

## Selección de cepas de hongos nematófagos nativas de suelos agrícolas y pecuarios de Guanajuato

Maria Paula Witrago-Cruz<sup>1</sup>, Sergio Uriel Gutiérrez-Velázquez<sup>1</sup>, Ana Martha Cruz-Avalos<sup>1</sup>

<sup>1</sup> División de Ciencias de la Vida Campus Irapuato-Salamanca  
am.cruz@ugto.mx

### Resumen

El objetivo del presente estudio fue seleccionar e identificar hongos nematófagos por el crecimiento radial de cepas nativas de suelos agrícolas y pecuario del estado de Guanajuato. Se recolectaron diez muestras de suelos mediante la técnica de cinco oros a 20cm de profundidad, de las cuales seis (60%) resultaron positivas a hongos nematófagos. El aislamiento se realizó en medios de Agar-Agua (AA) y Agar Papa Dextrosa (PDX) y las cepas se incubaron a 25 y 30°C durante cinco días. Los resultados mostraron que las cepas SP-12 y SP-19 presentaron el mayor crecimiento radial a 25°C, alcanzando los 35 mm en medios PDX. a 30°C, la cepa SP-19 mantuvo un desarrollo importante en ambos medios, mientras que la cepa SA-01 tuvo mejor crecimiento en AA y en la cepa HE-24 mostrando así un mayor crecimiento en PDX. En general, a partir de suelos agrícolas fue posible aislar diversas cepas, las cuales mostraron variaciones en su crecimiento radial dependiendo del medio de cultivo y la temperatura utilizada. En particular, el crecimiento expresado en mm/día fue mayor cuando se empleó como medio de cultivo agar-agua y se mantuvo la incubación a una temperatura de  $25 \pm 1$  °C. se observó que la temperatura y el tipo de medio influyen significativamente en el crecimiento de las cepas por lo que representa una alternativa para el control biológico de nematodos fitoparásitos.

**Palabras clave:** Suelos, Aislamiento, Hongos nematófagos, Nematodos, Control Biológico.

### Introducción

Los nematodos parásitos de plantas y animales son gusanos causantes de importantes pérdidas a nivel global (Jaubert *et al.*, 2019); estos mismos organismos del suelo desempeñan un papel fundamental dentro de la red trófica (Ferris, 2010). Se estima que, a nivel global, la densidad promedio de nematodos en la superficie terrestre es aproximadamente  $4,4 \pm 0,64 \times 10^{20}$  individuos, esta elevada densidad destaca su importancia en los procesos ecosistémicos, ya que desempeñan un papel esencial en las redes tróficas edáficas, facilitando los ciclos de nutrientes y contribuyendo al correcto funcionamiento de los ecosistemas terrestres (Van Den Hoogen *et al.*, 2019).

Los nematodos fitoparásitos representan plagas de gran relevancia dentro de la agricultura, son las responsables de pérdidas anuales de más de 100 mil millones de dólares a nivel global (Kantor *et al.*, 2022). Martínez-Gallardo *et al.* (2019) indican que *Meloidogyne enterolobii* es la especie predominante en zonas productoras de jitomate del estado de Sinaloa, con una incidencia superior al 80% en las áreas muestreadas, sin embargo, se han reportado que los cultivos nacionales de exportación como el jitomate, chile y café son afectados por infecciones de *M. enterolobii* y *M. paranaensis*, lo que genera serios impactos económicos para los agricultores. En los diversos ciclos, los nematodos, pueden ser parasitarios o depredados por numerosos organismos del suelo incluyendo hongos nematófagos (Raja *et al.*, 2020). Estos organismos consumidores muestran diversidad de alimentación y estrategias adaptativas, incluyendo la predación, parasitismo y competencia, para aprovechar la materia y energía de sus presas, indispensables para su desarrollo, mantenimiento y reproducción (Donohue *et al.*, 2016).

Los hongos predadores, conocidos como hongos nematófagos poseen la capacidad de atraer y retener a sus presas en proximidad de sus estructuras de captura mediante la emisión de compuestos volátiles, como furanonas y pironas, que simulan señales de alimentación y reproducción emitidas por los nematodos (Wang *et al.*, 2018), la formación de dichas estructuras está condicionada por factores tanto bióticos como abióticos, incluyendo el nivel de oxígeno, pH, luz, temperatura, así como compuestos excretados por los nematodos (Ocampo- Gutiérrez *et al.*, 2020). Hsueh *et al.* (2012) determinaron que la sensibilidad a los ascáridos podría ser exclusiva de *Arthrobotrys oligospora*. La generación de estas estructuras fúngicas de los hongos nematófagos implica los procesos de comunicación celular y fusión de hifas (Youssar *et al.*, 2019), inicialmente las células fúngicas se adhieren firmemente a la cutícula del nematodo, lo que permite su inmovilización (Lipke, 2018).

Se reconoce que el uso de microorganismos, especialmente de hongos nematófagos, es ampliamente aprovechado dentro del manejo integrado de plagas agrícolas, por su alta eficacia biocida, su bajo impacto residual, su capacidad de actuar sinérgicamente al combinar diferentes cepas (Jiménez-Ortega *et al.*, 2024). Su capacidad de crecimiento en el ambiente permite el control natural de los nematodos, reduciendo así la dependencia de nematicidas químicos (Bidaudet *et al.*, 2021). Especies como *A. oligospora* y *Arthrobotrys musiformis* incrementan óptimamente entre los 25 y 30 °C en medios como PDA y Agar Agua (Carreras-Villaseñor *et al.*, 2022). Estos resultados respaldan su uso en biocontrol debido a que gran parte del territorio mexicano se encuentra en esos límites de temperatura, además destacando por su adaptabilidad a diferentes sustratos, puesto que se requieren más estudios para mejorar su supervivencia y establecimiento en campo, donde factores como la humedad y la competencia microbiana afectan su eficacia (Ye *et al.*, 2021). Por lo anterior, el objetivo de la presente investigación fue seleccionar e identificar hongos nematófagos por el crecimiento radial de cepas nativas de suelos agrícolas y pecuarios del estado de Guanajuato.

## Materiales y métodos

### Lugar de experimentación

El estudio se realizó en dos etapas: En la primera etapa se recolectaron muestras de suelos de predios pecuarios y parcelas agrícolas, las cuales fueron trasladadas al laboratorio. En la segunda etapa el análisis se realizó en el laboratorio de Producción y salud animal de la División de Ciencias de la Vida en el campus Irapuato-Salamanca de la Universidad de Guanajuato.

### Recolección de muestras

Para la recolección de muestras de suelo se utilizó la técnica de cinco oros a una profundidad de 20 cm, primeramente, se retiraron los restos de vegetales y de excremento, se obtuvo 1 kg de muestra formada por 5 submuestras de aproximadamente 200 g (Yang *et al.*, 2023). En caso de suelos agrícolas en periodo de cultivo se procuró la toma de muestra cercana a las raíces de los cultivos agrícolas (Xiang *et al.*, 2010).

### Obtención de hongos nematófagos

Para la obtención de hongos nematófagos, inicialmente las muestras de suelos (agrícolas y pecuarias) se pasaron por un cedazo para eliminar restos de raíces y piedras, posteriormente fueron colocadas en cajas Petri de 50 mm, previamente sanitizadas con etanol al 70 % y papel filtro estéril. La dispersión de suelo en la caja se realizó mediante el método de espolvoreado en placa (Tarigan *et al.*, 2020). Las claves de identificación internas consistieron en su origen (S= suelo; H= heces), número de muestra (01-10). Todas las muestras inoculadas se mantuvieron bajo condiciones de humedad permanente con agua destilada estéril, oscuridad y temperatura ambiente de  $25 \pm 1$  °C (Ojeda-Robertos *et al.*, 2019; Tarigan *et al.*, 2020).

Las muestras con presencia de hifas erectas o semi-erectas con conidios correspondientes a formas ovoides, fusiformes o elípticos con coloración transparente a la observación en el microscopio compuesto se consideraron positivas (Wijayawardene *et al.*, 2020).

## Aislamiento de hongos nematófagos

Las cajas de Petri con suelos positivas a hongos nematófagos se seleccionaron para su aislamiento. Estas muestras se inocularon en medio de cultivo agar-agua en cajas de Petri de 90 mm, mediante la técnica de picadura, se rotularon e incubaron a  $26 \pm 1$  °C. Este procedimiento se realizó hasta obtener un cultivo puro (Senanayake et al., 2020).

## Identificación morfológica de las especies del hongo nematófago

A los 5 días del aislamiento, se describió la morfología y morfometría de los hongos nematófagos aislado, de acuerdo a las claves de identificación de especies de Haard, (1968) Singh et al. (2005) y Yu et al. (2014).

## Determinación del crecimiento radial de hongos nematófagos

El crecimiento radial se realizó a partir de los aislamientos monospóricos con una concentración de  $1 \times 10^6$  conidios/mL y se colocaron 100  $\mu\text{L}$  de la suspensión en una caja de Petri de 90 mm con agar-agua. Posteriormente se distribuyó sobre la superficie del medio de cultivo con ayuda de un dispersor celular manual y un asa de triángulo. Las cajas se incubaron a 25 y  $30 \pm 1$  °C durante siete días hasta obtener un crecimiento de micelio sin esporulación en toda la superficie de la caja de Petri. Se obtuvieron círculos de 10 mm de diámetro con un sacabocados, los cuales fueron colocados de manera inversa sobre el centro de una nueva caja de Petri de 90 mm de diámetro con medio de cultivo agar-agua y agar-papa dextrosa. Se realizó en triplicado con un testigo negativo. La lectura del crecimiento radial se obtuvo con ayuda de un paquímetro digital tomando como referencia cuatro puntos cardinales para cada caja. Las mediciones se realizaron cada 24 horas durante cinco días (Ruelas-Ayala et al., 2013).

## Resultados

### Aislamiento de hongos nematófagos

De acuerdo con los procedimientos establecidos para la recolección y análisis de datos de muestras destinadas al aislamiento de hongos nematófagos, se examinaron un total de diez suelos de distintos orígenes, incluyendo suelos agrícolas, heces y suelos de origen pecuario. De las diez muestras procesadas, seis (60%) mostraron crecimiento de hongos nematófagos (cuadro 1).

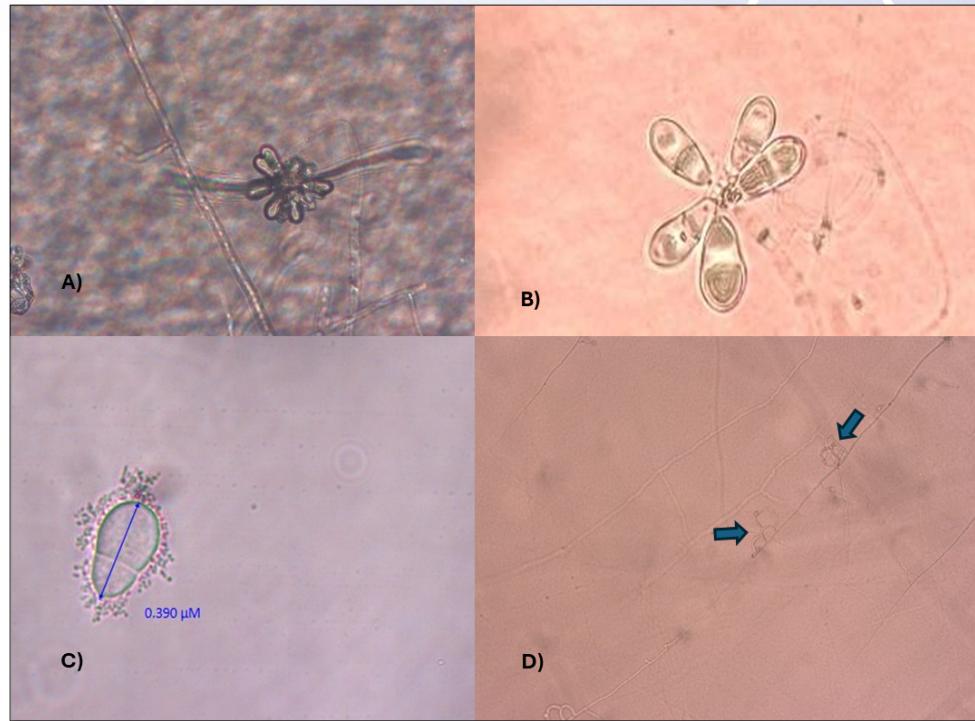
**Cuadro 1.** Sitos de recolección de muestras de suelos en el estado de Guanajuato para el aislamiento de hongos nematófagos.

Código cepa	Cultivo/Animal	Municipio	Coordenadas
SA-01	Trigo	Valle de Santiago	20°24'29"N 101°11'18"W
SA-05	Maíz	Valle de Santiago	20°25'37"N 101°10'17"W
SA-11	Fresa	Irapuato	20°36'17"N 101°21'38"W
SP-12	Llama pelo blanco	Irapuato	20°39'16"N 101°19'53"W
SA-13	Avena	Jerécuaro	20°13'01"N 100°27'05"W
SA-16	Área Verde	Irapuato	20°44'28"N 101°19'55"W
SP-17	Ovino	Salamanca	20°29'45"N 101°13'08"W
SP-19	Bovino	Tarimoro	20°19'14"N 100°45'12"W
SP-23	Bovino	Tarimoro	20°16'55"N 100°44'31"W
HE-24	Equino	Irapuato	20°41'05"N 101°21'44"W

#### Identificación morfológica de especies de hongos nematófagos

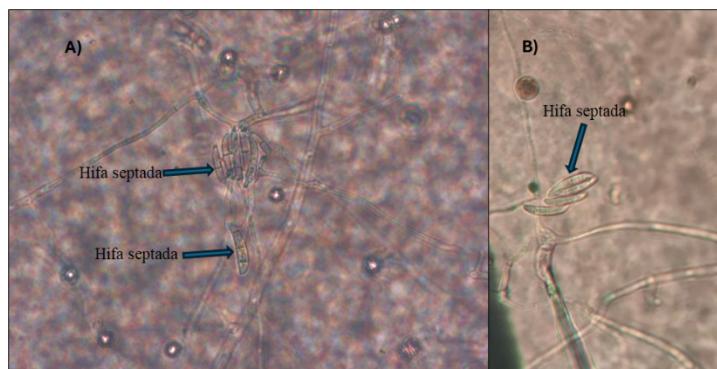
De acuerdo con los análisis realizados, las especies identificadas correspondieron al género *Arthrobotrys* spp. Basándose en las características morfológicas observadas, se logró clasificar dos especies dentro de este género. Estos hallazgos concuerdan con lo reportado por Alfaro Gutiérrez *et al.* (2016) donde destacan los caracteres morfológicos de especies dentro del género *Arthrobotrys*.

Las características presentes fueron hifas ocasionalmente ramificadas, erectas con múltiples agrupaciones de entre 5 y 12 conidios transparentes con forma ovoide y cónica a lo largo de la hifa, fue sugerente a *A. oligospora* (Figura 1).



**Figura 1.** Caracterización morfológica de estructuras conidiales en *Arthrobotrys oligospora*. A) Estructura conidiogénica: Se observa el racimo conidial erecto y ramificado, portando conídios en disposición alterna en los ápices de las ramificaciones. B) Morfología conidial: Los conídios presentan una forma elipsoidal a ovoidal, con una base truncada. C) Conidio: Unicelular y un tamaño uniforme que varía de longitud. D) Redes adhesivas: Forman redes tridimensionales complejas óptimo para atrapar nematodos. (Autoría propia).

Otra de las especies identificadas morfológicamente fue *A. musiformis*, presentando hifas septadas y conidios curvos y ovoide, todos los conidios se observaron en la parte más alta de la hifa, presentando conidios curvos (Figura 2).



**Figura 2.** Caracterización morfológica de estructuras conidiales de *Arthrobotrys musiformis*. A) Estructura conidiogénica: Se observa el conidio de disposición erecta terminado en una estructura ramificada que sostiene agrupaciones de conídios. B) Morfología conidial: Cada conidio presenta una estructura bicelular, donde las dos células quedan marcadas hasta por tres septos transversales visibles. (Autoría propia).

### Crecimiento radial

El medio PDX demostró ser el más favorable para las cepas SP-12 y SP-19 ya que alcanzaron el límite de crecimiento dentro de la caja Petri con 35 mm, así como para la cepa HE-24 obteniendo un crecimiento de 33.4 mm. Por otro lado, el AA mostró resultados sobresalientes para SA-16 y SP-17.

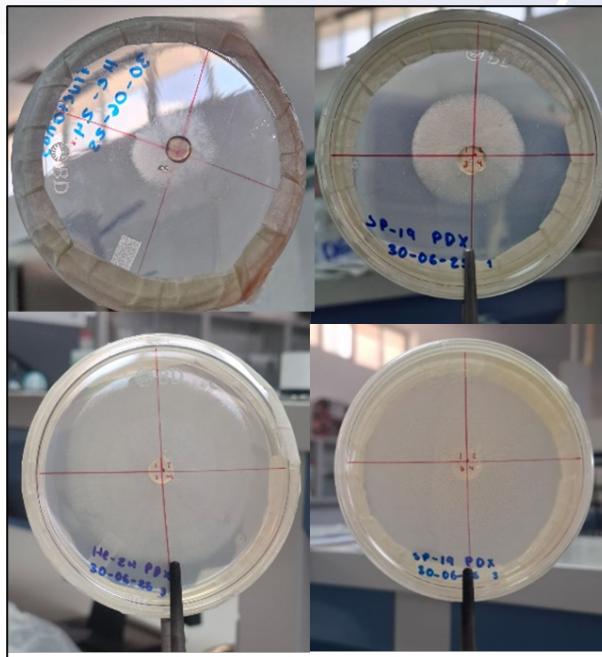


Figura 3. Evaluación del crecimiento radial de múltiples cepas en placas de Petri durante los períodos de incubación en agar agua. (Autoría propia).

De acuerdo a las mediciones que se realizaron al crecimiento radial la cepa control S0-T no mostró desarrollo en ninguna condición; a 25°C, las cepas SP-12 y SP-19 presentaron el mayor crecimiento, con un crecimiento radial de 32.48 y 31.23 mm en AA respectivamente y ambos de 35 mm en PDX A 30°C la cepa SP-19 mantuvo un crecimiento en ambos medios, 31.6 y 32.3 mm respectivamente. La cepa HE-24 presentó un comportamiento mejor en PDX a temperatura de 25°C, con medición de 33.4 mm. La temperatura de 25°C generalmente más favorable para las cepas de hongos nematófagos evaluadas (Cuadro 2).

**Cuadro 2.** Crecimiento radial de cepas nativas de suelos agrícolas y pecuarios del estado de Guanajuato a las temperaturas de 25 y 30°C.

<b>Cepa</b>	<b>Especie</b>	<b>Medios de cultivo</b>			
		<b>25°C</b>		<b>30°C</b>	
<b>Cepa</b>		<b>AA</b>	<b>PDX</b>	<b>AA</b>	<b>PDX</b>
S0-T	<i>A. Oligospora</i>	0.00	0.00	0.00	0.00
SA-01	<i>A. Oligospora</i>	23.13	22	25.3	13
SA-16	<i>A. Oligospora</i>	31.11	22.3	16.3	8.5
SP-12	<i>A. Oligospora</i>	32.48	35	23.2	21.4
SP-17	<i>A. Oligospora</i>	30.93	28.3	22.5	22.1
SP-19	<i>A. Oligospora</i>	31.23	35	31.6	32.3
HE-24	<i>A. Oligospora</i>	27.85	33.4	17.4	29.3

S0-T=suelo cero testigo; SA=suelo agrícola; SP=suelo pecuario; HE=heces equinas; AA=agar agua; PDX= agar papa-dextrosa

**Cuadro 3.** Evaluación del crecimiento radial por día de cepas nativas de suelos agrícolas y pecuarios de hongos nematófagos sobre diferentes medios de cultivo a 25°C.

Cepa	Especie	Medio	Días de medición				
			1	2	3	4	5
S0-T	<i>A. Oligospora</i>	AA	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
		PDX	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
SA-01	<i>A. Oligospora</i>	AA	0.8	4.5	10.2	17.5	23.3
		PDX	2.0	7.3	10.2	16.6	22.0
SA-16	<i>A. Oligospora</i>	AA	3.5	11.1	18.1	24.4	31.2
		PDX	1.8	7.3	13.5	19.0	22.3
SP-12	<i>A. Oligospora</i>	AA	1.1	7.0	16.2	25.2	32.5
		PDX	3.4	9.5	20.0	35.0	35.0
SP-17	<i>A. Oligospora</i>	AA	2.2	9.0	15.6	21.5	30.9
		PDX	1.2	4.6	11.0	22.4	28.3
SP-19	<i>A. Oligospora</i>	AA	1.8	8.0	20.2	27.6	31.2
		PDX	2.2	10.7	19.0	34.0	35.0
HE-24	<i>A. Oligospora</i>	AA	1.3	5.0	14.4	21.6	27.9
		PDX	2.1	7.3	16.3	32.4	33.4

S0-T=suelo cero testigo SA=suelo agrícola; SP=suelo pecuario; HE=heces equinas; AA=agar agua; PDX=agar papa-dextrosa.

El cuadro 4 muestra el resultado del crecimiento radial a 30 °C de seis cepas de *A.oligospora* cultivadas en AA y PDX durante cinco días de incubación. La cepa control S0-T no presentó desarrollo en ninguno de los medios. Entre las cepas de origen agrícola (SA), la SA-01 mostró un crecimiento en AA de 25.3 mm y en PDX 13.0 mm, la cepa SA-16 presentó un desempeño moderado en ambos medios con una diferencia en AA con 16.2 mm. Las cepas de origen pecuario (SP) presentaron comportamientos diferenciados como las cepas SP-12 y SP-17 mostrando patrones de crecimiento similares en ambos medios, mientras que SP-19 destacó como la de mejor rendimiento alcanzando 31.6mm en AA y 32.2 en PDX.

**Cuadro 4.** Evaluación del crecimiento radial por día de cepas nativas de suelos agrícolas y pecuarios de hongos nematófagos sobre diferentes medios de cultivo a 30°C

Cepa	Especie	Medio	Días de medición 30 °C				
			1	2	3	4	5
S0-T	<i>A. Oligospora</i>	AA	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
		PDX	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
SA-01	<i>A. Oligospora</i>	AA	2.1	4.4	7.8	11.7	25.3
		PDX	0.7	1.7	3.8	8.8	13.0
SA-16	<i>A. Oligospora</i>	AA	4.1	6.0	6.5	12.5	16.2
		PDX	0.9	6.3	6.6	7.6	8.5
SP-12	<i>A. Oligospora</i>	AA	1.8	6.9	10.6	12.2	23.2
		PDX	0.6	5.5	9.6	10.4	21.4
SP-17	<i>A. Oligospora</i>	AA	1.4	3.8	8.7	9.8	22.5
		PDX	1.0	4.4	7.3	9.7	22.1
SP-19	<i>A. Oligospora</i>	AA	3.2	11.6	15	25.8	31.6
		PDX	3.5	11.0	11.2	26.1	32.3
HE-24	<i>A. Oligospora</i>	AA	3.6	6.6	5.6	14.2	17.4
		PDX	1.9	2.8	7.1	20.7	29.3

S0-T=suelo cero testigo; SA=suelo agrícola; SP=suelo pecuario; HE=heces equinas; AA=agar agua; PDX=agar papa-dextrosa

Las seis cepas evaluadas demostraron un desempeño satisfactorio de velocidad y extensión radial, particularmente, en el presente estudio, cuando se cultivaron tanto en agar agua como en agar papa dextrosa.

## Conclusión

Los suelos agrícolas y pecuarios del estado de Guanajuato tienen presencia de hongos nematófagos del género *Arthrobotrys* spp. Se logró aislar cepas de hongos nematófagos de suelos agrícolas y pecuarios del estado de Guanajuato y el crecimiento radial varió de acuerdo con el medio de cultivo y temperatura, el crecimiento de mm/día se favoreció en medio de cultivo agar-agua y 25 ± 1 °C de temperatura.

## Referencias

- Alfaro Gutiérrez, I. C., Mendoza de Gives, P., Liébano Hernández, E., López Arellano, M. E., Valero Coss, R. O., & Hernández Velázquez, V. M. (2016). Hongos nematófagos (Oribiliales) capturando, destruyendo y alimentándose de larvas histiotrópicas de *Haemonchus contortus* (Nematoda: Trichostrongylidae). *Scientia Fungorum*, 3(33), 29–35. <https://doi.org/10.33885/sf.2011.3.1078>
- Bidaud, A.-L., Schwarz, P., Herbreteau, G., & Dannaoui, E. (2021). Techniques for the Assessment of In Vitro and In Vivo Antifungal Combinations. *J. Fungi*, 7, 113. <https://doi.org/10.3390/jof7020113>
- Carreras-Villaseñor, N., Rodríguez-Haas, J. B., Martínez-Rodríguez, L. A., Pérez-Lira, A. J., Ibarra-Laclette, E., Villafán, E., Castillo-Díaz, A. P., Ibarra-Juárez, L. A., Carrillo-Hernández, E. D., & Sánchez-Rangel, D. (2022). Characterization of Two *Fusarium solani* Species Complex Isolates from the Ambrosia Beetle *Xylosandrus morigerus*. *Journal of Fungi*, 8(3), 231. <https://doi.org/10.3390/jof8030231>
- Donohue, I., Hillebrand, H., Montoya, J. M., Petachy, O. L., Pimm, S. L., Fowler, M. S., Healy, K., Jackson, A. L., Lurgi, M., McClean, D., O'Connor, N. E., O'Gorman, E. J., & Yang, Q. (2016). Navigating the complexity of ecological stability. *Ecology Letters*, 19(9), 1172–1185. <https://doi.org/10.1111/ele.12648>
- Ferris, H. (2010). Contribution of nematodes to the structure and function of the soil food web. *J Nematol*, 42(1), 63–7.
- Haard, L. (1968). Taxonomic on the genus *Arthrobotrys corda*. *Mycologia*, 60, 1140–1159. <https://doi.org/10.1080/00275514.1968.12018681>
- Hsueh, Y., Mahanti, P., Schroeder, F. C., & Sternberg, P. W. (2012). Nematode-Trapping Fungi Eavesdrop on Nematode Pheromones. *Current Biology*, 23(1), 83–86. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.11.035>
- Jaubert-Possamai, S., Noureddine, Y., & Favery, B. (2019). MicroRNAs, New Players in the Plant–Nematode Interaction. *Frontiers In Plant Science*, 10. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01180>
- Jiménez-Ortega, L. A., Orozco-Ochoa, A. K., Valdez-Baro, O., & Heredia, J. B. (2024). Microorganisms as biofactories of powerful agents against plant diseases. En *Elsevier eBooks* (pp. 1-15). <https://doi.org/10.1016/b978-0-443-19049-0.00011-6>
- Kantor, M., Handoo, Z., Kantor, C., & Carta, L. (2022). Top Ten Most Important U.S.-Regulated and Emerging Plant-Parasitic Nematodes. *Horticulturae*, 8(3), 208. <https://doi.org/10.3390/horticulturae8030208>
- Lipke, P. N. (2018). What We Do Not Know about Fungal Cell Adhesion Molecules. *Journal Of Fungi*, 4(2), 59. <https://doi.org/10.3390/jof4020059>
- Martinez-Gallardo, J. Á. M., Valdés, T. D., Molar, R. A., Manjarrez, J. E. R., & Fasio, J. A. C. (2019). Identificación y distribución de Meloidogyne spp. en tomate de Sinaloa México. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 10(2), 453-459. <https://doi.org/10.29312/remexca.v10i2.392>
- Ocampo-Gutiérrez, A. Y., Hernández-Velázquez, V. M., Aguilar-Marcelino, L., Cardoso-Taketa, A., Zamilpa, A., López-Arellano, M. E., González-Cortázar, M., Hernández-Romano, J., Reyes-Estebanez, M., & Gives, P. M. (2020). Morphological and molecular characterization, predatory behaviour and effect of organic extracts of four nematophagous fungi from Mexico. *Fungal Ecology*, 49, 101004. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2020.101004>
- Ojeda-Robertos, N. F., Aguilar-Marcelino, L., Olmedo-Juárez, A., Luna-Palomera, C., Peralta-Torres, J. A., López-Arellano, M. E., & Mendoza-de-gives, P. (2019). In vitro predatory activity of nematophagous fungi isolated from water buffalo feces and from soil in the Mexican southeastern. *Braz. J. Vet. Parasitol.*, 28, 314–319. <http://doi.org/10.1590/S1984-29612019011>
- Raja, R. K., Arun, A., Touray, M., Gulsen, S. H., Cimen, H., Gulcu, B., Hazir, C., Aiswarya, D., Ulug, D., Cakmak, I., Kaya, H. K., & Hazir, S. (2020). Antagonists and defense mechanisms of entomopathogenic nematodes and their mutualistic bacteria. *Biological Control*, 152, 104452. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2020.104452>
- Ruelas-Ayala, R. D., García-Gutiérrez, C., & Archuleta-Torres, A. (2013). Selection of *Bauberia bassiana* and *Metarhizium anisopliae* Isolates tolerant to high temperaturas for the control of *Sitophilus zeamais* (Coleoptera: Curculionidae). *Southwest. Entomol.*, 38, 313–324. <https://doi.org/10.3958/059.038.0214>
- Singh, R. K., Kumar, N., & Singh, K. P. (2005). Morphological variations in conidia of *Arthrobotrys oligospora* in different media. *Mycobiology*, 33(2), 118–120. <https://doi.org/10.4489/MYCO.2005.33.2.118>

Taringan, W. E., Munir, E., Hastuti, L. D. S., & Hartanto, A. (2020). Occurrence of Nematophagous Fungi in Freshwater Samples of Toba Lake, North Sumatra, Indonesia. *J. Phys. Conf. Ser.*, 1462 012052. <https://doi.org/10.1088/1742-6596/1462/1/012052>

Van Den Hoogen, J., Geisen, S., Routh, D., Ferris, H., Traunspurger, W., Wardle, D. A., de Goede, R. G. M., Adams, B. J., Ahmad, W., Andriuzzi, W. S., Bardgett, R. D., Bonkowski, M., Campos-Herrera, R., Cares, J. E., Caruso, T., de Brito Caixeta, L., Chen, X., Costa, S. R., Creamer, R., Mauro da Cunha Castro, J., Dam, M., Djigal, D., Escuer, M., Griffiths, B. S., Gutiérrez, C., Hohberg, K., Kalinkina, D., Kardol, P., Kergunteuil, A., Korthals, G., Krashevska, V., Kudrin, A. A., Li, Q., Liang, W., Magilton, M., Marais, M., Martín, J. A. R., Matveeva, E., Mayad, E. H., Mulder, C., Mullin, P., Neilson, R., Nguyen, T. A. D., Nielsen, U. N., Okada, H., Rius, J. E. P., Pan, K., Peneva, V., Pellissier, L., Carlos Pereira da Silva, J., Pitteloud, C., Powers, T. O., Powers, K., Quist, C. W., Rasmann, S., Moreno, S. S., Scheu, S., Setälä, H., Sushchuk, A., Tiunov, A. V., Trap, J., van der Putten, W., Vestergård, M., Villenave, C., Waeyenberge, L., Wall, D. H., Wilschut, R., Wright, D. G., Yang, J. I., & Crowther, T. W. (2019). Soil nematode abundance and functional group composition at a global scale. *Nature*, 572(7768), 194-198. doi: 10.1038/s41586-019-1418-6. Epub 2019 Jul 24. PMID: 31341281.

Wang, B., Chen, Y., He, J., Xue, H., Yan, N., Zeng, Z., Bennett, J. W., Zhang, K., & Niu, X. (2018). Integrated Metabolomics and Morphogenesis Reveal Volatile Signaling of the Nematode-Trapping Fungus Arthrobotrys oligospora. *Applied And Environmental Microbiology*, 84(9). <https://doi.org/10.1128/aem.02749-17>

Wijayawardene, N. N., Hyde, K. D., Al-Ani, L. K. T., Tedersoo, L., Haelewaters, D., & Rajeshkumar, K. C. (2020). Outline of Fungi and fungi-like taxa. *Mycosphere*, 11, 1060–1456. <https://doi.org/10.5943/mycosphere/11/1/8>

Xiang, M. C., Xiang, P. A., Jiang, X. Z., Duan, W. J., & Liu, X. Z. (2010). Detection and quantification of the nematophagous fungus *Hirsutella minnesotensis* in soil with real-time PCR. *App. Soil Ecol.*, 44, 170–175. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2009.12.002>

Yang, Z., Zhang, H., Jiang, Z., Zhang, X., Wei, S., Wu, Y., Gan, X., Wang, Y., & Xie, X. (2023). Two strains *Neocosmospora stercicola* (Sordariomycetes, Nectriaceae) with high nematicidal activity, isolated from the cysts of *Globodera* sp. (Heteroderidae) in China. *Biodivers. Data J.*, 11, e100684. <https://doi.org/10.3897/BDJ.11.e100684>

Ye, Q., Jia, J., Manawasinghe, I. S., Li, X., Zhang, W., Mugnai, L., Wu, X., Hyde, K. D., & Yan, J. (2021). *Fomitiporia punicata* and *Phaeoacremonium minimum* associated with Esca complex of grapevine in China. *Phytopathology Research*, 3(1). <https://doi.org/10.1186/s42483-021-00087>

Youssar, L., Wernet, V., Hensel, N., Yu, X., Hildebrand, H., Schreckenberger, B., Kriegler, M., Hetzer, B., Frankino, P., Dillin, A., & Fischer, R. (2019). Intercellular communication is required for trap formation in the nematode-trapping fungus *Duddingtonia flagrans*. *PLoS Genetics*, 15(3), e1008029. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1008029>

Yu, Z., Mo, M., Zhang, Y., & Zhang, K. Q. (2014). Taxonomy of Nematode-Trapping Fungi for Orbiliaceae, Ascomycota, in Khang, K-Q y Hyde, K.D. 2014. Nematode-trapping fungi. Springer Netherlands. Pp: 55-124.