

УДК 576.895.132.7 : 599.723+619.582.288.4

ОЦЕНКА ВОЗМОЖНОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ГЛУБИННЫХ КУЛЬТУР ХИЩНЫХ ГРИБОВ *DUDDINGTONIA FLAGRANS* И *ARTHROBOTRYS* SP. ПРОТИВ ВОЗБУДИТЕЛЕЙ СТРОНГИЛЯТОЗОВ ЛОШАДЕЙ В УСЛОВИЯХ УКРАИНЫ

Т. А. Лукьянченко¹, Б. А. Борисов²

¹Институт зоологии НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев-30, ГСП, 01601 Украина

²ООО НБЦ «Фармбиомед», ул. Сельскохозяйственная, 12а, Москва, 129226 Россия

Получено 21 октября 1999 г.

Оценка возможности использования глубинных культур хищных грибов *Duddingtonia flagrans* и *Arthrobotrys* sp. против возбудителей стронгилятозов лошадей в условиях Украины. Лукьянченко Т. А., Борисов Б. А. — Обсуждаются проблемы использования хищных грибов для контроля паразитических нематод лошадей. Изучается способность жидкой биомассы хищных грибов *Duddingtonia flagrans* и *Arthrobotrys* sp. сохранять физиологическую и нематофаговую активность после прохождения через желудочно-кишечный тракт лошади и впоследствии сокращать численность инвазионных личинок кишечных стронгилид в фекальных культурах. Установлена жизнеспособность жидкого препарата хищных грибов после скармливания его лошадям. В фекальных культурах *in vitro* хищный гриб был обнаружен на 2-е сут после скармливания препарата. Нематофаговая активность против личинок стронгилид в фекальных культурах была максимальной на 4–6-е сут для штаммов *Duddingtonia flagrans* и на 4-е сут для *Arthrobotrys* sp. На 14-е сут культивирования фекальных проб наблюдалось максимальное снижение количества инвазионных личинок стронгилят на 86–87%, в сравнении с 13–29% в контрольных пробах. Полученные результаты подтверждают возможность использования жидких глубинных препаратов хищных грибов *Duddingtonia flagrans* и *Arthrobotrys* sp. для биологического контроля паразитических нематод лошадей.

Ключевые слова: *Duddingtonia flagrans*, *Arthrobotrys* sp., биологический контроль, хищные грибы, стронгилиды, лошади.

The Assessment of Possibility to use the Submersed Preparation of Predacious Fungi (Deuteromycotina, Hyphomycetes) *Duddingtonia flagrans* and *Arthrobotrys* sp. against Horse Strongylids under Conditions of Ukraine. Lukyanchenko T. A., Borisov B. A. — The problems of predacious fungi use for control of the horse parasitic nematodes are discussed. Viability of the fluid preparations of predacious fungi *Duddingtonia flagrans* and *Arthrobotrys* sp. after feeding them to horses and the examination its nematode-trapping activity in fecal cultures *in vitro* against strongylid infections larvae have been studied. The predacious fungi have been revealed in faecal samples on the 2nd day of experiment. The nematophagous activity against infective larvae of horse strongylids in faecal cultures was maximum on the 4th–6th day for *Duddingtonia flagrans* strains and on the 4th for *Arthrobotrys* sp.. On the 14th day of cultivation up to 86–87% of larvae were eliminated by the fungi comparing with 13–29% of natural larval mortality in the control cultures. The results obtained confirm that the submersed preparation of predacious fungi *Duddingtonia flagrans* and *Arthrobotrys* sp. may be recommend for using in biological control of parasitic nematodes of horses.

Key words: *Duddingtonia flagrans*, *Arthrobotrys* sp., biological control, predacious fungi, Strongylidae, horses.

Одной из серьезных проблем коневодства многих стран мира по-прежнему является значительная зараженность животных паразитическими нематодами семейства *Strongylidae*. Особенно сильно, вплоть до летальных исходов, страдает от них молодняк. Наибольший экономический урон причиняют стронгилез, делафондиоз, альфортиоз и циагостоминозы, заражение которыми регистрируется во всех коневодческих хозяйствах Украины.

Основным методом оздоровления животных от паразитических нематод в настоящее время является применение химических антигельминтных препаратов. Однако этот метод имеет ряд недостатков. Так, новые высокоэффективные препараты на основе полусинтетических авермектинов практически не подвергаются разложению; при выведении с навозом во внешнюю среду они оказывают сильное токсическое влияние на копрофильных беспозвоночных, микроорганизмы и другие компоненты пастбищного биоценоза, что приводит к замедлению процесса разложения навоза на пастбище.

Кроме того, долговременное применение химических антигельминтиков приводит к возникновению резистентности к ним у паразитических нематод. Причем скорость, с которой формируются устойчивые расы паразитов, особенно в последние десятилетия, превышает возможности химической промышленности по разработке новых препаратов (Waller, 1993). Эта проблема является особенно актуальной в регионах, где существует необходимость частого применения антигельминтиков.

Следует также упомянуть, что современные стратегии антигельминтного лечения животных направлены на уничтожение паразитических стадий нематод в организме хозяина. При этом популяция инвазионных личинок на пастбищах, составляющая около 95% нематодной популяции (Herd, 1985), остается вне действия применяемых препаратов. Это является причиной быстрой реинвазии животных и низкой эффективности химических препаратов, а также больших экономических и временных затрат.

С этой точки зрения очень привлекательна давняя, но на долгие годы забытая идея биологического контроля — регулировать численность зоопаразитических нематод на свободноживущих стадиях с помощью их естественных врагов хищных грибов — гифомицетов (Сопрунов, 1958; Тендетник, 1957; Шагалин, 1960; Прядко, 1990). Это большая группа почвенных грибов, которые способны улавливать нематод при помощи специально образующихся ловчих приспособлений (липкий мицелий, конидии и головки, клейкие сети, а также специализированные сжимающиеся и не сжимающиеся кольца) (рис. 1). Хищные грибы отличаются высокой агрессивностью и скоростью поимки нематод в почве и навозном субстрате, что делает их применение эффективным биологическим методом борьбы с зоопаразитами.

В последнее время исследования в области использования хищных грибов для контроля нематодозов животных интенсивно проводятся за рубежом, прежде всего в Датском центре экспериментальной паразитологии (Waller, Faedo, 1996; Larsen et al., 1991, 1997; Nansen et al., 1995).

Возможность тотальной обработки пастбищ грибными пропагулами и благодаря этому резкого снижения численности инвазионных личинок зоонематод, с практической точки зрения (с учетом экономических, технологических, организационных и экологических соображений), выглядит сомнительной. Наиболее эффективной представляется следующая стратегия: достичь активной ловли нематод хищными грибами непосредственно в фекальных массах после «транзита» через желудочно-кишечный тракт животного скармливанием грибного биопрепарата. Эта стратегия подразумевает, следующее: 1) грибные структуры (хламидоспоры, конидии или мицелий) не должны погибнуть за время пребывания в организме животного под действием высоких температур, различных ферментов и других факторов; 2) биологический агент должен быть адаптирован к специфической и весьма агрессивной среде фекальных катышек, к тому же сильно разогреваемых солнцем в летнее время (роль этого фактора, бесспорно, более значима для многих областей Украины и южных регионов России, чем для Дании). В противном случае на высокую нематофаговую активность хищных грибов едва ли можно рассчитывать.

Станет ли когда-нибудь применение хищных грибов обычным элементом системы противозооитических мероприятий, зависит от продуманности многих элементов разрабатываемых систем. Тем не менее, факты широкой встречаемости хищных грибов в почвах аридных зон (Сопрунов, 1958; Мехтиева, 1979), а также их выделения из фекалий различных животных (Juniper, 1957) и, наконец, явно обнадеживающие результаты испытания в качестве биологического агента одного из видов этой группы *Duddingtonia flagrans* (Dudd.) Cooke (Larsen, 1997; Fernandes, 1998) свидетельствуют о реальности этой идеи.

В то же время из гораздо более обширного опыта разных направлений биологической защиты растений, в частности с использованием хищных грибов против галловых, цистообразующих и других фитопаразитических нематод, вырисовывается совершенно другая картина. По мере продвижения исследований к завершающему этапу широкого внедрения в практику все сильнее оказывает влияние так называемый «эффект масштабирования», проявляющийся в кумуляции мелких экспериментальных и технологических погрешностей. В силу исключительной важности этого зачастую недооцениваемого вопроса на некоторых моментах остановимся подробнее.

На первых порах для выяснения потенциальных возможностей тех или иных видов и штаммов грибов можно обходиться получением их биомассы на жидких или агаровых средах, даже в чашках Петри. Но для более широких испытаний *in vivo* на группах животных такой подход становится «тесным». Многие исследователи издавна и поныне отдают предпочтение твердофазному культивированию на крупнодисперсных субстратах, например на рыхлом стерилизованном зерне ячменя, овса, проса. Однако при массовом производстве грибной биомассы следует учитывать следующие технологические детали. Во-первых, культивирования хищных грибов в термостатируемых помещениях ($t^{\circ} = 25-28^{\circ}\text{C}$) весьма длительный и энергозатратный процесс (15–20 сут и более). Во-вторых, нормальный рост продуцента возможен только при небольшой толщине слоя сыпучего субстрата (не более 5–10 см) во избежание ухудшения аэрации и саморазогревания биомассы. Поэтому для производства биопрепарата необходимы большие помещения, чтобы разместить сотни или, скорее, тысячи культивационных емкостей, специальная аппаратура для снятия избыточного тепла, быстрого высушивания готового биопрепарата до влажности 8–10%, для автоматизированной загрузки и фасовки (Горохов и др., 1991). Такое производство требует вложения колоссальных средств, окупаемость же затрат будет очень долгой. Единственная уникальная установка такого рода для производства грибных и бактериальных средств защиты растений уже несколько лет функционирует на фирме «Биозар» (Московская обл., Люберецкий р-н, пос. Белая Дача).

Кроме того, такие субстраты, как зерно злаковых, являются далеко не оптимальными для развития хищных грибов. При таком способе культивирования главными составляющими получаемой биомассы являются мицелий и конидии (Борисов, 1999) — наиболее уязвимые структуры, подверженные лизису микробными микроорганизмами, которыми насыщены почвы и навоз травоядных животных (Мирчинк, 1985). И лишь хламидоспоры являются высокоустойчивыми образованиями, способными при прорастании

быстро формировать ловчие «механизмы» и затем новое поколение хламидоспор (Теплякова, Рябчикова, 1991).

Таким образом, необходимо глубокое знание трофических потребностей хищных грибов (не только на уровне разных видов, но и конкретных штаммов) и оптимизация с учетом данных режимов культивирования именно по признаку максимально возможного накопления хламидоспор (Борисов, 1999).

По-видимому, единственно возможным путем решения проблемы может стать широко используемый многие годы для получения микробиологических средств для защиты растений, антибиотиков, ферментов глубинный способ производства грибного биопрепарата на крупногабаритных ротационных шейкерах (качалках) или ферментерах в толще жидких аэрируемых и постоянно перемешиваемых питательных сред. Несомненными преимуществами этого способа являются: 1) сокращение сроков культивирования до 3–5 сут; 2) более широкая возможность выбора компонентов и их комбинирования с целью направления микробного развития в нужном русле; 3) конструктивное решение проблемы «масштабирования» с помощью моделирования гидродинамических, массообменных и других характеристик, что оптимизирует технологический процесс и максимально приближает его к условиям реального промышленного производства.

Отдельные попытки получения полноценных биопрепаратов на основе хищных грибов при глубинном культивировании уже были предприняты. Т. В. Тепляковой (1999) на примере хищного гриба *A. oligospora* было показано, что при этом способе культивирования происходит обильное образование хламидоспор (причем в цитируемых исследованиях оптимизация режимов культивирования не проводилась). Следует также отметить, что и зарубежные исследователи, работающие с хищными грибами как потенциальными агентами контроля зоопаразитических нематод, также экспериментировали с этим же видом, выясняя возможность применения жидкой биомассы гриба в фекалиях лошади при непосредственной инокуляции (Gronvold et al., 1989). Однако публикаций, где бы сообщалось об успехах или неудачах попыток контроля инвазионных личинок стронгилят при скормливания жидких препаратов хищных грибов животным не было, а работы по изучению *D. flagrans* проводились с использованием сухих зерновых препаратов (Waller, Faedo, 1996; Larsen, 1997; Fernandes, 1998).

В настоящей работе авторы предлагают вниманию первые результаты своих экспериментов, нацеленных на разработку высокоэффективного глубинного препарата для контроля нематодозов животных, в частности лошадей.

Целью нашей работы являлось исследование возможности использования жидкой препаратной формы хищных грибов *D. flagrans* Cooke и *Arthrotrys* sp. Fres. для снижения численности инвазионных личинок стронгилят лошадей в фекальных культурах при пероральном введении препарата.

Материал и методы

Хищные грибы. Из имеющихся в распоряжении авторов около 15 культур природных и селекционных штаммов хищных гифомицетов после предварительной оценки их технологичности (способности в короткие сроки накапливать обильную биомассу и продуцировать хламидоспоры при глубинном культивировании) для данных экспериментов было отобрано два штамма *D. flagrans* (CBS 583.91 и CBS 561.92), полученных из Датского центра экспериментальной паразитологии (Копенгаген) и 1 штамм не идентифицированного до вида гриба *Arthrotrys* sp. (КМППБ 292) из «Коллекции микроорганизмов — потенциальных продуцентов биоpestицидов» НПО ЗАО «Росагросервис» (Москва), выделенный из компоста в 1997 г. в Московской обл. О. Л. Рудаковым (ВНИИ фитопатологии). Последний оказался крайне интересен тем, что даже на обычных агаровых средах (сусло-агар, картофельно-глюкозный агар и др.) он образует большое количество терминальных и интеркалярных хламидоспор, в то время как конидии являются большой редкостью.

Глубинное культивирование осуществляли на ротационных шейкерах в 3-литровых стеклянных банках, заполненных на 1/3 автоклавированной (при 1 атм в течение 1 ч) экспериментально подобранной жидкой средой на основе 7 органических и минеральных компонентов при следующих режимах: скорость вращения 240 об/мин, температура +28°C, время выращивания — 80 ч. Полученные культуры всех штаммов имели гелеобразную консистенцию и состояли в основном из хламидоспор ($3-5 \times 10^8$ хл/мл), обрывков мицелия и единичных конидий. До момента использования все образы хранили в течение 3 недель в пластиковых бутылках в холодильнике ($t^{\circ} = 7^{\circ}C$).

Эксперимент с животными. Исследования проводились на лошадях конной базы на Трухановом острове (г. Киев). В опытах было использовано 2 лошади массой 204 кг (№ 1 штамм *D. flagrans* CBS 583.91), 218 кг (№ 2 *Arthrotrys* sp. СМРРВ-292) и пони массой 112 кг (№ 3 штамм *D. flagrans* CBS 561.92). Животные имели естественный уровень зараженности кишечными стронгилидами (1000–1500 яиц паразитов в 1 г фекалий). Во время всего эксперимента лошади находились на конюшенном содержании в отдельных денниках.

Каждому животному в начале эксперимента было скормлено по 700 мл, а пони 500 мл жидкого препарата в смеси с пшеничными отрубями. Пробы фекалий от каждой лошади отбирались с интервалом в 24 ч (в 8 ч утра). Каждая проба высевалась на чашки Петри со средой Чапека (по 3 повторности на чашку) и исследовалась на наличие конидий и/или хламидоспор хищного гриба. Для определения эффективности грибного биопрепарата 40 г фекальной массы смешивались с 8 мл водопроводной воды и помещались в стеклянной посуде емкостью 500 мл в термостат при 22 °C с периодической аэрацией для культивирования инвазионных личинок (Трач, 1992). В процессе инкубации из фекальных культур отбирались пробы (на 6-е, 10-е, 14-е, 18-е и 22-е сут культивирования) для определения количества инвазионных личинок методом Бермана. Учет количества выделенных личинок проводился под бинокляром в чашках Петри. Контролем в

опыте служили пробы фекалий от тех же лошадей, взятые за 1 сут до начала опыта (0 сут опыта). Количественный учет выделяемого грибного материала в фекальных культурах не проводился.

Результаты

Данные по определению наличия на агаре в трех параллельных пробах колоний с характерными видовыми морфолого-культуральными признаками испытуемых грибов представлены в табл. 1. Установлено, что исследованные штаммы хищных грибов сохраняют жизнеспособность после прохождения биомассы жидкого препарата через желудочно-кишечный тракт лошадей. Все три штамма начали высеваться из проб фекалий уже через 2 сут, через 7–8 сут выход грибных элементов прекратился (табл. 1).

Важно отметить, что даже полуколичественная оценка высеваемости показывает, что максимальное выделение грибных структур из организма животных приходится на 2–6-е сут, что полностью совпадает с данными таблицы 2, где представлены результаты оценки численности нематод в фекальных пробах, взятых в разные сроки после скармливания грибных культур. Если в контрольных пробах после их инкубации численность выделяемых личинок стронгилят максимально снижалась до 52 % на 22-е сут (вариант с *Arthrobotrys* sp.) по сравнению с таковой в первый срок учета (6-е сут инкубации), то в пробах на 2–6-е сут численность снизилась до 9 %. Такую же тенденцию мы наблюдали и при сопоставлении данных по двум другим штаммам. Это дает основание считать, что использованные в опыте хищные грибы действительно способны реагировать на присутствие в фекалиях зоопаразитических нематод и сокращать их численность. Также очевидно, что уровень эффективности будет сильно зависеть от количества грибных структур, которые способны переживать желудочно-кишечный пассаж. В дальнейшем этот аспект необходимо будет выяснить

Таблица 1. Динамика выделения хищных грибов из кишечника лошадей

Table 1. The dynamic of excretion of predacious fungi from the horse intestine

| Лошадь | Время эксперимента, сут | | | | | | | | | | |
|--------------|-------------------------|-----|-----|---|-----|-----|-----|----|-----|-----|-----|
| | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 |
| № 1 (204 кг) | --- | --- | +-- | X | +++ | +++ | +++ | +- | +- | --- | --- |
| № 2 (218 кг) | --- | --- | +-- | X | +++ | +++ | +- | +- | --- | --- | --- |
| № 3 (112 кг) | --- | --- | +-- | X | +++ | +++ | +- | +- | +- | --- | --- |

Примечание. + — наличие; — — отсутствие конидий или хламидоспор в образцах; X — данные отсутствуют.

Таблица 2. Выживание инвазионных личинок стронгилид в фекальных пробах после применения жидкого грибного препарата (% от 6 сут культивирования)

Table 2. The surviving of strongylid infective larvae in faecal samples from horses after application of fluid fungal preparation (% to 6 day of cultivation)

| Культивация проб, сут | Время эксперимента, сут | | | | | | | |
|-------------------------------------|-------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | 0 | 2 | 4 | 6 | 8 | 10 | 12 | 14 |
| Лошадь № 1 (D. fl. 583. 91) | | | | | | | | |
| 6 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 |
| 10 | 82,26 | 67,17 | 64,18 | 30,52 | 81,55 | 86,54 | 84,88 | 66,07 |
| 14 | 85,5 | 29,46 | 14,22 | 13,74 | 68,11 | 62,69 | 60,83 | 44,09 |
| 18 | 88,07 | 21,5 | 32,12 | 8,174 | 77,88 | 48,36 | 40,09 | 45,5 |
| 22 | 82,11 | 18,13 | 14,02 | 8,051 | 73,17 | 46,92 | 51,45 | 60,91 |
| Лошадь № 2 (<i>Arthrobot.</i> sp.) | | | | | | | | |
| 6 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 |
| 10 | 93,63 | 27,25 | 51,2 | 34,74 | 25,6 | 105,2 | 78,47 | 85,53 |
| 14 | 86,11 | 30,71 | 14,38 | 32,05 | 24,59 | 85,25 | 66,55 | 74,61 |
| 18 | 56,88 | 11,91 | 10,23 | 29,83 | 20,93 | 67,98 | 54,34 | 75,87 |
| 22 | 52,29 | 13,92 | 9,38 | 22,43 | 18,94 | 71,75 | 53,82 | 77,6 |
| Лошадь № 3 (D. fl. 561. 92) | | | | | | | | |
| 6 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 |
| 10 | 91,05 | 77,21 | 50,71 | 62,44 | 85,81 | 82,34 | 94,66 | 69,36 |
| 14 | 70,64 | 17,59 | 39,78 | 62,41 | 91,68 | 69,11 | 56,52 | 71,88 |
| 18 | 64,91 | 28,46 | 14,16 | 43,2 | 79,35 | 45,51 | 70,54 | 58,91 |
| 22 | | 21,61 | 8,284 | 52,74 | 69,35 | 51,62 | 71,05 | 43,2 |

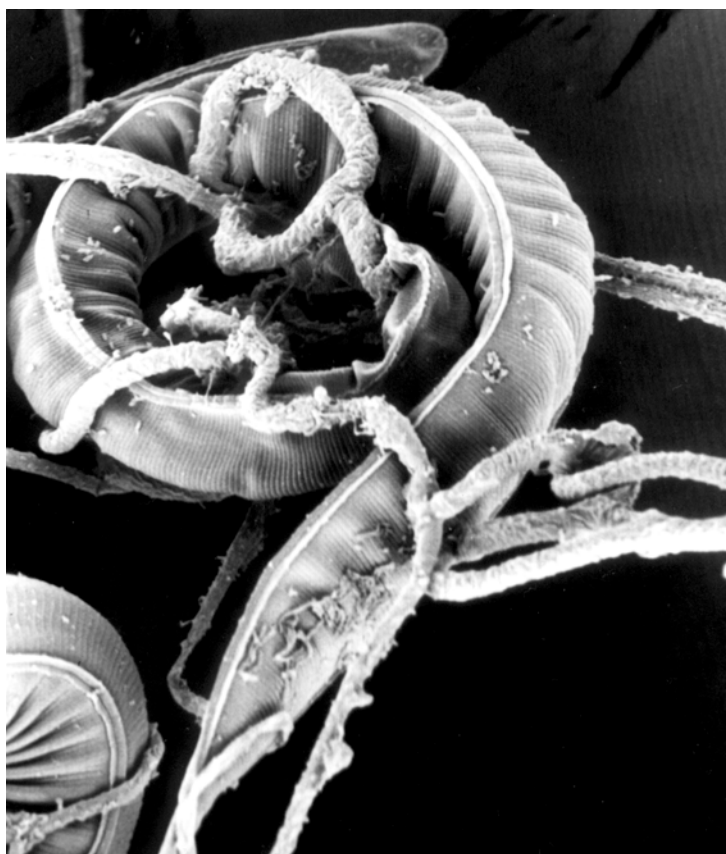


Рис. 1. Инвазионная личинка стронгилид, пойманная хищным грибом *Arthrobotrys oligospora* (увеличение×600).

Fig. 1. The infection larvae of strongylids trapped by predacious fungus *Arthrobotrys oligospora* (magnification×600).

при экологических условиях более приближенных к естественным условиям пастбищного биоценоза.

При определении эффективности грибного препарата установлено, что все 3 исследованных штамма хищных грибов снижают численность инвазионных личинок стронгилид в фекальных культурах более чем на 80%. Штаммы *D. flagrans* показали максимальную нематофаговую активность на 4-е и 6-е сут после скармливания препарата лошадям. Штамм *D. flagrans* CBS 561.92 снизил численность личинок в опытных фекальных культурах на 85,8 % на 4-е сут опыта и на 86,3 % на 6-е сут опыта, а штамм *D. flagrans* CBS 589. 91 на 85,6 % на 4-е сут опыта. Хищный гриб *Arthrobotrys* sp. (штамм 1932) показал высокую эффективность в сокращении числа личинок на 2-е и 4-е сут опыта (89,1 % и 85,4%, соответственно) (табл. 2).

Динамика изменения количества инвазионных личинок в культурах отражена на рисунке 2.

Обсуждение

Полученные данные о сохранении жизнеспособности хищными грибами *D. flagrans* и *Arthrobotrys* sp. дают основание для благоприятного прогноза возможности применения жидких глубинных биопрепаратов этих грибов для контроля паразитических нематод лошадей.

Результаты анализа динамики выделения жидкого грибного препарата совпадают с таковыми при применении сухого зернового препарата (Лукьянченко, 2000). Это

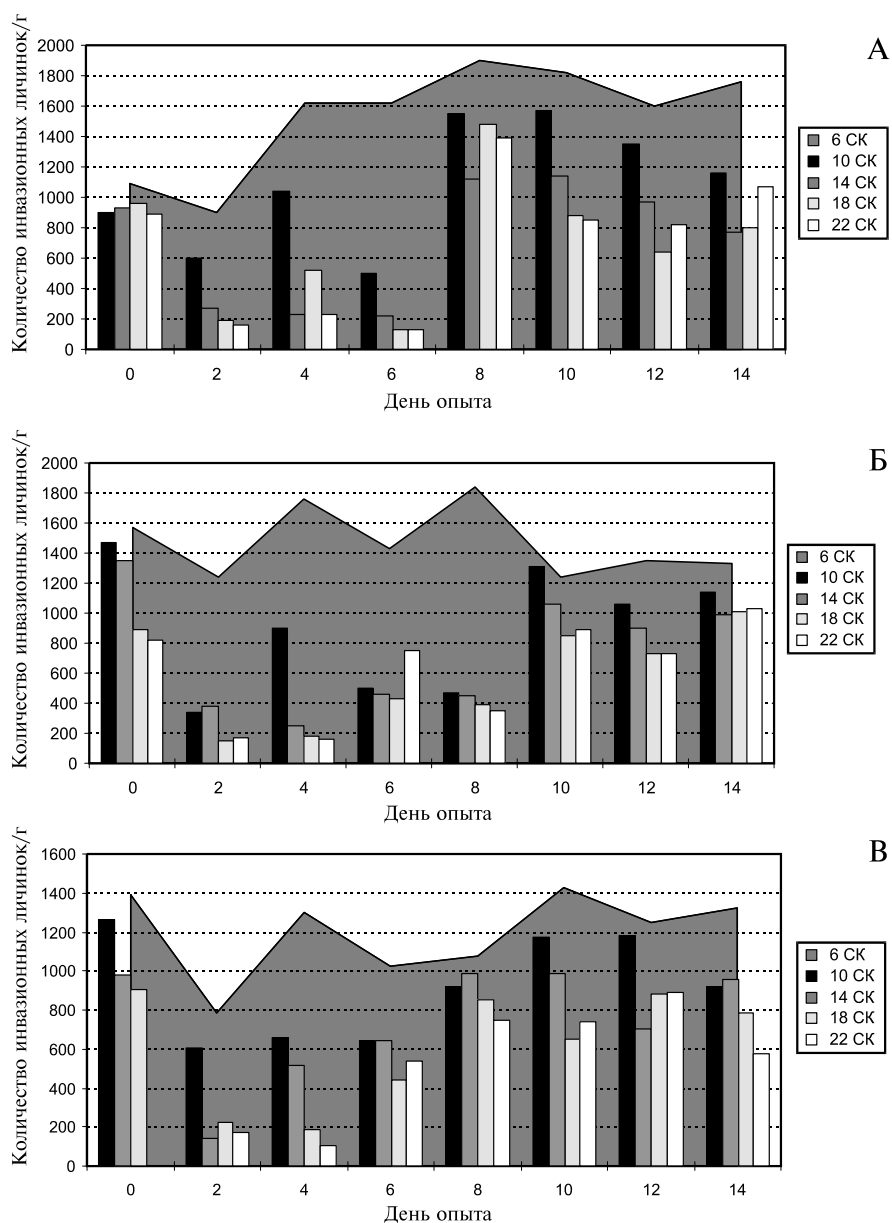


Рис. 2. Снижение числа инвазионных личинок стронгилид в фекальных культурах лошадей № 1 (А), № 2 (Б), № 3 (В); СК — сутки культивирования проб.

Fig. 2. The decrease of number of strongyloid infection larvae in faecal cultures from the horses № 1 (А), № 2 (Б), № 3 (В); СК — day of sample culturing.

позволяет предположить сходство процессов прохождения жидкого и сухого грибных препаратов через желудочно-кишечный тракт лошади.

Наряду с этим полученные материалы свидетельствуют, что в желудочно-кишечном тракте хищные грибы не могут стать элементом микробиоты, поскольку примерно через неделю они полностью выводятся из организма. Это потребует повторных скармливаний биопрепарата для поддержания высокого количества грибных элементов в выделяемом навозе. Этот аспект подлежит исследованию в дальнейших экспериментах.

Для достоверной оценки эффективности использования жидких глубинных препаратов *D. flagrans* и *Arthrobotrys* sp. при пастбищном содержании лошадей требуется

проведение полевых экспериментов в условиях максимально приближенных к естественным.

Благодарности

Мы хотели бы поблагодарить доктора М. Ларсена (Дания) за любезно предоставленные для изучения штаммы *D. flagrans*, О. Л. Рудакова — за предоставление для изучения штамма *Arthrobotrys* sp., Э. З. Коваль — за помощь в определении хищных грибов на агаровых средах, Г. М. Двойноса — за критические замечания в первоначальных вариантах рукописи, Ю. И. Кузьмина — за помощь в обработке данных.

- Борисов Б. А. Экологически безопасная защита тепличных растений от галловых нематод: краткий очерк проблемы // Аграрная Россия (Научно-производст. Бюл. РАСХН). — 1999. — № 3. — С. 35–42.
- Горохов Г. А., Гальвидис И. Ю., Фатуева Г. Г. Приоритеты технических решений при создании оборудования для твердофазной ферментации микрогрибов // Сб. науч. тр. ВНИИ Гипронисельпром. — Орел, 1991. — С. 120–135.
- Лукьянченко Т. А. Сокращение численности инвазионных личинок стронгилид лошадей при использовании хищного гриба *Duddingtonia flagrans* // Вестн. зоологии. — 2000. — **34.**, № 3. — С. 67–72.
- Мехтиева Н. А. Хищные нематофаговые грибы — гифомицеты. — Баку : Элм, 1979. — 244 с.
- Мирчинк Т. Г. Почвенные грибы как компонент биогеоценоза. — М. : Наука, 1985. — С. 114–129.
- Прядко Э. И. Грибы-гифомицеты — регуляторы численности паразитических нематод. — Алма-Ата : Наука, 1990. — 176 с.
- Сопрунов Ф. Ф. Хищные грибы-гифомицеты и их применение в борьбе с патогенными нематодами. — Ашхабад : Изд-во АН ТуркмССР, 1958. — 366 с.
- Тендетник Ю. Я. Экспериментальная разработка биологического метода борьбы с патогенными нематодами : Автореф. дис... канд. биол. наук. — Ашхабад. — 1957. — 19 с.
- Теплякова Т. В., Рябчикова Е. И. Хищные грибы-гифомицеты — естественные враги нематод // Защита растений. — 1991. — № 5. — С. 10–12.
- Теплякова Т. В. Биоэкологические аспекты изучения и использования хищных грибов-гифомицетов. — Новосибирск, 1999. — 252 с.
- Трач В. Н. Рекомендации по применению нового метода учета яиц гельминтов и цист простейших в фекалиях животных. — Киев : Наук. думка, 1992. — 14 с.
- Шагалин С. Ф. Уничтожение личинок подотряда Strongylata хищными грибами *Arthrobotrys* sp. Fresenius и *Arthrobotrys arthrobotryoides* v. *indolens* в фекалиях лошади // Тр. Ин-та зоологии и паразитологии АН ТуркмССР. — 1960. — **5.** — С. 232–237.
- Fernandes A. S. *Duddingtonia flagrans* as biological control agent against parasitic nematodes of cattle and horses. Ph. D. Thesis. — Danish Centre for Experimental Parasitology. The Royal Veterinary and Agricultural University. — Copenhagen, Denmark. — 1998. — 180 p.
- Gronvold J., Henriksen S. A., Nansen P. et al. Attempts to control infection with *Ostertagia ostertagi* (Trichostrongylidae) in grazing calves by adding mycelium of the nematode-trapping fungus *Arthrobotrys oligospora* (Hyphomycetales) to cow pats // J. of Helminthol. — 1989. — **63.** — P. 115–126.
- Herd R. P. Strategies for nematode control in cattle // Modern Vet. Practice. — 1985. — **10.** — P. 741–744.
- Juniper A. J. Dung as a source of predacious fungi // Trans. Br. Mycol. Soc. — 1957. — **40.** — P. 346–348.
- Larsen M., Wolstrup J., Henriksen S. A. et al. In vitro stress selection of nematophagous fungi for biocontrol of parasitic nematodes in ruminants // J. of Helminthol. — 1991. — **65.** — P. 193–200.
- Larsen M., Nansen P., Gronvold J. et al. Biological control of gastro-intestinal nematodes: facts, future of fiction? // Veterinary Parasitology. — 1997. — **57.** — P. 134–141.
- Nansen P., Larsen M., Gronvold J. et al. Prevention of clinical trichostrongylidosis in calves by strategic feeding with the predacious fungus *Duddingtonia flagrans* // Parasitology Researches. — 1995. — **81.** — P. 371–374.
- Waller P. J. Towards sustainable nematode parasite control of livestock // Veterinary Parasitology — 1993. — **48.** — P. 295–309.
- Waller P. J., Faedo M. The prospects for the biological control of the free-living stages of nematode parasites of livestock // Internat. J. for Parasitol. — 1996. — **26.** — P. 915–925.