

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE CHIRIQUÍ
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y EXACTAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA

TRABAJO DE TESIS TITULADO

CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA Y MOLECULAR DE HONGOS NEMATÓFAGOS
NATIVOS AISLADOS DE SUELOS AGRÍCOLAS Y SU POTENCIAL COMO
ALTERNATIVA DE CONTROL BIOLÓGICO CONTRA *Meloidogyne* spp.

POR:

CARLOS JOSUÉ VILARREAL PÉREZ

CIP: 4-814-826

ASESORA PRINCIPAL:

TINA A. HOFMANN, PHD.

CO-ASESORES:

ROSA VILLARREAL, MSC.

ROGELIO A. SANTANACH, PHD.

ASESORES EXTERNOS:

ING. AGR. JORGE MUÑOZ (IDIAP)

ING. AGR. WALTER PERAZA PADILLA, MSC. (UNA)

TRABAJO DE GRADO PARA OPTAR
POR EL TÍTULO DE LICENCIADO
EN BIOLOGÍA CON ÉNFASIS EN
MICROBIOLOGÍA

CIUDAD DE DAVID, CHIRIQUÍ, REPÚBLICA DE PANAMÁ

2025

Dedicatoria

Me gustaría dedicar esta tesis a mi familia.

Especialmente a mi madre Doris A. Pérez Barría, por estar en los momentos más caóticos, estresantes y alegres de mi vida. Por darme una vida llena de valores, principios y siempre creer en mí. Te amo mucho mamá.

A mi hermana Carlita, por ser una persona que aunque no comprendía mucho lo que hacía, siempre admiraba con gran interés lo que le enseñaba en el laboratorio y fuera de él. Gracias hermanita.

A todos, muchas gracias de todo corazón.

In Memoriam †

En memoria a mi abuela, Dilcia Barría G. de Chong, una mujer fuerte y valiente, incluso en los momentos más difíciles. Tu vida fue un ejemplo de coraje, sacrificio y compasión. Tu amor incondicional, su sabiduría y su fortaleza dejaron una huella imborrable en mí. Hoy y siempre, tu legado de bondad y valentía seguirá inspirando cada paso que doy.

Con todo mi amor, Carlos.

Agradecimientos

Quisiera expresar mi más profundo agradecimiento a mis asesores de tesis, especialmente a la Dra. Tina Antje Hofmann por su vasta experiencia, comprensión y paciencia, estas fueron fundamentales en mi recorrido por el complejo y gratificante camino de la investigación. Su constante guía y dedicación no solo me ayudaron a desarrollar importantes habilidades, sino que también me inspiraron a alcanzar metas que nunca imaginé posibles.

Me gustaría agradecer a la Universidad Autónoma de Chiriquí, al Centro de Investigaciones Micológicas (CIMi), el Instituto Interdisciplinario de Investigación e Innovación (i4) y a los profesores que me impartieron clases por abrirme las puertas y brindarme la oportunidad de avanzar en mi carrera profesional.

Asimismo, quisiera expresar mi gratitud a todo el equipo de investigadores de la Estación Experimental del Instituto de Innovación Agropecuaria de Panamá (IDIAP) de Cerro Punta y Río Sereno, especialmente al Ing. Agr. Jorge Muñoz como asesor externo, por la guía y motivación en el estudio de los nematodos de suelo y su contribución significativa para con el desarrollo de mi investigación.

Muchas gracias al Ing. Walter Peraza Padilla, MSc. de la Universidad Nacional de Costa Rica (UNA) como asesor externo, por brindarme una guía durante mi proceso experimental y por ser miembro de los artículos publicados a partir de esta investigación.

Agradezco a la Secretaría Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación (SENACYT) por brindarme la oportunidad de ser becario y co-financiar este trabajo de investigación.

Por último, pero no menos importante, un sincero agradecimiento a mis queridos amigos Jean Paul, Lucía, Elvira y Gabriela que estuvieron conmigo en los momentos de estrés y alegría durante este largo y retador camino. Su apoyo, confianza, soporte y cariño han sido invaluable.

INDICE GENERAL

Dedicatoria.....	ii
Agradecimientos	iii
Índice de figuras.....	vii
Resumen.....	x
Abstract	xii
CAPÍTULO I: MARCO INTRODUCTORIO.....	1
1. Introducción.....	1
2. Planteamiento del problema	3
3. Justificación e importancia de la investigación	4
4. Objetivo general.....	5
5. Objetivos específicos	5
6. Preguntas de investigación	5
7. Hipótesis	5
Hipótesis nula (H_0).....	5
Hipótesis alterna (H_1).....	5
8. Alcance del trabajo	5
9. Limitaciones	6
CAPÍTULO II: REVISIÓN DE LITERATURA.....	7
MARCO TEÓRICO	7
10. Producción agrícola en el mundo	7
11. Producción agrícola en Panamá	7
12. Problemas y retos que enfrentan los sistemas agrícolas actuales	8
13. Principales nematodos fitopatógenos que afectan a los cultivos agrícolas	9
14. El género <i>Meloidogyne</i>	11
14.1. Ciclo de vida de <i>Meloidogyne</i>	12
14.2. Síntomas producidos por el género <i>Meloidogyne</i>	14
14.3. Clasificación taxonómica de <i>Meloidogyne</i> sp.	15
15. Manejo integrado de nematodos fitoparásitos.....	15

15.1. Combate químico.....	15
15.2. Rotación de cultivos	16
15.3. Solarización del suelo.....	16
15.4. Cultivos resistentes	16
15.5. Cultivos trampa/trampeo	17
15.6. Control biológico.....	17
16. Hongos nematófagos	19
16.1. Mecanismos de acción de los hongos nematófagos	20
16.2. Hongos atrapadores de nematodos (AN).....	21
16.3. Hongos endoparásitos.....	25
16.4. Hongos parásitos hembras y huevos.....	27
16.5. Hongos productores de toxinas o metabolitos secundarios (PMS)	29
CAPÍTULO III: MARCO METODOLÓGICO	30
17. Área de estudio y zonas de muestreo	30
18. Muestreo de hongos nematófagos y procesamiento de las muestras	31
19. Aislamiento de hongos nematófagos.....	32
20. Extracción de huevos de <i>Meloidogyne</i> a partir de raíces infectadas (modificado de Hussey & Barker, 1973)	34
20.1. Desinfección de raíces y nematodos agalladores	34
21. Análisis morfológico de los hongos nematófagos.....	36
22. Análisis molecular de los hongos nematófagos	37
22.1. Extracción de ADN fúngico	37
22.2. Amplificación de la región ITS mediante PCR y purificación de productos de PCR 37	
22.3. Secuenciación y edición de secuencias	38
22.4. Búsqueda en repositorios de secuencias e identificación de secuencias	38
23. Determinación de los mecanismos de acción de los hongos nematófagos	39
23.1. Preparación del inóculo fúngico	39
23.2. Ensayos de antagonismo.....	40
CAPÍTULO IV: RESULTADOS	42
24. Aislados de hongos nematófagos por zona de muestreo	42

25. Análisis morfológico y molecular de los hongos nematófagos.....	44
<i>Arthrobotrys arthrobotryoides</i>	45
<i>Arthrobotrys musiformis</i>	48
<i>Neocosmospora falciformis</i>	51
<i>Trichoderma asperellum</i>	54
<i>Trichoderma harzianum</i>	58
<i>Trichoderma koningiopsis</i>	61
<i>Trichoderma spirale</i>	64
<i>Trichoderma virens</i>	67
<i>Trichoderma</i> sp. 1	70
<i>Trichoderma</i> sp. 2	72
26. Mecanismos de acción empleados por especies de <i>Arthrobotrys</i> para la captura de nematodos	75
CAPITULO V: DISCUSIÓN DE RESULTADOS	77
27. Aislamiento de cepas fúngicas en las diferentes fincas muestreadas	77
28. Mecanismos de acción por <i>A. arthrobotryoides</i> y <i>A. musiformis</i>	81
CAPÍTULO VI: CONSIDERACIONES FINALES.....	81
29. Conclusiones	81
30. Recomendaciones.....	82
31. Referencias bibliográficas	83
CAPÍTULO VII: ANEXOS	115

Índice de figuras

Figura 1. Microfotografías de una especie de <i>Meloidogyne</i>	12
Figura 2. El ciclo de vida del género <i>Meloidogyne</i>	13
Figura 3. Raíces de pimiento (<i>C. annuum</i> L.) infectadas	14
Figura 4. Prácticas culturales en el manejo integrado de nematodos fitopatógenos.....	18
Figura 5. Diversidad de estructuras de captura utilizadas por hongos nematófagos (Orbiliales).24	
Figura 6. Estructuras fúngicas de hongos endoparásitos	27
Figura 7. Georeferenciación de los puntos de muestreos en cada finca.	30
Figura 8. Diseño de muestreo y recolecta de suelo en las fincas.	31
Figura 9. Método de espolvoreado en placa para el aislamiento de hongos nematófagos.	33
Figura 10. Método de extracción de huevos de <i>Meloidogyne</i> a partir de raíces de tomate infectadas según Hussey y Baker (1973).	35
Figura 11. Diagrama de extracción de ADN genómico, amplificación de las regiones ITS mediante PCR y secuenciación de hongos nematófagos.	39
Figura 12. Ensayos de antagonismo in vitro y determinación de los mecanismos de acción mediante microscopía de campo claro.	41
Figura 13. <i>Arthrobotrys arthrobotryoides</i> (CV02)	46
Figura 14. <i>Arthrobotrys arthrobotryoides</i> (CV02).	47
Figura 15. <i>Arthrobotrys musiformis</i> (CV01)	49
Figura 16. <i>Arthrobotrys musiformis</i> (CV01)	50
Figura 17. <i>Neocosmospora falciformis</i> (CV15).....	52
Figura 18. <i>Neocosmospora falciformis</i> (CV15).....	53
Figura 19. <i>Trichoderma asperellum</i> (CV04)	55
Figura 20. <i>Trichoderma asperellum</i> (CV04, CV07).	56
Figura 21. <i>Trichoderma harzianum</i> (CV08).	59
Figura 22. <i>Trichoderma harzianum</i> (CV08).	60
Figura 23. <i>Trichoderma koningiopsis</i> (CV09).	62
Figura 24. <i>Trichoderma koningiopsis</i> (CV09).	63
Figura 25. <i>Trichoderma spirale</i> (CV11–CV12).	65
Figura 26. <i>Trichoderma spirale</i> (CV11–CV12).	66
Figura 27. <i>Trichoderma virens</i> (CV05)	68

Figura 28. <i>Trichoderma virens</i> (CV05)	69
Figura 29. <i>Trichoderma</i> sp. 1 (CV13–CV14).....	71
Figura 30. <i>Trichoderma</i> sp. 2 (CV10).	73
Figura 31. <i>Trichoderma</i> sp. 1 (CV13–CV14).....	74
Figura 32. <i>Trichoderma</i> sp. 2 (CV10)	74
Figura 33. Redes de captura producidas por <i>A. arthrobotryoides</i> en presencia de J ₂ de <i>Meloidogyne</i>	75
Figura 34. Redes de captura producidas por <i>A. musiformis</i> en presencia de J ₂ de <i>Meloidogyne</i> . 76	
Figura 35. Muestreo #1: Finca de tomate localizada en Río Sereno, Provincia de Chiriquí.	115
Figura 36. Muestreo #2 en la finca de café del IDIAP sede Río Sereno, Provincia de Chiriquí. Se encontraban conmigo la Dra. Tina A. Hofmann y la Ing. Karina Castro, MSc.....	116
Figura 37. Metodología de Barron (1977), para el aislamiento y cultivo de los hongos nematófagos en AA.	117
Figura 38. Realizando inoculaciones de nematodos a los hongos cultivados previamente en medios agar-agua, Estación Experimental IDIAP-sede Cerro Punta, Provincia de Chiriquí.	118
Figura 39. Fotografías de algunos procesos en la extracción de ADN fúngico, PCR y electroforesis en gel.	119
Figura 40. Fotografías de la purificación de los productos de PCR mediante uso de Kit QIAGEN.	120
Figura 41. Informe de análisis de medición de las cantidades de ADN fúngico extraído por muestra, mediante espectrofotometría de masas.....	121
Figura 42. Pruebas de PCR de los hongos analizados en el estudio	122

Índice de tablas

Tabla 1. Principales nematodos fitoparásitos asociados a pérdidas en el rendimiento agrícola. .	10
Tabla 2. Resumen taxonómico de los hongos nematófagos más comunes, sus estructuras de infección y mecanismos de acción.....	22
Tabla 3. Características ambientales de las zonas de muestreo en la provincia de Chiriquí.	32
Tabla 4. Número de aislamientos en las regiones muestreadas.	42
Tabla 5. Resumen taxonómico de las especies de HN identificadas por cultivo, zona de muestreo y clasificación de acuerdo con su mecanismo de acción.	43

Tabla 6. Análisis de similitud de las cepas de hongos nematófagos aisladas en este estudio con cepas existentes en GenBank.	44
---	----

Resumen

El nematodo agallador o nudo de la raíz *Meloidogyne*, es uno de los nematodos más devastadores en los cultivos. Ataca una amplia gama de plantas cultivadas, incluyendo hortalizas, frutas, y plantas ornamentales. Este nematodo puede reducir el rendimiento de los cultivos, causar deformidades en las raíces, afectar la calidad de los productos cosechados y provocar la muerte de las plantas en casos severos de infestación. Por otro lado, el manejo integrado de este fitoparásito usualmente está enfocado en el uso de pesticidas de origen químico, lo que su vez causa efectos perjudiciales en la calidad del agua y suelo, en el medio ambiente, en la salud humana y, además, resistencia en las poblaciones de estas especies de nematodos. Esto ha aumentado la necesidad de buscar enfoques alternativos y sostenibles, como el control biológico, para disminuir las poblaciones este nematodo en los sistemas de cultivo. En este sentido, los hongos nematófagos son organismos que poseen la capacidad de atrapar y consumir nematodos. Estos actúan produciendo estructuras miceliales especializadas que capturan a los nematodos, como redes tridimensionales, pomos adhesivos pedunculados, anillos constrictores, anillos no constrictores, que capturan a los nematodos. Una vez atrapados, los hongos liberan enzimas y toxinas para descomponer y digerir a sus presas, obteniendo nutrientes de ellas. Del mismo modo, algunos hongos también pueden parasitar directamente los nematodos invadiendo su cuerpo mediante el uso de esporas. Estos hongos ofrecen un potencial prometedor para el control biológico de nematodos fitoparásitos, y a la vez son una alternativa sostenible a los agroquímicos porque no impactan al medio ambiente. De esta manera, en la presente investigación se caracterizó morfológica y molecularmente hongos nematófagos presentes en suelos agrícolas en la Provincia de Chiriquí y se determinó sus mecanismos subyacentes de acción contra el nematodo agallador *Meloidogyne* spp.

Los muestreos de suelo se realizaron en dos fincas de cultivos en Tierras Atlas y una de Tierras Bajas, en la provincia de Chiriquí. Para el aislamiento inicial de hongos nematófagos se esparció aproximadamente 1 g de suelo sobre platos que contenían agar agua (AA) y posteriormente se agregó una suspensión de nemátodos del género *Meloidogyne*, con el fin de que sirvieran como presa. Las placas Petri se observaron diariamente por una semana con un estereoscopio en busca de hifas, conidios, esporas o nematodos parasitados. Cuando aparecían estas estructuras mencionadas anteriormente, se transfirieron mediante técnicas de cultivo aséptico

en agar papa dextrosa (PDA) con estreptomicina y cloranfenicol al 0.1 % p/v para obtener cepas puras. Para la identificación taxonómica de los hongos aislados se realizaron análisis morfológicos mediante microscopía de luz y el uso de claves taxonómicas, al igual que el uso de análisis moleculares de extracción de ADN fúngico, amplificación mediante PCR y secuenciación del espaciador interno escrito (ITS), la región de código de ADN fúngico. Las secuencias obtenidas fueron comparadas con secuencias depositadas en las bases de datos de GenBank, Mycobank y BoldSystem.

Se obtuvieron un total de 15 cepas puras, de las cuales dos correspondieron a hongos depredadores del género *Arthrobotrys* aislados de suelos de cultivo de café, siendo *A. arthrobotryoides* y *A. musiformis*. Debido a la naturaleza nematófaga de estas dos primeras especies descritas en la literatura, las mismas fueron seleccionadas para determinar sus mecanismos de acción. Las especies *A. arthrobotryoides* y *A. musiformis* formaron redes de captura bidimensionales y tridimensionales contra *Meloidogyne* spp., específicamente juveniles (J₂), confirmando su naturaleza estrictamente nematófaga. Además, se identificó una especie del género *Neocosmospora*, *N. falciformis*, y cinco especies distintas del género *Trichoderma*, entre ellas *T. asperellum*, *T. harzianum*, *T. koningiopsis*, *T. spirale* y *T. virens*. Por último, una especie del género de *Rhizoctonia* fue aislada dentro del estudio, sin embargo, esta no se incluyó en los resultados finales debido a que no es un hongo de carácter nematófago. La calidad de las secuencias de esta cepa se mostró baja, y debido a esto no se logró identificar su especie. Los resultados de esta investigación demuestran la presencia de hongos nematófagos en suelos agrícolas de Chiriquí, y sugieren que en Panamá existe el potencial para desarrollar una estrategia de combate biológico contra *Meloidogyne* spp. en cultivos de importancia estratégica. Además, sienta las bases para futuros ensayos de eficacia en condiciones de invernadero y campo, con miras a desarrollar formulaciones biológicas para el manejo integrado de nematodos en cultivos de importancia económica.

Abstract

The root-knot nematode *Meloidogyne* is one of the most devastating nematodes in crops. It attacks a wide range of cultivated plants, including vegetables, fruits, and ornamental plants. This nematode can reduce crop yields, cause root deformities, affect the quality of harvested products, and cause plant death in severe cases of infestation. On the other hand, integrated management of this phytoparasite usually focuses on the use of chemical pesticides, which in turn causes harmful effects on water and soil quality, the environment, human health, and, in addition, resistance in the populations of these nematode species. This has increased the need to seek alternative and sustainable approaches, such as biological control, to reduce nematode populations in cropping systems. In this regard, nematophagous fungi are organisms that have the ability to trap and consume nematodes. They act by producing specialized mycelial structures that capture nematodes, such as three-dimensional networks, stalked adhesive knobs, constricting rings, and non-constricting rings. Once trapped, the fungi release enzymes and toxins to break down and digest their prey, obtaining nutrients from them. Similarly, some fungi can also directly parasitize nematodes by invading their bodies using spores. These fungi offer promising potential for the biological control of plant-parasitic nematodes and are also a sustainable alternative to agrochemicals because they do not impact the environment. Thus, the present research aimed to characterize morphologically and molecularly nematophagous fungi present in agricultural soils in the province of Chiriquí and determine their underlying mechanisms of action against the root-knot nematode *Meloidogyne* spp.

Soil samples were taken from two farms in Tierras Atlas and one in Tierras Bajas, in the province of Chiriquí. For the initial isolation of nematophagous fungi, approximately 1 g of soil was spread on plates containing water agar (WA), and a suspension of nematodes of the genus *Meloidogyne* was added to serve as prey. The Petri plates were observed daily for a week with a stereoscope in search of hyphae, conidia, spores, or parasitized nematodes. When the aforementioned structures appeared, they were transferred using aseptic culture techniques to potato dextrose agar (PDA) with streptomycin and chloramphenicol at 0.1% w/v to obtain pure strains. For the taxonomic identification of the isolated fungi, morphological analyses were performed using light microscopy and taxonomic keys, as well as molecular analyses of fungal DNA extraction, PCR amplification, and sequencing of the internal transcribed spacer (ITS), the

coding region of fungal DNA. The sequences obtained were compared with sequences deposited in the GenBank, Mycobank, and BoldSystem databases.

A total of 15 pure strains were obtained, two of which corresponded to predatory fungi of the genus *Arthrobotrys* isolated from coffee cultivation soils, namely *A. arthrobotryoides* and *A. musiformis*. Due to the nematophagous nature of these first two species described in the literature, they were selected to determine their mechanisms of action. The species *A. arthrobotryoides* and *A. musiformis* formed two-dimensional and three-dimensional capture networks against *Meloidogyne* spp., specifically juveniles (J₂), confirming their strictly nematophagous nature. In addition, one species of the genus *Neocosmospora*, *N. falciformis*, and five different species of the genus *Trichoderma* were identified, including *T. asperellum*, *T. harzianum*, *T. koningiopsis*, *T. spirale*, and *T. virens*. Finally, a species of the genus *Rhizoctonia* was isolated within the study; however, it was not included in the final results because it is not a nematophagous fungus. The quality of the sequences of this strain was low, and because of this, its species could not be identified. The results of this research demonstrate the presence of nematophagous fungi in agricultural soils in Chiriquí and suggest that Panama has the potential to develop a biological control strategy against *Meloidogyne* spp. in strategically important crops. Furthermore, it lays the foundation for future efficacy trials under greenhouse and field conditions, with a view to developing biological formulations for the integrated management of nematodes in economically important crops.

CAPÍTULO I: MARCO INTRODUCTORIO

1. Introducción

Los nematodos son organismos pluricelulares pertenecientes al filo Nematoda (reino Animalia), tienen una apariencia de gusanos y generalmente miden alrededor de 0.2–2.5 mm de longitud. Presentan diferentes hábitos de vida y alimentación, que varían según su entorno y nicho ecológico. Si bien muchos de ellos son de vida libre y se alimentan de hongos, bacterias, protozoos o incluso otros nematodos, otros son parásitos e infectan plantas y animales (Stirling, 2014). Los nematodos desempeñan un papel crucial en las cadenas alimentarias del suelo, ya que actúan como controladores de la población microbiana y, al mismo tiempo, se convierten en presas de muchos animales y organismos del suelo (Kudrin et al., 2015).

Los nematodos fitoparásitos suelen alimentarse directamente de tejido vegetal, a través del citoplasma celular, los pelos de la raíz o las células corticales (Decraemer & Hunt, 2013). Estos procesos, a su vez, conducen a síntomas de necrosis, decoloración, tumores/agallas, putrefacción e incluso la muerte de la planta huésped (Howland & Quintanilla, 2023; Pulavarty et al., 2021). Según sus hábitos alimenticios, los nematodos fitoparásitos se agrupan en ectoparásitos, semiendoparásitos y endoparásitos (Decraemer & Hunt, 2013; Subedi et al., 2020). Se estima que las pérdidas anuales causadas por los nematodos fitoparásitos representan entre el 8.8 % y el 14.6 % de la producción agrícola mundial, lo que corresponde a un valor entre US\$ 100 y US\$ 157 mil millones por año (Ali et al., 2014). Los nematodos fitopatógenos suelen tener rangos de plantas hospederas muy amplios, y afectan el rendimiento y la calidad en cultivos como: Amaranthaceae (remolacha azucarera); Fabaceae (soja); Poaceae (también conocidas como gramíneas: arroz, trigo, maíz); Solanaceae (tomate, papa, pimiento) entre otros grupos (Sato et al., 2019).

Actualmente, es común que el manejo integrado de nematodos fitopatógenos se lleva a cabo mediante nematicidas de origen químico, prácticas culturales y el cultivo de variedades resistentes (Oka et al., 2000). Sin embargo, el uso de químicos sintéticos es el más prevalente en las últimas décadas, debido a la necesidad de más alimentos a partir de los escasos recursos naturales en el mercado (Moosavi & Zare, 2016). No obstante, la mayoría de los componentes químicos causan efectos perjudiciales en la calidad del agua, el suelo, el medio ambiente, la salud humana e incluso resistencia en las poblaciones de *Meloidogyne* (Al-Zaidi et al., 2011). Por otra

parte, cuando a menudo se aplica un plaguicida de amplio espectro que debería matar a la plaga, se elimina también a los enemigos naturales y microorganismos benéficos (Al-Zaidi et al., 2011; Helyer et al., 2014).

El uso de microorganismos benéficos como bacterias, hongos y virus en el control biológico se ha considerado como una alternativa potencial en los últimos años (Nega, 2014). Estos pueden producirse en grandes cantidades, actúan específicamente sobre las plagas objetivo y son relativamente fáciles de aplicar; ya que se utilizan sobre todo en presentaciones similares a los aerosoles (Helyer et al., 2014). En ese sentido, surge la necesidad de buscar enfoques alternativos, sostenibles y amigables con el ambiente como el control biológico; con el fin de disminuir y controlar las plagas como los nematodos fitopatógenos en sistemas de cultivo convencionales.

Los hongos ya se han empleado con éxito como agentes de control biológico (ACB) en numerosas plagas y enfermedades de los cultivos agrícolas. Por ejemplo, las especies de *Beauveria* y *Metarhizium* se utilizan para las plagas de insectos (Amatuzzi et al., 2018; Duarte et al., 2016). Varias especies de *Trichoderma* son consideradas ACB contra varios hongos fitopatógenos, incluidos especies de los géneros *Fusarium*, *Pythium* y *Rhizoctonia* (Kumari et al., 2023; Maulana et al., 2024; Pérez-González et al., 2023). *Orbilia oligospora* (Fresen) Baral & E. Weber (syn. *Arthrobotrys oligosporus* Fresen.), *Metacordyceps chlamydosporia* (H.C. Evans) G.H. Sung, J.M. Sung, Hywel-Jones & Spatafora (syn. *Pochonia chlamydosporia* (Goddard) Zare & W. Gams) y *Purpureocillium lilacinum* (Thom) Luangsa-ard, Houbaken, Hywel-Jones & Samson (syn. *Paecilomyces lilacinus* (Thom) Samson), se aplican para el control de nematodos fitoparásitos como *Meloidogyne* spp. Aunque estos antecedentes son prometedores, todavía quedan retos por superar, como lograr la producción masiva de estos ACB, educar a los agricultores y desarrollar más estudios científicos de campo para demostrar su eficacia (Shukuru et al., 2024). Teniendo en cuenta los impactos económicos y sociales de los nematodos fitoparásitos en la seguridad alimentaria y nutricional (SAN), es crucial desarrollar nuevas alternativas ambientalmente seguras para el manejo integrado de plagas (MIP), con el fin de lograr una eficiencia económica sostenible y aumentar el bienestar humano. En ese sentido, la presente investigación se propuso en aislar, caracterizar morfológica y molecularmente hongos nemátofagos nativos provenientes de sistemas agrícolas convencionales en tres zonas de la provincia de Chiriquí, con el fin de proponer controles

potenciales alternativos y agroecológicos contra poblaciones de *Meloidogyne* spp. y, además evaluar sus mecanismos de acción subyacentes bajo condiciones de laboratorio.

2. Planteamiento del problema

Cada año, hasta un 40 % de los cultivos agrícolas a nivel mundial se pierden a causa de plagas y enfermedades de las plantas. Esto provoca pérdidas anuales en el comercio agroindustrial de más de 220 000 millones de dólares afectando gravemente la agricultura, y encamina a que millones de personas padezcan hambre (FAO, 2019). Así como existen insectos plaga, agentes patógenos como hongos y bacterias, los nematodos fitopatógenos son microorganismos que pueden causar grandes daños a la economía agrícola de un país. Los daños causados por los nematodos de las plantas a nivel global se han estimado en 80 000 millones de dólares al año (Nicol et al., 2011). Los grupos de nematodos fitoparásitos económicamente más importantes son los endoparásitos sedentarios, que incluyen especies de los géneros *Heterodera*, *Globodera* (nematodo enquistador) y *Meloidogyne* (nematodo agallador) (Williamson & Gleason, 2003). Entre los nematodos que afectan a las raíces, especies del género *Meloidogyne* spp. son las más significativas y representan una amenaza económica importante (Khan, et al., 2022a). Estos nematodos producen síntomas típicos en las plantas, como un desarrollo atrofiado, marchitamiento, decoloración de las hojas, deformación de las raíces (Jones et al., 2013). Como consecuencia las plantas no pueden absorber los nutrientes adecuadamente y en casos severos de infestación mueren.

En la actualidad, la estrategia común para controlar los nematodos fitopatógenos es a través de tratamientos de origen químico. Sin embargo, el uso desmedido de estos favorece a la contaminación del medio ambiente y tiene efectos perjudiciales en la salud humana (Liang et al., 2019). Los plaguicidas incluyen varios grupos de compuestos químicos, como organoclorados, organofosforados, carbamatos, piretroides, entre otros (Carvalho, 2017). En Panamá existe un registro aproximado de 64 plaguicidas altamente peligrosos (PAP) vigentes y que están prohibidos o no autorizados en otros países (Carranza & Jiménez, 2020). Ante este escenario, surge la necesidad de buscar alternativas biológicas promisorias en el control de patógenos y plagas incluyendo los nematodos fitopatógenos.

3. Justificación e importancia de la investigación

De todos los enemigos naturales de los nematodos, los hongos nematófagos presentan la gama más diversificada de organismos antagonistas (Tazi et al., 2021). Son un grupo diverso de microorganismos que incluyen desde atrapadores-depredadores hasta hongos endoparásitos y nemato-tóxicos (Yadav et al., 2023). Persmark et al. (1995) evaluó la presencia de hongos nematófagos en suelos agrícolas de Centro América y en Panamá se reportaron algunas especies de hongos nematófagos, siendo *Arthrobotrys eudermatus* (Drechsler) M. Scholler, Hagedorn & A. Rubner (syn. *Monacrosporium eudermatum* (Drechsler) Subram), *A. musiformis* Drechsler, *Catenaria anguillulae* Sorokín, *Hirsutella rhossiliensis* Minter & B.L. Brady, *Monacrosporium* sp., *O. oligospora* (syn. *A. oligosporus*), *Stylopage* sp., y *Zoophagus pectosporus* (Drechsler) M.W. Dick (syn. *Acaulopage pectospora* Drechsler) (Persmark et al., 1995). Debido a los diferentes mecanismos de acción reflejan un gran potencial como candidatos para el control biológico de los nematodos fitopatógenos y, por consiguiente, han despertado el interés de numerosos investigadores (Nordbring-Hertz et al., 2006).

Actualmente, el conocimiento sobre el control biológico con hongos en Panamá es escaso, y se vuelve casi nulo si se habla de microorganismos como los hongos nematófagos para el control biológico de nematodos fitopatógenos (De Lisser, 2022; Persmark et al., 1995). Por esta razón, la búsqueda de alternativas biológicas para el control de nematodos fitopatógenos emerge como una necesidad urgente en el panorama agrícola actual. La utilización desmedida de tratamientos químicos nos plantea hoy, riesgos tanto para el medio ambiente como para la salud humana. En este contexto, los hongos nematófagos se presentan como candidatos prometedores para el control biológico de estas plagas, dada su diversidad de mecanismos de acción y su potencial efectividad. Es esencial continuar investigando y desarrollando estrategias basadas en estos organismos, con el fin de mitigar los daños económicos y ambientales asociados a la presencia de nematodos fitopatógenos en los cultivos a nivel mundial, regional y local.

El proyecto de investigación tiene el objetivo de proporcionar una alternativa efectiva y sostenible para los agricultores locales, además abordar este vacío de conocimiento al explorar la efectividad de estos hongos. En ese contexto, el presente estudio tiene como finalidad abordar estas problemáticas a través de la identificación y selección de aquellos hongos nativos con actividad antagonista (nematófago y/o nematocida) a partir de cultivos agrícolas convencionales y describir

de forma detallada los mecanismos de acción en la supresión de *Meloidogyne* spp. bajo condiciones de laboratorio.

4. Objetivo general

Caracterizar morfológica y molecularmente hongos nematófagos nativos aislados de suelos agrícolas y determinar sus mecanismos subyacentes de acción, como alternativa de control biológico *Meloidogyne* spp.

5. Objetivos específicos

- Caracterizar morfológica y molecularmente cepas de hongos nematófagos nativos a partir de muestras de suelo de tres fincas de cultivos agrícolas; tomate, café y arroz respectivamente, en la Provincia de Chiriquí.
- Determinar los mecanismos de acción por los cuales atacan las diferentes cepas de hongos nematófagos nativos en presencia de larvas y huevos de *Meloidogyne* spp. en ensayos in vitro.

6. Preguntas de investigación

1. ¿Qué especies de hongos nematófagos están presentes en los suelos agrícolas muestreados?
2. ¿Cuáles son las trampas o mecanismos de acción por los cuales actúan estos hongos aislados en el control de *Meloidogyne* spp?

7. Hipótesis

Hipótesis nula (H₀): En los suelos agrícolas muestreados de la provincia de Chiriquí no existen cepas nativas de hongos nematófagos.

Hipótesis alterna (H₁): En los suelos agrícolas muestreados de la provincia de Chiriquí existen cepas nativas de hongos nematófagos.

8. Alcance del trabajo

Este estudio tenía el objetivo principal de determinar la presencia de hongos nematófagos en suelos de plantaciones de interés agrícola dentro de la provincia de Chiriquí. El estudio se realizó en dos centros de investigación; el Centro de Investigaciones Micológicas de (CIMi) y el Instituto Interdisciplinario de Investigación e Innovación (i4) de la Universidad Autónoma de

Chiriquí y la Estación Experimental del Instituto de Innovación Agropecuaria de Panamá (IDIAP) Tierras Atlas, Cerro Punta. La identificación y amplificación de la población de *Meloidogyne* como pie de cría se realizaron en la estación experimental del IDIAP en Tierras Altas. Para ello se utilizaron técnicas de laboratorio para la extracción de huevo y posteriormente identificación morfológica por corte perineal. Por otro lado, la identificación morfológica y molecular de las especies de hongos se llevó a cabo en el CIMi, en colaboración con el Instituto (i4). Para ellos se utilizaron técnicas morfológicas apoyadas de claves taxonómicas, técnicas moleculares como extracción de ADN fúngico, amplificación de la región ITS mediante PCR convencional con cebadores ITS1 forward y ITS4 reverse, electroforesis en gel y purificación de los productos de PCR. Las zonas muestreadas que se tomaron en cuenta fueron dos fincas en Río Sereno en cultivos de tomate y café, y una tercera en Alanje en cultivo de arroz. Este estudio tomo un aproximado de doce meses en ejecución; comenzó a principios de junio 2024 hasta finales de marzo 2025.

9. Limitaciones

Algunas limitaciones que se presentaron durante la ejecución del estudio fueron: atraso de cuatro meses en la entrega de los kits de biología molecular por parte del proveedor, estos incluían: un kit de extracción de ADN fúngico para 50 muestras, una HotStart Taq DNA Polymerase para 250 reacciones y un kit de purificación de productos de PCR para 50 muestras. Como parte de las técnicas moleculares, la PCR presentó algunos problemas en la programación (troubleshooting), por ello se repitió unas cuatro a cinco veces para obtener bandas de DNA aceptables. Otra limitación fue el número limitado de fincas para muestrear, lo que podría no reflejar la diversidad total de hongos nematófagos presentes en otras regiones o tipos de suelo del país. Debido a la falta de financiamiento no se pudieron lograr otros objetivos propuestos dentro del estudio, como los ensayos experimentales de antagonismo.

CAPÍTULO II: REVISIÓN DE LITERATURA

MARCO TEÓRICO

10. Producción agrícola en el mundo

La agricultura desempeña un papel crucial en la economía de muchos países en desarrollo, ya que contribuye significativamente a la producción nacional y a la generación de empleo (García et al., 2006). Además, su impacto en la seguridad alimentaria es esencial, sobre todo en las naciones menos industrializadas (García et al., 2006). Según la FAO (2024) el valor agregado mundial producido por la agricultura y otros rubros creció un 89 % en términos reales entre el 2000 y 2022, alcanzando los 3,8 billones de dólares en 2022. Este crecimiento se debe a diferentes factores como el capital humano, la adopción de investigación y desarrollo tecnológico, inversión pública en investigación agropecuaria, uso de pesticidas y fertilizantes, el uso de cantidades mayores de terreno y agua entre otras (FAO, 2024; Lachaal, 1994). Por otro lado, si la agricultura no satisface a la creciente demanda de productos agroalimentarios, puede impactar de forma negativa a la tasa de crecimiento de la economía (Bula, 2020).

Según un informe de la FAO (2024) la producción mundial de cultivos primarios aumentó un 56 % entre 2000 y 2022, hasta los 9.600 millones de toneladas, un 0,7 % más que en 2021; lo que representa 3.500 millones de toneladas más que en el 2000. En el mismo informe se revela que los cereales fueron el principal grupo de cultivos producidos en 2022, ocupando algo menos de un tercio del total, seguidos de los cultivos azucareros con 23 %, las hortalizas con 12 % y los cultivos oleaginosos con 12 %. Solo cuatro principales cultivos primarios representan la mitad de la producción mundial; estos incluyen la caña de azúcar con el 20 % del total, maíz con 12 %, trigo y arroz con 8 % cada uno (FAO, 2024).

11. Producción agrícola en Panamá

En la última década, Panamá ha experimentado uno de los niveles de crecimiento más altos a nivel global. Su economía se centra, principalmente, en el sector de servicios, mientras que la contribución del sector agropecuario al Producto Interno Bruto (PIB) es solo de un 3 % (Hesse & Zavaleta, 2018). En Panamá la producción agrícola se lleva a cabo a través de dos ciclos de cultivo; para contabilizar la producción anual se toman en cuenta ambos periodos. Según el cierre agrícola

del año 2022-2023, Panamá involucra alrededor de 78 cultivos desarrollados con diferentes tecnologías de producción, en el cual se cosechó 198.120 hectáreas y hubo una producción total de 1.649.842 toneladas de productos agrícolas (MIDA, 2023). En el mismo informe se consideraron 37 cultivos (entre granos básicos, frutales, hortalizas, cucurbitáceas, raíces y tubérculos) que se estima representan un alto impacto para la economía del país (MIDA, 2023).

12. Problemas y retos que enfrentan los sistemas agrícolas actuales

Las técnicas agrícolas modernas han ocasionado importantes cambios medioambientales a nivel mundial, tales como: la contaminación, la disminución de la biodiversidad, la contaminación de los acuíferos y la alteración de los ciclos biogeoquímicos naturales del nitrógeno y el fósforo, el cambio climático, entre otros (Rockström et al., 2009). En ese sentido, la fuerte dependencia de la agricultura industrializada de los combustibles fósiles y los fertilizantes no sólo ha provocado su deterioro, sino que también ha reducido progresivamente los recursos naturales esenciales para nuestra sociedad, hasta alcanzar niveles que podrían poner en peligro los sistemas de sustento de la vida en la tierra (Steffen et al., 2015).

La presencia de agentes patógenos y plagas son considerados otros factores que pueden reducir el rendimiento y calidad postcosecha de diversos sistemas agrícolas, especialmente de países en menor desarrollo. Según Savary et al. (2019), a escala mundial, las pérdidas de cosechas debidas a plagas y patógenos varían en función del tipo de cultivo, con estimaciones medias que van del 17–30 %. En muchos casos, esto provoca pérdidas a nivel socioeconómico, limita una seguridad alimentaria eficiente a nivel doméstico, nacional y mundial (IPPC Secretariat, 2021).

Entre los organismos que causan pérdidas económicas considerables en la agricultura, se encuentran los hongos fitopatógenos, tales como: *Bipolaris oryzae* (Breda de Haan) Shoemaker en arroz, *Cryphonectria parasitica* (Murrill) M.E. Barr en árboles, *Hemileia vastatrix* Berk. & Broome en café y *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary en papa (Schumann, 1991; Ziska et al., 2018); e insectos plaga como: *Atherigona soccata* (Diptera: Muscidae) y *Sesamia inferens* (Lepidoptera: Noctuidae) en sorgo (Geethika et al., 2025), *Chilo partellus* (Lepidoptera: Pyralidae), *Rhopalosiphum maidis* (Hemiptera: Aphididae) y *S. inferens* (Lepidoptera: Noctuidae) en maíz (Kalyan & Devi, 2025), *Emmalocera depressella* (Pyralidae: Lepidoptera) y *Pyrilla perpusilla* (Hemiptera: Lophopidae) en caña de azúcar (Sai et al., 2025), *Hypothenemus*

hampei (Coleoptera: Curculionidae), *Leucoptera coffeella* (Lepidoptera: Lyonetiidae) y *Monochamus leuconotus* (Coleoptera: Cerambycidae) en café (Ziska et al., 2018). Entre los nematodos parásitos de plantas, las especies del género *Meloidogyne* son consideradas las más agresivas y de gran impacto en la agricultura, debido a las grandes pérdidas económicas que pueden provocar. Otros nematodos fitopatógenos más destacados son *Heterodera* spp. y *Globodera* spp. (nematodos enquistadores) en papa, soya, cereales, remolacha etc. (Bohlmann & Sobczak, 2014), *Hirschmanniella* spp. (nematodo de la pudrición de la raíz) en arroz, algodón, caña de azúcar y maíz (Regmi et al., 2016), y *Pratylenchus* spp. (nematodo lesionado de la raíz) en leguminosas, verduras, frutas, plantas ornamentales, café, cacahuetes, etc. (Mandal et al., 2021).

13. Principales nematodos fitopatógenos que afectan a los cultivos agrícolas

Los nematodos son el grupo de organismos invertebrados multicelulares más abundantes en la tierra (Bardgett & van der Putten, 2014), representando un estimado de cuatro quintas partes del total de la fauna presente (van den Hoogen et al., 2019). Pertenecen al phylum Nematoda y varían en tamaño dependiendo de la especie, generalmente oscilando entre 0.2 y 2.5 mm de longitud (Flores Francisco et al., 2021). Estos organismos poseen una gran variabilidad genética y expresividad fenotípica que les confiere una extensa gama de funciones adaptativas dentro de los nichos ecológicos (Lazarova et al., 2021). Dependiendo de su hábito de alimentación estos se clasifican en bacteriófagos, fungívoros, hervíboros, onmívoros y depredadores (van den Hoogen et al., 2019). Estos se pueden encontrar en vida libre donde descomponen la materia orgánica y hacen del suelo un espacio rico en nutrientes y, al mismo tiempo, otros se comportan como parásitos provocando daños económicos y problemas en animales y plantas (Iqbal & Jones, 2017).

Dentro de los nematodos existen especies fitopatógenas que usualmente se alimentan a partir del tejido vegetal, a través del citoplasma celular, pelos radiculares o células corticales, y además provocan daños a nivel radicular o foliar (Mesa-Valle et al., 2020). De acuerdo al sitio de alimentación en la planta estos se clasifican en ectoparásitos, endoparásitos y semiendoparásitos, y dependiendo de su motilidad pueden ser migratorios o sedentarios después de la infección (Decraemer & Hunt, 2013; Subedi et al., 2020). Los nematodos fitopatógenos poseen una variedad de mecanismos virulentos que utilizan para infectar a las plantas sin inducir una fuerte respuesta inmune (Warmerdam et al., 2018). De esta manera pueden infectar diversos cultivos de gran importancia comercial (Tabla 1), como la remolacha azucarera (Amaranthaceae); soja (Fabaceae);

arroz, trigo y maíz (Poaceae); tomate, patata, y pimiento (Solanaceae); entre otras (Sato et al., 2019). Constituyen una de las principales amenazas para la producción agrícola, ya que ocasionan elevadas pérdidas cuantitativas en todo el mundo (Rusique et al., 2022). Se estima que las pérdidas económicas en el sector agrícola causadas por los nematodos representan un 14.6 % en climas tropicales y subtropicales en comparación con un 8.8 % en países en desarrollo, lo que equivale a un monto entre 80.000 y 118.000 millones de dólares anuales (Nicol et al., 2011; Sasser et al., 1987).

Tabla 1. Principales nematodos fitoparásitos asociados a pérdidas en el rendimiento agrícola.

Grupo	Nematodo	Sitio de alimentación	Rango de plantas hospederas	Mecanismo de acción	Síntomas en la planta	Referencia
Agallador o nodulador de raíz	<i>Meloidogyne arenaria</i>	Cilindro vascular/ zona de diferenciación	Tomate, arroz, pimiento, café, pepino entre otras.	Penetra la corteza radicular y se alimenta de células multinucleadas gigantes	Formación de agalladas en raíces	Khalil & Alqadasi (2019), Nimgarri et al. (2024), Tiwari et al. (2024)
	<i>M. hapla</i>					
	<i>M. incognita</i>					
	<i>M. javanica</i>					
Enquistador	<i>Globodera pallida</i>	Sincitio, una estructura larga multinucleada	Papa, camote, remolacha, avena, alfalfa entre otras	Los efectores se dirigen al núcleo de la célula huésped, suprimiendo los mecanismos de defensa de la planta.	Forma quistes en las raíces, a partir de las células multinucleadas	Babych et al. (2024), Bohlmann & Sobczak (2014), Brown (1969)
	<i>G. rostochiensis</i>					
	<i>Heterodera glycines</i>					
	<i>H. avenae</i>					
Lesionador de raíz	<i>H. filipjevi</i>	Endoparásito radicular intracelular	Frijol, café, pepino, pimientos cebolla, tomate, nueces y varios tipos de frutas.	Penetra las células corticales y migra a otras, causando daño en el tejido.	Reducción del crecimiento, lesiones en la parte radicular y áreas necróticas	Krif et al. (2020), Tileubayeva et al. (2021)
	<i>Pratylenchus coffeae</i>					
	<i>P. neglectus</i>					
	<i>P. penetrans</i>					
	<i>P. thornei</i>					
	<i>P. vulnus</i>					
Barrenador	<i>P. zaeae</i>	Endoparásito migratorio radicular	Banana, cítricos, café, cocoteros, entre otras	Se alimentan y migran al parénquima cortical y también a la estela	Los sistemas radiculares pueden atrofiarse, no fructificar y necrosarse.	Fernandez & Ortega (1998), O'Bannon, (1977), Price (1994)
	<i>Radopholus. citrophilus</i>					
	<i>R. similis</i>					

Entre los nematodos fitopatógenos más comunes que atacan el sistema radicular se encuentra el nematodo agallador o nodulador de la raíz *Meloidogyne* spp., los nematodos enquistadores *Heterodera* spp. y *Globodera* spp., el nematodo barrenador de la raíz *Radopholus*

spp., los nematodos lesionadores de raíz *Hirschmanniella* spp. y *Pratylenchus* spp., el nematodo de tallo *Ditylenchus* spp., el nematodo foliar *Aphelenchoides* spp. que afecta hojas en las plantas hospederas y el nematodo de madera de pino *Bursaphelenchus xylophilus* (Iqbal & Jones, 2017; Jones et al., 2013; Mesa-Valle et al., 2020). Sin embargo, desde una perspectiva económica, las especies más importantes son de los géneros *Meloidogyne*, *Heterodera*, *Globodera*, *Radopholus* y *Pratylenchus* (Jones et al., 2013; Rey Páez, 2023).

14. El género *Meloidogyne*

El nematodo agallador o nudo de la raíz (RKN) es reconocido como una plaga de relevancia económica, ya que ocasionan perjuicios en el desarrollo de las plantas y disminución en la productividad (Subedi et al., 2020). Especies del género *Meloidogyne* (Fig. 1) se encuentran distribuidas en más de 146 países incluyendo Panamá y afectan más de 300 plantas hospederas (Elling, 2013; Walia & Khan, 2023). Existen alrededor de 100 especies, sin embargo, un número limitado de estas son consideradas las más comunes y devastadoras, incluyendo *M. arenaria*, *M. enterolobii*, *M. hapla*, *M. incognita* y *M. javanica* (Azlay et al., 2023; Castagnone-Sereno et al., 2013; Jones et al., 2013; Rey Páez, 2023; Subbotin et al., 2021).

Las hembras en su mayoría son partenogénicas, por lo que no necesitan de un macho durante la reproducción (Khan et al., 2023). Estos pasan por diferentes estadios: huevo, estadio infeccioso (J₂), estadio sedentario (J₃) y hembra o macho adulto (J₄) (Sikandar et al., 2020). Casi todas las especies tienen el mismo ciclo de vida, donde las larvas J₂ se caracterizan por parasitar las raíces de la planta hospedera penetrándolas y produciendo nudos radiculares o protuberancias de gran tamaño, es decir, células gigantes multinucleadas (Subedi et al., 2020; Trudgill & Blok, 2001).



Figura 1. Microfotografías de una especie de *Meloidogyne*. **a.** Juvenil de segundo estadio (J_2). **b.** Huevo con larva de primer estadio (J_1). **c.** Huevo inmaduro. **d.** Vista lateral de una hembra de *M. incognita* (J_4) extraída de raíces de pimientos (*C. annuum* L.). **e.** Región anterior de J_2 mostrando la posición del estilete (e), los nódulos (n), la glándula esofágica dorsal (ged) y el bulbo medio (bm). **f.** Patrón perineal de *M. incognita* mostrando el ano (a), la región vulvar (v) y las estrías cuticulares circundantes. Escalas: a. 45 μ m; b-c. 20 μ m; d. 90 μ m; e. 15 μ m.

14.1. Ciclo de vida de *Meloidogyne*

El ciclo de vida comienza cuando las hembras depositan en la superficie de la raíz una masa gelatinosa de más 1000 huevos (Jones et al., 2013). Los huevos maduran a una larva de estadio J_1 y subsecuentemente mudan a juveniles de estadio J_2 , los cuales eclosionarán para infectar un sitio radicular en la planta (Jones et al., 2013; Rey Páez, 2023). Generalmente, este proceso de eclosión depende de factores como la humedad y la temperatura del suelo. Posteriormente, los J_2 se dispersan por la rizosfera hasta llegar a la corteza radicular de la planta, donde encontrarán un sitio para penetrar y establecerse; generalmente en la punta de la raíz, cerca de la zona de elongación (Wang et al., 2009; Wyss et al., 1992). Con ayuda del estilete y enzimas degradativas de polisacáridos penetran la epidermis de la raíz y una vez dentro migran hacia el cilindro vascular

(Fig. 2) donde se establecerán en un sitio permanente para alimentarse (Jones & Goto, 2011). Este proceso de alimentación involucra la expansión de cinco a siete células corticales aproximadamente, llamadas células gigantes (Williamson & Hussey, 1996). Estas células grandes son multinucleadas y le sirven al nematodo como fuente de nutrientes, necesarios para completar su desarrollo. Cuando los J₂s han completado su fase de infección, estos mudan por lo menos tres veces, hasta desarrollarse como adultos (Jung & Wyss, 1999). Resultado de la infección, en el desarrollo de las células gigantes se desencadena un notable agallamiento en el tejido radicular circundante, esto va acompañado de una división y agrandamiento de las células del periciclo y la corteza (Jung & Wyss, 1999). Las hembras maduras ovipositan en un saco gelatinoso los huevos para iniciar un nuevo ciclo de vida.

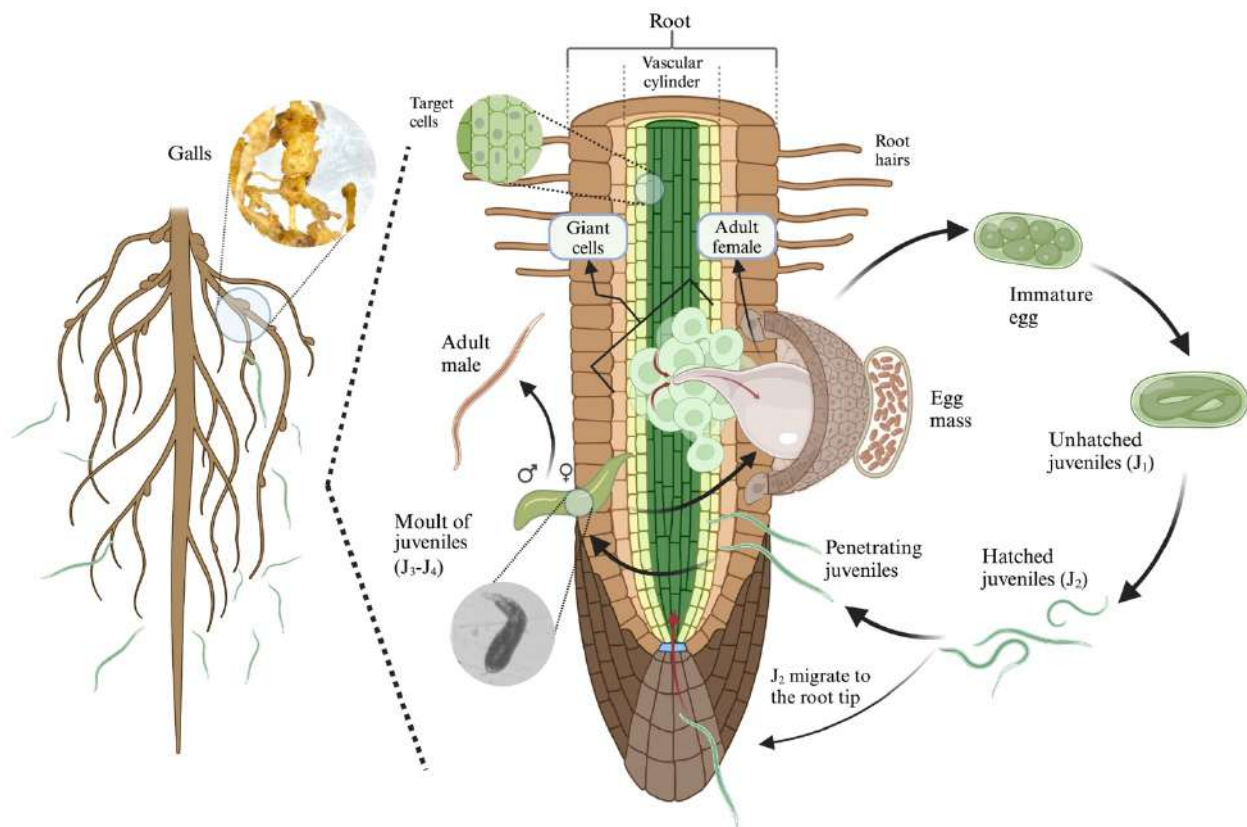


Figura 2. El ciclo de vida del género *Meloidogyne*: el ciclo comienza cuando la hembra adulta pone huevos en una masa gelatinosa sobre o cerca de las raíces. De estos huevos nacen juveniles en segunda etapa (J₂), que son los que infectan. Estos se desplazan por el suelo y penetran la punta de la raíz o aberturas naturales. Dentro de la raíz, inducen la formación de células gigantes para alimentarse y se desarrollan hasta convertirse en adultos. Las hembras provocan la formación de agallas y ponen nuevos huevos, reiniciando el ciclo (fuente: creado con BioRender, BioRender.com/t97y137).

14.2. Síntomas producidos por el género *Meloidogyne*

Un síntoma muy común por la infección de especies del género *Meloidogyne* es la formación de agallas en los sitios donde se alimentan los nematodos (Elling, 2013). El estadio larvario J₂ es capaz de parasitar las raíces de la planta huésped penetrando en las células con la ayuda del estilete y de las enzimas celulolíticas y pectolíticas (Jones et al., 2013). Este proceso produce nudos en la raíz o grandes protuberancias (Fig. 3), que consisten en células gigantes multinucleadas producidas por tejido vegetal infectado (Subedi et al., 2020; Trudgill & Blok, 2001). Sin embargo, las plantas pueden acarrear otros problemas como, por ejemplo: hojas cloróticas y atrofiadas, crecimiento retardado, marchitamiento, raíces atrofiadas y, en casos severos, muerte por falta de nutrientes (Elling, 2013; Jones et al., 2013; Priya et al., 2011). En ese sentido, es importante realizar análisis de suelos preventivos, con el fin de tomar decisiones más efectivas al momento de manejar dicha plaga.

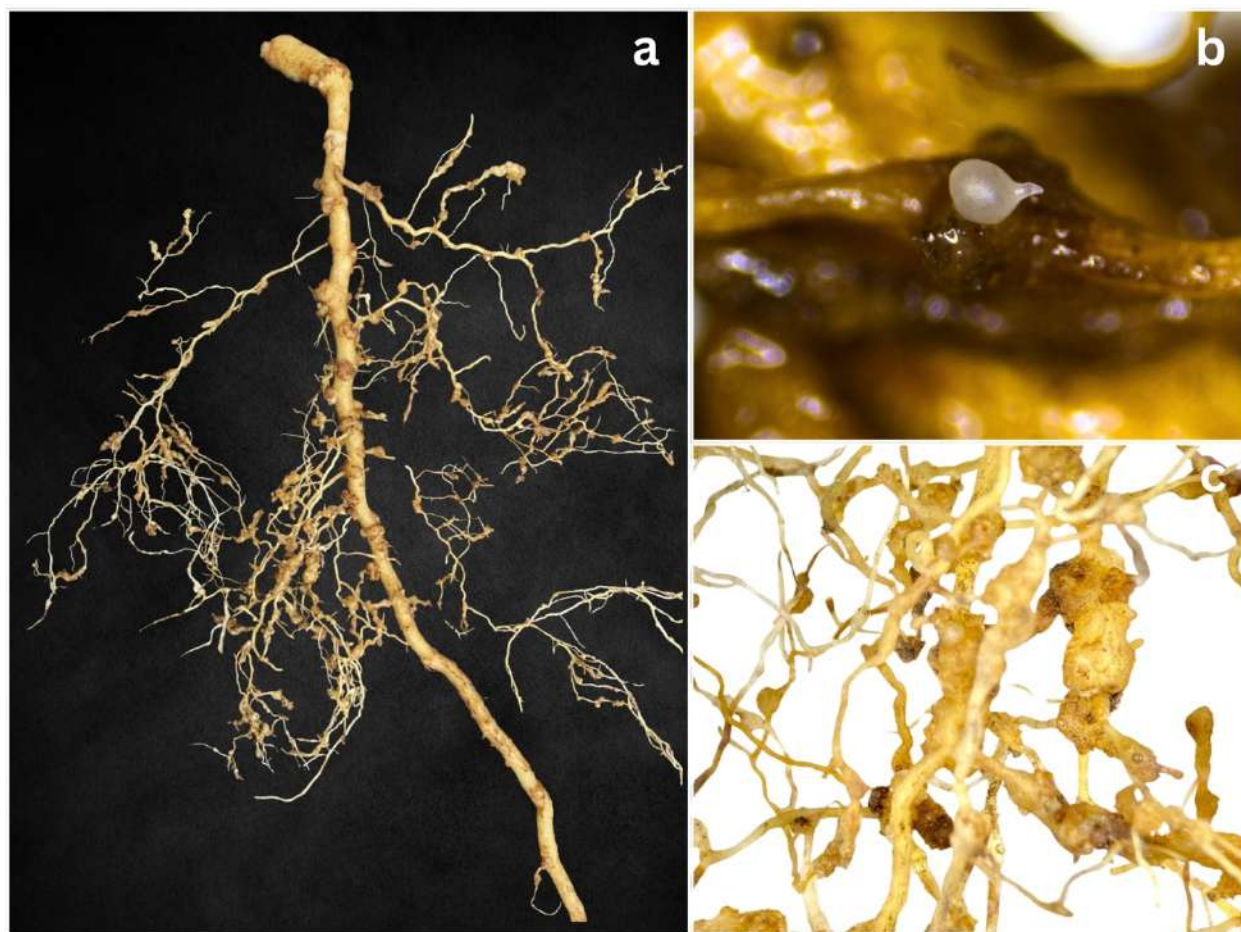


Figura 3. Raíces de pimiento (*C. annuum* L.) infectadas. **a.** Daños causados por *Meloidogyne* en raíces de pimiento. **b.** Hembra extraída de la corteza (véase también Fig. 2-D). **c.** Típico agallamiento en raíces jóvenes.

14.3. Clasificación taxonómica de *Meloidogyne* sp.

El nematodo fitopatógeno *Meloidogyne* sp. tiene la siguiente clasificación taxonómica de acuerdo con el Sistema Integrado de Información Taxonómica (ITIS, 2023):

Phylum: Nematoda

Clase: Chromadorea

Orden: Tylenchida

Familia: Heteroderidae

Género: *Meloidogyne*

15. Manejo integrado de nematodos fitoparásitos

Cuando los nematodos están presentes en un área de cultivo, el objetivo principal es minimizar las poblaciones de estos organismos tanto como sea posible. Algunas prácticas culturales (Fig. 4) utilizadas para reducir los impactos negativos, en particular las causadas por *Meloidogyne* spp., incluyen el control químico, la rotación de cultivos, la solarización del suelo, el uso de cultivos resistentes, el trampeo de cultivos y el control biológico (Azlay et al., 2023; Palomares-Rius et al., 2021; Rey Páez, 2023; Sikandar et al., 2020; Subedi et al., 2020)

15.1. Combate químico

Actualmente, la protección de los cultivos contra los nematodos parásitos se lleva a cabo mediante fumigantes y no fumigantes químicos, debido a su amplia disponibilidad, fácil aplicación y solubilidad en agua (Azlay et al., 2023; Degenkolb & Vilcinskis, 2016; Verdejo, 2005). Los compuestos fumigantes comúnmente utilizados para el control de nematodos son el 1,3-dicloropropeno, el bromuro de metilo, el dibromuro de etileno (DBE), así como los no fumigantes como los organofosforados fenamifos, etoprofos, cadusafos y los carbamatos aldicarb, carbofurano y oxamilo, entre otros (Grabau et al., 2021; Khanal et al., 2022; Khanal & Desaegeer, 2020; Liu & Grabau, 2022). El bromuro de metilo, el dibromuro de etileno y el dibromocloropropano (DBCP) pueden tener efectos cancerígenos, agotar la capa de ozono y en algunos casos, resultar muy caros, por lo que son en su mayoría inaccesibles para los pequeños productores, lo que dificulta la gestión de esta plaga (Lilley et al., 2011; Onkendi et al., 2014). En algunos países, el uso de estos productos está restringido o prohibido por las leyes de protección del medio ambiente, debido a sus efectos nocivos para el medio ambiente y la salud humana

(Requena, 2022; Rey Páez, 2023). En consecuencia, nos centramos en explorar las alternativas y estrategias de gestión más eficaces.

15.2. Rotación de cultivos

Esta práctica consiste en sembrar diferentes plantas en una sección del terreno antes de plantar el cultivo principal. Estas plantas deben ser no hospedadoras o malas hospederas de nematodos fitoparásitos de géneros como *Meloidogyne*, *Globodera* o *Pratylenchus*, con el fin de disminuir las poblaciones de nematodos en el suelo (Moosavi, 2020). Esta práctica agronómica ha demostrado ser efectiva, ya que permite que las plantas susceptibles crezcan y produzcan rendimientos óptimos (Chen & Tsay, 2006; Everts et al., 2006; Kratochvil et al., 2004; Sandoval-Ruiz & Grabau, 2023). Sin embargo, en los casos en que *Meloidogyne* representa una plaga significativa, se deben incorporar cultivos de cobertura resistentes a especies comunes de esta plaga, como el castor (*Ricinus communis* L.), la crotalaria (*Crotalaria spectabilis* Roth), el añil volloso (*Indigofera hirsute* L.), el maíz (*Zea mays* L.), la caléndula (*Tagetes* spp.) y la avena (*Avena sativa* L.), entre otros (Stirling, 2014).

15.3. Solarización del suelo

Se trata de un método no químico en el que el suelo húmedo se cubre con una lámina de plástico transparente, creando condiciones hidrotérmicas debido a los rayos ultravioleta emitidos por el sol (Stapleton & DeVay, 1982). Durante este proceso la temperatura del suelo se eleva entre 2–15 °C en condiciones de clima cálido; provocando la muerte de muchos microorganismos como bacterias, hongos y nematodos. Sin embargo, este método depende en gran medida de la combinación de la temperatura del suelo y el momento adecuado de aplicación (Collange et al., 2011). Algunos estudios han demostrado que la solarización del suelo es eficaz para controlar los nematodos fitoparásitos (Bakr et al., 2013; Candido et al., 2008; Putri et al., 2021; Rudolph et al., 2023); no obstante; este método no suele ser rentable para grandes campos infestados debido al alto costo del polietileno y al laborioso tratamiento (Gaur & Dhingra, 1991).

15.4. Cultivos resistentes

Los cultivos resistentes juegan un papel crucial en el manejo de los nematodos fitoparásitos, ofreciendo uno de los métodos más efectivos y respetuosos con el medio ambiente para reducir las pérdidas causadas por estas plagas (Lopes et al., 2019; Starr et al., 2002). En la

actualidad, los avances en ingeniería genética han revolucionado el campo de la agricultura, permitiendo el desarrollo de cultivos resistentes a diversos patógenos transmitidos por el suelo, como bacterias, hongos y nematodos. Algunos cultivos como el tomate, la batata y la soja, poseen genes de resistencia para ciertas especies de nematodos, aunque su protección a veces se limita a patotípos individuales a nivel de especie (Fairbairn et al., 2007). Estas variedades resistentes suelen tener un mejor rendimiento que las plantas que son susceptibles a nematodos del género *Meloidogyne* (Subedi et al., 2020). Además de los genes de resistencia natural, otras estrategias empleadas involucran genes inhibidores de proteinasas (PI), proteínas antinematodos y ARN de interferencia (RNAi, Ali et al., 2017; Fuller et al., 2008). Este método se utiliza a menudo en combinación con otras técnicas de cultivo, como extractos botánicos, agentes de control biológico (ACB) y/o control químico, con el fin de hacer más robusto el manejo de plagas (Subedi et al., 2020).

15.5. Cultivos trampa/trampeo

El uso de cultivos trampa es una valiosa herramienta para el control de nematodos fitopatógenos; esta consiste en plantar plantas hospederas susceptibles o resistentes diseñadas para madurar y producir en un corto período de tiempo junto con el cultivo principal. Este tipo de plantas pueden atacar con la producción de metabolitos secundarios, contener e interrumpir el ciclo de vida de las plagas de interés para reducir el daño a los cultivos principales (Samara, 2022). Es importante tomar en cuenta que las plantas susceptibles deben ser destruidas en el momento adecuado, a fin de interrumpir los ciclos reproductivos de los nematodos fitoparásitos (Halford et al., 1999; Scholte, 2000). Aunque el trampeo representa un método eficaz de control de los nematodos fitoparásitos, muchos agricultores aún no lo han acogido bien debido al tiempo, los esfuerzos y los costos que implican (Moosavi, 2020).

15.6. Control biológico

Una gran variedad de microorganismos del suelo interactúa con los nematodos y estos contribuyen a los sistemas reguladores que mantienen la integridad natural de las redes tróficas del suelo. Cuando se alteran estos procesos biológicos de amortiguación, los nematodos que se alimentan de plantas se convierten en plagas. El uso de ACB puede contribuir a mantener, restaurar o potenciar los mecanismos naturales de supresión presentes en todos los suelos (Stirling, 2011). Los ACB ofrecen una opción de bajo riesgo, económica, natural y a menudo eficaz contra los

nematodos fitopatógenos (Borah et al., 2018). En este contexto, los organismos controladores de nematodos fitopatógenos, incluidas bacterias, hongos antagonistas, nematodos, virus y microartrópodos actúan como organismos depredadores reduciendo el tamaño de la población de estos patógenos (Stirling, 2014).

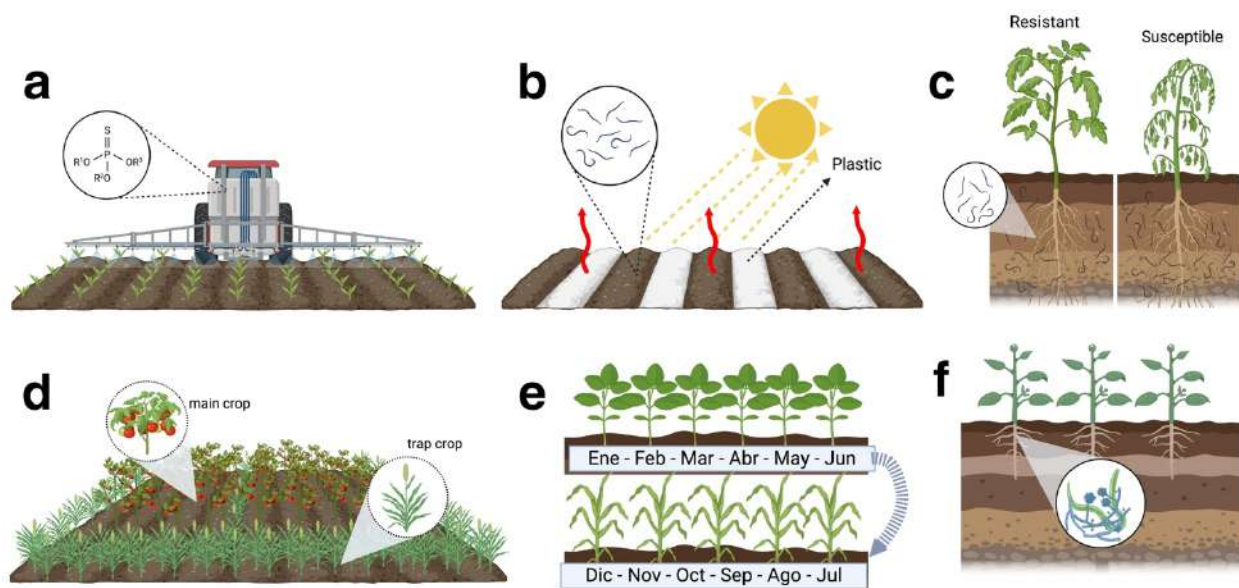


Figura 4. Prácticas culturales en el manejo integrado de nematodos fitopatógenos. **a.** Control químico. **b.** Solarización del suelo. **c.** Uso de plantas resistentes. **d.** Cultivos trampa. **e.** Rotación de cultivo. **f.** Control biológico con hongos (creado con BioRender).

Los hongos constituyen el mayor grupo de microorganismos implicados en la mitigación de los nematodos fitopatógenos, con un número diverso de especies como bioagentes, seguidos de cerca por las bacterias (Shukuru et al., 2024). Se sabe que son los principales colonizadores de diferentes hábitats (Persmark & Jansson, 2006; K. P. Singh et al., 2012; Vaish & Singh, 2002) y que parasitan nematodos vivos mediante distintos mecanismos (López-Llorca et al., 2008). Los hongos nematófagos se encuentran ampliamente estudiados y constituyen el grupo más importante en la supresión de las poblaciones de nematodos. De acuerdo con Moosavi & Zare (2020), el número de organismos que podrían ser útiles para el control biológico es limitado, por ello, entender cómo funcionan los procesos de supresión puede ser beneficioso para gestionar el control de los nematodos fitopatógenos. Por este motivo, los investigadores se han interesado en buscar alternativas sostenibles y respetuosas con el medio ambiente a los productos químicos, como el control biológico, la modificación genética de las plantas y los fumigantes biológicos. (Huang et al., 2016; Kumar & Singh, 2011; Nekoval et al., 2023; Peraza-Padilla et al., 2014; Sahebani &

Hadavi, 2008; Sharon et al., 2007; Singh et al., 2012; Tazi et al., 2021; Varela-Benavides et al., 2017; Zhang et al., 2015).

Prácticas agrícolas como la rotación de cultivos y la siembra de cultivos resistentes, en combinación con ACB, mejoran la gestión de estas plagas (Azeem et al., 2020; Tian et al., 2024). Sin embargo, el éxito de los ACB depende a menudo de diversos parámetros, como la selección y el uso de las especies más eficaces, los factores medioambientales y las condiciones sanitarias del suelo (Afzal & Mukhtar, 2024).

16. Hongos nematófagos

Los hongos tienen diversas estrategias de supervivencia; algunos actúan como saprótrofos descomponiendo materia orgánica, patógenos de plantas o animales, otros son endófitos o simbioses de algunos organismos y algunos actúan como depredadores atacando animales y obteniendo nutrientes de ellos. Los hongos nematófagos actúan como depredadores de nematodos, contribuyendo al control de las poblaciones de estos organismos en condiciones inestables. Estos se encuentran tanto en hábitats terrestres como acuáticos y son de naturaleza diversa (Nordbring-Hertz et al., 2006).

En la literatura el primer hongo nematófago aislado y descrito fue *Arthrobotrys superbus* por Corda en 1839, que desconocía su hábito depredador. Barron (1992) sugiere que este comportamiento nematófago evolucionó a partir de los hongos ligninolíticos y celulolíticos como una adaptación para compensar la competencia por los nutrientes en suelos con deficiencias de nitrógeno. En los ecosistemas naturales, los hongos nematófagos juegan un papel crucial en el ciclo de nutrientes; descomponen la biomasa, a menudo abundante, capturan nematodos que habitan en el suelo y se alimentan de microorganismos descomponedores, liberando así carbono, nitrógeno y otros elementos esenciales para que sean reutilizados por otros organismos (Gray, 1987). En este contexto, para los investigadores, la capacidad de los hongos nematófagos para capturar y destruir nematodos representan un alto potencial para el uso como controladores biológicos de esta plaga agrícola.

Los hongos nematófagos comprenden aproximadamente 700 especies que pertenecen a diferentes grupos taxonómicos dentro del reino Fungi (Tabla 2), concretamente Ascomycota (Orbiliales, Hypocreales), Basidiomycota (Agaricales), Blastocladiomycota (Blastocladales),

Oomycota (Leptomitales, Haptoglossales, Peronosporales) y Zoopagomycota (Zoopagales, Khan et al., 2022a; Soares et al., 2018). Son capaces de atacar y consumir nematodos vivos en varias fases de su ciclo vital, incluidos huevos, juveniles y adultos (Nordbring-Hertz et al., 2006). Para ello utilizan esporas muy especializadas (especies de los géneros *Catenaria*, *Harposporium*, *Myzocyttium*, *Nematoctonus*, y *Verticillium*) o estructuras miceliales conocidas como trampas (especies de los géneros *Arthrobotrys*, *Dactylellina*, *Drechslerella*, y *Orbilia*), para atrapar a los nematodos o para parasitar sus huevos y quistes (Elkhateeb et al., 2023; Nordbring-Hertz, 2004). Los hongos nematófagos se clasifican en cuatro categorías principales en función de la forma en que interactúan con el organismo hospedador: 1) hongos atrapadores de nematodos o depredadores, 2) endoparásitos obligados, 3) oportunistas o parásitos de huevos, quistes y hembras de nematodos, y 4) productores de metabolitos secundarios o toxinas (Elkhateeb et al., 2023; Gray, 1987; Kumar, 2020; López-Llorca et al., 2008).

16.1. Mecanismos de acción de los hongos nematófagos

Los hongos nematófagos emplean varios mecanismos patógenos durante el proceso de infección. Estos pueden ser de tipo mecánico, mediante la producción de aparatos de captura especializados (trampas), o mediante la producción de toxinas o enzimas que matan a los nematodos (Hyde et al., 2014). Cuando comienza la fase de reconocimiento del nematodo, esta incluye la quimiotaxis del hospedador hacia trampas fúngicas, hifas o quimiotaxis de zoosporas hacia las aberturas naturales del hospedador (Jansson & Nordbring-Hertz, 1979; Jansson & Thiman, 1992).

La morfología de los nematodos genera dos tipos de barreras a la invasión fúngica. La primera es la pared del huevo, compuesta por tres membranas en los nematodos agalladores y enquistadores: una membrana vitelina externa (principalmente proteica), una pared de quitina, seguido de una membrana lipoproteica interna (Bird & McClure, 1976; Perry et al., 1982). La segunda barrera es la cutícula del nematodo. Al producirse el contacto, se genera una sustancia extracelular o adhesiva (Devi, 2018) que contiene lectina, una proteína especializada en unirse a carbohidratos y se encuentra en la superficie de las trampas (Tunlid et al., 1991a; 1991b). Diversas especies de hongos nematófagos muestran afinidad hacia diferentes tipos de azúcares presentes en las superficies de sus trampas, actuando como señales químicas para la captura; por ejemplo, el N-acetilgalactosamina de *O. oligospora* y el ácido siálico de *Drechmeria coniospora* (Drechsler) W.

Gams & H.-B. Jansson están implicados en la fase de reconocimiento hongo-nematodo (H.-B. Jansson & Nordbring-Hertz, 1984; Nordbring-Hertz & Mattiasson, 1979); 2-desoxiglucosa de *Dactylaria candida* (Nees) Sacc. (Nordbring-Hertz et al., 1982); glucosa y manosa presente en *Arthrobotrys conoides* Drechsler, *A. eudermata* (Drechsler) M. Scholler, Hagedorn & A. Rubner; L-sacarosa de *A. eudermatum* (Drechsler) M. Scholler, Hagedorn & A. Rubner (syn. *M. eudermatum* (Drechsler) Subram.); además, el 2-desoxiglucosa de *A. rutgeriensis* Z.F. Yu (syn. *M. rutgeriensis* R.C. Cooke & Pramer, Jansson, 1987; Zuckerman & Jansson, 1984).

Debido a que la cutícula del nematodo es principalmente de una composición proteica (Bird & Bird, 2014), también se hace necesario el uso de enzimas proteolíticas para su penetración (Yadav et al., 2023). Enzimas como las proteasas serinas PII y Aoz1 producida por *O. oligospora* (Minglian et al., 2004; Tunlid et al., 1994), VcP1 producida por *M. chlamydosporia* (Segers et al., 1994); Ver112 producida por *Corniculantispora psalliotae* (Treschew) Khons., Thanakitp. & Luangsa-ard (syn. *Lecanicillium psalliotae* (Treschew) Zare & W. Gams, Yang, et al., 2005a; 2005b); la serina proteasa (P32) de 32 kDa producida por el hongo parásito de huevos *Metapochonia suchlasporia* (W. Gams & Dackman) Kepler, S.A. Rehner & Humber (syn. *Pochonia suchlasporia* (W. Gams & Dackman) Zare & W. Gams Lopez-Llorca (1990) están altamente relacionadas durante penetración y colonización de larvas.

16.2. Hongos atrapadores de nematodos (AN)

Estos hongos producen estructuras hifales especializadas denominadas trampas (Liang et al., 2019; Liu et al., 2009). Estas estructuras depredadoras desempeñan papeles fundamentales en la biología y el comportamiento de los hongos que se especializan en la captura de nematodos (Liu et al., 2009). Existen varios tipos de mecanismos de captura (Gray, 1987), como hifas adhesivas no modificadas e indiferenciadas, ramas hifales que forman redes adhesivas tridimensionales, anillos constrictores, anillos no constrictores, ramas adhesivas que forman redes adhesivas bidimensionales, así como pomos adhesivos sésiles y peciolados (Fig. 5) en las que se capturan los nematodos mecánicamente o por adhesión (Devi, 2018; Nordbring-Hertz et al., 2006; Su et al., 2017).

Tabla 2. Resumen taxonómico de los hongos nematófagos más comunes, sus estructuras de infección y mecanismos de acción.

División	Orden	Género	Estrucutras de infección	Mecanismos de acción	Referencias
Ascomycota	Helotiales	<i>Dactylaria</i>	Anillos constrictores	AN	Singh et al. (2012)
		<i>Drechmeria</i>	Conidios adhesivos	EDP	Wan et al. (2021)
		<i>Fusarium</i>	Metabolitos tóxicos	PMS	Kundu et al. (2016)
	Hypocreales	<i>Harposporium/Podocrella</i>	Conidios ingeribles	EDP	Dai et al. (2022)
		<i>Hirsutella/Ophiocordyceps</i>	Conidios adhesivos	EDP	Sun et al. (2024)
		<i>Lecanicillium/Cordyceps</i>	Apresorios	PHH	Hajji-Hedfi et al. (2018)
		<i>Pochonia/Metacordyceps</i>	Apresorios	PHH	Bontempo et al. (2014)
		<i>Purpureocillium/Cordyceps</i>	Apresorios	PHH	Messa et al. (2020)
		<i>Trichoderma</i>	Conidios adhesivos	EDP	Peraza Padilla et al. (2014)
	Orbiliales	<i>Arthrobotrys/Orbilina</i>	Redes adhesivas	AN	Tazi et al. (2021)
		<i>Dactylellina/Orbilina</i>	Pomos adhesivos y/o anillos no constrictores	AN	Kumar (2024)
		<i>Drechslerella/Orbilina</i>	Anillos constrictores	AN	Kumar (2024)
Basidiomycota	Agaricales	<i>Coprinus</i>	Toxinas, y “estructuras esféricas con espinas”	PMS	Luo et al. (2007)
		<i>Nematoctonus/Hohenbuehelia</i>	Conidios adhesivos, pomos adhesivos en forma de reloj de arena	EDP	Kennedy & Tampion (1978)
		<i>Pleurotus</i>	“Células en forma de bala”	PMS	Youssef & El-Nagdi (2021)
Blastocladiomycota	Blastocladales	<i>Catenaria</i>	Zoosporas	EDP	Singh et al. (2013)
Oomycota	Haptoglossales	<i>Haptoglossa</i>	“Células en forma de bala”	EDP	Grover et al. (2021)
	Leptomitales	<i>Nematophthora</i>	Zoosporas	PHH	Kerry & Crump (1980)
	Peronosporales	<i>Myzocytiopsis</i>	Zoosporas	PHH	El-Borai et al. (2011)
Zoopagomycota	Zoopagales	<i>Cystopage</i>	Hifas adhesivas	AN	Drechsler (1941)
		<i>Stylopaga</i>	Hifas adhesivas	AN	Drechsler (1936)

El primer nombre del género se refiere a la fase anamórfica, mientras que el segundo (después de la barra) indica la fase teleomórfica. Abreviaturas: hongos atrapadores de nematodos (AN), hongos endoparásitos (EDP), hongos que parasitan huevos y hembras (PHH), hongos productores de metabolitos secundarios o toxinas (PMS).

Las trampas miceliales capturan y penetran a través de la cutícula o cáscara de huevo de los nematodos, matándolos y digiriendo su contenido (Devi, 2018; Liu et al., 2009). Diferentes factores bióticos y abióticos pueden inducir la formación de estas estructuras, pero el factor más importante es la presencia de nematodos vivos que, al tocar el micelio, inducen la formación de estas estructuras y sirven al mismo tiempo como fuente de nutrientes adicionales para el hongo (Nordbring-Hertz et al., 2006). La formación de estas trampas también depende del tipo y número de nematodos, del nivel de acidez (pH), de la temperatura y de los nutrientes disponibles (Singh et al., 2012). Los hongos atrapadores de nematodos comprenden una amplia variedad de taxones con diferentes estructuras de captura; por ejemplo, las especies de *Stylopaga* tienen hifas adhesivas, *Orbilina oligospora* forma redes adhesivas, las especies de *Drechslerella* desarrollan anillos constrictores y las especies de *Gamsylella* tienen ramas adhesivas y pomos sin pecíolo.

Los efectos de los hongos AN sobre nematodos del género *Meloidogyne* han sido ampliamente estudiados. Singh et al. (2012) en India, utilizaron cinco aislados de *A. oligosporus* para comprobar mediante pruebas in vitro su capacidad depredadora frente a larvas de *M. graminicola* (Golden & Birchfield). En comparación con los demás aislados, el aislado VNS-1 capturó más nematodos que los demás y mató al 57.8 % de *M. graminicola* (J₂) al cabo de 8 días. Kumar (2024) evaluó nueve cepas de hongos atrapadores, incluyendo *Orbilina brochopaga* (Drechsler) Baral, E. Weber, Bin Liu & Z.F. Yu (syn. *Drechslerella brochopaga* (Drechsler) M. Scholler, Hagedorn & A. Rubner), *Arthrobotrys dactyloides* Drechsler (syn. *D. dactyloides* (Drechsler) M. Scholler, Hagedorn & A. Rubner), *Dactylellina gephyropaga* (Drechsler) Ying Yang & Xing Z. Liu (syn. *Dactylella gephyropaga* Drechsler), *D. phymatopaga* (Drechsler) Yan Li (syn. *D. phymatopaga* Drechsler), y otras especies de *Arthrobotrys*, para el control de *M. incognita*. Estas cuatro especies mostraron tasas de mortalidad de juveniles entre 73.2–99.8 % a los cinco días post-inoculación. Por su parte, *A. conoides*, *A. musiformis* Drechsler, *A. oligosporus* y *A. thaumasius* (Drechsler) S. Schenck, W.B. Kendr. & Pramer lograron una reducción moderada en nudos de raíces entre 45.3–53.4 %, hembras 55.5–61.1 % y huevos/juveniles 52.9–60.1 % respecto al control (Kumar, 2024).

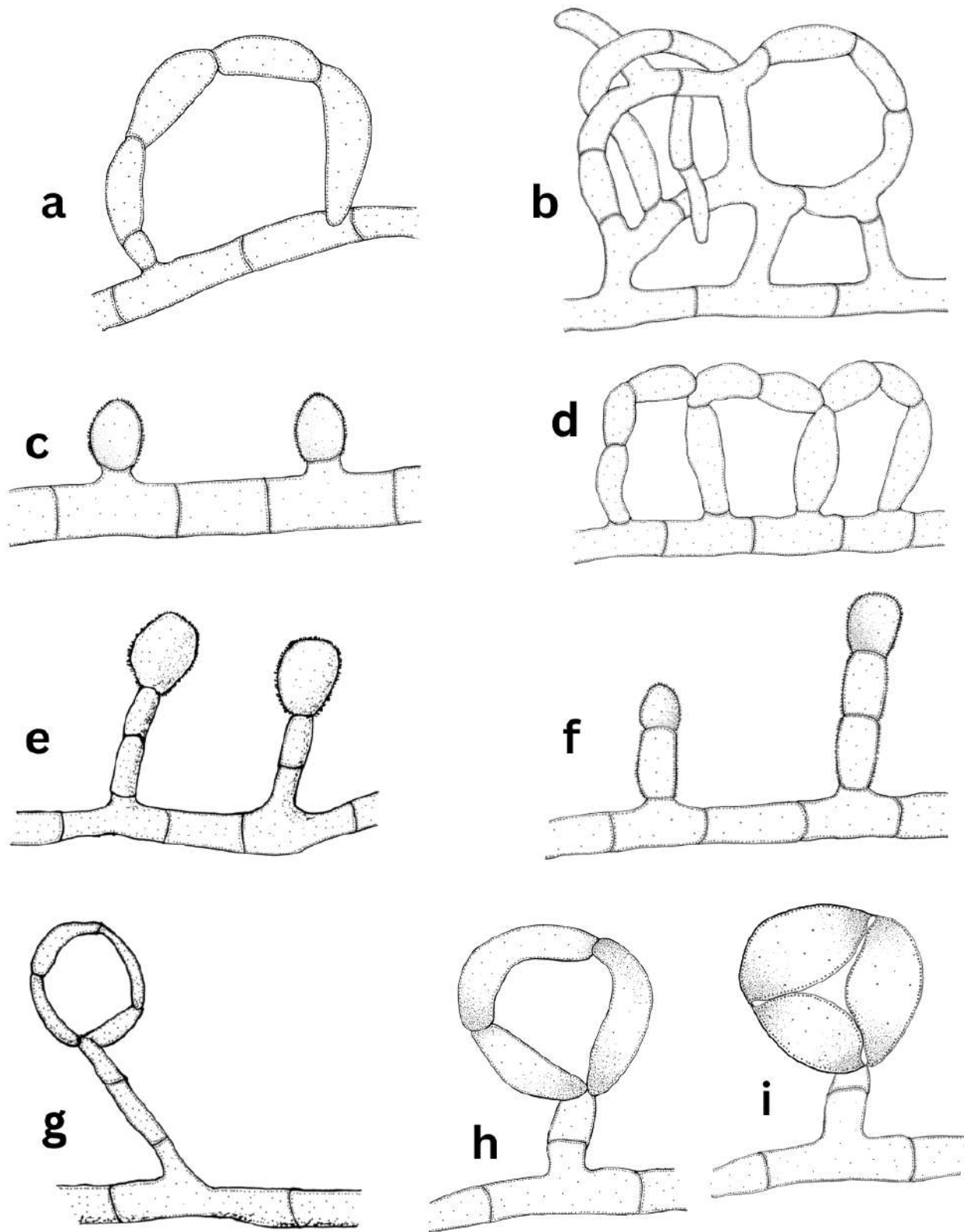


Figura 5. Diversidad de estructuras de captura utilizadas por hongos nematófagos (Orbiliales). **a.** Redes adhesivas de formación simple. **b.** Red adhesiva tridimensional. **c.** Pomos adhesivos sésiles. **d.** Red adhesiva bidimensional. **e.** Pomos adhesivos peciolados. **f.** Ramas adhesivas. **g.** Anillo no constrictivo. **h.** Anillo constrictivo abierto. **i.** Anillo constrictivo cerrado.

16.3. Hongos endoparásitos

Este grupo de hongos parasitan a los nematodos a través de esporas adhesivas o ingeribles, como conidios o zoosporas (Barron, 2004; Kumar, 2020). Las esporas se adhieren a la cutícula del nematodo o son consumidas por el nematodo y luego germinan dentro de su cuerpo, lo que finalmente conduce a la muerte del nematodo (López-Llorca et al., 2008; Moosavi & Zare, 2020). En algunas especies, estas esporas se adhieren a la cutícula de la larva o a la cáscara del huevo a través de la formación de células hifales especializadas llamadas apresorios (López-Llorca et al., 2008; Sharon et al., 2007). Para penetrar a través de la cutícula del nematodo, las hifas fúngicas excretan una variedad de enzimas fúngicas, como serina proteasas, quitinasas y colagenasas (Liang et al., 2010; Yang et al., 2007). El micelio interno digiere el contenido del nematodo y luego emerge de él, esporulando en la superficie, continuando así con un nuevo ciclo de infección (Gams & Zare, 2003).

Se conocen aproximadamente 50 especies de hongos endoparásitos que son en su mayoría parásitos obligados y tienen una amplia gama de huéspedes (Degenkolb & Vilcinskis, 2016; Moosavi & Zare, 2020). Algunos de los hongos que pertenecen a este grupo atacan por esporas ingeribles (Fig. 6), como las especies del género *Harposporium* (teleomorfo: *Podocrella*), o esporas que se adhieren al huésped como las especies del género *Drechmeria* e *Hirsutella*, o forman zoosporas como las especies de *Catenaria* (López-Llorca et al., 2008). Las especies del género *Nematoctonus* tienen hábitos depredadores y endoparásitos (Dürschner-Pelz, 1987). A diferencia de las especies depredadoras, que utilizan sus hifas como herramientas de captura mediante el desarrollo de protuberancias adhesivas llamadas células en forma de reloj de arena, las especies endoparásitas han desarrollado un mecanismo más indirecto mediante el uso de conidios como trampas especializadas (Gray, 1987). En los últimos años, las especies del género *Trichoderma* también han sido objeto de atención como ACB frente a diferentes tipos de plagas. No se consideran hongos nematófagos porque no forman trampas para capturar y parasitar nematodos (López-Llorca et al., 2008). No obstante, sus mecanismos de acción han sido descritos como parasitismo directo a través de la invasión micelial y parasitismo indirecto a través de la producción de nematotoxinas (Peraza Padilla et al., 2014; Szabó et al., 2012; Viterbo et al., 2007; S. Zhang et al., 2014). En este sentido, las especies de *Trichoderma* se consideran micoparásitos y nematotóxicos eficaces con un potencial prometedor para el control biológico de *Meloidogyne* (Nandeesh, 2020; Peraza Padilla et al., 2014; Sahebani & Hadavi, 2008) con capacidades de

inhibir la eclosión de huevos y juveniles atacando su cutícula o membrana y luego parasitándolos (Sharon et al., 2007).

Sun et al. (2024) comparó la actividad parasitaria de *Hirsutella rhossiliensis* cepa HR02 en tres especies diferentes de nematodos, incluyendo *B. xylophilus*, *C. elegans* y *M. incognita*. Los resultados mostraron que el parasitismo fue significativamente mayor en *M. incognita*, superando una tasa del 90 %, después de 16 horas de inoculación fúngica, en comparación con las otras dos especies de nematodos. Un estudio similar, realizado con *H. rhossiliensis*, mostró una mayor capacidad de infección y daño contra *M. incognita* que en las otras especies de nematodos utilizadas en el estudio (Cayrol et al., 1986). La aplicación de conidios de *Drechmeria coniospora* a una concentración de $>10^5$ junto con larvas (J₁) de *Panagrellus redivivus* como vectores infectados con *D. coniospora* resultó en una reducción significativa de las poblaciones de *M. incognita* y *M. javanica* en plantas de tomate (Jansson et al., 1985). En un estudio relacionado, *D. coniospora* redujo con éxito el agallamiento en las raíces de las plantas de tomate y alfalfa infectadas con *M. hapla*, sin embargo, esto no se reflejó en la cantidad de J₂s presentes por gramo de suelo (Townshend et al., 1989). El ácido 5-hidroximetilfurano-2-carboxílico extraído de la cepa YMF1.01759 de *Drechmeria coniospora* tuvo un efecto nematicida contra juveniles de *M. incognita* en todas las concentraciones (400, 200 y 100 $\mu\text{g/mL}^{-1}$), y también inhibió la eclosión de huevos (Wan et al., 2021). Las hembras de *M. javanica* fueron altamente susceptibles a *Catenaria anguillulae* después de 48 horas de la inoculación con una tasa de mortalidad del 90 % y 7 días después de la inoculación con una tasa de mortalidad del 100 % (Singh et al., 1996). En un estudio in vitro, la cepa CAS-101 de *C. anguillulae* presentó la máxima captura registrada después de cinco días de inoculación con *M. graminicola*, y en condiciones de invernadero el número de agallas y juveniles en plantas de trigo después de 45 días de inoculación disminuyó a niveles significativos (Singh et al., 2013).

Zhang et al. (2015) demostró que en condiciones in vitro una cepa de *T. longibrachiatum* Rifai a una concentración de 1.5×10^7 conidios/mL⁻¹ fue capaz de inhibir el movimiento y parasitar juveniles J₂ de *M. incognita*, causando una mortalidad superior al 88 % al final de los 14 días posteriores a los tratamientos. En otro experimento en condiciones in vitro, una cepa de *Trichoderma harzianum* BI Rifai mostró un efecto significativo en la eclosión de huevos de *M. javanica* (Sahebani & Hadavi, 2008).

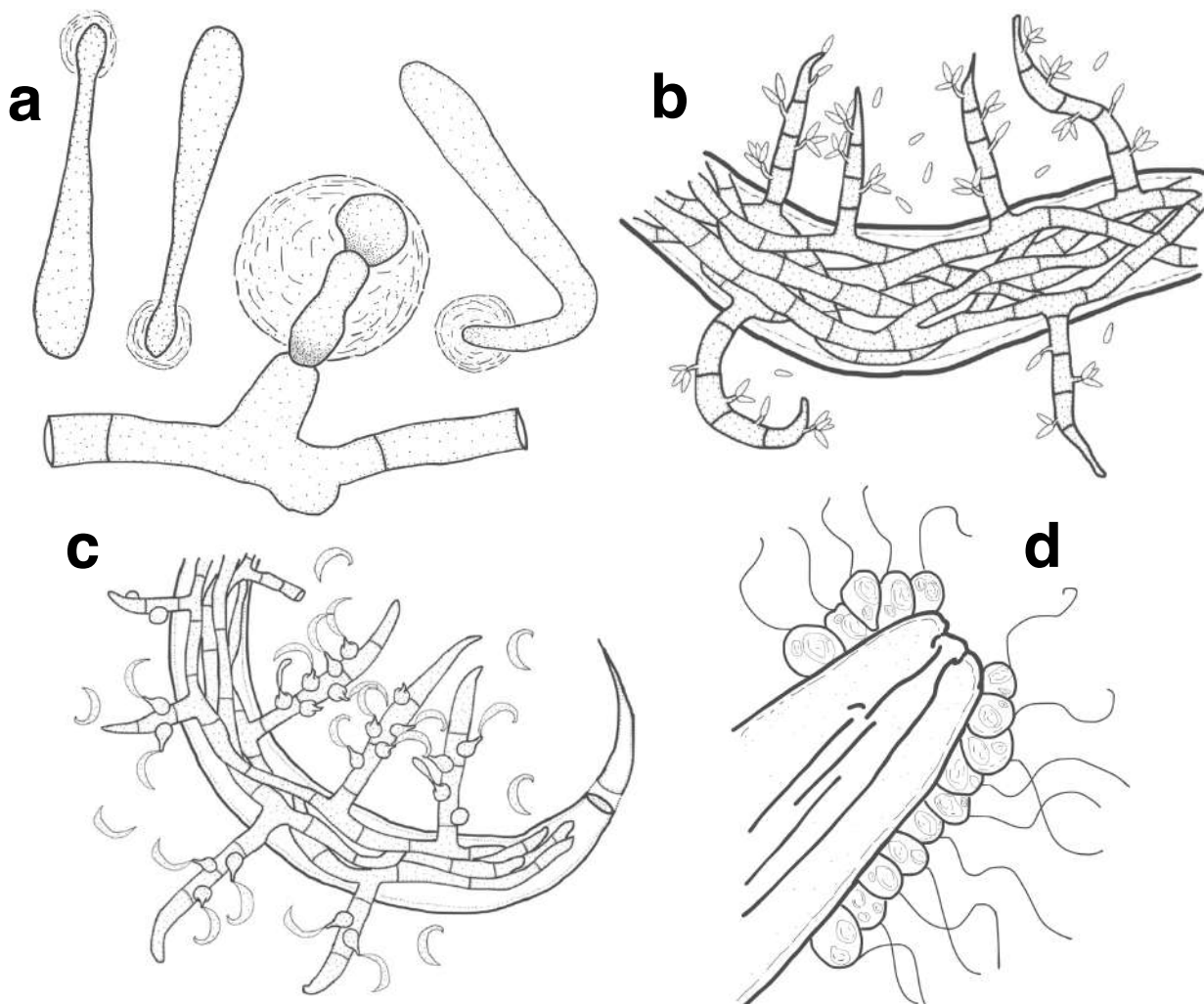


Figura 6. Estructuras fúngicas de hongos endoparásitos. **a.** Estructura de captura de *Hohenbuehelia leiospora* (syn. *Nematoctonus leiosporus*): conidios y pomo adhesivo en forma de reloj de arena rodeados de mucílago esférico y pegajoso. **b.** *Drechmeria coniospora*: conidióforos y conidios que emergen de un nematodo infectado. **c.** Especies de *Harposporium*: conidios en forma de haz y conidióforos que emergen de un nematodo infectado. **d.** *Catenaria anguillulae*: zoosporas enquistadas en la parte bucal de un nematodo (dibujos modificados según Barnett & Hunter, 1998; Cooke & Godfrey, 1964; Gray, 1987).

Mientras que el porcentaje máximo de eclosión en el control fue al tercer día, en los tratamientos la eclosión fue aproximadamente un 20 % menor y se retrasó hasta el sexto día. En ese sentido, *T. harzianum* BI no solo redujo la producción de huevos de *M. javanica* sino que también aumentó la debilidad y mortalidad de los huevos (Sahebani & Hadavi, 2008).

16.4. Hongos parásitos hembras y huevos

Estos hongos son considerados parásitos facultativos de los huevos maduros e inmaduros, así como de las etapas femeninas sedentarias de ciertos nematodos (Lamovšek et al., 2013).

Generalmente, su modo de acción implica el contacto inicial de las hifas o zoosporas con la cutícula o membrana del huevo, la posterior formación de apresorios o quistes respectivamente, y el crecimiento del micelio interno, que finalmente agota el contenido del huevo o del cuerpo sésil (López-Llorca et al., 2008). En ausencia de huéspedes adecuados, estos parásitos facultativos pueden sobrevivir como organismos saprótrofos en la rizosfera sin dificultad (Devi, 2018; Moosavi & Zare, 2020). Los hongos de esta categoría son relativamente fáciles de cultivar en masa y son más eficaces en la infección porque su huésped es sésil (Moosavi & Zare, 2020).

Las especies de los géneros *Metacordyceps* y *Purpureocillium* son utilizadas a nivel mundial en el mercado de control biológico debido a su gran efectividad en la parasitación de huevos y otras etapas de diversas especies de nematodos (Lamovšek et al., 2013). En un experimento realizado en condiciones in vitro, se evaluaron las cepas bacterianas de *Bacillus subtilis* y *Pasteuria fluorescens*, así como las cepas fúngicas de *Purpureocillium lilacinus* y *T. harzianum* por su actividad nematocida frente a juveniles de *M. incognita* (Nandeesh, 2020). Los resultados revelaron que la mortalidad media máxima se registró para *P. lilacinum* con 67.77 %, seguido de *T. harzianum* con 54.89 %, *P. fluorescens* con 50.00 % y *B. subtilis* con 48.89 %. Las cuatro especies evaluadas se destacaron como buenos ACB frente a la etapa J2 de *M. incognita* (Nandeesh, 2020). Huang et al. (2016) estudió el potencial nematocida y ovicida de *Bacillus cereus*, *P. lilacinum* y *Syncephalastrum racemosum* Cohn ex J. Schröt. En el estudio, *P. lilacinum* y *S. racemosum* a una concentración del 50 % con 4.5×10^8 esporas/mL⁻¹ actuaron como los mejores agentes de control para inhibir la eclosión de huevos de *M. incognita*.

Metacordyceps chlamydosporia (syn. *Pochonia chlamydosporia*) se utiliza como ACB, debido a su alta eficiencia en la parasitación de huevos y hembras de nematodos. Esta especie libera una cascada de enzimas degradativas, incluidas las serinas proteasas y las quitinasas, que desempeñan un papel importante en la degradación de la capa externa de los huevos (Khan, et al., 2022a). De acuerdo con Aminuzzaman et al. (2013), una cepa WZ07-1F-3 de *P. chlamydosporia* logró parasitar el 96.0 % de los huevos de *M. incognita*, disminuyendo la tasa de eclosión a 68.8 % y causando la muerte del 47.2 % de los juveniles. En Panamá, De Lissier (2022) probó una cepa comercial de *P. chlamydosporia* (Nema-Kell SC) en condiciones de campo en cultivos de arroz y evaluó su eficacia contra poblaciones de nematodos fitopatógenos. Los resultados indicaron que

esta cepa con una dosis de tratamiento de 0.75 mL redujo aproximadamente el 63 % de los juveniles (De Lisser, 2022).

16.5. Hongos productores de toxinas o metabolitos secundarios (PMS)

Este grupo ataca a los nematodos inmovilizándolos a través de la producción de toxinas o metabolitos secundarios (PMS), para posteriormente penetrar la cutícula y digerir el contenido corporal (López-Llorca et al., 2008). Dentro de este grupo de hongos se han descrito hasta el momento más de 200 compuestos con actividad nematocida, entre los que se encuentran alcaloides, péptidos, terpenoides, esteroides, compuestos alifáticos, quinonas, entre otros (Li & Zhang, 2014). Las especies de Basidiomycota son las productoras predominantes de nematotoxinas, especialmente los descomponedores de madera que a menudo carecen de ciertos nutrientes como el nitrógeno (Khan et al., 2023; Soares et al., 2018).

Las especies de *Pleurotus* son hongos comestibles populares valorados por su alto contenido de proteínas y nutrientes (Rosado et al., 2003). Algunas especies secretan potentes toxinas letales que inmovilizan y matan a los nematodos, por ejemplo, *P. ostreatus* (Jacq. P. Kumm.) produce microgotas de ácido trans-2-decenedioico, que provoca la inmovilización de los nematodos (Kwok et al., 1992). Erazo et al. (2020) mostró que *P. ostreatus* redujo efectivamente el número de agallas causadas por *M. incognita* en plantas de tomate en condiciones de invernadero y no hubo diferencia significativa en comparación con el control químico. Nyangwire et al. (2024) observó que *P. ostreatus* causó una mortalidad del 95 % de *M. incognita* a las 72 h de exposición en una suspensión acuosa. Además, se aplicaron diferentes diluciones del filtrado del hongo in vitro y en macetas de barro, mostrando un 95 % de mortalidad a las 48 h y un índice de engalanamiento (IG) en las plantas de 0.70 al duplicar el inóculo de *P. ostreatus*, respectivamente (Nyangwire et al., 2024). Otros estudios han demostrado que *Coprinus comatus* (O.F. Müll.) Pers. es capaz de inmovilizar y atrapar juveniles de *Meloidogyne* mediante bolas espinosas (Luo et al., 2004, 2007).

Entre los hongos PMS también se encuentran cepas no patógenas de *Fusarium oxysporum* Schltdl. que pueden tener efectos letales en los J₂ de *Meloidogyne* a través de la producción de toxinas bioactivas como el acetato de etilo, acetato de 2-metilbutilo, acetato de 3-metilbutilo, el acetato de 2-metilpropilo, fusarubina y anhidrofusarubina (Kundu et al., 2016; Terra et al., 2018).

CAPÍTULO III: MARCO METODOLÓGICO

17. Área de estudio y zonas de muestreo

Para este estudio se tomaron en cuenta tres zonas de cultivos dentro de la provincia de Chiriquí; dos en el distrito de Renacimiento: corregimiento de Río Sereno, en una finca con cultivo de tomate y en el banco de germoplasma de café de la Estación Experimental del Instituto de Innovación Agropecuaria (IDIAP), respectivamente. La tercera zona fue una finca en tierras bajas, localizada en el distrito de Alanje, en parcelas de arroz (Fig. 7). El primer y segundo muestreo se ejecutó en 2024 en el corregimiento de Río Sereno durante el mes de junio, en la finca tomatera; a inicios de octubre en la finca cafetalera del IDIAP y finalmente el tercero en Alanje durante el mes de diciembre 2024.

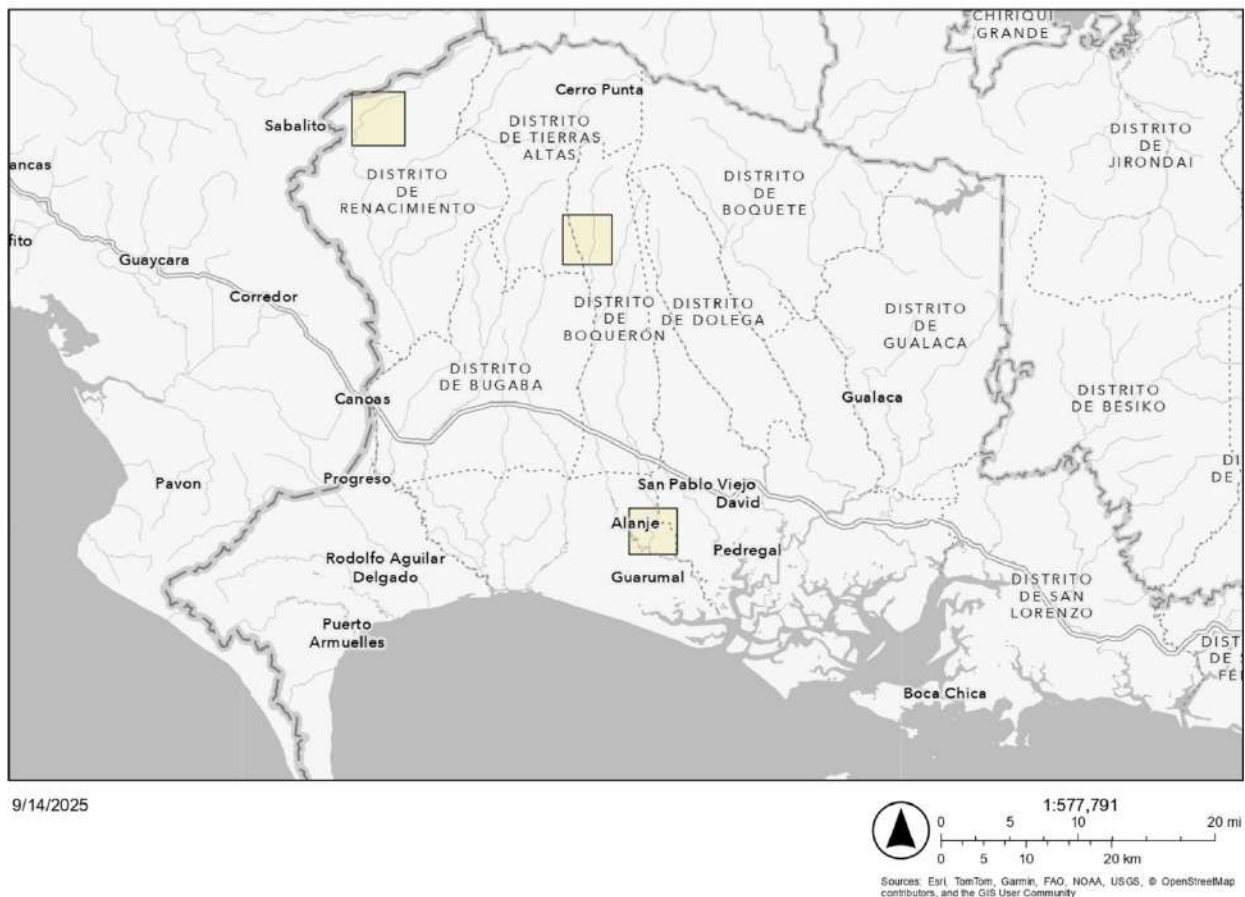


Figura 7. Georeferenciación de los puntos de muestreos en cada finca: **a)** Finca de tomate en Río Sereno. **b)** Finca de café (IDIAP) en Río Sereno. **c)** Parcelas de arroz en Alanje (Mapa: ArcGis, 2025).

18. Muestreo de hongos nematófagos y procesamiento de las muestras

Dentro de cada finca se escogieron tres sitios de muestreo de aproximadamente 4 m², separados entre sí por una distancia de 50 m (Peraza-Padilla et al., 2011). Con un GPS Garmin (modelo GPSmap 64s) se determinó la georreferenciación de los sitios de muestreo (Tabla 3). En cada sitio de muestreo se recolectaron un máximo de cinco submuestras de suelo a una profundidad de 20 cm, cerca de la base de la planta con la ayuda de un barreno (Fig. 8). Entre cada sitio de muestreo se procuró hacer un lavado con agua y desinfección con alcohol al 70 % para evitar la contaminación cruzada de microorganismos fúngicos entre cada sitio.

Para obtener una muestra compuesta las cinco submuestras se transfirieron en una bolsa de polietileno debidamente etiquetada con la siguiente información: número de muestra, lugar de muestreo, coordenadas y altitud. Posteriormente la muestra compuesta se homogenizó de forma manual sacudiendo la bolsa de Ziplock®. Las muestras compuestas se transportaron a temperatura ambiente a la Estación Experimental del IDIAP en Cerro Punta para ser procesadas.

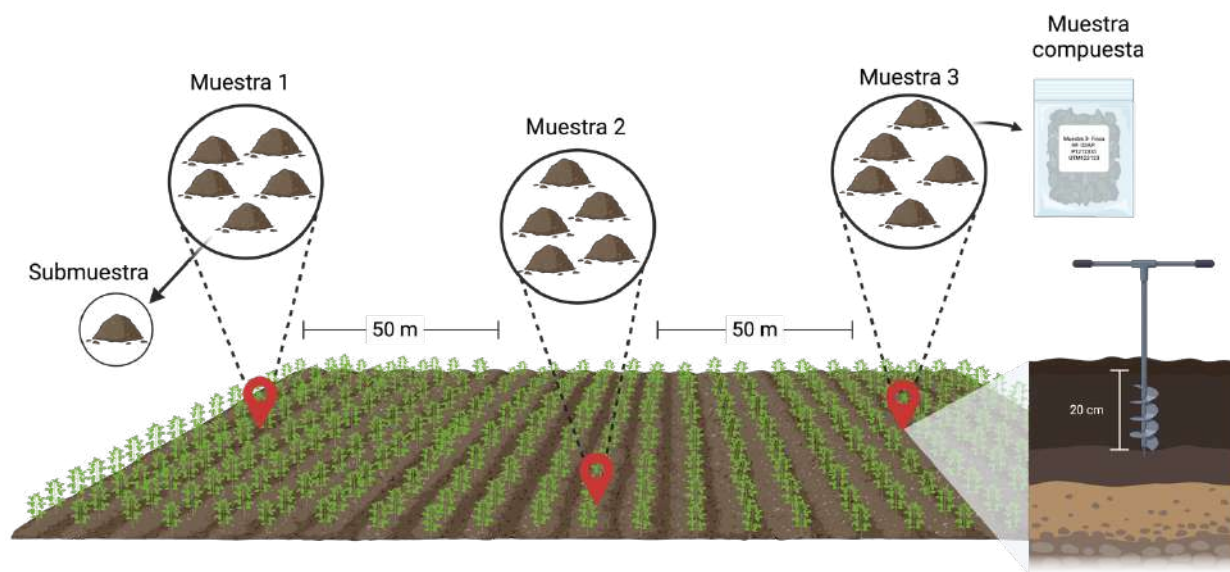


Figura 8. Diseño de muestreo y recolección de suelo en las fincas de estudio en la provincia de Chiriquí (creado con BioRender).

Tabla 3. Características ambientales de las zonas de muestreo en la provincia de Chiriquí.

Cultivo	Distrito	Corregimiento	Precipitación (mm/año)	Temperatura (°C)	Altitud (msnm)		Coordenadas (UTM)
Tomate *	Renacimiento	Río Sereno	2578	23	m-01	1011	17P 295108 977795
					m-02	1000	17P 295156 977738
					m-03	975	17P 294997 977849
Café *	Renacimiento	Río Sereno	2578	20	m-01	919	17P 296998 975955
					m-02	907	17P 296992 975983
					m-03	921	17P 296989 976002
Arroz **	Alanje	Alanje	250	32	m-01	39	17P 328484 828134
					m-02	40	17P 328505 929184
					m-03	39	17P 328531 929227

m: muestra. *Bosque Húmedo Tropical (BHT), **Bosque Húmedo Seco (BHS) según la clasificación de Holdridge (1982).

19. Aislamiento de hongos nematófagos

Las muestras de suelos recolectadas se procesaron mediante la técnica de “*espolvoreado en placa*” descrita por Barron (1977), una técnica específica para el aislamiento de hongos nematófagos. Para ello se colocaron, por muestra compuesta, cinco repeticiones de aproximadamente 0.5 g a 1.0 g de suelo en platos Petri de 9 cm de diámetro con agar-agua (AA) y estreptomycin 0.1 % p/v para evitar el crecimiento de bacterias. Las cinco repeticiones fueron pesadas con una balanza analítica Kern y fueron esparcidas con tres dedos (con guantes puestos) homogéneamente por toda la placa Petri con AA. Posteriormente se adicionó a cada plato Petri un 1 mL de una suspensión de nematodos del orden Rhabditida con aproximadamente 100 a 300 juveniles. Estos nematodos fueron proveídos por la Estación Experimental del IDIAP en Cerro Punta y fueron inoculados con el fin de promover el crecimiento de los hongos nematófagos. Las placas se sellaron con papel Parafilm y se incubaron a 27–29 °C en condiciones de oscuridad (Fig. 9). A partir del cuarto día de incubación se empezó a realizar un monitoreo de los cultivos con ayuda de un estereomicroscopio marca Leica (modelo S9), para verificar la presencia de conidios, hifas, esporas o nematodos parasitados. Estas estructuras fúngicas fueron tomadas con una aza estéril de punta fina e inoculadas en 4 % de Agar Papa-Dextrosa (PDA) con estreptomycin y cloranfenicol al 0.1 % p/v. Para obtener cepas puras todas las placas con crecimiento fúngico activo se aislaron y purificaron nuevamente en nuevos platos Petri con PDA. Las cepas puras se conservaron a 4 °C para su posterior uso en las pruebas de antagonismo. Todas las placas Petri fueron rotuladas en el

reverso con la siguiente información: fecha, nombre o número de la muestra/cepa, número de asilamiento, numero de repetición, iniciales del tesista, y tipo de medio.

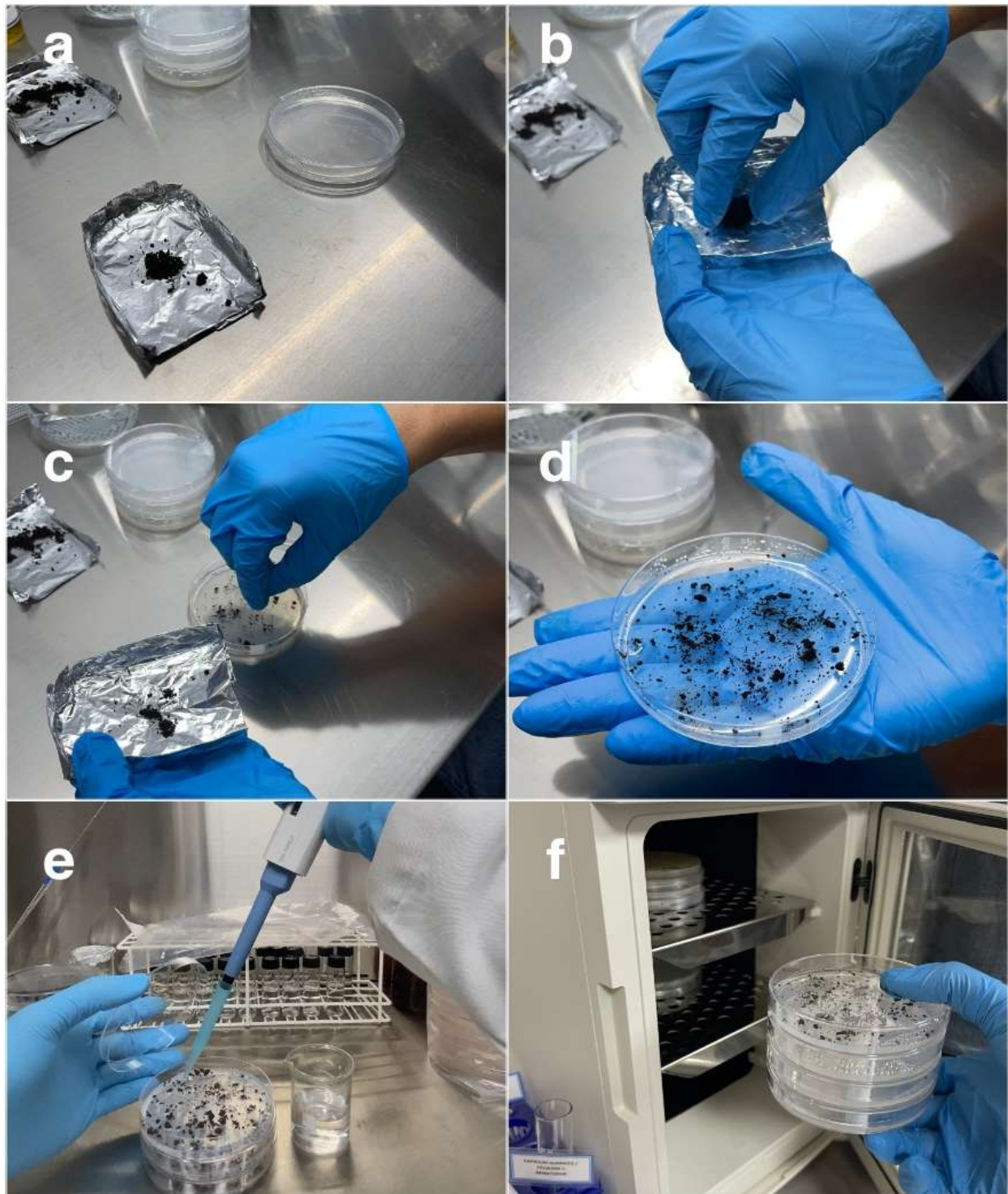


Figura 9. Método de espolvoreado en placa para el aislamiento de hongos nematófagos. **a.** Suelo previamente pesado en balanza. **b–c.** Se toma la muestra de suelo con ayuda de los dedos y se esparce en el AA. **d.** Suelo esparcido por la placa. **e.** Inoculación de suspensión de nematodos del orden Rhabditida a los platos con la muestra de suelo. **f.** Incubación de los platos.

20. Extracción de huevos de *Meloidogyne* a partir de raíces infectadas

(modificado de Hussey & Barker, 1973)

20.1. Desinfección de raíces y nematodos agalladores

A partir de plantas de tomate infectadas con *Meloidogyne* se obtuvo el inóculo puro para el ensayo de antagonismo. Esto se realizó siguiendo el método modificado de Hussey y Baker (1973) el cual fue credo para la obtención de huevos de nematodos sedentarios. Primeramente, se verificó si las raíces tuvieron síntomas visibles de agallas y presencia de masas de huevos. Luego se lavaron las raíces con abundante agua para quitar tierra o cualquiera sedimento, se secaron en papel absorbente, y se cortaron con una tijera trozos de 1–2 cm. Aproximadamente 25–50 g de raíces cortadas se colocaron en un envase de vidrio con tapa, se añadió una solución de NaOCl al 1 % hasta tapar por completo las raíces y se agitaron por aproximadamente 4 minutos; con el fin de separar las masas de huevo de las raíces, desinfectar los nematodos y apoyar la eclosión de los huevos maduros. Para obtener los huevos y larvas de las raíces, la solución se pasó a través de tres tamices de 75 μm (=200 mesh), 38 μm (=400 mesh) y 25 μm (=500 mesh) respectivamente, y se lavaron posteriormente con agua de grifo para eliminar el exceso de cloro. Utilizando un frasco lavador con agua destilada, se desprendieron cuidadosamente los huevos y larvas retenidos en el tamiz de 500 mesh, y se traspasaron a un vaso químico de 100 mL (Fig. 10). Mediante microscopia de luz se verificó el resultado de la extracción. La suspensión de nematodos se incubó a una temperatura de 30–31 °C para promover la maduración y eclosión de las larvas maduras. Para los ensayos de antagonismo se contaron los nematodos y huevos por réplicas de 5 alícuotas de 1 mL y se ajustó con la cantidad deseada de 150-200 nematodos/mL en cada plato Petri.

$$\text{Cálculo: } N = \frac{N_1 + N_2 + N_3 + N_4 + N_5}{n}$$

Donde:

N = Promedio de nematodos por mL

N1, N2, N3, N4, N5 = Conteos individuales de nematodos en cada alícuota de 1 mL

n = Número total de alícuotas tomadas (en este caso, n=5)



Figura 10. Método de extracción de huevos de *Meloidogyne* a partir de raíces de tomate infectadas según Hussey y Baker (1973).

21. Análisis morfológico de los hongos nematófagos

La identificación morfológica de los hongos nematófagos se realizó mediante la utilización de las claves taxonómicas de Cooke & Godfrey (1964) y Barnett & Hunter (1998). Para el análisis macromorfológico de cada hongo, se documentaron las colonias en los platos Petri mediante fotografías digitales en alta resolución con una cámara marca Canon sx540 hs montada sobre una superficie plana, empleando iluminación constante y fondo negro. Las características tomadas en cuenta para el análisis macromorfológico fueron:

- **Crecimiento micelial en días:** rápido, lento o moderado.
- **Color de la colonia:** utilizando una carta de colores de Munsell.
- **Textura del micelio:** algodonoso, aterciopelado, lanoso, floccoso, granuloso etc.
- **Topografía de la colonia:** elevada, plana, presencia de micelio aéreo, plegada, concéntrica o irregular.
- **Pigmentación difusible:** observación de pigmentos liberados al medio de cultivo y su coloración.
- **Producción de exudados:** presencia, cantidad y color de las gotas exudadas sobre el micelio.

Para el análisis micromorfológico de los hongos se prepararon montajes semipermanentes tomando parte del micelio aéreo de la colonia y luego colocándola en un portaobjeto con una gota de agua, KOH al 10 % y/o 30 %. La cantidad de estructuras contadas (n) para cada una de las cepas fue de 20. Las placas microscópicas se observaron y analizaron en el Centro de Investigaciones Micológicas (CIMi) de la UNACHI empleando un microscopio compuesto Olympus® (modelo BX43) con cámara digital DP22 a diferentes aumentos. Se tomaron fotografías de las estructuras fúngicas microscópicas con ayuda del software CellSens, asociado la cámara. Las estructuras fúngicas tomadas en cuenta para el análisis micromorfológico fueron:

- **Tipo de hifa:** septada, no septada, color, pared lisa o rugosa, delgada o gruesa.
- **Conidióforos:** presencia o ausencia, ramificación, longitud, grosor, textura y pigmentación
- **Fiálides:** disposición (solitarias, verticiladas, agrupadas), forma (cilíndricas, ampuliformes, subuladas etc.) dimensiones de largo y ancho en μm , color.

- **Conidios:** forma (elipsoidal, globosa, fusiforme, subcilíndrica), dimensiones de largo y ancho en μm , color, superficie (lisa, o algún tipo de ornamentación), número de septos y disposición en la estructura fúngica.
- **Clamidosporas:** presentes o ausentes, forma, color, dimensiones de largo y ancho en μm y disposición (intercalar, terminal o en cadena).

22. Análisis molecular de los hongos nematófagos

22.1. Extracción de ADN fúngico: A partir de las cepas puras de hongos nematófagos se realizó la extracción de ADN genómico empleando el kit de extracción DNeasy® Plant ProKit de QIAGEN® siguiendo las instrucciones del protocolo con algunas modificaciones. En la parte inicial del protocolo se utilizaron microtubos de 2 mL con punta redonda en vez de los microtubos facilitados por el fabricante, debido al hecho que estos últimos no se ajustaban a la estructura del homogeneizador del laboratorio de la marca Disruptor Genie. Para ello se trasladaron las esferas de metal proporcionados por el fabricante a los microtubos de 2 mL antes del inicio de la extracción. Al final de la extracción el ADN fue eluido en 50 μL de tampón de elución en vez de 100 μL . La concentración del ADN genómico extraído fue determinada con un espectrofotómetro BioSpec-nano de la marca Shimadzu en el Centro de Investigación y Bioquímica Aplicada (CIBQUIA) de la UNACHI.

22.2. Amplificación de la región ITS mediante PCR y purificación de productos de PCR: Se amplificó la región del espaciador transcrito interno (ITS) mediante los cebadores ITS1-F5'—CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA—3' (Gardes & Bruns, 1993) e ITS4-5'—TCCTCCGCTTATTGATATGC—3' (White et al., 1990), empleando una Taq Polimerasa del Kit HotStartTaq Plus Master Mix de QIAGEN®. Para cada muestra de PCR con volumen total de 25 μL se combinaron alícuotas de 2.0 μL de ADN genómico con 12.5 μL HotStartTaq Plus Master Mix, 1.0 μL de primer ITS1-F, 1.0 μL primer ITS4 y 8.5 μL de agua libre de nucleasas. La amplificación por PCR se llevó a cabo con el termociclador Q-Cycler Server de la marca Quanta Biotech con el siguiente protocolo: un precalentamiento inicial para activar la Taq Polimerasa por 15 min a 95 °C, y 30 ciclos de desnaturalización por 35 s a 94 °C, alineamiento por 30 s a 55 °C y elongación por 60 s a 72 °C, y una elongación final de 10 min a 72 °C. La longitud, calidad y cantidad de los productos generados por PCR se comprobaron empleando electroforesis en gel utilizando un gel de agarosa de 1 % (p/v) en 50 mL tampón TAE. Se mezclaron 4 μL de cada

producto de PCR con 1 μ L de GelRed Prestain Plus 6X DNA Loading Dye de la marca Biotium[®] respectivamente, se añadieron a los posillos del gel junto con 1 μ L de una escalera de ADN HyperLadder 100 bp de la marca Bioline[®]. El gel corrió en tampón TAE a 70 voltios (V) por 30-40 min, y fue observado en un transiluminador TFM-20 DigiDoc-It 120 Imaging System de la marca UVP[®]. Por último, los productos de PCR fueron purificados empleando el Kit QIAquick[®] PCR Purification Kit de QIAGEN[®] siguiendo las indicaciones del fabricante.

22.3. Secuenciación y edición de secuencias: Los productos de PCR purificados se enviaron con FedEx a Macrogen Inc., Corea del Sur. Las secuencias obtenidas fueron editadas utilizando el software Geneious (versión 2025.1.2). Para ello, se realizó la visualización de los cromatogramas para verificar la calidad de las lecturas, identificando y corrigiendo manualmente posibles errores de bases o regiones ambiguas. Posteriormente, se recortaron las zonas de baja calidad en los extremos de las secuencias, asegurando que la secuencia final fuera precisa y confiable para los análisis posteriores (HQ > 97 %). En el mismo programa se generaron secuencias consenso a partir de la alineación de las lecturas forward y reverse previamente editadas, asegurando la integridad y precisión de las secuencias ensambladas.

22.4. Búsqueda en repositorios de secuencias e identificación de secuencias: Las secuencias consenso obtenidas fueron comparadas con secuencias depositadas en los repositorios de secuencias internacionales GenBank (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>), Unite (<https://unite.ut.ee/analysis.php#>) y Mycobank (https://www.mycobank.org/Pairwise_alignment). En todos los repositorios se realizó una búsqueda de similitudes para determinar la identidad de las secuencias de los hongos nematófagos obtenidas. Para ellos se tomaron en cuenta aspectos como: la comparación con secuencias del mismo gen marcador (ITS), los porcentajes de similitud, la cobertura de la secuencia (Query Cover), el E-value (valor esperado siempre en 0) y secuencias de referencia curadas (Fig. 11).

Identificación molecular de hongos nematófagos

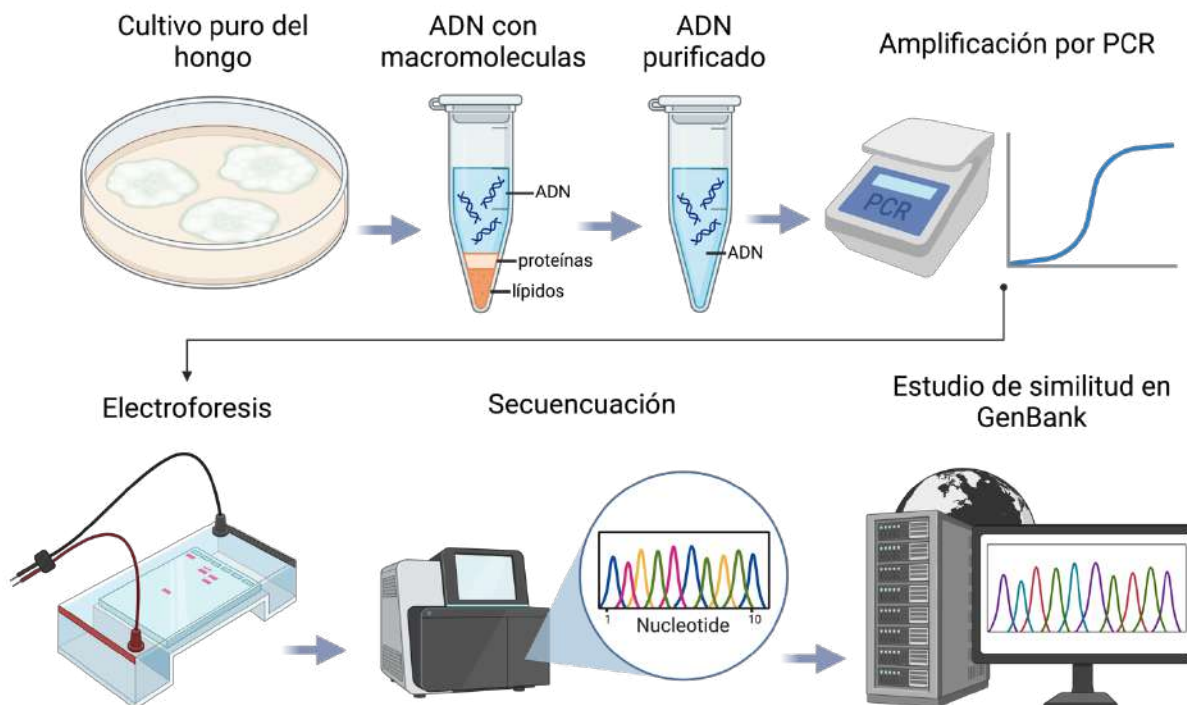


Figura 11. Diagrama de extracción de ADN genómico, amplificación de las regiones ITS mediante PCR y secuenciación de hongos nematófagos (creado con BioRender).

23. Determinación de los mecanismos de acción de los hongos nematófagos

23.1. Preparación del inóculo fúngico: Los hongos seleccionados como potenciales candidatos para las pruebas de antagonismo se incubaron en medio PDA a una temperatura de 25 °C durante 7 a 10 días para su producción en masa, siguiendo la metodología de Tazi et al. (2021). Luego se preparó una suspensión de esporas con 20 mL de agua destilada estéril dentro de un vaso químico de 50 mL, se añadieron 2–3 gotas del surfactante y emulsificante Tween 80 y se homogenizó la mezcla. Para ello se raspó delicadamente parte del micelio y se introdujo junto con la mezcla de agua y Tween 80. Para separar las esporas del micelio se realizó un tamizaje a través de una gasa estéril de dos capas y se traspasó la mezcla a un nuevo vaso químico. Una vez homogenizada la suspensión de esporas se determinó la cantidad de esporas (UFC/mL) con ayuda de una cámara de Neubauer o hematócitos. Dependiendo de la cantidad total de esporas en solución se añadió agua o se dividió parte de esta en otro vaso químico para establecer la concentración final de conidios a depositar por plato Petri. Para las pruebas de antagonismo, se requería llegar a un ajuste de 1.0 o 1.5×10^6 esporas/ ml^{-1} aproximadamente.

Procedimiento: se tomaron 3 alícuotas de 10 μ L y a cada una se le cuantificó el total aproximado de conidios en la cámara de Neubauer. Para ello se consideró contar en los 5 cuadrantes de la cámara. Como fueron 3 conteos, en total se contaron 15 cuadrantes; los resultados se promediaron y se calculó la cantidad de conidio/mL en un volumen total de 20 mL.

Cálculo: $C = \left(\frac{\text{promedio de conidios por cuadrante} \times 10^4}{\text{factor de dilución } 1.0 \times 10^6} \right) \times 20 \text{ mL}$

C: representa la cantidad en mL a la que debemos aforar (añadir agua) a nuestra suspensión inicial de 20 mL. Sin embargo, en caso de que $C \leq 1.0 \text{ mL}$ no es necesario aforar.

23.2. Ensayos de antagonismo: Se establecieron repeticiones de 2 platos Petri de 9 cm de diámetro de AA para cada una de las cepas de hongos seleccionados. Este medio es pobre en nutrientes y, por lo tanto, permitió el crecimiento tenue de cada hongo. Inmediatamente se inocularon 200 μ L de una suspensión de esporas, las cuales se dispersaron de forma homogénea por todo el plato Petri con un aza triangular de acero esterilizada. Posteriormente los platos se incubaron durante 3–5 días entre 26–29 °C y luz natural. Luego se inoculó en cada plato Petri 1 mL de una suspensión estandarizada previamente de 150 J₂ y 100 huevos de *Meloidogyne* según el método de Hussey & Barker (1973). Tras una incubación conjunta de los J₂ y huevos con la cepa fúngica durante 72 h, se revisó cada plato Petri con la ayuda de un microscopio marca Olympus® (modelo BX43) de campo claro a una magnificación de 10X, 20X, 40X para verificar la actividad y las estructuras fúngicas de captura de cada hongo, tales como: anillos constrictores y no constrictores, pomos adhesivos sin pedúnculo, pomos adhesivos pedunculados, o redes adhesivas simples, tridimensionales o bidimensionales (Fig. 12).

Modelo de ensayos antagonistas in vitro.

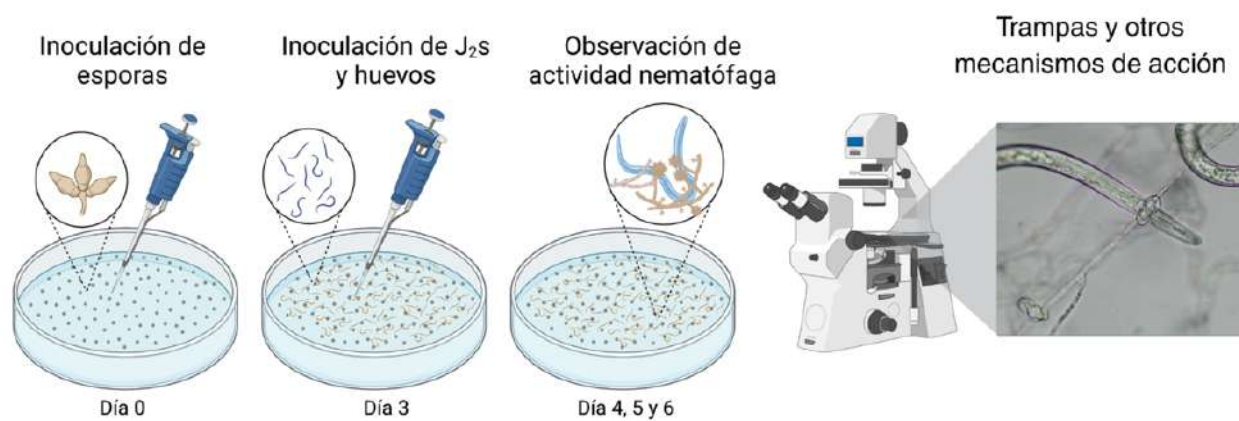


Figura 12. Ensayos de antagonismo in vitro y determinación de los mecanismos de acción mediante microscopía de campo claro (creado con BioRender).

CAPÍTULO IV: RESULTADOS

24. Aislados de hongos nematófagos por zona de muestreo

En este estudio un total de 74 cepas fueron aisladas entre las tres fincas muestreadas; finca con cultivo de tomate, finca de café de la Estación Experimental del Instituto de Innovación Agropecuaria (IDIAP) Río Sereno y la finca de Alanje con cultivo de arroz respectivamente. Para realizar una mejor selección de las cepas con actividad antagonista, estas se sometieron a un ensayo de antagonismo previo (Fig. 12). Esto resultó en un total 15 cepas identificadas y 14 de ellas con actividad antagonista, es decir; presentaban una inhibición en la eclosión de huevos, parasitación y/o captura de larvas de segundo estadio (Tabla 4).

Tabla 4. Número de aislamientos en las regiones muestreadas.

Región	Hongos con potencial antagonista (aislamiento)	Hongos sin potencial antagonista	Total
Finca de tomate/Río Sereno	1	43	44
Estación Experimental del IDIAP/Río Sereno	5	11	16
Finca de arroz/Alanje	8	6	14
Total	14	60	74

Basado en los análisis morfológicos y moleculares, se identificaron tres géneros dentro del grupo de hongos con potencial antagonista: *Arthrobotrys*, *Fusarium* y *Trichoderma*. El género más frecuentemente aislado e identificado fue *Trichoderma* con 66.7 %, seguido de *Arthrobotrys* con 20 % y *Neocosmospora* (syn. *Fusarium*) con 6.7 %. La cepa *N. falciformis* (CV15) fue aislada en la finca de cultivo de tomate; mientras que las cepas *Arthrobotrys arthrobotryiodes* (CV02 y CV03), *A. musiformis* (CV01) y *T. asperellum* (CV04 y CV07) fueron aisladas en la finca de café. Por último, las cepas *T. harziaum* (CV08), *T. koningiopsis* (CV09), *T. spirale* (CV11 y CV12) y *T. virens* (CV05) fueron recuperadas principalmente en el cultivo de arroz (Tabla 5). No obstante, dentro de este grupo no se lograron identificar mediante análisis molecular las cepas CV10, CV13 y CV14; esto debido a ciertas ambigüedades con las secuencias disponibles en GenBank y las antes mencionadas, sin embargo, se determinó que pertenecen al género *Trichoderma*. De acuerdo con la ocurrencia por zona de muestreo, en el cultivo de arroz se registró la mayor cantidad de cepas con carácter nematófago con 57.1 %, seguido de la finca de café con 35.7 % y la de tomate con 7.1 %.

Por otro lado, la cepa CV06 corresponde a un 6.7 % en la frecuencia de aislados, sin embargo, no se incluyó en la tabla del análisis molecular (Tabla. 6), debido a que esta pertenece a una especie del género *Rhizoctonia* sp. (syn. *Ceratobasidium*) hongo de la división Basidiomycota y, además, endófito de plantas como orquídeas (Hossain, 2019; Mosquera-Espinosa et al., 2010). Por lo tanto, no presentó actividad antagonista contra *Meloidogyne* spp. durante los ensayos.

Tabla 5. Resumen taxonómico de las especies de HN identificadas por cultivo, zona de muestreo y clasificación de acuerdo con su mecanismo de acción.

Orden	Familia	Especie	Nº de colecta	Cultivo asociado	Grupo de HN
Orbiliales	Arthrobotryaceae	<i>Arthrobotrys arthrobotryiodes</i> *	CV01	Café	AN
		<i>Arthrobotrys musiformis</i>	CV02, CV03		AN
	Nectriaceae	<i>Nescosmospora falciformis</i> *	CV15	Tomate	PMS
Hypocreales	Hypocreaceae	<i>Trichoderma asperellum</i> *	CV04, CV07	Café	EDP
		<i>Trichoderma harzianum</i>	CV08		
		<i>Trichoderma koningiopsis</i>	CV09		
		<i>Trichoderma spirale</i>	CV11, CV12	Arroz	
		<i>Trichoderma virens</i> *	CV05		
		<i>Trichoderma</i> sp.1	CV13, CV14		
		<i>Trichoderma</i> sp. 2	CV10		
		Cantharellales	Ceratobasidiaceae	<i>Rhizoctonia</i> sp.	

HN: hongo nematófagos; AN: atrapadores de nematodos; PMS: productor de metabolitos secundarios; EDP: endoparásito, NA: no aplica. (*) nuevos reportes de hongos para Panamá.

Se destaca que algunas de estas especies como *N. falciformis* pueden tener funciones adicionales en el suelo, incluidas actividades fitopatógenas, que podrían afectar negativamente tanto a la salud del suelo como a la de las plantas (González et al., 2020; Ismail et al., 2025; Liu et al., 2025). Por lo tanto, es esencial evaluar estas especies en detalle para comprender mejor su papel ecológico y determinar si podrían formar parte de enfoques agrícolas más sostenibles.

25. Análisis morfológico y molecular de los hongos nematófagos

Tabla 6. Análisis de similitud de las cepas de hongos nematófagos aisladas en este estudio con cepas existentes en GenBank.

Hongo	Código en Genbank	Cepa comparada en Genbank	QC %	Indentidad %
<i>A. arthrobotryoides</i>	MH857262.1	<i>Arthrobotrys arthrobotryoides</i> cepa CBS:119.54	93 %	99.13 %
	OQ398127.1	<i>Arthrobotrys arthrobotryoides</i> cepa A24	93 %	99.12 %
	MT052368.1	<i>Arthrobotrys arthrobotryoides</i> cepa RM5.2	89 %	99.10 %
<i>A. musiformis</i>	MN831892.1	<i>Arthrobotrys musiformis</i> cepa Mau1Ad	98 %	99.18 %
	PQ775558.1	<i>Arthrobotrys musiformis</i> cepa INIFAP-SCh-03	94 %	99.66 %
	MH855842.1	<i>Arthrobotrys musiformis</i> cepa CBS:110.37	100 %	97.42 %
<i>N. falciformis</i>	AB779669.1	<i>Fusarium falciforme</i> cepa 20-68	100 %	100.00 %
	OR853709.1	<i>Fusarium falciforme</i> cepa 16-A	100 %	100.00 %
	PQ305859.1	<i>Fusarium falciforme</i> cepa Cr-Ff-KYM	100 %	100.00 %
<i>T. asperellum</i>	KU662965.1	<i>Trichoderma asperellum</i> cepa TaspDOB-13	100 %	100.00 %
	KU662968.1	<i>Trichoderma asperellum</i> cepa TaspDOB-16	100 %	100.00 %
	KU987247.1	<i>Trichoderma asperellum</i> cepa SGNA7	100 %	100.00 %
<i>T. harzianum</i>	KT783517.1	<i>Trichoderma harzianum</i> cepa T1	100 %	100.00 %
	KX421473.1	<i>Trichoderma harzianum</i> cepa IA5I12F1	100 %	100.00 %
	MN326481.1	<i>Trichoderma harzianum</i> cepa THZVF	100 %	100.00 %
<i>T. koningiopsis</i>	HM534656.1	<i>Trichoderma koningiopsis</i> cepa KUC5063	100 %	100.00 %
	JX069203.1	<i>Trichoderma koningiopsis</i> cepa PROF5	100 %	100.00 %
	OM515065.1	<i>Trichoderma koningiopsis</i> cepa CEN1265	100 %	100.00 %
<i>T. spirale</i>	HQ608089	<i>Trichoderma spirale</i> cepa TR056	100 %	100.00 %
	JF439515	<i>Trichoderma spirale</i> cepa F28	100 %	99.84 %
<i>T. virens</i>	MF408340.1	<i>Trichoderma virens</i> cepa CTCCSJ-A-GS23045	100 %	100.00 %
	KF144624.1	<i>Trichoderma virens</i> cepa V-09	100 %	100.00 %
	EU330955.1	<i>Trichoderma virens</i> cepa DAOM 167652	100 %	100.00 %

Representación de las secuencias de ITS descritas anteriormente comparadas con otras secuencias existentes en Genbank. Esta describe el nombre y número de acceso de la cepa comparada, Query Cover porcentual (QC %) y porcentaje de identidad. La cepa de *Rhizoctonia* sp. (CV06) fue omitida en la tabla debido a la baja la calidad de la secuencia; esto imposibilitó realizar un ensamblaje exitoso.

Arthrobotrys arthrobotryoides (Berl.) Lindau., Figs. 13–14.

Sinónimos: *Cephalothecium roseum* var. *arthrobotryoides* Berl.; *Didymozoophaga arthrobotryoides* (Berl.) Soprunov & Galiulina; *Didymozoophaga arthrobotryoides* var. *indolens* Soprunov & Galiulina.

Clasificación taxonómica: Ascomycota, Pezizomycotina, Orbiliomycetes, Orbiliomycetidae, Orbiliales, Arthrobotryaceae.

Macromorfología: Colonias de rápido crecimiento en agar PDA a 25 °C, alcanzando el borde del plato en 7 d, micelio blanquecino al inicio, con tono crema céntrico visible y rosa pálido al madurar, parcialmente superficial y sumergido, textura ligeramente aterciopelada con aspecto filamentoso; hifas hialinas, septadas, aéreas. A menudo crece en forma de oleadas sucesivas formando de 4–5 finos halos concéntricos de los que surgen conidióforos.

Micromorfología: Micelio extendido, hifas hialinas, filamentosas y septadas, (3–) 4–6 µm de ancho (n=20), ramificadas, forman redes tridimensionales adhesivas para atrapar nematodos. Conidióforos erectos, con ramificaciones laterales, delgados y filamentosos, septados, hialinos, a menudo con repetidas elongaciones distales entre sí con nodos que sujetan los conidios, (260–) 359–699 (–850) µm de largo (n=20), base (1–) 1.6–3.0 (–4) µm de ancho (n=20), ápice (1–) 1.3–3.0 (–5) µm de ancho (n=20). Conidios ovoides a obovoides, 0–1 septos, hialinos o ligeramente amarillento, ocasionalmente contraídos ligeramente en el septo, con extremos distales redondeados, dispuestos en racimos de 15–20 conidios, (18–) 20–24 (–27) × (9–) 10.5–13 (–15) µm (n=20).

Material examinado: Panamá, Provincia de Chiriquí, Distrito de Renacimiento, Corregimiento de Río Sereno, UTM 17P 296989 976002, suelo de cultivo de café (*Coffea arabica* L.), 7 de octubre de 2024, C. Villarreal Pérez, CV02 (CIMi-3-000002, IDIAP); misma localidad, fecha y colector CV03 (CIMi-3-000003, IDIAP).

Etimología: El nombre del género *Arthrobotrys* deriva del griego, donde “*arthron*” (ἄρθρον) que significa “articulado” y “*botrys*” (βότρυς) que significa “racimo” o “manejo de uvas”. Por lo tanto, *Arthrobotrys* se traduce como “racimo de uvas articulado” (Corda, 1839).

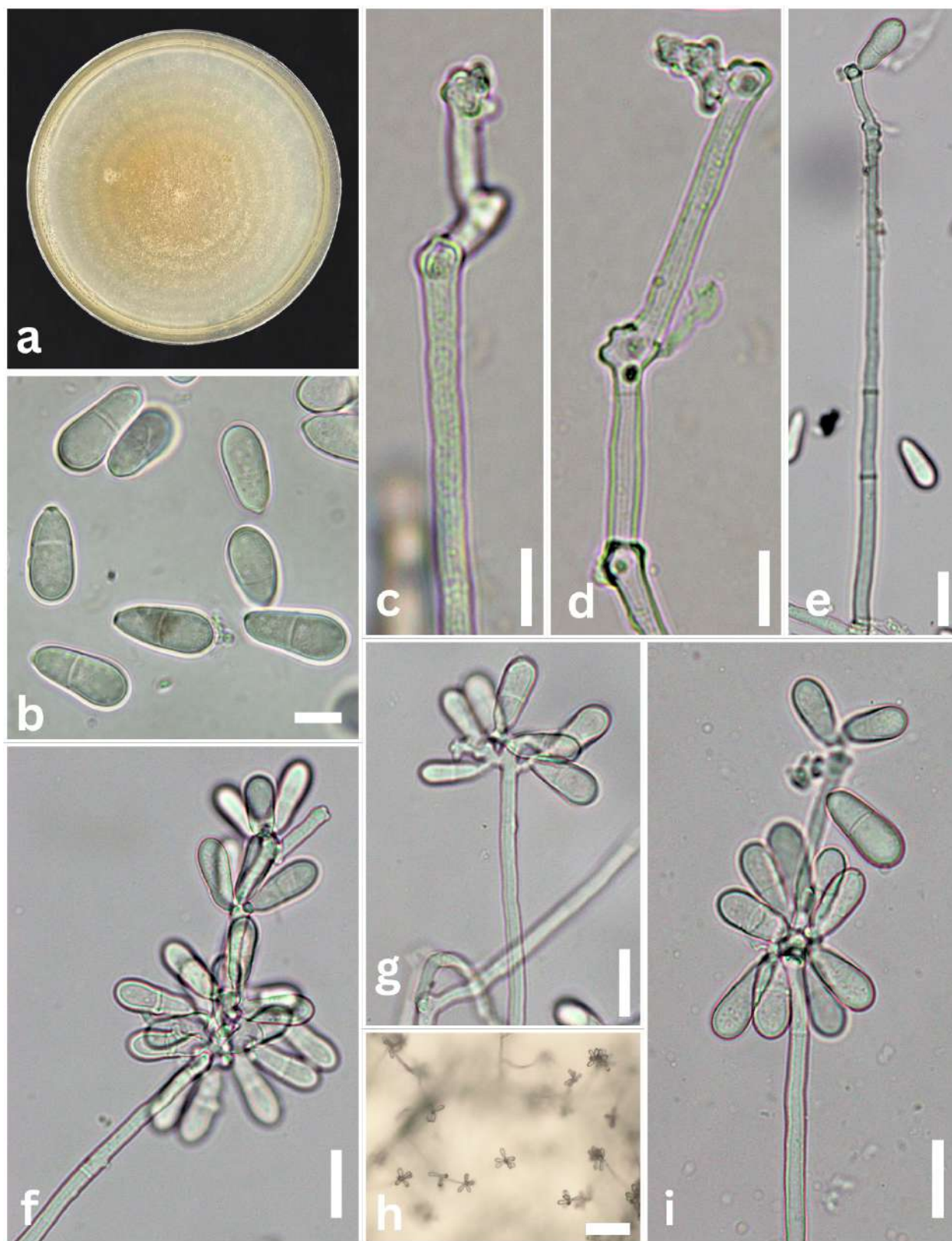


Figura 13. *Arthrobotrys arthrobotryoides* (CV02). **a.** Colonia en PDA de 8d. **b.** Conidios. **c–e.** Parte apical de los conidióforos; nodos con denticulos que sostuvieron conidios. **f–i.** Conidióforos con conidios dispuestos en ramilletes. Escalas: b–d= 10 μ m; e, f, g, i= 20 μ m; h= 100 μ m.

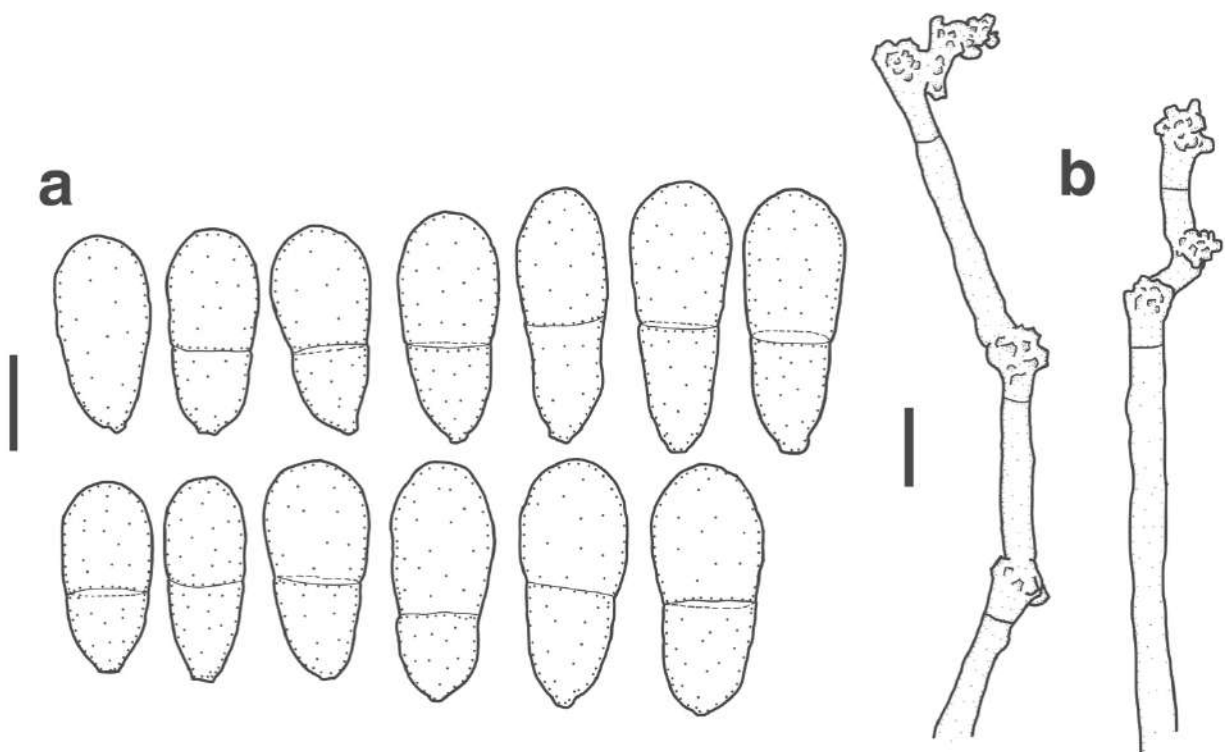


Figura 14. *Arthrobotrys arthrobotryoides* (CV02). **a.** Conidios ovoides a obovoides, 0-1 septos. **b.** Parte apical de los conidióforos mostrando elongaciones repetidas con nodos, donde se forman denticulos cortos que sostienen los conidios. Escalas: a-b= 10 µm.

Hábitat: esta cepa (CV02) se aisló de suelos asociados a cultivos de café, sin embargo; el género *Arthrobotrys* se puede encontrar asociado a sistemas de cultivos con síntomas de infección con nematodos, de forma anamorfa, madera muerta, raíces y otros sustratos (Větrovský et al., 2020).

Distribución: Alemania (Galgenberg, Grunewald, Boettcherberg, Pfauenisel); Corea del Sur (Chinju, Chinyang, Gyeongsang del Sur, Gyeongsang del Norte); Escocia; España (Crevillente); E.E.U.U. (California); México (Chiapas; Puebla) (Fritsch & Lysek, 1989; Jeong & Kim, 1988; Kim et al., 2001; Lee et al., 2003; Mankau, 1962; Ocampo-Gutiérrez et al., 2021; Olivares-Bernabeu et al., 2003a; Sánchez-Martínez et al., 2021; Saxena, 2008; Sünder & Lysek, 1988). Esta especie representa un nuevo reporte para Panamá y América Central.

Notas: La especie *A. arthrobotryoides* se asemeja molecularmente a *Arthrobotrys shuifuensis* F. Zhang & X.Y. Yang, con tan solo 9.6 % de diferencia en la secuencia ITS entre ambos. Sin embargo, también se distinguen por la forma de los conidios. La última especie presenta conidios oblongos o en forma de cápsula con 1 septo, son más alargados con $17-36 \times 5-12.5 \mu\text{m}$ (Zhang et al., 2022).

Arthrobotrys musiformis Drechsler. Figs. 15–16.

Sinónimos: *Candelabrella musiformis* (Drechsler) Rifai & R.C. Cooke; *Dactylella musiformis* (Drechsler) Matsush.

Clasificación taxonómica: Ascomycota, Pezizomycotina, Orbiliomycetes, Orbiliomycetidae, Orbiliales, Arthrobotryaceae.

Macromorfología: Colonias en PDA a 25 °C con crecimiento rápido, llegando al borde del plato en 7–8 d, el micelio es de crecimiento radial aéreo, forma un 1–2 halos de 1–2 cm de ancho y 1.5–2 cm alto, de color blanquecino, con superficie filamentosa, siendo menos denso en el centro del halo y en la periferia.

Micromorfología: Micelio extendido, hifas vegetativas, septadas, ramificadas, en su mayoría de 2.5–6.5 µm de ancho (n=20), forman trampas bidimensionales simples y tridimensionales adhesivas. Conidióforos erectos, hialinos, 2–6 septos, no ramificados, (125–) 210–322 (–360) µm de largo (n=20), (4–) 5–8 (–9) µm de ancho en la base (n=20) y estrechándose ligeramente en el ápice (2.5–) 3–4 (–5) µm de ancho (n=20), donde nacen esterigmas divergentes, simples o ramificados (3–) 4–11 (13.5) × 2–4 (–5) µm (n=20), usualmente sosteniendo 2–20 conidios sueltos en disposición capitada y candelabroide. Conidios hialinos, elipsoides, clavados, rectos o ligeramente curvados, 0-1 septo en el tercio inferior cerca de la base con una leve constricción, (24–) 29–40 (–42) × (8–) 11–15 (–19.5) µm (n=20), redondeados en el extremo distal más ancho y estrechándose notablemente hacia la base truncada, se forman en un abultamiento en el extremo del esterigma o punto de crecimiento.

Material examinado: Panamá, Provincia de Chiriquí, Distrito de Renacimiento, Corregimiento de Río Sereno, UTM 17P 296989 976002, suelo de cultivo de café (*Coffea arabica* L.), 7 de octubre de 2024, C. Villarreal Pérez, CV01 (CIMi-3-000001, IDIAP).

Etimología: El epíteto *musiformis* proviene del latín *musi-* (relativo a la banana, *Musa*) y el sufijo *-formis* (en forma de), y hace alusión a la morfología característica de los conidios de la especie. En una descripción clásica de Drechsler (1937), se señala que, aunque los conidios recuerdan a las esporas asexuales de *Helminthosporium sativum*, una notable protuberancia basal, ausente en éste, les confiere un perfil que evoca claramente la forma de una banana (*Musa sapientum* L.).

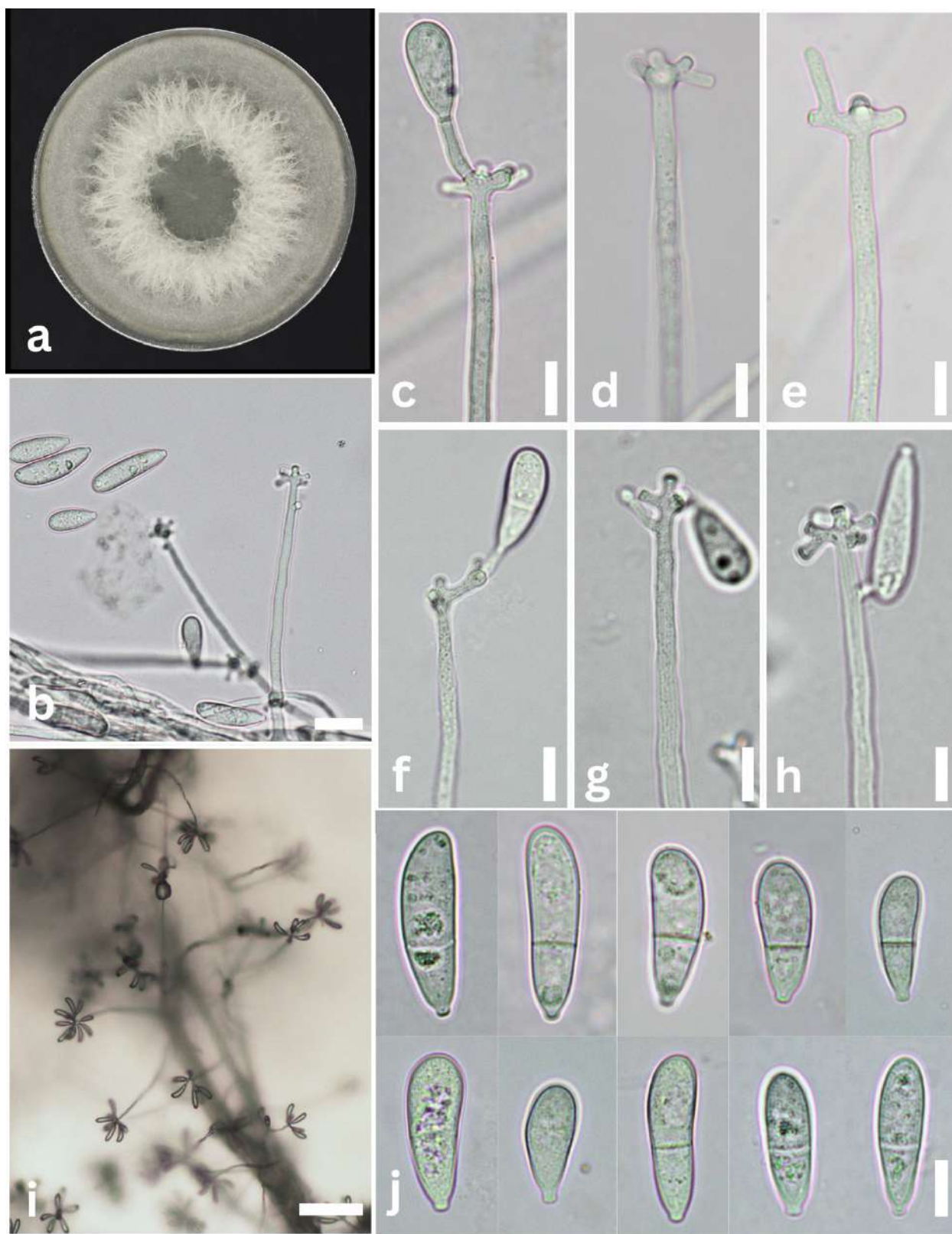


Figura 15. *Arthrobotrys musiformis* (CV01). **a.** Colonia en PDA con 10d. **b.** Conidióforo con algunos conidios alrededor. **c–h.** Parte apical de los conidióforos, mostrando los esterigmas que sostienen a los conidios. **i.** Se muestra la disposición candelabroide característica de *A. musiformis*. **j.** Conidios. Escalas: b= 20 μ m, c–h= 10 μ m, i= 100 μ m, j= 10 μ m.

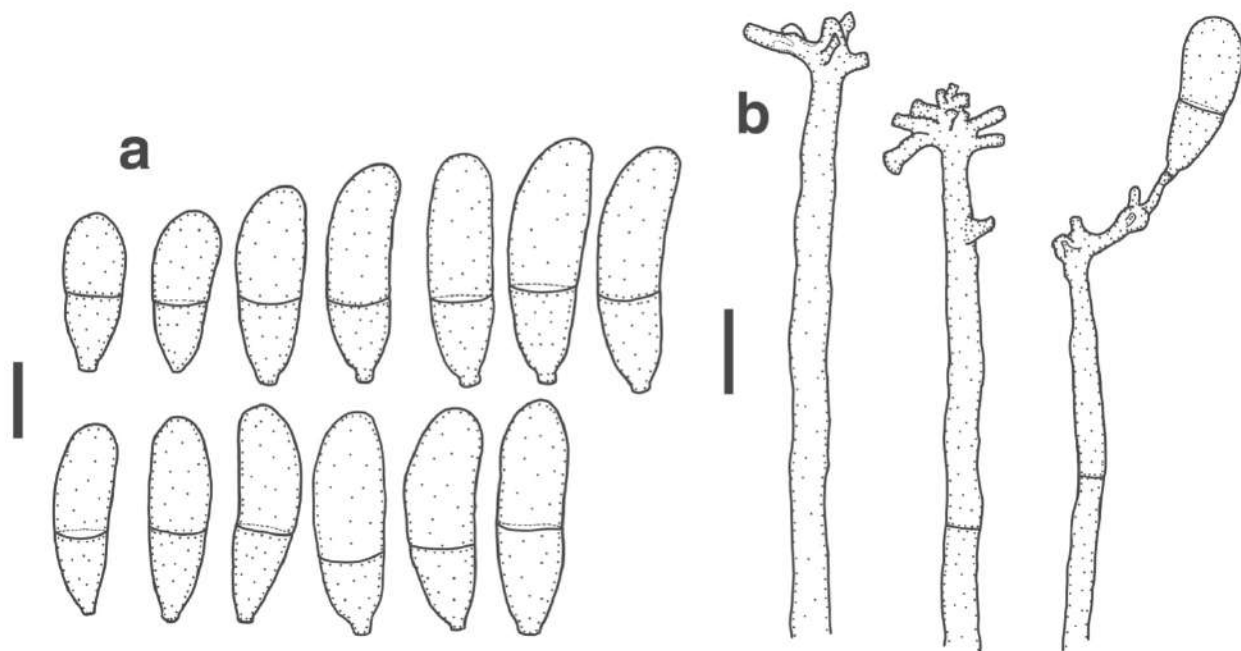


Figura 16. *Arthrobotrys musiformis* (CV01). **a.** Conidios elipsoides y clavados, rectos o ligeramente curvados. **b.** Conidióforos mostrando esterigmas en la parte apical. Escalas: a–b=10 μ m.

Hábitat: En el presente estudio la especie se aisló de suelos asociados a cultivos de café, sin embargo, también ha sido reportada en otros tipos de suelos, madera muerta, raíces, y asociada a biomas como pastizales, bosques, cultivos agrícolas, entre otros (Větrovský et al., 2020).

Distribución: Australia (Queensland), Fiyi (Makogai, Batiri), Suecia, Brasil (Minas Gerais), China (Yunnan), España, Costa Rica, Nicaragua, Panamá (Rio Sereno, Boquete, Fortuna) (Lei et al., 1994; Manuelli et al., 1999; McCulloch, 1977; Naves & Campos, 1991; Olivares-Bernabeu et al., 2003b; Persmark et al., 1995; Persmark & Jansson, 2006).

Notas: La especie *A. musiformis* se asemeja a *Drechlerella dactyloides* por los conidios elipsoides, rectos o ligeramente curvados, pero difiere por sus estructuras de captura. La primera captura los nematodos a través de redes adhesivas tridimensionales, mientras que la segunda lo hace mediante anillos constrictores. *A. musiformis* también se asemeja a *Arthrobotrys javanica* en la ramificación en forma de candelabro de los conidióforos y los dispositivos de captura, pero difiere en forma y tamaño de los conidios. *A. javanica*, tiene conidios $20\text{--}37.5\text{ (–}27.9) \times 7.5\text{--}10\text{ (–}8.8) \mu\text{m}$, estrechamente obovoides o clavados y más pequeños que *A. musiformis*.

Neocosmospora falciformis (Carrión) L. Lombard & Crous, Figs. 17–18.

Sinónimo: *Acremonium falciforme* (Carrión) W.; *Fusarium falciforme* (Carrión) Summerb. & Schroers.

Clasificación taxonómica: Ascomycota, Pezizomycotina, Sordariomycetes, Hypocreomycetidae, Hypocreales, Nectriaceae.

Macromorfología: Colonias en PDA a 25 °C, alcanzan un diámetro de 7 cm en 7 d, micelio aireado escaso, de color blancuzco al inicio y pardo amarillento al madurar, la superficie y el reverso del agar con tono de blancuzco a pardo (8–4, 5, según Y-Munsell Color Charts). Esporodoquios en forma de cojín. Cuando el cultivo esta viejo, se forma un halo concéntrico de apariencia húmeda en el área del inóculo.

Micromorfología: Hifas vegetativas, septadas, en su mayoría de 2.5–6.5 µm de ancho (n=20). Conidióforos simples, hialinos, erectos de (21.5–) 32–72 (–93.5) µm de largo (n=20), base de (3.5–) 4–5 (–6.5) µm de ancho, ápice (2.5–) 3–4 (–3.5) µm de ancho (n=20), presencia de un colarete en forma de copa en la parte apical. Esporodoquios abundantes en el micelio aéreo, irregulares, verticalmente ramificados, simpodialmente a células conidiógenas solitarias; células conidiógenas monofialídicas, doliformes, ampuliformes a subcilíndricas. Macroconidios hialinos, de pared gruesa, fusiformes, falcados, 3–4 septos, (23.5–) 28–35 (–37.5) × (5.5–) 6–7 (–7.5) µm (n=20). Microconidios hialinos, de pared gruesa, ovoides o elipsoidales, 0–1 septado, (6–) 9–18 (–21.5) × (4.5–) 5.5–7 (–7.5) µm (n=20). Clamidosporas hialinas, pared gruesa, globosas a elipsoidales, en hifas terminales, intercalares o en cadenas, 3.5–8.5 µm de ancho (n=20).

Material examinado: Panamá, Provincia de Chiriquí, Distrito de Renacimiento, Corregimiento de Río Sereno, UTM 17P 295108 977795, suelo de tomate (*Solanum lycopersicum* L.), 18 de junio de 2024, C. Villarreal Pérez CV15 (CIMi-3-000015, IDIAP).

Etimología: El género *Neocosmospora* está estrechamente relacionado con el género *Cosmospora* Rabenh, sin embargo, este último difiere por sus ascosporas sin septos y un exoporio arrugado, es por ello que Smith (1899) lo clasifica como un nuevo género de *Cosmospora* (Neo= del griego νέος). El epíteto *falciformis* proviene del latín *falx* = “hoz” o “guadaña”, *formis* = “forma”.



Figura 17. *Neocosmospora falciformis* (CV15). **a.** Colonia en PDA con 10d. **b–d.** Conidióforos esporodóquiales ramificados. **e–f.** Clamidosporas. **g.** Conidióforo simple; se muestra en la parte apical un colarete poco notorio. **h.** Microconidios. **i.** Macroconidios. Escalas: a–i= 10 μ m.

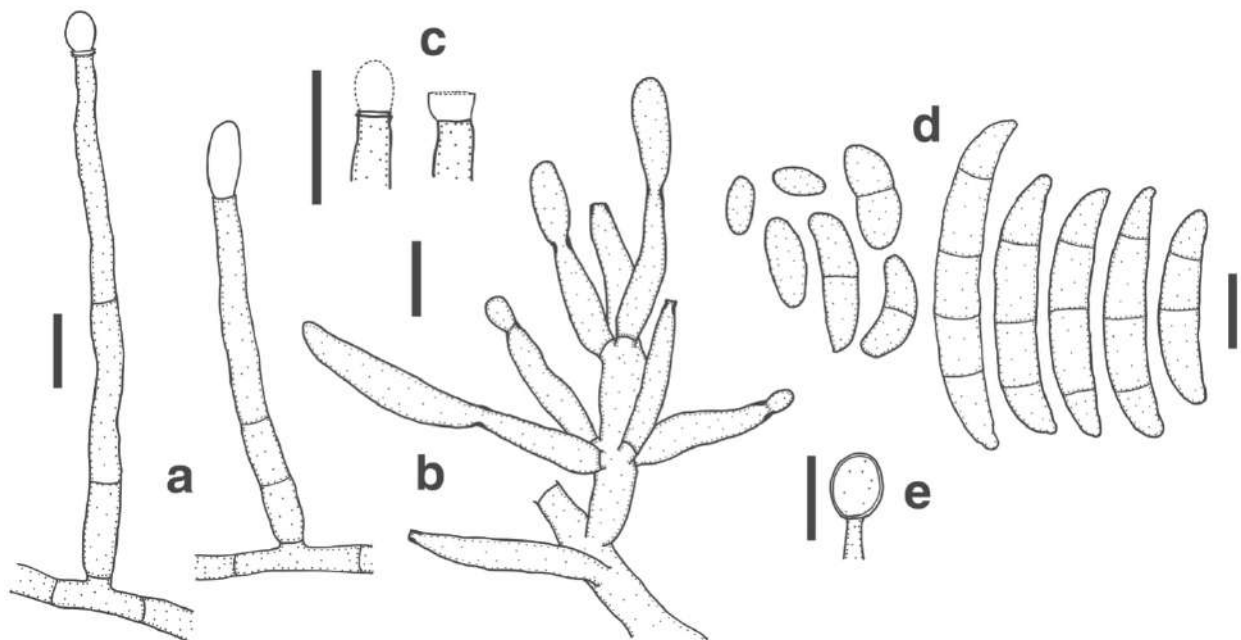


Figura 18. *Neocosmospora falciformis* (CV15). **a.** Conidióforos simples. **b.** Conidióforos esporodociales con formación de macroconidios. **c.** Ápice de las células conidiógenas mostrando colaretes apicales. **d.** Macro y microconidios. **e.** Clamidosporas. Escalas: a–e= 10 µm.

Hábitat: En el presente estudio la especie se aisló de suelos asociados a cultivos de tomate, sin embargo; según Větrovský et al. (2020) *N. falciformis* se ha podido aislar mayormente de suelo (rizofera), agua y en algunos casos de tejido animal y humano.

Distribución: Arabia Saudita (El Baha, Jazan, Najran); Brasil; China (Hubei); E.E.U.U. (California); España (Alicante, Valencia); Irán (Shiraz); Vietnam (Crespo et al., 2019; González et al., 2020; Ismail et al., 2025; Kamali-Sarvestani et al., 2022; Liu et al., 2025; Thao et al., 2021; Veloso et al., 2021). La especie representa un nuevo reporte para Panamá y América Central.

Notas: La especie fue reclasificada al género *Neocosmospora* por Lombard et al. (2015). *N. falciformis* se asemeja a *Neocosmopora solani* (syn. *Fusarium solani* (Mart.) Sacc. Michelia) en la morfología de la colonia, pero se diferencia por la forma y tamaño de sus conidios. Esta última presenta microconidios reniformes u obovoides, con base truncada, 0–2 septos, de (9–) 14–16 (–26) × (4–) 4–4.6 µm, y macroconidios falcados, con una base ampliamente pedicelada, generalmente con 4–5 septos, (41–) 45–51 (–56) × (2.5–) 4.5–6 (–8) µm (Sáenz et al., 2024; Sandoval-Denis & Crous, 2018).

Trichoderma asperellum Samuels, Lieckf. & Nirenberg, Figs. 19–20.

Clasificación taxonómica: Ascomycota, Pezizomycotina, Sordariomycetes, Hypocreomycetidae, Hypocreales, Hypocreaceae.

Macromorfología: Crecimiento rápido en agar PDA a 25 °C, llegando a los bordes del plato en 5–6 d, micelio aéreo abundante al inicio y escaso al madurar, coloración verde intensa, más oscura en el centro y aclarando hacia la periferia, formando un patrón concéntrico característico de 1–2 anillos, textura es algodonosa, con un margen bien definido y en expansión radial. Cuando el cultivo tiene dos semanas presenta un tono de verde oscuro (5–4, 7.5 GY, según Munsell Color Charts), produce gotas en la superficie, cerca del punto del inóculo.

Micromorfología: Conidióforos hialinos o verdes amarillentos con disposición piramidal, cuyo eje central es erecto, septado, de pared gruesa y lisa, hialino o ligeramente pigmentado de color verde, (2–) 2.81–4.19 (–4.5) μm ancho (n=20), del eje central, emergen de forma repetida y pareadas, ramas primarias laterales, cortas o ligeramente alargadas, proyectándose a casi 90 ° con respecto al eje principal, (4–) 5.30–11.85 (–15) $\times$ (2.5–) 2.93–4.15 (–4.5) μm (n=20), ramas primarias son progresivamente más largas a medida que aumenta la distancia desde la punta hacia la base del conidióforo. Fiálides erectas, alargadas, color verde claro a hialinas, con forma de botella o ampolla, con base constreñida ligeramente, parte media abultada y ápice más estrecho, (6.5–) 7–10 (–11.5) $\times$ (2.5–) 3–4 (–4.5) μm (n=20), surgen en el extremo distal de ramas laterales primarias o secundarias, agrupadas en verticilos de 2–4, pero algunas emergen directamente del axis. Conidios globosos, subglobosos u ovoides, ornamentación finamente espinosa y poco visible al microscopio, color verde amarillento, (2–) 2.71–4.12 (–4.8) $\times$ (2.5–) 3.17–4.08 (–4) μm (n=20). Clamidosporas globosas o subglobosas, de paredes gruesas (8–) 8.61–11.19 (–12) $\times$ (8–) 8.54–10.56 (–11) μm (n=20), terminales, en cadena o intercalares, pueden ser hialinas o ligeramente de tono verde pálido.

Material examinado: Panamá, Provincia de Chiriquí, Distrito de Renacimiento, Corregimiento de Río Sereno, UTM 17P 296989 976002, suelo de cultivo de café (*Coffea arabica* L.), 7 de octubre de 2024, C. Villarreal Pérez. Código de cepa CV04 (CIMi-3-000004, IDIAP); misma localidad, fecha y colector CV07 (CIMi-3-000007, IDIAP).

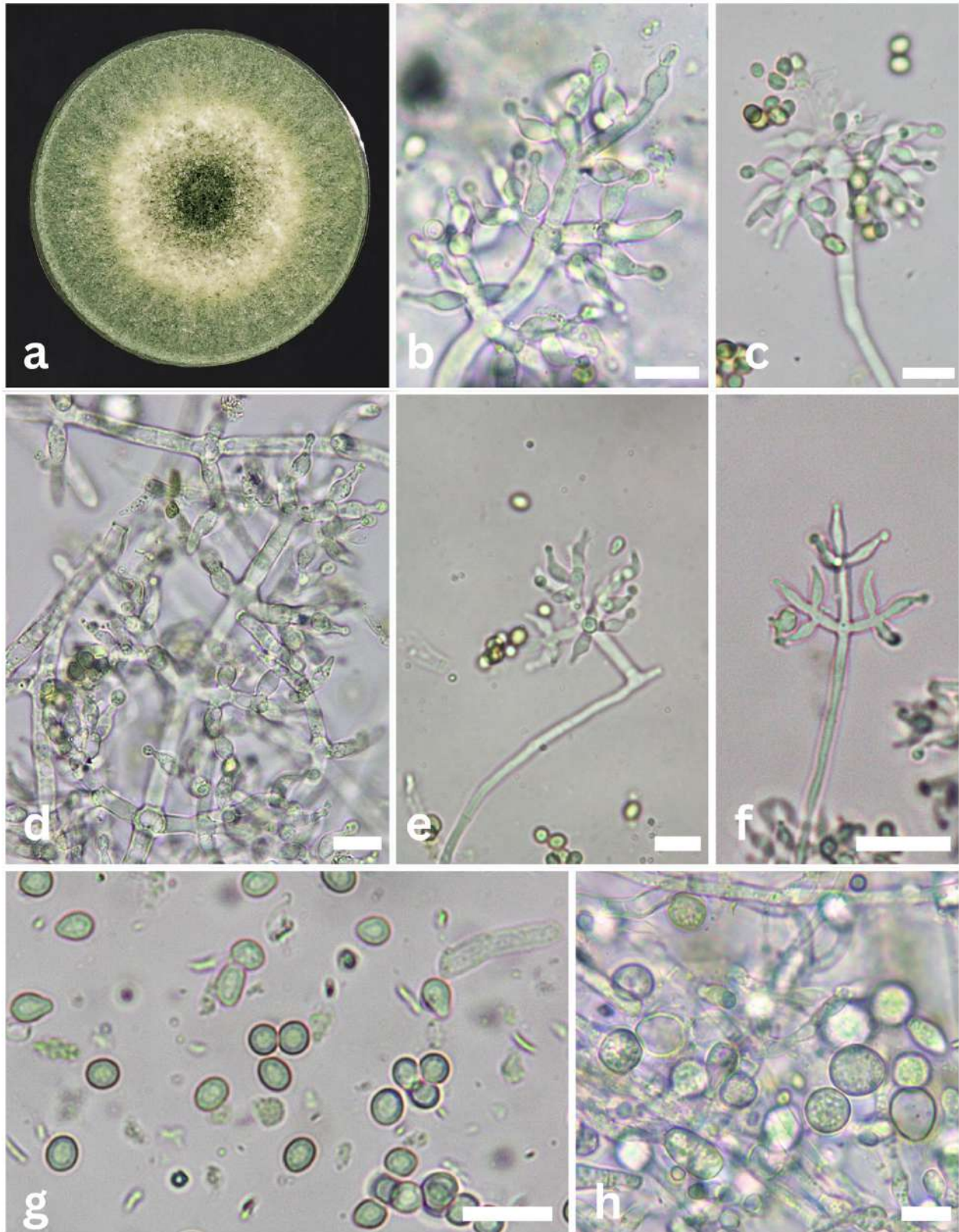


Figura 19. *Trichoderma asperellum* (CV04). **a.** Colonia en PDA de 15d. **b–f.** Conidióforos y fiálides que muestran una ramificación regular y fiálides que se disponen en verticilos cruciformes y ensanchadas en el medio. **g.** Conidios. **h.** Clamidosporas. Escalas: b–e= 10 μ m, f= 20 μ m, g–h= 10 μ m.

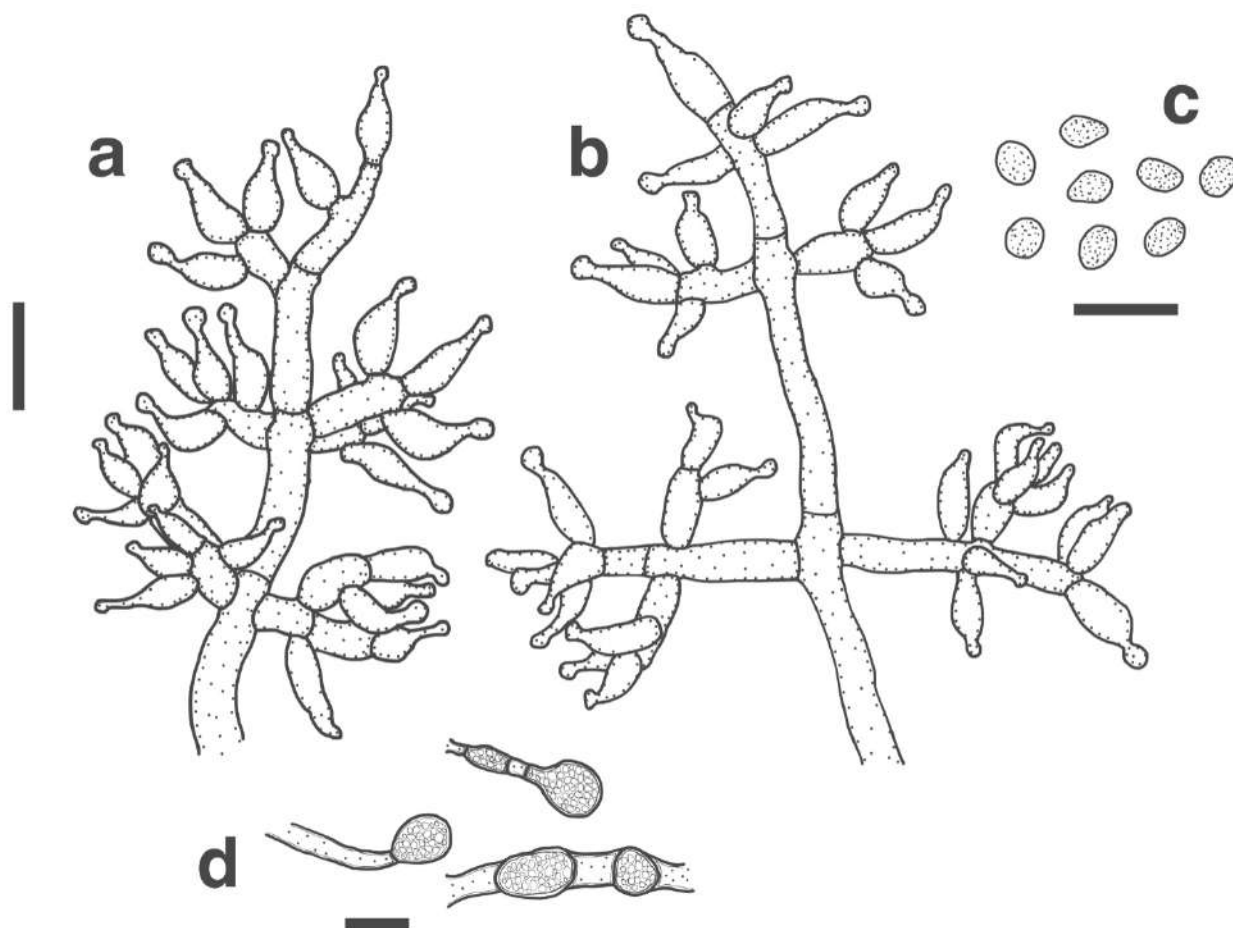


Figura 20. *Trichoderma asperellum* (CV04, CV07). **a.** Conidióforos con ramas primarias cortas (CV04). **b.** Conidióforos con ramas primarias alargadas (CV07). **c.** Conidios. **d.** Clamidosporas terminales e intercalares. Escalas: a-c= 10 µm.

Hábitat: En el presente estudio ambas cepas de *T. asperellum* se aislaron de suelos asociados a cultivos de café, probablemente interactuando de forma simbiótica o saprótrófa en la rizosfera. Por otro lado, *T. asperellum* se ha aislado mayormente de suelo y raíces, y asociado a biomas como bosques, pastizales, cultivos agrícolas y humedales, entre otros (Větrovský et al., 2020).

Distribución: Arabia Saudita (Riyadh), Bangladesh, Brasil, Camerún, China (Guangdong), Colombia, Corea del Sur, Costa Rica, E.E.U.U, Ecuador, Egipto, Filipinas, India, Israel, México (Michoacan), Nigeria, Pakistán, Perú (Akomah-Abadaike & Chim-Makwa Ayooluwa, 2023; Andrade-Hoyos et al., 2020; Brito et al., 2014; Degani et al., 2021; El Komy et al., 2015; Iqbal et al., 2022; Islam et al., 2021; Khalid & Ramadan, 2018; Oh & Jang, 2025; Pimentel et al., 2022; Sebumpan et al., 2022; Surma et al., 2025; Tondje et al., 2007; Ugalde-Monge et al., 2024; Wu et al., 2017). La especie representa un nuevo reporte para Panamá.

Notas: *T. asperellum* se asemeja morfológicamente a *Trichoderma viride* en la colonia, pero se distingue por el tamaño de conidios y forma de los conidios, presencia de ornamentación, fiálides, patrón de ramificación y clamidosporas (Samuels et al., 1999). Este último presenta solo conidios globosos y subglobosos, $3.5\text{--}4.5 \times 2.7\text{--}4.0 \mu\text{m}$, con una ornamentación verrugosa notoria al microscopio. Fiálides erectas, tendiendo a sigmoidales o en forma de gancho, cilíndricas o ligeramente más anchas en el centro que en la base, $7.2\text{--}11.5 \mu\text{m}$ de largo, $3.0\text{--}5.5 \mu\text{m}$ en el medio. *T. viride* tiene a tener una ramificación irregular, ramas no pareadas, clamidosporas usualmente ausentes (Samuels et al., 1999).

Trichoderma harzianum Rafai, Figs. 21–22.

Sinónimos: *Sporotrichum narcissi* Tochinai & Shimada, *Trichoderma lignorum* var. *narcissi* (Tochinai & Shimada) Pidopl., *T. narcissi* (Tochinai & Shimada) Tochinai & Shimada.

Clasificación taxonómica: Ascomycota, Pezizomycotina, Sordariomycetes, Hypocreomycetidae, Hypocreales, Hypocreaceae.

Macromorfología: Colonias en PDA a 25 °C con crecimiento uniforme y rápido en 4 d, forma 1–2 halos de 0.5–1 cm de ancho, abundante micelio aéreo, grisáceo debido a la baja producción de conidios al inicio, aspecto algodonoso. Cuando el cultivo alcanza 7 d, presenta un tono verde-amarillento intenso (7–2, 2.5 GY, según Munsell Color Charts). Colonias maduras pigmentan el agar de un tono amarillento a marrón pálido.

Micromorfología: Conidióforos hialinos, ramificados con disposición piramidal, con eje fértil septado, pared gruesa y lisa, (2–) 3–4 (–4.5) μm de ancho (n=20); emergen del eje principal ramas laterales cortas y largas, usualmente pareadas, (4.5–) 7–10 (–12.5) $\times$ (2.5–) 3–4 μm (n=20), con una fiálide central y tres periféricas dispuestas alrededor. Fiálides verdosas, lageniformes, achaparradas, cortas y anchas en el medio, terminales, solitarias o verticiladas en grupos de 2–5, surgen de ramas laterales primarias y secundarias, (3.5–) 6–11 (–13.5) $\times$ 2.5–4 (–4.5) μm (n=20), más anchas en la base que en el ápice. Conidios globosos, subglobosos y elipsoidales, color verde a verde claro, pared gruesa y lisa, (3.5–) 4–5 (–6.5) $\times$ (–2.5) 3–4 μm (n=20). Clamidosporas pequeñas, globosas a subglobosas, pared gruesa, se producen de forma terminal, en cadena o solitarias en las hifas, 6.5–9 (–10.5) $\times$ (4.5–) 6–8 (–8.5) μm (n=20).

Material examinado: Panamá, Provincia de Chiriquí, Distrito de Alanje, UTM 17P 328505 929184, suelo de cultivo de arroz (*Oryza sativa* L.), 18 de diciembre de 2024, C. Villarreal Pérez CV08 (CIMi-3-000008, IDIAP).

Hábitat: En el presente estudio el hongo se aisló de suelos asociados a cultivos de arroz, probablemente interactuando de forma simbiótica o saprótrofa en la rizosfera, sin embargo; en otros estudios *T. harzianum* se ha aislado de otros tipos de suelo, raíces, sobre otros hongos y como endófito, además ha sido asociado a biomas como bosques, cultivos, pastizales, cuerpos de agua, entre otros (Větrovský et al., 2020).

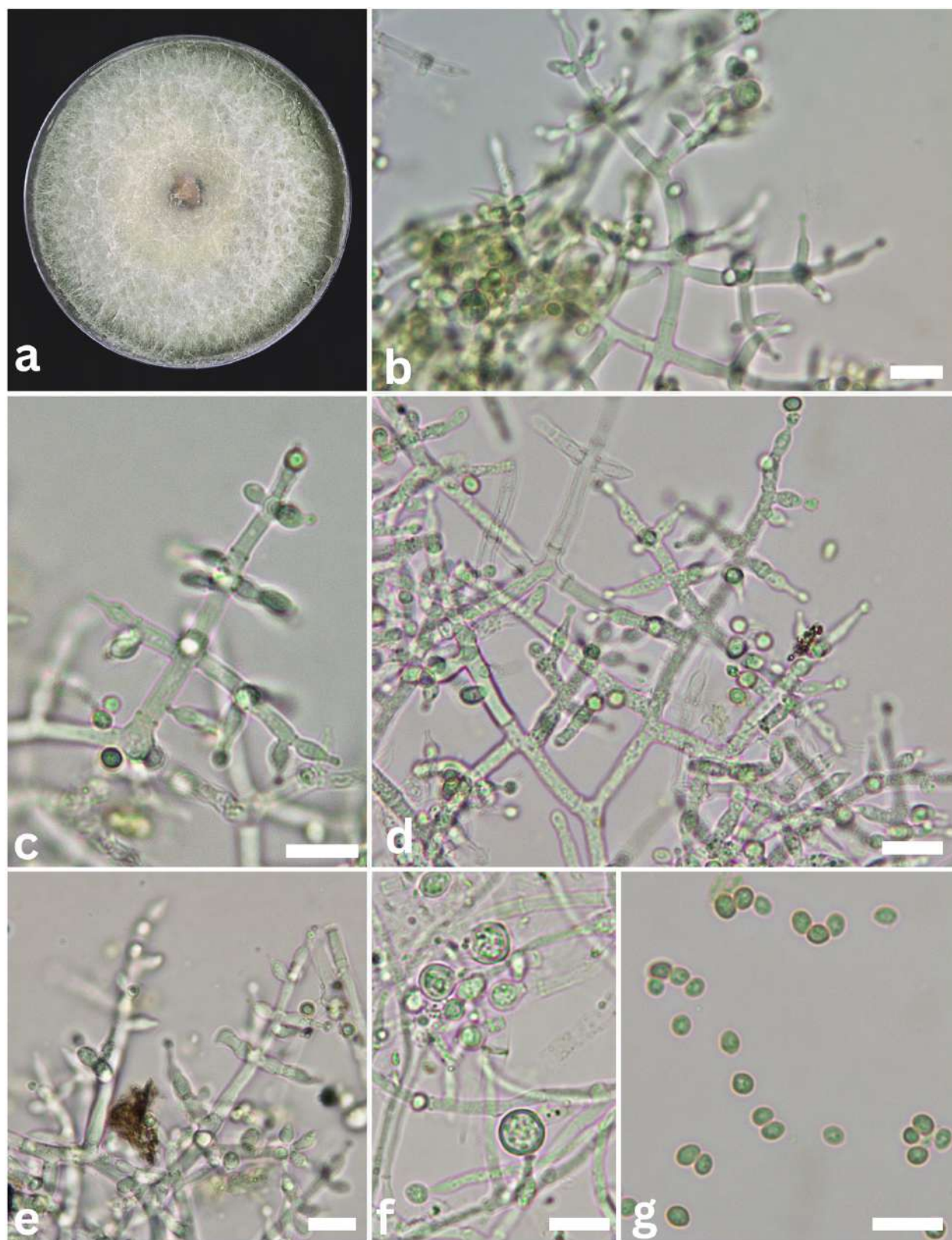


Figura 21. *Trichoderma harzianum* (CV08). **a.** Colonia en PDA de 8d. **b–e.** Conidióforos y fiálides que muestran una ramificación regular, lageniformes y achaparradas. **f.** Clamidosporas. **g.** Conidios. Escalas: b–g= 10 μ m.

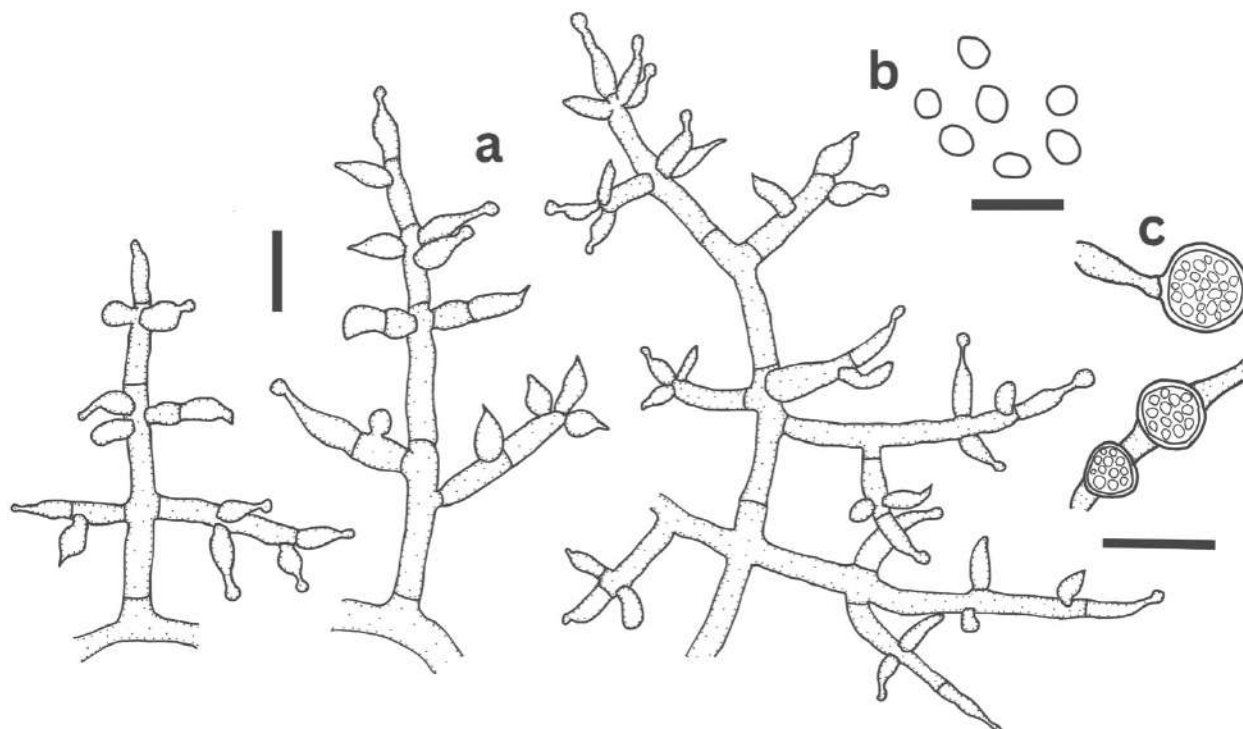


Figura 22. *Trichoderma harzianum* (CV08). **a.** Se muestra los conidióforos ramificados. **b.** Conidios de pared lisa. **c.** Clamidosporas terminales e intercalares. Escalas: a–c= 10 μ m.

Distribución: Segun Chaverri et al. (2015), *T. harzianum* es considerado un hongo cosmopolita. También ha sido reportada en Panamá (Rosas-Medina & Piepenbring, 2018).

Notas: Morfológicamente, *T. harzianum* y *Trichoderma zeloharzianum* presentan similitudes en la estructura de sus conidióforos y fiálides; sin embargo, se diferencian en la disposición de sus ramas. En este último en las ramas están organizadas en verticilos con 3–6 fiálides dispuestas terminalmente. Además, los conidios de *T. harzianum* tienden a ser más anchos, en comparación con los de *T. zeloharzianum*, $(2.6-2.7-3.1 (-3.2) \times (2.3-2.4-2.6 (-2.7) \mu\text{m}$ (Qiao et al., 2018).

Trichoderma koningiopsis Samuels, Carm. Suárez & H.C. Evans., Figs. 23–24.

Teleomorfo: *Hypocrea koningiopsis* Samuels.

Clasificación taxonómica: Ascomycota, Pezizomycotina, Sordariomycetes, Hypocreomycetidae, Hypocreales, Hypocreaceae.

Macromorfología: Colonias en PDA a 25 °C de crecimiento rápido, cubriendo el plato en 5 d, de apariencia algodonosa con penachos de tonalidad blanquecina en la periferia del plato. Al inicio puede formar un anillo concéntrico estéril cerca del área del inóculo; ocasionalmente, al incubarse por más de 14 d, puede observarse una ligera coloración verde pálido, lo que indica la formación de conidios.

Micromorfología: Conidióforos ramificados en disposición verticilada o piramidal, verdosos, pero también hialinos, similares a *Pachybasium*; eje fértil ligeramente delgado, septado, pared delgada y lisa, (2.0–) 2.3–3.0 (3.1) μm de ancho (n=20 μm); emergen del eje central fértil ramas primarias y secundarias en un ángulo inferior a 90 °, ligeramente alargadas cerca de la base y cortas hacia el ápice, usualmente opuestas, (6.6–) 9.4–14.3 (–16.4) $\times$ (2.0–) 2.2–2.9 (–3.5) μm (n=20 μm). Fiálides ampuliformes o lageniformes, erectas, (5.1–) 8.1–13.7 (–16.1) $\times$ (1.8–) 2.0–2.6 (–3.0) μm (n=20 μm), emergen de las ramas primarias y secundarias en grupos de 2–4, pueden observarse solitarias en el eje principal cerca del ápice y de forma opuesta e intercalar. Conidios globosos, subglobosos y elipsoidales, color verde pálido con tonos amarillentos, (3.5–) 4–5 (–6) $\times$ (3–) 2.9–3.3 (–3.5) μm (n=20). Clamidosporas de pared gruesa, globosas y subglobosas, terminales en su mayoría, escasas en cadena, (5.5–) 6.5–9.0 (–11) $\times$ (6–) 6.4–8.1 (–9) μm (n=20).

Material examinado: Panamá, Provincia de Chiriquí, Distrito de Alanje, UTM 17P 296989 976002, suelo de cultivo de café (*Coffea arabica* L.), 7 de octubre de 2024, C. Villarreal Pérez CV09 (CIMi-3-000009, IDIAP).

Etimología: “*koningiopsis*” proviene de la combinación del nombre de otra especie y un sufijo, del griego/latino “*koningii*”: hace referencia a *Trichoderma koningii* Oudem., una especie previamente descrita. Por lo tanto, *T. koningiopsis* proviene de la alta similitud con *T. koningii* (Samuels et al., 2006).

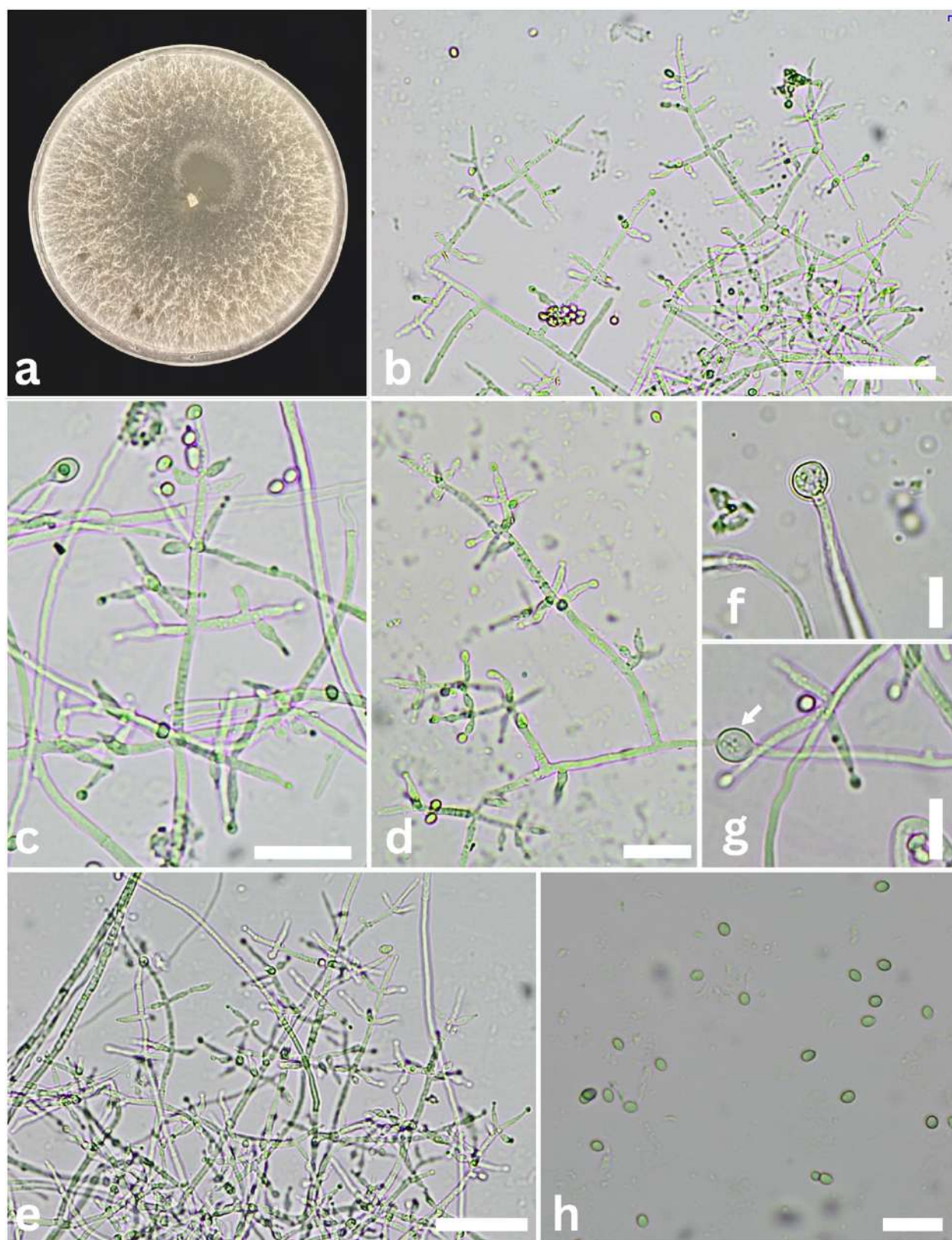


Figura 23. *Trichoderma koningiopsis* (CV09). **a.** Colonia en PDA de 5d. **b–e.** Se muestran conidióforos ramificados y fiálides lageniformes. **f–g.** Clamidosporas (flecha). **h.** Conidios. Escalas: b= 35 μ m; c= 20 μ m; d= 21 μ m; g–f= 10 μ m; h= 15 μ m.

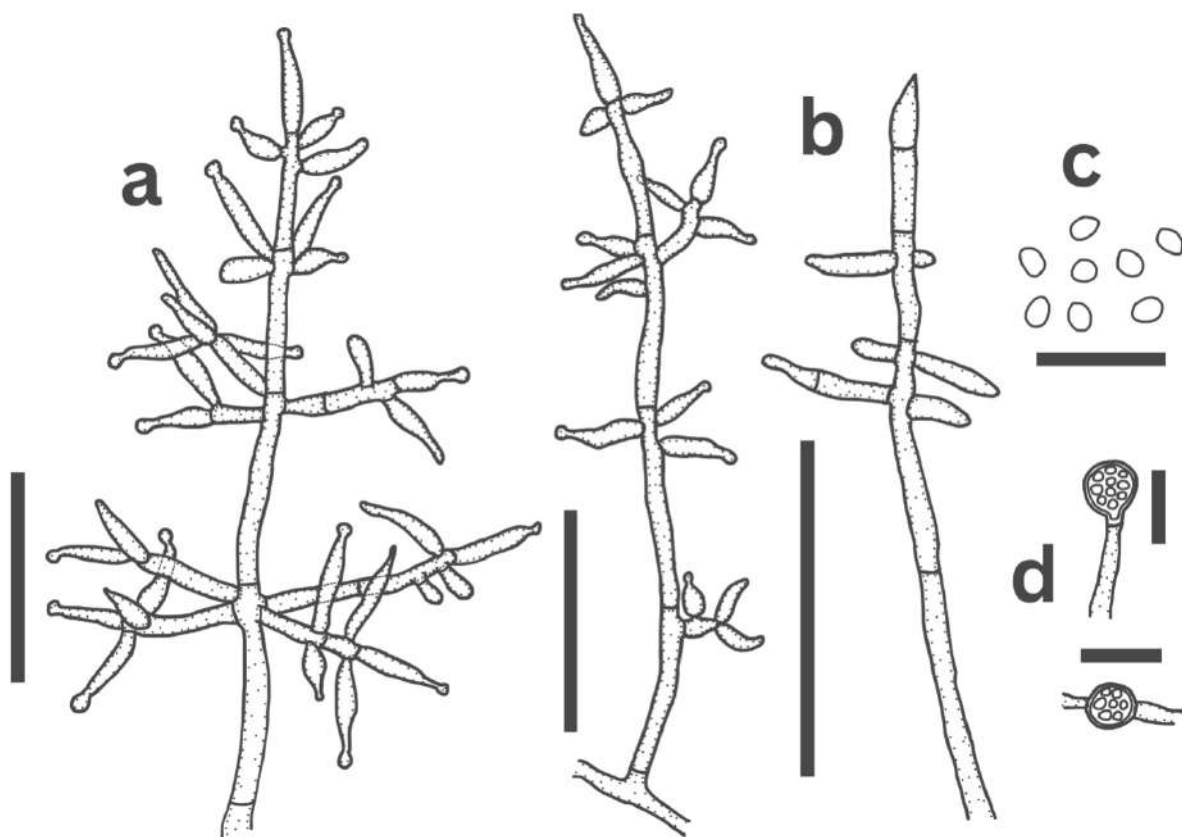


Figura 24. *Trichoderma koningiopsis* (CV09). **a–b.** Conidióforos. **c.** Conidios. **d.** Clamidosporas. Escalas: a= 25 μm ; b= 35 μm ; c= 15 μm ; d= 10 μm .

Hábitat: En el presente estudio se aisló de suelos asociados a cultivos de arroz, probablemente interactuando de forma simbiótica o saprótrofa en la rizosfera. La especie *T. koningiopsis* también ha sido aislada de otros tipos de suelos, hojarasca, ramas, sobre otros hongos y como endófito, además; es asociado a biomas como bosques, cultivos, matorrales, cuerpos de agua, entre otros (Samuels et al., 2006; Větrovský et al., 2020).

Distribución: *T. koningiopsis* es una especie común y cosmopolita, pero es más común en latitudes tropicales que en latitudes templadas (Samuels et al., 2006). Esta especie también ha sido reportada en Panamá (Rosas-Medina et al., 2020).

Notas: *T. koningiopsis* se asemeja filogenéticamente a *T. amoenum* Z.F. Yu & Y.F. Lv, y además por la forma de los conidióforos. Esta última se distingue principalmente tener conidios más ensanchados, 3.2–3.9 μm de ancho (Zheng et al., 2021).

Clasificación taxonómica: Ascomycota, Pezizomycotina, Sordariomycetes, Hypocreomycetidae, Hypocreales, Hypocreaceae.

Macromorfología: Colonias en PDA a 25 °C de crecimiento uniforme y rápido en 7 días, forma un halo central 0.5–1 cm de grosor, con aspecto algodonoso, al inicio de apariencia micelial blancuzca y al madurar de tono verde oliva opaco (6–2, 2.5 GY, según Munsell Color Charts). También puede formar un halo blanco en la periferia junto a uno verde concéntrico de mayor tamaño. En cultivos maduros el reverso del plato se pigmenta con un tono amarillo-opaco a marrón claro (6–8, 5 Y, según Munsell Color Charts). En el reverso del plato, el desarrollo del micelio crece formando líneas rectas de forma radial desde el punto de inóculo hacia la periferia del plato.

Micromorfología: Hifas hialinas, septadas, pared gruesa a irregular, con aspecto quebradizo. Conidióforos ramificados, con eje fértil septado, pared lisa y ligeramente engrosada, 2–4.5 µm de ancho; emergen del eje principal ramas primarias y secundarias, perpendicular o ligeramente orientadas hacia el extremo del conidióforo, cortas y largas, usualmente erectas, (3.5–) 7–13 (–13.5) × 2–3 (–3.5) µm (n=20), opuestas, en verticilos y solitarias también. Fiálides verdosas y hialinas, subuladas, cortas y largas, de base ligeramente ancha, (6.5–) 9–15 (–19.5) × (1.5–) 2–4 (–4.5) µm (n=20); en verticilos dispuestas en grupos de 3–5 cuando emergen de ramas primarias y secundarias; con una fiálide central y 3–4 periféricas dispuestas alrededor. Conidios subglobosos, elipsoidales, verdosos, con ornamentación poco notoria, (3.5–) 5–6 (–7) × (3.5–) 4–5 µm (n=20). Clamidosporas globosas, subglobosas a elipsoidales, pared gruesa, terminales, intercalares y en cadenas, (4.5–) 6–9 (–10.5) × (4.5–) 5–8 (–9) µm (n=20).

Espécimen examinado: Panamá, Provincia de Chiriquí, Distrito de Alanje, UTM 17P 328505 929184, suelo de cultivo de arroz (*Oryza sativa* L.), 18 de diciembre de 2024, C. Villarreal Pérez CV11 (CIMi-3-000011, IDIAP); misma localidad, fecha y colector CV12 (CIMi-3-000012, IDIAP).

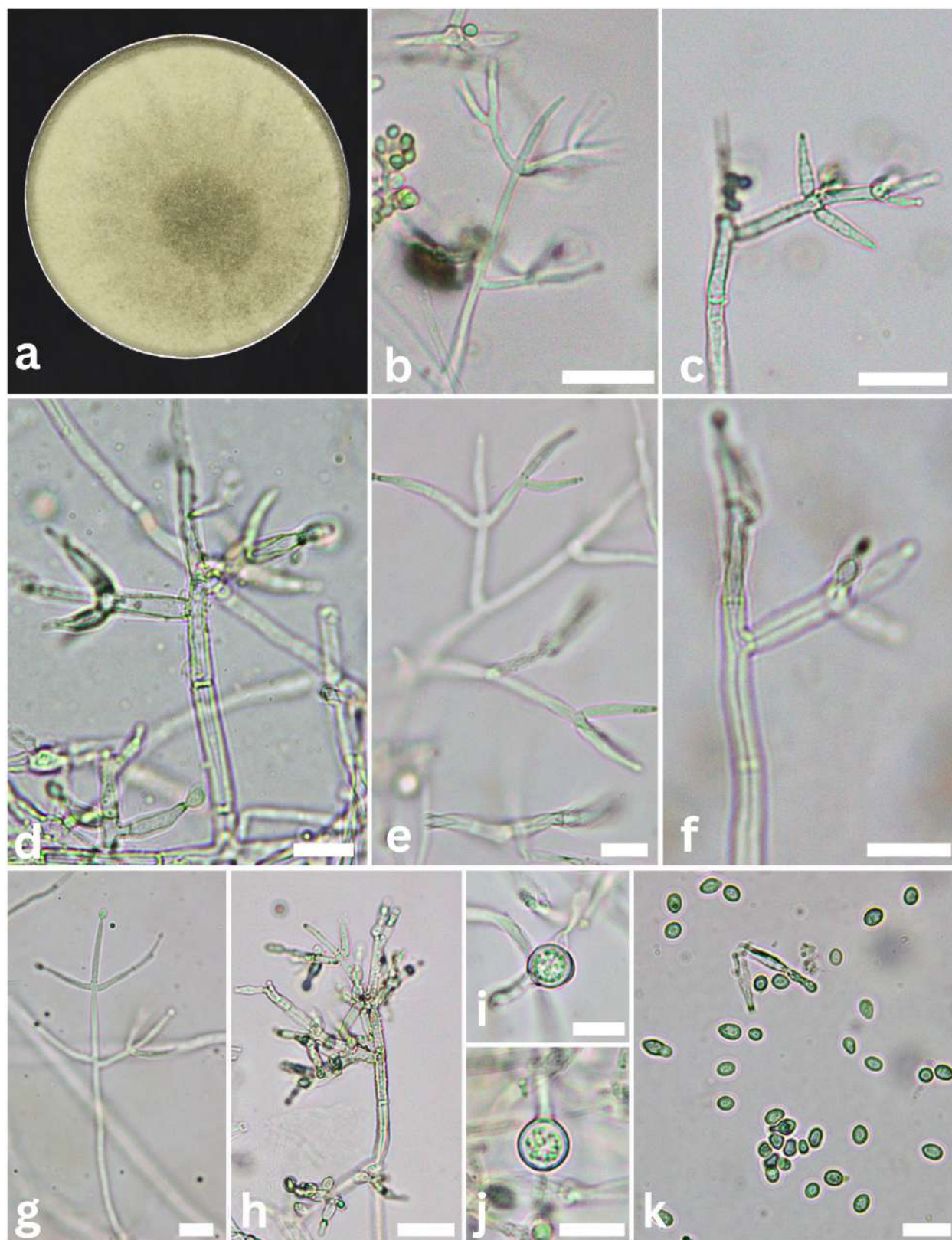


Figura 25. *Trichoderma spirale* (CV11–CV12). **a.** Colonia en PDA con 10d. **b–h.** Se muestra los conidióforos con fialides subuladas. **i–j.** Clamidosporas. **k.** Conidios. Escalas: a, b, h=20 μm ; d–g=10 μm ; i–k= 10 μm .

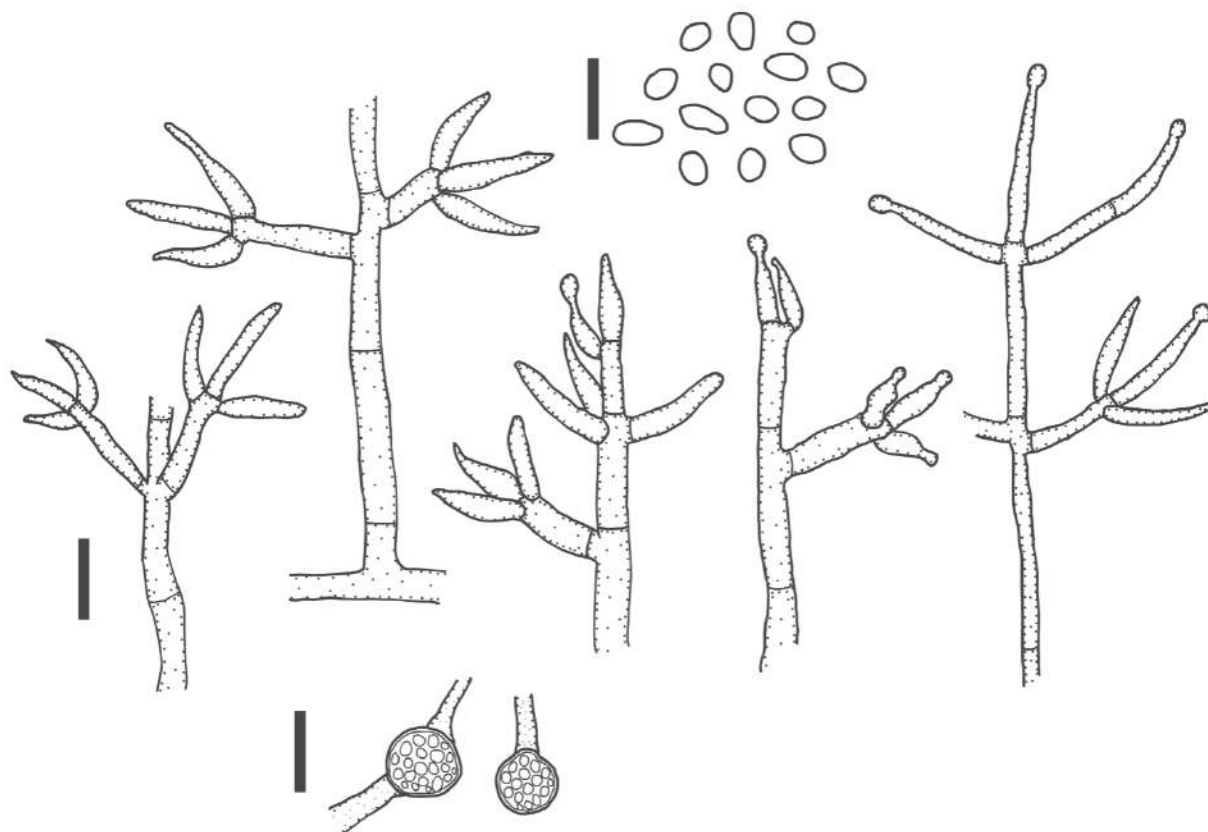


Figura 26. *Trichoderma spirale* (CV11–CV12). **a.** Conidióforos. **b.** Conidios. **c.** Clamidosporas. Escalas: a–c= 10 μ m.

Hábitat: En el presente estudio se aisló ambas cepas de muestras de suelos asociados a cultivos de arroz, probablemente interactuando de forma simbiótica o saprótrofa en la rizosfera, sin embargo, esta especie también ha sido aislada a otros tipos de suelos, como suelo asociado a bambú y endófito en árboles de cacao (*Theobroma cacao*) (Chaverri et al., 2003).

Distribución: Esta especie es considerada cosmopolita (Chaverri et al., 2003). *T. spirale* también ha sido reportada en Panamá (Rosas-Medina & Piepenbring, 2018).

Notas: *T. spirale* se asemeja a *T. fertile* en cuanto lo ancho de los conidioforos y su ramificación, pero el ápice del conidióforo en esta última especie es recto y suele tener varias ramas cortas y fértiles en el ápice (Bissett, 1991). *Trichoderma subuliforme* tiene una relación filogenética estrecha con *T. spirale*. En morfología, *T. subuliforme* se distingue porque tiene fiálides más delgadas, (1.9–) 2.4–3.0 (–3.4) de ancho (Zheng et al., 2021).

Trichoderma virens (J.H. Mill., Giddens & A.A. Foster) Arx, Beih., Figs. 27–28.

Sinónimos: *Gliocladium virens* J.H. Mill., Giddens & A.A. Foster; *Hypocrea virens* P. Chaverri, Samuels & E.L. Stewart.

Clasificación taxonómica: Ascomycota, Pezizomycotina, Sordariomycetes, Hypocreomycetidae, Hypocreales, Hypocreaceae.

Macromorfología: Colonias en PDA a 25 ° C de crecimiento micelial uniforme y rápido en 4 d, flocosa con conidiación efusa que suele cubrir toda la superficie de la colonia, con algo de micelio aéreo, al inicio de color blanquecino y durante la maduración con tonos verdes a verde oliva (7–2, 7.5 GY, según Munsell Color Charts); luego verde oscuro, sin olor característico.

Micromorfología: Conidióforos con apariencia parcial de *Gliocladium* o *Penicillium* rectos, septados, pared gruesa y lisa, eje fértil 3–4 µm de ancho (n=20), hialinos, generalmente no ramificados y estériles cerca de la base, a veces con tonalidad amarillenta; emergen del eje principal una o dos ramas laterales fértiles cortas y ramificándose irregularmente cerca de la punta 6–10 (–13) × 3–4 µm (n=20), cada rama terminando en un verticilo de 3–6 fiálides, las matulas y fiálides surgen en ángulos estrechos. Fiálides de base ancha, lageniformes o ampuliformes (5–) 6–10 (–11) × (3–) 3.5–5 (–6) µm (n=20), verdosas, surgen de ramas laterales primarias y secundarias. Conidios globosos, subglobosos y elipsoidales, con pared gruesa y ornamentación poco visible, color verde a verde claro (2.5–) 3–5 (–6) × (2–) 3–3.5 (–4) µm (n=20), amarillentas al contacto con KOH. Clamidosporas de pared gruesa, cilíndricas, globosas (7–) 8–10 (–11.5) × (7–) 8–10 (–11.5) µm (n=20), amarillentas a verdosas.

Material examinado: Panamá, Provincia de Chiriquí, Distrito de Alanje, UTM 17P 328484 828134, suelo de cultivo de arroz (*Oryza sativa* L.), 18 de diciembre de 2024, C. Villarreal Pérez CV05 (CIMi-3-000005, IDIAP).

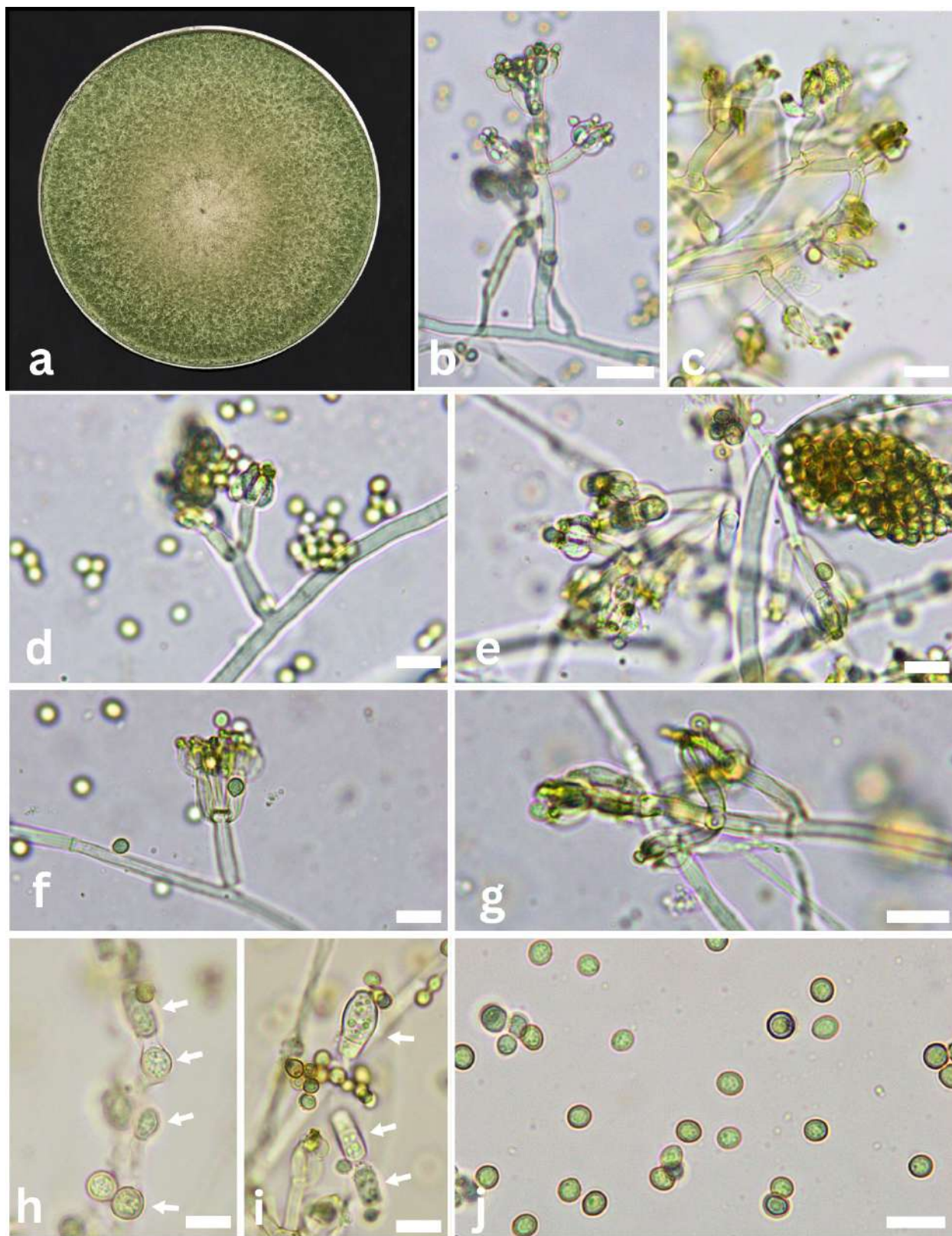


Figura 27. *Trichoderma virens* (CV05). **a.** Colonia en PDA de 7d. **b–f.** Conidióforos en forma de *Gliocladium*. **h–i.** Clamidosporas (flechas). **j.** Conidios. Escalas: b= 20 μ m; c–g= 10 μ m; h, i= 10 μ m; j= 10 μ m.

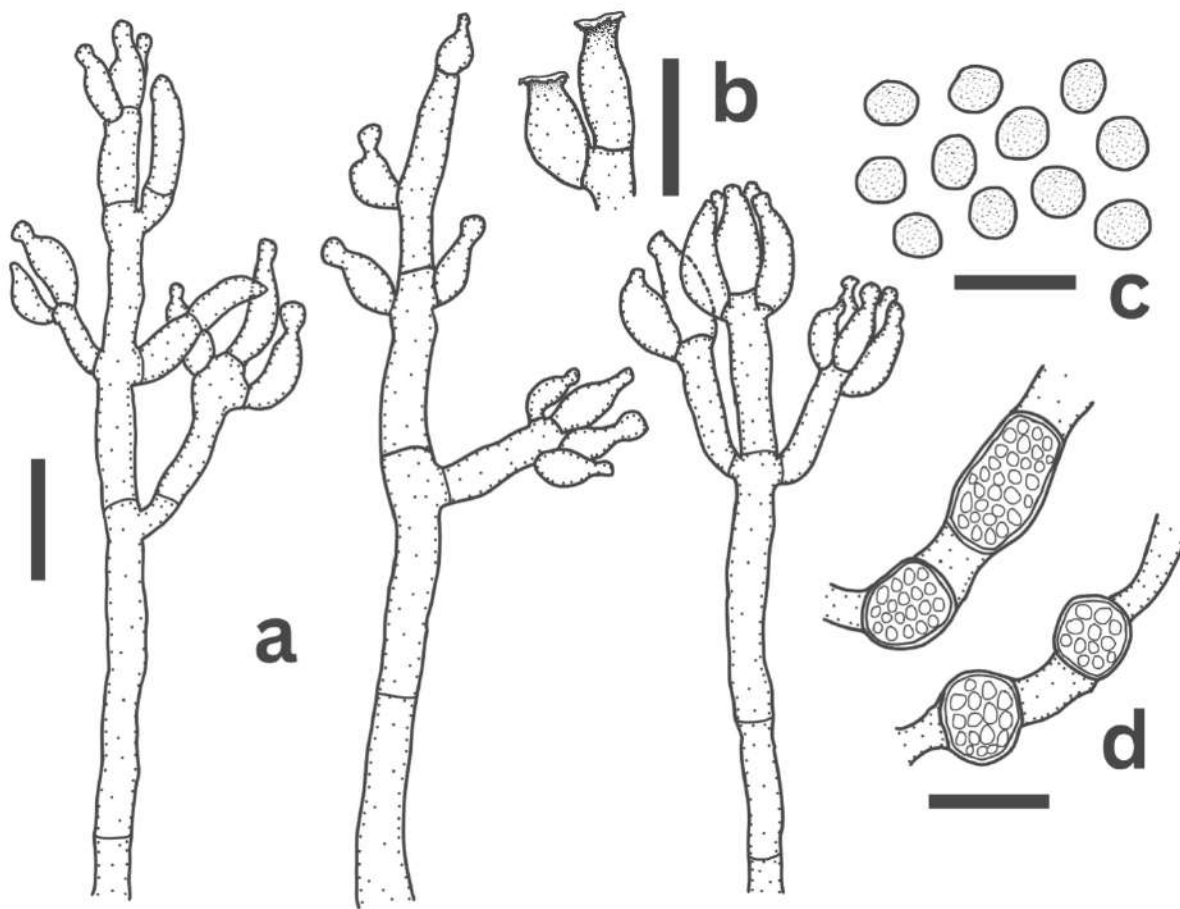


Figura 28. *Trichoderma virens* (CV05). **a.** Conidióforos con ramificación similar a *Gliocladium*. **b.** Se muestra la forma distal de las fiálides, formando un tipo de colarete. **c.** Conidios. **d.** Clamidosporas. Escalas: a, b, c, d= 10 μ m.

Habitat: esta cepa se aisló de suelo asociado a cultivo de arroz, probablemente interactuando con el cultivo. *T. virens* también se ha aislado del suelo, de otros hongos, sustratos leñosos en descomposición, raíces, aire, agua, polvo, musgos e incluso hielo glaciario (Větrovský et al., 2020).

Distribución: *T. virens* es una especie cosmopolita, ampliamente distribuida en el mundo. Según Větrovský et al. (2020) se han reportado cepas en América Central, Sudamérica, América del Norte, Europa, Asia, África, Antártica y Australia. La especie representa un nuevo reporte para Panamá.

Notas: *T. virens* se asemeja filogenéticamente a *Trichoderma inaequilaterale* Z.F. Yu & Y.F. Lv, en disposición de los conidióforos con apariencia de *Penicillium*. Pero esta última se distingue por el tamaño y forma de las fiálides, $(4.2-6.0-13.6 (-19.7) \times (2.2-2.7-4.1 (-4.7) \mu\text{m}$, siendo más largas y delgadas que *T. virens* (Zheng et al., 2021).

***Trichoderma* sp.** Pers. 1, Figs. 29, 31.

Clasificación taxonómica: Ascomycota, Pezizomycotina, Sordariomycetes, Hypocreomycetidae, Hypocreales, Hypocreaceae.

Macromorfología: Colonia en PDA a 25 °C, de crecimiento rápido llegando a cubrir el plato en 4 d, aspecto algodonoso, micelio aéreo abundante, tono blanco al inicio, al madurar un tono amarillo pálido, anillo central con formación de pústulas algodonosas. En el reverso del plato pigmenta ligeramente el agar de un tono amarillo opaco.

Micromorfología: Conidióforos poco ramificados, septados e hifas centrales sinuosas. Eje central liso, ligeramente delgado, usualmente estéril en la parte baja, y con fiálides en el extremo distal, (1.5–) 2–3 de ancho (n=20 µm), ramas primarias emergen del eje central y sostienen grupos de 2–3 fiálides, (5–) 6.2–10.3 (–13) × (2–) 2.1–3.1 (–4) µm (n=20 µm). Fiálides ampuliformes, largas y achaparradas, verdosas, (4–) 6–11.4 (–14) × 2–2.9 (–3.5) µm (n=20 µm). Conidios subglobosos, elipsoidales, obovoides, verdosos, pared lisa, (3–) 4–6 (–7) × (2–) 2.1–3.1 (–3.5) µm (n=20 µm). Clamidosporas globosas, subglobosas, cilíndricas, terminales y en cadena, (6–) 6.5–11 (–14) × (5–) 6.1–8.3 (–9).

Material examinado: Panamá, Provincia de Chiriquí, Distrito de Alanje, UTM 17P 328531 929227, suelo de cultivo de arroz (*Oryza sativa* L.), 18 de diciembre de 2024, C. Villarreal Pérez. Código de cepa CV13 (CIMi-3-000013, IDIAP); misma localidad, fecha y colector CV14 (CIMi, IDIAP).

Habitat: En el presente estudio el hongo fue aislado de suelos de cultivo de arroz.

Nota: Esta cepa es similar a la especie *T. harzianum* descrita en este estudio, en cuanto a la forma y tamaño de las fiálides, (3.5–) 6–11 (–13.5) × 2.5–4 (–4.5) µm. Sin embargo, esta última difiere en la ramificación de los conidióforos. *T. harzianum* posee ejes fértiles más alargados, ramificados y rectos. Además, el aspecto de la colonia difiere, siendo verdosa con tonos grisáceos. Probablemente esta cepa es similar a otras cepas del clado *Harzianum*, por el barcoding realizado preliminarmente. Sin embargo, ya que no se logró identificar a nivel de especie mediante el análisis molecular, se optó por conservar únicamente su asignación hasta nivel de género. Hace falta secuenciar otras regiones claves del género *Trichoderma* para determinar la especie concreta.

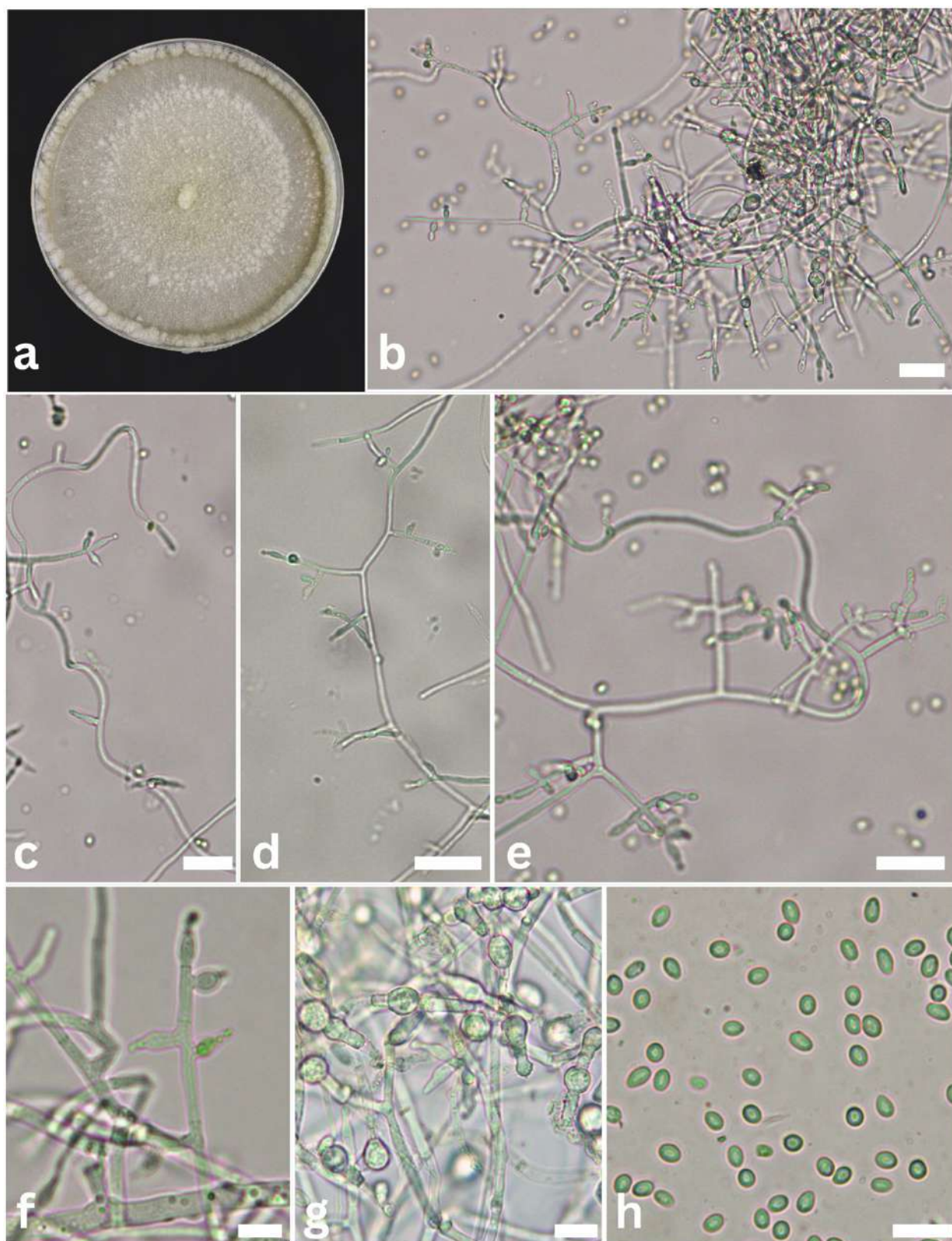


Figura 29. *Trichoderma* sp. 1 (CV13–CV14). **a.** Colonia en PDA de 10d. **b–e.** Se muestran la disposición de los conidióforos ramificados y las hifas centrales sinuosas. **f.** Conidióforo. **g.** Clamidosporas **h.** Conidios. Escalas: a–b= 20 μm; f–h= 10 μm.

***Trichoderma* sp.** Pers. 2, Figs. 30, 32.

Clasificación taxonómica: Ascomycota, Pezizomycotina, Sordariomycetes, Hypocreomycetidae, Hypocreales, Hypocreaceae.

Macromorfología: Colonia en PDA a 25 °C de crecimiento rápido en 5 d, aspecto algodonoso, tono blanco al inicio, al madurar forma un anillo concéntrico más grueso de color verde pálido y un anillo delgado blanco, que se extiende en la periferia del plato. En el reverso del plato pigmenta ligeramente el agar de un tono amarillo opaco.

Micromorfología: Hifas hialinas, septadas, pared gruesa a irregular, con aspecto quebradizo y con disposición de similar a *Pachybasium*. Conidióforos ramificados, con eje fértil septado, pared lisa y ligeramente engrosada, (3–) 3.5–6 µm de ancho, emergen del eje principal ramas primarias, perpendicular o ligeramente orientas hacia el extremo del conidióforo, cortas y largas, usualmente erectas, (8–) 11.5–26 (–30) × (2–) 2.4–3.7 (–4) µm (n=20), opuestas, en verticilos y solitarias también. Fiálides en verticilos en grupos de 2–4, verdosas y hialinas, ampuliformes, cortas y largas, de base ligeramente ancha, (8–) 9.5–13 (–15) × (1.5–) 2–3.2 (–3.5) µm (n=20). Conidios elipsoidales, ovoides, verdosos, (3–) 3.4–5.3 (–6) × (3–) 3.1–4.5 (–5) µm (n=20). Clamidosporas globosas, subglobosas a elipsoidales, pared gruesa, terminales, intercalares y en cadenas, (5–) 6–8 × (5–) 5.3–7.4 (–8) µm (n=20).

Material examinado: Panamá, Provincia de Chiriquí, Distrito de Alanje, UTM 17P 328531 929227, suelo de cultivo de arroz (*Oryza sativa* L.), 18 de diciembre de 2024, C. Villarreal Pérez CV10 (CIMi-3-000010, IDIAP).

Habitat: En el presente estudio el hongo fue asilado de suelos de cultivo de arroz.

Nota: Esta cepa es similar a *T. spirale* descrita en este estudio, en cuanto a la ramificación similar a *Pachybasium*. Sin embargo, esta difiere en la forma y tamaño de fiálides, subuladas, cortas y alargadas, base ligeramente ancha, (6.5–) 9–15 (–19.5) × (1.5–) 2–4 (–4.5) µm. Del mismo modo, la colonia es una característica diferencial entre ambas. Probablemente esta cepa es similar a otras cepas del clado *Spirale*, por el barcoding realizado preliminarmente. Debido a que no se logró identificar a nivel de especie mediante análisis molecular, se optó por conservar únicamente su asignación hasta el género. Se deben secuenciar otras regiones del ADN para determinar la especie.

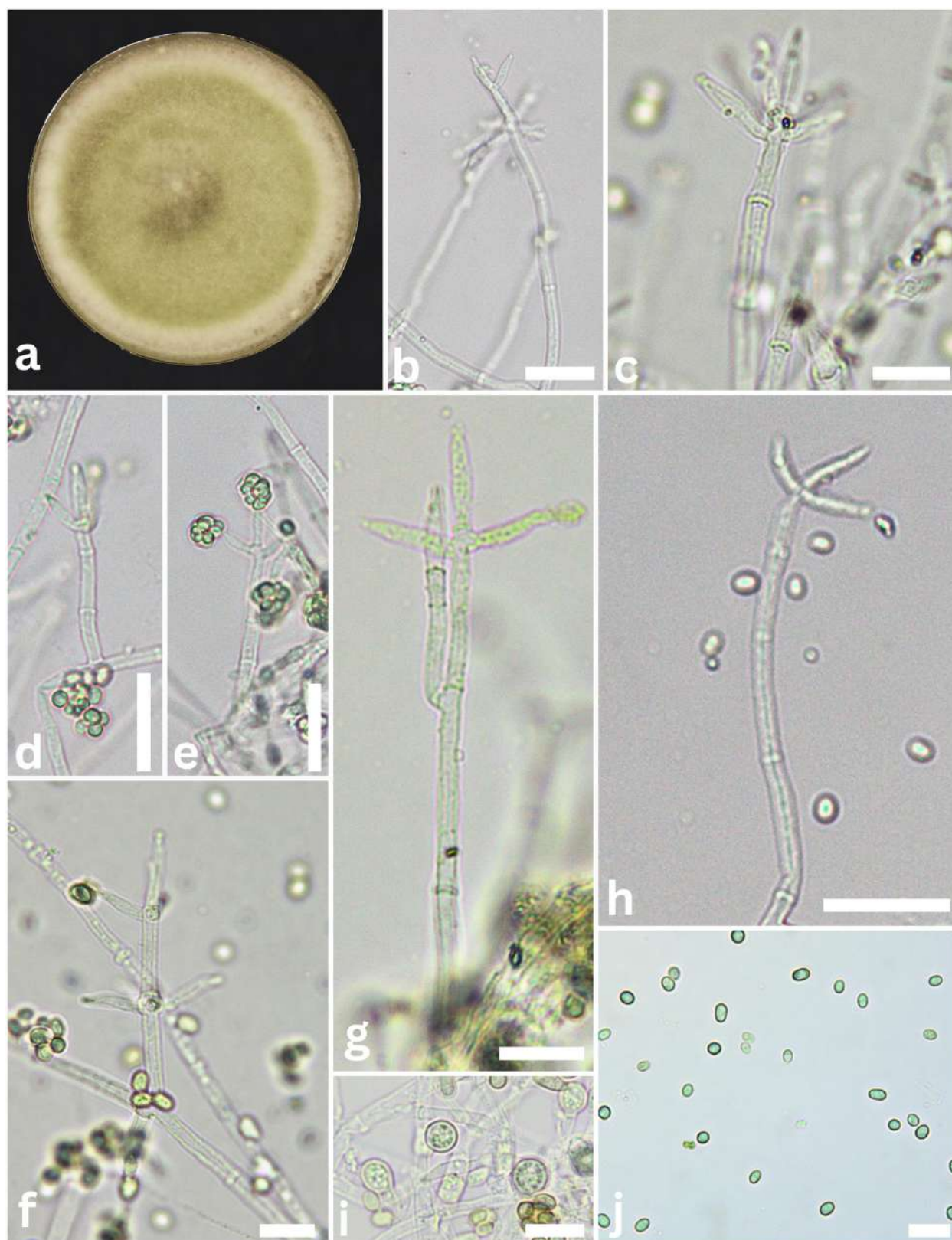


Figura 30. *Trichoderma* sp. 2 (CV10). **a.** Colonia en PDA de 8d. **b–h.** Conidióforos con disposición similar a *Pachybasium*. **i.** Clamidosporas. **j.** Conidios. Escalas: b, d, e, h= 20 μ m; c, f, g, i, j= 20 μ m.

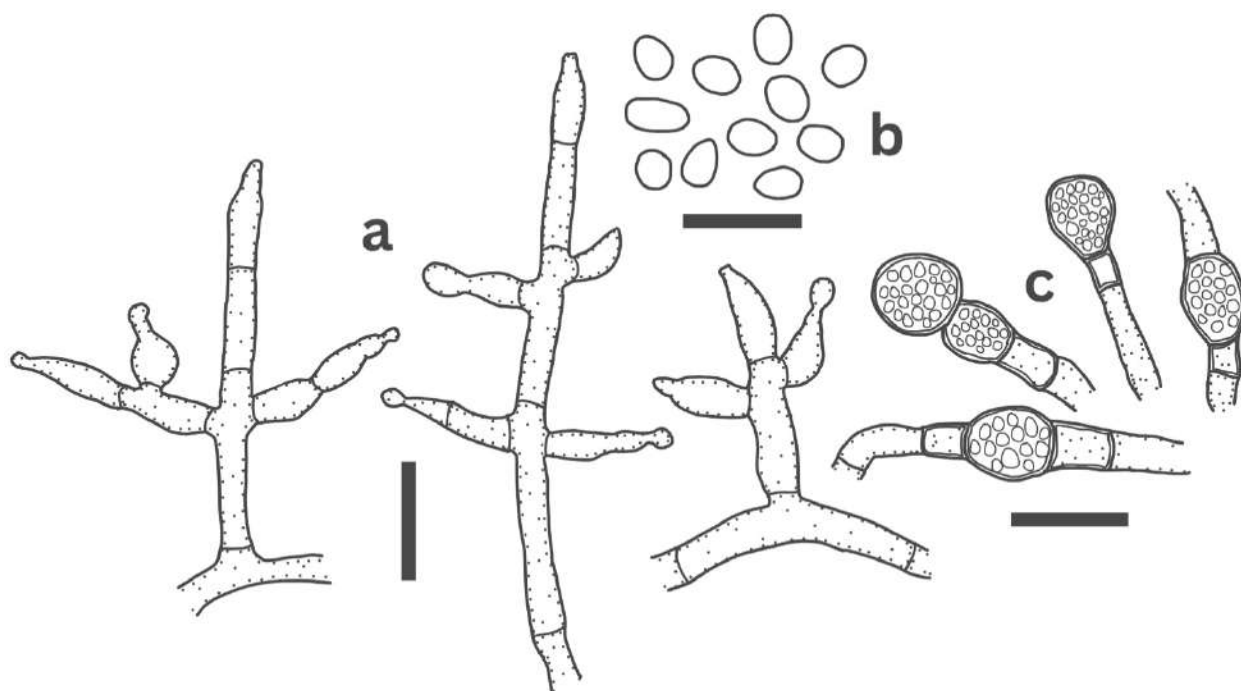


Figura 31. *Trichoderma* sp. 1 (CV13–CV14). **a.** Conidióforos con forma típica en cruz. **b.** Conidios. **c.** Clamidosporas. Escalas: a, b, c= 10 µm.

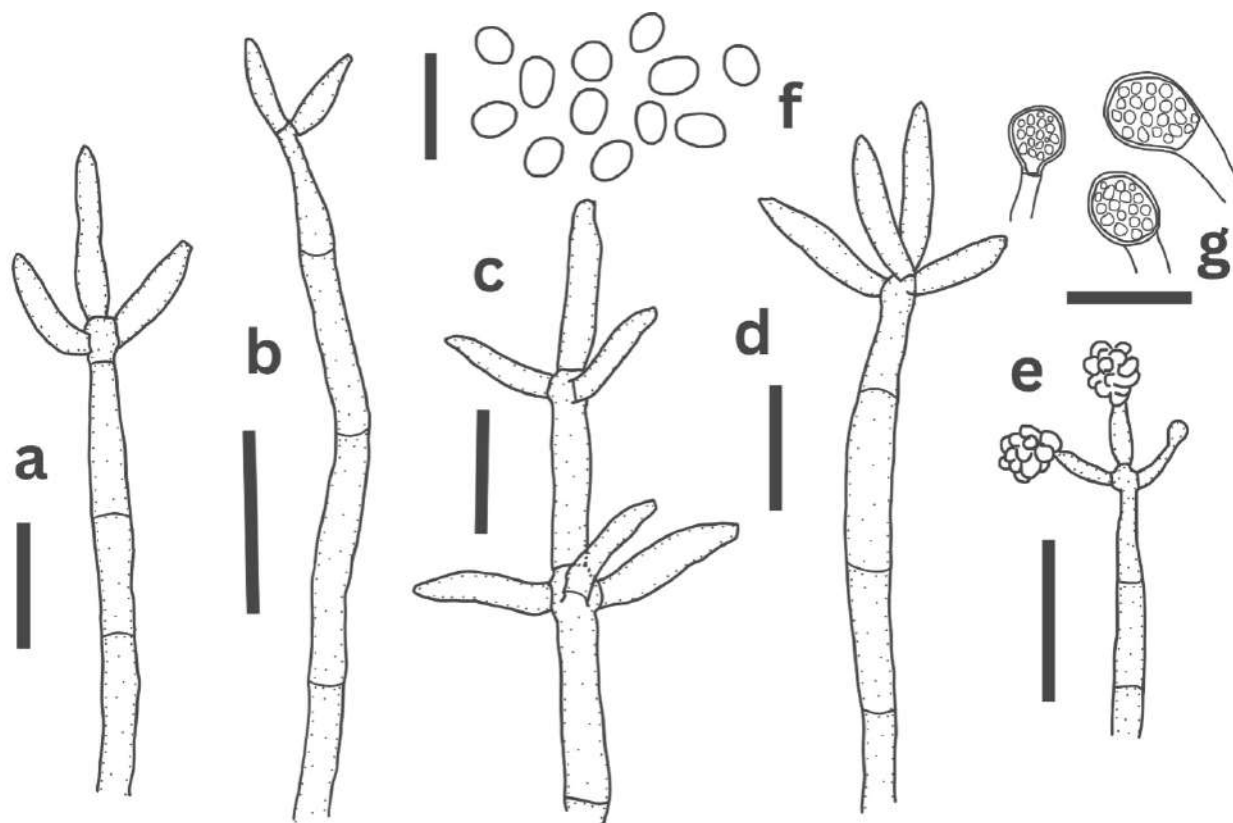


Figura 32. *Trichoderma* sp. 2 (CV10). **a–d.** Conidióforos con disposición similar a *Pachybasium*. **e.** Parte apical de un conidióforo que conserva los paquetes de conidios. **f.** Conidios. **g.** Clamidosporas. Escalas: a, c, d= 10 µm; b, e= 20 µm; f, g= 10 µm.

26. Mecanismos de acción empleados por especies de *Arthrobotrys* para la captura de nematodos

En los ensayos de antagonismo, *A. arthrobotryoides* formó estructuras de captura en presencia de juveniles (J₂) de *Meloidogyne* spp., específicamente redes tridimensionales. Estas estructuras son típicas de los hongos nematófagos del tipo atrapador y permiten la inmovilización y posterior penetración del nematodo por parte del micelio (Fig. 33). La formación de dichas trampas fue observada únicamente cuando se introdujeron nematodos vivos en el medio, lo que confirma la respuesta inducida por la presencia del hospedador. Los huevos eran parasitados, sin embargo; la prioridad para este hongo fueron los juveniles.

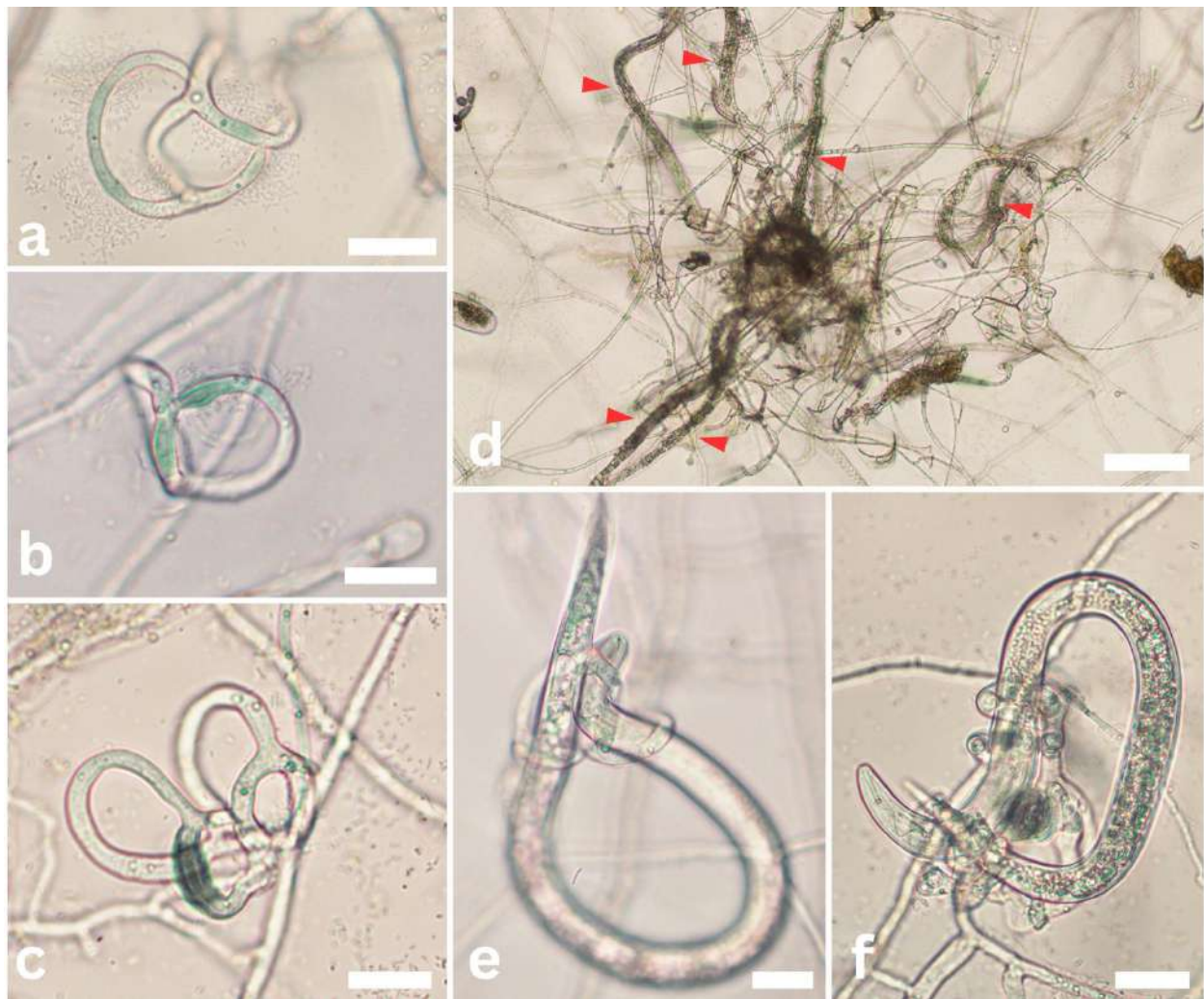


Figura 33. Redes de captura producidas por *A. arthrobotryoides* en presencia de J₂ de *Meloidogyne*. **a–c)** Redes tridimensionales. **d)** Cúmulo (cluster) de juveniles muertos, se observan sus cuerpos consumidos por el hongo (flechas). **e–f)** Juveniles vivos de *Meloidogyne* spp. atrapados en trampas tridimensionales. Escalas: a, d= 100 μ m; b, c, e, f= 20 μ m.

En comparación, *A. musiformis* formó redes tridimensionales para capturar juveniles (J_2) de *Meloidogyne* spp., aunque en algunos casos también se formaban redes simples. Estas trampas son características de los hongos nematófagos del tipo atrapador, y su aparición se dio únicamente tras la introducción de nematodos vivos en los platos (Fig. 34). Se observaron algunos huevos parasitados, sin embargo, el hongo ataca principalmente juveniles de *Meloidogyne* spp.



Figura 34. Redes de captura producidas por *A. musiformis* en presencia de J_2 de *Meloidogyne*. **a)** Red tridimensional. **b–d)** Redes simples, **(b, d)** las hifas que germinan se elongan y conectan con el extremo siguiente formando un arco, **(c)** se observa la formación de anillo no constrictor (flecha). **e–f)** Juveniles vivos de *Meloidogyne* spp. atrapados en trampas. Escalas: a–f= 20 μ m.

CAPITULO V: DISCUSIÓN DE RESULTADOS

27. Aislamiento de cepas fúngicas en las diferentes fincas muestreadas

Con el presente estudio se comprobó la existencia de cepas de hongos nematófagos nativas en suelos de tres fincas agrícolas en la Provincia de Chiriquí, mediante análisis molecular y morfológico. Se identificaron 15 cepas de hongos, que pertenecen a un total de 8 especies, de los cuales dos (2) especies pertenecen al grupo de hongos atrapadores: *Arthrobotrys arthrobotryoides* y *A. musiformis*; al igual que una (1) especie que pertenece al grupo de hongos productores de toxinas o metabolitos secundarios: *Neocosmospora falciformis*. Las demás especies pertenecen al género *Trichoderma* y no representan nematofagos estrictos, sino micoparásitos: *Trichoderma asperellum*, *T. harzianum*, *T. koningiposis*, *T. spirale*, *T. virens*, y dos (2) especies no identificadas de *Trichoderma* sp. 1 y sp. 2.

Datos similares fueron obtenidos por Peraza-Padilla et al. (2011) al determinar la presencia de hongos nematófagos asociados a suelos de tres regiones arroceras de Costa Rica. Se encontraron 51 cepas principalmente de los géneros *Aspergillus*, *Fusarium*, *Paecilomyces*, *Penicillium*, y *Trichoderma*, entre otros. No obstante, las cepas más frecuentemente aisladas pertenecían al género *Trichoderma* sp. con 22 %, seguido de *Fusarium* sp. con 6 % y *Monacrosporium* sp. con un 4 % (Peraza-Padilla et al., 2011). De forma similar, en un estudio más reciente realizado por Ugalde-Monge et al. (2024), se identificaron molecularmente hongos nematófagos presentes en suelos de fincas bananeras en una región de Costa Rica. Se reportaron especies como *Fusarium oxysporum*, *Fusarium* sp., *F. pseudocircinatum* O'Donnell & Nirenberg, *Penicillium steckii* Thom, *Purpureocillium lilacinum*, *Talaromyces* sp., y *Trichoderma asperellum*. En este estudio, las cepas del género *Fusarium* representaron un 50 % el total de los hongos aislados, seguido de *Trichoderma* con un 25 %, mientras que el resto presentó una frecuencia de 8.33 % cada uno (Ugalde-Monge et al., 2024). En Costa Rica, una investigación llevada a cabo por Soto-Barrientos et al. (2011), determinó la presencia de hongos nematófagos como potenciales controladores de nematodos en ovejas y cabras. Se destacan las especies *Arthrobotrys conoides*, *A. dactyloides*, *A. musiformis* y *Orbilia oligospora* (syn. *A. oligosporus*) y, además, se obtuvieron cepas pertenecientes a los géneros *Beauveria*, *Clonostachys*, *Lecanicillium* y *Trichoderma* (Soto-Barrientos et al., 2011).

Por otro lado, Persmark et al. (1995) realizaron un estudio con el objetivo de aislar e identificar hongos nematófagos asociados a suelos agrícolas en Costa Rica, Nicaragua y Panamá. El estudio arrojó un total de 13 especies de hongos nematófagos depredadores, siendo especies del género *Stylopage* más frecuentemente aisladas en los 12 suelos muestreados. Entre las especies depredadoras encontradas se registraron *Arthrobotrys conoides*, *Arthrobotrys eudermatus* (Drechsler) M. Scholler, Hagedorn & A. Rubner (syn. *Monacrosporium eudermatum* (Drechsler) Subram.), *Arthrobotrys kirghizicus* Soprunov, *A. musiformis*, *Dactylellina haptotyla* (Drechsler) M. Scholler Hagedorn & A. Rubner (syn. *Dactylaria sclerohypha* Drechsler), *Dactylellina leptospora* (Drechsler) M. Morelet (syn. *Dactylella leptospora* Drechsler), *Monacrosporium candidum* (Nees) Xing Z. Liu & K.Q. Zhang, *Orbilia ellipsospora* (Preuss) Bin Liu, E. Weber & Baral (syn. *Monacrosporium ellipsosporum* (Preuss) R.C. Cooke & C.H. Dickinson), *Orbilia oligospora* (syn. *A. oligosporus*), y *Zoophagus pectosporus* (Drechsler) M.W. Dick. Del mismo modo, fueron descritas seis especies endoparásitas, entre ellas *C. anguillulae*, *D. coniospora*, *Harposporium harposporiferum* (Samuels) Spatafora & Kepler (syn. *H. anguillulae* Lohde), *Hirsutella rhossiliensis*, *Myzocyrtium* sp. y *Drechmeria balanoides* (Drechsler) Spatafora & Kepler (syn. *Verticillium balanoides* (Drechsler) Dowsett, J. Reid & Hopkin; Persmark et al., 1995).

En un trabajo dirigido por Sánchez-Martínez et al. (2021), se aislaron especies de *Arthrobotrys*, a partir de muestra fecales de animales y suelo en Tapachula, Chiapas, México: *A. arthrobotryoides*, *A. conoides*, *A. musiformis* y *A. oligospora*. Además, se evaluó la capacidad nematófaga de cada cepa, revelando una gran variabilidad en las capacidades depredadoras de los diferentes aislados. El aislado Z1-1-2 de *A. arthrobotryoides* presentó la mayor reducción de nematodos (NR), disminuyendo 822.8 a solo 51.4 nematodos, lo que representó un 93.7 % NR. En contraste, el aislado Z3-2-2 de *A. oligospora* mostró la menor eficacia, con una reducción 548.5 a 234.2 nematodos, equivalente a un 57.2 % de NR (Sánchez-Martínez et al., 2021).

Las investigaciones mencionadas anteriormente confirman la presencia y diversidad de hongos nematófagos en diferentes contextos agrícolas, sin embargo, es igualmente importante considerar el potencial de control biológico de las especies aisladas en este estudio, en particular aquellas con evidencia experimental de eficacia contra los nematodos parásitos de plantas. Aunque las investigaciones en la búsqueda de hongos nematófagos en nuestro país es casi nula y se resume a

unas cuantas exploraciones, con este estudio se confirma la ocurrencia de este tipo de hongos, lo que supone su potencial como antagonista de nematodos fitoparásitos.

Dentro del grupo de los hongos atrapadores, especies del género *Arthrobotrys* han cobrado especial interés en estudios recientes debido a sus estructuras de captura altamente especializadas, sofisticadas y diversas (Zhang et al., 2022). Son el grupo de hongos atrapadores más ampliamente distribuidos a nivel mundial (Zhang et al., 2022) y se han aislado de suelo y sedimentos de diversos ecosistemas, como tierras de cultivo, bosques, manglares y agua dulce, y también se han registrado en aguas termales, desechos animales y troncos de árboles (Kanalbek et al., 2025; Liu et al., 2014; Sánchez Portillo et al., 2017; Sánchez-Martínez et al., 2021; Singh et al., 2012a, 2012b; Soto-Barrientos et al., 2011; Zhang et al., 2020, 2022).

En este estudio, las especies aisladas *A. arthrobotryoides* y *A. musiformis* demostraron ser organismos antagonistas letales para juveniles de *Meloidogyne* spp., mediante la formación activa de redes adhesivas en condiciones in vitro. La capacidad nematófaga de estas especies ha sido evaluada en otras investigaciones contra nematodos plaga (Cao et al., 2018; Krishan, 2022; Pérez-Anzúrez et al., 2022; Perrine-Walker, 2021; Soares et al., 2006; Soto-Barrientos et al., 2011; Sri Hastuti & Faull, 2018). Una investigación realizada por Ocampo-Gutiérrez et al. (2021), demostró que las cepas *A. arthrobotryoides* (RM5.2), *A. conoides* (CL25), *P. lilacinum* (Camp1), y *Orbilbia oligospora* (syn. *A. oligosporus*) (Ovi29), obtuvieron porcentajes de reducción del 75 %, 71 %, 66 % y 52 % contra larvas (J₃) de *Haemonchus contortus*, respectivamente. Por otro lado, estas mismas cepas mostraron una actividad antagonista por arriba de 95 % contra juveniles de *Panagrellus redivivus*. Purba et al. (2022a) llevó a cabo una investigación con cepas de *Arthrobotrys thaumasius* (Drechsler) S. Schenck, W.B. Kendr. & Pramer y *A. musiformis*, con el objetivo de determinar su potencial como agente de control biológico en plantas de tomate infectadas con *Meloidogyne hapla*. Los resultados mostraron que *A. thaumasius* y *A. musiformis* lograron reducir larvas de *M. hapla* en plantas de tomate hasta en un 93 % y un 97 %, respectivamente. Además, el número de gallamiento producidos por *M. hapla* en tomate fue menor con en presencia de *A. musiformis*, seguido del tratamiento con *A. thaumasius*.

En la presente investigación especies del género *Trichoderma* fueron altamente frecuentes en las fincas muestreadas; con un total de siete (7) cepas identificadas que corresponden a *T. aperellum*,

T. harzianum, *T. koningiopsis*, *T. spirale*, *T. virens*, y tres (3) cepas que corresponden a dos morfoespecies que no se lograron identificar a nivel de especie. Esta alta frecuencia de especies de *Trichoderma* se debe, tal vez, al hecho de que se tratan hongos que se encuentra regularmente asociados a cultivos de importancia agrícola. Además, pueden haber sido introducidos de manera activa, ya que actúan como controladores biológicos u organismos benéficos que facilitan el intercambio de nutrientes con las plantas promoviendo su crecimiento (Sánchez Miranda et al., 2021). Algunas especies de *Trichoderma* son endófitos y se presentan de forma natural en una diversidad de suelos y ecosistemas (Sánchez-Martínez et al., 2023). Actualmente, se reconocen diversos mecanismos de acción de *Trichoderma* como agente de control biológico, entre ellas: micoparasitismo, antibiosis, competencia con el patógeno, promoción del crecimiento de las plantas, aumento de la tolerancia de las plantas frente a estreses abióticos y estimulación de sus defensas contra los patógenos (Hermosa et al., 2012; Poveda, 2020). Contreras-Soto et al. (2025) menciona que el potencial de *Trichoderma* para potenciar la biodiversidad y mejorar la estructura del suelo lo posiciona como un hongo clave en la transformación de los sistemas agrícolas hacia modelos más sostenibles y resistentes a los efectos del cambio climático.

Entre las cepas de *Trichoderma* identificadas en este estudio, se encuentran las especies *T. harzianum*, *T. asperellum* y *T. koningiopsis*, las cuales han sido ampliamente reportadas en la literatura como agentes antagonistas eficaces, principalmente contra nematodos del género *Meloidogyne* (Khan et al., 2018; Kiriga et al., 2018; Martínez-Medina et al., 2017; Saharan et al., 2023; Sahebani & Hadavi, 2008). De igual forma, en un trabajo conducido por Moo-Koh et al. (2022) se evaluaron dos diferentes filtrados a partir de cepas de *Trichoderma*, entre ellas *T. ghanense*, *T. harzianum*, *T. koningiopsis* y *T. virens*. Las cepas más letales fueron *T. harzianum* Th43-14, *T. koningiopsis* Th41-11, *T. ghanense* Th02-04 y *T. virens* Th32-09, que causaron una mortalidad del 51–100 % en los ensayos in vitro contra J₂ de *M. incognita* y *M. javanica*, principalmente debido a sus fracciones residuales (Moo-Koh et al., 2022). Similarmente, en un experimento in vitro llevado a cabo por Khan et al. (2022b), se demostró que diferentes concentraciones del filtrado de *T. virens* (S, S/2, S/10, S/25 y S/50) inhibieron eficazmente la eclosión de huevos y causaron la mortalidad de J₂ de *M. incognita*. A las 24 horas de incubación, la concentración estándar (S) provocó una mortalidad del 83.63 % en los J₂, seguida de las demás concentraciones evaluadas, S/2, S/10, S/25 y S/50, que también indujeron mortalidad, alcanzando valores de 68.72 %, 58.18 %, 47.18 % y 38.72 %, respectivamente. En este mismo trabajo, pero

con plantas de garbanzo (*Cicer arietinum* L.) en macetas, se evaluó la inoculación de *T. virens* de forma individual, simultánea o secuencial con *M. incognita*, y se observó que todos los tratamientos produjeron mejoras significativas en el crecimiento y en las características fisiológicas de las plantas, así como una reducción de los parámetros patológicos (Khan et al., 2022b).

28. Mecanismos de acción por *A. arthrobotryoides* y *A. musiformis*

La determinación de los mecanismos de acción se centró exclusivamente en las cepas *Arthrobotrys arthrobotryoides* y *A. musiformis*, debido a que ambas corresponden a hongos nematófagos atrapadores. Este grupo de hongos se caracteriza por formar estructuras de captura como redes adhesivas o anillos constrictores, de manera específica y activa en presencia de nematodos (Liu et al., 2009). A diferencia de otros hongos con capacidad antagonista, los nematófagos estrictos dependen directamente de la interacción con el nematodo para formar las estructuras de captura, lo cual justifica su selección para la evaluación de mecanismos de acción en esta etapa del estudio.

El atrapamiento implica una serie de procesos que incluyen la atracción, la adhesión, la penetración y la inmovilización de los nematodos (Nordbring-Hertz et al., 2006; Yang et al., 2007). Una vez la hifa haya penetrado la cutícula del nematodo, el tubo de penetración se transforma en un bulbo infeccioso, del cual brotan hifas tróficas que se expanden por todo el cuerpo hasta consumirlo internamente (Yang & Zhang, 2014). Algunos estudios coinciden y evidencian la formación de estas estructuras de captura en la presencia de nematodos, tales como: *Haemonchus contortus*, *Meloidogyne hapla*, *Panagrellus redivivus*, *Pratylenchus coffeae*, *Scutellonema bradys*, *Trichostrongylus colubrifomis* (Cao et al., 2018; Colinas-Picazo et al., 2024; Haard, 1968; Ocampo-Gutiérrez et al., 2021; Pérez-Anzúrez et al., 2022; Perrine-Walker, 2021; Purba et al., 2022; Soares et al., 2006).

CAPÍTULO VI: CONSIDERACIONES FINALES

29. Conclusiones

- Se confirmó la presencia de cepas nativas de hongos nematófagos en suelos de tres fincas agrícolas de la provincia de Chiriquí, con el aislamiento de un total de 15 cepas, las cuales fueron identificadas a través de métodos moleculares y morfológicos.

- Las 15 cepas aisladas corresponden a 11 especies de hongos filamentosos, entre ellas dos (2) especies de *Arthrobotrys*: *A. arthrobotryoides* y *A. musiformis*, una (1) especie de *Neocosmospora*: *N. falciformis*, siete (7) especies de *Trichoderma*: *Trichoderma asperellum*, *T. harzianum*, *T. koningiposis*, *T. spirale*, *T. virens*, *Trichoderma* sp.1 y sp. 2., y una (1) especie del género *Rhizoctonia* sp.
- Las especies *A. arthrobotryoides*, *N. falciformis*, *T. asperellum* y *T. virens* representan nuevos reportes de hongos para Panamá.
- La frecuencia absoluta mostró que las especies de *Trichoderma* fueron los hongos más frecuentemente aislados con 66.7 %, seguido de *Arthrobotrys* con 20 % y *Fusarium* con 6.7 %. No obstante, según la dispersión geográfica, el cultivo de arroz concentró la mayor proporción de cepas con carácter nematófago con un 57.1 %, seguido del café con 35.7 % y el tomate con 7.1 %.
- La alta frecuencia de cepas del género *Trichoderma* con 10 de 15 aislados sugiere que este grupo tiene una importante presencia ecológica en los cultivos agrícolas de Chiriquí. Aunque no son nematófagos estrictos, su capacidad para producir metabolitos secundarios y promover el crecimiento vegetal los posiciona como candidatos prometedores para el control indirecto de nematodos fitoparásitos.
- El estudio representa una contribución relevante al conocimiento micológico y nematológico en Panamá, al documentar la presencia de cepas nativas de hongos nematófagos en suelos agrícolas de la provincia de Chiriquí. La caracterización morfológica, molecular y funcional de estas cepas refuerza su potencial como agentes de control biológico, ofreciendo alternativas sostenibles frente al uso intensivo de nematicidas químicos.

30. Recomendaciones

- Ampliar el número y áreas de muestreo en diferentes regiones de la provincia y del país, con el fin de generar un inventario más completo de los hongos nematófagos nativos, así como evaluar su distribución en diferentes cultivos y tipos de suelo.
- El estudio se limitó a determinar los mecanismos de acción de dos cepas, y es pertinente evaluar los mecanismos de las demás cepas y determinar la efectividad de las cepas más prometedoras, como *A. musiformis*, *A. arthrobotryoides* y *T. harzianum*, ya sea mediante ensayos in vitro, en condiciones de invernadero o campo.

- Se recomienda estudiar la producción de metabolitos secundarios en cepas como *A. musiformis*, *A. arthrobotryoides*, *N. falciformis* y *T. virens*, para comprender mejor sus mecanismos de acción y su potencial en el MIP.
- En el futuro es importante promover investigaciones interdisciplinarias con miras a fomentar la conservación de la biodiversidad microbiana nativa, integrando la microbiología, nematología, agronomía y biotecnología para avanzar hacia el diseño de soluciones ecológicas aplicables a diferentes sistemas de producción agrícola.

31. Referencias bibliográficas

- Afzal, A., & Mukhtar, T. (2024). Revolutionizing nematode management to achieve global food security goals - an overview. *Heliyon*, 10(3). <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2024.e25325>
- Akomah-Abadaike, O. N., & Chim-Makwa Ayooluwa, S. (2023). Phylogenetical identification of *Trichoderma* species; an antagonistic isolate from south-east geopolitical zone of Nigeria. *European Journal of Agriculture and Food Sciences*, 5(2), 8–12. <https://doi.org/10.24018/ejfood.2023.5.2.637>
- Ali, M. A., Azeem, F., Abbas, A., Joyia, F. A., Li, H., & Dababat, A. A. (2017). Transgenic strategies for enhancement of nematode resistance in plants. *Frontiers in Plant Science*, 8. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00750>
- Ali, N., Chapuis, E., Tavoillot, J., & Mateille, T. (2014). Plant-parasitic nematodes associated with olive tree (*Olea europaea* L.) with a focus on the Mediterranean Basin: a review. *Comptes Rendus - Biologies*, 337(7–8), 423–442. <https://doi.org/10.1016/j.crvi.2014.05.006>
- Al-Zaidi, A. A., Elhag, E. A., Al-Otaibi, S. H., & Baig, M. B. (2011). Negative effects of pesticides on the environment and the farmers awareness in Saudi Arabia: a case study. *The Journal of Animal and Plant Sciences*, 21(3), 605–611.
- Amatuzzi, R. F., Poitevin, C. G., Poltronieri, A. S., Zawadneak, M. A. C., & Pimentel, I. C. (2018). Susceptibility of *Duponchelia fovealis* Zeller (Lepidoptera: Crambidae) to soil-borne entomopathogenic fungi. *Insects*, 9(2), 70. <https://doi.org/10.3390/insects9020070>
- 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. <https://doi.org/10.1080/09583157.2012.745484>

- Andrade-Hoyos, P., Silva-Rojas, H. V., & Romero-Arenas, O. (2020). Endophytic *Trichoderma* species isolated from *Persea americana* and *Cinnamomum verum* roots reduce symptoms caused by *Phytophthora cinnamomi* in avocado. *Plants*, 9(9), 1220. <https://doi.org/10.3390/plants9091220>
- Azeem, W., Mukhtar, T., & Hamid, T. (2020). Evaluation of *Trichoderma harzianum* and *Azadirachta indica* in the management of *Meloidogyne incognita* in tomato. *Pakistan Journal of Zoology*, 53(1). <https://doi.org/10.17582/journal.pjz/20190905100940>
- Azlay, L., El Boukhari, M. E. M., Mayad, E. H., & Barakate, M. (2023). Biological management of root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.): a review. *Organic Agriculture*, 13(1). <https://doi.org/10.1007/s13165-022-00417-y>
- Babych, A., Babych, O., Havryliuk, O., Statkevych, O., Dziuman, Y., Litvinov, D., Zavgorodniy, V., Kaduk, V., & Prichodko, D. (2024). Managing populations of cyst-forming nematodes in agroecosystems of field crops. *Biosystems Diversity*, 32(2), 203–209. <https://doi.org/10.15421/012421>
- Bakr, R. A., Mahdy, M. E., & Mousa, M. E. (2013). Efficacy of soil solarization and post-planting mulch on control of root-knot nematodes. *Pakistan Journal of Nematology*, 31, 71–76.
- Bardgett, R. D., & van der Putten, W. H. (2014). Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature*, 515(7528), 505–511. <https://doi.org/10.1038/nature13855>
- Barnett, H. L., & Hunter, B. B. (1998). *Illustrated Genera of Imperfect Fungi* (4th Edition). APS PRESS.
- Barron, G. L. (1992). Lignolytic and cellulolytic fungi as predators and parasites. In G. C. Carroll & D. T. Wicklow (Eds.), *The Fungal Community: Its Organization and Role in the Ecosystem* (2nd ed., Vol. 9, pp. 311–326). Marcel Dekker. [https://books.google.com.pa/books?id=ikJfKaz0IEEC&lpg=PA311&ots=e_yf4a6ZKi&dq=Barron%2C%20G.%20L.%20\(1992\).%20Lignolytic%20and%20cellulolytic%20fungi%20as%20predators%20and%20parasites.&lr&hl=es&pg=PP1#v=onepage&q=Barron,%20G.%20L.%20\(1992\).%20Lignolytic%20and%20cellulolytic%20fungi%20as%20predators%20and%20parasites.&f=false](https://books.google.com.pa/books?id=ikJfKaz0IEEC&lpg=PA311&ots=e_yf4a6ZKi&dq=Barron%2C%20G.%20L.%20(1992).%20Lignolytic%20and%20cellulolytic%20fungi%20as%20predators%20and%20parasites.&lr&hl=es&pg=PP1#v=onepage&q=Barron,%20G.%20L.%20(1992).%20Lignolytic%20and%20cellulolytic%20fungi%20as%20predators%20and%20parasites.&f=false)
- Barron, G. L. (2004). Fungal parasites and predators of rotifers, nematodes, and other invertebrates. In G. M. Muller, G. F. Bills, & M. S. Foster (Eds.), *Biodiversity of Fungi* (pp. 435–450). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-012509551-8/50022-2>

- Barron, L. (1977). The nematode-destroying fungi. *Topics in Mycobiology*. <https://doi.org/10.1002/jobm.19790190412>
- Bird, A. F., & Bird, Jean. (2014). *The Structure of Nematodes* (2nd ed.). Academic Press, Inc. https://books.google.com.pa/books?id=w6t7rA0ckHAC&hl=es&source=gbp_navlinks_s
- Bird, A. F., & McClure, M. A. (1976). The tylenchid (Nematoda) egg shell: structure, composition and permeability. *Parasitology*, 72(1), 19–28. <https://doi.org/10.1017/S0031182000043158>
- Bissett, J. (1991). A revision of the genus *Trichoderma*. III. Section *Pachybasium*. *Canadian Journal of Botany*, 69(11), 2373–2417. <https://doi.org/10.1139/b91-298>
- Bohlmann, H., & Sobczak, M. (2014). The plant cell wall in the feeding sites of cyst nematodes. *Frontiers in Plant Science*, 5. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00089>
- Bontempo, A. F., Fernandes, R. H., Lopes, J., Freitas, L. G., & Lopes, E. A. (2014). *Pochonia chlamydosporia* controls *Meloidogyne incognita* on carrot. *Australasian Plant Pathology*, 43(4), 421–424. <https://doi.org/10.1007/s13313-014-0283-x>
- Borah, B., Ahmed, R., Hussain, M., Phukon, P., Wann, S. B., Sarmah, D. K., & Bhau, B. S. (2018). Suppression of root-knot disease in *Pogostemon cablin* caused by *Meloidogyne incognita* in a rhizobacteria mediated activation of phenylpropanoid pathway. *Biological Control*, 119, 43–50. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2018.01.003>
- Brito, J. P., Ramada, M. H., de Magalhães, M. T., Silva, L. P., & Ulhoa, C. J. (2014). Peptaibols from *Trichoderma asperellum* TR356 strain isolated from Brazilian soil. *SpringerPlus*, 3(1), 600. <https://doi.org/10.1186/2193-1801-3-600>
- Brown, E. B. (1969). Assessment of the damage caused to potatoes by potato cyst eelworm, *Heterodera rostochiensis* Woll. *Annals of Applied Biology*, 63(3), 493–502. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1969.tb02845.x>
- Bula, A. O. (2020). Importancia de la agricultura en el desarrollo socio-económico. *Universidad Nacional de Rosario. Vicerrectoría. Observatorio Económico Social*.
- Candido, V., D’Addabbo, T., Basile, M., Castronuovo, D., & Miccolis, V. (2008). Greenhouse soil solarization: effect on weeds, nematodes and yield of tomato and melon. *Agronomy for Sustainable Development*, 28(2), 221–230. <https://doi.org/10.1051/agro:2007053>
- Cao, X., Xu, Q., Wan, X. M., Yang, X. C., Jia, X. Y., Xue, X. J., Du, J. L., & Cai, K. Z. (2018). Isolation, identification, and in vitro predatory activity of nematophagous fungus *Arthrobotrys musiformis* and its interaction with nematodes using scanning electron

- microscopy. *Biocontrol Science and Technology*, 28(1), 94–104.
<https://doi.org/10.1080/09583157.2017.1420753>
- Carranza, R., & Jiménez, A. M. (2020). *Situación actual de los plaguicidas altamente peligrosos*.
https://ipen.org/sites/default/files/documents/plaguicidas_pap_panama_2_dic_2020.pdf
- Carvalho, F. P. (2017). Pesticides, environment, and food safety. *Food and Energy Security*, 6(2), 48–60. <https://doi.org/10.1002/fes3.108>
- Castagnone-Sereno, P., Danchin, E. G. J., Perfus-Barbeoch, L., & Abad, P. (2013). Diversity and evolution of root-knot nematodes, genus *Meloidogyne*: new insights from the genomic era. *Annual Review of Phytopathology*, 51, 203–220. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-082712-102300>
- Cayrol, J. C., Castet, R., & Samson, R. A. (1986). Comparative activity of different *Hirsutella species* towards three plant parasitic nematodes. *Revue Nématologie*, 9(4), 412–414.
- Chaverri, P., Branco-Rocha, F., Jaklitsch, W., Gazis, R., Degenkolb, T., & Samuels, G. J. (2015). Systematics of the *Trichoderma harzianum* species complex and the re-identification of commercial biocontrol strains. *Mycologia*, 107(3), 558–590. <https://doi.org/10.3852/14-147>
- Chaverri, P., Castlebury, L. A., Overton, B. E., & Samuels, G. J. (2003). *Hypocrea/Trichoderma*: species with conidiophore elongations and green conidia. *Mycologia*, 95(6), 1100–1140. <https://doi.org/10.1080/15572536.2004.11833023>
- Chen, P., & Tsay, T. T. (2006). Effect of crop rotation on *Meloidogyne* spp. and *Pratylenchus* spp. populations in strawberry fields in Taiwan. *Journal of Nematology*, 38(3), 339–344.
- Colinas-Picazo, A., Mendoza-de Gives, P., Pérez-Anzúrez, G., Gutiérrez-Medina, E., Bautista-García, G. A., Delgado-Núñez, E. J., & Olmedo-Juárez, A. (2024). Assessing the in vitro individual and combined effect of *Arthrobotrys oligospora* and *A. musiformis* (Orbiliiales) liquid culture filtrates against infective larvae of the sheep blood-feeding nematode *Haemonchus contortus* (Trichostrongylidae). *Pathogens*, 13(6), 498. <https://doi.org/10.3390/pathogens13060498>
- Collange, B., Navarrete, M., Peyre, G., Mateille, T., & Tchamitchian, M. (2011). Root-knot nematode (*Meloidogyne*) management in vegetable crop production: the challenge of an agronomic system analysis. *Crop Protection*, 30(10), 1251–1262. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2011.04.016>

- Contreras-Soto, M. B., Tovar-Pedraza, J. M., Solano-Báez, A. R., Bayardo-Rosales, H., & Márquez-Licona, G. (2025). Biocontrol strategies against plant-parasitic nematodes using *Trichoderma* spp.: mechanisms, applications, and management perspectives. *Journal of Fungi* 2025, Vol. 11, Page 517, 11(7), 517. <https://doi.org/10.3390/JOF11070517>
- Cooke, R. C., & Godfrey, B. E. S. (1964). A key to the nematode-destroying fungi. *Transactions of the British Mycological Society*, 47(1), 61–74. [https://doi.org/10.1016/S0007-1536\(64\)80081-4](https://doi.org/10.1016/S0007-1536(64)80081-4)
- Cordeiro, A. C. J. (1839). *Pracht-Flora Europaeischer Schimmelbildungen*. https://reader.digital-sammlungen.de/de/fs1/object/display/bsb11048252_00005.html
- Crespo, M., Lawrence, D. P., Nouri, M. T., Doll, D. A., & Trouillas, F. P. (2019). Characterization of *Fusarium* and *Neocosmospora* species associated with crown rot and stem canker of pistachio rootstocks in California. *Plant Disease*, 103(8), 1931–1939. <https://doi.org/10.1094/PDIS-11-18-2012-RE>
- Dai, Z., Gan, Y., Zhao, P., & Li, G. (2022). Secondary metabolites from the endoparasitic nematophagous fungus *Harposporium anguillulae* YMF 1.01751. *Microorganisms*, 10(8), 1553. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10081553>
- De Lissier, L. (2022). *Evaluación del control de nematodos fitoparásitos en el cultivo de arroz (Oryza sativa L.), utilizando el agente de control biológico Pochonia chlamydosporia (Goddard) Zare Y Gams* [Universidad de Panamá]. <https://up-rid.up.ac.pa/6478/>
- Decraemer, W., & Hunt, D. J. (2013). Structure and classification. In R. N. Perry & M. Moens (Eds.), *Plant Nematology* (2nd ed.). <https://doi.org/10.1525/9780520906136-005>
- Degani, O., Rabinovitz, O., Becher, P., Gordani, A., & Chen, A. (2021). *Trichoderma longibrachiatum* and *Trichoderma asperellum* confer growth promotion and protection against late wilt disease in the field. *Journal of Fungi*, 7(6), 444. <https://doi.org/10.3390/jof7060444>
- Degenkolb, T., & Vilcinskas, A. (2016). Metabolites from nematophagous fungi and nematocidal natural products from fungi as an alternative for biological control. Part I: metabolites from nematophagous ascomycetes. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 100(9), 3799–3812. <https://doi.org/10.1007/s00253-015-7233-6>

- Devi, G. (2018). Utilization of nematode destroying fungi for management of plant-parasitic nematodes- a review. *Biosciences, Biotechnology Research Asia*, 15(2). <https://doi.org/10.13005/bbra/2642>
- Drechsler, C. (1936). A new species of *Stylopage* preying on nematodes. *Mycologia*, 28(3), 241–246. <https://doi.org/10.1080/00275514.1936.12017136>
- Drechsler, C. (1941). Four phycomycetes destructive to nematodes and rhizopods. *Mycologia*, 33(3), 248–269. <https://doi.org/10.1080/00275514.1941.12020814>
- Duarte, R. T., Gonçalves, K. C., Espinosa, D. J. L., Moreira, L. F., De Bortoli, S. A., Humber, R. A., & Polanczyk, R. A. (2016). Potential of entomopathogenic fungi as biological control agents of Diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae) and compatibility with chemical insecticides. *Journal of Economic Entomology*, 109(2), 594–601. <https://doi.org/10.1093/jee/tow008>
- Dürschner-Pelz, U. U. (1987). Traps of *Nematoctonus leiosporus*—an unusual feature of an endoparasitic nematophagous fungus. *Transactions of the British Mycological Society*, 88(1), 129–130. [https://doi.org/10.1016/S0007-1536\(87\)80198-5](https://doi.org/10.1016/S0007-1536(87)80198-5)
- El Komy, M. H., Saleh, A. A., Eranthodi, A., & Molan, Y. Y. (2015). Characterization of novel *Trichoderma asperellum* isolates to select effective biocontrol agents against tomato *Fusarium* wilt. *The Plant Pathology Journal*, 31(1), 50–60. <https://doi.org/10.5423/PPJ.OA.09.2014.0087>
- El-Borai, F. E., Campos-Herrera, R., Stuart, R. J., & Duncan, L. W. (2011). Substrate modulation, group effects and the behavioral responses of entomopathogenic nematodes to nematophagous fungi. *Journal of Invertebrate Pathology*, 106(3), 347–356. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2010.12.001>
- Elkhateeb, W. A., Elghwas, D. E., & Daba, G. M. (2023). Nematophagous fungi as an extraordinary tool to control parasitic nematodes: a review. *Environmental Science Archives*, 2(1), 52–58. <https://doi.org/10.5281/zenodo.7540410>
- Elling, A. A. (2013). Major emerging problems with minor *Meloidogyne* species. *Phytopathology*, 103(11). <https://doi.org/10.1094/PHYTO-01-13-0019-RVW>
- Erazo Sandoval, N. S., Echeverría Guadalupe, M. M., Jave Nakayo, J. L., León Reyes, H. A., Lindao Córdova, V. A., Manzano Ocaña, J. C., & Inca Chunata, N. M. (2020). Effect of *Pleurotus ostreatus* (Jacq.) and *Trichoderma harzianum* (Rifai) on *Meloidogyne incognita*

- (Kofoed & White) in tomato (*Solanum lycopersicum* Mill.). *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, 42, e47522. <https://doi.org/10.4025/actasciobiolsci.v42i1.47522>
- Everts, K. L., Sardanelli, S., Kratochvil, R. J., Armentrout, D. K., & Gallagher, L. E. (2006). Root-knot and root-lesion nematode suppression by cover crops, poultry litter, and poultry litter compost. *Plant Disease*, 90(4), 487–492. <https://doi.org/10.1094/PD-90-0487>
- Fairbairn, D. J., Cavallaro, A. S., Bernard, M., Mahalinga-Iyer, J., Graham, M. W., & Botella, J. R. (2007). Host-delivered RNAi: an effective strategy to silence genes in plant parasitic nematodes. *Planta*, 226(6), 1525–1533. <https://doi.org/10.1007/s00425-007-0588-x>
- FAO. (2019, December 2). *FAO launches 2020 as the UN's International Year of Plant Health*. <https://www.fao.org/news/story/en/item/1253551/icode/>
- FAO. (2024). *World food and agriculture – Statistical yearbook 2024*. FAO. <https://doi.org/10.4060/cd2971en>
- Fernandez, M., & Ortega, J. (1998). An overview of nematological problems in Cuba. *Nematropica*, 28(2), 151–163.
- Flores Francisco, B. G., Ponce, I. M., Plascencia Espinosa, M. Á., Mendieta Moctezuma, A., & López y 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). <https://doi.org/10.1007/s11274-021-03151-x>
- Fritsch, A., & Lysek, G. (1989). Nematode-capturing hyphomycetes from soils over xerophytic calcareous rock in Upper Bavaria*. *Botanica Acta*, 102(4), 270–275. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1989.tb00104.x>
- Fuller, V. L., Lilley, C. J., & Urwin, P. E. (2008). Nematode resistance. *New Phytologist*, 180(1), 27–44. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02508.x>
- Gams, W., & Zare, R. (2003). A taxonomic review of the clavicipitaceous anamorphs parasitizing nematodes and other microinvertebrates. In J. F. Jr. White, C. W. Bacon, N. L. Hywel-Jones, & J. W. Spatafora (Eds.), *Clavicipitalean Fungi: Evolutionary Biology, Chemistry, Biocontrol, and Cultural Impacts* (Vol. 19, pp. 17–73). Marcel-Dekker. <https://doi.org/10.1201/9780203912706.pt1>
- García, Z., Nyberg, J., & Saadat, S. O. (2006). Agricultura, expansión del comercio y equidad de género. *FAO*.

- Gardes, M., & Bruns, T. D. (1993). ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes - application to the identification of mycorrhizae and rusts. *Molecular Ecology*, 2(2), 113–118. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.1993.tb00005.x>
- Gaur, H. S., & Dhingra, A. (1991). Management of *Meloidogyne incognita* and *Rotylenchulus reniformis* in nursery-beds by soil solarization and organic soil amendment. *Revue de Nématologie*, 14(2), 189–195.
- Geethika, G. T., Reddy, C. A., & Priyanka, G. D. (2025). Major pest of sorghum. In A. Venkateshaiah, S. Hembram, A. S. Mahale, D. N. Roy, & Y. M. (Eds.), *Insect Pest Management in Field Crops and Stored Grains* (pp. 11–20). National Press Associates.
- González, V., García-Martínez, S., Ruiz, J. J., Flores-León, A., Picó, B., & Garcés-Claver, A. (2020). First report of *Neocosmospora falciformis* causing wilt and root rot of muskmelon in Spain. *Plant Disease*, 104(4), 1256. <https://doi.org/10.1094/PDIS-09-19-2013-PDN>
- Grabau, Z. J., Liu, C., & Sandoval-Ruiz, R. (2021). *Meloidogyne incognita* management by nematicides in tomato production. *Journal of Nematology*, 53(1), 1–12. <https://doi.org/10.21307/jofnem-2021-055>
- Gray, N. F. (1987). Nematophagous fungi with particular reference to their ecology. *Biological Reviews - Cambridge Philosophical Society*, 62(3). <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1987.tb00665.x>
- Grover, M., Fasseas, M. K., Essmann, C., Liu, K., Braendle, C., Félix, M.-A., Glockling, S. L., & Barkoulas, M. (2021). Infection of *C. elegans* by *Haptoglossa* species reveals shared features in the host response to oomycete detection. *Frontiers in Cellular and Infection Microbiology*, 11. <https://doi.org/10.3389/fcimb.2021.733094>
- Haard, K. (1968). Taxonomic studies on the genus *Arthrobotrys* Corda. *Mycologia*, 60(6), 1140–1159. <https://doi.org/10.1080/00275514.1968.12018681>
- Hajji-Hedfi, L., Larayedh, A., Tormo, L., Regaieg, H., & Horrigue-Raouani, N. (2018). Isolation and characterization of *Lecanicillium* sp. for antagonistic activity against *Meloidogyne javanica*. In A. Kallel, M. Ksibi, H. Ben Dhia, & N. Khélifi (Eds.), *Recent Advances in Environmental Science from the Euro-Mediterranean and Surrounding Regions* (pp. 395–398). Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-70548-4_124

- Halford, P. D., Russell, M. D., & Evans, K. (1999). Use of resistant and susceptible potato cultivars in the trap cropping of potato cyst nematodes, *Globodera pallida* and *G. rostochiensis*. *Annals of Applied Biology*, 134(3), 321–327. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1999.tb05271.x>
- Helyer, N., Cattlin, N. D., & Brown, K. C. (2014). *Biological control in plant protection* (N. Helyer, N. D. Cattlin, & K. C. Brown, Eds.; 2nd ed.). CRC Press. <https://doi.org/10.1201/b16042>
- Hermosa, R., Viterbo, A., Chet, I., & Monte, E. (2012). Plant-beneficial effects of *Trichoderma* and of its genes. *Microbiology*, 158(1), 17–25. <https://doi.org/10.1099/mic.0.052274-0>
- Hesse, M. von, & Zavaleta, C. (2018). *Retos del sector agrícola de Panamá*.
- Hossain, M. M. (2019). Morpho-molecular characterization of *Ceratobasidium* sp.: a mycorrhizal fungi isolated from a rare epiphytic orchid *Gastrochilus calceolaris* (J. E. Sm.) D. Don. *Bangladesh Journal of Plant Taxonomy*, 26(2), 249–257. <https://doi.org/10.3329/bjpt.v26i2.44584>
- Howland, A., & Quintanilla, M. (2023). Plant-parasitic nematodes and their effects on ornamental plants: a review. *Journal of Nematology*, 55(1). <https://doi.org/10.2478/jofnem-2023-0007>
- Huang, W. K., Cui, J. K., Liu, S. M., Kong, L. A., Wu, Q. S., Peng, H., He, W. T., Sun, J. H., & Peng, D. L. (2016). Testing various biocontrol agents against the root-knot nematode (*Meloidogyne incognita*) in cucumber plants identifies a combination of *Syncephalastrum racemosum* and *Paecilomyces lilacinus* as being most effective. *Biological Control*, 92, 31–37. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2015.09.008>
- Hussey, R., & Barker, K. (1973). A comparison of methods of collecting inocula of *Meloidogyne* spp., including a new technique. *Plant Disease Reporter*.
- Hyde, K., Swe, A., & Zhang, K.-Q. (2014). Nematode-trapping fungi. In K.-Q. Zhang & K. D. Hyde (Eds.), *Nematode-Trapping Fungi* (Vol. 23, pp. 1–12). Springer. https://doi.org/10.1007/978-94-017-8730-7_1
- IPPC Secretariat. (2021). *Scientific review of the impact of climate change on plant pests: a global challenge to prevent and mitigate plant pest risks in agriculture, forestry and ecosystems*. FAO. <https://doi.org/10.4060/cb4769en>
- Iqbal, S., Ashfaq, M., Malik, A. H., Inam -ul-Haq, M., & Khan, K. S. (2022). Morpho-molecular characterization of *Trichoderma* isolates from rhizospheric soils of vegetables in Pakistan.

- International Journal of Phytopathology*, 11(3), 253–266.
<https://doi.org/10.33687/phytopath.011.03.4309>
- Iqbal, S., & Jones, M. G. K. (2017). Nematodes. In B. Thomas, D. J. Murphy, & B. G. Murray (Eds.), *Encyclopedia of Applied Plant Sciences* (Vol. 13, pp. 113–119). Elsevier.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-394807-6.00061-7>
- Islam, S. M. N., Siddique, S. S., Chowdhury, M. Z. H., & Mishu, N. J. (2021). Inhibitory effect of *Trichoderma asperellum* isolate against *Ralstonia solanacearum* causing Brinjal wilt. *Annals of Bangladesh Agriculture*, 24(2), 107–120. <https://doi.org/10.3329/aba.v24i2.55788>
- Ismail, A. M., Alhudaib, K., & Magistà, D. (2025). First occurrence of coffee (*Coffea arabica* L.) wilt disease caused by *Neocosmospora falciformis* in Saudi Arabia as corroborated by molecular characterization and pathogenicity test. *Phyton*, 94(3), 679–693.
<https://doi.org/10.32604/phyton.2025.062196>
- ITIS. (2023). Meloidogyne TSN 63578. In *Integrated Taxonomic Information System*.
<https://doi.org/https://doi.org/10.5066/F7KH0KBK>
- Jansson, H. B., Jeyaprakash, A., & Zuckerman, B. M. (1985). Control of root-knot nematodes on tomato by the endoparasitic fungus *Meria coniospora*. *Journal of Nematology*, 17(3), 327–329.
- Jansson, HB. (1987). Receptors and recognition in nematodes. In J. Veech & D. Dickson (Eds.), *Vistas on Nematology* (pp. 153–158). Society of Nematologists.
- Jansson, H.-B., & Nordbring-Hertz, B. (1979). Attraction of nematodes to living mycelium of nematophagous fungi. *Journal of General Microbiology*, 112(1), 89–93.
<https://doi.org/10.1099/00221287-112-1-89>
- Jansson, H.-B., & Nordbring-Hertz, B. (1984). Involvement of sialic acid in nematode chemotaxis and infection by an endoparasitic nematophagous fungus. *Microbiology*, 130(1), 39–43.
<https://doi.org/10.1099/00221287-130-1-39>
- Jansson, H.-B., & Thiman, L. (1992). A preliminary study of chemotaxis of zoospores of the nematode-parasitic fungus *Catenaria Anguillulae*. *Mycologia*, 84(1), 109–112.
<https://doi.org/10.1080/00275514.1992.12026111>
- Jeong, M. J., & Kim, H. K. (1988). Isolation of nematophagous fungi against root-knot nematode and their growth in vitro. *Korean Journal of Applied Entomology*, 27(3), 149–158.

- 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. <https://doi.org/10.1111/mpp.12057>
- Jones, M. G. K., & Goto, D. B. (2011). Root-knot nematodes and giant cells. In J. Jones, C. Fenoll, & G. Gheysen (Eds.), *Genomics and Molecular Genetics of Plant-Nematode Interactions* (pp. 83–100). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-007-0434-3_5
- Jung, C., & Wyss, U. (1999). New approaches to control plant parasitic nematodes. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 51(4). <https://doi.org/10.1007/s002530051414>
- Kalyan, M. P., & Devi, T. M. (2025). Major pests of miaze. In A. Venkateshaiah, S. Hembram, A. S. Mahale, D. N. Roy, & Y. M (Eds.), *Insect Pest Management in Field Crops and Stored Grains* (pp. 21–30). National Press Associates.
- Kamali-Sarvestani, S., Mostowfizadeh-Ghalefarsa, R., Salmaninezhad, F., & Cacciola, S. O. (2022). *Fusarium* and *Neocosmospora* species associated with rot of Cactaceae and other succulent plants. *Journal of Fungi*, 8(4), 364. <https://doi.org/10.3390/jof8040364>
- Kanalbek, G., Zhanuzak, A., Faleev, D., Nusupov, A., Mukhatayeva, K., & Boguspaev, K.-K. (2025). Isolation, morphological and molecular–phenological identification of nematophagous fungi inhabiting the soils of agricultural lands in southern Kazakhstan. *Journal of Fungi*, 11(1), 42. <https://doi.org/10.3390/jof11010042>
- Kennedy, N., & Tampion, J. (1978). A nematotoxin from *Nematoctonus robustus*. *Transactions of the British Mycological Society*, 70(1), 140–141. [https://doi.org/10.1016/S0007-1536\(78\)80184-3](https://doi.org/10.1016/S0007-1536(78)80184-3)
- Kerry, B. R., & Crump, D. H. (1980). Two fungi parasitic on females of cystnematodes (*Heterodera* spp.). *Transactions of the British Mycological Society*, 74(1), 119–125. [https://doi.org/10.1016/S0007-1536\(80\)80017-9](https://doi.org/10.1016/S0007-1536(80)80017-9)
- Khalid, S. A., & Ramadan, A. B. (2018). Internal transcribed spacers (ITS) based identification of *Trichoderma* isolates and biocontrol activity against *Macrophomina phaseolina*, *Aspergillus niger* and *Meloidogyne incognita*. *African Journal of Microbiology Research*, 12(30), 715–722. <https://doi.org/10.5897/AJMR2018.8915>
- Khalil, M. S., & Alqadasi, A. A. A. (2019). Potential of non-fumigant nematicides at different formulations against southern root-knot nematode (*Meloidogyne incognita*) on tomato plants.

- International Journal of Phytopathology*, 8(1), 23–28.
<https://doi.org/10.33687/phytopath.008.01.2899>
- Khan, A., Ahmad, G., Haris, M., & Khan, A. A. (2022). Bio-organics management: novel strategies to manage root-knot nematode, *Meloidogyne incognita* pest of vegetable crops. *Gesunde Pflanzen*, 75(1), 193–209. <https://doi.org/10.1007/S10343-022-00679-2>
- Khan, A., Bani Mfarrej, M. F., Nadeem, H., Ahamad, L., Hashem, M., Alamri, S., Gupta, R., & Ahmad, F. (2022). *Trichoderma virens* mitigates the root-knot disease progression in the chickpea plant. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B — Soil & Plant Science*, 72(1), 775–787. <https://doi.org/10.1080/09064710.2022.2080107>
- Khan, A., Haris, M., Hussain, T., Khan, A. A., Laasli, S.-E., Lahlali, R., & Mokrini, F. (2023). Counter-attack of biocontrol agents: environmentally benign approaches against root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) on agricultural crops. *Heliyon*, 9(11), e21653. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2023.e21653>
- Khan, A., Khan, A., Ali, A., Fatima, S., & Siddiqui, M. A. (2023). Root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.): biology, plant-nematode interactions and their environmentally benign management strategies. *Gesunde Pflanzen*, 75(6), 2187–2205. <https://doi.org/10.1007/s10343-023-00886-5>
- Khan, M. R., Ahmad, I., & Ahamad, F. (2018). Effect of pure culture and culture filtrates of *Trichoderma* species on root-knot nematode, *Meloidogyne incognita* infesting tomato. *Indian Phytopathology*, 71(2), 265–274. <https://doi.org/10.1007/s42360-018-0031-1>
- Khanal, C., & Desaeager, J. A. (2020). On-farm evaluations of non-fumigant nematicides on cucurbits. *Crop Protection*, 133, 105152. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2020.105152>
- Khanal, C., Harshman, D., & Giles, C. (2022). On-farm evaluations of nonfumigant nematicides on nematode communities of peach. *Phytopathology*, 112(10), 2218–2223. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-04-22-0122-R>
- Kim, D.-G., Bae, S.-G., & Shin, Y.-S. (2001). Distribution of nematophagous fungi under different habitats. *The Korean Journal of Mycology*, 29(2), 123–126.
- Kiriga, A. W., Haukeland, S., Kariuki, G. M., Coyne, D. L., & Beek, N. V. (2018). Effect of *Trichoderma* spp. and *Purpureocillium lilacinum* on *Meloidogyne javanica* in commercial pineapple production in Kenya. *Biological Control*, 119, 27–32. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2018.01.005>

- Kratochvil, R. J., Sardanelli, S., Everts, K., & Gallagher, E. (2004). Evaluation of crop rotation and other cultural practices for management of root-knot and lesion nematodes. *Agronomy Journal*, 96(5), 1419–1428. <https://doi.org/10.2134/agronj2004.1419>
- Krif, G., Mokrini, F., Aissami, A. El, Laasli, S.-E., Imren, M., Özer, G., Paulitz, T., Lahlali, R., & Dababat, A. A. (2020). Diversity and management strategies of plant parasitic nematodes in Moroccan organic farming and their relationship with soil physico-chemical properties. *Agriculture*, 10(10), 447. <https://doi.org/10.3390/agriculture10100447>
- Krishan, R. (2022). *Studies on soil adaptability and bio-control potential of Drechslerella brochopaga and Arthrobotrys musiformis against Meloidogyne incognita on brinjal (Solanum melongena L)*. Banda University of Agriculture & Technology.
- Kudrin, A. A., Tsurikov, S. M., & Tiunov, A. V. (2015). Trophic position of microbivorous and predatory soil nematodes in a boreal forest as indicated by stable isotope analysis. *Soil Biology and Biochemistry*, 86, 193–200. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.03.017>
- Kumar, D. (2024). Effectiveness of various nematode-trapping fungi for biocontrol of the *Meloidogyne incognita* in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.). *Rhizosphere*, 29, 100845. <https://doi.org/10.1016/J.RHISPH.2023.100845>
- Kumar, K. K. (2020). Fungi: a bio-resource for the control of plant parasitic nematodes. In A. Yadav, S. Mishra, D. Kour, N. Yadav, & A. Kumar (Eds.), *Agriculturally important fungi for sustainable agriculture* (Vol. 2, pp. 285–311). Springer Nature. https://doi.org/10.1007/978-3-030-48474-3_10
- Kumar, N., & Singh, K. P. (2011). Use of *Dactylaria brochopaga*, a predacious fungus, for managing root-knot disease of wheat (*Triticum aestivum*) caused by *Meloidogyne graminicola*. *Mycobiology*, 39(2), 113. <https://doi.org/10.4489/MYCO.2011.39.2.113>
- Kumari, D., Yadav, N. K., Singh, N., Saran, M. K., & Rahul. (2023). Characterization and evaluation of native *Trichoderma* isolates for antagonistic activity against *Fusarium oxysporum* f. sp. *ciceris*. *Plant Disease Research*, 38(2), 140–147. <https://doi.org/10.5958/2249-8788.2023.00017.9>
- Kundu, A., Saha, S., Walia, S., & Dutta, T. K. (2016). Anti-nemic secondary metabolites produced by *Fusarium oxysporum* f. sp. *ciceris*. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 19(3), 631–636. <https://doi.org/10.1016/j.aspen.2016.06.003>

- Kwok, O. C. H., Plattner, R., Weisleder, D., & Wicklow, D. T. (1992). A nematicidal toxin from *Pleurotus ostreatus* NRRL 3526. *Journal of Chemical Ecology*, 18(2), 127–136. <https://doi.org/10.1007/BF00993748>
- Lachaal, L. (1994). Subsidies, endogenous technical efficiency and the measurement of productivity growth. *Journal of Agricultural and Applied Economics*, 26(1), 299–310. <https://doi.org/10.1017/S1074070800019386>
- Lamovšek, J., Urek, G., & Trdan, S. (2013). Biological control of root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.): microbes against the pests. *Acta Agriculturae Slovenica*, 101(2), 263–275. <https://doi.org/10.2478/acas-2013-0022>
- Lazarova, S., Coyne, D., G. Rodríguez, M. G., Peteira, B., & Ciancio, A. (2021). Functional diversity of soil nematodes in relation to the Impact of agriculture—A review. *Diversity*, 13(2), 64. <https://doi.org/10.3390/d13020064>
- Lee, S., Hong, S.-B., & Kim, C.-Y. (2003). Contribution to the checklist of soil-inhabiting fungi in Korea. *Mycobiology*, 31(1), 9. <https://doi.org/10.4489/MYCO.2003.31.1.009>
- Lei, L. P., Li, T. F., & Yang, M. (1994). Preliminary study on pathogenicity of several predacious fungi against tobacco root knot nematode, *Meloidogyne incognita*. *China Tobacco*, 3, 25–27.
- Li, G.-H., & Zhang, K.-Q. (2014). Nematode-toxic fungi and their nematicidal metabolites. In K. Zhang & K. Hyde (Eds.), *Nematode-Trapping Fungi* (Vol. 23). Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-94-017-8730-7_7
- 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: Biological Sciences*, 374(1767). <https://doi.org/10.1098/rstb.2018.0317>
- Liang, L., Meng, Z., Ye, F., Yang, J., Liu, S., Sun, Y., Guo, Y., Mi, Q., Huang, X., Zou, C., Rao, Z., Lou, Z., & Zhang, K. (2010). The crystal structures of two cuticle-degrading proteases from nematophagous fungi and their contribution to infection against nematodes. *The FASEB Journal*, 24(5), 1391–1400. <https://doi.org/10.1096/fj.09-136408>
- Lilley, C. J., Kyndt, T., & Gheysen, G. (2011). Nematode resistant GM crops in industrialised and developing countries. In J. Jones, G. Gheysen, & C. Carmen Fenoll (Eds.), *Genomics and Molecular Genetics of Plant-Nematode Interactions* (Springer, pp. 517–541). Science+Business Media. <https://doi.org/10.1007/978-94-007-0434-3>

- Liu, C., & Grabau, Z. (2022). *Meloidogyne incognita* management using fumigant and non-fumigant nematicides on sweet potato. *Journal of Nematology*, 54(1). <https://doi.org/10.2478/jofnem-2022-0026>
- Liu, D., Zhao, W., Xia, J., Cai, S., Huai, W., Zhang, R., Li, B., Peng, H., & Zhang, S. (2025). *Fusarium* and *Neocosmospora* species associated with the decline of *Metasequoia glyptostroboides* in China. *Plant Disease*, 109(5), 1031–1050. <https://doi.org/10.1094/PDIS-01-24-0201-RE>
- Liu, S., Su, H., Su, X., Zhang, F., Liao, G., & Yang, X. (2014). *Arthrobotrys xiangyunensis*, a novel nematode-trapping taxon from a hot-spring in Yunnan Province, China. *Phytotaxa*, 174(2), 89. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.174.2.3>
- Liu, X., Xiang, M., & Che, Y. (2009). The living strategy of nematophagous fungi. *Mycoscience*, 50(1), 20–25. <https://doi.org/10.1007/s10267-008-0451-3>
- Lombard, L., van der Merwe, N. A., Groenewald, J. Z., & Crous, P. W. (2015). Generic concepts in *Nectriaceae*. *Studies in Mycology*, 80(1), 189–245. <https://doi.org/10.1016/j.simyco.2014.12.002>
- Lopes, E. A., Dallemole-Giaretta, R., dos Santos Neves, W., Parreira, D. F., & Ferreira, P. A. (2019). Eco-friendly approaches to the management of plant-parasitic nematodes. In R. Ansari & I. Mahmood (Eds.), *Plant Health Under Biotic Stress* (pp. 167–186). Springer. https://doi.org/10.1007/978-981-13-6043-5_9
- Lopez-Llorca, L. V. (1990). Purification and properties of extracellular proteases produced by the nematophagous fungus *Verticillium suchlasporium*. *Canadian Journal of Microbiology*, 36(8), 530–537. <https://doi.org/10.1139/m90-093>
- López-Llorca, L. V., Maciá-Vicente, J. G., & Jansson, H.-B. (2008). Mode of action and interactions of nematophagous fungi. In A. Ciancio & K. G. Mukerji (Eds.), *Integrated Management and Biocontrol of Vegetable and Grain Crops Nematodes* (Vol. 2, pp. 51–76). Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6063-2_3
- Luo, H., Liu, Y., Fang, L., Li, X., Tang, N., & Zhang, K. (2007). *Coprinus comatus* damages nematode cuticles mechanically with spiny balls and produces potent toxins to immobilize nematodes. *Applied and Environmental Microbiology*, 73(12), 3916–3923. <https://doi.org/10.1128/AEM.02770-06>

- Luo, H., Mo, M., Huang, X., Li, X., & Zhang, K. (2004). *Coprinus comatus*: a basidiomycete fungus forms novel spiny structures and infects nematode. *Mycologia*, 96(6), 1218. <https://doi.org/10.2307/3762137>
- Mandal, H. R., Katel, S., Subedi, S., & Shrestha, J. (2021). Plant parasitic nematodes and their management in crop production: a review. *Journal of Agriculture and Natural Resources*, 4(2), 327–338. <https://doi.org/10.3126/janr.v4i2.33950>
- Mankau, R. (1962). Soil fungistasis and nematophagous fungi. *Phytopathology*, 52, 611–615.
- Manueli, P. R., Waller, P. J., Faedo, M., & Mahommed, F. (1999). Biological control of nematode parasites of livestock in Fiji: screening of fresh dung of small ruminants for the presence of nematophagous fungi. *Veterinary Parasitology*, 81(1), 39–45. [https://doi.org/10.1016/S0304-4017\(98\)00241-6](https://doi.org/10.1016/S0304-4017(98)00241-6)
- Martínez-Medina, A., Fernandez, I., Lok, G. B., Pozo, M. J., Pieterse, C. M. J., & Van Wees, S. C. M. (2017). Shifting from priming of salicylic acid- to jasmonic acid-regulated defences by *Trichoderma* protects tomato against the root knot nematode *Meloidogyne incognita*. *New Phytologist*, 213(3), 1363–1377. <https://doi.org/10.1111/nph.14251>
- Maulana, I., Lubis, S. S., Harahap, D., Arskadius, N. U., & Concepcion, R. S. (2024). Antagonistic activity of *Trichoderma* sp. against pathogens in the leaves of *Allium ascalonicum* L. *Narra X*, 2(1). <https://doi.org/10.52225/narrax.v2i1.125>
- McCulloch, J. S. (1977). A survey of nematophagous fungi in Queensland. *Queensland Journal of Agricultural and Animal Sciences*, 34, 25–34.
- Mesa-Valle, C. M., Garrido-Cardenas, J. A., Cebrian-Carmona, J., Talavera, M., & Manzano-Agugliaro, F. (2020). Global research on plant nematodes. *Agronomy*, 10(8), 1148. <https://doi.org/10.3390/agronomy10081148>
- Messa, V. R., Torres da Costa, A. C., Kuhn, O. J., & Stroze, C. T. (2020). Nematophagous and endomycorrhizal fungi in the control of *Meloidogyne incognita* in soybean. *Rhizosphere*, 15. <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2020.100222>
- MIDA. (2023). *Cierre agrícola 2022-2023: programas agrícolas*.
- Minglian, Z., Minghe, M., & Keqin, Z. (2004). Characterization of a neutral serine protease and its full-length cDNA from the nematode-trapping fungus *Arthrobotrys oligospora*. *Mycologia*, 96(1), 16–22. <https://doi.org/10.1080/15572536.2005.11832991>

- Moo-Koh, F. A., Cristóbal-Alejo, J., Andrés, M. F., Martín, J., Reyes, F., Tun-Suárez, J. M., & Gamboa-Angulo, M. (2022). In vitro assessment of organic and residual fractions of nematicidal culture filtrates from thirteen tropical *Trichoderma* strains and metabolic profiles of most-active. *Journal of Fungi*, 8(1), 82. <https://doi.org/10.3390/jof8010082>
- Moosavi, M. R. (2020). Efficacy of microbial biocontrol agents in integration with other managing methods against phytoparasitic nematodes. In R. Ansari, R. Rizvi, & I. Mahmood (Eds.), *Management of Phytonematodes: Recent Advances and Future Challenges* (pp. 229–258). Springer. https://doi.org/10.1007/978-981-15-4087-5_10
- Moosavi, M. R., & Zare, R. (2016). Present status and the future prospects of microbial biopesticides in Iran. In H. B. Singh, B. K. Sarma, & C. Keswani (Eds.), *Agriculturally Important Microorganisms* (pp. 293–305). Springer. https://doi.org/10.1007/978-981-10-2576-1_17
- Moosavi, M. R., & Zare, R. (2020). Fungi as biological control agents of plant-parasitic nematodes. In J.-M. Mérillon & K. G. Ramawat (Eds.), *Plant Defence: Biological Control* (Vol. 2, pp. 333–384). Springer Nature. https://doi.org/10.1007/978-3-030-51034-3_14
- Mosquera-Espinosa, A. T., Bayman, P., & Otero, J. T. (2010). *Ceratobasidium* como hongo micorrízico de orquídeas en Colombia. *Acta Agronómica*, 59(3), 316–326. http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0120-28122010000300007&lng=en&nrm=iso&tlng=es
- Nandeesh, C. (2020). In vitro bioassay of *Meloidogyne incognita* juveniles against biocontrol agents. *Journal of Entomology and Zoology Studies*, 8(4), 338–340. <https://www.entomoljournal.com/archives/?year=2020&vol=8&issue=4&ArticleId=7129>
- Naves, R. L., & Campos, V. P. (1991). Ocorrência de fungos predadores de nematóides no sul de Minas Gerais e estudo da capacidade predatória e crescimento in vitro de alguns de seus isolados. *Nematologia Brasileira*, 15(2), 152–162.
- Nega, A. (2014). Review on concepts in biological control of plant pathogens. *Journal of Biology, Agriculture and Healthcare*, 4(27), 33–54.
- Nekoval, S. N., Churikova, A. K., Chernyakov, M. N., & Pridannikov, M. V. (2023). Primary screening of microorganisms against *Meloidogyne hapla* (Chitwood, 1949) under the conditions of laboratory and vegetative tests on tomato. *Plants*, 12(18), 3323. <https://doi.org/10.3390/plants12183323>

- Nicol, J. M., Turner, S. J., Coyne, D. L., Nijs, L. den, Hockland, S., & Maafi, Z. T. (2011). Current nematode threats to world agriculture. *Genomics and Molecular Genetics of Plant-Nematode Interactions*, 21–43. https://doi.org/10.1007/978-94-007-0434-3_2
- Nimgarri, H., Nazir, R., Fazil, K., & Yahyazai, M. (2024). Management of root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) in cucumber under protected cultivation system. *Journal of Natural Science Review*, 2(Special.Issue), 425–435. <https://doi.org/10.62810/jnsr.v2iSpecial.Issue.141>
- Nordbring-Hertz, B. (2004). Morphogenesis in the nematode-trapping fungus *Arthrobotrys oligospora* – an extensive plasticity of infection structures. *Mycologist*, 18(3), 125–133. <https://doi.org/10.1017/S0269915XO4003052>
- Nordbring-Hertz, B., Friman, E., & Mattiasson, B. (1982). A recognition mechanism in the adhesion of nematodes to nematode-trapping fungi. In T. C. Bøg-Hansen (Ed.), *Lectins - Biology, Biochemistry, Clinical Biochemistry* (Vol. 2, pp. 83–90). De Gruyter & Co. <https://doi.org/10.1515/9783111555928-008>
- Nordbring-Hertz, B., Jansson, H., & Tunlid, A. (2006). Nematophagous fungi. *Encyclopedia of Life Sciences*. <https://doi.org/10.1038/npg.els.0004293>
- Nordbring-Hertz, B., & Mattiasson, B. (1979). Action of a nematode-trapping fungus shows lectin-mediated host–microorganism interaction. *Nature*, 281(5731), 477–479. <https://doi.org/10.1038/281477a0>
- Nyangwire, B., Ocimati, W., Tazuba, A. F., Blomme, G., Alumai, A., & Onyilo, F. (2024). *Pleurotus ostreatus* is a potential biological control agent of root-knot nematodes in eggplant (*Solanum melongena*). *Frontiers in Agronomy*, 6. <https://doi.org/10.3389/fagro.2024.1464111>
- O'Bannon, J. H. (1977). Worldwide dissemination of *Radopholus similis* and its importance in crop production. *Journal of Nematology*, 9(1), 16–25.
- Ocampo-Gutiérrez, A. Y., Hernández-Velázquez, V. M., Aguilar-Marcelino, L., Cardoso-Taketa, A., Zamilpa, A., López-Arellano, M. E., González-Cortázar, M., Hernández-Romano, J., Reyes-Estebanez, M., & Mendoza-de Gives, P. (2021). Morphological and molecular characterization, predatory behaviour and effect of organic extracts of four nematophagous fungi from Mexico. *Fungal Ecology*, 49, 101004. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2020.101004>

- Oh, S.-Y., & Jang, Y. (2025). New *Tricoderma* species and six unrecorded species of endolichenic fungi isolated from lichens. *Mycobiology*, 53(4), 435–449. <https://doi.org/10.1080/12298093.2025.2519854>
- Oka, Y., Koltai, H., Bar-Eyal, M., Mor, M., Sharon, E., Chet, I., & Spiegel, Y. (2000). New strategies for the control of plant-parasitic nematodes. *Pest Management Science*, 56(11), 983–988. [https://doi.org/10.1002/1526-4998\(200011\)56:11<983::AID-PS233>3.0.CO;2-X](https://doi.org/10.1002/1526-4998(200011)56:11<983::AID-PS233>3.0.CO;2-X)
- Olivares-Bernabeu, C., López-Llorca, L. V., & Boag, B. (2003a). Nematodes and nematophagous fungi associated with *Citrus* fields and *Pinus halepensis-Quercus rotundifolia* forest soil. *Nematologia Mediterranea*, 31, 3–9. <https://journals.flvc.org/nemamedi/article/view/86718>
- Olivares-Bernabeu, C., López-Llorca, L. V., & Boag, B. (2003b). Nematodes and nematophagous fungi associated with *Citrus* fields and *Pinus halepensis-Quercus rotundifolia* forest soil. *Nematologia Mediterranea*, 31, 3–9.
- Onkendi, E. M., Kariuki, G. M., Marais, M., & Moleleki, L. N. (2014). The threat of root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) in Africa: a review. *Plant Pathology*, 63(4), 727–737. <https://doi.org/10.1111/ppa.12202>
- Palomares-Rius, J. E., Hasegawa, K., Siddique, S., & Vicente, C. S. L. (2021). Editorial: protecting our crops - approaches for plant parasitic nematode control. *Frontiers in Plant Science*, 12. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.726057>
- Peraza Padilla, W., Orozco Aceves, M., & Esquivel Hernández, A. (2014). Evaluación in vitro de hongos nematófagos en zonas arroceras de Costa Rica contra el nematodo agallador *Meloidogyne javanica*. *Agronomía Costarricense*, 38(2). <https://doi.org/10.15517/rac.v38i2.17271>
- Peraza-Padilla, W., Orozco-Aveces, M., Esquivel-Hernández, A., Rivera-Coto, G., & Chaverri-Fonseca, F. (2011). Aislamiento e identificación de hongos nematófagos nativos de zonas arroceras de Costa Rica. *Agronomía Mesoamericana*, 22(2), 233. <https://doi.org/10.15517/am.v22i2.11797>
- Pérez-Anzúrez, G., Olmedo-Juárez, A., von-Son de Fernex, E., Alonso-Díaz, M. Á., Delgado-Núñez, E. J., López-Arellano, M. E., González-Cortázar, M., Zamilpa, A., Ocampo-Gutierrez, A. Y., Paz-Silva, A., & Mendoza-de Gives, P. (2022). *Arthrobotrys musiformis* (Orbiliiales) kills *Haemonchus contortus* infective larvae (Trichostrongylidae) through its

- predatory activity and its fungal culture filtrates. *Pathogens*, 11(10), 1068. <https://doi.org/10.3390/pathogens11101068>
- Pérez-González, J. O., Ramírez-Rojas, S. G., Rocha-Rodríguez, R., Ornelas-Ocampo, K., Vázquez-Alvarado, J. M. P., Hernández-Guzmán, F. J., & Garduño-Audelo, M. (2023). In vitro antagonism of *Trichoderma* against *Rhizoctonia solani*. *Revista Mexicana de Fitopatología, Mexican Journal of Phytopathology*, 41(3). <https://doi.org/10.18781/R.MEX.FIT.2304-2>
- Perrine-Walker, F. M. (2021). Use of calcofluor white to study the trapping of *Pratylenchus coffeae* by nematophagous fungi *Arthrobotrys musiformis* and *Arthrobotrys oligospora*. *Australasian Plant Pathology*, 50(3), 357–364. <https://doi.org/10.1007/S13313-021-00781-5/METRICS>
- Perry, R. N., Wharton, D. A., & Clarke, A. J. (1982). The structure of the egg-shell of *Globodera rostochiensis* (Nematoda: Tylenchida). *International Journal for Parasitology*, 12(5), 481–485. [https://doi.org/10.1016/0020-7519\(82\)90080-7](https://doi.org/10.1016/0020-7519(82)90080-7)
- Persmark, L., & Jansson, H.-B. (2006). Nematophagous fungi in the rhizosphere of agricultural crops. *FEMS Microbiology Ecology*, 22(4), 303–312. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.1997.tb00382.x>
- Persmark, L., Mendoza, N. M., & Jansson, H.-B. (1995). Nematophagous fungi from agricultural soils of Central America. *Nematropica*, 25(2), 117–124.
- Pimentel, M. F., Srour, A. Y., Warner, A. J., Bond, J. P., Bradley, C. A., Rupe, J., Chilvers, M. I., Rojas, J. A., Jacobs, J. L., Little, C. R., Robertson, A. E., Giesler, L. J., Malvick, D., Wise, K., Tenuta, A., & Fakhoury, A. M. (2022). Ecology and diversity of culturable fungal species associated with soybean seedling diseases in the midwestern United States. *Journal of Applied Microbiology*, 132(5), 3797–3811. <https://doi.org/10.1111/jam.15507>
- Poveda, J. (2020). *Trichoderma parareesei* favors the tolerance of rapeseed (*Brassica napus* L.) to salinity and drought due to a chorismate mutase. *Agronomy*, 10(1), 118. <https://doi.org/10.3390/agronomy10010118>
- Price, N. S. (1994). Alternate cropping in the management of *Radopholus similis* and *Cosmopolites sordidus* two important pests of banana and plantain. *International Journal of Pest Management*, 40(3), 237–244. <https://doi.org/10.1080/09670879409371890>

- Priya, D. B., Somasekhar, N., Prasad, J. S., & Kirti, P. B. (2011). Transgenic tobacco plants constitutively expressing Arabidopsis NPR1 show enhanced resistance to root-knot nematode, *Meloidogyne incognita*. *BMC Research Notes*, 4. <https://doi.org/10.1186/1756-0500-4-231>
- Pulavarty, A., Egan, A., Karpinska, A., Horgan, K., & Kakouli-Duarte, T. (2021). Plant parasitic nematodes: a review on their behaviour, host interaction, management approaches and their occurrence in two sites in the republic of Ireland. *Plants*, 10(11). <https://doi.org/10.3390/plants10112352>
- Purba, R. T. T., Fauzi, F., Sari, R. W., Naibaho, D. C., Putri, Q. A., Maulana, A., Hastuti, L. D. S., & Punnapayak, H. (2022a). *Arthrobotrys thaumasia* and *Arthrobotrys musiformis* as biocontrol agents against *Meloidogyne hapla* on tomato plant. *Biodiversitas Journal of Biological Diversity*, 23(7). <https://doi.org/10.13057/biodiv/d230743>
- Purba, R. T. T., Fauzi, F., Sari, R. W., Naibaho, D. C., Putri, Q. A., Maulana, A., Hastuti, L. D. S., & Punnapayak, H. (2022b). *Arthrobotrys thaumasia* and *Arthrobotrys musiformis* as biocontrol agents against *Meloidogyne hapla* on tomato plant. *Biodiversitas Journal of Biological Diversity*, 23(7). <https://doi.org/10.13057/biodiv/d230743>
- Putri, A. H., Indarti, S., & Harjaka, T. (2021). Diversity and abundance of nematodes in soil treated with solarization treatments. *Biodiversitas Journal of Biological Diversity*, 22(7). <https://doi.org/10.13057/biodiv/d220708>
- Qiao, M., Du, X., Zhang, Z., Xu, J., & Yu, Z. (2018). Three new species of soil-inhabiting *Trichoderma* from southwest China. *MycoKeys*, 44, 63–80. <https://doi.org/10.3897/mycokeys.44.30295>
- Regmi, H., Nongmaithem, B. D., & Ngangbam, A. K. (2016). Biotic constraints in rice productivity with special reference to rice root nematode: *Hirschmanniella* spp. a review. *Journal of Global Agriculture and Ecology*, 5(3), 127–133.
- Requena, J. L. (2022). *Guía técnica: uso de plaguicidas en Panamá: indicación de riesgo e implementación de medidas de mitigación*. Ministerio de Desarrollo Agropecuario.
- Rey Páez, A. (2023). Plant-parasitic nematodes and their management: a focus on new nematicides. In S. Mukherjee & S. Ray (Eds.), *Nematodes - Ecology, Adaptation and Parasitism*. IntechOpen. <https://doi.org/10.5772/intechopen.1002237>

- Rockström, J., Steffen, W., Noone, K., Persson, Å., Chapin, F. S., Lambin, E. F., Lenton, T. M., Scheffer, M., Folke, C., Schellnhuber, H. J., Nykvist, B., de Wit, C. A., Hughes, T., van der Leeuw, S., Rodhe, H., Sörlin, S., Snyder, P. K., Costanza, R., Svedin, U., ... Foley, J. A. (2009). A safe operating space for humanity. *Nature*, 461(7263), 472–475. <https://doi.org/10.1038/461472a>
- Rosado, F. R., Germano, S., Carbonero, E. R., da Costa, S. M. G., Iacomini, M., & Kemmelmeier, C. (2003). Biomass and exopolysaccharide production in submerged cultures of *Pleurotus ostreatoroseus* Sing. and *Pleurotus ostreatus* “florida” (Jack.: Fr.) Kummer. *Journal of Basic Microbiology*, 43(3), 230–237. <https://doi.org/10.1002/jobm.200390026>
- Rosas-Medina, M., Maciá-Vicente, J. G., & Piepenbring, M. (2020). Diversity of fungi in soils with different degrees of degradation in Germany and Panama. *Mycobiology*, 48(1), 20–28. <https://doi.org/10.1080/12298093.2019.1700658>
- Rosas-Medina, M., & Piepenbring, M. (2018). New records of microfungi from degraded soil close to dry seasonal forest in Western Panama. *Nova Hedwigia*, 106(3–4), 403–426. https://doi.org/10.1127/nova_hedwigia/2017/0442
- Rudolph, R. E., Bajek, V., & Munir, M. (2023). Effects of soil solarization and grafting on tomato yield and southern root-knot nematode population densities. *HortScience*, 58(11), 1443–1449. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI17396-23>
- Rusinque, L., Nóbrega, F., Cordeiro, L., Lima, A., Andrade, S., & Inácio, M. L. (2022). Root-knot nematode species associated with horticultural crops in the Island of Azores, Portugal. *Horticulturae*, 8(2), 101. <https://doi.org/10.3390/horticulturae8020101>
- Sáenz, V., Lizcano Salas, A. F., Gené, J., & Celis Ramírez, A. M. (2024). *Fusarium* and *Neocosmospora*: fungal priority pathogens in laboratory diagnosis. *Critical Reviews in Microbiology*, 1–14. <https://doi.org/10.1080/1040841X.2024.2369693>
- Saharan, R., Patil, J. A., Yadav, S., Kumar, A., & Goyal, V. (2023). The nematicidal potential of novel fungus, *Trichoderma asperellum* FbMi6 against *Meloidogyne incognita*. *Scientific Reports*, 13(1), 6603. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-33669-z>
- Sahebani, N., & Hadavi, N. (2008). Biological control of the root-knot nematode *Meloidogyne javanica* by *Trichoderma harzianum*. *Soil Biology and Biochemistry*, 40(8), 2016–2020. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2008.03.011>

- Sai, V. S., R, S., Krishnadas, N., & B, G. (2025). Major pests of sugarcane. In A. Venkateshaiah, S. Hembram, A. S. Mahale, D. N. Roy, & Y. M (Eds.), *Insect Pest Management in Field Crops and Stored Grains* (pp. 59–65). National Press Associates.
- Samara, R. (2022). Evaluation of 11 potential trap crops for root-knot nematode (RKN) control under glasshouse conditions. *Open Agriculture*, 7(1), 61–68. <https://doi.org/10.1515/opag-2022-0074>
- Samuels, G. J., Dodd, S. L., Lu, B.-S., Petrini, O., Schroers, H.-J., & Druzhinina, I. S. (2006). The *Trichoderma koningii* aggregate species. *Studies in Mycology*, 56, 67–133. <https://doi.org/10.3114/sim.2006.56.03>
- Samuels, G. J., Lieckfeldt, E., & Nirenberg, H. I. (1999). *Trichoderma asperellum*, a new species with warted conidia, and redescription of *T. viride*. *Sydowia*, 51, 71–88.
- Sánchez Miranda, M. D., Moreno Mayorga, L. F., & Páramo Aguilera, L. A. (2021). Identificación morfológica y molecular de especies autóctonas *Trichoderma* spp., aisladas de suelos de importancia agrícola. *Revista Ciencia y Tecnología El Higo*, 11(1), 26–42. <https://doi.org/10.5377/elhigo.v11i1.11715>
- Sánchez Portillo, J. F., Lugo García, G. A., Mundo Ocampo, M., Reyes Olivas, Á., Tandingan, I. D. L., & Ole Becker, J. (2017). Búsqueda y aislamiento de hongos nematófagos vs *Meloidogyne* spp. en el norte de Sinaloa, México. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 7(8). <https://doi.org/10.29312/remexca.v7i8.95>
- Sánchez-Martínez, E., Aguilar-Marcelino, L., Hernández-Romano, J., Castañeda-Ramírez, G. S., & Mendoza-de-Gives, P. (2021). Taxonomic and biological characterization and predatory activity of four nematophagous fungi isolates of *Arthrobotrys* species from Tapachula, Chiapas, Mexico. *Archives of Agronomy and Soil Science*, 69(3), 327–343. <https://doi.org/10.1080/03650340.2021.1994141>
- Sánchez-Martínez, E., Aguilar-Marcelino, L., Hernández-Romano, J., Castañeda-Ramírez, G. S., & Mendoza-de-Gives, P. (2023). Taxonomic and biological characterization and predatory activity of four nematophagous fungi isolates of *Arthrobotrys* species from Tapachula, Chiapas, Mexico. *Archives of Agronomy and Soil Science*, 69(3), 327–343. <https://doi.org/10.1080/03650340.2021.1994141>

- Sandoval-Denis, M., & Crous, P. W. (2018). Removing chaos from confusion: assigning names to common human and animal pathogens in *Neocosmospora*. *Persoonia - Molecular Phylogeny and Evolution of Fungi*, 41(1), 109–129. <https://doi.org/10.3767/persoonia.2018.41.06>
- Sandoval-Ruiz, R., & Grabau, Z. J. (2023). Reniform nematode management using winter crop rotation and residue incorporation methods in greenhouse experiments. *Journal of Nematology*, 55(1). <https://doi.org/10.2478/jofnem-2023-0035>
- Sasser, J. N., Freckman, D. W., Veech, J. A., & Dickson editors, D. W. (1987). A world perspective on nematology: the role of the Society. *Vistas on Nematology: A Commemoration of the Twenty-Fifth Anniversary of the Society of Nematologists*.
- Sato, K., Kadota, Y., & Shirasu, K. (2019). Plant immune responses to parasitic nematodes. *Frontiers in Plant Science*, 10. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01165>
- Savary, S., Willocquet, L., Pethybridge, S. J., Esker, P., McRoberts, N., & Nelson, A. (2019). The global burden of pathogens and pests on major food crops. *Nature Ecology & Evolution*, 3(3), 430–439. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0793-y>
- Saxena, G. (2008). Observations on the occurrence of nematophagous fungi in Scotland. *Applied Soil Ecology*, 39(3), 352–357. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2008.02.003>
- Sayed, M., Abdel-rahman, T., Ragab, A., & Abdellatif, A. (2019). Biocontrol of root-knot nematode *Meloidogyne incognita* by chitinolytic *Trichoderma* spp. *Egyptian Journal of Agronematology*, 18(1), 30–47. <https://doi.org/10.21608/ejaj.2019.52842>
- Scholte, K. (2000). Effect of potato used as a trap crop on potato cyst nematodes and other soil pathogens and on the growth of a subsequent main potato crop. *Annals of Applied Biology*, 136(3), 229–238. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2000.tb00029.x>
- Schumann, G. L. (1991). Plant diseases: their biology and social impact. In *American Journal of Alternative Agriculture* (Vol. 6, pp. 188–189). Cambridge University. <https://doi.org/10.1017/S0889189300004252>
- Sebumpan, R., Guiritan, K. R., Suan, M., Abapo, C. J., Bhat, A. H., Machado, R. A. R., Nimkingrat, P., & Sumaya, N. H. (2022). Morphological and molecular identification of *Trichoderma asperellum* isolated from a dragon fruit farm in the southern Philippines and its pathogenicity against the larvae of the super worm, *Zophobas morio* (Fabricius, 1776) (Coleoptera: Tenebrionidae). *Egyptian Journal of Biological Pest Control*, 32(1), 47. <https://doi.org/10.1186/s41938-022-00548-0>

- Segers, R., Butt, T. M., Kerry, B. R., & Peberdy, J. F. (1994). The nematophagous fungus *Verticillium chlamydosporium* produces a chymoelastase-like protease which hydrolyses host nematode proteins in situ. *Microbiology*, 140(10), 2715–2723. <https://doi.org/10.1099/00221287-140-10-2715>
- Sharon, E., Chet, I., Viterbo, A., Bar-Eyal, M., Nagan, H., Samuels, G. J., & Spiegel, Y. (2007). Parasitism of *Trichoderma* on *Meloidogyne javanica* and role of the gelatinous matrix. *European Journal of Plant Pathology*, 118(3), 247–258. <https://doi.org/10.1007/s10658-007-9140-x>
- Shukuru, B. N., Politaeva, N. A., Sharma, N. R., Akhtar, N., TS, A., & Rana, M. (2024). Bioagents and beyond: harnessing the diversity of nematophagous microorganisms and predators for sustainable management of plant-parasitic nematodes. *Journal of Phytopathology*, 172(6). <https://doi.org/10.1111/jph.70005>
- Sikandar, A., Zhang, M. Y., Wang, Y. Y., Zhu, X. F., Liu, X. Y., Fan, H. Y., Xuan, Y. H., Chen, L. J., & Duan, Y. X. (2020). Review article: *Meloidogyne incognita* (root-knot nematode) a risk to agriculture. *Applied Ecology and Environmental Research*, 18(1). https://doi.org/10.15666/aeer/1801_16791690
- Singh, K. P., Stephen, R. A., & Vaish, S. S. (1996). Pathogenicity and development of *Catenaria anguillulae* on some nematodes. *Mycological Research*, 100(10), 1204–1206. [https://doi.org/10.1016/S0953-7562\(96\)80181-X](https://doi.org/10.1016/S0953-7562(96)80181-X)
- Singh, K. P., Vaish, S. S., Kumar, N., Singh, K. D., & Kumari, M. (2012). *Catenaria anguillulae* as an efficient biological control agent of *Anguina tritici* in vitro. *Biological Control*, 61(3), 185–193. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2012.02.005>
- Singh, U. B., Sahu, A., Sahu, N., Singh, R. K., Renu, Prabha, R., Singh, D. P., Sarma, B. K., & Manna, M. C. (2012). Co-inoculation of *Dactylaria brochopaga* and *Monacrosporium eudermatum* affects disease dynamics and biochemical responses in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) to enhance bio-protection against *Meloidogyne incognita*. *Crop Protection*, 35, 102–109. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2012.01.002>
- Singh, U. B., Sahu, A., Sahu, N., Singh, R. K., Renu, Singh, D. K., Singh, B. P., Jaiswal, R. K., Singh, D. P., Rai, J. P., Manna, M. C., Singh, K. P., Srivastava, J. S., Subba Rao, A., & Rajendra Prasad, S. (2013). Nematophagous fungi: *Catenaria anguillulae* and *Dactylaria brochopaga* from seed galls as potential biocontrol agents of *Anguina tritici* and *Meloidogyne*

- graminicola* in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Biological Control*, 67(3), 475–482. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2013.10.002>
- Singh, U. B., Sahu, A., Singh, R. K., Singh, D. P., Meena, K. K., Srivastava, J. S., Renu, & Manna, M. C. (2012). Evaluation of biocontrol potential of *Arthrobotrys oligospora* against *Meloidogyne graminicola* and *Rhizoctonia solani* in rice (*Oryza sativa* L.). *Biological Control*, 60(3), 262–270. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2011.10.006>
- Smith, E. F. (1899). *Wilt disease of cotton, watermelon, and cowpea (Neocosmospora nov. gen.)* (Vol. 17). U.S. Department of Agriculture.
- Soares, A. C. F., Sousa, C. D. S., Coimbra, J. L., Machado, G. D. S., Garrido, M. D. S., & Almeida, N. D. S. (2006). Predatory ability of *Arthrobotrys musiformis* and *Monacrosporium thaumasium* on *Scutellonema bradys*. *Scientia Agricola*, 63(4), 396–398. <https://doi.org/10.1590/S0103-90162006000400011>
- Soares, F. E. de F., Sufiate, B. L., & de Queiroz, J. H. (2018). Nematophagous fungi: far beyond the endoparasite, predator and ovicidal groups. *Agriculture and Natural Resources*, 52(1). <https://doi.org/10.1016/j.anres.2018.05.010>
- Soto-Barrientos, N., de Oliveira, J., Vega-Obando, R., Montero-Caballero, D., Vargas, B., Hernández-Gamboa, J., & Orozco-Solano, C. (2011). In-vitro predatory activity of nematophagous fungi from Costa Rica with potential use for controlling sheep and goat parasitic nematodes. *Revista de Biología Tropical*, 59(1), 37–52. http://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0034-77442011000100004&lng=en&nrm=iso&tlng=en
- Sri Hastuti, L. D., & Faull, J. (2018). Wheat bran soil inoculant of sumateran nematode-trapping fungi as biocontrol agents of the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* on deli tobacco (*Nicotiana tabaccum* L.) cv. deli 4. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 130(1), 012009. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/130/1/012009>
- Stapleton, J. J., & DeVay, J. E. (1982). Effect of soil solarization on populations of selected soil-borne microorganisms and growth of deciduous fruit tree seedlings. *Phytopathology*, 72, 323–326.
- Starr, J. L., Bridge, J., & Cook, R. (2002). Resistance to plant-parasitic nematodes: history, current use and future potential. In J. L. Starr, J. Bridge, & R. Cook (Eds.), *Plant resistance to*

- parasitic nematodes* (pp. 1–22). CABI Publishing.
<https://doi.org/10.1079/9780851994666.0001>
- Steffen, W., Richardson, K., Rockström, J., Cornell, S. E., Fetzer, I., Bennett, E. M., Biggs, R., Carpenter, S. R., de Vries, W., de Wit, C. A., Folke, C., Gerten, D., Heinke, J., Mace, G. M., Persson, L. M., Ramanathan, V., Reyers, B., & Sörlin, S. (2015). Planetary boundaries: guiding human development on a changing planet. *Science*, 347(6223).
<https://doi.org/10.1126/science.1259855>
- Stirling, G. R. (2011). Biological control of plant-parasitic nematodes: an ecological perspective, a review of progress and opportunities for further research. In K. Davies & Y. Spiegel (Eds.), *Control of Plant-Parasitic Nematodes: Progress in Biological Control* (Vol. 11, pp. 1–38). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9648-8_1
- Stirling, G. R. (2014). *Biological control of plant-parasitic nematodes: soil ecosystem management in sustainable agriculture* (2nd ed.). CABI.
<https://doi.org/10.1079/9781780644158.0000>
- 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*, 92(1), 357–368. <https://doi.org/10.1111/brv.12233>
- Subbotin, S. A., Palomares-Rius, J. E., & Castillo, P. (2021). Taxonomic History. In D. J. Hunt & R. N. Perry (Eds.), *Systematics of Root-knot Nematodes (Nematoda: Meloidogynidae)* (Vol. 14, pp. 1–3). Brill. https://doi.org/10.1163/9789004387584_002
- Subedi, S., Thapa, B., & Shrestha, J. (2020). Root-knot nematode (*Meloidogyne incognita*) and its management: a review. *Journal of Agriculture and Natural Resources*, 3(2), 21–31.
<https://doi.org/10.3126/janr.v3i2.32298>
- Sun, X., Liao, J., Lu, J., Lin, R., Zou, M., Xie, B., & Cheng, X. (2024). Parasitism of *Hirsutella rhossiliensis* on different nematodes and its endophytism promoting plant growth and resistance against root-knot nematodes. *Journal of Fungi*, 10(1), 68.
<https://doi.org/10.3390/jof10010068>
- Sünder, A., & Lysek, G. (1988). Quantitative investigations on nematode-trapping hyphomycetes from woodland soils. *FEMS Microbiology Letters*, 53(5), 285–290.
<https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.1988.tb02674.x-i1>

- Surma, S., H., S., M., M., Dar, M. S., Padder, B. A., Khan, I., Mushtaq, K., M., M., K., S., Nabi, A., Lone, M. A., Mir, S. S., Callis, O., & Shah, M. D. (2025). Morpho-cultural and molecular characterization of *Trichoderma* species from the northwestern himalayan apple rhizosphere of India. *Scientific Reports*, 15(1), 26320. <https://doi.org/10.1038/s41598-025-12086-4>
- Szabó, M., Csepregi, K., Gálber, M., Virányi, F., & Fekete, C. (2012). Control plant-parasitic nematodes with *Trichoderma* species and nematode-trapping fungi: The role of chi18-5 and chi18-12 genes in nematode egg-parasitism. *Biological Control*, 63(2), 121–128. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2012.06.013>
- Tazi, H., Hamza, M. A., Hallouti, A., Benjlil, H., Idhmida, A., Furze, J. N., Paulitz, T. C., Mayad, E. H., Boubaker, H., & El Mousadik, A. (2021). Biocontrol potential of nematophagous fungi against *Meloidogyne* spp. infecting tomato. *Organic Agriculture*, 11(1). <https://doi.org/10.1007/s13165-020-00325-z>
- Terra, W. C., Campos, V. P., Martins, S. J., Costa, L. S. A. S., da Silva, J. C. P., Barros, A. F., López, L. E., Santos, T. C. N., Smant, G., & Oliveira, D. F. (2018). Volatile organic molecules from *Fusarium oxysporum* strain 21 with nematicidal activity against *Meloidogyne incognita*. *Crop Protection*, 106, 125–131. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2017.12.022>
- Thao, L. D., Anh, P. T., Trang, T. T. T., Khanh, T. N., Hien, L. T., Binh, V. T. P., Thanh, H. M., & Thanh, D. T. (2021). *Fusarium falciforme*, a pathogen causing wilt disease of chrysanthemum in Vietnam. *New Disease Reports*, 43(2). <https://doi.org/10.1002/ndr2.12013>
- Tian, T., Gheysen, G., Kyndt, T., Mo, C., Xiao, X., Lv, Y., Long, H., Wang, G., & Xiao, Y. (2024). Pepper root exudate alleviates cucumber root-knot nematode infection by recruiting a rhizobacterium. *Plant Communications*, 101139. <https://doi.org/10.1016/j.xplc.2024.101139>
- Tileubayeva, Z., Avdeenko, A., Avdeenko, S., Stroiteleva, N., & Kondrashev, S. (2021). Plant-parasitic nematodes affecting vegetable crops in greenhouses. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 28(9), 5428–5433. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2021.05.075>
- Tiwari, S., Manandhar, H. K., Pandey, P., & Nath, S. S. (2024). Prevalence and distribution of rice root knot nematode in rice nurseries in Chitwan and Lamjung districts of Nepal. *Agronomy Journal of Nepal*, 8, 189–193. <https://doi.org/10.3126/ajnl.v8i1.70860>
- Tondje, P. R., Roberts, D. P., Bon, M. C., Widmer, T., Samuels, G. J., Ismaiel, A., Begoude, A. D., Tchana, T., Nyemb-Tshomb, E., Ndoumbe-Nkeng, M., Bateman, R., Fontem, D., & Hebbbar, K. P. (2007). Isolation and identification of mycoparasitic isolates of *Trichoderma*

- asperellum* with potential for suppression of black pod disease of cacao in Cameroon. *Biological Control*, 43(2), 202–212. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2007.08.004>
- Townshend, J. L., Meskine, M., & Barron, G. L. (1989). Biological control of *Meloidogyne hapla* on alfalfa and tomato with the fungus *Meria coniospora*. *Journal of Nematology*, 21(2), 179–183.
- Trudgill, D. L., & Blok, V. C. (2001). Apomictic, polyphagous root-knot nematodes: exceptionally successful and damaging biotrophic root pathogens. *Annu Rev Phytopathol*, 39, 53–77. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.39.1.53>
- Tunlid, A., Johansson, T., & Nordbring-Hertz, B. (1991). Surface polymers of the nematode-trapping fungus *Arthrobotrys oligospora*. *Journal of General Microbiology*, 137(6), 1231–1240. <https://doi.org/10.1099/00221287-137-6-1231>
- Tunlid, A., Nivens, D. E., Jansson, H.-B., & White, D. C. (1991). Infrared monitoring of the adhesion of *Catenaria anguillulae* zoospores to solid surfaces. *Experimental Mycology*, 15(3), 206–214. [https://doi.org/10.1016/0147-5975\(91\)90022-6](https://doi.org/10.1016/0147-5975(91)90022-6)
- Tunlid, A., Rosen, S., Ek, B., & Rask, L. (1994). Purification and characterization of an extracellular serine protease from the nematode-trapping fungus *Arthrobotrys oligospora*. *Microbiology*, 140(7), 1687–1695. <https://doi.org/10.1099/13500872-140-7-1687>
- Ugalde-Monge, B., Artavia-Carmona, R., Hilje-Rodríguez, I., & Peraza-Padilla, W. (2024). Identificación morfológica y molecular de potenciales hongos nematófagos en fincas bananeras de la región Huetar Atlántica de Costa Rica. *Agronomía Costarricense*, 111–130. <https://doi.org/10.15517/rac.v48i2.62489>
- Vaish, S. S., & Singh, K. P. (2002). Distribution of *Catenaria anguillulae* Sorokin, a facultative endoparasite of nematodes in soils from different locations of India. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 18(1), 65–67. <https://doi.org/10.1023/A:1013948129910>
- van den Hoogen, J., Geisen, S., Routh, D., Ferris, H., Traunsperger, 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. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1418-6>

- Varela-Benavides, I., Durán-Mora, J., & Guzmán-Hernández, T. (2017). Evaluación in vitro de diez cepas de hongos nematófagos para el control de *Meloidogyne exigua*, *Meloidogyne incognita* y *Radopholus similis*. *Revista Tecnología En Marcha*, 30(1), 27. <https://doi.org/10.18845/tm.v30i1.3062>
- Veloso, J. S., Câmara, M. P. S., & Souza, R. M. (2021). Guava decline: updating its etiology from ‘*Fusarium solani*’ to *Neocosmospora falciformis*. *European Journal of Plant Pathology*, 159(2), 455–460. <https://doi.org/10.1007/s10658-020-02161-z>
- Verdejo, S. (2005). Control biológico de nematodos fitoparasitos. *El Control Biológico de Plagas y Enfermedades*, 5, 153–166.
- Větrovský, T., Morais, D., Kohout, P., Lepinay, C., Algora, C., Awokunle Hollá, S., Bahnmann, B. D., Bílohnědá, K., Brabcová, V., D’Alò, F., Human, Z. R., Jomura, M., Kolařík, M., Kvasničková, J., Lladó, S., López-Mondéjar, R., Martinović, T., Mašínová, T., Meszárošová, L., ... Baldrian, P. (2020). GlobalFungi, a global database of fungal occurrences from high-throughput-sequencing metabarcoding studies. *Scientific Data*, 7(1), 228. <https://doi.org/10.1038/s41597-020-0567-7>
- Viterbo, A., Inbar, J., Hadar, Y., & Chet, I. (2007). Plant disease biocontrol and induced resistance via fungal mycoparasites. In C. Kubicek & I. Druzhinina (Eds.), *The Mycota* (pp. 127–146). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-540-71840-6_8
- Walia, R. K., & Khan, M. R. (2023). Root-knot Nematodes (*Meloidogyne* spp.). In F. Ahmad & G. N. Blázquez (Eds.), *Root-Galling Disease of Vegetable Plants* (pp. 1–60). Springer Nature. https://doi.org/10.1007/978-981-99-3892-6_1
- 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), 1735. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9081735>
- Wang, C., Lower, S., & Williamson, V. M. (2009). Application of Pluronic gel to the study of root-knot nematode behaviour. *Nematology*, 11(3), 453–464. <https://doi.org/10.1163/156854109X447024>
- Warmerdam, S., Sterken, M. G., van Schaik, C., Oortwijn, M. E. P., Sukarta, O. C. A., Lozano-Torres, J. L., Dicke, M., Helder, J., Kammenga, J. E., Goverse, A., Bakker, J., & Smant, G. (2018). Genome-wide association mapping of the architecture of susceptibility to the root-

- knot nematode *Meloidogyne incognita* in *Arabidopsis thaliana*. *New Phytologist*, 218(2), 724–737. <https://doi.org/10.1111/nph.15034>
- White, T., Bruns, T., Lee, S., & Taylor, J. (1990). Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In M. A. Innis, T. J. White, & J. J. Sninsky (Eds.), *PCR Protocols: PCR - Protocols and Applications - A Laboratory Manual* (Vol. 18, pp. 315–322). Academic Press, Inc. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-372180-8.50042-1>
- Williamson, V. M., & Gleason, C. A. (2003). Plant–nematode interactions. *Current Opinion in Plant Biology*, 6(4), 327–333. [https://doi.org/10.1016/S1369-5266\(03\)00059-1](https://doi.org/10.1016/S1369-5266(03)00059-1)
- Williamson, V. M., & Hussey, R. S. (1996). Nematode pathogenesis and resistance in plants. *The Plant Cell*, 8(10), 1735–1745. <https://doi.org/10.1105/tpc.8.10.1735>
- Wu, Q., Sun, R., Ni, M., Yu, J., Li, Y., Yu, C., Dou, K., Ren, J., & Chen, J. (2017). Identification of a novel fungus, *Trichoderma asperellum* GDFS1009, and comprehensive evaluation of its biocontrol efficacy. *PLOS ONE*, 12(6), e0179957. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0179957>
- Wyss, U., Grundler, F. M. W., & Munch, A. (1992). The parasitic behaviour of second-stage juveniles of *Meloidogyne incognita* in roots of *Arabidopsis thaliana*. *Nematologica*, 38(1–4), 98–111. <https://doi.org/10.1163/187529292X00081>
- Yadav, B., Singh, U. B., Malviya, D., Vishwakarma, S. K., Ilyas, T., Shafi, Z., Shahid, M., & Singh, H. V. (2023). Nematophagous fungi: biology, ecology and potential application. In *Detection, Diagnosis and Management of Soil-borne Phytopathogens*. https://doi.org/10.1007/978-981-19-8307-8_12
- Yang, J., Huang, X., Tian, B., Sun, H., Duan, J., Wu, W., & Zhang, K. (2005). Characterization of an extracellular serine protease gene from the nematophagous fungus *Lecanicillium psalliotae*. *Biotechnology Letters*, 27(17), 1329–1334. <https://doi.org/10.1007/s10529-005-0482-1>
- Yang, J., Huang, X., Tian, B., Wang, M., Niu, Q., & Zhang, K. (2005). Isolation and characterization of a serine protease from the nematophagous fungus, *Lecanicillium psalliotae*, displaying nematocidal activity. *Biotechnology Letters*, 27(15), 1123–1128. <https://doi.org/10.1007/s10529-005-8461-0>

- Yang, J., Tian, B., Liang, L., & Zhang, K. Q. (2007). Extracellular enzymes and the pathogenesis of nematophagous fungi. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 75(1), 21–31. <https://doi.org/10.1007/s00253-007-0881-4>
- Yang, J., & Zhang, K.-Q. (2014). Biological control of plant-parasitic nematodes by nematophagous fungi. In K.-Q. Zhang & K. D. Hyde (Eds.), *Nematode-Trapping Fungi* (Vol. 23, pp. 231–262). Springer. https://doi.org/10.1007/978-94-017-8730-7_5
- Youssef, M. M. A., & El-Nagdi, W. M. A. (2021). New approach for biocontrolling root-knot nematode, *Meloidogyne incognita* on cowpea by commercial fresh oyster mushroom (*Pleurotus ostreatus*). *Jordan Journal of Biological Sciences*, 14(01), 173–177. <https://doi.org/10.54319/jjbs/140122>
- Zhang, F., Boonmee, S., Bhat, J. D., Xiao, W., & Yang, X.-Y. (2022). New *Arthrobotrys* nematode-trapping species (Orbiliaceae) from terrestrial soils and freshwater sediments in China. *Journal of Fungi*, 8(7), 671. <https://doi.org/10.3390/jof8070671>
- Zhang, F., Zhou, X.-J., Monkai, J., Li, F.-T., Liu, S.-R., Yang, X.-Y., Wen, X., & Hyde, K. D. (2020). Two new species of nematode-trapping fungi (*Dactylellina*, Orbiliaceae) from burned forest in Yunnan, China. *Phytotaxa*, 452(1), 65–74. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.452.1.6>
- Zhang, S., Gan, Y., & Xu, B. (2015). Biocontrol potential of a native species of *Trichoderma longibrachiatum* against *Meloidogyne incognita*. *Applied Soil Ecology*, 94, 21–29. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2015.04.010>
- Zhang, S., Gan, Y., Xu, B., & Xue, Y. (2014). The parasitic and lethal effects of *Trichoderma longibrachiatum* against *Heterodera avenae*. *Biological Control*, 72, 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2014.01.009>
- Zheng, H., Qiao, M., Lv, Y., Du, X., Zhang, K.-Q., & Yu, Z. (2021). New species of *Trichoderma* isolated as endophytes and saprobes from southwest China. *Journal of Fungi*, 7(6), 467. <https://doi.org/10.3390/jof7060467>
- Ziska, L. H., Bradley, B. A., Wallace, R. D., Barger, C. T., LaForest, J. H., Choudhury, R. A., Garrett, K. A., & Vega, F. E. (2018). Climate change, carbon dioxide, and pest biology, managing the future: coffee as a case study. *Agronomy*, 8(8), 152. <https://doi.org/10.3390/agronomy8080152>

Zuckerman, B. M., & Jansson, H.-B. (1984). Nematode chemotaxis and possible mechanisms of host/prey recognition. *Annual Review of Phytopathology*, 22(1), 95–113.
<https://doi.org/10.1146/annurev.py.22.090184.000523>

CAPÍTULO VII: ANEXOS

A continuación, se incluirán anexos como fotografías, documentos y archivos recopilados durante el proceso de investigación, los cuales resultan indispensables para la evidencia y respaldo metodológico del estudio:



Figura 35. Muestreo #1: Finca de tomate localizada en Río Sereno, Provincia de Chiriquí.

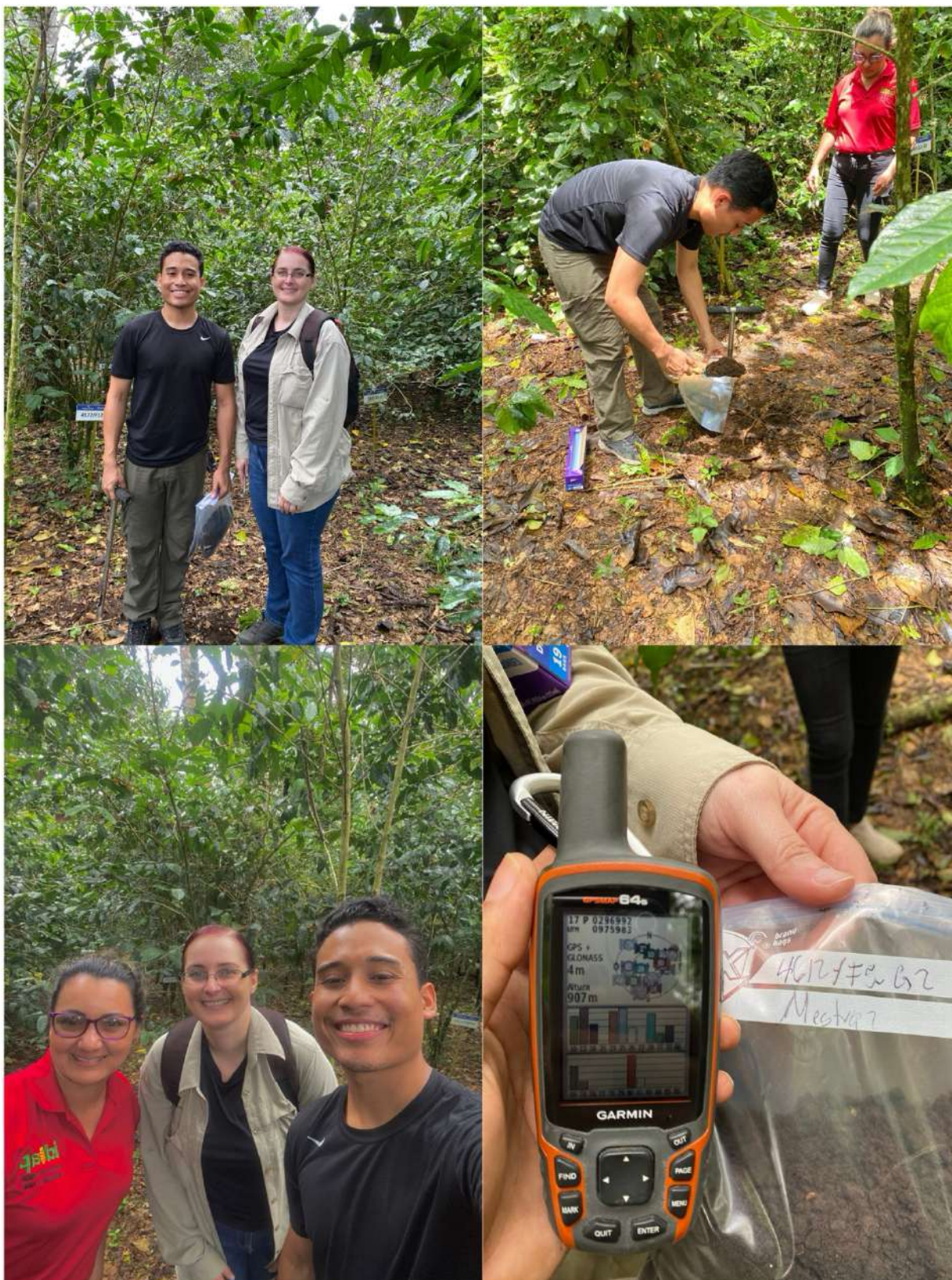


Figura 36. Muestreo #2 en la finca de café del IDIAP sede Río Sereno, Provincia de Chiriquí. Se encontraban conmigo la Dra. Tina A. Hofmann y la Ing. Karina Castro, MSc.



Figura 37. Metodología de Barron (1977), para el aislamiento y cultivo de los hongos nematófagos en AA.



Figura 38. Realizando inoculaciones de nematodos a los hongos cultivados previamente en medios agar-agua, Estación Experimental IDIAP-sede Cerro Punta, Provincia de Chiriquí.



Figura 39. Fotografías de algunos procesos en la extracción de ADN fúngico, PCR y electroforesis en gel.

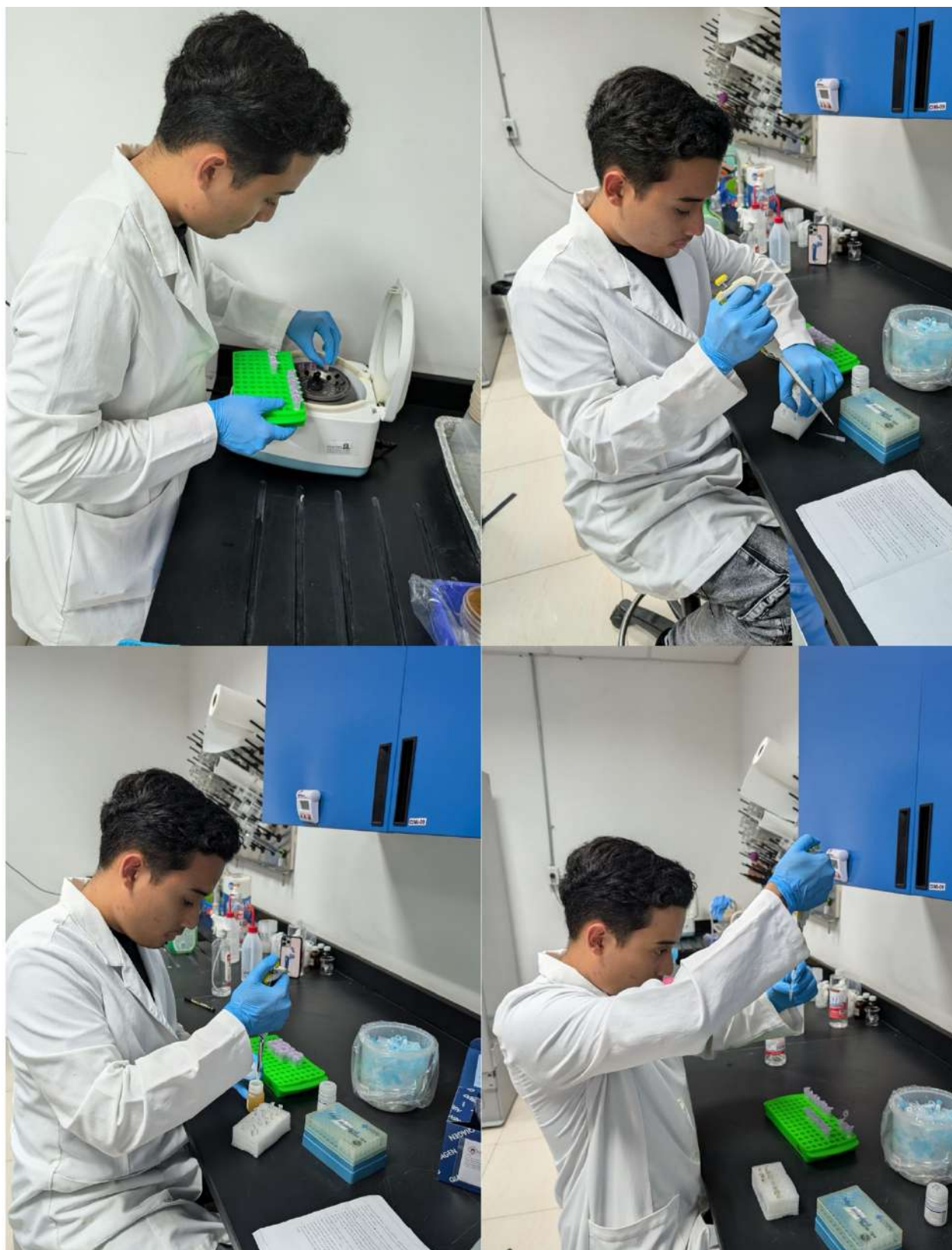


Figura 40. Fotografías de la purificación de los productos de PCR mediante uso de Kit QIAGEN.

 Código 008-25	UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE CHIRIQUÍ CENTRO DE INVESTIGACIÓN EN BIOQUÍMICA Y QUÍMICA APLICADA REPORTE DE RESULTADOS	 Versión 02

DATOS DE REFERENCIA	
Unidad Solicitante: Dra Tina Hoffman / CIMI Dirección: PACYT Email: Teléfono:	Fecha de análisis: 28-01-2025 Fecha de recepción de muestras: 28-01-2025 Fecha de reporte: 28-01-2025 Matriz de la muestra: ADN Analista responsable: Onix Araúz
ANÁLISIS DE LABORATORIO	
Especificaciones instrumentales:	
Equipo: Espectrofotómetro	Marca: SHIMADZU Modelo: Biospec-nano

Código de muestra	Concentración ADN (ng/μL)	OD260/280	OD260/230
CV01	5.61	2.49	0.34
CV01 1	5.04	2.61	0.31
CV02	4.03	1.65	0.06
CV03	4.74	2.77	0.05
CV04	9.67	4.28	0.06
CV05	6.29	3.80	0.07
CV06	3.23	3.62	0.03
CV07	6.10	9.98	0.06
CV07 1	3.25	3.19	0.04
CV07 2	6.77	13.62	0.07
CV07 3	2.51	3.00	0.03
CV08	2.28	4.20	0.10
CV08 1	2.35	3.41	0.11
CV09	3.27	2.61	0.06
CV010	2.41	3.07	0.31
CV010 1	2.02	-22.19	0.25
CV010 2	4.90	8.29	0.31
CV011	4.66	3.27	0.02
CV012	4.04	7.77	0.01
CV012 1	3.72	11.48	0.01
CV012 2	3.32	-34.16	0.01
CV013	4.41	2.57	0.15
CV013 1	3.81	3.07	0.13
CV014	3.73	3.54	0.02

Figura 41. Informe de análisis de medición de las cantidades de ADN fúngico extraído por muestra, mediante espectrofotometría de masas. La única cepa faltante es la CV15, esto debido a que tardó en crecer.

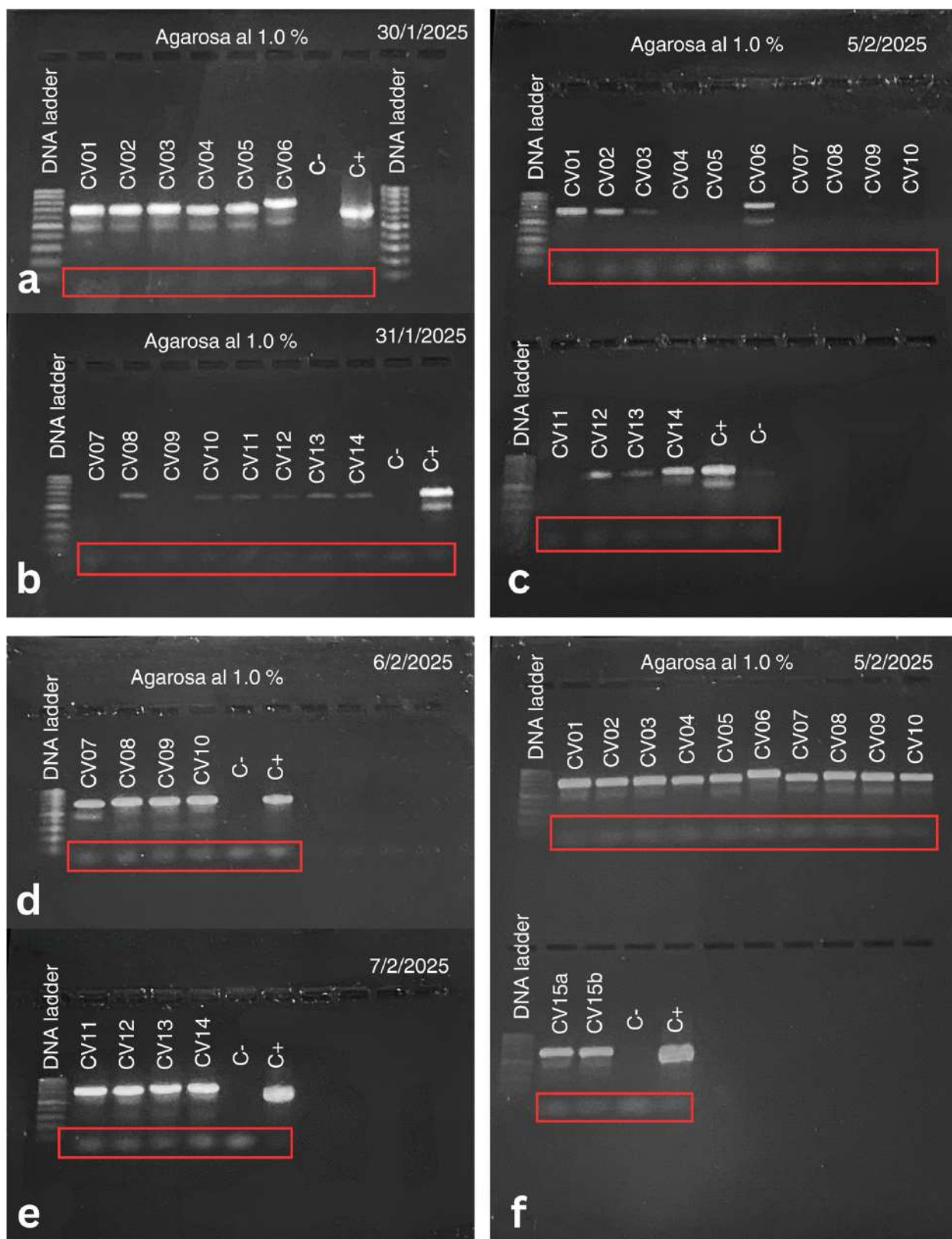


Figura 42. Pruebas de PCR de los hongos analizados en el estudio. a) PCR #1. b) PCR #2. c) PCR #3. d) PCR #4. e) PCR #5. f) PCR #6. El recuadro en rojo delimita los dímeros y cebadores utilizados.

Secuencias consensos de las cepas caracterizadas molecularmente:

CV01_Assembly_consensus_sequence 2 reads from CV01 assembled using Geneious

AAAGTCGTAACAAGGTTTCCGTAGGTGAACCTGCGGAAGGATCATTACCAATGAAC
GGGAGGCCTCACGGCCTTTCGTACTGCCTGTTTCGACCGCCTTAACTGTGCGGTCAAC
TGGTTAACCCTTTGTGAACCAAAAAACCTTTCGCTTCGGCAGCTGGGCCCTAACCGG
CCTGTCAGCCTGCCGTTAGCACCCCTTCAAAAACTTGTGTCAAAACATTGTCTGATA
ACCAAATTTTCGAATGAAAATTA AAACTTTCAACAACGGATCTCTTGGTTCCCGCAT
CGATGAAGAACGCAGCGAAACGCGATAGTTAATGTGAATTGCAGAATTCAGTGAAT
CATCGAGTCTTTGAACGCACATTGCGCCCATTTGGTATTCCTTTGGGCATGTCTGTTTG
AGCGTCATTACAACCCCTCAGCTAACGCTGGTTTTGAACCCGAACGGCCTCGTGCTG
CACCGGTTTTTAAAGTTGTAAGCTCTGCTGGCCGCTCTGCCCCAACCAGAACATAGTA
AGCAACTACTTGTTAGGGTGAAGGTGAACGGTTACGGCCTGAACAAAACCTACCAC
TTCTCAAGGTTTGACCTCAGATCAGACAAGGATACCCGCTGAACTTAAGCATA

>CV02_Assembly_consensus_sequence 2 reads from CV02 assembled using Geneious

GTAAAAGTCGTAACAAGGTTTCCGTAGGTGAACCTGCGGAAGGATCATTACCAATG
CAGCGAGAAATCGCTACAAACCACCTGCTGGCGGCCCTCACGGGCTGCCAACTGGT
CAACCCTTTGTGAACCAAAAAACCTTTCGCTTCGGCAGCTGGGCTCCCTAACCGGGC
CTGTCAGCCTGCCGCTAGCACCCAACCAAAAAACCTGTTGTCAAACATTGTCTGATA
ACCAAAATTTTCGAATGAAAATCAAACTTTCAACAACGGATCTCTTGGTTCCCGCA
TCGATGAAGAACGCAGCGAAACGCGATAGTTAATGTGAATTGCAGAATTCAGTGAA
TCATCGAGTCTTTGAACGCACATTGCGCCCATTTGGTATTCCTTTGGGCATGTCTGTTT
GAGCGTCATTACAACCCCTCAGCTACCGCTGGTTTTTGAATTGGAACGGGTAACACCG
CGCCGGTTTTTAAAGTTGTAAGCTCTGCTGGCCGCTCTGCCCCAACCAGAACATAGTA
AGCAACTACTTGTTAGGGTGAAGCTGAACGGTACGGCCTGAACAAAACCTACCCTTC
TCAAGGTTTGACCTCAGATCAGACAAGGATACCCGCTGAACTTAAGCA

>CV03_Assembly_consensus_sequence 2 reads from CV03 assembled using Geneious

AAGTAAAAGTCGTAACAAGGTTTCCGTAGGTGAACCTGCGGAAGGATCATTACCAA
TGCAGCGAGAAATCGCTACAAACCACCTGCTGGCGGCCCTCACGGGCTGCCAACTG
GTCAACCCTTTGTGAACCAAAAAACCTTTCGCTTCGGCAGCTGGGCTCCCTAACCGG
GCCTGTCAGCCTGCCGCTAGCACCCAACCAAAAAACCTGTTGTCAAACATTGTCTGA
TAACCAAAATTTTCGAATGAAAATCAAACTTTCAACAACGGATCTCTTGGTTCCCG
CATCGATGAAGAACGCAGCGAAACGCGATAGTTAATGTGAATTGCAGAATTCAGTG
AATCATCGAGTCTTTGAACGCACATTGCGCCCATTTGGTATTCCTTTGGGCATGTCTGT
TTGAGCGTCATTACAACCCCTCAGCTACCGCTGGTTTTTGAATTGGAACGGGTAACAC
CGCGCCGGTTTTTAAAGTTGTAAGCTCTGCTGGCCGCTCTGCCCCAACCAGAACATAG
TAAGCAACTACTTGTTAGGGTGAAGCTGAACGGTACGGCCTGAACAAAACCTACCC
TTCTCAAGGTTTGACCTCAGATCAGACAAGGATACCCGCTGAACTTAAGCATA

>CV04_Assembly_consensus_sequence 2 reads from CV04 assembled using Geneious

AAGTAAAAGTCGTAACAAGGTCTCCGTTGGTGAACCAGCGGAGGGATCATTACCGA
GTTTACAACCTCCCAAACCCAATGTGAACGTTACCAAACCTGTTGCCTCGGCGGGGTCA
CGCCCCGGGTGCGTCGCAGCCCCGGAACCAGGCGCCCGCCGGAGGAACCAACCAAA
CTCTTTCTGTAGTCCCCTCGCGGACGTATTTCTTACAGCTCTGAGCAAAAATTCAAAA
TGAATCAAAACTTTCAACAACGGATCTCTTGGTTCTGGCATCGATGAAGAACGCAGC
GAAATGCGATAAGTAATGTGAATTGCAGAATTCAGTGAATCATCGAATCTTTGAACG
CACATTGCGCCCCGCCAGTATTCTGGCGGGCATGCCTGTCCGAGCGTCATTTCAACCC
TCGAACCCCTCCGGGGGATCGGCGTTGGGGATCGGGACCCCTCACACGGGTGCCGG
CCCCTAAATACAGTGGCGGTCTCGCCGCAGCCTCTCCTGCGCAGTAGTTTGCACAAC
TCGCACCGGGAGCGCGGCGCGTCCACGTCCGTAAAACACCCAACCTTTCTGAAATGTT
GACCTCGGATCAGGTAGGAATACCCGCTGAACTTAAGCATAT

>CV05_Assembly_consensus_sequence 2 reads from CV05 assembled using Geneious

AAGTAAAAGTCGTAACAAGGTCTCCGTTGGTGAACCAGCGGAGGGATCATTACCGA
GTTTACAACCTCCCAAACCCAATGTGAACGTTACCAAACCTGTTGCCTCGGCGGGATCT
CTGCCCCGGGTGCGTCGCAGCCCCGGAACCAAGGCGCCCGCCGGAGGACCAACCAAA
ACTCTTATTGTATACCCCCTCGCGGGTTTTTTTACTATCTGAGCCATCTCGGCGCCCCT
CGTGGGCGTTTCGAAAATGAATCAAACTTTCAACAACGGATCTCTTGGTTCTGGCA
TCGATGAAGAACGCAGCGAAATGCGATAAGTAATGTGAATTGCAGAATTCAGTGAA
TCATCGAATCTTTGAACGCACATTGCGCCCCGCCAGTATTCTGGCGGGCATGCCTGTC
CGAGCGTCATTTCAACCCTCGAACCCCTCCGGGGGGTTCGGCGTTGGGGATCGGCCCT
TTACGGGGCCGGCCCCGAAATACAGTGGCGGTCTCGCCGCAGCCTCTCCTGCGCAGT
AGTTTGCACACTCGCATCGGGAGCGCGGCGCGTCCACAGCCGTTAAACACCCCAA
CTTCTGAAATGTTGACCTCGGATCAGGTAGGAATACCCGCTGAACTTAAGC

>CV07_Assembly_consensus_sequence 2 reads from CV07 assembled using Geneious

AAGTAAAAGTCGTAACAAGGTCTCCGTTGGTGAACCAGCGGAGGGATCATTACCGA
GTTTACAACCTCCCAAACCCAATGTGAACGTTACCAAACCTGTTGCCTCGGCGGGGTCA
CGCCCCGGGTGCGTCGCAGCCCCGGAACCAGGCGCCCGCCGGAGGAACCAACCAAA
CTCTTTCTGTAGTCCCCTCGCGGACGTATTTCTTACAGCTCTGAGCAAAAATTCAAAA
TGAATCAAAACTTTCAACAACGGATCTCTTGGTTCTGGCATCGATGAAGAACGCAGC
GAAATGCGATAAGTAATGTGAATTGCAGAATTCAGTGAATCATCGAATCTTTGAACG
CACATTGCGCCCCGCCAGTATTCTGGCGGGCATGCCTGTCCGAGCGTCATTTCAACCC
TCGAACCCCTCCGGGGGATCGGCGTTGGGGATCGGGACCCCTCACACGGGTGCCGG
CCCCTAAATACAGTGGCGGTCTCGCCGCAGCCTCTCCTGCGCAGTAGTTTGCACAAC
TCGCACCGGGAGCGCGGCGCGTCCACGTCCGTAAAACACCCAACCTTTCTGAAATGTT
GACCTCGGATCAGGTAGGAATACCCGCTGAACTTAAGCATA

>CV08_Assembly_consensus_sequence 2 reads from CV08 assembled using Geneious

GTAAAAGTCGTAACAAGGTCTCCGTTGGTGAACCAGCGGAGGGATCATTACCGAGT
TTACAACCTCCCAAACCCAATGTGAACGTTACCAAACCTGTTGCCTCGGCGGGATCTCT
GCCCCGGGTGCGTCGCAGCCCCGGAACCAAGGCGCCCGCCGGAGGACCAACCAAAAC
TCTTTTTGTATACCCCCTCGCGGGTTTTTTTATAATCTGAGCCTTCTCGGCGCCTCTCGT
AGGCGTTTCGAAAATGAATCAAACTTTCAACAACGGATCTCTTGGTTCTGGCATCG

ATGAAGAACGCAGCGAAATGCGATAAGTAATGTGAATTGCAGAATTCAGTGAATCA
TCGAATCTTTGAACGCACATTGCGCCCGCCAGTATTCTGGCGGGCATGCCTGTCCGA
GCGTCATTTCAACCCTCGAACCCCTCCGGGGGGTTCGGCGTTGGGGATCGGCCCTCCC
TTAGCGGGTGGCCGTCTCCGAAATACAGTGGCGGTCTCGCCGCAGCCTCTCCTGCGC
AGTAGTTTGCACACTCGCATCGGGAGCGCGGCGCGTCCACAGCCGTTAAACACCCA
ACTTCTGAAATGTTGACCTCGGATCAGGTAGGAATACCCGCTGAACTTAAGC

>CV09_Assembly_consensus_sequence 2 reads from CV09 assembled using Geneious

AAAGTCGTAACAAGGTCTCCGTTGGTGAACCAGCGGAGGGATCATTACCGAGTTTA
CAACTCCCAAACCCAATGTGAACCATAACAACTGTTGCCTCGGCGGGGTCACGCCC
CGGGTGCGTTCGACGCCCCGGAACAGGCGCCCGCCGAGGGACCAACCAAACCTCTT
TCTGTAGTCCCCTCGCGGACGTTATTTCTTACAGCTCTGAGCAAAAATTCAAAATGA
ATCAAAACTTTCAACAACGGATCTCTTGGTTCTGGCATCGATGAAGAACGCAGCGAA
ATGCGATAAGTAATGTGAATTGCAGAATTCAGTGAATCATCGAATCTTTGAACGCAC
ATTGCGCCCGCCAGTATTCTGGCGGGCATGCCTGTCCGAGCGTCATTTCAACCCTCG
AACCCCTCCGGGGGGTTCGGCGTTGGGGATCGGGAACCCCTAAGACGGGATCCCGGC
CCCGAAATACAGTGGCGGTCTCGCCGCAGCCTCTCCTGCGCAGTAGTTTGCACAAC
CGACCCGGGAGCGCGGCGCGTCCACGTCCGTAAAACACCCAACCTTCTGAAATGTTG
ACCTCGGATCAGGTAGGAATACCCGCTGAACTTAAGC

>CV10_Assembly_consensus_sequence 2 reads from CV10 assembled using Geneious

AAAGTCGTAACAAGGTCTCCGTTGGTGAACCAGCGGAGGGATCATTACCGAGTTTA
CAACTCCCAAACCCAATGTGAACGTTACCAAACCTGTTGCCTCGGCGGGATCTCTGCC
CCGGGTGCGTCGCAGCCCCGGAACCAAGGCGCCCGCCGAGGACCAACCAAACCTCT
TTTGTATACCCCCTCGCGGGTTTTTATATCTGAGCCATCTCGGCGCCTCTCGTAGGCG
TTTCGAAAATGAATCAAACTTTCAACAACGGATCTCTTGGTTCTGGCATCGATGAA
GAACGCAGCGAAATGCGATAAGTAATGTGAATTGCAGAATTCAGTGAATCATCGAA
TCTTTGAACGCACATTGCGCCCGCCAGTATTCTGGCGGGCATGCCTGTCCGAGCGTC
ATTTCAACCCTCGAACCCCTCCGGGGGGTTCGGCGTTGGGGATCGGCCCTTTACGGGG
CCGGCCCCGAAATACAGTGGCGGTCTCGCCGCAGCCTCTCCTGCGCAGTAGTTTGA
CACTCGCATCGGGAGCGCGGCGCGTCCATTGCCGTTAAACACCCAACCTTTCTGAAAT
GTTGACCTCGGATCAGGTAGGAATACCCGCTGAACTT

>CV11_Assembly_consensus_sequence 2 reads from CV11 assembled using Geneious

AAAGTCGTAACAAGGTCTCCGTTGGTGAACCAGCGGAGGGATCATTACCGAGTTTA
CAACTCCCAAACCCAATGTGAACGTTACCAAACCTGTTGCCTCGGCGGGATCTCTGCC
CCGGGTGCGTCGCAGCCCCGGAACCAAGGCGCCCGCCGAGGACCAACCAAAAACCTC
TTTTGTATACCCCCTCGCGGGTTTTTATATCTGAGCCATCTCGGCGCCTCTCGTAGGC
GTTTCGAAAATGAATCAAACTTTCAACAACGGATCTCTTGGTTCTGGCATCGATGA
AGAACGCAGCGAAATGCGATAAGTAATGTGAATTGCAGAATTCAGTGAATCATCGA
ATCTTTGAACGCACATTGCGCCCGCCAGTATTCTGGCGGGCATGCCTGTCCGAGCGT
CATTTCAACCCTCGAACCCCTCCGGGGGGTTCGGCGTTGGGGATCGGCCCTTTACGGG
GCCGGCCCCGAAATACAGTGGCGGTCTCGCCGCAGCCTCTCCTGCGCAGTAGTTTGC

ACACTCGCATCGGGAGCGCGGGCGGTCCATTGCCGTAAAACACCCAACCTTTCTGAA
ATGTTGACCTCGGATCAGGTAGGAATACCCGCTGAACTTAA

>CV12_Assembly_consensus_sequence 2 reads from CV12 assembled using Geneious

AAAGTCGTAACAAGGTCTCCGTTGGTGAACCAGCGGAGGGATCATTACCGAGTTTA
CAACTCCCAAACCCAATGTGAACGTTACCAAACCTGTTGCCTCGGCGGGATCTCTGCC
CCGGGTGCGTCGCAGCCCCGGACCAAGGCGCCCGCCGGAGGACCAACCAAAAACCTC
TTTTGTATACCCCCTCGCGGGTTTTTTATATCTGAGCCATCTCGGCGCCTCTCGTAGGC
GTTTCGAAAATGAATCAAAACTTTCAACAACGGATCTCTTGTTTCTGGCATCGATGA
AGAACGCAGCGAAATGCGATAAGTAATGTGAATTGCAGAATTCAGTGAATCATCGA
ATCTTTGAACGCACATTGCGCCCCGCCAGTATTCTGGCGGGCATGCCTGTCCGAGCGT
CATTTCAACCCTCGAACCCTCCGGGGGGTTCGGCGTTGGGGATCGGCCCTTTACGGG
GCCGGCCCCGAAATACAGTGGCGGTCTCGCCGCAGCCTCTCCTGCGCAGTAGTTTGC
ACACTCGCATCGGGAGCGCGGGCGGTCCATTGCCGTAAAACACCCAACCTTTCTGAA
ATGTTGACCTCGGATCAGGTAGGAATACCCGCTGAACTTAA

>CV13_Assembly_consensus_sequence 2 reads from CV13 assembled using Geneious

AAAGTCGTAACAAGGTCTCCGTTGGTGAACCAGCGGAGGGATCATTACCGAGTTTA
CAACTCCCAAACCCAATGTGAACGTTACCAAACCTGTTGCCTCGGCGGGATCTCTGCC
CCGGGTGCGTCGCAGCCCCGGACCAAGGCGCCCGCCGGAGGACCAACCAAAAACCTC
TTTTGTATACCCCCTCGCGGGTTTTTTATAATCTGAGCCTTCTCGGCGCCTCTCGTAG
GCGTTTCGAAAATGAATCAAAACTTTCAACAACGGATCTCTTGTTTCTGGCATCGAT
GAAGAACGCAGCGAAATGCGATAAGTAATGTGAATTGCAGAATTCAGTGAATCATC
GAATCTTTGAACGCACATTGCGCCCCGCCAGTATTCTGGCGGGCATGCCTGTCCGAGC
GTCATTTCAACCCTCGAACCCTCCGGGGGGTTCGGCGTTGGGGATCGGCCCTGCCTC
TTGGCGGCGGCCGTCTCCGAAATACAGTGGCGGTCTCGCCGCAGCCTCTCCTGCGCA
GTAGTTTGCACACTCGCATCGGGAGCGCGGGCGGTCCACAGCCGTTAAACACCCAA
CTTCTGAAATGTTGACCTCGGATCAGGTAGGAATACCCGCTGAACTTAA

>CV14_Assembly_consensus_sequence 2 reads from CV14 assembled using Geneious

AAAGTCGTAACAAGGTCTCCGTTGGTGAACCAGCGGAGGGATCATTACCGAGTTTA
CAACTCCCAAACCCAATGTGAACGTTACCAAACCTGTTGCCTCGGCGGGATCTCTGCC
CCGGGTGCGTCGCAGCCCCGGACCAAGGCGCCCGCCGGAGGACCAACCAAAAACCTC
TTTTGTATACCCCCTCGCGGGTTTTTTATAATCTGAGCCTTCTCGGCGCCTCTCGTAG
GCGTTTCGAAAATGAATCAAAACTTTCAACAACGGATCTCTTGTTTCTGGCATCGAT
GAAGAACGCAGCGAAATGCGATAAGTAATGTGAATTGCAGAATTCAGTGAATCATC
GAATCTTTGAACGCACATTGCGCCCCGCCAGTATTCTGGCGGGCATGCCTGTCCGAGC
GTCATTTCAACCCTCGAACCCTCCGGGGGGTTCGGCGTTGGGGATCGGCCCTGCCTC
TTGGCGGCGGCCGTCTCCGAAATACAGTGGCGGTCTCGCCGCAGCCTCTCCTGCGCA
GTAGTTTGCACACTCGCATCGGGAGCGCGGGCGGTCCACAGCCGTTAAACACCCAA
CTTCTGAAATGTTGACCTCGGATCAGGTAGGAATACCCGCTGAACTTAA

>CV15_Assembly_consensus_sequence 2 reads from CV15 assembled using Geneious

GTAAAAGTCGTAACAAGGTCTCCGTTGGTGAACCAGCGGAGGGATCATTACCGAGT
TATACAACTCATCAACCCTGTGAACATACCTATAACGTTGCCTCGGCGGGAACAGAC
GGCCCCGTAACACGGGCCGCCCCCGCCAGAGGACCCCTAACTCTGTTTCTATAATG
TTTCTTCTGAGTAAACAAGCAAATAAATTAAAACTTTCAACAACGGATCTCTTGGCT
CTGGCATCGATGAAGAACGCAGCGAAATGCGATAAGTAATGTGAATTGCAGAATTC
AGTGAATCATCGAATCTTTGAACGCACATTGCGCCCCGCCAGTATTCTGGCGGGCATG
CCTGTTTCGAGCGTCATTACAACCCTCAGGCCCCCGGGCCTGGCGTTGGGGATCGGCG
GAAGCCCCCTGCGGGCACAACGCCGTCCCCCAAATACAGTGGCGGTCCCGCCGCAG
CTTCCATTGCGTAGTAGCTAACACCTCGCAACTGGAGAGCGGCGCGGCCACGCCGT
AAAACACCCAACCTTCTGAATGTTGACCTCGAATCAGGTAGGAATACCCGCTGAACTT
AA