

CONTROL BIOLÓGICO DE ENFERMEDADES Y PLAGAS PROMOVIDO POR LOMBRICES

Biological control of plant diseases and pests promoted by earthworms

Gabriella Jorge Escudero^{1,2}, Jan Erland Lagerlöf³, Carlos Alberto Pérez⁴

RESUMEN

A pesar de vaivenes en la historia al respecto de cómo se ha interpretado la acción de las lombrices sobre el suelo y las plantas, actualmente se acepta como un hecho que estos anélidos tienen un efecto positivo indirecto sobre la productividad y sanidad vegetal, al mejorar las propiedades del suelo que sustenta la vida de las plantas. Lo que resulta más novedoso, quizás, es la acción directa que se ha descubierto que pueden tener las lombrices al suprimir ciertas plagas y enfermedades; o influyendo directamente sobre el sistema de defensa de las plantas. Estas líneas de investigación tienen varias décadas de desarrollo a nivel mundial, pero son muy poco conocidas en el mundo hispano-parlante, con escasa literatura en el tema escrita en español. La presente revisión pretende reunir los casos que han demostrado un efecto positivo significativo de las lombrices sobre la sanidad vegetal, indagar en los mecanismos por los cuales éstas pueden participar del control biológico de parásitos, fitófagos o fitopatógenos, y discutir las perspectivas de aplicación del control biológico mediante el uso de lombrices como parte de una agricultura sustentable y agroecológica.

¹ Departamento de Sistemas Ambientales, Facultad de Agronomía, Universidad de la República. Garzón 780, 12900 Montevideo, Uruguay.

² Departamento de Suelos y Aguas, Facultad de Agronomía, Universidad de la República, Garzón 780, 12900 Montevideo, Uruguay.

³ Departamento de Ecología, Universidad Sueca de Agricultura (SLU), P.O. Box 7044, SE-75007, Uppsala, Suecia.

⁴ Departamento de Protección Vegetal, EEMAC, Facultad de Agronomía, Universidad de la República, Ruta 3 km 363, 60.000 Paysandú, Uruguay.

Recebido em:
27/09/2017

Aceito para publicação em:
23/07/2018

Correspondência para:
gjorge@fagro.edu.uy

Palabras clave: Biocontrol, Oligochaeta, Manejo Fitosanitario Alternativo.

ABSTRACT

Despite some fluctuations in history regarding human interpretation of the effect of earthworms on soil and plants, it is now accepted as a fact that these worms have an indirect positive effect on productivity and plant health, by improving the properties of the soil where plants grow. What is less known, is that it has been discovered that earthworms can have a direct action on pests and diseases by suppressing them; or by directly influencing plants' defense system. These lines of research have several decades of development worldwide, but are very little known in the Spanish-speaking world, with little literature on the subject written in Spanish. The present review aims at bringing together the cases that have demonstrated a significant positive effect of earthworms on plant health, examining the mechanisms by which they can participate in the biological control of phytoparasites, herbivores or phytopathogens, and discussing the perspectives of application of biological control through the use of earthworms as part of sustainable and agroecological agriculture.

Keywords: Biocontrol, Oligochaeta, Alternative Phytosanitary Management.

“Suelo sano: planta sana, gente sana”

Ana Primavesi

Frase dicha en presentación oral en

“Taller Latinoamericano sobre Control Orgánico de Plagas y Enfermedades”,
MAPO, Facultad de Ciencias Agropecuarias-UNC, Córdoba, Argentina, 2003**1. Las lombrices: importante componente del suelo, con influencia positiva sobre el crecimiento y la sanidad vegetal**

Debido a su tamaño, las lombrices, oligoquetos terrestres (Annelida, Clitellata), son las principales contribuyentes a la biomasa invertebrada de la fauna edáfica en praderas y agroecosistemas, a pesar de no dominar numéricamente la fauna del suelo. En diversos sistemas de rotación de cultivos y pasturas de zonas templadas se ha contabilizado que las lombrices representan entre un 25% y 50% aproximadamente de la abundancia de la fauna edáfica (ZERBINO et al., 2008; ZERBINO, 2010). Según el tipo de suelo, el uso y el manejo del mismo, se pueden encontrar entre 1 y 1000 individuos por m², lo cual en biomasa representa entre 0,1 y 100 g m⁻² (EDWARDS y BOHLEN, 1996; LAGERLÖF et al. 2012; LEE, 1985; SCHIEDECK et al., 2009a; ZERBINO, 2005).

La presencia de lombrices se asocia comúnmente con suelos de buena calidad. Actualmente es aceptado en la comunidad científica además que las lombrices son sin duda el componente biótico más importante de los suelos en términos de procesos de formación del suelo, la estructura y la fertilidad del mismo (JOHNSON y SCHAETZL, 2015; LAVELLE y SPAIN, 2001; EDWARDS, 2004). Diversos estudios han probado cómo los oligoquetos favorecen las propiedades físicas del suelo (al mejorar la estructura y la formación de agregados, aumentar la porosidad y disminuir la densidad aparente), así como sus propiedades hídricas (en la regulación del agua, aumentando la infiltración y disminuyendo el escurrimiento) (BLOUIN et al., 2013; SHIPITALO y LE BAYON, 2004). Otros estudios muestran como este grupo de macrofauna afecta las propiedades químicas del suelo (pudiendo modificar el pH por sus secreciones y acelerar la mineralización del nitrógeno ingiriendo suelo y residuos orgánicos) (EDWARDS y BOHLEN, 1996).

Los procesos biológicos de altas tasas de ingestión de suelo y residuos orgánicos, así como de ingestión selectiva de partículas finas, interactúan con la bioturbación, es decir las modificaciones físicas realizadas por las lombrices al ambiente, como lo son la construcción de galerías y acumulación de pellets fecales. De esta interacción resulta una modificación en los procesos de infiltración, formación de agregados y pedogénesis (LAVELLE, 1997). Por estos motivos es que se ha incluido a las lombrices dentro de la categoría de ingenieros ecosistémicos, definido por Jones y Shachak (1994) como aquellos “organismos que directa o indirectamente regulan los recursos para otras especies, al causar cambios en el estado físico de materiales bióticos o abióticos, modificando, manteniendo o creando nuevos hábitats” para otros organismos. Modifican las propiedades biológicas del suelo, influyendo en la biomasa y estructura de la comunidad microbiana al crear micro-hábitats y fragmentando los residuos, lo cual fomenta el desarrollo de microorganismos. A su vez, a través de su movilidad también los puede diseminar (DOUBE et al., 1994; BROWN, 1995; BROWN et al., 2004). Más recientemente, por los efectos que estos anélidos tienen en el ecosistema suelo, se destaca su rol catalizando servicios ecosistémicos, en particular los de soporte como ser la formación de suelo y el ciclado de los nutrientes (BLOUIN et al., 2013). Servicios ecosistémicos son aquellas funciones o procesos ecológicos que directa o indirectamente contribuyen al bienestar humano o tienen un potencial para hacerlo en el futuro (CAMACHO VALDEZ y RUIZ LUNA, 2012).

El efecto positivo que tienen sobre el suelo, también se traslada a la vegetación que sobre él crece. Dos revisiones, una realizada en base a 28 estudios en suelos tropicales y otra con 67 estudios a nivel mundial, concluyen que tres de cada cuatro estudios reportan un efecto positivo de la presencia de lombrices sobre la biomasa vegetal (BROWN et al., 1999; SCHEU, 2003). Más recientemente, un meta-análisis realizado con datos provenientes de 58 estudios a nivel mundial, concluye que este efecto positivo se traduce en 25% de aumento en el rendimiento de cultivos y 23% de aumento en la biomasa vegetal aérea, incrementándose cuando los residuos vegetales son devueltos al suelo, y disminuyendo

cuando la disponibilidad de nitrógeno en el suelo es alta (VAN GROENIGEN et al., 2014). Jana et al. (2010) plantean que las lombrices tienden a contrarrestar los efectos de suelos pobres sobre el crecimiento y desarrollo de las plantas. No obstante, Blouin et al. (2006) corroboraron que las lombrices de la especie *Millsonia anomala* tenían efecto positivo sobre las plantas de arroz, independientemente de si el nitrógeno representaba o no una limitante en el sistema.

El concepto de las lombrices como benefactoras del suelo y, por ende, de las plantas que este sustenta, era manejado hace ya más de 4000 años por los egipcios, y reconocido por el filósofo Aristóteles. Sin embargo, durante la época positivista, éstas cayeron de su pedestal, pasando a ser consideradas plagas que debían ser eliminadas de los jardines. Los intentos singulares primero de Rev. Gilbert White en 1777 y luego de Charles Darwin en 1881, por reivindicar en sus escritos el valor de las lombrices en el suelo, no tuvo eco sino cientos de años después, cuando a finales del siglo XX, la investigación en la fauna del suelo cobró fuerza (BROWN et al., 2004). La revalorización del rol de las lombrices en el suelo va de la mano de un cambio de los paradigmas dominantes que han impulsado el desarrollo agrícola. Nulo era el rol que cumplían mientras se entendía al suelo como un mero chasis para las plantas, cuyo requerimiento para su desarrollo podía ser suplido completamente por insumos externos y sintéticos.

Siguió en una categoría subvalorada aun cuando el suelo comienza a comprenderse como un sistema complejo de propiedades físicas químicas y biológicas que interactúan, ya que estas últimas se asociaban principalmente a la actividad microbiana. Actualmente, productores brasileiros de diversos sistemas agrícolas (convencional, agroecológico y en transición hacia sistemas agroecológicos), enfatizan la importancia de las lombrices para la tierra, ya sea por su capacidad de transformar las características físicas de ésta, en beneficio de un mejor establecimiento y crecimiento de las plantas, o por su capacidad de disponibilizar nutrientes requeridos por las mismas (SCHIEDECK et al., 2009b). Esto evidencia que a nivel de productores, si bien esta revalorización se puede enmarcar en una evolución hacia una comprensión más holística del agroecosistema, aún se ve mayormente acotada a las propiedades físicas y químicas.

Ampliando esta visión holística del suelo como un componente vivo, es que comienza a aceptarse un tímido rol de las lombrices interactuando junto con otros integrantes de la macro y mesofauna, llegando así a beneficiar las plantas de una manera indirecta, a través de las propiedades del suelo (BROWN et al., 2004; CUNHA et al. 2016), no sólo a nivel de producción de biomasa sino también desde el punto de vista sanitario. Un paso más se da cuando se comienza a encontrar evidencia de que la macrofauna, y en particular las lombrices, pueden tener un efecto directo sobre los patógenos o parásitos de plantas, reduciendo los niveles de daño por estos causados (BROWN et al., 2004; FRIBERG et al., 2005; SCHRADER et al., 2013; WURST, 2010). Paulatinamente, en esta evolución de paradigmas y comprensión del funcionamiento del suelo, se comienza a aceptar que la parte aérea y la subterránea de los ecosistemas terrestres pueden estar interconectadas (DE LA PEÑA, 2009; WARDLE et al., 2004; WURST, 2010). Esta revisión se centrará en los efectos de las lombrices en el suelo, excluyéndose aquellos estudios que prueban los efectos supresores de enfermedades por parte de vermicompuestos, que ya han sido extensamente revisados (EDWARDS et al., 2004; MEGHVANSI et al., 2011; SIMSEK-ERSAHIN, 2011).

2. Varias décadas de investigación sobre la acción de lombrices en el control biológico de enfermedades y plagas

Ya en los años 60 algunos investigadores habían comenzado a observar que la actividad de las lombrices enterrando la hojarasca alrededor de árboles frutales podía proteger a los mismos de enfermedades, dado que eliminaba el ambiente donde se alojaban los patógenos causales de estos problemas sanitarios durante el invierno (HIRST y STEDMAN, 1962; RAW, 1962). Dichas observaciones fueron el puntapié inicial para estudios posteriores que muestran la interacción de fauna del suelo, y en particular las lombrices, con fitopatógenos (BROWN et al., 2004; FRIBERG et al., 2005; WURST, 2010).

Tabla 1. Enfermedades fúngicas controladas por lombrices.

Cultivo	Nombre común de la enfermedad	Nombre científico del patógeno	Especie de lombriz que mitiga el efecto del patógeno	Mecanismo de control propuesto	Referencias
Berenjena: <i>Solanum melongena</i>	Verticilosis	<i>Verticillium dahliae</i>	<i>Lumbricus terrestris</i>	Supresión mediada a través de la actividad microbiológica	Elmer (2009)
Col: <i>Brassica oleracea</i> var. <i>capitata</i>	Hernia	<i>Plasmodiophora brassicae</i>	<i>Pheretima hilgendorfi</i>	Cambios en las propiedades físicas, químicas y biológicas; posible ingestión del hongo.	Nakamura et al. (1995; 1996);
Espárrago: <i>Asparagus officinalis</i>	Declinamiento del espárrago	<i>Fusarium oxysporum</i> f. sp. <i>asparagi</i> ; <i>F. proliferatum</i>	<i>L. terrestris</i>	Supresión mediada a través de la actividad microbiológica	Elmer (2009);
Grosella: <i>Ribes rubrum</i>	Antracnosis	<i>Drepanopeziza ribis</i>	<i>L. terrestris</i>	Incorporación al suelo de la hojarasca, la cual es la única fuente de inóculo de este patógeno.	Kennel (1990);
Manzano: <i>Malus domestica</i>	Sarna del manzano	<i>Venturia inaequalis</i>	<i>L. terrestris</i>	Incorporación al suelo de la hojarasca donde el patógeno se mantiene durante el invierno en forma de pseudotecios.	Kennel (1990); Niklas y Kennel (1981);
Trébol y Ryegrass	Damping off	<i>Rhizictonia solani</i>	<i>Aporrectodea trapezoides</i>	Secreción de CaCO ₃ influye en la solubilidad y disponibilidad de nutrientes para los vegetales	Stephens y Davoren (1997);
Tomate: <i>Solanum lycopersicum</i>	Marchitez vascular	<i>F. oxysporum</i> f. sp. <i>lycopersici</i> Race 1	<i>Ap. rosea</i>	Supresión mediada a través de la actividad microbiológica	Elmer (2009);
Trigo: <i>Triticum aestivum</i>	Damping off	<i>Rhizoctonia solani</i>	<i>L. terrestris</i>	Ingestión de las hifas; reducción de la susceptibilidad del trigo por aumento de N y Zn en el suelo similar al producido por el laboreo; aceleración de la descomposición.	Stephens et al. (1993); Stephens et al. (1994b); Stephens et al. (1994c);
Trigo: <i>Triticum aestivum</i>	Fusariosis de la Espiga	<i>Fusarium culmorum</i> ; <i>F. graminearum</i>	<i>Lumbricus terrestris</i>	Incorporación al suelo del rastrojo infestado; ingestión del hongo; efecto promotor de actividad microbiana a través de secreción de mucus, el cual contiene compuestos altamente biodisponibles.	Oldenburg et al. (2008); Schrader et al. (2013); Wolfarth et al. (2011a);
Trigo: <i>Triticum aestivum</i>	Pudrición radical o mal del pie (take all)	<i>Gaeumannomyces graminis</i> var. <i>tritici</i> (Ggt)	<i>Pheretima hilgendorfi</i>	Perturbación mecánica del suelo; ingestión de las hifas; promoción y dispersión de microorganismos antagonistas del hongo.	Doube et al. (1994); Hume et al. (2015); Puga Freitas et al. (2016); Stephens et al. (1994 ^a); Stephens y Davoren (1995);
Trigo: <i>Triticum aestivum</i>	Mancha Ocular del Trigo	<i>Tapesia yallundae</i> ; <i>Oculimacula yallundae</i>	<i>L. terrestris</i>	Incorporación al suelo del rastrojo infestado; ingestión del hongo; aumento de la porosidad del suelo, lo cual limita condiciones favorables para la diseminación del hongo como ser el anegamiento; efecto indirecto sobre la resistencia de la planta al patógeno al mejorar el estado nutricional de la misma.	Bertrand et al. (2014; 2015)

					Continuación
Cultivo	Nombre común del parásito	Nombre científico del parásito	Especie de lombriz que mitiga el efecto del parásito	Mecanismo propuesto	Referencias
Trigo: <i>Triticum aestivum</i>	Damping off	<i>Rhizoctonia solani</i>	<i>Ap. trapezoide</i> <i>Ap. rosea</i>	Ingestión de las hifas; reducción de la susceptibilidad del trigo por aumento de N y Zn en el suelo similar al producido por el laboreo; aceleración de la descomposición.	Stephens et al. (1993); Stephens et al. (1994b); Stephens et al. (1994c)
Trigo: <i>Triticum aestivum</i>	Fusariosis de la Espiga	<i>Fusarium culmorum</i> ; <i>F. graminearum</i>	<i>L. terrestris</i>	Incorporación al suelo del rastrojo infestado; ingestión del hongo; efecto promotor de actividad microbiana a través de secreción de mucus, el cual contiene compuestos altamente biodisponibles.	Oldenburg et al. (2008); Schrader et al. (2013); Wolfarth et al. (2011a)
Trigo: <i>Triticum aestivum</i>	Pudrición radical o mal del pie (take all)	<i>Gaeumannomyces graminis var. tritici</i> (Ggt)	<i>Ap. trapezoides</i> <i>Ap. rosea</i> <i>Ap. caliginosa</i>	Perturbación mecánica del suelo; ingestión de las hifas; promoción y dispersión de microorganismos antagonistas del hongo.	Doube et al. (1994); Hume et al. (2015); Puga Freitas et al. (2016); Stephens et al. (1994#); Stephens y Davoren (1995)
Trigo: <i>Triticum aestivum</i>	Mancha Ocular del Trigo	<i>Tapesia yallundae</i> ; <i>Oculimacula yallundae</i>	<i>L. terrestris</i>	Incorporación al suelo del rastrojo infestado; ingestión del hongo; aumento de la porosidad del suelo, lo cual limita condiciones favorables para la diseminación del hongo como ser el anegamiento; efecto indirecto sobre la resistencia de la planta al patógeno al mejorar el estado nutricional de la misma.	Bertrand et al. (2014; 2015)

Las Tablas 1 y 2 resumen las investigaciones que se han realizado desde fines del siglo pasado hasta la actualidad sobre el potencial que tienen las lombrices para controlar ciertos patógenos o parásitos, incluyendo experimentos en condiciones controladas, en invernáculos y a campo. Aquí se listan aquellos estudios en que las lombrices tuvieron un efecto significativo sobre la reducción del patógeno o parásito, y/o sobre la incidencia de la enfermedad o daño.

En este sentido, las lombrices han mostrado ser supresoras de enfermedades fúngicas de hortalizas, arbustivas, frutales, pasturas y cereales (Tabla 1). Principalmente se trata de hongos que habitan el suelo y atacan la raíz, o que sobreviven saprofiticamente en el rastrojo u hojarasca, desde donde esporulan e infectan a nivel foliar o de inflorescencia.

Por otro lado, se ha obtenido en varios casos una disminución en el número de parásitos en presencia de lombrices (YEATES, 1980; 1981; BOYER et al., 1999; BOYER et al., 2013; ILIEVA-MAKULEC y MAKULEC, 2007; SENAPATI, 1992); pero además, se ha observado que las lombrices pueden mitigar el daño, sin necesariamente reducir la población de parásitos, actuando a nivel de la resistencia de la planta frente a la plaga (BLOUIN et al., 2005; LAFONT et al., 2007; WURST et al., 2008) (Tabla 2). Los mecanismos de acción son abordados en la siguiente sección

Tabla 2. Parásitos controlados por lombrices.

Cultivo	Nombre común del parásito	Nombre científico del parásito	Especie de lombriz que mitiga el efecto del parásito	Mecanismo propuesto	Referencias
Arroz: <i>Oryza sativa</i>	Nemátodos fitófagos	<i>Hiischmanniella, Heliocotylen chus.</i>	<i>Lampito mauritii</i>	Aumento de la población de nematodos bacteriófagos y fungívoros por aportes de nitrógeno por sus excreciones, mucus, tejido muerto y por sus efectos físicos en el suelo; reducción de la población de nematodos fitófagos posiblemente por ingestión voluntaria. La presencia de lombrices no disminuyó la cantidad de parásitos, pero aumentó la tolerancia de las plantas a los mismos de una forma sistémica, observándose una sobre-expresión del gen de <i>lox</i> , implicado en el inicio de una vía de respuesta al estrés.	Senapati (1992)
Arroz: <i>Oryza sativa</i>	Nemátodo fitófago	<i>Heterodera sacchari</i>	<i>Millsonia anomala</i>	Ingestión y digestión; excreción de fluidos con enzimas que afectan la fertilidad, viabilidad y germinación de los cistos; activación de microorganismos antagonistas.	Boyer et al. (2013)
Arroz: <i>Oryza sativa</i>	Nemátodo fitófago	<i>Pratylenchus zeae</i>	<i>Pontoscolex corethrurus</i>	Disminución de la población luego de que los cistos pasan por el tracto digestivo de la lombriz. Si bien la presencia de lombrices no redujo el número de nematodos, al aumentar el desarrollo radicular, la densidad de los mismos disminuyó y la severidad del daño radicular también.	Boyer et al. (2013)
Banana: <i>Musa acuminata</i>	Nemátodo sedentario parásito	<i>Radopholus similis</i>	<i>P. corethrurus</i>	La reproducción de los áfidos se redujo en presencia de las lombrices en suelo sin autoclavar. Las lombrices pueden afectar a los herbívoros influyendo en las concentraciones de metabolitos secundarios, como ser fitosteroles y glicósidos iridoides y por tanto en los mecanismos de defensa. Creación de macroporos y compactación del suelo de las paredes laterales de las galerías, lo cual impide el movimiento de los nematodos; ingestión pasiva de nematodos junto con el suelo y digestión por parte de enzimas digestivas.	Lafont et al. (2007)
Hierba: <i>Plantago lanceolata</i>	Nemátodos fitófagos	<i>Myzus persicae</i>	<i>Aporrectodea caliginosa</i>	La asociación de las lombrices y <i>Lotus uliginosus</i> generaron condiciones que favorecieron los depredadores de los estadios larvales del taladro, que habitan en el suelo.	Wurst et al. (2003; 2004)
Maíz: <i>Zea mays</i>	Nemátodos fitófagos	<i>Pratylenchus vulnus</i>	<i>Amyntas corticis</i>	Incorporación al suelo de la hojarasca donde el parásito se mantiene durante el invierno.	Boyer et al. (1999)
Maíz: <i>Zea mays</i>		<i>Sesamia calamistis</i>	<i>Am. corticis</i>		Boyer et al. (1999)
Manzano: <i>Malus domestica</i>	Nemátodos fitófagos	<i>Phyllonorycter blancardella</i>	<i>Lumbricus terrestris</i>		Kennel (1990); Laing et al. (1986)

					Continuación
Cultivo	Nombre común del parásito	Nombre científico del parásito	Especie de lombriz que mitiga el efecto del parásito	Mecanismo propuesto	Referencias
Mostaza blanca: <i>Sinapis alba</i>	Áfidos	<i>Meloidogyne incognita</i> ; <i>Pratylenchus penetrans</i>	<i>Ap. caliginosa</i>	La presencia de lombrices contrarrestó las reducciones de biomasa aérea y de N en la planta causadas por nematodos. Afectan la concentración de metabolitos secundarios, que disuaden herbívoros generalistas, al disponibilizar N en el suelo. Pero también por algún mecanismo diferente, independiente de la disponibilidad de N, afecta de manera diferencial a los diferentes metabolitos.	Kennel (1990)
Pastura: <i>Festuca rubra</i>	Nemátodos fitófagos	<i>Paratylenchus</i> ; <i>Tylenchorhynchus</i> .	<i>Ap. caliginosa</i>	Disminuyeron los nematodos fitófagos, y aumentaron los bacteriófagos y fungívoros, por una priorización de la ruta de descomposición, manteniendo la población total de nematodos con un número similar al control sin lombrices.	Ilieva-Makulec y Makulec (2007)
Pasturas mixtas: <i>Agrostis capillaris</i> , <i>Anthoxanthum odoratum</i> , <i>F. rubra</i> , <i>Holcus lanatus</i> , <i>Poa pratensis</i> , <i>Lotus corniculatus</i> .	Nemátodos fitófagos	<i>Paratylenchus</i> ; <i>Pratylenchus</i> ; <i>Filenchus</i> ; <i>Meloidogynidae</i> .	<i>L. rubellus</i> ; <i>Octolasion sp.</i>	Si bien las lombrices no redujeron el número de nematodos fitófagos, al promover un aumento de la biomasa radicular, aumentaron la resistencia de los pastos a los mismos.	Wurst et al. (2008)
Peral: <i>Pyrus communis</i>	Psila del peral, mieleta, sila	<i>Psylla piri</i>	<i>L. terrestris</i>	Incorporación al suelo de la hojarasca donde el parásito se mantiene durante el invierno.	Kennel (1990)
Pastura: <i>Festuca rubra</i>	Nemátodos fitófagos	<i>Paratylenchus</i> ; <i>Tylenchorhynchus</i> .	<i>Ap. caliginosa</i>	Disminuyeron los nematodos fitófagos, y aumentaron los bacteriófagos y fungívoros, por una priorización de la ruta de descomposición, manteniendo la población total de nematodos con un número similar al control sin lombrices.	Ilieva-Makulec y Makulec (2007)

Una cantidad menor de estudios reportan casos en que las lombrices no tuvieron un efecto significativo sobre la sanidad vegetal (AYUKE et al., 2017; CLAPPERTON et al., 2001; JORGE-ESCUADERO et al., s/p; NEWINGTON et al., 2004; STEPHEN et al., 1994c; WOLFARTH et al., 2011b) o incluso que las lombrices han aumentado las poblaciones de nematodos fitófagos (POVEDA et al., 2005; TAO et al., 2009). De acuerdo a Tao et al. (2009), el mulch utilizado presentó un efecto negativo sobre el crecimiento de las raíces jóvenes, limitando la población de nematodos, que se alimenta de ellas. En este caso, la actividad de las lombrices promoviendo el crecimiento vegetal, y contrarrestando el efecto negativo del mulch, aumentó la disponibilidad de este sustrato para los nematodos, resultando en un aumento en su población.

En los casos en que las lombrices no tuvieron efecto sobre la sanidad, se manejaron varias hipótesis. Clapperton et al. (2001) lo adjudicaron a la baja densidad de lombrices utilizada, ya que sus

resultados mostraron inconsistencia con estudios anteriores con las mismas especies. Ayuke et al. (2017) estudiaron el efecto de *Aporrectodea caliginosa* y *Ap. longa* sobre la incidencia de la mancha negra de la hoja (*Alternaria brassicae*) en plantas de colza (*Brassica napus*), en ensayos de laboratorio y a la intemperie. El hecho de no haber obtenido un efecto significativo de estas lombrices sobre la enfermedad, lo atribuyeron a que, además de trabajar con especies de plantas diferentes a las ya reportadas en la literatura, el patógeno no actuó a nivel radicular como en los casos reportados, sino a nivel foliar. Siendo el suelo y la rizósfera el sitio de acción directa de las lombrices utilizadas, sólo podía esperarse que tuvieran algún tipo de efecto indirecto mediado por la planta, lo cual no pudo comprobarse en este caso particular. Tampoco pudo comprobarse que las lombrices de la especie *Octolasion tyrtaeum* compensaran el daño foliar causado por *Spodoptera litoralis* en *Sinapis arvensis*, en un complejo sistema de planta – lombriz – parásito radicular – herbívoro foliar – áfido – parasitoide – polinizador. Las lombrices favorecieron indirectamente a los áfidos a través de su efecto positivo en el crecimiento de las plantas, el cual fue independiente de la presencia de los otros componentes del sistema estudiado (POVEDA et al., 2005). Ya antes un estudio mostraba que la tasa de consumo de herbívoros foliares no habían sido afectada por la presencia de una comunidad compuesta por seis especies de lombrices de los géneros *Allolobophora*, *Aporrectodea* y *Octolasion* (NEWINGTON et al., 2004).

Evidentemente, según las especies o comunidades que componen el sistema planta-patógeno-lombriz, se obtienen interacciones y respuestas diferentes (DE LA PEÑA, 2009). Wurst et al. (2003) pudo demostrar que la magnitud del efecto de las lombrices sobre la incidencia de los áfidos, varió entre especies de plantas. Wolfarth et al. (2011b) comprobó que si bien una especie de lombriz, *L. terrestris*, controlaba el inóculo de *Fusarium* alojado en el rastrojo de trigo remanente en la superficie del suelo, otra especie, *Ap. caliginosa*, no tenía un efecto sobre el mismo. Esto fue explicado por la ecología y de sitio de acción de cada especie: la primera sube a la superficie y entra en contacto directo con el rastrojo y el hongo, mientras que la segunda se mantiene dentro del suelo. Las mismas especies de lombrices que tienen efecto en ciertas condiciones ambientales, también pueden dejar de tenerlo si estas cambian. Jorge-Escudero et al., (s/p) observaron que las lombrices, *L. rubellus* y *Ap. longa*, no afectaron el inóculo de *Fusarium* en el rastrojo de trigo cuando se les ofreció una fuente de alimentación alternativa (estiércol incorporado al suelo). Este efecto del sustrato alternativo coincide con lo encontrado por Stephens et al. (1994c), quienes observaron que *Ap. trapezoides* y *A. rosea* no disminuyeron la enfermedad radicular provocada por *Rhizoctonia solani* cuando el suelo estuvo cubierto con mulch orgánico. En resumen, se puede decir que los efectos de control biológico por parte de las lombrices son contexto-dependientes (WURST, 2010).

3. Mecanismos de acción de control biológico de fitófagos o fitopatógenos

3.1. Características de los oligoquetos que habilitan o condicionan su efecto supresor

Para lograr una mejor comprensión de los mecanismos por los cuales las lombrices pueden favorecer la sanidad vegetal, es necesario conocer la ecología de este grupo de oligoquetos terrestres.

Las lombrices son invertebrados anélidos, vermiformes, cuyo contenido corporal está compuesto por agua entre 75% y 90%. Por este motivo su actividad estará condicionada por la humedad del suelo. Frente a una reducción en el contenido de agua del suelo las lombrices migrarán hacia zonas más profundas, o cesarán su actividad y entrarán en diapausa arrollándose sobre sí mismas para asegurar una mejor conservación de la humedad corporal (EDWARDS y BOHLEN, 1996). Dado que respiran por la piel, secretan un mucus de base proteica por glándulas de la epidermis para mantener la cutícula siempre humectada y permitir el intercambio gaseoso (EDWARDS y BOHLEN, 1996). Este mucus, junto con las secreciones intestinales estabiliza agregados del suelo y las paredes de las galerías realizadas por estos animales (EDWARDS, 2004). La sustancia mucilaginosa además contiene tanto compuestos altamente biodisponibles, que promueven la actividad microbiana, como agentes antimicrobianos que la inhibe. El efecto positivo, neutro o negativo de las lombrices sobre los microorganismos dependerá de las especies en interacción (BROWN, 1995; WANG et al., 2011). Los

oligoquetos terrestres prefieren en general un ambiente relativamente neutro a levemente ácido, aunque algunas especies tienen un rango más amplio de tolerancia y otras están adaptadas a vivir en ambientes ácidos con pH menor a 5. Se ha sugerido que la actividad de las lombrices tiende a aumentar el pH en un suelo a través de las secreciones de las glándulas calcíferas, secreciones intestinales y excreción de amonio (EDWARDS y BOHLEN, 1996). Se alimentan de microorganismos que se desarrollan en el suelo, en la rizósfera o en restos vegetales en descomposición. Para su nutrición dependen de un rango de microorganismos en el cual priman los hongos, en segundo lugar vendrían los protozoarios, mientras que las bacterias y actinobacterias tendrían una menor importancia en la dieta (EDWARDS y FLETCHER, 1988).

Se han clasificado las lombrices en tres grupos ecológicos según su hábito de vida, y estrategia de alimentación denominados epígeas, anécicas y endógeas (BOUCHÉ, 1977; LAVELLE, 1988). Las epígeas, habitan en la superficie del suelo donde se concentran restos vegetales o estiércoles animales de los cuales se alimentan participando del proceso de descomposición; entre ellas están las lombrices utilizadas para el vermicompostaje o lombricompostaje. Por otro lado, están las anécicas, que generan galerías verticales subiendo a buscar restos vegetales a la superficie, los cuales entierran generando una incorporación de materia orgánica al suelo; la más conocida quizás por su gran tamaño y característica peregrina es *L. terrestris*. Finalmente, las endógeas se mantienen sin subir a la superficie en el horizonte superior del suelo, generando galerías más irregulares que la anterior y están generalmente asociadas a la rizósfera donde se encuentra una diversidad de microorganismos que servirá de alimento. Estas estrategias determinarán el rango de acción de las mismas, condicionando los mecanismos por los cuales las lombrices controlan los parásitos y patógenos de plantas, los cuales pueden ser directos, es decir de acción directa sobre el fitopatógeno o fitófago, o indirectos a través de efectos ejercidos sobre el suelo, la comunidad microbiana o sobre la planta (Figura 1).

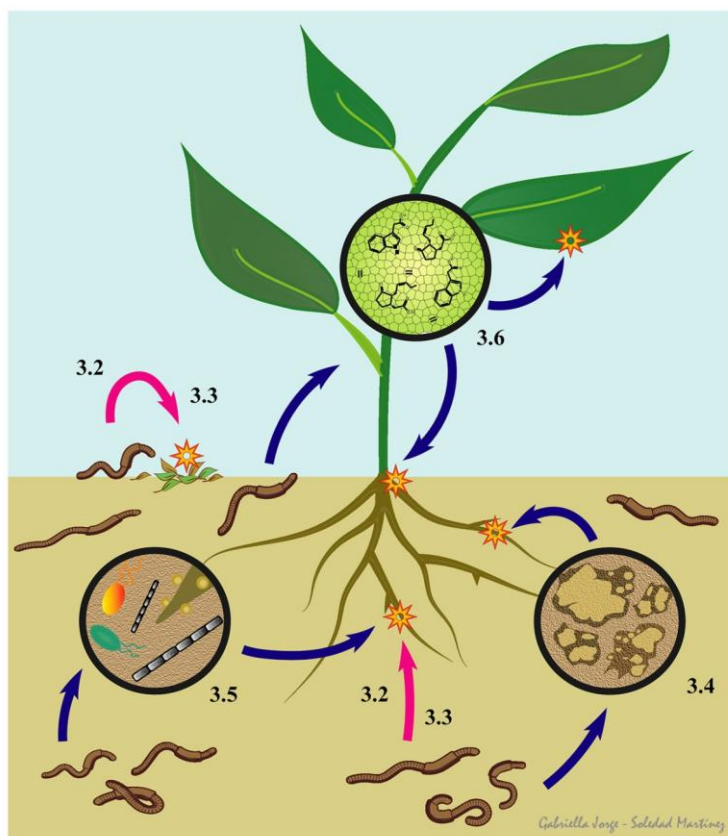


Figura 1. Esquema de los mecanismos de acción de las lombrices en el control biológico de fitófagos, parásitos o fitopatógenos, explicados en las secciones 3.2 a 3.6. Las estrellitas representan los fitopatógenos, fitófagos o parásitos. Las flechas color rosa representan acción directa de las lombrices sobre patógenos radiculares o sobre los que sobreviven saprofiticamente en la horjarasca o rastrojo (3.2 y 3.3); las flechas azules representan efectos indirectos mediados por el suelo (3.4), los microorganismos (3.5) y las plantas (3.6). Idea original: Gabriella Jorge. Diseño Gráfico: Soledad Martínez

3.2. Efectos directos: ingestión y digestión

El consumo preferencial de ciertos microorganismos por parte de las lombrices (WOLFARTH et al., 2011a) el cual termina favoreciendo a los antagonistas, también se ha estudiado para otros grupos de fauna edáfica como ser nemátodos fungívoros y colémbolos, y se ha demostrado en varios casos cómo los hongos patógenos resultan más atractivos que los saprófitos o antagonistas de los patógenos, tales como *Trichoderma* spp. (HASNA et al., 2008; LAGERLÖF et al., 2011). Una de las razones posiblemente sea que los hongos patógenos contienen menores cantidades de sustancias no digeribles o tóxicas para la fauna edáfica (RUESS et al., 2000). Las lombrices también tienen preferencias por ciertas especies fúngicas. Bonkowski et al. (2000) encontró que la mayoría de las lombrices probadas preferían hongos de etapas tempranas de la sucesión frente a los de las etapas tardías y micorrizas. Dentro del primer grupo se encuentran la mayoría de los patógenos de plantas. Además, luego de pasar por el tracto digestivo de las lombrices, ciertas esporas fúngicas tienen una tasa menor de germinación, como ser *Trichoderma* sp. y *Mucor hiemalis*, o incluso pierden totalmente la viabilidad, por ejemplo *Fusarium lateritium* y *Agrocybe temulenta* (MOODY et al., 1996).

También se ha comprobado que las lombrices ingieren nematodos, aunque aún no hay acuerdo con respecto a si es voluntaria o simplemente acompaña la ingestión de suelo realizado por la lombriz; no obstante, luego del pasaje por el tracto digestivo se da una disminución de la población de éstos (SENAPATI, 1992; BOYER et al., 1999; BOYER et al., 2013).

3.3. Efectos directos: mecánico y químico

Como mecanismo directo alternativo, se ha sugerido a nivel teórico que la actividad de las lombrices en la rizósfera puede generar disrupción mecánica de hifas. No obstante, esto no se ha comprobado empíricamente aún. Al incorporar el rastrojo o la hojarasca donde sobreviven parásitos y patógenos saprofiticamente, la lombriz actúa directamente sobre éstos, ya que reduce o destruye su hábitat limitando su reproducción (JORGE-ESCUADERO et al., s/p; KENNEL 1990; OLDENBURG et al., 2008; WOLFARTH et al., 2011a).

Desde el punto de vista químico, las lombrices producen sustancias propias de su sistema inmune que pueden afectar directamente a los microorganismos. Se han encontrado varios péptidos antimicrobianos (AMPs, por su sigla en inglés) en el líquido celómico y tejido de lombrices, y hasta en vermicompuestos, que tienen actividad antimicrobiana frente a hongos, bacterias Gram positivo y Gram negativo (CHO et al., 1998); así como polisacáridos compuestos por cinco partes moleculares que confirmaron tener un amplio espectro antimicrobiano contra bacterias y hongos fitopatógenos (WANG et al., 2007). La excreción de fluidos con enzimas también pueden afectar la fertilidad, viabilidad y germinación de los cistos de nematodos (BOYER et al., 2013).

3.4. Efectos indirectos: mediados por el suelo

Se ha sugerido que la creación de macroporos y compactación del suelo en las paredes de las galerías por parte de las lombrices puede impedir el movimiento de los nematodos (BOYER et al., 1999). Por otro lado, el aumento de la porosidad del suelo evita condiciones de anegamiento que puedan resultar favorables para la diseminación de hongos fitopatógenos allí presentes (BERTRAND et al., 2014; 2015).

Varios estudios aluden a que ocurren efectos en cascada, doblemente mediados por el suelo y la planta. La mejora de la estructura del suelo provocada por el rol de ingeniero ecosistémico de las lombrices, y la solubilización de nutrientes por su participación como catalizadoras de la descomposición de la materia orgánica, podrían reducir la patología o el daño indirectamente al fortalecer el estado nutricional y su sistema de defensa, y por consiguiente la salud de la planta (BERTRAND et al., 2014; 2015; BROWN et al., 2004; FRIBERG et al., 2005; DE LA PEÑA, 2009). Un mayor desarrollo radicular, conseguido por la solubilización de nutrientes y el micro-laboreo del suelo por

parte de las lombrices, diluye el daño radicular frente a una misma población de nematodos (LAFONT et al., 2007) y aumenta la resistencia de las plantas a los mismos (WURST et al., 2008).

El aumento de nutrientes disponibles para las plantas en presencia de lombrices ha sido tradicionalmente atribuido a otro efecto en cascada mediado por los microorganismos (ver sección 3.5). No obstante, las lombrices pueden tener un efecto sobre las propiedades químicas del suelo independiente de los microorganismos descomponedores del suelo. Stephens y Davoren (1997) sugirieron que la secreción de carbonato de calcio de las glándulas clacíferas influye en la solubilidad y disponibilidad de nutrientes para los vegetales. La actividad de las lombrices tiene un fuerte impacto en el ciclo del nitrógeno, ya que al ingerir grandes cantidades de suelo y residuos orgánicos, acelera la mineralización del nitrógeno (EDWARDS y BOHLEN, 1996). Wurst et al. (2006) comprobó que las lombrices aumentaron la absorción de N por parte de las plantas, aun cuando la biomasa microbiana se mantuvo incambiada.

3.5. Efectos indirectos: mediados por los organismos benéficos

Como se mencionó en las secciones 1 y 3.1, las lombrices promueven la actividad microbiana. Se ha estudiado que el número de microorganismos puede aumentar 1000 veces con el pasaje a lo largo del tracto digestivo de la lombriz (EDWARDS y FLETCHER, 1988). Clapperton et al., (2001) pudieron confirmar que la población, composición y actividad de la comunidad microbiana del suelo es afectada por la presencia de lombrices en el mismo. Muchos de estos microorganismos pueden resultar antagonistas de los patógenos o ser promotores del crecimiento vegetal. Elmer (2009) sugiere que la supresión de la verticilosis en la berenjena, el declinamiento del espárrago y la marchitez vascular del tomate fue mediada a través de un aumento en la actividad microbiológica benéfica. En este sentido, la siembra de suspensiones de suelo de la rizósfera en medios selectivos mostró mayores densidades de pseudomonads fluorescentes y de actinomicetes filamentosos en presencia de lombrices.

Gracias a su movilidad, las lombrices pueden distribuir en el suelo a estos microorganismos benéficos y ser considerado incluso como un aliado para la inoculación de los mismos, frente a una aplicación de una suspensión en superficie, estas lo distribuyen en el perfil hacia mayores profundidades, asegurando que el inóculo del microorganismo llegue hasta la rizósfera (BROWN et al., 2004; DOUBE et al., 1994; EDWARDS y BOHLEN, 1996; HUME et al., 2015; JAYASINGHE y PARKINSON, 2009; SINGER et al., 1999; STEPHENS et al., 1994a; STEPHES y DAVOREN, 1995). Recientemente se ha demostrado que las lombrices distribuyen en el suelo convenientemente virus utilizados para control biológico de larvas de lepidópteros (INFANTE-RODRÍGUEZ et al., 2016). En este sentido, debe probarse que los microorganismos seleccionados no tengan un efecto negativo sobre las lombrices, como lo hicieron Lagerlöf et al. (2015) cuando probaron que *A. caliginosa* y *A. longa* no fueron afectadas por altas dosis de una cepa de la bacteria promotora de crecimiento, *Bacillus amyloliquefaciens*. A su vez Puga-Freitas et al. (2012b) concluyeron que las lombrices pueden favorecer particularmente el desarrollo de las bacterias promotoras de crecimiento vegetal.

Algunos trabajos han mostrado que las lombrices también podrían diseminar fitopatógenos (EDWARDS y FLETCHER, 1988; MONTECCHIO et al., 2014; TOYOTA y KIMURA, 1994), o nematodos fitófagos (ELLENBY, 1945). No obstante, Doube et al. (1994) concluyen que “los efectos beneficiosos de las interacciones entre las lombrices de tierra y los microorganismos pesan más que los efectos nocivos, especialmente si se pueden idear e implementar prácticas de manejo que favorezcan a los microorganismos benéficos”. Más de 20 años después, aún siguen siendo escasos los trabajos que documentan efectos negativos a causa de la diseminación de patógenos por parte de lombrices, pudiendo deberse a una menor importancia de este fenómeno, sin descartar la posibilidad de un sesgo por parte de los investigadores en la selección de los casos para su estudio y publicación.

Las lombrices también pueden estimular macroorganismos benéficos de la fauna del suelo (micro y meso fauna). Varios autores han observado un aumento de la población de nematodos bacteriófagos y fungívoros en presencia de lombrices, muy probablemente por los aportes de nitrógeno en sus excreciones, mucus y tejido muerto, y por priorizar la ruta de descomposición (SENAPATI, 1992; ILIEVA-MAKULEK y MAKULEK 2007). Asimismo, se ha visto que generan condiciones favorables para los

depredadores naturales, los cuales atacan a los estadios larvales del taladro *Sesamia calamistis* (BOYER et al., 1999).

3.6. Efectos indirectos: mediados por las plantas

Ya se discutió en la sección 1 como las lombrices favorecen el rendimiento y la biomasa vegetal, lo cual puede ocurrir como efecto cascada por varios mecanismos indirectos mediados por los efectos que tienen las lombrices sobre el suelo (ver sección 3.4) o sobre organismos benéficos (ver sección 3.5). Al generar un ambiente que reduce las limitantes de nutrientes, agua y aire para el desarrollo vegetal, las plantas se encuentran menos vulnerables frente a las amenazas. Recientemente, además se ha descubierto que las lombrices pueden incidir sobre el sistema de defensa de la planta de un modo sistémico por varias vías, ya sea por contacto físico o químico. Por ejemplo, pequeños daños que las lombrices, *Millsonia anomala*, pueden hacer a las raíces de las plantas de arroz por su actividad en la rizósfera, pueden desencadenar una sobreexpresión del gen *lox*, implicado en el inicio de una vía de respuesta al estrés. La expresión de este gen desencadena reacciones fisiológicas que preparan a la planta para tolerar mejor el ataque de nematodos (BLOUIN et al., 2005). Jana et al. (2010) también han documentado que las lombrices de la especie *A. caliginosa* afectan la expresión de genes implicados en la proliferación celular (gen HBT) y en la respuesta al estrés (PLD α) en *Arabidopsis thaliana*.

Los oligoquetos terrestres pueden afectar a los herbívoros influyendo en las concentraciones de metabolitos secundarios y por tanto activando los mecanismos de defensa (WURST et al., 2003; et al., 2004). Esto ocurre al influir positivamente en la disponibilidad de nitrógeno en el suelo, requerido en ciertas concentraciones para la formación de estos metabolitos (en ese caso mediado por el suelo). Además hay evidencia de que puede existir al menos algún otro mecanismo, aun no dilucidado, independiente de la disponibilidad de nitrógeno (LOHMANN et al., 2009; JANA et al., 2010).

Actualmente se está investigando cómo moléculas-señal similares a las fitohormonas, encontradas en los pellets fecales de las lombrices, pueden estimular el crecimiento y el sistema de defensa de la planta, afectando las vías de señalización hormonal, comparable al efecto de las rizobacterias promotoras de crecimiento. Estas moléculas pueden ser compuestos similares a las auxinas, etileno, estimuladores de defensa de las plantas, o una combinación de estos. Este fenómeno se ha observado para otros integrantes de la fauna del suelo, como ser protozoarios y colémbolos. Aún no está claro si estas moléculas son producidas por las lombrices mismas, o por las bacterias promotoras de crecimiento vegetal, cuya proliferación fuera estimulada por las lombrices (JANA et al., 2010; CANELLAS et al., 2011; PUGA-FREITAS et al., 2012a).

4. Aplicación y perspectivas

Las lombrices forman parte del llamado control biológico de conservación o conservacionista (*conservation biological control*) definido por Eilenberg et al. (2001), debido a sus diversos efectos sobre fitopatógenos, fitófagos y parásitos. La generación de conocimientos de ecología y cría de las especies locales podría resultar en su inclusión dentro de alguna de las otras tres categorías por ellos definidas: (1) el control biológico clásico, en el cual se realiza la introducción de un enemigo natural generalmente exótico para un establecimiento permanente y el consiguiente control de la plaga; (2) el control biológico de inoculación, en el que se introduce una pequeña población de un organismo vivo, y el control se dará de manera no permanente una vez que se haya reproducido y multiplicado esa población inicial; o (3) el control por inundación, cuando el control se da exclusivamente por la liberación masiva de los organismos controladores en sí mismo.

Friberg et al. (2005) concluyeron que el manejo del suelo y el ambiente, de forma tal que favorezca la fauna benéfica, representa una posibilidad realista para una agricultura y horticultura sustentable. Sin duda, en la producción agroecológica, las lombrices se tornan un importante recurso a tomar en cuenta, que no debería ser descuidado. Además de ser el principal aliado para los productores

que no quieren o no pueden fertilizar sus suelos (VAN GROENIGEN et al., 2014), a partir de esta revisión se evidencia el aporte de las lombrices a la sanidad de las plantas por múltiples vías.

El mecanismo, por el cual ocurre el control biológico, y su eficiencia, son caso-específicos, dependiendo de la ecología tanto del patógeno o parásito, como de las especies de lombrices y especies vegetales intervinientes. Por este motivo, resulta necesaria la investigación en esta área referida a especies y condiciones locales para cada agroecosistema. En resumen, tanto los efectos directos como los indirectos son sustanciales en la supresión resultante de la enfermedad o plaga. Un aspecto interesante es que en muchos casos aquí descritos no se combate la amenaza, sino que se actúa a nivel de la resiliencia de la planta. El manejo sustentable del suelo lo mantiene sano, conservando sus elementos bióticos sanos, como lo es la fauna y la vegetación, y en mejores condiciones de resistir o sobrellevar distintos tipos de estrés biótico como lo son las plagas y las enfermedades.

En suma, las lombrices cumplen una gran diversidad de funciones en el suelo, la mayoría de las cuales están sub-estudiadas, más aún en el caso del control biológico de enfermedades y plagas. Dada la necesidad de encontrar sistemas de producción sustentables a nivel mundial y local por un lado, y el potencial que tienen las lombrices de brindar servicios ecosistémicos, por otro, la investigación en esta línea debería tomar mayor protagonismo, por las implicancias productivas y ambientales que tiene. La comprensión de los aportes que pueden realizar las diferentes lombrices locales al sistema suelo-planta-organismos asociados, así como el conocimiento de su biología y ecología permitirán diseñar manejos del suelo que favorezcan sus poblaciones de forma de aumentar su contribución positiva a los agroecosistemas.

Referencias

- AYUKE, F. O.; et al. Effects of biocontrol bacteria and earthworms on the severity of *Alternaria brassicae* disease and the growth of oilseed rape plants (*Brassica napus*). **Applied Soil Ecology**, v 117, p. 63 – 69, 2017.
- BERTRAND, M.; et al. Biocontrol of eyespot winter wheat fungal disease by an anecic earthworm *Lumbricus terrestris*, L.) In: 13th ESA CONGRESS, 13, 25-29 August 2014, Debrecen, Hungary. **Annals of event**, 2014. p. 51 -52
- BERTRAND, M.; et al. Biocontrol of eyespot disease on two winter wheat cultivars by an anecic earthworm (*Lumbricus terrestris*). **Applied Soil Ecology**, v 96, p. 33-41, 2015.
- BLOUIN, M.; et al. Belowground organism activities affect plant aboveground phenotype, including plant tolerance to parasites. **Ecology Letters**, n. 8, p. 202-208, 2005.
- BLOUIN, M.; et al. Earthworms (*Millsonia anomala*, Megascolecidae) do not increase rice growth through enhanced nitrogen mineralization. **Soil Biology & Biochemistry**, v. 38, p. 2063–2068, 2006.
- BLOUIN, M.; et al. A review of earthworm impact on soil function and ecosystem services. **European Journal of Soil Science**, v. 62, n. 4, p. 161–182, 2013.
- BONKOWSKI, S.; et al. Food preference of earthworms for soil fungi. **Pedobiologia**. v. 44, p. 666–676, 2000.
- BOUCHÉ, M.B. Strategies lombriciennes. **Ecological Bulletins, Soil Organisms as Components of Ecosystems**, v. 25, p. 122-132, 1977.
- BOYER, J.; et al. Effects of trefoil cover crop and earthworm inoculation on maize crop and soil organisms in Reunion Island. **Biology & Fertility of Soils**, v. 28, n.4, p. 364–370, 1999.
- BOYER J.; et al. Interactions between earthworms and plant-parasitic nematodes. **European Journal of Soil Biology**, v. 59, p. 43-47, 2013.
- BROWN, G. G.; et al. Effects of Earthworms on Plant Production in the Tropic. In: LAVELLE, P.; BRUSSAARD, L.; HENDRIX, P. (Org.) **Earthworm Management in Tropical Agroecosystems**. Wallingford-New York: CAB. International, 1999. p. 87-147.
- BROWN, G. G.; et al. How earthworms affect plant growth: Burrowing into the mechanisms. In: Edwards C.A. (Org.). **Earthworm ecology** (2nd ed). London: Boca Raton: CRC Press, 2004. p. 19–49.
- BROWN, G. G. How do earthworms affect microfloral and faunal community diversity? **Plant & Soil**, v. 170, n. 1, p. 209–231, 1995.
- CAMACHO VALDEZ, V.; RUIZ LUNA, A. Marco conceptual y clasificación de los servicios ecosistémicos. **Revista Bio Ciencias**, v. 1, n. 4, p. 3-15, 2012.
- CANELLAS, L. P.; et al. Probing the hormonal activity of fractionated molecular humic components in tomato auxin mutants. **Annals of Applied Biology**, p. 1-10, 2011.
- CHO, J. H.; et al. Lumbricin I, a novel proline-rich antimicrobial peptide from the earthworm: purification, cDNA cloning and molecular characterization. **Biochimica et Biophysica Acta**, v. 1408, p. 67-76, 1998.

- CLAPPERTON, M. J.; et al. Earthworms indirectly reduce the effects of take-all (*Gaeumannomyces graminis* var. *tritici*) on soft white spring wheat (*Triticum aestivum* cv. Fielder). **Soil Biology & Biochemistry**, v. 33, n. 11, p. 1531-1538, 2001.
- CUNHA, L; et al. Soil animals and pedogenesis: The role of earthworms in anthropogenic soils. **Soil Science (E)**, v.: 181, p.: 110 - 125, 2016.
- DE LA PEÑA, E. Efectos de la biota edáfica en las interacciones planta-insecto a nivel foliar. **Ecosistemas**, v. 18, n. 2, p. 64-78, 2009.
- DOUBE, B. M.; et al. Interactions between earthworms, beneficial soil microorganisms and root pathogens. **Applied Soil Ecology**, v. 1, p. 3-10, 1994.
- EDWARDS, C. A.; FLETCHER, K. E. Interactions between Earthworms and Microorganisms in Organic-matter Breakdown. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, v. 24, p. 235-247, 1988.
- EDWARDS, C. A.; BOHLEN, P.J. **The biology and ecology of earthworms**. London: Chapman and Hall, 1996. 426p.
- EDWARDS, C. A. **Earthworm ecology** (2nd ed). London: Boca Raton: CRC Press, 2004.424 p.
- EDWARDS, C. A.; et al. The influence of vermicomposts on plant growth and pest incidence. In: SOIL ZOOLOGY FOR SUSTAINABLE DEVELOPMENT IN THE 21ST CENTURY, 2004, Cairo. **Resumen de trabajos presentados**, Cairo: [s.n.] Shakir, S.H. Hanna; Mikhail, W.Z.A. (Org.), 2004. p.397-420.
- EILENBERG, J.; et al. Suggestions for unifying the terminology in biological control. **BioControl**, v. 46, p. 387-400, 2001.
- ELLENBY, C. Influence of earthworms on larval emergence in the potato-root eelworm, *Heterodra rostochiensis* Wollenweber, **Annals of Applied Biology**, v. 31, p. 332-339, 1945.
- ELMER, W. H. Influence of earthworm activity on soil microbes and soilborne diseases of vegetables. **Plant Disease**, v. 93, n. 2, p. 175–179, 2009.
- FRIBERG, H.; et al. Influence of soil fauna on fungal plant pathogens in agricultural and horticultural systems. **Biocontrol Science & Technology**, v. 15, n. 7, p. 641-658, 2005.
- HASNA, M. K.; et al. Effects of fungivorous nematodes on corky-root disease of tomato grown in compost amended soil. **Acta Agricultura Scandinavica, Section B., Plant & Soil Science**, v. 58, p. 145-153, 2008.
- HIRST, J. M.; STEDMAN, O. J. The epidemiology of apple scab (*Venturia inaequalis* (Cke) Wint). **Annals of Applied Biology**, v. 50, p. 551-567, 1962.
- HUME, E. A.; et al. Alleviation of takeall in wheat by the earthworm *Aporrectodea caliginosa* (Savigny). **Applied Soil Ecology**, v. 90, p. 18–25, 2015.
- ILIEVA-MAKULEC, K.; MAKULEC, G. Does the activity of the earthworm *Aporrectodea caliginosa* modify the plant diversity effect on soil nematodes? **European Journal of Soil Biology**, v. 43, p. 157–164, 2007.
- INFANTE-RODRÍGUEZ, D. A.; et al. Earthworm mediated dispersal of baculovirus occlusion bodies: Experimental evidence from a model system. **Biological Control**, v. 100, p. 18–24, 2016.
- JANA, U.; et al. Earthworms influence the production of above- and belowground biomass and the expression of genes involved in cell proliferation and stress responses in *Arabidopsis thaliana*. **Soil Biology & Biochemistry**, v. 42, p. 244–252, 2010.
- JAYASINGHE, B. A. T. D.; PARKINSON, D. Earthworms as the vectors of actinomycetes antagonistic to litter decomposer fungi. **Applied Soil Ecology**, v. 43, p.1–10, 2009.
- JOHNSON, D. L.; SCHAETZL, R. J. Differing views of soil and pedogenesis by two masters: Darwin and Dokuchaev. **Geoderma**. p. 237–238, 2015.
- JONES, C. G.; et al. Organisms as ecosystem engineers. **Oikos**, v. 69, p. 373-386, 1994.
- JORGE-ESCUADERO, G.; et al. Contribution of anecic and epigeic earthworms to biological control of *Fusarium graminearum* in wheat straw. **S/p**.
- KENNEL, W. The role of the earthworm *Lumbricus terrestris* in integrated fruit production, **Acta Horticulturae**, v. 285, p. 149-156, 1990.
- LAFONT, A.; et al. Effects of the earthworm *Pontoscolex corethrurus* on banana plants infected or not with the plant-parasitic nematode *Radopholus similis*. **Pedobiologia**, v. 51, p. 311–318, 2007.
- LAGERLÖF, J.; et al. Potential side effects of biocontrol and plant-growth promoting *Bacillus amyloliquefaciens* bacteria on earthworms. **Applied Soil Ecology**, v. 96, p. 159 – 164, 2015.
- LAGERLÖF, J.; et al. Interaction between a fungal plant disease, fungivorous nematodes and compost suppressiveness. **Acta Agricultura Scandinavica Section B – Soil & Plant Science**, v. 61, p. 372-377, 2011.
- LAGERLÖF, J.; et al. Earthworms influenced by reduced tillage, conventional tillage and energy forest in Swedish agricultural field experiments. **Acta Agricultura Scandinavica Section B – Soil & Plant Science**, v. 62, p. 235-244, 2012.
- LAING, J. E.; et al. Leaf burial by the earthworm, *Lumbricus terrestris* (Oligochaeta: Lumbricidae), as a major factor in the population dynamics of *Phyllonorycter blancardella* (Lepidoptera: *Gracillariidae*) and its parasites. **Environmental Entomology**, v. 15, p. 321-326, 1986.
- LAVELLE, P. Earthworm activities and the soil system. **Biology & Fertility of Soils**, v. 6, p. 237-251, 1988.

- LAVELLE, P. Faunal activities and soil processes: Adaptive strategies that determine ecosystem function. **Advances in Ecological Research**, v. 27, p. 93–132, 1997.
- LAVELLE, P.; SPAIN A. V. **Soil ecology**. Boston-Massachusetts: Kluwer Academic, 2001. 654pp.
- LEE, K. **Earthworms: Their Ecology and Relationships with Soils and Land Use**. New York: Academic Press, 1985. 411p.
- LOHMANN, M.; et al. Decomposers and root feeders interactively affect plant defence in *Sinapis alba*. **Oecologia**, v. 160, p. 289–298, 2009.
- MEGHVANSI, M. K.; et al. Assessing the Role of Earthworms in Biocontrol of Soil-Borne Plant Fungal Diseases. In: Ayten Karaca (Org.) **Biology of Earthworms**. Noida, UP: Springer, 2011. p. 173-190.
- MONTECCHIO, L.; et al. Potential spread of forest soil-borne fungi through earthworm consumption and casting. **iForest** (early view): e1-e7, 2014.
- MOODY, S.; et al. Fate of some fungal spores associated with wheat straw decomposition on passage through the guts of *Lumbricus terrestris* and *Aporrectodea longa*. **Soil Biology & Biochemistry**, v. 28, n.4/5, p. 533-537. 1996.
- NAKAMURA, Y.; et al. Influence of the earthworm *Pheretima hilgendorfi* (Megascolecidae) on *Plasmodiophora brassicae* clubroot galls of cabbage seedlings in pot. **Edaphologia**, v. 54, p. 39-41, 1995.
- NAKAMURA, Y. Interactions between earthworms and microorganisms in biological control of plant root pathogens. **Farming Japan**, v. 30, n. 6, p. 37-43, 1996.
- NEWINGTON, J. E.; et al. Potential Effects of Earthworms on Leaf-Chewer Performance. **Functional Ecology**, v. 18, n. 5, p. 746-751, 2004.
- NIKLAS, J.; KENNEL, W. The role of the earthworm, *Lumbricus terrestris* (L.) in removing sources of phytopathogenic fungi in orchards, **Gartenbauwissenschaft**, v. 46, p. 138-142, 1981.
- OLDENBURG, E.; et al. Impact of the earthworm *Lumbricus terrestris* on the degradation of *Fusarium*-infected and deoxynivalenol-contaminated wheat straw. **Soil Biology & Biochemistry**, v. 40, p. 3049-3053, 2008.
- POVEDA, K.; et al. Effects of decomposers and herbivores on plant performance and aboveground plant–insect interactions. **Oikos**, v. 108, p. 503–510, 2005.
- PUGA-FREITAS, R.; et al. Signal molecules mediate the impact of the earthworm *Aporrectodea caliginosa* on growth, development and defence of the plant *Arabidopsis thaliana*. **Plos One**, v. 7, n. 12, p. 1-10, 2012a.
- PUGA-FREITAS, R.; et al. Transcriptional profiling of wheat in response to take-all disease and mechanisms involved in earthworm’s biocontrol effect. **European Journal of Plant Pathology**, v. 144, p. 155–165, 2016.
- PUGA-FREITAS, R.; et al. Control of Cultivable IAA-producing bacteria by the plant *Arabidopsis thaliana* and the earthworm *Aporrectodea caliginosa*. **Applied & Environmental Soil Science**, p. 1-4, 2012b.
- RAW, F. Studies of earthworm populations in orchards. **Annals of Applied Biology**, v. 50, p. 389-404, 1962.
- RUESS, L.; et al. Food preference of a fungal-feeding *Aphelenchoides* species. **Nematology**, v. 2, p. 223-230, 2000.
- SCHEU, S. Effects of earthworms on plant growth: patterns and perspectives. **Pedobiologia**, v. 47, p. 846–856, 2003.
- SCHIEDECK, G.; et al. Densidade e biomassa de minhocas em pomar de pessegueiro sob diferentes manejos do solo. **Revista Brasileira de Agroecologia**, v. 4, n. 2, p. 2725-2728, 2009a.
- SCHIEDECK, G.; et al. Percepção de agricultores sobre o papel das minhocas nos agroecossistemas. **Revista Brasileira de Agroecologia**, v. 4, n. 2, p. 856-859, 2009b.
- SCHRADER, S.; et al. Biological control of soil-borne phytopathogenic fungi and their mycotoxins by soil fauna. A review. **Bulletin UASMV serie Agriculture**, v. 70, n. 29, p. 291-298, 2013.
- SENAPATI, B.K. Biotic interactions between soil nematodes and earthworms. **Soil Biology & Biochemistry**, v. 24, p. 1441–1444, 1992.
- SHIPITALO, J. M.; LE BAYON, R. C. Quantifying the Effects of Earthworms on Soil Aggregation and Porosity. In: Edwards C. A. (Org.), **Earthworm ecology** (2nd ed). London: Boca Raton: CRC Press, 2004. p. 19–49.
- SIMSEK-ERSAHIN, Y. The Use of Vermicompost Products to Control Plant Diseases and Pests. In: Ayten Karaca (Org.) **Biology of Earthworms**. Noida, UP: Springer, 2011. p. 191-214.
- SINGER, A. C.; et al. Use of an anecic earthworm, *Pheretima hawayana*, as a means for delivery of fungal biocontrol agents. **Pedobiologia**, v. 43, p. 771-775, 1999.
- STEPHENS, P. M.; et al. Reduced severity of *Rhizoctonia solani* disease on wheat seedlings associated with the presence of the earthworm *Aporrectodea trapezoides* (Lumbricidae). **Soil Biology & Biochemistry**, v. 25, p. 1477-1484, 1993.
- STEPHENS, P. M.; et al. Influence of the earthworms *Aporrectodea rosea* and *Aporrectodea trapezoides* on *Rhizoctonia* disease of wheat seedlings and the interaction with a surface mulch of cereal/pea straw. **Soil Biology & Biochemistry**, v. 26, p. 1285-1287, 1994a.
- STEPHENS, P. M.; et al. Field evidence for reduced severity of *Rhizoctonia* bare patch disease of wheat, due to the presence of the earthworms *Aporrectodea rosea* and *Aporrectodea trapezoides*. **Soil Biology & Biochemistry**, v. 26, p. 1495-1500, 1994b.
- STEPHENS, P. M.; et al. Ability of the lumbricid earthworms *Aporrectodea rosea* and *A. trapezoides* to reduce the severity of take-all under greenhouse and field conditions. **Soil Biology & Biochemistry**, v. 26, p. 1291-1297, 1994c.

- STEPHENS, P. M.; DAVOREN, C. W. Effect of the lumbricid earthworm *Aporrectodea trapezoides* on wheat grain yield in the field, presence or absence of *Rhizoctonia solani* and *Gaumannomyces graminis var tritici*. **Soil Biology & Biochemistry**, v. 33, n.11, p. 1531–1538, 1995.
- STEPHENS, P. M.; DAVOREN, C. W. Influence of the earthworm *Aporrectodea trapezoides* and *A. rosea* on the disease severity of *Rhizoctonia solani* on subterranean clover and ryegrass. **Soil Biology & Biochemistry**, v. 29, p. 511-516, 1997.
- TAO, J.; et al. Earthworms change the abundance and community structure of nematodes and protozoa in a maize residue amended rice–wheat rotation agro-ecosystem. **Soil Biology & Biochemistry**, v. 41, p. 898–904, 2009.
- TOYOTA, K.; KIMURA, M. Earthworms disseminate a soil-borne plant pathogen, *Fusarium oxysporum* f. sp. *Raphani*. **Biology & Fertility of Soils**, v. 18, p. 32-36, 1994.
- VAN GROENIGEN, J. W.; et al. Earthworms increase plant production: a meta-analysis. **Scientific Reports-Nature**, v. 4, p. 1-7, 2014.
- WANG, C.; et al. A novel antimicrobial vermipeptide family from earthworm *Eisenia fetida*. **European Journal of Soil Biology**, v. 43, p. 127-134, 2007.
- WANG, C.; et al. Function of mucilaginous secretions in the antibacterial immunity system of *Eisenia fetida*. **Pedobiologia**, v. 54, p.57–62, 2011.
- WARDLE, D.A.; et al. Linking Aboveground and Belowground Communities: The Indirect Influence of Aphid Species Identity and Diversity on a Three Trophic Level Soil Food Web. **Oikos**, v. 107, n. 2, p. 283-294, 2004.
- WOLFARTH, F.; et al. Earthworms promote the reduction of *Fusarium* biomass and deoxynivalenol content in wheat straw under field conditions. **Soil Biology & Biochemistry**, v. 43, p. 1858-1865, 2011a.
- WOLFARTH, F.; et al. Contribution of the endogeic earthworm species *Aporrectodea caliginosa* to the degradation of deoxynivalenol and *Fusarium* biomass in wheat straw. **Mycotoxin Research**, v. 27, p. 215–220, 2011b.
- WURST, S.; et al. Effects of earthworms and organic litter distribution on plant performance and aphid reproduction. **Oecologia**, v. 137, p. 90–96, 2003.
- WURST, S.; et al. Combined effects of earthworms and vesicular-arbuscular mycorrhizas on plant and aphid performance. **New Phytologist**, v. 163, p. 169–176, 2004.
- WURST, S.; et al. Effects of belowground biota on primary and secondary metabolites in *Brassica oleracea*. **Chemoecology**, v. 16, p. 69–73, 2006.
- WURST, S.; et al. Earthworms counterbalance the negative effect of microorganisms on plant diversity and enhance the tolerance of grasses to nematodes. **Oikos**, v. 117, p. 711–718, 2008.
- WURST, S. Effects of earthworms on above- and belowground herbivores. **Applied Soil Ecology**, v. 45, p. 123–130, 2010.
- YEATES, G.W. Influence of earthworms on soil nematode populations. **Annual Abstracts Society of Nematologists, Journal of Nematology**, v. 12, n. 4, p. 242-242, 1980.
- YEATES, G.W. Soil nematode populations depressed in the presence of earthworms. **Pedobiologia**, v. 22, p. 191–195, 1981.
- ZERBINO, M.S. **Evaluación de la densidad, biomasa y diversidad de la macrofauna del suelo en diferentes sistemas de producción**. 92p. Tesis (Maestría en Ciencias Ambientales) - Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, 2005.
- ZERBINO M.S.; et al. Evaluación de la macrofauna del suelo en sistemas de producción en siembra directa y con pastoreo. **Agrociencia (Uruguay)**, v. 1, p. 44-55, 2008.
- ZERBINO M.S. Evaluación de la macrofauna del suelo en rotaciones cultivo-pasturas con laboreo convencional. **Acta Zoológica Mexicana**, 26:189-202, 2010.