

# Nemátodes entomopatogénicos: agentes de proteção biológica

## Entomopathogenic nematodes: biological control agents

Elsa Borges da Silva<sup>1,\*</sup>, Francy Ceballos-Burgos<sup>2,3</sup>, Sandra Castro<sup>4</sup>, Luís Fonseca<sup>3</sup>, Ivânia Esteves<sup>3</sup> e Carla Maleita<sup>2,3</sup>

<sup>1</sup> University of Lisbon, Forest Research Centre (CEF), Associate Laboratory Terra, Instituto Superior de Agronomia, Department of Sciences and Sciences and Engineering of Biosystems, Tapada da Ajuda 1349-017 Lisboa, Portugal

<sup>2</sup> University of Coimbra, Centre for Functional Ecology - Science for People & the Planet (CFE), Associate Laboratory Terra, Department of Life Sciences, Calçada Martim de Freitas, 3000-456 Coimbra, Portugal

<sup>3</sup> University of Coimbra, Chemical Engineering and Renewable Resources for Sustainability (CERES), Department of Chemical Engineering, Rua Sílvio Lima, Pólo II - Pinhal de Marrocos, 3030-790 Coimbra, Portugal

<sup>4</sup> Alltech Crop Science, Portugal  
(\*E-mail: [elsasilva@isa.ulisboa.pt](mailto:elsasilva@isa.ulisboa.pt))  
<https://doi.org/10.19084/rca.37884>

Recebido/received: 2024.09.26

Aceite/accepted: 2025.01.08

### SUMÁRIO

Nesta revisão evidencia-se o elevado potencial de utilização de nemátodes entomopatogénicos (NEP) como agentes de proteção biológica na redução das populações de insetos fitófagos que causam estragos e/ou insetos vetores de doenças, em produção sustentável de alimentos, como alternativa ou complemento aos produtos fitofarmacêuticos. Descobertos em 1923, a sua comercialização como biopesticidas iniciou-se em 1976 e, desde essa altura, tem-se assistido ao aumento exponencial da investigação nesta área. Apresenta-se informação sobre os NEP quanto à sua biologia, ecologia, modo de ação, aplicação, vantagens e limitações à utilização, bem como exemplos. Dadas as suas características, que incluem uma grande variedade de hospedeiros associados, o uso de NEP representa uma opção sustentável e de longo prazo na redução das populações de insetos fitófagos, e a sua aplicação adequa-se a programas de produção integrada e de agricultura biológica.

**Palavras-chave:** bioinsecticida, limitação natural, *Heterorhabditis* spp., *Steinernema* spp.

### ABSTRACT

This review highlights the high potential for using entomopathogenic nematodes (EPN) as biological control agents in reducing populations of phytophagous insects that cause damage and/or act as insect vectors for diseases, in sustainable food production, serving as an alternative or complement to pesticide use. Discovered in 1923, their commercialization as biopesticides began in 1976 and, since then, there has been an exponential increase in research in this field. Information is presented on EPN regarding their biology, ecology, mode of action, application, advantages and limitations, along with examples. Given their characteristics, which include a wide variety of associated hosts, the use of EPN represents a sustainable long-term option for reducing populations of phytophagous insects. Their application is suitable for integrated production and organic farming programs.

**Keywords:** bioinsecticide, natural control, *Heterorhabditis* spp., *Steinernema* spp.

## O QUE SÃO

Os nemátodes entomopatogénicos (NEP) são nemátodes benéficos que causam doença e morte de insetos, sendo utilizados como agentes de proteção biológica em Portugal e no mundo (Figueiredo, 1997; Amaro, 2003; Dolinski, 2020; Koppenhöfer *et al.*, 2020; Poinar & Grewal, 2012). Estes organismos têm sido isolados de solos de diferentes ecossistemas, desde o ártico até os trópicos (Dolinski, 2020). A existência de uma grande variedade de espécies e de linhagens geográficas de NEP confere a estes organismos um potencial elevado como agentes de proteção biológica, contra o ataque de populações de insetos fitófagos.

Os NEP são animais que pertencem ao filo Nematoda, têm corpo filiforme e dimensão reduzida, em regra cerca de 1 mm (Wood, 1988; Dolinski, 2020). Os NEP mais estudados pertencem às famílias Steinernematidae (géneros *Steinernema* Travassos 1927 e *Neosteinerema* Nguyen & Smart 1994) e Heterorhabditidae (género *Heterorhabditis* Poinar 1976) (Stock & Hunt, 2005; Poinar & Grewal, 2012).

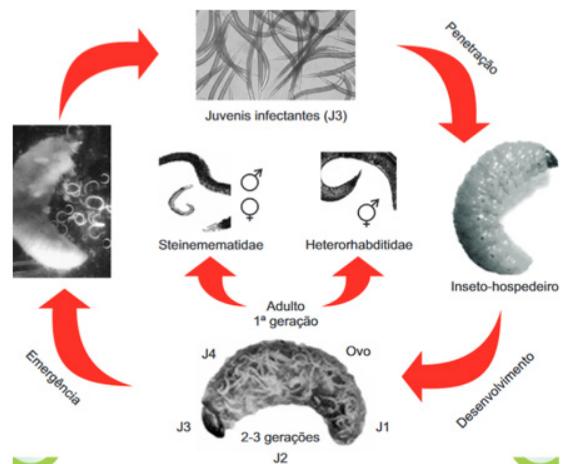
A primeira espécie de NEP descrita por Steiner (1923), *Aplectana kraussei* Steiner, atualmente designada por *Steinernema kraussei* (Steiner, 1923), foi isolada a partir de um cadáver do escaravelho-japonês *Popillia japonica* Newman, 1838 (Coleoptera, Scarabaeidae) (Poinar & Grewal, 2012; Dolinski, 2020). Atualmente, existem mais de 100 espécies descritas e validadas, sendo que mais de 70% das espécies conhecidas foram descritas nos últimos 20 anos (Dolinski, 2020).

A primeira espécie de NEP assinalada em Portugal foi *Steinernema carpocapsae* (Weiser, 1955), em 2000, nos grupos de ilhas orientais e centrais do Arquipélago dos Açores (Rosa *et al.*, 2000). Em 2006, foi iniciada a monitorização para estudar a presença e a distribuição de NEP em todo o território continental de Portugal; sobretudo em habitats considerados adequados para estes organismos. *Steinernema feltiae* (Filipjev, 1934) foi a primeira espécie de NEP a ser identificada em Portugal Continental, a partir de vários isolados recolhidos em diversos habitats do sul do país (Valadas *et al.*, 2007). Posteriormente, foram identificadas outras espécies pertencentes às famílias Steinernematidae e Heterorhabditidae, assim como a predominância

dessas espécies em Portugal Continental (e.g., Valadas *et al.* 2009, 2011, 2014).

## CICLO DE VIDA

O desenvolvimento de NEP (Figura 1) inclui três estádios: ovo-juvenil-adulto. O estádio juvenil é composto por quatro estádios: J1, J2, J3 e J4 (Dillman & Sternberg, 2012; Trejo-Meléndez *et al.*, 2024). O estádio utilizado nas formulações para proteção biológica, designado por juvenil infectante (JI), é o J3, mas ainda sem ter efetuado a *ecdysis* (ou muda), ou seja, ainda apresenta a cutícula de J2. O NEP penetra no hospedeiro ainda com a cutícula de J2 e só realiza a *ecdysis* no seu interior, para evitar o reconhecimento pelo hospedeiro (Figueiredo, 1997).



**Figura 1** - Ciclo de vida de nemátodes entomopatogénicos pertencentes aos géneros *Steinernema* e *Heterorhabditis* (Dolinski, 2020).

As fêmeas e os machos da primeira geração são formados a partir do J4, no caso das espécies que apresentam reprodução sexuada; as fêmeas da primeira geração colocam ovos que darão origem à segunda geração, ainda no interior do inseto-cadáver (Forst & Clarke, 2002; Dolinski, 2020). Os NEP podem ter duas ou três gerações no interior do inseto (1-2 semanas), dependendo da disponibilidade de alimento. Quando o alimento se esgota, o JI abandona o cadáver para procurar novo hospedeiro (pode durar dias ou meses) (Kaya, 1990; Dolinski, 2020; Trejo-Meléndez *et al.*, 2024).

Apesar da infecção ocorrer de forma similar nos gêneros *Steinernema* e *Heterorhabditis* (Figura 1), neste último há o aparecimento de adultos hermafroditas de primeira geração, em vez de adultos anfimíticos (machos e fêmeas). Os hermafroditas autofecundam-se e produzem ovos que darão origem a juvenis que se desenvolverão, transformando-se em adultos anfimíticos de segunda geração. Após o acasalamento, surgem novamente ovos e juvenis que, depois de se alimentarem do que restou do cadáver, migram para o solo para procurarem novo hospedeiro (Stock & Blair, 2008).

## MODO DE AÇÃO

De um modo geral, o JI penetra no hospedeiro pelos orifícios naturais do inseto (boca, ânus, espiráculos ou estigmas) ou por feridas. No caso de *Heterorhabditis* sp., pode ainda penetrar através da cutícula intacta nas zonas intersegmentares em que não se diferenciou a exocutícula (Figueiredo, 1997; Poinar & Grewal, 2012; Dolinski, 2020). No seu interior, o NEP atinge a hemolinfa (em resultado da libertação de enzimas proteolíticas por uma bactéria simbiote) e liberta a bactéria. Esta, pela ação de toxinas, causa septicemia nos hospedeiros infetados, que ocorrerá apenas em 24-48 h (Poinar & Grewal, 2012; Dolinski, 2020). As bactérias produzem também antibióticos para evitar ataques de organismos oportunistas e multiplicam-se rapidamente para servir de alimento aos estádios juvenis (Griffin *et al.*, 2005; Poinar & Grewal, 2012).

Os NEP possuem uma associação simbiote com  $\gamma$ -proteobactérias da família Enterobacteriaceae, tendo sido encontrados dois gêneros de bactérias, *Xenorhabdus* e *Photorhabdus*, associadas a *Steinernema* e a *Heterorhabditis*, respetivamente. Cada espécie de NEP possui a sua bactéria simbiote específica (Dolinski, 2020). As bactérias não só exibem extrema virulência, mas também: (1) auxiliam no desenvolvimento e adaptação do seu NEP; (2) defendem o inseto-cadáver contra predadores, necrófagos e competidores; (3) produzem nutrientes a partir do inseto-cadáver; (4) promovem o desenvolvimento e a reprodução do NEP e; (5) defendem os NEP do sistema imunitário do hospedeiro. Por sua vez, os NEP protegem a bactéria de riscos ambientais no solo e transportam-na de um inseto

para a hemolinfa de outro, levando-as diretamente a um ambiente rico em nutrientes (Trejo-Meléndez *et al.*, 2024). As bactérias simbiotes produzem também pigmentos que conferem ao cadáver cores características, permitindo a rápida identificação em campo. Enquanto o cadáver infetado pelo complexo *Heterorhabditis-Photorhabdus* adquire uma cor avermelhada ou alaranjada e é bioluminescente, o cadáver infetado pelo complexo *Steinernema-Xenorhabdus* adquire uma coloração que varia entre bege a pardo-escuro, sem apresentar bioluminescência (Dolinski, 2020).

Por sua vez, o inseto pode desencadear uma série de reações de defesa contra o NEP, como o encapsulamento (mediante o processo de melanização do NEP). Contudo, normalmente a bactéria mata o hospedeiro antes que seja desencadeada uma resposta letal (Poinar & Grewal, 2012). Assim, a relação nemátode-inseto resulta da capacidade do NEP escapar às defesas do inseto, permitindo falha no reconhecimento e/ou destruição das defesas.

A localização do inseto-hospedeiro pelos NEP é altamente especializada e pode envolver três tipos de estratégias de procura: movimento tipo “procura ativa” (*cruiser*); por “emboscada” (*ambusher*); e estratégia mista (Lewis *et al.*, 2006). Os estímulos utilizados pelos NEP podem ser de natureza física e química, como vibrações, níveis de CO<sub>2</sub>, produtos de excreção, gradientes de temperatura (Dolinski, 2020). Os NEP, que apresentam comportamento tipo “procura ativa”, buscam ativamente os seus hospedeiros no solo e respondem positivamente aos seus sinais voláteis, deslocando-se até encontrarem o hospedeiro, como é o caso das espécies *Heterorhabditis bacteriophora* (Poinar, 1976) e *Steinernema glaseri* (Steiner, 1929). As espécies que utilizam a estratégia “emboscada” apresentam uma movimentação designada por nictação, que consiste na suspensão do corpo que fica apoiado apenas na ponta posterior. Desta forma, a parte anterior fica livre a aguardar a passagem de um hospedeiro para então “saltar” sobre ele. Os NEP *S. carpocapsae* e *S. scapterisci* Nguyen e Smart 1990 são exemplos de espécies que fazem nictação (Ishibashi & Kondo, 1990). Ainda existem espécies que, de acordo com a distância a que estão do hospedeiro, apresentam ambos os comportamentos (“procura ativa” e “emboscada”) (Grewal *et al.*, 1994a).

## APLICAÇÃO

Os NEP podem ser aplicados com quase todos os equipamentos de pulverização, terrestres ou aéreos. Qualquer que seja o sistema de pulverização utilizado, deve garantir-se a agitação adequada (com baixo estresse mecânico) durante a preparação e a aplicação (Shapiro-Ilan *et al.*, 2012).

Diversos fatores abióticos, como por exemplo, radiação ultravioleta (UV), temperatura, humidade, textura do solo, pH, fertilizantes e produtos fitofarmacêuticos podem influenciar negativamente a sobrevivência do JI, pelo que o seu conhecimento é fundamental para definir qual a melhor estratégia de aplicação do NEP (Grewal *et al.*, 1994a; Koppenhöfer *et al.*, 1995; Shapiro-Ilan *et al.*, 2012; Dolinski, 2020). Entre os fatores mais importantes, constam os efeitos negativos da radiação UV, recomendando-se a aplicação ao final da tarde ou de manhã cedo. No caso de aplicações foliares, é aconselhado o uso de molhantes para preservar a integridade do JI até que penetre no hospedeiro (Dolinski, 2020). Quanto à humidade do solo, pH e temperatura, existem valores ótimos em função da espécie. Por exemplo, algumas espécies, como *Heterorhabditis indica* Poinar, Karunakar & David, 1992, *Steinernema glaseri* e *S. riobrave* Cabanilla, Poinar & Rauston, 1994, são relativamente tolerantes ao calor, enquanto *H. megidis* Poinar, Jackson e Klein, 1987, *S. feltiae* (Filipjev, 1934) e *H. marelatus* Liu & Berry, 1996 são mais tolerantes a temperaturas baixas (Grewal *et al.*, 1994b).

Organismos como fungos, bactérias e nemátodes predadores fazem parte dos fatores bióticos que também podem afetar a eficácia dos NEP em campo (Dolinski, 2020).

É necessário respeitar as recomendações do fabricante em relação às condições de armazenamento e aplicação de NEP, assim como as contraindicações, em particular as incompatibilidades com fertilizantes e produtos fitofarmacêuticos.

## VANTAGENS E LIMITAÇÕES À UTILIZAÇÃO

Atualmente, são vários os atributos que fazem dos NEP potenciais agentes de proteção biológica (por exemplo, Dolinski, 2020; Koppert, 2024): (1)

são produzidos com facilidade, seja em insetos-hospedeiros, ou meios artificiais; (2) podem ser armazenados; (3) são facilmente aplicados em campo, na água de rega ou por pulverização; (4) possuem a habilidade de procurar ativamente o hospedeiro; (5) são compatíveis com a maioria dos produtos fitofarmacêuticos; (6) são seguros para organismos não-alvo incluindo humanos, dado que possuem um estreito espectro de hospedeiros, sendo muito específicos (não há risco de causarem mortalidade indiscriminada de organismos não alvo); (7) reproduzem-se no hospedeiro produzindo novas gerações; e (8) originam zero-resíduos com impacto para o solo, águas subterrâneas e cadeias alimentares. As bactérias simbiotas associadas aos NEP não são consideradas perigosas para o ambiente, pois a sua permanência no solo é mínima e não possuem formas de sobrevivência (Akhurst & Smith, 2002). A escolha do NEP deve, no entanto, ser feita de forma cuidadosa, privilegiando a utilização de NEP nativos, relativamente a espécies exóticas, uma vez que os NEP nativos estarão adaptados às condições climáticas e à entomofauna local (Lacey & Georgis, 2012).

A principal limitação à utilização de NEP é ainda o custo da sua produção, em particular a multiplicação de NEP *in vitro* com recurso a meio líquido (Dolinski, 2020). Outra das limitações que tem sido associada à utilização de agentes de proteção biológica (NEP ou outro) é a necessidade de supervisão especializada (por exemplo, Devi *et al.*, 2023). Todavia, cada vez mais, a atividade agrícola para ter sucesso terá que incorporar novos conhecimentos e o uso de NEP continuará a crescer à medida que os agricultores e os consumidores se tornarem mais conscientes dos seus benefícios.

## EXEMPLOS DE UTILIZAÇÃO

A comercialização de NEP foi iniciada em 1976 nos EUA (Poinar & Grewal, 2012), mas na época não teve êxito, devido ao elevado custo de produção e à competição com a utilização de *Bacillus thuringiensis* (Bt). Os progressos nos métodos de produção proporcionaram novas possibilidades de êxito na comercialização, considerando-se, atualmente, que pertencem ao grupo dos bioinseticidas mais importantes, logo a seguir a Bt (Amaro, 2003).

**Quadro 1** - Nemátodes entomopatogénicos pertencentes aos géneros *Steinernema* e *Heterorhabditis* comercializados por região do mundo (Af- África, As- Ásia, Au- Austrália, AN- América do Norte, AS- América do Sul, Eu- Europa) (adaptado de Koppenhöfer *et al.*, 2020)

| Género                 | Espécie                 | Região                 |
|------------------------|-------------------------|------------------------|
| <i>Heterorhabditis</i> | <i>H. bacteriophora</i> | AN, Eu                 |
|                        | <i>H. indica</i>        | AN                     |
|                        | <i>H. marelata</i>      | AN                     |
|                        | <i>H. megidis</i>       | AN, Eu                 |
|                        | <i>H. zealandica</i>    | AN, Au                 |
| <i>Steinernema</i>     | <i>S. carpocapsae</i>   | Af, AN, AS, As, Au, Eu |
|                        | <i>S. feltiae</i>       | AN, Eu                 |
|                        | <i>S. kraussei</i>      | AN, Eu                 |
|                        | <i>S. kushidai</i>      | As                     |
|                        | <i>S. longicaudum</i>   | As                     |
|                        | <i>S. riobrave</i>      | AN                     |
|                        | <i>S. svapyerisci</i>   | AN                     |
|                        | <i>S. scarabaei</i>     | AN                     |

Em alguns países, como na União Europeia, a comercialização de NEP é permitida sem exigência prévia de homologação (Amaro, 2003), porque são considerados macrorganismos. Em muitos países têm sido em grande parte excluídos dos requisitos de registo de produtos fitofarmacêuticos, dado o seu elevado nível de segurança para humanos, organismos não-alvo e meio ambiente, características que facilitaram a comercialização, originando o desenvolvimento comercial de pelo menos cinco espécies de *Heterorhabditis* e oito espécies de *Steinernema* (Quadro 1) (Koppenhöfer *et al.*, 2020).

Recentemente, Koppenhöfer *et al.* (2020) compilaram os NEP que têm sido usados comercialmente no mundo (ou se mostraram promissores), por espécie de inseto fitófago e por cultura (Quadro 2).

**Quadro 2** - Lista de espécies de nemátodes entomopatogénicos (NEP) (Hb- *Heterorhabditis bacteriophora*, Hd- *H. downesi*, Hm- *H. marelata*, Hmeg- *H. megidis*, Hz- *H. zealandica*, Sc- *Steinernema carpocapsae*, Sf- *S. feltiae*, Sg- *S. glaseri*, Sk- *S. kushidai*, Sr- *S. riobrave*, Ss- *S. scapterisci*, Ssc- *S. scarabaei*) comercializados, com indicação da cultura afetada e da espécie de inseto fitófago (adaptado de Koppenhöfer *et al.*, 2020)<sup>1</sup>

| Cultura             | Ordem inseto | Família inseto | Nome comum                 | Nome científico                              | Espécie primária de NEP usada |
|---------------------|--------------|----------------|----------------------------|--|-------------------------------|
| Alcachofra          | Lepidoptera  | Pterophoridae  |                            | <i>Platyptilia carduidactyla</i>             | Sc                            |
| Banana              | Coleoptera   | Curculionidae  | Gorgulho-da-bananeira      | <i>Cosmopolites sordidus</i>                 | Hb, Sc, Sf                    |
| Batata-doce         | Coleoptera   | Curculionidae  | Gorgulho-da-batata-doce    | <i>Cylas formicarius</i>                     | Hb, Sc, Sf                    |
| Cana-do-açúcar      | Coleoptera   | Curculionidae  | Gorgulho-da-beterraba      | <i>Temnorhinus mendicus</i>                  | Hb, Sc                        |
| Citrinos            | Coleoptera   | Curculionidae  |                            | <i>Pachnaeus</i> spp.                        | Hb, S                         |
| Citrinos            | Coleoptera   | Curculionidae  |                            | <i>Diaprepes abbreviatus</i>                 | Hb, Hi, Sr                    |
| Citrinos            | Lepidoptera  | Tortricidae    |                            | <i>Thaumatotibia leucotreta</i>              | Hb                            |
| Cogumelos           | Diptera      | Sciaridae      | Moscas-do-terriço          | (várias espécies)                            | Sf, Hb, H                     |
| Cogumelos           | Diptera      | Sciaridae      | Moscas-do-terriço          | (várias espécies)                            | Sf, Hb, Hi                    |
| Culturas protegidas | Thysanoptera | Thripidae      | Tripe-da-Califórnia        | <i>Frankliniella occidentalis</i>            | Sc, S                         |
| Fruteiras           | Coleoptera   | Bupestriidae   | Carocho-negro              | <i>Capnodis tenebrionis</i>                  | Sf                            |
| Fruteiras           | Diptera      | Tephritidae    | Moscas-da-fruta            | (várias espécies)                            | Hi, Sc                        |
| Fruteiras           | Lepidoptera  | Pylalidae      |                            | <i>Amylois transitella</i>                   | Sc                            |
| Fruteiras           | Lepidoptera  | Sesiidae       | Sésia                      | <i>Synanthedon</i> spp.<br>(várias espécies) | Hb, Sc, Sf                    |
| Hortícolas          | Diptera      | Agromyzidae    | Mineiras de hortícolas     | <i>Liriomyza</i> spp.                        | Sc, S                         |
| Hortícolas          | Lepidoptera  | Noctuidae      |                            | (várias espécies)                            | Sc, Sf, Sr                    |
| Hortícolas          | Lepidoptera  | Noctuidae      | Rosca ou nóctua            | <i>Agrotis ipsilon</i>                       | Sc                            |
| Hortícolas          | Lepidoptera  | Noctuidae      | Lagarta-da-espiga-do-milho | <i>Helicoverpa zea</i>                       | Sc, Sf, Sr                    |
| Hortícolas          | Lepidoptera  | Noctuidae      | Rosca ou nóctua            | <i>Agrotis segetum</i>                       | Sc, S                         |
| Milho               | Coleoptera   | Chrysomelidae  |                            | <i>Diabrotica</i> spp.                       | Hb, Sc                        |
| Palmeira            | Coleoptera   | Curculionidae  | Escaravelho-da-palmeira    | <i>Rhynchophorus ferrugineus</i>             | Sc                            |
| Pequenos frutos     | Coleoptera   | Curculionidae  | Gorgulho-da-videira        | <i>Otiorhynchus sulcatus</i>                 | Hb, Hd, Hmeg, Hm, Sc, Sg, Sf  |
| Pequenos frutos     | Coleoptera   | Curculionidae  | Gorgulho-do-morangueiro    | <i>Otiorhynchus ovatus</i>                   | Hm, Sc                        |
| Pequenos frutos     | Coleoptera   | Curculionidae  |                            | <i>Rhadopterus picipes</i>                   | Hb                            |
| Pequenos frutos     | Coleoptera   | Scarabaeidae   | Escaravelhos               | (várias espécies)                            | Ssc                           |
| Pequenos frutos     | Lepidoptera  | Crambidae      |                            | <i>Chrysoteuchia topiaria</i>                | Sc                            |
| Nogueira Pecan      | Coleoptera   | Curculionidae  |                            | <i>Curculio caryae</i>                       | Sc                            |
| Pomóideas           | Lepidoptera  | Tortricidae    | Bichado-da-macieira        | <i>Cydia pomonella</i>                       | Hb, Sc, Sf                    |
| Prunóideas          | Coleoptera   | Curculionidae  | Gorgulho-da-ameixeira      | <i>Conotrachelus nenuphar</i>                | S                             |
| Tomateiro           | Lepidoptera  | Gelechiidae    | Traça-do-tomateiro         | <i>Phthorimaea absoluta</i>                  | Hb, Sc, S                     |

<sup>1</sup> Pelo menos um artigo científico relatou ≥70% de supressão do inseto fitófago no campo.

Alguns dos exemplos de NEP comercializados em Portugal pertencem às espécies: *S. carpocapsae* (de uso mais generalista; para lepidópteros, coleópteros e heterópteros); *S. feltiae* (de uso em climas mais frios; para dípteros e coleópteros); e *H. bacteriophora* (para coleópteros).

## CONCLUSÕES

A utilização de NEP constitui uma alternativa segura e eficaz para a redução das populações de insetos fitófagos. Os produtos à base destes organismos são excepcionalmente seguros para humanos, organismos não-alvo e meio ambiente, estando por isso isentos de homologação na maioria dos países europeus, incluindo Portugal. Atualmente, existem várias opções de produtos comercializados à base de NEP no mercado, direcionados a diferentes espécies de insetos fitófagos de várias culturas

agrícolas. A escolha do NEP a utilizar deve ter em conta a espécie de inseto alvo e requer algum grau de supervisão, uma vez que o sucesso na aplicação de NEP depende de um conjunto de fatores abióticos e bióticos que podem condicionar a eficácia destes organismos.

## AGRADECIMENTOS

Projetos UIDB/04004/2020, UIDP/00102/2020 (CERES) UIDB/00102/2020 (CFE), CEECIND/02082/2017 (I. Esteves), financiados por fundos FEDER no âmbito do PT2020, COMPETE 2020 e pela Fundação para a Ciência e Tecnologia (FCT); e Instituto do Ambiente Tecnologia e Vida. Centro de Estudos Florestais (FCT, UIDB/00239/2020, DOI 10.54499/UIDB/00239/2020 e UIDP/00239/2020) e pelo Laboratório Associado TERRA (FCT, LA/P/0092/2020).

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Akhurst, R. & Smith, K. (2002) - Regulation and safety. In: Gaugler, R. (Ed.) - *Entomopathogenic nematology*. CABI Publishing, New York, p. 311-332.
- Amaro, P. (2003) - *A protecção integrada*. ISAPress, Lisboa, Portugal, 446p.
- Devi, H.S.; Imtinaro, L.; Banik, S.; Devi, H.; Hemanta, L.; Singh, W.R. & Kaur, A. (2023) - Benefits and challenges of using biopesticides in crop protection. In: Biradar, N.; Shah, R.A.; Adil-Ahmad, A. (Eds.) - *Recent advances in agricultural sciences and technology*. ICAR-IGFRI, SRRS-Dharwad & NADCL, Baramulla, p. 403-410.
- Dillman, A.R. & Sternberg, P.W. (2012) - Entomopathogenic Nematodes. *Current Biology*, vol. 22, n. 11, art. R430-1. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.03.047>
- Dolinski, C.M. (2020) - *Controle de artrópodes-praga com nematoides entomopatogênicos*. In: Fontes, E.M.G. & Valadares-Inglis, M.C. (Eds.) - *Controle biológico de pragas na agricultura*. Embrapa, Brasília, p. 275-288.
- Figueiredo, E.T.L. (1997) - *Entomopatogénios e bio-insecticidas*. Trabalho de síntese para as Provas de Aptidão Pedagógica e Capacidade Científica, Instituto Superior de Agronomia, Universidade Técnica de Lisboa, Lisboa, 355p.
- Forst, S. & Clarke, D. (2002) - Bacteria-nematode symbiosis. In: Gaugler, R. (Ed.) - *Entomopathogenic nematology*. CABI Publishing, New York, p. 57-77.
- Grewal, P.S.; Lewis, E.; Gaugler, R. & Campbell, J.F. (1994a) - Host finding behavior as a predictor of foraging strategy in entomopathogenic nematodes. *Parasitology*, vol. 108, n. 2, p. 207-215. <https://doi.org/10.1017/S003118200006830X>

- Grewal, P.S.; Selvan, S. & Gaugler, R. (1994b) - Thermal adaptation of entomopathogenic nematodes: niche breadth for infection, establishment and reproduction. *Journal of Thermal Biology*, vol. 19, n. 4, p. 245-253. [https://doi.org/10.1016/0306-4565\(94\)90047-7](https://doi.org/10.1016/0306-4565(94)90047-7)
- Griffin, C.T.; Boemare, N.E. & Lewis, E.E. (2005) - Entomopathogenic nematodes. Biology and behaviour. In: Grewal, P.S.; Ehlers, R-U. & Shapiro-Ilan, D.I. (Eds.) - *Nematodes as biocontrol agents*. CABI Publishing, Oxfordshire, p. 45-64.
- Ishibashi, N. & Kondo, E. (1990) - Behaviour of infective juveniles. In: Gaugler, R. & Kaya, H.K. (Eds.) - *Entomopathogenic nematodes in biological control*. CRC Press, Boca Raton, p. 139-150.
- Kaya, H.K. (1990) - Soil ecology. In: Gaugler, R. & Kaya, H.K. (Eds.) - *Entomopathogenic nematodes in biological control*. CRC Press, Boca Raton, p. 93-115.
- Koppenhöfer, A.M.; Kaya, H.K. & Taormino, S.P. (1995) - Infectivity of entomopathogenic nematodes (Rhabditida: Steinernematidae) at different soil depths and moistures. *Journal of Invertebrate Pathology*, vol. 65, n. 2, p. 193-199. <https://doi.org/10.1080/09583159631280>
- Koppenhöfer, A.M.; Shapiro-Ilan, D.I. & Hiltbold, I. (2020) - Entomopathogenic nematodes in sustainable food production. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, vol. 4, art. 125. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2020.00125>
- Koppert (2024) - *Beneficial Nematodes*. [cit. 2024.09.11] <https://www.koppert.com/crop-protection/biological-pest-control/beneficial-nematodes/>
- Lacey, L.A. & Georgis, R. (2012) - Entomopathogenic nematodes for control of insect pests above and below ground with comments on commercial production. *The Journal of Nematology*, vol. 44, n. 2, p. 218-125.
- Lewis, E.E.; Campbell, J.C.; Griyn, C.; Kaya, H. & Peters, A. (2006) - Behavioral ecology of entomopathogenic nematodes. *Biological Control*, vol. 38, n. 1, p. 66-79. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2005.11.007>
- Poinar, J.R. & Grewal, I.P.S. (2012) - History of entomopathogenic nematology. *Journal of Nematology*, vol. 44, n. 2, p. 153-161.
- Rosa, J.S.; Bonifassi, E.; Amaral, J.; Lacey, L.A.; Simões, N. & Laumond, C. (2000) - Natural occurrence of entomopathogenic nematodes (Rhabditida: Steinernema, Heterorhabditis) in the Azores. *Journal of Nematology*, vol. 32, p. 215-222.
- Shapiro-Ilan, D.I.; Han, R. & Dolinks, C. (2012) - Entomopathogenic nematode production and application technology. *Journal of Nematology*, vol. 44, n. 2, p. 206-217.
- Steiner, G. (1923) - *Aplectana kraussei* n. sp., einer in der Blattwespe *Lyda* sp. parasitierende Nematodenform, nebst Bemerkungen u berdas Seitenorgan der parasitischen nematoden. *Zentralblatt fuer Bakteriologie, Parasitenkunde, Infektionskrankheiten und Hygiene*, vol. 59, p. 14-18.
- Stock, S.P. & Blair, H.G. (2008) - Entomopathogenic nematodes and their bacterial symbionts: The inside out of a mutualistic association. *Symbiosis*, vol. 46, n. 2, p. 65-75.
- Stock, S.P. & Hunt, D.J. (2005) - Morphology and systematics of nematodes used in biocontrol. In: Grewal, P.S.; Ehlers, R-U. & Shapiro-Ilan, D.I. (Eds.) - *Nematodes as biocontrol agents*. CABI Publishing, Oxfordshire, p. 3-44.
- Trejo-Meléndez, V.J.; Ibarra-Rendón, J. & Contreras-Garduño, J. (2024) - The evolution of entomopathogeny in nematodes. *Ecology and Evolution*, vol. 14, n. 2, art. e10966. <https://doi.org/10.1002/ece3.10966>
- Valadas, V.; Boyle, S.; Kakouli-Duarte, T. & Mota, M. (2007) - First report of an entomopathogenic nematode from continental Portugal. *Helminthologia*, vol. 44, n. 4, p. 226-229. <https://doi.org/10.2478/s11687-007-0037-1>
- Valadas, V.; Laranjo, M.; Mota, M. & Oliveira, S. (2014) - A survey of entomopathogenic nematodes species in continental Portugal reveals predominance of *Steinernema feltiae* and *Heterorhabditis bacteriophora*. *Journal of Helminthology*, vol. 88, n. 3, p. 327-341. <https://doi.org/10.1017/S0022149X13000217>
- Valadas, V.; Mracek, Z.; Oliveira, S. & Mota, M. (2011) - Three species of entomopathogenic nematodes of the family Steinernematidae (Nematoda: Rhabditida) new to Continental Portugal. *Nematologia Mediterranea*, vol. 39, p. 169-178.
- Valadas, V.; Vieira, P.; Oliveira, S. & Mota, M. (2009) - First report of the genus *Heterorhabditis* (Nematoda: Heterorhabditidae) from continental Portugal. *Helminthologia*, vol. 46, n. 1, p. 45-48. <https://doi.org/10.2478/s11687-009-0009-8>
- Wood, W.B. (1988) - *The nematode Caenorhabditis elegans*. Cold Spring Harbor Laboratory Press, New York. 678p.

## ENTIDADES PATROCINADORAS DA REVISTA



Adubos de Portugal



A P D E A  
ASSOCIAÇÃO  
PORTUGUESA  
DE ECONOMIA  
AGRÁRIA



Associação Portuguesa  
de Horticultura



Sociedade Portuguesa  
da Ciência do Solo

**syngenta®**

Syngenta Crop Protection, Lda