



Artículo Científico

Interacción competitiva entre *Rotylenchulus reniformis* y *Meloidogyne enterolobii* en plantas de tomate y pepino

María Trinidad Valdez-Morales¹, José Armando Carrillo-Fasio¹, Raymundo Saúl García-Estrada¹, Josefina León-Félix¹, José Ángel Martínez-Gallardo², Juan Manuel Tovar-Pedraza^{3*}. ¹Centro de Investigación en Alimentación y Desarrollo, Subsele Culiacán, Laboratorio de Nematología, 80110, Culiacán, Sinaloa, México. ²Universidad Autónoma de Sinaloa, Facultad de Agronomía, Culiacán, Sinaloa, México. ³Centro de Investigación en Alimentación y Desarrollo, Coordinación Subsele, Laboratorio de Fitopatología, 80110, Culiacán, Sinaloa, México.

*Autor de Correspondencia:
Juan Manuel Tovar-Pedraza
juan.tovar@ciad.mx

Sección:
Edición periódica

Recibido:
22 Septiembre, 2024
Aceptado:
20 Abril, 2025
Publicado:
29 Abril, 2025

Cita:
Valdez-Morales MT, Carrillo-Fasio JA, García-Estrada RS, Martínez-Gallardo JA y Tovar-Pedraza JM. 2025. Interacción competitiva entre *Rotylenchulus reniformis* y *Meloidogyne enterolobii* en plantas de tomate y pepino. Revista Mexicana de Fitopatología 43(2):67. <https://doi.org/10.18781/R.ME.X.FIT.2409-2>



RESUMEN

Antecedentes/Objetivo. La producción de tomate (*Solanum lycopersicum*) y pepino (*Cucumis sativus*) se ve afectada por los nematodos *Rotylenchulus reniformis* y *Meloidogyne enterolobii*; sin embargo, se desconoce la interacción entre estos dos nematodos en dichas especies vegetales. El objetivo de este estudio fue determinar la interacción de *R. reniformis* y *M. enterolobii* en plantas de tomate y pepino mediante inoculaciones artificiales bajo condiciones de invernadero.

Materiales y Métodos. Plántulas de 21 días de edad se inocularon con 2000 juveniles (J2) de cada nematodo por planta. El experimento se realizó bajo un diseño completamente al azar con tres factores y seis tratamientos: T1= *R. reniformis*; T2= *M. enterolobii*; T3= se inoculó *R. reniformis* y 15 días después se inoculó *M. enterolobii*; T4= se inoculó *M. enterolobii* y 15 días después se inoculó *R. reniformis*; T5= ambas especies se inocularon el mismo día; T6= testigo sin inocular. Se registró el factor de reproducción (FR) de ambos nematodos, así como el índice de agallamiento para *M. enterolobii* y el porcentaje de necrosis de raíz para *R. reniformis* a los 30 y 50 días después de la inoculación.

Resultados. En plantas de pepino, *M. enterolobii* redujo su reproducción hasta en un 73 % en presencia de *R. reniformis*, mientras que en plantas de tomate su reproducción disminuyó en un 52 %, con una reducción en el índice de agallamiento de 72 y 60 % en plantas de pepino y tomate, respectivamente. Por otro lado, *R. reniformis* redujo su reproducción en un 72 % en plantas de pepino y en un 67 % en plantas de tomate en presencia de *M. enterolobii*, observándose una disminución en la severidad de síntomas de 78 y 77 % en raíces de pepino y tomate, respectivamente.

Conclusión. En los tratamientos donde una especie se inoculó antes que la otra, la especie inoculada primero presentó un mayor FR y causó una mayor severidad de la enfermedad.

En las co-inoculaciones simultáneas, ambos nematodos redujeron su FR y causaron una menor severidad de síntomas en plantas de tomate y pepino.

Palabras clave: *Solanum lycopersicum*, *Cucumis sativus*, Factor de reproducción, Severidad, Índice de agallamiento

INTRODUCCIÓN

México se encuentra entre los principales productores de hortalizas a nivel mundial, ocupando el noveno lugar en la producción de tomate (*Solanum lycopersicum*), con 4,271,914 toneladas en 2022, y el quinto lugar en la producción de pepino (*Cucumis sativus*), con 1,038,999 toneladas. El estado de Sinaloa destaca como el mayor productor nacional de ambas hortalizas, con 677,612 toneladas de tomate y 314,150 toneladas de pepino, respectivamente (SIAP, 2023).

Rotylenchulus reniformis y *Meloidogyne enterolobii* son especies de gran importancia, ubicándose entre los diez nematodos fitoparásitos más relevantes a nivel mundial, tanto por su impacto económico como por su interés científico (Jones *et al.*, 2013). Se ha reportado que ambos nematodos ocasionan daños severos en cultivos hortícolas del estado de Sinaloa (Martínez-Gallardo *et al.*, 2019; Salazar-Mesta *et al.*, 2023a, 2023b; Valdez-Morales *et al.*, 2024).

Tanto *Rotylenchulus* spp. como *Meloidogyne* spp. forman sitios de alimentación en las raíces de las plantas. *Meloidogyne enterolobii* es un nematodo endoparásito sedentario cuyo parasitismo implica la inducción de células gigantes en el parénquima (Starr *et al.*, 2002; Perry y Moens, 2013). En cambio, *R. reniformis* es un nematodo semiendoparásito que induce la formación de sincitios, principalmente en células del periciclo (Starr *et al.*, 2002). Aunque los sitios de infección difieren entre nematodos ectoparásitos y endoparásitos, pueden presentarse interacciones entre especies, las cuales pueden ser antagónicas o ejercer un efecto supresor sobre alguna de las especies involucradas (Khan *et al.*, 1985; Robinson *et al.*, 2007; Gomes *et al.*, 2014).

Los estudios sobre interacciones entre nematodos fitoparásitos han demostrado que, al alimentarse de una misma planta, dichas relaciones pueden volverse antagónicas para alguna de las especies involucradas (Diez *et al.*, 2003; Melakeberhan y Dey, 2003; Manzanilla-López y Starr, 2009; Ferreira *et al.*, 2015; Fontana *et al.*, 2018). Además, los efectos de estas interacciones dependen de la naturaleza del parasitismo y de la competencia entre especies, ya que la intensidad de la competencia aumenta con la complejidad de la interacción hospedante-parásito (Kesba *et al.*, 2005; Moens *et al.*, 2006; Robinson *et al.*, 2007; Bhat y Parveen, 2012).

En nematodos fitoparásitos de los géneros *Helicotylenchus*, *Pratylenchus* y *Rotylenchulus* se ha demostrado que las interacciones se deben principalmente a la competencia por espacio y nutrientes (Bhat y Parveen, 2012; Ferreira *et al.*, 2015a, 2015b; Gomes *et al.*, 2014; Fontana *et al.*, 2018). Asimismo, varios estudios han documentado interacciones entre *R. reniformis* y especies de *Meloidogyne*, como *M. javanica* y *M. incognita*, en distintas plantas hospedantes, incluyendo piña (*Ananas comosus*), algodón (*Gossypium hirsutum*), tomate e higuera (*Ricinus communis*).

Estos estudios han documentado que *R. reniformis* presenta una ventaja competitiva frente a las especies de *Meloidogyne* en inoculaciones conjuntas, evidenciada por una

reducción en la formación de agallas en las raíces (Diez *et al.*, 2003; Faske y Hurd, 2015; Ferreira *et al.*, 2015a, 2015b). La interacción de *M. enterolobii* con nematodos lesionadores, como *Helicotylenchus dihysteroides*, también ha sido evaluada en plántulas de guayabo (*Psidium guajava*); sin embargo, los síntomas provocados por *M. enterolobii* se observaron tanto en tratamientos de inoculación individual como combinada (Gomes *et al.*, 2014).

Hasta el momento, no se han estudiado las interacciones entre *M. enterolobii* y *R. reniformis* en plantas de tomate y pepino; sin embargo, se ha sugerido que *R. reniformis* podría tener una ventaja competitiva sobre el nematodo formador de agallas debido a su alto grado de parasitismo (Diez *et al.*, 2003; Robinson, 2007; Aryal *et al.*, 2011). Por ello, el objetivo de este estudio fue determinar la interacción competitiva entre *R. reniformis* y *M. enterolobii* en plantas de tomate y pepino bajo condiciones de invernadero.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los experimentos se realizaron en condiciones de invernadero entre diciembre de 2022 y mayo de 2023. Las semillas de tomate (*Solanum lycopersicum*) cv. Imperial y de pepino (*Cucumis sativus*) cv. Zeus se germinaron en charolas de 60 cavidades con sustrato estéril (Peat Moss). A los 21 días de la germinación, las plántulas se inocularon directamente en las mismas charolas con 2,000 juveniles (J2) de cada nematodo (*R. reniformis* y *M. enterolobii*). La unidad experimental consistió en una planta por cavidad. Los tratamientos fueron los siguientes: T1 = *R. reniformis*; T2 = *M. enterolobii*; T3 = inoculación inicial con *R. reniformis* y, 15 días después, con *M. enterolobii*; T4 = inoculación inicial con *M. enterolobii* y, 15 días después, con *R. reniformis*; T5 = ambas especies inoculadas el mismo día; T6 = testigo sin inocular. Las poblaciones de *R. reniformis* y *M. enterolobii* utilizadas en este estudio fueron previamente caracterizadas e identificadas mediante análisis morfológicos y moleculares por Valdez-Morales *et al.* (2024) y Salazar Mesta *et al.* (2023a), respectivamente.

Las evaluaciones se realizaron a los 30 y 50 días después de la inoculación (ddi). Se midieron tres variables: el factor de reproducción (FR) de cada nematodo, el índice de agallamiento para *M. enterolobii* y el porcentaje de necrosis en raíz para *R. reniformis*. Para calcular el índice de agallamiento, se extrajeron las raíces, se lavaron con agua corriente y se contó el número de agallas por raíz en cada tratamiento.

El factor de reproducción se calculó con la fórmula $FR = Pf/Pi$, donde Pi es la población inicial de nematodos al momento de la inoculación y Pf la población final al momento de la extracción de las raíces (Ferris *et al.*, 1993). Las raíces se tiñeron con fucsina ácida al 1% (Byrd *et al.*, 1983), y las hembras y masas de huevos de cada especie se observaron y contaron con un microscopio estereoscópico. Asimismo, los juveniles y machos se extrajeron del sustrato asociado a cada raíz utilizando el método del embudo de Baermann y el método de tamizado de Cobb (Christie y Perry, 1951).

Análisis estadístico. El experimento se estableció bajo un diseño completamente aleatorizado con tres factores, seis tratamientos y tres repeticiones. Las variables de respuesta fueron el factor de reproducción de ambos nematodos y la severidad de la enfermedad, evaluada mediante el índice de agallamiento para *M. enterolobii* y el porcentaje de necrosis radical causada por *R. reniformis*. La necrosis radical se estimó

visualmente utilizando una escala de 1 a 100 %, basada en el grado de daño observado en las raíces (Speijer y De Waele, 1997; Nega y Fetena, 2015). El índice de agallamiento (IA) se determinó con la escala de Taylor y Sasser (1978), en la que: 0 = sin agallas, 1 = 1–2 agallas, 2 = 3–10 agallas, 3 = 11–30 agallas, 4 = 31–100 agallas y 5 = más de 100 agallas. Los datos obtenidos se transformaron utilizando $\log(x + 1)$ para homogeneizar la varianza. Las medias transformadas se compararon mediante la prueba LSD de Fisher ($P < 0.05$), utilizando el software SAS versión 9.3 (SAS Institute, Cary, North Carolina, USA).

RESULTADOS

Reproducción y patogenicidad de *R. reniformis* y *M. enterolobii*. Durante el ensayo, los niveles iniciales de inóculo de ambos nematodos aumentaron, y el factor de reproducción varió según el hospedante. No obstante, *M. enterolobii* presentó un factor de reproducción (FR) significativamente más alto en ambos cultivos: 41.9 en pepino y 20.9 en tomate, en comparación con *R. reniformis*, que alcanzó valores de 7 en pepino y 1.8 en tomate (Figuras 1 A, C y 2 A, C).

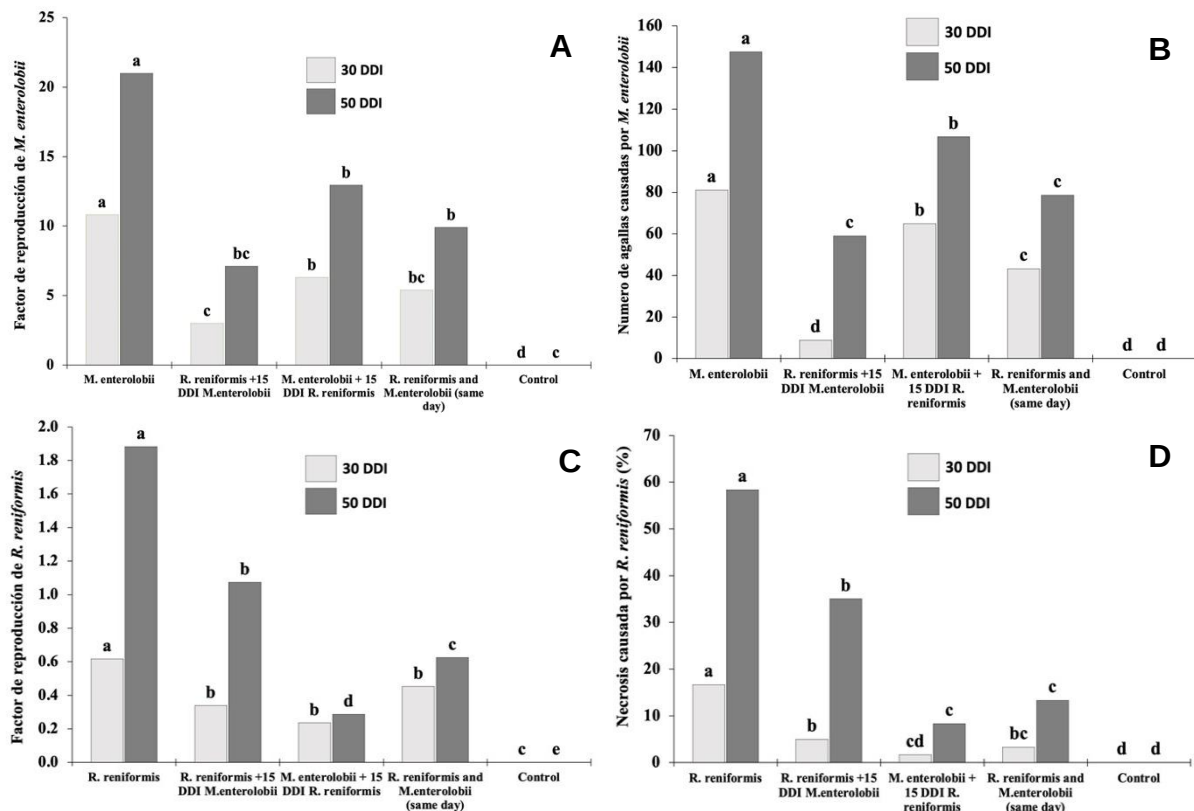


Figura 1. Reproducción y severidad de *R. reniformis* y *M. enterolobii* en plantas de pepino a los 30 y 50 días después de la inoculación (ddi). A) Factor de reproducción de *M. enterolobii*. B) Número de agallas causadas por *M. enterolobii*. C) Factor de reproducción de *R. reniformis*. D) Porcentaje de necrosis radical causada por *R. reniformis*. La comparación de medias se realizó entre barras del mismo color; medias que no comparten letra son significativamente diferentes.

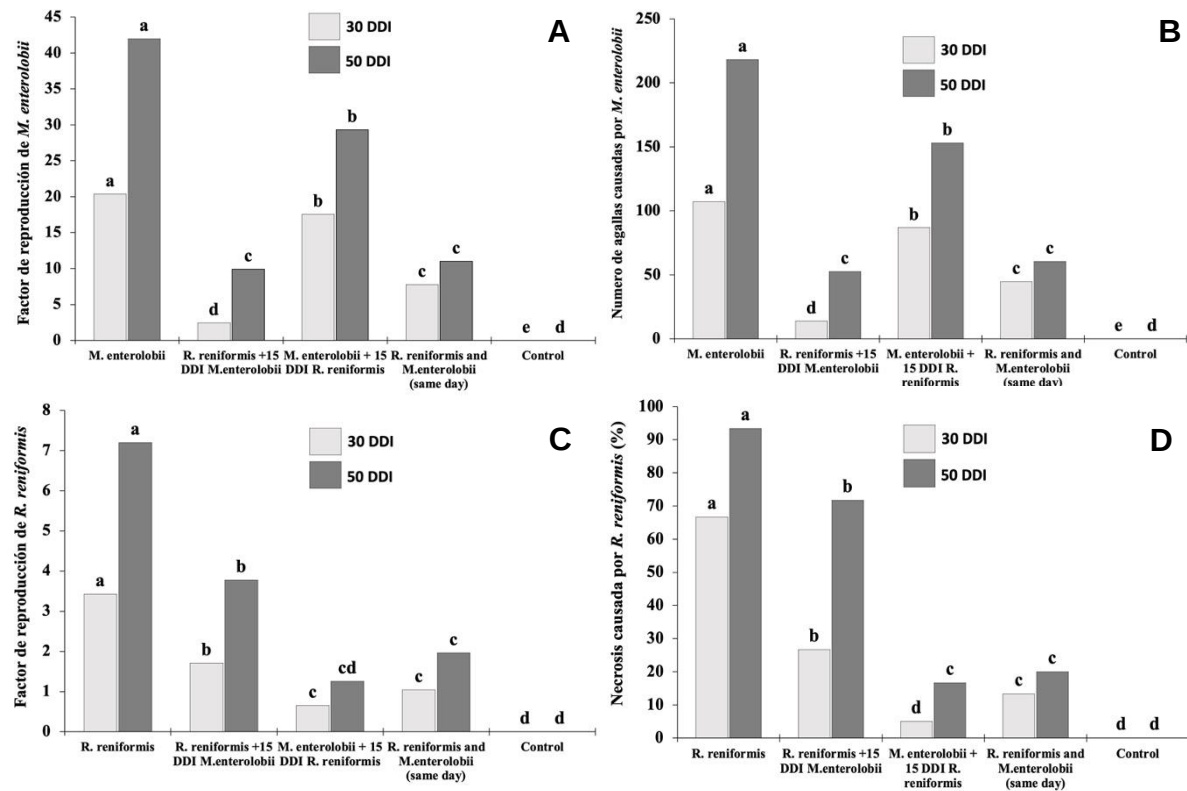


Figura 2. Reproducción y severidad de *R. reniformis* y *M. enterolobii* en plantas de tomate a los 30 y 50 días después de la inoculación (ddi). A) Factor de reproducción de *M. enterolobii*. B) Número de agallas causadas por *M. enterolobii*. C) Factor de reproducción de *R. reniformis*. D) Porcentaje de necrosis radicular causada por *R. reniformis*. La comparación de medias se realizó entre barras del mismo color; medias que no comparten letra son significativamente diferentes.

En plantas de pepino, se observaron hembras maduras y masas de huevos de ambos nematodos en todos los tratamientos inoculados a los 30 días después de la inoculación (ddi) (Figuras 3A, C, E). En cambio, en plantas de tomate, *M. enterolobii* presentó tanto hembras maduras como masas de huevos a los 30 ddi, mientras que *R. reniformis* solo mostró hembras maduras, sin formación de masas de huevos. La mayor actividad reproductiva de ambos nematodos se registró a los 50 ddi, con presencia de hembras maduras y masas de huevos en ambas especies vegetales (Figuras 3B, D, F).



Figura 3. Micrografías de *Rotylenchulus reniformis* y *Meloidogyne enterolobii* parasitando raíces de pepino y tomate a los 50 días después de la inoculación (ddi). A) Hembra de *M. enterolobii* en raíz de pepino. B) Hembra de *M. enterolobii* formando agallas en raíz de tomate. C) Hembra de *R. reniformis* en raíz de pepino. D) Hembra de *R. reniformis* en raíz de tomate. E) Raíz de pepino con una agalla causada por *M. enterolobii* y tres hembras maduras de *R. reniformis* alrededor. F) Raíz de tomate con una agalla inducida por *M. enterolobii* y necrosis causada por *R. reniformis*. Barras de escala: A = 300 μ m; B, E, F = 500 μ m; C, D = 100 μ m.

Tanto *R. reniformis* como *M. enterolobii* presentaron diferencias significativas entre tratamientos en ambas especies vegetales. De manera destacada, ambos nematodos alcanzaron un mayor factor de reproducción (FR) cuando se inocularon de forma individual (T1 y T2), con valores de 49.1 y 20.9 en plantas de pepino, y de 7 y 1.8 en plantas de tomate, respectivamente, en comparación con los tratamientos de inoculación combinada (T3, T4 y T5). En los tratamientos donde una especie se inoculó primero y la otra a los 15 días después (T3 y T4), la especie inoculada inicialmente presentó un mayor número de hembras, huevos y juveniles, lo que resultó en un FR más alto (Cuadro 1), así como una mayor severidad de síntomas en comparación con la especie inoculada en segundo lugar (Figuras 1 y 2).

Cuadro 1. Número de hembras, huevos y juveniles de *R. reniformis* y *M. enterolobii* por tratamiento en plantas de pepino y tomate a los 50 días después de la inoculación.

Especies	Tratamientos	Pepino			Tomate		
		Hembras	Huevos	Juveniles	Hembras	Huevos	Juveniles
<i>Rotylenchulus reniformis</i>	T1 ^a	170	13,340	1,056	45	3,613	154
	T2	0	0	0	0	0	0
	T3	81	6,520	1,039	24	1,933	213
	T4	30	2,466	40	6	453	121
	T5	43	3,493	430	12	960	290
	T6	0	0	0	0	0	0
<i>Meloidogyne enterolobii</i>	T1	0	0	0	0	0	0
	T2	419	83,866	66	209	41,966	0
	T3	99	19,833	13	71	14,233	0
	T4	291	58,333	266	129	25,900	0
	T5	110	22,033	0	99	19,800	0
	T6	0	0	0	0	0	0

^aT1 = *R. reniformis*; T2 = *M. enterolobii*; T3 = se inoculó *R. reniformis* y, 15 días después, *M. enterolobii*; T4 = se inoculó *M. enterolobii* y, 15 días después, *R. reniformis*; T5 = ambas especies se inocularon el mismo día; T6 = testigo sin inocular.

Rotylenchulus reniformis mostró un mayor factor de reproducción (FR) cuando se inoculó de forma individual en plantas de pepino y tomate; sin embargo, su FR disminuyó notablemente al ser co-inoculado con *M. enterolobii* en la misma raíz. En particular, *R. reniformis* registró una reducción del FR hasta de 83 % en raíces de pepino y un 88 % en tomate, en comparación con el tratamiento en el que se inoculó solo. Además, cuando *R. reniformis* se inoculó primero y *M. enterolobii* 15 días después, la reproducción de *R. reniformis* se redujo en un 58 % en raíces de pepino y un 44 % en raíces de tomate, debido a la presencia de *M. enterolobii* (Figuras 2A, C).

Meloidogyne enterolobii también presentó un mayor factor de reproducción (FR) en las inoculaciones individuales; no obstante, su FR se redujo en un 76 % en pepino y un 66 % en tomate cuando fue co-inoculado con *R. reniformis* (Figuras 1A, C).

Severidad de los síntomas causados por *R. reniformis* y *M. enterolobii*. Todas las plantas inoculadas con *R. reniformis* presentaron síntomas de necrosis radical, y todos los tratamientos inoculados con *M. enterolobii* mostraron formación de agallas. Ambos nematodos causaron síntomas en las raíces a los 30 días después de la inoculación (ddi), con una mayor severidad observada a los 50 ddi (Figuras 4 y 5). En ambos hospedantes,

todos los tratamientos con *R. reniformis* y *M. enterolobii* mostraron diferencias significativas ($P < 0.05$) en comparación con el testigo sin inocular.



Figura 4. Raíces de tomate a los 50 días después de la inoculación (ddi). A) Testigo sin inoculación. B) Raíz con agallas causadas por *M. enterolobii*. C) Raíz con raquitismo y necrosis causados por *R. reniformis*. D) Raíz con agallas, necrosis y síntomas de raquitismo, inoculada simultáneamente con *R. reniformis* y *M. enterolobii*.

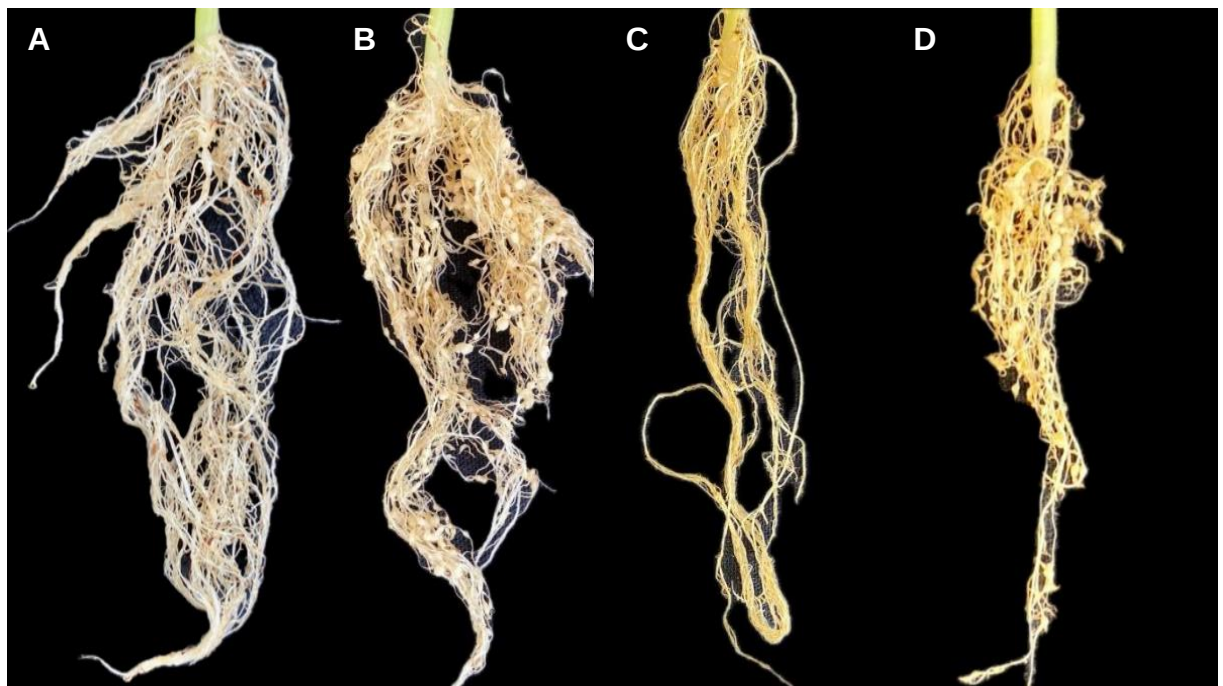


Figura 5. Raíces de pepino a los 50 días después de la inoculación (ddi). A) Testigo sin inoculación. B) Raíz con agallas causadas por *M. enterolobii*. C) Raíz con síntomas de raquitismo y necrosis causados por *R. reniformis*. D) Raíz con agallas, necrosis y síntomas de raquitismo, inoculada simultáneamente con *R. reniformis* y *M. enterolobii*.

A los 50 ddi, *R. reniformis* provocó un 93.3 % de necrosis en raíces de tomate y un 58.3 % en raíces de pepino. Sin embargo, cuando se co-inoculó con *M. enterolobii*, el porcentaje de necrosis se redujo en un 82 % en pepino y un 85 % en tomate. Es decir, la presencia de *M. enterolobii* en la misma raíz disminuyó la severidad de los síntomas causados por *R. reniformis* en ambos cultivos (Figuras 1D y 2D).

Meloidogyne enterolobii presentó un comportamiento similar: las inoculaciones individuales generaron síntomas más severos, mientras que en co-inoculación con *R. reniformis*, el índice de agallamiento (IA) disminuyó. El tratamiento T3 (donde *R. reniformis* se inoculó primero y *M. enterolobii* 15 días después) mostró la menor severidad de síntomas, con reducciones del IA de 76 % en raíces de pepino y 60 % en tomate (Figuras 1B y 2B). En conjunto, la presencia de *R. reniformis* en la misma raíz redujo la severidad de los síntomas causados por *M. enterolobii* en ambos cultivos (Figuras 4 y 5).

Cabe destacar que la mayor severidad en raíces de pepino y tomate se observó en los tratamientos con co-inoculación simultánea, donde se presentaron síntomas combinados de necrosis, agallas, raquitismo, entre otros (Figuras 4D y 5D).

DISCUSIÓN

En este estudio, tanto *M. enterolobii* como *R. reniformis* se reprodujeron y causaron síntomas en raíces de pepino y tomate. No obstante, ambos nematodos presentaron factores de reproducción (FR) más altos y generaron síntomas más severos en pepino, lo que indicó que este cultivo es un hospedante más susceptible. Este resultado coincide con lo reportado por Salazar-Mesta *et al.* (2023b), quienes señalaron que el pepino es más susceptible a *M. enterolobii* en comparación con el tomate y el chile (*Capsicum annuum*).

Esta mayor susceptibilidad podría deberse al mayor tamaño y grado de ramificación del sistema radical del pepino en relación con el del tomate, lo que incrementa la cantidad de exudados radicales detectables por los nematodos mediante sus órganos sensoriales. Además, los exudados de raíz del pepino están compuestos principalmente por azúcares y compuestos preferidos por los nematodos, como el estigmasterol, mientras que las raíces de tomate liberan principalmente compuestos fenólicos, esteroides, terpenoides, glucósidos y otras sustancias menos atractivas para ellos (Mateos y Leal, 2003; Lagunes y Zavaleta, 2016).

Tanto *R. reniformis* como *M. enterolobii* alcanzaron sus mayores factores de reproducción a los 50 días después de la inoculación, lo cual era esperado, ya que ambos nematodos suelen completar su ciclo reproductivo (formación de masas de huevos) entre los 18 y 30 días posteriores a la inoculación en hospedantes como el tomate, la berenjena (*Solanum melongena*) y el pepino (Salazar-Mesta *et al.*, 2023a, 2023b; Valdez-Morales *et al.*, 2024).

Los resultados indicaron que una reducción en el FR de ambos nematodos también conllevó una disminución en la severidad de los síntomas. Se ha observado que el FR está estrechamente relacionado con la severidad de los daños en las raíces. Estudios previos han reportado que un aumento en el FR de *M. enterolobii* incrementa el número de agallas en plantas de tomate y chile (Salazar-Antón *et al.*, 2014; Salazar-Mesta *et al.*, 2023b; Salazar-Mesta *et al.*, 2024). De manera similar, se ha asociado un mayor FR de *R. reniformis* con un aumento en el porcentaje de necrosis en raíces de caupí (*Vigna unguiculata*), algodón y tomate (Aryal, 2011; Karthika *et al.*, 2020).

En plantas de tomate, la reproducción de *M. enterolobii* se redujo en presencia de *R. reniformis*, independientemente del orden de inoculación. Los tratamientos T3, T4 y T5 no mostraron diferencias estadísticas significativas entre sí (Figura 5). Esta reducción podría atribuirse a la alta tasa reproductiva de *M. enterolobii* en comparación con *R. reniformis*. En condiciones favorables, el ciclo de vida de la mayoría de las especies de *Meloidogyne*, incluida *M. enterolobii*, se completa en 25–30 días, y cada hembra puede producir entre 500 y 1,000 huevos por masa (Da Silva *et al.*, 2019; Philbrick *et al.*, 2020). En contraste, *R. reniformis* completa su ciclo de vida en 18–25 días, con una producción de 30 a 200 huevos por hembra en condiciones óptimas (Robinson, 2002).

La duración del ciclo de vida de los nematodos fitoparásitos depende en gran medida de la temperatura del suelo (Bridge y Starr, 2007). La temperatura óptima para el desarrollo de *M. enterolobii* se encuentra entre 20 y 30 °C (Greco y Di Vito, 2009; Tomaz *et al.*, 2021), mientras que para *R. reniformis* varía entre 23 y 30 °C (Starr *et al.*, 2002). Nuestros experimentos se realizaron a temperaturas cercanas a estos rangos óptimos: el primer ensayo se llevó a cabo entre 18 y 30 °C, y el segundo entre 20 y 35 °C.

En plantas de pepino, *R. reniformis* mostró un comportamiento similar al de *M. enterolobii* en cuanto al factor de reproducción y la severidad de los síntomas en los tratamientos donde ambos nematodos se inocularon simultáneamente. Esto sugiere que la reproducción de los nematodos depende en gran medida de la susceptibilidad del hospedante. Diversos autores han señalado que *R. reniformis* posee un amplio rango de hospedantes, siendo el pepino y la berenjena algunos de los más favorables para su desarrollo (Starr *et al.*, 1991; Robinson *et al.*, 1997; Vhadera *et al.*, 2001; Valdez-Morales *et al.*, 2024). Además, se ha reportado que las densidades poblacionales de *R. reniformis* están directamente relacionadas con la susceptibilidad del hospedante (Davis *et al.*, 2003; Stetina *et al.*, 2007; Moore y Lawrence, 2013).

En las inoculaciones combinadas, la especie de nematodo que se inoculó primero, ya fuera *M. enterolobii* o *R. reniformis*, presentó un mayor factor de reproducción tanto en plantas de tomate como de pepino. Este resultado podría deberse a la concentración inicial de unidades infectivas de la primera especie en la raíz, lo que genera competencia por espacio con la segunda especie. Esta reducción en la penetración influye directamente en la competencia entre ambos nematodos. Una población inicial elevada puede deteriorar los sitios de infección y provocar la acumulación de desechos metabólicos, lo que afecta el desarrollo de los nematodos. Por lo tanto, cuando las poblaciones son excesivas, el FR tiende a disminuir debido a la limitada disponibilidad de alimento y espacio (Salazar-Antón *et al.*, 2013).

Estos hallazgos coinciden con estudios previos que han evaluado la interacción de *R. reniformis* con distintas especies de *Meloidogyne* en cultivos de algodón, piña y ricino (Diez *et al.*, 2003; Aryal *et al.*, 2011), los cuales proponen la competencia por espacio y nutrientes como mecanismo principal de la interacción antagónica entre nematodos. Sin embargo, investigaciones más recientes han concluido que una infección previa del hospedante con *Rotylenchulus* o *Meloidogyne* puede inducir una mayor resistencia frente a la otra especie mediante la activación de defensas sistémicas (Aryal *et al.*, 2011; Aryal *et al.*, 2012; Osman *et al.*, 2012). Esta resistencia, mediada por la vía del ácido salicílico (Van Loon *et al.*, 2006), fortalece los sistemas naturales de defensa de la planta frente a infecciones posteriores y proporciona una resistencia de amplio espectro contra diversos patógenos, incluidos los nematodos fitoparásitos (Osman *et al.*, 2012).

Este estudio demostró que, en las co-inoculaciones, *R. reniformis* fue la especie más afectada en términos de factor de reproducción y severidad de los síntomas ocasionados, en comparación con *M. enterolobii*, tanto en plantas de tomate como de pepino. Este hallazgo contrasta con lo reportado por otros autores, quienes han señalado que *R. reniformis* suele tener una ventaja competitiva sobre especies del género *Meloidogyne* (Diez *et al.*, 2003; Faske y Hurd, 2015; Ferreira *et al.*, 2015). Los efectos de las interacciones entre nematodos están estrechamente vinculados con la naturaleza del parasitismo y la competencia entre especies, ya que la intensidad de esta competencia aumenta con la complejidad de la interacción entre el hospedante y el parásito (Kesba *et al.*, 2005; Robinson *et al.*, 2007).

El parasitismo de *M. enterolobii* se caracteriza por la inducción de células gigantes en el parénquima (Starr *et al.*, 2002; Perry *et al.*, 2009; Perry y Moens, 2013). Mediante su estilete, este nematodo introduce moléculas efectoras, principalmente enzimas pectolíticas y celulolíticas que reprograman la expresión génica del hospedante, alterando su metabolismo, fisiología y estructura celular para formar sitios de alimentación especializados. Como respuesta, la planta activa diversos mecanismos de defensa, entre ellos el aumento en la actividad de enzimas clave de la vía del fenilpropanoide, responsable de la síntesis de metabolitos secundarios con propiedades antimicrobianas y de monómeros de lignina, los cuales cumplen funciones estructurales y protectoras en los tejidos vegetales (Lagunes-Fortiz y Zavaleta-Mejía, 2016).

Por su parte, *R. reniformis* es un nematodo semiendoparásito que induce la formación de sincitios, principalmente en células del periciclo (Starr *et al.*, 2002). Las hembras insertan su estilete en células del endodermo del hospedante y liberan una combinación de moléculas efectoras, entre las que se encuentran péptidos miméticos de las familias CLE y CEP (Eves-Van den Akker *et al.*, 2016; Wubben *et al.*, 2015). Estas moléculas provocan la lisis de la pared celular en la célula inicial y en células adyacentes del periciclo, lo que permite la fusión de sus citoplasmas y la formación de un único sincitio funcional (Wubben *et al.*, 2015). La actividad de estas células efectoras está regulada por genes asociados al parasitismo, como *glutathione peroxidase*, *pectin lyase*, *polygalacturonase*, *β -1,4-endoglucanase*, *β -1,4-endoxylanase* y *chorismate mutase* (Wubben *et al.*, 2010).

Además de la naturaleza del parasitismo de cada nematodo, diversos factores bioquímicos y moleculares pueden influir en su interacción competitiva. Ambas especies modifican el metabolismo y la expresión génica de la planta hospedante. Estudios previos han demostrado que los nematodos formadores de agallas alteran la expresión de genes relacionados con el control del ciclo celular, la modificación de la pared celular y la regulación hormonal para inducir la formación de células gigantes en las raíces (Cabrera *et al.*, 2015; Wieczorek, 2015). Tanto los nematodos reniformes como los formadores de agallas suprimen las vías de señalización asociadas a las defensas de la planta durante todo el desarrollo de sus estructuras de alimentación (Jaouannet *et al.*, 2013; Quentin *et al.*, 2013).

Varios genes implicados en el parasitismo y en la formación de agallas se han identificado previamente (Mathesius, 2003). Por ejemplo, el gen *nodulin N-26*, que codifica una acuagliceroporina, se activa tanto durante la formación de agallas por nematodos formadores de nódulos como durante el parasitismo por nematodos reniformes (Favery *et al.*, 2002). De forma similar, la quinasa receptora con repeticiones ricas en leucina (LRR) *SYMRK/NORK*, parte de un complejo receptor involucrado en la

percepción de nematodos formadores de agallas, también ha demostrado tener un papel en el parasitismo de *R. reniformis* (Endre *et al.*, 2002; Stracke *et al.*, 2002; Weerasinghe *et al.*, 2005; Redding *et al.*, 2018).

Para comprender a fondo los mecanismos que determinan la interacción competitiva entre *M. enterolobii* y *R. reniformis* en plantas de tomate y pepino, se recomienda realizar estudios complementarios a nivel fisiológico, bioquímico y molecular.

CONCLUSIONES

En las inoculaciones individuales, *Meloidogyne enterolobii* y *Rotylenchulus reniformis* alcanzaron los valores más altos de factor de reproducción (FR) y severidad de la enfermedad en raíces de tomate y pepino. En los tratamientos donde una especie se inoculó antes que la otra, la especie inoculada primero mostró un FR más elevado y causó síntomas más severos. En las co-inoculaciones simultáneas, ambos nematodos redujeron su FR y provocaron una menor severidad de síntomas en ambos cultivos. Sin embargo, en plantas de tomate, la reproducción de *R. reniformis* se vio más afectada que la de *M. enterolobii*.

REFERENCIAS

- Aryal SK, Davis RF, Stevenson KL, Timper P and Ji P. 2011. Induction of systemic acquired resistance by *Rotylenchulus reniformis* and *Meloidogyne incognita* in cotton following separate and concomitant inoculations. *Journal of Nematology* 43: 160-165.
- Aryal SK, Davis RF, Stevenson KL, Timper P and Ji P. 2012. Influence of infection of cotton by *Rotylenchulus reniformis* and *Meloidogyne incognita* on the production of enzymes involved in systemic acquired resistance. *Journal of Nematology* 43: 152-159.
- Bhat SA and Parveen G. 2012. Interaction between *Rotylenchulus reniformis* and *Meloidogyne incognita* on castor *Ricinus communis* L. *Bioherald. International Journal of Biodiversity and Environment* 2: 67-72.
- Bridge J and Starr JL. 2007. Plant nematodes of agricultural importance: Chapter 1 Plant nematode Biology and Parasitism. p 5-8.
- Byrd DW, Kirkpatrick T and Barker KR. 1983. An improved technique for clearing and staining plant tissues for detection of nematodes. *Journal of Nematology* 15: 142-143.
- Cabrera J, Díaz-Manzano FE, Fenoll C, and Escobar C. 2015. Chapter seven—Developmental pathways mediated by hormones in nematode feeding sites. In *Advances in Botanical Research* 73: 167-188. <https://doi.org/10.1016/bs.abr.2014.12.005>
- Christie LR. and Perry VG. 1951. Removing nematodes from soil. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington* 18: 106-108.
- Da Silva MCL and Santos CDG. 2016. Distribution of *Meloidogyne enterolobii* in guava orchards in the state of Ceará, Brazil. *Revista Caatinga* 30: 335-342. <https://doi.org/10.1590/1983-21252017v30n208rc>
- Davis RF, Koenning SR, Kemarait RC, Cummings TD and Shurley WD. 2003. *Rotylenchulus reniformis* management in cotton with crop rotation. *Journal of Nematology* 35: 58-64.
- Diez A, Lawrence GW and Lawrence KS. 2003. Competition of *Meloidogyne incognita* and *Rotylenchulus reniformis* on cotton following separate and concomitant inoculations. *Journal of Nematology* 35: 422-429.
- Endre G, Kereszt A, Kevei Z, Mihacea S, Kalo P and Kiss G. 2002. A receptor kinase gene regulating symbiotic nodule development. *Nature* 417: 962-966.
- Eves-Van den Akker S, Lilley CJ, Yusup HB, Jones JT and Urwin PE. 2016. Functional C-terminally encoded peptide (CEP) plant hormone domains evolved de novo in the plant parasite *Rotylenchulus reniformis*. *Molecular Plant Pathology* 17: 1265-1275. <http://doi.org/10.1111/mpp.12402>

- Faske TR and Hurd K. 2015. Sensitivity of *Meloidogyne incognita* and *Rotylenchulus reniformis* to fluopyram. *Journal of Nematology* 47: 316–321.
- Favery B, Complainville A, Vinardell J, Lecomte P, Vaubert D, Mergaert P, Kondorosi A, Kondorosi E, Crespi M and Abad P. 2002. The endosymbiosis-induced genes ENOD40 and CCS52a are involved in endoparasitic nematode interactions in *Medicago truncatula*. *Molecular Plant-Microbe Interaction* 15: 1008–1013. <https://doi.org/10.1094/MPMI.2002.15.10.1008>
- Ferreira TF, Souza RM, Idalino WSS, Ferreira KDS and Brioso PST. 2015. Interaction of *Rotylenchulus reniformis* and *Meloidogyne javanica* with mealybug wilt of pineapple, in microplots. *European Journal of Plant Pathology* 141: 761–768. <http://doi.org/10.1007/s10658-014-0576-5>
- Ferris HLC, Viglierchio R, Westerdahl B, Wu W, Anderson CE and Juurma A. 1993. Host Status of selected crops to *Meloidogyne chitwoodi*. *Journal Nematology* 25: 849–857.
- Fontana LF, Arieira CRD, Abe VHF, Severino JJ, Arieira JDO, and Monteiro RNF. 2018. Interference of *Meloidogyne javanica* in the reproduction of *Pratylenchus brachyurus* in soybean cultivar BRS/MT pintado. *Summa Phytopathologica* 44: 143–147. <http://doi.org/10.1590/0100-5405/177037>.
- Gomes VM, Souza RM, Almeida AM and Dolinski C. 2014. Interaction between *Meloidogyne enterolobii* and *Helicotylenchus dihysteroides* in guava seedlings. *Nematoda* 1: e01014.
- Greco N, and Di Vito M. 2009. Dinámica poblacional y niveles de daño. En: Perry RN, Moens M, Starr JL (eds) *Nematodos agalladores*. CAB International, Wallingford, pp. 246–274.
- Guo X, Chronis D, De La Torre CM, Smeda J, Wang X and Mitchum MG. 2015. Enhanced resistance to soybean cyst nematode *Heterodera glycines* in transgenic soybean by silencing putative CLE receptors. *Plant Biotechnology Journal* 13: 801–810. <https://doi.org/10.1111/pbi.12313>
- Jaouannet M, Magliano M, Arguel MJ, Gourgues M, Evangelisti E, Abad P and Rosso MN. 2013. The root-knot nematode calreticulin mi-CRT is a key effector in plant defense suppression. *Molecular Plant-Microbe Interaction* 26: 97–105. <https://doi.org/10.1094/MPMI-05-12-0130-R>
- Jones JT, Haegeman A, Danchin EG, Gaur HS, Helder J, Jones MGK, Kikuchi T, Manzanilla-López R, Palomares-Rius JE, Wesemael WML and Perry RN. 2013. Top 10 plant-parasitic nematodes in molecular plant pathology. *Molecular Plant Pathology* 14: 946–961. <https://doi.org/10.1111/mpp.12057>
- Karthika KS, Nisha MS and Anitha N. 2020. Indigenous bacterial antagonists against reniform nematode, *Rotylenchulus reniformis* linford and oliveira in vegetable cowpea. *Indian Journal of Nematology* 50: 101–106.
- Kesba HH and Al-Sayed ASA. 2005. Interactions of three species of plant-parasitic nematodes with arbuscular mycorrhizal fungus, *Glomus macrocarpus*, and their effect on grape biochemistry. *Nematology* 7: 945–952.
- Khan RM Khan MW, and Khan AM. 1985. Cohabitation of *Meloidogyne incognita* and *Rotylenchulus reniformis* in tomato roots and effect on multiplication and plant growth. *Nematología Mediterránea* 13: 153–159.
- Lagunes-Fortiz E and Zavaleta-Mejía E. 2016. Función de la lignina en la interacción planta-nematodos endoparásitos sedentarios. *Revista Mexicana de Fitopatología* 34: 43–63. <https://doi.org/10.18781/R.MEX.FIT.1506-7>
- Manzanilla-López RH, and Starr JL. 2009. Interacciones con otros patógenos. En *Nematodos agalladores* (pp. 223–245). Wallingford, Reino Unido: CABI.
- Martínez-Gallardo JA, Díaz-Valdes T, Allende-Molar R, Retes-Manjarrez JE and Carrillo-Fasio JA. 2019. Identificación y distribución de *Meloidogyne* spp. en tomate de Sinaloa México. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* 10: 453–459. <https://doi.org/10.29312/remexca.v10i2.392>
- Mateos RG and Leal RP. 2003. Fitoalexinas: mecanismo de defensa de las plantas. *Revista Chapingo. Serie ciencias forestales y del ambiente* 9: 5–10.
- Mathesius U. 2003. Conservation and divergence of signaling pathways between roots and soil microbes—The rhizobium-legume symbiosis compared to the development of lateral roots, mycorrhizal interactions and nematode-induced galls. *Plant Soil* 255: 105–119.
- Melakeberhan H, and Dey J. 2003. Competition between *Heterodera glycines* and *Meloidogyne incognita* or *Pratylenchus penetrans*: Independent infection rate measurements. *Journal of Nematology* 35: 1–6.
- Moore SR, and Lawrence KS. 2013. The effect of soil texture and irrigation on *Rotylenchulus reniformis* and cotton. *Journal of Nematology* 45: 99–105.

- Moens T, Araya M, Swennen R, and De Waele D. 2006. Reproduction and pathogenicity of *Helicotylenchus multicinctus*, *Meloidogyne incognita* and *Pratylenchus coffeae*, and their interaction with *Radopholus similis* on Musa. Journal of Nematology 8: 45-58. <https://doi.org/10.1163/156854106776179999>
- Nega G and Petena F. 2015. Root necrosis assessment of plant parasitic nematodes of banana (*Musa* spp.) at Arbaminch, Ethiopia. Journal of Biology, Agriculture and Healthcare 5(15): 76-80.
- Osman HA, Youssef MMA, El-Gindi AEMY, Ameen HH, Abd-Elbary NAH and Lashein AMS. 2012. Effect of reniform nematode, *Rotylenchulus reniformis* as biotic inducer of resistance against root-knot nematode, *Meloidogyne incognita* in potato. Journal of Plant Protection Research 52: 333-336. <https://doi.org/10.2478/v10045-012-0054-z>
- Perry RN and Moens M. 2013. Plant Nematology. 2nd edition. CABI, London, Uk. 565 p.
- Philbrick AN, Adhikari TB, Louws FJ and Gorny AM. 2020. *Meloidogyne enterolobii*, a major threat to tomato production: current status and future prospects for its management. Frontiers in Plant Science 11: 60-63. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.606395>
- Quentin M, Abad P and Favery B. 2013. Plant parasitic nematode effectors target host defense and nuclear functions to establish feeding cells. Frontiers in Plant Science 4: 1-7. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00053>
- Redding NW, Agudelo P and Wells CE. 2018. Multiple nodulation genes are up-regulated during establishment of reniform nematode feeding sites in soybean. Phytopathology 108: 275-291. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-04-17-0154-R>
- Robinson AF, Inserra RN, Caswell-Chen EP, Vovlas N and Troccoli A. 1997. *Rotylenchulus* species: Identification, distribution, host ranges, and crop plant resistance. Nematopica 27: 127-180.
- Robinson AF. 2002. Reniform nematodes: *Rotylenchulus* species Plant resistance to parasitic nematodes. CAB International. London, UK. p.153-74.
- Robinson AF. 2007. Reniform in US cotton: When, where, why, and some remedies. Annual Review of Phytopathology 45: 263-288.
- Salazar-Antón W and Guzmán-Hernández TDJ. 2013. Efecto de poblaciones de *Meloidogyne* sp. en el desarrollo y rendimiento del tomate. Agronomía Mesoamericana 24: 419-426.
- Salazar-Antón W and Guzmán-Hernández TDJ. 2014. Efecto nematocida de extractos de *Quassia amara* y *Brugmansia suaveolens* sobre *Meloidogyne* sp. asociado al tomate en Nicaragua. Agronomía Mesoamericana 25: 111-119.
- Salazar-Mesta RJ, Carrillo-Fasio JA, Tovar-Pedraza JM, García-Estrada RS, Mora-Romero GA, Vega-Hernández R and Torres-López J. 2023a. First report of the root-knot nematode *Meloidogyne enterolobii* parasitizing eggplant in Mexico. Plant Disease 107: 16-38. <https://doi.org/10.1094/PDIS-08-22-1846-PDN>
- Salazar-Mesta RJ, Carrillo-Fasio JA, Retes-Manjarrez JE, García-Estrada RS, León-Félix J, Mora-Romero GA, Osuna-Enciso T, and Tovar-Pedraza JM. 2023b. Characterization, pathogenicity, and reproduction of *Meloidogyne enterolobii* populations parasitizing vegetables in Sinaloa, Mexico. Tropical Plant Pathology 48: 394-407. <https://doi.org/10.1007/s40858-023-00576-7>
- Salazar-Mesta RJ, Carrillo-Fasio JA, Retes-Manjarrez JE, García-Estrada RS, León-Félix J and Tovar-Pedraza JM. 2024. Characterization of resistance responses to *Meloidogyne enterolobii* in *Capsicum annuum* landraces from Mexico. Chilean Journal of Agricultural Research 84: 301-310. <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-58392024000300301>
- SIAP. 2023. Servicio de información agroalimentaria y pesquera. Secretaria de agricultura y desarrollo rural (online). www.gob.mx/siap. Accessed 23 Febrero 2024.
- Speijer PR and D De Waele. 1997. Screening of *Musa* germplasm for resistance and tolerance to nematodes. INIBAP Technical Guidelines 1. INIBAP, Montpellier, France, 42p.
- Starr JL. 1991. *Rotylenchulus reniformis* on greenhouse-grown foliage plants: host range and sources of inoculum. Journal of Nematology 23: 6-34.
- Starr JL, Cook R and Bridge J. 2002. Plant Resistance to Parasitic Nematodes. CABI publishing. London UK. 153 pp.
- Stetina SR, Young LD, Pettigrew WT and Bruns HA. 2007. Effect of corn-cotton rotations on reniform nematode populations and crop yield. Nematopica 37: 237-248.
- Stracke S, Kistner C, Yoshida S, Mulder L, Sato S, Kaneko T, Tabata S, Sandal N, Stougaard J, Szczygłowski K and Parniske M. 2002. A plant receptor-like kinase required for both bacterial and fungal symbiosis. Nature 417: 959-962.
- Taylor AL and Sasser JN. 1978. Identification and control of root knot nematodes (*Meloidogyne* spp.). Departamento Plant Pathology N.C. State University, and USAID. 111 pp.

- Tomaz JP, Gouveia AC, de Souza YG, da Silva SA, and Machado ZAC. 2021. *Arabidopsis thaliana* as a susceptible host for studies of *Meloidogyne paranaensis* and plant interaction. *Tropical Plant Pathology* 46: 465-475. <https://doi.org/10.1007/s40858-021-00424-6>
- Valdez-Morales MT, Carrillo-Fasio JA, García-Estrada RS, Correia KC, Cruz-Lachica I, Marquez-Zequera I and Tovar-Pedraza JM. 2024. Occurrence of the reniform nematode *Rotylenchulus reniformis* parasitizing cucumber and eggplant in Mexico. *Plant Health Progress* 25: 10-15. <https://doi.org/10.1094/PHP-10-23-0087-BR>
- Van Loon LC, Rep M, and Pieterse CMJ. 2006. Significance of inducible defense-related proteins in infected plants. *Annual Review of Phytopathology* 44: 135–162. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.44.070505.143425>
- Vadhera I, Shukla BN and Javant B. 2001. Studies on *Rotylenchulus reniformis* – a review. *Agricultural Review* 22: 222–227.
- Weerasinghe R, Bird D and Allen N. 2005. Root-knot nematodes and bacterial nod factors elicit common signal transduction events in *Lotus japonicus*. *Proceeding of the National Academy of Sciences* 102: 3147-3152. <https://doi.org/10.1073/pnas.0407926102>
- Wieczorek K. 2015. Chapter three—Cell wall alterations in nematode-infected roots. In *Advances in Botanical Research* 73: 61-90.
- Wubben MJ, Callahan FE and Scheffler BS. 2010. Transcript analysis of parasitic females of the sedentary semi-endoparasitic nematode *Rotylenchulus reniformis*. *Molecular and Biochemical Parasitology* 172: 31-40. <http://doi:10.1016/j.molbiopara.2010.03.011>
- Wubben MJ, Gavilano L, Baum TJ and Davis EL. 2015. Sequence and spatiotemporal expression analysis of CLE-motif containing genes from the reniform nematode (*Rotylenchulus reniformis* Linford and Oliveira). *Journal of Nematology* 47: 159-165.