

Efectos de la biota edáfica en las interacciones planta-insecto a nivel foliar

E. de la Peña ^{1,2}

(1) Terrestrial Ecology Unit, Department of Biology, Faculty of Sciences, Ghent University. K.L Ledeganckstraat 35, 9000 Gante, Bélgica.

(2) Centre for Functional Ecology and Department of Life Sciences, Faculty of Science and Technology, University of Coimbra, Calçada Martins de Freitas 3001-456 Coimbra, Portugal.

➤ Recibido el 25 de marzo de 2009, aceptado el 21 de abril de 2009.

de la Peña, E. (2009). Efectos de la biota edáfica en las interacciones planta-insecto a nivel foliar. *Ecosistemas* 18(2):64-78.

A pesar de la inmensa diversidad de especies que habitan en el suelo y de la importancia funcional que tiene la biota edáfica tanto a nivel de comunidad como de ecosistema, la teoría ecológica ha tenido tradicionalmente sólo en cuenta las interacciones que ocurren en la parte aérea de las plantas. Recientemente esta situación ha cambiado y durante los últimos diez años se han publicado numerosos estudios que destacan la importancia que tienen las interacciones bióticas entre plantas y organismos edáficos sobre diferentes procesos que se dan en la parte aérea. Estos estudios han demostrado que las interacciones que se dan entre las raíces y los herbívoros edáficos, los hongos mutualistas y la flora microbiana, tienen efecto no sólo en el crecimiento de las plantas sino también en niveles tróficos superiores como son los herbívoros foliares, parasitoides, hiperparasitoides y polinizadores. En este artículo se hace una breve revisión de los mecanismos fundamentales que median la relación entre la biota edáfica y las interacciones bióticas de la parte aérea. Por último, se proponen abordajes complementarios como son la utilización de modelos espaciales y el estudio de estas interacciones desde una perspectiva evolutiva.

Palabras clave: cadena de Markov, comunidades vegetales, raíces, retroalimentación planta-suelo, rizosfera.

de la Peña, E. (2009). Effect of soil biota on aboveground plant-insect interactions. *Ecosistemas* 18(2):64-78.

The aboveground and belowground components of ecosystems have until relatively recently been considered in isolation. In spite of the incredible diversity of belowground organisms and the functional role played by soil biota in ecosystem- and community-level processes, most of the current body of ecological theory is based on what aboveground ecologists have described. Nevertheless, there is increasing awareness of the influence of these components on each other and of the key role played by aboveground-belowground feedbacks in controlling ecosystem processes and properties. In the last decade different studies have illustrated how belowground interactions between plant roots, root herbivores and plant mutualists have a direct impact in higher trophic levels occurring aboveground such as insect herbivores, parasitoids and pollinators. We here briefly review the state of the art in this field of ecology and discuss future research lines that may be of interest for both, below- and aboveground ecologists.

Key-words: above-belowground interactions, herbivory, induced defense, plant communities, plant-soil feedback, rhizosphere, roots.

Introducción

Sin duda alguna el suelo es el elemento fundamental y definitorio de los ecosistemas terrestres. El suelo es el sustento físico para las plantas y es donde se dan los procesos de degradación de la materia orgánica que a largo plazo determinan la producción primaria (Allison 2006; Bardgett 2002; Bardgett et al. 1999). De esta manera, la interacción entre las plantas y la biota edáfica se puede entender como un gran mutualismo en el que las plantas proporcionan el carbono para la biota edáfica y ésta, devuelve los nutrientes necesarios para mantener la producción primaria. Es por ello que el suelo y la biota edáfica han estado siempre presentes en el pensamiento biológico. Sin embargo, la función de la biota edáfica en otros procesos a nivel de comunidad tales como la competencia, la facilitación, la herbivoría foliar o en el mantenimiento de servicios del ecosistema (p.ej. la polinización) han sido hasta hace relativamente poco tiempo dejados a un lado (Barot et al. 2007). Esto probablemente se deba a que la teoría de comunidades se desarrolló teniendo sólo en cuenta las interacciones entre las distintas especies de la cubierta vegetal y los herbívoros foliares. Por otro lado, el suelo al ser un medio muy complejo y diverso en términos de estructura y diversidad ha hecho que sea difícil incorporarlo en muchos diseños experimentales. Por último, la estanciedad de las diferentes disciplinas que tratan con organismos del suelo (i.e. patología vegetal, pedología,

edafología) ha impedido que se haya desarrollado una visión más global de las interacciones que ocurren a nivel del ecosistema y de la comunidad.

Afortunadamente la situación ha cambiado y durante la última década se han publicado numerosos estudios que han demostrado que para poder entender lo que ocurre en las comunidades vegetales es fundamental incluir la comunidad edáfica y analizar detalladamente cómo ésta afecta las interacciones planta-planta y animal-planta de la parte aérea (Bever et al. 1997; Gange et al. 1993; Newsham et al. 1995; van der Putten 1997; van der Putten et al. 2001). Los objetivos de este artículo son: (i) hacer una síntesis de los agentes y mecanismos que rigen las interacciones entre la biota edáfica y los herbívoros (invertebrados) foliares, y (ii) proponer dos líneas de investigación nuevas que podrían complementar el enfoque que se ha dado hasta ahora en este tipo de estudios.

Retroalimentación planta-suelo y la ecología de comunidades

Las raíces y la materia orgánica de origen vegetal que entra en el suelo son la fuente de carbono para multitud de organismos subterráneos cuyos efectos para la planta pueden ser positivos (organismos mutualistas), negativos (herbívoros y parásitos) o neutrales (Kuyper y de Goede 2006; Wardle 2002). Dependiendo de la especie, las condiciones rizosféricas que se crean favorecen determinados organismos de la comunidad subterránea mientras que otros en cambio, resultan inhibidos. Estos cambios en la comunidad edáfica repercuten a su vez en el crecimiento de la propia planta (Bever 2003; Mazzoleni et al. 2007). Este proceso se denomina retroalimentación planta-suelo, del inglés *plant-soil feedback* (**Fig. 1**). La retroalimentación entre la planta y la fauna edáfica puede ser negativa. Esto ocurre cuando las plantas seleccionan determinadas especies dentro de la comunidad edáfica o rizosférica que a largo plazo repercuten negativamente en el crecimiento de la propia planta o el establecimiento de individuos de su misma especie. La retroalimentación planta-suelo negativa es común en procesos de sucesión primaria y secundaria, (De Deyn et al. 2004; Kardol et al. 2006; Reynolds et al. 2003; van der Stoep et al. 2002). En este tipo de procesos las especies pioneras crean una comunidad subterránea que a medio plazo resulta negativa para su propio crecimiento y que por el contrario, favorece el crecimiento de especies que aparecen en etapas más tardías de la sucesión.

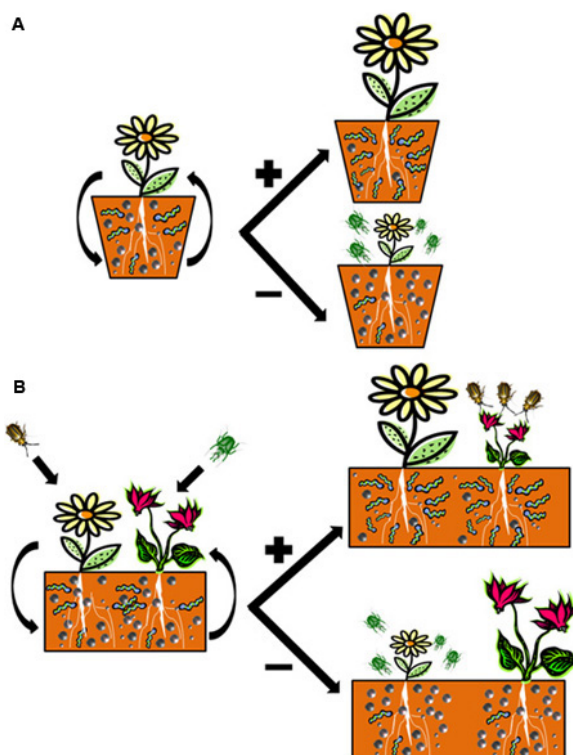


Fig. 1. Esquema de funcionamiento de retroalimentación planta-suelo positivo y negativo. **A.** Planteamiento clásico de retroalimentación en que la selección de determinados organismos repercute positiva o negativamente en el crecimiento de la planta y en la selección por parte de los herbívoros foliares. **B.** Integración de los feed-backs en la comunidad vegetal: la comunidad subterránea formada en la rizósfera afecta el crecimiento y las relaciones interespecíficas de las plantas y repercute además en la comunidad de herbívoros de la parte aérea.

Los procesos de retroalimentación positivos son aquellos en los que las plantas seleccionan organismos de la rizosfera que favorecen el crecimiento o las capacidades competitivas de dicha planta frente a otras. Este tipo de procesos de retroalimentación se han descrito para explicar el éxito que tienen algunas especies exóticas al ser introducidas en territorios fuera de su marco de distribución habitual (ver también Martínez y Pugnaire 2009; Rodríguez Echeverría 2009).

Componentes

Aunque la diversidad de grupos y de especies en el suelo es enorme, la biota edáfica se puede dividir, atendiendo a criterios funcionales, en tres grupos o gremios (Brussaard 1998; Wardle 2002). El primer grupo es la microbiota edáfica (v.g. microflora descomponedora y microfauna) que se compone de los organismos que movilizan, fijan y transforman la materia orgánica que entra en el suelo. En segundo lugar están los organismos que viven parcial o completamente asociados a las raíces (rizobiota). Estos organismos consumen directamente parte de los compuestos carbonados producidos por las plantas y por ello, determinan en gran medida el crecimiento de éstas. Dentro de este grupo estarían hongos y bacterias mutualistas (v.g. micorrizas y rizobios), herbívoros radiculares (v.g. nematodos fitoparásitos) y hongos y bacterias patógenas. Por último, los denominados ingenieros edáficos (v.g. lombrices de tierra o los gusanos oligoquetos) son los organismos responsables de los cambios en la estructura del suelo y movimiento de la materia orgánica (ver Domínguez et al. 2009)>. Lógicamente, dado que estos tres grandes gremios edáficos repercuten directa o indirectamente en la fisiología de la planta, son los grupos que se han estudiado como mediadores tanto de los procesos de retroalimentación como de las interacciones indirectas en la parte foliar. Sin embargo, como ahora se verá, el mecanismo de acción de cada grupo sobre la fisiología de la planta, y por tanto de las interacciones bióticas foliares, se puede producir por vías diferentes.

Mecanismos

La interacción a nivel radicular entre la planta y la biota edáfica puede influir no sólo en la producción y distribución de los compuestos carbonados derivados de la actividad fotosintética, sino que también puede desencadenar la producción y movilización de diferentes sustancias que protegen directa o indirectamente a la planta frente a herbívoros foliares y otros patógenos. Es decir que la interacción entre la biota edáfica y los organismos de la parte aérea se puede dar mediante dos vías; o bien está mediada por el metabolismo primario, o bien por la alteración del metabolismo secundario (Bezemer y van Dam 2005; Wardle et al. 2004).

Metabolismo primario- vía de la descomposición

Como se ha expuesto en el apartado sobre retroalimentación planta-suelo, la interacción entre la planta y la biota edáfica no es unidireccional. La selección de determinados organismos del suelo por parte de la planta repercute a su vez en sí misma (Ayres et al. 2006; Bardgett y Shine 1999; Cornwell et al. 2008; Nilsson et al. 2008) y en función de las interacciones que se den en la rizosfera puede modificar su estructura (reparto de biomasa) y composición (contenido en C y N soluble). Estos cambios químico-estructurales, por efecto cascada, pueden repercutir en las interacciones entre planta y herbívoros foliares, patógenos, o enemigos naturales de los herbívoros foliares (Bradford et al. 2002; Haase et al. 2008; Wurst et al. 2006) (**Fig. 2**).

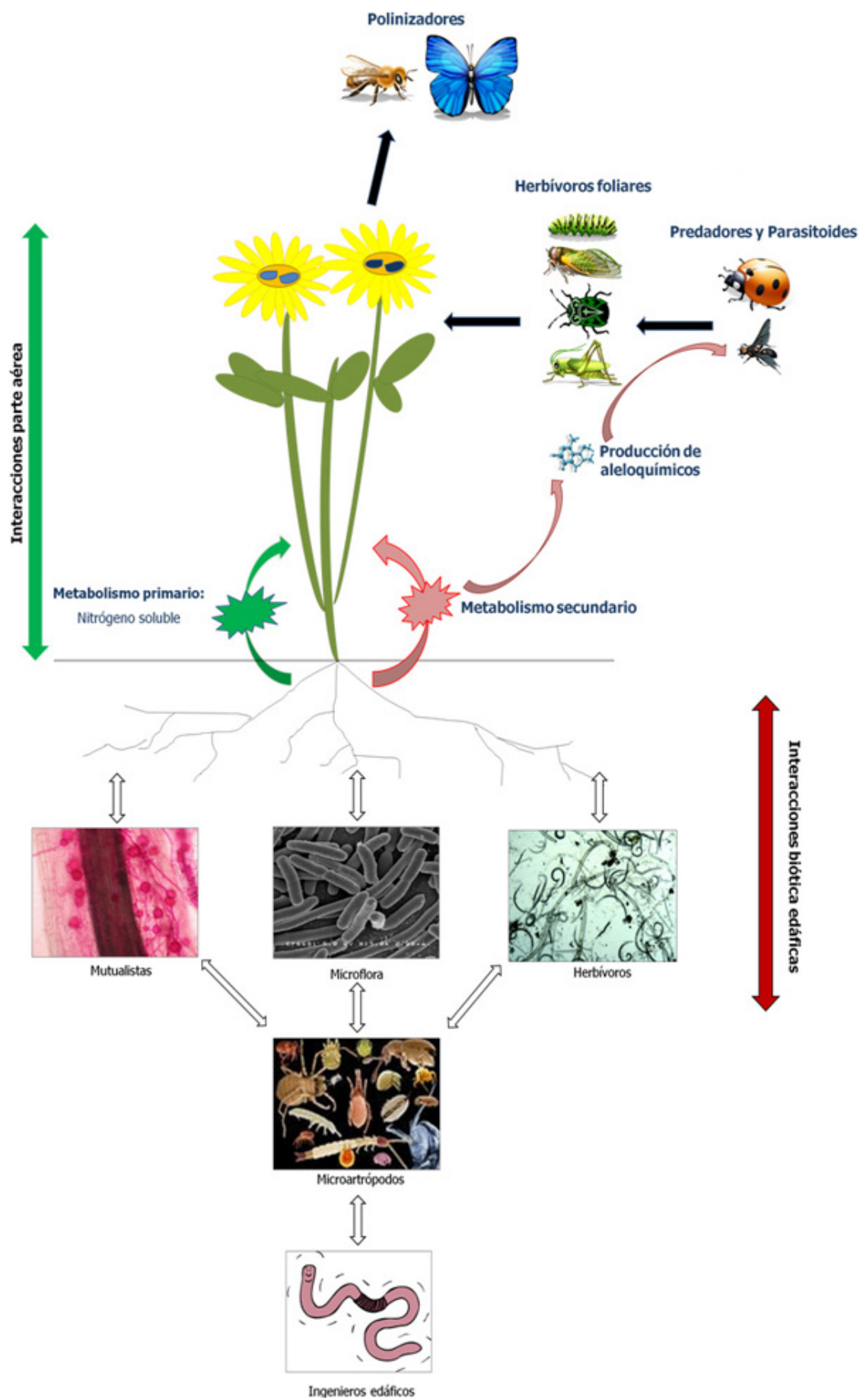


Fig. 2 Mecanismos de acción de la biota edáfica sobre las interacciones insecto-planta que se dan en la parte aérea: vía de la descomposición (metabolismo primario) o del metabolismo secundario..

La modificación del metabolismo primario mediada por organismos edáficos se puede considerar una extensión de la hipótesis de White (Masters et al. 1993). Esta hipótesis, formulada hace más de 30 años, propone que al ser el nitrógeno soluble el factor fundamental que limita el desarrollo de los insectos, las plantas que movilicen compuestos solubles del nitrógeno (fácilmente asimilables por los insectos) serán los hospedadores ideales para insectos fitófagos (White 1978). Aquellos organismos que modifiquen la disponibilidad de nutrientes, ya sean incrementando el nivel de nitrógeno soluble en planta o modificando la ubicación de estos compuestos, pueden determinar indirectamente la interacción entre la planta y los herbívoros foliares. Un ejemplo de este tipo de mediaciones en el metabolismo primario y a su vez en las interacciones de la parte aérea es el de las lombrices de tierra (Brussaard 1999; Wurst et al. 2003; Domínguez et al. 2009). Aunque estos ingenieros edáficos no están directamente asociados a las raíces de las plantas, diferentes estudios han probado que pueden tener efectos indirectos en el desarrollo de herbívoros foliares (Wurst et al. 2003). La formación de substratos orgánicos óptimos incrementa la adquisición de nitrógeno del suelo por la planta y esto redundará en un mayor crecimiento vegetal y desarrollo de los herbívoros foliares.

Esta vía de acción puede ser desencadenada por otros grupos edáficos. Por ejemplo, niveles bajos de herbivoría subterránea producidos por nematodos fitoparásitos se traducen en muchos casos en un aumento de la cantidad de exudados radiculares. Este incremento favorece la microbiota rizosférica, lo que repercute positivamente en el crecimiento de la planta y finalmente en los grupos que se dan en la masa foliar (Bardgett et al. 1999; Wurst et al. 2006). De la misma manera, las bacterias fijadoras de nitrógeno pueden afectar las interacciones en la parte foliar (Bardgett y Wardle 2003; Hines et al. 2006; Kempel et al., 2009). La actividad de las bacterias fijadoras de nitrógeno aumenta la cantidad de recursos disponibles para la planta, lo que contribuye no sólo en un mayor crecimiento sino que además permiten disponer de más materia prima para elaborar metabolitos secundarios de defensa.

Metabolismo secundario- vía defensiva

Las plantas pueden mediar las interacciones foliares mediante la inducción del metabolismo secundario (Bezemer et al. 2003; Kaplan et al. 2008a; Kaplan et al. 2008c). La mayoría de las plantas disponen de diferentes mecanismos de defensa contra agentes exógenos que se dan tanto en la parte aérea como en el suelo. Este tipo de defensas pueden ser estructurales (v.g. espinas, tricomas) o químicas (v.g. ceras, alcaloides, terpenoides, glicósidos, compuestos fenólicos). La interacción entre la planta y la biota edáfica desencadena en muchos casos una respuesta metabólica *in planta* que afecta la interacción con los herbívoros foliares. En este caso, las interacciones a nivel foliar están mediadas por el metabolismo secundario de la planta y se produce: (i) por la formación y movilización de diferentes moléculas con actividad defensiva (Van Dam y Bezemer 2006; van Dam et al. 2003; Wackers y Bezemer 2003) (ii) de manera indirecta al liberarse moléculas señal que modulan la detección de la planta nutricia por parte de los herbívoros o organismos de niveles tróficos superiores (Soler et al. 2007a; Soler et al. 2007b) (**Fig.2**).

Efecto directo: Moléculas defensivas.- Mientras que el follaje es una zona esencialmente productora, ya que allí se produce la fijación de la energía y la formación paralela de compuestos carbonados, las raíces además de encargarse de la captación de agua y de nutrientes son importantes mediadores de las defensas a nivel foliar. Las raíces son inaccesibles para la mayoría de los herbívoros de la parte aérea y por tanto, pueden actuar como lugar de producción y reservorio de productos derivados del metabolismo primario y secundario. De hecho, muchos de los alcaloides y terpenoides protectores que utilizan muchas plantas (i.e. tabaco, algodón, crucíferas) se almacenan en las raíces de donde son transportados a la masa foliar (Kaplan et al. 2008a).

En un primer momento los autores que estudiaron la influencia de los herbívoros subterráneos en las interacciones de la parte aérea, atribuyeron los cambios a variaciones en el equilibrio hídrico de la planta (Blossey y Hunt-Joshi 2003; Staley et al. 2008). Sin embargo, aunque este hecho se ha demostrado en varios estudios (Coupe et al. 2009; Staley et al. 2007), se ha visto también que la herbivoría radicular provocada por larvas de insectos y por nematodos da lugar a un aumento de compuestos defensivos en la parte aérea de la planta que es similar a la que se observa en plantas que han sufrido herbivoría foliar (Bezemer et al. 2006; Bezemer et al. 2004; Vasil'eva et al. 1998). Sin embargo, es necesario destacar que el efecto de los herbívoros edáficos no es siempre el mismo y el tipo de herbívoro influye de manera drástica en el resultado de la interacción; de esta manera, no todos los nematodos fitoparásitos tienen el mismo efecto, y éstos a su vez se diferencian de las larvas de insectos (Wurst y van der Putten 2007; Zinov'eva et al. 2004). Por otro lado, la respuesta metabólica inducida por la fauna edáfica no afecta siempre de la misma manera a herbívoros foliares con diferentes sistemas de alimentación (v.g. insectos masticadores vs. chupadores) y esto hace que en la literatura se pueden encontrar efectos en todos los sentidos (Gange et al. 2005; Kempel et al., 2009; Poveda et al. 2005). Aunque es difícil establecer un patrón único para este tipo de interacciones, lo que parece claro es que la dirección (bien raíz-hoja u hoja-raíz) en la que se produce la interacción es un factor determinante en el resultado observado (Kaplan et al. 2008b); y según esto, los herbívoros foliares son los que responden más sensiblemente a la infección por herbívoros edáficos y no al revés. Lo que incide en el hecho, que se exponía en la introducción de este artículo, de que para entender las interacciones entre insectos de la parte aérea y plantas hace falta integrar lo que ocurre bajo tierra.

La modificación del metabolismo secundario no sólo se debe a herbívoros edáficos, sino que también los hongos ecto- y endomicorrícicos pueden producir una respuesta secundaria. En el caso de las micorrizas, la interacción se debe probablemente también a la modificación de las dos vías expuestas. Es decir, por una parte el efecto de estos organismos se deba simplemente a una mejora (o deterioro) del estado nutricional de la planta pero también, en otros casos, la simbiosis pueda repercutir en la formación y movilización de sustancias defensivas (Gange et al. 1999; García-Garrido y Ocampo 2002). Al igual que en el caso de los herbívoros edáficos, el resultado de las interacciones planta-insecto depende también de las especies involucradas (Gange 2001; Gange et al. 2002; Hempel et al. 2009).

Efecto indirecto: compuestos aleloquímicos.- La mayoría de los insectos herbívoros han desarrollado estructuras especializadas para la selección, reconocimiento y posterior aceptación de una planta nutricia. Esta selección está determinada en gran medida por la detección por parte del insecto de determinados metabolitos secundarios volátiles (aleloquímicos). Las decisiones basadas en la presencia/detección de estas moléculas son importantes no sólo a la hora de alimentarse o no de una planta, sino también para la oviposición.

Diferentes estudios han demostrado que la infección a nivel radicular por determinados organismos, puede desencadenar la emisión de sustancias volátiles que atraen a los propios herbívoros o a individuos de niveles tróficos superiores (enemigos naturales e hiperparasitoides) (Rasmann et al. 2005; Soler et al. 2007b; van Tol et al. 2001). El tipo de sustancias volátiles no sólo depende de la especie de planta, sino también de las especies de herbívoros que están causando el daño. Diferentes componentes de la saliva o excreciones de los herbívoros pueden activar cascadas de señalización específicas en la planta que resultan finalmente en emisiones de diferentes aleloquímicos.

Efecto en distintos niveles tróficos.- El efecto de la biota edáfica en la parte aérea no sólo se limita a insectos herbívoros. Son ya varios los estudios que han observado importantes modificaciones en la respuesta de insectos polinizadores a infecciones radiculares con nematodos o micorrizas en la raíz (Poveda et al. 2003; Poveda et al. 2005). De la misma manera, la inhibición de las interacciones entre hongos mutualistas y las plantas de una comunidad puede repercutir también directamente en el tipo y la frecuencia de polinizadores que la visitan (Cahill et al. 2008; Wolfe et al. 2005).

La inducción de compuestos volátiles no sólo modifica la selección de plantas nutricias por herbívoros foliares, sino también por organismos de otros niveles tróficos superiores como son insectos parasitoides e hiperparasitoides (Guerrieri et al. 2004; Soler et al. 2007a; Soler et al. 2005).

Perspectivas en el estudio de interacciones

A pesar de que hasta la fecha se han publicado numerosos estudios en diferentes sistemas en los que la estructura y dinámica de la vegetación se explica por mecanismos de retroalimentación planta-suelo (Kulmatiski et al. 2008; Reynolds et al. 2003), todavía quedan bastantes lagunas conceptuales en cuanto a cómo las interacciones en la parte edáfica determinan la dinámica y estructura de las comunidades vegetales. En el siguiente apartado presento las áreas que, a mi juicio, sería interesante desarrollar por su potencial para aportar nuevas ideas en este campo.

Retroalimentación planta-suelo e interacciones complejas

La biota edáfica se ha considerado durante mucho tiempo como tremendamente inespecífica. Se asumía que mientras que los insectos fitófagos son extremadamente selectivos y pueden desplazarse de una planta a otra, la fauna edáfica al no tener estructuras sensoriales desarrolladas y una capacidad de movimiento muy limitada, no disponía apenas de capacidad para seleccionar huésped. Sin embargo, esta visión de la fauna subterránea resulta demasiado simplista y diferentes estudios han demostrado que la especificidad de la fauna y flora edáfica puede ser muy alta (de la Peña et al. 2008; Johnson et al. 2006; van der Stoep y van der Putten 2006). De hecho, el propio concepto de retroalimentación planta-suelo asume implícitamente una gran especificidad entre la biota edáfica y determinadas especies dentro de la comunidad vegetal. Además, como se ha visto recientemente, las plantas, al igual que ocurre en la parte aérea, pueden emitir sustancias aleloquímicas bajo tierra para reclutar enemigos naturales específicos de herbívoros foliares como son los nematodos entomopatógenos (Rasmann et al. 2005; Rasmann y Turlings 2008). Este hecho indica que a nivel subterráneo se pueden dar interacciones altamente complejas y por tanto, para poder entender completamente las consecuencias de la retroalimentación planta-suelo en la comunidad es necesario elucidar cuáles son las especies clave (o complejos clave) dentro de la biota edáfica (Hart et al. 2001; Hart et al. 2003).

Aunque el efecto de la biota subterránea en las interacciones insecto-planta de la parte foliar han sido profusamente estudiadas en los últimos años. Sin embargo, aspectos paralelos relacionados con cómo la interacción planta-suelo determina la formación de las comunidades de artrópodos en la parte aérea y como éstos pueden determinar las relaciones entre especies, no han sido apenas abordados (**Fig. 1B**). En otras palabras, falta información sobre cómo las interacciones entre una especie de planta y la biota edáfica pueden afectar posteriormente a otras plantas (Nilsson et al. 2008; van Ruijven et al. 2005). En relación con esta cuestión, en un experimento en el que saltamontes de la especie *Schistocerca*

gregaria fueron expuestos a plantas de *Taraxacum officinale* con o sin herbivoría subterránea (producida por el nematodo *Meloidogyne hapla*), aquellos saltamontes que se alimentaron de plantas sometidas a herbivoría subterránea demostraron una tasa de supervivencia mayor que los que estuvieron sin ella. (**Fig. 3B**). Probablemente esto es debido a que la herbivoría edáfica aumenta el nitrógeno soluble en la parte foliar y por tanto, repercute positivamente en el crecimiento y supervivencia de los saltamontes. Después de 10 días en *T. officinale*, los saltamontes supervivientes fueron transferidos a otra especie de planta donde el efecto de la primera planta nutricia se mantuvo durante más de una semana: los saltamontes expuestos a plantas de *T. officinale* con nemátodos tuvieron tasas de mortalidad significativamente inferiores (**Fig. 3B**). Además, la presencia de herbívoros subterráneos (nematodos) afectó el grado de herbivoría sufrido por la segunda planta huésped (**Fig. 3C**) (de la Peña y Van Paemelen, datos sin publicar). Por tanto, como se ilustra en el ejemplo expuesto, para entender que es lo que ocurre en la comunidad es necesario no sólo estudiar las interacciones entre una planta y los herbívoros, sino también qué ocurre en las interacciones posteriores con otras plantas de la comunidad.

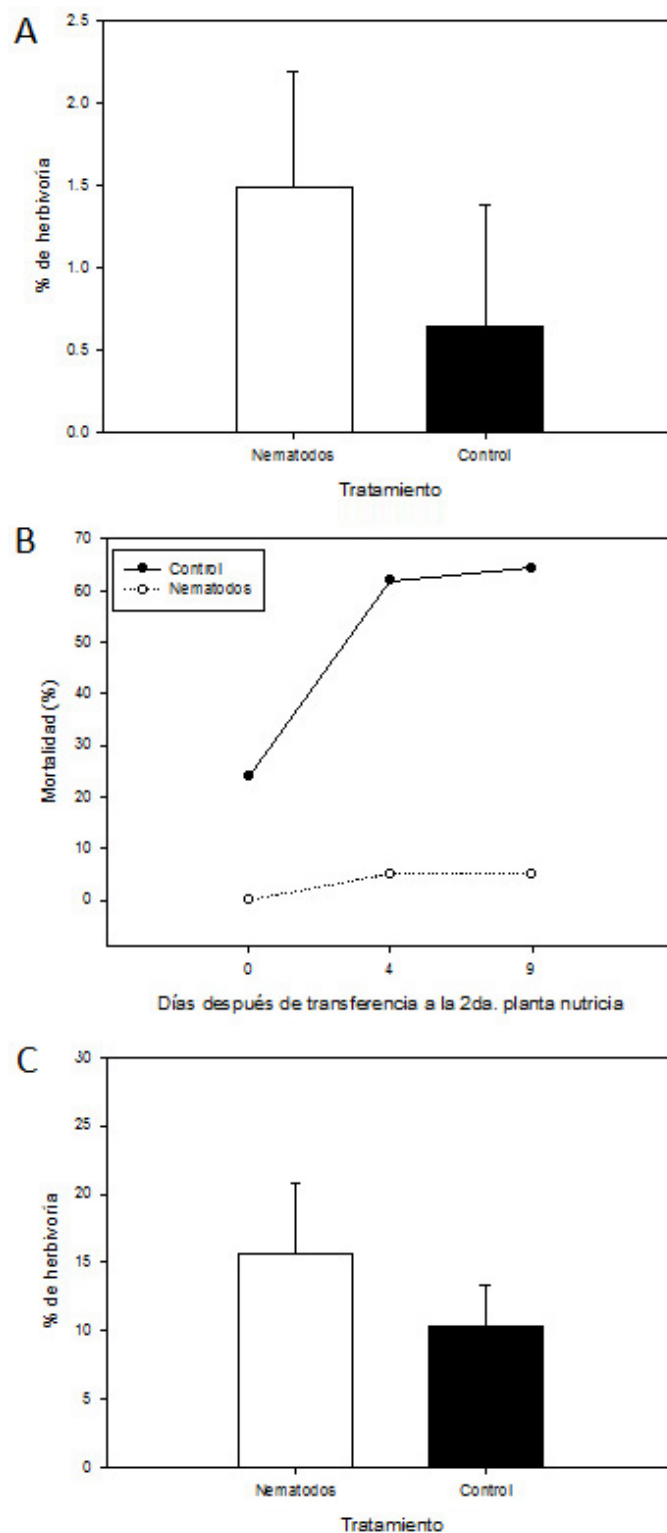


Fig.3. **A.** Porcentaje de superficie foliar consumida por el saltamontes *Schistocerca gregaria* en *Taraxaccum officinale* con herbivoría en raíz causada por el nematodo *Meloidogyne hapla* o sin herbivoría (control). **B.** Mortalidad de *Schistocerca gregaria* en plantas de *Lactuca sativa* después de 10 días previos de estancia en plantas de *Taraxaccum officinale*. **C.** Porcentaje de hojas consumidas de *L. sativa* por *Schistocerca gregaria* tras diez días en *T. officinale* con o sin nematodos

Integración de dispersión y estructura del paisaje

La biota edáfica, debido a las diferencias en el tamaño y movilidad de los organismos, actúa a diferentes escalas espaciales. Los estudios que han demostrado la influencia de las interacciones bióticas edáficas en las de la parte aérea son

mayoritariamente experimentos en los que se jugaba con la inoculación simultánea o asincrónica de dos o más organismos en diferentes partes de la planta. A pesar de la valiosa información que estos estudios han aportado, la realidad es muy diferente y las interacciones entre especies se dan de forma mucho más compleja. Por un lado, la propia estructura física del paisaje determina en gran medida la distribución de las especies de la comunidad vegetal, lo que condiciona directamente las posibles interacciones entre las plantas y los herbívoros foliares (Bossuyt y Honnay 2006; Dupre y Ehrlén 2002; Wiser y Buxton 2008). Por otro lado, la fauna y la flora edáfica junto con las propias características abióticas del suelo presentan una distribución espacial que se dan en agregados (Ettema y Wardle 2002). Aunque la presencia y la densidad de determinados organismos pueden variar en función de los cambios que se producen en la vegetación, en principio, los organismos que ocurren en la parte aérea disponen de mucha mayor movilidad en comparación con los edáficos. (Bardgett 2002; Maestre et al. 2006; Sauer et al. 2006; Verschoor et al. 2002). Así, las diferencias en la capacidad de dispersión dan lugar a un mosaico de interacciones que va cambiando en el tiempo y en el espacio y que puede determinar en gran medida la estructura y dinámica de la vegetación (Levin et al. 2003; Trakhtenbrot et al. 2005). Es por ello que para poder entender el funcionamiento de las comunidades vegetales y, en concreto, saber cómo funciona la retroalimentación planta-suelo a diferentes escalas, hay que integrar todos estos elementos: la estructura del paisaje, la dispersión de los organismos involucrados y la respuesta fisiológica de la planta a los diferentes grupos que interactúan con ella.

Una buena herramienta para abordar este tipo de interacciones complejas es el uso de modelos. Por ejemplo, en la **figura 4** se presenta el resultado de un modelo de simulación basado en cadenas de Markov en tiempo continuo, donde se estudió el efecto en la producción de una toxina en función de diferentes conformaciones del paisaje (disponibilidad de hábitat), la presencia de dos herbívoros, uno edáfico con movilidad muy limitada y otro foliar con gran movilidad. El factor determinante para la evolución de la producción de toxina depende en gran medida de la propia estructura y conectividad del territorio y por otro, el grado de movilidad del herbívoro de la parte aérea (de la Peña et. al. datos sin publicar) (**Fig. 4**). Estos resultados indican que la interacción entre organismos subterráneos y herbívoros foliares depende también del paisaje y, en un contexto más amplio, que la ubicación geográfica puede determinar la dirección en la que un determinado sistema evoluciona.

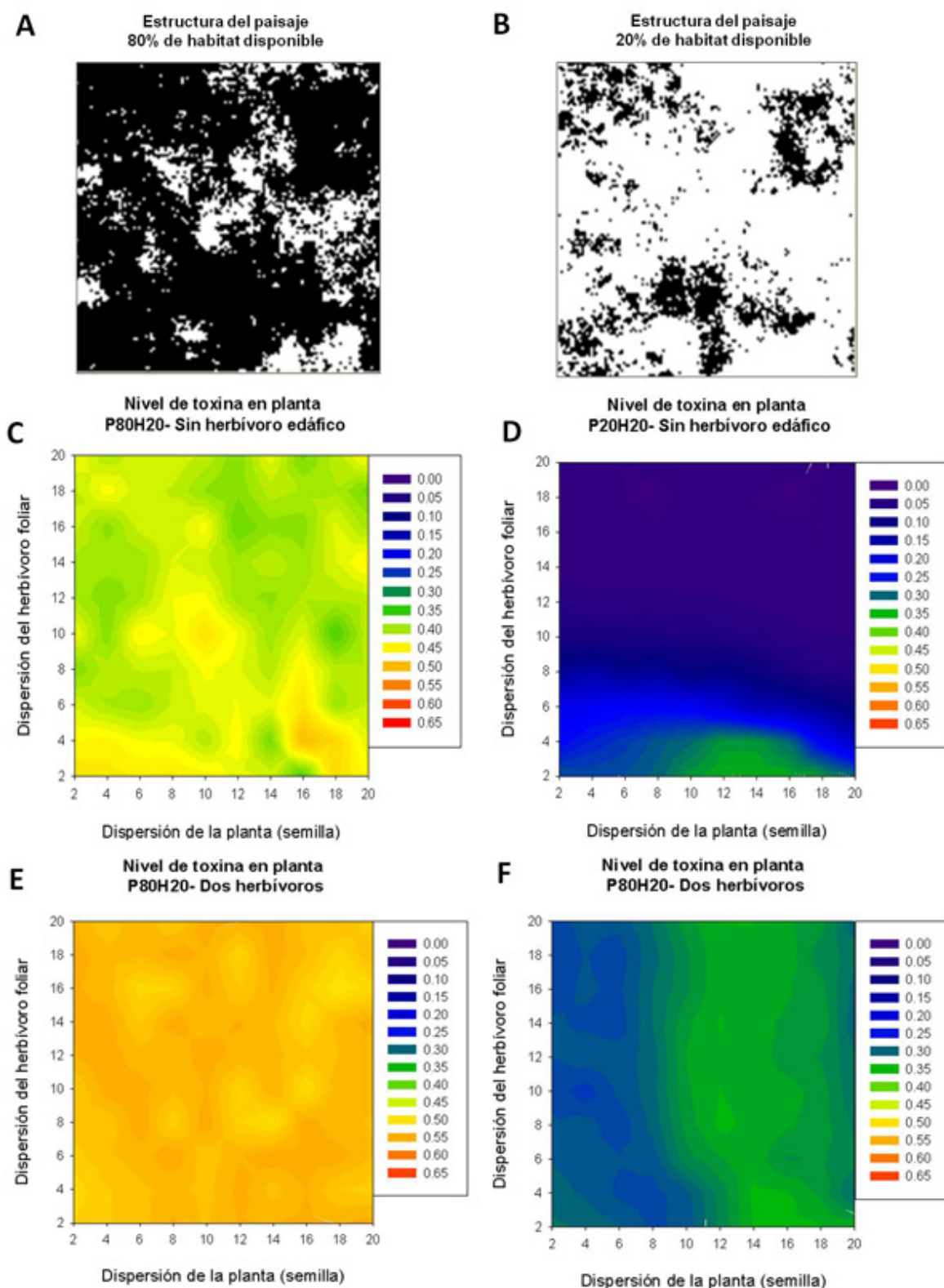


Fig. 4. Comparación de niveles de producción de toxina in planta (**C-F**) como respuesta a herbivoría foliar en función de la estructura espacial del paisaje (**A** o **B**), el tipo de interacciones planta-herbívoro (con o sin herbívoro edáfico) y la capacidad de dispersión del herbívoro foliar y de la planta (ejes Y y X, respectivamente). **A** representa un paisaje con 80% de hábitat disponible y 20% de conectividad (P80H20) y **B** un paisaje con 20% de hábitat disponible y conectividad (P20H20).

Variaciones espacio-temporales e implicaciones en ecología evolutiva

La mayoría de los estudios sobre las interacciones entre la biota edáfica y la parte aérea se han centrado fundamentalmente en los mecanismos fisiológicos de la interacción. Sin embargo, el estudio de la biota edáfica como agente determinante de la

adaptación de las plantas al medio ha pasado bastante desapercibido. Afortunadamente, en los últimos cinco años esta tendencia ha empezado a cambiar y se han publicado diferentes estudios empíricos (Daehler 2003; Hoeksema y Forde 2008; Hoeksema y Thompson 2007; Macel et al. 2007) que indican que la presión de selección que ejerce la biota edáfica sobre diferentes especies de las comunidades vegetales varía geográficamente y que, por tanto, está sujeta a historias evolutivas divergentes. Si queremos entender el funcionamiento de los ecosistemas, es imprescindible entender cómo la variación espacial y temporal de las interacciones entre las plantas y la biota edáfica determina la historia evolutiva de las comunidades vegetales y en consecuencia de los insectos foliares. Contestar a esta pregunta es en mi opinión una de las cuestiones principales que deben plantearse los ecólogos que trabajan de una u otra manera con la fauna y flora edáfica.

Agradecimientos

Agradezco a la Fundación Flamenca de Investigaciones Científicas (FWO, Bélgica) por dotarme con un contrato postdoctoral y un proyecto (FWO Research Grant G.0057.09) con el que se ha financiado parte del trabajo presentado en este artículo, al Dr. Dries Bonte su ayuda en la realización y análisis del modelo de interacciones en hábitats estructurados, a Bieke Van Paemelen su ayuda en la realización del experimento con saltamontes y varias plantas nutricias y al Dr. José María Gómez, a la Dra. Lorena Gómez Aparicio y la Dra. Susana Rodríguez-Echevarría sus comentarios en la versión inicial de este artículo.

Referencias

- Allison, S.D. 2006. Brown ground: A soil carbon analogue for the green world hypothesis? *American Naturalist* 167:619-627.
- Ayres, E., Dromph, K.M., Bardgett, R.D. 2006. Do plant species encourage soil biota that specialise in the rapid decomposition of their litter? *Soil Biology and Biochemistry* 38:183-186.
- Bardgett, R.D. 2002. Causes and consequences of biological diversity in soil. *Zoology* 105:367-374.
- Bardgett, R.D., Denton, C.S., Cook, R. 1999. Below-ground herbivory promotes soil nutrient transfer and root growth in grassland. *Ecology Letters* 2:357-360.
- Bardgett, R.D., Shine, A. 1999. Linkages between plant litter diversity, soil microbial biomass and ecosystem function in temperate grasslands. *Soil Biology and Biochemistry* 31:317-321.
- Bardgett, R.D., Wardle, D.A. 2003. Herbivore-mediated linkages between aboveground and belowground communities. *Ecology* 84:2258-2268.
- Barot, S., Blouin, M., Fontaine, S., Jouquet, P., Lata, J.C., Mathieu, J. 2007. A tale of four stories: soil ecology, theory, evolution and the publication system. *Plos One* 2(11):e1248.
- Bever, J.D. 2003. Soil community feedback and the coexistence of competitors: conceptual frameworks and empirical tests. *New Phytologist* 157:465-473.
- Bever, J.D., Westover, K.M., Antonovics, J. 1997. Incorporating the soil community into plant population dynamics: the utility of the feedback approach. *Journal of Ecology* 85:561-573.
- Bezemer, T.M., Harvey, J.A., Kowalchuk, G.A., Korpershoek, H., van der Putten, W.H. 2006. Interplay between *Senecio jacobaea* and plant, soil, and aboveground insect community composition. *Ecology* 87:2002-2013.
- Bezemer, T.M., van Dam, N.M. 2005. Linking aboveground and belowground interactions via induced plant defenses. *Trends in Ecology and Evolution* 20:617-624.
- Bezemer, T.M., Wagenaar, R., Van Dam, N.M., Van Der Putten, W.H. Wackers, F.L. 2004. Above- and below-ground terpenoid aldehyde induction in cotton, *Gossypium herbaceum*, following root and leaf injury. *Journal of Chemical Ecology* 30:53-67.
- Bezemer, T.M., Wagenaar, R., Van Dam, N.M., Wackers, F.L. 2003. Interactions between above- and belowground insect herbivores as mediated by the plant defense system. *Oikos* 101:555-562.
- Blossey, B., Hunt-Joshi, T.R. 2003. Belowground herbivory by insects: Influence on plants and aboveground herbivores. *Annual Review of Entomology* 48:521-547.

- Bossuyt, B., Honnay, O. 2006. Interactions between plant life span, seed dispersal capacity and fecundity determine metapopulation viability in a dynamic landscape. *Landscape Ecology* 21:1195-1205.
- Bradford, M.A., Jones, T.H., Bardgett, R.D., Black, H.I.J., Boag, B., Bonkowski, M., Cook, R., et al. 2002. Impacts of soil faunal community composition on model grassland ecosystems. *Science* 298:615-618.
- Brussaard, L. 1998. Soil fauna, guilds, functional groups and ecosystem processes. *Applied Soil Ecology* 9:123-135.
- Brussaard, L. 1999. On the mechanisms of interactions between earthworms and plants. *Pedobiologia* 43:880-885.
- Cahill, J.F., Elle, E., Smith, G.R., Shore, B.H. 2008. Disruption of a belowground mutualism alters interactions between plants and their floral visitors. *Ecology* 89:1791-1801.
- Cornwell, W.K., Cornelissen, J.H.C., Amatangelo, K., Dorrepaal, E., Eviner, V.T., Godoy, O., Hobbie, S.E. et al. 2008. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters* 11:1065-1071.
- Coupe, M.D., Stacey, J.N., Cahill, J.F. 2009. Limited effects of above- and belowground insects on community structure and function in a species-rich grassland. *Journal of Vegetation Science* 20:121-129.
- Daehler, C.C. 2003. Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: Implications for conservation and restoration. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34:183-211.
- De Deyn, G.B., Raaijmakers, C.E., Van der Putten, W.H. 2004. Plant community development is affected by nutrients and soil biota. *Journal of Ecology* 92:824-834.
- de la Peña, E., Vandegehuchte, M., Bonte, D., Moens, M. 2008. Analysis of the specificity of three root-feeders towards grasses in coastal dunes. *Plant and Soil* 310:113-120.
- Domínguez, J., Aira, M., Gómez-Brandón, M. 2009. El papel de las lombrices de tierra en la descomposición de la materia orgánica y el ciclo de nutrientes. *Ecosistemas* 18(2):20-31.
- Dupre, C., Ehrlen, J. 2002. Habitat configuration, species traits and plant distributions. *Journal of Ecology* 90:796-805.
- Ettema, C.H., Wardle, D.A. 2002. Spatial soil ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 17:177-183.
- Gange, A.C. 2001. Species-specific responses of a root- and shoot-feeding insect to arbuscular mycorrhizal colonization of its host plant. *New Phytologist* 150:611-618.
- Gange, A.C., Bower, E., Brown, V.K. 1999. Positive effects of an arbuscular mycorrhizal fungus on aphid life history traits. *Oecologia* 120:123-131.
- Gange, A.C., Brown, V.K., Aplin, D.M. 2005. Ecological specificity of arbuscular mycorrhizae: evidence from foliar- and seed-feeding insects. *Ecology* 86:603-611.
- Gange, A.C., Brown, V.K., Sinclair, G.S. 1993. Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi - a determinant of plant community structure in early succession. *Functional Ecology* 7:616-622.
- Gange, A.C., Stagg, P.G., Ward, L.K. 2002. Arbuscular mycorrhizal fungi affect phytophagous insect specialism. *Ecology Letters* 5:11-15.
- García-Garrido, J.M., Ocampo, J.A. 2002. Regulation of the plant defence response in arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Journal of Experimental Botany* 53:1377-1386.
- Guerrieri, E., Lingua, G., Digilio, M.C., Massa, N., Berta, G. 2004. Do interactions between plant roots and the rhizosphere affect parasitoid behaviour? *Ecological Entomology* 29:753-756.
- Haase, J., Brandl, R., Scheu, S., Schädler, M. 2008. Above and belowground interactions are mediated by nutrient availability. *Ecology* 89:3072-3081.

- Hart, M.M., Reader, R.J., Klironomos, J.N. 2001. Life-history strategies of arbuscular mycorrhizal fungi in relation to their successional dynamics. *Mycologia* 93:1186-1194.
- Hart, M.M., Reader, R.J., Klironomos, J.N. 2003. Plant coexistence mediated by arbuscular mycorrhizal fungi. *Trends in Ecology and Evolution* 18:418-423.
- Hempel, S., Stein, C., Unsicker, S.B., Auge, H., Weisser, W.W., Buscot, F. 2009. Specific bottom-up effects of AMF across a plant-herbivore-parasitoid system. *Oecologia* 160:267-277.
- Hines, J., Megonigal, J.P., Denno, R.F. 2006. Nutrient subsidies to belowground microbes impact aboveground food web interactions. *Ecology* 87:1542-1555.
- Hoeksema, J.D., Forde, S.E. 2008. A meta-analysis of factors affecting local adaptation between interacting species. *American Naturalist* 171:275-290.
- Hoeksema, J.D., Thompson, J.N. 2007. Geographic structure in a widespread plant-mycorrhizal interaction: pines and false truffles. *Journal of Evolutionary Biology* 20:1148-1163.
- Johnson, N.C., Hoeksema, J.D., Bever, J.D., Chaudhary, V.B., Gehring, C., Klironomos, J., Koide, R. et al. 2006. From Lilliput to Brobdingnag: Extending models of mycorrhizal function across scales. *Bioscience* 56:889-900.
- Kaplan, I., Halitschke, R., Kessler, A., Rehill, B.J., Sardanelli, S., Denno, R.F. 2008a. Physiological integration of roots and shoots in plant defense strategies links above- and belowground herbivory. *Ecology Letters* 11:841-851.
- Kaplan, I., Halitschke, R., Kessler, A., Sardanelli, S., Denno, R.F. 2008b. Constitutive and induced defenses to herbivory in above- and belowground plant tissues. *Ecology* 89:392-406.
- Kaplan, I., Halitschke, R., Kessler, A., Sardanelli, S., Denno, R.F. 2008c. Effects of plant vascular architecture on aboveground-belowground-induced responses to foliar and root herbivores on *Nicotiana tabacum*. *Journal of Chemical Ecology* 34:1349-1359.
- Kardol, P., Bezemer, T.M., van der Putten, W.H. 2006. Temporal variation in plant-soil feedback controls succession. *Ecology Letters* 9:1080-1088.
- Kempel, A., Brandl, R., Schädler, M. 2009. Symbiotic soil microorganisms as players in aboveground plant-herbivore interactions - the role of rhizobia. *Oikos* 118: 634-640.
- Kulmatiski, A., Beard, K.H., Stevens, J.R., Cobbold, S.M. 2008. Plant-soil feedbacks: a meta-analytical review. *Ecology Letters* 11:980-992.
- Kuyper, T.W., de Goede, R.G.M. 2006. Interactions between higher plants and soil-dwelling organisms. En: Van der Maarel, E. (Ed.), *Vegetation Ecology*, pp. 286-308, Blackwell Publishing. Oxford, UK.
- Levin, S.A., Muller-Landau, H.C., Nathan, R., Chave, J. 2003. The ecology and evolution of seed dispersal: A theoretical perspective. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34:575-604.
- Macel, M., Lawson, C.S., Mortimer, S.R., Smilauerova, M., Bischoff, A., Cremieux, L., Dolezal, J. et al. 2007. Climate vs. soil factors in local adaptation of two common plant species. *Ecology* 88:424-433.
- Maestre, F.T., Bradford, M.A., Reynolds, J.F. 2006. Soil heterogeneity and community composition jointly influence grassland biomass. *Journal of Vegetation Science* 17:261-270.
- Martinez, L.B., Pugnaire, F.I. 2009. Interacciones entre las comunidades de hongos formadores de micorrizas arbusculares y de plantas. Algunos ejemplos en los ecosistemas semiáridos. *Ecosistemas* 18(2):44-54.
- Masters, G.J., Brown, V.K., Gange, A.C. 1993. Plant mediated interactions between aboveground and belowground insect herbivores. *Oikos* 66:148-151.

- Mazzoleni, S., Bonanomi, G., Giannino, F., Rietkerk, M., Dekker, S.C., Zucconi, F. 2007. Is plant biodiversity driven by decomposition processes? An emerging new theory on plant diversity. *Community Ecology* 8:103-113.
- Newsham, K.K., Fitter, A.H., Watkinson, A.R. 1995. Multifunctionality and biodiversity in arbuscular mycorrhizas. *Trends in Ecology and Evolution* 10:407-411.
- Nilsson, M.C., Wardle, D.A., DeLuca, T.H. 2008. Belowground and aboveground consequences of interactions between live plant species mixtures and dead organic substrate mixtures. *Oikos* 117:439-449.
- Poveda, K., Steffan-Dewenter, I., Scheu, S., Tschardtke, T. 2003. Effects of below- and above-ground herbivores on plant growth, flower visitation and seed set. *Oecologia* 135:601-605.
- Poveda, K., Steffan-Dewenter, I., Scheu, S., Tschardtke, T. 2005. Effects of decomposers and herbivores on plant performance and aboveground plant-insect interactions. *Oikos* 108:503-510.
- Rasmann, S., Kollner, T.G., Degenhardt, J., Hiltbold, I., Toepfer, S., Kuhlmann, U., Gershenzon, J. et al. 2005. Recruitment of entomopathogenic nematodes by insect-damaged maize roots. *Nature* 434:732-737.
- Rasmann, S., Turlings, T.C.J. 2008. First insights into specificity of belowground tritrophic interactions. *Oikos* 117:362-369.
- Reynolds, H.L., Packer, A., Bever, J.D., Clay, K. 2003. Grassroots ecology: Plant-microbe-soil interactions as drivers of plant community structure and dynamics. *Ecology* 84:2281-2291.
- Rodríguez-Echeverría, S. 2009. Organismos del suelo: la dimensión invisible de las invasiones por plantas no nativas. *Ecosistemas* 18(2):32-43.
- Sauer, T.J., Cambardella, C.A., Meek, D.W. 2006. Spatial variation of soil properties relating to vegetation changes. *Plant and Soil* 280:1-5.
- Soler, R., Bezemer, T.M., Van der Putten, W.H., Vet, L.E.M., Harvey, J.A. 2005. Root herbivore effects on above-ground herbivore, parasitoid and hyperparasitoid performance via changes in plant quality. *Journal of Animal Ecology* 74:1121-1130.
- Soler, R., Bezemer, T.M., Cortesero, A.M., Van der Putten, W.H., Vet, L.E.M., Harvey, J.A. 2007a. Impact of foliar herbivory on the development of a root-feeding insect and its parasitoid. *Oecologia* 152:257-264.
- Soler, R., Harvey, J.A., Kamp, A.F.D., Vet, L.E.M., Van der Putten, W.H., Van Dam, N.M., Stuefer, J.F., et al. 2007b. Root herbivores influence the behaviour of an aboveground parasitoid through changes in plant-volatile signals. *Oikos* 116:367-376.
- Staley, J.T., Mortimer, S.R., Morecroft, M.D. 2008. Drought impacts on above-belowground interactions: Do effects differ between annual and perennial host species? *Basic and Applied Ecology* 9:673-681.
- Staley, J.T., Mortimer, S.R., Morecroft, M.D., Brown, V.K., Masters G.J. 2007. Summer drought alters plant-mediated competition between foliar- and root-feeding insects. *Global Change Biology* 13:866-877.
- Trakhtenbrot, A., Nathan, R., Perry, G., Richardson, D.M. 2005. The importance of long-distance dispersal in biodiversity conservation. *Diversity and Distributions* 11:173-181.
- van Dam, N.M., Bezemer, T.M. 2006. Chemical communication between roots and shoots - Towards an integration of aboveground and belowground induced responses in plants. *Chemical Ecology: from Gene to Ecosystem* 16:127-143.
- van Dam, N.M., Harvey, J.A., Wackers, F.L., Bezemer, T.M., van der Putten, W.H., Vet, L.E.M. 2003. Interactions between aboveground and belowground induced responses against phytophages. *Basic and Applied Ecology* 4:63-77.
- van der Putten, W.H. 1997. Plant-soil feedback as a selective force. *Trends in Ecology and Evolution* 12:169-170.
- van der Putten, W.H., Vet, L.E.M., Harvey, J.A., Wackers F.L. 2001. Linking above- and belowground multitrophic interactions of plants, herbivores, pathogens, and their antagonists. *Trends in Ecology and Evolution* 16:547-554.

- van der Stoel, C.D., van der Putten, W.H. 2006. Pathogenicity and host range of Heterodera arenaria in coastal foredunes. *Nematology* 8:255-263.
- van der Stoel, C.D., van der Putten, W.H., Duyts, H. 2002. Development of a negative plant-soil feedback in the expansion zone of the clonal grass Ammophila arenaria following root formation and nematode colonization. *Journal of Ecology* 90:978-988.
- van Ruijven, J., De Deyn, G.B., Raaijmakers, C.E., Berendse, F., van der Putten, W.H. 2005. Interactions between spatially separated herbivores indirectly alter plant diversity. *Ecology Letters* 8:30-37.
- van Tol, R., van der Sommen, A.T.C., Boff, M.I.C., van Bezooijen, J., Sabelis, M.W., Smits, P.H. 2001. Plants protect their roots by alerting the enemies of grubs. *Ecology Letters* 4:292-294.
- Vasil'eva, I.S., Zinov'eva, S.V., Paseshnichenko, V.A., Udalova, Z.V. 1998. Protective effect of furostanol glycosides on plants infected with root-knot nematode *Meloidogyne incognita*. *Applied Biochemistry and Microbiology* 34:508-511.
- Verschoor, B.C., Pronk, T.E., de Goede, R.G.M., Brussaard, L. 2002. Could plant-feeding nematodes affect the competition between grass species during succession in grasslands under restoration management? *Journal of Ecology* 90:753-761.
- Wackers, F.L., Bezemer, T.M. 2003. Root herbivory induces an above-ground indirect defence. *Ecology Letters* 6:9-12.
- Wardle, D.A. 2002, *Communities and Ecosystems: linking the aboveground and belowground components*. Monographs in population biology, v. 34. Princeton, Princeton University Press, New Jersey, USA.
- Wardle, D.A., Bardgett, R.D., Klironomos, J.N., Setälä, H., van der Putten, W.H., Wall, D.H. 2004. Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science* 304:1629-1633.
- White, T.C.R. 1978. Importance of a relative shortage of food in animal ecology. *Oecologia* 33:71-86.
- Wiser, S.K., Buxton, B.C. 2008. Context matters: Matrix vegetation influences native and exotic species composition on habitat islands. *Ecology* 89:380-391.
- Wolfe, B.E., Husband, B.C., Klironomos, J.N. 2005. Effects of a belowground mutualism on an aboveground mutualism. *Ecology Letters* 8:218-223.
- Wurst, S., Langel, R., Reineking, A., Bonkowski, M., Scheu, S. 2003. Effects of earthworms and organic litter distribution on plant performance and aphid reproduction. *Oecologia* 137:90-96.
- Wurst, S., Langel, R., Rodger, S., Scheu, S. 2006. Effects of belowground biota on primary and secondary metabolites in Brassica oleracea. *Chemoecology* 16:69-73.
- Wurst, S., van der Putten, W.H.. 2007. Root herbivore identity matters in plant-mediated interactions between root and shoot herbivores. *Basic and Applied Ecology* 8:491-499.
- Zinov'eva, S.V., Vasyukova, N.I., Ozeretskovskaya, O.L. 2004. Biochemical aspects of plant interactions with phytoparasitic nematodes: A review. *Applied Biochemistry and Microbiology* 40:111-119.