

REVIEW/REVISIÓN

HONGOS ENDÓFITOS: UNA ALTERNATIVA BIOLÓGICA PARA EL MANEJO DE NEMATODOS FITOPARÁSITOS

M. Silva-Valenzuela¹, R. I. Rojas-Martínez¹, R. H. Manzanilla-López², M. L. Macías-Rubalcava³, S. Aranda-Ocampo¹, E. Zavaleta-Mejía^{1*}

¹Fitosanidad-Fitopatología, Colegio de Postgraduados, km 36.5 Carretera México-Texcoco, Montecillo, Texcoco, Edo. México, CP 56230; ²Centro de Desarrollo de Productos Bióticos de México, Instituto Politécnico Nacional, Carretera Yauatepec-Jojutla, Km. 6, Col. San Isidro, Yauatepec, Morelos. C.P. 62731; ³Instituto de Química, Departamento de Productos Naturales, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Ciudad Universitaria, Delegación Coyoacán, Ciudad de México, C.P. 04510; *Autor de Correspondencia: zavaleta@colpos.mx

RESUMEN

Silva-Valenzuela, M., R. I. Rojas-Martínez, R. H. Manzanilla-López, M. L. Macías-Ruvalcaba, S. Aranda-Ocampo, y E. Zavaleta-Mejía. 2020. Hongos endófitos: Una alternativa biológica para el manejo de nematodos fitoparásitos. *Nematropica* 50:101-117.

Las pérdidas en la producción agrícola mundial ocasionadas por los nematodos fitoparásitos se estiman en alrededor de 215 billones de dólares anuales. Por ello, es necesario considerar nuevas alternativas para su control que sean amigables con el ambiente, como es el uso de los hongos endófitos benéficos. Estos organismos establecen con la planta hospedante una interacción simbiótica del tipo mutualista a través de la cual pueden inducir protección al hospedante contra diversos fitopatógenos, incluyendo a los nematodos. Esta protección puede deberse al efecto antagonístico del hongo sobre el nematodo o por las respuestas de defensa de la planta que son activadas por el hongo endófito que la coloniza. La presente revisión resume el conocimiento que actualmente se tiene de los mecanismos involucrados en la asociación endofítica de varias especies de hongos pertenecientes a los Ascomycota, Glomeromycota, Basidiomycota, Chytridiomycota y Zygomycota para la protección de la planta contra nematodos fitoparásitos.

Palabras clave: Control biológico, hongos endófitos mutualistas, nematodos fitoparásitos

ABSTRACT

Silva-Valenzuela, M., R. I. Rojas-Martínez, R. H. Manzanilla-López, M. L. Macías-Ruvalcaba, S. Aranda-Ocampo, and E. Zavaleta-Mejía. 2020. Endophytic fungi: A biological alternative for the management of plant-parasitic. *Nematropica* 50:101-117.

Plant-parasitic nematodes limit crop production worldwide causing yield losses estimated at \$215 billion per year. Therefore, there is a need to develop environmentally friendly novel alternatives for nematodes control, such as the use of beneficial endophytic fungi. The latter microorganisms establish with the plant host a mutualistic type of symbiotic interaction that provides the plant with protection against various plant pathogens and pests, including nematodes. This plant protection may be due to the antagonistic effect of the fungus on the nematode or the defence responses from the plant that are activated

during colonization by the endophytic fungus. The present review aims to summarize the state of the art of various mechanisms displayed by several species of fungi belonging to the Ascomycota, Glomeromycota, Basidiomycota, Chytridiomycota and Zygomycota that are involved in protection against plant-parasitic nematodes.

Key words: Biological control, beneficial endophytic fungi, plant-parasitic nematodes

INTRODUCCIÓN

Los nematodos fitoparásitos (NF) son una limitante en la producción de cultivos cuyas pérdidas se estiman en 215 billones de dólares por año (Abd-Elgawad y Askary, 2018). La mayoría de las especies de NF se alimentan de la raíz, aunque también atacan a las partes aéreas de las plantas mediante un estilete bucal con el cual substraen su alimento (Palomares-Rius *et al.*, 2017). Los NF se agrupan según su relación espacial y hábito parasítico con la raíz del hospedante en: ectoparásitos migratorios (e.g. *Xiphinema* spp.), ectoparásitos sedentarios (e.g. *Tylenchulus semipenetrans*), ecto-endoparásitos migratorios (e.g. *Helicotylenchus multicinctus*), endoparásitos migratorios (e.g. *Pratylenchus* spp.) y endoparásitos sedentarios (e.g. *Meloidogyne* spp., *Heterodera* spp., *Globodera* spp.) (Decraemer y Hunt, 2006; Holterman *et al.*, 2017; Palomares-Rius *et al.*, 2017). Las secreciones de las glándulas esofágicas de los endoparásitos sedentarios inducen en las raíces del hospedante, sitios especializados de alimentación conocidas como células gigantes y sincitios (Palomares-Rius *et al.*, 2017; Vieira y Gleason, 2019). Entre los grupos de NF más importantes y difíciles de controlar se encuentran los que inducen la formación de agallas (*Meloidogyne* spp., *Nacobbus aberrans*), los que se enquistan (*Heterodera* spp. y *Globodera* spp.), los lesionadores (*Pratylenchus* spp.), los transmisores de virus (*X. index*) y el nematodo barrenador *Radopholus similis* (Jones *et al.*, 2013). Los productos químicos utilizados para su control contribuyen a la contaminación del medio ambiente y son nocivas para la salud (Damalas y Eleftherohorinos, 2011). Consecuentemente, la tendencia actual para el manejo de NF está enfocada en desarrollar nuevas alternativas, destacando entre ellas las estrategias biológicas como lo es el uso de hongos endófitos (Schouten, 2016). Los hongos endófitos (HEM) pueden encontrarse naturalmente dentro del hospedante y

pertencen a los órdenes Ascomycota, Glomeromycota, Basidiomycota, Chytridiomycota y Zygomycota (Kusari y Spiteller, 2011; Hardoim *et al.*, 2015; Schouteden *et al.*, 2015; Compant *et al.*, 2016). Dependiendo de los factores ambientales y genéticos del hospedante y del propio hongo, los HE pueden comportarse como patógenos, saprófagos y mutualistas. Los endófitos que se comportan como patógenos permanecen latentes en la planta hasta que las condiciones ambientales son favorables para inducir la enfermedad, e.g. *Colletotrichum gloeosporioides* (Glomerellaceae) (Rojas *et al.*, 2010), mientras que los que se comportan como saprófagos pueden asimilar los nutrientes del hospedante hasta que éste muere e.g. *Phialocephala subalpina* (Mollisiaceae) (Schlegel *et al.*, 2016). En contraste a los dos tipos anteriores de HE, los hongos endófitos mutualistas (HEM) tienen la capacidad de inducir resistencia o tolerancia en el hospedante contra condiciones adversas (e.g. *Fusarium oxysporum* Fo162-tomate). En la relación mutualista hongo-planta, el hongo asimila nutrientes que la planta produce y a su vez éste beneficia al hospedante promoviendo su crecimiento o activando sus mecanismos de defensa, por ejemplo, ante estrés de naturaleza abiótica o biótica como los NF (Stirling, 2014; Hardoim *et al.*, 2015; Schouten, 2016). Se ha sugerido que los HEM contribuyeron a que las plantas pudieran colonizar la tierra gracias a las ventajas biológicas que les confirieron al hospedante como son: biofertilización, supresión de enfermedades, protección contra plagas y herbívoros, inducción de tolerancia al estrés y rizorremediación (Krings *et al.*, 2007; Compant *et al.*, 2016). Los HEM tienen la habilidad de superar los mecanismos de defensa iniciales de la planta para colonizarla (Saikkonen *et al.*, 2004; Larriba *et al.*, 2014), como sucede con algunos aislamientos no patogénicos de *Fusarium oxysporum* (Nectriaceae), en una relación simbiótica que resulta benéfica para la planta. Por ejemplo, *F. oxysporum* (Fo162) redujo significativamente el número de

juveniles y adultos de *R. similis* en las raíces de plátano (*Musa x paradisiaca*). En tomate también se reportó una reducción de los juveniles de segundo estadio (J2) de *M. incognita* y del agallamiento en raíces (45%); y en arroz se observó un efecto similar contra *M. graminicola* (Vu *et al.*, 2006; Dababat y Sikora, 2007a, 2007b). Uno de los hongos que tiene la capacidad de comportarse como HEM es *Pochonia chlamydosporia*, el cual es un excelente antagonista contra *Heterodera*, *Globodera* y *Meloidogyne* (Stirling, 2014). Este hongo se comporta no solo como parásito de nematodos o HEM de plantas sino también como un saprófito ante condiciones adversas (Larriba *et al.*, 2014). Productos elaborados a base de *P. chlamydosporia* var. *chlamydosporia* (Rizotec®) y *P. chlamydosporia* var. *catenulata* (KlamiC®) se comercializan actualmente en Brasil y Cuba, respectivamente (Hidalgo-Díaz *et al.*, 2017). Éstos y otros productos formulados con *Pochonia* pueden controlar además de agalladores y nematodos que se enquistan a *Rotylenchulus reniformis*, *Pratylenchus* spp., *R. similis* y *N. aberrans* (Pérez-Rodríguez *et al.*, 2007; Bontempo *et al.*, 2014; Li *et al.*, 2015). Varios HEM del orden Ascomycota tiene la capacidad de controlar NF (Cuadro 1). Otros HEM son los hongos micorrízicos (Glomeraceae), que pueden constituir una alternativa en el manejo de NF (Waceke *et al.*, 2001; Lax *et al.*, 2011; Schouteden *et al.*, 2015; Sufiate *et al.*, 2017). Dada la importancia que los HE han ido adquiriendo como promotores de crecimiento y en la protección de las plantas contra plagas y enfermedades, la presente revisión tiene por objetivo presentar el conocimiento que actualmente se tiene de los mecanismos mediante los cuales los HEM, principalmente los del orden Ascomycota, protegen a la planta hospedante, contra el ataque de NF.

HONGOS ENDÓFITOS

El registro paleontológico indica que la asociación con HEM de los órdenes Chytridiomycota, Glomeromycota y Ascomycota con las primeras comunidades de plantas ocurrió hace más de 400 millones de años (Kring *et al.*, 2007). Rodríguez *et al.* (2009) clasificaron a los HE en dos grupos: clavicipitaceos y no clavicipitaceos. En los primeros (Clavicipitacea) se ubican los HE *Cordyceps* spp. y *Epichloë* spp. Los clavicipitaceos comprenden sólo a la clase 1 cuyos integrantes

tienen como características un rango de hospedantes (RH) limitado, transmisión tanto horizontal, i.e. contacto por raíces (H), como vertical, i.e. solo por semilla (V), colonización extensiva y son capaces de inducir tolerancia al estrés abiótico. El segundo grupo corresponde a los HE no clavicipitaceos y comprende a las clases 2, 3 y 4. Los de la clase 2 (i.e. *Phoma* spp.), presentan un RH amplio, transmisión H y V, colonizan a toda la planta, y le proveen protección contra estrés de origen biótico y abiótico; los de la clase 3 (i.e. *Phyllosticta* spp.) tienen un RH amplio, transmisión H, colonizan brotes y protegen a la planta del estrés abiótico; los de la clase 4 (i.e. *Curvularia protuberante*) comparten características con la clase 3 y se diferencian porque colonizan a la planta de manera extensiva. De acuerdo con esta clasificación, los HE no clavicipitaceos clase 2 son los que establecen el mayor grado de mutualismo con el hospedante como sucede con Fo162 y *P. chlamydosporia*. Los mecanismos implicados en la colonización del HEM aún son desconocidos en su mayoría; sin embargo, en el análisis del transcriptoma de *P. chlamydosporia* durante su fase endofítica en raíces de cebada (*Hordeum vulgare*), se detectó la expresión de genes que codifican enzimas hidrolíticas como son algunas proteasas, glucósidos hidrolasas y esterases de carbohidrato (Larriba *et al.*, 2014). Destacan también la presencia de celulasas, la proteasa romboide y las metaloproteasas. Además, se encontraron genes relacionados con la degradación de ácidos fenólicos que están relacionados con la defensa de la planta, lo cual sugiere que son empleados por *P. chlamydosporia* para no ser atacado por las defensas de la planta. También se encontró un gen relacionado con la enzima alcohol deshidrogenasa, involucrada en la síntesis de manitol, compuesto asociado con la tolerancia al estrés y almacenamiento de energía del hongo (Larriba *et al.*, 2014). Resultados similares fueron reportados por Lin *et al.* (2018), en el análisis genómico de *P. chlamydosporia* parasitando huevos de nematodos agalladores. La protección que proveen los HEM a las plantas hospedantes de NF, se explica por diferentes mecanismos de acción como son: la promoción del crecimiento (por producción de reguladores del crecimiento o por biofertilización) e inducción de respuesta de defensa en la planta activando vías metabólicas como el jasmonato, al grado de inducir la expresión sistémica de genes

Cuadro 1. Hongos endófitos mutualistas con capacidad de controlar nematodos fitopatógenos.

Hongo endófito mutualista	Nematodo fitopatógeno	Cultivo	Referencias
<i>Fusarium oxysporum</i> Fo162	<i>R. similis</i> , <i>M. incognita</i> , <i>H. schachtii</i> , <i>M. arenaria</i> , <i>M. incognita</i> , <i>M. javanica</i> , <i>P. zae</i>	Plátano, tomate	Hallman y Sikora, 1996; Vu <i>et al.</i> , 2006; Dababat y Sikora, 2007b; Mendoza y Sikora, 2009; Kepenekci <i>et al.</i> , 2017; Bogner <i>et al.</i> , 2017
<i>Pochonia chlamydosporia</i>	<i>Heterodera</i> spp., <i>Globodera</i> spp., <i>Meloidogyne</i> spp., <i>M. incognita</i> , <i>M. javanica</i> , <i>G. pallida</i> , <i>H. glycines</i> , <i>T. semipenetrans</i> , <i>R. reniformis</i> , <i>H. schachtii</i> , <i>H. avenae</i> , <i>P. neglectus</i> , <i>N. aberrans</i>	Cereales, pepino, zanahoria, frijol, tomate	Pérez-Rodríguez <i>et al.</i> , 2007; Franco-Navarro <i>et al.</i> , 2013; Dong <i>et al.</i> , 2015; Hidalgo-Díaz <i>et al.</i> , 2017; Monteiro <i>et al.</i> , 2017; Escudero <i>et al.</i> , 2017
<i>Pochonia chlamydosporia</i> var. <i>chlamydosporia</i>	<i>R. reniformis</i>	Cereales y hortalizas	Hidalgo-Díaz <i>et al.</i> , 2017
<i>Pochonia chlamydosporia</i> var. <i>catenulata</i>	<i>Meloidogyne</i> spp., <i>Pratylenchus</i> spp., <i>Heterodera</i> spp., <i>Rotylenchulus</i> spp., <i>Nacobbus</i> spp., <i>R. similis</i>	Cereales, hortalizas y plátano	Li <i>et al.</i> , 2015; Hidalgo-Díaz <i>et al.</i> , 2017
<i>Myrothecium verrucaria</i> X-16	<i>M. hapla</i>	Zanahoria	Bontempo <i>et al.</i> , 2014
<i>Aspergillus niger</i>	<i>H. glycines</i>	Soya	Jin <i>et al.</i> , 2019
<i>Aspergillus welwitschiae</i>	<i>M. graminicola</i>	Arroz	Xiang <i>et al.</i> , 2020
<i>Paecilomyces lilacinus</i>	<i>R. similis</i> , <i>M. incognita</i>	Plátano, tomate	Kiewnick y Sikora, 2006; Mendoza <i>et al.</i> , 2007
<i>Trichoderma harzianum</i> , <i>T. harzianum</i> T-78	<i>M. javanica</i> , <i>M. incognita</i>	Tomate	Sahebani y Hadavi, 2008; Martínez-Medina <i>et al.</i> , 2017
<i>Fusarium moniliforme</i> Fe14	<i>M. graminicola</i>	Arroz	Le <i>et al.</i> , 2016
<i>Trichoderma</i> spp., <i>Beauveria bassiana</i>	<i>M. incognita</i>	Chile habanero	Herrera-Parra <i>et al.</i> , 2018
<i>Daldinia</i> cf. <i>concentrica</i>	<i>M. incognita</i> y <i>M. javanica</i>	Tomate	Kepenekci <i>et al.</i> , 2017
<i>Trichoderma atroviride</i>	<i>M. javanica</i>	Tomate	Liarzi <i>et al.</i> , 2016
<i>Penicillium chrysogenum</i>	<i>M. javanica</i> y <i>M. incognita</i>	Pepino y tomate	De Medeiros <i>et al.</i> , 2017 Gotlieb <i>et al.</i> , 2003

relacionados con la defensa contra NF; a través de efectos de repelencia; toxicidad por la producción de metabolitos secundarios con propiedades nematostáticas y nematocidas; competencia por nutrientes; y parasitismo de huevos, J2 y hembras (Sikora *et al.*, 2008; Compant, 2016; Jia *et al.*, 2016; Schouten, 2016; Su *et al.*, 2017; Shahzad *et al.*, 2017).

MECANISMOS DE PROTECCIÓN

La evidencia experimental que se tiene indica que los HEM tienen la capacidad de reducir el daño que provocan los NF en plantas susceptibles

(Sikora *et al.*, 2008; Schouten, 2016). Esto se explica por los diferentes mecanismos de protección que desencadena el HEM durante la interacción con el hospedante y con el NF. Entre los ejemplos de los mecanismos que utilizan los HEM tenemos: i) el parasitismo ejercido por *Myrothecium verrucaria* X-16 y *P. chlamydosporia* sobre *M. hapla* y *M. incognita*, respectivamente (Bontempo *et al.*, 2014; Dong *et al.*, 2015); ii) la producción de metabolitos secundarios con efecto nematostático y nematocida, e.g. Fo162 sobre huevos y J2 de *M. incognita* (Bogner *et al.*, 2017); iii) la promoción del crecimiento del hospedante, e.g. *Aspergillus*

fumigatus TS1 y *F. proliferatum* BRL1 en arroz (Bilal *et al.*, 2018); iv) la inducción de resistencia, e.g. *Aspergillus niger* en soya (*Glycine max*) contra *H. glycines* (Jin *et al.*, 2019); v) la producción de metabolitos repelentes de NF, e. g. Fo162 en tomate contra *M. incognita*; y vi) modificación en el patrón de translocación de azúcares. Estos mecanismos son, hasta el momento de la presente revisión, algunos de los más estudiados y se han clasificado de esta forma para comprender el modo en que los HEM protegen al hospedante contra el ataque de NF. Es deseable que cepas de HEM con potencial para el control de NF, posean varios mecanismos de protección y como un ejemplo podemos mencionar a *P. chlamydosporia* (Larriba *et al.*, 2014).

Parasitismo

Los HEM tienen la habilidad de parasitar a los estadios sedentarios de NF, como son el huevo o la fase de hembra adulta sedentaria, un ejemplo clásico es el de *P. chlamydosporia* que redujo significativamente el daño causado por *M. incognita* en zanahoria y de *N. aberrans* en frijol y tomate (Pérez-Rodríguez *et al.*, 2007; Franco-Navarro *et al.*, 2013; Bontempo *et al.*, 2014). Además, *Pochonia* es un hongo parásito de *M. javanica*, *G. pallida*, *H. glycines*, *Tylenchulus semipenetrans*, *R. reniformis*, *H. schachtii*, *H. avenae*, y *P. neglectus* (Monteiro *et al.*, 2017). Los resultados obtenidos por Larriba *et al.* (2014), indican que el mecanismo empleado para parasitar al huevo involucra tres etapas: la adhesión, la penetración y la colonización del NF (Lopez-Llorca *et al.*, 2002). En la primera etapa, la hifa reconoce la superficie y componentes del corion del huevo y secreta glicoproteínas que le permiten adherirse a él. Enseguida, en la punta de la hifa se diferencia un apresorio, el cual mediante el proceso de la secreción de proteasas (P32, VCP1, SCP1), que tiene por objeto exponer la capa de quitina del huevo que es degradada por quitinasas, da paso a la fase de penetración. Finalmente, el hongo coloniza el interior del huevo y parasita al embrión, al juvenil de primer estadio (J1) o al J2 en desarrollo. El hongo absorbe nutrimentos como la trehalosa, un carbohidrato esencial para el desarrollo y supervivencia del NF, dado que varios procesos fisiológicos dependen de su acumulación como son: la eclosión del huevo, desarrollo y crecimiento en los diferentes estadios del

nematodo, transporte de azúcar, acumulación de energía, protección de células somáticas, y la anhidrobiosis del NF (Behm, 1997; Iordachescu y Imai, 2011; Sellitto *et al.*, 2016; Monteiro *et al.*, 2017). Además, se ha reportado que la eficiencia parasitaria del hongo sobre *M. javanica* puede incrementarse cuando sus clamidosporas son mezcladas con quitosano; también, en presencia de quitosano, la diferenciación de apresorios se incrementa y la producción de proteasas VCP1 y SCP1 es mayor (Escudero *et al.*, 2016). De igual forma, cuando se probó el quitosano en la interacción tomate-*M. javanica*-*P. chlamydosporia*, se redujo significativamente el daño del nematodo a la planta cuando se aplicó de manera simultánea el hongo y el quitosano (Escudero *et al.*, 2017). Entre los HEM que tienen un proceso de infección similar al descrito para *P. chlamydosporia* en *M. hapla*, *M. javanica*, *M. incognita* y *R. similis* se encuentran *M. verrucaria* X-16 (= *Albifimbria verrucaria*), *Trichoderma harzianum*, *Paecilomyces lilacinus* 251 (= *Purpureocillium lilacinum*) y *F. moniliforme* Fe14 (= *Fusarium fujikuroi*) (Kiewnick y Sikora, 2006; Mendoza *et al.*, 2007; Mendoza y Sikora, 2009; Sahebani y Hadavi, 2008; Hallmann y Sikora, 2011; Le *et al.*, 2016; Herrera-Parra *et al.*, 2018). Otros hongos utilizan diferentes estrategias para alimentarse de los NF, por ejemplo, los productores de toxinas (i.e. *Nematocytosus* spp., *Coprinus comatus*), los que desarrollan estructuras especializadas de ataque (i.e. *Conocybe lactea* (= *Conocybe apala*), *Coprinus comatus*) y los formadores de trampas como *Arthrobotrys*, *Dactylellina* y *Drechlerella* que pertenecen al orden Orbiliales (Luo *et al.*, 2004; Lopez-Llorca *et al.*, 2006; Niu y Zhang, 2011; Martinuz *et al.*, 2012a; Soares *et al.*, 2018). Los análisis filogenéticos de las proteínas β -tubulina, factor de elongación 1- α , proteína quinasa activada por mitógenos, subunidad II de la ARN polimerasa y proteasa de serina tipo subtilisina, indican que los hongos Orbiliales (Ascomycota) se especializaron como carnívoros de NF desde hace más de 200 millones de años (Yang *et al.*, 2012). Este tipo de hongos se alimenta de los estadios móviles de nematodos como el J2 (Meerupati *et al.*, 2013). Para ello, emplean un mecanismo que involucra la diferenciación del micelio en trampas especiales que tienen la capacidad de atraer, capturar y asimilar los nutrientes del J2 (Wang *et al.*, 2017; Vidal-Diez *et al.*, 2018). Se ha observado que

algunas especies del orden Orbiliales como *Arthrobotrys* pueden comportarse como HE (Bordallo *et al.*, 2002; Lopez-Llorca *et al.*, 2006;). La existencia de HE con diferente estrategia para alimentarse de NF puede hacer factible el uso de consorcios naturales formulados a base de aislamientos de diferentes microorganismos lo cual podría aumentar el control de estos fitopatógenos (Martinuz *et al.*, 2012a). Actualmente, se cuenta también con otros agentes potenciales de control biológico pertenecientes al orden Ascomycota como son *Penicillium chrysogenum*, *Trichoderma* spp., *F. graminicola* y *Sarocladium implicatum* (Sahebani y Hadavi, 2008; Hallmann y Sikora, 2011; Le *et al.*, 2016; Herrera-Parra *et al.*, 2018), que se usan en 21 formulaciones comerciales contra NF. Nueve de ellas contienen propágulos de tres HEM (*P. lilacinum* (= *P. lilacinus*), *M. verrucaria* y *P. chlamydosporia*) y los restantes son formulaciones con bacterias, principalmente de los géneros *Pseudomonas* y *Bacillus* (Morris y Hajek, 2014; Li *et al.*, 2015; Yang *et al.*, 2018). Además, existen otras estrategias a explorar como son las cepas de hongos entomopatógenos ya que algunas tienen la capacidad de controlar NF, tal es el caso de *Beauveria bassiana* que bajo condiciones de invernadero controló a *M. incognita* y a *M. javanica* en tomate (Martinuz *et al.*, 2013; Le *et al.*, 2016; Kepenekci *et al.*, 2017; Koch *et al.*, 2018).

Producción de metabolitos secundarios nematocidas

El uso de plaguicidas sintéticos se ha restringido en varias partes del mundo (Bhat y Wani, 2012; Degenkolb y Vilcinskas, 2016a, 2016b) y se ha propuesto como alternativa la aplicación de biopesticidas, preparados a partir de metabolitos secundarios producidos principalmente por hongos del orden Ascomycota y Glomeromycota (Degenkolb y Vilcinskas, 2016a). Entre los mecanismos de virulencia que se han detectado en los HEM controladores de NF está la producción de metabolitos secundarios con efecto nematocida (Hallmann y Sikora, 2011; Schouten, 2016). Por ejemplo, el filtrado obtenido del medio de cultivo de la cepa Fo162 resultó nematocida para los J2 de *H. schachtii*, *M. arenaria*, *M. javanica*, *P. zaeae* y *R. similis*, también redujo la viabilidad de los huevos y causó 100% de mortalidad de los J2 de *M. incognita* (Hallmann y Sikora, 1996). Entre los compuestos con actividad

nematocida sobre *M. incognita* identificados en el filtrado, sobresalen el ácido 4-hidroxibenzoico y el ácido indolacético (AIA) (Bogner *et al.*, 2017). Otro metabolito secundario asociado a HEM y que tiene actividad nematocida contra *M. incognita* es el ácido 3-hidroxiopropanoico (DL50: 12.5–15 µg/mL) el cual se ha estudiado ampliamente y que tiene posibilidad de ser utilizado como un biopesticida (Kumar *et al.*, 2013). Para *P. chlamydosporia* se han reportado 139 compuestos de los cuales destacan los alcaloides y las piranonas contra NF y el policetido Aurovertin D que tuvo un efecto nematocida sobre *M. incognita* (Niu, 2017). *Myrothecium verrucaria* (= *Albifimbria verrucaria*) produce verrucarina A (DL50: 1.88 µg/mL) y roridina A (DL50: 1.50 µg/mL) compuestos nematocidas contra huevos y J2 de *M. incognita* (Nguyen *et al.*, 2018). El compuesto oligosporon de *A. oligospora* es tóxico para diversos fitopatógenos con origen en el suelo y muy probablemente contra NF (Niu y Zhang, 2011). De igual forma, los compuestos orgánicos volátiles de *Daldinia* cf. *concentrica* (= *Daldinia childiae*) redujeron significativamente la viabilidad de huevos y el índice de agallamiento con respecto a compuestos volátiles sintéticos (Liarzi *et al.*, 2016).

Muchos de los metabolitos secundarios producidos por HEM también estimulan la activación de mecanismos de defensa de la planta, lo que reduce el efecto nocivo del NF (Piasecka *et al.*, 2015). Tales metabolitos muestran, generalmente, un amplio espectro de actividad biológica con efecto antifúngico, antitumoral, antibacterial, antiviral y antioxidante, haciendo atractivo su estudio y posterior aplicación (Li *et al.*, 2007; Deising *et al.*, 2017; Koch *et al.*, 2018).

Colonización de raíces y promoción del crecimiento por HEM

Los HEM Fo162 y *P. chlamydosporia*, biocontroladores de NF, tienen la capacidad de colonizar internamente las raíces del hospedante, así como a la rizosfera (Dababat y Sikora, 2007b; Larriba *et al.*, 2014; Topalović *et al.*, 2020). La competencia constante de los HEM por espacio y nutrientes con los NF, podría ser considerada como un mecanismo de control de NF por exclusión (Martinuz *et al.*, 2012b; Topalović y Heuer, 2019). Además, los HEM tiene la capacidad de colonizar la rizosfera y evitar que los NF puedan infectar a

las raíces, esto se debe principalmente al parasitismo y al efecto nocivo que puedan tener sus metabolitos secundarios contra los juveniles infecciosos. Inclusive, los HEM podrían contribuir al establecimiento de suelos supresivos de NF (Topalović y Heuer, 2019; Topalović *et al.*, 2020). Otros mecanismos incluyen la expresión de genes relacionados proteasas, glucosidasas y carbohidrato estererasas que le permiten penetrar las raíces y colonizarlas sin inducir enfermedad como en *P. chlamydosporia* (Larriba *et al.*, 2014).

Los HEM promueven el crecimiento y desarrollo de la planta mediante diferentes mecanismos de acción como son: la producción de fitohormonas, la biorremediación y la biofertilización, ésta última como resultado de diferentes procesos como son la síntesis de sideróforos, la fijación de nitrógeno, y la solubilización de fosfatos (Hiruma *et al.*, 2016; Shah *et al.*, 2018; Nandhini *et al.*, 2018; Bilal *et al.*, 2018). Dichos mecanismos permiten aminorar el impacto del daño provocado por el NF (Martinuz *et al.*, 2012b). Estudios recientes indican que los HEM sintetizan hormonas del crecimiento o inducen a la planta a incrementar su síntesis (Khan *et al.*, 2016). El AIA y las giberelinas (AG) se encuentran involucradas en este mecanismo (Nandhini *et al.*, 2018) y su efecto es determinante en la germinación, desarrollo de la plántula, crecimiento de tallo y hoja, floración, desarrollo de frutos y dominancia apical (Bilal *et al.*, 2018). Los aislamientos *A. fumigatus* TS1 y *F. proliferatum* BRL1, son HEM promotores del crecimiento que producen AIA y AG; Fo162 también sintetiza AIA, lo que explica su capacidad de promover el crecimiento de tomate y plátano, además del daño directo sobre *M. incognita* al tener un efecto nematocida sobre los J2 (Waqas *et al.*, 2015; Bogner *et al.*, 2017; Bilal *et al.*, 2018; Shah *et al.*, 2018). Un efecto similar se reporta para *P. chlamydosporia* en cebada, trigo, tomate, lechuga y pistache (Larriba *et al.*, 2014). Otro de los mecanismos que explica la promoción del crecimiento del hospedante es la presencia de sideróforos, i. e. moléculas de bajo peso molecular, sintetizados por los HEM como *Chaetomium cupreum* (Haruma *et al.*, 2019) y que tienen afinidad por el hierro (Fe), elemento que participa en el metabolismo celular de la planta como cofactor de enzimas, transporte de oxígeno, síntesis de ADN, fijación de N, fotosíntesis y respiración (Ripa *et al.*, 2019). El Fe se encuentra naturalmente

en su forma férrica Fe^{3+} no asimilable (silicatos de hierro y magnesio) y las plantas y los HEM lo asimilan en su forma reducida Fe^{2+} (Hassen *et al.*, 2016). Por lo tanto, una vez dentro del hospedante el HEM secreta sideróforos al interior y exterior de la planta con la finalidad de capturar Fe^{3+} . El complejo sideróforo – Fe^{3+} es acarreado hacia la membrana de las células superficiales de la raíz en donde es reducido a Fe^{2+} y entonces es transportado al interior de la célula por proteínas acarreadoras o chaperonas como la transferrina y la lactoferrina (Dolatabad *et al.*, 2017). Una mayor asimilación de Fe podría incrementar la tasa fotosintética favoreciendo el crecimiento de la planta y la inducción de resistencia contra NF (Aguado-Santacruz *et al.*, 2012).

El proceso de fijación del nitrógeno es un mecanismo que se está estudiando en relación con los HEM. Yang *et al.* (2014), encontraron que las raíces de plantas de arroz colonizadas por el endófito *Phomopsis liquidambaris* (= *Diaporthe liquidambaris*) atrajeron bacterias, en su mayoría oxidantes de amoníaco, que aceleran los procesos de mineralización, nitrificación y fijación del nitrógeno (nitrato, NO_3^- y amonio, NH_4^+). Además, el hongo estimuló en la planta la sobreexpresión de genes acarreadores de NO_3^- (proteínas NRT) y de NH_4^+ (proteínas AMT) haciendo eficiente su transporte; también induce al hospedante a incrementar la síntesis de proteínas responsables de la asimilación de nitrógeno (e. g. nitrato reductasa, glutamina sintetasa y glutamato sintetasa) lo que favorece el crecimiento de la planta (Zhou *et al.*, 2015). Ante una mayor acumulación de nitrógeno, la planta tendrá la posibilidad de reducir el daño causado por el NF (Le *et al.*, 2009).

Después del nitrógeno, el fósforo es el segundo elemento de importancia para las funciones celulares básicas como son la generación de energía (ATP, trifosfato de adenosina) y la regulación postraduccional de enzimas, además de ser un componente estructural de los ácidos nucleicos y fosfolípidos (Jia *et al.*, 2019). Las plantas lo asimilan en su forma inorgánica (ortofosfato inorgánico, Pi) y en el suelo se encuentra como hexafosfato de inositol (i.e. ácido fítico) en su forma orgánica (Schachtman *et al.*, 1998). Los HEM como *P. chlamydosporia* tienen la habilidad de solubilizar el ácido fítico a Pi mediante la acción de protones de ácidos orgánicos, iones hidroxilo, sideróforos,

exopolisacáridos y enzimas extracelulares (Gouveia *et al.*, 2019; Mehta *et al.*, 2019). Se considera que, con una mayor solubilización de fosfatos, la planta tendrá la suficiente energía para activar sus mecanismos de defensa contra NF. Varios géneros del orden Ascomycota, se reportan como solubilizadoras de fósforo destacándose *Aspergillus*, *Fusarium*, *Trichoderma*, y algunas especies de *Penicillium* que tienen la capacidad de controlar NF (Gotlieb *et al.*, 2003). Actualmente, se comercializan los productos JumpStart® (Canadá) y PR-70 RELEASE® (Australia) con propágulos de *Penicillium bilaiae* y *Penicillium radicum* (= *Talaromyces radicus*), respectivamente, los cuales podrían ser usados en el manejo de NF (Hiruma *et al.*, 2016; Hassen *et al.*, 2016; Dolatabad *et al.*, 2017; Mehta *et al.*, 2019).

Los HEM además de mejorar el transporte de nutrientes y de agua al interior de la planta y solubilizar otros nutrientes de importancia como el potasio y el carbono, tienen la capacidad de desintoxicar el suelo de contaminantes orgánicos, asociados a actividades humanas, como hidrocarburos, bifenilos policlorados, pesticidas organoclorados y carbamatos, entre otros (Feng *et al.*, 2017). Dadas estas características los HEM podrían ser incorporados a cualquier sistema agrícola no solo por sus propiedades antagonistas a nematodos sino por sus efectos como bioestimulantes del crecimiento, biofertilizadores y/o biorremediadores del suelo (Yousaf *et al.*, 2014; Quesada-Moraga *et al.*, 2014; Feng *et al.*, 2017; Koch *et al.*, 2018).

Modificación en el patrón de translocación de azúcares

En la interacción HEM-planta-NF es frecuente observar una reducción significativa en el índice de agallamiento y la cantidad de masas de huevos producidos (Dababat y Sikora, 2007b; Romera *et al.*, 2019). Este efecto podría ser explicado, en parte, por la competencia por nutrientes en el interior de la raíz (Schouten, 2016). Los NF necesitan de la traslocación de azúcares hacia los sitios especializados de alimentación; para ello, inducen en la planta la expresión de genes acarreadores de fructosa, glucosa y sacarosa (SUT/SUC, TMT y VGT) hacia el cilindro vascular (Zhao *et al.*, 2018). En la planta colonizada por HEM, se induce la expresión de genes

denominados SWEET, los cuales tienen afinidad por azúcares esenciales para el nematodo y muy probablemente impiden que éstos lleguen al sitio especializado de alimentación inducido por el NF. Aun cuando para la interacción HEM-Planta-NF no se tiene información acerca de la competencia que podría establecerse entre el HEM y el NF, en relación con la translocación de azúcares, cabe la posibilidad de que dicha competencia impacte negativamente el desarrollo del NF, su fertilidad y la viabilidad de sus huevos (Chen, 2014; Schouten, 2016).

Inducción de los mecanismos de defensa

La inducción de defensa ya sea resistencia sistémica adquirida (RSA) o resistencia sistémica inducida (RSI), son procesos bioquímicos activados en la planta por los HEM e involucran procesos como la síntesis de fitoalexinas, el engrosamiento de pared celular, la producción de especies reactivas de oxígeno (ROS), la muerte celular programada, la deposición de calosa y la síntesis de proteínas relacionadas con patogenicidad (PR) como quitinasas y glucanasas (Adam *et al.*, 2014; Schouten, 2016; Vieira dos Santos *et al.*, 2017; Yoo *et al.*, 2018; Jin *et al.*, 2019; Romera *et al.*, 2019). La RSA está asociada a la acumulación endógena de ácido salicílico (AS) y la RSI a las vías de señalización de ácido jasmónico (AJ) y etileno (ET) en combinación con genes LOX (lipoxigenasas) y EREBP (Proteína de unión con etileno).

La inducción de la defensa involucra la acumulación de reguladores de crecimiento en la planta que por sí mismos activan los mecanismos de defensa; esto, se ha evidenciado en papa que al ser asperjados con miméticos químicos o activadores sintéticos de AS redujeron significativamente el daño por *M. chitwoodi* y *Pratylenchus* spp. Actualmente, se comercializan algunos activadores sintéticos (i.e. Bion®, Actigard® y Boost®) que tienen por finalidad proteger a las plantas del ataque de fitopatógenos incluyendo a NF (Vieira dos Santos *et al.*, 2017). Como se mencionó con anterioridad, los HEM son capaces de sintetizar reguladores de crecimiento y sideróforos, éstos activan a los factores de transcripción WRKY que promueven el crecimiento y activan los mecanismos de defensa de la planta. Por ejemplo, *P. chlamydosporia* en tomate indujo la sobre expresión de 20 factores de

transcripción WRKY, que contrarrestan estrés abiótico y biótico (Shoresh *et al.*, 2010; Schouteden *et al.*, 2015; Schouten, 2016; Ciancio *et al.*, 2017; Zhou *et al.*, 2018).

La inducción de respuestas sistémicas inducidas por HEM se ha corroborado utilizando el sistema de raíz dividida, en donde la raíz del lado inductor (LI) es inoculada con el HEM y la del lado respuesta (LR) con el NF (Adam *et al.*, 2014; Schouten, 2016). Este sistema permite observar el efecto a distancia (RSI) en comparación con el testigo. De esta manera se evidenció que Fo162 induce la RSI en tomate y plátano protegiéndolos contra *M. incognita* y *R. similis*, respectivamente (Vu *et al.*, 2006; Dababat y Sikora, 2007b). La presencia del HEM activa en la planta la RSA y RSI al presentarse una mayor concentración de hormonas como el AIA, que no solo estimula el crecimiento de la planta, sino que también es nocivo para los J2 infectivos (Bogner *et al.*, 2017). La expresión de transcritos relacionados con la RSA y la RSI fue evaluada mediante la reacción en cadena de la polimerasa en tiempo real, encontrándose que las enzimas fenilalanina amonio liasa (PAL), LOX, PRs y EREBP se expresan diferencialmente en plantas inoculadas con NF y en presencia y ausencia del HEM (Ciancio *et al.*, 2017; Zhou *et al.*, 2018; Romera *et al.*, 2019). Por ejemplo, en soya (*Glycine max*) tratada con filtrados de *A. niger* NCB001 e inoculada con *H. glycines*, se detectó la inducción significativa de los genes PR-1 y EREBP con respecto a los tratamientos testigo y NF a las 24 y 48 h posteriores a la inoculación con el nematodo, sugiriendo que la RSA y RSI fueron activadas simultáneamente por la acumulación de SA y por la vía de señalización de ET, respectivamente (Schouten, 2016; Jin *et al.*, 2019). También, el hongo *Trichoderma atroviride* (= *Trichoderma parceramosum*) protegió al tomate contra *M. javanica* mediante RSI (De Medeiros *et al.*, 2017). Asimismo, se reporta que *Trichoderma harzianum* T-78 tiene la capacidad de activar los mecanismos de defensa de las plantas de tomate en diferentes fases del ataque por *M. incognita*. Durante la invasión inicial por el nematodo y en presencia del hongo, se activaron genes de defensa dependientes de la acumulación de AS y durante el establecimiento del nematodo se sobre expresaron genes dependientes del AJ, lo que impidió el desarrollo y la reproducción de la mayoría de los nematodos que ingresaron; una vez que el nematodo completó su ciclo se observó la

activación de genes dependientes de la acumulación de AS, sugiriendo el reconocimiento del huevo y muy posiblemente un estado de alerta contra nuevas invasiones por el nematodo (Martínez-Medina *et al.*, 2017). De igual forma, se observó que *T. harzianum* en tomate incrementó la acumulación de transcritos relacionados con RSA y RSI (De Palma *et al.*, 2018).

El uso de tecnologías innovativas de biología molecular, como Next-generation sequencing y las diferentes aplicaciones ómicas para el estudio de las diferentes asociaciones planta-microorganismos, han proporcionado mayor conocimiento acerca de la taxonomía de los microorganismos y los diferentes grupos funcionales que se encuentran en estrecha asociación en el sistema suelo, así como de los mecanismos moleculares involucrados. Estudios de transcriptómica revelaron la expresión diferencial de genes cuando las plantas fueron colonizadas por HEM; por ejemplo, *P. chlamydosporia* reprogramó en tomate los procesos de transporte, metabolismo secundario e inducción de respuestas de defensa (Ciancio *et al.*, 2013; Ciancio *et al.*, 2017). La activación de las respuestas de defensa no solo protege contra fitopatógenos, sino también contra el ataque de insectos, herbívoros y estrés abiótico. Por tal razón, los HEM podrían ser una alternativa real y efectiva, para incrementar en campo el rendimiento de los cultivos sin afectar al medio ambiente (De Palma *et al.*, 2018; Bajaj *et al.*, 2018).

Producción de metabolitos repelentes de NF

Los HEM tienen la capacidad de alterar la composición química de los exudados radicales de las plantas que colonizan. Esto reorienta al nematodo hacia plantas no colonizadas por HEM. En las interacciones Fo162-tomate-*M. incognita* y Fo162-plátano-*R. similis* se determinó que los exudados radicales de plantas colonizadas con el hongo, redujeron hasta en un 50% la atracción del nematodo, en comparación con los exudados de plantas no inoculadas con el HEM (Sikora *et al.*, 2007; Dababat y Sikora, 2007a). Un efecto similar se ha observado cuando las raíces de la planta son tratadas con metabolitos secundarios producidos por hongos, como el que se reporta en arroz tratado con $\alpha\beta$ -Dehydrocurvularin sintetizado por *A. welwitschiae* y que redujo significativamente la atracción de J2 de *M. graminicola* (Xiang *et al.*,

2020). Este mecanismo de acción no ha sido estudiado y aún se desconoce el potencial que podrían tener los HEM al modificar los exudados radicales de la planta, estímulo esencial en el proceso de infección por NF (Hassani *et al.*, 2013).

CONCLUSIÓN

El manejo biológico de NF es una alternativa real ante los nuevos retos de la agricultura mundial, pero su aplicación requiere de un profundo conocimiento y entendimiento de los diferentes componentes físicos, químicos, biológicos y ecológicos involucrados en el patosistema. La combinación de diferentes especies antagonistas de NF, así como la comprensión de los diferentes mecanismos involucrados en el control de NF y la aplicación de las nuevas ciencias ómicas es un camino a seguir para mejorar el manejo de los NF y con ello reducir o prevenir la contaminación del medio ambiente.

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo económico brindado para la realización de estudios de posgrado del primer autor.

LITERATURA CITADA

- Abd-Elgawad, M. M. M., and T. H. Askary. 2018. Fungal and bacterial nematicides in integrated nematode management strategies. *Egyptian Journal of Biological Pest Control* 28:1-24.
- Adam, M., H. Heuer, and J. Hallmann. 2014. Bacterial antagonists of fungal pathogens also control root-knot nematodes by induced systemic resistance of tomato plants. *PLoS ONE* 9:1-8.
- Aguado-Santacruz, G. A., B. Moreno-Gómez, B. Jiménez-Francisco, E. García-Moya, y R. E. Preciado-Ortiz. 2012. Impacto de los sideróforos microbianos y fitosideróforos en la asimilación de hierro por las plantas: Una síntesis. *Revista Fitotecnia Mexicana* 35:9-21.
- Bajaj, R., Y. Huang, S. Gebrechristos, B. Mikolajczyk, H. Brown, R. Prasad, A. Varma, and K. E. Bushley. 2018. Transcriptional responses of soybean roots to colonization with the root endophytic fungus *Piriformospora indica* reveals altered phenylpropanoid and secondary metabolism. *Scientific Reports* 8:1-18.
- Behm, C. A. 1997. The role of trehalose in the physiology of nematodes. *International Journal for Parasitology* 27:215-229.
- Bhat, M. Y., and A. H. Wani. 2012. Bio-activity of fungal culture filtrates against root-knot nematode egg hatch and juvenile motility and their effects on growth of mung bean (*Vigna radiata* L. Wilczek) infected with the root-knot nematode, *Meloidogyne incognita*. *Archives of Phytopathology and Plant Protection* 45:1059-1069.
- Bilal, L., S. Asaf, M. Hamayun, H. Gul, A. Iqbal, I. Ullah, I. J. Lee, and A. Hussain. 2018. Plant growth promoting endophytic fungi *Aspergillus fumigatus* TS1 and *Fusarium proliferatum* BRL1 produce gibberellins and regulates plant endogenous hormones. *Symbiosis* 76:117-127.
- Bogner, C. W., R. S. T. Kamdem, G. Sichtermann, C. Matthäus, D. Hölscher, J. Popp, P. Proksch, F. M. W. Grundler, and A. Schouten. 2017. Bioactive secondary metabolites with multiple activities from a fungal endophyte. *Microbial Biotechnology* 10:175-188.
- Bontempo, A. F., R. H. Fernandes, J. Lopes, L. G. de Freitas, and E. A. Lopes. 2014. *Pochonia chlamydosporia* controls *Meloidogyne incognita* on carrot. *Australasian Plant Pathology* 43:421-424.
- Bordallo, J. J., L. V. Lopez-Llorca, H. B. Jansson, J. Salinas, L. Persmark, and L. Asensio. 2002. Colonization of plant roots by egg-parasitic and nematode-trapping fungi. *New Phytologist* 154:491-499.
- Chen, L. Q. 2014. SWEET sugar transporters for phloem transport and pathogen nutrition. *New Phytologist* 201:1150-1155.
- Ciancio A., I. Pentimone, M. Colagiero, and L. Rosso. 2017. Regulatory factors in *Pochonia chlamydosporia*-induced gene expression. Pp. 99-109 in R. H. Manzanilla-López and L. Lopez-Llorca, eds. *Perspectives in Sustainable Nematode Management through Pochonia chlamydosporia Applications for Root and Rhizosphere Health. Sustainability in Plant and Crop Protection*. Cham, Switzerland: Springer Nature.
- Ciancio, A., M. Colagiero, M. Ferrara, F. Nigro, I. Pentimone, and L. C. Rosso. 2013.

- Transcriptome changes in tomato roots during colonization by the endophytic fungus *Pochonia chlamydosporia*. Federation of the European Microbiologists Societies (FEMS), 5th Congress, Leipzig. Online: https://www.researchgate.net/publication/247773401_Transcriptome_changes_in_tomato_roots_during_colonization_by_the_endophytic_fungus_Pochonia_chlamydosporia.
- Compant, S., K. Saikkonen, B. Mitter, A. Campisano, and J. Mercado-Blanco. 2016. Editorial special issue: Soil, plants and endophytes. *Plant and Soil* 405:1-11.
- Dababat, A. E. A., and R. A. Sikora. 2007a. Influence of the mutualistic endophyte *Fusarium oxysporum* 162 on *Meloidogyne incognita* attraction and invasion. *Nematology* 9:771-776.
- Dababat, A. E. A., and R. A. Sikora. 2007b. Induced resistance by the mutualistic endophyte, *Fusarium oxysporum* strain 162, toward *Meloidogyne incognita* on tomato. *Biocontrol Science and Technology* 17:969-975.
- Damalas, C. A., and I. G. Eleftherohorinos. 2011. Pesticide exposure, safety issues, and risk assessment indicators. *International Journal of Environmental Research and Public Health* 8: 1402-1419.
- De Medeiros, H. A., F. J. V. De Araújo, L. G. De Freitas, P. Castillo, M. B. Rubio, R. Hermosa, and E. Monte. 2017. Tomato progeny inherit resistance to the nematode *Meloidogyne javanica* linked to plant growth induced by the biocontrol fungus *Trichoderma atroviride*. *Scientific Reports* 7:1-13.
- De Palma, M., M. Salzano, C. Villano, R. Aversano, M. Lorito, M. Ruocco, T. Docimo, A. L. Piccinelli, N. D'Agostino, and M. Tucci. 2018. Transcriptome reprogramming, epigenetic modifications and alternative splicing orchestrate the tomato root response to the beneficial fungus *Trichoderma harzianum*. *Horticulture Research* 6:1-15.
- Decraemer, W., and D. J. Hunt. 2006. Structure and classification. Pp. 3-32 in R. N. Perry and M. Moens, eds. *Plant Nematology*. Cambridge, MA, USA: CABI Publishing.
- Degenkolb, T., and A. Vilcinskis. 2016a. Metabolites from nematophagous fungi and nematicidal natural products from fungi as an alternative for biological control. Part I: Metabolites from nematophagous ascomycetes. *Applied Microbiology and Biotechnology* 100:3799-3812.
- Degenkolb, T., and A. Vilcinskis. 2016b. Metabolites from nematophagous fungi and nematicidal natural products from fungi as alternatives for biological control. Part II: Metabolites from nematophagous basidiomycetes and non-nematophagous fungi. *Applied Microbiology and Biotechnology* 100:3813-3824.
- Deising, H. B., I. Gase, and Y. Kubo. 2017. The unpredictable risk imposed by microbial secondary metabolites: How safe is biological control of plant diseases? *Journal of Plant Diseases and Protection* 124:413-419.
- Dolatabad, H. K., M. Javan-Nikkhah, and W. T. Shier. 2017. Evaluation of antifungal, phosphate solubilisation, and siderophore and chitinase release activities of endophytic fungi from *Pistacia vera*. *Mycological Progress* 16: 777-790.
- Dong, H., X. G. Zhou, J. Wang, Y. Xu, and P. Lu. 2015. *Myrothecium verrucaria* strain X-16, a novel parasitic fungus to *Meloidogyne hapla*. *Biological Control* 83:7-12.
- Escudero, N., S. R. Ferreira, F. Lopez-Moya, M. A. Naranjo-Ortiz, A. I. Marin-Ortiz, C. R. Thornton, and L. V. Lopez-Llorca. 2016. Chitosan enhances parasitism of *Meloidogyne javanica* eggs by the nematophagous fungus *Pochonia chlamydosporia*. *Fungal Biology* 120:572-585.
- Escudero, N., F. Lopez-Moya, Z. Ghahremani, E. A. Zavala-Gonzalez, A. Alaguero-Cordovilla, C. Ros-Ibañez, A. Lacasa, F. J. Sorribas, and L. V. Lopez-Llorca. 2017. Chitosan increases tomato root colonization by *Pochonia chlamydosporia* and their combination reduces root-knot nematode damage. *Frontiers in Plant Science* 8:1-10.
- Feng, N. X., J. Yu, H. M. Zhao, Y. T. Cheng, C. H. Mo, Q. Y. Cai, Y. W. Li, H. Li, and M. H. Wong. 2017. Efficient phytoremediation of organic contaminants in soils using plant-endophyte partnerships. *Science of the Total Environment* 583:352-368.
- Franco-Navarro, F., I. C. V. del Prado, and M. de la L. T. Romero. 2013. Aislamiento y potencial parasítico de un aislamiento nativo de *Pochonia chlamydosporia* en contra de *Nacobbus aberrans* en frijol. *Revista*

- Mexicana de Fitopatología 30:101-114.
- Gotlieb, D., Y. Oka, B. H. Ben-Daniel, and Y. Cohen. 2003. Dry mycelium of *Penicillium chrysogenum* protects cucumber and tomato plants against the root-knot nematode *Meloidogyne javanica*. *Phytoparasitica* 31: 217-225.
- Gouveia, A. de S., T. S. A. Monteiro, S. V. Valadares, B. L. Sufiate, L. G. de Freitas, H. J. de O. Ramos, and J. H. de Queiroz. 2019. Understanding how *Pochonia chlamydosporia* increases phosphorus availability. *Geomicrobiology Journal* 36: 747-751.
- Hallmann, J., and R. A. Sikora. 1996. Toxicity of fungal endophyte secondary metabolites to plant parasitic nematodes and soil-borne plant pathogenic fungi. *European Journal of Plant Pathology* 102:155-162.
- Hallmann, J., and R. A. Sikora. 2011. Endophytic fungi. Pp. 227-258 in K. Davies and Y. Spiegel, eds. *Biological control of plant-parasitic nematodes: Progress in biological control*. The Netherlands: Springer.
- Hardoim, R. P., S. L. van Overbeek, G. Berg, A. M. Pirttilä, S. Compant, A. Campisano, M. Döring, and A. Sessitsch. 2015. The hidden world within plants: Ecological and evolutionary considerations for defining functioning of microbial endophytes. *Microbiology and Molecular Biology Reviews* 79:293-320.
- Haruma, T., K. Yamaji, K. Ogawa, H. Masuya, Y. Sekine, and N. Kozai. 2019. Root-endophytic *Chaetomium cupreum* chemically enhances aluminium tolerance in *Miscanthus sinensis* via increasing the aluminium detoxicants, chlorogenic acid and oosporein. *PLoS ONE* 14:1-16.
- Hassen, A. I., F. L. Bopape, and L. K. Sanger. 2016. Microbial inoculants as agents of growth promotion and abiotic stress tolerance in plants. Pp. 23-36 in D. Singh, H. Singh, and R. Prabha, eds. *Microbial inoculants in sustainable agricultural productivity*. New Delhi, India: Springer.
- Hassani, M. A., P. Durán, and S. Hacquard. 2013. Microbial interactions within the plant holobiont. *Microbiome* 6:1-17.
- Herrera-Parra, E., J. Ramos-Zapata, J. Cristóbal-Alejo, J. Tun-Suarez, and A. Reyes-Ramírez. 2018. Species of *Trichoderma* antagonistic to the root knot nematode (*Meloidogyne incognita*) in habanero pepper. *Phyton* 87:7-13.
- Hidalgo-Díaz, L., F. Franco-Navarro, and L. G. de Freitas. 2017. *Pochonia chlamydosporia* microbial products to manage plant-parasitic nematodes: Case studies from Cuba, México and Brazil. Pp. 311-342 in R. H. Manzanilla-López and L. V. Lopez-Llorca, eds. *Perspectives in sustainable nematode management through Pochonia chlamydosporia applications for root and rhizosphere health. Sustainability in plant and crop protection*. Cham, Switzerland: Springer Nature.
- Hiruma, K., N. S. Gerlach, S. Sacristán, R. T. Nakano, S. Hacquard, B. Kracher, U. Neumann, D. Ramírez, M. Bucher, R. J. O'Connell, and P. Schulze-Lefert. 2016. Root endophyte *Colletotrichum tofieldiae* confers plant fitness benefits that are phosphate status dependent. *Cell* 165:464-474.
- Holterman, M., A. Karegar, P. Mooijman, H. van Megen, S. van den Elsen, and M. T. W. Vervoortm. 2017. Disparate gain and loss of parasitic abilities among nematode lineages. *PLoS ONE* 12:1-18.
- Iordachescu, M., and Imai, R. 2011. Trehalose and abiotic stress in biological systems. Pp: 215-234 in A. K. Shanker and B. Venkateswarlu, eds. *Abiotic stress in plants: Mechanisms and adaptations*. Croatia: InTech.
- Jia, M., L. Chen, H. L. Xin, C. J. Zheng, K. Rahman, T. Han, and L. P. Qin. 2016. A friendly relationship between endophytic fungi and medicinal plants: A systematic review. *Frontiers in Microbiology* 7:1-14.
- Jia, Q., D. Kong, Q. Li, S. Sun, J. Song, Y. Zhu, K. Liang, Q. Ke, W. Lin, and J. Huang. 2019. The function of inositol phosphatases in plant tolerance to abiotic stress. *International Journal of Molecular Sciences* 20:1-15.
- Jin, N., S. M. Liu, H. Peng, W. K. Huang, L. A. Kong, Y. H. Wu, Y. P. Chen, F. Y. Ge, H. Jian, and D. L. Peng. 2019. Isolation and characterization of *Aspergillus niger* NBC001 underlying suppression against *Heterodera glycines*. *Scientific Reports* 9:1-13.
- Jones, J. T., A. Haegeman, E. G. T. Danchin, H. Gaur, J. Helder, M. G. K. Jones, T. Kikuchi, R. H. Manzanilla-López, J. E. Palomares-Rius, W. M. Wesemal, and R. N. Perry. 2013.

- Top 10 plant-parasitic nematodes. *Molecular Plant Pathology* 14:946-96.
- Kepenekci, I., H. D. Saglam, E. Oksal, D. Yanar, and Y. Yanar. 2017. Nematicidal activity of *Beauveria bassiana* (Bals. - Criv.) Vuill. against root-knot nematodes in tomato grown under natural conditions. *Egyptian Journal of Biological Pest Control* 27:117-120.
- Khan, A. L., A. Al-Harrasi, A. Al-Rawahi, Z. Al-Farsi, A. Al-Mamari, M. Waqas, S. Asaf, A. Elyassil, F. Mabood, J. Shin, and I. J. Lee. 2016. Endophytic fungi from frankincense tree improves host growth and produces extracellular enzymes and indole acetic acid. *PLoS ONE* 11:1-19.
- Kiewnick, S., and R. A. Sikora. 2006. Biological control of the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* by *Paecilomyces lilacinus* strain 251. *Biological Control* 38: 179-187.
- Koch, E., J. O. Becker, G. Berg, R. Hauschild, J. Jehle, J. Köhl, and K. Smalla. 2018. Biocontrol of plant diseases is not an unsafe technology. *Journal of Plant Diseases and Protection* 2:121-125.
- Krings, M., T. N. Taylor, H. Hass, H. Kerp, N. Dotzler, and E. J. Hermsen. 2007. Fungal endophytes in a 400-million-yr-old land plant: Infection pathways, spatial distribution, and host responses. *New Phytologist* 174:648-657.
- Kumar, V., S. Ashok, and S. Park. 2013. Recent advances in biological production of 3-hydroxypropionic acid. *Biotechnology Advances* 31:945-961.
- Kusari, S., and M. Spiteller. 2011. Metabolomics of endophytic fungi producing associated plant secondary metabolites: Progress, challenges and opportunities. *Metabolomics* 10:241-266.
- Larriba, E., M. D. L. A. Jaime, J. Carbonell-Caballero, A. Conesa, J. Dopazo, C. Nislow, J. Martín-Nieto, and L. V. Lopez-Lorca. 2014. Sequencing and functional analysis of the genome of a nematode egg-parasitic fungus, *Pochonia chlamydosporia*. *Fungal Genetics and Biology* 65:69-80.
- Lax, P., A. G. Becerra, F. Soteras, M. Cabello, and M. E. Doucet. 2011. Effect of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* on the false root-knot nematode *Nacobbus aberrans* in tomato plants. *Biology and Fertility of Soils* 47:591-597.
- Le, H. T. T., J. L. Padgham, and R. A. Sikora. 2009. Biological control of the rice root-knot nematode *Meloidogyne graminicola* on rice, using endophytic and rhizosphere fungi. *International Journal of Pest Management* 55: 31-36.
- Le, H. T. T., J. L. Padgham, M. H. Hagemann, R. A. Sikora, and A. Schouten. 2016. Developmental and behavioural effects of the endophytic *Fusarium moniliforme* Fe14 towards *Meloidogyne graminicola* in rice. *Annals of Applied Biology* 169:134-143.
- Li, G., K. Zhang, J. Xu, J. Dong, and Y. Liu. 2007. Nematicidal Substances from Fungi. *Recent Patents on Biotechnology* 1: 212-233.
- Li, J., C. Zou, J. Xu, Ji X, X. Niu, Yang, X. Huang, and K. Q. Zhang. 2015. Molecular mechanisms of nematode-nematophagous microbe interactions: Basis for biological control of plant-parasitic nematodes. *Annual Review of Phytopathology* 53:67-95.
- Liarzi, O., P. Bucki, S. B. Miyara, and D. Ezra. 2016. Bioactive volatiles from an endophytic *Daldinia* cf. *concentrica* isolate affect the viability of the plant parasitic nematode *Meloidogyne javanica*. *PLoS One* 11:1-17.
- Lin, R., F. Qin, B. Shen, Q. Shi, C. Liu, X. Zhang, Y. Jiao, J. Lu, Y. Gao, M. Suarez-Fernandez, F. Lopez-Moya, L. V. Lopez-Llorca, G. Wang, Z. Mao, J. Ling, Y. Yang, X. Cheng, and B. Xie. 2018. Genome and secretome analysis of *Pochonia chlamydosporia* provide new insight into egg-parasitic mechanisms. *Scientific Reports* 8:1-16.
- Lopez-Llorca, L. V., H. B. Jansson, J. G. M. Vicente, and J. Salinas. 2006. Nematophagous fungi as root endophytes. Pp. 191-206 in B. J. E. Schulz, C. J. C. Boyle, and T. N. Sieber, eds. *Microbial root endophytes*. Soil Biology. Heidelberg, Germany: Springer-Verlag Berlin.
- Lopez-Llorca, L. V., C. Olivares-Bernabeu, J. Salinas, H. B. Jansson, and P. E. Kolattukudy. 2002. Pre-penetration events in fungal parasitism of nematode eggs. *Mycological Research* 106:499-506.
- Luo, H., M. Mo, X. Huang, X. Li, and K. Zhang. 2004. *Coprinus comatus*: A basidiomycete fungus forms novel spiny structures and infects nematode. *Mycologia* 96:1218-1225.
- Martínez-Medina, A., I. Fernandez, G. B. Lok, M.

- J. Pozo, C. M. J. Pieterse, and S. 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* 213:1363-1377.
- Martinuz, A., A. Schouten, and R. A. Sikora. 2013. Post-infection development of *Meloidogyne incognita* on tomato treated with the endophytes *Fusarium oxysporum* strain Fo162 and *Rhizobium etli* strain G12. *BioControl* 58: 95-104.
- Martinuz, A., A. Schouten, and R. A. Sikora. 2012a. Systemically induced resistance and microbial competitive exclusion: Implications on biological control. *Phytopathology* 102: 260-266.
- Martinuz, A., A. Schouten, R. D. Menjívar, and R. A. Sikora. 2012b. Effectiveness of systemic resistance toward *Aphis gossypii* (Hom., Aphididae) as induced by combined applications of the endophytes *Fusarium oxysporum* Fo162 and *Rhizobium etli* G12. *Biological Control* 62:206-212.
- Meerupati, T., K-M. Andersson, E. Friman, D. Kumar, A. Tunlid, and D. Åhrén. 2013. Genomic mechanisms accounting for the adaptation to parasitism in nematode-trapping fungi. *PLoS Genetics* 9:1-20.
- Mehta, P., R. Sharma, C. Putatunda, and A. Walia. 2019. Endophytic fungi: Role in phosphate solubilization. Pp: 183-209 in B. Singh, eds. *Advances in endophytic fungal research*. Cham, Switzerland: Springer Nature.
- Mendoza, A. R., and R. A. Sikora. 2009. Biological control of *Radopholus similis* in banana by combined application of the mutualistic endophyte *Fusarium oxysporum* strain 162, the egg pathogen *Paecilomyces lilacinus* strain 251 and the antagonistic bacteria *Bacillus firmus*. *BioControl* 54:263-272.
- Mendoza, A. R., R. A. Sikora, and S. Kiewnick. 2007. Influence of *Paecilomyces lilacinus* strain 251 on the biological control of the burrowing nematode *Radopholus similis* in banana. *Nematropica* 37: 203-213.
- Monteiro, T. S. A., E. A. Lopes, H. C. Evans, and L. G. de Freitas. 2017. Interactions between *Pochonia chlamydosporia* and nematodes. Pp. 77-96 in R. H. Manzanilla-López and L. V. Lopez-Llorca, eds. *Perspectives in sustainable nematode management through Pochonia chlamydosporia applications for root and rhizosphere health*. Sustainability in plant and crop protection. Cham, Switzerland: Springer Nature.
- Morris, E. E., and A. E. Hajek. 2014. Eat or be eaten: Fungus and nematode switch off as predator and prey. *Fungal Ecology* 11:114-121.
- Nandhini, M., S. B. Rajini, A. C. Udayashankar, S. R. Niranjana, O. S. Lund, H. S. Shetty, and H. S. Prakash. 2018. Diversity, plant growth promoting and downy mildew disease suppression potential of cultivable endophytic fungal communities associated with pearl millet. *Biological Control* 127:127-138.
- Nguyen, L. T. T., J. Y. Jang, T. Y. Kim, N. H. Yu, A. R. Park, S. Lee, C. H. Baeb, J. H. Yeob, J. S. Hurc, H. W. Parkd, and J. C. Kim. 2018. Nematicidal activity of verrucarins A and roridin A isolated from *Myrothecium verrucaria* against *Meloidogyne incognita*. *Pesticide Biochemistry and Physiology* 148: 133-143.
- Niu, X. M. 2017. Secondary metabolites from *Pochonia chlamydosporia* and other species of *Pochonia*. Pp. 134-168 in R. H. Manzanilla-López, R. H. and L. V. Lopez-Llorca, eds. *Perspectives in sustainable nematode management through Pochonia chlamydosporia applications for root and rhizosphere health*. Sustainability in plant and crop protection. Cham, Switzerland: Springer Nature.
- Niu, X. M., and K. Q. Zhang. 2011. *Arthrobotrys oligospora*: A model organism for understanding the interaction between fungi and nematodes. *Mycology* 2:59-78.
- Palomares-Rius, J. E., C. Escobar, J. Cabrera, A. Vovlas, and P. Castillo. 2017. Anatomical alterations in plant tissues induced by plant-parasitic nematodes. *Frontiers in Plant Science* 8:1-16.
- Pérez-Rodríguez, I., A. Doroteo-Mendoza, F. Franco-Navarro, V. Santiago-Santiago, and P. A. Montero. 2007. Isolates of *Pochonia chlamydosporia* var. *chlamydosporia* from México, as potential biological control agents of *Nacobbus aberrans*. *Nematropica* 37:127-134.
- Piasecka, A., N. Jedrzejczak-Rey, and P. Bednarek. 2015. Secondary metabolites in plant innate immunity: Conserved function of divergent

- chemicals. *New Phytologist* 206:948-964.
- Quesada-Moraga, E., N. Herrero, and Í. Zabalgogezcoa. 2014. Entomopathogenic and nematophagous fungal endophytes. Pp. 85-99 in V. Verma and A. Gange, eds. *Advances in Endophytic Research*. New Delhi, India: Springer.
- Ripa, F. A., W. D. Cao, S. Tong, and J. G. Sun. 2019. Assessment of plant growth promoting and abiotic stress tolerance properties of wheat endophytic fungi. *BioMed Research International* 2019:1-12.
- Rodriguez, R. J., J. F. White Jr., A. E. Arnold, and R. S. Redman. 2009. Fungal endophytes: Diversity and functional roles. *The New Phytologist* 182:314-330.
- Rojas, E. I., S. A. Rehner, G. J. Samuels, S. A. Van Bael, E. A. Herre, P. Cannon, R. Chen, J. Pang, R. Wang, Z. Yaping, Y.-Q. Peng, T. Sha. 2010. *Colletotrichum gloeosporioides* s.l. associated with *Theobroma cacao* and other plants in Panamá: Multilocus phylogenies distinguish host-associated pathogens from asymptomatic endophytes. *Mycologia* 102:1318-1338.
- Romera, F. J., M. J. García, C. Lucena, A. Martínez-Medina, M. A. Aparicio, J. Ramos, E. Alcántara, M. Angulo, and R. Pérez-Vicente. 2019. Induced systemic resistance (ISR) and Fe deficiency responses in dicot plants. *Frontiers in Plant Science* 10:1-17.
- Sahebani, N., and Hadavi N. 2008. Biological control of the root-knot nematode *Meloidogyne javanica* by *Trichoderma harzianum*. *Soil Biology and Biochemistry* 40:2016-2020.
- Saikkonen, K., P. Wäli, M. Helander, and S. H. Faeth. 2004. Evolution of endophyte-plant symbioses. *Trends in Plant Science* 9:275-280.
- Schachtman, D. P., R. J. Reid, and S. M. Ayling. 1998. Phosphorus uptake by plants: From soil to cell. *Plant Physiology* 116:447-453.
- Schlegel, M., M. Münsterkötter, U. Güldener, R. Bruggmann, A. Duò, M. Hainaut, B. Henrissat, C. M. K. Sieber, D. Hoffmeister, and C. R. Grünig. 2016. Globally distributed root endophyte *Phialocephala subalpina* links pathogenic and saprophytic lifestyles. *BMC Genomics* 17:1-22.
- Schouteden, N., D. Waele, B. De Panis, and C. M. Vos. 2015. Arbuscular mycorrhizal fungi for the biocontrol of plant-parasitic nematodes: A review of the mechanisms involved. *Frontiers in Microbiology* 6:1-12.
- Schouten, A. 2016. Mechanisms involved in nematode control by endophytic fungi. *Annual Review of Phytopathology* 54:121-142.
- Sellitto, V. M., G. Curto, E. Dallavalle, A. Ciancio, M. Colagiero, L. Pietrantonio, S. G. B. Vasile, and M. Storari. 2016. Effect of *Pochonia chlamydosporia*-based formulates on the regulation of root-knot nematodes and plant growth response. *Frontiers in Life Science* 9: 177-181.
- Shah, S., R. Shrestha, S. Maharjan, M. A. Selosse, and P. B. Bijaya. 2018. Isolation and characterization of plant growth-promoting endophytic fungi from the roots of *Dendrobium moniliforme*. *Plants* 8:1-11.
- Shahzad, R., A. L. Khan, S. Bilal, S. Asaf, and I. J. Lee. 2017. Plant growth-promoting endophytic bacteria versus pathogenic infections: An example of *Bacillus amyloliquefaciens* RWL-1 and *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* in tomato. *PeerJ* 5:1-22.
- Shoresh, M., G. E. Harman, and F. Mastouri. 2010. Induced systemic resistance and plant responses to fungal biocontrol agents. *Annual Review of Phytopathology* 48:21-43.
- Sikora, R. A., K. Schäfer, and A. A. Dababat. 2007. Modes of action associated with microbially induced in planta suppression of plant-parasitic nematodes. *Australasian Plant Pathology* 36:124-134.
- Sikora, R. A., L. Pocasangre, A. Z. Felde, B. Niere, T. T. Vu, and A. A. Dababat. 2008. Mutualistic endophytic fungi and in-planta suppressiveness to plant parasitic nematodes. *Biological Control* 46:15-23.
- Soares, F. E. F., B. L. Sufiate, and J. H. de Queiroz. 2018. Nematophagous fungi: Far beyond the endoparasite, predator and ovicidal groups. *Agriculture and Natural Resources* 52:1-8.
- Stirling, G. R. 2014. Biological control of plant-parasitic nematodes. P. 533 in *Soil Ecosystem Management in Sustainable Agriculture*, 2nd ed. Boston, USA: CABI.
- Su, L., Z. Shen, Y. Ruan, C. Tao, Y. Chao, R. Li, and Q. Shen. 2017. Isolation of antagonistic endophytes from banana roots against *Meloidogyne javanica* and their effects on soil

- nematode community. *Frontiers in Microbiology* 8:1-11.
- Sufiate, B. L., F. E. de F. Soares, S. S. Moreira, A. de S. Gouveia, T. S. A. Monteiro, L. G. de Freitas, and J. H. de Queiroz. 2017. Nematicidal action of *Pleurotus eryngii* metabolites. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology* 12:216-219.
- Topalović, O., and H. Heuer. 2019. Plant-nematode interactions assisted by microbes in the rhizosphere. *Current Issues in Molecular Biology* 30:75-88.
- Topalović, O., M. Hussain, and H. Heuer. 2020. Plants and associated soil microbiota cooperatively suppress plant-parasitic nematodes. *Frontiers in Microbiology* 11:1-15.
- Vidal-Diez, U. G., and Y. P. Hsueh. 2018. Predator-prey interactions of nematode-trapping fungi and nematodes: Both sides of the coin. *Applied Microbiology and Biotechnology* 102:3939-3949.
- Vieira dos Santos M. C., I. Abrantes, and R. H. C. Curtis. 2017. Priming plant defence responses can enhance the biological control of *Pochonia chlamydosporia* against root-knot nematodes. Pp. 295-310 in R. H. Manzanilla-López and L. V. Lopez-Llorca, eds. *Perspectives in sustainable nematode management through Pochonia chlamydosporia applications for root and rhizosphere health. Sustainability in plant and crop protection*. Cham, Switzerland: Springer Nature.
- Vieira, P., and C. Gleason. 2019. Plant-parasitic nematode effectors — insights into their diversity and new tools for their identification. *Current Opinion in Plant Biology* 50:37-43.
- Vu, T., R. Hauschild, and R. A. Sikora. 2006. *Fusarium oxysporum* endophytes induced systemic resistance against *Radopholus similis* on banana. *Nematology* 8:847-852.
- Waceke, J. W., S. W. Waudu, and R. Sikora. 2001. Suppression of *Meloidogyne hapla* by arbuscular mycorrhiza fungi (AMF) on pyrethrum in Kenya. *International Journal of Pest Management* 47: 135-140.
- Wang, F. H., Q. Xu, B. B. Wang, K. Y. Wang, Y. J. Xue, B. Cai, F. Wang, Y. Q. Liu, K. Z. Cai, and X. Cao. 2017. Isolation, identification and characterisation of the nematophagous fungus *Arthrobotrys thaumasia* (*Monacrosporium thaumasiaum*) from China. *Biocontrol Science and Technology* 27:378-392.
- Waqas, M., A. L. Khana, M. Hamayuna, R. Shahzad, S. M. Kang, J. G. Kim, and I. J. Lee. 2015. Endophytic fungi promote plant growth and mitigate the adverse effects of stem rot: An example of *Penicillium citrinum* and *Aspergillus terreus*. *Journal of Plant Interactions* 10:280-287.
- Xiang, C., Y. Liu, S. M. Liu, Y. F. Huang, L. A. Kong, H. Peng, M. Y. Liu, J. Liu, D. L. Peng, and W. K. Huang. 2020. $\alpha\beta$ -Dehydrocurvularin isolated from the fungus *Aspergillus welwitschiae* effectively inhibited the behaviour and development of the root-knot nematode *Meloidogyne graminicola* in rice roots. *BMC Microbiology* 20:1-10.
- Yang, B., X. M. Wang, H. Y. Ma, Y. Jia, X. Li, and C. C. Dai. 2014. Effects of the fungal endophyte *Phomopsis liquidambari* on nitrogen uptake and metabolism in rice. *Plant Growth Regulation* 73:165-179.
- Yang, E., L. Xu, Y. Yang, X. Zhang, M. Xiang, C. Wang, Z. An, and X. Liu. 2012. Origin and evolution of carnivorism in the Ascomycota (fungi). *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109:60-65.
- Yang, X., N. Ma, L. Yang, Y. Zheng, Z. Zhen, M. L. Xie, J. Li, K. Q. Zhang, and J. Yang. 2018. Two Rab GTPases play different roles in conidiation, trap formation, stress resistance, and virulence in the nematode-trapping fungus *Arthrobotrys oligospora*. *Applied Microbiology and Biotechnology* 102:4601-4613.
- Yoo, S. J., D. J. Shin, H. Y. Won, J. Song, and M. K. Sang. 2018. *Aspergillus terreus* JF27 Promotes the growth of tomato plants and induces resistance against *Pseudomonas syringae* pv. *tomato*. *Mycobiology* 46:147-153.
- Yousaf, S., M. Afzal, M. Anees, R. N. Malik, and A. Campisano. 2014. Ecology and functional potential of endophytes in bioremediation: a molecular perspective. Pp. 301-320 in V. C. Verma, V. C., and A. C. Gange, eds. *Advances in endophytic research*. New Delhi, India: Springer.
- Zhao, D., Y. You, H. Fan, X. Zhu, Y. Wang, Y. Duan, Y. Xuan, and L. Chen. 2018. The role of sugar transporter genes during early infection by root-knot nematodes.

International Journal of Molecular Sciences
19:1-5.
Zhou, J., C. C. Dai, B. Yang, H. Y. Ma, T. Yang,
X. M. Wang, and Y. Jia Y. 2015. Fungal
endophyte *Phomopsis liquidambari* affects
nitrogen transformation processes and related
microorganisms in the rice rhizosphere.

Frontiers in Microbiology 6:1-15.
Zhou, W., T. A. Wheeler, J. L. Starr, C. U.
Valencia, and G. A. Sword. 2018. A fungal
endophyte defensive symbiosis affects plant-
nematode interactions in cotton. *Plant and Soil*
422:251-266.

Received:

11/VII/2019

Recibido:

Accepted for publication:

2/IX/2020

Aceptado para publicación: