

NEMATOLOGICAL REVIEW

**CONTROL BIOLÓGICO DE NEMATODOS
PARASITOS DE PLANTAS**

Rodrigo Rodríguez-Kábana

Department of Plant Pathology, Auburn University, Alabama Agricultural Experiment Station, Auburn, AL 36849, EE.UU.

Accepted:

17.III.1991

Accepted:

RESUMEN

Rodríguez-Kábana, R. 1991. Control biológico de nematodos parásitos de plantas. *Nematropica* 21:111-122.

El desarrollo de poblaciones y las actividades de los fitonematodos en el suelo están limitadas por organismos antagonísticos. Algunas especies bacterianas (*Pasteuria penetrans*) y de otros procariotes son parásitos obligados de nematodos que pueden matar o inhibir a los nematodos por medio de la producción de toxinas, metabolitos, o fermentos que destruyen los huevos u otras formas del ciclo de vida de los nematodos. Entre las bacterias de la rizosfera hay muchas que son antagonísticas a los nematodos. Los hongos "atrapadores" de nematodos, como ciertas especies de *Arthrobotrys*, *Catenaria*, y *Oligospora*, forman estructuras miceliales con las que pueden inmovilizar y destruir nematodos. Existen también hongos que invaden el cuerpo de los nematodos y forman endoesporas dentro de ellos (*Myzocyrtium* spp., *Haptoglossa* spp.). Otras especies fungosas (*Gliocladium* spp., *Paecilomyces* spp., *Verticillium* spp.) penetran y destruyen huevos, hembras, o quistes de nematodos. Entre los organismos del suelo que son antagonísticos o depredadores de los nematodos hay microartropodos, nematodos (ordenes Dorylaimida y Mononchida), y protozoos. La inoculación del suelo con especies microbianas antagonísticas a los nematodos con el fin de aumentar o estimular el control biológico no ha dado resultados prácticos para la agricultura. Sin embargo, la adición de mejoradores orgánicos al suelo puede llegar a estimular actividades microbianas detriminentales para los fitonematodos. Los mejoradores con alto contenido de quitina y (o) N aminado son los más eficaces para controlar fitonematodos. En la práctica los mejoradores orgánicos con alto contenido de N aminado sirven para controlar fitonematodos y proveer una nutrición adecuada a las plantas. Los sistemas de producción agrícola determinan la composición y las actividades de la microbiota del suelo en relación a los nematodos. Existen sistemas de producción que aumentan el nivel de antagonismo de microorganismos del suelo contra los nematodos.

Palabras clave: antibiosis, antagonismo, cambios de cultivo, control biológico, enmiendas, hongos atrapadores de nematodos, manejo de plagas, patología de nematodos, rizosfera, rotaciones, toxinas.

ABSTRACT

Rodríguez-Kábana, R. 1991. Biological control of plant-parasitic nematodes. *Nematropica* 21:111-122.

Population development and activities of plant-parasitic nematodes in soil are limited by a number of antagonistic organisms. Bacteria and other prokaryotes can parasitize

nematodes directly (*Pasteuria penetrans*) or may kill or inhibit nematodes through production of toxins, metabolites, or enzymes that destroy eggs or other life stages of the animals. Many rhizosphere bacteria are antagonistic to nematodes. Nematode trapping fungi such as species of *Arthrobotrys*, *Catenaria*, *Oligospora*, among others, form mycelial structures with which they can immobilize and destroy nematodes. Other fungi invade the nematode body forming endospores (*Myzocyttium* spp., *Haptoglossa* spp.), while others (*Gliocladium* spp., *Paecilomyces* spp., *Verticillium* spp.) penetrate and destroy eggs, females, or cysts. Other soil organisms that are antagonistic or predatory of nematodes include microarthropods, nematodes (orders Dorylaimida and Mononchida), and protozoans. Efforts to inoculate soil with microbial species antagonistic to phytonematodes to enhance biological control have not been successful for practical agriculture. The addition of organic amendments to soil can stimulate microbial activities detrimental to plant-parasitic nematodes. Amendments containing chitinous materials and (or) amine N are most effective for controlling nematodes. Organic amendments with high amine N content can be used practically to suppress phytonematodes and provide adequate nutrition to crops. Cropping systems determine the composition and activities of the soil microbiota antagonistic to nematodes. Some cropping systems increase the level of microbial antagonism to nematodes in soil.

Key words: amendments, antibiosis, antagonism, biological control, cropping systems, crop rotations, cultural practices, nematode pathology, nematode trapping fungi, pest management, rhizosphere, toxins.

INTRODUCCION

Los fitonematodos como organismos habitantes del suelo están en competencia constante con otros componentes de la biología del suelo. Cuando se analizan las curvas de desarrollo poblacional de muchas de las especies de fitonematodos de importancia económica se puede concluir que estas especies tienen un potencial reproductivo casi ilimitado. En el caso de los nematodos de las agallas (*Meloidogyne* spp.) la capacidad de producción de huevos es tan elevada que, considerada en conjunto con un ciclo de vida relativamente corto (3-6 semanas), lleva a pensar que debieran ser siempre especies predominantes del suelo. Sabemos que no es así y que existen mecanismos reguladores en el suelo que mantienen las poblaciones de fitonematodos dentro de ciertos niveles determinados por el equilibrio dinámico existente en el suelo entre todos los organismos. Es decir que los fitonematodos tienen "enemigos" muy eficaces que limitan sus niveles poblacionales.

Los conocimientos sobre organismos antagónicos de fitonematodos son casi tan viejos como los que se tienen sobre la importancia económica de los fitonematodos en la producción agrícola. En 1877 Kühn (26,27) descubrió un hongo patógeno de hembras de *Heterodera schachtii* que describió como *Tarichium auxiliare* Kühn y que hoy conocemos como *Catenaria auxiliaris* (Kühn) Tribe. Debido al efecto devastador de *H. schachtii* en la producción de la remolacha azucarera en Europa numerosos investigadores en la postrimerias del siglo pasado y principios del presente continuaron, y aun ampliaron, las investigaciones de

Kühn con el fin de determinar el grado de antagonismo a *H. schachtii* existente en el suelo y determinar el valor práctico de estos organismos para controlar el nematodo. Estas primeras investigaciones precisaron que los nematodos, al igual que otras especies de organismos, también tenían una patología basada en el efecto del ataque de numerosas especies de hongo.

El descubrimiento por Carter (6) en 1943 que el dicloropropeno es un nematocida eficaz y económico permitió en los años subsiguientes efectuar experimentos de campo en gran escala con éste y otros fumigantes semejantes. Los resultados obtenidos establecieron en firme la gran importancia de los fitonematodos en la producción agrícola mundial. Esto sirvió para estimular las investigaciones nematológicas en la agricultura, no sólo en la práctica del llamado control químico sino también en otros muchos aspectos de la ecología de nematodos. Hoy sabemos que existen una microflora y una microfauna en el suelo cuyas especies son antagonistas o reguladoras de las actividades de los fitonematodos. Estos conocimientos han sido recopilados y evaluados periódicamente en varias reseñas de la literatura (5,8,18,19,21,22,23,24, 29,44,48,54,56).

En este trabajo se presenta una síntesis de lo que se sabe sobre lucha biológica contra fitonematodos apuntando lo que se ha logrado en términos prácticos con este método de control.

LOS ENEMIGOS DE LOS FITONEMATODOS

Bacterias y Otros Organismos Procarióticos

Sayre y Starr han publicado recientemente (49) un análisis sobre la información disponible sobre este tema. Existen en la naturaleza no sólo especies bacterianas que son directamente patógenas o parásitas de fitonematodos sino también muchas otras cuyas actividades metabólicas dan lugar a la producción de compuestos tóxicos para los fitonematodos.

En los campos de arroz después de la inundación se desarrollan condiciones anaeróbicas bajo las cuales los fitonematodos desaparecen gradualmente del suelo. Johnston (20) demostró que el proceso de anaeróbicas. Estos ácidos y en especial el propiónico y el butírico en piónico y butírico por *Clostridium butyricum* y otras especies de bacterias anaeróbicas. Estos ácidos y en especial en propiónico y el butírico en estado no-iónico son nematocidas para *Tylenchorhynchus martinii*. Hollis y Rodríguez-Kábana determinaron (15) que existe una asociación directa entre la adición de materia orgánica al suelo, la anaerobiosis, y la producción de ácidos orgánicos (butírico + propiónico) a niveles nematocidas. También, los mismos autores observaron, en lo que fue la primera prueba fehaciente de control biológico natural en el campo, que en las plantaciones de arroz de Luisiana existe una asociación entre presencia

de *Desulfovibrio desulfuricans*, producción de SH_2 y el descenso en las poblaciones de fitonematodos (43).

La descomposición natural de materia orgánica nitrogenada en el suelo produce liberación de amoníaco mediada por la actividad de bacterias amonificantes. El NH_3 es un compuesto nematicida (47) cuya actividad depende del pH del suelo ya que el NH_4^+ no es tóxico para los nematodos (40). Existe una relación lineal entre el contenido de nitrógeno (Kjeldahl) en la materia orgánica y la capacidad nematicida de la misma (34,40) cuando se utiliza como abono o estiércol. El proceso de amonificación en el suelo es complejo y está basado en las actividades de las enzimas proteolíticas y las de las desaminasas de numerosas especies de microorganismos presentes en todos los suelos fértiles (45).

Los cianuros son otros metabolitos de ciertas bacterias del suelo que, como los sulfuros, son inhibidores del transporte de electrones en los procesos de respiración de organismos aeróbicos. La producción de CNH por especies de *Chromobacterium* ha sido correlacionada con las actividades nematicidas de estas especies de bacterias (58).

La exotoxina termoestable producida por *Bacillus thuringiensis* var. *thuringiensis* es nematicida *in vitro* (16,39) aunque no es eficaz en el suelo; al parecer, esta proteína es destruida rápidamente en el suelo sin tener efectos duraderos sobre fitonematodos.

Thorne (55) siguiendo observaciones hechas en 1906 por Cobb (7), describió un protozoo parásito de nematodos al que denominó *Dubosqia penetrans*. Estudios ulteriores llevaron a pensar a Mankau (30,31) que este organismo no era un protozoario sino una bacteria que denominó *Bacillus penetrans* (Thorne 1940) Mankau 1975. Más recientemente Sayre y Starr designaron la bacteria como *Pasteuria penetrans* (ex Thorne 1940) Sayre et Starr 1985. Esta bacteria es un parásito obligado y común de especies de *Meloidogyne* y de otras especies de importancia económica en géneros como *Pratylenchus*, *Xiphinema*, *Helicotylenchus* (49). Es de distribución mundial aunque su papel en la regulación de la dinámica poblacional de fitonematodos en campos agrícolas no está bien esclarecido (54).

Con *Meloidogyne* spp. (48,49) las endoesporas de *P. penetrans* se adhieren a las larvas infectivas y posteriormente germinan desarrollándose el parásito en el nematodo de tal manera que la hembra del *Meloidogyne* en la raíz en vez de producir huevos se llena de endoesporas de *P. penetrans*. Al romperse la cutícula de la hembra de *Meloidogyne* las esporas se dispersan en el suelo completándose así el ciclo de vida de la bacteria. La posibilidad de utilizar este organismo en la lucha biológica ha estimulado numerosas investigaciones. La limitante principal sobre la utilización práctica de *P. penetrans* es la producción de endoesporas dado el carácter obligatorio del parasitismo de la bacteria con los nematodos.

Otras especies de bacterias que han sido implicadas como patogénicas de fitonematodos pertenecen al género *Pseudomonas* y en especial la especie *P. denitrificans* (1,17). Especies del género *Serratia* entre las cuales hay un buen número que son patogénicas de insectos, también pueden serlo de nematodos (14,17). Muchas de las especies de *Serratia* son quitinolíticas lo que puede dotarlas con la capacidad de destruir partes de las membranas externas de los huevos de los tilénquidos (49). Algunas de las bacterias de la rizosfera de las plantas son antagonistas de nematodos y se han efectuado ensayos para evaluar la utilización de las mismas en el control de nematodos (38,51).

Hay información sobre asociaciones detrimentales para nematodos con otros microorganismos no mencionados, e.g., organismos semejantes a rickettsias en *Heterodera goettingiana*, *Heterodera glycines*, y en *Globodera rostochiensis* (11,49,50), actinomicetos y varias especies de nematodos (49).

Hongos

Comenzando con el mencionado descubrimiento de Kühn de la patogenicidad de *C. auxiliaris* para *H. schachtii*, hay descripciones sobre numerosas especies de hongos antagonistas de nematodos. Estos hongos se pueden clasificar de acuerdo con la forma o método con el que se desarrollan en los nematodos. Hay un grupo de especies denominadas "destructoras de nematodos". Son especies parásitas de los estados vermiformes de nematodos. Barron (3) publicó una excelente reseña sobre estos hongos a los que divide en especies "depredadoras" y otras endoparásitas. Las especies depredadoras también llamadas "atrapadoras" de nematodos se caracterizan por desarrollar estructuras especializadas para capturar nematodos. Así unas especies (*Stylopage* spp.) efectúan la captura por medio de hifas adhesivas individuales, otras (*Arthrobotrys* spp., *Oligospora* spp.) forman verdaderas redes adhesivas y aun otras (*Dactylaria* spp., *Nematoctonus* spp.) poseen unas especies de nódulos con los que se adhieren a los nematodos. También entre los hongos "atrapadores" de nematodos hay especies (*Dactylaria* spp., *Arthrobotrys* spp.) que forman anillos constringentes con los cuales capturan nematodos y otras (*Dactylaria* spp.) que también forman anillos con el mismo fin pero que no son constringentes. Entre estos hongos las especies más eficaces son las que poseen varios tipos de las estructuras descritas para capturar nematodos.

Los hongos endoparásitos de nematodos no exhiben un desarrollo micelial extenso fuera del cuerpo de los nematodos hospedadores; casi todo el desarrollo de estos hongos es dentro del hospedador y las esporas que producen son casi siempre la única estructura del ciclo de vida de estos hongos que se encuentran en el suelo. Las especies de estos hongos tienen una amplia gama taxonómica. Así hay quitridiomycetos (*Catenaria*

spp.), oomicetos (*Myzocytiium* spp., *Haptoglossa* spp.), zigomicetos (*Meristacrum* spp.), numerosos deuteromicetos (especies de *Cephalosporium*, *Harposporium*, *Verticillium*) y aun algunos basidiomicetos como *Nematotonus* spp.

En la década subsecuente a 1950 se pensó que los hongos depredadores y endoparásitos podrían utilizarse de manera práctica para controlar fitonematodos a nivel de campo. Esto dió lugar a varias y a veces extensas investigaciones basadas en la inoculación de suelos con estos hongos. Estos estudios casi sin excepción dieron resultados decepcionantes (54). Estos hongos se desarrollan rápidamente tras la adición de materia orgánica al suelo. La descomposición de esta materia en el suelo da lugar a un crecimiento exponencial de las poblaciones bacterianas y también de nematodos bacteriófagos. Son estos principalmente, y no los fitonematodos, los que sirven de hospedadores (substrato) para los hongos depredadores y endoparásitos. Sólo en muy pocos casos se ha tenido éxito en el control de nematodos con estos hongos y aun en esos casos no se han podido reproducir las experiencias con resultados consistentes (3,54).

Existen también en los suelos especies de hongos con un cierto grado de especialización en la destrucción de huevos y quistes de fitonematodos. Morgan-Jones analizó recientemente la literatura sobre este tema (35,36). De acuerdo con este investigador, hay un buen número de especies de hongos asociados con los quistes y huevos de nematodos en los géneros *Globodera*, *Heterodera* y *Meloidogyne*, muchas de las cuales son destructivas de los huevos de estos nematodos. Aunque son numerosos los géneros y especies de hongos que se han descrito asociados con estos nematodos sólo se encuentran consistentemente especies en los géneros *Cylindrocarpon*, *Exophiala*, *Fusarium*, *Gliocladium*, *Paecilomyces*, y *Verticillium*. La posibilidad de inocular suelos con estos hongos para controlar fitonematodos ha sido ensayada con varias especies en años recientes. De todas las experiencias descritas sólo han tenido éxito las efectuadas con especies de *Verticillium* de la sección *Posttrata* (24) y con especies de *Paecilomyces* (10,18,19). Aun así como ha apuntado Sterling (54) en la mayoría de los ensayos con éxito los hongos se añadieron al suelo utilizando grandes cantidades (10-50 t/ha) de substrato (materia orgánica) colonizada con los hongos y no se puede desechar la posibilidad de que el control de nematodos logrado se deba a la estimulación de las actividades de la microflora del suelo por la materia orgánica añadida y que no tenga relación con los hongos inoculados en el suelo. Hay que hacer notar que casi todas las especies de hongos destructores de huevos de fitonematodos se encuentran en todo suelo agrícola. Estas especies se caracterizan por tener una fase saprófita lo que explica la amplia distribución de estos hongos en los suelos ya que pueden supervivir durante períodos en los que los nematodos son escasos o ausentes.

Otros Enemigos

Es una observación casi centenaria que hay nematodos depredadores de otros nematodos. Muchas especies en los ordenes Mononchida y Dorylaimida se las consideran como tales. Son especies cosmopolitas cuyas dinámicas de población estan relacionadas de cierta manera con las fluctuaciones en el número de otros nematodos (48,53,54). Estos hechos han dado a pensar también que se puedan "manipular" las poblaciones de estos nematodos depredadores para controlar los otros fitoparásitos. Este concepto, aunque viejo, no ha llegado a traducirse a la práctica (54).

Muchas especies de protozoos, microartropodos y arácnidos del suelo han sido observados frecuentemente atacando nematodos (53,57). Al parecer el efecto de estos ataques sobre poblaciones de fitonematodos es mínimo y la posibilidad de utilizar esta microfauna en el control biológico de nematodos es remota.

CONSIDERACIONES PRACTICAS

Si bien sabemos que los fitonematodos tienen un buen número de enemigos en el suelo que efectúan un papel regulador sobre sus poblaciones cabe preguntar, ¿que ventajas podemos sacar de estos conocimientos? Ya se ha mencionado que la práctica de suplementar las poblaciones de microorganismos del suelo con especies antagonicas a nematodos no ha dado buenos resultados. Esta práctica aunque atractiva conceptualmente está limitada por el costo de las grandes cantidades de materia orgánica necesarias como substrata para poder introducir un organismo en el suelo (44,54). Hay que considerar que en los suelos fértiles normales existe un equilibrio biológico que es difícil alterar y que sólo se puede modificar por "saturación", es decir, añadiendo tales cantidades de materia orgánica colonizada por el organismo a introducir en el suelo que en efecto cambia la microbiota del suelo, lo que es extremadamente costoso. Hay que considerar también que si todos los suelos tienen especies de microorganismos antagonicas a los fitonematodos, entonces, ¿por qué hay que introducir especies antagonicas? Se puede pensar en desarrollar métodos que estimulen las actividades antagonicas de especies indígenas o naturales de los suelos. Esto se ha logrado con la adición de materia orgánica al suelo y efectuando cambios en las prácticas de producción agrícola que llevan a un aumento en las actividades de los organismos antagonistas de los fitonematodos.

Los Mejoradores Orgánicos

El control de nematodos por medio de la adición de materia orgánica al suelo es el método práctico más antiguo de control biológico y es un

tema sobre el cual hay varias reseñas (2,32,37,40,45,52). Linford *et al.* en 1938, basado en experiencias sobre el manejo de *Meloidogyne* con abonos orgánicos (28), tenían la opinión de que el grado de control que obtuvieron en sus ensayos se debía al aumento en el número de microorganismos consecuente a la adición de la materia orgánica al suelo. Esto ocasionaba un incremento de las poblaciones de nematodos microbívoros, y a su vez, en un aumento en las actividades de hongos destructores de esos nematodos, lo que de alguna forma llevaba a la destrucción de los fitonematodos. Actualmente sabemos que los procesos de descomposición de la materia orgánica en el suelo son complejos y que las actividades microbianas asociadas a estos procesos dependen no sólo de las condiciones edáficas sino también de la composición química y estructura de la materia orgánica. Con un mayor entendimiento de estos procesos se han podido “diseñar” mejoradores orgánicos de tal composición que al aplicarlos al suelo sirven como seleccionadores de grupos de microorganismos antagonísticos de fitonematodos (45). La descomposición de la celulosa y la quitina en el suelo está mediada por las actividades, entre otras, de especies de hongos en los géneros *Humicola*, *Gliocladium*, *Phoma*, *Fusarium*, *Cheatomium* y *Cylindrocladium*, muchas de cuyas especies son precisamente las destructoras de huevos y quistes de nematodos fitopatogénicos (12,33,35,42,45,46). Estos conocimientos han permitido el desarrollo de productos comerciales que sirven para controlar nematodos y que a la vez proveen a las plantas con una nutrición adecuada. Existe también la posibilidad de desarrollar productos basados en la estimulación de las actividades de organismos amonificantes del suelo. La adición de materia orgánica con alto contenido de N aminado produce un aumento de las actividades proteolíticas del suelo y en liberación de NH_3 . Estos procesos llevan a la destrucción de los fitonematodos ya que el amoníaco es nematicida (34,40,45,47).

Prácticas Agronómicas

Existen sistemas de producción en los cuales los fitonematodos nunca llegan a desarrollar poblaciones a niveles que causan pérdidas de importancia económica. Tradicionalmente se ha pensado que en estos sistemas la regulación de las poblaciones de fitonematodos se debía al hecho de que, casi sin excepción, los sistemas tenían períodos de rotación con plantas que no eran hospedadores de los nematodos. Al profundizar las investigaciones sobre estos sistemas “supresores” de fitonematodos se ha determinado que la supresión se debe al estímulo del desarrollo de microorganismos antagonísticos de nematodos y de otros patógenos del suelo, generado por esos sistemas de producción. En el sur de Méjico el sistema de producción de maíz en combinación con las leguminosas *Canavalia ensiformis* y *Mucuna deeringiana* lleva a una reducción en el

número de fitonematodos en contraste con otros sistemas de producción (13). Kerry *et al.* en Inglaterra han descubierto una relación entre los sistemas de producción y la incidencia de organismos antagónicos de la *Heterodera avenae* (24). Bernard y Self (4) en Tennessee han demostrado que las prácticas agronómicas tienen un efecto significativo sobre la dinámica de población de hongos destructores de huevos de fitonematodos. Culbreath *et al.* encontraron (9) que en suelos arenosos y ácidos de Alabama, existe una relación entre la fertilidad del suelo y el grado de parasitismo de huevos de *Meloidogyne arenaria* causado por hongos.

Todas estas investigaciones indican, aunque pocas lo indican claramente, que es posible “manipular” la microflora de los suelos por medio de prácticas agronómicas, de manera que se permita establecer condiciones favorables al desarrollo de especies antagónicas a los fitonematodos. Dentro de estas consideraciones cabe pensar que si existen microorganismos en la rizosfera de las plantas que son antagónicos de nematodos (25) la selección de cultivos y aun de cultivares dentro de cada especie cultivada puede tener mucha importancia en la regulación de poblaciones de fitonematodos en el suelo.

LITERATURA CITADA

1. ADAMS, R. E., y J. J. EICHMULLER. 1963. A bacterial infection of *Xiphinema americanum*. *Phytopathology* 53:745.
2. BADRA, T., M. A. SALEH, y B. A. OTEIFA. 1979. Nematicidal activity and composition of some organic fertilizers and amendments. *Revue de Nématologie* 2:29-36.
3. BARRON, G. L. 1977. The nematode destroying fungi. Canadian Biological Publications: Guelph, Ontario.
4. BERNARD, E. C., y L. H. SELF. 1987. Nematophagous fungi in a *Heterodera glycines*-infested field with different cropping-tillage regimes. *Journal of Nematology* 19:513 (Abstr.).
5. BROWN, E. B. 1978. Cultural and biological control methods. Pp. 269-282 en J. F. Southey, ed. *Plant Nematology*. Her Majesty's Stationary Office: London.
6. CARTER, W. 1943. A promising new soil amendment and disinfectant. *Science* 97:383-384.
7. COBB, N. A. 1906. Fungus maladies of the sugar cane, with notes on associated insects and nematodes. Hawaii Sugar Plant Assoc. Exp. Stn., Div. Pathol. Physiol. Bull. 5:163.
8. COOK, R. J., y K. F. BARKER. 1983. The nature and practice of biological control of plant pathogens. APS Press: St. Paul, Minnesota, U.S.A.
9. CULBREATH, A. K., R. RODRIGUEZ-KABANA, y G. MORGAN-JONES. 1984. An agar disc method for isolation of fungi colonizing nematode eggs. *Nematropica* 14:145-154.
10. DAVIDE, R. G. 1985. Summary report on the current status, progress, and needs for *Meloidogyne* research in region VI. Pp. 369-372 en J. N. Sasser y C. C. Carter, eds. *An Advanced Treatise on Meloidogyne*, Vol. 1. North Carolina State University Graphics: Raleigh.
11. ENDO, B. Y. 1979. The ultrastructure and distribution of an intracellular bacterium-like microorganism in tissues of larvae of the soybean cyst nematode, *Heterodera glycines*. *Journal of Ultrastructure Research* 67:1.

12. GODOY, G., R. RODRIGUEZ-KABANA, R. A. SHELBY, y G. MORGAN-JONES. 1983. Chitin amendments for control of *Meloidogyne arenaria* in infested soil. II. Effects on microbial population. *Nematropica* 13:63-74.
13. GRANADOS ALVAREZ, N. 1989. La rotación con leguminosas como alternativa para reducir el daño causado por fitopatógenos del suelo y elevar la producción del agrosistema maíz en el trópico húmedo. Tesis Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados, Montecillo, México.
14. GRIMONT, P. A. D., y F. GRIMONT. 1981. The genus *Serratia*. Chapter 97 en M. P. Starr, H. Stolp, H. G. Truper, A. Balows, y H. G. Schlegel, eds. *The Prokaryotes: A Handbook on Habitats, Isolation, and Identification of Bacteria*. Springer-Verlag: Berlin.
15. HOLLIS, J. P., y R. RODRIGUEZ-KABANA. 1966. Rapid kill of nematodes in flooded soil. *Phytopathology* 56:1015-1019.
16. IGNOFFO, C. M., y V. H. DROPKIN. 1977. Deleterious effects of the thermostable toxin of *Bacillus thuringiensis* on species of soil-inhibiting, myceliophagous, and plant parasitic nematodes. *Journal of the Kansas Entomological Society* 50:394.
17. IIZUKA, H., K. KOMAGATA, T. KAWAMURA Y. KUNII, y M. SHIBUYA. 1962. Nematocidal action of microorganisms. *Agricultural and Biological Chemistry* 26:199.
18. JATALA, P. 1986. Biological control of plant-parasitic nematodes. *Annual Review of Phytopathology* 24:453-489.
19. JATALA, P. 1985. Biological control of nematodes. Pp. 303-308 en J. N. Sasser y C. C. Carter, eds. *An Advanced Treatise on Meloidogyne*, Vol. 1. North Carolina State University Graphics: Raleigh.
20. JOHNSON, A. W. 1982. Managing nematode populations in crop production. Pp. 193-203 en *Nematology in the Southern Region of the United States*. Southern Cooperative Series Bulletin 276.
21. KERRY, B. R. 1989. Fungi as biological control agents for plant parasitic nematodes. Pp. 153-170 en J. M. Whipps y R. D. Lumsden, eds. *Biotechnology of Fungi for Improving Plant Growth*. Cambridge University Press: Cambridge.
22. KERRY, B. R. 1988. Fungal parasites of cyst nematodes. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 24:293-305.
23. KERRY, B. R. 1987. Biological control. Pp. 233-263 en R. H. Brown y B. R. Kerry, eds. *Principles and Practice of Nematode Control in Crops*. Academic Press: Sidney.
24. KERRY, B. R. 1980. Biocontrol: Fungal parasites of female cyst nematodes. *Journal of Nematology* 12:253-259.
25. KLOPPER, J. W., R. RODRIGUEZ-KABANA, J. A. McINROY, y D. J. COLLINS. 1991. An analysis of populations and physiological characterization of microorganisms in rhizospheres of plants with antagonistic properties to phytopathogenic nematodes. *Plant and Soil* (in press).
26. KUHN, J. 1881. Die Ergebnisse der Versuche zur Ermittlung der Ursache der Rübenmudigkeit und zur Erforschung der Natur der Nematoden. Bericht aus dem phisiologischen Laboratorium und der Versuchanstalt des landwirtschaftlichen Instituts der Universität Halle 3:1-153.
27. KUHN, J. 1877. Vorläufiger Bericht über die bisherigen Ergebnisse der seit dem Jahre 1875 im Auftrage des vereins für Rübenzucker-Industrie ausgeführten Versuche zur Ermittlung der Ursache der Rübenmudigkeit des Bodens und zur Erforschung der Natur der Nematoden. *Zeitschrift des Vereins für die Rübenzucker-Industrie des Deutschen Reich* (ohne Band). Pp. 452-457.
28. LINFORD, M. B., F. YAP, y J. M. OLIVEIRA. 1938. Reduction of soil populations of the root-knot nematode during decomposition of organic matter. *Soil Science* 45:127.

29. MANKAU, R. 1980. Biological control of nematode pests by natural enemies. Annual Review of Phytopathology 18:415-440.
30. MANKAU, R. 1975. *Bacillus penetrans* n. comb. causing a virulent disease of plant-parasitic nematodes. Journal of Invertebrate Pathology 26:333.
31. MANKAU, R. 1975. Prokaryote affinities of *Dubosqui penetrans*, Thorne. Journal of Protozoology. 21:31.
32. MANKAU, R. 1968. Reduction of root-knot disease with organic amendments under semifield conditions. Plant Disease Reporter. 52:315-319.
33. MIAN, I. H., G. GODOY, R. A. SHELBY, R. RODRIGUEZ-KABANA, y G. MORGAN-JONES. 1982. Chitin amendments for control of *Meloidogyne arenaria* in infested soil. Nematropica 12:71-84.
34. MIAN, I. H., y R. RODRIGUEZ-KABANA. 1982. Soil amendments with oil cakes and chicken litter for control of *Meloidogyne arenaria*. Nematropica 12:205-220.
35. MORGAN-JONES, G., y R. RODRIGUEZ-KABANA. 1988. Fungi colonizing cysts and eggs. Pp. 39-58 en G. O. Poinar y Hans-Börje Jansson, eds. Diseases of Nematodes. CRC Press: Boca Ratón, Florida, EE.UU.
36. MORGAN-JONES, G., y R. RODRIGUEZ-KABANA. 1985. Phytonematode pathology: Fungal modes of action. A perspective. Nematropica 15:107-114.
37. MULLER, R., y P. S. GOOCH. 1982. Organic amendments in nematode control, an examination of the literature. Nematropica 12:319-326.
38. OOSTENDORP, M., y R. A. SIKORA. 1989. Seed treatment with antagonistic rhizobacteria for the suppression of *Heterodera schachtii* early root infection of sugar beet. Revue de Nématologie 12:77-83.
39. PRASAD, S. S. V., K. V. B. R. TILAK, y K. G. GOLLAKOTA. 1972. Role of *Bacillus thuringiensis* var. *thuringiensis* on the larval survivability and egg hatching of *Meloidogyne* spp., causative agent of root-knot disease. Journal of Invertebrate Pathology 20:377.
40. RODRIGUEZ-KABANA, R. 1986. Organic and inorganic amendments to soil as nematode suppressants. Journal of Nematology 18:129-135.
41. RODRIGUEZ-KABANA, R., D. BOUBE, y R. W. YOUNG. 1990. Chitinous materials from blue crab for control of root-knot nematode. II. Effect of soybean meal. Nematropica 20:153-168.
42. RODRIGUEZ-KABANA, R., D. BOUBE, y R. W. YOUNG. 1989. Chitinous materials from blue crab for control of root-knot nematode. I. Effect of urea and enzymatic studies. Nematropica 19:53-74.
43. RODRIGUEZ-KABANA, R., J. W. JORDAN, y J. P. HOLLIS. 1965. Nematodes: biological control in rice fields - role of hydrogen sulfide. Science 148:524-526.
44. RODRIGUEZ-KABANA, R., y G. MORGAN-JONES. 1988. Potential of nematode control by mycofloras endemic in the tropics. Journal of Nematology 20:191-203.
45. RODRIGUEZ-KABANA, R., G. MORGAN-JONES, y I. CHET. 1987. Biological control of nematodes: Soil amendments and microbial antagonists. Plant and Soil 100:237-247.
46. RODRIGUEZ-KABANA, R., G. MORGAN-JONES, y B. OWNLEY-GINTIS. 1984. Effects of chitin amendments to soil on *Heterodera glycines*, microbial populations, and colonization of cysts by fungi. Nematropica 14:10-25.
47. RODRIGUEZ-KABANA, R., R. A. SHELBY, P. S. KING, y M. H. POPE. 1982. Combinations of anhydrous ammonia and 1,3-dichloropropenes for control of root-knot nematodes in soybean. Nematropica 12:61-69.
48. SAYRE, R. M. 1980. Promising organisms for biocontrol of nematodes. Plant Disease 64:527-532.
49. SAYRE, R. M., y M. P. STARR. 1988. Bacterial diseases and antagonisms of nematodes. Pp. 69-101 en G. O. Poinar y Hans-Börje Jansson, eds. Diseases of Nematodes, Vol. I. CRC Press: Boca Ratón, Florida, EE.UU.

50. SHEPHERD, A. M., S. A. CLARK, y A. KEMPTON. 1973. An intracellular microorganism associated with the tissue of *Heterodera* spp. *Nematologica* 19:31.
51. SIKORA, R. A. 1988. Interrelationship between plant health promoting rhizobacteria, plant parasitic nematodes and soil microorganisms. *Med. Fac. Landbouww. Rijksuniv. Gent* 53:867-878.
52. SINGH, R. S., y K. SITARAMAIAH. 1973. Control of plant parasitic nematodes with organic amendments of soil. Final Technical Report. Effect of organic amendments, green manuring and inorganic fertilizers on root-knot of vegetable crops. *Exp. Stan. & Agric. Pantagar, India Res. Bull. No. 6.* 289 pp.
53. SMALL, R. W. 1988. Invertebrate predators. Pp. 73-92 *en* G. O. Poinar y Hans-Börje Jansson, eds. *Diseases of Nematodes. Vol. II.* CRC Press: Boca Ratón, Florida, EE.UU.
54. STIRLING, G. R. 1988. Biological control of plant-parasitic nematodes. Pp. 93-139 *en* G. O. Poinar y Hans-Börje Jansson, eds. *Diseases of Nematodes. Vol. II.* CRC Press: Boca Ratón, Florida, EE.UU.
55. THORNE, G. 1940. *Duboscqui penetrans* n. sp. (Sporozoa: Microsporidia, Nosematidae), a parasite of the nematode *Pratylenchus pratensis* (de Man) Filipjev. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington* 7:51.
56. TRIBE, H. T. 1977. Pathology of cyst-nematodes. *Biological Reviews* 52:477-507.
57. WALTER, D. E., y E. K. IKONEN. 1989. Species, guilds, and functional groups: Taxonomy and behavior in nematophagous arthropods. *Journal of Nematology* 21:315-327.
58. WILT, G. R., y R. E. SMITH. 1970. Studies on the interactions of aquatic bacteria and aquatic nematodes. *Water Resour. Res. Inst. Bull.* 701, 1.

Recibido para publicar:

8.II.1991

Received for publication: