitos, hipertrofia, hiperplasia, *Meloidogyne*

Introducción

Los nematodos fitoparásitos son animales filiformes (forma de hilo), invertebrados, no segmentados (Decraemer & Hunt, 2006). Además se caracterizan por ser parásitos obligados (sólo se pueden alimentar de plantas vivas), es decir que las células de las cuales se alimentan usualmente no mueren. Los nematodos fitoparásitos se encuentran en el suelo y en las raíces, pero unas pocas especies atacan partes aéreas de las plantas. La mayoría de especies son microscópicas, con longitudes entre 300 – 4000 µm y diámetros entre 15 – 30 µm (Noe, 2006).

Todos los nematodos parásitos de plantas tienen una estructura de alimentación con forma de lanza, llamada estilete en la región de la cabeza (porción anterior). El estilete es usado por los nematodos para penetrar el tejido vegetal directamente y para

alimentarse de las células vegetales (Noe, 2006; Agrios, 2005). A través del estilete los nematodos secretan compuestos al interior de las células de la planta y remueven nutrientes de éstas. Los nematodos pueden alimentarse fuera de las raíces (ectoparásitos) o dentro de las raíces (endoparásitos) y algunos son migratorios (se mueven durante su ciclo de vida); mientras que otros son sedentarios (se establecen permanentemente en su sitio de alimentación) (Noe, 2006).

Aunque actualmente, alrededor de 4100 especies de nematodos fitoparásitos han sido descritos (15% del total de especies de nematodos conocidas), su impacto ha sido sustancial por ocasionar pérdidas anuales en la producción agrícola del orden del 14%, lo cual corresponde en promedio a US\$78 billones (Decraemer & Hunt, 2006; Smiley

et al., 2005). Bird & Kaloshian (2003) mencionan que los nematodos quiste (*Heterodera* y *Globodera*) y del nudo radical (*Meloidogyne* spp.) causan pérdidas en la producción de un amplio rango de cultivos en campo, lo cual excede los US\$100 billones anualmente. El efecto negativo de los nematodos fitoparásitos en la producción agrícola está determinado por el nivel poblacional de la especie de nematodo en el suelo.

Vovlas & Trocoli (2008) encontraron que la producción relativa de *Ocimum basilicum* L. disminuye con el incremento en el nivel poblacional de *Meloidogyne arenaria* raza 2. Estos autores determinaron que la altura y peso de las plantas disminuye con una densidad poblacional de 0.15 huevos y juveniles por ml de suelo. En este mismo estudio la mayor reducción en el crecimiento se registró con una densidad poblacional de 8 huevos y juveniles por ml de suelo. En un estudio similar, Jahanshahi, Sasanelli, Hosseininejad & Tanha Maafi (2014), registraron una significativa reducción en el crecimiento de brotes principales en plantas de olivo (*Olea europaea*) del cultivar Zard, del orden de 37.6% y 10.7%, con una densidad poblacional de 0.1 y 12.8 juveniles por cm³ de suelo para *M. javanica* y *M. incognita*, respectivamente. En ese sentido, un límite de tolerancia de 0.4 juveniles por cm³ de suelo fue establecido para *M. javanica* en plantas de olivo (*O. europaea*) del cultivar Zard.

Además del daño directo que ocasionan los nematodos fitoparásitos sobre la producción de cultivos en el mundo, estos microorganismos generan daños mecánicos en las raíces, favoreciéndose la entrada a la planta de fitopatógenos presentes en el suelo. Por ejemplo, Lamberti et al. (2001) reportó que heridas mecánicas causadas por mecanismos de alimentación de individuos de *Meloidogyne*, en estado juvenil dos y en raíces de árboles jóvenes de olivo (*O. europaea*), favorecen la penetración e infección del tejido de la raíz por patógenos de suelo como *Verticillium dahliae*.

Habitat de los nematodos fitoparásitos y síntomas

Se estima que un acre (0.4 ha) de suelo en la capa arable puede contener aproximadamente 3.000.000.000 de nematodos (Decraemer & Hunt, 2006). Los nematodos dependen de humedad para su locomoción y vida activa, por lo cual la humedad del suelo y otros factores ambientales afectan directamente la supervivencia de estos microorganismos. La estructura del suelo, pero también la porosidad afectan la facilidad con la cual los nematodos pueden moverse a través del suelo. En ese sentido, los suelos arenosos proveen el mejor ambiente para los nematodos terrestres, pero suelos arcillosos pueden ser colonizados exitosamente por ciertos nematodos.

En la parte aérea de las plantas, los nematodos inducen diferentes tipos de síntomas, especialmente reducción del crecimiento, clorosis y marchitamiento. En las raíces, los síntomas se pueden presentar principalmente a manera de agallas, lesiones, pobre desarrollo radical, excesiva ramificación, (Agrios, 2005; Noe, 2006). A nivel celular, pero principalmente en sitios de alimentación, se ha registrado notables alteraciones de la apariencia y fisiología de las células (Hewezi & Baum, 2013). La mayoría de especies de *Meloidogyne* son fácilmente diagnosticadas por agricultores, debido a la presencia de agallas en las raíces, las cuales son formadas como una consecuencia de disturbios fisiológicos en los tejidos de las raíces por interacciones tróficas de hembras del nematodo. Sin embargo, la identificación de especies particulares del nematodo es difícil y requiere análisis taxonómico, lo cual es poco factible para muchos agricultores (Moens, Perry & Starr, 2009).

Vovlas, Rapoport, Jiménez & Castillo (2005) evidenciaron diferencias morfológicas en las agallas y sitios de alimentación inducidos por distintas especies de *Meloidogyne* (*M. artiellia*, *M. arenaria*, *M. incognita* y *M. javanica*) en garbanzo (*Cicer arietinum* L.). En este estudio, los autores no

registraron diferencias estadísticamente significativas entre especies del nematodo respecto al número de células gigantes por sitio de alimentación y área de éstas. Por el contrario, sí hubo diferencias para el diámetro de las agallas, el cual varía con la especie del nematodo. Así mismo se encontraron diferencias para el número de núcleos por célula gigante y diámetro de núcleos presentes en las mismas.

Interacción planta-nematodo

La relación entre nematodos parásitos de plantas y su hospedero es diversa. Los nematodos pueden ser sedentarios o migratorios, y pueden ser ectoparásitos o endoparásitos. Para algunos nematodos incluyendo la mayoría de ectoparásitos migratorios, las plantas sólo proveen una fuente efímera de alimento y la interacción entre el nematodo y la planta es limitada. Para otros nematodos la interacción es más compleja y duradera. Los nematodos fitoparásitos económicamente más importante son aquellos que inducen cambios en las raíces de su hospedero para formar sitios de alimentación, los cuales proveen al nematodo con una continua fuente de alimento (Gheysen & Jones, 2006).

Considerándose el modelo zig-zag, propuesto por Jones & Dangl (2006), los nematodos fitoparásitos pueden causar enfermedad en las plantas mediante dos tipos o clases de factores de patogenicidad, los Patrones Moleculares Asociados al Patógeno (PAMP) y las proteínas efectoras. Los PAMP corresponden a compuestos altamente conservados entre especies, y aunque no han sido identificados en nematodos, la expresión de respuesta de defensa basal en la planta (Producción de Especies de Oxígeno Reactivo-ROS, engrosamiento de la pared celular y deposición de calosa) posterior a la infección del patógeno soporta su existencia en estos microorganismos. El reconocimiento de estos compuestos por la planta, a través de receptores de reconocimiento de patrones (PRR) puede motivar la activación de las respuestas de defensa antes mencionadas, lo cual resulta en una Inmunidad Provocada por Patrones (PTI) (Hewezi & Baum, 2013).

Por otro lado, la relación patogénica de los nematodos fitoparásitos con la planta depende en gran medida de la producción e inyección de efectores, los cuales son proteínas del patógeno que alteran la estructura y función de las células del hospedero (Hogenhout, Van der Hoorn, Terauchi & Kamoun, 2009). Estas proteínas son producidas en las glándulas esofagiales del nematodo, que consisten de tres grandes células, dos subventrales y una dorsal. Los productos sintetizados en estas glándulas son secretados dentro del citoplasma de las células de la planta a través del estilete (Hussey 1989; Hussey & Mims, 1990). Aparte de las glándulas salivales, los bulbos basales de algunos nematodos (dorilaimidos) son fuente de efectores involucrados en el parasitismo vegetal (Maier, Hewezi, Peng & Baum, 2013). En nematodos de los géneros *Heterodera*, *Globodera* y *Meloidogyne*, la glándula subventral es más activa en el estado juvenil dos al inicio de la infección (penetración, migración e iniciación de sitios de alimentación); mientras que la glandula dorsal es más activa en las fases finales de la infección, durante el desarrollo y mantenimiento de los sitios de alimentación (Maier *et al.*, 2013). Estas proteínas son factores de patogenicidad que cumplen funciones en diferentes sitios en las células de la planta, a nivel del citoplasma, núcleo y apoplasto, principalmente. Entre las funciones de los efectores se incluye la represión de respuestas de defensa basal por reprogramación de la expresión génica en la célula, lo que resulta en una Susceptibilidad Provocada por Efectores (ETS) (Jones & Dangl, 2006). Los nematodos parásitos de plantas manipulan los procesos celulares del hospedero a su beneficio a través de interacción física entre efectores y diferentes proteínas de la planta (Maier *et al.*, 2013).

Las proteínas efectoras, además de los PAMP, son responsables de activación de las respuestas de defensa en la planta (Agrios, 2005). Lo anterior toma lugar cuando los efectores son reconocidos por proteínas R (receptores de reconocimiento de efectores), lo que conlleva a una Inmunidad Provocada por Efectores (ETI). Sacco *et al.* (2009),

reportaron que la proteína efectora RBP-1 producida por el nematodo quiste de la papa *G. pallida* motiva respuestas de defensa, incluyendo muerte celular o respuesta hipersensible. Una condición de resistencia en el hospedero genera una fuerte presión de selección sobre el patógeno, lo cual resulta en mutaciones en las secuencias de los genes que codifican para efectores. Dichas mutaciones conllevan a la síntesis de variantes de la proteína original que no son reconocidas por las proteínas R correspondientes, permitiéndole así causar enfermedad al nematodo (interacción compatible o ETS) (Jones & Dangl, 2006; Hewezi & Baum, 2013).

En la interacción con la planta, los nematodos fitoparásitos alteran el ciclo celular de su hospedero, como en el caso de los nematodos del nudo radical y nematodos quiste, quienes inducen la formación de células especializadas de alimentación (Goverse *et al.*, 2000). Estas células se caracterizan por ser multinucleadas (30-150 núcleos), debido a que en el proceso infectivo de estos nematodos ocurre poliploidización por mitosis sin división celular, denominada también mitosis acitoquinética (Dropkin & Nelson, 1960; Malallah, Afzal, Attia & Abraham, 1996). La manipulación del ciclo celular por nematodos ha sido confirmada a través de marcadores del ciclo celular (genes *cdc2aAt* y *cdc2bAt*), cuya expresión es inducida por estos patógenos a nivel de las células de alimentación (Niebel *et al.*, 1996; De Almeida Engler *et al.*, 1999). Igualmente, la manipulación del ciclo celular requiere de la participación de hormonas como auxinas (del tipo uridina) y citoquininas, las cuales son consideradas factores claves en la progresión del ciclo, por su papel como reguladores de la expresión y actividad de las kinasas dependientes de ciclina-CDK (Smit *et. al.*, 1995; Helder *et al.*, 1998). En estudios de cromatografía, los tipos y niveles de auxinas presentes en agallas han mostrado correspondencia con los tipos y niveles de auxinas producidos por los nematodos durante su parasitación (Yu & Viglierchio, 1964).

En la validación de un método de extracción de glándulas salivales para aislamiento y secuenciación

de ARN, Maier *et al.* (2013), identificaron homólogos de genes efectores que codifican para enzimas degradadoras de pared celular, incluyendo celulasas, las cuales han sido encontradas en un gran número de nematodos parásitos de plantas. Las celulasas son usadas por los nematodos fitoparásitos para facilitar la penetración y migración a través del sistema de raíces durante los estados tempranos de la infección. En este mismo estudio, además de celulasas, se determinó la presencia de quitinasas, glucanasas, pectinasas, principalmente. Con relación a las pectinasas, Wieczorek *et al.* (2014) reportaron la sobreexpresión de genes codificantes de pectatoliasas (*PLL18* y *PLL19*) en los sitios de alimentación de *Heterodera*. Hewezi *et al.* (2008) demostraron que una proteína con dominio de unión a celulosa secretada por juveniles de *Heterodera schachtii* interactúa con una Pectina metil esterasa (PME), la cual es activada para facilitar el parasitismo del nematodo en remolacha azucarera. El parasitismo facilitado por PME ocurre porque esta enzima degrada la pectina, lo cual es un requisito para su digestión.

Características y Patogénesis de *Meloidogyne* spp.

Los nematodos del nudo radical son endoparásitos sedentarios del género *Meloidogyne*, los cuales están entre los parásitos más exitosos en la naturaleza. El éxito de este género de nematodos, de acuerdo con Castagnone-Sereno (2006), está relacionado con los diferentes mecanismos de reproducción que presenta: 1) reproducción por anfimixis, en la cual ocurre fusión de gametos posterior a la copulación (reproducción sexual). Esta reproducción toma lugar en las especies con menor importancia agrícola por ser menos destructivas (distribución reducida, estrecho rango de hospederos) como *M. carolinensis*, *M. megatyla*, *M. microtyla* y *M. pini*, 2) Partenogénesis meiótica se presenta cuando machos son ausentes, y ocurre reducción cromosomal a través de meiosis. El restablecimiento del número de cromosomas toma lugar después de la fusión de núcleos polares secundarios con pronúcleos del huevo

(en *M. chitwoodi*, *M. exigua*, *M. fallax* y *M. hapla*), y 3) partenogénesis mitótica (apomíctica), en la cual no ocurre reducción ni fusión de núcleos, y el huevo desarrolla directamente un embrión. Cuando las condiciones son favorables los juveniles se desarrollan como hembras, pero en condiciones con limitaciones de recursos ellos se desarrollan como machos. Aunque infrecuente, puede ocurrir también reversión sexual. Este tipo de reproducción se presenta en las especies agronómicamente más limitantes como *M. javanica*, *M. incognita* y *M. arenaria*.

El parasitismo por nematodos del nudo radical es caracterizado por el establecimiento de sitios de alimentación permanentes a manera de células gigantes en el córtex, endodermis, periciclo y parénquima vascular de las raíces del hospedero (Hussey & Williamson, 1997). Los sitios de alimentación son sumideros de fotosintatos, por lo cual los nematodos del nudo radical retrasan el crecimiento y desarrollo vegetal. La formación de células gigantes ocurre por la (re)diferenciación de células vegetales diferenciadas o no diferenciadas a células de alimentación especializadas, pero también por procesos de mitosis incompleta (Goverse *et al.*, 2000). En adición, la deformación y bloqueo de tejidos vasculares en los sitios de alimentación limita la translocación de agua y nutrientes, por lo tanto ocurre supresión del crecimiento vegetal y producción del cultivo (Vovlas, Rapoport, Jiménez Díaz & Castillo, 2005).

Un total de 19212 genes, correspondientes al 25% de secuencias que codifican para proteínas, fueron identificados en el genoma completo de *M. incognita* (Abad *et al.*, 2008), de las cuales 61 corresponden a enzimas degradadoras de la pared celular activadas por carbohidratos (CAZymes), 21 a celulasas y xilanasas de la familia GH5, 2 poligalacturonasas de la familia GH28, 30 pectato liasas de la familia PL3, 2 invertasas de la familia GH32 (las invertasas catalizan la conversión de sucrosa a glucosa y fructosa, las cuales pueden ser usadas por el nematodo como fuente de azúcar), 20 expansinas, las cuales rompen enlaces no covalentes

en la pared celular de las plantas, haciendo los componentes más accesibles a las enzimas degradadoras de pared celular, 4 corismato mutasas, relacionadas con biosíntesis de aminoácidos aromáticos y productos relacionados, lo cual le sirve al nematodo para subvertir la lignificación dependiente de tirosina (respuestas de defensa de la planta). Este conjunto de enzimas fueron probablemente adquiridas por transferencia horizontal de genes.

Otras proteínas reportadas por su importancia en la patogénesis de *Meloidogyne* incluyen a Calreticulin (Mi-Calreticulin). Esta proteína fue encontrada por Jauberth *et al.* (2005) en glándulas esofagiales de *M. incognita* y *in planta* por inmunolocalización después de ser inyectada vía estilete por estados migratorios y sedentarios del nematodo. Esta misma proteína fue encontrada por estos autores en las células especializadas de alimentación. Mutantes defectuosos en la producción de calreticulin *crt-1* mostraron que esta proteína es importante para el adecuado desarrollo del esperma y oocitos de *Caenorhabditis elegans*, sugiriéndose a esta enzima como un factor clave en la patogénesis y oogénesis del nematodo. Las calreticulinas son proteínas de unión altamente conservadas en animales y plantas, donde funcionan como proteínas chaperonas (exportación de proteínas), degradación de ARNm y adhesión celular (Holaska, Black, Rastinejad & Paschal, 2002; Nickenig *et al.*, 2002; Goicochea *et al.*, 2002).

Estrategias de manejo de nematodos fitoparásitos

El control de nematodos fitoparásitos debe hacerse a través de la integración de diferentes estrategias de manejo, de tipo legal, genético, cultural, físico, biológico y químico. En ese sentido, y considerándose a Collange Navarrete, Peyre, Mateille & Tchamitchian (2011), las prácticas que podrían utilizarse para el manejo de enfermedades por nematodos son:

1. Evitar la movilización de suelo infestado de un sitio a otro, mediante limpieza de toda la maquinaria y herramientas agrícolas (implementos

- de tractores), lo cual evita la dispersión del patógeno entre sistemas de producción.
2. Eliminar o matar nematodos fitoparásitos asociados al material de propagación por calor (inmersión de semilla en agua caliente a una temperatura que mantenga la viabilidad de la semilla). Otros métodos basados en calor como la solarización contribuyen a la reducción de poblaciones de nematodos.
 3. Inundar por 8 semanas los suelos infestados por nematodos reduce el nivel de inoculo del patógeno.
 4. Evitar excesos de humedad en los suelos agrícolas, dado que los nematodos pueden ser fácilmente diseminados por el agua.
 5. Eliminar residuos de cosecha, puesto que los nematodos pueden sobrevivir sobre estos materiales.
 6. Controlar las arvenses, debido a que un amplio rango de especies vegetales son hospederos de nematodos como *Meloidogyne* spp.
 7. Establecer los cultivos en épocas con condiciones desfavorables para los nematodos, especialmente en épocas con bajas temperaturas (escape).
 8. Evitar la disturbación del suelo favorece las poblaciones de microorganismos reguladores de fitoparásitos. Sin embargo, algunos estudios reportan que el arado puede bajar las poblaciones de nematodos fitoparásitos.
 9. Aplicar enmiendas orgánicas ayuda a la nutrición de la planta, lo cual amplia la tolerancia de los cultivos a nematodos. Este efecto suele lograrse porque algunos materiales liberan compuestos con actividad nematicida (glucosinolatos asociados residuos de crucíferas), pero también por la activación de microorganismos antagonistas.
 10. Mantener una adecuada fertilización del cultivo, debido a que desbalances nutricionales pueden favorecer el ataque de nematodos fitoparásitos.
 11. Utilizar agentes de control biológico como hongos nematófagos, entre los que menciona a *Arthrobotrys* spp., *Monacrosporium* spp., *Paeциlomyces lilacinus*, *Pochonia* y *Verticillium*.

Conclusiones

Los nematodos fitoparásitos causan estrés biótico en plantas mediante la síntesis y secreción de factores de patogenicidad, especialmente Patrones Moleculares Asociados al Patógeno (PAMP) y proteínas efectoras (proteínas de virulencias). Estos componentes son producidos en las glándulas esofagiales e inyectados a las células vía estilete.

Ánalisis de secuencias han permitido establecer una amplia presencia de genes que codifican para enzimas degradadoras de pared celular en el genoma de diferentes nematodos. Entre las enzimas reportadas se incluyen pectatoliasas, celulasas, xilanasas, expansinas, enzimas activadas por carbohidratos, principalmente.

Las proteínas efectoras de los nematodos fitoparásitos pueden ser reconocidas por proteínas R de la planta para eliciar o inducir la expresión de respuestas de defensa, como formación de Especies Reactivas de Oxígeno (ROS), deposición de calosa, engrosamiento de la pared celular, muerte celular programada (Respuesta hipersensible-HR).

La expresión de síntomas a manera de agallas y marchitamientos, posterior al ataque de nematodos, son indicadores de alteraciones morfológicas y fisiológicas a nivel de la planta. El daño fisiológico causado por nematodos fitoparásitos está relacionado con la obstrucción de cilindros vasculares, lo cual reprime la toma de agua y nutrientes, como ocurre en plantas infectadas por nematodos del nudo radical (*Meloidogyne*), pero también por la movilización de fotosintatos hacia las células gigantes o sincios.

Literatura citada

1. Abad, P. et al. (2008). Genome sequence of the metazoan plant-parasitic nematode *Meloidogyne incognita*. *Nature biotechnology*. 26(8): 909-915.
2. Agrios, G. (2005). Plant pathology. Fifth edition. Elsevier academic press.

3. Castagnone-Sereno, P. (2006). Genetic variability and adaptive evolution in parthenogenetic root-knot nematodes. *Heredity*. 96: 282–289.
4. Collange, B., Navarrete, M., Peyre, G., Mateille, T. & Tchamitchian, M. (2011). Root-knot nematode (*Meloidogyne*) management in vegetable crop production: The challenge of an agronomic system analysis. *Crop Protection* 30: 1251-1262.
5. De almeida Engler, J., De Vleesschauwer, V., Burssens, S., Celenza, J., Inzé, D., Van Montagu, M., Engler, G. & Gheysen, G. (1999). The use of molecular markers and cell cycle inhibitors to analyze cell cycle progression in nematode-induced galls and syncytia. *Plant Cell*. 11: 793-807.
6. Decraemer, W. & Hunt, D. (2006). Structure and Classification. In: Perry, R; Moens, M. (eds). *Plant Nematology*. CABI. pp 3-58.
7. Dropkin, V. & Nelson, P. (1960). The histopathology of root-knot infections in soybeans. *Phytopathology*. 50: 442-447.
8. Bird, D. & Kaloshian, I. (2003). Are roots special? Nematodes have their say. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 62:115-123.
9. Jahanshahi, F., Sasanelli, N., Hosseininejad, S. & Tanha Maafi, Z. (2014). Effects of the root-knot nematodes *Meloidogyne incognita* and *M. javanica* on olive plants growth in glasshouse conditions. *Helminthologia*. 51(1): 46-52.
10. Jones, J. & Dangl, J. (2006). The plant immune system. *Nature*.444: 323-329.
11. Gheysen, G. & Jones, J. (2006). Molecular Aspects of Plant–Nematode Interactions. In: Perry, R; Moens, M. (eds). *Plant Nematology*. CABI. pp. 234-254.
12. Goicoechea, S., Pallero, M., Eggleton, P., Michalak, M. & Murphy-Ullrich, J. (2002). The anti-adhesive activity of thrombospondin is mediated by the N-terminal domain of cell surface calreticulin. *J. Biol. Chem.* 277: 37219-37228.
13. Goverse, A., de Engler, J., Verhees, J., van der Krol, S., Helder, J. & Gheysen, G. (2000). Cell cycle activation by plant parasitic nematodes. *Plant Mol Biol*, 43: 747-761.
14. Helder, J., Smant, G., Goverse, A., Bakker, J. & Schots, A. (1998). Functional analysis of potato cyst nematode secretions. In: Proceedings of the 7th International Congress of Plant Pathology, Edinburgh, UK, p.1.14.3S.
15. Hewezi, T., Howe, P., Maier, T., Hussey, R., Mitchum, M., Davis, E. & Baum, T. (2008). Cellulose binding protein from the parasitic nematode *Heterodera schachtii* interacts with *Arabidopsis* pectin methylesterase: cooperative cell wall modification during parasitism. *Plant Cell*. 20: 3080–3093.
16. Hewezi, T. & Baum, T. (2013). Manipulation of plant cells by Cyst and Root-Knot Nematode Effectors. *Mol Plant-Microbe Interact.* 26(1): 9-16.
17. Hogenhout, S., Van der Hoorn, R., Terauchi, R. & Kamoun, S. (2009). Emerging concepts in effector biology of plant-associated organisms. *Mol Plant-Microbe Interact.* 22:115-122.
18. Holaska, J., Black, B., Rastinejad, F. & Paschal, B. (2002). Ca(2+)-dependent nuclear export mediated by calreticulin. *Mol. Cell. Biol.* 22:6286-6297.
19. Hussey, R. (1989). Disease-inducing secretions of plant parasitic nematodes. *Annu. Rev. Phytopathol.* 27: 123-141.
20. Hussey, R. & Mims, C. (1990). Ultrastructure of esophageal glands and their secretory granules in the root-knot nematode *Meloidogyne incognita*. *Protoplasma*. 156: 9-18.
21. Hussey, R. & Williamson, V. (1997). Physiological and molecular aspects of nematode parasitism. In: Barker, K.; Pederson, G. & Windham, G. (eds). *Plant and Nematode Interactions*. Madison, WI, USA: American Society of Agronomy. 87–108.
22. Jaubert, S., Milac, A., Petrescu, A., de Almeida-Engler, J., Abad, P. & Rosso, M. (2005). In *Planta Secretion of a Calreticulin by Migratory and Sedentary Stages of Root-Knot Nematode*. *Mol Plant-Microbe Interact.* 18(12): 1277-1284.
23. Lamberti, F., Ciccarese, F., Sasanelli, N., Ambrico, A., D'addabbo T. & Schiavone, D. (2001). Relationships between plant parasitic nematodes and *Verticillium dahliae* on olive. *Nematol. Mediterr.*, 29: 3 – 9.
24. Maier, T., Hewezi, T., Peng, J. & Baum, T. (2013). Isolation of whole esophageal gland cell from plant-parasitic nematodes for transcriptome analyses and effector identification. *Mol Plant-Microbe Interact.* 13:31-35.
25. Malallah, G., Afzal, M., Attia, T. & Abraham, D. (1996). Tapetal cell nuclear characteristics of some Kuwaiti plants. *Citologia*. 61: 259-267.
26. Moens, M., Perry, R. & Starr, J. (2009). *Meloidogyne* species - a diverse group of novel and important plant parasites. In: Perry, R.; Moens, M.; Starr, J. (Eds.), *Root-knot Nematodes*. CABI International, Cambridge, MA (USA), pp. 1-17.
27. Nickenig, G., Michaelsen, F., Muller, C., Berger, A., Vogel, T., Sachinidis, A., Vetter, H. & Bohm, M. (2002). Destabilization of AT(1) receptor mRNA by calreticulin. *Circ. Res.* 90:53-58.
28. Niebel, A., de Almeida Engler, J., Hemerly, A., Ferreira, P., Van Montagu, M. & Gheysen, G. (1996). Induction of cdc2a and cyc1At expression in *Arabidopsis* during early phases of nematode-induced feeding cell formation. *Plant J.* 10: 1037-1043.
29. Noe, J. (2006). Plant-Parasitic Nematodes. In: Trigiano, R., Windham, M. & Windham, A. (eds.). *Plant pathology Concepts and Laboratory Exercises*. CRC press. pp. 101-115.
30. Sacco, M., Koropacka, K., Grenier, E., Jaubert, M., Blanchard, A., Goverse, A., Smant, G. & Moffett, P. (2009). The cyst nematode SPRYSEC protein RBP-1 elicit Gpa2- and RanGAP2-dependent plant cell death. *PLoS Pathog.* 5:e1000564.
31. Smiley, R., Whittaker, R., Gourlie, J., Easley, S. & Ingham, R. (2005). *Heterodera avenae* density influences wheat yield in Oregon. *J. Nematol.* 37: 279-307.

32. Smit, G., de Koster, C., Schripsema, J., Spaink, H., van Brussel, A. & Kijne, J. (1995). Uridine, a cell division factor in pea roots. *Plant Mol. Biol.* 29:869-873.
33. Vovlas, N., Rapoport, H., Jiménez Díaz, R. & Castillo, P. (2005). Differences in Feeding Sites Induced by Root-Knot Nematodes, *Meloidogyne* spp., in Chickpea. *Phytopathology* 95:368-375.
34. Vovlas, N. & Troccoli, A. (2008). Pathogenicity and Host-Parasite relationships of *Meloidogyne arenaria* in Sweet Basil. *Plant Diseases*. 92: 1329-1335.
35. Wieczorek, K., Elashry, A., Quentin, M., Grundler, F., Favery, B., Seifert, G. & Bohlmann, H. (2014). A Distinct Role of Pectate Lyases in the Formation of Feeding Structures Induced by Cyst and Root-Knot Nematodes. *Mol Plant-Microbe Interact.* 27(9): 901-912.
36. Yu, P. & Viglierchio, D. (1964). Plant growth substances and parasitic nematodes. I. Root knot nematodes and tomato. *Exp. Parasitol.* 15: 242-248.

Recibido: 26 de enero de 2014
Aceptado: 27 de febrero de 2014

