

QUIMIOTERAPIA EN NEMATODOS*

Nahúm Marbán-Mendoza**

Los nematicidas son sustancias químicas que poseen un amplio espectro de actividad biológica y que se emplean para controlar nemátodos fitopatógenos.

Su uso empezó a generalizarse 200 años después de la descripción del primer nemátodo fitopatógeno realizada por Needham en 1743. En la actualidad, se considera que los nematicidas comparten aproximadamente del 5 al 7% del mercado mundial de plaguicidas, volumen cuyo valor es del orden de varios cientos de millones de dólares por año.

Los agricultores utilizan los nematicidas para incrementar el valor de sus cultivos por unidad de superficie. El incremento en el valor del cultivo no sólo involucra la obtención de mejores rendimientos en tonelaje, sino también en la calidad de los mismos. El uso principal de los nematicidas, es para controlar fitonemátodos en los suelos antes de la siembra o en el momento de la misma; cuando así se utilizan, se habla de tratamientos al suelo. No obstante, se aplican con fines fitosanitarios, como en la desinfección de suelos para viveros, bulbos, esquejes, etc., así también como para controlar nemátodos asociados a los cultivos perennes.

En los Estados Unidos de Norteamérica estos productos son aplicados año tras año en aproximadamente 0.8 millones de hectáreas, área que representa cerca del uno por ciento del total de la superficie agrícola cultivada. (Johnson, 1985). Con frecuencia, las superficies tratadas con fungicidas e insecticidas son mayores que las tratadas con nematicidas; sin embargo, los volúmenes totales de éstos exceden substancialmente a la de los primeros (Bunt, 1975).

* Reproducido con autorización del autor del Libro "Fitonematología Avanzada I". Comp. por Nahúm Marbán Mendoza e Ivan J. Thomason.

** Centro de Fitopatología. Colegio de Postgraduados Montecillos, México CP 56230, México.

Por muchos años los nematicidas fueron aceptados y usados sin gran consternación; simplemente se aplicaban y hasta se les daba pocos créditos en cuanto a su eficacia para controlar los nemátodos. Tampoco llamaban la atención sobre los riesgos de su empleo tanto para la salud de los consumidores, como para la calidad del medio ecológico. Sin embargo, esta situación ha cambiado dramáticamente en la última década y ahora se hacen serios cuestionamientos en torno a ello. Una consecuencia afortunada de este cambio de actitud ha sido el incremento en las investigaciones básicas sobre estos productos para entender mejor la manera como se comportan en los suelos, agua y plantas; su modo de acción a diferentes niveles; molecular, submolecular, etc.

El retiro del mercado de algunos productos ha reducido el número disponible en el mercado internacional (Cuadro 1), y simultáneamente se buscan afanosamente otras alternativas de control para contender eficazmente contra estos microorganismos deletéreos para la producción agrícola. En el presente escrito, se expondrá brevemente la problemática de estos compuesto, pretendiendo con ello estimular el interés en la investigación sobre el control químico, considerado como el método más usual para controlar los nemátodos. En el pasado reciente se han publicado excelentes revisiones sobre este tema (Castro y Thomason, 1971; Evans, 1973; Bunt, 1975; Van Gundy y McKenry, 1977; Wright, 1981 y Spurr, 1985).

CLASES DE NEMATICIDAS

Nematicidas Fumigantes

El control químico de nematodos ha pasado por dos etapas importantes: la utilización de materiales fumigantes y el uso de compuestos no fumigantes. Desde la aplicación del disulfuro de carbono en Europa contra Heterodera schachtii en 1881, tuvieron que pasar aproximadamente 80 años para que el uso de los fumigantes se generalizara. Estos compuestos se formulan por lo general en forma de líquidos y se dividen en dos grupos químicos:

1. Los hidrocarburos alifáticos halogenados como el dibromuro de etileno, las mezclas de 1,3-dicloropropeno (1,3-D y DD), el DBCP (1,2-dibromo-3-cloropropano) y el bromuro de metilo.
2. Los liberadores del isotiocianato de metilo (ITM), como el Dazomet o Milone (3,5 - dimetil - tetrahidro - 2H - 1,3,5 - thiadizina - 2 tiona). Vorlex (Mezcla de isotiocianato de metilo e hidrocarburos halogenados, etc.).

Los nematicidas fumigantes deben su nombre a que en las condiciones en que normalmente se efectúan las prácticas agrícolas, se gasifican al aplicarse en los suelos debido a sus características fisicoquímicas (presión alta de vapor), difundiéndose en menor o mayor proporción entre los laberintos formados por las partículas de los suelos.

En términos generales, la respuesta de los microorganismos del suelo a los fumigantes cae dentro de los límites de la función, concentración vs. tiempo de exposición al toxicante. Los nemátodos expuestos a la acción de los nematicidas de hidrocarburos halogenados, muestran al inicio una fase hiperactiva, la cual disminuye inmediatamente hasta que el nemátodo se inmoviliza pudiendo estar muerto o narcotizado. En este último caso, los nemátodos pueden recuperar totalmente su actividad biológica como sucede con el DBE (Evans and Thomason, 1971). No obstante, la mayoría de estos productos causan la muerte de una manera relativamente rápida, reduciendo dramáticamente las poblaciones de nemátodos en los suelos tratados. Los hidrocarburos halogenados penetran directamente la cutícula de los nemátodos poniéndose en contacto con los sitios específicos de actividad fisiológica. Causan aniquilación de una gran variedad de enzimas (proteasas y esterases) y/o la oxidación de las porfirinas de fierro y hemoproteínas las cuales se encuentran en las oxidasas mitocondriales. La oxidación de estos centros en el sistema respiratorio es muy rápida. De esta manera estos nematicidas inhiben simultáneamente muchas enzimas y/o sitios metabólicos, deteniendo varios procesos vitales y con ello provocando la muerte inmediata (Wade and Castro, 1973; Evans, 1973).

Se considera que en el período de 1943-1983 estos hidrocarburos dominaron el mercado de nematicidas por ser muy efectivos contra nemátodos y también contra otros patógenos del suelo; insectos y malezas. Por mucho tiempo fueron

relativamente baratos ya que el petróleo (materia prima) también lo fue. Por otro lado, se ajustaban perfectamente a la concepción del empleo de nematicidas de ese entonces y el cual consistía en aplicar enormes volúmenes a los suelos (de 300 a 2000 kg/ha) para abatir drásticamente e inmediatamente a las poblaciones. En las dos últimas décadas su uso empezó a disminuir por varias razones, pero principalmente por haberseles determinado efectos nocivos para el hombre y el medio ecológico. Sin embargo, por estas fechas su contraparte, los no-fumigantes, empezaban a mostrar sus ventajas. En la actualidad se encuentran fuera del mercado el DBE, el DBCP y del DD solo se fabrican el 1,3 dicloro-propeno o Telon II, que junto con el bromuro de metilo constituyen los únicos productos de esta categoría, disponibles en el mercado.

Con respecto a los compuestos liberados del isotiocianato de metilo, se sabe que el Metan y el Dazomet se descomponen con el agua para dar origen al ITM el cual penetra la cutícula de los nemátodos y reacciona con los aminoácidos, oxidasas y los sitios nucleofílicos de las proteínas (Kaufmann, 1967). Por ello, son compuestos muy efectivos para controlar no sólo a los nemátodos sino a otros fitopatógenos del suelo, insectos y malezas. Estos productos están ocupando paulatinamente el mercado que anteriormente era predominante de los hidrocarburos halogenados (Spurr, 1985).

Nematicidas no Fumigantes

Estos productos fueron desarrollados a mediados de la década de los 60 y por algún tiempo permanecieron en forma discreta en el mercado, ya que no competían con los fumigantes en cuanto a la filosofía imperante en el control de los nemátodos. No tuvieron que pasar muchos años para que en las numerosas investigaciones que hicieron con ellos en diversos cultivos, se observaran las ventajas que ofrecían en comparación con los fumigantes: poco fitotóxicos; fácil de aplicar no requiriendo de equipo sofisticado; controlan a los nemátodos con dosis mucho menores (2,5 - 5,0 kg i.a./ha); tienen menos poder residual y son sistémicos con propiedades insecticidas y acaricidas y por ende muy recomendables para emplearse en los programas modernos de manejo de plagas (Hough Thomason, 1975; Marbán - Mendoza y Viglierchio, 1980a; Wright, 1981).

En los últimos 25 años prácticamente no se ha desarrollado un nuevo producto nematocida y en lo que concierne a los no-fumigantes, los únicos que tienen registro comercial pertenecen al grupo de los organofosforados u organocarbamatos. Existen otros compuestos en esta categoría que poseen propiedades nematocidas y que se discutirán más adelante, pero que no se comercializan como tales sino como fungicidas, insecticidas o vermífugos.

Los productos organofosforados y carbamatos comerciales se formulan en gránulos y en soluciones emulsificables. Dos de éstos, aldicarb (Temik) y ethoprop (Mocap), y los fumigantes Telon II, bromuro y metilo y el isotiocianato de metilo significaron el 90% de todas las ventas de nematocidas para los E.U.A. en 1984 (Spurr, 1985).

Modo de Acción: Por lo general se acepta que los compuestos organofosforados y carbamatos actúan inhibiendo la actividad neuromuscular reduciendo la capacidad de movimiento, infección, alimentación de los nemátodos y con ello afectando la tasa de desarrollo y reproducción (Nelson, et al., 1973; Bunt, 1975).

Sin embargo últimamente se ha determinado que a muy bajas concentraciones estos compuestos afectan sutiles actividades sensoriales y de comportamiento de los nemátodos como la atracción sexual (Hough y Thomason, 1975) y la atracción radical (Marbán-Mendoza y Viglierchio, 1980b), aspectos que pueden ser importantes para la protección de hospedantes.

La inhibición de éstos y otros aspectos de comportamiento (eclosión, emergencia, defecación, osmoregulación, etc.) podría no causar directamente la muerte de los nemátodos. Recuérdese que los nemátodos no dependen de su movimiento para realizar el intercambio gaseoso y que aún los inmóviles pueden soportar prolongados períodos de hambruna. Sin embargo, con el tiempo, los nemátodos así afectados mueren al agotarse sus reservas o al ser fácil presa de sus enemigos naturales.

Lo anterior ha ocasionado que a estos productos se les denomine también como "nematásticos" o "nematistáticos".

La comprensión actual de la actividad fisiológica y de los efectos tóxicos de los compuestos carbamatos y organofosforados se debe esencialmente a estudios llevados a cabo en vertebrados e insectos. Generalmente se acepta que la actividad fisiológica en estos organismos se origina por la perturbación del mecanismo de transmisión nerviosa mediante el bloqueo de la enzima acetilcolinesterasa. Aspectos actualizados sobre la inhibición de esta enzima han sido revisados por Aldridge, 1971 y Corbett, 1974. En los sistemas colinérgicos la acetilcolina actúa como mediador químico en las sinápsis (unión anatómica entre dos neuronas) induciendo la despolarización de las membranas para generar los impulsos nerviosos. Al inhibirse la acetilcolina por la acetilcolinesterasa el fenómeno se interrumpe, restableciéndose la normalidad del sistema.

El aspecto fundamental de la inhibición causada por los carbamatos y organofosforados es que reaccionan con la enzima en una forma análoga a lo que normalmente ocurre con el sustrato. En ambos hay acetilación del sitio activo de la colinesterasas inhibiéndose el lugar donde normalmente se llevaría a cabo la reacción. El efecto inhibitorio ocurre como consecuencia de la vida media relativamente grande de la enzima fosforilada o carbamilada, en comparación con la enzima acetilada de la reacción fisiológica normal. La colinesterasa únicamente puede recuperarse de su estado acetilado a través de la hidrólisis, reacción que es conocida con varios nombres v.gr. reactivación espontánea, desacetilación, descarbamilación o desfosforilación (Reiner, 1971).

Por lo anterior se pueden diferenciar tres eventos en la reacción: se forma un complejo (1), ocurre la acetilación, fosforilación o carbamilación (2) y hay desacetilación, desfosforilación o descarbamilación con las constantes de reacción K_1 , k_2 y k_3 , respectivamente. De estos tres eventos el último (k_3) es el más lento. La comparación de los valores en la vida media de la reactivación espontánea (k_3) tanto de las enzimas acetiladas como las carbamiladas, indican que estos complejos son rápidamente activados por hidrólisis, mientras que las enzimas fosforiladas se hidrolizan de manera muy lenta. Es precisamente este aspecto el que explica el porqué de los compuestos organofosforados son los inhibidores más potentes de las colinesterasas (O'Brien, 1966; Aldridge, 1971).

Ahora bien, ¿poseen los nemátodos un sistema colinérgico? A pesar de que no se ha demostrado categóricamente que la acetilcolina juega un papel crítico

en la transmisión neuromuscular, existen sin embargo, algunas evidencias experimentales; principalmente farmacológicas y electrofisiológicas con Ascaris lumbricoides (Del Castillo, 1969) y Caenorhabditis elegans que indican la existencia de estos sistemas. También cabe señalar los numerosos estudios que se han llevado a cabo con distintas especies de nemátodos para demostrar indirectamente su presencia. En ésto destacan las pruebas "in vitro" sobre diversos aspectos del comportamiento que se discutirán enseguida, así como las histoquímicas y químicas. Lo cierto es que hay un número considerable de reportes positivos con diversas especies de nemátodos donde se menciona la presencia de colinesterasas (Rohde, 1960; Evans, 1973; Nelmes et al., 1973; Le Patourel y Wright, 1976; Wright y Awan, 1976; Goh y Davey, 1976; Main, 1980 y Spurr, 1985).

EFFECTOS EN EL COMPORTAMIENTO DE LOS NEMATODOS

En los últimos años, varios autores han reportado los efectos de diversos productos carbamatos y organofosforados en el comportamiento de distintos estadios de diferentes especies de nemátodos. A pesar de la diversidad de metodologías empleadas, es interesante señalar las diferencias obtenidas entre compuestos ensayados, particularmente cuando la evaluación de la respuesta del organismo se hace manteniéndolos en contacto directo con el toxicante. Y es que una de las características de la acción de los compuestos carbamatos y organofosforados es la reversibilidad del efecto cuando el toxicante es removido del nematodo, usualmente dializándolos con agua (Nelmes, et al. 1973; Bunt, 1975; Steel, 1977; Marbán-Mendoza y Viglierchio, 1980a,b; McGarvey, et al. 1984). A continuación se resumirán algunos de los resultados obtenidos con distintos aspectos del comportamiento.

Eclosión: La eclosión de los huevecillos de Meloidogyne arenaria fue inhibida por la acción de los carbamatos oxamyl y aldicarb y el fosforado fenamifos (Bergé y Cuany, 1972). Aldicarb suprimió totalmente la eclosión de los huevos en los quistes de Globodera rostochiensis, Heterodera schachtii y Punctodera chalcensis (Osborne, 1973; Hough y Thomason, 1975; Steel, 1977; Marbán-Mendoza y Marroquín Andrade, 1981).

Movimiento: Experimentos de laboratorio mostraron que aldicarb a las concentraciones de 1-5 ppm inhiben el movimiento de los nemátodos; G. rostochiensis, M. incognita, H. schachtii, Aphelenchoides avenae y Panagrellus redivivus (Nelmes, 1970; Nelmes *et al.* 1973; Hough y Thomason, 1975; Batterby, *et al.* 1976). La dispersión en discos de arena de Pratylenchus vulnus fue inhibida por carbofuran (2,2 ppm) y fenamifos (0,3 ppm), después de 12 hr de incubación (Marbán-Mendoza y Viglierchio, 1980a). La emigración de los juveniles de G. rostochiensis (0,6 ppm) y M. incognita (5,0 ppm) fue inhibida por el carbamato oxamyl (Evans y Wright, 1982). Mc Garvey, *et al.* 1984, reportaron el movimiento de los J2 de M. incognita fue totalmente suprimido a la concentración de 4 ppm.

Alimentación: El proceso alimenticio de Aphelenchus avenae fue perturbado cuando fue incubado en soluciones del producto thionazin (Kondrollochis, 1972). Myers, 1972, reportó la inhibición del fenómeno alimenticio en Aphelenchoides rutgersi tratados con aldicarb, fenamifos en cultivos axénicos. La transmisión de virus por Xiphinema diversicaudatum y Longidorus elongatus, así como su capacidad para inducir agallas, fueron inhibidas con concentraciones subletales de oxamyl (0,1 - 1,0 ppm), según lo reportó Forer, *et al.* 1975.

Penetración: Un número considerable de trabajos se han publicado sobre el efecto de selectos compuestos carbamatos y organofosforados sobre la capacidad de invasión o penetración a tejidos vegetales por parte de diversas especies de nemátodos: Reddy y Seshadri, 1971 (Meloidogyne spp.), thionazin y aldicarb; Di Sanzo, 1973 (Pratylenchus penetrans y Tylenchorhynchus claytoni furadan; Bunt, 1975 (D. dipsaci y M. incognita) oxamyl; Hough y Thomason, 1975 (H. schachtii y M. incognita aldicarb; Marbán-Mendoza y Viglierchio, 1980c (P. vulnus) carbofurán y fenamifos.

Atracción: Es una de las respuestas del comportamiento de los nemátodos de mayor interés para entender el modo de acción de los carbamatos y organofosforados. Desafortunadamente se requiere de técnicas muy sensibles para poder medir los efectos de estos productos a dosificaciones bajas y por ello no se han hecho suficientes investigaciones. Entre lo reportado se destaca: bloqueo de la orientación (P. penetrans y I. claytoni) con 10 ppm de carbofuran (Di Sanzo, 1973). Inhibición de la atracción sexual de los machos (H. schachtii) con 0,01 de aldicarb (Hough y Thomason, 1975). Inhibición de la atracción (P. vulnus) a

raíces de frijol con 0,22 y 0,15 ppm de carbofuran y fenamifos, respectivamente (Marbán-Mendoza y Viglierchio, 1980b). Reducción de la atracción sexual de los machos (G. rostochiensis) con 1,0 ppm de oxamyl (Evans, 1973).

Reproducción y Desarrollo: Un número considerable de esfuerzos se ha dedicado para el estudio de estos dos aspectos. Reddy y Seshadri (1971), encontraron que el thionazin reducía la capacidad de reproducción de M. incognita. Efectos parecidos fueron reportados por Myers (1972) en A. rutgersi tratado con aldicarb, fenamifos y fensulfotion a las dosis de 0,2 - 5 ppm. La reproducción y desarrollo de G. rostochiensis fue suprimida por el producto thioxamil. Resultados diversos con otros productos en diferentes nemátodos han sido reportados (Bunt, 1975; Marbán-Mendoza y Viglierchio, 1980c; Evans y Wright, 1981; Hara y Kaya, 1982).

Como se dijo antes, una característica importante de la acción de los carbamatos y organofosforados es la reversibilidad, ésto es, que los nemátodos expuestos directamente a la acción de estos compuestos, aún bajo considerables dosis/tiempos de exposición, pueden recuperarse totalmente, una vez liberados de su acción mediante lavados sucesivos con agua, D. dipsasi incubado 24 hr con oxamyl (10.000 ppm) y fenamifos (10 ppm) y P. vulnus incubado 7 días con carbofuran (277 ppm) y fenamifos (3,3 ppm) se recuperaron totalmente después de lavarse; Bunt (1975) y Marbán-Mendoza y Viglierchio, 1980b,c, respectivamente.

La variación observada en la efectividad de los distintos productos organofosforados y carbamatos con las diferentes especies de nemátodos, podría explicarse en parte, en función a las diferencias de las tasas de incorporación, metabolismo y eliminación de cada plaguicida. Un producto que se acumula en el interior del cuerpo del animal no necesariamente significa que tiene mayor potencia. El aldicarb se acumula en ciertos nemátodos en menor proporción que otros productos como el phorate y sin embargo es definitivamente mejor nematocida que éste (Batterby et al. 1977).

No obstante que el matar nemátodos con los nematicidas no fumigantes es fácil de lograr a dosificaciones altas, la comparación relativa de sus actividades en concentraciones subletales es mucho más difícil. Por razones económicas y para la protección del medio ecológico, el entender la influencia de los

no fumigantes sobre la actividad biológica de los nemátodos con concentraciones subletales, es de mayor interés. De esta manera, para propósitos de control, la muerte de los nemátodos podría no ser necesaria; mejor sería la perturbación del comportamiento, v.gr. atracción, infección, etc. Para ilustrar mejor este razonamiento, en el Cuadro 2 se registran los valores de tres índices toxicológicos de diferentes compuestos anticolinesterasa con propiedad insecticida -nematicida. Los valores del índice IM indican la concentración del inhibidor que se requiere para producir el 50% de inhibición de la actividad colinesterásica. Observando dichos valores se muestra que tanto el aldicarb como el carbofuran tienen casi la misma actividad colinesterásica; mientras que el fenamifos parece ser mil veces más efectivo.

En la medida en que estas evaluaciones se realicen utilizando diferentes sustratos, es muy difícil saber hasta que grado lo obtenido con el fenamifos se debe a sus propiedades especiales, o a la gran sensibilidad de la colinesterasa del suero de caballo. Estas observaciones coinciden con las estipuladas por Vettorazzi (1976) y Casarett y Doull (1975), quienes sugirieron que la supresión de colinesterasas como un indicador inequívoco de la toxicidad, era poco confiable en virtud de las frecuentes inconsistencias en las correlaciones entre los niveles de la colinesterasa y la toxicidad.

Por otro lado, se utiliza la toxicidad oral en ratas como un índice de toxicidad relativa de estos nematicidas, los valores DL50 indican que el aldicarb es tres o cuatro veces más activo que el fenamifos, el cual a su vez es también 3 ó 4 veces más activo que el carbofuran. Aunque la DL50 es un índice definitivo para la dosis oral en ratas, las extrapolaciones de toxicidad relativa para otros organismos y otras formas de dosificación, es muy cuestionable. Téngase en mente que la muerte es una consecuencia acumulativa de la perturbación de un gran número de reacciones fisiológicas, no necesariamente las mismas entre los distintos organismos.

Quizá un índice toxicológico más sensible y directamente aplicable para ciertos nemátodos podría basarse en la inhibición específica de ciertas respuestas de su comportamiento. En este tipo de indexación, la dosis efectiva para H. schachtii en la cual se logra la inhibición de la orientación sexual de los machos es de 5.25×10^{-8} de aldicarb (Hough y Thomason, 1975). Con P. vulnus se

logró bloquear la orientación hacia las raíces del hospedante con 1.0×10^{-7} de fenamifos y 1.0×10^{-6} de carbofuran (Marbán-Mendoza y Viglierchio, 1980c). Estas observaciones apoyan lo sugerido por Casarett y Doull (1975) quienes sostienen que el criterio ideal sería aquel más estrechamente vinculado con los eventos moleculares que resultan de la exposición a los toxicantes. Sin embargo, es evidente que cualquier respuesta del comportamiento que se aproximara al nivel molecular de actividad, aún tratándose del mismo nemátodo, podría ser inaplicable para la indexación de varios nematicidas.

Hasta ahora parece ser que un solo sistema de indexación podría no ser práctico para medir la toxicidad en los nemátodos y cada sistema nemátodo-nematicida debe de tratarse individualmente hasta que se generen suficientes conocimientos que permitan generalizar.

¿COMO ACTUAN EN EL CAMPO?

Los nemátodos son organismos semiacuáticos en el medio edáfico y por lo tanto, la exposición a nematicidas o cualquier otra sustancia, se lleva a cabo esencialmente a través de las soluciones del suelo. El movimiento y dispersión de los nematicidas no fumigantes en el suelo es pobremente entendido; su distribución es difícil y de aquí las prácticas comunes de campo para incorporarlos mecánicamente. Generalmente se considera que el movimiento de los nematicidas en el suelo ocurre esencialmente por transferencia de masas y en menor grado por difusión. La dispersión en el suelo está gobernada, en gran medida, por tres factores principales: las propiedades físicas del nematicida, las propiedades físicas del tipo de suelo y la cantidad de agua externa, ya sea en forma de lluvia o de riego. Por otro lado la extrapolación de su eficacia con base en los niveles de concentraciones reportadas, se enmascaran por el factor humano en donde se involucran las dimensiones reales de la aplicación. Las dosis pueden darse en términos de área sin considerar la profundidad, o por litros de suelo por hectárea sin una profundidad específica; las concentraciones en ppm especificadas o sin especificar, relacionadas con el volumen o el peso de las soluciones del suelo, etc. Reconociendo estos factores modificadores, y presumiendo que el compuesto activo de un nematicida aplicado a las dosis recomendadas por el fabricante en la etiqueta, está homogéneamente distribuido en la fase acuosa

de los primeros 20 cm de suelo, es posible calcular teóricamente las concentraciones máximas en solución de nematicidas con el carbofuran y fenamifos en distintas clases de suelo a la capacidad de campo.

Con el propósito de hacer comparaciones, se incluyen también en el cuadro 3, los umbrales de las respuestas del comportamiento de P. vulnus a estos dos nematicidas, en función a los incrementos de concentraciones. De acuerdo con estos datos, es muy poco probable que ocurran concentraciones letales con el producto carbofuran, aspecto que marginalmente podría ocurrir con el fenamifos en los suelos ligeros.

El control efectivo de los no fumigantes, en el campo, parece estar en función de la concentración vs. tiempo de exposición. Esto a su vez, está influido por la materia orgánica del suelo, el pH, la textura, el movimiento y la temperatura del suelo, la lluvia y la naturaleza del hospedante, etc. El resultado es un amplio rango de concentraciones posibles, en cambios continuos y en concordancia también con cambios incesantes en el período de exposición.

En esta situación dinámica, la actividad del nemátodo también se encuentra en un flujo dinámico como consecuencia de las diferentes respuestas de comportamiento v.gr, movimiento, dispersión, atracción, penetración y desarrollo. En vista de estas complejidades, es evidente que quedan todavía por ser resueltos muchos de los parámetros involucrados en el uso de los nematicidas no-fumigantes en las aplicaciones del suelo.

COMPUESTOS DIVERSOS

Existen compuestos químicos no fumigantes con excelentes propiedades anti-helmínticas y/o fungicidas y que son de interés por poseer también actividades antinematodo. Destacan por su importancia: los bencimidazoles, el diflubenzuron (DFB) y el pentacloronitrobenceno (PCNB).

Bencimidazoles: Incluyen fungicidas y vermífugos comerciales. Dos compuestos muy conocidos son el benomyl y el tiobendazol, los cuales poseen actividad nematicida. El benomyl es efectivo para controlar algunas especies de

Heterodera y Globodera (Cooke y York, 1972). Su principal desventaja es la residualidad prolongada en los suelos, deletérea para la fauna benéfica como en la lombriz de tierra. Algunos metabolitos secundarios del benomyl inhiben el desarrollo de los nemátodos (Nelmes et al., 1973).

Diflubenzuron y Pentacloronitrobenceno: Estos compuestos químicamente diferentes entre sí, tienen no obstante el mismo sitio de acción: inhiben la síntesis de la quitina, substancia esencial para la existencia de los organismos que la presentan como insectos y hongos. En los nemátodos esta substancia se encuentra solamente en los huevos, precisamente el estadio de mayor resistencia a la acción de agentes químicos. El DFB (Dimilin) ha mostrado resultados promisorios para el control de M. incognita. El PCNB es un producto muy eficaz como fumigante para suelos y también ha mostrado cierta eficacia para controlar algunos nemátodos fitoparásitos. Es muy probable que otras especies de nemátodos sean afectadas, particularmente durante su desarrollo embrionario ya que el producto es un gran bloqueador de la síntesis de la quitina (Cobett, 1974). Sin embargo, es necesario investigar más al respecto para comprender mejor a estos productos.

NUEVAS FRONTERAS EN EL CONTROL QUIMICO

Antes de abordar el tema, es pertinente recordar que el control de nemátodos, como el control de cualquier otra plaga o enfermedad requiere de esfuerzos globales y multidisciplinarios donde se combinen los distintos métodos para controlarlos, tales como los esfuerzos culturales, biológicos, químicos, legales, etc.

Se debe tener presente la necesidad urgente de contar con productos químicos nuevos; así como de métodos para satisfacer la demanda de una agricultura urgida de aumentar sus rendimientos por unidad de superficie, ante la gran presión de una creciente población mundial que debe de alimentarse. He aquí algunos nuevos derroteros:

A. Nuevas Formulaciones

- 1. Productos Sistémicos:** La mayoría de los productos no fumigantes pueden trasladarse de la raíz de la planta al follaje (movimiento apoplástico) y muy pocos se transportan del follaje a la raíz (movimiento simplástico) y/o en ambas direcciones (ambimóviles). En las prácticas agrícolas modernas, la aplicación foliar de plaguicidas juega un papel crítico en el control económico de plagas o enfermedades. Se requiere del estudio necesario para entender los factores que gobiernan la penetración de sustancias a través de la cutícula de la hoja y su posterior traslado al resto de la planta (Bayer, 1983). Ciertas sustancias coadyuvantes de excelentes propiedades surfactantes se están ensayando en las formulaciones de nematicidas para mejorar la capacidad sistémica de los mismos.
- 2. Liberación Controlada del Ingrediente Activo:** Las formulaciones de los productos modernos normalmente liberan el ingrediente activo en un período relativamente muy corto, por lo cual en muchas ocasiones es solamente al inicio cuando se alcanzan las dosis necesarias para controlar efectivamente a los nemátodos.

Con el propósito de incorporar únicamente lo necesario del producto y obtener una protección más duradera, se están ensayando formulaciones con distintas bases y encapsulados (Wright, 1981); así como la aplicación de los productos a través de los sistemas de riego controlado, por goteo o por aspersión (Johnson, 1985).

B. Compuestos con Distinto Sitio de Actividad

Previamente se han discutido los sitios de actividad fisiológica que poseen los diferentes grupos de nematicidas. Por lo que se conoce, los sitios primarios de acción son limitados v.gr, colinesterasas para el caso de carbamatos y organofosforados. Hasta los inicios de los años setenta, la búsqueda de nuevos compuestos se fundamentaba en la obtención de productos cada vez más tóxicos. Las cosas han cambiado en estos tiempos la conciencia ecologista, y ahora las estrategias se orientan hacia la obtención de compuestos con otras cualidades, además de ser efectivos y económicos, biodegradables, benignos para

el medio, poca o nula neurotoxicidad y una tasa elevada de selectividad para vertebrados y mamíferos.

Aunado a ello, los productos deberán ser no fitotóxicos, preferentemente sistémicos y de acción irreversible. En la actualidad se dedican esfuerzos de investigación en la búsqueda de compuestos con acción fisiológica hacia los siguientes sitios: 1. Sistema nervioso y neurohormonal. 2. Metabolismo. 3. Procesos de síntesis y 4. Proceso de transporte.

1. Sistema Nervioso y Neurohormonal: Los nemátodos tienen otros neurotransmisores además de la acetilcolina; sustancias del tipo de las epinefrinas, noradrenalinas, dopaminas y del ácido gamma aminobutírico (AGAB), se han reportado en algunos nemátodos (Croll, 1975) usualmente asociadas con los músculos especializados de los órganos internos. Una de las sustancias más promisorias como nematicidas son las avermectinas, compuestos del tipo de las lectonas macrocíclicas y aisladas del hongo Streptomyces avermilitis (Egerton et al., 1979).

El modo de acción de estos compuestos es antagonizar con el neurotransmisor AGAB, encargado de gobernar la actividad de los músculos especializados como los responsables de mover el estilete y las contracciones del esófago. Quizás por ello, estos compuestos manifiestan una actividad nematicida mucho mayor que la obtenida con los carbamatos u organofosforados, pues en éstos como ya se ha dicho, la inhibición que inducen a las colinesterasas de la pared del cuerpo, no son mortales a las concentraciones que uno esperaría encontrar después de efectuarse aplicaciones comerciales. Las avermectinas han sido reportadas por varios investigadores como excelentes controladoras de fitonemátodos bajo diversas condiciones experimentales (Nordmeyer y Dickson, 1981; Sasser, et al. 1982 y Garabedian y Van Gundy, 1983).

Otro grupo de sustancias promisorias lo constituyen las lectinas y enzimas del tipo de las monosidasas.

En el último lustro se ha logrado avanzar en el dominio de los mecanismos de reconocimiento que tienen los nemátodos en donde posiblemente, ciertos

residuos de glucosa y manosa sobre la cutícula de los mismos actúen como receptores (Spiegel, et al., 1983).

Las lectinas son sustancias químicas que reaccionan específicamente con los residuos antes mencionados. Se presume que los agentes quimiotácticos v.gr. exudados radicales, secreciones de las conidias de hongos nematófagos endoparásitos como Drechmeria coniospora, poseen ciertas lectinas y de aquí el reconocimiento específico del nemátodo hacia la raíz de su hospedante o su enemigo natural. Algunos esfuerzos se están llevando a cabo para bloquear este mecanismo con algunos nemátodos de importancia económica (Jeyaprakash et al., 1985).

2. **Metabolismo:** Algunos nemátodos poseen el ciclo completo del glioxilato, una variante del ciclo del ácido tricarbóxico y ausente en la mayoría de metazoarios estudiados. Entendiendo el papel y funcionamiento de estas diferencias químicas, se podrían desarrollar sustancias que interfieran deletéreamente en tales sitios.
3. **Procesos de Síntesis:** Además de poderse interferir con la síntesis de la quitina, otras posibles interferencias podrían lograrse en la síntesis de colágena, ácidos nucleicos y proteínas. La perturbación del fenómeno de la muda y la ecdisis mediante la utilización de sustancias que interfieran con las hormonas involucradas, es también un aspecto que está en vías de investigación y desarrollo (Wright, 1981).
4. **Proceso de Transporte:** Ya que la mayoría de los nemátodos en el suelo viven en un medio hipotónico, se busca interferir con los mecanismos de transporte y equilibrio iónico, así como en las funciones de membrana que gobiernan a estos delicados mecanismos.

Cuadro 1. Nematicidas Disponibles en el Mercado Internacional

Nombre común	Marca registrada y Fabricante	Nombre Químico	Formulación y Clasificación
1º Aldicarb	Temik (Unión Carbida Corp.)	2-Metil-2- (metilitio) propiohal- deído O-(metilcarbamoil)oxima	Nematicida / insecticida granulado
2º Aldoxycarb	Standak (Unión Carbida Corp)		Nematicida / insecticida. Polvo humec. table al 75%
3º Carbofuran	Furadan (FMC Corp.)	2,3-dehidro 2-2 dimetil-7-ben- zofuramil metilcarbomato.	Nematicida / insecticida Granulado
4º Cloropirrina	Great (Lakes Chem. Corp.)	Tricloronitrometano	Nematicida / insecticida fumigante liquido
5º MIT	Vorlex (NOR-AM agr prod.)	Mezcla de Isocianato de Metilo e hidrocarburos clorinados	Biocida, Liquido, Granulado
6º 1,3-D	Telon (Dow Chem. Corp.)	1,3-dicloropropeno e hidrocar- buros afines	Biocida, fumigante liquido
7º Metam Sodio	Vapom, Sometam (BASF, Rhone-Pou- lenc)	N-Metilditiocarbomato de sodio	Biocida, fumigante liquido
8º Ethoprop	Mecap (Mobil Chem. Corp.)	O-etil S,S dipropil fosforoditiato	Nematicida / insecticida, granulado o liquido emulsificable
9º Phenamifos	Nemacur (Maboy Chem. Corp.)	Etil 4-(Metilitio)-m-tolil isopropil- fosforamidato	Nematicida, granulado o liquido emulsificable
10º Phensulthion	Dasanil (Maboy Chem. Corp.)	O,O-dietil O-(p-metilsulfenil) fenil fosforotioato	Nematicida, granulado
11º MBr	Dow fume MC-2 (Dow Chem. Co.) Brom-O-Gas (Great Lakes Chemical)	Bromuro de metilo	Biocida, fumigante liquido
12º Osamyl	(Vydat) E I du Pont de Nemours and Co)	Metil-N', N'- dimetil-N-(metilcarba- moil)Oxil-1-thioamidato	Insecticida / Nematicida, granulado o liquido soluble en agua

Cuadro 2. Indices toxicológicos de selectos nematicidas/insecticidas no fumigantes.

	MI 50	LD ₅₀ oral (mg/Kg) ^a	Respuesta comportamental mas sensible
Aldicarb	<i>P. redivivus</i> ^a 6.5 X 10 ⁻⁶ M <i>A. ritsemabasi</i> ^b 8 X 10 ⁻⁶ M plasma humano ^c 2 X 10 ⁻⁶ M	Rata 0.9	Desorientación sexual de los machos de <i>H. schachtii</i> ^f 5.25 X 10 ⁻⁸ M
Fenamifos	Suero de caballo ^a 1.8 X 10 ⁻⁶ M	Rata (♂) 2.0 Rata (♀) 3.0	Inhibición de la atracción de <i>P. vulnus</i> a raíces de hospedantes ^g 1.0 X 10 ⁻⁷ M Inhibición de la infección de <i>P. vulnus</i> a raíces de hospedantes ^g 1.0 X 10 ⁻⁶ M
Carbofuran	<i>A. ritsemabasi</i> ^b 6 X 10 ⁻⁶ M Mosca domestica ^d 2.5 X 10 ⁻⁷ M Plasma humano ^e 4 X 10 ⁻⁶ M	Rata B-14	Inhibición de la atracción de <i>T. claytoni</i> y <i>P. penetrans</i> a raíces de hospedantes ^h 10-25 ppm

a - Spurr, 1966

b - Voss and Speich, 1976

c - Waggoner and Khasawinah, 1974

d - Metcalf, 1971

e - Información de los fabricantes

f - Hough and Thomason, 1975

g - Morbán-Mendoza and Viglierchio, 1980

h - Di Sanzo, 1973

Cuadro 3. Concentraciones hipotéticas de nematicidas en el total de agua contenida en los 20 cm superficiales de selectos suelos del Edo. de California (USA), en relación a las respuestas comportamentales de *P. vulnus* a concentraciones de carbofuran y fenamifos

Tipos de suelo (suelos Californianos)	Capacidad de campo en base a pesos secos (horno) ¹ H ₂ O/100g suelo	Estimación de las conc. de nematicidas (mg/ml) ²				Respuestas comportamentales con incrementos de concentraciones ³					
		Carbofuran (kg/ha)		Fenamifos (kg/ha)		CARBOFURAN			FENAMIFOS		
		3	5	5	10	µg/ml	mM		µg/ml	mM	
Tuma (arenosa)	4.8	31	52	52	104	0.22	0.001	Atracción a la raíz: inhibición parcial	0.15	0.0001	Atracción a la raíz: inhibición total
Delano (limo-arenoso)	9.1	16	27	27	55	↓	↓		↓	↓	
Fresno (limo-arenoso)	11.1	14	23	23	45	2.22	0.01	Total inhibición de la dispersión, reproducción y desarrollo	0.50	0.001	Inhibición parcial de la dispersión, supervivencia de la infección e inhibición total del desarrollo y reproducción
Salinas (limo-arenoso fino)	28.2	5	8	8	16	↓	↓		↓	↓	
Wooster (limoso)	23.4	7	11	11	22	7.6	0.03	Infectividad: total inhibición	0.90	0.003	Infectividad: total inhibición
Aiken (limoso arcilloso)	31.1	5	8	8	16	↓	↓		↓	↓	
Gila (arcilloso)	30.4	5	8	8	17	277	1.25	20% reducción long. cuerpo. Recuperación 48 hs después de haberse tratado	3.03	0.01	Recuperación total después de tratados
						↓	↓		↓	↓	
						1384	6.25	Cero recuperación 90 días después de haberse tratados (7 días incubados en las soluciones)	9.09	0.03	20% reducción long. cuerpo
									15.1	0.5	Cero recuperación 90 días después de haberse tratados (7 días incubados en las soluciones)

¹ Después de Russell E.J. 1952. Soil conditions and plant growth. Longmans, Green and Co., London, N York, Toronto, 635 pp

² Dosis promedio de 3 cultivos aplicados al boteo y estimados para aplicarse al surco, según la etiqueta, en el total de agua de los primeros 20 cm.

³ Según Marbán-Mendoza y Viglierchio, 1980.

Literatura Citada

1. Aldridge, W. N. 1971. The nature of the reaction of organophosphorus compounds and carbamates with esterases. Bull. Wild. Hlth. Org. 44:25-30.
2. Batterby, S., G. N. Le Patourel, and D. J. Wright. 1976. Accumulation and metabolism of aldicarb by the free-living nematode Aphelenchus avenae and Panagrellus redivivus. Ann. Appl. Biol. 86:69-76.
3. Bayer, D. E. 1983. Characteristics of herbicide distribution as patterns for nematocidal behavior. J. Nematol. 15:602-607.
4. Bergé, J. B., and A. Cuany. 1972. Action de quelques produits nématicides sur les oeufs de Meloidogyne arenaria. Meded. Rijksfak. Landbwet., Gent 37:808-15.
5. Bunt, J. A. 1975. Effect and mode of action of some systemic nématicides. Meded. Landbouwhoges. Wageningen 75-10:1-27.
6. Casarett, L. J., and J. Doull. 1975. Toxicology, the basic science of poisons. Mc Millan Pub. N. Y. 768 pp.
7. Castro, C. E., and I. J. Thomason. 1971. Mode of action of nematocides. pp. 289-296 In: Plant Parasitic Nematodes. Vol. 2. Eds. Zuckerman, M. B., W. F. Mai, and A. R. Rohde. Academic Press, N. Y. 347 pp.
8. Corbett, J. R. 1974. The biochemical mode of action of pesticides. Acad. Press. London and New York. 330 pp.
9. Cooke, R., and P. A. York. 1972. The effects of benomyl on Heterodera avenae on barley. Pl. Dis. Reprtr. 56:261-264.
10. Croll, N. A. 1975. Behavioral analysis of nematode movement. pp 71-122. In: Advances in Parasitology Vol. 13. Ed. Dawes, B. Acad. Press. London and New York.
11. Del Castillo, J., and T. Morales. 1969. Electrophysiological experiments in Ascaris lumbricoides. pp. 209-273. In: Experiments in physiology and biochemistry. Vol. 2. Ed. Kerkut, G. A.
12. Di Sanzo, C. P. 1975. Nematodes response to carbofuran. J. Nematol. 5:22-27.
13. Egerton, J. R., D. A. Ostlind, L. S. Blair, C. H. Early, D. Suhayada, S. Cifelli, R. F. Rick, and W. C. Campbell. 1979. Avermectins, new family of potent anthelmintic agents: efficacy of the B1a Component. Antimicrob. Agents Chemother. 15:372-378.
14. Evans, A. A. F., and I. J. Thomason. 1971. Ethylene dibromide toxicity to adults, larvae, and moulting stages of Aphelenchus avenae. Nematologica 17:243-254.
15. Evans, A. A. F. 1973. Mode of action of nématicides. Ann. Appl. Biol. 75:469-473.

16. Evans, S. G., and D. J. Wright. 1982. Effects of nematicide oxamyl on life cycle stages of Globodera rostochiensis. Ann. Appl. Biol. 100:511-519.
17. Forer, L. B., D. L. Trudgill, and T. J. W. Alphey. 1975. Some effects of oxamyl on the virus-vector nematodes Longidorus elongatus and Xiphinema diversicaudatum. Ann. Appl. Biol. 81:207-214.
18. Garabedian, S., and S. D. Van Gundy. 1983. Use of avermectins for the control of Meloidogyne incognita on tomatoes. J. Nematol. 15:503-510.
19. Goh, S. L., and G. K. Davey. 1976. Acetylcholinesterase and synapses in the nervous system of Phocanema decipiens (Nematoda): a histochemical and ultrastructural study. Can. J. Zool. 54:752-771.
20. Hara, A. H., and H. K. Kaya. 1982. Effects of selected insecticides and nematicides on the in vitro development of the Entomogenous Nematodes Neoplectana carpocapsae. J. Nematol. 14:486-491.
21. Hough, A., and I. J. Thomason. 1975. Effects of aldicarb on the behavior of Heterodera schachtii and Meloidogyne javanica. J. Nematol. 7:221-229.
22. Jeyaprakash, A., H. B. Jansson, N. Marbán-Mendoza, and B. M. Zuckerman. 1985. Experimental Parasitology 59:90-97.
23. Johnson, W. A. 1985. The role of nematicides in nematode management. pp. 249-267. In: An advanced treatise on Meloidogyne. Vol. I. Biology and Control. Eds. Sasser, N. J., and C. C. Carter. Coop. Publ. Dept. Plant Pathol. North Carolina State Univ. and U. S. Agency Int. Dev. Raleigh, N. C.
24. Kaufmann, D. D. 1967. Degradation of carbamate herbicides in soil. J. Agric. Food Chem. 15:577-582.
25. Kondrollochis, M. 1972. The disruption of feeding and reproduction in nematodes by organophosphate compounds. (Abstr.). Proc. 11th Int. Symp. Eur. Nematologists. Reading, Eng. 38-39.
26. Le Patourel, G. N. J., and D. J. Wright. 1976. Some factors affecting the susceptibility of two nematode species to phorate. Pestic. Biochem. Physiol. 6:296-305.
27. Main, A. R. 1980. Cholinesterase inhibitors. pp. 192-223. In: Introduction to biochemical toxicology. Ed. Hodgson E., and F. E. Guthrie. Elsevier, N. Y.
28. Marbán-Mendoza, N., and D. R. Viglierchio. 1980a. Behavioral effects of carbofuran and phenamiphos on Pratylenchus vulnus. I. Motility and dispersion. J. Nematol. 112:102-114.

29. Marbán-Mendoza. N., and D. R. Viglierchio. 1980b. Behavioral effects of carbofuran and phenamiphos on Pratylenchus vulnus. II. Attraction to bean roots. J. Nematol. 12:114-118.
30. Marbán-Mendoza. N., and D. R. Viglierchio. 1980c. Behavioral effects of carbofuran and phenamiphos on Pratylenchus vulnus. III. Penetration and Development. J. Nematol. 12:118-129.
31. Marbán-Mendoza. N., y L. Marroquin-A. 1981. Efectos de soluciones de nematicidas en la eclosión de Punctodera chalconensis y Globodera rostochiensis. pp. 241. En Avances en la Enseñanza y la Investigación en el Colegio de Postgraduados Chapingo. Mexico.
32. McGarvey. B. D., J. W. Potter, and M. Chiba. 1984. Nematostatic activity of oxamyl and N,N-Dimethyl - 1 - Cyanofornamide (DMCF) on Meloidogyne incognita Juveniles. J. Nematol. Vol. 16:328-331.
33. Metcalf. R. 1971. Structure activity relationship for insecticidal carbamates. Bull. Wld. Hlth. Org. 44:43-78.
34. Myers. R. F. 1972. Assay of nematicidal and nematostatic chemicals using axenic cultures of Aphelenchoides rutgersi. Nematologica 18:447-57.
35. Nemes. A. J. 1970. Behavioral responses of Heterodera rostochiensis larvae to aldicarb and its sulfoxide and sulphone. J. of Nematol. 2:223-227.
36. Nemes. A. J., D. L. Trudell, and D. C. M. Corbett. 1973. Chemotherapy in the study of plant parasitic nematodes. pp. 95-112. In: Chemotherapeutic agents in the study of parasites. Vol. II. Eds. Taylor, A. E. R., and R. Muller. Blackwell Scientific publications.
37. Nordmeyer. D., and D. W. Dickson. 1981. Effect of oximecarbarnates, organophosphates, and one avermectin on the oxygen uptake of three Meloidogyne species. J. Nematol. 13:452.
38. O'Brien. R. D. 1967. Insecticides. action and metabolism. Acad. Press. New York. 332 pp.
39. Osborne. P. 1973. The effect of aldicarb on the hatching of Heterodera rostochiensis larvae. Nematologica 19:7-14.
40. Reddy. D. D. R., and A. R. Seshadri. 1971. Studies on some systemic nematicides. I. Evaluation for systemic and contact action against the root-knot nematode. Meloidogyne incognita. Indian. J. Nematology 1:199-208.
41. Reiner. E. 1971. Spontaneous reactivation of phosphorylated and carbamylated cholinesterases. Bull. Wld. Hlth. Org. 44:109-112.

42. Rohde, R. A. 1960. Acetylcholinesterase in plant-parasitic nematodes and an anticholinesterase from asparagus. Proc. Helminthol. Soc. Wash. 27:121-123.
43. Sasser, J. N., T. L. Kirkpatrick, and R. A. Dybas. 1982. Efficacy of avermectins for root-knot control in tobacco. Plant Dis. 66:961-965.
44. Spiegel, Y., W. M. Robertson, S. Himmelhoch, and B. M. Zuckerman. 1983. Electron microscope characterization of carbohydrate residues on the body wall of Xiphinema index. J. Nematol. 15:528-534.
45. Spurr, J. L., W. F. Mai, and G. S. Abawi. 1978. Effects of oxamyl on the reproduction of Meloidogyne hapla and Heterodera schachtii. J. Nematol. 10:378-379.
46. Spurr, J. W. Jr. 1985. Mode of action of nematicides. pp 269-276. In: An advanced treatise on Meloidogyne. Vol. I. Biology and control. Eds. Sasser N. J., and C. C. Carter. Coop. Publ. Dept. Plant Pathol. North Carolina State Univ. and U. S. Agency Int. Dev. Raleigh, N. C.
47. Steel, A. E. 1977. Effects of selected carbamate and organophosphate nematicides on hatching and emergence of Heterodera schachtii. J. Nematol. 9:149-154.
48. VanGundy, S. D., and M. V. McKenry. 1977. Action of nematicides. pp. 263-283. In: Plant disease: an advanced treatise. Vol. I. Eds. Horsfall G. J., and E. B. Cowling. Academic Press. New York. 465 pp.
49. Vettorazzi, G. 1976. State of the art of the toxicological evaluation carried out by the joint FAO/WHO meeting of pesticide residues. II. Carbamate and organophosphorus pesticides used in agriculture and public health. Residue Rev. 63:1-44.
50. Voss, G., and J. Speich. 1976. Some properties of cholinesterase of the plant nematode Aphelenchoides ritzemabosi. Experientia. 32:1498-1499.
51. Wade, R. S., and C. E. Castro. 1973. The oxidation of heme proteins by alkyl halides. J. Am. Chem. Soc. 95:226-231.
52. Waggoner, B. T., and A. M. Khasawinah. 1974. New aspects of organophosphorus. VII. Metabolism, biochemical, and biological aspects of NemaCur and related compounds. Residue Rev. 53:79-97.
53. Wright, D. J., and A. F. Awan. 1976. Acetylcholinesterase activity in the region of the nematode nerve ring: Improved histochemical specificity using ultrasonic pretreatment. Nematologica 22:326-331.
54. Wright, D. J. 1981. Nematicides: mode of action and new approaches to chemical control. pp. 421-449. In: Plant Parasitic Nematodes Vol. 3. Eds. Zuckerman, M. B., and R. A. Rohde. Academic Press, New York. 508 pp.
55. Zuckerman, M. B., and I. Kahane 1983. Caenorhabditis elegans: stage specific differences in cuticle surface carbohydrates. J. Nematol. 15:535-538.