



Scientia Agropecuaria

Web page: <http://revistas.unitru.edu.pe/index.php/scientiaagrop>

Facultad de Ciencias
Agropecuarias

Universidad Nacional de
Trujillo



REVIEW

Ecological interactions of nematophagous fungi and their potential use in tropical crops

Interacciones ecológicas de los hongos nematófagos y su potencial uso en cultivos tropicales

Adela Quevedo^{1,2,3} ; Freddy Magdama^{3,4} ; Jessenia Castro² ; Marcos Vera-Morales^{3,*} 

¹ Universidad Técnica de Manabí, Maestría Académica con Trayectoria de Investigación en Sanidad Vegetal. Código Postal 130105, Portoviejo, Manabí. Ecuador.

² Universidad Técnica de Manabí, Facultad de Ingeniería Agronómica. Código Postal 130105, Portoviejo, Manabí. Ecuador.

³ Escuela Superior Politécnica del Litoral, Centro de Investigaciones Biotecnológicas del Ecuador. Campus Gustavo Galindo km 30.5 vía Perimetral, P.O. Box 09-01-5863, Guayaquil. Ecuador.

⁴ Escuela Superior Politécnica del Litoral, Facultad de Ciencias de la Vida. Campus Gustavo Galindo km 30.5 vía Perimetral, P.O. Box 09-01-5863, Guayaquil. Ecuador.

* Corresponding author: mxvera@espol.edu.ec (M. Vera-Morales).

Received: 21 September 2021. Accepted: 15 February 2022. Published: 28 March 2022.

Abstract

Nematophagous fungi can feed on nematodes under nutrient-poor conditions. They live in the soil and their study is important because of their possible use in the biocontrol of phytoparasitic nematodes. These fungi can be cultivated in the laboratory using different media and substrates, making them potential agents for agricultural use in tropical environments. The objective was to review recent scientific advances in the ecological interactions of nematophagous fungi and their prey, with emphasis on their use as biological controllers. Given the importance of their interactions in the soil, diversity, abundance, dispersal, and colonization of different types of habitats, these fungal microorganisms can be specialists or generalists in the predation of nematode populations in their various stages (egg, juvenile or adult). The different scientific advances and applications of predatory fungi in some tropical crops in Latin American countries are also briefly described. After these explorations, it is possible to conclude that the integrated application of microorganisms in the soil could improve the production of some cultivars by efficiently reducing nematode populations. In addition, it could improve the structure of soil trophic interactions, with environmentally benign treatments that reduce the use of chemical pesticides.

Keywords: biological control; tropical crops; ecology; nematophagous fungi; nematodes.

Resumen

Los hongos nematófagos son capaces de alimentarse de nematodos en condiciones de escasez de nutrientes. Viven en el suelo y su estudio es importante dado el posible uso en el biocontrol de nematodos fitoparásitos. Estos hongos pueden ser cultivados en laboratorio usando diferentes medios y sustratos, convirtiéndose en potenciales agentes para uso de la agricultura en entornos tropicales. El objetivo fue revisar los avances científicos recientes en las interacciones ecológicas de los hongos nematófagos y sus presas, con énfasis en la utilización como controlador biológico. Dada la importancia de sus interacciones en el suelo, diversidad, abundancia, dispersión y colonización de diferentes tipos de hábitats, estos microorganismos fúngicos pueden ser especialistas o generalistas en la depredación de poblaciones de nematodos en sus diversos estadios (huevo, juvenil o adultos). También se describe brevemente los diferentes avances científicos y aplicaciones que han tenido los hongos depredadores en algunos cultivos tropicales de países de Latinoamérica. Después de estas exploraciones, es posible concluir que la aplicación integrada de microorganismos en el suelo podría mejorar la producción de algunos cultivares reduciendo eficientemente las poblaciones de nematodos. Además, podría mejorar la estructura de las interacciones tróficas del suelo, con tratamientos ambientalmente benignos que disminuyan la utilización de pesticidas químicos.

Palabras clave: control biológico; cultivos tropicales; ecología; hongos nematófagos; nematodos.

DOI: <https://dx.doi.org/10.17268/sci.agropecu.2022.009>

Cite this article:

Quevedo, A., Magdama, F., Castro, J., & Vera-Morales, M. (2022). Interacciones ecológicas de los hongos nematófagos y su potencial uso en cultivos tropicales. *Scientia Agropecuaria*, 13(1), 97-108.

1. Introducción

Los ecosistemas poseen diversos grupos de microorganismos que interactúan entre ellos y con plantas y animales para mantener la organización funcional de sus componentes (Topalović & Heuer, 2019). Entre los organismos más importantes se encuentran los hongos y nematodos por su enorme abundancia en el planeta (Yu et al., 2021). La población de nematodos se ha calculado en $4,4 \pm 0,64 \times 10^{20}$ individuos distribuidos en todos los hábitats naturales (van den Hoogen et al., 2019). Los hongos y nematodos coexisten en una variedad de ecosistemas naturales y artificiales (Stelinski et al., 2019), particularmente en la rizosfera de las plantas de los diferentes cultivos agrícolas (Hamza et al., 2020).

Actualmente se han descrito alrededor de 700 especies de hongos que pueden alimentarse de nematodos (Jiang et al., 2017), por lo que pueden influir en la diversidad y abundancia, así como en la estructura de la comunidad. Algunos hongos nematófagos se encuentran entre los enemigos más importantes de los nematodos y pueden reducir sustancialmente su número en el suelo (Li et al., 2015). Sin embargo, la abundancia y la actividad depredadora puede verse afectada por ciertos factores como la temperatura, la humedad y la textura de los suelos (Xiang et al., 2010).

Los hongos nematófagos se distribuyen mundialmente y se encuentran formando parte de la biodiversidad de los suelos (Farah et al., 2019). Por ejemplo, el género *Arthrobotrys* es uno de los más frecuentes en los muestreos de campo (Hafeez et al., 2020). Los hongos depredadores capturan a sus presas mediante la modificación de sus hifas en variadas formas y tamaños, incluidas hifas adhesivas, redes adhesivas, anillos constrictores, botones adhesivos y anillos no constrictores (Vidal-Diez de Ulzurrun & Hsueh, 2018). La formación de estructuras de atrapamiento es un indicador de que los hongos y los nematodos interactúan y compiten entre sí. Los hongos nematófagos son capaces de producir estructuras de atrapamiento para capturar los nematodos vivos en el suelo, matarlos y emplearlos para su nutrición (Zhang et al., 2014).

Las recientes investigaciones ponen en evidencia la importancia de las funciones de los microorganismos del suelo, así como las interacciones ecológicas que se producen entre ellos, siendo crucial para el desarrollo de nuevas innovaciones en el sector agrario, especialmente para un mayor rendimiento de los cultivos tropicales (Ahmad et al., 2021; Olivares et al., 2021a; Peng et al., 2021; Zhang et al., 2020). Aunque se ha demostrado que el control fúngico puede reducir las poblaciones de nematodos formadores de agallas en un 45% en comparación con condiciones no controladas, el uso de nematicidas químicos sigue siendo uno de los principales medios de utilización (Peiris et al., 2020; Saxena, 2018). Entonces, las preocupaciones por la creciente contaminación de los sistemas de producción por el uso descontrolado de pesticidas han aumentado la demanda de mayores estudios para el desarrollo de agentes de control biológico, razón por la cual aumenta el interés por conocer las interacciones naturales de los hongos

nematófagos. Por tanto, el objetivo de esta revisión fue discutir sobre la biología y mecanismos de acción de los hongos nematófagos que se encuentran naturalmente y que pueden ser aprovechados para el biocontrol contra nematodos fitoparásitos de cultivos tropicales, la cual servirá de utilidad para los investigadores que diseñan programas de control biológico.

2. Hongos nematófagos

Los hongos nematófagos han generado enorme importancia para diversos estudios de distribución, ecología, sistemática y su potencial utilización en el control biológico. Se encuentran en todo el mundo, formando parte de los principales grupos de los hongos inferiores (Chytridiomycetes, Zygomycetes) de los hongos superiores (Ascomycetes, Basidiomycetes y Deuteromycetes) (Dasgupta & Khan, 2015), incluso de otros protistas como Oomycetes, que, a pesar de compartir ciertos fenotipos de crecimiento y características morfológicas, así como modos de nutrición y nichos ecológicos (Klinter et al., 2019), difieren de los hongos verdaderos (Thines, 2018).

Los hongos nematófagos viven en el suelo donde capturan y matan a los nematodos para utilizarlos como fuente de nutrientes (Meerupati et al., 2013). Además, emplean diferentes estructuras de captura especializadas para atrapar a sus presas, por lo que aumenta la diversidad de adaptaciones morfológicas de las trampas (Yang et al., 2007), las cuales están provistas de proteínas que les permiten establecer un contacto firme con la presa para posteriormente penetrar la cutícula y devorarlos (Figura 1) (Andersson et al., 2014; Dijksterhuis et al., 1994). Existe una variada diversidad de estructuras de atrapamiento de los hongos nematófagos que se forman después de la inducción de estímulos externos (Nordbring-Hertz, 2004) o de manera espontánea (Dijksterhuis et al., 1994). Se han estudiado cinco tipos de estructuras morfológicas (Tabla 1). La red adhesiva es la más distribuida, formada por una capa de polímeros extracelulares fibrilares que se forman a partir de una hifa vegetativa que se curva para fusionarse con la hifa principal (Rosén et al., 1997).

En general, las trampas adhesivas utilizan polímeros extracelulares que se acumulan en el lugar de la infección. En el caso de los anillos constrictores, estos atrapan a su presa por medio de una rápida hinchazón de las células del anillo. Los anillos de constricción están formados por tres células que aumentan rápidamente su volumen cerrando la abertura para atrapar a su presa (5-8 μm de ancho y 20-28 μm de longitud), luego las hifas penetran, paralizan y consumen al nematodo (Liu et al., 2012). De entre los tipos de trampas, los botones adhesivos son los más efectivos en el atrapamiento de los nematodos, pues sólo una célula puede capturar nematodos grandes (Ji et al., 2020). Mientras que los anillos constrictivos suelen ser más eficientes que las redes adhesivas en reducir las poblaciones de nematodos (Cooke, 1963). Por tanto, dependiendo de la especie, los hongos nematófagos difieren en su capacidad parasitaria.

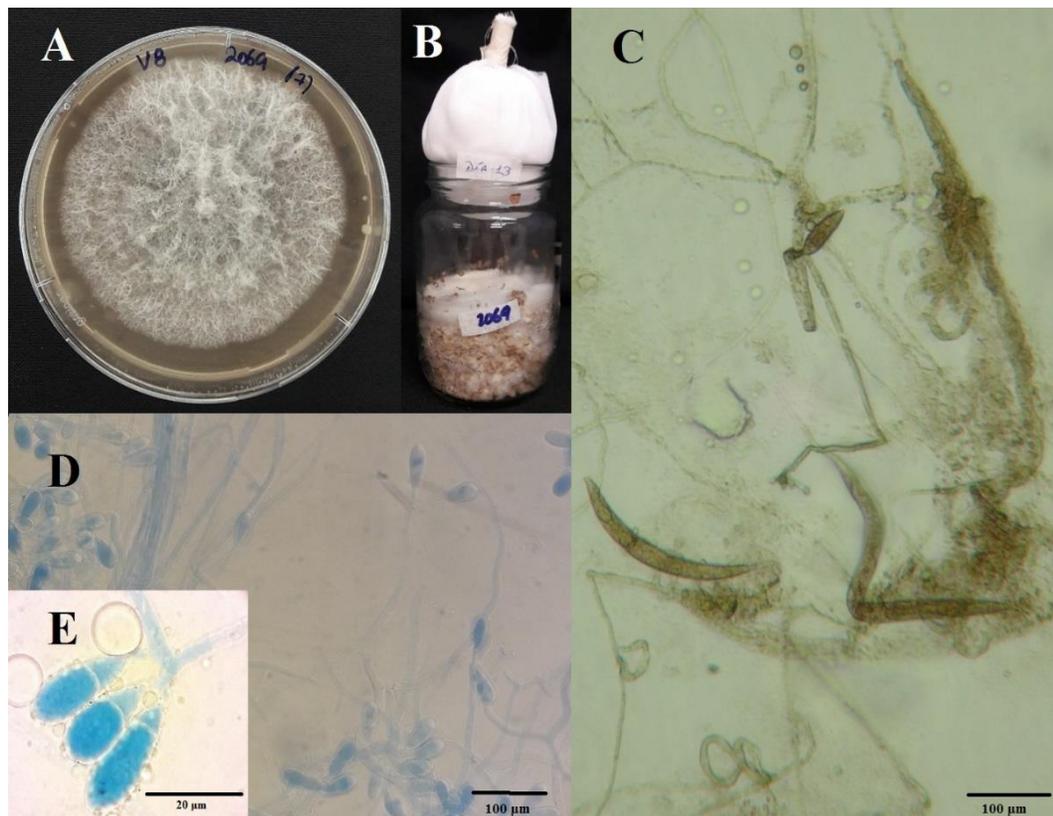


Figura 1. Observación de hongos nematofagos y la formación de estructuras de atrapamiento contra nematodos. (A) Crecimiento micelial de *Arthrobotrys musiformis* (Drechsler) Matsush en medio de cultivo sintético de jugo v8 durante 7 días. (B) Crecimiento micelial de *A. musiformis* en sustrato de quinua durante 13 días. (C) Estructuras de atrapamiento de *A. javanicus* contra nematodos. (D) Estructuras morfológicas de *A. javanicus* (Rifai & R.C. Cooke) Jarow (Conidióforo, célula conidiógena, Conidios). (E) Conidios *A. javanicus*.

Tabla 1

Taxonomía, estructura de atrapamiento y proceso de infección de los hongos nematofagos Deuteromycetes

Representantes de hongo nematofago	Estructura de atrapamiento	Proceso de infección	Referencias
<i>A. oligosporus</i> Fresen <i>A. vermicola</i> (R.C. Cooke & Satchuth.) Rifai <i>D. musiformis</i> Drechsler	Redes adhesivas	Reconocimiento mediante interacción lectina-carbohidrato lo que termina con la unión firme al nematodo.	(Tunlid et al., 1992)
<i>Drechslerella dactyloides</i> (Drechsler) M. Scholler, Hagedorn & A. Rubner	Anillos constrictores	Los nematodos ejercen presión en el anillo activando las proteínas G lo que conduce a un aumento citoplasmático. Las células del anillo se expanden y contraen la abertura, dejando al nematodo atrapado.	(Chen et al., 2001; Liu et al., 2012)
<i>Dactylellina haptotyla</i> (Drechsler) M. Scholler, Hagedorn & A. Rubner <i>D. appendiculata</i> (Anastasiou) M. Scholler, Hagedorn & A. Rubner	Esporas adhesivas y anillos no constrictores	Los botones adhesivos son los más eficientes para capturar nematodos. Se adhieren a la cutícula y penetran en su interior para devorarlos.	(Ji et al., 2020)
<i>Gamsylella cionopaga</i> E.C. Yang	Columnas adhesivas	Las columnas pueden extenderse, doblarse y anastomosarse y unirse a otras estructuras de captura multicelular. Las células adhesivas contiguas pueden atrapar a un nematodo, cada una penetrando y formando un bulbo de infección	(Dowsett et al., 1984)

2.1 Sustrato y requerimientos ambientales de los hongos nematofagos

Los hongos nematofagos están ampliamente distribuíos en casi todos los tipos de suelo, alrededor de la zona radicular de las plantas, en el estiércol y en material vegetal en descomposición (Webster & Weber, 2007) por lo que también se encuentran formando parte de la

estructura microbiológica de los cultivares tropicales. La transición del estilo de vida de los hongos nematofagos es una respuesta de los microorganismos a las señales del entorno, incluidos los compuestos secretados por nematodos (Nordbring-Hertz et al., 2011). Estudios demuestran que la presencia de hongos depredadores requiere de factores que contribuyan en su estilo de vida

como pH, humedad, nutrientes y materia orgánica (Morgan et al., 1997), así como múltiples factores edáficos que pueden contribuir a la presencia de este tipo de hongos (Olivares et al., 2021a; Olivares et al., 2021b). En el hongo *Duddingtonia flagrans* (Dudd.) R.C. Cooke la temperatura óptima para la producción de trampas es de 30 °C, logrando inducir entre 700-800 trampas/cm²/2días (Grønvold et al., 1996).

Las condiciones del ambiente y el sustrato inciden en el efecto depredador de los hongos nematofagos. Se ha reportado que la aplicación de estiércol de vaca puede favorecer la depredación de *A. dactyloides* y reducir el número de nudos de raíces, hembras, masas de huevos y número total de nematodos en campo (Kumar & Singh, 2006). Así mismo, la introducción de residuos de vainas de garbanzo puede proporcionar energía para la supervivencia y colonización de los hongos nematofagos *Acronium strictum* W. Gams y *Aspergillus terreus* Thom (Singh & Mathur, 2010). Las enmiendas orgánicas suelen estimular las actividades de los microorganismos, especialmente aquellos que son antagonistas de los nematodos parásitos de plantas (Akhtar & Malik, 2000). Por tanto, los organismos del suelo se ven afectados directamente por la calidad de desechos orgánicos aplicados (Eo et al., 2012), considerándose un factor clave de sostenibilidad para mejorar la función de la estructura del suelo (Ghani et al., 2019).

2.2 Ecología de los hongos nematofagos y sus presas

Numerosos enemigos en el entorno natural atacan a los nematodos y reducen sus poblaciones. Los enemigos incluyen ácaros (Ekmen et al., 2010), colémbolos (Hodson et al., 2012), bacterias (Bajaj & Walia, 2005), otros nematodos (Helmberger et al., 2017) y un grupo de hongos nematofagos. Los hongos nematofagos regulan la abundancia de los nematodos por medio de la competencia para colonizar una amplia variedad de hábitats, ocupando una importante posición entre los microorganismos que regulan la densidad en el suelo. Algunas especies de *Metarhizium* utilizan el hábitat de sus presas favoreciendo a la planta en la reducción de poblaciones de nematodos (St. Leger & Wang, 2020). La capacidad de matar nematodos proporciona una fuente de nitrógeno que puede intercambiar con la planta por carbono (Ciancio et al., 2016).

Aunque la interacción en los microcosmos del suelo es compleja, existen microhábitats que revelan una correlación positiva entre la densidad de propágulos de hongos nematofagos y sus presas (Jaffee et al., 1992). El número de trampas en los hongos nematofagos aumenta significativamente con el tamaño y la motilidad de los juveniles de nematodos (Xie et al., 2010), así como también por las condiciones del entorno, el contacto con nematodos o por compuestos nitrogenados (Wang et al., 2018). Los hongos depredadores pueden atacar todos los estadios de los nematodos, incluyendo los huevos, juveniles y adultos (Khan et al., 2006; Thongkaewyuan & Chairin, 2018).

Los nematodos pueden reducirse natural o artificialmente en el suelo, debido a la acción que ejercen otros organismos sobre sus poblaciones, esto es, alimentán-

dose o causando daño en su estructura. La introducción de hongos nematofagos provoca acciones como la depredación, antibiosis, inducción de resistencia a la planta, micoparasitismo, competencia de nutrientes, producción de enzimas, metabolitos y toxinas que degradan la pared celular de los nematodos (Liang et al., 2019; Wan et al., 2021).

A pesar de que los hongos son sésiles, el movimiento de los nematodos permite un rápido crecimiento y desarrollo del micelio, lo que genera mayor dispersión, colonización y supervivencia en el entorno natural (Naranjo-Morán et al., 2021). Por ejemplo, *A. oligosporus* puede crecer y colonizar rápidamente el sistema radicular, incluso crecer quimiotrópicamente hacia la punta de las raíces, logrando tener mucho éxito en la depredación de los juveniles nematodos (Bordallo et al., 2002). Además, el sistema radicular puede proporcionar hábitat apropiado para el desarrollo y colonización de propágulos de hongos nematofagos (Persmark & Jansson, 1997).

Los hongos nematofagos forman estructuras de atrapamiento para pasar del estilo saprófito al carnívoro. Sin embargo, se ha demostrado que ciertos fungicidas inhiben la germinación de los propágulos fúngicos (Fravel et al., 2005), tal como la aplicación de propiconazol en el suelo, donde se inhibió el potencial depredador de *A. dactyloides* en la captura de nematodos (Kumar et al., 2015). La aplicación de fungicidas no afecta negativamente el crecimiento de los hongos nematofagos, pero inhibe la actividad depredadora, por lo que no disminuyen las poblaciones de los nematodos según resultados esperados (Woodward et al., 2005).

2.3 Interacciones de hongos nematofagos para el control de nematodos

Las interacciones entre hongos y nematodos son parte de las complejidades microbiológicas en el ambiente de la rizosfera. Los hongos nematofagos pueden permanecer en un estado de actividad depredadora siempre que existan diferentes fuentes de energía orgánica y no solo la de nematodos (Cooke, 1962). Estos hongos pueden mejorar la eficiencia del parasitismo cuando tienen disponibles sustancias que le permiten aumentar sus mecanismos de depredación. Se ha demostrado que el quitosano mejora la eficiencia del biocontrol. En un estudio donde se mezclaron quitosano e *Hirsutella minnesotensis* tuvo como resultado el aumento de parasitismo de los juveniles de *Heterodera glycines* (Mwaheb et al., 2017). La quitina y el quitosano pueden ser degradados y utilizados eficientemente por el hongo nematofago *Pochonia chlamydosporia* (Aranda-Martinez et al., 2016).

Se han realizado evaluaciones *in vitro* e *in vivo* para estudiar la acción de *A. oligosporus* en la degradación de la madera y en la captura de nematodos. *In vitro* los hongos nematofagos degradan mucha madera cuando los nematodos están presentes (Jaffee, 2004). Además, es posible que mayor cantidad de nematodos en el suelo estimulen el aumento de *A. oligosporus* (Nguyen et al., 2007). Esto es posible debido a que los hongos nematofagos requieren de fuentes de nitrógeno para aumentar las estructuras de atrapamiento (Persson & Bååth, 1992; Su et al., 2016).

3. Proceso de infección y depredación de los hongos nematófagos

Los hongos nematófagos pueden vivir tanto en la materia orgánica o como depredadores especializados (Pramer, 1964; Su et al., 2017). La depredación es una estrategia para obtener de sus presas elementos nutricionales como el nitrógeno (Kerry, 2000). Además, la depredación permite la organización de los ecosistemas en cadenas alimenticias y juega un papel importante en el flujo de energía y nutrientes.

Las estructuras de atrapamiento son de diversas formas y tamaños. Existen cuatro grupos de hongos nematófagos que se clasifican en función de sus mecanismos de depredación, incluyendo el uso de trampas adhesivas o mecánicas, esporas, parásitos de huevos de nematodos y productores de toxinas que inmovilizan al organismo (Swe et al., 2011). El atrapamiento se produce cuando los nematodos migran hacia las trampas, por lo que quedan adheridas al tegumento de la presa. Los nematodos atrapados son muertos y digeridos por el hongo (Askary, 2015). *Drechmeria coniospora* contra *M. incognita*, el proceso de infección inicia con la adhesión de la espora en el tegumento, luego desarrolla un micelio que penetra la cutícula y posteriormente brota en el cuerpo de todo el nematodo (Wan et al., 2021).

Luego de la formación de trampas, se desencadenan una serie de procesos que incluyen el atrapamiento, penetración mecánica e inmovilización del nematodo. Generalmente, los nematodos son rápidamente colonizados en su interior por medio de las hifas del hongo quien rompe el tegumento y produce una estructura bulbosa por todo el cuerpo (Olthof & Estey, 1963). Los hongos nematófagos utilizan proteínas funcionales patógenas para infectar a los nematodos y degradar su cutícula, en las cuales se incluyen las quitinasas, subtilisinás (similares a los entomopatógenos) y proteínas adhesivas (Liu et al., 2014).

3.1 Señales químicas y proceso bioquímico ligado a la depredación

Los nematodos inducen en los hongos la autofagia la cual es crucial para la formación de estructuras de atrapamiento (Chen et al., 2013). Los hongos nematófagos pueden detectar y responder a ciertas familias de feromonas de moléculas de señalización llamados ascarósidos (Yu et al., 2021). Los ascarósidos son sustancias que producen los nematodos en su desarrollo y comportamiento capaces de regular la atracción, la repulsión, la agregación y la plasticidad olfativa (Choe et al., 2012). Los ascarósidos provocan en los hongos nematófagos el inicio de la morfogénesis, por lo que forman estructuras de atrapamiento en condiciones de escasas de nutrientes. Los ascarósidos de *Caenorhabditis elegans* induce la formación de anillos (Hsueh et al., 2013). Otros, como *M. incognita*, *M. graminicola*, *Hoplolaimus indicus*, *Helicotylenchus dihystera*, *Xiphinema basiri*, *Tylenchorynchus brassicae* han sido empleados para producir nemin, que inducen la morfogénesis (Kumar et al., 2011).

Además de los ascarósidos, otros compuestos como el nitrato de sodio, urea y extracto de levaduras han sido identificados como inductores en la formación de trampas

fúngicas (Liang et al., 2016). Los hongos nematófagos no solo pueden atraer químicamente a sus presas, sino que identifican los compuestos atractivos específicos para confundirlos y atraparlos en sus estructuras adhesivas (Vidal-Diez de Ulzurrun & Hsueh, 2018). Entre los metabolitos asociados a la atracción de los nematodos se incluyen la furanona y pirona (Figura 2). Mientras que el maltol actúa como regulador morfológico de las estructuras de atrapamiento (Wang et al., 2018).

Al inicio de la formación de estructuras de atrapamiento, los nematodos inducen varios procesos ligados a la depredación: la autofagia, el aumento de la expresión de genes que están asociados a la biosíntesis de aminoácidos y señalizaciones (Chen et al., 2013). En *A. oligosporus* los nematodos activan la vía Fus3 de la cascada de señalización de la proteína quinasa por mitógenos (MAPK) que se utilizan para los ciclos de fosforilación/desfosforilación de proteínas para transmitir información y los cuales son esenciales en la morfogénesis de las estructuras de atrapamiento (Chen et al., 2021). En este hongo nematófago la vía de señalización compuesta por proteína quinasa activadas por mitógenos (MAPK) AoBck1 y AoMkk1 son necesarios para mantener la integridad de la pared celular, el crecimiento, desarrollo del micelio, conidiación, formación de trampas y patogenicidad (Xie et al., 2021).

Se han identificado varias proteínas adhesivas, incluida una que se halla en la pared celular denominada AoMad1 y que puede provocar la formación de trampas o inhibirla y cuyo resultado previene el cambio del estilo de vida del hongo (Liang et al., 2015). Así mismo, la proteína quinasa Ime2 desempeña un papel fundamental en el crecimiento del micelio, la conidiación y la formación de trampas (Xie et al., 2020). Además de las proteínas quinasas en el proceso de señalización también se requieren fosfolipasas las cuales intervienen en múltiples funciones celulares, como el crecimiento, adquisición de nutrientes, traducción de señales incluso la patogénesis de los hongos (Barman et al., 2018). Por ejemplo, la fosfolipasa C (AoPLC2) es una enzima que hidroliza los fosfolípidos y está implicada en la regulación del desarrollo del micelio, la morfogénesis de las estructuras de atrapamiento y la patogenicidad en el hongo *A. oligosporus* (Xie et al., 2021).

4. Importancia de los hongos nematófagos en cultivos tropicales

La infección con nematodos ha devastado cultivos agrícolas y contribuido a enfermedades en los animales (Åhman et al., 2002). Debido a su ciclo de vida y comportamiento es un enorme desafío controlarlos con productos químicos y antagonistas microbianos (Jones et al., 2013), pues a pesar de que la mayoría de los nematodos son bisexuales, un número considerable de especies son partenogénicas, es decir, una forma de reproducción donde no interviene la fecundación. Los hongos nematófagos comenzaron a investigarse con la primera observación realizada en la especie *Harposporium anguillulae* (Lohde, 1874). Sin embargo, con el desarrollo de pesticidas comerciales a partir de 1940, se mermaron los estudios de control biológico a nivel mundial (Abd-Elgawad & Askary, 2018).

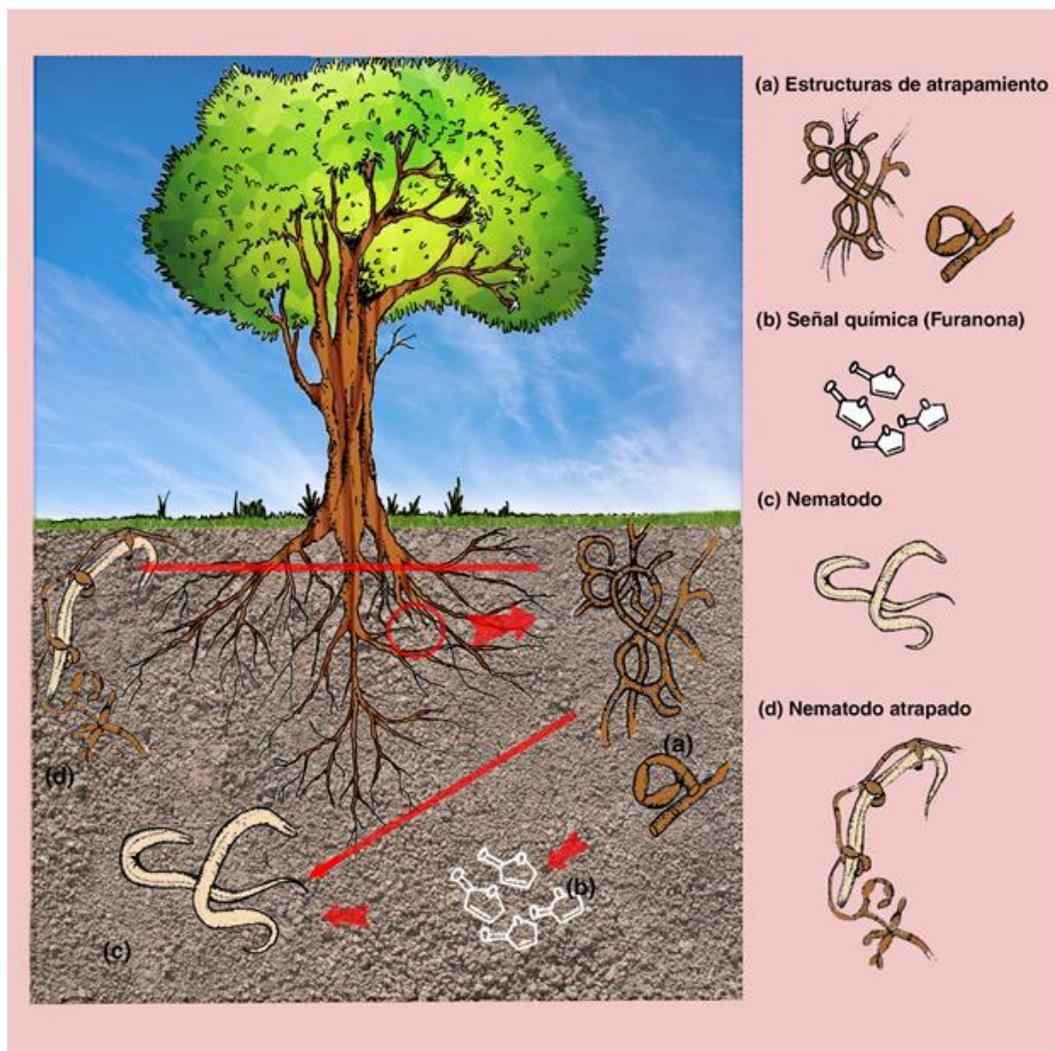


Figura 2. Esquema de las interacciones de señales químicas entre hongos y nematodos. El hongo nematófago produce señales químicas para atraer al nematodo y formar estructuras de atrapamiento para inmovilizarlo y finalmente devorarlo. (a) Formación de las estructuras de atrapamiento. (b) Producción de señales químicas (Furanona). (c) Nematodo atraído por las señales químicas. (d) Nematodo atrapado.

Actualmente, por el creciente aumento de los problemas ambientales acuñados a los químicos, las investigaciones se han dirigido hacia el desarrollo de productos comerciales a partir de cepas microbiológicas (Forghani & Hajihassani, 2020), particularmente fúngicas pues presentan beneficios asociados con la síntesis de fitohormonas y la absorción de fósforo en las plantas (Duponnois et al., 2006), así mismo tienen la capacidad de afectar positivamente al crecimiento de las plantas (Osman et al., 2020; Singh et al., 2007), colonizar la rizosfera y controlar las poblaciones de nematodos (Soares et al., 2020). Incluso una sola especie de hongo puede controlar varias especies de una comunidad de nematodos fitoparásitos, ejecutando su capacidad de estilo de vida depredador y permitiendo el crecimiento de brotes de la planta en general (Hafeez et al., 2020; Yang et al., 2020).

Así mismo se han desarrollado numerosas investigaciones con cepas fúngicas, para el desarrollo de productos especialmente con *Purpureocillium lilacinum* y *Pochonia chlamydosporia* por el gran potencial de biocontrol que

presentan (Flores et al., 2021). *P. lilacinum* es una de las especies mayormente estudiadas en el biocontrol de nematodos. Posee la capacidad de reducir significativamente hembras y huevos de *M. incógnita* (Leong et al., 2021). Puede colonizar la capa externa de los huevos de nematodos, así como penetrar directamente sus hifas en la cutícula de los juveniles. Por su capacidad de depredación y excelentes propiedades de colonización, este hongo ha aplicado en ensayos de invernadero empleando diferentes formulaciones (Giné & Sorribas, 2017; Kepenekci et al., 2018). Incluso es posible aplicarlo en planes de manejo con la combinación de productos químicos (Dahlin et al., 2019).

En el cultivo de zanahorias se han empleado varias especies de hongos nematófagos para el control de *M. hapla*, estas especies pertenecientes a *A. oligosporus*, *Dactylella oviparasitica*, *Clonostachys rosea*, *Stropharia rugosoannulata* y *Lecanicillium muscarium* han sido eficientes tanto en pruebas *in vitro* como *in vivo* (Hussain et al., 2016). En el cultivo de tomate, la especie *A. oligosporus* ha sido la más estudiada en evaluaciones en

invernadero y campo con juveniles de nematodos del género *Meloidogyne* (Soliman et al., 2021). La literatura sobre la aplicación efectiva de los hongos nematofagos en el control biológico de nematodos es amplia, por lo que en el presente estudio se detallan algunos que tienen relevancia para los cultivos tropicales (Tabla 2).

Actualmente se han desarrollado varias formulaciones en base a los hongos nematofagos para ser empleados en ciertos cultivos agrícolas, especialmente para contrarrestar las poblaciones del nematodo agallador *Meloidogyne* spp. (Aminuzzaman et al., 2013). En este sentido, una investigación revela que la aplicación de fórmulas individualizadas no es tan significativa como cuando se emplean varias especies fúngicas en el mismo producto, logrando incluso mayor colonización del sistema radicular y mejorar la vigorosidad de los cultivos (Dávila & Hío, 2005; Singh & Mathur, 2010). Sin embargo, es posible que ciertas condiciones del suelo exijan que los microorganismos sean empleados bajo una modalidad de manejo integrado combinando otras alternativas en el control de plagas (Silva et al., 2017).

4.1 Aislamientos y utilización de hongos nematofagos en cultivos tropicales

En países latinoamericanos, se ha desarrollado una extensa investigación en aspectos de aislamiento y utilización de microorganismos. En este sentido, se presentan algunos ejemplos enfocados en la región, como medida para contrarrestar los efectos causados por los productos químicos y producir microorganismos inocuos para el suelo.

En Cuba, se han reportado aislamientos en diferentes localidades provenientes de cultivos de café de las variedades caturra y robusta. Los hongos nematofagos aislados fueron evaluados en laboratorio e invernadero en plántulas de tomate, logrando buenos resultados en la reducción del número de masas de nematodos con uno de los aislados de *Verticillium chlamyosporium*

(Goddard) (Hidalgo-Díaz et al., 2010). En Costa Rica, se realizaron recolecciones en suelos y desechos orgánicos, de 12 diferentes zonas de vida según Holdridge, incluido cultivos de la zona de bosque tropical (Kozia et al., 2007). En Brasil empezaron con aislar y probar *in vitro* la depredación de hongos nematofagos provenientes de suelos y raíces de cultivos como café, cítricos, soja, eucalipto, cebolla, limón, hortalizas, entre otros (Naves & Campos, 1991; Silva & Campos, 1991). En condiciones de invernadero se probaron cepas de *Pochonia chlamyosporia* contra *Meloidogyne javanica* en plantas de tomate, reduciendo hasta en un 72% el número de masas de huevos de nematodos (Dallemole-Giaretta et al., 2012). Experimentos en cultivos de soja y maíz empleando *P. chlamyosporia* y *Trichoderma* sp. demostraron ser eficientes en el biocontrol del nematodo *Pratylenchus brachyurus* considerado uno de los fitopatógenos más relevantes en ambos cultivos (Pacheco et al., 2020). Además, las asociaciones de *Duddingtonia flagrans* y *P. chlamyosporia* no solo redujeron significativamente poblaciones de *M. javanica* en soja, sino que además de promueven la adquisición de nutrientes (Balbino et al., 2021). Por tanto, estas investigaciones sugieren que los hongos nematofagos pueden ser una alternativa eficiente de control biológico contra diferentes poblaciones de nematodos (Hahn et al., 2019).

En el norte de Perú en cultivos de espárragos se encontró diferentes antagonistas biológicos de nematodos fitoparásitos *Drechlerella brochopaga* (Drechler), *Lecanicillium psalliotae* (Treschow) y *Monacrosporium* sp. (Murga-Gutierrez et al., 2012). En otro estudio se demostró que *P. lilacinus* posee la capacidad de mitigar las poblaciones de nematodos de *M. incognita* y *Globodera pallida* en papa (Jatala et al., 1979), llegando incluso a duplicar la producción de tomates en condiciones de campo con relación al control (Cabanillas & Barker, 1989).

Tabla 2

Ejemplo de cultivos afectados por nematodos y sus posibles controladores biológicos

Nematodo	Controlador biológico	Cultivos tropicales	Referencia
<i>Heterodera zaeae</i> <i>Globodera rostochiensis</i> Wollenweber <i>G. pallida</i> Stone	<i>Purpureocillium lilacinum</i> (Thom) Luangsa-ard, Houbaken, Hywel-Jones & Samson	<i>Zea mays</i> L. <i>Solanum tuberosum</i> L.	(Baheti et al., 2017)
<i>Heterodera glycines</i> Ichinohe	<i>Hirsutella minnesotensis</i>	<i>Glycine max</i> L. Merr. cv Kent	(Mwaheb et al., 2017)
<i>Meloidogyne graminicola</i>	<i>Arthrobotrys dactyloides</i> <i>Dactylaria brochopaga</i>	<i>Oryza sativa</i>	(Singh et al., 2007)
<i>Meloidogyne incognita</i>	<i>Dactylaria brochopaga</i>	<i>Solanum tuberosum</i> L.	(Aboul-Eid et al., 2016)
<i>Meloidogyne javanica</i>	<i>Trichoderma harzianum</i> <i>Purpureocillium lilacinum</i>	<i>Arachis hypogaea</i> L.	(Osman et al., 2020)
<i>Meloidogyne incognita</i>	<i>Aspergillus niger</i>	<i>Citrullus lanatus</i>	(Jang et al., 2016)
<i>Meloidogyne species</i>	<i>Verticillium chlamyosporium</i> (Goddard)	<i>Solanum lycopersicum</i> L.	(Hidalgo-Díaz et al., 2010)
<i>Meloidogyne enterolobii</i>	<i>Pochonia chlamyosporia</i> <i>Purpureocillium lilacinum</i>	Tomate (cv. Santa Clara) Banano (cv. Terra)	(Silva et al., 2017)
<i>Meloidogyne enterolobii</i>	<i>Pochonia chlamyosporia</i> <i>Purpureocillium lilacinum</i>	<i>Psidium guajava</i>	(Carneiro et al., 2011)
<i>Meloidogyne</i> spp.	<i>Beauveria bassiana</i> , <i>Metarhizium anisopliae</i> y <i>Purpureocillium lilacinum</i>	<i>Solanum quitoense</i> Lam	(Salazar et al., 2012)
Varias especies de nematodos	<i>Clonostachys rosea</i>	<i>Daucus carota</i> <i>Triticum aestivum</i>	(Iqbal et al., 2018)

En Colombia, se ha evaluado con resultados exitosos el potencial nematocida de cepas de *B. bassina* (Bals.), *M. anisopliae* (Metschn) y *P. lilacinus* (Thom) para controlar nematodos del género *Meloidogyne* de un cultivar de naranjilla (*Solanum quitoense* L.) (Salazar et al., 2012). En la producción de flores el hongo nematocida *Purpureocillium* sp. demostró tener una alta capacidad nematocida contra juveniles de *Meloidogyne* spp. y *Paratylenchus* spp. en condiciones de campo (Sánchez & Cardona, 2018).

En Ecuador, las investigaciones iniciaron con la identificación y reporte de varias especies de hongos nematofagos provenientes de diferentes localidades con un extenso estudio realizado en 1994 (Rubner, 1994). Así mismo, en muestreos de campo del bosque tropical, se han reportado el potencial uso de *A. oligosporus* como control biológico para nematodos del género *Meloidogyne*, realizándose pruebas *in vitro* e *in vivo* demostrando ser una alternativa de manejo para la producción de tomate en condiciones de invernadero (Quevedo et al., 2021). Además, se probaron formulaciones de hongos de *Pleurotus ostreatus* (Jacq.) y *T. harzianum* (Rifai) sobre *M. incognita* (Kofoid & White) en tomate (*S. lycopersicum* Mill.) demostrando tener resultado parecidos al control químico (Erazo et al., 2020), mientras que *P. chlamydosporia* (Goddard) y *P. lilacinum* (Thom) se evaluaron en condiciones de campo (Solano et al., 2015).

5. Brechas críticas de conocimiento y prioridades de investigación en el uso de hongos nematofagos en cultivos tropicales

Las investigaciones para la reducción de la brecha del conocimiento deben ir encaminadas hacia la comprensión holística de los factores biológicos y ecológicos del suelo (Abd-Elgawad & Askary, 2020), como base para entender los mecanismos de acción de los microorganismos y los factores determinantes en el éxito o fracaso de la aplicación de cepas con potencial nematocida. Las interacciones entre estos microorganismos proporcionan nuevos modelos que pueden emplearse en el plan de manejo de cultivos tropicales (Olivares et al., 2020), tomando en cuenta las variables ambientales junto con las prácticas culturales sostenibles (Olivares et al., 2021a; Olivares et al., 2021b), para mantener el funcionamiento y equilibrio de los ecosistemas (Ahmad et al., 2021; Zhang et al., 2020).

Los hongos nematofagos se encuentran naturalmente en el suelo, por lo que forman parte de la rizosfera de las plantas, pudiendo colonizar sus raíces y competir con otros organismos por el hábitat (Soares et al., 2020). Por lo que el conocimiento ecológico es esencial para evaluar los indicadores de biocontrol en ensayos de invernadero y campo (Olivares-Campos et al., 2019; Olivares, 2016). Tales condiciones ponen en evidencia la importancia de generar nuevas formulaciones que permitan el uso de estos microorganismos en diferentes cultivos, tales como hortalizas, frutales y tubérculos mediante técnicas innovadoras en el sector agrícola (Sasanelli et al., 2021).

En síntesis, el descubrimiento de nuevos aislados fúngicos que controlan ciertas poblaciones de nematodos en

condiciones específicas, así como los avances en la biología molecular, la ingeniería genética, la nanotecnología y la bioinformática, en especial las tecnologías ómicas en la investigación del microbioma del suelo (Olivares et al., 2022), han permitido mejorar las capacidades de los hongos en el proceso de la depredación. El rápido aumento de las investigaciones en el campo del biocontrol han permitido que varios países de Latinoamérica puedan sacar al mercado productos innovadores de origen biológico convirtiéndose en un ejemplo a seguir en el camino de la investigación, desarrollo e innovación (I+D+i).

6. Conclusiones

Actualmente el uso de microorganismos está siendo investigado por diversas entidades asociadas al mejoramiento de la agricultura para reducir las pérdidas económicas que provocan los nematodos fitopatógenos y desarrollar nuevas estrategias inocuas ambientalmente. Los hongos nematofagos son muy diversos y se presentan como una alternativa en el control biológico, pues se han especializado en el desarrollo de estructuras morfológicas para atrapar y devorar nematodos eficientemente. Según los reportes, estos hongos pueden atacar una o varias poblaciones de nematodos, por lo que los resultados sugieren ser empleados con otras estrategias como nematocidas microbianos para el manejo integrado de nematodos.

A pesar de los avances recientes en el estudio de control biológico asociados con hongos nematofagos, son pocas las aplicaciones de estrategias de control con microorganismos en los cultivos tropicales. Por tanto, es importante conocer las interacciones de estos organismos para fortalecer las capacidades del sector agrícola. En este sentido, los futuros estudios deberían centrarse en investigaciones de aplicabilidad de los hongos, así como en ampliar los constructos sobre las condiciones ambientales e interacciones que afectan la diversidad y abundancia de los microorganismos fúngicos en entornos agrícolas.

ORCID

A. Quevedo  <https://orcid.org/0000-0001-5729-8643>

F. Magdama  <https://orcid.org/0000-0003-1158-9511>

J. Castro  <https://orcid.org/0000-0003-3415-4318>

M. Vera-Morales  <https://orcid.org/0000-0003-2342-6269>

Referencias bibliográficas

- Abd-Elgawad, M. M. M., & Askary, T. H. (2018). Fungal and bacterial nematocides in integrated nematode management strategies. *Egyptian Journal of Biological Pest Control*, 28(1), 1–24.
- Abd-Elgawad, M. M. M., & Askary, T. H. (2020). Factors affecting success of biological agents used in controlling the plant-parasitic nematodes. *Egyptian Journal of Biological Pest Control*, 30(1), 1–11.
- Aboul-Eid, H. Z., Noweer, E. M. A., & Mona, E. M. A.-S. (2016). Efficacy of some biocontrol compounds on root-knot nematode, *Meloidogyne incognita* infesting potato under field conditions. *Egyptian Journal of Biological Pest Control*, 26(2), 217–222.

- Ahmad, G., Khan, A., Khan, A. A., Ali, A., & Mohamad, H. I. (2021). Biological control: a novel strategy for the control of the plant parasitic nematodes. *Antonie van Leeuwenhoek* 2021 114:7, 114(7), 885–912.
- Åhman, J., Johansson, T., Olsson, M., Punt, P. J., van den Hondel, C. A. M. J. J., & Tunlid, A. (2002). Improving the pathogenicity of a nematode-trapping fungus by genetic engineering of a subtilisin with nematotoxic activity. *Applied and Environmental Microbiology*, 68(7), 3408–3415.
- Akhtar, M., & Malik, A. (2000). Roles of organic soil amendments and soil organisms in the biological control of plant-parasitic nematodes: a review. *Bioresource Technology*, 74(1), 35–47.
- Aminuzzaman, F. M., Xie, H. Y., Duan, W. J., Sun, B. D., & Liu, X. Z. (2013). Isolation of nematophagous fungi from eggs and females of *Meloidogyne* spp. and evaluation of their biological control potential. *Biocontrol Science and Technology*, 23(2), 170–182.
- Andersson, K.-M., Kumar, D., Bentzer, J., Friman, E., Ahren, D., & Tunlid, A. (2014). Interspecific and host-related gene expression patterns in nematode-trapping fungi. *Bmc Genomics*, 15(968), 1–15.
- Aranda-Martinez, A., Lenfant, N., Escudero, N., Zavala-Gonzalez, E. A., Henrissat, B., & Lopez-Llorca, L. V. (2016). CAZyme content of *Pochonia chlamydosporia* reflects that chitin and chitosan modification are involved in nematode parasitism. *Environmental Microbiology*, 18(11), 4200–4215.
- Askary, T. H. (2015). Nematophagous fungi as biocontrol agents of phytonematodes. In T. Hassan & P. Pala (Eds.), *Biocontrol agents of phytonematodes* (pp. 81–125). CABI.
- Baheti, B. L., Dodwadiya, M., & Bhati, S. S. (2017). Eco-friendly management of maize cyst nematode, *Heterodera zea* on sweet corn (*Zea mays* L. saccharata). *Journal of Entomology and Zoology Studies*, 5(6), 989–993.
- Bajaj, H., & Wallia, K. (2005). Studies on a *Pasteuria* isolate from an entomopathogenic nematode, *Steinernema pakistanense* (Nematoda: Steinernematidae). *Nematology*, 7(4), 637–640.
- Balbino, H. M., Monteiro, T. S. A., Coutinho, R. R., Pacheco, P. V. M., & Freitas, L. G. de. (2021). Association of *Duddingtonia flagrans* with microorganisms for management of *Meloidogyne javanica* and acquisition of nutrients in soybean. *Biological Control*, 159, 104626.
- Barman, A., Gohain, D., Bora, U., & Tamuli, R. (2018). Phospholipases play multiple cellular roles including growth, stress tolerance, sexual development, and virulence in fungi. *Microbiological Research*, 209, 55–69.
- Bordallo, J. J., Lopez-Llorca, L. V., Jansson, H.-B., Salinas, J., Persmark, L., & Asensio, L. (2002). Colonization of plant roots by egg-parasitic and nematode-trapping fungi. *New Phytologist*, 154(2), 491–499.
- Cabanillas, E., & Barker, K. R. (1989). Impact of *Paecilomyces lilacinus* inoculum level and application time on control of *Meloidogyne incognita* on tomato. *Journal of Nematology*, 21(1), 115.
- Carneiro, R. M. D. G., Hidalgo-Díaz, L., Martins, I., Ayres de Souza, S. K. F., Guimarães de Sousa, M., & Tigano, M. S. (2011). Effect of nematophagous fungi on reproduction of *Meloidogyne enterolobii* on guava (*Psidium guajava*) plants. *Nematology*, 13(6), 721–728.
- Chen, S. A., Lin, H. C., Schroeder, F. C., & Hsueh, Y. P. (2021). Prey sensing and response in a nematode-trapping fungus is governed by the MAPK pheromone response pathway. *Genetics*, 217(2). <https://doi.org/10.1093/GENETICS/1YAA008>
- Chen, T.-H., Hsu, C.-S., Tsai, P.-J., Ho, Y.-F., & Lin, N.-S. (2001). Heterotrimeric G-protein and signal transduction in the nematode-trapping fungus *Arthrobotrys dactyloides*. *Planta*, 212(5), 858–863.
- Chen, Y.-L., Gao, Y., Zhang, K.-Q., & Zou, C.-G. (2013). Autophagy is required for trap formation in the nematode-trapping fungus *Arthrobotrys oligospora*. *Environmental Microbiology Reports*, 5(4), 511–517.
- Choe, A., von Reuss, S. H., Kogan, D., Gasser, R. B., Platzer, E. G., Schroeder, F. C., & Sternberg, P. W. (2012). Ascaroside signaling is widely conserved among nematodes. *Current Biology*, 22(9), 772–780.
- Ciancio, A., Colagiero, M., Pentimone, I., & Rosso, L. (2016). Soil microbial communities and their potential for root-knot nematodes management: a review. *Environmental Engineering and Management Journal*, 15(8), 1833–1839.
- Cooke, R. C. (1962). The ecology of nematode-trapping fungi in the soil. *Annals of Applied Biology*, 50(3), 507–513.
- Cooke, R. C. (1963). The predaceous activity of nematode-trapping fungi added to soil. *Annals of Applied Biology*, 51(2), 295–299.
- Dahlin, P., Eder, R., Consoli, E., Krauss, J., & Kiewnick, S. (2019). Integrated control of *Meloidogyne incognita* in tomatoes using fluopyram and *Purpureocillium lilacinum* strain 251. *Crop Protection*, 124, 104874.
- Dallemole-Giaretta, R., Freitas, L. G., Lopes, E. A., Pereira, O. L., Zooca, R. J. F., & Ferraz, S. (2012). Screening of *Pochonia chlamydosporia* Brazilian isolates as biocontrol agents of *Meloidogyne javanica*. *Crop Protection*, 42, 102–107.
- Dasgupta, M. K., & Khan, M. R. (2015). Nematophagous fungi: ecology, diversity and geographical distribution. In T. H. Askery & R. P. P. Martinelli (Eds.), *Biocontrol agents of phytonematodes* (pp. 126–162). CABI.
- Dávila, L., & Hío, J. C. (2005). Evaluación de la actividad biocontroladora de *Arthrobotrys* sp. y *Paecilomyces* sp. sobre *Meloidogyne javanica* in vitro y bajo condiciones de invernadero en crisantemo (*Dendranthema grandiflora* Andersson). *Agronomía Colombiana*, 23(1), 91–101.
- Dijksterhuis, J., Veenhuis, M., Harder, W., & Nordbring-Hertz, B. (1994). Nematophagous fungi: physiological aspects and structure–function relationships. In A. H. Rose & D. W. Tempest (Eds.), *Advances in Microbial Physiology* (Vol. 36, pp. 111–143). Academic Press.
- Dowsett, J. A., Reid, J., & Hopkin, A. A. (1984). Microscopic observations on the trapping of nematodes by the predaceous fungus *Dactylella cionopaga*. *Canadian Journal of Botany*, 62(4), 674–679.
- Duponnois, R., Kisa, M., & Plenchette, C. (2006). Phosphate-solubilizing potential of the nematophagous fungus *Arthrobotrys oligospora*. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 169(2), 280–282.
- Ekmen, Z. I., Cakmak, I., Karagoz, M., Hazir, S., Ozer, N., & Kaya, H. K. (2010). Food preference of *Sancassania polyphyllae* (Acari: Acaridae): living entomopathogenic nematodes or insect tissues? *Biocontrol Science and Technology*, 20(6), 553–566.
- EO, J., Park, K.-C., Park, B.-B., EO, J., Park, K.-C., & Park, B.-B. (2012). Short-term effects of organic waste amendments on soil biota: responses of soil food web under eggplant cultivation. *Soil Research*, 50(5), 436–441.
- Erazo, N. S., Echeverría, M. M., Jave, J. L., León, H. A., Lindao, V. A., Manzano, J. C., & Inca, N. M. (2020). Effect of *Pleurotus ostreatus* (Jacq.) and *Trichoderma harzianum* (Rifai) on *Meloidogyne incognita* (Kofoid & White) in tomato (*Solanum lycopersicum* Mill.). *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, 42(1), e47522.
- Farah, M. T., Nur, A. M., Mat, H., Hamdan, A., & Nik, N. a. I. I. (2019). Screening of nematophagous-fungi from fresh faeces of grazing animals and soils. *Tropical Biomedicine*, 36(3), 687–693.
- Flores, B. G., Ponce, I. M., Plascencia, M. Á., Mendieta, A., & López, V. E. (2021). Advances in the biological control of phytoparasitic nematodes via the use of nematophagous fungi. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 37(10), 1–14.
- Forghani, F., & Hajihassani, A. (2020). Recent advances in the development of environmentally benign treatments to control root-knot nematodes. *Frontiers in Plant Science*, 11.
- Fravel, D. R., Deahl, K. L., & Stommel, J. R. (2005). Compatibility of

- the biocontrol fungus *Fusarium oxysporum* strain CS-20 with selected fungicides. *Biological Control*, 34(2), 165–169.
- Ghani, M. I., Ali, A., Atif, M. J., Ali, M., Amin, B., Anees, M., Khurshid, H., & Cheng, Z. (2019). Changes in the soil microbiome in eggplant monoculture revealed by high-throughput Illumina MiSeq sequencing as influenced by raw garlic stalk amendment. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(9), E2125.
- Giné, A., & Sorribas, F. J. (2017). Effect of plant resistance and BioAct WG (*Purpureocillium lilacinum* strain 251) on *Meloidogyne incognita* in a tomato–cucumber rotation in a greenhouse. *Pest Management Science*, 73(5), 880–887.
- Grønvdal, J., Nansen, P., Henriksen, S. A., Larsen, M., Wolstrup, J., Bresciani, J., Rawat, H., & Friberg, L. (1996). Induction of traps by *Otertagia ostertagi* larvae, chlamydospore production and growth rate in the nematode-trapping fungus *Duddingtonia flagrans*. *Journal of Helminthology*, 70(4), 291–297.
- Hafeez, R., Sindhu, Z. ud D., Iqbal, Z., & Muhammad, G. (2020). Documentation of naturally occurring nematophagous fungi in faeces/soil in hilly areas of Pakistan and investigation of the effect of season on their frequency distribution. *International Journal of Agriculture and Biology*, 24, 517–522.
- Hahn, M. H., May De Mio, L. L., Kuhn, O. J., & Duarte, H. da S. S. (2019). Nematophagous mushrooms can be an alternative to control *Meloidogyne javanica*. *Biological Control*, 138, 104024.
- Hamza, M. A., Tazi, H., Fossati, O., Moukhlil, A., Hicham, L., Ferji, Z., Roussos, S., El Mousadiq, A., Boubaker, H., & Mateille, T. (2020). May passive dispersal of fungal enemies with native substrates in olive nurseries help to control phytonematodes? *Biotechnologie Agronomie Societe Et Environnement*, 24(1), 37–45.
- Helmberger, M. S., Shields, E. J., & Wickings, K. G. (2017). Ecology of belowground biological control: Entomopathogenic nematode interactions with soil biota. *Applied Soil Ecology*, 121, 201–213.
- Hidalgo-Diaz, L., Bourne, J. M., Kerry, B. R., & Rodriguez, M. G. (2010). Nematophagous *Verticillium* spp. in soils infested with *Meloidogyne* spp. in Cuba: Isolation and screening. *International Journal of Pest Management*, 46(4), 277–284.
- Hodson, A. K., Siegel, J. P., & Lewis, E. E. (2012). Ecological influence of the entomopathogenic nematode, *Steinernema carpocapsae*, on pistachio orchard soil arthropods. *Pedobiologia*, 55(1), 51–58.
- Hsueh, Y.-P., Mahanti, P., Schroeder, F. C., & Sternberg, P. W. (2013). Nematode-trapping fungi eavesdrop on nematode pheromones. *Current Biology*, 23(1), 83–86.
- Hussain, M., Zouhar, M., & Rysanek, P. (2016). Potential of some nematophagous fungi against *Meloidogyne hapla* infection in Czech Republic. *Pakistan Journal of Zoology*, 49(1), 35–43.
- Iqbal, M., Dubey, M., McEwan, K., Menzel, U., Franko, M. A., Viketoft, M., Jensen, D. F., & Karlsson, M. (2018). Evaluation of *Clonostachys rosea* for control of plant-Parasitic nematodes in soil and in roots of carrot and wheat. *Phytopathology*, 108(1), 52–59.
- Jaffee, B. A. (2004). Wood, nematodes, and the nematode-trapping fungus *Arthrobotrys oligospora*. *Soil Biology and Biochemistry*, 36(7), 1171–1178.
- Jaffee, B., Phillips, R., Muldoon, A., & Mangel, M. (1992). Density-dependent host-pathogen dynamics in soil microcosms. *Ecology*, 73(2), 495–506.
- Jang, J. Y., Choi, Y. H., Shin, T. S., Kim, T. H., Shin, K.-S., Park, H. W., Kim, Y. H., Kim, H., Choi, G. J., Jang, K. S., Cha, B., Kim, I. S., Myung, E. J., & Kim, J.-C. (2016). Biological control of *Meloidogyne incognita* by *Aspergillus niger* F22 producing oxalic acid. *PLOS ONE*, 11(6), e0156230.
- Jatala, P., Kaltenbach, R., & Bocángel, M. (1979). Biological control of *Meloidogyne incognita* acrita and *Globodera pallida* on potatoes. *Journal of Nematology*, 11(303).
- Ji, X., Yu, Z., Yang, J., Xu, J., Zhang, Y., Liu, S., Zou, C., Li, J., Liang, L., & Zhang, K.-Q. (2020). Expansion of adhesion genes drives pathogenic adaptation of nematode-trapping fungi. *IScience*, 23(5), 101057.
- Jiang, X., Xiang, M., & Liu, X. (2017). Nematode-trapping fungi. *Microbiology Spectrum*, 5(1), 1–12.
- Jones, J. T., Haegeman, A., Danchin, E. G. J., Gaur, H. S., Helder, J., Jones, M. G. K., Kikuchi, T., Manzanilla-López, R., Palomares-Rius, J. E., Wesemael, W. M. L., & Perry, R. N. (2013). Top 10 plant-parasitic nematodes in molecular plant pathology. *Molecular Plant Pathology*, 14(9), 946–961.
- Kepeñekci, I., Hazir, S., Oksal, E., & Lewis, E. E. (2018). Application methods of *Steinernema feltiae*, *Xenorhabdus bovienii* and *Purpureocillium lilacinum* to control root-knot nematodes in greenhouse tomato systems. *Crop Protection*, 108, 31–38.
- Kerry, B. R. (2000). Rhizosphere interactions and the exploitation of microbial agents for the biological control of plant-parasitic nematodes. *Annual Review of Phytopathology*, 38, 423–441.
- Khan, A., Williams, K. L., & Nevalainen, H. K. M. (2006). Infection of plant-parasitic nematodes by *Paecilomyces lilacinus* and *Monacrosporium lysipagum*. *BioControl*, 51(5), 659–678.
- Klinter, S., Bulone, V., & Arvestad, L. (2019). Diversity and evolution of chitin synthases in oomycetes (Straminipila: Oomycota). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 139, 106558.
- Koziak, A. T. E., Diaz, F. C., Diaz, J., Garcia, M., Janzen, D. H., & Thorn, R. G. (2007). Costa Rican species of *Nematoctonus* (anamorphic Pleurotaceae). *Canadian Journal of Botany*, 85(8), 749–761.
- Kumar, D., Maurya, N., Kumar, P., Singh, H., & Addy, S. K. (2015). Assessment of germination and carnivorous activities of a nematode-trapping fungus *Arthrobotrys dactyloides* in fungistatic and fungicidal soil environment. *Biological Control*, 82, 76–85.
- Kumar, D., & Singh, K. P. (2006). Assessment of predacity and efficacy of *Arthrobotrys dactyloides* for biological control of root knot disease of tomato. *Journal of Phytopathology*, 154(1), 1–5.
- Kumar, N., Chindo, P. S., & Singh, K. P. (2011). The trapping fungus *Dactylaria brochopaga*: induction of trap formation, attraction, trapping and the development in some phytonematodes. *Archives of Phytopathology and Plant Protection*, 44(13), 1322–1334.
- Leong, S. S., Leong, S. C. T., Pau, C. G., Andrew, G., & Beattie, C. (2021). *In vitro* bioassay of *Purpureocillium lilacinum* and *Bacillus thuringiensis* for control of *Meloidogyne incognita* on black pepper (*Piper nigrum* L.) in Sarawak, Malaysia, Northern Borneo. *Journal of the Entomological Research Society*, 23(1), 41–59.
- Li, J., Zou, C., Xu, J., Ji, X., Niu, X., Yang, J., Huang, X., & Zhang, K.-Q. (2015). Molecular mechanisms of nematode-nematophagous microbe interactions: basis for biological Control of plant-parasitic nematodes. *Annual Review of Phytopathology*, 53, 67–95.
- Liang, L.-M., Zou, C.-G., Xu, J., & Zhang, K.-Q. (2019). Signal pathways involved in microbe–nematode interactions provide new insights into the biocontrol of plant-parasitic nematodes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 374(1767).
- Liang, L., Liu, Z., Liu, L., Li, J., Gao, H., Yang, J., & Zhang, K. Q. (2016). The nitrate assimilation pathway is involved in the trap formation of *Arthrobotrys oligospora*, a nematode-trapping fungus. *Fungal Genetics and Biology*, 92, 33–39.
- Liang, L., Shen, R., Mo, Y., Yang, J., Ji, X., & Zhang, K. Q. (2015). A proposed adhesin AoMad1 helps nematode-trapping fungus *Arthrobotrys oligospora* recognizing host signals for life-style switching. *Fungal Genetics and Biology*, 81, 172–181.
- Liu, K., Tian, J., Xiang, M., & Liu, X. (2012). How carnivorous fungi use three-celled constricting rings to trap nematodes. *Protein & Cell*, 3(5), 325–328.
- Liu, K., Zhang, W., Lai, Y., Xiang, M., Wang, X., Zhang, X., & Liu, X. (2014). *Drechlerella stenobrocha* genome illustrates the mechanism of constricting rings and the origin of nematode

- predation in fungi. *BMC Genomics*, 15, 114.
- Lohde, G. (1874). Ueber einiger neue parasitische Pilze. *Tageblatt Für Die Versammlung Deutscher Naturforscher Und Ärzte*, 47, 203–206.
- Meerupati, T., Andersson, K.-M., Friman, E., Kumar, D., Tunlid, A., & Åhrén, D. (2013). Genomic mechanisms accounting for the adaptation to parasitism in nematode-trapping fungi. *PLOS Genetics*, 9(11), e1003909.
- Morgan, M., Behnke, J. M., Lucas, J. A., & Peberdy, J. F. (1997). *In vitro* assessment of the influence of nutrition, temperature and larval density on trapping of the infective larvae of *Heligmosomoides polygyrus* by *Arthrobotrys oligospora*, *Duddingtonia flagrans* and *Monacrosporium megalosporum*. *Parasitology*, 115(3), 303–310.
- Murga-Gutiérrez, S. N., Colagiero, M., Rosso, L. C., Sialer, M. M. F., & Ciancio, A. (2012). Root-knot nematodes from asparagus and associated biological antagonists in Peru. *Nematropica*, 42(1), 57–62.
- Mwaheb, M. A. M. A., Hussain, M., Tian, J., Zhang, X., Hamid, M. I., El-Kassim, N. A., Hassan, G. M., Xiang, M., & Liu, X. (2017). Synergetic suppression of soybean cyst nematodes by chitosan and *Hirsutella minnesotensis* via the assembly of the soybean rhizosphere microbial communities. *Biological Control*, 115, 85–94.
- Naranjo-Morán, J. A., Vera-Morales, M., Barcos-Arias, M. S., Oviedo-Anchundia, R. J., Sánchez-Rendón, V. E., & Pino-Acosta, A. Y. (2021). Dispersión y transporte de propágulos micorrízicos en el bosque seco tropical. *Ecosistemas*, 30(1), 2062–2062.
- Naves, R. L., & Campos, V. P. (1991). Ocorrência de fungos predadores de nematóides no sul de Minas Gerais e estudo de capacidade predatória e crescimento *in vitro* de alguns de seus isolados. *Nematologia Brasileira*, XV(2), 152–162.
- Nguyen, V. L., Bastow, J. L., Jaffee, B. A., & Strong, D. R. (2007). Response of nematode-trapping fungi to organic substrates in a coastal grassland soil. *Mycological Research*, 111(7), 856–862.
- Nordbring-Hertz, B. (2004). Morphogenesis in the nematode-trapping fungus *Arthrobotrys oligospora* - an extensive plasticity of infection structures. *Mycologist*, 18(3), 125–133.
- Nordbring-Hertz, B., Jansson, H.-B., & Tunlid, A. (2011). Nematophagous fungi. In *eLS*. American Cancer Society.
- Olivares-Campos, B. O., López-Beltrán, M. A., & Lobo-Luján, D. (2019). Cambios de usos de suelo y vegetación en la comunidad agraria Kashaama, Anzoátegui, Venezuela: 2001-2013. *Revista Geográfica de América Central*, 2(63).
- Olivares, Barlin O., Calero, J., Rey, J. C., Lobo, D., Landa, B. B., & Gómez, J. A. (2022). Correlation of banana productivity levels and soil morphological properties using regularized optimal scaling regression. *Catena*, 208, 105718.
- Olivares, Barlin O., Rey, J. C., Lobo, D., Navas-Cortés, J. A., Gómez, J. A., & Landa, B. B. (2021a). *Fusarium* wilt of bananas: a review of agro-environmental factors in the Venezuelan production system affecting its development. *Agronomy* 2021, Vol. 11, Page 986, 11(5), 986.
- Olivares, Barlin Orlando. (2016). Descripción del manejo de suelos en sistemas de producción agrícola del sector Hamaca de Anzoátegui, Venezuela. *La Granja*, 23(1), 14–24.
- Olivares, Barlin Orlando, Araya-Alman, M., Acevedo-Opazo, C., Rey, J. C., Cañete-Salinas, P., Kurina, F. G., Balzarini, M., Lobo, D., Navas-Cortés, J. A., Landa, B. B., & Gómez, J. A. (2020). Relationship between soil properties and banana productivity in the two main cultivation areas in Venezuela. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 20(4), 2512–2524.
- Olivares, Barlin Orlando, Paredes, F., Rey, J. C., Lobo, D., & Galvis-Causil, S. (2021b). The relationship between the normalized difference vegetation index, rainfall, and potential evapotranspiration in a banana plantation of Venezuela. *SAINS TANAH - Journal of Soil Science and Agroclimatology*, 18(1), 58–64.
- Olthof, T. H. A., & Estey, R. H. (1963). A nematotoxin produced by the nematophagous fungus *Arthrobotrys oligospora* Fresenius. *Nature*, 197(4866), 514–515.
- Osman, H. A., Ameen, H. H., Mohamed, M., & Elkelany, U. S. (2020). Efficacy of integrated microorganisms in controlling root-knot nematode *Meloidogyne javanica* infecting peanut plants under field conditions. *Bulletin of the National Research Centre*, 44(1), 134.
- Pacheco, P. V. M., Monteiro, T. S. A., Coutinho, R. R., Balbino, H. M., & De Freitas, L. G. (2020). Fungal biocontrol reduces the populations of the lesion nematode, *Pratylenchus brachyurus*, in soybean and corn. *Nematology*, 23(6), 619–626.
- Peiris, P. U. S., Li, Y., Brown, P., & Xu, C. (2020). Fungal biocontrol against *Meloidogyne* spp. in agricultural crops: A systematic review and meta-analysis. *Biological Control*, 144, 104235.
- Peng, Y., Li, S. J., Yan, J., Tang, Y., Cheng, J. P., Gao, A. J., Yao, X., Ruan, J. J., & Xu, B. L. (2021). Research progress on phytopathogenic fungi and their role as biocontrol agents. *Frontiers in Microbiology*, 12, 1209.
- Persmark, L., & Jansson, H.-B. (1997). Nematophagous fungi in the rhizosphere of agricultural crops. *FEMS Microbiology Ecology*, 22(4), 303–312.
- Persson, Y., & Bååth, E. (1992). Quantification of mycoparasitism by the nematode-trapping fungus *Arthrobotrys oligospora* on *Rhizoctonia solani* and the influence of nutrient levels. *FEMS Microbiology Letters*, 101(1), 11–16.
- Pramer, D. (1964). Nematode-trapping fungi. *Science*, 144(3617), 382–388.
- Quevedo, A., Vera-Morales, M., Espinoza-Lozano, F., Castañeda-Ruiz, R. F., Sosa del Castillo, D., & Magdama, F. (2021). Assessing the predatory activity of *Arthrobotrys oligospora* strain C-2197 as biocontrol of the root-knot nematode *Meloidogyne* spp. *Bionatura*, 6(1), 1586–1592.
- Rosén, S., Sjöllema, K., Veenhuis, M., & Tunlid, A. (1997). A cytoplasmic lectin produced by the fungus *Arthrobotrys oligospora* functions as a storage protein during saprophytic and parasitic growth. *Microbiology*, 143(8), 2593–2604.
- Rubner, A. (1994). Predaceous fungi from Ecuador. *Mycotaxon*, 51, 143–151.
- Salazar, C., Betancourth, C., & Castillo, A. (2012). Efecto de controladores biológicos sobre el nematodo *Meloidogyne* spp. en lulo (*Solanum quitoense* Lam). *Revista de Ciencias Agrícolas*, 29(2), 81–92.
- Sánchez, J. Y., & Cardona, N. L. (2018). Evaluación del bioformulado y del filtrado crudo de *Purpureocillium* sp. cepa Udea0106 sobre nemátodos fitopatógenos en crisantemo (*Dendranthema grandiflora*). *Biotecnología Aplicada*, 35(2), 2221–2227.
- Sasanelli, N., Konrat, A., Migunova, V., Toderas, I., Iurcu-Straistaru, E., Rusu, S., Bivol, A., Andoni, C., & Veronico, P. (2021). Review on control methods against plant parasitic nematodes applied in southern member states (C Zone) of the European Union. *Agriculture* 2021, Vol. 11, Page 602, 11(7), 602.
- Saxena, G. (2018). *Biological control of root-knot and cyst nematodes using nematophagous fungi*. 221–237.
- Silva, J. F., & Campos, V. P. (1991). Fungos endoparasitos de nematóides que ocurrem no sul de minas Gerais, Brasil 1. Aspectos morfológicos e do parasitismo. *Nematologia Brasileira*, XV(2), 94–103.
- Silva, S. D., Carneiro, R. M. D. G., Faria, M., Souza, D. A., Monnerat, R. G., & Lopes, R. B. (2017). Evaluation of *Pochonia chlamydosporia* and *Purpureocillium lilacinum* for suppression of *Meloidogyne enterolobii* on tomato and banana. *Journal of Nematology*, 49(1), 77–85.
- Singh, K. P., Jaiswal, R. K., Kumar, N., & Kumar, D. (2007). Nematophagous fungi associated with root galls of rice caused by *Meloidogyne graminicola* and its control by *Arthrobotrys dactyloides* and *Dactylaria brochopaga*. *Journal of Phytopathology*, 155(4), 193–197.
- Singh, S., & Mathur, N. (2010). Biological control of root-knot

- nematode, *Meloidogyne incognita* infesting tomato. *Biocontrol Science and Technology*, 20(8), 865–874.
- Soares, F. E. de F., Gólo, P. S., & Fernandes, É. K. K. (2020). Nematophagous and entomopathogenic fungi: new insights into the beneficial fungus-plant interaction. In V. Sharma, R. Salwan, & L. K. T. Al-Ani (Eds.), *Molecular Aspects of Plant Beneficial Microbes in Agriculture* (pp. 295–304). Academic Press.
- Solano, T. F., Castillo, M. L. L., Medina, J., & del Pozo, E. M. (2015). Efectividad de hongos nematófagos sobre *Meloidogyne incognita* (Kofoid y White) Chitwood en tomate en condiciones de campo, Loja, Ecuador. *Revista de Protección Vegetal*, 29(3), 192.
- Soliman, M. S., El-Deriny, M. M., Ibrahim, D. S. S., Zakaria, H., & Ahmed, Y. (2021). Suppression of root-knot nematode *Meloidogyne incognita* on tomato plants using the nematode trapping fungus *Arthrobotrys oligospora* Fresenius. *Journal of Applied Microbiology*. <https://doi.org/10.1111/jam.15101>
- St. Leger, R. J., & Wang, J. B. (2020). *Metarhizium*: jack of all trades, master of many. *Open Biology*, 10(12), 200307.
- Stelinski, L. L., Willett, D., Rivera, M. J., & Ali, J. G. (2019). "Tuning" communication among four trophic levels of the root biome to facilitate biological control. *Biological Control*, 131, 49–53.
- Su, H. N., Xu, Y. Y., Wang, X., Zhang, K. Q., & Li, G. H. (2016). Induction of trap formation in nematode-trapping fungi by bacteria-released ammonia. *Letters in Applied Microbiology*, 62(4), 349–353.
- Su, H., Zhao, Y., Zhou, J., Feng, H., Jiang, D., Zhang, K.-Q., & Yang, J. (2017). Trapping devices of nematode-trapping fungi: formation, evolution, and genomic perspectives. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 92(1), 357–368.
- Swe, A., Li, J., Zhang, K. Q., Pointing, S. B., Jeewon, R., & Hyde, K. D. (2011). Nematode-trapping fungi. *Current Research in Environmental and Applied Mycology*, 1(1), 1–26.
- Thines, M. (2018). Oomycetes. *Current Biology*, 28(15), R812–R813.
- Thongkaewyuan, A., & Chairin, T. (2018). Biocontrol of *Meloidogyne incognita* by *Metarhizium guizhouense* and its protease. *Biological Control*, 126, 142–146.
- Topalović, O., & Heuer, H. (2019). Plant-nematode interactions assisted by microbes in the rhizosphere. *Current Issues in Molecular Biology*, 30(1), 75–88.
- Tunlid, A., Jansson, H.-B., & Nordbring-Hertz, B. (1992). Fungal attachment to nematodes. *Mycological Research*, 96(6), 401–412.
- van den Hoogen, J., Geisen, S., Routh, D., Ferris, H., Traunspurger, W., Wardle, D. A., de Goede, R. G. M., Adams, B. J., Ahmad, W., Andriuzzi, W. S., Bardgett, R. D., Bonkowski, M., Campos-Herrera, R., Cares, J. E., Caruso, T., de Brito Caixeta, L., Chen, X., Costa, S. R., Creamer, R., ... Crowther, T. W. (2019). Soil nematode abundance and functional group composition at a global scale. *Nature*, 572(7768), 194–198.
- Vidal-Diez de Ulzurrun, G., & Hsueh, Y.-P. (2018). Predator-prey interactions of nematode-trapping fungi and nematodes: both sides of the coin. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 102(9), 3939–3949.
- Wan, J., Dai, Z., Zhang, K., Li, G., & Zhao, P. (2021). Pathogenicity and metabolites of endoparasitic nematophagous fungus *Drechmeria coniospora* YMF1.01759 against nematodes. *Microorganisms*, 9(8).
- Wang, B.-L., Chen, Y.-H., He, J.-N., Xue, H.-X., Yan, N., Zeng, Z.-J., Bennett, J. W., Zhang, K.-Q., & Niu, X.-M. (2018). Integrated metabolomics and morphogenesis reveal volatile signaling of the nematode-trapping fungus *Arthrobotrys oligospora*. *Applied and Environmental Microbiology*, 84(9), e02749-17.
- Webster, J., & Weber, R. (2007). Anamorphic fungi (nematophagous and aquatic forms). In J. Webster & R. Weber (Eds.), *Introduction to Fungi* (3rd ed., pp. 673–701). Cambridge University Press.
- Woodward, J. E., Walker, N. R., Dillwith, J. W., Zhang, H., & Martin, D. L. (2005). The influence of fungicides on *Arthrobotrys oligospora* in simulated putting green soil. *Annals of Applied Biology*, 146(1), 115–121.
- Xiang, M., Xiang, P., Liu, X., & Zhang, L. (2010). Effect of environment on the abundance and activity of the nematophagous fungus *Hirsutella minnesotensis* in soil. *FEMS Microbiology Ecology*, 71(3), 413–417.
- Xie, H., Aminuzzaman, F. M., Xu, L., Lai, Y., Li, F., & Liu, X. (2010). Trap induction and trapping in eight nematode-trapping fungi (Orbiliaceae) as affected by juvenile stage of *Caenorhabditis elegans*. *Mycopathologia*, 169(6), 467–473.
- Xie, M., Bai, N., Yang, J., Jiang, K., Zhou, D., Zhao, Y., Li, D., Niu, X., Zhang, K. Q., & Yang, J. (2020). Protein kinase Ime2 is required for mycelial growth, conidiation, osmoregulation, and pathogenicity in nematode-trapping fungus *Arthrobotrys oligospora*. *Frontiers in Microbiology*, 10, 3065.
- Xie, M., Ma, N., Bai, N., Zhu, M., Zhang, K. Q., & Yang, J. (2021). Phospholipase C (AoPLC2) regulates mycelial development, trap morphogenesis, and pathogenicity of the nematode-trapping fungus *Arthrobotrys oligospora*. *Journal of Applied Microbiology*.
- Xie, M., Yang, J., Jiang, K., Bai, N., Zhu, M., Zhu, Y., Zhang, K. Q., & Yang, J. (2021). AoBck1 and AoMkk1 are necessary to maintain cell wall integrity, vegetative growth, conidiation, stress resistance, and pathogenicity in the nematode-trapping fungus *Arthrobotrys oligospora*. *Frontiers in Microbiology*, 12, 649582.
- Yang, C.-T., Vidal-Diez de Ulzurrun, G., Gonçalves, A. P., Lin, H.-C., Chang, C.-W., Huang, T.-Y., Chen, S.-A., Lai, C.-K., Tsai, I. J., Schroeder, F. C., Stajich, J. E., & Hsueh, Y.-P. (2020). Natural diversity in the predatory behavior facilitates the establishment of a robust model strain for nematode-trapping fungi. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 117(12), 6762–6770.
- Yang, Y., Yang, E., An, Z., & Liu, X. (2007). Evolution of nematode-trapping cells of predatory fungi of the Orbiliaceae based on evidence from rRNA-encoding DNA and multiprotein sequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(20), 8379–8384.
- Yu, Y., Zhang, Y. K., Manohar, M., Artyukhin, A. B., Kumari, A., Tenjo-Castano, F. J., Nguyen, H., Routray, P., Choe, A., Klessig, D. F., & Schroeder, F. C. (2021). Nematode signaling molecules are extensively metabolized by animals, plants, and microorganisms. *ACS Chemical Biology*, 16(6), 1050–1058.
- Zhang, Y., Li, S., Li, H., Wang, R., Zhang, K.-Q., & Xu, J. (2020). Fungi–nematode interactions: diversity, ecology, and biocontrol prospects in agriculture. *Journal of Fungi*, 6(4), 206.
- Zhang, Y., Zhang, K.-Q., & Hyde, K. D. (2014). The ecology of nematophagous fungi in natural environments. In K.-Q. Zhang & K. D. Hyde (Eds.), *Nematode-trapping fungi* (pp. 211–229). Springer Netherlands.