



# Scientia Agropecuaria

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

Facultad de Ciencias  
Agropecuarias

Universidad Nacional de  
Trujillo

## REVIEW



## Bioactive compounds from bacterial and fungal agents for the control of phytopathogenic nematodes: mechanisms of action, interactions, and applications

Compuestos bioactivos de bacterias y hongos en el control de nematodos fitopatógenos: mecanismos de acción, interacciones y aplicaciones

Marcos Vera-Morales<sup>1</sup> \* ; Rafael F. Castañeda-Ruiz<sup>2</sup> ; Daynet Sosa<sup>1</sup> ; Carlos Arias-Vega<sup>1</sup> ; Adela Quevedo<sup>1</sup> ; María F. Ratti<sup>1,3</sup> 

<sup>1</sup> Escuela Superior Politécnica del Litoral, ESPOL, Centro de Investigaciones Biotecnológicas del Ecuador, Campus Gustavo Galindo Km. 30.5 Vía Perimetral, P.O. Box 09-01-5863, Guayaquil, Ecuador.

<sup>2</sup> Instituto de Investigaciones de Sanidad Vegetal. Calle 110 No. 514 e/ 5ta B y 5ta F, Playa., La Habana, Cuba.

<sup>3</sup> Escuela Superior Politécnica del Litoral, ESPOL, Centro de Investigaciones Rurales, Campus Gustavo Galindo Km. 30.5 Vía Perimetral, Guayaquil, Ecuador.

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

Received: 21 June 2023. Accepted: 27 February 2024. Published: 11 March 2024.

### Abstract

Phytopathogenic nematodes are a threat for agriculture, they cause plant diseases and economic losses worldwide. Currently, the pursuit of compounds of biological origin for nematode biocontrol has become a priority as an environmentally friendly alternative. Microorganisms-derived compounds have several strategies to reduce the populations of infectious juvenile nematodes. Although microorganisms and their metabolites are the focus of literature reports reviews on nematocidal control, interactions between fungi, bacteria, and nematodes, as well as the compounds that are generated in such interactions, are not highlighted. The aim of this review was to discuss the latest advances on chemical compounds secreted by microorganisms and their interaction mechanisms for biological control of phytopathogenic nematodes. Results were organized based on: i) mode of action, ii) infection process, iii) nematocidal compounds, iv) interactions and field applications, and v) current challenges. The scope of this review contributes to a better comprehension of the versatility of bacterial and fungal compounds for their use in the development of management plans for nematode control.

**Keywords:** Antagonism; bacteria; metabolic compounds; fungi; toxic metabolites.

### Resumen

Los nematodos fitopatógenos son una amenaza para la producción agrícola, causando enfermedades en las plantas y pérdidas económicas en todo el mundo. En la actualidad, la búsqueda de compuestos de origen biológico para estos nematodos, como una alternativa amigable con el ambiente, se ha convertido en prioridad. Los compuestos derivados de microorganismos cuentan con diferentes mecanismos de acción para reducir las poblaciones de juveniles infecciosos de nematodos. A pesar de que la literatura reporta revisiones sobre los microorganismos y sus metabolitos nematocidas, no se destacan las interacciones entre hongos, bacterias y nematodos, así como de los compuestos que se generan en tales interacciones. El objetivo de esta revisión fue discutir los avances recientes sobre compuestos químicos secretados por microorganismos y mecanismos de interacción para el control biológico de nematodos fitopatógenos. Los resultados se organizaron en función de i) mecanismos de acción, ii) proceso de infección, iii) compuestos nematocidas, iv) interacciones y aplicaciones a las soluciones en campo y v) desafíos actuales. El enfoque de esta revisión contribuye a una mejor comprensión de la utilidad de los compuestos producidos por bacterias y hongos que permitan incorporarlos en el desarrollo de planes de manejo para el control de nematodos.

**Palabras clave:** Antagonismo; bacterias; compuestos metabólicos; hongos; metabolitos tóxicos.

DOI: <https://doi.org/10.17268/sci.agropecu.2024.011>

### Cite this article:

Vera-Morales, M., Castañeda-Ruiz, R. F., Sosa, D., Arias-Vega, C., Quevedo, A., & Ratti, M. F. (2024). Compuestos bioactivos de bacterias y hongos en el control de nematodos fitopatógenos: mecanismos de acción, interacciones y aplicaciones. *Scientia Agropecuaria*, 15(1), 143-157.

## 1. Introducción

Se han descrito aproximadamente 4100 especies de nematodos fitopatógenos que representan una amenaza para la seguridad alimentaria mundial (Decraemer & Hunt, 2006). No obstante, en el suelo, los nematodos cuentan con enemigos naturales como bacterias, hongos, ácaros, colémbolos, tardígrados e incluso otros grupos de nematodos predadores que pueden utilizarse para su manejo y control (Vera-Morales et al., 2022).

Aunque en el mercado existen nematicidas eficientes de amplio espectro y de baja toxicidad para los cultivos, los nematodos están desarrollando gradualmente resistencia hacia estos productos químicos, lo que dificulta su control. Por lo tanto, es crucial el desarrollo de nuevos compuestos activos derivados de microorganismos (Li et al., 2015). Estos compuestos como cetonas, ácidos, alquilos, sulfuros y compuestos heterocíclicos han demostrado ser eficaces en la reducción de poblaciones de nematodos en la agricultura (Cao et al., 2019).

Además, los microorganismos realizan interacciones complejas (Siddiqui & Aziz, 2024), siendo capaces de detectar y responder a señales tanto bióticas como abióticas del entorno (Saritha et al., 2021). De esta manera, integran información tanto del interior como del exterior de las células para activar una respuesta (Westerhoff et al., 2014). Estas formas de comunicación representan interacciones naturales en las que se emplean señales regidas por signos (Witzany, 2017). Estas señales pueden ser mecánicas y químicas, permitiendo la coordinación y organización de la vida en el suelo. En el contexto de la biocomunicación, el emisor libera una señal química, lo que provoca una respuesta en el comportamiento y/o fisiología de los organismos receptores (Beck et al., 2018). En este sentido, los enemigos naturales de los nematodos pueden producir sustancias químicas que los atraen o repelen (Kirwa et al., 2018).

Las interacciones, las señales, las comunicaciones y los compuestos derivados de los microorganismos desempeñan un papel fundamental en los sistemas naturales (Quevedo et al., 2022). Estas interacciones microbianas promueven la producción de diversos compuestos activos que resultan cruciales para el funcionamiento y la estructura de los microhábitats (Wheatley, 2002). Las bacterias productoras de compuestos activos, favorecen el crecimiento vegetal así como la atracción, repulsión y depredación de nematodos fitopatógenos (Park et al., 2015).

A pesar de la importancia que tienen los recursos microbianos, se ha intensificado recientemente la investigación de los mecanismos de biocomunicación a nivel celular y molecular que se producen

tanto intra como inter organismos (Liang et al., 2019; Youssar et al., 2019), demostrando la producción de diferentes compuestos activos, tanto de bacterias (Migunova & Sasanelli, 2021) como por hongos (Köhl et al., 2019) que participan en el biocontrol de nematodos (Bui & Desaeger, 2021). Esto resalta la necesidad de explorar a fondo los agentes microbianos y sus metabolitos útiles en el biocontrol de nematodos, con el objetivo de asegurar una agricultura más equilibrada con el medio ambiente (Quevedo et al., 2022). En este contexto, la presente revisión aborda investigaciones actuales sobre los modos de acción de los compuestos derivados de las interacciones microbiológicas para contrarrestar el impacto de los nematodos, contribuyendo así a una comprensión más holística del funcionamiento del suelo y facilitando el diseño de nuevas estrategias sostenibles para el control de enfermedades causadas por nematodos fitopatógenos.

## 2. Bacterias

**2.1. Mecanismos de acción.** Los recientes avances en la comprensión de las actividades nematicidas proporcionadas por enzimas y proteínas están contribuyendo a mejorar el control de las plagas de nematodos en la agricultura (Manan et al., 2018). Entre los mecanismos de acción de las bacterias se encuentra la antibiosis mediante la producción de compuestos tóxicos, la competencia por los microhábitats ocupados por nematodos, la producción de enzimas líticas y la inducción de resistencia sistémica (Khan et al., 2023). Las bacterias también pueden infectar a los nematodos patógenos al imitar señales de alimentos, utilizar compuestos químicos o desplazar a hongos asexuales para que capturen a los nematodos (Liang et al., 2019).

**2.2. Proceso de infección.** *Bacillus nematocida* emplea un mecanismo similar al "caballo de Troya", con la finalidad de ingresar al tracto digestivo, colonizar y secretar proteasas que causan la muerte de los nematodos (Niu et al., 2010). La bacteria *B. thuringiensis* forma esporas que producen cristales de protoxinas proteicas, llamadas proteínas de cristal o proteínas Cry las cuales forman poros letales para los nematodos patógenos (Zhang et al., 2012). Mientras que otras bacterias tales como *Stenotrophomonas maltophilia* aisladas de estiércol de vaca, son capaces de descomponer productos nitrogenados para activar la predación de hongos y movilizarlos con el fin de que sean consumidos por los nematodos (Wang et al., 2014).

**2.3. Compuestos bacterianos nematicidas.** Las bacterias de la rizosfera, tales como *Pseudomonas aeruginosa*, *Paenibacillus polymyxa*, *Lysinibacillus*

*sphaericus*, *Bacillus cereus*, *B. subtilis* y *Achromobacter xylosoxidans* tienen la capacidad de secretar enzimas extracelulares, como quitinasa, quitosanas y proteasa que inhiben eficientemente la eclosión de huevos de *Meloidogyne incognita* (Soliman et al., 2019). *B. firmus* produce una serina proteasa capaz de degradar múltiples proteínas de *M. incognita* (Geng et al., 2016), mientras que *B. pumilus* produce proteasas y quitinasas que reducen poblaciones de *M. arenaria* tanto en condiciones *in vitro* como *in vivo* (Lee & Kim, 2016). Además, se han identificado enzimas líticas (quitinasa y/o gelatinasa) producidas por *Lysobacter capsici* YS1215 capaces de degradar la cutícula y consumir el interior de los nematodos (Lee et al., 2015).

Los compuestos orgánicos volátiles (COV) derivados de bacterias presentan un enorme potencial para suprimir nematodos patógenos (Kusstatscher et al., 2020). Los COV pueden ser una estrategia integral contra nematodos del nudo de la raíz funcionando como fumigantes, atrayentes y repelentes de los juveniles infecciosos (Herrera-Cabrera et al., 2024). *Paenibacillus polymyxa* produce acetona furfural y 2-decanol que actúan como atrayente de *M. incognita*, suprimiendo su alimentación, reproducción y crecimiento (Cheng et al., 2020) mientras que 2-nonanona y 2-decanona afectan directamente el intestino y la faringe del organismo (Cheng et al., 2017). Además, los COV disulfuro de dimetilo y acetaldehído actúan como atrayente y matan al nematodo al contacto directo (Huang et al., 2020). Los COV producidos por bacterias de los géneros como *Bacillus*, *Paenibacillus* y *Xanthomonas* han demostrado ser letales para el

nematodo formador de agallas del arroz *M. graminicola* (Bui et al., 2020).

Los compuestos bioactivos generados por *B. firmus* tienen la capacidad de inhibir el crecimiento de *Radopholus similis*, *Ditylenchus dipsaci* y *M. incognita* (Mendoza et al., 2008). Además, el cianuro de hidrógeno, sintetizado por bacterias rizosféricas, exhibe un efecto inhibitorio sobre *M. incognita* y otros nematodos (Abd El-Rahman et al., 2019). Compuestos como las fenazinas producidas por *Pseudomonas chlororaphis* pueden afectar la capacidad de nematodos fitopatógenos y contribuir a la supresión de enfermedades (Yu et al., 2018). Las bacterias del género *Bacillus* tienen un papel importante entre los agentes de biocontrol de nematodos debido a la variedad de proteínas, antibióticos, lipopéptidos cíclicos, bacteriocinas, enzimas líticas, quitinasas, etc. (Sujayanand et al., 2024). La tabla 1 proporciona detalles sobre diversos compuestos obtenidos de bacterias para el control biológico de nematodos fitopatógenos.

Las bacterias endófitas, que residen en los tejidos de las plantas, tienen la capacidad de producir diversos metabolitos que contribuyen a la defensa de las plantas contra la colonización de nematodos fitopatógenos (Kumar & Dara, 2021). Entre los metabolitos producidos por estas bacterias endófitas se incluyen los flavonoides, fenoles, taninos, terpenoides, esteroides, saponinas y alcaloides (Maulidia et al., 2020). Un ejemplo destacado es la bacteria endófitas *Brevundimonas diminuta* (LCB-3), que puede sintetizar el compuesto tóxico (R)-(-)-2-etilhexano-1-ol capaz de suprimir al nematodo *Bursaphelenchus xylophilus* (Zheng et al., 2008).

**Tabla 1**

Compuestos producidos por bacterias en el control biológico de nematodos fitopatógenos

Bacterias	Compuestos	Nematodo fitoparásito	Referencia
<i>Pseudochrobactrum saccharolyticum</i> <i>Wautersiella falsenii</i> <i>Proteus hauseri</i> <i>Arthrobacter nicotianae</i> <i>Achromobacter xylosoxidans</i>	Acetofenona S -metiltiobutirato Disulfuro de dimetilo 3,3-dimetilacrilato de etilo Nonan-2-ona 1-metoxi-4-metilbenceno Isovalerato de butilo	<i>M. incognita</i>	(Xu et al., 2015)
<i>Bacillus simplex</i> <i>B. subtilis</i> <i>B. weihenstephanensis</i> <i>Stenotrophomonas maltophilia</i> <i>Serratia marcescens</i>	Terpineol Bencenoetanol Propanona Feniletanona Nonano	<i>Bursaphelenchus xylophilus</i>	(Gu et al., 2007)
<i>Pseudomonas putida</i>	1-undeceno Disulfuro de dimetilo Pirazina metil-pirazina 2,5-dimetil Alcohol isoamílico Pirazina metil Trisulfuro de dimetilo	<i>Radopholus similis</i>	(Sheoran et al., 2015)
<i>Bacillus aryabhatai</i>	Pentano 1-butanol	<i>M. incognita</i>	(Chen et al., 2022)

	Tioacetato de metilo Disulfuro de dimetilo		
<i>B. cereus</i>	Disulfuro de dimetilo Ácido S-metil éster butanotioico	<i>M. incognita</i>	(Yin et al., 2021)
<i>B. cereus</i>	Esfingosina	<i>M. incognita</i>	(Gao et al., 2016)
<i>B. atrophaeus</i>	Disulfuro de dimetilo Isovalerato de metilo 2-undecanona	<i>M. incognita</i>	(Ayaz et al., 2021)
<i>B. subtilis</i>	Cetonas Ácidos Alquilos Sulfuros Compuestos heterocíclicos	<i>M. incognita</i>	(Cao et al., 2019)
<i>Paenibacillus polymyxa</i>	Acetona furfural 2-decanol 2-nonanona 2-decanona	<i>M. incognita</i>	(Cheng et al., 2017)
<i>Virgibacillus dokdonensis</i>	Acetaldehído Disulfuro de dimetilo Etilbenceno 2-butanona	<i>M. incognita</i>	(Huang et al., 2020)
<i>P. fluorescens</i>	Cianuro de hidrógeno Ácido indolacético	<i>M. incognita</i>	(Singh & Siddiqui, 2009)
<i>P. putida</i>	Ciclo(l-Pro <sup>1</sup> -Leu) Disulfuro de dimetilo 2-nonanona 2-octanona Acetato de (Z)-hexen-1-ol 2-undecanona	<i>M. incognita</i>	(Zhai et al., 2018, 2019)
<i>P. chlororaphis</i>	Cianuro de hidrógeno	<i>M. hapla</i>	(Kang et al., 2018)
<i>Pseudomonas aeruginosa</i> <i>Paenibacillus polymyxa</i> <i>Lysinibacillus sphaericus</i> <i>B. cereus</i> <i>B. subtilis</i> <i>Achromobacter xylooxidans</i>	Quitinasa, Quitosanasa Proteasa	<i>M. incognita</i>	(Soliman et al., 2019)
<i>B. firmus</i>	Serina proteasa	<i>M. incognita</i>	(Geng et al., 2016)
<i>Pseudomonas</i> <i>Comamonas</i> <i>Variovorax</i>	Compuestos sulfúricos Alquenos Pirazina	<i>Meloidogyne</i>	(Wolfgang et al., 2019)
<i>B. pumilus</i>	Quitinasa, Proteasa	<i>M. arenaria</i>	(Lee & Kim, 2016)
<i>B. thuringiensis</i>	Proteínas cristalinas	<i>M. hapla</i>	(Zhang et al., 2012)
<i>B. thuringiensis</i>	Cholest-5-en-3-ol (3beta)- carbonocloridato	<i>Meloidogyne</i> sp.	(Maulidia et al., 2020)
<i>Brevundimonas diminuta</i> (LCB-3)	(R)-(-)-2-ethylhexan-1-ol	<i>Bursaphelenchus xylophilus</i>	(Zheng et al., 2008)
<i>Bacillus</i> sp., <i>Paenibacillus</i> sp. <i>Xanthomonas</i> sp.	No identificado	<i>M. graminicola</i>	(Bui et al., 2020)
<i>Bacillus</i> spp.	No identificado	<i>M. enterolobii</i> <i>M. incognita</i> <i>M. javanica</i>	(Engelbrecht et al., 2022)
<i>Bacillus paralicheniformis</i>	No identificado	<i>M. incognita</i> <i>M. enterolobii</i> <i>Radopholus similis</i>	(Chavarria-Quicaño et al., 2023)
<i>Lysobacter enzymogenes</i>	Enzimas líticas Metabolitos secundarios	<i>M. incognita</i> <i>M. javanica</i>	(Martínez-Servat et al., 2023)
<i>Streptomyces</i>	Quitinasa	<i>M. incognita</i>	(Atif et al., 2023)
<i>Brevundimonas diminuta</i>	COV Ésteres volátiles	<i>M. javanica</i>	(Sun et al., 2023)
<i>Bacillus altitudinis</i> <i>Klebsiella quasivariicola</i> <i>Bacillus cereus</i> <i>Pseudomonas aeruginosa</i> <i>Bacillus amyloliquefaciens</i> <i>Bacillus magaterium</i>	Ácido benzoico 4-butilbenzoato de 4-cianofenilo Trifluoroacetofenona 6,12 Dinaftilindolo [3,2-b]carbazol 3-Fenil-1,2,4-triazolin-5-ona	<i>M. enterolobii</i>	(Ganeshan et al., 2024)

### 3. Hongos que capturan nematodos

**3.1. Mecanismo de acción.** Los nematodos son organismos que pueden generar feromonas, conocidas como ascarósidos, esenciales para diversas actividades, como atracción, agregación, repulsión y búsqueda de alimento (Grunseich et al., 2021). Estas feromonas tienen la capacidad de activar múltiples vías de traducción de señales e inducir la morfogénesis en la formación de estructuras de captura, tales como redes adhesivas, botones, columnas, anillos constrictivos y no constrictivos (Jiang et al., 2017).

En el proceso de formación de estas estructuras de captura intervienen factores bióticos y abióticos, como la concentración de oxígeno, el pH, la luz, la temperatura y la presencia de sustancias segregadas por los nematodos (Ocampo-Gutiérrez et al., 2021), así como la producción de amoníaco, urea, nitratos y otros compuestos y sustancias (Su et al., 2017). En la **tabla 2** se resumen los compuestos que han sido empleados para inducir la formación de estructuras de captura en el proceso de infección de nematodos.

**3.2. Proceso de infección.** Los hongos predadores tienen la capacidad de retener a sus presas cerca de sus estructuras de captura (Vera-Morales et al., 2022). Esto se debe a que pueden producir compuestos volátiles, como furanonas y pironas, que imitan señales de alimentación y sexo de los nematodos (Wang et al., 2018). Se ha observado que ciertos compuestos, como el metil 3-metil-2-butenato (MMB) producido por *Arthrobotrys oligosporus*, pueden atraer intensamente a nematodos hermafroditas. Este compuesto desencadena

una atracción específica de sexo e influye en la etapa de desarrollo y apareamiento (Hsueh et al., 2017).

Los hongos que capturan nematodos emplean estructuras de captura que se forman mediante la comunicación entre células y la fusión de hifas (Youssar et al., 2019). Las células fúngicas se adhieren fuertemente a la cutícula de los nematodos, inmovilizándolos en el proceso (Lipke, 2018). Este fenómeno implica la participación de proteínas (Liu et al., 2014) y enzimas como serina proteasas, colagenasas, fosfatasas, quitinasas, entre otras (Cruz et al., 2015).

Las células fúngicas tienen la capacidad de detectar y responder a las señales del entorno mediante receptores en la superficie extracelular, desencadenando respuestas que regulan los procesos biológicos subsiguientes (Leeder et al., 2011). Un ejemplo de este fenómeno se observa en la formación de los anillos de constricción de *Drechlerella dactyloides*. La presión ejercida por los nematodos al atravesar la mitad del anillo activa las proteínas G en el anillo, lo que resulta en un aumento del Ca<sup>2+</sup> citoplasmático, activación de calmodulina y apertura de canales de agua. Este proceso expande las células y contrae los anillos, inmovilizando a la presa (Chen et al., 2001).

Se sabe que las vías de traducción de señales de *D. dactyloides* están mediadas por proteínas quinasas activadas por mitógenos (MAPK), que se activan a través de fosforilación (Fan et al., 2021). Por tanto, las MAPK producen respuestas fenotípicas involucradas en la virulencia de los hongos contra nematodos (Tong & Feng, 2019).

**Tabla 2**

Compuestos que inducen la formación de estructuras de captura en hongos

Compuesto de inducción	Hongo que captura nematodos	Tipo de trampa	Referencia
Amoniaco	<i>Arthrobotrys oligosporus</i> <i>Arthrobotrys guizhouensis</i> <i>Dactylellina phymatopaga</i> <i>Dactylellina cionopaga</i> <i>Drechlerella brochopaga</i>	Redes adhesivas Botones Columnas Anillos constrictores	(Su et al., 2016)
Heces de vaca	<i>Arthrobotrys oligosporus</i> <i>Dactylellina parvicolla</i>	Redes adhesivas	(Dackman & Nordbring-Hertz, 1992) (Fan et al., 2018)
Nitrato de sodio	<i>Arthrobotrys oligosporus</i>	Redes adhesivas	(Liang et al., 2016)
Urea	<i>Arthrobotrys oligosporus</i>	Redes adhesivas	(Li et al., 2016; Wang et al., 2014)
Ascarósidos	<i>Arthrobotrys musiformis</i> <i>Arthrobotrys oligosporus</i> <i>Arthrobotrys javanicus</i> <i>Dactylella gampsospora</i> <i>Duddingtonia flagrans</i>	Redes adhesivas	(Chen et al., 2021; Hsueh et al., 2013; Yang et al., 2020; Yu et al., 2021)
Proteínas	<i>Monacrosporium haptotylum</i> <i>Monacrosporium lysipagum</i> <i>Metarhizium acridum</i> <i>Arthrobotrys oligosporus</i>	Botones Botones Conidios Redes adhesivas	(Andersson et al., 2013) (Khan et al., 2008) (Barros et al., 2010) (Zhang et al., 2017)
Hormonas vegetales	<i>Drechlerella stenobrocha</i>	Anillos	(Xu et al., 2011)

**3.3. Compuestos fúngicos nematocidas.** La literatura ha informado sobre 179 compuestos producidos por hongos, que incluyen ascomicetos y basidiomicetos, con actividad nematocida (Li et al., 2007). Algunos hongos de la rizosfera tales como *Trichoderma* spp, micorrizas y endófitos, son capaces de controlar nematodos fitopatógenos mediante parasitismo, antibiosis, parálisis, producción de enzimas y competencia por espacios y recursos (Lopes et al., 2024), lo que proporciona a las plantas una mayor absorción de agua y nutrientes (Poveda et al., 2020). Los metabolitos secundarios producidos por *T. viridae* han demostrado tener eficacia en la inhibición de eclosión de huevos y la muerte de juveniles de nematodos *M. incognita* (Khan et al., 2020). Se han descubiertos compuestos nematocidas como el ácido acético en cultivo de *T. longibrachiatum* (Djian et al., 1991), la gliotoxina en *T. virens* (Anitha & Murugesan, 2005) y un péptido ciclosporina A producido por *T. polysporum*, que presenta actividad contra *M. incognita* (Li et al., 2007).

Los hongos endófitos también tienen la capacidad de producir metabolitos secundarios con propiedades nematocidas (Kumar & Dara, 2021). Metabolitos del hongo endófito *Fusarium oxysporum*, como la bikaverin y ácido fusárico son capaces de matar a *Bursaphelenchus xylophilus* (Kwon et al., 2007), mientras que otros metabolitos, como el ácido 4-hidroxibenzoico, el ácido indol-3-acético (IAA) y la gibberonina D, son efectivos contra *M. incognita* (Bogner et al., 2017). El endófito *Chaetomium globosum* produce compuestos tóxicos para *M. javanica* tales como la quetoglobosina A, la quetoglobosina B, la flavipina, la 3-metoxi-epicoccona y la 4, 5, 6-trihidroxi-7-metil-ftalida (Khan et al., 2019).

Los basidiomicetos también producen diversos compuestos, como el termólido A y B, onfalotina, ofiobolinas, bursafelosidos A y B, illinitona A,

pseudohalonectrinas A y B, dichomitina B y cariopsomicinas A–C (Degenkolb & Vilcinskis, 2016). En el orden fúngico de los Agaricales, se encuentran representantes como *Pleurotus* y *Hohenbuehelia* que, según estudios filogenéticos, han demostrado actividad contra nematodos (Kozia et al., 2007; Thorn et al., 2000). *Pleurotus ostreatus* es capaz de producir un compuesto derivado del ácido linoleico (ácido trans-2-decenoico) que resulta tóxico para los nematodos del género *Meloidogyne* (Hahn et al., 2019; Okorie et al., 2011).

Los hongos formadores de estructuras de captura también generan compuestos, tanto volátiles como no volátiles, que han demostrado beneficios en la agricultura. *A. oligosporus* es capaz de secretar metabolitos tóxicos para el control de *M. incognita* en plantas de tomates (Kassam et al., 2021; Soliman et al., 2021). *Dactylellina haptotyla* es capaz de producir ácido 2-furoico (Lei et al., 2023), mientras que *Duddingtonia flagrans* produce COV tales como ciclohexanamina, ciclohexanona y ciclohexanol que reducen significativamente las poblaciones de *M. incognita* (Mei et al., 2021).

#### 4. Interacciones entre bacterias, hongos y nematodos fitopatógenos

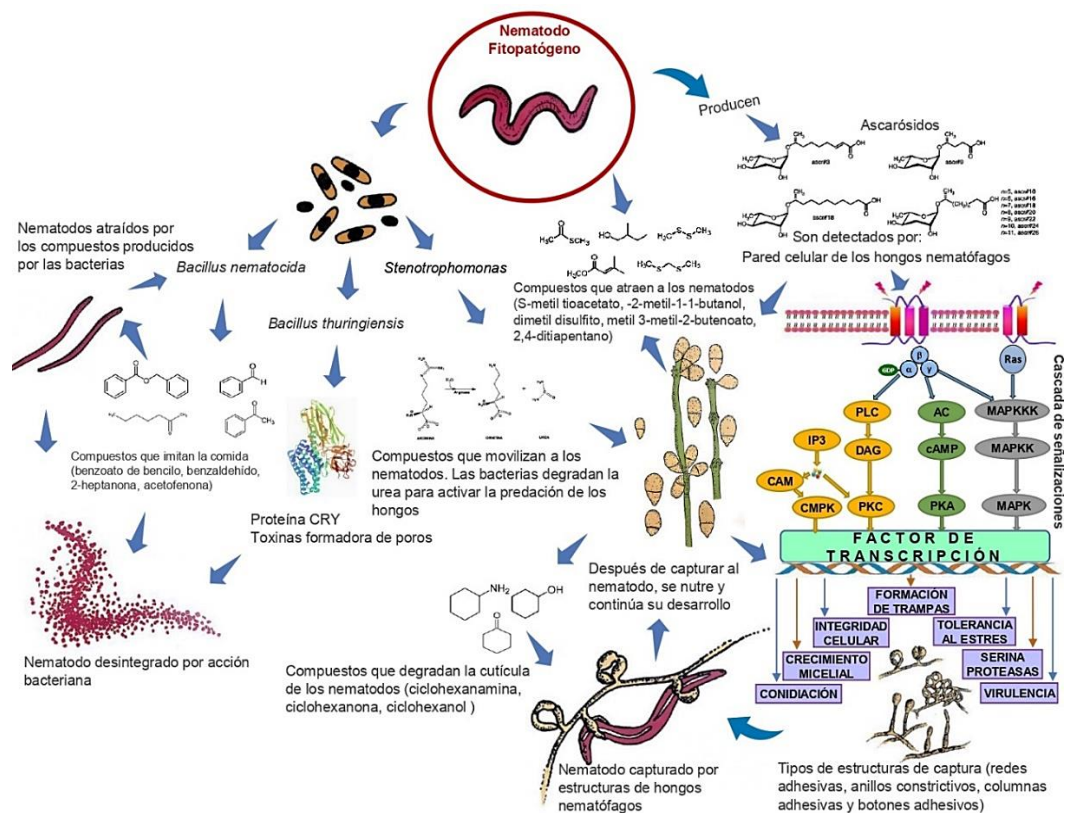
Las bacterias y los hongos del suelo comparten microhábitats en su entorno natural, lo que facilita interacciones frecuentes entre ellos (Li et al., 2016). Tienen la capacidad de coexistir y colaborar, especialmente en la captura de nematodos (Liang et al., 2019) (ver Tabla 3).

Algunas bacterias de la rizosfera son capaces de influir en el fenotipo de los hongos e intervenir en las interacciones microbianas (Arendt et al., 2016), produciendo compuestos nitrogenados que inducen la formación de diversas estructuras de captura en hongos depredadores (Su et al., 2016).

**Tabla 3**

Bacterias que inducen la formación de estructuras de captura en los hongos depredadores

Bacterias inductoras	Hongos depredadores	Referencia
<i>Chryseobacterium</i> sp.	<i>Arthrobotrys oligosporus</i>	(Li et al., 2011)
<i>Bacillus subtilis</i> <i>Micrococcus</i> sp. <i>Staphylococcus aureus</i> <i>Pseudomonas aeruginosa</i> <i>Serratia marcescens</i> <i>Azotobacter</i> sp. <i>Proteus vulgaris</i> <i>Escherichia coli</i>	<i>Dactylaria brochopaga</i> <i>A. conoides</i>	(Rucker & Zachariah, 1986)
<i>Stenotrophomonas</i> <i>Rhizobium</i>	<i>A. oligosporus</i>	(Li et al., 2016)
Bacterias de la rizosfera y <i>Azotobacter</i>	<i>Dactylella rhopalota</i>	(Thakur & Zachariah, 1989)
No identificado	<i>A. oligosporus</i>	(Wang et al., 2014)
Bacterias endosimbióticas	<i>A. musiformis</i>	(Zheng et al., 2024)



**Figura 1.** Modelo esquemático de las interacciones entre los nematodos fitopatógenos y sus patógenos fúngicos y bacterianos. Los hongos que capturan nematodos son capaces de detectar los ascarósidos de los nematodos y producir una cascada de señalizaciones (PLC fosfolipasa C, IP3 inositol trifosfato, CAM calmodulina, CMKP calcio/calmodulina dependiente de la proteína quinasa, DAG diacilglicerol, PKC proteína quinasa C, AC adenilato ciclasa, cAMP dependiente de proteína quinasa, PKA proteína quinasa A, Ras monomérico, MAPKKK-MAPKK-MAPK mitógeno activado de proteína quinasa) que termina con un factor de transcripción, tales como las estructuras de captura.

Las bacterias pueden interactuar de tres formas: degradando compuestos para movilizar a los hongos que capturan nematodos, elaboran compuestos que son atractivos para los nematodos o emplean toxinas altamente eficientes. Los compuestos producidos por microorganismos en el control de nematodos patógenos podrían reducir la dependencia de los agroquímicos actualmente utilizados (Camacho et al., 2023). Esto destaca la necesidad de desarrollar nuevos agentes de biocontrol que puedan cerrar las brechas en el conocimiento y avanzar hacia la creación de aplicaciones tecnológicas innovadoras. En este contexto, se requiere un aumento en la inversión para la adopción de tecnologías que contribuyan al desarrollo sostenible de la agricultura (Sánchez & Zambrano, 2019).

Un caso ilustrativo es *Chryseobacterium* sp., una bacteria que se adhiere a las hifas de *A. oligosporus*, estimulando la formación de redes adhesivas (Li et al., 2011). *A. musiformis* recluta un conjunto de taxones bacterianos constitutivos con capacidad de metabolismo del nitrógeno, cuyas interacciones inducen y aumentan la formación de estructuras de

captura en el hongo (Zheng et al., 2024). Además, algunas bacterias son capaces de movilizar hongos predadores mediante la degradación de la urea, desencadenando la morfogénesis de los hongos para la captura de nematodos (Wang et al., 2014). En general, los compuestos e interacciones tritróficas que involucran a bacterias, hongos y nematodos del suelo son complejas (Figura 1). Este proceso implica numerosas señales y compuestos químicos, los cuales reflejan millones de años de coevolución (Fischer & Requena, 2022). En su conjunto, los compuestos secretados por bacterias y hongos desempeñan un papel crucial en el control de nematodos fitopatógenos y en el mantenimiento de la dinámica de las comunidades microbianas subterráneas (Araldi-Brondolo et al., 2017).

**4.1. De las interacciones a las soluciones en campo.** Cada suelo alberga su propia diversidad de comunidades microbianas que desempeñan un papel crucial en la defensa contra los fitopatógenos (Nwokolo et al., 2021). Por lo tanto, resulta fundamental descubrir nuevos agentes biológicos con potencial para desarrollar estrategias efectivas en el

control de las enfermedades de las plantas (Quevedo et al., 2021; Zhang et al., 2021), mejorando así la calidad del suelo y las interacciones microbianas (Manohar et al., 2020). Se hace necesario aplicar un consorcio de bacterias y hongos capaces de producir compuestos nematocidas eficaces y respetuosos con el medio ambiente. Además, es crucial la aplicación adecuada de sustancias cuya composición mejore el antagonismo de los microorganismos contra nematodos patógenos (Wolfgang et al., 2019). Por tanto, se requiere el desarrollo de nuevas preparaciones biológicas innovadoras, sostenibles y prácticas para garantizar la seguridad alimentaria (Lopes et al., 2024). Los descubrimientos e investigaciones sobre las interacciones entre los microorganismos y los compuestos producidos con acción nematocida benefician a la agricultura (Ju et al., 2016), ya que suprimen la actividad de los patógenos y mejoran el rendimiento de las plantas (Raza et al., 2020; Vera-Morales et al., 2023). Por ejemplo, las bacterias *P. fluorescens* y *B. firmus*, al colonizar la rizosfera, producen metabolitos secundarios que inhiben la incidencia de *M. javanica* y *M. incognita*, respectivamente (Sahebani & Gholamrezaee, 2021; Xiong et al., 2015). Además, los metabolitos fúngicos, como ácidos, alcaloides, terpenos, enzimas y antibióticos tiene la capacidad de descomponer la cutícula y los órganos de los nematodos (Haarith et al., 2020). De manera similar, los péptidos, sideróforos, alcoholes grasos y amidas de ácidos grasos exhiben una actividad similar (Kuo et al., 2020; Naranjo-Morán et al., 2021). Los metabolitos producidos por bacterias y hongos poseen un potencial considerable para el desarrollo de nuevos productos contra los nematodos fitopatógenos (Kumar & Dara, 2021).

El sector agrícola se enfrenta a problemas tales como el cambio climático, la expansión de la población, nuevas plagas y resistencia en las enfermedades (Anderson & Kim, 2018). Esto ha generado que la búsqueda de agentes microbianos y sus metabolitos se extienda hacia otros ecosistemas, con el fin identificar aquellos más resistentes a las condiciones desfavorables (Esikova et al., 2021). Los hongos del ambiente marino han sido reconocidos como una fuente de metabolitos altamente aplicable en la agricultura (Ibrahim et al., 2023). El compuesto sesquiterpenoides de bisabolano aislado de *Aspergillus sydowii* una cepa fúngica de origen marino ha sido empleado con éxito en el biocontrol de *M. incognita* (Yang et al., 2023).

## 5. Desafíos actuales y futuros

Recientemente, se ha enfatizado el empleo de microorganismos, especialmente bacterias y hongos,

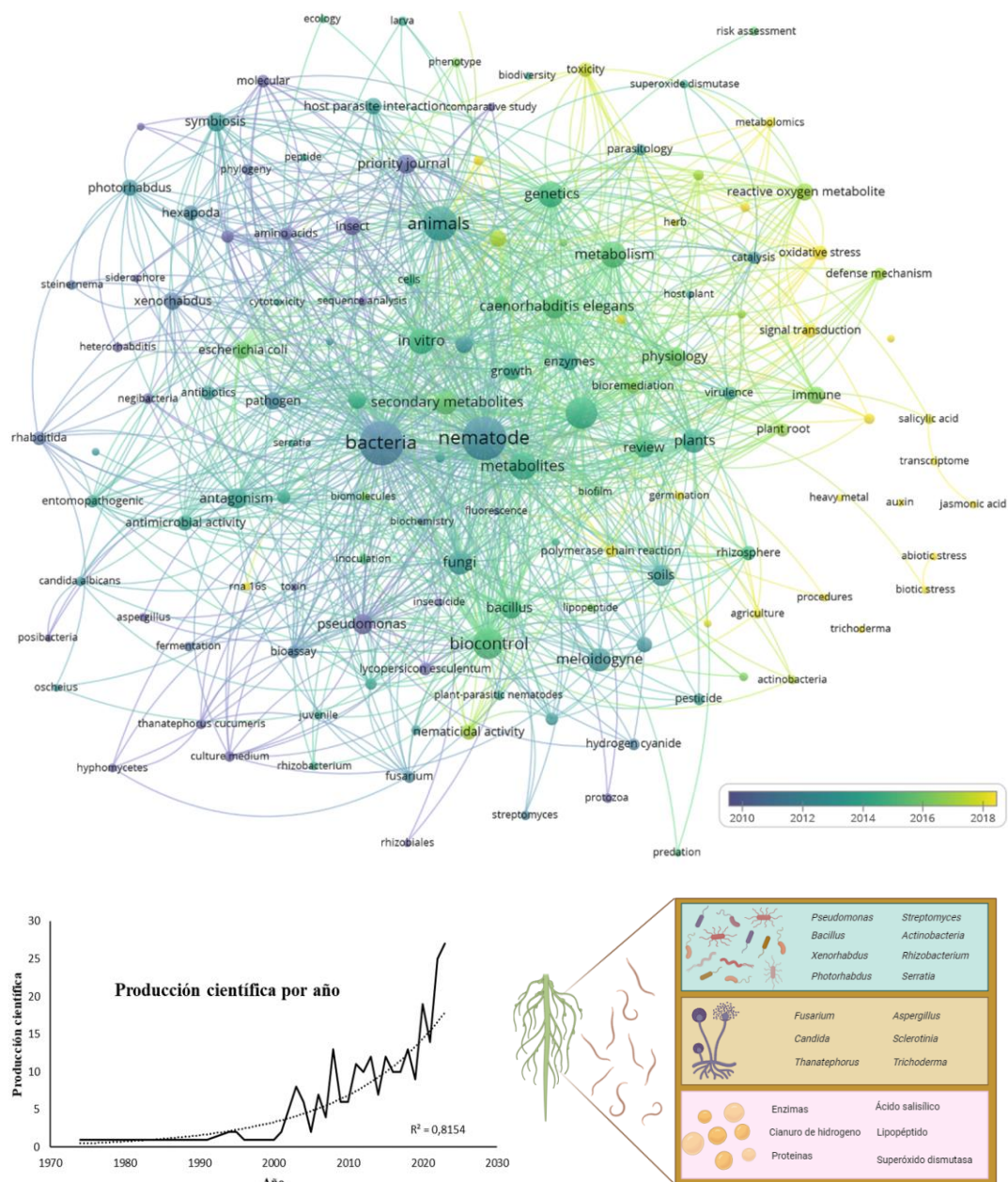
que han demostrado efectos biocidas potentes para el control de plagas en el campo. Destaca su seguridad, inocuidad, baja residualidad, efectividad y la posibilidad de combinar varios de ellos de manera sinérgica (Jiménez-Ortega et al., 2024). Las investigaciones de los compuestos metabólicos derivado de los microorganismos ha sido objeto de numerosas investigaciones, enfocadas en sus mecanismos de acción sobre la competencia, antibiosis, parasitismo, promoción del crecimiento de las plantas y resistencia sistémica inducida (Bhat et al., 2023). Procurando mantener no solo la virulencia y la toxicidad de sus productos metabólicos, sino también de la capacidad para colonizar y permanecer en el ambiente rizosférico debido al estrés producido por factores externos y el cambio climático.

Aunque existen diversos metabolitos empleados por microorganismos para el biocontrol de nematodos, los estudios se han centrado principalmente en aquellos producidos por bacterias (Li & Zhang, 2023). Un breve análisis bibliométrico usando como criterios de búsqueda: TITLE-ABS-KEY: "Nematode" and "Metabolites" and "Microorganisms" permitió evidenciar 252 artículos publicados desde 1974 al 2024. La Figura 2a muestra el mapeo de co-ocurrencia de palabras claves usando VOSviewer.

Las palabras claves más recientes se encuentran en nodos de color amarillo, mientras que las antiguas en color violeta. Las palabras claves anteriores incluyen bacterias, hongos, nematodos, metabolitos y biocontrol lo que indica que la investigación de diferentes compuestos producidos por microorganismos sobre nematodos fitopatógenos ha sido fructífera. Los microorganismos están adquiriendo importancia como posibles agentes de biocontrol en la agricultura moderna, debido a la eliminación gradual de los nematocidas químicos. Además, el resultado de las interacciones tróficas entre microorganismos y nematodos, favorecen a las plantas en su desarrollo, la defensa, la reproducción y la adquisición de nutrientes (Kundu & Vyshali, 2022).

Por otra parte, las palabras claves más recientes son metabolómica, transcriptómica, traducción de señales, mecanismos de defensas, estrés biótico y abiótico y agricultura. Actualmente se emplean diversas técnicas mediante la metagenómica y la metabolómica, con el fin de identificar bacterias, hongos y una gama de biomoléculas con fuertes propiedades inhibitoras del crecimiento de nematodos (Antil et al., 2023; Zhao et al., 2023). No obstante, la ausencia de herramientas, técnicas y estandarización a través de enfoques multiómicos para microbiomas de pequeña escala ha restringido el avance y la comprensión de la diversidad completa de las interacciones microbianas (Kelliher et al., 2023).





**Figura 2.** a) Visualización de mapa de redes en VOSviewer para la co-ocurrencia de las palabras claves de autor durante el periodo comprendido entre 1974 hasta 2024. b) Número de publicaciones de artículos científicos desde 1974 hasta 2024 sobre los metabolitos en el biocontrol de nematodos. Información obtenida de la base de datos Scopus (criterios de búsqueda TITLE-ABS-KEY: "Nematode" and "Metabolites" and "Microorganisms". c) Bacterias, hongos y compuestos químicos empleados en las investigaciones sobre el biocontrol de nematodos fitopatógenos.

Desde 1974 hasta la actualidad ha aumentado de forma exponencial la producción de artículos científicos publicados con relación a la temática sobre los compuestos de los microorganismos para mitigar nematodos (Figura 2b). El mayor incremento de publicaciones se ve reflejado a partir del 2010, donde los estudios se han enfocado en el descubrimiento, aislamiento y la determinación estructural de metabolitos nematocidas (Li & Zhang, 2023). Entre las bacterias que aparecieron en las palabras claves

frecuentaron *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Escherichia coli*, *Xenorhabdus*, *Photorhabdus*, *Streptomyces*, *Actinobacteria*, *Rhizobacterium*, *Serratia*. Entre los hongos *Fusarium*, *Candida albicans*, *Thanatephorus cucumeris*, *Aspergillus*, *Sclerotinia sclerotiorum*, *Trichoderma*. Mientras que los compuestos producidos por microorganismos frecuentaron las enzimas, proteínas, cianuro de hidrógeno, ácido salicílico, lipopéptido, superóxido dismutasa (Figura 2c). La aplicación de microorganismos y sus productos

metabólicos para controlar las poblaciones de nematodos fitopatógenos en los cultivos de importancia económica es una estrategia segura y ecológica, que ha atraído la atención de muchos científicos en el sector de la protección de cultivos (Ayaz et al., 2023).

## 6. Conclusiones

Esta revisión se centró en microorganismos (bacterias y hongos) y sus compuestos con potencial para reducir las poblaciones de nematodos fitopatógenos. El control biológico ha demostrado ser una alternativa sostenible y respetuosa con el medio ambiente para mitigar los daños causados por nematodos. Bacterias y hongos son capaces de producir metabolitos y compuestos con propiedades nematocidas, lo que los hace candidatos para su inclusión en planes de manejo agrícola. Además, las interacciones entre bacterias y hongos pueden aumentar la efectividad del control biológico, disminuyendo la incidencia de patógenos. Las interacciones de estos agentes de control biológico activan la producción de compuestos metabólicos capaces de mitigar el desarrollo de huevos y juveniles infectivos de nematodos fitopatógenos. Aunque el uso de hongos, bacterias y sus compuestos puede generar efectos beneficiosos en la agricultura, es fundamental realizar pruebas a mayor escala en campos reales para demostrar la eficacia de estas alternativas biológicas, en particular en momentos en que las temperaturas son variables debido al cambio climático. Esto proporcionaría nuevas evidencias que satisfagan las necesidades de los agricultores. Dada la importancia económica de los nematodos patógenos, es crucial continuar identificando y desarrollando nuevas tecnologías para innovar en el sector agrícola.

## Agradecimientos

R. F. Castañeda-Ruiz agradece el apoyo del Programa sectorial de Salud Animal y Vegetal mediante el financiamiento del proyecto PS223MY003115.

**Conflictos de Intereses:** No hay conflictos de intereses.

**Contribución de los autores:** M. Vera-Morales: conceptualización, investigación, escritura del borrador inicial y revisión. R. F. Castañeda-Ruiz: investigación, escritura del borrador inicial, revisión y supervisión. D. Sosa: análisis formal, investigación y software. C. Arias: análisis formal, investigación. A. Quevedo: investigación, revisión del manuscrito. M. F. Ratti: análisis formal, investigación, revisión del manuscrito y supervisión.

## ORCID

M. Vera-Morales  <https://orcid.org/0000-0003-2342-6269>  
 R. F. Castañeda-Ruiz  <https://orcid.org/0000-0003-0063-3265>  
 D. Sosa  <https://orcid.org/0000-0001-5403-9072>  
 C. Arias-Vega  <https://orcid.org/0000-0003-2563-4870>  
 A. Quevedo  <https://orcid.org/0000-0001-5729-8643>  
 M. F. Ratti  <https://orcid.org/0000-0003-3725-8921>

## Referencias bibliográficas

- Abd El-Rahman, A. F., Shaheen, H. A., Abd El-Aziz, R. M., & Ibrahim, D. S. S. (2019). Influence of hydrogen cyanide-producing rhizobacteria in controlling the crown gall and root-knot nematode, *Meloidogyne incognita*. *Egyptian Journal of Biological Pest Control*, 29(1), 1–11. <https://doi.org/10.1186/S41938-019-0143-7/TABLES/8>
- Anderson, A. J., & Kim, Y. C. (2018). Biopesticides produced by plant-probiotic *Pseudomonas chlororaphis* isolates. *Crop Protection*, 105, 62–69. <https://doi.org/10.1016/J.CROPRO.2017.11.009>
- Andersson, K. M., Meerupati, T., Levander, F., Friman, E., Ahrén, D., & Tunlida, A. (2013). Proteome of the nematode-trapping cells of the fungus *Monacrosporium haptotylum*. *Applied and Environmental Microbiology*, 79(16), 4993–5004. <https://doi.org/10.1128/AEM.01390-13>
- Anitha, R., & Murugesan, K. (2005). Production of gliotoxin on natural substrates by *Trichoderma virens*. *Journal of Basic Microbiology*, 45(1), 12–19. <https://doi.org/10.1002/JOBM.200410451>
- Antil, S., Kumar, R., Pathak, D. V., & Kumari, A. (2023). Recent advances in utilizing bacteria as biocontrol agents against plant parasitic nematodes emphasizing *Meloidogyne* spp. *Biological Control*, 183, 105244. <https://doi.org/10.1016/J.BIOCONTROL.2023.105244>
- Araldi-Brondolo, S. J., Spraker, J., Shaffer, J. P., Woytenko, E. H., Baltrus, D. A., Gallery, R. E., & Arnold, A. E. (2017). Bacterial Endosymbionts: Master Modulators of Fungal Phenotypes. *Microbiology Spectrum*, 5(5). <https://doi.org/10.1128/MICROBIOLSPEC.FUNK-0056-2016>
- Arendt, K. R., Hockett, K. L., Araldi-Brondolo, S. J., Baltrus, D. A., & Arnold, A. E. (2016). Isolation of Endohyphal Bacteria from Foliar Ascomycota and In Vitro Establishment of Their Symbiotic Associations. *Applied and Environmental Microbiology*, 82(10), 2943–2949. <https://doi.org/10.1128/AEM.00452-16>
- Atif, A. M., Elzamik, F. I., Mohamed, G. M., Al-Quwaie, D. A., Ashkan, M. F., et al. (2023). Biological control of the root-knot nematode (*Meloidogyne incognita*) on eggplants with various chitinase-producing *Streptomyces* strains. *European Journal of Plant Pathology*, 167(3), 371–394. <https://doi.org/10.1007/S10658-023-02718-8/FIGURES/1>
- Ayaz, M., Li, C.-H., Ali, Q., Zhao, W., Chi, Y.-K., et al. (2023). Bacterial and Fungal Biocontrol Agents for Plant Disease Protection: Journey from Lab to Field, Current Status, Challenges, and Global Perspectives. *Molecules* 2023, Vol. 28, Page 6735, 28(18), 6735. <https://doi.org/10.3390/MOLECULES28186735>
- Ayaz, M., Ali, Q., Farzand, A., Khan, A. R., Ling, H., & Gao, X. (2021). Nematicidal volatiles from *Bacillus atrophaeus* GBSC56 promote growth and stimulate induced systemic resistance in tomato against *Meloidogyne incognita*. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(9). <https://doi.org/10.3390/IJMS22095049>
- Barros, B. H. R., da Silva, S. H., Marques, E. dos R., Rosa, J. C., Yatsuda, A. P., Roberts, D. W., & Braga, G. U. L. (2010). A proteomic approach to identifying proteins differentially expressed in conidia and mycelium of the entomopathogenic fungus *Metarhizium acridum*. *Fungal Biology*, 114(7), 572–579. <https://doi.org/10.1016/J.FUNBIO.2010.04.007>
- Beck, J. J., Alborn, H. T., Block, A. K., Christensen, S. A., Hunter, C. T., et al. (2018). Interactions among plants, insects, and microbes: elucidation of inter-organismal chemical communications in agricultural ecology. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 66(26), 6663–6674. <https://doi.org/10.1021/ACS.JAFC.8B01763>
- Bhat, A. A., Shakeel, A., Waqar, S., Handoo, Z. A., & Khan, A. A. (2023). Microbes vs. Nematodes: Insights into Biocontrol through Antagonistic Organisms to Control Root-Knot

- Nematodes. *Plants* 2023, Vol. 12, Page 451, 12(3), 451. <https://doi.org/10.3390/PLANTS12030451>
- Bogner, C. W., Kamdem, R. S. T., Sichtermann, G., Matthäus, C., Hölscher, D., et al. (2017). Bioactive secondary metabolites with multiple activities from a fungal endophyte. *Microbial Biotechnology*, 10(1), 175–188. <https://doi.org/10.1111/1751-7915.12467>
- Bui, H. X., & Desaeager, J. A. (2021). Volatile compounds as potential bio-fumigants against plant-parasitic nematodes – a mini review. *Journal of Nematology*, 53, 1–12. <https://doi.org/10.21307/JOFNEM-2021-014>
- Bui, H. X., Hadi, B. A. R., Oliva, R., & Schroeder, N. E. (2020). Beneficial bacterial volatile compounds for the control of root-knot nematode and bacterial leaf blight on rice. *Crop Protection*, 135, 104792. <https://doi.org/10.1016/J.CROPRO.2019.04.016>
- Camacho, M., de los Santos, B., Vela, M. D., & Talavera, M. (2023). Use of Bacteria Isolated from Berry Rhizospheres as Biocontrol Agents for Charcoal Rot and Root-Knot Nematode Strawberry Diseases. *Horticulturae* 2023, Vol. 9, Page 346, 9(3), 346. <https://doi.org/10.3390/HORTICULTURAE9030346>
- Cao, H., Jiao, Y., Yin, N., Li, Y., Ling, J., Mao, Z., Yang, Y., & Xie, B. (2019). Analysis of the activity and biological control efficacy of the *Bacillus subtilis* strain Bs-1 against *Meloidogyne incognita*. *Crop Protection*, 122, 125–135. <https://doi.org/10.1016/J.CROPRO.2019.04.021>
- Chavarria-Quicaño, E., Contreras-Jáquez, V., Carrillo-Fasio, A., De la Torre-González, F., & Asaff-Torres, A. (2023). Native *Bacillus paralicheniformis* isolate as a potential agent for phytopathogenic nematodes control. *Frontiers in Microbiology*, 14, 1213306. <https://doi.org/10.3389/FMICB.2023.1213306/BIBTEX>
- Chen, S. A., Lin, H. C., Schroeder, F. C., & Hsueh, Y. P. (2021). Prey sensing and response in a nematode-trapping fungus is governed by the MAPK pheromone response pathway. *Genetics*, 217(2). <https://doi.org/10.1093/GENETICS/IYAA008>
- Chen, T.-H., Hsu, C.-S., Tsai, P.-J., Ho, Y.-F., & Lin, N.-S. (2001). Heterotrimeric G-protein and signal transduction in the nematode-trapping fungus *Arthrobotrys dactyloides*. *Planta*, 212(5), 858–863. <https://doi.org/10.1007/s004250000451>
- Chen, W., Wang, J., Huang, D., Cheng, W., Shao, Z., Cai, M., Zheng, L., Yu, Z., & Zhang, J. (2022). Volatile organic compounds from *Bacillus aryabhattai* MCCC 1K02966 with multiple modes against *Meloidogyne incognita*. *Molecules*, 27(1), 103. <https://doi.org/10.3390/MOLECULES27010103>
- Cheng, W., Yang, J., Nie, Q., Huang, D., Yu, C., et al. (2017). Volatile organic compounds from *Paenibacillus polymyxa* KM2501-1 control *Meloidogyne incognita* by multiple strategies. *Scientific Reports*, 7(1), 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-16631-8>
- Cheng, W., Yang, X., Zeng, L., Huang, D., Cai, M., Zheng, L., Yu, Z., & Zhang, J. (2020). Evaluation of multiple impacts of furfural acetone on nematodes in vitro and control efficiency against root-knot nematodes in pots and fields. *Antibiotics*, 9(9), 1–14. <https://doi.org/10.3390/ANTIBIOTICS9090605>
- Cruz, D. G., Costa, L. M., Rocha, L. O., Retamal, C. A., Vieira, R. A. M., et al. (2015). Serine proteases activity is important for the interaction of nematophagous fungus *Duddingtonia flagrans* with infective larvae of trichostrongylids and free-living nematodes *Panagrellus* spp. *Fungal Biology*, 119(8), 672–678. <https://doi.org/10.1016/J.FUNBIO.2015.03.005>
- Dackman, C., & Nordbring-Hertz, B. (1992). Conidial traps — a new survival structure of the nematode-trapping fungus *Arthrobotrys oligospora*. *Mycological Research*, 96(3), 194–198. [https://doi.org/10.1016/S0953-7562\(09\)80965-9](https://doi.org/10.1016/S0953-7562(09)80965-9)
- Decraemer, W., & Hunt, D. J. (2006). Structure and classification. In R. Perry & M. Moens (Eds.), *Plant nematology* (pp. 3–32). CABI. <https://doi.org/10.1079/9781845930561.0003>
- Degenkolb, T., & Vilcinskis, A. (2016). Metabolites from nematophagous fungi and nematocidal natural products from fungi as alternatives for biological control. Part II: metabolites from nematophagous basidiomycetes and non-nematophagous fungi. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 100(9), 3813–3824. <https://doi.org/10.1007/S00253-015-7234-5>
- Dijan, C., Pijarouvski, L., Ponchet, M., & Arpin, N. (1991). Acetic acid, a selective nematocidal metabolite from culture filtrate of *Paecilomyces lilacinus* (Thom) Samsan and *Trichoderma longibrachiatum* Rifai. *Nematologica*, 37, 101–112.
- Engelbrecht, G., Claassens, S., Mienie, C. M. S., & Fourie, H. (2022). Filtrates of mixed *Bacillus* spp inhibit second-stage juvenile motility of root-knot nematodes. *Rhizosphere*, 22, 100528. <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2022.100528>
- Esikova, T. Z., Anokhina, T. O., Abashina, T. N., Suzina, N. E., & Solyanikova, I. P. (2021). Characterization of soil bacteria with potential to degrade benzoate and antagonistic to fungal and bacterial phytopathogens. *Microorganisms*, 9(4). <https://doi.org/10.3390/MICROORGANISMS9040755>
- Fan, X.-J., Zhang, X., Zhang, F., Liu, S.-R., Su, X.-J., & Yang, X.-Y. (2018). *Dactylellina parvicolla* WZ27, a spontaneous conidial trap producing strain of nematode-trapping fungus. *Mycosystema*, 37(3), 305–313. <https://doi.org/10.13346/J.MYCOSYSTEMA.170121>
- Fan, Y., Zhang, W., Chen, Y., Xiang, M., & Liu, X. (2021). DdaSTE12 is involved in trap formation, ring inflation, conidiation, and vegetative growth in the nematode-trapping fungus *Drechslerella dactyloides*. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 105(19), 7379–7393. <https://doi.org/10.1007/S00253-021-11455-Z/FIGURES/6>
- Fischer, R., & Requena, N. (2022). Small-secreted proteins as virulence factors in nematode-trapping fungi. *Trends in Microbiology*. <https://doi.org/10.1016/J.TIM.2022.03.005>
- Ganeshan, S., Annaiyan, S., Somasundaram, P., Mannu, J., Kathithachalam, A., Shanmugam, H., & Arunachalam, A. (2024). Biomolecule repository of endophytic bacteria from guava serves as a key player in suppressing root-knot nematode, *Meloidogyne enterolobii*. *Scientia Horticulturae*, 324, 112627. <https://doi.org/10.1016/J.SCIENTA.2023.112627>
- Gao, H., Qi, G., Yin, R., Zhang, H., Li, C., & Zhao, X. (2016). *Bacillus cereus* strain S2 shows high nematocidal activity against *Meloidogyne incognita* by producing sphingosine. *Scientific Reports*, 6. <https://doi.org/10.1038/SREP28756>
- Geng, C., Nie, X., Tang, Z., Zhang, Y., Lin, J., Sun, M., & Peng, D. (2016). A novel serine protease, Sep1, from *Bacillus firmus* DS-1 has nematocidal activity and degrades multiple intestinal-associated nematode proteins. *Scientific Reports*, 6(1), 1–12. <https://doi.org/10.1038/srep25012>
- Grunseich, J. M., Aguirre, N. M., Thompson, M. N., Ali, J. G., & Helms, A. M. (2021). Chemical cues from entomopathogenic nematodes vary across three species with different foraging strategies, triggering different behavioral responses in prey and competitors. *Journal of Chemical Ecology*, 47(10–11), 822. <https://doi.org/10.1007/S10886-021-01304-8>
- Gu, Y. Q., Mo, M. H., Zhou, J. P., Zou, C. S., & Zhang, K. Q. (2007). Evaluation and identification of potential organic nematocidal volatiles from soil bacteria. *Soil Biology and Biochemistry*, 39(10), 2567–2575. <https://doi.org/10.1016/J.SOILBIO.2007.05.011>
- Haarith, D., Bushley, K. E., & Chen, S. (2020). Fungal communities associated with *Heterodera glycines* and their potential in biological control: a current update. *Journal of Nematology*, 52(1), 2020–2042. <https://doi.org/10.21307/JOFNEM-2020-022>
- Hahn, M. H., May De Mio, L. L., Kuhn, O. J., & Duarte, H. da S. S. (2019). Nematophagous mushrooms can be an alternative to control *Meloidogyne javanica*. *Biological Control*, 138, 104024. <https://doi.org/10.1016/J.BIOCONTROL.2019.104024>
- Herrera-Cabrera, B. E., Delgado-Alvarado, A., Salgado-Garciglia, R., López-Valdez, L. G., Sánchez-Herrera, L. M., et al. (2024). Volatile organic compound produced by bacteria: characterization and application. *Bacterial Secondary*

- Metabolites*, 177–196. <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-95251-4.00011-9>
- Hsueh, Y. P., Gronquist, M. R., Schwarz, E. M., Nath, R. D., Lee, C. H., Gharib, S., Schroeder, F. C., & Sternberg, P. W. (2017). Nematophagous fungus *Arthrobotrys oligospora* mimics olfactory cues of sex and food to lure its nematode prey. *ELife*, 6. <https://doi.org/10.7554/ELIFE.20023>
- Hsueh, Y. P., Mahanti, P., Schroeder, F. C., & Sternberg, P. W. (2013). Nematode-trapping fungi eavesdrop on nematode pheromones. *Current Biology: CB*, 23(1), 83. <https://doi.org/10.1016/J.CUB.2012.11.035>
- Huang, D., Yu, C., Shao, Z., Cai, M., Li, G., Zheng, L., Yu, Z., & Zhang, J. (2020). Identification and characterization of nematocidal volatile organic compounds from deep-sea *Virgibacillus dokdonensis* MCCC 1A00493. *Molecules*, 25(3). <https://doi.org/10.3390/MOLECULES25030744>
- Ibrahim, S. R. M., Mohamed, S. G. A., Alsaadi, B. H., Althubiani, M. M., Awari, Z. I., et al. (2023). Secondary Metabolites, Biological Activities, and Industrial and Biotechnological Importance of *Aspergillus sydowii*. *Marine Drugs*, 21(8). <https://doi.org/10.3390/MD21080441>
- Jiang, X., Xiang, M., & Liu, X. (2017). Nematode-trapping fungi. *Microbiology Spectrum*, 5(1). <https://doi.org/10.1128/MICROBIOLSPEC.FUNK-0022-2016>
- Jiménez-Ortega, L. A., Orozco-Ochoa, A. K., Valdez-Baro, O., & Heredia, J. B. (2024). Microorganisms as biofactories of powerful agents against plant diseases. *Entrepreneurship with Microorganisms*, 1–15. <https://doi.org/10.1016/B978-0-443-19049-0.00011-6>
- Ju, S., Lin, J., Zheng, J., Wang, S., Zhou, H., & Sun, M. (2016). *Alcaligenes faecalis* ZD02, a novel nematocidal bacterium with an extracellular serine protease virulence factor. *Applied and Environmental Microbiology*, 82(7), 2112–2120. <https://doi.org/10.1128/AEM.03444-15>
- Kang, B. R., Anderson, A. J., & Kim, Y. C. (2018). Hydrogen cyanide produced by *Pseudomonas chlororaphis* O6 exhibits nematocidal activity against *Meloidogyne hapla*. *The Plant Pathology Journal*, 34(1), 35–43. <https://doi.org/10.5423/PPJ.OA.06.2017.0115>
- Kassam, R., Yadav, J., Chawla, G., Kundu, A., Hada, A., Jaiswal, N., Bollinedi, H., Kamil, D., Devi, P., & Rao, U. (2021). Identification, characterization, and evaluation of nematophagous fungal species of *Arthrobotrys* and *Tolypocladium* for the management of *Meloidogyne incognita*. *Frontiers in Microbiology*, 12, 790223. <https://doi.org/10.3389/FMICB.2021.790223>
- Kelliher, J. M., Robinson, A. J., Longley, R., Johnson, L. Y. D., Hanson, B. T., et al. (2023). The endohyphal microbiome: current progress and challenges for scaling down integrative multi-omic microbiome research. *Microbiome*, 11(1). <https://doi.org/10.1186/S40168-023-01634-7>
- Khan, A., Haris, M., Hussain, T., Khan, A. A., Laasli, S. E., Lahlali, R., & Mokri, 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., Williams, K. L., Soon, J., & Nevalainen, H. K. M. (2008). Proteomic analysis of the knob-producing nematode-trapping fungus *Monacrosporium lysipagum*. *Mycological Research*, 112(12), 1447–1452. <https://doi.org/10.1016/J.MYCRES.2008.06.003>
- Khan, B., Yan, W., Wei, S., Wang, Z., Zhao, S., Cao, L., Rajput, N. A., & Ye, Y. (2019). Nematocidal metabolites from endophytic fungus *Chaetomium globosum* YSC5. *FEMS Microbiology Letters*, 366(14), fnz169. <https://doi.org/10.1093/FEMSLE/FNZ169>
- Khan, R. A. A., Najeeb, S., Mao, Z., Ling, J., Yang, Y., Li, Y., & Xie, B. (2020). Bioactive secondary metabolites from *Trichoderma* spp. against phytopathogenic bacteria and root-knot nematode. *Microorganisms*, 8(3), 401. <https://doi.org/10.3390/MICROORGANISMS8030401>
- Kirwa, H. K., Murungi, L. K., Beck, J. J., & Torto, B. (2018). Elicitation of differential responses in the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* to tomato root exudate cytokinin, flavonoids, and alkaloids. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 66(4), 11291–11300. <https://doi.org/10.1021/ACS.JAFC.8B05101>
- Köhl, J., Kolnaar, R., & Ravensberg, W. J. (2019). Mode of action of microbial biological control agents against plant diseases: relevance beyond efficacy. *Frontiers in Plant Science*, 10. <https://doi.org/10.3389/FPLS.2019.00845>
- Koziak, A. T. E., Cheng, K., & Thorn, R. G. (2007). Phylogenetic analyses of *Nematoctonus* and *Hohenbuehelia* (Pleurotaceae). <https://doi.org/10.1139/B07-083>, 85(8), 762–773. <https://doi.org/10.1139/B07-083>
- Kumar, K. K., & Dara, S. K. (2021). Fungal and bacterial endophytes as microbial control agents for plant-parasitic nematodes. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 18(8), 4269. <https://doi.org/10.3390/IJERPH18084269>
- Kundu, A., & Vyshali, G. (2022). Current Status of Nematode-bacteria Interaction: A Mini Review. *Agricultural Reviews*. <https://doi.org/10.18805/AG.R-2291>
- Kuo, T. H., Yang, C. T., Chang, H. Y., Hsueh, Y. P., & Hsu, C. C. (2020). Nematode-trapping fungi produce diverse metabolites during predator-prey interaction. *Metabolites*, 10(3). <https://doi.org/10.3390/METABO10030117>
- Kusstatscher, P., Cernava, T., & Berg, G. (2020). Using bacteria-derived volatile organic compounds (VOCs) for industrial processes. *Bacterial Volatile Compounds as Mediators of Airborne Interactions*, 305–316. [https://doi.org/10.1007/978-981-15-7293-7\\_13](https://doi.org/10.1007/978-981-15-7293-7_13)
- Kwon, H. R., Son, S. W., Han, H. R., Choi, G. J., Jang, K. S., et al. (2007). Nematocidal activity of bikaverin and fusaric acid isolated from *Fusarium oxysporum* against pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*. *The Plant Pathology Journal*, 23(4), 318–321. <https://doi.org/10.5423/PPJ.2007.23.4.318>
- Lee, Y. S., & Kim, K. Y. (2016). Antagonistic potential of *Bacillus pumilus* L1 against root-knot nematode, *Meloidogyne arenaria*. *Journal of Phytopathology*, 164(1), 29–39. <https://doi.org/10.1111/JPH.12421>
- Lee, Y. S., Nguyen, X. H., Naing, K. W., Park, Y. S., & Kim, K. Y. (2015). Role of lytic enzymes secreted by *Lysobacter capsici* YS1215 in the control of root-knot nematode of tomato plants. *Indian Journal of Microbiology*, 55(1), 74–80. <https://doi.org/10.1007/S12088-014-0499-Z/TABLES/2>
- Leeder, A. C., Palma-Guerrero, J., & Glass, N. L. (2011). The social network: deciphering fungal language. *Nature Reviews Microbiology* 2011 9(6), 440–451. <https://doi.org/10.1038/nrmicro2580>
- Lei, H.-M., Wang, J.-T., Hu, Q.-Y., Li, C.-Q., Mo, M.-H., Zhang, K.-Q., Li, G.-H., & Zhao, P.-J. (2023). 2-Furoic acid associated with the infection of nematodes by *Dactylella haptotyla* and its biocontrol potential on plant root-knot nematodes. *Microbiology Spectrum*, 11(5). <https://doi.org/10.1128/SPECTRUM.01896-23-S0003.XLSX>
- Li, G. H., & Zhang, K. Q. (2023). Natural nematocidal metabolites and advances in their biocontrol capacity on plant parasitic nematodes. *Natural Product Reports*, 40(3), 646–675. <https://doi.org/10.1039/D2NP00074A>
- Li, G., Zhang, K., Xu, J., Dong, J., & Liu, Y. (2007). Nematocidal substances from fungi. *Recent Patents on Biotechnology*, 1(3), 212–233. <https://doi.org/10.2174/187220807782330165>
- Li, J., Zou, C., Xu, J., Ji, X., Niu, X., Yang, J., Huang, X., & Zhang, K.-Q. (2015). Molecular mechanisms of nematode-nematophagous microbe interactions: basis for biological Control of plant-parasitic nematodes. *Annual Review of*

- Phytopathology*, 53, 67–95. <https://doi.org/10.1146/ANNUREV-PHYTO-080614-120336>
- Li, L., Ma, M., Liu, Y., Zhou, J., Qu, Q., Lu, K., Fu, D., & Zhang, K. (2011). Induction of trap formation in nematode-trapping fungi by a bacterium. *FEMS Microbiology Letters*, 322(2), 157–165. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.2011.02351.x>
- Li, L., Yang, M., Luo, J., Qu, Q., Chen, Y., Liang, L., & Zhang, K. (2016). Nematode-trapping fungi and fungus-associated bacteria interactions: the role of bacterial diketopiperazines and biofilms on *Arthrobotrys oligospora* surface in hyphal morphogenesis. *Environmental Microbiology*, 18(11), 3827–3839. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.13340>
- Liang, L.-M., Zou, C.-G., Xu, J., & Zhang, K.-Q. (2019). Signal pathways involved in microbe–nematode interactions provide new insights into the biocontrol of plant-parasitic nematodes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 374(1767). <https://doi.org/10.1098/RSTB.2018.0317>
- Liang, L., Liu, Z., Liu, L., Li, J., Gao, H., Yang, J., & Zhang, K. Q. (2016). The nitrate assimilation pathway is involved in the trap formation of *Arthrobotrys oligospora*, a nematode-trapping fungus. *Fungal Genetics and Biology*, 92, 33–39. <https://doi.org/10.1016/j.fgb.2016.05.003>
- Liang, L. M., Zou, C. G., & Zhang, K. Q. (2019). Advances in the molecular mechanisms of the microbe–nematode interaction. *SCIENTIA SINICA Vitae*, 49(11), 1508–1519. <https://doi.org/10.1360/SSV-2019-0144>
- Lipke, P. N. (2018). What we do not know about fungal cell adhesion molecules. *Journal of Fungi* 2018, Vol. 4, Page 59, 4(2), 59. <https://doi.org/10.3390/JOF4020059>
- Liu, K., Zhang, W., Lai, Y., Xiang, M., Wang, X., Zhang, X., & Liu, X. (2014). *Drechlerella stenobracha* genome illustrates the mechanism of constricting rings and the origin of nematode predation in fungi. *BMC Genomics*, 15, 114. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-15-114>
- Lopes, A. D., Rivadavea, W. R., & Silva, G. J. (2024). *Trichoderma* secondary metabolites for effective plant pathogen control. *Nanohybrid Fungicides*, 239–255. <https://doi.org/10.1016/B978-0-443-23950-2.00008-4>
- Manan, A., Bazai, Z. A., Fan, J., Yu, H., & Li, L. (2018). The Nif3-family protein Yqf003 from *Pseudomonas syringae* MB03 has multiple nematocidal activities against *Caenorhabditis elegans* and *Meloidogyne incognita*. *International Journal of Molecular Sciences*, 19(12). <https://doi.org/10.3390/IJMS19123915>
- Manohar, M., Tenjo-Castano, F., Chen, S., Zhang, Y. K., Kumari, A., Williamson, V. M., Wang, X., Klessig, D. F., & Schroeder, F. C. (2020). Plant metabolism of nematode pheromones mediates plant–nematode interactions. *Nature Communications*, 11(1), 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-14104-2>
- Martínez-Servat, S., Pinyol-Escala, L., Daura-Pich, O., Almazán, M., Hernández, I., López-García, B., & Fernández, C. (2023). Characterization of *Lysobacter enzymogenes* B25, a potential biological control agent of plant-parasitic nematodes, and its mode of action. *AIMS Microbiology*, 9(1), 151. <https://doi.org/10.3934/MICROBIOL.2023010>
- Maulidia, V., Soesanto, L., Syamsuddin, Khairan, K., Hamaguchi, T., Hasegawa, K., & Sriwati, R. (2020). Secondary metabolites produced by endophytic bacteria against the root-knot nematode (*Meloidogyne* sp.). *Biodiversitas Journal of Biological Diversity*, 21(11), 5270–5275. <https://doi.org/10.13057/BIODIV/D211130>
- Mei, X., Wang, X., & Li, G. (2021). Pathogenicity and volatile nematocidal metabolites from *Duddingtonia flagrans* against *Meloidogyne incognita*. *Microorganisms*, 9(11). <https://doi.org/10.3390/MICROORGANISMS9112268/S1>
- Mendoza, A. R., Kiewnick, S., & Sikora, R. A. (2008). In vitro activity of *Bacillus firmus* against the burrowing nematode *Radopholus similis*, the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* and the stem nematode *Ditylenchus dipsaci*. *Biocontrol Science and Technology*, 18(4), 377–389. <https://doi.org/10.1080/09583150801952143>
- Migunova, V. D., & Sasanelli, N. (2021). Bacteria as biocontrol tool against phytoparasitic nematodes. *Plants*, 10(2), 1–15. <https://doi.org/10.3390/PLANTS10020389>
- Naranjo-Morán, J., Vera-Morales, M., & Mora-González, A. (2021). Acumulaciones de hierro en agroecosistemas bananeros (Milagro, Ecuador): Una revisión bibliográfica de algunos factores que intervienen en la salud y nutrición del cultivo. *Siembra*, 8(2), e2680. <https://doi.org/10.29166/SIEMBRA.V8I2.2680>
- Niu, Q., Huang, X., Zhang, L., Xu, J., Yang, D., Wei, K., Niu, X., An, Z., Bennett, J. W., Zou, C., Yang, J., & Zhang, K. Q. (2010). A Trojan horse mechanism of bacterial pathogenesis against nematodes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(38), 16631–16636. <https://doi.org/10.1073/PNAS.1007276107/-/DCSUPPLEMENTAL>
- Nwokolo, N. L., Enebe, M. C., Chigor, C. B., Chigor, V. N., & Dada, O. A. (2021). The contributions of biotic lines of defence to improving plant disease suppression in soils: A review. *Rhizosphere*, 19, 100372. <https://doi.org/10.1016/J.RHISPH.2021.100372>
- 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>
- Okorie, C. C., Ononuju, C. C., & Okwujiako, I. A. (2011). Management of *Meloidogyne incognita* with *Pleurotus ostreatus* and *P. tuberregium* in Soybean. *International Journal of Agriculture & Biology*, 401–405.
- Park, Y. S., Dutta, S., Ann, M., Raajimakers, J. M., & Park, K. (2015). Promotion of plant growth by *Pseudomonas fluorescens* strain SS101 via novel volatile organic compounds. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 461(2), 361–365. <https://doi.org/10.1016/J.BBRC.2015.04.039>
- Poveda, J., Abril-Urias, P., & Escobar, C. (2020). Biological control of plant-parasitic nematodes by filamentous fungi inducers of resistance: *Trichoderma*, mycorrhizal and endophytic fungi. *Frontiers in Microbiology*, 11, 992. <https://doi.org/10.3389/FMICB.2020.00992/BIBTEX>
- Quevedo, A., Magdama, F., Castro, J., & Vera-Morales, M. (2022). Interacciones ecológicas de los hongos nematófagos y su potencial uso en cultivos tropicales. *Scientia Agropecuaria*, 13(1), 97–108. <https://doi.org/10.17268/SCI.AGROPECU.2022.009>
- Quevedo, A., Vera-Morales, M., Espinoza-Lozano, F., Castañeda-Ruiz, R. F., Sosa del Castillo, D., & Magdama, F. (2021). Assessing the predatory activity of *Arthrobotrys oligospora* strain C-2197 as biocontrol of the root-knot nematode *Meloidogyne* spp. *Bionatura*, 6(1), 1586–1592. <https://doi.org/10.21931/RB/2021.06.01.22>
- Raza, W., Wang, J., Jousset, A., Friman, V. P., Mei, X., Wang, S., Wei, Z., & Shen, Q. (2020). Bacterial community richness shifts the balance between volatile organic compound-mediated microbe–pathogen and microbe–plant interactions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 287(1925). <https://doi.org/10.1098/RSPB.2020.0403>
- Rucker, C. J., & Zachariah, K. (1986). The influence of bacteria on trap induction in predacious hyphomycetes. *Canadian Journal of Botany*, 65(6), 1160–1162. <https://doi.org/10.1139/B87-162>
- Sahebani, N., & Gholamrezaee, N. (2021). The biocontrol potential of *Pseudomonas fluorescens* CHA0 against root knot nematode (*Meloidogyne javanica*) is dependent on the plant species. *Biological Control*, 152, 104445. <https://doi.org/10.1016/J.BIOCONTROL.2020.104445>

- Sánchez, V. H., & Zambrano, J. (2019). Adoption and impact of agricultural technologies developed in Ecuador. *La Granja: Revista de Ciencias de La Vida*, 30(2), 28–39. <https://doi.org/10.17163/LGR.N30.2019.03>
- Saritha, M., Kumar, P., Panwar, N. R., & Burman, U. (2021). Intelligent plant–microbe interactions. *Archives of Agronomy and Soil Science*. <https://doi.org/10.1080/03650340.2020.1870677>
- Sheoran, N., Valiya Nadakkakath, A., Munjal, V., Kundu, A., Subaharan, K., et al. (2015). Genetic analysis of plant endophytic *Pseudomonas putida* BP25 and chemo-profiling of its antimicrobial volatile organic compounds. *Microbiological Research*, 173, 66–78. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2015.02.001>
- Siddiqui, Z. A., & Aziz, S. (2024). Plant parasitic nematode-fungus interactions: recent concepts and mechanisms. *Plant Physiology Reports*, 1, 1–14. <https://doi.org/10.1007/S40502-023-00762-4/TABLES/2>
- Singh, P., & Siddiqui, Z. A. (2009). Biocontrol of root-knot nematode *Meloidogyne incognita* by the isolates of *Bacillus* on tomato. *Archives of Phytopathology and Plant Protection*, 43(6), 552–561. <https://doi.org/10.1080/03235400801939904>
- Soliman, G. M., Ameen, H. H., Abdel-Aziz, S. M., & El-Sayed, G. M. (2019). In vitro evaluation of some isolated bacteria against the plant parasite nematode *Meloidogyne incognita*. *Bulletin of the National Research Centre*, 43(1), 1–7. <https://doi.org/10.1186/S42269-019-0200-0>
- Soliman, M. S., El-Deriny, M. M., Ibrahim, D. S. S., Zakaria, H., & Ahmed, Y. (2021). Suppression of root-knot nematode *Meloidogyne incognita* on tomato plants using the nematode trapping fungus *Arthrobotrys oligospora* Fresenius. *Journal of Applied Microbiology*. <https://doi.org/10.1111/jam.15101>
- Su, H. N., Xu, Y. Y., Wang, X., Zhang, K. Q., & Li, G. H. (2016). Induction of trap formation in nematode-trapping fungi by bacteria-released ammonia. *Letters in Applied Microbiology*, 62(4), 349–353. <https://doi.org/10.1111/lam.12557>
- Su, H., Zhao, Y., Zhou, J., Feng, H., Jiang, D., Zhang, K.-Q., & Yang, J. (2017). Trapping devices of nematode-trapping fungi: formation, evolution, and genomic perspectives. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 92(1), 357–368. <https://doi.org/10.1111/brv.12233>
- Sujayanand, G. K., Chandra, A., Jagadeeswaran, R., Rout, A. K., Kumar, S., & Dubey, S. (2024). *Bacillus* and Related Genera on Biocontrol of Insects and Nematodes. In V. Mageshwaran, U. B. Singh, A. K. Saxena, & H. Singh (Eds.), *Applications of Bacillus and Bacillus Derived Genera in Agriculture, Biotechnology and Beyond. Microorganisms for Sustainability* (pp. 151–164). Springer, Singapore. [https://doi.org/10.1007/978-981-99-8195-3\\_8](https://doi.org/10.1007/978-981-99-8195-3_8)
- Sun, Y., Ran, Y., Yang, H., Mo, M., & Li, G. (2023). Volatile Metabolites from *Brevundimonas diminuta* and Nematicidal Esters Inhibit *Meloidogyne javanica*. *Microorganisms*, 11(4), 966. <https://doi.org/10.3390/MICROORGANISMS11040966/S1>
- Thakur, S., & Zachariah, K. (1989). Response of the fungus *Dactylella rhopalota* to bacteria. *Plant and Soil*, 120(1), 87–93. <https://doi.org/10.1007/BF02370294>
- Thorn, R. G., Moncalvo, J.-M., Reddy, C. A., & Vilgalys, R. (2000). Phylogenetic analyses and the distribution of nematophagy support a monophyletic Pleurotaceae within the polyphyletic pleurotoid-lentinoid fungi. *Mycologia*, 92(2), 241–252. <https://doi.org/10.1080/00275514.2000.12061151>
- Tong, S. M., & Feng, M. G. (2019). Insights into regulatory roles of MAPK-cascaded pathways in multiple stress responses and life cycles of insect and nematode mycopathogens. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 103(2), 577–587. <https://doi.org/10.1007/S00253-018-9516-1/TABLES/2>
- Vera-Morales, M., Castañeda-Ruiz, R. F., Sosa, D., Quevedo, A., Naranjo-Morán, J., Serrano, L., & Ratti, M. F. (2022). Mecanismos de captura, colonización y alimentación empleados por parásitos y predadores de nematodos: *Ecosistemas*, 31(3), 2390. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2390>
- Vera-Morales, M., López Medina, S. E., Naranjo-Morán, J., Quevedo, A., & Ratti, M. F. (2023). Nematophagous Fungi: A Review of Their Phosphorus Solubilization Potential. *Microorganisms*, 11(1), 137. <https://doi.org/10.3390/microorganisms11010137>
- Wang, B.-L., Chen, Y.-H., He, J.-N., Xue, H.-X., Yan, N., et al. (2018). Integrated metabolomics and morphogenesis reveal volatile signaling of the nematode-trapping fungus *Arthrobotrys oligospora*. *Applied and Environmental Microbiology*, 84(9), e02749-17. <https://doi.org/10.1128/AEM.02749-17>
- Wang, X., Li, G. H., Zou, C. G., Ji, X. L., Liu, T., et al. (2014). Bacteria can mobilize nematode-trapping fungi to kill nematodes. *Nature Communications* 2014 5:1, 5(1), 1–9. <https://doi.org/10.1038/ncomms6776>
- Westerhoff, H. V., Brooks, A. N., Simeonidis, E., García-Contreras, R., He, F., et al. (2014). Macromolecular networks and intelligence in microorganisms. *Frontiers in Microbiology*, 5(7), 379. <https://doi.org/10.3389/FMICB.2014.00379/BIBTEX>
- Wheatley, R. E. (2002). The consequences of volatile organic compound mediated bacterial and fungal interactions. *Antonie van Leeuwenhoek* 2002 81:1, 81(1), 357–364. <https://doi.org/10.1023/A:1020592802234>
- Witzany, G. (2017). Key levels of biocommunication. In *Biocommunication: sign-mediated interactions between cells and organisms* (pp. 37–62). World Scientific Publishing Co. Pte. Ltd. [https://doi.org/10.1142/9781786340450\\_0002](https://doi.org/10.1142/9781786340450_0002)
- Wolfgang, A., Taffner, J., Guimarães, R. A., Coyne, D., & Berg, G. (2019). Novel strategies for soil-borne diseases: Exploiting the microbiome and volatile-based mechanisms toward controlling *Meloidogyne*-based disease complexes. *Frontiers in Microbiology*, 10. <https://doi.org/10.3389/FMICB.2019.01296/FULL>
- Xiong, J., Zhou, Q., Luo, H., Xia, L., Li, L., Sun, M., & Yu, Z. (2015). Systemic nematocidal activity and biocontrol efficacy of *Bacillus firmus* against the root-knot nematode *Meloidogyne incognita*. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 31(4), 661–667. <https://doi.org/10.1007/S11274-015-1820-7/TABLES/1>
- Xu, L. L., Lai, Y. L., Wang, L., & Liu, X. Z. (2011). Effects of abscisic acid and nitric oxide on trap formation and trapping of nematodes by the fungus *Drechslerella stenobrocha* AS6.1. *Fungal Biology*, 115(2), 97–101. <https://doi.org/10.1016/J.FUNBIO.2010.10.006>
- Xu, Y. Y., Lu, H., Wang, X., Zhang, K. Q., & Li, G. H. (2015). Effect of volatile organic compounds from bacteria on nematodes. *Chemistry & Biodiversity*, 12(9), 1415–1421. <https://doi.org/10.1002/CBDV.201400342>
- Yang, C. T., de Ulzurrun, G. V. D., Pedro Gonçalves, A., Lin, H. C., Chang, C. W., et al. (2020). Natural diversity in the predatory behavior facilitates the establishment of a robust model strain for nematode-trapping fungi. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 117(12), 6762–6770. <https://doi.org/10.1073/PNAS.1919726117/-/DCSUPPLEMENTAL>
- Yang, X., Yu, H., Ren, J., Cai, L., Xu, L., & Liu, L. (2023). Sulfoxide-Containing Bisabolane Sesquiterpenoids with Antimicrobial and Nematicidal Activities from the Marine-Derived Fungus *Aspergillus sydowii* LW09. *Journal of Fungi*, 9(3). <https://doi.org/10.3390/JOF9030347/S1>
- Yin, N., Liu, R., Zhao, J. L., Khan, R. A. A., Li, Y., et al. (2021). Volatile organic compounds of *Bacillus cereus* strain Bc-cm103 exhibit fumigation activity against *Meloidogyne incognita*. *Plant Disease*, 105(4), 904–911. <https://doi.org/10.1094/PDIS-04-20-0783-RE>
- Youssar, L., Wernet, V., Hensel, N., Yu, X., Hildebrand, H. G., et al. (2019). Inter-cellular communication is required for trap formation in the nematode-trapping fungus *Duddingtonia*

- flagrans*. *PLOS Genetics*, 15(3), e1008029. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PGEN.1008029>
- Yu, J. M., Wang, D., Pierson, L. S., & Pierson, E. A. (2018). Effect of producing different phenazines on bacterial fitness and biological control in *Pseudomonas chlororaphis* 30-84. *The Plant Pathology Journal*, 34(1), 44. <https://doi.org/10.5423/PPJ.FT.12.2017.0277>
- Yu, X., Hu, X., Pop, M., Wernet, N., Kirschhöfer, F., Brenner-Weiß, G., Keller, J., Bunzel, M., & Fischer, R. (2021). Fatal attraction of *Caenorhabditis elegans* to predatory fungi through 6-methylsalicylic acid. *Nature Communications* 2021 12:1, 12(1), 1–10. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-25535-1>
- Zhai, Y., Shao, Z., Cai, M., Zheng, L., Li, G., et al. (2018). Multiple modes of nematode control by volatiles of *Pseudomonas putida* 1A00316 from antarctic soil against *Meloidogyne incognita*. *Frontiers in Microbiology*, 9(FEB). <https://doi.org/10.3389/FMICB.2018.00253>
- Zhai, Y., Shao, Z., Cai, M., Zheng, L., Li, G., Yu, Z., & Zhang, J. (2019). Cyclo(l-Pro-l-Leu) of *Pseudomonas putida* MCCC 1A00316 isolated from antarctic soil: identification and characterization of activity against *Meloidogyne incognita*. *Molecules*, 24(4). <https://doi.org/10.3390/MOLECULES24040768>
- Zhang, D., Zhu, X., Sun, F., Zhang, K., Niu, S., & Huang, X. (2017). The roles of actin cytoskeleton and actin-associated protein Crn1p in trap formation of *Arthrobotrys oligospora*. *Research in Microbiology*, 168(7), 655–663. <https://doi.org/10.1016/J.RESMIC.2017.05.001>
- Zhang, F., Peng, D., Ye, X., Yu, Z., Hu, Z., Ruan, L., & Sun, M. (2012). In vitro uptake of 140 kDa *Bacillus thuringiensis* nematocidal crystal proteins by the second stage juvenile of *Meloidogyne hapla*. *PLOS ONE*, 7(6), e38534. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0038534>
- Zhang, X., Zhang, H., Jiang, Z., Bai, Q., Wu, S., et al. (2021). A new strain of *Volutella citrinella* with nematode predation and nematocidal activity, isolated from the cysts of potato cyst nematodes in China. *BMC Microbiology*, 21(1). <https://doi.org/10.1186/S12866-021-02385-X>
- Zhao, X., Lin, C., Tan, J., Yang, P., Wang, R., & Qi, G. (2023). Changes of rhizosphere microbiome and metabolites in *Meloidogyne incognita* infested soil. *Plant and Soil*, 483(1–2), 331–353. <https://doi.org/10.1007/S11104-022-05742-5/FIGURES/6>
- Zheng, H., Chen, T., Li, W., Hong, J., Xu, J., & Yu, Z. (2024). Endosymbiotic bacteria within the nematode-trapping fungus *Arthrobotrys musiformis* and their potential roles in nitrogen cycling. *Frontiers in Microbiology*, 15. <https://doi.org/10.3389/FMICB.2024.1349447/FULL>
- Zheng, L., Li, G., Wang, X., Pan, W., Li, L., et al. (2008). Nematocidal endophytic bacteria obtained from plants. *Annals of Microbiology* 2008 58:4, 58(4), 569–572. <https://doi.org/10.1007/BF03175559>