

Effect of plant hormones on production in tomato (*Solanum Lycopersicon.L*) with *Nacobbus aberrans*

Efecto de las hormonas vegetales sobre la producción en tomate (*Solanum Lycopersicon.L*) con *Nacobbus aberrans*

Martínez, S.^{1*}; Garbi, M.^{1*}; Puig, L.^{1*}; Gimenez, D.^{1*}; Cap, G.^{2*}(ex aequo)

¹ Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales (FCAyF), Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Calle 60 s/n, 1900 La Plata, Buenos Aires, Argentina

² Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), Chacra Experimental Gorina, Calles 501 y 149, 1896 Joaquín Gorina, Buenos Aires, Argentina NTA

Susana Martínez: smarti@agro.unlp.edu.ar

RESUMEN

Con el objetivo de aportar soluciones sustentables a la problemática de *Nacobbus aberrans* en cultivo de tomate (*Solanum lycopersicum*), fueron utilizadas hormonas vegetales: Ácido Salicílico (AS), Ácido Jasmónico (AJ) y Etileno (ET). Se condujeron en forma consecutiva tres ensayos en maceta y uno sobre el suelo, todos en un invernáculo de la Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, UNLP, utilizando tomate cv. Elpida. Los ensayos en maceta se diseñaron enteramente aleatorizado con 5 repeticiones, mientras que en el campo el diseño fue en bloques completos aleatorizados con 4 repeticiones. Los datos se sometieron a análisis de la varianza y prueba de Tukey ($p < 0,05$). En el primer ensayo se evaluó el efecto sobre el crecimiento relativo (CR) de 3 concentraciones de cada hormona y un Testigo. Las aplicaciones fueron en drench con 1 ml por celda. Los plantines se trasplantaron a macetas con sustrato infestado con *Nacobbus aberrans* (N) y sustrato sin infestar (SN). A los 60 días, se observó una respuesta equivalente a todos los tratamientos SN, pero un mayor CR de plantas sometidas a T1, T2, T4, T5, T7 y T8 en N. Estas concentraciones se utilizaron en el segundo ensayo, para ajustar el tiempo de aplicación previo al trasplante. Se utilizó sustrato SN inoculando los plantines por drench con 1 ml por celda 24, 72 y 168 horas antes del trasplante; manteniendo el testigo. El tiempo de aplicación previo al trasplante no modificó significativamente el CR de las plantas 60 días luego de la aplicación. Con estos resultados se desarrolló el tercer ensayo, evaluando las 6 concentraciones y tiempo seleccionado (24 h) sobre variables morfológicas, de crecimiento y reproductivas hasta el 1º racimo de plantas cultivadas en macetas con sustratos N y SN, y testigos. En N, T2 produjo un CR relativo significativamente mayor que T1, T4, T7, T8 y T10; sin diferencias significativas en el resto de las variables ni en SN. Este mismo ensayo se planteó en suelo, en el que como cultivo previo había tomate cv. Elpida sin injertar e injertado, identificando previamente al trasplante los nemátodos presentes tanto en el suelo como en la raíz, El 16/01/2014 se trasplantó tomate cv. Elpida, tratando a los plantines con T1, T2, T4, T5, T7 y T8, 24 horas antes del trasplante por drench con 1 ml por planta. Se registró rendimiento total y por categorías comerciales por racimo, hasta la 6º corona, en todos los ensayos se determinaron Índice de agallamiento y reproductivo tanto en sustrato como en suelo al inicio y fin del ensayo. Las hormonas incrementaron la producción de frutos con peso mayor a 150 g y el rendimiento total respecto al testigo, produciendo menor número de agallas, índice de agallamiento y reproducción. T2 produjo menor daño en raíces y mayor producción total y por racimos, seguido por T8 y T6. El aumento de resistencia en tomate frente a *N*, por el tratamiento con $AS 1,0 \times 10^{-4}$ M (T2) se muestra promisorio, para el control de *N* en cultivo de tomate

Palabras clave adicionales : Fitohormonas, Nematodos ; solanaceas

ABSTRACT

In order to provide sustainable solutions to the problem of *Nacobbus aberrans* in tomato cultivation (*Solanum lycopersicum*), plant hormones were used: Salicylic Acid (AS), Jasmonic Acid (AJ) and Ethylene (ET). Three trials were conducted consecutively in a pot and one on the ground, all in a greenhouse of the Faculty of Agrarian and Forest Sciences, UNLP, using tomato cv. Elpida. The potted trials were designed entirely randomized with 5 replications, while in the field the design was randomized complete blocks with 4 replications. The data were subjected to analysis of variance and Tukey's test ($p < 0.05$). In the first trial, the effect on relative growth (CR) of 3 concentrations of each hormone and a Control was evaluated. The applications were in drench with 1 ml per cell. The seedlings were transplanted into pots with substrate infested with *Nacobbus aberrans* (N) and substrate without infesting (SN). At 60 days, an equivalent response was observed to all SN treatments, but a higher CR of plants subjected to T1, T2, T4, T5, T7 and T8 in N. These concentrations were used in the second test, to adjust the application time prior to transplantation. Substrate SN was used, inoculating the seedlings per drench with 1 ml per cell 24, 72 and 168 hours before transplantation; keeping the witness. The application time prior to transplantation did not significantly modify the CR of the plants 60 days after application. With these results, the third test was developed, evaluating the 6 concentrations and selected time (24 h) on morphological, growth and reproductive variables up to the 1st cluster of plants grown in pots with N and SN substrates, and controls. In N, T2 produced a significantly higher relative CR than T1, T4, T7, T8, and T10; without significant differences in the rest of the variables or in SN. This same test was proposed in soil, in which as a previous crop there was tomato cv. Elpida without grafting and grafting, identifying the nematodes present both in the soil and in the root before transplanting. On 01/16/2014 tomato cv. Elpida, treating the seedlings with T1, T2, T4, T5, T7 and T8, 24 hours before transplanting by drench with 1 ml per plant. Total yield was recorded and by commercial categories per bunch, up to the 6th crown, in all the tests galling and reproductive index were determined both in substrate and in soil at the beginning and end of the test. The hormones increased the production of fruits weighing more than 150 g and the total yield with respect to the control, producing a lower number of galls, galling index and reproduction. T2 produced less root damage and higher total and cluster production, followed by T8 and T6. The increase of resistance in tomato against N, by the treatment with $AS 1.0 \times 10^{-4}$ M (T2) is promising, for the control of N in tomato cultivation

Additional key words: Phytohormones, Nematodes; solanaceas

Effect of plant hormones on production in tomato (*Solanum Lycopersicon.L*) with *Nacobbus aberrans*

Efecto de las hormonas vegetales sobre la producción en tomate (*Solanum Lycopersicon.L*) con *Nacobbus aberrans*

INTRODUCCIÓN

Las hormonas vegetales son moléculas orgánicas, pequeñas, de naturaleza química diversa, que se encuentran en bajas concentraciones y se trasladan a otro lugar de la planta, controlando procesos como el crecimiento, desarrollo y su respuesta frente al estrés biótico y abiótico, formando parte de los mecanismos de transmisión interna (Santner y Estelle, 2009; Abdala y Cenzano, 2006). Las mismas generan resistencia natural en las plantas a diferentes adversidades cuyos efectos combinados de barreras preformadas y mecanismos inducibles, las plantas utilizan protección física y bioquímica en contra de los invasores (Rangel, *et al.*, 2010). El etileno (ET), el ácido jasmónico (AJ) y el ácido salicílico (AS) son reguladores del crecimiento vegetal con función documentada en la respuesta de la planta (Lumba y Culter, 2010).

Existen estudios que han demostrado que tanto el ácido salicílico (AS), como el ácido Jasmónico (AJ) y el etileno (ET) son una alternativa para controlar nematodos., recordemos que el alto impacto de los nematodos específicos en la agricultura mundial es el resultado de su amplia distribución y capacidad de atacar cada especie de plantas cultivadas (Sasser 1980). Está bien documentado en todo el mundo, que la causa de la disminución del rendimiento de los cultivos es producida por los nematodos, no obstante, puede pasar por alto como plagas de cultivos y ser consideradas plagas de menor importancia. Molinari, 2008 ha encontrado que utilizando el AS como elicitor en cultivo de tomate existe una interacción incompatible tomate-*meloidogyne* bajo condiciones in vivo e in vitro. Los reportes preliminares en este tema muestran que una exagerada aplicación de AS en tomate después de la inoculación con nematodos invasivos juveniles limita la reproducción de los mismos. Esta resistencia es caracterizada por la reacción de hipersensibilidad con muerte de células y tejido necrótico con lo que detienen el desarrollo de los nematodos. Generalmente después de un período de horas a días de la primera infección la resistencia sistémica adquirida se desarrolla a lo largo de la planta. Los cambios estructurales y fisiológicos de la planta huésped causados por el nematodo pueden proporcionar un substrato más favorable o hacer ineficaces los mecanismos de defensa contra él (Taylor, 1990). Asimismo, la inducción de cambios en los exudados de las raíces del huésped por el nematodo puede determinar una modificación de la población de microorganismos de la rizosfera. Las raíces resistentes siempre han reaccionado al ataque del nematodo del nudo de la raíz con un descenso de la actividad de la catalasa (Molinari, 2008; Molinari, *et al.*, 2014). El AS y algunos de sus derivados como el ácido acetilsalicílico (o aspirina) son mejor conocidos en medicina por sus propiedades analgésicas. En los vegetales, tiene importancia como regulador del crecimiento, la que está reducida a pocos procesos y su presencia podría afectar la síntesis de otros reguladores de crecimiento, los que modificarían algún proceso fisiológico. Por ejemplo, el AS reduce la síntesis de etileno (ET) y en algunas especies esto origina un retardo de la senescencia de flores o inducción de la floración (Martínez, *et al.*, 2004). Una función reguladora muy especial del AS fue descubierta cuando se estudiaba el fenómeno de termogénesis en flores de especies de la familia *Araceae*. Previamente se

conocía que este fenómeno estaba relacionado al proceso de respiración resistente a cianuro que involucra a la oxidasa alternativa. Hace varias décadas se postuló la hipótesis de una señal química o “calorigeno” que se movilizaba desde la flor masculina hacia el resto de la inflorescencia y muy posteriormente se evidenció que el AS era capaz de inducir la oxidasa alternativa y la producción de calor en una planta del género *Arum* (Raskin, *et al.*, 1987; Vanderstraeten, *et al.*, 1995). La producción de calor tendría como función atraer polinizadores. El efecto más estudiado del AS es la regulación de la respuesta sistémica adquirida que se ejecuta en las plantas después de ser atacadas por patógenos (Shah, 2003, Dong, 2004) y que podría deberse a su participación como molécula señal en defensas locales. En este sentido se ha determinado que, en plantas invadidas por bacterias u hongos, hay incrementos de los niveles del AS, los que son necesarios para la manifestación de síntomas del ataque biótico y además coincide con la expresión de genes considerados de defensa que codifican para las llamadas proteínas relacionadas con patogenicidad o PR. Esta función y correlación de la hormona fueron demostradas, además con la aplicación de agentes que bloquean la síntesis de AS, o la expresión de genes que codifican para enzimas que degradan AS (Delaney, *et al.*, 1994, Wildermuth, *et al.*, 2001). La aplicación exógena de AS no sólo es capaz de inducir la expresión de genes PR, sino también de conferir mayor resistencia contra patógenos. La acumulación local de AS en el sitio de infección generaría la movilización de una señal sistémica, el metil-salicilato, que induce una respuesta sistémica adquirida responsable de la expresión de genes de resistencia en otros lugares más distantes (Dempsey *et al.* 1999). La regulación de la expresión génica provocada por AS pone de manifiesto la proteína NPR1/NIM1 la cual puede formar complejos con factores de transcripción llamados TGA (de tipo bZIP) que pueden regular promotores de genes PR. Esta resistencia sistémica adquirida (RSA) es un estado de defensa de la planta que se induce, después de una infección patógena previa; o por productos químicos que imitan los compuestos de señalización natural. La RSA está asociada con la capacidad de inducir la defensa celular y esa respuesta es más rápida y en mayor grado que en las plantas no inducidas (“Priming”), siendo un mecanismo celular importante en la resistencia a enfermedades de las plantas (Kohler, *et al.*, 2002). Asimismo, la regulación de NPR1 a nivel de expresión es controlada por factores de transcripción de la clase WRKY (Yu, *et al.*, 2001, Dong 2004).

La resistencia es caracterizada por la reacción de hipersensibilidad con muerte de células y tejido necrótico con lo que detienen el desarrollo de los nematodos. Generalmente después de un período de horas a días de la primera infección la resistencia sistémica adquirida se desarrolla a lo largo de la planta. Molinari 2008; Molinari, *et al.*, 2014 demostraron que el AS aplicado exógenamente a las plántulas de tomate antes de la inoculación con juveniles nematodos limita la reproducción de los parásitos induciendo resistencia.

Otra hormona es el ácido jasmónico (AJ), moléculas relacionadas y sus derivados, todos llamados jasmonatos (JAs), son compuestos de origen lipídico de estructura molecular similar a la de las prostaglandinas en animales. Actúan como moléculas señal de las respuestas de las plantas a diversas situaciones de estrés (heridas, ataque por patógenos y plagas, exposición a sequía y ozono) y participan en diversos procesos del crecimiento y desarrollo (Creelman y Mullet 1997, Farmer, *et al.*, 2003). Algunos de sus derivados fueron inicialmente descubiertos como inhibidores del crecimiento y promotores de senescencia en varias especies vegetales, tanto en monocotiledóneas como en dicotiledóneas. En cereales, por ejemplo, el AJ inhibe el crecimiento tanto de raíces como coleoptilos. A partir de

entonces, análisis químicos en plantas han determinado la existencia de varios estereoisómeros de AJ (Creelman y Mullet, 1997). La ruta de biosíntesis, ha sido estudiada extensamente, hoy se conoce que son varias las enzimas implicadas (Berger, 2002, Agrawal, *et al.*, 2004). Los jasmonatos pueden encontrarse en toda la planta, pero se encuentran en mayor cantidad en tejidos como ápices de tallos, raíces, hojas jóvenes y frutos inmaduros (Liechti y Farmer, 2006). En diversas situaciones de estrés a causa de daños mecánicos, ataques de patógenos o plagas, el AJ actúa como moléculas señal en respuestas de las plantas. (Farmer, *et al.*, 2003; Creelman y Mullet, 1997). En ocasiones la aplicación exógena de AJ produce efectos a los producidos por ácido abscísico (ABA), de tal forma que promueve el cierre de estomas en condiciones de estrés, degradación de la clorofila, senescencia y abscisión de hojas (Creelman y Mullet, 1997). Los jasmonatos (JAs) son formados a partir de los ácidos grasos no saturados linoleico y linolénico que se liberan desde los fosfolípidos de las membranas celulares por la acción de lipasas. El ácido linolénico, pasa por lipoxidación, ciclización y β -oxidación y se transforma en el ácido (+)-7-isojasmónico el cual se isomeriza en condiciones naturales en ácido (-)-jasmónico. Entre estos pasos, vale distinguir la acción de la enzima aleno oxido sintetasa (AOS), la cual cataliza el primer paso limitante de esta ruta siendo el ácido linolénico el sustrato en la síntesis de AJ (Schaller, *et al.*, 2005). Es bien conocido que los JAs pueden esterificarse con grupos metilo para formar metil-jasmonatos los cuales son altamente volátiles. Aunque las formas más abundantes son el ácido (-)-jasmónico y el ácido (-)-metil-jasmónico, los isómeros (+)-7-isojasmonato y meti-(+)-7-isojasmonato también están presentes en ciertas especies (Creelman y Mullet 1997). Finalmente, los JAs pueden glicosilarse formando ésteres a nivel de su grupo carboxilo y también pueden ser catabolizados por hidroxilación hasta ácido dihidrojasmónico (Schaller, *et al.*, 2005). Liechti y Farmer, 2006 concluyeron que las plantas poseen una familia interrelacionada de potentes reguladores derivados de ácidos grasos: los jasmonatos. Estos compuestos, que desempeñan funciones tanto en defensa como en desarrollo, se derivan de ácidos grasos triinsaturados [ácido α -linolénico (18: 3) o 7Z, 10Z, ácido 13Z-hexadecatrienoico (16: 3)]. El (AJ) es el miembro de la familia mejor caracterizado, regula la fertilidad masculina y femenina (dependiendo de la especie de la planta) y es un mediador importante de la expresión del gen de defensa. El AJ es en sí mismo un sustrato para otras modificaciones diversas. La disección genética de la vía revela cómo los diferentes jasmonatos modulan diferentes procesos fisiológicos. La ruta bioquímica del AJ proporciona una visión general de la creciente familia de los jasmonatos, y probablemente se incluirán nuevos miembros en futuras versiones del Mapa de conexiones. El AJ y sus derivados como el metil jasmonato, tienen un papel en el crecimiento de raíces, la maduración de frutos y senescencia, y en mecanismos de defensa de la Resistencia Sistémica Inducida (Jordan y Casaretto, 2006; Hammond-Kosack y Jones, 2015). Los AJs cumplen un papel significativo en las respuestas a estrés que involucren daño en la membrana plasmática forman parte de la ruta de transducción de señales involucrados en mecanismos de defensa de las plantas contra insectos o en respuestas a daño mecánico. Las primeras observaciones realizadas en plantas de tomate demostraron que no sólo la planta que los produce responde al estrés, sino también en plantas vecinas, esto debido a la presencia del éster volátil metil-jasmonato. Plantas sanas expuestas a metil-jasmonato son capaces de acumular inhibidores de proteinasas de manera similar a las plantas dañadas por insectos, lo que sugiere que el metil-jasmonato volátil se transmitía por el aire (Ryan 2000). Uno de los precursores es la sistemina, esta hormona y sus derivados sinergizan la simbiosis positiva a través de sus volátiles induciendo a la

resistencia del ataque de algún insecto. Se logró descifrar que, al menos en la familia Solanaceae, el ataque de órganos foliares por herbívoros, causaba que un polipéptido de 18 aminoácidos, entre ellos la sistemina, era liberada y transportada por el floema a otras hojas donde una lipasa de membrana induciría un incremento del ácido graso precursor del AJ y éste a su vez induciría la expresión de genes que codifican a proteínas de defensa como los inhibidores de proteinasas ya mencionados (Wasternack, *et al.*, 2006). La producción de sistemina una vez ocurrido el daño estaría siendo inducida por corrientes eléctricas (Peña-Cortés, 2000). Debido a que no se ha logrado identificar sistemina en la mayoría de otras familias, se piensa que en éstas la inducción de AJ ocurriría en forma más directa. Los mecanismos de cómo la señal por AJ es transmitida no son bien entendidos entre la señalización de defensas mediadas por AS y AJ. La sobre expresión de este factor incrementa la resistencia de Arabidopsis a patógenos virulentos, induce genes relacionados con la patogénesis regulados por el AS, pero a la vez reprime los genes de respuesta al AJ (Li, *et al.*, 2004). Otros ejemplos donde la activación de genes por AJ en la respuesta a herida ha sido descrita en tomate y papa (Doares, *et al.*, 1995, Harms, *et al.*, 1998). También existen ejemplos de antagonismo o de cooperación entre las rutas de señalización de AJ con etileno, ABA y AS en la regulación de respuestas de defensa tras la infección por un patógeno, o respuestas por heridas (Rojo, *et al.*, 2003). A pesar que el AJ y ET cooperan en la activación de la expresión de genes de defensa frente a patógenos o exposición a ozono, ambas señales hormonales pueden ser antagónicas en respuesta a heridas provocadas por fitófagos o daño mecánico (Rojo, *et al.*, 2003). Durante el estudio de las respuestas a herida en especies solanáceas se ha observado y discutido sobre la participación de AJ y ABA. Aunque se requiere percepción de ABA para la inducción por herida de genes que codifican para inhibidores de proteinasas, la señal primaria en la percepción del daño mecánico podría estar dirigida por AJ (Birkenmeier y Ryan, 1998). Finalmente, el etileno (ET) es la única hormona gaseosa y cumple un papel importante en la abscisión de hojas y flores y en la maduración de frutos. Por otra parte, la biosíntesis de ET fue dilucidada por Yang, quien en 1979 describió lo que se conoce como el ciclo de la metionina o de Yang. Este se caracteriza en que recicla la metionina, un amino ácido no abundante, como fuente de azufre. Todas sus reacciones pueden estar separadas espacialmente y en condiciones de inundación (condiciones anaeróbicas) el ACC (ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico) generada en la raíz se transporta vía xilema, como corriente transpiratoria hacia la parte aérea, donde se transforma en ET y donde manifiesta su acción (Bradford y Yang 1980). La síntesis y actividad de esta enzima también es estimulada por factores externos abióticos como las adversidades climáticas (inundación, sequía) o daño mecánico que estas puedan causar como las heladas o heridas provocadas por granizo, este daño podría verse profundizado por el grado de sensibilidad de su etapa fenológica sobre todo aquellas relacionadas al desarrollo como cierto grado de madurez de frutos. Situaciones de suelos inundados generan condiciones de anaerobiosis y en cultivo de tomate, bajo esta condición, la síntesis de ACC se desdobra en ET con liberación de CO₂ tornándose muy intensa en raíces y entonces la conversión a ET ocurre una vez que este es transportado a la parte aérea (pecíolos) y donde la condición aeróbica permite la acción de la ACC-oxidasa (Yang, 1987). El ET regula la expansión celular en hojas y la expansión lateral en plántulas en germinación con inhibición de la elongación del epicotilo y radícula, causando también un incremento en la curvatura a nivel de la porción cotiledonar, lo que en conjunto se conoce como el efecto de la “triple respuesta”. La expansión celular lateral se

asume es un efecto del etileno sobre alineamiento a nivel de microtúbulos lo cual afecta la deposición de nuevas microfibrillas de celulosa durante el crecimiento.

Resumiendo, la importancia del ácido salicílico (AS), el etileno (ET), y el ácido jasmónico (AJ), se caracterizan por actuar como reguladores “negativos” de crecimiento en vegetales, debido a que generalmente reprimen el crecimiento de órganos y aceleran tanto los procesos de senescencia y abscisión como los de floración y maduración de frutos. (Buchanan, *et al.*, 2015; Tadeo, .2008; Taiz y Zeiger, 2015.) Existen muchos otros ejemplos que evidencian la articulación de las señales de respuesta de estas sustancias cuando la planta tiene que responder a un estímulo. Tanto AJ, AS y ET están involucrados, de alguna forma, en mediar respuesta tanto al ataque por patógenos y /o daño mecánico (Jordan y Casaretto, 2006); mientras que en la resistencia inducida (RI), el AS, el AJ y el ET juegan un papel clave (Durrant y Dong, 2004; Hammond-Kosack y Jones. 2015) y la eficiencia en la regulación de la respuesta depende del tipo específico de organismo y la cantidad, composición y tiempo de identificación de la señal que produce la activación de genes de defensa (Mur, *et al.*, 2006). La respuesta a través del AJ de la mayoría de los genes activados por cada atacante es específica para la combinación planta-atacante, pero en mecanismos de comunicación cruzada, se forma una compleja red de respuesta específica por el atacante (Pieterse y Dicke, 2007). Esta comunicación cruzada entre vías de defensa permite regular, priorizar y definir la estrategia de defensa dependiendo del atacante, pero organismos benéficos y atacantes pueden alterar la red de señales y manipular las defensas (Harrison, 2005).El objetivo de este trabajo fue contabilizar en condiciones de invernáculo el efecto de diferentes concentraciones de hormonas inductoras de resistencia (Acido Salicílico (AS); Acido Jasmónico (AJ) y Etileno (ET), en plantines de tomate transplantados en macetas con y sin nematodos, para luego seleccionar el tiempo de aplicación de los inductores mejores, complementando con estos resultados el efecto sobre el rendimiento de un cultivo de tomate en suelo de invernadero con nematofauna conocida

MATERIALES Y MÉTODOS

Se condujeron en forma consecutiva tres ensayos en un invernáculo de 24 por 40 metros de dimensión, ubicado en la Estación Experimental Julio Hirschhorn perteneciente a la Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales (L 33° 56' 42,6” S, longitud 60° 33' 35,6” W).

Un ensayo se destinó a la evaluación de la concentración de hormonas para el ajuste de concentración (AC), otro al ajuste del tiempo de aplicación previo al trasplante (AT) y el último la aplicación de las concentraciones y tiempo seleccionados en macetas con y sin nematodos

En los ensayos fue utilizado el Híbrido F1 ELPIDA de amplia difusión en la región y en el país, con susceptibilidad al ataque de *Nacobbus aberrans*. Los plantines fueron obtenidos en bandejas de germinación de 200 celdas conteniendo un sustrato de turba y perlita. El trasplante fue realizado cuando los plantines alcanzaron el estado de 4 hojas verdaderas, utilizándose macetas de 5 litros de capacidad, conteniendo una mezcla 1:1 de tierra negra y arena previamente desinfectada en autoclave durante 2 horas a 2 atm de presión el 15 de setiembre de 2013. Las plantas fueron mantenidas en macetas durante 60 días, y los transplantados en el suelo del invernadero hasta la cosecha el sexto racimo, la conducción fue en forma vertical con hilo, a una rama y con riego por goteo.

Ensayo 1. Evaluación y selección de diferentes concentraciones de las hormonas vegetales aplicadas en macetas con plantines de tomate

Para evaluar y seleccionar las dos mejores concentraciones de hormonas a utilizar, sobre los plantines que fueron trasplantados el 15 de setiembre de 2013 se realizaron los siguientes tratamientos, aplicando 1 ml de cada hormona y concentración descripta por celda del speedling: ácido salicílico (AS) $0,5 \times 10^{-4}$ M (T1AS50); ácido salicílico (AS) $1,0 \times 10^{-4}$ M (T2AS100); ácido salicílico (AS) $2,0 \times 10^{-4}$ M (T3As200); ácido jasmónico (AJ) $1,00 \times 10^{-3}$ M (T4AJ⁻³); ácido jasmónico (AJ) $1,00 \times 10^{-4}$ M (T5AJ⁻⁴); ácido jasmónico (AJ) $1,00 \times 10^{-5}$ M (T6AJ⁻⁵); etileno (ET) $0,35 \times 10^{-3}$ M (T7ET50); etileno (ET) $0,70 \times 10^{-3}$ M (T8ET100); etileno (ET) $1,40 \times 10^{-3}$ M (T9ET200) y testigo (T10TS)

Para este ensayo los plantines destinados a evaluar la concentración adecuada de hormonas AC) fueron trasplantados a macetas con sustrato sin infestación de *Nacobbus aberrans* (SN) y macetas infestadas artificialmente con *Nacobbus aberrans* (CN). Para la infestación el inóculo se obtuvo a partir de una población de *Nacobbus aberrans* identificada previamente en el Laboratorio de Nematología Agrícola de la EEA-de Gorina Pcia de Bs As por el Dr. Guillermo Cap.

Esta población fue multiplicada sobre plantas de tomate según se indica en Veremis, *et al.*, 1997 y cultivadas en sistema de hidroponía continuo según Lambert, *et al.*, 1992.

Fueron inoculados (11000 nemátodos vivos en 500ml) inoculación de 1 cm^3 Las macetas fueron distribuidas en un diseño enteramente al azar con cinco repeticiones, los datos fueron sometidos al test de Tukey para comparar las medias.

Ensayo 2. Elección del tiempo adecuado de las concentraciones seccionadas

Los plantines destinados para ajustar el tiempo de aplicación (AT) se mantuvieron sin infestación. Los mismos fueron trasplantados con cuatro hojas verdaderas el 15 de noviembre de 2013 en macetas similares a las utilizadas en el ensayo 1 y conducidas de igual forma. Con los resultados de AC se seleccionaron dos dosis de cada hormona considerando aquellas que más se diferenciaron del testigo, (AS) $0,5 \times 10^{-4}$ M T1 AS; (AS) $1,0 \times 10^{-4}$ M T2 AS; (AJ) $1,00 \times 10^{-4}$ M T5AJ; (AJ) $1,00 \times 10^{-5}$ M T 6AJ; (ET) $0,35 \times 10^{-3}$ M T7ET; (ET) $0,70 \times 10^{-3}$ MT8 ET; Testigo T10; de esa manera fue reducido el número de tratamiento, más el control, totalizando 7 tratamientos en cada tiempo considerado 1 día previo al trasplante (24hs); 3 días previos al trasplante(72 hs) y 7 días previos al trasplante (168 hs). El diseño fue enteramente al azar con cinco repeticiones. Sobre las plantas así conducidas fueron evaluados el efecto de las concentraciones seleccionadas sobre el Crecimiento relativo (CR). Fue aplicado el test de Tukey para discernir diferencias de medias

Ensayo 3. Evaluación de la aplicación de las hormonas y tiempo seleccionados

Seleccionadas las concentraciones y el tiempo se condujo un ensayo en macetas CN y SN con las mismas características que en los dos ensayos anteriores siete tratamientos en 24 hs de inoculación y cinco repeticiones. Sobre las plantas se determinaron: Número de hojas expandidas (aquellas mayores a 1 cm): contabilizando la cantidad de hojas. Altura:

medición directa con regla, registrando la altura desde el cuello de la planta hasta el ápice semanalmente para calcular el crecimiento relativo $(H_f - H_i) / H_i$. T: donde H_f es la altura final; H_i : altura inicial y T tiempo 56 días. Peso fresco. Con balanza electrónica Marca WEMIR BLACK Modelo SF -400. Peso seco se determinó peso seco aéreo (hoja y tallo y fruto)). El material se secó en estufa a 80 °C hasta peso constante y se pesó en balanza analítica METTLER Toledo en gr. Las variables obtenidas se sometieron al análisis de la varianza, utilizando el test de Tukey para comparar medias y discernir diferencias.

Determinación de los Índices Reproductivo (IR) y de Agallamiento (IA) en macetas e invernadero

En todos los tratamientos de suelo se determinó el Índice de Reproducción a través de la siguiente fórmula: Índice de Reproducción (IR) = P_f / P_i , donde, P_f = Población final y P_i = Población inicial inoculados para cada tratamiento o en el invernadero,

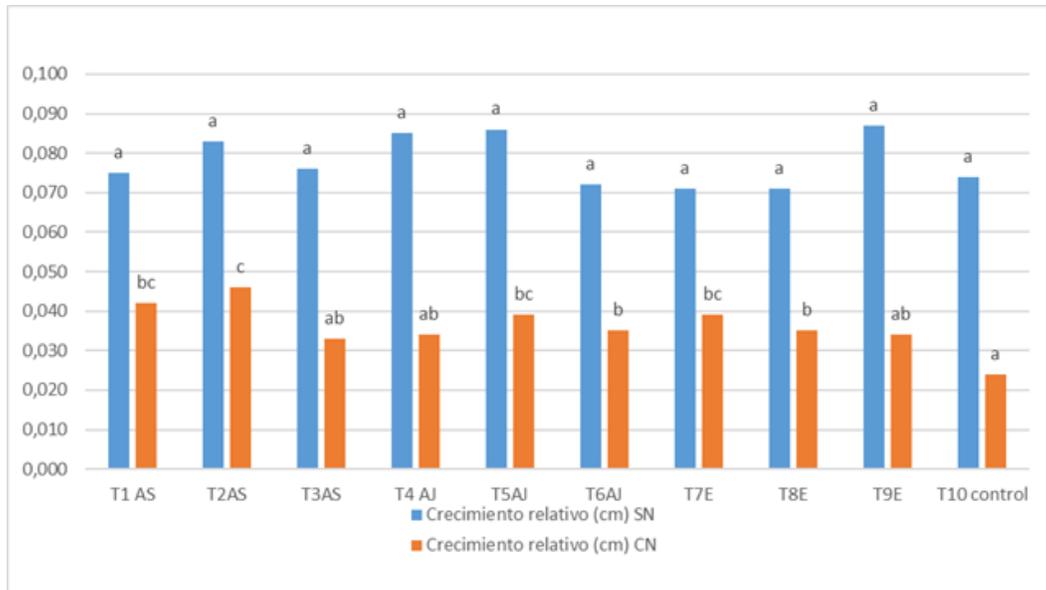
Al finalizar los ensayos de maceta e invernadero fue cuantificado el número de agallas (NA), determinado el índice de agallamiento (IA) el que fue calculado mediante el cociente entre el número de agallas y el peso fresco de raíces con la finalidad de tener una medida más precisa del daño del nematodo en las raíces. (Pérez-Rodríguez, 2008 y Pérez-Rodríguez, *et al.*, 2011), asignándose una escala propuesta por Taylor y Sasser (1978). Esta sigue un esquema de 0-5, donde 0 = 0 agallas; 1 = 1-2 agallas; 2 = 3-10 agallas; 3 = 11-30 agallas; 4 = 31-100 agallas; 5 = >100 agallas.

Fue utilizado un diseño de bloques al azar con cuatro repeticiones. Los resultados obtenidos fueron sometidos a un análisis de varianza y prueba de Tukey al 0,05 %

Los huevos fueron extraídos de raíces maceradas en solución de NaOCl al 1% en una licuadora comercial y enjuagada a través de una serie de tamices con aberturas de 850, 106 y 38 μ m. La suspensión de huevo se ajustó a un volumen (5ml), y el número de huevos se contó bajo una disección en microscopio. El número de los huevos por gramo de raíz fueron calculados dividiendo el número total de huevos por raíz sistema por el peso total de la raíz fresca.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Figura 1: Ajuste de concentración de aplicación de hormonas vegetales en macetas sin todos los nematodos (SN) y con nematodos (CN) a través del crecimiento relativo (CR)



Medias con una letra diferente indican diferencias significativamente según prueba de Tukey ($p \leq 0,05$)

En la figura 1 se observa que los valores de crecimiento relativo en las macetas sin nematodos, no arrojaron diferencias significativas entre las diferentes concentraciones, luego de las aplicaciones exógenas en drench de las fitohormonas; este resultado podría explicarse por los mecanismos de síntesis que se produce en la plantas de las hormonas vegetales, AS, AJ y ET. Varios autores que han investigado sobre el crecimiento y desarrollo de la planta, han reportado que el metabolismo de las plantas está regulado, por la presencia de hormonas endógenas, que actúan en determinados momentos, ante condiciones adversas, como el ataque de plagas y enfermedades, y variaciones climáticas desfavorables (Gómez, 1994; Javid, *et al.*, 2011), en este caso por tratarse de plantas en sustrato inerte esa diferencia no pudo observarse de manera significativa, esto corrobora, que ante una situación normal el crecimiento no se ve afectado por la aplicación de estas hormonas vegetales independientemente de la concentración evaluada, por otra parte (Popova, *et al.*, 1995), en contraposición a lo registrado en estudios previos, sobre el crecimiento de plantas tratadas con la fitohormona, encontraron que ABA puede llegar a ocasionar pérdidas de crecimiento coincidiendo con (Wasilewska, *et al.*, 2008; Eyidogan, *et al.*, 2012; Jordan y Casaretto, 2006); sin embargo cuando la situación de las plantas cambia a condiciones adversas, en este caso la inoculación con nematodos, los resultados indican que existen diferencias en el crecimiento relativo (figura 1), esto concuerda con los resultados de regulación del crecimiento hallados por Colebrook, *et al.*, 2014; Hojin, *et al.*, 2015 y Ramírez, *et al.*, 2018. Para una mejor comprensión los podemos agrupar, por un lado T9 ET, T5J, T7ET y por otro T1AS y T2AS los que mostraron un crecimiento relativo superior al Testigo (T10), por otra parte T8 ET se diferenció de T5AJ; T7ET; T1AS y T2AS y por último T6AJ y T4AJ se diferenció de T2AS, estas diferencias pueden explicarse porque las células de la planta responden mediante un mecanismo de acoplamiento estímulo dando una respuesta a las señales hormonales (Ortuño, *et al.*, 2015), que se produce cuando una planta está sometida a una situación de estrés. En la situación de macetas infestadas T2AS respondió a lo citado por (Wildermuth, *et al.*, 2001; Uppalapati, *et al.*, 2007; Catinot, *et al.*, 2008) quienes encontraron que la mayor parte del

AS producido como respuesta al ataque por patógenos, es sintetizado en varios cultivos y entre los citados menciona al tomate (*Solanum lycopersicum. L*) . Los valores de crecimiento que se diferenciaron del testigo en aquellos tratamientos que involucra el ET (T7, T8 y T9) puede justificarse porque en una planta después del daño producido por un patógeno resulta un incremento de la producción de compuestos de resistencia, como el AS y ET (Chávez, *et al.*, 2012). Por otra parte, tanto AJ, AS y ET están involucrados, de alguna forma, en mediar respuesta tanto al ataque por patógenos y /o daño mecánico (Jordan y Casaretto, 2006). mientras que en la resistencia inducida (RI), el AS, AJ y ET juegan un papel clave (Durrant y Dong, 2004) y la eficiencia en la regulación de la respuesta depende del tipo específico del organismo y la cantidad, composición y tiempo de identificación de la señal que produce la activación de genes de defensa (Mur, *et al.*, 2006) Finalmente los tratamientos con AJ (T6 y T4) que presento diferencia significativa con T2 corroboraría que entre las respuestas adaptativas del AJ se encuentran la represión de genes nucleares y del cloroplasto relacionados con la fotosíntesis y la expresión de genes que codifican distintas proteínas con actividad antifúngica, inhibidoras de las proteasas, enzimas de la ruta metabólica de los flavonoides, etc. Por otra parte, el ataque de insectos fitófagos produce proteasas, para degradar las proteínas de la planta huésped, como respuesta la planta, induce la expresión de genes que codifican proteínas que inhiben la actividad de las proteasas. El ABA estimula la síntesis de ácido jasmónico y el etileno participando en la inducción génica dependiente de jasmónico (Bari y Jones, 2009, Buchanan, *et al.*, 2000; Tadeo, 2008; Taiz. y Zeiger, 2010) esto afirma que la estimulación de la síntesis de etileno se relaciona con el estrés biótico y abiótico, en este caso, el ataque de *Nacobbus*. La planta reacciona regulando la expansión celular en hojas y la expansión lateral que se asume como un efecto del etileno sobre alineamiento a nivel de microtúbulos, lo cual afecta la deposición de nuevas microfibrillas de celulosa durante el crecimiento.(Buchanan, *et al.*, 2000; Tadeo, 2008; Taiz y Zeiger, 2010).Asimismo podemos observar que comparando las macetas inertes y las infectadas estas últimas vieron disminuido el crecimiento lo que resalta que las tratadas a diferentes concentraciones fueron mayores al testigo (Figura 1)

Con los resultados de las diferentes concentraciones tanto en macetas sin y con nematodos (Figura 1), nos permitió reducir el número de tratamientos, seleccionando las 2 mejores concentraciones de cada hormona, acotando a 7 el total de tratamientos. La reducción de tratamientos se basó en la disminución del crecimiento provocada por efecto de la infestación de *Nacobbus aberrans* y no se diferenció del testigo, en consecuencia, para los siguientes ensayos fueron considerados los siguientes tratamientos :(AS) $0,5 \times 10^{-4}$ M (T1AS50); (AS) $1,0 \times 10^{-4}$ M (T2AS100); (AJ) $1,00 \times 10^{-4}$ M (T5AJ⁻⁴); (AJ) $1,00 \times 10^{-5}$ M (T6AJ⁻⁵); (ET) $0,35 \times 10^{-3}$ M(T7ET50) ;(ET) $0,70 \times 10^{-3}$ M(T8ET100); testigo(T10),

Tabla 1: Crecimiento relativo (CR) de plantas de tomate F1 Elpida en macetas con sustrato inerte en tres tiempos de aplicación: 24, 72 y 168 horas (hs)

Tratamientos	CR (cm)24 horas	CR (cm)72 horas	CR (cm)168 horas
(AS) $0,5 \times 10^{-4}$ M T1 AS	0,071 ^A	0,071 ^A	0,071 ^A

(AS) 1,0 x 10 ⁻⁴ M T2 AS	0,075 ^A	0,075 ^A	0,069 ^A
(AJ) 1,00 x 10 ⁻⁴ M T5AJ	0,071 ^A	0,071 ^A	0,071 ^A
(AJ) 1,00 x 10 ⁻⁵ M T 6AJ	0,091 ^A	0,081 ^A	0,091 ^A
(ET) 0,35 x 10 ⁻³ M T7ET	0,069 ^A	0,069 ^A	0,069 ^A
(ET) 0,70 x 10 ⁻³ MT8 ET	0,081 ^A	0,072 ^A	0,071 ^A
Testigo T10	0,062 ^A	0,051 ^A	0,051 ^A

Medias con una letra común no son significativamente diferentes según prueba de Tukey ($p > 0,05$)

Los resultados que se muestran en la Tabla 1 sobre tiempos de inoculación de las diferentes concentraciones, no mostraron diferencias significativas, ni en los tratamientos ni en los tiempos de aplicación, lo que nos permite dilucidar que en tomate y específicamente en F1 Elpida el tiempo de identificación de la señal que produce la activación de genes de defensa (Mur, *et al.*, 2006) no afecta al crecimiento relativo afirmando que esa señal solo podemos observarla ante una situación de estrés

Los resultados de la Tabla 2 ratifican que la aplicación de las diferentes concentraciones seleccionadas, inoculadas en drench 24 hs antes, del trasplante, en macetas inertes y su efecto sobre las variables consideradas no se diferencian significativamente mientras que observamos en la Figura 2 que en macetas infestadas con *Nacobbus aberrans* el CR coinciden con los resultados de la Figura 1, lo que nos permite confirmar que las plantas de tomate F1 Elpida en macetas con *Nacobuss aberrans*, T2 se diferencia significativamente de T1, T5; T7; T8 y T10 mientras que T6 es mayor que estos pero a su vez T2 es mayor que T6

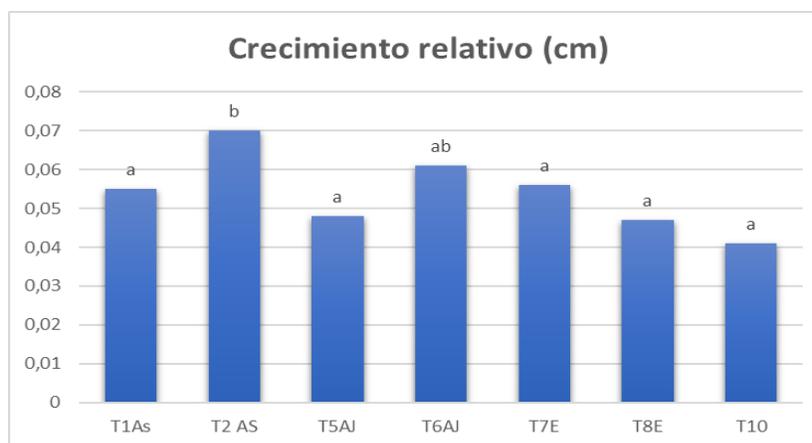
Observamos entonces que ciertas concentraciones inoculadas de AS y AJ cumplen un papel en la transmisión de señales. Lo que comprueba que su actividad fisiológica más relevante ha sido demostrada como señal que interviene en la inducción de la resistencia, un efecto de respuesta de tipo inmunológica ante una infección producida por patógenos; por un lado, el AJ y sus derivados como el metil jasmonato que tienen un papel en el crecimiento de raíces, la maduración de frutos y senescencia, y en mecanismos de defensa.

Tabla 2: Efectos de las distintas concentraciones (DC) y tiempo seleccionado (TS) (24hs) sobre variables determinadas en F1 Elpida transplantadas en macetas con sustrato inerte

Tratamientos	N.º Hojas Expandidas	Diámetro Tallo (cm)	N.º Racim os	N.º Flores al 1er Racimo	N.º a Frutos 1er Racimo	MS hoja (gr)	MS tallo (gr)	MS Fruto (gr)
T1As	13,67 ^a	0,63 ^a	2 ^a	6 ^a	4,33 ^a	40,17 ^a	29,84 ^a	50,37 ^a
T2 AS	12,33 ^a	0,57 ^a	1,67 ^a	7 ^a	5 ^a	40,57 ^a	24,41 ^a	67,74 ^a
T5AJ	14,67 ^a	0,60 ^a	2 ^a	4,67 ^a	4,67 ^a	36,34 ^a	27,84 ^a	55,49 ^a
T6AJ	15,33 ^a	0,63 ^a	2 ^a	6,33 ^a	6 ^a	41,48 ^a	33,07 ^a	51,97 ^a
T7E	14,33 ^a	0,53 ^a	2 ^a	5,67 ^a	2,67 ^a	35,31 ^a	23,15 ^a	40,03 ^a
T8E	14 ^a	0,63 ^a	2 ^a	5,33 ^a	4,67 ^a	41,53 ^a	29,72 ^a	58,07 ^a
T10	12,67 ^a	0,53 ^a	2 ^a	5,67 ^a	2,33 ^a	34,58 ^a	27,59 ^a	44,51 ^a
CV	9,7	14,94	26,21	39,96	45,52	19,10	19,74	34,92
R ²	0,70	0,32	0,37	0,16	0,44	0,32	0,45	0,29
P	0,1677	0,5776	0,9765	0,9217	0,3038	0,3208	0,242 8	0,6309

Medias con una letra común no son significativamente diferentes según prueba de Tukey ($p > 0,05$)

Figura 2: Efecto de las concentraciones seleccionadas (CS) e inoculadas 24 hs previas al trasplante de F1 Elpida en macetas con *Nacobbus aberrans*



Medias con una letra diferente indican diferencias significativamente según prueba de Tukey ($p \leq 0,05$)

Con la aplicación exógena de AS no sólo es capaz de inducir la expresión de genes PR, sino también de conferir mayor resistencia contra ataque de patógenos. La acumulación local de AS en el sitio de infección generaría la movilización de una señal sistémica, probablemente el AS y metil-salicilato, la cual induce una respuesta sistémica adquirida responsable de la expresión de genes de resistencia en otros lugares más distantes (Dempsey, *et al.*, 1999; Hammond-Kosack y Jones, 2015). El AS producido, está probado que desencadena una reprogramación transcripcional extensa en la que NPR1 (nonexpressor de genes relacionados con la patogénesis 1) y funciona como el coactivador central de factores de transcripción relacionando AS con NPR1 quedando regulado por cambios redox mediados por AS y fosforilación, esto influye sobre la virulencia de los patógenos y todo indica que la señalización del AS refuerza la importancia de inmunidad que es mediada por el AS. (Seyfferth, y Tsuda, 2014). La regulación de la expresión génica provocada por AS pone de manifiesto la proteína NPR1/NIM1 la cual puede formar complejos con factores de transcripción llamados TGA (de tipo bZIP) que pueden regular promotores de genes PR y lo podemos inferir porque su crecimiento relativo se diferencia del testigo. Esto se evidencia cuando luego de la acción de una plaga que genera un daño en la planta, en este caso los nematodos, la misma responde incrementando la síntesis endógena de ácido abscísico (ABA), y entre otros, ácido jasmónico (AJ), ácido salicílico (AS), y etileno (ET), todas las hormonas y sustancias directamente relacionadas con la interacción planta-insecto (Koornneef y Pieterse, 2008; Adams, *et al.*, 2007; Spoel y Dong, 2008; Hammond-Kosack y Jones, 2015). Todas estas moléculas actúan en forma conjunta o separada, mediante interacciones antagónicas o sinérgicas en la compleja red de señalizaciones (Morkunas, *et al.*, 2011), la cual desempeña un rol importante en la regulación de los mecanismos de resistencia (Feys y Parker, 2000; Reymond y Farmer, 1998; Glazebrook, 2005) que podría aplicarse en este caso, ya que se ha probado la relación entre las fitohormonas y las respuestas ante el ataque de insectos o patógenos en las plantas (Mauch-Mani y Mauch, 2005), de igual manera la inducción de genes de respuestas después de aplicaciones exógenas de fitohormonas (Yamaguchi-Shinozaki y Shinozaki, 2006; Hammond-Kosack y Jones, 2015).

Sin embargo, en las condiciones de este ensayo, además de la acción fisiológica de las hormonas, puede considerarse su efecto como elicitoras de resistencia a *Nacobbus aberrans*, conforme se verificó en la reducción significativa del número de agallas, índice de agallamiento y de reproducción registrado en las plantas tratadas (Tablas 4 y 5). Si bien, al igual que en la observación realizada por Molinari (2008), la dosis no fue capaz de limitar la infestación de las raíces por el nemátodo, fue efectiva para reducir su reproducción, resultando más efectiva que la dosis más baja del mismo elicitor. Al mismo tiempo, permitió un adecuado desempeño de la planta, sin implicar un costo por desvío de recursos y energía metabólica que afectaran al crecimiento y reproducción, como fue observado en otras especies (Peteira Delgado-Oramas, 2020).

La aplicación de ácido salicílico a plantines de tomate susceptibles a *Meloidogyne* spp. resultó efectiva para reducir el índice de reproducción, cuando se utilizó por inmersión de la raíz por toda una noche (0,1 – 1 mM) o por mojado del suelo (45 mg L⁻¹), modo de tratamiento equivalente al usado en este trabajo (Molinari, 2008; Molinari, *et al.*, 2014). La respuesta diferencial al tipo de fitohormona puede estar dada por el hecho de que el ácido salicílico participa en mecanismos de resistencia sistémica adquirida, generando reacciones que perduran en el tiempo y protegen a la planta, independientemente de la etiología del patógeno; mientras que el ácido jasmónico y el etileno actúan como señales para la resistencia sistémica inducida, donde frente al reconocimiento del ataque, la interacción entre el patógeno y la especie vegetal es específica e invariable (Camarena-Gutiérrez y de la Torre-Almaráz, 2007; Samaniego-Gámez, *et al.*, 2017).

Por otra parte, el etileno es generado por las plantas como una primera reacción defensiva al ataque inicial del nemátodo u otros patógenos, en el momento en que produce la primera lesión celular, detectándose aún antes que la inducción producida por el ácido jasmónico y actuando como precursor en la formación de otros elicitores (Fudali, *et al.*, 2013; Laredo, *et al.*, 2017; Marhavý, *et al.*, 2019). Este modo de acción podría estar produciendo una demora en la activación de las defensas, lo que explicaría el mayor daño observado en la raíz, en comparación a las de las plantas tratadas con la dosis más alta de ácido salicílico. Además, al igual que el ácido jasmónico, se asocia a la defensa ante el ataque de patógenos necrotróficos que producen la muerte de las células desde el principio de la infección para la obtención de nutrientes; mientras que el ácido salicílico participa en el sistema de defensa de las plantas contra el ataque por patógenos biotróficos (Sánchez, *et al.*, 2010).

En *Nacobbus aberrans*, desde el comienzo de la infestación, las células del parénquima cortical sufren alteraciones fisiológicas y se transforman en una estructura denominada sincito (sitios de alimentación de las hembras), en principio constituido por células con alta actividad metabólica (Tipo A), que deja de ser funcional solo una vez que la hembra muere, quedando en ese momento constituido por un gran número de células muertas (Tipo D) (Doucet, *et al.*, 1997; Doucet y Lax, 2005). De esta manera, es esperable una reacción más temprana del sistema de defensas activado por el ácido salicílico, además de una protección más generalizada, que la provocada por el ácido jasmónico o el etileno. La activación de reacciones de defensa directa, es decir la aplicación de AS, ET o AJ, demuestran que la señal para la generación de acción de los genes de resistencia (R) y PR, reducen rasgos de aptitud de la planta, como el crecimiento y el conjunto de frutos bajo condiciones libres de patógenos (Agrawal, *et al.*, 1999; Baldwin, 1998; Cipollini, 2002; Heidel, *et al.*, 2004; Heil, *et al.*, 2000; Korves y Bergelson, 2004; Tian, *et al.*, 2003; Van Dam y Baldwin, 2001), en consecuencia todo el gasto biológico (“fitness”) fue hecho por *Nacobbus aberrans* y no por la planta esto quedaría demostrado a través de los rendimientos obtenidos. El dilema de

compensación entre la resistencia a las enfermedades y los costos de activación de defensa probablemente pueden ser superado por “priming” (rapidez de respuesta de la señal). Durante un estudio comparativo por Van Hulsten, *et al.*, 2006, los costos y beneficios de la velocidad de respuesta del inductor (“Priming”) fue evaluado en *Arabidopsis*, determinando y comparando a los de la inducción directa de defensa. Los efectos en las plantas preparadas resultaron menores en comparación con los de la activación directa de defensa; esta podría ser causada por una mejora de la expresión de genes que codifican compuestos de señalización (Maleck, *et al.*, 2000; Van Hulsten, *et al.*, 2006). Como consecuencia, se ha sugerido que el priming tiene un efecto menor en la aptitud física, que en la defensa inducida directamente (Van Hulsten, *et al.*, 2006).

En las Tablas 3 y 4 se muestran los resultados de los IR (Índice de Reproducción) de suelo e IA (Índice de Agallamiento) en raíz como así también el PFR (Peso Fresco de Raíz) y NA (Número de Agallas) sometidas a los tratamientos hormonales en maceta e invernadero. En IR se observa para ambos ensayos que el control se diferenció significativamente de los tratamientos con las fitohormonas, destacándose T2 y T1 con lo más bajos índices de reproducción, IA y NA, T2 mostró un mayor peso fresco de raíz. El conocimiento de estos índices (IR-IA) son indicadores que permiten dilucidar el grado de resistencia o susceptibilidad, (Bourne y Kerry, 1999), en este caso el de la planta de tomate (Híbrido) F1 Elpida. Según Manzanilla-Lopez, *et al.*, 2002 los valores de 0,02 a 0,06 de IR, permiten clasificar a Elpida como resistente o parcialmente resistente, cuando están tratadas con esas hormonas, concordando con Ortuño, *et al.*, 2005. Con respecto a NA los resultados son concordantes con lo encontrado por Revelo *et al.* 2008 quienes sostienen que la planta puede generar mecanismos de resistencia fisiológica, el nematodo que penetra en la raíz no encuentra las condiciones de alimentación, interrumpiendo su ciclo biológico. Revelo, *et al.*, 2008 determinaron que un valor de Pf/Pi menor a 1 (IR) categoriza al hospedero como resistente y los valores mayores a 1 como susceptible. En las Tablas 3 y 4 queda demostrado que las plantas tratadas con las diferentes concentraciones presentan un índice inferior a 1, y el testigo (T7) 2,86 en el suelo maceta y 5,86 en el suelo del invernadero diferenciándose significativamente. T7 alcanzó los mayores valores no solo de IR sino IA y NA. El mecanismo que menciona Revelo es concordante con resultados encontrados por Molinari, 2008, y Molinari, *et al.*, 2014, sobre el efecto del ácido salicílico (AS), estos autores concluyeron que, regando el suelo con AS, 24 hs antes del trasplante, pueden generar PR (Patogenecidad). Los resultados indican además cual ha sido el costo biológico del nematodo y cual el de la planta (Martinez-Medina, 2017; Goellner y Conrath, 2008). Es necesario recordar que una planta es resistente cuando demuestra un carácter de inhibir la reproducción del atacante, este carácter puede modificarse en las variedades de una misma especie. Estos índices son utilizados por la mayoría de los investigadores para evaluar la resistencia (Fossuliotis, 1987), si consideramos una acepción más moderna sería el “Fitness” y “Priming”. Finalmente, T2 resultó ser el mejor tratamiento, varios investigadores han coincidido con lo encontrado en estos ensayos, si bien muchos estudios corresponden al efecto en el control de *Meloidogyne incognita*; en *Nacobbus aberrans* mostró la misma eficacia. El ácido salicílico (AS) es un pequeño compuesto fenólico que regula diversos procesos fisiológicos, (Hammond-Kosack; Jones 2015; Tadeo, 2008) La señalización mediada por el AS ha sido un foco principal de investigación de plantas inoculadas con patógenos, (en este trabajo la inoculación de *Nacobbus* o su producción en

suelos infestados). El AS se sintetiza principalmente a través de la ruta del corismato en cloroplastos. El AS producido desencadena proteínas relacionada con la patogenicidad (PR), la que se regula por cambios redox mediados por AS y fosforilación, influenciando sobre la virulencia de los patógenos indicando que la señalización del AS refuerza la importancia de inmunidad que es mediada por AS (Seyfferth, y Tsuda, 2014)

Tabla 3. Índice de reproducción (IR) e Índice de Agallamiento (IA); Número de agallas (NA) y Peso Fresco de Raíz (PFR) en las plantas de macetas tratadas con las hormonas e inoculadas con nematodos

Tratamientos	IR (suelo)	PFR (gr)	NA (N.º gr ⁻¹ raíz)	IA(agallas.)
T1 0,5x10 ⁻⁴ M (As50)	0,01 ^a	17,75 ^{ab}	14 ^b	0,08 ^b
T2 1,0x10 ⁻⁴ M(As100)	0,08 ^a	21,13 ^b	1 ^a	0,05 ^a
T3 0,3510x ⁻³ M(E100)	0,37 ^a	15,25 ^a	15,25 ^b	1 ^b
T4 1x10 ⁻⁴ =AJ ⁻⁴ ;(Aj ^{-0,29} ^a 4)		15 ^a	11,50 ^b	0,75 ^b
T5 1x10 ⁻⁵ = (Aj ⁻⁵)	0,27 ^a	16 ^a	12,75 ^b	0,75 ^b
T6 1x10 ⁻³ = E50	0,24 ^a	15,50 ^a	10,75 ^{ab}	0,7 ^b
T7 (Control)	2,86 ^b	17 ^{ab}	85,25 ^c	5 ^c
CV	46,79	17,71	29,54	37,46
R ²	0,93	0,34	0,95	0,56
P	0.001	0,0019	0,0001	0,0018

Medias con una letra diferente indican diferencias significativamente según prueba de Tukey (p ≤ 0,05)

Tabla 4. Índice de reproducción (IR) e Índice de Agallamiento (IA); número de agallas (NA) y Peso Fresco de Raíz (PFR) de las plantas tratadas con las hormonas del ensayo de invernadero. Final de ensayo

Tratamientos	IR (suelo)	PFR(gr)	NA(N.º gr ⁻¹ raíz)	IA(agallas)
T10,5x10 ⁻⁴ M (As50)	0,06 ^a	18,25 ^a	36 ^b	1,63 ^b
T2 1,0x10 ⁻⁴ M(As100)	0,00 ^a	29,50 ^b	1,25 ^a	0 ^a
T3 0,3510x ⁻³ M(E100)	0,09 ^a	19,75 ^a	36,50 ^b	1,68 ^b
T4 1x10 ⁻⁴ =AJ ⁻⁴ ;(Aj ⁻⁴)	0,12 ^a	20,25 ^a	49 ^b	2,23 ^b
T5 1x10 ⁻⁵ = (Aj ⁻⁵)	0,16 ^a	19,50 ^a	55,25 ^b	2,38 ^b
T6 1x10 ⁻³ = E50	0,06 ^a	21 ^a	42 ^b	2,60 ^b
T7 (Control)	5,05 ^b	21,75 ^a	97,50 ^c	5 ^c
CV	0,82	24,86	0,57	43,01
R ²	48,67	0,31	53,06	0,68
P	0.0001	0,0001	0,0001	0,0001

Medias con una letra diferente indican diferencias significativamente según prueba de Tukey (p ≤ 0,05)

CONCLUSIONES

El ácido salicílico en dosis de 1,00 x 10⁻⁴ M (T2) se destacó sobre los otros elicitores y concentraciones, resulta promisorio para disminuir la incidencia de *Nacobus*, sin afectar el crecimiento de la planta, conforme lo demostró el menor número de agallas en las raíces y los nulos índices de agallamiento y reproducción, La aplicación de hormonas vegetales induce o favorece la defensa de las plantas frente al ataque de *Nacobus aberrans* disminuyendo su eficacia biológica y permitiendo la producción de tomate en suelos infestados con este patógeno

En base a los resultados observados, el uso de estos elicitores puede considerarse una estrategia apropiada para el manejo de adversidades, siendo una alternativa benéfica para el medio ambiente y accesible a sistemas de producción convencional, aunque es importante profundizar en la comprensión de los mecanismos de acción, costos biológicos de la activación de las resistencias, y estudios de interacción multitrofica; así como respetar criterios de seguridad toxicológica y ambiental

BIBLIOGRAFÍA

Adams, E; Devoto, A y Turner, J. 2007. Analysis of a novel ethylene-induced COI1-dependent signalling pathway in *Arabidopsis thaliana*. A. Ramina et al. (eds.), *Advances in Plant Ethylene Research: Proceedings of the 7th International Symposium on the Plant Hormone Ethylene*, 81-87.

Abdala, Guillermina y Ana Cenzano. 2006. Biosíntesis de jasmonatos y participación en procesos del desarrollo vegetal SAFV, *Temas de Fisiología Vegetal*. Pag 56-87

Agrawal, G.; Tamogami, S.; Han, O.; Iwahashi, H. y Rakwal, R. 2004. Rice octadecanoid pathway. *Biochem. Biophys. Res. Comm.* 317:1-15

Avanci, N., D. Luche, G. Goldman, y M. Goldman. 2010. Jasmonates are phytohormones with multiple functions, including plant defense and reproduction. *Genet. Mol. Res.* 9:484-505.

Awang, N.A., M.R. Ismail, D. Omar, D., y M.R. Islam. 2015. Comparative study of the application of jasmonic acid and pesticide in chilli: effects on physiological activities, yield and viruses control. *Biosci. J.* 31(3):672-681.

Baldwin, I. T. 1998. Jasmonate-induced responses are costly but benefit plants under attack in native populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 95, 8113–8118.

Bari R.; Jones J. D. G. 2009. Role of plant hormones in plant defence respuestes. *Plant Mol. Biol.* Vol 69: 473-488.

Bradford, KJ y SF Yang. 1980. Xylem transport of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, an ethylene precursor, in water-logged tomato plants. *Plant Physiology* 65:322-326.

Berger S. 2002. Jasmonate-related mutants of *Arabidopsis* as tools for studying stress signaling. *Planta* 214: 497-504.

Birkenmeier GF y CA Ryan. 1998. Wound signaling in tomato plants. Evidence that ABA is not a primary signal for defense gene activation. *Plant Physiology* 117: 687-693.

Bourne, J.M y Kerry, B.R; 1999. Effects of the host plant on the efficacy of *Verticillium Chlamydosporium* as a biological control agent of Root-Knot nematodes at different densities and fungal applications rates. *Soil Biology and Biochemistry.* 31: 75-84

Buchanan, B., Gruissem, W. y Jones, R. *Biochemistry and Molecular Biology of Plants*. 2000. Eds. 1.367 pág. American Society of Plant Biologist.

Camarena-Gutiérrez G., y R. de la Torre-Almaráz. 2007. Resistencia sistémica adquirida en plantas: estado actual. Rev. Chapingo ser. Cienc. For. Ambient. 13(2):157-162.

Catinot J., Buchala A., Abou-Mansour E., Metraux J. P. 2008. Salicylic acid production in response to biotic and abiotic stress depends on isochorismate in *Nicotiana benthamiana*. FEBS Lett. 582, 473–478. 10.1016/j.febslet.2007.12.039 [[PubMed](#)] [[CrossRef](#)][[Google Scholar](#)]

Cipollini, D. F. 2002. Does competition magnify the fitness costs of induced responses in *Arabidopsis thaliana*? A manipulative approach. Oecologia, 131, 514–520.

Creelman RA y JE Mullet. 1997. Biosynthesis and action of jasmonates in plants. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology 48: 355-381.

Colebrook, E; Thomas, S; Phillips, A y Hedden, P. 2014. The role of gibberellin signalling in plant responses to abiotic stress. J Exp Biol 217:67–75.

Chávez, L.; Álvarez, A. y Ramírez, R. 2012. Apuntes sobre algunos reguladores del crecimiento vegetal que participan en la respuesta de las plantas frente al estrés abiótico. Cultivos Tropicales. 33:47-56

Delaney TP, S Uknes, B Vernooij, L Friedrich, K Weymann, D Negrotto, T Gaffney, M Gutrella, H Kessmann, E Ward y J Ryals. 1994. A central role of salicylic acid in plant disease resistance. Science 266: 1247-1250.

Dempsey DA, J Shah y DF Klessig. 1999. Salicylic acid and disease resistance in plants. Critical Reviews in Plant Science 18: 547-575.

Di Rienzo J.A., F. Casanoves, M.G. Balzarini, L. Gonzalez, M. Tablada, y C.W. Robledo. 2013. InfoStat versión 2013. Disponible en [http:// www.infostat.com.ar](http://www.infostat.com.ar) (Consulta 5 de marzo de 2018).

Doares SH, J Narvaez-Vasquez, A Conconi y CA Ryan. 1995. Salicylic acid inhibits synthesis of proteinase inhibitors in tomato leaves induced by systemin and jasmonic acid. Plant Physiology 108: 1741-1746.

Dong X. 2004. NPR1, all things. Current Opinion in Plant Biology. 7:547-552

Doucet, M., E. L. De Ponce De León, M.C. Tordable, y N. Poloni. 1997. *Nacobbus aberrans* y su asociación con vegetales en Argentina. Nematol. Medit. 25:279-285.

Doucet, M., y P. Lax. 2005. El género *Nacobbus* Thorne y Allen, 1944 en Argentina. 6. La especie *N. aberrans* (Thorne, 1935) Thorne y Allen, 1944 (Nematoda: Tylenchida) y su relación con la agricultura. Academia Nacional de Agronomía y Veterinaria. Buenos Aires, Argentina. Disponible en: http://sedici.unlp.edu.ar/bitstream/handle/10915/29191/Documento_completo.pdf?sequence=1&isAllowed=y (Consulta: 23 de mayo de 2020).

- Durner, J., Shah, J. and Klessig, D.F. 1997. Salicylic acid and disease resistance in plants. *Trends Plant Sci.* 2:266–274
- Durrant, W. E., y Dong, X. 2004. Systemic acquired resistance. *Annual Review of Phytopathology*, 42, 185–209.
- Eyidogan, F; Oz, M, Yucel, M y Oktem, H. 2012. Phytohormones and abiotic stress tolerance in plants. In: Khan NA, Nazar R, Iqbal N, Anjum NA (eds) *Phytohormones and abiotic stress tolerance in plants*. Springer-Verlag, Berlin, Germany. 1–49p.
- Farmer EE, E Almeras y V Krishnamurthy. 2003. Jasmonates and related oxylipins in plant response to pathogenesis and herbivory. *Current Opinion in Plant Biology* 6: 372-378
- Feys, B y Parker, J. 2000. Interplay of signaling pathways in plant disease resistance. *Trends in Genetics* 16: 449-455.
- Fossuliotis, H; Noling, J. 1987 Analysis and prediction as a basic for management decisions. *Principals and practice of nematodo control in crops*. Australis pp49-85
- Fudali, S.L., C. Wang, y V.M. Williamson. 2013. Ethylene signaling pathway modulates attractiveness of host roots to the root-knot nematode *Meloidogyne hapla*. *MPMI* 26(1):75-86.
- Glazebrook, J. 2005. Contrasting mechanisms of defense against biotrophic and necrotrophic pathogens. *Annual Review Phytopathology* 43: 205-27.
- Goellner, K y Uwe Conrath, 2008. Priming: it's all the world to induced disease resistance. *Eur J Plant Pathol* (2008) 121:233–242
- Gómez, C. 1994. *Hormonas vegetales*. Escuela Técnica Superior de Ingenieros Agrónomos, Universidad Politécnica de Madrid, 386 p.
- Hammond-Kosack, K.; Jones, J. D.G. 2015. Chapter 21. Responses to Plant Pathogens. pp 984-1050 in Buchanan, B., Gruissem, W. and Jones, R. *Biochemistry and Molecular Biology of Plants*. Eds. American Society of Plant Biologist. 1265 pág.
- Harms K, II Ramirez, y H Peña-Cortes. 1998. Inhibition of wound-induced accumulation of allene oxide synthase transcripts in flax leaves by aspirin and salicylic acid. *Plant Physiology* 118:1057-1065.
- Harrison M.J. 2005. Signaling in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Annu. Rev. Microbiol.* 59:19-42.
- Heidel, A. J., Clarke, J. D., Antonovics, J., y Dong, X. 2004. Fitness costs of mutations affecting the systemic acquired resistance pathway in *Arabidopsis thaliana*. *Genetics*, 168, 2197–2206.

Heil, M., Hilpert, A., Kaiser, W., y Linsenmair, K. E. 2000. Reduced growth and seed set following chemical induction of pathogen defence: Does systemic acquired resistance (SAR)

Hojin, R y Yong, G. 2015. Plant Hormones in Salt Stress Tolerance. *J Plant Biol* 58:147-155p.

Javid, M; Sorooshzadeh, A; Moradi, F; Sanavy, S y Allahdadi, I 2011. The role of phytohormones in alleviating salt stress in crop plants. *Aust J Crop Sci* 5. 726–734.

Jordan, M y Casaretto, J. 2006. Hormonas y Reguladores del Crecimiento: Etileno, Ácido Abscísico, Brasinoesteroides, Poliaminas, Ácido Salicílico y Ácido Jasmónico. *Fisiología Vegetal* (FA Squeo & L Cardemil, eds.) Ediciones Universidad de La Serena, La Serena, Chile 16:1-28p.

Kohler, a; Schwindling, S, y Conrath, U. Benzothiadiazole-Induced Priming for Potentiated Responses to Pathogen Infection, Wounding, and Infiltration of Water into Leaves Requires the NPR1/NIM1 Gene in Arabidopsis *Plant Physiol.* Vol. 128, 2002 1046:1056

Koornneef, A y Pieterse, C. 2008. Cross talk in defense signaling. *Journal of Plant Physiology*, 146, 839–844.

Korves, T., y Bergelson, J. 2004. A novel cost of R gene resistance in the presence of disease. *The American Naturalist*, 163, 489–504.

Lambert, K. N; Teodorf, E.C; Coswell, E. P and Williamson, V.M.1992.Sistem for continuous production of root knot Nematode juvenils in hydroponic culture. *Revista Phytopathology.The American Phytopathological society.* 82(5) 512:515

Laredo, E.I., J.L. Martínez Hernández, A. Iliná, L. Guillen, y F.D. Hernández. 2017. Aplicación de ácido jasmónico como inductor de resistencia vegetal frente a patógenos. *Rev. Mex. Cienc. Agríc.* 8(3):673-683.

Li J, G Brader y T Palva. 2004. The WRKY70 transcription factor: a node of convergence for jasmonate- mediated and salicylate-mediated signals in plant defense. *Plant Cell* 16: 319-3

Liechti R y EE Farmer. 2006. Jasmonate biochemical pathway. *Science STKE* 14 (322): cm3...Doi: 10.1126/stke.3222006cm3

Lovegrove A & R Hooley. 2000. Gibberellin and abscisic acid signalling in aleurone. *Trends in Plant Science* 5: 102-110.

Lumba S., y S. Cutler. 2010. Plant nuclear hormone receptors: a role for small molecules in protein-protein interactions. *Ann. Rev. Cell Develop. Biol.* 26: 445-469.

Maleck, K., Levine, A., Eulgem, T., Morgan, A., Schmid, J., Lawton, K. A., 2000. The transcriptome of *Arabidopsis thaliana* during systemic acquired resistance. *Nature Genetics*, 26, 403–410.

Manzanilla-López, R. H., M. A. Costilla, M. Doucet, R. N. Inserra, P. S. Lehman, I. Cid Del Prado-Vera, R. M. Souza y K. Evans. 2002. The genus *Nacobbus* Thorne y Allen, 1944 (Nematoda: Pratylenchidae): systematics, distribution, biology and management. *Nematropica* 32:149-227

Marhavý, P., A. Kurenda, S. Siddique, V. Déneraud, F. Zhou, J. Holbein. 2019. Single-cell damage elicits regional, nematode-restricting ethylene responses in roots. *EMBO J.* 38: e100972.

Martínez, C; E, Pons; G, Prats y J, Leon.2004. Salicylic acid regulates flowering time and links defence responses and reproductive development. *Plant Journal* 37: 209-17

Martínez-Medina, A; I, Fernández; G. B. Lok; M J. Pozo, C; M. J. Pieterse y Saskia C. M. Van Wees.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* (2017) 213: 1363–1377

Mauch-Mani, B y Mauch, F. 2005. The role of abscisic acid in plant–pathogen interactions. *Current Opinion in Plant Biology* 8: 409-414.

Molinari, S .2008. Salicylic Acid as an Elicitor of resistance to root-knot Nematodes in Tomato. *Revista Acta Horticulturae* ISBN 90 6605 126 4. 789: 119.125. ISHS

Molinari,S; E,Fanelli y P,Leonetti.2014 Expression of tomato salicylic acid (SA)-responsive pathogenesis-related genes in *Mi-1*-mediated and SA-induced resistance to root-knot nematodes *Molecular Plant Pathology* (2014) 15(3), 255–264

Molinari,S; E,Fanelli and P,Leonetti.2014 Expression of tomato salicylic acid (SA)-responsive pathogenesis-related genes in *Mi-1*-mediated and SA-induced resistance to root-knot nematodes *Molecular Plant Pathology* (2014) 15(3), 255–264

Morkunas, I; Mai, V y Gabrys, B. 2011. Phytohormonal signaling in plant responses to aphid feeding. *Acta Physiologiae Plantarum* 33: 2057-2073.

Mur, L; Kenton, A; Atzorn, R; Miersch, O y Wasternack, C. 2006. The outcomes of concentration-specific interaction between salicylate and jasmonate signal include synergy, antagonism and oxidative stress leading to cell death. *Plant Physiology*. Vol. 140. 249-262p.

Nomura K., Melotto M., He S.Y. 2005. Suppression of host defense in compatible plant-*Pseudomonas syringae* interactions. *Curr Opin Plant Biol.* 8: 361-368

Ortuño Tomás, A; Díaz Expósito, L y Del Río Conesa, J. 2015. Evolución de la Fisiología Vegetal en los últimos 100 años. Revista Eubacteria. Cien años de avances en ciencias de la vida. No 34. ISSN 1697-0071

Peña-Cortes H. 2000. Ácido Jasmónico. En: LP Barrueto-Cid (eds) Introdução aos Hormônios Vegetais: 131-157. EMBRAPA, Brasília, Brasil.

Pérez-Rodríguez I. 2008. Control Integrado de *Nacobbus aberrans* en Chile (*Capsicum annuum* L.) bajo condiciones de invernadero y campo. Tesis Maestro en Ciencias en Fitopatología. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Edo. de México, México. 66p.

Pérez-Rodríguez, I., F. Franco-Navarro, I. Cid del Prado-Vera, E. Zavaleta-Mejía. 2011. Control of *Nacobbus aberrans* in chili pepper (*Capsicum annuum* L.) by the combination of organic amendments, nematophagous fungi and nematicides. *Nematropica* 41:122-129.

Peteira Delgado -Oramas, B. 2020. La resistencia inducida como alternativa para el manejo de plagas en las plantas de cultivo. Revista de Protección Vegetal 35(1): e07. Disponible en: http://scielo.sld.cu/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1010-27522020000100001 (Consulta 2 de marzo de 2021).

Pieterse, C y Dicke, M. 2007. Plant interactions with microbes and insects from molecular mechanisms to ecology. *Trends in Plant Science*. Vol. 12. 564-569p.

Popova, L; Stoinova, Z y Maslenkova. 1995. Involvement of abscisic acid in photosynthetic process in *Hordeum vulgare* L. during salinity stress. *Journal of plant growth regulation*, Vol. 14. 211p.

Ramírez Gómez, Margarita y Alia Rodríguez. 2012. Plant defense mechanisms and responses in the arbuscular mycorrhizal symbiosis: a review. *Revista Colombiana de Biotecnología* vol XIV N° 1 Pag 271-284

Ramirez, H; Mancera-Noyola, L; Zermeño-González, A; Jasso-Cantú, D y Villareal-Quintanilla, J. 2018. Efecto del ácido abscísico sobre fenotipo y calidad del fruto en vid Shiraz. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios*. Vol. 6. 16. 153-158p.

Rangel, G.; Castro, E.; Beltran, E.; Reyes H y García E. 2010. El ácido salicílico y su participación en la resistencia a patógenos en plantas. *Biológicas*. 12(2):90- 95

Raskin I, An Ehmann, WR Melander y BJD Meuse. 1987. Salicylic acid: a natural inducer of heat production in *Arum* lilies. *Science* 237: 1602-2602

Revelo, J, Cazco, C; Castillo, N; Sandoval, A; Sanchez, G; Lomas, L, Corrales, A. 2008. Nematodo del Rosario (*Nacobbus*, *Aberrans*), Nematodo del nudo de la Raíz (*Meloidogyne*, *Incognita*): Epidemiología, importancia y pertenencia de desarrollar un sistema integrado para optimizar su control en tomate de mesa en el Valle del Chota. *Boletín Experimental de Ecuador INIAP*

Reymond, P y Farmer, E. 1998. Jasmonate and salicylate as global signals for defense gene expression. *Current Opinion in Plant Biology* 1: 404-411.

Ryan CA. 2000. The systemin signaling pathway: differential activation of plant defensive genes. *Biochimica et Biophysica Acta* 1477: 112-121.

Rojo E, R Solano y JJ Sanchez -Serrano. 2003. Interactions between signaling compounds involved in plant defense. *Journal of Plant Growth Regulation* 22: 82-98.

Samaniego-Gómez, B.Y., A. Reyes-Ramírez, O.A. Moreno-Valenzuela, y J.M. Tun-Suárez. 2017. Resistencia sistémica inducida contra virus fitopatógenos mediada por la inoculación con la rizobacteria *Bacillus* spp. *Rev. Protección Veg.* 32(1):10-22.

Sánchez-Chávez, E., R. Barrera-Tovar, E. Muñoz- Márquez, D.L. Ojeda-Barrios, y A. Anchondo- Nájera. 2011. Efecto del ácido salicílico sobre biomasa, actividad fotosintética, contenido nutricional y productividad del chile jalapeño. *Revista Chapingo. Serie Horticultura* 17:63-68.

Sánchez, G., E. Mercado, D.E. Peña, H. Reyes de la Cruz, y E. Pineda. 2010. El ácido salicílico y su participación en la resistencia a patógenos en plantas. *Biológicas* 12(2):90-95.

Santner Aaron y Estelle Mark. 2009 (a) Recent advances and emerging trends in plant hormone signalling *Revista Nature* Vol 459. 25 June. Pag 1071-1078

Sasser JM. 1980. Root-Knot nematodes: a global menace to crop production. *Plant Disease* vol 64 N. ° 1 pp 36-41

Seyfferth, C y Tsuda, K. 2014. Salicylic acid signal transduction: the initiation of biosynthesis, perception and transcriptional reprogramming. *Review Article Front. Plant Sci.*, <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00697>

Shah J. 2003. The salicylic acid loop in plant defense. *Current Opinion in Plant Biology* 6: 365–371.

Schaller F, A Schaller y A Stintzi. 2005. Biosynthesis and metabolism of jasmonates. *Journal of Plant Growth Regulation* 23: 179–199.

Spoel, S y Dong, X. 2008. Making sense of hormone crosstalk during plant immune responses. *Cell Host Microbe* 3: 348-351.

Tadeo, F.R. 2008. Fisiología de las Plantas y el Estrés. pp 577-598. en *Fundamentos de Fisiología Vegetal*, Azcón-Bieto, y Talón, pp 651. Mc Graw-Hill. Interamericana de España, Madrid.

Taiz, L. y Zeiger, E. 2015. Plant physiology. 6ta. Ed 843 pág. Sinauer Associates, Inc Publishe.

Taylor, C.E. 1990. Nematode interactions with other pathogens. *Annual Review of Phytopathology*, 116:405-416.

Taylor, A.L., y J.N. Sasser. 1978. Biology, identification and control of root-knot nematodes (*Meloidogyne* species). Department of Plant Pathology, North Carolina State University, United States Agency for International Development. Raleigh, North Carolina USA.

Tian, D., Traw, M. B., Chen, J. Q., Kreitman, M., y Bergelson, J. 2003. Fitness costs of R-gene-mediated resistance in *Arabidopsis thaliana*. *Nature*, 423, 74–77.

Traw M.B., Kim J., Enright S., Cipollini D.F., Bergelson J. 2003. Negative cross – talk between salicylate- and jasmonate- mediated pathways in the Wassilewskija ecotype of *Arabidopsis thaliana*. *Mol. Ecol.* 12: 1125-1135.

Tucuch-Haas, C., G. Alcántar-González, L.I. Trejo-Téllez, H. Volke-Haller, Y. Salinas-Moreno, y A. Larqué-Saavedra. 2017. Efecto del ácido salicílico en el crecimiento, estatus nutrimental y rendimiento en maíz (*Zea mays*). *Agrociencia* 51(7):771-781

Uppalapati, Srinivasa Rao, Yasuhiro Ishiga, Tamding Wangdi, Barbara N. Kunkel, Ajith Anand, Kirankumar S. Mysore, y Carol L. Bender. 2007. The Phytotoxin Coronatine Contributes to Pathogen Fitness and Is Required for Suppression of Salicylic Acid Accumulation in Tomato Inoculated with *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000. *MPMI* Vol. 20, No. 8, pp. 955–965. doi:10.1094/MPMI -20-8-0955. © 2007 The American Phytopathological Society

Van Dam, N. M., y Baldwin, I. T. 2001. Competition mediates costs of jasmonate-induced defences, nitrogen acquisition and transgenerational plasticity in *Nicotiana attenuata*. *Functional Ecology*, 15, 406–415.

Vanderstraeten D, L Chaerle, G Sharvov, H Lambers y M VAN Montagu. 1995. Salicylic-acid enhances the activity of the alternative pathway of respiration in tobacco-leaves and induces thermogenicity. *Planta* 196: 412-419.

Van Hulten, M., Pelser, M., van Loon, L. C., Pieterse, C. M. J., y Ton, J. 2006. Costs and benefits of priming for defense in *Arabidopsis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 103, 5602–5607

Veremis, J. C., Cap, G. B., y Roberts, P. A. 1997. A search for resistance in *Lycopersicon* spp. to *Nacobbus aberrans*. *Plant Dis.* 81(2):217-222.

Wasternack C, I Stenzel, B Hause, G Hause, C Kutter, H Maucher, J Neumerkel, I Feussner y O Miersh. 2006. The wound response in tomato - role of jasmonic acid. *Journal of Plant Physiology* 163: 297-306.

Wildermuth MC, J Dewdney, G Wu & FM Ausubel. 2001. Isochorismate synthase is required to synthesize salicylic acid for plant defense. *Nature* 414: 562-565.

Wasilewska, A; Vlad, F; Sirichandra, C; Redko, Y; Jammes, F; Valon, C; Frey, N y Leung, J. 2008. An Update on Abscisic Acid Signaling in Plants and More. *Molecular plant*. 1. 198-217p.

Yamaguchi-Shinosaki, K y Shinosaki, K. 2006. Transcriptional regulatory networks in cellular responses and tolerance to dehydration and cold stresses. *Annual Review Plant Biology* 57: 781-803.

Yang SF. 1987. The role of ethylene and ethylene synthesis in fruit ripening. En: Thomson WW, EA Nothnagel & RC Huffaker (eds) *Plant Senescence: Its Biochemistry and Physiology*: 156-166. American Society of Plant Physiologists, Rockville, MD, U.S.A.

Yu D, C Chen y Z Chen. 2001. Evidence for an important role of WRKY DNA binding proteins in the regulation of NPR1 gene expression. *Plant Cell* 13: 1527-1539.