

## Capacidad de búsqueda del nematodo entomopatógeno *Steinernema* sp. SNIO 198 (Rhabditida: Steinernematidae)

Searching capacity of the entomopathogenic nematode *Steinernema* sp. SNIO 198 (Rhabditida: Steinernematidae)

ADRIANA SÁENZ APONTE<sup>1</sup> y WILLIAM OLIVARES<sup>2</sup>

**Resumen:** Se evaluaron la movilidad y velocidad de los nemátodos entomopatógenos (*Steinernema* sp. SNIO198) en suelos de una plantación de palma de aceite en Tumaco, Colombia con el fin de establecer si este sistema de control podría ser aplicado para manejar *Sagalassa valida* una de las principales plagas que afecta las plantaciones. Se utilizaron columnas plásticas de 25 cm de alto con dos texturas de suelo y cuatro niveles de humedad. 500 nemátodos fueron ubicados en la parte superior, y en la parte inferior de la columna (24 cm) se ubicaron larvas de *S. valida* dentro de raíces primarias de palma y también completamente expuestas. El número de juveniles infectivos (JI) de *Steinernema* sp., se evaluó a tres profundidades a las 24, 48, 72 y 96 horas después de aplicados los nemátodos. Los resultados muestran que si las larvas de *S. valida* están totalmente expuestas la mayoría de JI se recuperaron entre 48 y 72 horas. Si las larvas están dentro de raíces de palma, la mayoría de los JI se recolectaron entre las 24 y 48 horas. Además, el desplazamiento de los JI en las dos texturas de suelo fue gradual. Los primeros JI que lograron alcanzar el hospedero penetraron; otros se localizaron en la proximidad de las larvas o especialmente en las raíces o en las tres secciones de profundidad evaluadas. La principal conclusión, es que *Steinernema* sp. SNIO198 tiene comportamiento crucero y emboscador.

**Palabras clave:** Juveniles infectivos. Columnas de suelo. Barrenador de raíces. *Sagalassa valida*.

**Abstract:** The mobility and speed of entomopathogenic nematodes (*Steinernema* sp. SNIO198) were evaluated in soils of an oil palm plantation in Tumaco, Colombia in order to establish whether this control system could be applied for the management of *Sagalassa valida*, one of the most important pests that affects plantations. Plastic columns, 25 cm long, were used with two soil textures and four humidity levels. Five hundred nematodes were placed on top of each soil column, and in the lower part (24 cm) *S. valida* larvae were placed both inside primary palm roots and completely exposed. The number of *Steinernema* sp. infective juveniles (IJ) was evaluated at three depths at 24, 48, 72 and 96 hours after nematode application. The results showed that if the *S. valida* larvae are completely exposed, the majority of IJ were recovered between 48 and 72 hours. If the larvae are located inside palm roots, the majority of IJ were collected after 24 and 48 hours. Also, the movement of IJ in the two soil textures was gradual. The first IJ that could reach the host penetrated it; others stayed near the larvae or especially in the roots or in any of the three depths evaluated. The main conclusion is that *Steinernema* sp. SNIO198 exhibits cruising and ambush behavior.

**Key words:** Infective juveniles. Soil column. Root borer. *Sagalassa valida*.

### Introducción

Dentro del complejo de insectos que afectan el cultivo de palma de aceite (*Elaeis guineensis* Jacq., 1763) en Colombia y especialmente en Tumaco-Nariño (Zona Occidental), el barrenador de raíces, *Sagalassa valida* Walter, 1735 (Lepidoptera: Glyphipterigidae), es sin duda el de mayor importancia económica y posiblemente de más difícil manejo (Sáenz y Betancourt 2006). En 1991 se reportó que el 100% de los cultivos jóvenes de palma de aceite de la zona de Tumaco presentaban algún grado de ataque por este insecto (ICA 1991).

La gravedad del daño de *S. valida* se refleja en que las larvas, al vivir en el sistema radical, pasan desapercibidas y su presencia sólo se manifiesta cuando han ocasionado daños que pueden alcanzar niveles hasta del 80% de las raíces (Aldana *et al.* 2000; Sáenz y Betancourt 2006). El daño ocasionado por la larva consiste en barrenaduras que pueden alcanzar más de 30cm de longitud en una raíz primaria comprometiendo en ocasiones el cilindro central. Según Genty (1973), la destrucción parcial de las raíces es seguida por una cicatrización de los tejidos con emisión de brotes nuevos o por una pudrición que puede extenderse hasta el bulbo radical. Como consecuencia del ataque, las palmas afectadas pueden tener mal anclaje

produciendo en casos extremos volcamiento; además se presentan alteraciones fisiológicas que se reflejan en mal desarrollo, lento crecimiento, amarillamiento y secamiento prematuro de las hojas basales e intermedias, emisión continua y prolongada de inflorescencias masculinas unida a una reducción en el tamaño de los racimos (Peña y Jiménez 1994; Cuesta *et al.* 1997; Sáenz y Betancourt 2006).

En condiciones de campo el comportamiento críptico de larvas de *S. valida* es una de las principales barreras físicas para el éxito de controladores biológicos tipo parasitoides, bacterias y hongos, ya que estos organismos no presentan estructuras o comportamientos de búsqueda adecuados para colonizar hospederos en suelo o dentro de raíces. El comportamiento emboscador y navegante en suelo de los nemátodos entomopatógenos, permite alta capacidad de búsqueda y localización del hospedero, atributos que hacen de estos enemigos naturales una alternativa a tener en cuenta para el control de plagas de palma de aceite.

Los nemátodos entomopatógenos más importantes en el control biológico de plagas corresponden a las familias Steinernematidae y Heterorhabditidae, cuyos miembros están mutualísticamente asociados con bacterias de los géneros *Xenorhabdus* y *Photorhabdus* que ocasionan septicemia y otros

<sup>1</sup> Bióloga, Magíster en Ciencias Agrarias: Entomología. Investigador Asociado. Cenipalma (Hasta febrero de 2007). [asaenznema@gmail.com](mailto:asaenznema@gmail.com).

<sup>2</sup> Tecnólogo Agropecuario. Cenipalma Zona Occidental. [wicho73\\_7@hotmail.com](mailto:wicho73_7@hotmail.com).

tipos de afecciones letales en sus hospederos. Entre las características que hacen de éste un grupo promisorio de controladores biológicos pueden destacarse las siguientes: Alta virulencia y rápida acción al matar al hospedero, el tercer estado o juvenil infectivo no se alimenta y está morfológica y fisiológicamente adaptado para sobrevivir por largos períodos en el suelo en ausencia de su hospedero, alto potencial reproductivo y muestran respuesta numérica con respecto al hospedero, pueden criarse masivamente en laboratorio, tienen un amplio rango de acción, aunque algunos son muy poco específicos, alta resistencia a productos químicos, tanto los nematodos entomopatógenos como sus bacterias, son inocuos para humanos y animales domésticos, no causan daño a las plantas por ser específicos para insectos, algunas especies se pueden reproducir sin la presencia del macho, y están exentos de registro para su comercialización en Europa y Estados Unidos (Klein 1990; Kaya 1993; Kaya y Gaugler 1993; Georgis y Manweiler 1994). Dentro de los atributos negativos está incluido su amplio rango de hospederos (aunque efectos negativos en hospederos no blanco no han sido observados, este rango amplio de hospederos puede incluir insectos benéficos); limitada tolerancia a condiciones ambientales (por ejemplo, requerimientos de humedad); corto tiempo de almacenamiento; pobre persistencia en campo y altos costos en comparación a los pesticidas químicos (Kaya 1993).

De acuerdo con estudios realizados por Sáenz *et al.* (2005) con diferentes especies de nematodos entomopatógenos para el control del barrenador de raíces de palma, la especie que ocasionó mayor mortalidad de larvas de *S. valida* fue *Steinernema* sp. SNIO198. Este es un nematodo nativo, tiene una o dos generaciones en el insecto y pueden matar al hospedero entre 24 y 48 horas. Las larvas infectadas presentan coloración marrón variando a ocre o castaño. Estas variaciones en color se deben a pigmentos originales del insecto, cantidad de luz que refleja la cutícula y grado de infestación. Las larvas infestadas son flácidas e inodoras, los tejidos internos son de aspecto gomoso y se observan totalmente desintegrados (Sáenz 2005).

De acuerdo con lo anterior, los objetivos del presente estudio fueron evaluar la movilidad de los juveniles infectivos (JI) de *Steinernema* sp. SNIO 198 en columnas de suelo con dos texturas, cuatro humedades y con presencia de larvas expuestas y en raíces primarias de palma, dado el comportamiento de daño que realizan las larvas de *S. valida* en campo. Además, de establecer el porcentaje de mortalidad de este hospedero por los JI.

### Materiales y Métodos

El ensayo se desarrolló en la plantación Palmeiras S.A., localizada a 58 km de San Andrés de Tumaco (Nariño, Colombia), a una altura de 28 msnm, temperatura promedio de 28°C y 92% de humedad relativa.

**Movilidad de JI en diferentes humedades de suelo.** El ensayo se montó en cilindros de plástico de 25 cm de largo y 10 cm de diámetro, con seis orificios cada 7 cm. Se realizaron cuatro tratamientos que consistieron en suelo franco arenoso con cuatro humedades: suelo seco (0% de humedad), suelo semiseco (15% de humedad), suelo a capacidad de campo (30% de humedad) y suelo saturado (45% de humedad). Para cada cilindro se pesaron 2.200 g de suelo y se le agregó agua hasta la humedad deseada. A cada cilindro se le aplicó 500 JI en uno

de los extremos del mismo y en el otro se colocó una larva de *S. valida* a los 24 cm. Los cilindros se ubicaron verticalmente con las larvas hacia la parte inferior. Se realizaron cuatro repeticiones por tratamiento.

Se evaluaron muestras de suelo a las 24, 48, 72 y 96 horas, extrayéndolas de los orificios con ayuda de un microbarreno y se colocaron en embudos Baermann, para contar el número de nemátodos en cada muestra. Se expusieron 20 larvas de *Galleria mellonella* L. 1758 (Lepidoptera: Pyralidae) a los JI obtenidos para evaluar la sintomatología propia de la infección y porcentaje de mortalidad.

**Movilidad de JI en dos texturas de suelo.** Se montó el ensayo descrito con larvas de *S. valida* expuestas y larvas en raíces de palma. Además, se utilizaron dos texturas de suelo: franco arenosa y franco arcillosa, provenientes de la plantación. Se realizaron cinco repeticiones por tratamiento. Se tomaron muestras cada 24 horas hasta las 96 horas y se dispusieron en embudos Baermann para la recuperación de JI. Las distancias evaluadas para el conteo de JI correspondieron a 7, 14 y 21 cm. El suelo se dejó con humedad a capacidad de campo, correspondiente al 30% de acuerdo con los resultados del ensayo anterior. A cada columna se le adicionó 2.200 g de suelo y aproximadamente entre 660 y 780 ml de agua, de acuerdo al tipo de suelo. Se expusieron 20 larvas de *G. mellonella* a los JI obtenidos de los embudos Baermann y se evaluó el porcentaje de mortalidad.

**Diseño estadístico.** Para el ensayo de movilidad de JI se utilizó un diseño completo al azar con arreglo factorial 4 X 4 (cuatro humedades, cuatro tiempos de evaluación). Para el ensayo de dos texturas de suelo se usó un diseño completamente al azar con arreglo factorial 2 X 2 (dos texturas de suelo, dos formas del hospedero). Las variables evaluadas fueron: número de JI presentes en cada distancia y tiempo. Para el análisis estadístico se realizó análisis de varianza y regresión con ayuda del programa SAS.

### Resultados y Discusión

**Movilidad de JI en diferentes humedades de suelo.** El conteo máximo de JI se presentó a las 72,79 horas y los nemátodos se desplazaron 20,46 cm desde el punto de aplicación, con humedad de 25,67%, es decir, un suelo a capacidad de campo. Por ende, éste le permite a los JI nictar con facilidad (Fig. 1), desplazarse vertical y horizontalmente. La velocidad estimada de desplazamiento de los JI en las columnas de suelo fue de 20,26 cm en suelo con humedad de 31,5%. Esto indica que el mejor movimiento de los nemátodos y con mayor número de JI se encuentra en suelos con porcentajes de humedad entre los 25 y 30% de agua (Fig. 2).

La profundidad no tiene efecto sobre el número de JI hallados ( $F = 4,34$ ;  $g.l. = 1$ ;  $P < 0,07$ ) (Fig. 2). Además, el porcentaje de humedad en el suelo afecta la movilidad de los JI hacia el hospedero ( $F = 6,75$ ;  $g.l. = 1$ ;  $P < 0,00005$ ), lo cual se observa en la reducción en el número de JI cuando los porcentajes de humedad son altos (45%) o no se estableció movilidad en humedades bajas (15%), (Fig. 2). Kung *et al.* (1990a, b) y Barbercheck y Kaya (1991) afirman que una humedad relativa superior al 90% y el rocío, a pesar de favorecer la supervivencia e infección de JI a libre exposición en algunas especies de nemátodos entomopatógenos, pueden favorecer fenómenos de quiescencia. Este último fenómeno, posiblemente

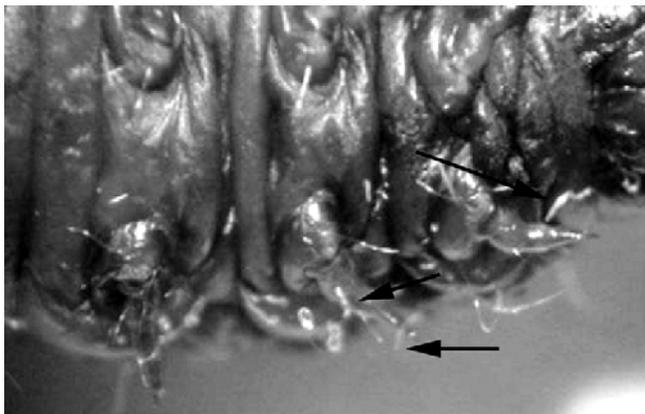
te lo presentaron los juveniles infectivos expuestos a humedades superiores a capacidad de campo.

El tiempo es significativo sobre la movilidad ( $F = 5,29$ ; g.l. = 1;  $P < 0,001$ ) y la mayoría de los JI se desplazan en 24 horas y la larva cebo se infecta en un periodo de 72 y 96 horas. Los JI recorren una distancia de 24 cm en menos de 72 horas y al disectar las larvas cebos, éstas presentaron adultos de *Steinernema* sp. Con esto se comprueba que este nematodo nativo se desplaza verticalmente como se ha registrado para otras especies de nemátodos entomopatógenos (Georgis y Poinar 1983a; Schroeder y Beavers 1987; Mannon y Jansson 1992; López 1999; Molina y López 2002).

En la interacción tiempo por profundidad se presentaron diferencias significativas ( $F = 3,23$ ; g.l. = 1;  $P < 0,0006$ ) y aunque el muestreo de nemátodos es similar en los cuatro tiempos evaluados, hubo mayor recuperación de juveniles infectivos cuando el suelo se encuentra en capacidad de campo, es decir, 30% de humedad; por otra parte, la profundidad no afectó el desplazamiento (Fig. 3).

Los nemátodos encontrados entre 14 y 24 cm son los más veloces y tienen alta capacidad de búsqueda, lo cual se ve estimulado por el hospedero, dado que, al evaluar las larvas a las 96 horas, se encontraron nemátodos en diferentes estados como J4 y adultos, así como hembras y machos de primera generación. También se observaron JI alrededor de los insectos. En suelo seco se encontró el mayor número de larvas vivas (90%). En suelo con humedad de 15% hubo una mortalidad del 15%. En suelo con 30% de humedad hubo una mortalidad del 75% y en suelo saturado hubo un 45% de mortalidad. Resultados similares fueron encontrados por Schroeder y Beavers (1987) al establecer el movimiento de juveniles infectivos de acuerdo con las propiedades físicas del suelo y con Choo y Kaya (1991) al evaluar *Heterorhabditis bacteriophora*. El porcentaje de mortalidad de larvas de *G. mellonella*, expuestas a JI recuperados de los embudos Baermann por profundidad fue del 93 (7 cm), 98 (14 cm) y 95 (24 cm). Estos porcentajes indican la alta patogenicidad y rapidez de desarrollo del ciclo de vida del nematodo en el insecto cebo. Datos similares son observados en los estudios realizados por Choo y Kaya (1991), Kaya y Gaugler (1993) y Georgia y Manweiler (1994).

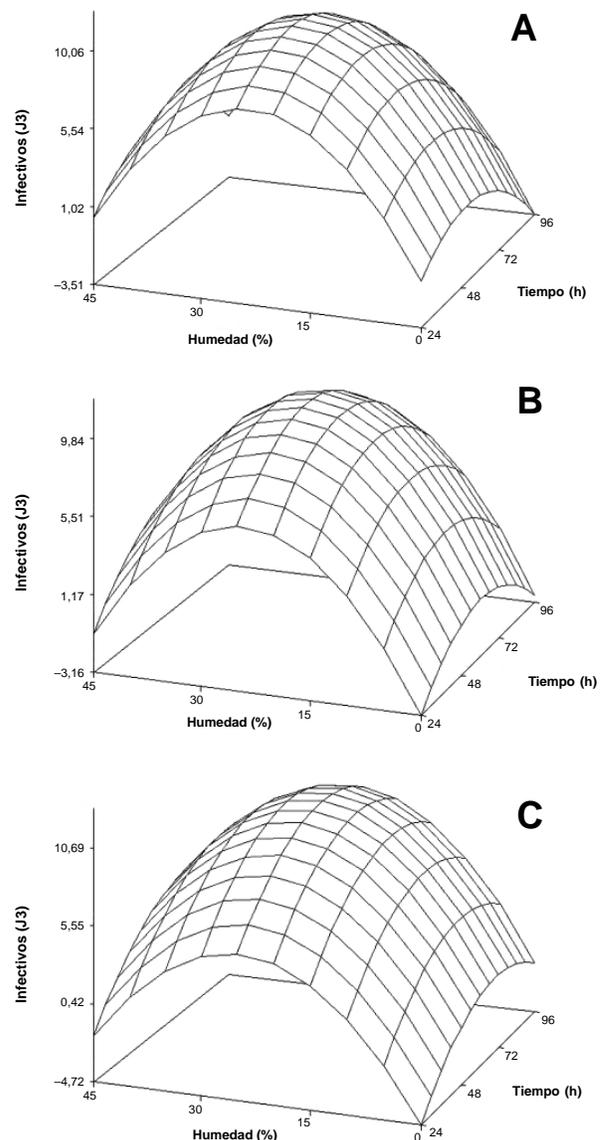
**Movilidad de JI en dos texturas de suelo.** No se presentaron diferencias entre las texturas de suelo ( $F = 0,62$ ; g.l. = 1;  $P < 0,4348$ ), larvas expuestas y larvas dentro de la raíz ( $F = 4,70$ ;



**Figura 1.** Juveniles infectivos presentes en las patas de *Sagalassa valida* realizando los movimientos de nictación.

g.l. = 1;  $P < 0,6331$ ) y la interacción *S. valida*\*tiempo ( $F = 1,30$ ; g.l. = 3;  $P < 0,2830$ ), *S. valida*\*tiempo\*profundidad ( $F = 1,83$ ; g.l. = 6;  $P < 0,1008$ ). Sin embargo, se presentaron diferencias significativas en las variables profundidad ( $F = 16,67$ ; g.l. = 2;  $P < 0,0000$ ), tiempo de evaluación ( $F = 49,15$ ; g.l. = 3;  $P < 0,0000$ ) y las interacciones *S. valida*\*profundidad ( $F = 8,21$ ; g.l. = 2;  $P < 0,00005$ ) y profundidad\*tiempo ( $F = 59,05$ ; g.l. = 6;  $P < 0,0000$ ).

Se recuperaron juveniles infectivos en las tres profundidades evaluadas para la textura franco-arenosa con larvas expuestas y en raíz (Fig. 4A). La mayor recuperación de JI se presentó a las 48 y 96 horas a 14 y 21 cm de profundidad. Resultados similares encontraron Georgis y Poinar (1983b), al evaluar nemátodos entomopatógenos en cinco texturas, siendo más favorables las texturas con mayor proporción de arenas que permiten el fácil desplazamiento de los juveniles infectivos.



**Figura 2.** Juveniles infectivos de *Steinernema* sp. SNIO 198 recuperados en las tres profundidades: A) 7 cm, B) 14 cm y C) 24 cm en las cuatro humedades y tiempos evaluados.

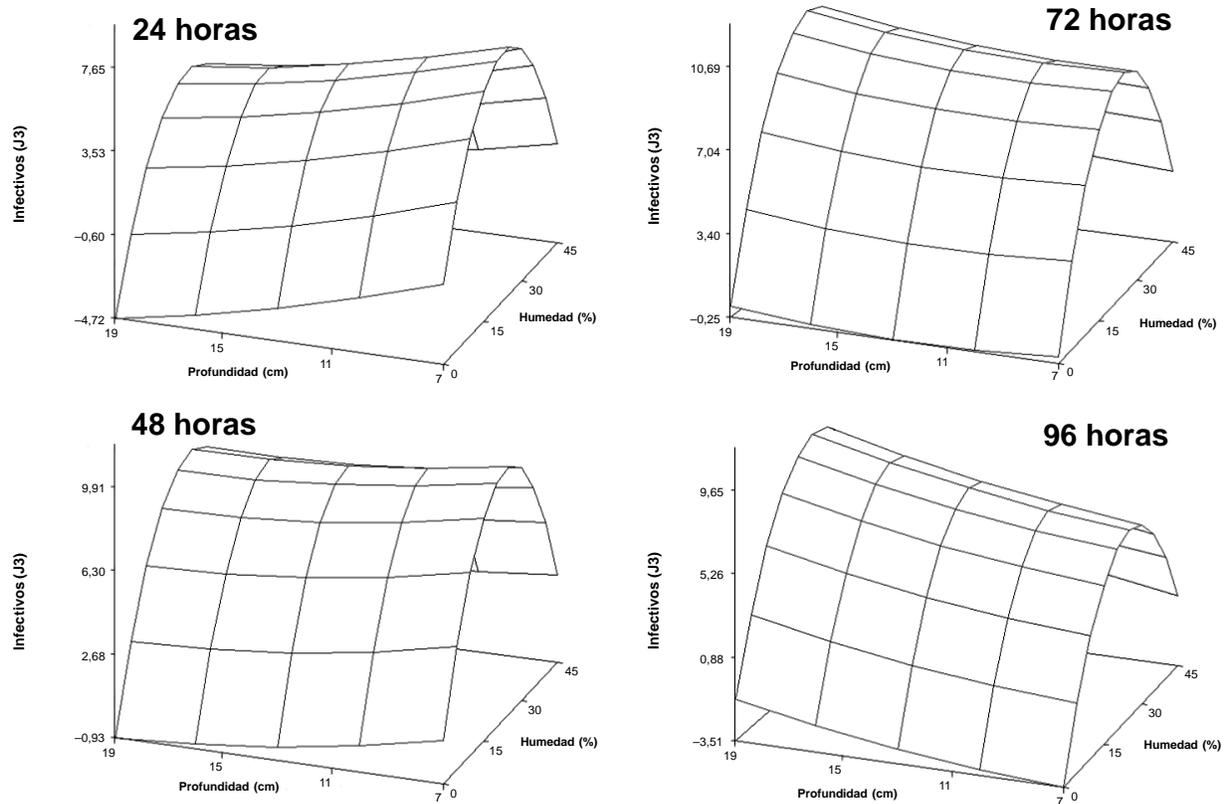


Figura 3. Juveniles infectivos presentes en cada uno de los tiempos evaluados para las diferentes profundidades y humedades.

El comportamiento de los JI en textura franco arcillosa es similar al presentado en franco arenosa. En todas las profundidades se encontraron JI tanto en larvas expuestas como en larvas en raíz (Fig. 4B). Las mayores lecturas de juveniles infectivos se realizaron a las 48 y 96 horas en las profundidades de 14 y 21 cm, igual que en la textura franco arenosa. Sin embargo, la velocidad de desplazamiento fue menor en la textura franco arcillosa, quizás debido al tamaño de las partículas y por ende, el movimiento y desplazamiento de los JI hacia el hospedero es más rápido en suelo franco arenoso que en suelo franco arcilloso, dado que este último tiene mayor concentración de arcillas. No obstante, el desplazamiento de *Steinernema* sp. es favorecido por la baja densidad aparente en las dos texturas empleadas, debido a que los JI se desplazaron con facilidad conservando su viabilidad. De acuerdo con los estudios de Portillo *et al.* (2000), una densidad alta afecta el desplazamiento y sobrevivencia de los JI, por el reducido tamaño de poro, ya que los JI de algunas especies de nemátodos entomopatógenos pueden tener un diámetro mayor con respecto al diámetro de poro de la textura lo cual impide su desplazamiento hacia el hospedante. Por el contrario, las densidades bajas permiten el movimiento continuo de los JI entre las partículas.

En cada tiempo de evaluación en larvas expuestas, se recuperaron en promedio 8, 17,5, 14,6 y 19,3 JI en las tres profundidades en las dos texturas de suelo. Al compararlo con el tratamiento de larvas en raíz el número promedio de JI se incrementa a 9, 19,2, 16 y 19,2. Esto debido posiblemente a la respuesta positiva que presentó *Steinernema* sp. al desplazarse en dirección a su hospedero. Las especies con este desplazamiento, presentan atracción por volátiles en el momento en

que la plaga hospedante los emite. Para este caso las sustancias volátiles pudieron ser emitidas por la alimentación y deyecciones de *S. valida* y las raíces primarias de palma, que hacen que lleguen los JI y encuentren su hospedero dentro de las galerías formadas en las raíces barrenadas. Este tipo de respuesta indujo a los JI a desplazarse inicialmente en sentido vertical sobre la barrera (raíz de palma), la bordearon y finalmente los pocos JI que tuvieron contacto con la raíz, se desplazaron en sentido horizontal y alcanzaron el orificio de perforación realizado por la larva, como se observó al evaluar las raíces bajo el estereomicroscopio. Resultados similares fueron hallados por Choo y Kaya (1991) al exponer *H. bacteriophora* a hospederos con y sin raíces de maíz (Barbercheck y Kaya 1991).

Al realizar las observaciones bajo el estereomicroscopio se observó que los primeros JI que llegaron a las larvas expuestas o larvas en raíz presentaron el movimiento típico de nictación, descrito por Ishibashi y Kondo (1990). A través de este movimiento, los JI se desplazaron por el interior de las galerías hechas por la larva y localizaron la plaga. Así mismo se logró determinar toda la secuencia del movimiento de los JI en cinco posiciones al interior de las galerías en la raíz afectada por *S. valida*. En primera instancia, al ingresar el JI por el orificio de entrada de la larva prolongó la parte posterior de su cuerpo y formó planos (posición 1) extendiendo su cuerpo en forma ondulatoria constantemente y se quedó totalmente parado en su parte posterior (posición 2,5). Luego el JI prolongó la parte anterior de su cuerpo en sentido horizontal hasta que estableció contacto nuevamente con la superficie de la raíz, con un movimiento ondulatorio pausado (posición 3) El JI continuó con las posiciones 1, 2, 3 hasta el momento en el cual

el JI localizó a su hospedero posiblemente por quimiotaxis o por gradientes de CO<sub>2</sub> y finalmente el JI se preparó para efectuar un salto (posición 4) y penetrar la larva de *S. valida*.

Se estima que el tiempo que tardó el JI en desplazarse al interior de la raíz y parasitar la larva estuvo entre 72 y 96 horas. Lo cual se observó al finalizar las evaluaciones, al encontrar en promedio de 12 a 18 JI dentro de la raíz, en las deyecciones rosadas hechas por la larva y sobre el insecto, realizando el desplazamiento descrito anteriormente. Este movimiento es característico de *Steinernema* sp., por poseer ambos comportamientos: crucero y emboscador, respondiendo positivamente a las sustancias volátiles del hospedero y recorrer cierta distancia con movimiento nictatorio hasta localizarlo, accediendo a éste por el salto o desplazándose e ingresando a la larva (Fig. 1).

Otros JI no se desplazaron en la columna de suelo, sobre las larvas o las raíces, probablemente por que no alcanzaron a percibir las sustancias volátiles emitidas por la plaga o la raíz o la humedad del medio que hizo que los JI entraran en un estado de quiescencia o reposo. En algunos casos, especies emboscadoras no presentan respuesta alguna hacia su hospedante, si no perciben en cantidades suficientes los gradientes de CO<sub>2</sub> o el estímulo atrayente (Campbell y Kaya 1999).

En este experimento se observó el salto y penetración en larvas expuestas. Los JI se desplazan en el cuerpo del insecto dorsolateralmente y en sus patas, localizando los espiráculos para penetrarlo (Fig. 1). En promedio se encontraron 12JI por larva. El porcentaje de mortalidad de las larvas de *G. mellonella*

expuestas a los juveniles infectivos recuperados de los embudos Baermann fue del 66% para todos los tratamientos.

## Conclusiones

Las estrategias intermedias de comportamiento de *Steinernema* sp. permiten que los juveniles infectivos se adapten para infectar insectos que permanecen bajo la superficie del suelo o tener alta movilidad y estar distribuidos a través del perfil del suelo, controlando no solamente al barrenador de raíces de palma *S. valida*, sino posiblemente prepupas de lepidópteros, hormigas o larvas de escarabajos que son plagas limitantes y están presentes en los cultivos de palma en Colombia.

## Agradecimientos

Los autores agradecen a Colciencias y al Fondo de Fomento Palmero por la financiación de este trabajo. A Cenicafé, por facilitar la cepa del nematodo entomopatógeno. Igualmente a Edgar Benítez y Ricardo Martínez, por el desarrollo de los análisis estadísticos, a Diego Fajardo de la Universidad de Wisconsin Madison y a John Freddy Rodríguez por las sugerencias al texto.

## Literatura citada

- ALDANA, R. C.; CALVACHE, H.; ZAMBRANO, J. 2000. Determinación del daño de *Sagalassa valida* Walker (Lepidoptera: Glyphipterigidae) en el sistema radical de palma de aceite. *Palmas* 21 (1): 174-179.
- BARBERCHECK, M. E.; KAYA, H. K. 1991. Effect of host condition and soil texture on host finding by the entomogenous nematodes *Heterorhabditis bacteriophora* (Rhabditida: Heterorhabditidae) and *Steinernema carpocapsae* (Rhabditida: Steinernematidae). *Environmental Entomology* 20 (2): 582-589.
- CAMPBELL, J. F.; KAYA, H. K. 1999. How and why a parasitic nematode jumps?. *Nature* 397: 485-486.
- CHOO, H. Y.; KAYA, H. K. 1991. Influence of soil texture and presence of roots on host finding by *Heterorhabditis bacteriophora*. *Journal of Invertebrate Pathology* 58 (2): 279-280.
- CUESTA, R. R.; PÉREZ, S. B.; PEÑA, E. 1997. Distribución del sistema radical de la palma de aceite (*Elaeis guineensis*) en Tumaco, Colombia. *Palmas* 18 (3): 49-57.
- GENTY, P. H. 1973. Observaciones preliminares del lepidóptero barrenador de las raíces de la palma africana, *Sagalassa valida* Walker. *Oléagineux (Francia)* 28 (2): 59-65.
- GEORGIS, R.; MANWEILER, S. S. 1994. Entomopathogenic Nematodes: a developing biological control technology. *Agricultural Zoology Reviews* 6: 63-94.
- GEORGIS, R.; POINAR Jr., G. O. 1983a. Effect of soil texture on the distribution and infectivity of *Neoapletana carpocapceae* (Nematoda: Steinernematidae). *Journal of Nematology* 15 (2): 308-311.
- GEORGIS, R.; POINAR Jr., G. O. 1983b. Vertical migration of *Heterorhabditis bacteriophora* and *Heterorhabditis heliothidis* (Nematoda: Heterorhabditidae) in sandy loam soil. *Journal of Nematology* 15: 652-654.
- ICA. Sección de investigación básica Agrícola-Entomología. 1991. Enemigo soterrado. *Notas y Noticias Entomológicas*. Enero-febrero. pp. 24.
- ISHIBASHI, N.; KONDO, E. 1990. A possible quiescence of the applied entomogenous nematode *Steinernema feltiae* in soil. *Japanese Journal of Nematology* 16: 66-67.
- KAYA, H. K. 1993. Entomogenous and entomopathogenic nematodes in biological control, pp. 565-591. In: Evans, K.; Trudgill, D. L.; Wester, J. M. (eds.). *Plant parasitic nematodes in temperate agriculture*. CAB International, Wallingford, UK.

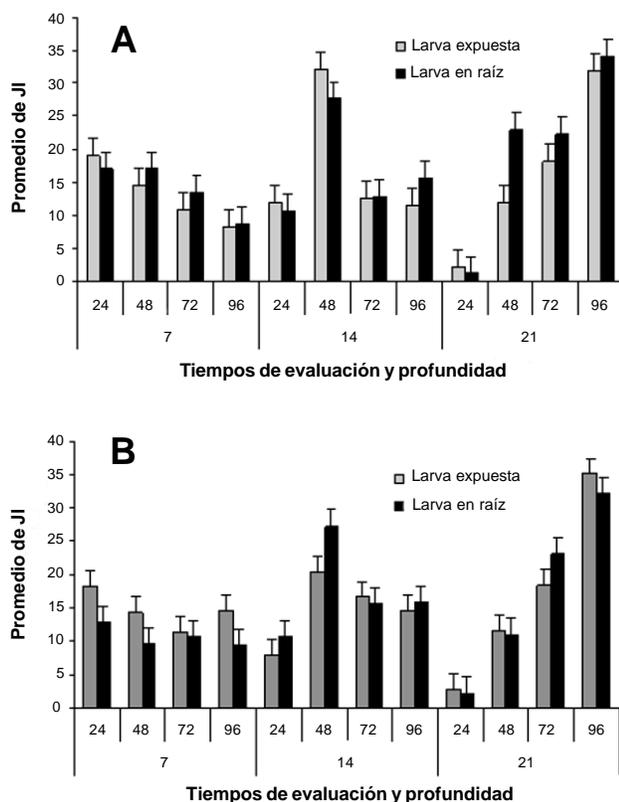


Figura 4. Juveniles infectivos encontrados en cada profundidad en textura franco-arenosa (A) y franco-arcillosa (B).

- KAYA, H. K.; GAUGLER, R. 1993. Entomopathogenic nematodos. Annual Review of Entomology 38: 181-206.
- KLEIN, M. G. 1990. Efficacy against soli-inhabiting insect pests, pp. 195-214. In: Gaugler, R.; Kaya, H. K. (ed.). Entomopathogenic Nematodes in Biological Control, CRC Press. Boca Raton, FL.
- KUNG, S. P.; GAUGLER, R.; KAYA, H. 1990a. Soil type and entomopathogenic nematode persistence. Journal Invertebrate Pathology 55: 12-15.
- KUNG, S. P.; GAUGLER, R.; KAYA, H. 1990b. Effects of soil temperature, moisture and relative humidity on entomopathogenic nematode persistence. Journal Invertebrate Pathology 55: 20-24.
- LÓPEZ, N. J. C. 1999. Movilidad y búsqueda de hospedero: Ventajas de un entomopatógeno. Memorias Seminario Nemátodos Entomopatógenos. Santa Fé de Bogotá. Universidad Nacional. pp. 26-29.
- MANNON, C.; JANSSON, R. K. 1992. Movement and postinfection emergence of entomopathogenic nemátodos from sweet potato weevil, *Cylas formicarius* (Coleoptera: Apionidae). Biological Control 2 (4): 297-305.
- MOLINA, A. J.; LÓPEZ, N. J. C. 2002. Desplazamiento y parasitismo de entomonemátodos hacia frutos infestados con la broca del café *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Scolytidae). Revista Colombiana de Entomología 28 (2): 145-151.
- PEÑA, E. A.; JIMÉNEZ, O. A. 1994. Distribución del daño del insecto *Sagalassa valida* Walker en el sistema radical de la palma de aceite (*Elaeis guineensis* Jacq.) en la zona de Tumaco. Palmas 15 (3): 19-23.
- PORTILLO, A. C.; VILLANI, M. G.; TAUBER, J. M.; TAUBER, A. C.; NYROP, P. J. 2000. Entomopathogenic nematode (Rhabditida: Heterorhabditidae and Steinernematidae) response to soil texture and density. Environmental Entomology 28 (6): 1021-1035.
- SÁENZ, A. A. 2005. Importancia de los nemátodos entomopatógenos para el control biológico de plagas en palma de aceite. Palmas 26 (2): 41-57.
- SÁENZ, A. A.; BETANCOURT, F. 2006. Biología, hábitats y manejo del barrenador de raíces de palma *Sagalassa valida* Walker. Boletín técnico 20. Cenipalma. Bogotá. pp. 42.
- SÁENZ, A. A.; BENÍTEZ, E.; DE HARO, E. 2005. Patogenicidad y signos en larvas del barrenador de raíces de palma de aceite *Sagalassa valida* Walker, por nemátodos entomopatógenos. Ceniavances 127: 1-4.
- SCHROEDER, W. J.; BEAVERS, J. B. 1987. Movement of the entomogenous nematodes of the families Heterorhabditidae and Steinernematidae in soil. Journal of Nematology 19 (2): 257-259.

Recibido: 12-sep-2006 • Aceptado: 22-abr-2008