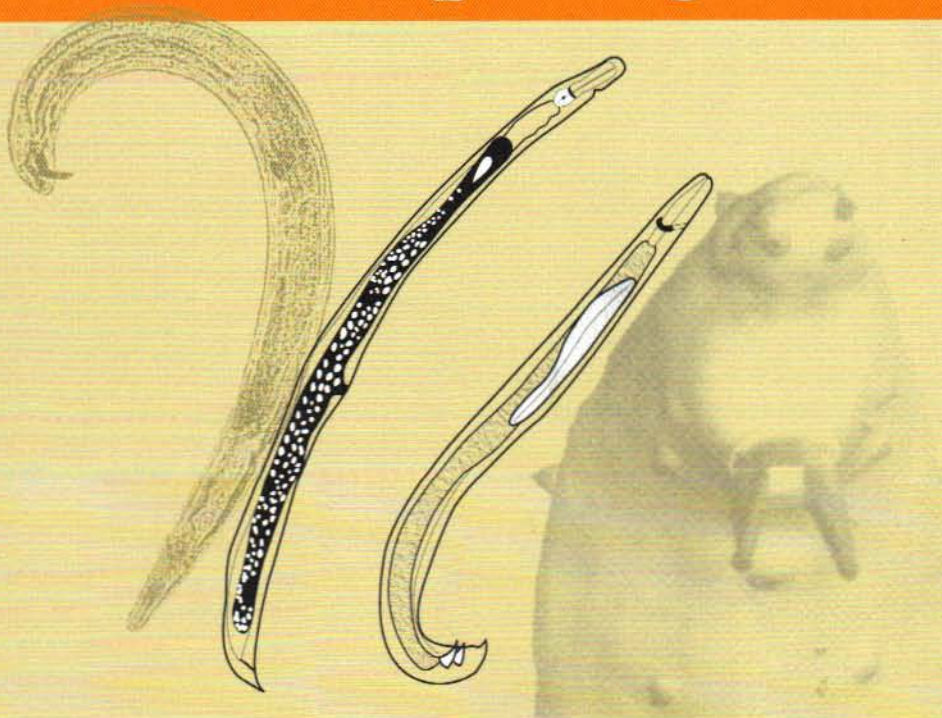


nematodos entomopatogénicos



*Walter Iván Larriva C.
Catalina Bravo Z.*

*Estación Experimental Chuquipata
2005*

Presentación

El control microbiano es hoy en día una gran realidad y presenta nuevas alternativas de manejo de los insectos plaga. Entre estos microorganismos que causan enfermedades y muerte a dichos artrópodos se encuentran los nematodos entomopatogénicos, los mismos que son capaces de desarrollar verdaderas epizootias y reducir drásticamente la población de una especie determinada de insecto.

En el país es poco lo que se conoce al respecto de este tipo de microorganismos, los mismos que en otras partes del mundo ya están siendo utilizados exitosamente como agentes de control dentro del esquema de Manejo Integrado de Plagas.

El presente folleto está dirigido a técnicos e investigadores del sector agrícola, con el objetivo de informar aspectos generales sobre la biología y ecología de estos microorganismos benéficos, esperando que el mismo motive a desarrollar investigaciones que permitan generar conocimiento acerca del potencial que tienen los nematodos entomopatogénicos nativos para ser empleados en el manejo de poblaciones de insectos plaga de hábito rizófago en el campo ecuatoriano.

La presente publicación fue realizada en el marco de la ejecución del proyecto de investigación sobre nematodos entomopatogénicos financiado por el PROMSA, Institución a la cual los responsables del Proyecto IGCV-123 extienden un sincero agradecimiento.

Los autores

I Generalidades de los nematodos

Los nematodos son generalmente definidos como organismos apendiculados, no segmentados, gusanos invertebrados que poseen un cuerpo, una cavidad y un completo tracto digestivo. Por completo tracto digestivo se entiende una boca, un canal alimenticio y el ano, (Gaugler, 1999); además no poseen una respiración o sistema circulatorio especializado, sin embargo, los nematodos poseen un bien desarrollado sistema nervioso, un sistema excretor y múltiples músculos longitudinales, (Georgis, 1991).

Los nematodos varían considerablemente en tamaño, uno de los más pequeños es la forma marina *Greeffiella minutum* que mide solamente 82 μm de largo; en contraste con *Plaeantonema gigantissima* que es el nematodo más grande conocido, vive en la placenta de la ballena de esperma y alcanza sobre los 8 metros, (Anónimo).

Estos pequeños organismos viven en una variedad de hábitats tales como lugares muy calientes, helados, o en las profundidades del océano. Algunos de los nematodos que viven en el suelo y en agua "dulce", son los que parasitan cultivos, insectos, ganado y al ser humano, (Georgis, 1991).

Existen numerosas especies vegetales de importancia económica que son atacadas por nematodos, no obstante, también pueden afectar a animales y al ser humano, siendo parásitos de éstos, causando enfermedades como la oncocercosis.

Los nematodos parásitos, han sido ubicados en cuatro grupos independientes. El primero y más primitivo (evolutivamente hablando) es el Rhabditida, el cual dio origen a los habitantes de los intestinos de animales (perros, gatos y otros) como Oxyurida, o aquellos que tienen simbiosis con bacterias como Steinernematidae y Heterorabditidae, (Thomas y Poinar, 1979; Akhurst, 1980).

El segundo y tercer grupo de nematodos son aquellos que se alimentan de plantas, tales como Tylenchidae y Aphelenchydae, siendo estas formas muy características por la presencia de un estilete a través del cual toma su alimento, pero que en muchos parásitos de invertebrados es usado para penetrar dentro del cuerpo del hospedero, (Thomas y Poinar, 1979; Akhurst, 1980).

El cuarto grupo de parásitos de invertebrados comprende los Adenophora, dentro de los cuales tenemos los Mermithida, que evolucionaron de los miembros predadores de los Dorylaimitidae, también presentan un estilete, que se emplea para penetrar la pared del cuerpo del hospedero, (Thomas y Poinar, 1979; Akhurst, 1980).

Algunos de estos nematodos parásitos poseen características únicas, no solamente como nematodos sino de todo el reino animal. Uno de los rasgos característicos sobresalientes de los géneros *Steinernema* y *Heterorhabditis* es el hecho de llevar en su interior y transportar bacterias las cuales matan a su hospedero y proporciona nutrientes para el nematodo, (Akhurst, 1982).

A los nematodos parásitos de invertebrados (Rhabditidos) se los ha dividido en dos grupos los que reflejan la relación de evolución con su hospedero. En el primer grupo se ubican los parásitos facultativos que son capaces de parasitar a su presa y tienen la facultad de reproducirse y desarrollarse bajo condiciones de vida libre. En tanto que los del segundo grupo pueden solamente desarrollarse en la presencia de un hospedero invertebrado, la asociación es considerada obligada, (Kaya y Gaugler, 1993).

II Nematodos Entomopatogénicos

Varias son las familias que perteneciendo a diferentes ordenes de nematodos se los asocia con los insectos, bien sea porque les causa muerte o simplemente por ser parásitos de estos.

El cuadro 1 deja ver aquellas familias de nematodos que tienen una baja patogenicidad como: Oxyuridae, Telastomatidae y Rhabditidae; así como familias que tienen potencial para control biológico de insectos como: Allantonematidae,

Cuadro 1.

Clases, ordenes y familias del Phylum Nemata relacionados con los insectos¹

Clase Adenophorea (sin. Aphasmidia)

Orden: Mononchida

Familia: Plectidae (ph.)²

Orden: Stichosomida

Familia: Mermittidae (p.o.)³

Familia: Tetradonematidae (p.o.)

Clase Secernentea (sin. Phasmidia)

Orden: Rhabditida

Familia: Carabonematidae (p.o.)

Familia: Cephalobidae (ph.)

Familia: Chambersiellidae (ph.)

Familia: Heterorhabditidae (pat. o.)⁴

Familia: Oxyuridae (p.o.)

Familia: Panagrolaimidae (ph.)

Familia: Rhabditidae (p.f.)⁵(ph.)

Familia: Steinernematidae (pat.o.)

Familia: Syrphonematidae (p.o.)

Familia: Thelastomatidae (p.o.)

Orden: Spiruridae (parásito de animales con insectos como vector u hospedero intermedio).

Familia: Filariidae (p.o.)

Familia: Onchocercidae (p.o.)

Familia: Physalopteridae (p.o.)

Familia: Syngamidae (p.o.)

1 Adaptado de Kaya y Stock 1997

2 Phoretica

3 Parásito obligado

4 Patógeno obligado

5 Parásito facultativo

viene de la pág. 5

Familia: Spiruridae (p.o.)

Familia: Subuluridae (p.o.)

Familia: Thelaziidae (p.o.)

Orden: Diplogasterida

Familia: Diplogasteridae (ph.) (p.f.)

Familia: Cylindrocorporidae (ph.)

Orden: Tylenchidae

Familia: Allantonematidae (p.o.)

Familia: Aphelinchidae (ph.)

Familia: Aphelenchoididae (ph.) (p.f.)

Familia: Entaphelenchidae (p.o.)

Familia: Fergusobiidae (p.o.)

Familia: Phaenopsitylenchidae (p.o.)

Familia: Sphaerulariidae (p.o.)

Familia: Tylenchidae (ph.)

Diplogasteridae, Heterorhabditidae, Steinernematidae, Mermitidae, Phaenopsitylenchidae, Sphaerulariidae y Tetradonematidae.

Algunas de estas familias tienen géneros que son mucho más eficientes que otros, debido sobre todo a la capacidad de matar a su hospedero en un menor tiempo y con un reducido número inicial de nematodos ubicados en el interior del insecto. Es así que, podemos mencionar a los nematodos pertenecientes a las familias Steinernematidae y Heterorhabditidae (Orden Rhabditida) que han sido de las más estudiadas como agentes de control biológico, habiéndose generado mucha información acerca de las ellas. Estas dos familias están mutualísticamente asociadas con las bacterias de los géneros *Xenorhabdus* y *Photorhabdus*, siendo similares en cuanto a su acción, (Kaya y Gaugler, 1993).

Debemos manifestar que, existen también familias de nematodos como Mermithidae y otras que a pesar de no poseer simbiosis con bacteria alguna, pueden causar la muerte del insecto debido al daño interno que le ocasionan al huésped como resultado de su alimentación.

A continuación y por tratarse de las dos familias de nematodos con un mayor potencial, por su simbiosis con bacterias altamente específicas, describiremos algunas características generales de las familias Steinernematidae y Heterorhabditidae.

Características de las familias Steinernematidae y Heterorhabditidae

Las familias Steinernematidae y Heterorhabditidae, manifiestan ciertas similitudes en cuanto a sus hábitos, sin embargo, existen algunas características morfológicas que las diferencian unas de otras, entre las cuales destacaremos las más importantes.

Steinernematidae (Características descritas por Nguyen, 1999)

Son parásitos obligados de insectos; el estado juvenil infectivo transporta una bacteria del género *Xenorhabdus* que vive de manera simbiótica en la cámara del intestino. Tanto los machos como las hembras son necesarias para la reproducción, (Nguyen,1999).

Hembras: Son de tamaño relativamente grande y sus medidas pueden variar entre 600-1100 μm , su cutícula es lisa o annulada; campos laterales ausentes, presentan un poro excretor diferente. La cabeza puede ser redondeada o truncada. Seis bordes presentes, parcial o completamente fusionadas con una papila labial. La vulva está ubicada a la mitad del cuerpo, a veces sobre una protuberancia. Hembras ovíparas u ovovivíparas con los estados juveniles desarrollándose antes de emerger del cuerpo de la hembra, (Nguyen,1999).

Machos: De menor tamaño que las hembras; la porción anterior usualmente con seis papilas labiales. Cuatro papilas cefálicas largas usualmente con disco perioral. Esófago igual al de la hembra; posee un testis simple, espículas pareadas, gubernáculum largo a veces tan largo como las espículas, bursa ausente, (Nguyen, 1999).

Posee un rabo de punta redondeada, digitada o mucronada. Una estructura genital simple y de 10 a 14 pares de papilas genitales presentes con 7 a 10 pares de prelocales, (Nguyen, 1999).

Estado juvenil infectivo: El tercer estado juvenil es el infectivo, presenta un estoma colapsado, con o sin funda (cutícula del segundo estado juvenil); los campos laterales presentes con 4-9 incisiones y 3-8 crestas lisas. El esófago y el intestino aparecen reducidos.

El poro excretor diferenciado. Una cola de apariencia conoide y filiforme. Fasmidios localizados cerca de la mitad de la cola, es pronunciado, inconspicuo o no observado, (Nguyen, 1999).

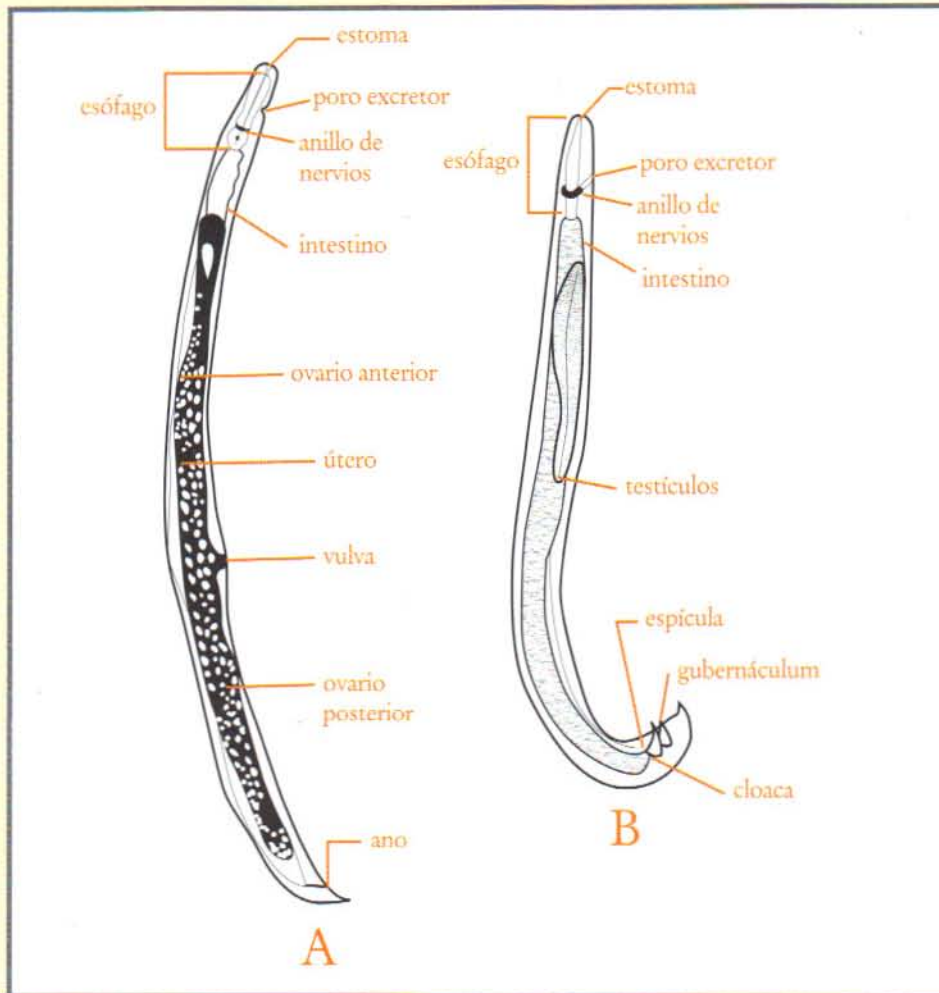
Heterorhabditidae (Características descritas por Nguyen, 1999)

Es un parásito obligado de insectos, el estado juvenil infectivo lleva consigo una bacteria simbiótica del género *Photorhabdus*; están presentes las dos formas de individuos, tanto las hermafroditas como las amphimicticas, (Nguyen, 1999).

Hembras hermafroditas: Después de ingresar al interior del cuerpo de un insecto huésped, los estado juveniles infectivos se desarrollan como hembras hermafroditas. Tienen una cabeza truncada, ligeramente redondeada, con seis picos cónicos bien desarrollados, separados cada uno con una papila terminal; anfidas abiertas y pequeñas, (Nguyen, 1999).

El estoma ancho pero poco profundo; otras partes el estoma fusionadas para formar una porción posterior colapsada. La parte posterior del estoma cubierto por el esófago y a su vez el esófago sin metacorpus, (Nguyen, 1999).

Figura 1



Hembra adulta (A) y macho (B) de un nematodo rhabditido mostrando las estructuras generales

Dibujo tomado de
Kaya y Stock, 1997.

El poro excretor posterior usualmente al final del esófago. Vulva mediana, rodeada por anillos elípticos; son ovipararos que más tarde llegan a ser ovovivíparos. Cola punteada y más larga que la porción anal, (Nguyen, 1999).

Hembras Amphimicticas: Similares a las anteriores pero usualmente más pequeñas que las hembras hermafroditas; papila labial prominente. Vulva no funcional para deposición de huevos, pero funcional para la cópula, (Nguyen, 1999).

Machos: Un testis, espículas pariadas, separadas y ligeramente curvadas ventralmente; espículas con cabeza corta. Governaculum usualmente tan largo como la mitad de la longitud de la espícula, la bursa con nueve pares de papilas genitales, (Nguyen, 1999).

Estados juveniles infectivos: El tercer estado juvenil infectivo con funda (cutícula del segundo estado). La cutícula de los juveniles infectivos con una banda lisa marginada por dos crestas ubicadas en los campos laterales, (Nguyen, 1999).

La cabeza presenta prominentes dientes dorsales; boca y ano cerrado. Esófago e intestino reducido. Las células de la bacteria simbiótica se encuentran ubicadas en el intestino, (Nguyen, 1999).

La familia Heterorhabditidae es monogénica y tiene algunas especies, (Kaya y Gaugler, 1993); en tanto que la familia Steinernematidae tiene dos géneros: *Steinernema* y *Neosteinernema*, (Nguyen, 1999).

Algunos de estos géneros han sido más estudiados que otros, como es el caso de *Steinernema*. Los nematodos aislados han sido referidos como strain, por ejemplo muchos strain de *S. carpocapsae* son designadas inmediatamente después de la especie por el individuo que lo aisló, por la localidad en la cual se la encontró, por el insecto del cual fue aislado o en algunos casos se recurre a codificarlos, (Kaya y Gaugler, 1993).

Cuadro 2.

Especies descritas de los géneros de nematodos entomopatógenicos¹

GENERO	ESPECIE	GENERO	ESPECIE	GENERO	ESPECIE
Steinernema	arenarium	Heterorhabditi	bacteriophora	Neoesteinernema	longicurvicauda
	caudatum		megidis		
	cubanum		zealandica		
	glaseri		argentinensis		
	longicaudum		brevicaudus		
	puertoricens		hawaiiensis		
	bicornutum		indicus		
	ceratophorum		marelatus		
	feltiae				
	karii				
	kraussei				
	monticolum				
	neocurtillae				
	oregonense				
	affine				
	intermedium				
	riobrave				
	abbasi				
	carpocapsae				
	kushidai				
	rarum				
	scapterisci				
	siamkayai				

¹ Adaptado de
Nguyen, 1999.

Comportamiento

Existen características que distinguen a los organismos cuando estos buscan a su hospedero, es así que tanto los parasitoides y depredadores responden a estímulos físicos y químicos que los guían hacia sus potenciales presas, (Kaya y Gaugler, 1993;Gaugler, 1999).

De ahí que, esta señal es esencial en el reconocimiento adecuado de su hospedero, bien sea para alimentarse de él si se trata de un depredador, u oviponer si se trata de un parasitóide. Esta habilidad para encontrar y atacar a su hospedero presa es la clave que determina el éxito del control biológico, (Kaya y Gaugler, 1993).

El primer paso que se da es alcanzar a su hospedero, lo cual inicia con la búsqueda y selección del hábitat del hospedero. Presumiblemente la barrera de mayor importancia y que puede “restringir” hasta cierto punto a los nematodos entomopatogénicos, es el rango de hospederos, (Georgis, 1992; Kaya y Gaugler, 1993; Gaugler, 1999).

Algunas especies prefieren buscar sus hospederos cerca de la superficie del suelo, ejemplo, *S. carpocapsae*, pero otras se han adaptado para buscar en perfiles profundos del suelo, ejemplo, *H. bacteriophora*, (Kaya y Gaugler, 1993). Una vez que el hábitat ha sido seleccionado, los nematodos entomopatogénicos pueden adoptar una de las dos estrategias de búsqueda:

a) emboscar a su presa y b) movilizarse hacia su presa, (Kaya y Gaugler, 1993).

En el primer caso se trata por lo tanto de nematodos poco móviles y que ahorran energía mientras esperan que su presa venga hacia ellas, sin embargo presentan el inconveniente de no conseguir a su hospedero cuando este se encuentra en un estado de desarrollo inmóvil, ejemplo pupa, de ahí que la única posibilidad para que el nematodo se ponga en contacto con el insecto es cuando este pasa cerca de él o se alimenta de algún substrato sobre el cual se encuentra el nematodo, (Kaya y Gaugler, 1993).

En cambio los nematodos de la estrategia tipo “b” son altamente móviles y responden fuertemente a los estímulos químicos emitidos por el hospedero, actuan-

do como atrayentes; estos estarían mejor adaptados para parasitar hospederos subterráneos sedentarios, (Kaya y Gaugler, 1993).

En cuanto a los nematodos, la quimiorrecepción es la modalidad usada para orientarse hacia su hospedero, (Kaya y Gaugler, 1993). Estos mismos autores manifiestan que el CO₂ propicia un estímulo de búsqueda en los nematodos entomopatogénicos, el cual puede ser producido por los insectos, pero aclaran también que el CO₂ lo producen las raíces así como otros organismos del suelo, por lo tanto la sola presencia de este compuesto no puede explicar la adaptación del hospedero, a pesar que ciertamente los estados juveniles infectivos responden bien a ciertos estímulos (olores), que pueden ser producidos por productos excretados por el insecto (ejemplo, fecas), o bien por la presencia de la bacteria simbiótica de los géneros *Xenorhabdus* o *Photorhabdus*.

Se debe considerar que existen algunos factores que también pueden jugar un rol importante en la búsqueda y localización del hábitat del hospedero como son el pH, temperatura del suelo y varias gradientes químicas presentes en ese lugar, (Georgis, 1992; Kaya y Gaugler, 1993, Shields, 1999).

La segunda fase en la selección del hospedero es el acople del nematodo al huésped, la cual se considera un prerequisite para iniciar la infección. En tanto que la tercera fase de la selección es el reconocimiento; se estima que los carbohidratos son esenciales para la especificidad del hospedero y el reconocimiento de otras especies, (Kaya y Gaugler, 1993). Sin embargo el rol de los órganos sensoriales y los mecanismos de reconocimiento del hospedero durante la búsqueda y acoplamiento, es aun desconocido para el caso de los nematodos entomopatogénicos, (Kaya y Gaugler, 1993).

La cuarta y última fase de la selección del hospedero es el proceso de infección, que inicia con la penetración del nematodo al cuerpo del huésped, éstos usan aberturas naturales como la boca, el ano, los espiráculos, y una vez allí ubicarse o estacionarse en algún órgano para luego trasladarse al intestino, perforarlo y liberar la bacteria simbiótica que mata al insecto, (Georgis, 1992; Kaya y Gaugler, 1993).

Figura 2



Larva de Scarabaeidae, parasitada por nematodos entomopatogénicos

Ecología

Con respecto a las características más relevantes de los nematodos entomopatogénicos, en aspectos tales como la dispersión, supervivencia y competencia interespecífica, podemos anotar:

a. Dispersión: El grado de dispersión de los nematodos entomopatogénicos varía según la estrategia que estos tengan para buscar a su hospedero, ya que aquellos que usen la estrategia de emboscar a su presa, serán de lenta dispersión, en contraste con aquellos cuya estrategia sea la de buscar a sus hospederos, los cuales se movilizarán en mayor grado, (Georgis, 1992; Kaya y Gaugler, 1993).

Entre los factores que juegan un papel muy importante para la dispersión de estos organismos están: El espacio poroso en el suelo, la humedad, temperatura y raíces de plantas. Suelos arcillosos tienen pequeños poros limitando el movimiento de

los nematodos, siendo indispensable la presencia de una película de agua para dispersarse en el suelo, (Georgis, 1992; Shields et al., 1999).

En ciertos estudios de campo se ha demostrado que los nematodos son más eficaces para controlar el escarabajo japonés con temperaturas mayores a 20°C en el suelo; sin embargo, un buen número de insectos plaga son activos a bajas temperaturas, requiriéndose por lo tanto que el nematodo así como la bacteria sean adaptadas a esas condiciones para matar al insecto plaga, (Kaya y Gaugler, 1993).

Algunas aislaciones de Heterorhabditidae de regiones templadas han demostrado ser activas y pueden infectar a un hospedero a 7°C. Igualmente una especie no descrita de Steinernematidae y aislada en campos de Inglaterra infectó hospederos en arena con un rango de temperatura entre 5-25°C, (Kaya y Gaugler, 1993).

Otro aspecto importante que se debe considerar es la emisión de CO₂ por parte de las raíces de las plantas, afectando con esto la dispersión de los nematodos, ya que éstos se pueden acumular alrededor de las raíces en respuesta al CO₂, (Kaya y Gaugler, 1993).

b. Supervivencia: Los nematodos entomopatogénicos pueden sobrevivir en suelos que los protejan de condiciones medioambientales extremas, siendo las adecuadas: baja desecación, alta humedad relativa y bajas temperaturas, (Kaya y Gaugler, 1993; Shields et al. 1999, Gaugler 1999).

Así, un heterorhabditido aislado en una zona tropical no sobreviviría a 10°C; una pobre aireación es probablemente un factor que limita la supervivencia de los nematodos en un suelo arcilloso. Shields et al. (1999), demostraron que la acción de algunos strains de nematodos entomopatogénicos persistió por un período de 700 días luego de su aplicación, esto bajo ciertas condiciones abióticas y de manejo del cultivo.

Sin embargo a pesar que el strain del nematodo sea el adecuado, así como la concentración de este y otros factores presumiblemente sean óptimos, solamente el 30-40 % de nematodos infecta a sus hospederos; las razones para que esto suceda aun no están esclarecidas del todo, (Shields et al., 1999).

Otro factor importante que limita la supervivencia de los nematodos es la presencia de ciertos hongos como es el caso de *Hirsutella rhossiliensis* que puede atacar y penetrar la cutícula de los juveniles de segundo estadio (J2), (Georgis, 1991; Kaya y Gaugler 1993). La acción residual de ciertos nematicidas aplicados para controlar nematodos fitófagos es también un factor muy importante que limita la sobrevivencia de los entomopatógenos, (Hayes, et al., 1999).

c. Competencia interespecífica: Los nematodos entomopatógenicos son de amplia distribución alrededor del mundo, sin embargo estudios a nivel de laboratorio han demostrado que los géneros *Steinernema* y *Heterorhabditis* no pueden coexistir en iguales hospederos, en tanto que dos especies de *Steinernematidae* pueden exitosamente paralizar al mismo hospedero; no obstante también puede haber una relación antagonista entre especies de *Steinernematidae*, (Kaya y Gaugler, 1993).

Se le atribuye a las bacterias mutualistas *Xenorhabdus* y *Photorhabdus* la base de la incompatibilidad entre especies de *Steinernematidae* y *Heterorhabditidae*, ya que el nematodo de un género no pueden alimentarse sobre la bacteria de otro género, (Kaya y Gaugler, 1993).

Estudios de competencia interespecífica entre el hongo *Beauveria bassiana* y nematodos entomopatógenicos, muestran que ellos no son compatibles dentro del mismo hospedero; por lo general el nematodo pone fuera de competencia al hongo y el mecanismo para que esto suceda se basa en la producción de antibióticos por parte de la bacteria, (Kaya y Gaugler, 1993).

Breve descripción de la bacteria simbiótica:

Como ya se mencionó anteriormente, los nematodos entomopatógenicos a través del tiempo han desarrollado una relación simbiótica o mutualística con bacterias de los géneros *Xenorhabdus* y *Photorhabdus*, (Akhurst, 1980, 1982; Aguilera et al., 1993). Estas bacterias no sobreviven bien en el suelo o en el agua de manera sola, sirviéndole el nematodo como un medio para protegerse de las condiciones exter-

nas e igualmente para ingresar dentro del cuerpo del insecto, así como de la acción de ciertos mecanismos de defensa del insecto parasitado, a lo cual la bacteria contribuye con el nematodo proveyéndole de nutrientes, los que obtiene del cuerpo del insecto, (Akhurst y Boehmeri, s/f; Akhurst, 1980, 1982).

Se trata de una bacteria gram-negativa, anaeróbica facultativa, pertenece a la familia Enterobacteriaceae; existen varias especies que han sido descritas para cada uno de los géneros. Las bacterias del género *Photobabidus sp*, están asociadas con nematodos del género *Heterorhabditis* las mismas que emiten luminiscencia, en tanto que *Xenorhabdus sp*. se la asocia con nematodos del género *Steinernema* que no son luminiscentes, (Akhurst, 1980; 1982).

Xenorhabdus presenta dimorfismo, lo cual está referido a dos fases: la fase uno llamada también fase primaria y la fase dos llamada forma secundaria. Estas dos fases tienen diferencias distintivas en la forma de la colonia, pero no presentan diferencias en la patogenicidad del hospedero, sobre todo en el caso de *Galleria melonella*, (Akhurst, 1980). Otra diferencia significativa es que la fase uno produce antibióticos, absorbe ciertos tintes y desarrolla inclusiones intracelulares largas, en tanto que la fase dos no absorbe los tintes y las inclusiones intracelulares son ineficientes, (Akhurst, 1980).

Los insectos infectados por nematodos pueden ser sujetos a invasiones secundarias por otros organismos, los mismos que modificarían las condiciones dentro del cadáver, ocasionando con ello un perjuicio al nematodo; en respuesta a ello la bacteria simbiote produce estas sustancias (antibióticos) que inhiben el desarrollo de otros organismos tales como bacterias, hongos, levaduras, (Gaugler, 1999).

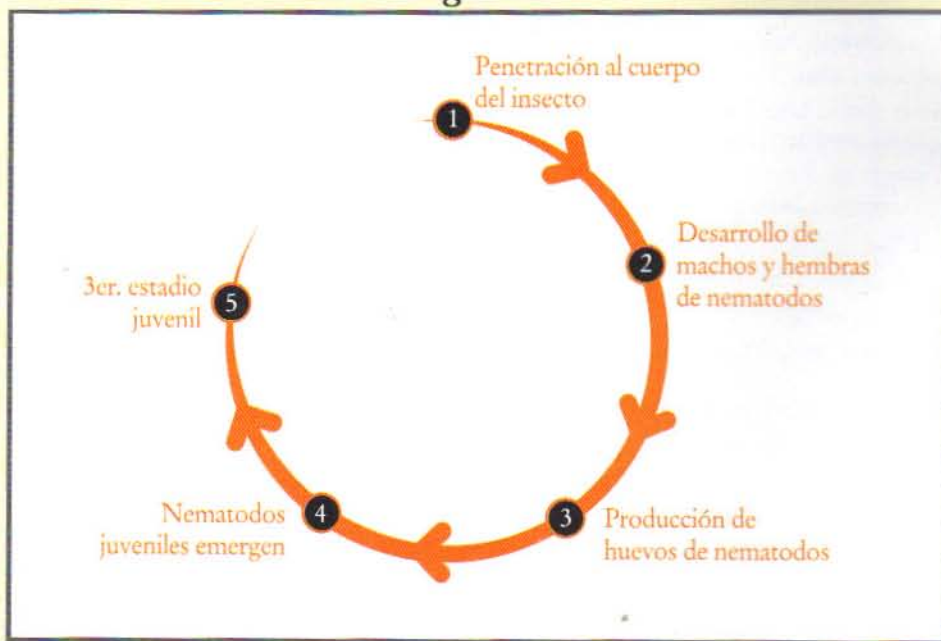
La especificidad de la asociación entre nematodos y bacterias operan sobre dos niveles: la provisión de nutrientes esenciales para el nematodo por la bacteria y la retención de la bacteria dentro del intestino de los estados juveniles no alimenticios de los nematodos, lo cual se da cuando la relación nematodo/bacteria es la adecuada. De allí que la transmisión de *Xenorhabdus* y *Photobabidus* está determinada por un alto nivel de especificidad, (Akhurst y Bohemari, s/f).

III Ciclo biológico del nematodo

Tanto los steinernematidos como los heterorhabditidos tienen similar historia de vida, así podemos decir que el ciclo biológico de los nematodos y la bacteria simbiote inicia cuando juveniles infectivos (que no se alimentan) del nematodo, buscan fuera del cuerpo de su hospedero (insecto) comenzar una nueva infección, para lo cual lo primero que hacen es localizar a su hospedero, (Kaya y Gaugler, 1993; Gaugler, 1999).

Cuando éste ha sido localizado, el nematodo penetra la cavidad del cuerpo del insecto y lo hace usualmente por las aberturas naturales del cuerpo como son la boca, el ano, los espiráculos, así como por las áreas delgadas de su cutícula, (Akhurst, 1980; Kaya y Gaugler, 1993; Gaugler, 1999).

Figura 3



Ciclo biológico del nematodo *Steinernema*

Una vez en el interior del insecto, el nematodo se ubica en el hemoceloma de éste y la bacteria es liberada desde el intestino del nematodo, ésta se multiplica rápidamente, causando la muerte del huésped en poco tiempo, debido a una septicemia generalizada; el nematodo se alimenta entonces sobre la bacteria y los desechos del cuerpo del insecto, alcanzando allí su estado maduro, (Kaya y Gaugler, 1993; Gaugler, 1999).

Los estados juveniles infectivos de los steinernematidos pueden llegar a ser machos o hembras, a diferencia de los heterorhabditidos que se desarrollan en el interior como hermafroditos, pero la siguiente generación dentro de un hospedero produce machos y hembras, (Kaya y Gaugler, 1993). El ciclo biológico es completado en pocos días y cientos de miles de nuevos juveniles infectivos emergen del cuerpo de su hospedero en busca de un hospedero fresco.

IV Uso en control de plagas

La efectividad que han demostrado tener los nematodos entomopatogénicos para controlar insectos, ha permitido que se los use de manera intensiva en algunos programas de control de cultivos tales como alcachofas, arándanas, banano, maíz, árboles frutales, menta, maní, remolacha azucarera, papas, champiñones, cítricos, algodón, entre otros, (Georgis, 1991).

Si bien es cierto que pruebas de laboratorio han dejado ver que estos nematodos tienen un amplio rango de hospederos, en cambio, al nivel de campo este rango se puede reducir ya que existiría cierta especificidad en la relación nematodo/insecto lo cual podría limitar su uso generalizado; sin embargo, esto podría ser considerado como una fortaleza de estos organismos para manejar altas poblaciones de insectos plaga, ya que al no ser entomopatógenos generalistas, su impacto en la entomofauna benéfica es mínimo.

Una limitante, es la poca acción que han demostrado tener los nematodos para controlar insectos a nivel de la parte aérea de la planta, ya que son muy suscepti-

bles a la acción de condiciones medio ambientales como es una alta insolación directa la cual produce una desecación rápida del organismo, así como el efecto dañino de los rayos ultravioleta; igualmente, una baja humedad relativa o del ambiente limita su eficiencia, (Georgis, 1991; Kaya y Gaugler, 1993).

Los insectos cuya etapa de desarrollo, como parte de su ciclo biológico lo realizan obligatoriamente a nivel del suelo, son hospederos adecuados para el nematodo y la bacteria simbiótica, (Glazer, 1992; Kaya y Gaugler, 1993). Existen varios ejemplos de control o manejo de poblaciones de insectos plaga usando nematodos entomopatogénicos llevados a cabo tanto al nivel de campo como de laboratorio.

Según Georgis (1991), un corriente y potencial mercado para nematodos steiner-nematidos y heterorhabditidos estaría dado para controlar un elevado número de plagas de insectos, entre las cuales podemos destacar:

- Larva de la pluma de la alcachofa: *Platyptilia cardiuidactyla*
- Gorgojo de la raíz de los berries: *Otiorhynchus ovatus*
- Gorgojo verde azulado de los cítricos: *Pachnaeus litus*
- Gorgojo de faja de las arándanas: *Chrysoteuchia topiaria*
- Gusano blanco: *Scarabaeidae*
- Moscas esciaridas de los champiñones: *Lycoriella spp.*
- Gorgojo de invernaderos y viveros: *Spodoptera exigua*, *Otiorhynchus solcatus*.
- Minadores de tallos de hornamentales y viveros: *Liriomyza trifolii*
- Gusano armado del algodón: *Noctuidae*
- Gusano cortador del algodón: *Noctuidae*
- Larva de mosquitos: *Aede aegypti*
- Larva de mosca común: *Musca domestica*
- Gusano cortador negro del maíz: *Agrotis ipsilon*
- Gusano de la polilla de la manzana: *Cydia pomonella*
- Taladrador de la raíz de la caña de azúcar: *Diaprepes abbreviatus*
- Mosca mediterránea de la fruta: *Ceratitis capitata*
- Gorgojo de la raíz del banano: *Cosmopolites sordidus*
- Taladrador del fruto de durazno: *Carposina nipponensis*

- Gorgojo de la remolacha azucarera: *Cleonus mendikus*
- Gorgojo de la papa: *Cylas formicarius*

El uso de nematodos como agentes de control biológico de las plagas de insectos en las últimas dos décadas se ha visto incrementado, sobre todo porque hoy en día ya están disponibles a la venta en varios países como Estados Unidos, Suiza, Reino Unido, Alemania, Australia, Holanda, Japón, entre otros.

Esto último ha sido posible gracias a que se dispone de tecnología adecuada para la producción en masa de los nematodos y la bacteria, la formulación y almacenamiento del nematodo sin que pierda su capacidad infectiva, (Kaya y Gaugler, 1993; Gaugler, 1999).

Otras ventajas comparativas que tiene el uso de estos agentes de control biológico son:

- No se necesita de equipo especial para aplicarlos, ya que esto se puede hacer con los equipos convencionales, bombas de mochila, sistemas de riego por goteo.
- No tiene restricción en cuanto a días de carencia
- No hay problemas de residualidad
- No contamina el medio ambiente
- Son selectivos
- No tienen problemas de fitotoxicidad
- No hay problemas de intoxicación con las personas que lo aplican.

A pesar de todas las ventajas manifestadas anteriormente, todavía hace falta generar mas información relacionada con el rango de hospederos que tienen los nematodos entomófagos, evaluar la eficiencia del control, dosis óptima, buscar y seleccionar otros strain mucho más virulentos, mejorar las formulaciones, abaratar costos de producción con la finalidad de generar competencia a nivel de mercado con los productos químicos, (Glazer, 1992; Mannion y Janson, 1992; Hayes et al., 1999; Shields, 1999).

Bibliografía consultada:

- Aguiler, M.;** N. Hodge; R. Stall; G. Smart. 1993. Bacterial symbionts of *Steinernema scapterisci*. *Journal of Invertebrate Pathology* 62: 68-72.
- Akhurst, R.J.** 1980. Morphological and functional dimorphism in *Xenorhabdus* sp., bacteria symbiotically-associated with the insect pathogenic nematodes *Neoplectana* y *Heterorhabditis*. *Journal of General Microbiology* 121: 303-309.
- Akhurst, R.J.** 1982. Antibiotic activity of *Xenorhabdus* sp., bacteria symbiotically associated with insect pathogenic nematodes of the families Heterorhabditidae and Steinernematidae. *Journal of General Microbiology* 128: 3061-3065.
- Akhurst, R.J.;** E. Boemari. s.f. *Biología y Taxonomía de Xenorhabdus*.
- Alm, S;** T. Yeh; J. Hanula; J. Georgis. 1992. Biological control of japanese, oriental, and black turfgrass ateniuss beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) larvae with entomopathogenic nematodes (Nematoda: Steinernematidae, Heterorhabditidae)". *Journal of Economic Entomology*. 85 (5): 1660-1665.
- Boemari, N.** 2002. Biology, taxonomy and systematic of *Photorhabdus* and *Xenorhabdus*. Cabi publishing. USA. pp.35-56.
- Gaugler, R.** 1999. Nematodes (Rhabditida: Steinernematidae & Heterorhabditidae)
- Georgis, R.** 1992. Present and future prospects for entomopatogenic nematode products. *Biocontrol Science and Technology*. 2: 83-99.
- Glazer, I.;** M. Klein; A.Navon; Y.Nacache. 1992. Comparision of efficacy entomopathogenic nematodes combined with antidesiccants applied by canopy sprays against three cotton pest (Lepidoptera: Noctuidae)
- Hayes, A.;** S. Fitzpatrick; J. Webster. 1999. Infectivity, Distribution and persis-

tence of the entomopatogenics nematode *Steinernema carpocapsae* all strain (Rhabditida: Steinernematidae) applied by spinklers or bomm sprayer to dry-pick cranberries. Journal Econ. Entomol. 92 (3): 539-546.

Kaya, H.; R. Gaugler. 1993. Entomopatogenics nematodes. Annual Review Entomology. 38: 181-206.

Mannion, C.; R.Janson. 1992. Comparision of ten Entomopathogenic Nematodes for control of sweetpotato weevil (Coleoptera: Apionidae).Nguyen,K. 1999. Family Steinernematidae, Heterorhabditidae: Diagnostic and characters. Entomology and Nematology Department. University of Florida. U.S.A.

Shields, E.; A.Testa; J.Miller; K.Flanders. 1999. Field Efficacy and persistence of the entomopathogenic nematodes Heterorhabditis bacteriophora "Oswego" and H. bacteriophora "NC" on alfalfa snout beetle larvae (Coleoptera: Curculionidae). Environ. Entomology 28(1): 128-136.

Thomas, G.; G. Poinar. 1979. Symbiotic bacteria: *Xenorhabdus* gen.nov., a genus of entomopatogenic, nematophilic bacteria of the family Enterobacteriaceae. International Journal of Systematic Bacteriology 29: 352-360.

Wilson, M.; P. Nitzsche; P.Shearer. 1999. Entomopatogenic nematodes to control black vine weevil (Coleoptera: Curculionidae) on strawberry. Journal Econ. Entomol. 92 (3): 651-657.

<http://www.nysaes.cornell.edu/ent/biocontrol/patogens/nematodes.html>

<http://www.gnv.ifas.ufl.edu/kbn/longi>.

*Para mayor información dirigirse a:
www.iniapbullcay.gov.ec*

*INIAP - Granja Experimental Bullcay - Gualaceo
Telf: 07-225-5963
email: wlarriva@etapaonline.net.ec
Casilla 0101554
Cuenca Ecuador*