



Mecanismos de captura, colonización y alimentación empleados por parásitos y predadores de nematodos

Marcos Vera-Morales^{1,*} , Rafael F. Castañeda-Ruiz³ , Daynet Sosa^{1,2} , Adela Quevedo¹ , Jaime Naranjo-Morán^{4,5} , Lizette Serrano¹ , María F. Ratti^{1,2}

- (1) Escuela Superior Politécnica del Litoral, ESPOL, Centro de Investigaciones Biotecnológicas del Ecuador, CIBE, Campus Gustavo Galindo Km. 30.5 vía Perimetral, P.O. Box 09-01-5863, Guayaquil, Ecuador.
- (2) Escuela Superior Politécnica del Litoral, ESPOL, Facultad de Ciencias de la Vida, FCV, Campus Gustavo Galindo Km. 30.5 vía Perimetral, P.O. Box 09-01-5863, Guayaquil, Ecuador.
- (3) Instituto de Investigaciones Fundamentales en Agricultura Tropical (INIFAT), 'Alejandro de Humboldt' Calle 1 Esq. 2, Santiago de Las Vegas, La Habana, C.P. 17200, Cuba.
- (4) Universidad Politécnica Salesiana, Ingeniería en Biotecnología. Km 19.5 Vía a la Costa, 090901. Guayaquil, Ecuador.
- (5) Universidad Técnica Estatal de Quevedo, Av. Quito, Km. 1 ½ vía Quevedo-Santo Domingo de los Tsáchilas, Quevedo – Ecuador.

* Autor de correspondencia: M. Vera-Morales [mxvera@espol.edu.ec]

> Recibido el 14 de mayo de 2022 - Aceptado el 13 de septiembre de 2022

Como citar: 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>

Mecanismos de captura, colonización y alimentación empleados por parásitos y predadores de nematodos

Resumen: Mecanismos de captura, colonización y alimentación empleados por parásitos y predadores de nematodos. Los organismos del suelo tienen un papel fundamental en la estructura y ciclo de nutrientes en los ecosistemas; especialmente los nematodos que son abundantes y funcionalmente diversos. Debido a que algunos taxones de nematodos causan enfermedades a las plantas, la mayoría de los estudios tienen un enfoque agrícola, por tanto, es de relevancia ecológica conocer los diferentes grupos de organismos de suelo que los consumen o parasitan. El propósito de esta revisión es discutir sobre los mecanismos de captura, colonización o alimentación que ejercen los enemigos naturales de los nematodos, especialmente los predadores y parásitos, tales como bacterias, hongos, nematodos, microartrópodos y tardígrados. Algunas bacterias que se encuentran en la rizosfera sintetizan moléculas tóxicas que matan a los nematodos mientras que los hongos nematófagos pueden ser predadores, endoparásitos, parásitos de huevos, productores de toxinas y presentar dispositivos especiales para la captura de sus presas. Además, los nematodos predadores presentan tres mecanismos de alimentación: las especies del orden Mononchida cortan a sus presas o las consumen enteras, las del orden Diplogasterida cortan y succionan los contenidos y finalmente las de los ordenes Dorylaimida y Aphelenchida emplean un estilete para perforar y succionar. En el caso de los microartrópodos, los colémbolos emplean sus maxilares y los ácaros sus quelíceros para agarrar, triturar y masticar, mientras que los tardígrados pueden devorar nematodos enteros. Conocer las estrategias de los parásitos y predadores de nematodos complementa la investigación en patógenos de importancia agrícola y contribuye a la comprensión de la complejidad de las redes tróficas del suelo.

Palabras clave: nematodos; parásitos; predadores; suelo

Capture, colonization and feeding mechanisms used by parasites and predators of nematodes

Abstract: Capture, colonization and feeding mechanisms used by parasites and predators of nematodes. Soil inhabitants have a paramount role in the structure and nutrients cycle of ecosystems, especially nematodes, which are abundant and functionally diverse. Because some nematode taxa cause diseases in plants, most studies are focused on agriculture, thus, it is of ecological relevance to understand the groups of soil organisms that prey or parasite nematodes. The aim of this review is to discuss about the mechanisms of capture, colonization and feeding, that natural foes of nematodes apply; especially bacteria, fungi, other nematodes, microarthropods and tardigrades, which are predators and parasites of nematodes. Some rhizospheric bacteria synthesize toxic molecules that kill nematodes whereas nematophagous fungi can predate, endoparasite, ovicide, produce toxins and make special devices to trap nematodes. Furthermore, predatory nematodes use three different feeding mechanisms: species from order Mononchida cut their preys or consume them entirely, species from order Diplogasterida cut and suction their content, while species from Dorylaimida and Aphelenchida use a stylet to punch and suction. Microarthropods like collembola use their maxillary, whereas mites use their chelicera to grab, crush and chew preys. Lastly, tardigrades can devour entire nematodes. Knowing the strategies of parasites and predators of nematodes complements the research of agriculturally significant pathogens and contributes to the comprehension of the complexity of soil food webs.

Keywords: nematodes; parasites; predators; soil

Introducción

Los organismos del suelo tienen un papel clave en la red alimentaria (Kudrin et al. 2015), especialmente los nematodos; por su abundancia (con aproximadamente $4,4 \pm 0.64 \times 10^{20}$ individuos (van den Hoogen et al. 2019)) y por lo que influyen en la dinámica y funcionamiento de los ecosistemas (Laasli et al. 2022) desempeñando un papel fundamental en la actividad biológica del suelo (van den Hoogen et al. 2020). Los nematodos son organismos que influyen en la salud de los seres humanos y animales, así como en la productividad de las plantas y cultivos agrícolas (Seesao et al. 2017). Tienen generalmente el cuerpo alargado, estrecho y filiforme sin segmentos rodeado por una cutícula (Kiontke y Fitch 2013). A pesar que se han descrito alrededor de 23 000 especies (Blaxter 2011), incluidas las de estilo de vida parasitario, aún quedan muchas por descubrir (Viney 2018). Pueden habitar tanto en el suelo, medio acuático, plantas o animales (Neher 2010). Se distribuyen en todos los ecosistemas terrestres, presentando mayor riqueza de especies en bosques de coníferas templados, seguido de bosques tropicales, pastizales, bosques latifoliados templados, cultivos vegetales, desierto y vegetación polar (Song et al. 2017). Los nematodos que son presas poseen ciertas características como son una cutícula gruesa, secreciones químicas y muestran una serie de comportamientos de escape a los estímulos externos que permiten protegerse de ciertos predadores y parásitos (Bilgrami y Shamim 1989; Ichiishi et al. 2021). Un ejemplo de estrategias de escape sería la detección de sulfolípidos que activan una serie de señalizaciones para una rápida evasión (Liu et al. 2018).

Los nematodos tienen diversos enemigos naturales, tales como bacterias, hongos, cromistas, ácaros y colémbolos los cuales son capaces de parasitarlos o depredarlos en sus diferentes estadios (Karthik et al. 2021). Los enemigos naturales de los nematodos exhiben diferentes tipos de alimentación y estrategias de supervivencia e interactúan por medio de la predación, parasitismo y competencia obteniendo de sus presas materia y energía que son empleados para su desarrollo, mantenimiento y reproducción (Donohue et al. 2016). En la presente revisión, el término predador, hace referencia a aquellos organismos que son capaces de atrapar y matar a los nematodos activamente, mientras que el término parásito se refiere a las asociaciones con el huésped, sin necesidad de matar. Estas interacciones influyen en la abundancia, diversidad y adaptación de las especies, permitiendo que tanto predadores como presas adopten mecanismos individuales o colectivos para sobrevivir (Thakur y Geisen 2019). Incluso, ante la falta de disponibilidad de presas, es probable que los enemigos biológicos ataquen cualquier elemento que les permita alimentarse (Woodward y Hildrew 2002), aumentando la complejidad de la red alimentaria (Schmitz 2008).

La mayoría de las interacciones que se han estudiado entre los organismos del suelo son básicamente en condiciones de laboratorio, aumentando las brechas del conocimiento sobre los efectos de los enemigos naturales de los nematodos, debido a los complejos efectos que tienen las interacciones de parásitos, predadores y presas (Helmerger et al. 2017). Por este motivo, se han desarrollado nuevas tecnologías tales como la secuenciación de nueva generación (Rennstam et al. 2019), herramientas moleculares, bioquímicas e isotópicas para mejorar la comprensión de los diferentes comportamientos alimentarios (Potapov et al. 2022), que permiten el estudio de estas interacciones en campo. Especialmente se han estudiado aquellos predadores y parásitos enfocados en el control de nematodos fitoparásitos, ya que es el grupo que presenta mayor incidencia y ataque a los diferentes cultivos agrícolas (Pulavarty et al. 2021; Quevedo et al. 2022; Tapia-Vázquez et al. 2022).

Así mismo, los esfuerzos de investigación en el control de nematodos se han direccionado al mejoramiento de las propiedades físico-químicas del suelo o en el uso de químicos nematicidas, sin considerar el papel de los enemigos naturales (Knox et al. 2020). No obstante, el aporte que brindan los nematodos a los predadores

y parásitos es importante para comprender las redes alimentarias del suelo (Biswal 2022). El descubrimiento de nuevas especies que son potenciales enemigos naturales de estos organismos aumenta la necesidad de la investigación sobre los hábitos de alimentación (Kanzaki et al. 2019b; Gu et al. 2020). Por lo que el objetivo de la presente revisión fue discutir los mecanismos de captura, colonización y alimentación de los predadores y parásitos que atacan a los nematodos.

Parásitos y predadores de nematodos

Los enemigos naturales de los nematodos forman parte de la microflora, microfauna y mesofauna del suelo (Fig. 1). Los parásitos y predadores microbianos influyen en la biodiversidad de las comunidades del suelo y son capaces de emplear variedades de estrategias: las bacterias pueden actuar de forma antagónica que va desde la inhibición del crecimiento, hasta la invasión, colonización y la absorción total de la presa (Pérez et al. 2016), mientras que los hongos pueden emplear diferentes mecanismos de reconocimiento y estructuras especializadas, que les permiten parasitar o depredar huevos, juveniles y adultos de nematodos (Ahmad et al. 2021).

Bacterias

Las bacterias pueden ser potenciales enemigos de los nematodos por sus mecanismos de acción directos o indirectos. De forma directa pueden colonizar, parasitar y producir antibiosis (producción de toxinas, enzimas, compuestos orgánicos volátiles). Entre los mecanismos indirectos incluyen la producción de sideróforos, hormonas y la síntesis de compuestos que son detectados por otros predadores nematófagos (Migunova y Sasanelli 2021). Entre las bacterias nematófagas se encuentran las bacterias parásitas, bacterias parásitas oportunistas, rizobacterias, bacterias formadoras de proteínas Cry, bacterias endófitas y bacterias simbióticas (Tian et al. 2007).

Pasteuria penetrans es una bacteria parásita que forma esporas que se adhieren a la cutícula de los nematodos, ingresan en su interior por un tubo de germinación y forman endosporas dentro del cuerpo de su víctima (Mohan et al. 2020). Cuando el nematodo se desintegra, las endosporas bacterianas se liberan y permanecen latentes hasta que se adhieren a la cutícula de otro nematodo (Phani et al. 2018), por lo que las especies de *Pasteuria* son un recurso natural, que podría representar beneficios en el biocontrol de nematodos patógenos de plantas (Ciancio 2018).

Bacterias del género *Bacillus* pueden sintetizar varias moléculas que son tóxicas para los nematodos. *Bacillus cereus* produce esfangosina que provoca una actividad nematicida de 58,9% contra *Meloidogyne incognita*, un nematodo parásito que ataca a las raíces de las plantas (Gao et al. 2016). Rizobacterias como *Brevibacillus brevis* y *B. subtilis* pueden competir por el hábitat contra nematodos y convertirse en su potencial antagonista (Li et al. 2005). Bacterias como *B. nematocida* y *B. thuringiensis* (especie bacteriana más estudiada y comercialmente utilizada (Peralta y Palma 2017)) emplean un mecanismo similar al "caballo de troya", emitiendo potentes compuestos orgánicos volátiles para ingresar al tracto digestivo, colonizando y secretando proteasas que causan la muerte de los nematodos (Niu et al. 2010).

Las bacterias también pueden establecer interacciones con otros predadores para atrapar nematodos. La bacteria *P. penetrans* ralentiza el movimiento de los juveniles de *M. incognita* quienes quedan vulnerables al ataque del nematodo predador *Fictor composticola* (Sidhu et al. 2021). También, se ha comprobado la presencia de los géneros *Stenotrophomonas* y *Rhizobium* asociados con el hongo nematófago *Arthrobotrys oligosporus* compartiendo microhábitat e interactuando entre ellos (Li et al. 2016). Las bacterias que se encuentran en el suelo, pueden adherirse a las hifas e inducir a la formación de trampas en los hongos nematófagos (Li et al. 2011). Se ha reportado que los hongos *Dactylaria brocho-*

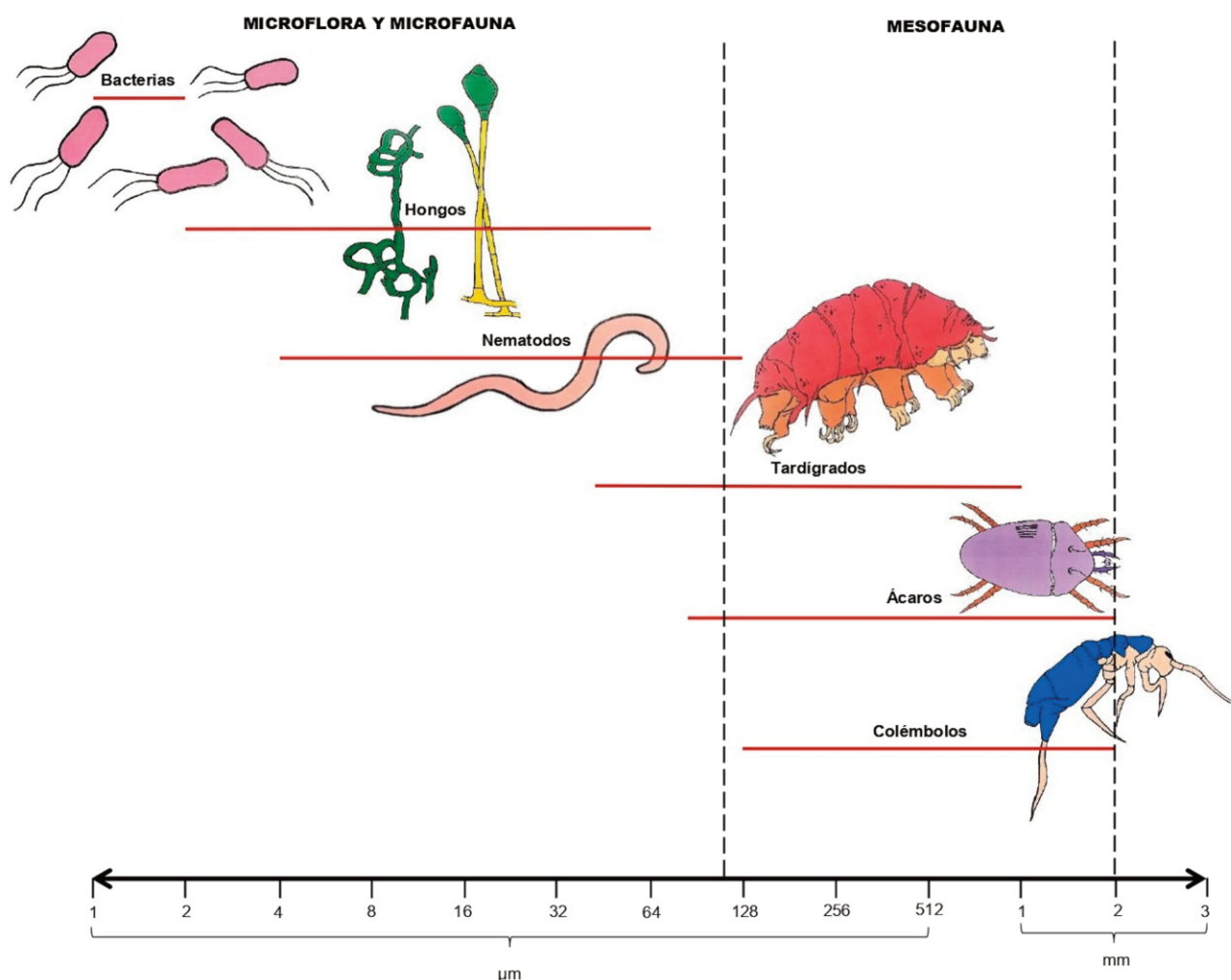


Figura 1. Clasificación del tamaño de los organismos del suelo que interactúan como parásitos o predadores de los nematodos. La biota del suelo por su tamaño, se clasifica en microflora (< 2 µm), microfauna (2 – 100 µm) y mesofauna (0.1 – 2 mm). Esquema adaptado de (Swift et al. 1979).

Figure 1. Size classification of the soil organisms that interact as nematode parasites and predators. Soil biota, according to size, can be classified as microflora (< 2 µm), microfauna (2 – 100 µm) and mesofauna (0.1 – 2 mm). Diagram has been adapted from (Swift et al. 1979).

paga y *Arthrobotrys conoides* en presencia de varias bacterias aumentan la producción de estructuras especializadas para atrapar al nematodo *Panagrellus silusiae* (Rucker y Zachariah 1987). Además, algunas bacterias poseen un mecanismo defensivo que consiste en liberar urea para desencadenar en *A. oligosporus* un estilo de vida predador, capaz de movilizar al hongo en la búsqueda y formación de estructuras de atrapamiento contra nematodos (Wang et al. 2014).

Las interacciones entre microorganismos en el suelo y su papel en las redes alimentarias, incrementan la importancia de desarrollar técnicas experimentales y computacionales para convertir los datos ómicos en descripciones significativas de las comunidades de microbios en el suelo (Gralka et al. 2020). Sin embargo, a pesar de los avances en el estudio de las bacterias, existen vacíos en el conocimiento de las variedades de mecanismos de parasitismo y predación entre bacterias y otros organismos, especialmente por las condiciones de los hábitats y la disponibilidad de alimento mostrándose resultados contradictorios en diferentes estudios experimentales (Pérez et al. 2016).

Hongos nematófagos

Los hongos que capturan nematodos son ubicuos y pueden colonizar diferentes tipos de hábitats. Algunos son especialistas y otros generalistas en la captura de sus presas (Yang et al. 2020). Los hongos pueden modificar sus hifas para formar estructuras como redes, anillos, botones y columnas que se adhieren a la cutícula de los nematodos (Quevedo et al. 2022). Barron (1977) des-

cribió las estructuras fúngicas que comúnmente desarrollan los hongos predadores y endoparásitos de nematodos. El proceso de captura puede establecerse en varias etapas: atracción, reconocimiento, formación de trampas, adhesión, penetración y digestión de los nematodos (Vidal-Diez de Ulzurrun y Hsueh 2018). La predación se inicia cuando se detectan las feromonas de los nematodos llamadas ascarósidos (Chen et al. 2021), lo que provoca que los hongos empiecen a formar sus estructuras de captura (Wang et al. 2018).

Algunos hongos de crecimiento lento pueden formar sus estructuras de captura sin estimulación externa (Cooke 1968). Otros de crecimiento acelerado como *Arthrobotrys oligosporus* es capaz de formar redes adhesivas cuando detecta a sus presas (Quevedo et al. 2021), recibiendo e interpretando los ascarósidos producidos por los nematodos (Chen et al. 2021), incluso siendo capaz de producir varios compuestos volátiles que son atractivos para los nematodos (Hsueh et al. 2017). El hongo *Drechslerella* sp. captura a su presa mediante anillos constrictores formados por tres células anulares que se cierran a presión por hinchamiento celular en aproximadamente 0.1 segundos cuando un nematodo ingresa en su interior (Fan et al. 2021). En el caso de *Gamsyella cionopagum* es un hongo cuyas columnas adhesivas forman una cadena de células hinchadas, que puede cada una adherirse al nematodo para perforar su cutícula y formar un bulbo de infección dentro de su presa (Ji et al. 2020). Mientras que el hongo *Dactylella haptotyla* forma botones adhesivos que suelen ser muy eficientes en adherirse a su víctima para luego ingresar desarrollarse en su interior (Jaffee 2003).

Varios hongos y cromistas endoparásitos de nematodos generalmente no colonizan las partículas del suelo con hifas extensas como las que desarrollan los ascomicetes y basidiomicetes predadores, pero sus esporas se mantienen en estado latente durante largos periodos hasta que cuando son ingeridas o entran en contacto con la cutícula de los nematodos inician el proceso de infección en el mismo (Barron 1977; Saikawa et al. 1997). Con el avance de la biología molecular y las ciencias taxonómicas, el conocimiento sobre los hongos predadores ha incrementado, logrando una clasificación en cinco grupos: predadores de nematodos, endoparásitos, parásitos de huevos, productores de toxinas y productores de dispositivos especiales de ataque (Fig. 2) (Soares et al. 2018). Los hongos filamentosos tales como trichoderma, micorrizas y hongos endófitos también se les atribuye la capacidad de formar asociaciones con las plantas y reducir las poblaciones de nematodos por medio del parasitismo, antibiosis, parálisis, producción de toxinas o proporcionando mayor resistencia a las plantas por medio de la absorción de nutrientes (Poveda et al. 2020). Debido a la variedad de mecanismos para capturar, colonizar y depredar nematodos, los hongos podrían convertirse en una estrategia de biocontrol para diferentes cultivos agrícolas (Quevedo et al. 2022).

Nematodos predadores

En general, los nematodos consumen una amplia variedad de alimentos, para lo cual poseen piezas bucales especializadas (Fig. 3) (Schmidt et al. 2018). Los nematodos predadores buscan presas activamente, dentro de las cuales se incluyen varios organismos del suelo, así como otros nematodos (Khan y Kim 2007; Biswal 2022). Los predadores deben ser capaces de tener estrategias de búsqueda, eficacia en el consumo, duración del ciclo de vida, potencial de reproducción, supervivencia y adaptaciones similares a las condiciones del hábitat de sus presas (Kanwar et al. 2021).

La mayoría de los nematodos predadores pertenecen a los órdenes Mononchida, Dorylaimida, Diplogasterida y Aphelenchida (Bilgrami 2008), los cuales poseen diferentes tipos de estructuras bucales y mecanismos de alimentación que les permiten atrapar y devorar los nematodos de su preferencia (Devi y George 2018). En la Tabla 1 se muestran los diferentes grupos de nematodos predadores en condiciones naturales y experimentos en campo.

Orden Mononchida. Los nematodos del Orden Mononchida son potenciales predadores de diferentes grupos de nematodos (Petrikovszki et al. 2021) que se caracterizan por poseer una cavidad bucal bien desarrollada y adaptada para capturar, enrollar y tragar a su presa entera, aunque también se han reportado casos donde cortan a sus presas en pedazos (Bilgrami et al. 1984). En condiciones naturales, los mononquídeos se alimentan de diferentes especies de nematodos pertenecientes a los grupos Tylenchus, Dorylaimida, Mononchida y nematodos de vida libre (Bilgrami et al. 1986). Incluso en escasez de presas, los nematodos del orden Mononchida pueden convertirse en caníbales y consumir individuos de su misma especie (Bilgrami y Jairajpuri 1984).

La especie *Mylonchulus dentatus* es grande, capaz de depredar activamente nematodos parásitos de plantas y de vida libre (Jairajpuri y Azmi 1978). *Iotonchus tenuicaudatus* puede atacar poblaciones de *Tylenchulus semipenetrans* y *Helicotylenchus dihystra* (Rama y Dasgupta 1998), mientras que la especie *Mononchus aquaticus* disminuye significativamente las poblaciones de *Meloidogyne incognita* (Akhtar y Mahmood 1993; Akhtar 1995).

Orden Diplogasterida. Los nematodos del orden Diplogasterida se caracterizan por tener un diente dorsal móvil en su estoma que le ayuda en el proceso de la alimentación. Corta la cutícula de los nematodos y succiona el contenido corporal (Devi y George 2018). La formación de estructuras similares a dientes que posee la boca de *Pristionchus pacificus* (Bento et al. 2010) representa un ejemplo de plasticidad fenotípica que le permite tener un comportamiento predador (Sommer et al. 2017). En general, los mecanismos de captura empleados por los predadores del orden Diplogasterida incluyen el encuentro con la presa, la respuesta de

ataque, el ataque, la liberación de saliva y la ingesta del alimento (Bilgrami y Jairajpuri 1989). Además, estos nematodos predadores tienen la capacidad de dispersarse, persistir y reproducirse en ausencia de sus presas (Colagiero et al. 2011).

Los nematodos del orden Diplogasterida, pueden atacar cuando perciben kairomonas (hormonas, feromonas o alomonas que intervienen en la ubicación de los alimentos) como por ejemplo, *Mononchoides longicaudatus* y *M. fortidens* que responden a las secreciones de sus presas (Bilgrami y Shamim 1988; Bilgrami y Jairajpuri 1989). El nematodo *Diplogaster lheritieri* puede incluso ser más eficiente que otros predadores mesofaunísticos como ácaros y colémbolos en la reducción del nematodo formador de agallas *M. javanica*. Mientras que *Mononchoides fortidens* y *M. longicaudatus*, son consumidores de *M. arenaria* (Khan y Kim 2005) y *M. incognita* (Fauzia et al. 1998).

Orden Dorylaimida. Los nematodos del orden Dorylaimida están provistos de un estilete corto que sirve para perforar la cutícula de la presa y succionar los contenidos corporales. También poseen estructuras bucales como denticulos que les permite trocear a la presa. En su mayoría son predadores generalistas, pudiendo consumir diferentes tipos de nematodos. Por ejemplo, el consumidor generalista *Neoactynolaimus agilis* puede consumir *M. incognita*, *Anguina tritici* y *Tylenchulus semipenetrans* (Khan et al. 1995a).

Los nematodos del orden Dorylaimida pueden atacar consecutivamente a su presa hasta que el estilete ingrese en el cuerpo, manteniéndose fijado mientras su esófago comienza una succión rítmica que termina succionando a su presa y dejando una pared corporal vacía (Linford y Oliveira 1937). *Mesodorylaimus bastiani* y *Aquatides thornei* responden a las kairomonas de sus presas, lo que influye directamente en su comportamiento de forrajeo, atracción y agregación sobre nematodos saprófagos y parásitos (Bilgrami y Pervez 2000; Bilgrami et al. 2001).

Orden Aphelenchida. Los nematodos predadores del orden Aphelenchida se alimentan insertando su estilete e inyectando sus contenidos de glándulas esofágicas dorsales que paralizan a sus víctimas (Bilgrami 2008) para posteriormente succionar el contenido corporal de la presa (Kanzaki et al. 2019a). Además, se han reportado casos de canibalismo cuando no existen otras especies de nematodos (Hechler 1963; Lordello 1970). La especie *Seinura onondagensis* consume activamente *Aphelenchoides* sp. y *Rhabditis* sp. (Kaisa 2000).

Existen nematodos predadores que en su fase de juveniles tienen un comportamiento agresivo de consumo, pudiendo atacar con mayor frecuencia presas de mayor tamaño (Mulder et al. 2011). A pesar de que en esta revisión sólo se discuten los órdenes predadores más relevantes, existen otros que se han reportado en la literatura como predadores potenciales, tales como Enoplida y Rhabditida (Bilgrami y Brey 2005; Wang et al. 2015).

Microartrópodos: Ácaros y Colémbolos predadores

Subclase Acari. Algunas especies de ácaros son predadores generalistas, con capacidad de matar nematodos de diferentes tamaños, motilidad y grupos tróficos (Carrillo et al. 2015; Stirling et al. 2017). Para alimentarse, emplean su estructura anterior que comprende el gnatosoma y los palpos. El gnatosoma está dominado por un par de quelíceros equipado con una quela de agarre para sujetar a su presa (Bowman 2021). Los ácaros utilizan sus quelíceros para abrir agujeros, así como para agarrar, triturar y masticar nematodos (Walter y Proctor 2013) (Fig. 4).

Las investigaciones sugieren que los nematodos que se alimentan de bacterias de vida libre son un componente esencial en la dieta de los ácaros, incluso de aquellas especies que se consideraban detritívoras o consumidores de hongos (Heidemann et al. 2014b). Los nematodos se han encontrado en intestinos de ácaros que vivían como descomponedores o incluso como carroñeros. Por tanto, algunos ácaros oribátidos tienen plasticidad trófica, logrando colonizar diferentes microhábitats debido a la capacidad

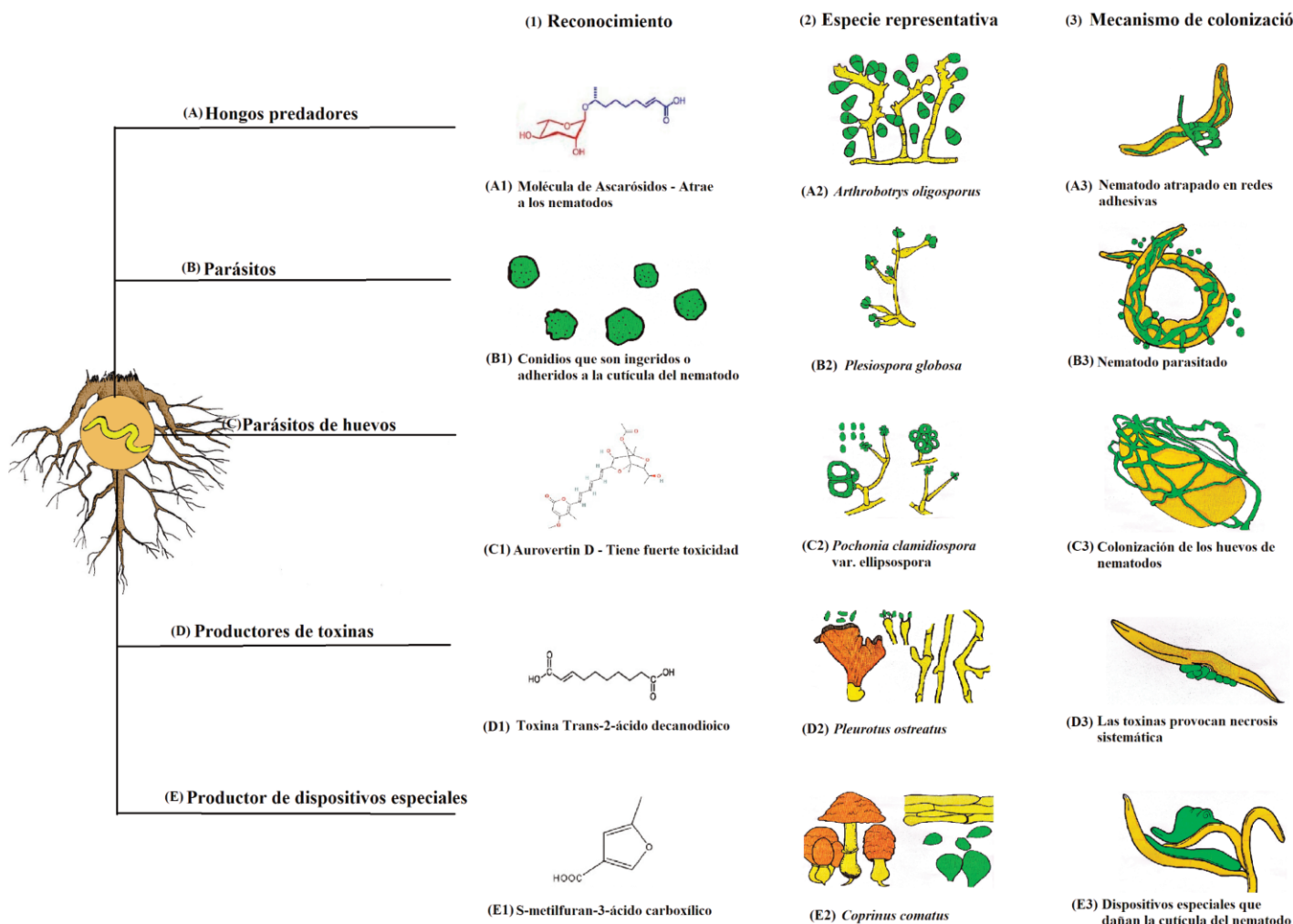


Figura 2. Clasificación de los hongos nematófagos según sus características de parasitismo o predación de nematodos. (A) Hongos predadores, (B) Hongos parásitos, (C) Hongos parásitos de huevos de nematodos, (D) Hongos productores de toxinas, (E) Hongos productores dispositivos o estructuras especiales de atrapamiento, (A1-E3) Reconocimiento, especie representativa y mecanismo de colonización de los diferentes hongos nematófagos según su clasificación.

Figure 2. Classification of nematophagous fungi according to the type of parasitism or predation. (A) Predatory fungi, (B) Parasitic fungi, (C) Ovicidal parasitic fungi, (D) Toxin producing fungi, (E) Special trapping devices producing fungi, (A1-E3) Signaling, representative species and colonization mechanism of nematophagous fungi according to their classification.

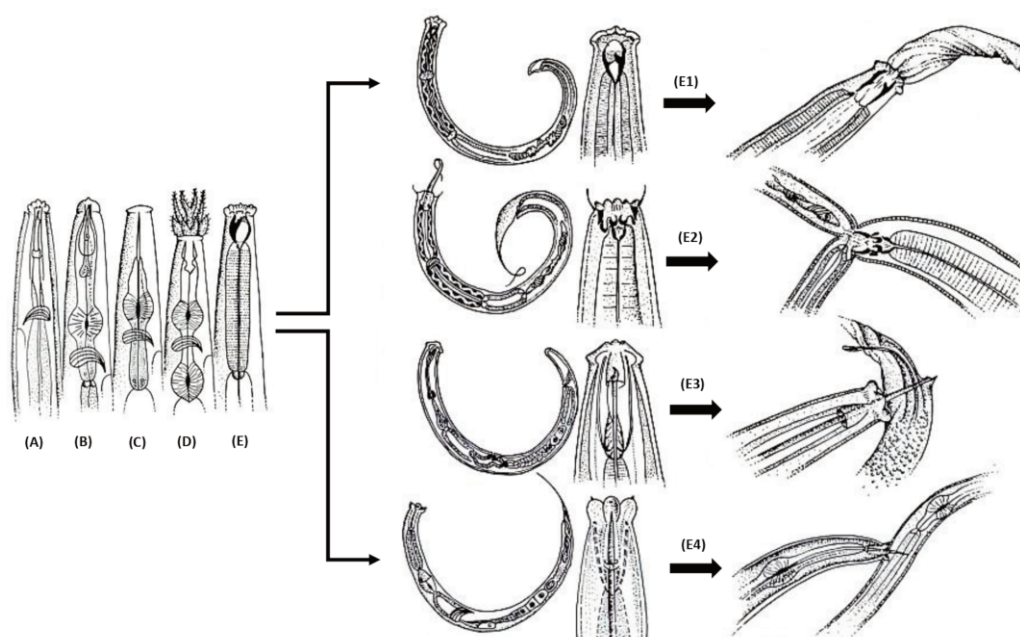


Figura 3. Estructura de la cabeza de los nematodos, según su hábito de alimentación y formas de predación a otros nematodos. (A) Omnívoro, (B) Herbívoro, (C) Fungívoro, (D) Bacteriófago, (E) Predador. (E1) Mononchida, (E2) Diplogasterida, (E3) Dorylaimida, (E4) Aphelenchida.

Figure 3. Head structure of nematodes, according to their eating habits and predation mechanisms to other nematodes. (A) Omnivore, (B) Herbivore, (C) Fungivore, (D) Bacteriophagous, (E) Predator. (E1) Mononchida, (E2) Diplogasterida, (E3) Dorylaimida, (E4) Aphelenchida.

Tabla 1. Nematodos predadores (Nematodos de los ordenes Mononchida, Diplogasterida, Dorylaimida y Aphelenchida) y sus presas.**Table 1.** Predatory nematodes (Nematodes from orders Mononchida, Diplogasterida, Dorylaimida and Aphelenchida) and their preys

Nematoda	Predador/es (sp)	Presa/s (sp)	Referencia
Orden Mononchida	<i>Anatonchus</i>	<i>Mononchus</i> , <i>Tylenchus</i> y <i>Dorylaimidos</i>	(Coomans y Lima 1965; Szczygiel 1971)
	<i>A. tridentatus</i>	<i>Dorilaimidos</i>	(Banage 1963)
	<i>Clarkus mulveyi</i>	<i>Tylenchorhynchus nudus</i> , <i>Helicotylenchus multicinctus</i> , <i>Rotylenchulus reniformis</i> , <i>M. incognita</i> (juv.)	(Mohandas y Prabhoo 1980)
	<i>Iotonchus kheri</i>	<i>H. multicinctus</i> , <i>Hirschmanniella oryzae</i> , <i>M. incognita</i> , <i>R. reniformis</i> , <i>Scutellonema curvata</i> , <i>T. nudus</i> , <i>X. elongatum</i>	(Mohandas y Prabhoo 1980)
	<i>Iotonchus prabhooi</i>	<i>M. incognita</i> , <i>R. reniformis</i>	(Mohandas y Prabhoo 1980)
	<i>Iotonchus tenuicaudatus</i> Kreis	<i>Tylenchulus semipenetrans</i> <i>Helicotylenchus dihystra</i>	(Rama y Dasgupta 1998)
	<i>Mononchus</i> sp.	<i>Heterodera schachtlii</i>	(Thorne 1924)
	<i>Mononchus acutus</i>	<i>Trichodorus obtusus</i> , <i>Tylenchus robustus</i> , <i>Xiphinema americanum</i>	(Thorne 1932)
	<i>Mononchus aquaticus</i>	<i>Meloidogyne incognita</i>	(Akhtar y Mahmood 1993; Akhtar 1995)
	<i>Mononchus macrostoma</i> <i>Mononchus parabrachyurus</i> <i>Mononchus sigmaturus</i> <i>Mononchus papillatus</i>	<i>Rhabditis</i> , <i>Heterodera schachtii</i>	(Thorne 1927)
	<i>Mononchus venezolanus</i>	<i>Achromadora</i> , <i>Plectus</i> , <i>Rhabditis</i> , <i>Helicotylenchus</i>	(Loof 1964)
	<i>Mononchus truncatus</i> , <i>Prionchulus muscorum</i> , <i>Anatonchus ginglymodontus</i> , <i>Anatonchus tridentatus</i> , <i>Anatonchus</i> sp.	<i>Tylenchulus</i> , <i>Dorylaimida</i> , <i>Rhabditis</i> , <i>Mononchida</i> y <i>Aphelenchida</i>	(Szczygiel 1971)
	<i>Mononchus</i>	<i>Rotylenchulus reniformis</i> , <i>Meloidogyne incognita</i>	(Wang et al. 2015)
	<i>Mylonchulus agilis</i>	<i>Helicotylenchus vulgaris</i> , <i>R. fallorobustus</i> , <i>Longidorus caespiticola</i>	(Doucet 1980)
	<i>Mylonchulus dentatus</i>	<i>Meloidogyne incoynita</i> , <i>Tylenchulus semipenetrans</i> , <i>Heterodera mothi</i> , <i>Anguina tritici</i> .	(Bilgrami y Kulshreshtha 1994)
	<i>Mylonchulus hawaiiensis</i>	<i>T. nudus</i> , <i>H. oryzae</i> , <i>R. reniformis</i> <i>M. incognita</i>	(Mohandas y Prabhoo 1980)
	<i>Parahadronchus</i> , <i>Mononchus</i> , <i>Miconchus</i> , <i>Clarkus</i> , <i>Prionchulus</i> , <i>Sporonchulus</i> , <i>Coomansus</i> , <i>Iotonchus</i> , <i>Mylonchulus</i>	<i>Pratylenchus</i> , <i>Hoplolaimus</i> , <i>Tylenchorhynchus</i> , <i>Tylencholaimus</i> , <i>Aporcelaimus</i> , <i>Thornenema</i> , <i>Iotonchus</i> , <i>Mylonchulus</i> , <i>Rhabditis</i> , <i>Acrobeloides</i> y <i>Chiloplacus</i>	(Bilgrami et al. 1986)
	<i>Prionchulus punctatus</i> , <i>Mononchus aquaticu</i>	<i>Meloidogyne incognita</i>	(Small 1979)
Orden Diplogasterida	<i>Butlerius degrissei</i>	<i>Aphelenchus avenae</i> , <i>A. fragariae</i> , <i>Pratylenchus</i> , <i>G. rostochiensis</i> (juveniles), <i>R. robustus</i>	(Grootaert et al. 1977)
	<i>Butlerius micans</i>	<i>Aphelenchus avenae</i> , <i>Panagrolaimus</i> spp., <i>Rhabditis</i> spp.	(Lordello y Zamith 1959; Pillai y Taylor 1968)
	<i>Diplogaster lheritieri</i>	<i>Meloidogyne javanica</i>	(Abo-Korah 2017)
	<i>Diplogaster</i> sp.	<i>Meloidogyne javanica</i> , <i>Tylenchulus semipenetrans</i>	(Osman 1988)
	<i>Mylonchulus dentatus</i> Jairajpuri	<i>Aphelenchus avenae</i> <i>Meloidogyne</i> sp.	(Jairajpuri y Azmi 1978)
	<i>Mononchoides fortidens</i> (Schuurmans Stekhoven)	<i>Meloidogyne arenaria</i> (Neal)	(Khan y Kim 2005)
	<i>Mononchoides gaugleri</i>	<i>Tylenchus</i> sp., <i>Ditylenchus</i> sp., <i>Hoplolaimus</i> sp., <i>Helicotylenchus</i> sp., <i>Tylenchorhynchus</i> sp., <i>Aphelenchoides</i> sp., <i>Acrobeloides</i> sp., <i>Thornenema</i> sp., <i>Monhystera</i> sp., <i>Mesorhabditis</i> sp.	(Bilgrami et al. 2008)
	<i>Mononchoides longicaudatus</i>	<i>Meloidogyne incognita</i>	(Fauzia et al. 1998)
	<i>Mesodiplogasteroides</i>	<i>Rotylenchulus reniformis</i>	(Wang et al. 2015)
Orden Dorylaimida	<i>Allodorylaimus americanus</i> <i>Discolaimus silvicolus</i>	<i>Meloidogyne incognita</i> , <i>Anguina tritici</i> , <i>Heterodera mothi</i> y <i>Tylenchulus semipenetrans</i>	(Khan et al. 1995b)
	<i>Dorylaimidos</i>	<i>Heterodera marioni</i> (huevos), huevos de nematodos de vida libre	(Cobb 1929; Linford y Oliveira 1937)
	<i>Labronema</i> sp.	<i>Meloidogyne incognita</i>	(Small 1979)
	<i>Neoactinolaimus</i> , <i>Eudorylaimus</i>	<i>Rotylenchulus reniformis</i> , <i>Meloidogyne incognita</i>	(Wang et al. 2015)
	<i>Nygolaimus</i> , <i>Sectonema</i>	<i>Heterodera schachtii</i>	(Thorne 1930)
Orden Aphelenchida	<i>Seinura onondagensis</i>	<i>Aphelenchoides</i> sp. y <i>Rhabditis</i> sp.	(Kaisa 2000)

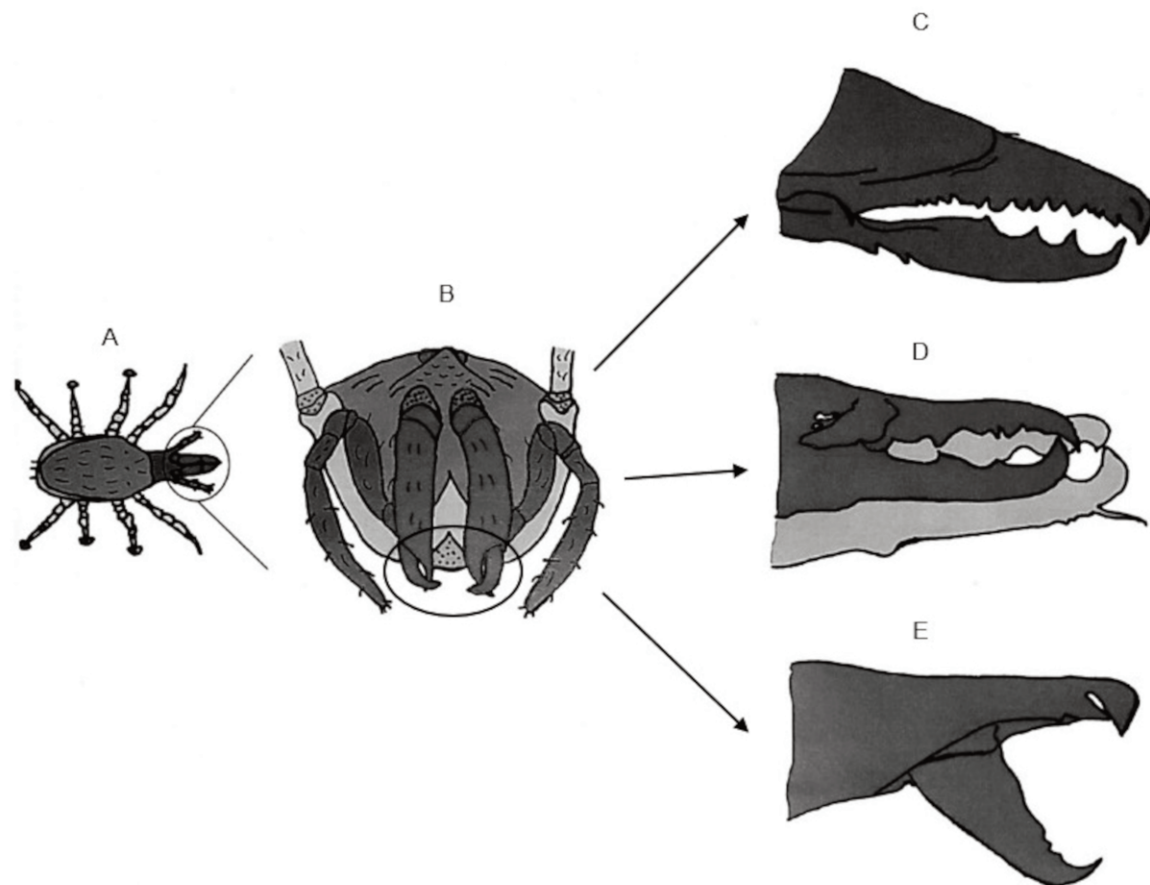


Figura 4. Ejemplo de formas de quelíceros de ácaros, según su hábito de alimentación. (A) Cuerpo del ácaro, (B) Vista anterior de la cabeza del ácaro mostrando sus quelíceros, (C) Quelíceros de ácaro omnívoro (*Lasioseius berlesei*), (D) Quelíceros de ácaro predador de nematodos-artrópodos *Protogamasellus hibernicus*, (E) Quelíceros de ácaro nematófago (*Cheiroseius* sp.).

Figure 4. Example of chelicera shapes of mites, according to their eating habits. (A) Body of the mite, (B) Anterior view of the mite head showing their chelicerae, (C) Chelicerae of omnivore mite (*Lasioseius berlesei*), (D) Chelicerae of predatory mite of nematodes-arthropods *Protogamasellus hibernicus*, (E) Chelicerae of nematophagous mite (*Cheiroseius* sp.).

de modificar su dieta (Maraun et al. 2020), pudiendo aumentar su tasa de consumo con el aumento de la abundancia de la presa (Chen et al. 2013).

El consumo de nematodos depende de los mecanismos que posee el ácaro predador, tales como piezas bucales, modos de alimentación, tamaños corporales (Woodward y Hildrew 2002; Manwaring et al. 2020), así como también de la variación de los microhábitats y los mecanismos de búsqueda de las presas (Heidemmann et al. 2014b). Los ácaros pueden explorar y excavar pequeñas grietas para atrapar nematodos de menor tamaño (Bowman 2021). *Coleoscoriscus simplex* es un ácaro que localiza a los nematodos mediante una búsqueda constante, pudiendo atacar rápidamente y devorarlos (Walter y Kaplan 1991).

Los ácaros predadores (Mesostigmata) mayormente son organismos móviles de vida libre en el suelo y la hojarasca (Manwaring et al. 2018). Suelen ser agresivos y voraces por lo que aumenta su efectividad en el consumo de nematodos. Encuentran a su presa mediante estímulos químicos o táctiles (Koehler 1999). Los nematodos son una fuente clave como presa de ácaros en los sistemas de producción agrícolas (Walter y Stirling 2018) ya que algunos suelen requerirlos en sus dietas para reproducirse (Beaulieu y Walter 2007), por lo que actualmente se están evaluando muchos ácaros como posibles agentes de control biológico para contrarrestar las poblaciones de nematodos fitoparásitos (Azevedo et al. 2019). Por ejemplo, los ácaros *Stratiolaelaps scimitus* y *Blattisocius dolichus* han mostrado ser un potencial predador de *M. incognita* (Xu et al. 2014; Azevedo et al. 2020). Los ácaros Mesostigmata podrían considerarse enemigos naturales de nematodos en el suelo de cultivos de caña de azúcar (Manwaring et al. 2018; Walter y Stirling 2018).

El análisis del contenido intestinal de los ácaros oribátidos en evaluaciones de laboratorio como en hábitats naturales indican el consumo eficiente de nematodos (Heidemmann et al. 2011; Heidemmann et al. 2014b). Los resultados que proporcionan las investigaciones sobre los mecanismos de predación empleados por los ácaros, reducen la brecha del conocimiento y evidencian el potencial que tienen como predadores efectivos de nematodos de vida libre y fitopatógenos (Stirling et al. 2017).

Subclase Collembola. Los colémbolos son abundantes en el suelo, capaces de alimentarse de una amplia variedad de recursos tales como bacterias, hongos, detritos, polen, desechos vegetales, protozoarios y nematodos (Buse et al. 2013). De acuerdo con evaluaciones en suelos forestales mediante pruebas de marcadores de ADN específicos en el contenido estomacal de colémbolos, se ha demostrado su potencial predación en nematodos de vida libre (Heidemmann et al. 2014a). Los colémbolos pueden llegar a consumir hasta 2000 individuos en 24 horas (Gilmore 1970). Estos organismos, han demostrado ser eficientes en reducir poblaciones de nematodos en suelo de cultivo de caña de azúcar (Manwaring et al. 2015; Walter y Stirling 2018).

Como estrategia de depredación para capturar nematodos, es posible que varias especies de la familia Neanuridae hayan modificado sus maxilares (Malcicka et al. 2017; Raymond-Léonard et al. 2019). El colémbolo *Folsomia candida* a pesar de ser fungívoro, ha mostrado preferencia en su dieta al alimentarse de nematodos del suelo (Lee y Widden 1996; Read et al. 2006). Se ha comprobado que el colémbolo *Hypogastura scotti* Yosii, puede alimentarse de estados juveniles de *Steinernema feltiae* (Epsky et al. 1988).

Filo Tardigrada

Los comúnmente denominados tardígrados son micrometazoarios que miden desde los 50 µm hasta los 1200 µm. Son conocidos como osos de agua por su aspecto curvado y fueron llamados tardígrados por su lento movimiento (Coleman et al. 2018). Los tardígrados pueden sobrevivir varios periodos prolongados en estado de anhidrobiosis lo que les confiere una mayor tolerancia a la desecación (Schill y Fritz 2008). Sin embargo, la elección de los alimentos puede correlacionarse con la morfología del aparato bucal y, en consecuencia, su distribución suele estar asociada a la disponibilidad de alimentos (Schill et al. 2011).

Los tardígrados pueden ser consumidores potenciales de nematodos en el suelo, reduciendo significativamente la abundancia y su número (Hyvönen y Persson 1996). Los adultos pueden ser capaces de tragar los nematodos enteros y los juveniles succionar el contenido de sus presas (Bryndová et al. 2020). Se ha demostrado que un tardígrado adulto puede consumir en cuatro horas hasta 4.6 µg de biomasa de nematodos correspondiente al 43% de la masa corporal del tardígrado (Hohberg y Traunsperger 2005). *Macrobiotus richtersi* y *M. harmsworthi*, pueden llegar a consumir en condiciones experimentales hasta 61 nematodos por día, lo que sugiere ser un predador eficaz (Sánchez-Moreno et al. 2008).

Conclusiones

Basados en la presente revisión, los nematodos representan un fuerte componente en los niveles de la red trófica, siendo importantes en la dieta de diversos grupos de organismos. Los nematodos tienen diferentes enemigos naturales, pudiendo ser consumidos y parasitados por bacterias, hongos, ácaros, colémbolos, tardígrados e incluso de otros nematodos predadores. Por lo que la literatura registra diferentes tipos de mecanismos para ser capturados, colonizados o devorados. Sería conveniente que las futuras investigaciones se encaminen hacia las nuevas tecnologías que permitan una masiva secuenciación de nueva generación (NGS) para caracterizar decenas de muestras por producto de PCR y así revelar el aporte de las diferentes especies de nematodos en el funcionamiento de los ecosistemas, tomando en cuenta el papel que desempeñan en la nutrición de predadores y parásitos.

Contribución de los autores

Marcos Vera-Morales: Conceptualización, redacción, recursos, revisión, edición, visualización de figuras 1, 2, 3, 4 y tabla 1. Rafael F. Castañeda-Ruiz: Redacción- borrador inicial, metodología, revisión y edición. Daynet Sosa: Redacción- borrador inicial, supervisión de fichaje crítico. Adela Quevedo: Investigación, redacción de borrador inicial. Jaime Naranjo-Morán: Análisis formal, investigación. Lizette Serrano: Análisis formal, investigación. María F. Ratti: Administración de proyecto, recursos.

Agradecimientos

Los autores desean agradecer a Enoy Leiva-Pantoja por su gentil colaboración en el rediseño de dibujos, Juan Manuel Cevallos director del CIBE-ESPOL y Freddy Magdama director del laboratorio de Fitopatología del CIBE-ESPOL y tres revisores anónimos por sus útiles comentarios en el presente manuscrito de revisión.

Referencias

- Abo-Korah, M.S. 2017. Comparison efficiency of certain mesofaunatic predators against *Meloidogyne javanica* infected tomato plants. *Journal of Plant Protection and Pathology* 8: 311-314.
- Ahmad, G., Khan, A., Khan, A.A., Ali, A., Mohamad, H.I. 2021. Biological control: a novel strategy for the control of the plant parasitic nematodes. *Antonie van Leeuwenhoek* 114: 885-912.
- Akhtar, M. 1995. Biological control of the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* in tomato by the predatory nematode *Mononchus aquaticus*. *International Pest Control* 37: 18-19.
- Akhtar, M., Mahmood, I. 1993. Effect of *Mononchus aquaticus* and organic amendments on *Meloidogyne incognita* development on chilli. *Nematologia Mediterranea* 21: 251-252.
- Azevedo, L.H., Leite, L.G., Chacon-Orozco, J.G., Moreira, M.F.P., Ferreira, M.P., González-Cano, L.M., Borges, V., et al. 2019. Free living nematodes as alternative prey for soil predatory mites: An interdisciplinary case study of conservation biological control. *Biological Control* 132: 128-134.
- Azevedo, L.H., Moreira, M.F.P., Pereira, G.G., Borges, V., de Moraes, G.J., Inomoto, M.M., Vicente, M.H., et al. 2020. Combined releases of soil predatory mites and provisioning of free-living nematodes for the biological control of root-knot nematodes on 'Micro Tom tomato'. *Biological Control* 146: 104280.
- Banage, W.B. 1963. The ecological importance of free-living soil nematodes with special reference to those of moorland soil. *Journal of Animal Ecology* 32: 133-140.
- Barron, G.L. 1977. *The nematode-destroying fungi*. Topics in Microbiology No. 1. Canadian Biological Publications Ltd., Ontario, Canada.
- Beaulieu, F., Walter, D.E. 2007. Predation in suspended and forest floor soils: observations on Australian mesostigmatic mites. *Acarologia* 47: 43-54.
- Bento, G., Ogawa, A., Sommer, R.J. 2010. Co-option of the hormone-signalling module dafachronic acid-DAF-12 in nematode evolution. *Nature* 466: 494-497.
- Bilgrami, A.L. 2008. Biological control potentials of predatory nematodes. En: Ciancio, A., Mukerji, K. G. (eds.), *Integrated management and bio-control of vegetable and grain crops nematodes*, Integrated Management of Plant Pests and Diseases, pp. 3-28. Springer, Nueva York, Estados Unidos.
- Bilgrami, A.L., Brey, C. 2005. Potencial of predatory nematodes to control plant-parasitic nematodes. En: Grewal, P., Ehlers, R.-U., Shapiro-Ilan, D. (eds.), *Nematodes as biocontrol agents*, pp. 447-464. CABI Publishing, India.
- Bilgrami, A.L., Jairajpuri, M.S. 1984. Cannibalism in *Mononchus aquaticus*. *Indian Journal of Nematology* 14: 202-204.
- Bilgrami, A.L., Jairajpuri, M.S. 1989. Predatory abilities of *Mononchoides longicaudatus* and *M. fortidens* (Nematoda: Diplogasterida) and factors influencing predation. *Nematologica* 35: 475-488.
- Bilgrami, A.L., Kulshreshtha, R. 1994. Evaluation of predation abilities of *Mylonchulus dentatus*. *Indian Journal of Nematology* 23: 191-198.
- Bilgrami, A.L., Pervez, R. 2000. Prey searching and attraction behaviour of *Mesodorylaimus bastiani* and *Aquatides thornei* (Nematoda: Dorylaimida). *International Journal of Nematology* 10: 199-206.
- Bilgrami, A.L., Shamim, M. 1988. Attraction of *Mononchoides longicaudatus* and *M. fortidens* (Nematoda: Diplogasterida) towards prey and factors influencing attraction. *Revue de Nématologie* 11: 195-202.
- Bilgrami, A.L., Shamim, M. 1989. Resistance of prey to predation and strike rate of the predators, *Mononchoides longicaudatus* and *M. fortidens* - (Nematoda: Diplogasterida). *Revue de Nématologie* 12: 45-49.
- Bilgrami, A.L., Ahmad, I., Jairajpuri, M.S. 1984. Observations on the predatory behaviour of *Mononchus aquaticus*. *Nematologia Mediterranea* 12: 41-45.
- Bilgrami, A.L., Ahmad, I., Jairajpuri, M.S. 1986. A study of the intestinal contents of some mononchs. *Revue Nématologie* 9: 191-194.
- Bilgrami, A.L., Pervez, R., Yoshiga, T., Kondo, E. 2001. Attraction and aggregation behaviour of predatory nematodes, *Mesodorylaimus bastiani* and *Aquatides thornei* (Nematoda: Dorylaimida). *Applied Entomology and Zoology* 36: 243-249.
- Bilgrami, A.L., Brey, C., Gaugler, R. 2008. First field release of a predatory nematode, *Mononchoides gaugleri* (Nematoda: Diplogasterida), to control plant-parasitic nematodes. *Nematology* 10: 143-146.
- Biswal, D. 2022. Nematodes as ghosts of land use past: elucidating the roles of soil nematode community studies as indicators of soil health and land management practices. *Applied Biochemistry and Biotechnology*.
- Blaxter, M. 2011. Nematodes: the worm and its relatives. *PLOS Biology* 9: e1001050.
- Bowman, C.E. 2021. Feeding design in free-living mesostigmatid chelicerae (Acari: Anactinotrichida). *Experimental and Applied Acarology* 84: 1-119.
- Bryndová, M., Stec, D., Schill, R.O., Michalczyk, Ł., Devetter, M. 2020. Dietary preferences and diet effects on life-history traits of tardigrades. *Zoological Journal of the Linnean Society* 188: 865-877.
- Buse, T., Ruess, L., Filser, J. 2013. New trophic biomarkers for Collembola reared on algal diets. *Pedobiologia* 56: 153-159.

- Carrillo, D., de Moraes, G.J., Peña, J.E. eds. 2015. *Prospects for biological control of plant feeding mites and other harmful organisms*. Springer International Publishing, Cham, Suiza.
- 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: iyaa008.
- Chen, Y.L., Xu, C.L., Xu, X.N., Xie, H., Zhang, B.X., Qin, H.G., Zhou, W.Q., et al. 2013. Evaluation of predation abilities of *Blattisocius dolichus* (Acari: Blattisociidae) on a plant-parasitic nematode, *Radopholus similis* (Tylenchida: Pratylenchidae). *Experimental and Applied Acarology* 60: 289-298.
- Ciancio, A. 2018. Biocontrol potential of *Pasteuria* spp. for the management of plant parasitic nematodes. *CAB Review* 13: 1-13.
- Cobb, N.A. 1929. Nemas of the genus *Dorylaimus* attacking the edges of mites. *Journal of Parasitology* 15: 284.
- Colagiero, M., Rosso, L., Ciancio, A., Murga-Gutiérrez, S.N. 2011. Observations on the biology of a predatory nematode belonging to Diplogasteridae. *Redia* XCIV: 133-135.
- Coleman, D.C., Callahan, M.A., Crossley, D.A. 2018. Chapter 4 - Secondary Production: Activities of Heterotrophic Organisms—The Soil Fauna. En: Coleman, D.C., Callahan, M.A., Crossley, D.A. (eds.), *Fundamentals of Soil Ecology (Third Edition)*, pp. 77-171. Academic Press, Cambridge, MA, Estados Unidos.
- Cooke, R. 1968. Relationships between nematode-destroying fungi and soil-borne phyto-nematodes. *Phytopathology* 58: 909-913.
- Coomans, A., Lima, M.B. 1965. Description of *Anatonchus amiciae* N. sp. (Nematoda: Mononchidae) with observations on its juvenile stages and anatomy. *Nematologica* 11: 413-431.
- Devi, G., George, J. 2018. Predatory nematodes as bio-control agent against plant-parasitic nematode-A review. *Agricultural Reviews* 39: 55-61.
- Donohue, I., Hillebrand, H., Montoya, J., Petchey, O., Pimm, S., Fowler, M., Healy, K., et al. 2016. Navigating the complexity of ecological stability. *Ecology Letters* 19: 1172-1185.
- Doucet, M.E. 1980. Description of a new species of the genus *Mylonchulus* (Nematoda: Dorylaimida). *Nematologia Mediterranea* 8: 37-42.
- Epsky, N.D., Walter, D.E., Capinera, J.L. 1988. Potential role of nematophagous microarthropods as biotic mortality factors of entomogenous nematodes (Rhabditida: Steinernematidae, Heterorhabditidae). *Journal of Economic Entomology* 81: 821-825.
- 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 *Drechlerella dactyloides*. *Applied Microbiology and Biotechnology* 105: 7379-7393.
- Fauzia, M., Jairajpuri, M.S., Khan, Z. 1998. Biocontrol potential of *Mononchoides longicaudatus* on *Meloidogyne incognita* on tomato plants. *International Journal of Nematology* 8: 89-91.
- 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: 28756.
- Gilmore, S.K. 1970. Collembola predation on nematodes. *Search Agriculture, Entomology and Limnology* 1: 1-12.
- Gralka, M., Szabo, R., Stocker, R., Cordero, O.X. 2020. Trophic interactions and the drivers of microbial community assembly. *Current Biology* 30: R1176-R1188.
- Grootaert, P., Jaques, A., Small, R.W. 1977. Prey selection in *Butlerius* sp. (Rhabditida: Diplogasteridae). *Mededelingen Faculteit Landbouwwetenschappen Rijksuniversiteit Gent* 42: 1559-1563.
- Gu, J., Maria, M., Liu, L., Pedram, M. 2020. Description of *Seinura italiensis* n. sp. (Tylenchomorpha: Aphelenchoididae) found in the medium soil imported from Italy. *Journal of Nematology* 52: e2020-18.
- Hechler, H.C. 1963. Description, developmental biology, and feeding habits of *Seinura tenuicaudata* (de Man) J.B. Goodey, 1960 (Nematoda: Aphelenchoididae), a nematode predator. *Proceedings of Helminthological Society, Washington* 30: 182-195.
- Heidemann, K., Scheu, S., Ruess, L., Maraun, M. 2011. Molecular detection of nematode predation and scavenging in oribatid mites: Laboratory and field experiments. *Soil Biology and Biochemistry* 43: 2229-2236.
- Heidemann, K., Hennies, A., Schakowske, J., Blumenberg, L., Ruess, L., Scheu, S., Maraun, M. 2014a. Free-living nematodes as prey for higher trophic levels of forest soil food webs. *Oikos* 123: 1199-1211.
- Heidemann, K., Ruess, L., Scheu, S., Maraun, M. 2014b. Nematode consumption by mite communities varies in different forest microhabitats as indicated by molecular gut content analysis. *Experimental and Applied Acarology* 64: 49-60.
- Helmberger, M.S., Shields, E.J., Wickings, K.G. 2017. Ecology of below-ground biological control: Entomopathogenic nematode interactions with soil biota. *Applied Soil Ecology* 121: 201-213.
- Hohberg, K., Traunsperger, W. 2005. Predator-prey interaction in soil food web: functional response, size-dependent foraging efficiency, and the influence of soil texture. *Biology and Fertility of Soils* 41: 419-427.
- Hsueh, Y.-P., Gronquist, M.R., Schwarz, E.M., Nath, R.D., Lee, C.-H., Gharib, S., Schroeder, F.C., et al. 2017. Nematophagous fungus *Arthrobotrys oligospora* mimics olfactory cues of sex and food to lure its nematode prey Hobert, O. (ed.). *eLife* 6: e20023.
- Hyvönen, R., Persson, T. 1996. Effects of fungivorous and predatory arthropods on nematodes and tardigrades in microcosms with coniferous forest soil. *Biology and Fertility of Soils* 21: 121-127.
- Ichiishi, K., Ekino, T., Kanzaki, N., Shinya, R. 2021. Thick cuticles as an anti-predator defence in nematodes. *Nematology* 1-10.
- Jaffee, B.A. 2003. Correlations between most probable number and activity of nematode-trapping fungi. *Phytopathology* 93: 1599-1605.
- Jairajpuri, M.S., Azmi, M.I. 1978. Some studies on the predatory behaviour of *Mylonchulus dentatus*. *Nematologia Mediterranea* 6: 205-2012.
- Ji, X., Yu, Z., Yang, J., Xu, J., Zhang, Y., Liu, S., Zou, C., et al. 2020. Expansion of adhesion genes drives pathogenic adaptation of nematode-trapping fungi. *iScience* 23: 101057.
- Kaisa, T.R. 2000. *Aphelenchoides microstylus* n. sp. and *Seinura onodagensis* n. sp. (Nemata: Aphelenchina) from New York. *Journal of Nematology* 32: 396-402.
- Kanwar, R.S., Patil, J.A., Yadav, S. 2021. Prospects of using predatory nematodes in biological control for plant parasitic nematodes – a review. *Biological Control* 160: 104668.
- Kanzaki, N., Ekino, T., Giblin-Davis, R.M. 2019a. Feeding dimorphism in a mycophagous nematode, *Bursaphelenchus sinensis*. *Scientific Reports* 9: 13956.
- Kanzaki, N., Ekino, T., Masuya, H. 2019b. *Seinura caverna* n. sp. (Tylenchomorpha: Aphelenchoididae), an androdioecious species isolated from bat guano in a calcareous cave. *Nematology* 21: 207-225.
- Karthik, R., Arun, A., Touray, M., Hazal, S., Cimen, H., Gulcu, B., Hazir, C., et al. 2021. Antagonists and defense mechanisms of entomopathogenic nematodes and their mutualistic bacteria. *Biological Control* 152: 104452.
- Khan, Z., Kim, Y.H. 2007. A review on the role of predatory soil nematodes in the biological control of plant parasitic nematodes. *Applied Soil Ecology* 35: 370-379.
- Khan, Z., Kim, Y.H. 2005. The predatory nematode, *Mononchoides fortidens* (Nematoda: Diplogasterida), suppresses the root-knot nematode, *Meloidogyne arenaria*, in potted field soil. *Biological Control* 35: 78-82.
- Khan, Z., Bilgrami, A., Jairajpuri, M.S. 1995a. Observations on the predation abilities of *Neoactynolaimus agilis* (Dorylaimida: Actinolaimoidea). *Indian Journal of Nematology* 25: 129-135.
- Khan, Z., Bilgrami, A.L., Jairajpuri, M.S. 1995b. A comparative study on the predation by *Allodorylaimus americanus* and *Discolaimus silvicolus* (Nematoda: Dorylaimida) on different species of plant parasitic nematodes. *Fundamental and Applied Nematology* 18: 99-108.
- Kiontke, K., Fitch, D.H.A. 2013. Nematodes. *Current Biology* 23: 862-864.
- Knox, O., Polain, K., Fortescue, E., Griffiths, B. 2020. Distribution and restricted vertical movement of nematodes in a heavy clay soil. *Agronomy* 10: 221.
- Koehler, H.H. 1999. Predatory mites (Gamasina, Mesostigmata). *Agriculture, Ecosystems and Environment* 74: 395-410.
- Kudrin, A.A., Tsurikov, S.M., Tiunov, A.V. 2015. Trophic position of microbivorous and predatory soil nematodes in a boreal forest as indicated by stable isotope analysis. *Soil Biology and Biochemistry* 86: 193-200.
- Laasli, S.-E., Mokri, F., Lahlali, R., Wuletaw, T., Paulitz, T., Dababat, A.A. 2022. Biodiversity of nematode communities associated with wheat (*Triticum aestivum* L.) in southern Morocco and their contribution as soil health bioindicators. *Diversity* 14: 194.
- Lee, Q., Widden, P. 1996. *Folsomia candida*, a “fungivorous” collembolan, feeds preferentially on nematodes rather than soil fungi. *Soil Biology and Biochemistry* 28: 689-690.
- Li, B., Xie, G., Soad, A., Coosemans, J. 2005. Suppression of *Meloidogyne javanica* by antagonistic and plant growth-promoting rhizobacteria. *Journal of Zhejiang University. Science. B* 6: 496-501.

- 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: 157-165.
- 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: 3827-3839.
- Linford, M.B., Oliveira, J.M. 1937. The feeding of hollow-spear nematodes on other nematodes. *Science* 85: 295-297.
- Liu, Z., Kariya, M.J., Chute, C.D., Pribadi, A.K., Leinwand, S.G., Tong, A., Curran, K.P., et al. 2018. Predator-secreted sulfolipids induce defensive responses in *C. elegans*. *Nature Communications* 9: 1128.
- Loof, P. a. A. 1964. Free-living and plant-parasitic nematodes from Venezuela. *Nematologica* 10: 201-300.
- Lordello, L.G.E. 1970. Pesquisas sobre nematóides da família Mononchidae encontrados no Brasil. *Anais da Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz* 27: 15-48.
- Lordello, L.G.E., Zamith, A.P.L. 1959. Observances sobre o genero «Butlerius» de nematódeos de vida livre. *Revista Brasileira de Biologia* 19: 177-182.
- Malcicka, M., Berg, M.P., Ellers, J. 2017. Ecomorphological adaptations in Collembola in relation to feeding strategies and microhabitat. *European Journal of Soil Biology* 78: 82-91.
- Manwaring, M., Walter, D.E., Stirling, G.R. 2015. Microarthropods as predators of nematode pests in sugarcane soils: a review and preliminary studies. *Proceedings of the Australian Society of Sugar Cane Technology* 37: 212-217.
- Manwaring, M., Wallace, H.M., Weaver, H.J. 2018. Effects of a mulch layer on the assemblage and abundance of mesostigmatan mites and other arthropods in the soil of a sugarcane agro-ecosystem in Australia. *Experimental and Applied Acarology* 74: 291-300.
- Manwaring, M., Nahrung, H.F., Wallace, H. 2020. Attack rate and prey preference of *Lasioseius subterraneus* and *Protoparasitus mica* on four nematode species. *Experimental and Applied Acarology* 80: 29-41.
- Maraun, M., Augustin, D., Pollierer, M.M., Scheu, S. 2020. Variation in trophic niches of oribatid mites in temperate forest ecosystems as indicated by neutral lipid fatty acid patterns. *Experimental and Applied Acarology* 81: 103-115.
- Migunova, V.D., Sasanelli, N. 2021. Bacteria as biocontrol tool against phytoparasitic nematodes. *Plants* 10: 389.
- Mohan, S., Kiran Kumar, K., Sutar, V., Saha, S., Rowe, J., Davies, K.G. 2020. Plant root-exudates recruit hyperparasitic bacteria of phytonematodes by altered cuticle aging: implications for biological control strategies. *Frontiers in Plant Science* 2020 Jun 9;11:763.
- Mohandas, C., Prabhoo, N.R. 1980. Feeding behaviour and food preferences of predatory nematodes (Mononchida) from the soils of Kerala (India). *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol* 17: 153-160.
- Mulder, C., Helder, J., Vervoort, M.T.W., Vonk, J.A. 2011. Trait-mediated diversification in nematode predator-prey systems. *Ecology and Evolution* 1: 386-391.
- Neher, D.A. 2010. Ecology of plant and free-living nematodes in natural and agricultural soil. *Annual Review of Phytopathology* 48: 371-394.
- Niu, Q., Huang, X., Zhang, L., Xu, J., Yang, D., Wei, K., Niu, X., et al. 2010. A Trojan horse mechanism of bacterial pathogenesis against nematodes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107: 16631-16636.
- Osman, G.Y. 1988. Studies on the potential use of the predator, *Diplogaster* sp. (Nematodes, Diplogasteroidea) on certain root-parasitic nematodes. *Anzeiger fuer Schaedlingskunde Pflanzenschutz Umweltschutz* 61: 70-73.
- Peralta, C., Palma, L. 2017. Is the insect world overcoming the efficacy of *Bacillus thuringiensis*? *Toxins* 9: 39.
- Pérez, J., Moraleta-Muñoz, A., Marcos-Torres, F.J., Muñoz-Dorado, J. 2016. Bacterial predation: 75 years and counting! *Environmental Microbiology* 18: 766-779.
- Petrikovszki, R., Zalai, M., Tóthné Bogdányi, F., Tóth, F., Nagy, P.I. 2021. Mulching with leaf litter from municipal green waste favours predatory Mononchid nematodes. *Agronomy* 11: 2522.
- Phani, V., Shivakumara, T.N., Davies, K.G., Rao, U. 2018. Knockdown of a mucin-like gene in *Meloidogyne incognita* (Nematoda) decreases attachment of endospores of *Pasteuria penetrans* to the infective juveniles and reduces nematode fecundity. *Molecular Plant Pathology* 19: 2370-2383.
- Pillai, J.K., Taylor, D.T. 1968. *Butlerius Micans* N. sp. (Nematoda: Diplogasterinae) from Illinois, with observations on its feeding habits and a key to the species of *Butlerius* Goodey, 1929. *Nematológica* 89-93.
- Potapov, A.M., Beaulieu, F., Birkhofer, K., Bluhm, S.L., Degtyarev, M.I., Devetter, M., Goncharov, A.A., et al. 2022. Feeding habits and multifunctional classification of soil-associated consumers from protists to vertebrates. *Biological Reviews*.
- Poveda, J., Abril-Urías, P., Escobar, C. 2020. Biological control of plant-parasitic nematodes by filamentous fungi inducers of resistance: trichoderma, mycorrhizal and endophytic fungi. *Frontiers in Microbiology* 2020 May 25;11:992.
- Pulavarty, A., Egan, A., Karpinska, A., Horgan, K., Kakouli-Duarte, T. 2021. Plant parasitic nematodes: a review on their behaviour, host Interaction, management approaches and their occurrence in two sites in the Republic of Ireland. *Plants* 10: 2352.
- Quevedo, A., Vera-Morales, M., Espinoza-Lozano, F., Castañeda-Ruiz, R., Sosa, 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: 1586-1592.
- 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: 97-108.
- Rama, K., Dasgupta, M. 1998. Biocontrol of nematodes associated with mandarin orange decline by the promotion of predatory nematode *Iotonchus tenuicaudatus* (Kreis, 1924). *Indian Journal of Nematology* 28: 118-124.
- Raymond-Léonard, L.J., Gravel, D., Handa, I.T. 2019. A novel set of traits to describe Collembola mouthparts: taking a bite out of the broad chewing mandible classification. *Soil Biology and Biochemistry* 138: 107608.
- Read, D.S., Sheppard, S.K., Bruford, M.W., Glen, D.M., Symondson, W.O.C. 2006. Molecular detection of predation by soil micro-arthropods on nematodes. *Molecular Ecology* 15: 1963-1972.
- Rennstam, O., Sint, D., Cupic, S., Traugott, M. 2019. When to use next generation sequencing or diagnostic PCR in diet analyses. *Molecular Ecology Resources* 19: 388-399.
- Rucker, C., Zachariah, K. 1987. The influence of bacteria on trap induction in predaceous hyphomycetes. *Canadian Journal of Botany* 65: 1160-1162.
- Saikawa, M., Oguchi, M., Castaneda Ruiz, R.F. 1997. Electron microscopy of two nematode-destroying fungi, *Meristacrum asterospermum* and *Zygnemomyces echinulatus* (Meristacraceae, Entomophthorales). *Canadian Journal of Botany* 762-768.
- Sánchez-Moreno, S., Ferris, H., Guil, N. 2008. Role of tardigrades in the suppressive service of a soil food web. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 3-4: 187-192.
- Schill, R.O., Fritz, G.B. 2008. Desiccation tolerance in embryonic stages of the tardigrade. *Journal of Zoology* 276: 103-107.
- Schill, R.O., Jönsson, K.I., Pfannkuchen, M., Brümmer, F. 2011. Food of tardigrades: a case study to understand food choice, intake and digestion. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 49: 66-70.
- Schmitz, O.J. 2008. Effects of predator hunting mode on grassland ecosystem function. *Science (New York, N.Y.)* 319: 952-954.
- Schmidt, O., Bolger, T., Creamer, R., Brennan, F., Dobson, A.D.W. 2018. The Living Soil: Biodiversity and Functions. En Creamer, R., O'Sullivan, L. (eds.), *The Soils of Ireland*, pp. 257-265. Springer International Publishing, Cham, Suiza.
- Seesao, Y., Gay, M., Merlin, S., Viscogliosi, E., Aliouat-Denis, C.M., Audebert, C. 2017. A review of methods for nematode identification. *Journal of Microbiological Methods* 138: 37-49.
- Sidhu, H.S., Kanwar, R.S., Kumar, A. 2021. Compatibility of predatory nematode, *Fictor composticola* and bacterial parasite, *Pasteuria penetrans* for the management of root-knot nematode. *Current Microbiology* 78: 2400-2405.
- Small, R.W. 1979. The effects of predatory nematodes on populations of plant parasitic nematodes in pots. *Nematologica* 25: 94-103.
- Soares, F.E. de F., Sufiate, B.L., de Queiroz, J.H. 2018. Nematophagous fungi: Far beyond the endoparasite, predator and ovicidal groups. *Agriculture and Natural Resources* 52: 1-8.

- Sommer, R.J., Dardiry, M., Lenuzzi, M., Namdeo, S., Renahan, T., Sieriebriennikov, B., Werner, M.S. 2017. The genetics of phenotypic plasticity in nematode feeding structures. *Open Biology* 7: 160332.
- Song, D., Pan, K., Tariq, A., Sun, F., Li, Z., Sun, X., Zhang, L., et al. 2017. Large-scale patterns of distribution and diversity of terrestrial nematodes. *Applied Soil Ecology* 114: 161-169.
- Stirling, G.R., Stirling, A.M., Walter, D.E. 2017. The mesostigmatid mite *Protoparasellus mica*, an effective predator of free-living and plant-parasitic nematodes. *Journal of Nematology* 49: 327-333.
- Swift, M.J., Heal, O.W., Anderson, J.M., Anderson, J.M. 1979. *Decomposition in Terrestrial Ecosystems*. University of California Press, Berkeley, CA, Estados Unidos
- Szczygiel, A. 1971. Występowanie drapieżnych nicieni z rodziny Mononchidae w glebach uprawnych w Polsce. *Zeszyty Problemowe Postępów Nauk Rolniczych* 121: 145-158.
- Tapia-Vázquez, I., Montoya-Martínez, A.C., De los Santos-Villalobos, S., Ek-Ramos, M.J., Montesinos-Matías, R., Martínez-Anaya, C. 2022. Root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) a threat to agriculture in Mexico: biology, current control strategies, and perspectives. *World Journal of Microbiology and Biotechnology* 38: 26.
- Thakur, M.P., Geisen, S. 2019. Trophic regulations of the soil microbiome. *Trends in Microbiology* 27: 771-780.
- Thorne, G. 1924. Utah nemas of the genus *Mononchus*. *Transactions of the American Microscopical Society* 43: 157-171.
- Thorne, G. 1927. The life history, habits and economic importance of some mononchs. *Journal of Agricultural Research* 34: 265-286.
- Thorne, G. 1930. Predacious nemas of the genus *Nygolaimus* and a new genus, *Sectonema*. *Journal of Agricultural Research* 41: 445-466.
- Thorne, G. 1932. Specimens of *Mononchus acutus* (= *Iotonchus acutus*) found to contain *Trichodorus obtusus*, *Tylenchus robustus* and *Xiphinema americanum*. *Journal of Parasitology* 19, 90.
- Tian, B., Yang, J., Zhang, K.-Q. 2007. Bacteria used in the biological control of plant-parasitic nematodes: populations, mechanisms of action, and future prospects. *FEMS Microbiology Ecology* 61: 197-213.
- van den Hoogen, J., Geisen, S., Routh, D., Ferris, H., Traunspurger, W., Wardle, D.A., de Goede, R.G.M., et al. 2019. Soil nematode abundance and functional group composition at a global scale. *Nature* 572:194-198.
- van den Hoogen, J., Geisen, S., Wall, D.H., Wardle, D.A., Traunspurger, W., de Goede, R.G.M., Adams, B.J., et al. 2020. A global database of soil nematode abundance and functional group composition. *Scientific Data* 7: 103.
- Vidal-Diez de Ulzurrun, G., Hsueh, Y.-P. 2018. Predator-prey interactions of nematode-trapping fungi and nematodes: both sides of the coin. *Applied Microbiology and Biotechnology* 102: 3939-3949.
- Viney, M. 2018. The genomic basis of nematode parasitism. *Briefings in Functional Genomics* 17: 8-14.
- Walter, D.E., Kaplan, D.T. 1991. Observations on *Coleoscorius simplex* (Acarina: Prostigmata), a predatory mite that colonizes greenhouse cultures of rootknot nematode (*Meloidogyne* spp.), and a review of feeding behavior in the Cunaxidae. *Experimental and Applied Acarology* 12: 47-59.
- Walter, D.E., Proctor, H. 2013. *Mites: ecology, evolution and behaviour: life at a microscale*. 2.^a ed. Springer Amsterdam, Países Bajos.
- Walter, D.E., Stirling, G.R. 2018. Microarthropods in australian sugarcane soils: A survey with emphasis on the Mesostigmata as potential regulators of nematode populations. *Acarologia* 58: 673-682.
- Wang, X., Li, G.-H., Zou, C.-G., Ji, X.-L., Liu, T., Zhao, P.-J., Liang, L.-M., et al. 2014. Bacteria can mobilize nematode-trapping fungi to kill nematodes. *Nature Communications* 5: 5776.
- Wang, K.-H., Myers, R.Y., Srivastava, A., Sipes, B.S. 2015. Evaluating the predatory potential of carnivorous nematodes against *Rotylenchulus reniformis* and *Meloidogyne incognita*. *Biological Control* 88: 54-60.
- Wang, B.-L., Chen, Y.-H., He, J.-N., Xue, H.-X., Yan, N., Zeng, Z.-J., Bennett, J.W., et al. 2018. Integrated metabolomics and morphogenesis reveal volatile signaling of the nematode-trapping fungus *Arthrobotrys oligospora* Drake, H. L. (ed.). *Applied and Environmental Microbiology* 84: e02749-17.
- Woodward, G., Hildrew, A.G. 2002. Body-size determinants of niche overlap and intraguild predation within a complex food web. *Journal of Animal Ecology* 71: 1063-1074.
- Xu, C.-L., Chen, Y.-L., Xu, X.-N., Wang, D.-W., Xie, H., Wang, E.-D., Li, D.-S., et al. 2014. Evaluation of *Blattisocius dolichus* (Acari: Blattisociidae) for biocontrol of root-knot nematode, *Meloidogyne incognita* (Tylenchida: Heteroderidae). *BioControl* 59: 617-624.
- Yang, C.-T., Vidal-Diez de Ulzurrun, G., Gonçalves, A.P., Lin, H.-C., Chang, C.-W., Huang, T.-Y., Chen, S.-A., 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* 117: 6762-6770.