



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA CHAPINGO
DEPARTAMENTO DE ENSEÑANZA, INVESTIGACIÓN
Y SERVICIO EN ZOOTECNIA

POSGRADO EN PRODUCCIÓN ANIMAL

EFFECTO DE HONGOS NEMATÓFAGOS ADMINISTRADOS EN
SUSPENSIÓN ACUOSA SOBRE LOS PARÁMETROS PARASITOLÓGICOS
EN OVEJAS INFECTADAS CON *Haemonchus contortus*

TESIS

Que como requisito parcial
para obtener el grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS EN INNOVACIÓN GANADERA

Presenta:

ISABEL HERNÁNDEZ GARCÍA

Bajo la supervisión de: **ROBERTO GONZÁLEZ GARDUÑO, Dr.**



Chapingo, Estado de México, febrero de 2026

**EFFECTO DE HONGOS NEMATÓFAGOS ADMINISTRADOS EN
SUSPENSIÓN ACUOSA SOBRE LOS PARÁMETROS PARASITOLÓGICOS
EN OVEJAS INFECTADAS CON *Haemonchus contortus***

Tesis realizada por **ISABEL HERNÁNDEZ GARCÍA** bajo la supervisión del Comité Asesor indicado, aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS EN INNOVACIÓN GANADERA

DIRECTOR:



Dr. ROBERTO GONZÁLEZ GARDUÑO

CO-DIRECTOR:



Dr. PEDRO MENDOZA DE GIVES

ASESOR:



Dr. GUSTAVO PÉREZ ANZÚREZ

ASESOR:



Dr. RODOLFO RAMÍREZ VALVERDE

CONTENIDO

LISTA DE CUADROS.....	v
LISTA DE FIGURAS.....	vi
DEDICATORIAS	viii
AGRADECIMIENTOS.....	ix
DATOS BIOGRÁFICOS	x
RESUMEN GENERAL	xi
GENERAL ABSTRACT	xii
1. INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
Referencias.....	4
2. REVISIÓN DE LITERATURA	6
2.1 Panorama de la producción de ovinos en México.....	6
2.2 El parasitismo en la producción de rumiantes	7
2.2.1 Impacto productivo y económico por nematodosis.....	7
2.2.2 Prevalencia de nematodos gastrointestinales.....	8
2.2.3 Principales especies de nematodos gastrointestinales en ovinos	8
2.2.4 Características morfológicas de <i>Haemonchus contortus</i>	9
2.2.5 Ciclo biológico de <i>H. contortus</i>	11
2.2.6 Periodo prepatente.....	13
2.2.7 Hipobiosis	13
2.2.8 Patogenia y signos por <i>Haemonchus contortus</i>	14
2.3 Control convencional de los nematodos gastrointestinales.....	15
2.3.1 Uso de antihelmínticos	16
2.3.2 Principales familias de antihelmínticos y mecanismos de acción ..	16
2.3.3 Ecotoxicidad de los antihelmínticos	19
2.3.4 Residuos de antihelmínticos en productos de origen animal	19

2.3.5	Resistencia a los antihelmínticos	20
2.4	Estrategias de control	21
2.4.1	Vacunación.....	21
2.4.2	Desparasitación selectiva (FAMACHA)	22
2.4.3	Tecnologías en el manejo de pastoreo.....	23
2.4.4	Uso de plantas con actividad antihelmíntica	24
2.4.5	Nutrición de precisión	25
2.4.6	Uso de partículas de cobre	25
2.4.7	Selección y mejoramiento genético	26
2.5	Control biológico.....	27
2.5.1	Hongos nematófagos.....	28
2.5.2	Ecología de los hongos nematófagos	28
2.5.3	Clasificación y características de los hongos nematófagos	29
2.5.4	Nematofagia	34
2.5.5	Quimiotaxis dirigida de los hongos nematófagos	34
2.6	<i>Duddingtonia flagrans</i>	35
2.6.1	Características morfométricas.....	36
2.6.2	Resultados reportados de efectividad	37
2.7	<i>Arthrobotrys musiformis</i>	41
2.7.1	Características morfométricas.....	41
2.7.2	Resultados reportados de efectividad	42
	REFERENCIAS	45
3.	EFFECT OF NEMATOPHAGIC FUNGI ADMINISTERED IN AN AQUEOUS SUSPENSION ON PARASITOLOGICAL PARAMETERS IN SHEEP INFECTED WITH <i>Haemonchus contortus</i>	65

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Estudios con hongos <i>D. flagrans</i> de diferentes aislamientos, selección de formulación, dosis, especie animal, país, reducción encontrada en porcentaje y fuente del estudio 2003 al 2022.	39
Cuadro 2. Estudios con hongos <i>D. flagrans</i> de diferentes aislamientos, selección de formulación, dosis, especie animal, país, efectividad y fuente del estudio 2015 al 2025.	40
Cuadro 3. Resumen de estudios <i>in vitro</i> con <i>Arthrobotrys musiformis</i> : medios de cultivo, concentraciones aplicadas y efectividad depredadora y nematicida contra <i>H. contortus</i> y otros nematodos gastrointestinales. Estudios en el periodo 2018 a 2024.	43
Cuadro 4. Estudios con hongos <i>A. musiformis</i> de diferentes aislamientos, incluidos en diferentes dosis, selección de formulación o forma de administración, dosis, especie animal, país, efectividad y fuente del estudio 2017 al 2021. Peso vivo de los animales (PV).	44

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Distribución de la producción de ovinos en México por estado (toneladas): análisis de los volúmenes generados por cada entidad federativa y los estados con mayor producción (SIAP, 2023).....	6
Figura 2. Morfología del extremo anterior de <i>Haemonchus contortus</i> . Se puede observar el esófago (E), la papila cervical (P) y la lanceta oral (L) Tomado de González-Garduño et al. (2013).....	10
Figura 3. Morfología del sistema reproductor femenino de <i>H. contortus</i> en vista lateral. Se observa esfínter anterior (Sa), vestíbulo (Ve), esfínter posterior (Sp), infundíbulo (I), vagina (Vg) y vulva (Vu). Tomado de González-Garduño et al. (2013).	10
Figura 4. Morfología ampliada del aparato reproductor masculino de <i>Haemonchus contortus</i> , que consta de bursa copulatrix (B), espículas (E), gancho derecho (Gd) y gancho izquierdo (Gi) de las espículas. Tomado de González-Garduño et al. (2013).	11
Figura 5. Ciclo de vida de <i>Haemonchus contortus</i> . En el esquema se muestra la fase exógena donde los huevos se excretan en las heces, se desarrollan en larvas L ₁ , posterior a L ₂ y finalmente larvas infectivas L ₃ . En la fase endógena ocurre la presencia de L ₅ y adultos. Elaboración propia.	12
Figura 6. Tarjeta FAMACHA® y su aplicación en la determinación en el grado de anemia en pequeños rumiantes mediante la observación del color de la conjuntiva ocular. Tomado de University of Rhode Island.	23
Figura 7. Morfología de las estructuras de los hongos depredadores de nematodos. Redes adhesivas (1-4 y 13-15); nódulos adhesivos (7-8 y 11-12); anillos no constrictores (10) y anillos constrictores (5 y 9) (Zhang et al., 2014).31	
Figura 8. Características morfométricas de <i>Duddigtonia flagrans</i> . a) conidióforo; b) conidios; c) clamidosporas. Barra de escala = 20 µm. Tomado de Yu et al. (2014).	37

Figura 9. Características de *A. musiformis*. A) Conidióforo erecto; B) conidios en forma obovoide y curvados; C) conidios con dos células separadas por un septo; D) redes adhesivas tridimensionales; E) una clamidospora. Tomado de Pérez-Anzúrez et al. (2022)..... 42

DEDICATORIAS

A mis padres:

Por haberme impulsado a ser mejor cada día, por permitirme tomar mis propias decisiones y por darme las alas para volar siempre. Por el amor inmenso que me brindan y por enseñarme que en la vida siempre debo ofrecer amor, respeto, lealtad y ser perseverante en todo lo que haga.

“Si he conseguido ver más lejos, es porque me he apoyado sobre los hombros de gigantes. No sé lo que pareceré a los ojos del mundo, pero a los míos soy como un muchacho que juega en la orilla del mar, divirtiéndose de vez en cuando al encontrar un guijarro más pulido o una concha más hermosa, mientras el inmenso océano de la verdad se extiende, inexplorado, frente a mí.”

Isaac Newton

AGRADECIMIENTOS

Agradezco profundamente a mis asesores de tesis: el Dr. Roberto González Garduño, el Dr. Pedro Mendoza de Gives, el Dr. Gustavo Pérez Anzúrez y el Dr. Rodolfo Ramírez Valverde, por su guía experta, paciencia y confianza en mí. Su acompañamiento académico fue clave para la culminación de este proyecto.

Reconozco con gratitud el apoyo financiero otorgado por SECIHTI, a través de la beca de posgrado, el cual fue fundamental para mi dedicación de tiempo completo a los estudios de la Maestría en Ciencias en Innovación Ganadera.

A la Universidad Autónoma Chapingo, al Departamento de Zootecnia y al Posgrado en Producción Animal, les agradezco por brindarme el espacio académico y los recursos necesarios para crecer como investigador.

Un agradecimiento especial para ti, Tessa. Gracias por caminar conmigo durante este proceso con amor, paciencia y comprensión. Tus palabras, tu compañía en los momentos difíciles y tu fe constante en mí fueron luz en los días más exigentes del experimento a lo largo de estos dos años de maestría y cuatro de compartir una vida juntos hasta su final, *“Ni mitz tlazohtla.”*

A mis amigos Beatriz Bautista, Gilberto Reyes y María del Carmen Ortiz, por su apoyo en campo, en laboratorio y por su motivación constante.

Y a quienes fueron más que amigos: mi familia en Chapingo. Gracias por no dejarme solo en ningún momento. A Jairo Omar, Enrique Torrez, Dante Velázquez, Carolina, Daniel, Emiliano, Efraín, Alejandra, Vicente, Carlos, Isabel, Saraí, Pio, Margarita, Anayetzi y Mariana.

Isael Hernández García

DATOS BIOGRÁFICOS



Datos personales

Nombre	Isael Hernández García
Fecha de nacimiento	14 de julio de 1998
Lugar de nacimiento	Chilapa de Álvarez, Guerrero
CURP	HEGI980714HGRRRS02
Profesión	Ingeniero Agrónomo Especialista en Zootecnia
Cédula profesional	14215736

Desarrollo académico

Maestría en ciencias (2024 - 2026)	Posgrado en Producción Animal, Departamento de Zootecnia, Universidad Autónoma Chapingo.
Licenciatura (2019 - 2023)	Departamento de Zootecnia. Universidad Autónoma Chapingo.
Media superior (2014-2017)	Centro de Bachillerato Tecnológico No. 2 Texcoco.

RESUMEN GENERAL

EFFECTO DE HONGOS NEMATÓFAGOS ADMINISTRADOS EN SUSPENSIÓN ACUOSA SOBRE LOS PARÁMETROS PARASITOLÓGICOS EN OVEJAS INFECTADAS CON *Haemonchus contortus*

Los nematodos gastrointestinales afectan la salud del rebaño, en particular la especie *Haemonchus contortus*. La estrategia más común para controlar esta especie es el uso de antihelmínticos; sin embargo, la efectividad se ve limitada por la resistencia a estos. En este estudio, se evaluaron los parámetros parasitológicos en ovejas tratadas con dos hongos nematófagos: *Arthrobotrys musiformis* (Am) y *Duddingtonia flagrans* (Df). Veinticuatro ovejas infectadas con *H. contortus* se distribuyeron en tres grupos: el Grupo 1 recibió una suspensión oral (SO) de Am a una concentración de 1×10^6 esporas por kg de peso corporal; el Grupo 2 recibió una SO de clamidosporas Df a la misma dosis; y el Grupo 3, Control (sin hongos). Se registraron el volumen celular aglomerado (VCA), la proteína total (PT), el conteo de huevos fecales (CHF) y las larvas infectivas (L3). Los valores de VCA y PT fueron inferiores a los normales, lo que puede atribuirse a la hematofagia parasitaria. Se observaron reducciones del 69.2 % y el 84.5 % en número de L3 en los grupos Am y Df, respectivamente. La reducción más significativa en L3 correspondió al tratamiento Am al tercer día, con una disminución del 90.7 %. Por otro lado, el tratamiento Df mostró una reducción del 96.4 % al undécimo día ($P < 0.05$). A pesar de ello, el CHF no disminuyó en ninguno de los tratamientos; de hecho, se observó una tendencia al alza ($P > 0.05$). Este estudio demuestra el potencial de estos hongos para controlar *H. contortus*.

Palabras clave: *Haemonchus contortus*, hongos nematófagos, Clamydosporas, McMaster.

Tesis de Maestría en Ciencias en Innovación Ganadera, Posgrado en Producción Animal,
Universidad Autónoma Chapingo

Autor: Isael Hernández García

Director de Tesis: Dr. Roberto González Garduño

GENERAL ABSTRACT

EFFECT OF NEMATOPHAGIC FUNGI ADMINISTERED IN AN AQUEOUS SUSPENSION ON PARASITOLOGICAL PARAMETERS IN SHEEP INFECTED WITH *Haemonchus contortus*

Abstract

Gastrointestinal nematodes affect the sheep health, particularly *Haemonchus contortus* species. The most common strategy for controlling these parasites is the use of anthelmintic drugs; however, their sustainability is limited by anthelmintic resistance. In this study parasitological parameters ewes treated with two nematophagous fungi: *Arthrobotrys musiformis* (Am) and *Duddingtonia flagrans* (Df) were evaluated. Twenty-four sheep infected with *H. contortus* were distributed into three groups: Group 1 received an oral suspension (OS) of Am at 1×10^6 spores per kg BW; Group 2 received an OS of Df chlamydospores at the same dosage; and Group 3, Control (without fungi). Packed cell volume (PCV), total protein (TP), fecal egg counts (FEC), and infective larvae (L3) were recorded. The PCV and PT values were below normal, which can be attributed to parasitic hematophagy. Reductions of 69.2% and 84.5% in the L3 were observed in the Am and Df groups, respectively. The most significant reduction in L3 corresponded to the Am treatment on day three, showing a decrease of 90.7%. Meanwhile, the Df treatment demonstrated a 96.4% reduction by day eleven ($P < 0.05$). Despite the results, FEC did not decrease in either treatment; in fact, an increasing trend was noted ($P > 0.05$). This study provides evidence of the potential of these fungi in controlling *H. contortus*.

Key words: *Haemonchus contortus*, nematophagous fungi, Chlamydospores, McMaster.

Master or Thesis in Livestock Innovation, Graduate Program in Animal Production, Universidad Autónoma Chapingo

Author: Isael Hernández García

Advisor: Dr. Roberto González Garduño

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

La producción de pequeños rumiantes enfrenta múltiples desafíos para lograr ser una actividad rentable. Además de atender factores sociales y productivos, los aspectos climáticos resultan determinantes, especialmente en el ámbito sanitario, donde el parasitismo representa una de las principales limitantes (Strydom et al., 2023). Las endoparasitosis destacan sobre los parásitos externos; en el caso de los ovinos, los nematodos gastrointestinales (NGI) son los más relevantes por su impacto en la salud y las pérdidas económicas que ocasionan a los productores.

Las especies de NGI de mayor importancia en ovinos incluyen *Haemonchus contortus*, *Trichostrongylus colubriformis*, *Cooperia curticei* y *Oesophagostomum colombianum*. La prevalencia de estos parásitos varía según la zona ecológica y las condiciones climáticas (Healey et al., 2018), observándose mayores niveles de infección en regiones de clima cálido y húmedo.

La infección con NGI influye negativamente en la alimentación, la rumia, el descanso y el comportamiento de pie de los animales, comprometiendo el bienestar animal (Högberg et al., 2021). También, los NGI afectan la salud de los animales al ocasionar pérdida de apetito, disminución de peso y anemia. La consecuente hipoproteïnemia afecta el sistema inmunitario, lo cual conduce a la inmunosupresión, susceptibilidad a otras enfermedades y en infecciones graves que pueden ocasionar la muerte de los animales susceptibles (Arsenopoulos et al., 2021). En este sentido, el parasitismo ha tenido un efecto en el ambiente, ya que estudios reportan que los animales infectados con NGI incrementan 33.0 % las emisiones de gases de efecto invernadero en comparación con los animales no infectados (Fox et al., 2018).

El método tradicional de control de las nematodosis ha sido mediante el uso de antihelmínticos (AH). La aplicación frecuente de los AH, ha generado resistencia a los principales productos químicos usados para el control parasitario, ha desencadenado problemas en la salud de los animales, y en el ambiente por la

residualidad en suelo de algunos de ellos (Enejoh et al., 2017). Por lo anterior, la utilización de un solo método de control parasitario ha resultado poco sostenible y no sustentable, además de que ha contribuido a crear desequilibrio ecológico (Ambrožová et al., 2021). Otro aspecto importante ha sido la presencia de residuos en productos como carne y leche (Beyene, 2015).

Debido a que la resistencia antihelmíntica es un problema de orden mundial para la producción de ovinos (López-Rodríguez et al., 2023), se ha recurrido a la búsqueda de alternativas de control que permitan mejorar la producción pero que sean sustentables y sostenibles. Entre las múltiples alternativas se incluye el manejo antihelmíntico de manera estratégica o selectiva. Para aplicar este manejo, se utilizan métodos de diagnóstico como el de FAMACHA[®] (Faffa Malan Chart), que permite identificar y desparasitar únicamente a los animales que lo requieren. Además, se investigan otras alternativas de control, como el uso de agujas de cobre y extractos de plantas. El control biológico se constituye como una alternativa sustentable, dado que el uso de organismos puede tener un impacto ambiental menos nocivo (Liu et al., 2020).

El control biológico, es una alternativa ampliamente estudiada que ha mostrado resultados prometedores para su incorporación en las actividades de manejo con el fin de prevenir y controlar a los NGI. García (2016) definió el término de control biológico como una estrategia ecológica con el objetivo de disminuir las poblaciones parasitarias a un nivel no perjudicial, basado en el comportamiento y la acción de antagonistas naturales.

Los hongos nematófagos (HN) son organismos saprófitos que viven en el suelo, raíces y heces; no obstante, tienen la capacidad de atrapar y digerir las fases externas de los nematodos que se encuentran en el suelo (de Freitas et al., 2018). Asimismo, gran cantidad de estos hongos tienen la capacidad de producir esporas de resistencia, lo que les permite sobrevivir por un tiempo en ambientes de baja humedad o altas temperaturas, e incluso atravesar el tracto

gastrointestinal de los animales y salir en las heces, con la capacidad de desarrollarse nuevamente (Baiak et al., 2021).

Duddingtonia flagrans y *Arthrobotrys musiformis* son dos especies de hongos pertenecientes a la familia *Orbiliaceae*, que han mostrado actividad contra larvas de nematodos parásitos (Mendoza-de Gives et al., 2018). Estos HN utilizan como estrategias alimenticias producir estructuras que pueden atraer, adherir, matar y degradar los tejidos internos de los nematodos que utilizan como fuente de carbono y nitrógeno (Liu et al., 2009; Arredondo et al., 2020).

Los HN son potenciales agentes de control biológico de nematodos parásitos de importancia en la agricultura y la ganadería en rumiantes. Por lo anterior, se plantea en el presente estudio, la evaluación de la actividad nematófaga de estos dos hongos para el control de la fase exógena de nematodos gastrointestinales de ovinos.

El presente documento contiene tres partes principales para abordar el tema; en la primera parte se presenta una introducción general. La segunda parte es una revisión de literatura que permite conocer los principales aspectos epidemiológicos de los parásitos gastrointestinales de ovinos, algunas generalidades de los principales métodos de control de nematodos y la recopilación de información de los hongos y resultados de investigación de los dos hongos que se utilizan en el estudio. Una tercera parte es acerca de resultados del proyecto de investigación que tuvo como objetivo evaluar los parámetros parasitológicos de dos especies de hongos nematófagos en ovejas criollas infectadas con *Haemonchus contortus* en México.

Referencias

- Strydom, T., Lavan, R. P., Torres, S., & Heaney, K. (2023). The economic impact of parasitism from nematodes, trematodes and ticks on beef cattle production. *Animals*, 13(10), 1599. <https://doi.org/10.3390/ani13101599>
- Healey, K., Lawlor, C., Knox, M. R., Chambers, M., & Lamb, J. (2018). Field evaluation of *Duddingtonia flagrans* IAH 1297 for the reduction of worm burden in grazing animals: Tracer studies in sheep. *Veterinary Parasitology*, 253, 48–54. <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2018.02.010>
- Högborg, N., Hesse, A., Lidfors, L., Baltrušis, P., Claerebout, E., & Höglund, J. (2021). Subclinical nematode parasitism affects activity and rumination patterns in first-season grazing cattle. *Animal*, 15(6), 100237. <https://doi.org/10.1016/j.animal.2021.100237>
- Arsenopoulos, K. V., Fthenakis, G. C., Katsarou, E. I., & Papadopoulos, E. (2021). Haemonchosis: A challenging parasitic infection of sheep and goats. *Animals*, 11(2), 363. <https://doi.org/10.3390/ani11020363>
- Fox, N. J., Smith, L. A., Houdijk, J. G. M., Athanasiadou, S., & Hutchings, M. R. (2018). Ubiquitous parasites drive a 33% increase in methane yield from livestock. *International Journal for Parasitology*, 48(13), 1017-1021. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2018.06.001>
- Enejoh, O. S., & Suleiman, M. M. (2017). Anthelmintics and their application in veterinary medicine. *Research in Medical & Engineering Sciences*, 2(2), 000536. <https://doi.org/10.31031/RMES.2017.02.000536>
- Ambrožová, L., Sládeček, F. X. J., Zítek, T., Perlík, M., Kozel, P., Jirků, M., & Čížek, L. (2021). Lasting decrease in functionality and richness: Effects of ivermectin use on dung beetle communities. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 321, 107634. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2021.107634>
- López-Rodríguez, G., Zaragoza-Bastida, A., Olmedo-Juárez, A., Rosenfeld Miranda, C., & Rivero-Perez, N. (2023). Nematodos gastrointestinales en ovinos y su resistencia antihelmíntica. Un tema en discusión de México. *Journal of the Selva Andina Animal Science*, 10(2), 116-129. <https://doi.org/10.36610/j.jsaas.2023.100200116>
- Liu, X. Y., Chang, F. F., Zhao, T. Y., Huang, H. Y., Li, F. D., Wang, F., Wang, B. B., Wang, F. H., Liu, Q., Luo, Q. H., & et al. (2020). Control biológico del nematodo gastrointestinal ovino en tres sistemas de alimentación en el norte de China mediante el uso de un fármaco en polvo con hongos nematófagos. *Biocontrol Science and Technology*, 30(7), 701–71. <https://doi.org/10.1080/09583157.2020.1765981>
- García, C., D. J., Pulido M., M. O., & Díaz., A. M. (2016). Uso de hongos nematófagos en el control biológico de nematodos gastrointestinales en ovinos. *Revista Logos, Ciencia & Tecnología*, 7(2), 40–49. <https://doi.org/10.22335/rlct.v7i2.236>

- Baiak, B. H. B., Gasparina, J. M., Ianke, L., Ramos, F., Molento, M. B., & Stefani, L. M. (2021). Predatory activity of nematophagous fungus *Duddingtonia flagrans* in infective larvae after gastrointestinal transit: Biological control in pasture areas and in vitro. *Journal of Helminthology*, 95, e31. <https://doi.org/10.1017/S0022149X21000195>
- Mendoza-de Gives, P., López-Arellano, M. E., Aguilar-Marcelino, L., Olazarán-Jenkins, S., Reyes-Guerrero, D., Ramírez-Vargas, G., & Vega-Murillo, V. E. (2018). The nematophagous fungus *Duddingtonia flagrans* reduces the gastrointestinal parasitic nematode larvae population in faeces of orally treated calves maintained under tropical conditions dose/response assessment. *Veterinary Parasitology*, 263, 66–72. <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2018.10.001>
- Liu, X., Xiang, M., & Che, Y. (2009). The living strategy of nematophagous fungi. *Mycoscience*, 50(1), 20-25. <https://doi.org/10.1007/s10267-008-0451-3>
- Arredondo B., H. C., Tamayo M., F., & Rodríguez del B., L. Á. (Eds.). (2020). Fundamento y práctica del control biológico de plagas y enfermedades. Colegio de Postgraduados, Fundación Colegio de Postgraduados en Ciencias Agrícolas A. C., *Secretaría de Agricultura y Desarrollo Rural* (SADER), SENASICA, & OIRSA.

2. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1 Panorama de la producción de ovinos en México

La producción de ovinos en México se realiza en mayor medida en seis estados de la república que dominan ampliamente la actividad. El estado con mayor producción es el Estado de México, seguido por Hidalgo, Veracruz y Jalisco (Figura 1). En un segundo grupo se encuentran Zacatecas, Puebla, Guanajuato y Oaxaca, con cifras que oscilan entre las 8,000 y 5,000 t anuales (SIAP, 2023). El consumo per cápita de carne de ovino en México, osciló entre 500 y 950 g, y está ligado a un platillo tradicional como es la barbacoa, que representa entre 90.0 y 95.0 % del consumo nacional (Alanís et al., 2022; Bobadilla-Soto et al., 2022).

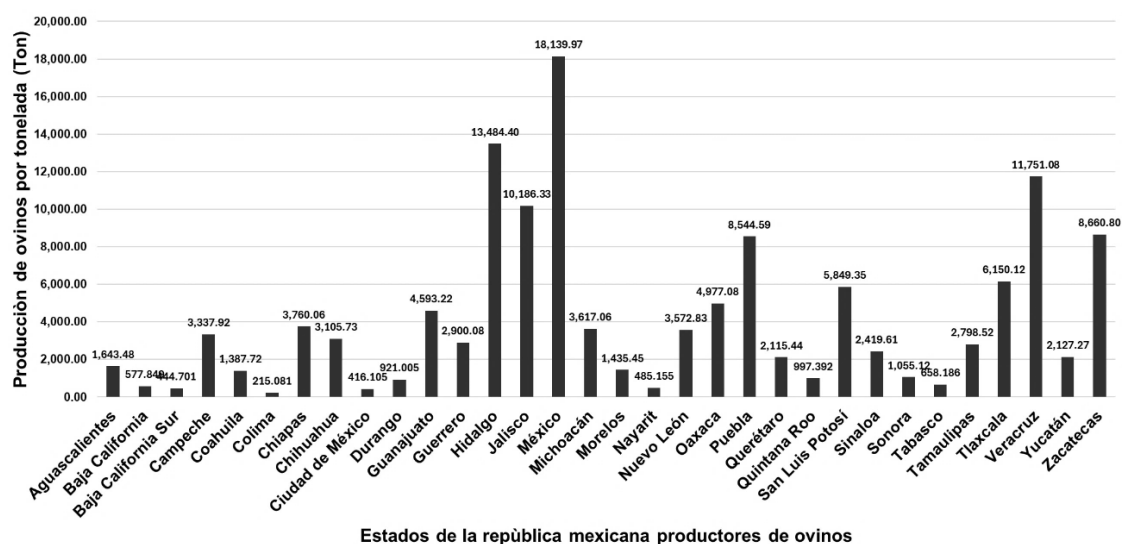


Figura 1. Distribución de la producción de ovinos en México por estado (toneladas): análisis de los volúmenes generados por cada entidad federativa y los estados con mayor producción (SIAP, 2023).

A partir de los citados anteriormente, la cría y producción de ovinos en México tiene importancia económica en varias regiones del país, sin embargo, es importante mencionar que también los sistemas de producción ovina se enfrentan a problemas por parásitos gastrointestinales, ya que los sistemas son principalmente en pastoreo en gran parte del país. McRae et al. (2015) afirman

que los ovinos en pastoreo y en pastizales contaminados, las ovejas están mayor expuestas a estos problemas afectando la producción.

2.2 El parasitismo en la producción de rumiantes

El parasitismo es la relación ecológica entre nematodos y rumiantes, donde se obtiene beneficio a expensas del hospedador. En esta interacción coevolutiva los animales menos adaptados resultan ser susceptibles, ya que no tienen los mecanismos morfológicos, fisiológicos e inmunológicos que les confieran la capacidad de enfrentar infecciones por parásitos gastrointestinales (Torres & González, 2022).

Entre las diversas enfermedades que afectan y limitan el potencial de los rumiantes en particular los ovinos, destacan las nematodosis especialmente del sistema gastrointestinal, enfermedad causada por el parasitismo con NGI que se caracteriza por la alta patogenicidad de sus agentes etiológicos, lo cual genera un severo deterioro en la salud de los animales (Torres & González, 2022).

2.2.1 Impacto productivo y económico por nematodosis

Diversos estudios, han documentado el impacto negativo en el potencial productivo y pérdidas económicas causadas por NGI en la ganadería. En nueva Zelanda se reportaron pérdidas económicas de US\$45 millones de dólares anuales por factores directos e indirectos en animales infectados con *Haemonchus contortus* (Adamu et al., 2013). En el mismo contexto, en Europa un reporte en el que participaron 18 países se señaló que las pérdidas en el sistema de producción de ovejas lecheras fueron de €151 millones de euros y €206 millones de euros en ovinos de carne (Charlier et al., 2020).

En México no se encontró algún estudio que reportara el impacto económico negativo por NGI en los sistemas de producción de ovinos. Sin embargo, en bovinos se han indicado pérdidas económicas anuales de US\$445.10 millones de dólares por efecto de los NGI en animales no tratados (Rodríguez-Vivas et al., 2017). Lo anterior permite tener un panorama general sobre la problemática que

representan los nematodos gastrointestinales (NGI) en los ovinos de las diferentes regiones de México (Reyes-Guerrero et al., 2021).

2.2.2 Prevalencia de nematodos gastrointestinales

Las infecciones por NGI presentan mayor prevalencia en regiones tropicales y subtropicales, donde las condiciones climáticas favorecen su ciclo biológico. Tramboo et al. (2015) reportaron que la prevalencia estacionaria fue más alta en verano, primavera, invierno y otoño (83.0, 78.7, 76.3, y 70.0 %, respectivamente), lo que refleja la influencia de factores ambientales como la temperatura y la humedad. Sin embargo, en los años recientes por el cambio climático ha favorecido la adaptación de los NGI, en especial *H. contortus*, a distintos ecosistemas y a nuevos hospederos (Munguía-Xóchihua et al., 2018; Yin et al., 2016).

2.2.3 Principales especies de nematodos gastrointestinales en ovinos

En los sistemas de producción de ovinos, los nematodos gastrointestinales son un problema en animales jóvenes y un desafío sanitario por la alta prevalencia en algunas regiones, estaciones del año, así como especies distribuidas y evolucionadas para adaptarse a ciertos nichos ecológicos. Entre los géneros comúnmente encontrados está *Haemonchus*, un parásito metazoario de la clase nematoda que afecta a bovinos, caprinos y con mayor evidencia en ovinos. *Haemonchus* consta de varias especies, entre ellas, *H. contortus* una especie que habita en el abomaso y caracterizada por su capacidad hematófaga, por lo que ocasiona casos severos de anemia (Arsenopoulos et al., 2021). Respecto a las especies de NGI que afectan a los animales en el trópico húmedo, un estudio documentó la presencia de *H. contortus* en el abomaso; *Cooperia curticei*, *Trichostrongylus colubriformis*, *Strongyloides papillosus* y *Bunostomum trigonocephalum* en intestino delgado *Oesophagostomum columbianum* y *Trichuris ovis* en el intestino grueso *H. contortus*, *O. columbianum* y *T. colubriformis* fueron las especies más prevalentes, con conteos de adultos

superiores a 1009, 813 y 335 nematodos, respectivamente (González et al., 2011).

2.2.4 Características morfológicas de *Haemonchus contortus*

H. contortus es un nematodo del filo Nematoda, clase *Secernentea*, orden *Strongylida* y familia *Trichonstrongylidae* (Arsenopoulos et al., 2021). Según los reportes históricos este nematodo se originó en el África subsahariana, en animales ungulados silvestres, y luego evolucionó para propagarse por todas las regiones del mundo a través de exportaciones e importaciones de animales hospedadores por la intervención humana (Gilleard & Redman, 2016; Sallé et al., 2019).

El macho de *Haemonchus contortus* se caracteriza por su color marrón rojizo, con una longitud corporal que varía entre 10 y 20 mm, y por presentar una lanceta bucal poco desarrollada, la cual le permite perforar el epitelio gástrico y alimentarse de sangre (Gareh et al., 2021). Por su parte, González-Garduño et al. (2013) describieron ejemplares con una longitud promedio de 13.9 mm, destacando la presencia de un esófago bien definido, papilas cervicales y una lanceta oral en el extremo anterior del parásito (Figura 2). Asimismo, muestra la estructura reproductiva de machos de *H. contortus*, que consta de una bursa copulatrix y los ganchos representativos de las espículas (Figura 4).

Gareh et al. (2021) describen que las hembras de *Haemonchus contortus* presentan una apariencia característica en forma de “palo de barbero”, debido al entrelazamiento del útero y los ovarios de color blanco alrededor del intestino es rojo por la presencia de sangre. Estas hembras poseen una longitud corporal de 18 a 30 mm, un número definido de crestas cuticulares y un colgajo de la vulva característico de la especie. En otro estudio, González-Garduño et al. (2013) reportaron una longitud promedio de 18.5 mm, con una vagina ($96 \pm 14 \mu\text{m}$), un esfínter anterior y posterior bien definidos, así como una clara separación del vestíbulo (Figura 3).

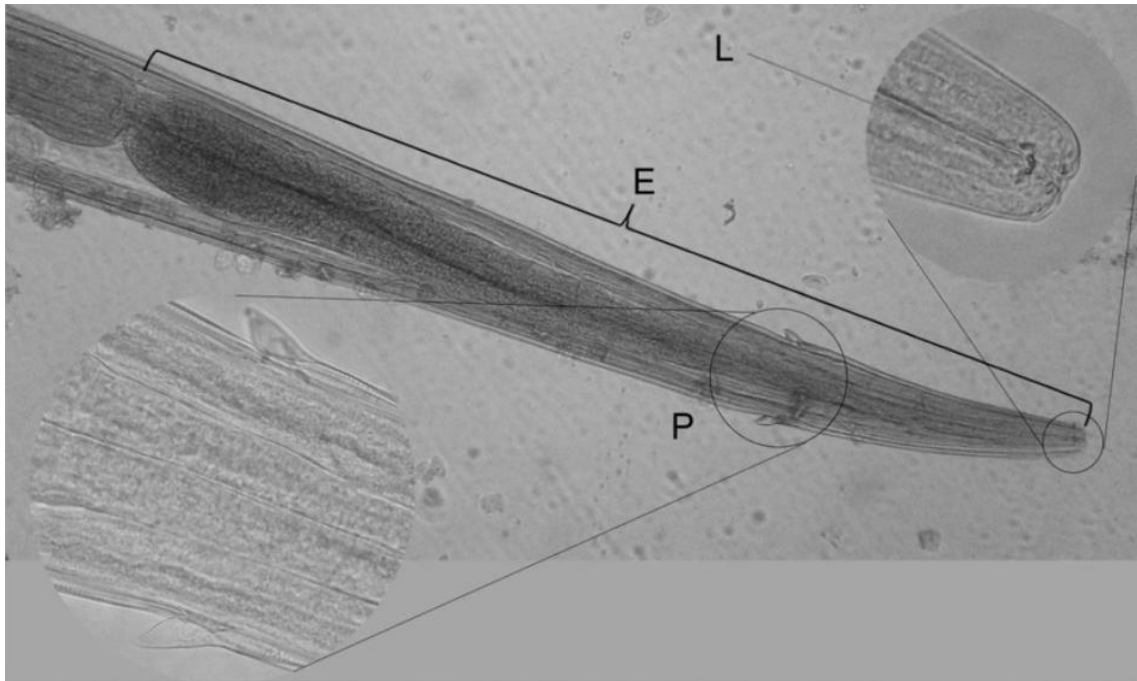


Figura 2. Morfología del extremo anterior de *Haemonchus contortus*. Se puede observar el esófago (E), la papila cervical (P) y la lanceta oral (L). Tomado de González-Garduño et al. (2013).

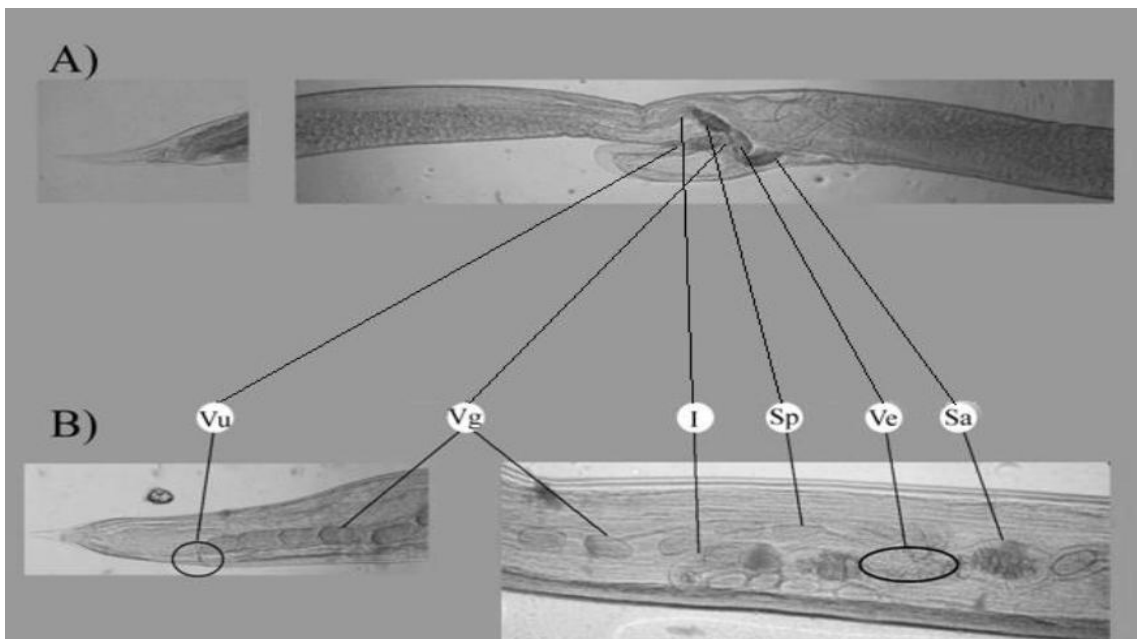


Figura 3. Morfología del sistema reproductor femenino de *H. contortus* en vista lateral. Se observa esfínter anterior (Sa), vestíbulo (Ve), esfínter posterior (Sp), infundíbulo (I), vagina (Vg) y vulva (Vu). Tomado de González-Garduño et al. (2013).

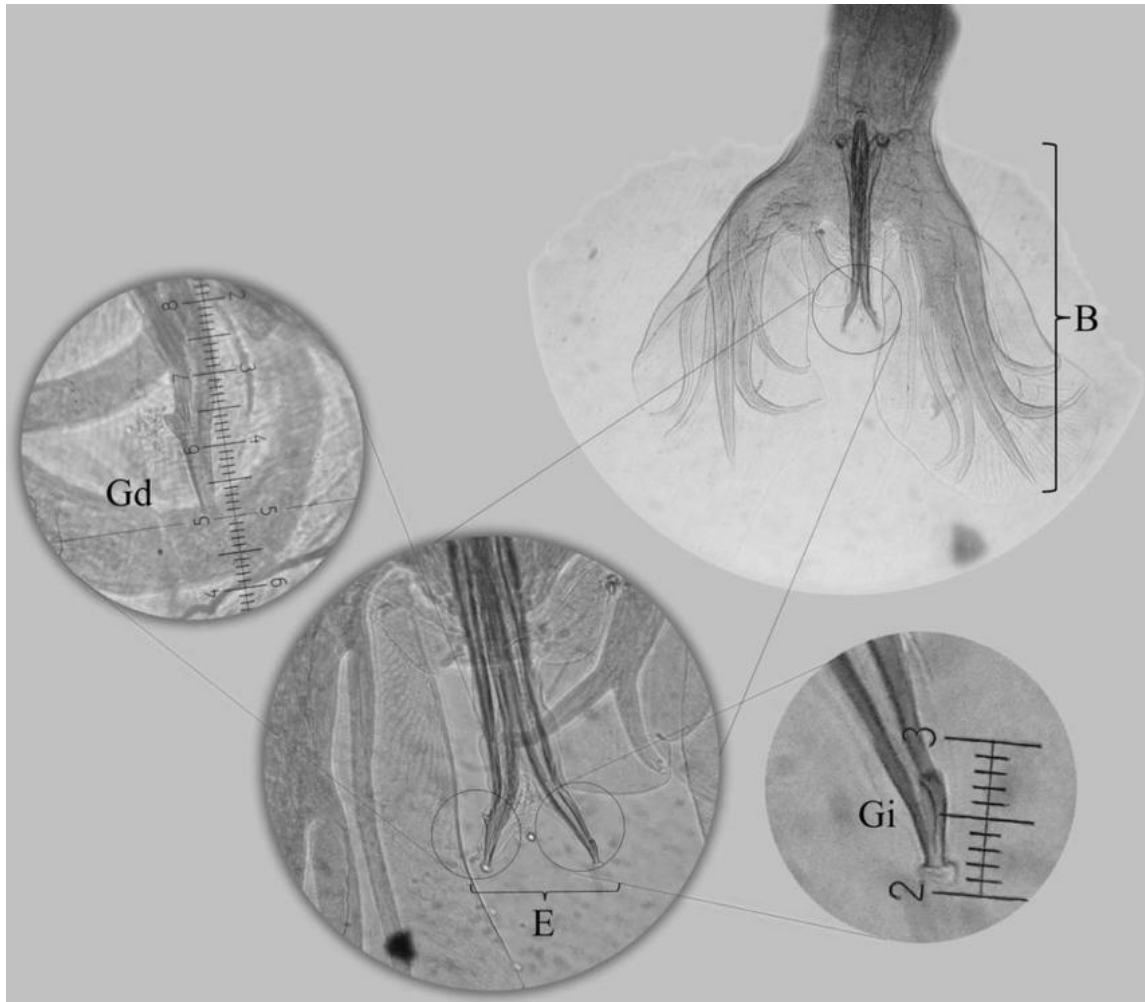


Figura 4. Morfología ampliada del aparato reproductor masculino de *Haemonchus contortus*, que consta de bursa copulatrix (B), espículas (E), gancho derecho (Gd) y gancho izquierdo (Gi) de las espículas. Tomado de González-Garduño et al. (2013).

2.2.5 Ciclo biológico de *H. contortus*

El ciclo de vida del *H. contortus* es directo y pasa por seis etapas, desde huevos en heces, cinco etapas en estado larvario y adulto (El-Ashram & Suo, 2017). Asimismo, se divide en dos fases diferenciadas: una endógena también conocida como parasitaria, que ocurre en el interior del hospedador, y una exógena o de vida libre, que transcurre en el ambiente (Figura 5). Ambas fases están estrechamente influenciadas por las condiciones ambientales y el estado fisiológico del animal huésped (González et al., 2011).

La fase exógena comienza con la expulsión de los huevos al medio externo en las heces del hospedador, y en condiciones ambientales favorables, particularmente en suelos con humedad suficiente y temperatura alta, los huevos eclosionan y se liberan las larvas de primer estadio (L₁) que se alimentan de materia orgánica presente en las heces. Posteriormente, estas mudan a segundo estadio (L₂) en un plazo de dos a cuatro días. Finalmente, las larvas evolucionan al estadio infectivo (L₃), caracterizado por una vaina residual que protege al nematodo en el ambiente y en su paso por el rumen. Esta forma larval no se alimenta y puede sobrevivir durante días o semanas en la vegetación, a la espera de ser ingerida por un nuevo hospedador (Schwarz et al., 2013; Zajac & Garza, 2020).

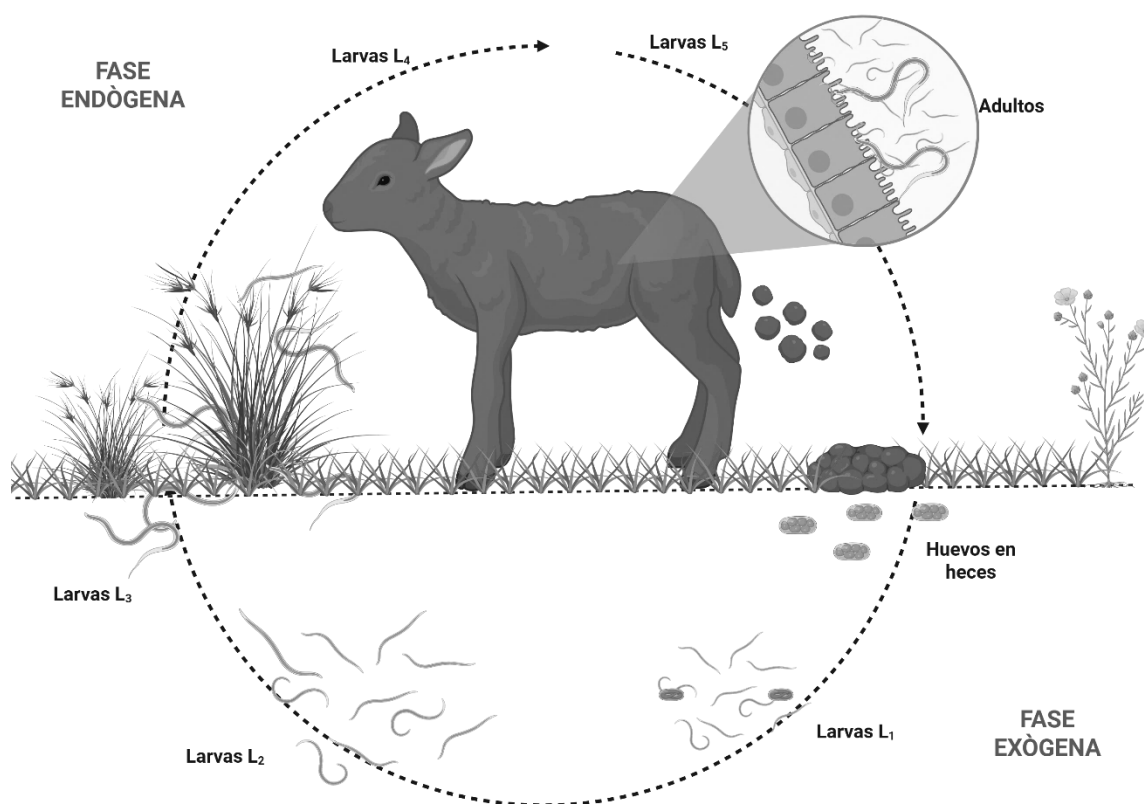


Figura 5. Ciclo de vida de *Haemonchus contortus*. En el esquema se muestra la fase exógena donde los huevos se excretan en las heces, se desarrollan en larvas L₁, posterior a L₂ y finalmente larvas infectivas L₃. En la fase endógena ocurre la presencia de L₅ y adultos. Elaboración propia.

La fase endógena inicia cuando el hospedador ingiere las larvas L₃ durante el pastoreo, donde se desenvainan, y después de una corta fase tisular, se desarrollan a través de un cuarto estadio larvario L₄, a partir de aquí, se desarrollan el estado larvario L₅ o también conocido como preadulto (larvas con un sistema reproductor inmaduro) y en adultos dioicos con madurez sexual, momento en el que se aparean y comienzan a ovopositar. El ciclo completo puede durar entre 18 y 21 días en condiciones favorables. Sin embargo, si las condiciones ambientales son adversas o la respuesta inmune del hospedador es desfavorable, los nematodos poseen también una capacidad de hipobiosis, una forma de latencia en la que las larvas L₄ suspenden su desarrollo para sobrevivir (Schwarz et al., 2013).

2.2.6 Periodo prepatente

El periodo prepatente se define como el intervalo que transcurre desde la infección natural hasta que las hembras adultas del endoparásito comienzan a liberar huevos. Su duración es variable y depende de la especie parasitaria, la intensidad de la infección y el estado inmunitario del hospedador. En la mayoría de los nematodos gastrointestinales (NGI), este periodo es de aproximadamente 21 días (Veglia, 1916).

2.2.7 Hipobiosis

Los nematodos gastrointestinales tienen mecanismos para evadir la respuesta inmunitaria del huésped en condiciones ambientales adversas para el desarrollo y la supervivencia de las fases de vida parasitaria, este proceso de inhibición se denomina hipobiosis, latencia o desarrollo detenido. El desarrollo de las larvas establecidas se inhibe, generalmente cuando se encuentran en el cuarto estadio larvario (L₄) (Besier et al., 2016). En un estudio realizado por Carvalho et al. (2023), se evaluó la respuesta de *H. contortus* en corderos Dorper sometidos a infección inducida, y alimentados con suplementación dietética. Los resultados revelaron evidencia clara del fenómeno de hipobiosis conforme se fue aumentando el nivel de suplemento. Estos hallazgos sugieren que una mejor

condición nutricional favorece una respuesta inmunitaria eficaz, que a su vez induzca el desarrollo de hipobiosis en los NGI.

2.2.8 Patogenia y signos por *Haemonchus contortus*

El grado de establecimiento de *H. contortus* y la severidad de la enfermedad que provoca dependen de múltiples factores, entre los que destaca la población de larvas infectivas ingeridas, la edad del hospedero (Saccareau et al., 2017), el nivel de inmunidad y el estado nutricional de los animales. La patogenia se deriva principalmente de la actividad hematófaga del parásito, tanto en su fase libre como tras la erupción de lesiones ulcerativas en la mucosa del abomaso, lo que desencadena un síndrome digestivo y trastornos anémicos (Besier et al., 2016).

Se ha documentado que una oveja infectada puede perder hasta 30 μ L de sangre por día debido a la acción individual de un parásito, pudiendo incluso llegar a la muerte (Emery et al., 2016). La anemia resultante, ya sea por ingestión directa de sangre o por pérdida exudativa desde las lesiones hacia las heces, suele manifestarse clínicamente entre los días 10 y 12 posteriores a la infección (Roeber et al., 2013), acompañada de una reducción en el volumen celular empaquetado (PCV por sus siglas en inglés) o hematocrito, detectable desde el cuarto día post infección (Storey et al., 2017; Ferreira et al., 2019). Esta disminución del PCV se intensifica entre la tercera y sexta semana, a consecuencia del incremento en la actividad parasitaria y del sangrado continuo asociado con gastritis hemorrágica. Paralelamente, se observa una reducción de los niveles de hemoglobina y proteínas plasmáticas (Swarnkar & Singh, 2018).

El daño a la mucosa del abomaso altera el tránsito digestivo, provoca dolor y desencadena una intensa respuesta inflamatoria y cambios en las secreciones gástricas, lo que se traduce en anorexia prolongada. Además, el aumento del pH abomasal puede aumentar de 2 a > 6. Desde el punto de vista clínico, cuando el pH supera 4.5, se interrumpe la digestión en el abomaso. Se produce una gastropatía con pérdida de proteínas que, junto con la anorexia y la alteración de

la digestión proteica, conduce a hipoproteinemia y pérdida de peso en los animales (Alam et al., 2020; Li et al., 2016).

Los signos de la hemoncosis se clasifican en formas hiperaguda, aguda y crónica. La forma hiperaguda se caracteriza por muerte súbita sin signos previos, mientras que la presentación aguda incluye anemia severa, letargia, taquicardia, taquipnea, heces oscuras y pastosas, alopecia, conjuntiva pálida, ascitis y edema submandibular o cervical. En casos recientes, se han reportado brotes letales en corderos jóvenes (Paul et al., 2020). Por su parte, la forma crónica manifiesta una anorexia persistente, pérdida de peso, agalaxia, palidez de mucosas y disminución progresiva del rendimiento productivo (Besier et al., 2016; Iliev et al., 2017).

2.3 Control convencional de los nematodos gastrointestinales

Durante más de 40 años, el método para el control de parásitos gastrointestinales se ha dado mediante el uso de antihelmínticos (AH) convencionales de amplio espectro, que controlan o exterminan multitud de especies de parásitos intestinales de los animales. La administración frecuente de los AH permite un tratamiento con alta eficacia, baja toxicidad y una rápida eliminación del hospedador. Son, además, de fácil administración y de bajo costo para los productores. Se emplean para eliminar NGI de rumiantes con el objetivo de reducir la carga parasitológica en el interior del hospedador. Actualmente, se conocen varios fármacos agrupados por familias, cada familia con un modo de acción diferente. Sin embargo, aunque tras años de aplicación los AH han mostrado una alta eficacia, en los años recientes por el aumento de la frecuencia de aplicación y a veces por el desconocimiento para seguir protocolos de aplicación en los diferentes sistemas de producción, ha generado que estos ya no den resultados eficaces (Arroyo, 2015).

2.3.1 Uso de antihelmínticos

Los AH son utilizados en el control de diferentes géneros de endoparásitos, estos fármacos generalmente afectan al sistema nervioso o bien al metabolismo celular y la estructura de los NGI. La mayoría de las familias de fármacos antihelmínticos que se usan actualmente se introdujeron al mercado antes del año 2000, y muchas de ellas llevan décadas en uso.

Entre estas se encuentran los benzimidazoles, las lactonas macrocíclicas, y los agonistas nicotínicos como los imidazotiazoles y las tetrahidropirimidinas, además de las salicilanilidas, las pirazinisoquinolinas y otras varias familias de compuestos. Sin embargo, desde el inicio del nuevo milenio, solo se han desarrollado e incorporado tres nuevas clases de AH: los octadepsipéptidos cíclicos, los derivados del amino acetonitrilo y las espiroindoles (Arroyo, 2015; Epe et al., 2013; Nixon et al., 2020).

2.3.2 Principales familias de antihelmínticos y mecanismos de acción

- **Benzimidazoles (BZ)**

Los BZ se utilizan con frecuencia contra parásitos del ganado (Moser et al., 2019). El tiabendazol fue el primer BZ descubierto y desde entonces, se han comercializado derivados de BZ, como el fenbendazol, el mebendazol, el oxiabendazol, el oxfendazol y el albendazol (Lubega et al., 1991).

Los BZ, tienen como principal mecanismo de acción en las proteínas β -tubulina, interrumpir la formación de microtúbulos y causar la muerte de los NGI (Shaver et al., 2025). Los microtúbulos son estructuras huecas con un diámetro de 20 a 30 nm que funcionan en el mantenimiento de la matriz celular, el transporte axonal, motilidad, endocitosis/exocitosis, y la división celular del parásito (Gibson et al., 2022). Los BZ, en general, afectan tanto a larvas, adultos y huevos, pero requieren de un tratamiento persistente debido a que tienen baja toxicidad y su efectividad depende del tiempo de exposición (Arroyo, 2015).

- **Salicilanilidas**

Esta familia de AH constituye un amplio grupo de fármacos desarrollados principalmente por su actividad antiparasitaria en animales. Se han sintetizado varias salicilanilidas con potente actividad antiparasitaria, de las cuales solo closantel está disponibles comercialmente. El closantel representa uno de los más importantes del grupo, se utilizan ampliamente para el control de infestaciones por *Haemonchus spp.* y *Fasciola spp.* en pequeños rumiantes y bovinos (Swan, 1999; O'Leary et al., 2023).

Los mecanismos de acción del closantel inhiben el acoplamiento entre el transporte de electrones y las reacciones de fosforilación oxidativa, lo que altera la producción mitocondrial de ATP, afectando los mecanismos de transporte de la membrana del parásito, su motilidad o parálisis, problemas de absorción, y la muerte del parásito (Skuce & Fairweather, 1990).

- **Imidazotiazoles y tetrahidropirimidinas**

Los imidazotiazoles (Levamisol) y de las tetrahidropirimidinas (Pirantel y Morantel) son compuestos de estructura química diferente, aunque poseen el mismo modo de acción (Arroyo, 2015).

El levamisol actúa abriendo canales iónicos asociados a los receptores de acetilcolina (AChR) presentes en las células nerviosas y musculares de los nematodos gastrointestinales. La activación de estos canales induce una despolarización y permite la entrada de calcio, lo que incrementa la concentración de calcio sarcoplasmático, provocando contracciones musculares espásticas. Este efecto impide que los parásitos se mantengan adheridos al tracto gastrointestinal, facilitando su expulsión (Roberson et al., 2009; Puttachary et al., 2010).

- **Lactonas macrocíclicas**

Las lactonas macrocíclicas (LM) son utilizadas por su alto potencial contra diferentes endoparásitos y ectoparásitos en la ganadería. Las avermectinas y las milbemicinas, familias que comparten ciertas características estructurales y propiedades fisicoquímicas, lo que les confiere una acción de amplio espectro. Dentro de las avermectinas se incluyen moléculas de origen natural y semisintético, como la abamectina, la ivermectina, la doramectina y la eprinomectina. Por otro lado, las milbemicinas están representadas por compuestos como la nemadectina, la moxidectina y la milbemicina 5-oxima (Lifschitz et al., 2024).

El mecanismo de acción de estas familias de antihelmínticos es principalmente por una unión de alta afinidad a los canales de cloro regulados por glutamato, lo que produce un incremento lento e irreversible de conducción de membrana plasmática lo que genera una parálisis del músculo, en particular la bomba faríngea de los parásitos (Geary et al., 1999).

- **Amino acetonitril derivados: Monepantel**

Monepantel es un derivado de aminoacetonitrilo (AAD), es uno de los AH más recientes desarrolladas para tratamiento de NGI de ovinos (Kaminsky et al., 2008). El producto se lanzó por primera ocasión en nueva Zelanda alrededor del año 2009. En Uruguay, se encuentra disponible desde el 2010 como un producto comercial Zolvix® (Mederos et al., 2014).

El mecanismo de acción principal del monepantel es actuar como modulador alostérico positivo de los receptores nicotínicos de acetilcolina (nAChR) en nematodos, causando hipercontracción muscular. Sin embargo, estudios en *Ascaris suum* y *Oesophagostomum dentatum* revelan que también puede actuar como antagonista no competitivo sobre subtipos de nAChR, inhibiendo las respuestas inducidas por acetilcolina. A nivel estructural, se une a sitios alostéricos del dominio transmembranal, dilatando el poro iónico y activando el

canal. Esta interacción altera la transmisión neuromuscular y provoca parálisis de los NGI (Abongwa et al., 2017; Liu et al., 2024).

A pesar de tratarse de una molécula novedosa, se han documentado casos tempranos de resistencia antihelmíntica (RA). El primer caso de RA a Monepantel se reportó en Nueva Zelanda en al menos dos especies de NGI de ovinos: *Teladorsagia circumcincta* y *Trichostrongylus colubriformis* (Scott et al., 2013). Así mismo, en Brasil se reportó RA en *H. contortus* en ovinos a Monepantel, con una eficiencia del 61.4 % (Viana et al., 2021). Otro estudio en Brasil realizado en cabras se encontró resistencia a Monepantel contra *Trichostrongylus colubriformis*, con una eficiencia de 91.0 % confirmando nuevamente RA (Cintra et al., 2018).

2.3.3 Ecotoxicidad de los antihelmínticos

Los AH son metabolizados en el sistema digestivo o en el hígado de los animales, sin embargo, parte de sus propiedades fisicoquímicas siguen activas post excreción en heces, provocando el efecto conocido como ecotoxicidad de especies no objetivo (Vokřál et al., 2023). En un estudio realizado por Wagil et al. (2015) revelan la ecotoxicidad a los benzimidazoles en lenteja de agua (*Lemna minor*) así como en algas verdes (*Scenedesmus vacuolatus*), principalmente fenbendazol y flubendazol. En el mismo contexto, se ha reportado que el uso de las avermectinas representa un riesgo ecotóxico alto, en especial para los estadios inmaduros de escarabajos estercoleros (Pérez-Cogollo et al., 2018). Por otro lado, la exposición de lombrices de tierra a fenbendazol y praziquantel presentaron una mortalidad del 55.0 y 32.5 %, así mismo realizaron una exposición a pirantel e ivermectina y reportaron 2.5 y 7.5 % de mortalidad y una disminución de la motilidad de las lombrices (Goodenough et al., 2019).

2.3.4 Residuos de antihelmínticos en productos de origen animal

Los AH que no son sintetizados se excretan en orina y heces; otra parte se mantiene en los tejidos de los animales. Además, el incumplimiento de

abstinencia de AH es un factor crítico. Los períodos de retiro se establecen para garantizar que los residuos de medicamentos caigan por debajo de niveles seguros antes de ingresar al suministro de alimentos. Desatender estos períodos puede llevar a la presencia de medicamentos residuales que excedan los límites aceptables en la carne, la leche y huevos, comprometiendo así la seguridad alimentaria (Mouliom et al., 2024; Leichtweis et al., 2022).

En un estudio realizado por Park et al. (2023), reportaron en muestras de carne de cerdo, pollo y res residuos de toltrazuril sulfona que a pesar de que es un coccidiostato es una referencia clara de presencia de estos fármacos en derivados de origen animal. Por otro lado, un estudio en fauna silvestre con zorros rojos (*Vulpes vulpes*) en Escocia, se detectaron residuos de closantel a concentraciones que oscilaron entre 6.5 y 1383.0 $\mu\text{g kg}^{-1}$ PV. Este reporte señala que la dieta principal de los zorros rojos son corderos que por el manejo fueron tratados con este AH (Giergiel et al., 2023).

En el mismo contexto, en Ecuador reportaron residuos en 68.0 % de las muestras de heces, 3.0 % en hígado, leche y orina. El residuo de ivermectina en el hígado fue de 16.5 $\mu\text{g kg}^{-1}$, se mantuvo por debajo del límite máximo de residuos (LMR); sin embargo, en la leche se encontró 12.5 $\mu\text{g kg}^{-1}$, concluyendo que los residuos excedieron el LMR permitido. Otro estudio, en gallinas ponedoras tratadas con albendazol para determinar residuos en huevos, reportaron al cuantificar los metabolitos sulfóxido (ABZSO) y sulfona (ABZSO₂) en el huevo después de la administración oral única de ABZ, se encontraron concentraciones máximas de 0.47 y 0.30 $\mu\text{g mL}^{-1}$, respectivamente, al séptimo día post administración. (Moreno et al., 2018; Paucar-Quishpe et al., 2024).

2.3.5 Resistencia a los antihelmínticos

La resistencia antihelmíntica (RA) es la capacidad genética de los parásitos para sobrevivir a tratamientos con una sustancia antihelmíntica que de manera general y durante mucho tiempo ha sido eficaz contra dichos parásitos. Los helmintos de rumiantes que presentan resistencia incluyen nematodos, cestodos y trematodos.

La RA se convierte en un problema cuando los parásitos son portadores de genes de resistencia, permitiendo que un número cada vez mayor de parásitos resistentes sobreviva e infecte nuevamente a los animales de un sistema de producción en pastoreo (OIE, 2022).

2.4 Estrategias de control

Para muchos productores de ovinos, caprinos y bovinos la alta dependencia de antihelmínticos para el control de nematodos gastrointestinales es preocupante tanto en México y como en todo el mundo. En respuesta a la resistencia a estos fármacos, investigadores han buscado estrategias sustentables, sostenibles y económicamente viables para el control de NGI (Howell et al., 2025). Estos estudios se han realizado durante varios años en la Unión Europea y actualmente muchos de estas estrategias están en implementación (Charlier et al., 2024). Las estrategias deben cumplir con tres ejes de acción: reducir las fuentes de contaminación, mejorar la tolerancia o resistencia del hospedero, y regular la biología de los parásitos gastrointestinales (Arroyo, 2015).

2.4.1 Vacunación

El principal objetivo de la vacunación es inducir protección inmunológica en un huésped contra una infección posterior. Para esto, el sistema inmunológico puede estimularse, ya sea con el patógeno atenuado o inactivado con proteínas o péptidos que funcionan como antígenos, las llamadas vacunas de subunidades. Estas pueden basarse en un solo antígeno o en una mezcla de antígenos, que pueden purificarse de los parásitos. Sin embargo, esta técnica no es práctica y económicamente viable (Claerebout et al., 2020).

Por ello, actualmente se están desarrollando vacunas recombinantes de subunidades, diseñadas para superar estas limitaciones. De hecho, estas vacunas representan una de las opciones más prometedoras para el control a largo plazo de la resistencia antihelmíntica (Matthewa et al., 2016).

2.4.2 Desparasitación selectiva (FAMACHA)

El sistema FAMACHA[®] (*Faffa Malan Chart*) se desarrolló en Sudáfrica por el Doctor Francois Malan y tiene un enfoque en el diagnóstico del parásito *H. contortus* en ovinos y caprinos. Permite a los productores realizar una desparasitación selectiva con base a un nivel estimado de anemia. El sistema también integra conceptos contemporáneos como refugio, resistencia, resiliencia y precisión de selección.

La tarjeta FAMACHA[®] es una herramienta que compara el color de la mucosa ocular de los pequeños rumiantes con una tabla de colores laminada que muestra cinco categorías de color correspondientes a diferentes niveles de anemia. La categoría 1, roja, representa un animal "sin anemia", mientras que la categoría 5, blanca pálida, representa un animal "con anemia severa". El sistema FAMACHA[®] utiliza las puntuaciones numéricas obtenidas con la tarjeta para identificar y desparasitar selectivamente de animales con anemia (Zajac et al., 2016).

Şahin et al. (2021) confirmaron la utilidad de la técnica FAMACHA[®] como herramienta práctica, económica y accesible para detectar anemia causada por *H. contortus* en ovejas y cabras. La tarjeta permite la desparasitación selectiva, evitando tratamientos innecesarios y contribuyendo al manejo sostenible de parásitos en pequeños rumiantes.

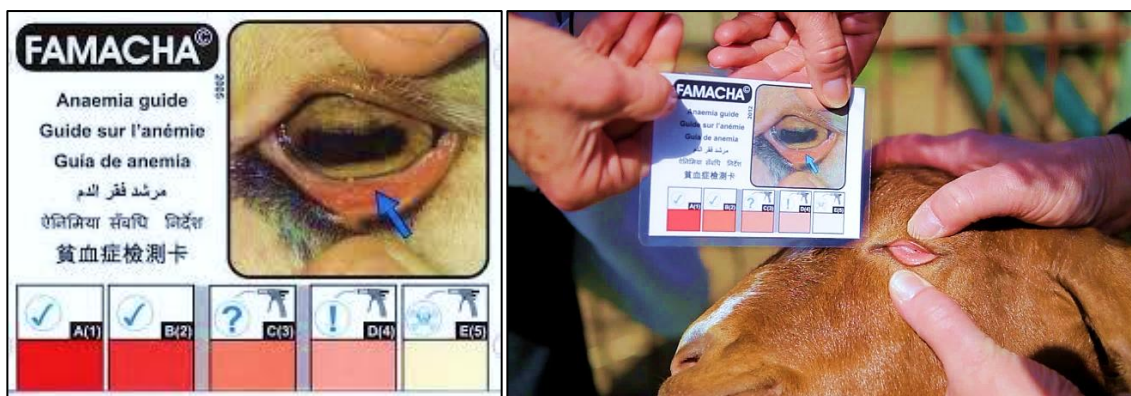


Figura 6. Tarjeta FAMACHA© y su aplicación en la determinación en el grado de anemia en pequeños rumiantes mediante la observación del color de la conjuntiva ocular. Tomado de University of Rhode Island.

2.4.3 Tecnologías en el manejo de pastoreo

Un sistema de pastoreo es solo una forma organizada y planificada de utilizar el recurso forrajero para garantizar que los animales reciban la cantidad correcta de pasto de alta calidad, mientras mantienen la productividad y el vigor del pasto y el suelo; asimismo, los animales expresan su comportamiento natural y tienen un mejor bienestar animal. Sin embargo, la presencia de NGI en los praderas y agostaderos es un problema que requiere estrategias de descontaminación, como integrar pastos en asociación con arbustos de leguminosas, el pastoreo con otras especies con diferentes comportamientos (ovinos, cabras, bovinos y equinos) y el pastoreo rotacional dividido con cercos eléctricos u otra tecnología. El manejo del pastoreo es crucial para un sistema más sostenible, ya que en los pastos se encuentra la mayoría de los parásitos, en forma de huevos y larvas (Bricarello et al., 2023; Quadros et al., 2024).

Una de las ventajas del pastoreo rotacional como estrategia para el control de NGI en rumiantes es la flexibilidad para que los productores controlen la carga animal por medio de tecnologías de vanguardia. El monitoreo de praderas con drones permite que los animales no consuman por debajo de los 10 cm de los pastos, control en el tiempo e intervalo de pastoreo para un regreso al sitio o potrero inicial cada 60 y 90 días dependiendo de las condiciones climáticas de la

región y evitar la ingestión de larvas infectivas (Glennon, 2017; Burke & Miller, 2020; Bricarello et al., 2023; Insua et al., 2019).

2.4.4 Uso de plantas con actividad antihelmíntica

Durante los 20 años más recientes se ha obtenido suficiente evidencia sobre el uso de plantas con actividad antihelmíntica para el control de NGI en rumiantes. Una de las primeras evidencias reportadas fue en Nueva Zelanda basada en resultados empíricos que observaron una reducción en el conteo fecal de huevos (CFH) en ovinos en sistema de pastoreo con presencia de diferentes plantas leguminosas (Kamel et al., 2025).

Un estudio sobre los flavonoides galoólicos presentes en las vainas de *Acacia farnesiana* mostró actividades ovicida y larvicida, alcanzando casi un 100 % de inhibición a concentraciones de 3.12 y 6.25 mg mL⁻¹. Las subfracciones activas lograron entre 80.0 y 100 % de efecto ovicida a 2.5 mg mL⁻¹. Se identificaron compuestos como ácido gálico, galatos y flavanonas, los cuales se adhieren a la cáscara del huevo y a la cutícula larval, lo que explica su acción antiparasitaria. (Zarza-Albarrán et al., 2020).

Castagna et al. (2020) mostraron que todas las fracciones evaluadas del macerado de granada (*Punica granatum*) inhibieron significativamente la eclosión de huevos de nematodos gastrointestinales dentro de las primeras 48 horas de exposición, con una eficacia *in vitro* superior al 82.0 % en todas las dosis analizadas. La fracción de metanol fue la más efectiva, logrando inhibiciones del 99.3 y 89.3 % a concentraciones de 1 y 0.005 mg mL⁻¹, respectivamente.

Por otro lado, Alowanou et al. (2019) demostraron que los extractos vegetales de *Bridelia ferruginea*, *Combretum glutinosum* y *Mitragyna inermis* poseen actividad antihelmíntica *in vitro* contra *H. contortus*. Se observó una reducción significativa y dependiente de la concentración en la eclosión de huevos, así como una disminución notable en la migración larvaria a concentraciones de 75, 150, 300 y 1200 µg mL⁻¹.

2.4.5 Nutrición de precisión

La nutrición con dietas balanceadas que tienen como principales objetivos el manteamiento, crecimiento y la reproducción influye directamente en el bienestar y salud de los animales, ya que la resistencia de hospedador a las infecciones se media a través de su sistema inmunitario (Atiba et al., 2020). Trabajar con dietas es una alternativa para aumentar la resistencia y resiliencia de los rumiantes a infecciones provocadas por NGI (Coop & Kyriazakis., 2001; Hoste et al., 2015).

En un estudio realizado por Tefernaberry et al. (2022), la suplementación de 2.8 Mcal kg⁻¹ de energía metabolizable y 20.0 % de proteína cruda, aumentó la resistencia, disminuyendo el conteo fecal de huevos de nematodos después de 69 días y mejoró la resiliencia evaluando el rendimiento del crecimiento y el crecimiento de la lana de corderos en pastoreo infectados naturalmente con NGI, en comparación con los no suplementados.

El funcionamiento óptimo del sistema inmunitario requiere de diversos macro y oligoelementos, como las concentraciones de minerales necesarias para animales sanos suelen ser inferiores a las requeridas por aquellos con alteraciones inmunitarias (Atiba et al., 2020). Un estudio realizado en corderos suplementados con minerales como cobre, hierro y zinc, junto con vitaminas, mostró una disminución de la carga de nematodos gastrointestinales (NGI), una mayor utilización de la energía y un incremento en la ganancia diaria de peso, lo que sugiere que la suplementación mineral puede ser una herramienta útil dentro de los umbrales de tratamiento selectivo para el control de NGI en rumiantes (Hughes et al., 2023).

2.4.6 Uso de partículas de cobre

El cobre es un micronutriente esencial y se encuentra en algunos sitios activos de enzimas que hace eficiente la canalización de reacciones oxidativas orgánicas. Las partículas de alambre de óxido de cobre y agujas de óxido de cobre fueron probadas para el control de NGI en pequeños rumiantes vía oral,

para evaluar la reducción del CFH de *H. contortus* principalmente (Bang et al., 1990; Chartier et al., 2000; Burke et al., 2020).

Bang et al. (1990) demostraron en un estudio con 84 corderos de 10 semanas de edad, administrando partículas de alambre de óxido de cobre con una dosis de 5 g vía oral, frente a infecciones inducidas de NGI. Se redujo en 96.0 % la carga de *H. contortus* y en 56.0 % la de *Ostertagia circumcincta*, sin efecto significativo sobre *T. colubriformis*. Por otro lado, Needleman et al. (2022) realizaron un estudio en alpacas adultas con dos dosis de partículas de alambre de óxido de cobre (2 g) administrada en el día 0 y 45. Los resultados mostraron una reducción del 31.6 y 72.6 %, siendo mayor a los 60 días post tratamiento.

Esta alternativa resulta viable y económica para pequeños productores en México que cuentan con recursos limitados en el tratamiento de los NGI, siempre y cuando las dosis sean las adecuadas para su administración en los animales.

2.4.7 Selección y mejoramiento genético

Actualmente se está optando por selección genómica (GS) que a la selección convencional que utiliza el valor genético estimado (EBVs por sus siglas en inglés), obtenidos a partir de información fenotípica y de pedigrí mediante el mejor método de predicción lineal insesgado (BLUP) (Henderson, 1949). La GS, propuesta por Meuwissen et al. (2001), tiene como ventaja aprovechar datos genómicos de polimorfismo de un solo nucleótido (SNPs) para estimar valores genómicos de las crías (GEBVs). Se ha reportado mayor ganancia genética con GS, aumentando la precisión de la selección, especialmente en animales jóvenes y en rasgos difíciles de medir con baja heredabilidad (Misztal et al., 2020). En el caso de ovinos, ya se está utilizando los GS en países como Australia, Francia, Nueva Zelanda, y el Reino Unido, enfocándose en la mejora de caracteres productivos y resistencia a NGI (Daetwyler et al., 2012; Baloché et al., 2014; Dodds et al., 2014; Kaseja et al., 2023).

En Nueva Zelanda, Australia y recientemente en Uruguay ya se han implementado la GS en la selección de animales más resistentes a los NGI. En un estudio realizado por Cunha et al. (2024), se reportaron los avances que exploran la incorporación de la genómica para mejorar la precisión de la predicción en los programas de mejoramiento genético.

En México la selección de animales resistentes se ha realizado por el método convencional, evaluando las características fenotípicas contra NGI en diferentes razas de ovinos. Zaragoza-Vera et al. (2019) reportaron que las ovejas Katahdin mostraron mayor susceptibilidad a NGI en comparación con las ovejas Blackbelly y Pelibuey antes del período de gestación en trópico húmedo de México. La selección convencional y la GS para la resistencia a parásitos ha demostrado ser prometedora en la mejora de la salud y parámetros productivos en animales (Vera et al., 2025).

2.5 Control biológico

García (2016) define el control biológico como una estrategia ecológica con el objetivo de disminuir las poblaciones parasitarias, buscando mantenerlas en un nivel no perjudicial, basado en el comportamiento y acción de antagonistas naturales de los parásitos. Bajo el mismo principio, Arredondo et al. (2020) definen al control biológico como un enfoque seguro y sostenible que aprovecha a los depredadores, insectos parásitos o patógenos para manejar plagas y parásitos en los sistemas agropecuarios.

El control biológico se basa en la utilización de organismos que en muchos casos son enemigos naturales que ayudan a eliminar a otros organismos vivos que resultan perjudiciales y que son vectores de enfermedades para los animales. Las interacciones son múltiples, complejas y no solo implican las relaciones depredador presa o parásito hospedador sino también otras relaciones de competencia entre distintas presas y depredadores. También se establecen relaciones con el ecosistema que los rodea, así como los sitios de cría y

reproducción de estas especies (Culshaw-Maurer et al., 2020; Peacor et al., 2020).

En el control de NGI de rumiantes existen antagonistas naturales como los ácaros depredadores *Lasioseius penicilliger* y *Caloglyphus mycophagus*; estos ácaros se han evaluado *in vitro* mostrando una perspectiva viable (Aguilar-Marcelino et al., 2015; García et al., 2015). Otro organismo que se ha estudiado es el escarabajo pelotero, este coleóptero de manera indirecta ha demostrado que al enterrar y consumir huevos en heces de algunas especies de NGI reducen la población de L₃ en los pastos (Nichols & Gómez, 2014; Forgie et al., 2018). De igual manera las lombrices de tierra tienen una acción similar a los escarabajos peloteros (Szewc et al., 2021). Los nematodos *Butlerius butleri*, depredadores de nematodos gastrointestinales (NGI) (Aguilar-Marcelino et al., 2020; Rodríguez-Martínez et al., 2018), representan una alternativa prometedora dentro del control biológico. Junto con ellos, también destacan los hongos nematófagos (HN) como posibles agentes de control contra estos parásitos (Pérez-Anzúrez et al., 2022).

2.5.1 Hongos nematófagos

Los HN son organismos saprófitos que se alimentan de materia orgánica; no obstante, tienen la capacidad de atrapar y digerir las fases externas de los nematodos de vida libre que se encuentran en el suelo. Así mismo, gran cantidad de estos hongos tienen la capacidad de producir esporas de resistencia, lo que les permite sobrevivir en ambientes de baja humedad o altas temperaturas por un tiempo, e incluso atravesar el tracto gastrointestinal de los animales y salir en las heces con la capacidad de desarrollarse nuevamente (Baiak et al., 2021).

2.5.2 Ecología de los hongos nematófagos

Los HN se encuentran distribuidos en todo el mundo, presentes en diferentes climas y hábitats, los reportes con mayores muestras de HN aislados ha sido en suelo agrícola, troncos en descomposición, compostas, pastizales con presencia de animales, suelo de costeras, heces, hojarascas de bosques y selvas.

Los HN depredan a nematodos de vida libre como fuente adicional de nitrógeno, lo que les permite sobrevivir en ambientes limitados en nitrógeno y complementar sus requerimientos nutricionales saprófitos (Jiang et al., 2017). Los HN evolucionaron al paso del tiempo, se estima que el mecanismo de depredación divergió del saprofitismo hace unos 419 millones de años y que las principales trampas adhesivas evolucionaron hace alrededor de 198 a 208 millones de años en este grupo de HN (Yang et al., 2012).

Persmark et al. (1995) mencionan que las variables como el pH, la humedad, el contenido de materia orgánica y la densidad de nematodos tienen una gran importancia en la distribución y abundancia. Los HN tienden a desarrollarse mejor en suelos con un pH neutro o ligeramente ácido, aunque algunas especies muestran tolerancia a un rango más amplio de acidez o alcalinidad. La humedad del suelo es crucial, ya que niveles elevados favorecen la esporulación y la formación de trampas de hifas, mecanismos esenciales para la captura de nematodos.

2.5.3 Clasificación y características de los hongos nematófagos

Los HN se clasifican en cinco grandes grupos de acuerdo con su modo de acción (Zhang et al., 2014): hongos depredadores o formadores de trampas, como *Arthrobotrys oligospora*, *Arthrobotrys musiformis* (Ojeda-Robertos et al., 2019) y *Duddingtonia flagrans* (Mendoza-de Gives et al., 2018); hongos endoparásitos como *Drechmeria coniospora* (Lebrigand et al., 2016); así como hongos que parasitan hembras adultas de nematodos y huevos como *Pochonia chlamydosporia* (Mendoza-de Gives & Braga, 2017); hongos productores de toxinas, como *Pleurotus djamor* (Gómez-Rodríguez, 2022), y finalmente los hongos productores de estructuras especiales de ataque (Soares et al., 2018).

- **Hongos depredadores**

Los hongos depredadores han sido el foco de estudio desde hace varios años, debido a su formación de estructuras de captura evolucionadas. Desde que Corda (1839), describió *Arthrobotrys superba* Corda como la primera especie que atrapó nematodos, se han descubierto más de 120 especies en el *phylum* Zygomycota (Zoopagaceae), poco conocidos debido a la complejidad de aislamiento, Basidiomycota (*Nematoctonus*), estos atrapan a nematodos por protuberancias adhesivas y el *phylum* Ascomycota de la familia Orbiliomycetes representa más del 80.0 % de todos los HN depredadores. Zhang et al. (2014) describe cuatro mecanismos de depredación, redes e hifas adhesivas, nódulos adhesivos, anillos constrictores y anillos no constrictores (Figura 7).

Las redes e hifas adhesivas consisten en redes tridimensionales complejas formadas por curvaturas de ramas laterales de hifas. Estas redes tienen una vida útil mayor y presentan una superficie recubierta con adhesivo, lo que facilita atrapar e inmovilizar a los nematodos. Un segundo mecanismo, son los nódulos adhesivos, células especializadas que impiden al nematodo movilizarse, cuando el contacto se da con una superficie adhesiva aplanada, se incrementa el área de adherencia, lo que asegura una fijación firme. Posteriormente, el hongo penetra la cutícula del nematodo utilizando mecanismos enzimáticos (como la colagenasa), físicos, y luego lo digiere mediante hifas digestivas. Como tercer mecanismo de los HN se tiene a los anillos constrictores, formados por tres células que se expanden rápidamente al detectar la entrada de un nematodo. Esta expansión provoca el cierre del anillo, atrapando al nematodo en su interior. Finalmente, los anillos no constrictores se adhieren firmemente al nematodo y, en algunos casos, se desprenden del micelio, quedando adheridos al cuerpo. Esto permite al hongo dispersarse de forma eficiente en el suelo mientras el nematodo se desplaza.

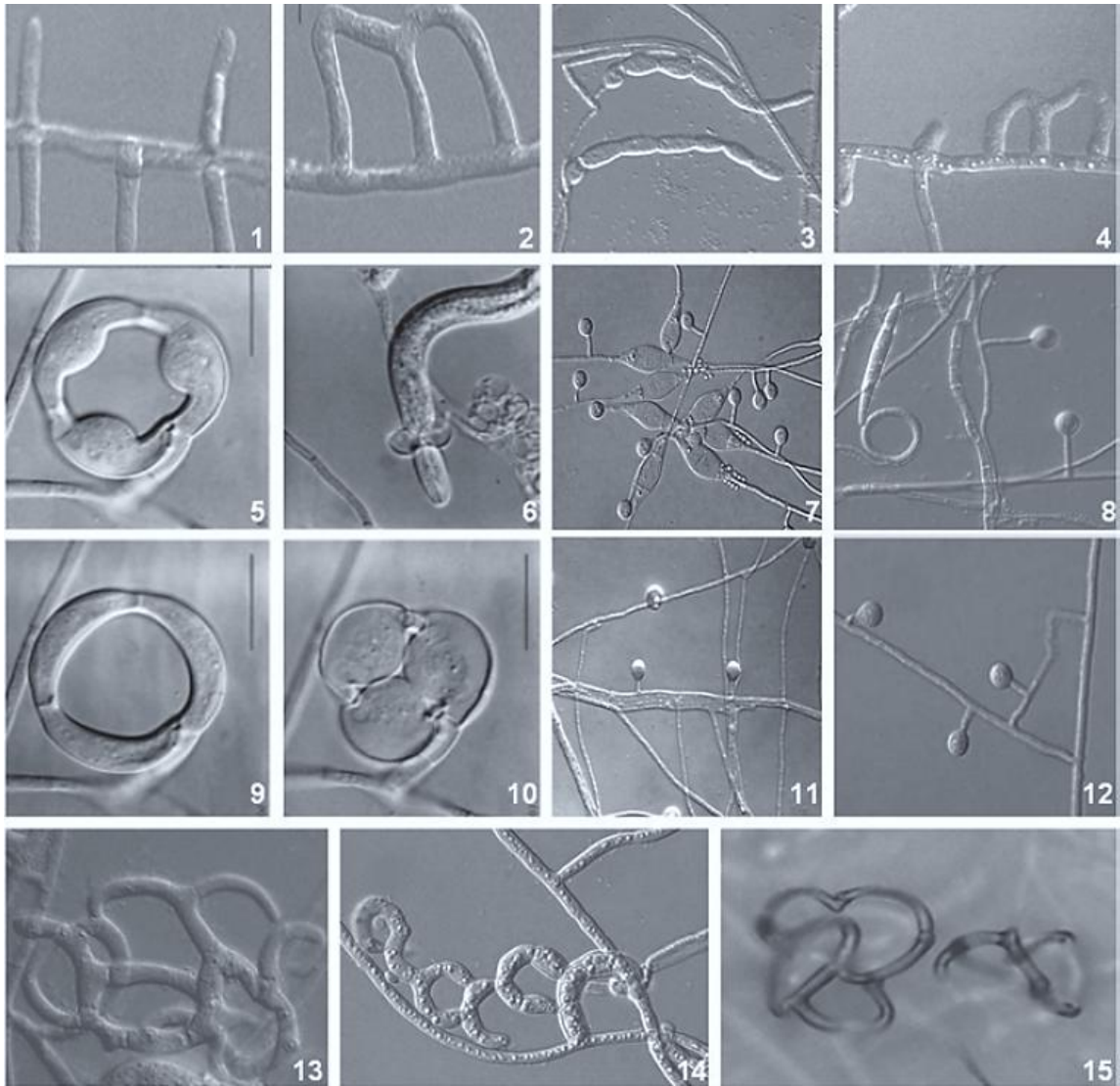


Figura 7. Morfología de las estructuras de los hongos depredadores de nematodos. Redes adhesivas (1-4 y 13-15); nódulos adhesivos (7-8 y 11-12); anillos no constrictores (10) y anillos constrictores (5 y 9) (Zhang et al., 2014).

- **Hongos ovicidas**

Los HN ovicidas u oportunistas, parásitos de hembras y en estadio juvenil han sido estudiados tanto *in vitro* como *in vivo* desde hace varias décadas. Estos hongos desarrollan estructuras especializadas que permiten parasitar a sus presas; entre las estructuras evolucionadas se encuentran, los apresorios presentes en especies como *Purpureocillium* y *Pochonia* spp., las zooporas de *Nematophthora gynophila*, micelio modificado en ramas y protuberancias de

penetración. Las estructuras mencionadas tienen como principal objetivo invadir, penetrar y digerir a huevos de NGI de diferentes especies (Ma et al., 2025). Los hongos que se han reportado con actividad ovicida son *Fusarium*, *Humicola*, *Martiellera*, *Paecilomyces* y *Pochonia*; esta última es la más estudiada contra diferentes huevos de NGI (Blaszkowska et al., 2014).

Por ejemplo, en un estudio se reportó una efectividad del 98.9 % en el número de larvas de NGI en bovinos al combinar las especies de HN *Monacrosporium sinense* y *Pochonia chlamydosporia*, bajo condiciones controladas *in vitro* (de Oliveira et al., 2021). Por otro lado, Braga et al. (2010) evaluaron la viabilidad de HN *P. chlamydosporia* durante 72 horas post infección, y reportaron que el hongo mantuvo 29.2 % de efectividad como ovicida contra huevos de *Oxyuris equi* de caballos.

- **Hongos endoparásitos**

Los hongos endoparásitos tienen mucha importancia dentro de los grupos de HN, ya que infectan a los nematodos mediante la producción de conidios o zoosporas inmóviles, que se adhieren a la cutícula y otras son ingeridas por los NGI. Una vez dentro del cuerpo del hospedador, estas esporas germinan y forman hifas que colonizan completamente el interior del hospedador. Dentro de las especies más estudiadas se encuentra *Drechmeria coniospora*, una especie dentro de *Ascomycetes*, con un estilo de vida de endoparásito casi obligado, pueden producir una gran cantidad de conidios que infecten a los nematodos (Li et al., 2021; Zhang et al., 2016).

Por otro lado, Wan et al. (2021) evaluaron los metabolitos secundarios de *D. coniospora* contra nematodos a una concentración de 100 µg mL⁻¹ a las 48 horas. Los resultados reportados fueron de 81.5 % de efectividad nematicida y observaron que se inhibió la eclosión de los huevos de NGI. Lo anterior señala que aparte de ser un hongo endoparásito con modos de acción mecánicos y enzimáticos, también tiene potencial nematicida mediante los metabolitos secundarios.

- **Hongos productores de toxinas**

Los hongos nematófagos en muchos de los casos complementan algunas de sus estrategias de depredación principal con la producción de toxinas. Estas sustancias actúan como agentes inmovilizantes o letales para los nematodos, interfiriendo en procesos fisiológicos claves como la eclosión de huevos o la movilidad larval. Estas toxinas pueden actuar sin necesidad de contacto físico entre el hongo y el nematodo.

Se ha reportado que los hongos comestibles del género *Pleurotus* tienen efecto como medicinales, así como actividad nematocida. González-Cortázar et al. (2021), realizaron un estudio donde evaluaron fracciones de *Pleurotus djamor* contra nematodos de la especie *H. contortus*. Los resultados mostraron una efectividad del 100 % en la inhibición de huevos a una concentración de 5 mg mL⁻¹. La actividad nematocida fue mayor que 92.2 % a las 24 horas a una concentración de 20 mg mL⁻¹ y los resultados *in vivo* fueron de 92.7 % en la reducción de L₃. Las toxinas que podrían ser responsables de estos efectos se relacionan al alito y terpenos.

- **Hongos productores de estructuras especiales**

Los hongos también poseen estructuras especiales que evolucionaron para atacar a los nematodos y son similares a bolas de espinas o espadas afiladas, que causan daño a la cutícula y posteriormente pueden invaden completamente a los helmintos. El mecanismo de acción de estos HN sigue cuatro principios básicos para matar a los NGI. En primero lugar las hifas se desarrollan hacia la cutícula y ejercen presión; como segundo mecanismo, crece una clavija que perfora y se inserta en la cutícula; una tercera acción es colonizar el interior del nematodo con las hifas; y la cuarta acción es la proyección de hifas desde el interior (Soares et al., 2018). Por otro lado, Luo et al. (2004), describen a *Coprinus comatus* como un hongo que produce una estructura no común similar a un abrojo (bola espinosa). El hongo nematófago utiliza esta estructura como herramienta para dañar la cutícula y luego digerirlo.

2.5.4 Nematofagia

Los HN depredadores reducen las poblaciones de nematodos, capturándolos inicialmente mediante la formación de diferentes estructuras ya descritas anteriormente, el desarrollo depende de diversos factores como, por ejemplo, estímulos provocados por los movimientos de los nematodos, sustancias excretadas por los mismos, factores estresantes como escasez de agua y nutrientes o de manera espontánea (Quevedo et al., 2022). Luego de la formación de trampas, se desencadenan una serie de procesos que incluyen el atrapamiento, penetración mecánica e inmovilización del nematodo. Generalmente, los nematodos son rápidamente colonizados en su interior por medio de las hifas del hongo quien rompe el tegumento y produce una estructura bulbosa por todo el cuerpo. Los hongos nematófagos utilizan proteínas funcionales patógenas para infectar a los nematodos y degradar su cutícula, en las cuales se incluyen las quitinasas, subtilisinas (similares a los entomopatógenos) y proteínas adhesivas (Liu et al., 2014).

2.5.5 Quimiotaxis dirigida de los hongos nematófagos

Los HN pueden detectar y responder a ciertas familias de feromonas de moléculas de señalización llamados ascarósidos (Yu et al., 2021). Los ascarósidos son sustancias que producen los nematodos en su desarrollo y comportamiento capaces de regular la atracción, repulsión, agregación y la plasticidad olfativa (Choe et al., 2012). Los ascarósidos provocan en los hongos nematófagos el inicio de la morfogénesis, por lo que forman estructuras de atrapamiento en condiciones de escases de nutrientes.

Además de los ascarósidos, otros compuestos como el nitrato de sodio, urea y extracto de levaduras han sido identificados como inductores en la formación de trampas fúngicas (Liang et al., 2016). Los hongos nematófagos no solo pueden atraer químicamente a sus presas, sino que identifican los compuestos atractivos específicos para confundirlos y atraparlos en sus estructuras adhesivas (Vidal-Diez de Ulzurrun & Hsueh, 2018). Entre los metabolitos asociados a la atracción

de los nematodos se incluyen la furanona y pirona. Mientras que el maltol actúa como regulador morfológico de las estructuras de atrapamiento (Wang et al., 2018).

Al inicio de la formación de estructuras de atrapamiento, los nematodos inducen varios procesos ligados a la depredación: la autofagia, el aumento de la expresión de genes que están asociados a la biosíntesis de aminoácidos y señalizaciones (Chen et al., 2013). En *A. oligospora* los nematodos activan la vía Fus3 de la cascada de señalización de la proteína quinasa por mitógenos (MAPK) que se utilizan para los ciclos de fosforilación desfosforilación de proteínas para transmitir información y los cuales son esenciales en la morfogénesis de las estructuras de atrapamiento (Chen et al., 2021).

Se han identificado varias proteínas adhesivas, incluida una que se halla en la pared celular denominada AoMad1 y que puede provocar la formación de trampas o inhibirla y cuyo resultado previene el cambio del estilo de vida del hongo (Liang et al., 2015). Asimismo, la proteína quinasa Ime2 desempeña un papel fundamental en el crecimiento del micelio, la conidiación y la formación de trampas (Xie et al., 2020). Además de las proteínas quinasas en el proceso de señalización, también se requieren fosfolipasas, las cuales intervienen en múltiples funciones celulares, como el crecimiento, adquisición de nutrientes, traducción de señales incluso la patogénesis de los hongos (Barman et al., 2018).

2.6 *Duddingtonia flagrans*

Inicialmente el hongo fue descrito y clasificado por Duddington en el año de 1950 como *Trichothecium flagrans*; más adelante en 1964, por los hallazgos morfométricos se reclasificó como *Athrobotrys flagrans*, sin embargo, como es común en la investigación de la micología se encontraron con más evidencias que diferían en algunas estructuras del género *Athrobotrys*, y en el año de 1969 se reclasificó como *Duddingtonia flagrans* en honor a Duddington (Zhang et al., 2014).

Actualmente, el HN *Duddingtonia flagrans* se clasifica taxonómicamente en el reino Fungi, dentro del Filum Ascomycota; correspondiente a la clase Orbiliomycetes, del orden Orbiliales de la familia Orbiliaceae. Por las características particulares de depredación, producción de clamidosporas y avances en la filogenia que lo difieren de *Athrobotrys*, se clasifica en el género *Duddingtonia* (Cooke, 1969).

Duddingtonia flagrans es el más estudiado y considerado con un alto potencial en el control biológico de NGI. Cuando este hongo se encuentra en condiciones desfavorables por la falta de nutrientes, produce clamidosporas que tienen la capacidad de atravesar el sistema digestivo de los animales, desarrollarse nuevamente y actuar contra diferentes parásitos. De aquí surge el objetivo de evaluar su comportamiento en diferentes especies animales y revisar estudios previos que analizan la viabilidad y potencial como biocontrol.

2.6.1 Características morfométricas

El hongo *D. flagrans* se caracteriza por tener pocas hifas aéreas, los conidióforos son erectos, rectos, no presentan ramificación pueden alcanzar una longitud de hasta 150 μm con presencia en el ápice de dos a seis conidios. Los conidios son elipsoidales con un solo septo y la célula proximal ampliamente truncada (25-50 x 10-15 μm). Las clamidosporas se encuentran distribuidas de forma intercalada con abundante producción. El mecanismo de acción contra nematodos es mediante redes adhesivas tridimensionales (Yu et al., 2014).

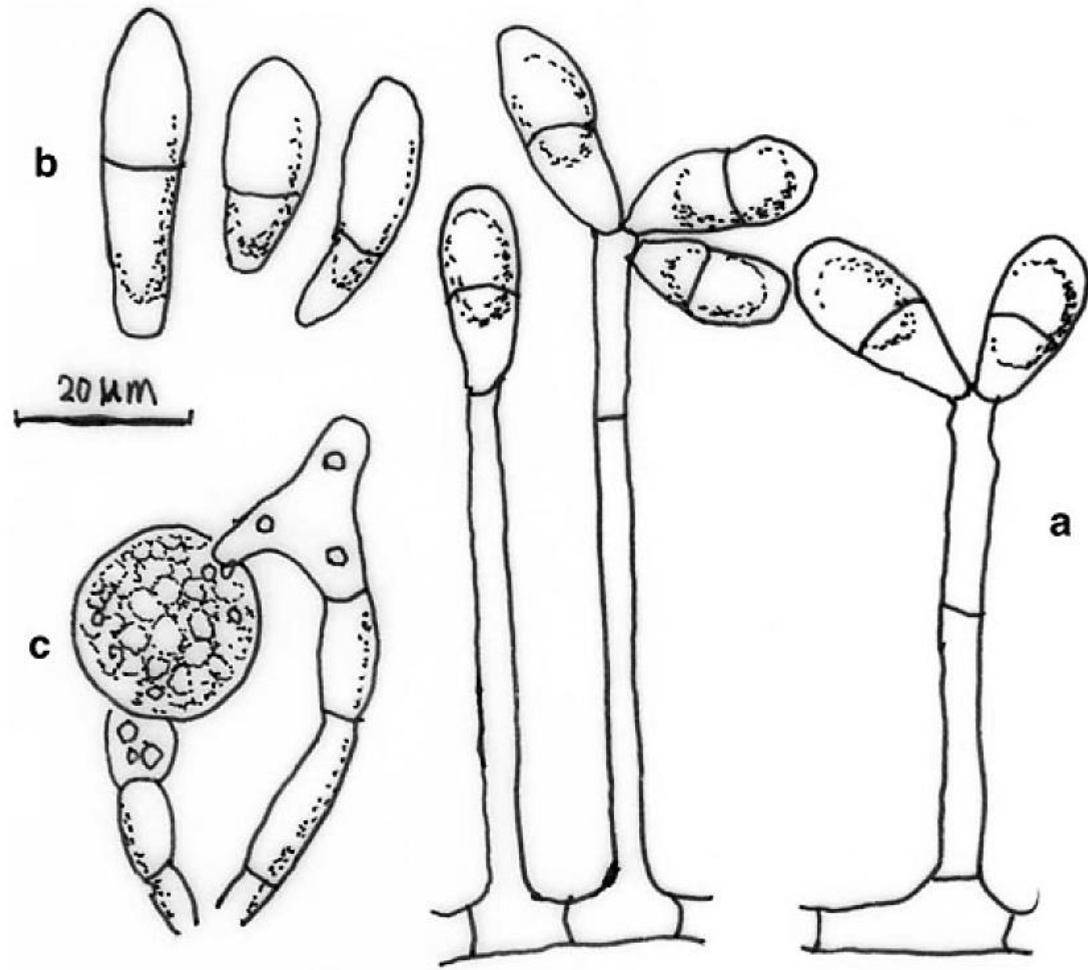


Figura 8. Características morfométricas de *Duddingtonia flagrans*. a) conidióforo; b) conidios; c) clamidosporas. Barra de escala = 20 μ m. Tomado de Yu et al. (2014).

2.6.2 Resultados reportados de efectividad

Duddingtonia flagrans es uno de los HN con mayores reportes de efectividad contra parásitos gastrointestinales, se ha estudiado y desarrollado positivamente en varios países como China, Estados Unidos, Nueva Zelanda, Suecia, Brasil, Argentina, Colombia y México, con varios estudios *in vitro* e *in vivo* (Braga et al. 2020; Buzatti et al., 2017). En los Cuadros 1 y Cuadros 2 se presentan varios estudios realizados *in vivo* en diferentes regiones del mundo y especies animales, bajo dosis diferentes de *D. flagrans* como biocontrol de NGI (Mendoza-de Gives et al., 2022; Souza et al., 2023).

Fiałkowska et al. (2020) mencionan que la ventaja de utilizar el HN *D. flagrans* es que se tiene menos riesgo de generar resistencia, por sus mecanismos de acción naturales, mejor equilibrio con el ecosistema y el ambiente.

Por otro lado, en un estudio donde se suplementó *D. flagrans* en ovinos, para evaluar los efectos secundarios y toxicidad, se realizó un monitoreo de exámenes clínicos sanguíneos, análisis de los principales tejidos, lesiones en órganos internos y patología que pudiera haber causado el hongo. Los resultados reflejaron que el HN no es tóxico, aun cuando se administran dosis diez veces mayor a las recomendadas y que podría utilizarse en cualquier especie animal. En el mismo contexto, mencionan que no se observaron alteraciones en apetito, datos hematológicos, y que en el estudio de necropsia y órganos no se encontraron anomalías (Ma et al., 2025). Lo citado anteriormente es otra evidencia de que *D. flagrans* puede ser usado en el control de NGL bajo comprobación científica.

Cuadro 1. Estudios con hongos *D. flagrans* de diferentes aislamientos, selección de formulación, dosis, especie animal, país, reducción encontrada en porcentaje y fuente del estudio 2003 al 2022.

Especie de hongo (Aislado)	Formulación	Dosis	Especie	País	Efectividad (%)	Fuente
<i>D. flagrans</i> (IAH 1297)	BioWorma®	0.6 g x 10 kg ⁻¹ PV	Ovinos	Australia	57.0-84.0	(Healey et al., 2018)
<i>D. flagrans</i> (CECT 20823)	Clamidosporas	1x10 ⁶ Clamidosporas kg ⁻¹ PV	Ovinos	Colombia	95.1-96.1	(Voinot et al., 2021)
<i>D. flagrans</i> (AC001)	<i>Bioverm</i> ®	100 g día ⁻¹ vía oral	Ovinos	Brasil	91.5	(Braga et al., 2020)
<i>D. flagrans</i>	Pellets nutritivos	2x10 ¹ Clamidosporas kg ⁻¹ PV	Ovinos	México	70.5	(Aguilar-Marcelino et al., 2016)
<i>D. flagrans</i> (Df -C)	Clamidosporas	1x10 ⁶ Clamidosporas kg ⁻¹ PV	Ovinos	México	73.5	(Mendoza-de et al., 2018)
<i>D. flagrans</i>	Clamidosporas	2x10 ⁷ Clamidosporas kg ⁻¹ PV	Ovinos	México	96.3-91.4	(Flores-Crespo et al., 2003)
<i>D. flagrans</i> (DfchS)	Clamidosporas	5x10 ⁵ Clamidosporas kg ⁻¹ PV	Ovinos	México	62.6	(Chavarría-Joya et al., 2022)
<i>D. flagrans</i> (SDH035)	Clamidosporas	5x10 ⁵ Clamidosporas kg ⁻¹ PV	Ovinos	China	57.2-99.8	(Wang et al., 2017)

Cuadro 2. Estudios con hongos *D. flagrans* de diferentes aislamientos, selección de formulación, dosis, especie animal, país, efectividad y fuente del estudio 2015 al 2025.

Especie de hongo (Aislado)	Formulación	Dosis	Especie	País	Efectividad (%)	Fuente
<i>D. flagrans</i> (CIM1)	Clamidosporas orales	1×10^6 Clamidosporas kg^{-1} PV	Ovinos	China	92.9	(Ma et al., 2025)
<i>D. flagrans</i>	Bloques energéticos	200,000 Clamidosporas kg^{-1} PV	Ovinos	Argentina	92.0	(Sagüés et al., 2011)
<i>D. flagrans</i>	Maíz y avena triturado	6×10^5 Clamidosporas kg^{-1} PV	Caballos	Brasil	90.0	(Buzatti et al., 2017)
<i>D. flagrans</i> (FTHO-8)	Suspensión acuosa	2×10^6 Clamidosporas kg^{-1} PV	Becerras	México	53.8-75.3	(Ortiz et al., 2017)
<i>D. flagrans</i>	Bioverm®	1 g x 10 kg^{-1} PV	Bovinos carne	Brasil	87.5	(de Oliveira et al., 2021)
<i>D. flagrans</i> (CECT 20823)	Gelatinas secas	1×10^6 Clamidosporas kg^{-1} PV	Bisontes	España	53.0-99.0	(Salmo et al., 2024)
<i>D. flagrans</i> (AC001)	Clamidosporas orales	20,000 Clamidosporas kg^{-1} PV	Gallinas	Brasil	87.1	(Hiura et al., 2015)
<i>D. flagrans</i> 03/99	Clamidosporas en praderas	11,000 Clamidosporas g^{-1} heces	Bovinos	Argentina	68.0-97.0	(Fernández et al., 2023)
<i>Duddingtonia flagrans</i> (AC001)	Pellets	0.6 g x 10 kg^{-1} PV	Ovinos	Brasil	76.0-83.0	(Vilela et al., 2018)

2.7 *Arthrobotrys musiformis*

Dentro del reino Fungí, el HN *Arthrobotrys musiformis*, se encuentra en el Phylum Ascomycota; se clasifica en la clase Orbiliomycetes, relacionado con los mecanismos de depredación y formación de estructuras evolucionadas para atrapar nematodos; desde un punto taxonómico, pertenece al Orden *Orbiliales* de la familia *Orbiliaceae* y correspondiente al género *Arthrobotrys* (Zhang et al., 2014).

Arthrobotrys musiformis es una especie de HN que pertenece al grupo de los hongos depredadores y formadores de estructuras de captura, esta especie ya se ha evaluado en diferentes estudios, en varias partes del mundo reportando resultados prometedores en el control biológico contra diversos NGI y resaltando su actividad depredadora como principal mecanismo (Yang et al., 2011). El mecanismo de depredación por medio de estructuras físicas y mecánicas se apoya por reacciones de catálisis proteolítica para digerir a sus presas, así mismo en otros estudios se ha reportado la presencia de péptidos en el momento de captura (Acevedo-Ramírez et al., 2015; Kuo et al., 2020).

2.7.1 Características morfométricas

Pérez-Anzúrez et al. (2022) reportaron que *A. musiformis* presenta conidios elipsoidales o ligeramente curvados con una longitud de 20.0 a 47.5 μm ; el ancho de los conidios es de 7.66 a 10.29 μm ; la longitud de los conidióforos tiene un rango de 166 a 407 μm ; esta especie también desarrolla clamidosporas y las estructuras de captura son mediante redes adhesivas tridimensionales (Figura 9). Lo citado anteriormente coincide con las características morfométricas reportadas por Yu et al. (2014), sobre la especie *A. musiformis* de la cepa YMF1.00575. De igual forma mencionan que este HN es muy similar a especies como *D. dactyloides* por los conidios elipsoidales, pero se diferencia en el desarrollo de anillos constrictores, asimismo, con el hongo *A. javanica* por la ramificación en candelabro, pero difiere en menor tamaño y forma de conidios, en este último son de forma ovoide clavada sin curvatura.

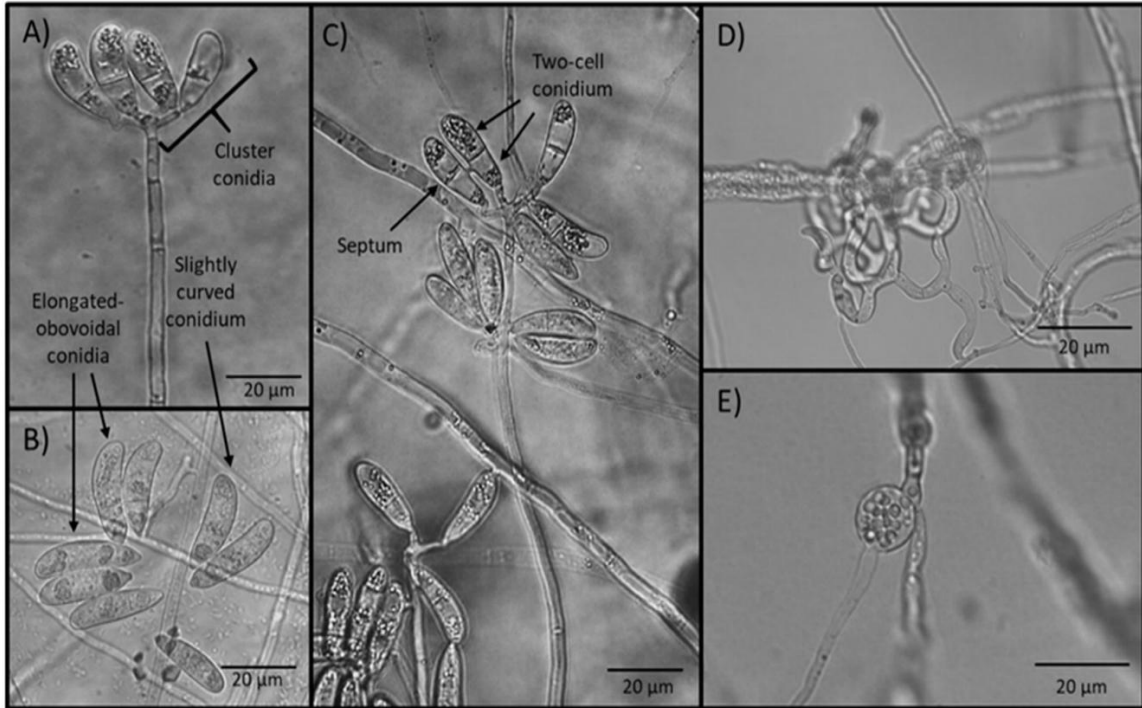


Figura 9. Características de *A. musiformis*. A) Conidióforo erecto; B) conidios en forma obovoide y curvados; C) conidios con dos células separadas por un septo; D) redes adhesivas tridimensionales; E) una clamidospora. Tomado de Pérez-Anzúrez et al. (2022).

2.7.2 Resultados reportados de efectividad

Diversos estudios han reportado la depredación y efectos de *A. musiformis* *in vitro*, señalando su capacidad depredadora contra L₃ de diferentes especies de NGI y la producción de metabolitos secundarios. Estos estudios se resumen en el Cuadro 3.

Por otro lado, la evidencia científica de ensayos *in vivo* aún es muy limitada. Actualmente se encuentran disponibles tres estudios que evalúan y determinan efecto de *A. musiformis* en pequeños rumiantes (ovinos y caprinos) y equinos. Los estudios emplean la administración en suspensión líquida o por medio de transportadores en alimento. Los resultados son variables, pero en general tienden a ser superiores a 50.0 % de reducción de la población de L₃ de NGI en heces (Cuadro 4).

Cuadro 3. Resumen de estudios *in vitro* con *Arthrobotrys musiformis*: medios de cultivo, concentraciones aplicadas y efectividad depredadora y nematicida contra *H. contortus* y otros nematodos gastrointestinales. Estudios en el periodo 2018 a 2024.

Especie de hongo (Aislado)	Medio de cultivo	Tipo de ensayo	Dosis o concentración	Nematodo objetivo	País	Efectividad (%)	Fuente
<i>A. musiformis</i>	PDA y medio líquido	Filtrados	2,000 conidios mL ⁻¹	<i>T. colubriformis</i>	China	89.0-94.8	(Cao et al., 2018)
<i>A. musiformis</i>	PDA y medio líquido	Filtrados	200 µl del medio	<i>H. contortus</i>	México	77.0	(Acevedo-Ramírez et al., 2015)
<i>A. musiformis</i> (Chapultepec)	Placas de agar agua	Depredación	Exposición en cajas Petri, 10 días	<i>H. contortus</i>	México	74.9	(Jaramillo-Tlalapango et al., 2023)
<i>A. musiformis</i>	Placas de agar agua	Depredación	Exposición en cajas Petri, 7 días	<i>H. contortus</i>	México	71.5	(Pérez-Anzúrez et al., 2022)
<i>A. musiformis</i>	Czapek-Dox	Filtrados	Concentración 100 mg mL ⁻¹	<i>H. contortus</i>	México	93.4	(Pérez-Anzúrez et al., 2022)
<i>A. musiformis</i> (Am)	Placas de agar agua	Depredación	Exposición en cajas Petri, 10 días	<i>H. contortus</i>	México	70.9	(Colinas-Picazo et al., 2024)

Cuadro 4. Estudios con hongos *A. musiformis* de diferentes aislamientos, incluidos en diferentes dosis, selección de formulación o forma de administración, dosis, especie animal, país, efectividad y fuente del estudio 2017 al 2021. Peso vivo de los animales (PV).

Especie de hongo (Aislado)	Formulación	Dosis	Especie/in vitro	País	Efectividad (%)	Fuente
<i>A. musiformis</i> (NPS045)	Suspensión acuosa <i>in vivo</i>	5×10 ⁵ Conidios mL ⁻¹ PV	Cabras	China	97.9-99.9	(Cai et al., 2017)
<i>A. musiformis</i> (M-10)	Filtrados	63.8 mg kg ⁻¹ de PV	Ovinos	México	36.8-57.4	(Angeles-Hernández et al., 2021)
<i>A. musiformis</i> (A144)	Clamidosporas en Pellets	100 g del hongo kg ⁻¹ de PV	Equinos	Brasil	77.3	(Dalcin et al., 2021)

REFERENCIAS

- Abongwa, M., Marjanović, D. S., Tipton, J. G., Zheng, F., Martin, R. J., Trailović, S. M., & Robertson, A. P. (2018). Monepantel is a non-competitive antagonist of nicotinic acetylcholine receptors from *Ascaris suum* and *Oesophagostomum dentatum*. *International Journal for Parasitology: Drugs and Drug Resistance*, 8, 36–42. <https://doi.org/10.1016/j.ijpddr.2017.12.001>
- Acevedo-Ramírez, P. M. del C., Figueroa-Castillo, J. A., Ulloa-Arvizú, R., Martínez-García, L. G., Guevara-Flores, A., Rendón, J. L., & Quiroz-Romero. (2015). Proteolytic activity of extracellular products from *Arthrobotrys musiformis* and their effect in vitro against *Haemonchus contortus* infective larvae. *VetRecord Open*, 2(1), e000103. <https://doi.org/10.1136/vetreco-2014-000103>
- Adamu, M., Naidoo, V., & Eloff, J. N. (2013). Efficacy and toxicity of thirteen plant leaf acetone extracts used in ethnoveterinary medicine in South Africa on egg hatching and larval development of *Haemonchus contortus*. *BMC Veterinary Research*, 9, 38. <https://doi.org/10.1186/1746-6148-9-38>
- Aguilar-Marcelino, L., Mendoza-de Gives, P., Quintero-Martínez, M. T., López-Arellano, M. E., Bautista-Garfias, C. R., Reyes-Guerrero, D. E., & Olmedo-Juárez, A. (2015). Cultivo *in vitro* de ácaros nematófagos *Lasioseius penicilliger* y *Caloglyphus mycophagus* como agentes de biocontrol. *Revista Mexicana de Ciencias Pecuarias*, 6(3), 369–379.
- Aguilar-Marcelino, L., Mendoza-de-Gives, P., Torres-Hernández, G., Liébano-Hernández, E., López-Arellano, M. E., & Arece-García, J. (2017). El consumo de pellets nutricionales con clamidosporas del hongo *Duddingtonia flagrans* reduce la presencia de larvas infectivas del nematodo *Haemonchus contortus* en heces de corderos de Saint Croix. *Journal of Helminthology*, 91(6), 665–671. <https://doi.org/10.1017/S0022149X1600081X>
- Aguilar-Marcelino, L., Mendoza-de-Gives, P., Torres-Hernández, G., López-Arellano, M. E., Vázquez-Cervantes, A., & Olmedo-Juárez, A. (2020). *Butlerius butleri* (Nematoda: Diplogasteridae) feeds on *Haemonchus contortus* (Nematoda: Trichostrongylidae) infective larvae and free-living nematodes in sheep faecal cultures under laboratory conditions: Preliminary report. *Acta Parasitologica*, 65(3), 865–873. <https://doi.org/10.2478/s11686-020-00216-z>
- Alam, R. T. M., et al. (2020). *Haemonchus contortus* infection in Sheep and Goats. [Journal/Publisher]. <https://doi.org/10.1080/09712119.2020.1802281>
- Alanís, P. J., Miranda-de la Lama, G. C., Mariezcurrena-Berasain, M. A., Barbabosa-Pliego, A., Rayas-Amor, A. A., & Estévez-Moreno, L. X. (2022). *Sheep meat consumers in Mexico: Understanding their perceptions, habits, preferences and market segments*. *Meat Science*, 184, 108705. <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2021.108705>

- Alowanou, G. G., Olounladé, P. A., Akouèdegni, G. C., Faihun, A. M. L., Koudandé, D. O., & Hounzangbé-Adoté, S. (2019). In vitro anthelmintic effects of *Bridelia ferruginea*, *Combretum glutinosum*, and *Mitragyna inermis* leaf extracts on *Haemonchus contortus*, an abomasal nematode of small ruminants. *Parasitology Research*, 118(4), 1215–1223. <https://doi.org/10.1007/s00436-019-06262-5>
- Ambrožová, L., Sládeček, F. X. J., Zítek, T., Perlík, M., Kozel, P., Jirků, M., & Čížek, L. (2021). Lasting decrease in functionality and richness: Effects of ivermectin use on dung beetle communities. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 321, 107634. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2021.107634>
- Angeles-Hernández, S., Torres-Hernández, G., Alonso-Díaz, M. A., von Son-de-Fernex, E., Aguilar-Marcelino, L., González-Garduño, R., Becerril-Pérez, C. M., Alcántara-Carbajal, J. L., Vargas-López, S., Olmedo-Juárez, A., & Mendoza-de-Gives, P. (2021). Effect of an *Arthrobotrys musiformis* (Fungi: Orbiliales) culture filtrate on the population of gastrointestinal parasitic nematode eggs in faeces of grazing lambs. *Veterinary Parasitology, regional studies and reports*, 24, 100565. <https://doi.org/10.1016/j.vprsr.2021.100565>
- Arredondo B., H. C., Tamayo M., F., & Rodríguez del B., L. Á. (Eds.). (2020). Fundamento y práctica del control biológico de plagas y enfermedades. Colegio de Postgraduados, Fundación Colegio de Postgraduados en Ciencias Agrícolas A. C., *Secretaría de Agricultura y Desarrollo Rural* (SADER), SENASICA, & OIRSA.
- Arroyo L., C. (2015). Efectos de recursos ricos en taninos sobre la biología y las comunidades de los parásitos gastrointestinales en corderos [Tesis Doctoral, Universidad Autónoma de Madrid]. Universidad Autónoma de Madrid, Facultad de Ciencias Biológicas.
- Arsenopoulos, K. V., Fthenakis, G. C., Katsarou, E. I., & Papadopoulos, E. (2021). Haemonchosis: A challenging parasitic infection of sheep and goats. *Animals*, 11(2), 363. <https://doi.org/10.3390/ani11020363>
- Atiba, E. M., Zewei, S., & Qingzhen, Z. (2020). Influence of metabolizable protein and minerals supplementation on detrimental effects of endoparasitic nematodes infection in small ruminants. *Tropical Animal Health and Production*, 52, 2213-2219. <https://doi.org/10.1007/s11250-020-02275-w>
- Baiak, B. H. B., Gasparina, J. M., Ianke, L., Ramos, F., Molento, M. B., & Stefani, L. M. (2021). Predatory activity of nematophagous fungus *Duddingtonia flagrans* in infective larvae after gastrointestinal transit: Biological control in pasture areas and in vitro. *Journal of Helminthology*, 95, e31. <https://doi.org/10.1017/S0022149X21000195>
- Baloche, G., Legarra, A., Sallé, G., Astruc, J.-M., Robert-Granié, C., & Barillet, F. (2014). Assessment of accuracy of genomic prediction for French Lacaune dairy sheep. *Journal of Dairy Science*, 97(2), 1107–1116. <https://doi.org/10.3168/jds.2013-6989>

- Bang, K. S., Familton, A. S., & Sykes, A. R. (1990). Effect of copper oxide wire particle treatment on establishment of major gastrointestinal nematodes in lambs. *Research in Veterinary Science*, 49(2), 132–137. [https://doi.org/10.1016/S0034-5288\(18\)31065-8](https://doi.org/10.1016/S0034-5288(18)31065-8)
- Barman, A., Gohain, D., Bora, U., & Tamuli, R. (2018). Phospholipases play multiple cellular roles including growth, stress tolerance, sexual development, and virulence in fungi. *Microbiological Research*, 209, 55–69. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2017.12.012>
- Besier, R. B., Kahn, L. P., Sargison, N. D., & Van Wyk, J. A. (2016). The pathophysiology, ecology and epidemiology of *Haemonchus contortus* infection in small ruminants. In R. B. Gasser & G. Von Samson-Himmelstjerna (Eds.), *Advances in Parasitology* (Vol. 93, pp. 95–143). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/bs.apar.2016.02.022>
- Beyene, T. (2015). Veterinary drug residues in food-animal products: Its risk factors and potential effects on public health. *Journal of Veterinary Science and Technology*, 7, 1-7. <http://dx.doi.org/10.4172/2157-7579.1000285>
- Blaszkowska, J., Kurnatowski, P., Wojcik, A., Goralska, K., & Szwabe, K. (2014). In vitro evaluation of the ovistatic and ovicidal effect of the cosmopolitan filamentous fungi isolated from soil on *Ascaris suum* eggs. *Veterinary Parasitology*, 199(3–4), 165–171. <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2013.10.026>
- Bobadilla-Soto, E. E., Ochoa-Ambriz, F., & Perea-Peña, M. (2022). El sistema de producción maíz-ovinos de traspatio en los pueblos Mazahuas del Estado de México. *Terra Latinoamericana*, 40, 1–10. <https://doi.org/10.28940/terra.v40i0.945>
- Braga, F. R., Araújo, J. V., Silva, A. R., Carvalho, R. O., Araujo, J. M., Ferreira, S. R., & Carvalho, G. R. (2010). Viability of the nematophagous fungus *Pochonia chlamydosporia* after passage through the gastrointestinal tract of horses. *Veterinary Parasitology*, 168(3–4), 264–268. <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2009.11.020>
- Braga, F. R., Ferraz, C. M., da Silva, E. N., Araújo, J. V., & Pinto, P. S. A. (2020). Efficiency of the Bioverm® (*Duddingtonia flagrans*) fungal formulation to control in vivo and in vitro of *Haemonchus contortus* and *Strongyloides papillosus* in sheep. 3 *Biotech*, 10(1), 62. <https://doi.org/10.1007/s13205-019-2042-8>
- Bricarello, P. A., Longo, C., da Rocha, R. A., & Hötzel, M. J. (2023). Understanding animal-plant-parasite interactions to improve the management of gastrointestinal nematodes in grazing ruminants. *Pathogens*, 12(4), 531. <https://doi.org/10.3390/pathogens12040531>
- Burke, J. M., & Miller, J. E. (2020). Sustainable approaches to parasite control in ruminant livestock. The veterinary clinics of North America. *Food animal practice*, 36(1), 89–107. <https://doi.org/10.1016/j.cvfa.2019.11.007>

- Buzatti, A., Santos, C. P., Fernandes, M. A. M., Yoshitani, U. Y., Sprenger, L. K., & Molento, M. B. (2017). *Duddingtonia flagrans* no controle de nematoides gastrintestinais de equinos em fases de vida livre [Control of free-living gastrointestinal nematodes of horses using *Duddingtonia flagrans*]. *Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia*, 69(2), 364–370. <https://doi.org/10.1590/1678-4162-9028>
- Cai, K. Z., Wang, B. B., Xu, Q., Liu, J. L., Wang, K. Y., Xue, Y. J., Zhang, H. Y., Wang, H. Y., Cao, X., & Ma, Z. R. (2017). In vitro and in vivo studies of nematophagous fungi *Arthrobotrys musiformis* and *Arthrobotrys robusta* against the larvae of the *trichostrongylides*. *Acta Parasitologica*, 62(3), 666–674. <https://doi.org/10.1515/ap-2017-0080>
- Canhão-Dias, M., Paz-Silva, A., & Madeira de Carvalho, L. M. (2020). The efficacy of predatory fungi on the control of gastrointestinal parasites in domestic and wild animals—A systematic review. *Veterinary Parasitology*, 283, 109173. <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2020.109173>
- Cao, X., Xu, Q., Wan, X. M., Yang, X. C., Jia, X. Y., Xue, X. J., Du, J. L., & Cai, K. Z. (2018). Isolation, identification, and in vitro predatory activity of nematophagous fungus *Arthrobotrys musiformis* and its interaction with nematodes using scanning electron microscopy. *Biocontrol Science and Technology*. [https://doi.org/10.1080/09583157.2017.1420753:contentReference\[oaicite:0\]{index=0}](https://doi.org/10.1080/09583157.2017.1420753:contentReference[oaicite:0]{index=0})
- Carvalho, N., Neves, J. H. d., Pennacchi, C. S., & Amarante, A. F. T. d. (2023). Hypobiosis and development of *Haemonchus contortus* and *Trichostrongylus colubriformis* infection in lambs under different levels of nutrition. *ruminants*, 3(4), 401-412. <https://doi.org/10.3390/ruminants3040033>
- Castagna, F., Britti, D., Oliverio, M., Bosco, A., Bonacci, S., Iriti, G., Ragusa, M., Musolino, V., Rinaldi, L., Palma, E., & Musella, V. (2020). In Vitro anthelmintic efficacy of aqueous pomegranate (*Punica granatum L.*) extracts against gastrointestinal nematodes of sheep. *Pathogens*, 9(12), 1063. <https://doi.org/10.3390/pathogens9121063>
- Charlier, J., Rinaldi, L., Morgan, E. R., Claerebout, E., Bartley, D. J., Sotiraki, S., Mickiewicz, M., Martínez-Valladares, M., Meunier, N., Wang, T., Antonopoulos, A., & de Carvalho F., H. C. (2024). Control sostenible de parásitos en rumiantes en Europa: perspectivas actuales. *Animal Frontiers*, 14(5), 13–23. <https://doi.org/10.1093/af/vfae033>
- Charlier, J., Rinaldi, L., Musella, V., Ploeger, H.W., Chartier, C., Vineer, H.R., Hinney, B., von Samson-Himmelstjerna, G., Băcescu, B., Mickiewicz, M. & Claerebout, E. (2020). Initial assessment of the economic burden of major parasitic helminth infections to the ruminant livestock industry in Europe. *Prev. Vet. Med.* 182, 105103. <https://doi.org/10.1016/j.prevetmed.2020.105103>

- Chartier, C., Etter, E., Hoste, H., Pors, I., Koch, C., & Dellac, B. (2000). Efficacy of copper oxide needles for the control of nematode parasites in dairy goats. *Veterinary Research Communications*, 24(6), 389–399. <https://doi.org/10.1023/a:1006474217064>
- Chavarría-Joya, L., Alonso-Díaz, M. Á., Olmedo-Juárez, A., von Son-de Fernex, E., & Mendoza-de-Gives, P. (2022). Assessing the individual and combined use of *Caesalpinia coriaria* (Plantae: Fabaceae) and *Duddingtonia flagrans* (Fungi: Orbiliaceae) as sustainable alternatives of control of sheep parasitic nematodes. *Biocontrol Science and Technology*, 32(11), 1260–1274. <https://doi.org/10.1080/09583157.2021.2022600>
- Chen, S. A., Lin, H. C., Schroeder, F. C., & Hsueh, Y. P. (2021). Prey sensing and response in a nematode-trapping fungus is governed by the MAPK pheromone response pathway. *Genetics*, 217(2), iyaa008. <https://doi.org/10.1093/genetics/iyaa008>
- Chen, Y. L., Gao, Y., Zhang, K. Q., & Zou, C. G. (2013). Autophagy is required for trap formation in the nematode-trapping fungus *Arthrobotrys oligospora*. *Environmental Microbiology Reports*, 5(4), 511–517. <https://doi.org/10.1111/1758-2229.12054>
- Choe, A., von Reuss, S. H., Kogan, D., Gasser, R. B., Platzer, E. G., Schroeder, F. C., & Sternberg, P. W. (2012). Ascaroside signaling is widely conserved among nematodes. *Current biology: CB*, 22(9), 772–780. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.03.024>
- Cintra, M. C. R., Teixeira, V. N., Nascimento, L. V., Ollhoff, R. D., & Sotomaior, C. S. (2018). Monepantel resistant *Trichostrongylus colubriformis* in goats in Brazil. *Veterinary Parasitology*, 11, 12–14. <https://doi.org/10.1016/j.vprsr.2017.11.005>
- Claerebout, E., & Geldhof, P. (2020). Vacunas contra helmintos en rumiantes: del desarrollo a la aplicación. *Clínicas Veterinarias de Norteamérica: Práctica con Animales de Consumo*, 36(1), 159–171. <https://doi.org/10.1016/j.cvfa.2019.10.001>
- Colinas-Picazo, A., Mendoza-de Gives, P., Pérez-Anzúrez, G., Gutiérrez-Medina, E., Bautista-García, G. A., Delgado-Núñez, E. J., & Olmedo-Juárez, A. (2024). Assessing the in vitro individual and combined effect of *Arthrobotrys oligospora* and *A. musiformis* (Orbiliales) liquid culture filtrates against infective larvae of the sheep blood-feeding nematode *Haemonchus contortus* (Trichostrongylidae). *Pathogens*, 13(6), 498. <https://doi.org/10.3390/pathogens13060498>
- Cooke, R. C. (1969). *Duddingtonia flagrans* (Dudd.) R.C. Cooke. *Transactions of the British Mycological Society*, 53(2), 316.
- Coop, R. L., & Kyriazakis, I. (2001). Influence of host nutrition on the development and consequences of nematode parasitism in ruminants. *Trends in Parasitology*, 17(7), 325–330. [https://doi.org/10.1016/S1471-4922\(01\)01900-6](https://doi.org/10.1016/S1471-4922(01)01900-6)

- Corda, A. K. J. (1839). Pracht-Flora Europaeischer Schimmelbildungen (p. 43). Leipzig, Germany: G. Fleischer.
- Culshaw-Maurer, M., Sih, A. y Rosenheim, J. A. (2020). Bugs scaring bugs: enemy-risk effects in biological control systems. *Ecology Letters*, 23, 1693–1714. <https://doi.org/10.1111/ele.13601>
- Cunha, S. M. F., Willoughby, O., Schenkel, F., & Cánovas, Á. (2024). Genetic parameter estimation and selection for resistance to gastrointestinal nematode parasites in sheep—A review. *Animals*, 14(4), 613. <https://doi.org/10.3390/ani14040613>
- Daetwyler, H. D., Kemper, K. E., van der Werf, J. H., & Hayes, B. J. (2012). Components of the accuracy of genomic prediction in a multi-breed sheep population. *Journal of Animal Science*, 90(10), 3375–3384. <https://doi.org/10.2527/jas.2011-4557>
- Dalcin Júnior, A., Ferreira, V. M., de Carvalho, L. M., Álvares, F. B. V., Vilela, V. L. R., Ferraz, C. M., Dias, A. S., Braga, F. R., & de Araújo, J. V. (2021). Association of the nematophagous fungi *Arthrobotrys musiformis* and *Monacrosporium sinense* in vitro and in vivo for biological control of equine cyathostomins. *Brazilian Journal of Veterinary Medicine*, 43(1), e003021. <https://doi.org/10.29374/2527-2179.bjvm003021>
- Dalcin Júnior, A., Ferreira, VM, de Carvalho, LM, Álvares, FBV, Vilela, VLR, Ferraz, CM, de Araújo, JV. (2021). Asociación de los hongos nematófagos *Arthrobotrys musiformis* y *Monacrosporium sinense* in vitro e in vivo para el control biológico de ciatostominos equinos. *Revista Brasileña de Medicina Veterinaria*, 43 (1), e003021. <https://doi.org/10.29374/2527-2179.bjvm003021>
- de Freitas, F. E., Leite, B., & de Queiroz, J. H. (2018). Nematophagous fungi: Far beyond the endoparasite, predator and ovicidal groups. *Agriculture and Natural Resources*, 52, 1-8. <https://doi.org/10.1016/j.anres.2018.05.010>
- de Oliveira, L. d. S. S. C. B., Dias, F. G. S., Melo, A. L. T., de Carvalho, L. M., Silva, E. N., & Araújo, J. V. d. (2021). Bioverm® in the control of nematodes in beef cattle raised in the Central-West region of Brazil. *Pathogens*, 10(5), 548. <https://doi.org/10.3390/pathogens10050548>
- Dodds, K. G., Auvray, B., Newman, S. A. N., McEwan, J. C., Clarke, S. M., Pickering, N. K., & Hickey, S. M. (2014). Genomic breed prediction in New Zealand sheep. *BMC Genetics*, 15, 92. <https://doi.org/10.1186/s12863-014-0092-9>
- El-Ashram, S., & Suo, X. (2017). Exploring the microbial community (microflora) associated with ovine *Haemonchus contortus* (macroflora) field strains. *Scientific Reports*, 7(1), 70. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-00171-2>
- Emery, D. L., Hunt, P. W., & Le Jambre, L. F. (2016). *Haemonchus contortus*: The then and now, and where to from here? *International Journal for Parasitology*, 46(12), 755-769. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2016.07.001>

- Enejoh, O. S., & Suleiman, M. M. (2017). Anthelmintics and their application in veterinary medicine. *Research in Medical & Engineering Sciences*, 2(2), 000536. <https://doi.org/10.31031/RMES.2017.02.000536>
- Epe, C., & Kaminsky, R. (2013). New advancement in anthelmintic drugs in veterinary medicine. *Trends in Parasitology*, 29(3), 129–134. <https://doi.org/10.1016/j.pt.2013.01.001>
- Fernández, S., Zegbi, S., Sagües, F., Iglesias, L., Guerrero, I., & Saumell, C. (2023). Trapping behaviour of *Duddingtonia flagrans* against Gastrointestinal nematodes of cattle under year-round grazing conditions. *Pathogens*, 12(3), 401. <https://doi.org/10.3390/pathogens12030401>
- Ferreira, J. B., Sotomaior, C. S., Bezerra, A. C. D. S., da Silva, W. E., Leite, J. H. G. M., de Sousa, J. E. R., de Fátima França Biz, J., & Façanha, D. A. E. (2019). Sensitivity and specificity of the FAMACHA© system in tropical hair sheep. *Tropical Animal Health and Production*, 51(6), 1767–1771. <https://doi.org/10.1007/s11250-019-01861-x>
- Fiałkowska, E., Fiałkowski, W., & Pajdak-Stós, A. (2020). The relations between predatory fungus and its rotifer preys as a noteworthy example of intraguild predation (IGP). *Microbial Ecology*, 79(1), 73–83. doi: 10.1007/s00248-019-01398-4
- Fissiha, W., & Kinde, M. Z. (2021). Anthelmintic resistance and Its mechanism: A review. *Infection and Drug Resistance*, 14, 5403–5410. <https://doi.org/10.2147/IDR.S332378>
- Flores-Crespo, J., Herrera-Rodríguez, D., Mendoza de Gives, P., Liébano-Hernández, E., Vázquez-Prats, V. M., & López-Arellano, M. E. (2003). La capacidad depredadora de tres hongos nematófagos en el control de larvas infecciosas de *Haemonchus contortus* en heces ovinas. *Revista de Helminología*, 77(4), 297–303. <https://doi.org/10.1079/JOH2003197>
- Forgie, S. A., Paynter, Q., Zhao, Z., Flowers, C., & Fowler, S. V. (2018). Newly released non-native dung beetle species provide enhanced ecosystem services in New Zealand pastures. *Ecological Entomology*, 43(2), 200–210. <https://doi.org/10.1111/een.12513>
- Fox, N. J., Smith, L. A., Houdijk, J. G. M., Athanasiadou, S., & Hutchings, M. R. (2018). Ubiquitous parasites drive a 33% increase in methane yield from livestock. *International Journal for Parasitology*, 48(13), 1017-1021. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2018.06.001>
- García, C., D. J., Pulido M., M. O., & Díaz., A. M. (2016). Uso de hongos nematófagos en el control biológico de nematodos gastrointestinales en ovinos. *Revista Logos, Ciencia & Tecnología*, 7(2), 40–49. <https://doi.org/10.22335/rlct.v7i2.236>
- García, O., N., Aguilar-Marcelino, L., Mendoza-de-Gives, P., López-Arellano, M. E., Bautista-Garfias, C. R., & González-Garduño, R. (2015). *In vitro* predatory activity of *Lasioseius penicilliger* (Arachnida: Mesostigmata)

- against three nematode species: *Teladorsagia circumcincta*, *Meloidogyne* sp., and *Caenorhabditis elegans*. *Veterinaria México* OA, 2(1), 1–9. http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S2448-67602015000100003
- Geary, T. G., Sangster, N. C., & Thompson, D. P. (1999). Frontiers in anthelmintic pharmacology. *Veterinary Parasitology*, 84(3–4), 275–295. [https://doi.org/10.1016/S0304-4017\(99\)00042-4](https://doi.org/10.1016/S0304-4017(99)00042-4)
- Gibson, S. B., Ness-Cohn, E., & Andersen, E. C. (2022). Benzimidazoles cause lethality by inhibiting the function of *Caenorhabditis elegans* neuronal beta-tubulin. *International Journal for Parasitology*. 20, 89–96. <https://doi.org/10.1016/j.ijpddr.2022.10.004>
- Giergiel, M., Campbell, S., Giela, A., Sharp, E., Casali, F., Śniegocki, T., Sell, B., & Jedziniak, P. (2023). Residues of an anthelmintic veterinary drug (closantel) detected in red foxes (*Vulpes vulpes*) in Scotland. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 253, 114651. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2023.114651>
- Gilleard, J. S., & Redman, E. (2016). Genetic diversity and population structure of *Haemonchus contortus*. In R. B. Gasser & G. Von Samson-Himmelstjerna (Eds.), *Advances in Parasitology* (Vol. 93, pp. 31–68). *Academic Press*. <https://doi.org/10.1016/bs.apar.2016.02.009>
- Glennon, H. (2017). Pasture management. *American Consortium for Small Ruminant Parasite Control*. https://www.wormx.info/_files/ugd/6ef604_dae47e49103341dbb260f69318397cd3.pdf
- Gómez-Rodríguez, O., Pineda-Alegría, J. A., Castañeda-Ramírez, G. S., González-Cortazar, M., Sánchez, J. E., & Aguilar-Marcelino, L. (2022). Actividad nematocida in vitro de la fracción PdR-2 de *Pleurotus djamor* contra J2 *Meloidogyne enterolobii*. *Revista Mexicana de Fitopatología*, 40(2), 254–262. <https://doi.org/10.18781/r.mex.fit.2202-2>
- González G., R., Córdova P., C., Torres H., G., Mendoza de G., P., & Arece G., J. (2011). Prevalencia de parásitos gastrointestinales en ovinos sacrificados en un rastro de Tabasco, México [Prevalence of gastrointestinal parasites in slaughtered sheep at a slaughterhouse in Tabasco, Mexico]. *Revista Mexicana de Ciencias Pecuarias*, 2(2), 153–164.
- González-Cortázar, M., Sánchez, J. E., Huicochea-Medina, M., Hernández-Velázquez, V. M., Mendoza-de G., P., Zamilpa, A., López A., M. E., Pineda A., J. A., & Aguilar M., L. (2021). Efecto nematocida in vitro e in vivo de fracciones de extracto de *Pleurotus djamor* contra *Haemonchus contortus*. *Revista de Alimentos Medicinales*, 24(3), 310–318. <https://doi.org/10.1089/jmf.2020.0054>
- González-Garduño, R., Mendoza-de Gives, P., & Torres-Hernández, G. (2013). Variability in the fecal egg count and the parasitic burden of hair sheep.

- Goodenough, A. E., Webb, J. C., & Yardley, J. (2019). Environmentally-realistic concentrations of anthelmintic drugs affect survival and motility in the cosmopolitan earthworm *Lumbricus terrestris* (Linnaeus, 1758). *Applied Soil Ecology*, 137, 87–95. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2019.02.001>
- Healey, K., Lawlor, C., Knox, M. R., Chambers, M., & Lamb, J. (2018). Field evaluation of *Duddingtonia flagrans* IAH 1297 for the reduction of worm burden in grazing animals: Tracer studies in sheep. *Veterinary Parasitology*, 253, 48–54. <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2018.02.010>
- Henderson, C. R. (1949). Estimation of changes in herd environment. *Journal of Dairy Science*, 32(9), 706–711.
- Hiura, E., C. Garcia L., A., da Paz, J. S., & Araujo, J. V. (2015). Predatory activity of fungi on embryonated eggs of *Toxocara canis* inoculated in domestic chickens (*Gallus gallus domesticus*) and destruction of second-stage larvae. *Parasitology Research*, 114(8), 3301–3308. <https://doi.org/10.1007/s00436-015-4553-5>
- Högberg, N., Hesse, A., Lidfors, L., Baltrušis, P., Claerebout, E., & Höglund, J. (2021). Subclinical nematode parasitism affects activity and rumination patterns in first-season grazing cattle. *Animal*, 15(6), 100237. <https://doi.org/10.1016/j.animal.2021.100237>
- Hoste, H., Torres-Acosta, J. F. J., Sandoval-Castro, C. A., Mueller-Harvey, I., Sotiraki, S., Louvandini, H., Thamsborg, S. M., & Terrill, T. H. (2015). Tannin containing legumes as a model for nutraceuticals against digestive parasites in livestock. *Veterinary Parasitology*, 212(1–2), 5–17. <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2015.06.026>
- Howell, A. K., Beechener, E. S., Benson, L., Crawford, P., Ewing, D. A., Fox, N., Kenyon, F., Kyriazakis, I., Pearce, M., Strain, S., & Williams, D. J. L. (2025). Identifying barriers to the sustainable control of gastro-intestinal nematodes in sheep: A social science perspective. *Animal*, 19(5), 101506. <https://doi.org/10.1016/j.animal.2025.101506>
- Hughes, M., Phillips, E. J., & Jones, R. A. (2023). Supplementation of minerals and vitamins influences optimal targeted selective treatment thresholds for the control of gastro-intestinal nematodes in lambs. *Veterinary Parasitology*, 322, 110026. <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2023.110026>
- Iliev, P., Prelezov, P., Ivanov, A., Kirkova, Z., & Tonev, A. (2017). Clinical study of acute haemonchosis in lambs. *Trakia Journal of Science*, 15(1), 74–78. <https://doi.org/10.15547/TJS.2017.01.012>
- Insua, J. R., Utsumi, S. A., & Basso, B. (2019) Estimation of spatial and temporal variability of pasture growth and digestibility in grazing rotations coupling unmanned aerial vehicle (UAV) with crop simulation models. *Plos one* 14(3): e0212773. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0212773>

- Jaramillo-Tlalapango, J., Mendoza-de Gives, P., Isabel-Higuera-Piedrahita, R., Ocampo-Gutiérrez, A. Y., López-Arellano, M. E., Pérez-Anzúrez, G., Olmedo-Juárez, A., Hernández-Romano, J., Maza-Lopez, J., Delgado-Núñez, E. J., & González-Cortázar, M. (2023). Study of a Mexican isolate of *Arthrobotrys musiformis* (Orbiliiales): Predatory behavior and nematocidal activity of liquid culture filtrates against *Haemonchus contortus* (Trichostrongylidae), protein profile and myco-constituent groups. *Fungal Biology*, 127(10–11), 1345–1361. <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2023.09.001>
- Jiang, X., Xiang, M., & Liu, X. (2017). Nematode-trapping fungi. *Microbiology Spectrum*, 5(3), FUNK-0022-2016. <https://doi.org/10.1128/microbiolspec.FUNK-0022-2016>
- Kamel, M., Mihreteab, B., & Githiori, J. (2015). *In vitro* and *in vivo* anthelmintic efficacy of some Ethiopian medicinal plants against *Haemonchus contortus*. *Veterinary Parasitology*, 212(1–2), 80–87. <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2015.06.026>
- Kaminsky, R., Ducray, P., Jung, M., Clover, R., Rufener, L., Bouvier, J., Weber, S. S., Wenger, A., Wieland-Berghausen, S., Goebel, T., Gauvry, N., Pautrat, F., Skripsky, T., Froelich, O., Komoin-Oka, C., Westlund, B., Sluder, A., & Mäser, P. (2008). A new class of anthelmintics effective against drug-resistant nematodes. *Nature*, 452(7184), 176–180. <https://doi.org/10.1038/nature06722>
- Kaseja, K., Mucha, S., Smith, E., Yates, J., Banos, G., & Conington, J. (2023). Including genotypic information in genetic evaluations increases the accuracy of sheep breeding values. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 140(4), 468–479. <https://doi.org/10.1111/jbg.12771>
- Kuo, T.-H., Yang, C.-T., Chang, H.-Y., Hsueh, Y.-P. y Hsu, C.-C. (2020). Los hongos que atrapan nematodos producen diversos metabolitos durante la interacción depredador-presa. *Metabolitos*, 10 (3), 117. <https://doi.org/10.3390/metabo10030117>
- Leichtweis, J., Vieira, Y., Welter, N., Silvestri, S., Dotto, G. L., & Carissimi, E. (2022). A review of the occurrence, disposal, determination, toxicity and remediation technologies of the tetracycline antibiotic. *Process Safety and Environmental Protection*, 160, 25–42. <https://doi.org/10.1016/j.psep.2022.01.085>
- Li, R. W., Li, W., Sun, J., Yu, P., Baldwin, R. L., & Urban, J. F. (2016). The effect of helminth infection on the microbial composition and structure of the caprine abomasal microbiome. *Scientific Reports*, 6, 20606. <https://doi.org/10.1038/srep20606>
- Li, Y., Steenwyk, J.L., Chang, Y., Wang, Y., James, T.Y., Stajich, J.E., et al. (2021). Una filogenia a escala genómica del reino fungi. *Curr. Biol.* 31, 1653–1665. doi: 10.1016/j.cub.2021.01.074

- Liang, L., Liu, Z., Liu, L., Li, J., Gao, H., Yang, J., & Zhang, K. Q. (2016). The nitrate assimilation pathway is involved in the trap formation of *Arthrobotrys oligospora*, a nematode-trapping fungus. *Fungal Genetics and Biology*, 92, 33–39. <https://doi.org/10.1016/j.fgb.2016.05.003>
- Liang, L., Shen, R., Mo, Y., Yang, J., Ji, X., & Zhang, K. Q. (2015). A proposed adhesin AoMad1 helps nematode-trapping fungus *Arthrobotrys oligospora* recognizing host signals for life-style switching. *Fungal Genetics and Biology*, 81, 172–181. <https://doi.org/10.1016/j.fgb.2015.02.012>
- Lifschitz, A., Nava, S., Miró, V., Canton, C., Alvarez, L., & Lanusse, C. (2024). Macrocyclic lactones and ectoparasites control in livestock: Efficacy, drug resistance and therapeutic challenges. *International Journal for Parasitology*, 26, 100559. <https://doi.org/10.1016/j.ijpddr.2024.100559>
- Liu, F., Li, T., Gong, H., Tian, F., Bai, Y., Wang, H., Yang, C., Li, Y., Guo, F., Liu, S., & Chen, Q. (2024). Structural insights into the molecular effects of the anthelmintics monepantel and betaine on the acetylcholine receptor ACR-23 from *Caenorhabditis elegans*. *EMBO Journal*, 43(13), 3787–3806. <https://doi.org/10.1038/s44318-024-00165-7>
- Liu, K., Zhang, W., Lai, Y., Xiang, M., & Xingzhong L. (2014). *Drechlerella stenobrocha* genome illustrates the mechanism of constricting rings and the origin of nematode predation in fungi. *BMC Genomics*, 15, 114. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-15-114>
- Liu, X. Y., Chang, F. F., Zhao, T. Y., Huang, H. Y., Li, F. D., Wang, F., Wang, B. B., Wang, F. H., Liu, Q., Luo, Q. H., & et al. (2020). Control biológico del nematodo gastrointestinal ovino en tres sistemas de alimentación en el norte de China mediante el uso de un fármaco en polvo con hongos nematófagos. *Biocontrol Science and Technology*, 30(7), 701–71. <https://doi.org/10.1080/09583157.2020.1765981>
- Liu, X. Y., Chang, F. F., Zhao, T. Y., Huang, H. Y., Li, F. D., Wang, F., Wang, B. B., Wang, F. H., Liu, Q., Luo, Q. H., & et al. (2020). Control biológico del nematodo gastrointestinal ovino en tres sistemas de alimentación en el norte de China mediante el uso de un fármaco en polvo con hongos nematófagos. *Biocontrol Science and Technology*, 30(7), 701–71. <https://doi.org/10.1080/09583157.2020.1765981>
- Liu, X., Xiang, M., & Che, Y. (2009). The living strategy of nematophagous fungi. *Mycoscience*, 50(1), 20-25. <https://doi.org/10.1007/s10267-008-0451-3>
- López-Rodríguez, G., Zaragoza-Bastida, A., Olmedo-Juárez, A., Rosenfeld Miranda, C., & Rivero-Perez, N. (2023). Nematodos gastrointestinales en ovinos y su resistencia antihelmíntica. Un tema en discusión de México. *Journal of the Selva Andina Animal Science*, 10(2), 116-129. <https://doi.org/10.36610/j.jsaas.2023.100200116>
- Lubega, G. W., & Prichard, R. K. (1991). Interaction of benzimidazole anthelmintics with *Haemonchus contortus* tubulin: Binding affinity and

- anthelmintic efficacy. *Experimental Parasitology*, 73(2), 203–213. [https://doi.org/10.1016/0014-4894\(91\)90023-p](https://doi.org/10.1016/0014-4894(91)90023-p)
- Luo, H., Mo, M., Huang, X., Li, X., & Zhang, K. (2004). *Coprinus comatus*: A basidiomycete fungus forms novel spiny structures and infects nematode. *Mycologia*, 96(6), 1218–1224.
- Ma, Y., Jiang, L., Fan, Z., Zhang, H., Wang, J., & Liu, Q. (2025). Nematode control effects and safety tests of the *Duddingtonia flagrans* biological preparation in sheep. *Scientific Reports*, 15, 1843. <https://doi.org/10.1038/s41598-025-85844-z>
- Matthews, J. B., Geldhof, P., Tzelos, T., & Claerebout, E. (2016). Progress in the development of subunit vaccines for gastrointestinal nematodes of ruminants. *Parasite Immunology*, 38(12), 744–753. <https://doi.org/10.1111/pim.12391>
- Matthews, J. B., Geldhof, P., Tzelos, T., & Claerebout, E. (2016). Progress in the development of subunit vaccines for gastrointestinal nematodes of ruminants. *Parasite Immunology*, 38(10), e12391. <https://doi.org/10.1111/pim.12391>
- McRae, K. M., Stear, M. J., Good, B., & Keane, O. M. (2015). The host immune response to gastrointestinal nematode infection in sheep. *Parasite Immunology*, 37(12), 605–613. <https://doi.org/10.1111/pim.12290>
- Mederos, A. E., Ramos, Z., & Banchero, G. E. (2014). First report of monepantel *Haemonchus contortus* resistance on sheep farms in Uruguay. *Parasites & Vectors*, 7, 598. <https://doi.org/10.1186/s13071-014-0598-z>
- Mendoza-de Gives, P. (2022). Soil-Borne nematodes: Impact in agriculture and livestock and sustainable strategies of prevention and control with special reference to the use of nematode natural enemies. *Pathogens*, 11(6), 640. <https://doi.org/10.3390/pathogens11060640>
- Mendoza-de Gives, P., & Braga, F. R. (2017). *Pochonia chlamydosporia*: A promising biotechnological tool against parasitic nematodes and geohelminths. In R. Manzanilla-López & L. Lopez-Llorca (Eds.), *Perspectives in sustainable nematode management through Pochonia chlamydosporia: Applications for root and rhizosphere health* (pp. 371–383). Cham: Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-319-59224-4_17
- Mendoza-de Gives, P., López-Arellano, M. E., Aguilar-Marcelino, L., Olazarán-Jenkins, S., Reyes-Guerrero, D., Ramírez-Vargas, G., & Vega-Murillo, V. E. (2018). The nematophagous fungus *Duddingtonia flagrans* reduces the gastrointestinal parasitic nematode larvae population in faeces of orally treated calves maintained under tropical conditions dose/response assessment. *Veterinary Parasitology*, 263, 66–72. <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2018.10.001>

- Meuwissen, T. H. E., Hayes, B. J., & Goddard, M. E. (2001). Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps. *Genetics*, 157(4), 1819–1829. <https://doi.org/10.1093/genetics/157.4.1819>
- Misztal, I., Lourenco, D., & Legarra, A. (2020). Current status of genomic evaluation. *Journal of Animal Science*, 98(4), skaa101. <https://doi.org/10.1093/jas/skaa101>
- Moreno, L., Bistoletti, M., Fernández, H., Cantón, L., Ceballos, L., Cantón, C., Lanusse, C., & Álvarez, L. I. (2018). Albendazole treatment in laying hens: Egg residues and its effects on fertility and hatchability. *Journal of Veterinary Pharmacology and Therapeutics*, 41(5), 726–733. <https://doi.org/10.1111/jvp.12675>
- Moser, W., Schindler, C., & Keiser, J. (2019). Drug combinations against soil-transmitted helminth infections. *Advances in Parasitology*, 103, 91–115. <https://doi.org/10.1016/bs.apar.2018.08.002>
- Mouliom M., M. M., Okah-Nnane, N. H., Moffo, F., Djibo, I., Mapiefou, N. P., Mpouam, S. E., Mfopit, Y. M., Kilekoung Mingoas, J.-P., Tebug, S. F., & Ndukum, J. A. (2024). Antibiotic residues in foods of animal origin in Cameroon: Prevalence, consumers' risk perceptions, and attitudes. *Journal of Food Protection*, 87(4), 100237. [https://doi.org/10.1016/j.jfp.2024.100237:contentReference\[oaicite:7\]{index=7}](https://doi.org/10.1016/j.jfp.2024.100237:contentReference[oaicite:7]{index=7})
- Munguía-Xóchihua, J., Navarro-Grave, R., Hernández-Chávez, J., Molina-Barrios, R., Cedillo-Cobián, J., & Granados-Reyna, J. (2018). Gastroenteric parasites, *population Haemonchus contortus* in goats in semiarid climate of bacum, Sonora, Mexico. *Abanico Veterinario*, 8(3), 42–50. <https://doi.org/10.21929/abavet2018.83.2>
- Needleman, A. L., Wright, M. C., Schaefer, J. J., Videla, R., & Lear, A. S. (2022). Copper oxide wire particles effective against gastrointestinal nematodes in adult alpacas during a randomized clinical trial. *American Journal of Veterinary Research*, 83(6), 515–523. <https://doi.org/10.2460/ajvr.22.07.0115>
- Nichols, E., & Gómez, A. (2014). Dung beetles and fecal helminth transmission: Patterns, mechanisms and questions. *Parasitology*, 141(5), 614–623. <https://doi.org/10.1017/S0031182013002011>
- Nixon, S. A., Welz, C., Woods, D. J., Costa-Junior, L., Zamanian, M., & Martin, R. J. (2020). Where are all the anthelmintics? Challenges and opportunities on the path to new anthelmintics. *International Journal for Parasitology: Drugs and Drug Resistance*, 14, 8–16. <https://doi.org/10.1016/j.ijpddr.2020.07.001>
- O Leary, E., Gasior, S., & McElnea, E. (2023). Closantel toxicity. *BMJ case Reports*, 16(2), e249626. <https://doi.org/10.1136/bcr-2022-249626>

- O'Leary, E., Gasior, S., & McElnea, E. (2023). Closantel toxicity. *BMJ Case Reports*, 16(2), e249626. <https://doi.org/10.1136/bcr-2022-249626>
- Ojeda-Robertos, A., Rivera-Pérez, L., Sánchez-CV, J., & Vega-Sánchez, S. (2019). In vitro predatory activity of nematophagous fungi isolated from water buffalo feces and from soil in the Mexican southeastern [Atividade predatória in vitro de fungos nematófagos isolados de fezes de búfalos e do solo no sudeste mexicano]. *Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária*, 28(2). <https://doi.org/10.1590/S1984-29612019011>
- OIE (Organización Mundial de Sanidad Animal). (2022). Uso responsable y prudente de los fármacos antihelmínticos para contribuir al control de la resistencia a antihelmínticos en las especies ganaderas herbívoras (40 pp.). OIE. <https://www.oie.int/es/ebookshop/> (ISBN: 978-92-95121-17-1)
- Ortiz, P., D. O., Sánchez M., B., Nahed T., J., Orantes Z., M. Á., Cruz L., J. L., Reyes G., M. E., & Mendoza de Gives, P. (2017). Using *Duddingtonia flagrans* in calves under an organic milk farm production system in the Mexican tropics. *Experimental Parasitology*, 175, 74–78. <https://doi.org/10.1016/j.exppara.2017.02.009>
- Park, H., Kim, E., Lee, T. H., Park, S., Choi, J. D., & Moon, G. (2023). Multiclass method for the determination of anthelmintic and antiprotozoal drugs in livestock products by ultra-high-performance liquid chromatography-tandem mass spectrometry. *Food science of Animal Resources*, 43(5), 914–937. <https://doi.org/10.5851/kosfa.2023.e41>
- Paucar-Quishpe, V., Cepeda-Bastidas, D., Rodríguez-Hidalgo, R., Pérez-Otáñez, X., Perez, C., Enríquez, S., Guzman, E., Ulcuango, F., Grijalva, J., Vanwambeke, S. O., Ron-Garrido, L., & Saegerman, C. (2024). Evaluating the human risks of consumption of foods of bovine origin with ivermectin residues in Ecuador. *Foods*, 13(21), 3470. <https://doi.org/10.3390/foods13213470>
- Paul, T. K., Rahman, M. K., Haider, M. S., & Saha, S. (2020). Fatal haemonchosis (*H. contortus*) in Garole sheep at coastal region in Bangladesh. *Research in Agriculture Livestock and Fisheries*, 7(1), 107-112. <https://doi.org/10.3329/ralf.v7i1.46837>
- Peacor, S. D., Barton, B. T., Kimbro, D. L., Sih, A., & Sheriff, M. J. (2020). A framework and standardized terminology to facilitate the study of predation risk effects. *Ecology*, 101(12), e03014. <https://doi.org/10.1002/ecy.3152>
- Pérez-Anzúrez, G., Olmedo-Juárez, A., von-Son de Fernex, E., Alonso-Díaz, M. Á., Delgado-Núñez, EJ, López-Arellano, ME, González-Cortázar, M., Zamilpa, A., Ocampo-Gutiérrez, AY, Paz-Silva, A., & Mendoza-de Gives, P. (2022). *Arthrobotrys musiformis* (Orbiliiales) mata las larvas infecciosas de *Haemonchus contortus* (Trichostrongylidae) a través de su actividad depredadora y sus filtrados de cultivos fúngicos. *Patógenos*, 11 (10), 1068. <https://doi.org/10.3390/pathogens11101068>

- Pérez-Cogollo, L. C., Rodríguez-Vivas, R. I., Basto-Estrella, G. del S., Reyes-Novelo, E., Martínez-Morales, I., Ojeda-Chi, M. M., & Favila, M. E. (2018). Toxicidad y efectos adversos de las lactonas macrocíclicas sobre los escarabajos estercoleros: una revisión. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 89(4), 1293–1314. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2018.4.2508>
- Pérez-Cogollo, L. C., Rodríguez-Vivas, R. I., Basto-Estrella, G. del S., Reyes-Novelo, E., Martínez-Morales, I., Ojeda-Chi, M. M., & Favila, M. E. (2018). Toxicidad y efectos adversos de las lactonas macrocíclicas sobre los escarabajos estercoleros: una revisión. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 89(4), 1293–1314. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2018.4.2508>
- Persmark, L., Marbán-Mendoza, N., & Jansson, H.-B. (1995). Nematophagous fungi from agricultural soils of Central America. *Nematropica*, 25(2), 117–124.
- Puttachary, S., Robertson, A. P., Clark, C. L., & Martin, R. J. (2010). Levamisole and ryanodine receptors. II: An electrophysiological study in *Ascaris suum*. *Molecular and Biochemical Parasitology*, 171(1), 8–16. <https://doi.org/10.1016/j.molbiopara.2009.12.006>
- Quadros, D., & Burke, J. (2024). Nutritional strategies for small ruminant gastrointestinal nematode management. *Animal Frontiers*, 14(5), 5–12. <https://doi.org/10.1093/af/vfae019>
- Quevedo, A., Magdama, F., Castro, J., & Vera-Morales, M. (2022). Interacciones ecológicas de los hongos nematófagos y su potencial uso en cultivos tropicales. *Scientia Agropecuaria*, 13(1), 97-108. <https://doi.org/10.17268/sci.agropecu.2022.009>
- Reyes-Guerrero, D. E., Olmedo-Juárez, A., & Mendoza-de-Gives, P. (2021). Control and prevention of nematodiasis in small ruminants: background, challenges and outlook in Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Pecuarias*, 12(Supl 3), 186–204. <https://doi.org/10.22319/rmcp.v12s3.5840>
- Robertson, A. P., Clark, C. L., & Martin, R. J. (2010). Levamisole and ryanodine receptors (I): A contraction study in *Ascaris suum*. *Molecular and Biochemical Parasitology*, 171(1), 1-7. <https://doi.org/10.1016/j.molbiopara.2009.12.007>
- Rodríguez-Martínez, R., Mendoza-de-Gives, P., Aguilar-Marcelino, L., López-Arellano, M. E., Gamboa-Angulo, M., Rosas-Saito, G. H., ... Quilichini, Y. (2018). In vitro lethal activity of the nematophagous fungus *Clonostachys rosea* (Ascomycota: Hypocreales) against nematodes of five different taxa. *BioMed Research International*, 2018, Article ID 3501827. <https://doi.org/10.1155/2018/3501827>
- Rodríguez-Vivas, R. I., Grisi, L., Pérez de León, A. A., Villela, H. S., Torres-Acosta, J. F. J., Frago Sánchez, H., Romero Salas, D., Rosario-Cruz, R.,

- Saldierna, F., & García Carrasco, D. (2017). Potential economic impact assessment for cattle parasites in Mexico: Review. *Revista Mexicana de Ciencias Pecuarias*, 8(1), 61–74. <https://doi.org/10.22319/rmcp.v8i1.4305>
- Roeber, F., Jex, A. R., & Gasser, R. B. (2013). Impact of gastrointestinal parasitic nematodes of sheep, and the role of advanced molecular tools for exploring epidemiology and drug resistance — an Australian perspective. *Parasites & Vectors*, 6, 153. <https://doi.org/10.1186/1756-3305-6-153>
- Saccareau, M., Vangst, N., Bowles, V., Gasca-Campos, J., Jacquiet, P., Gallet, B., & Sallé, G. (2017). Meta-analysis of the parasitic phase traits of *Haemonchus contortus*. *Parasites & Vectors*, 10, Article 201. <https://doi.org/10.1186/s13071-017-2131-7>
- Sagüés, M. F., Fusé, L. A., Fernández, A. S., Saumell, C. A., & Fiel, C. A. (2011). Eficacia de un bloque energético con *Duddingtonia flagrans* en el control de nematodos gastrointestinales en ovinos. *Parasitology Research*, 109, 707–713. <https://doi.org/10.1007/s00436-011-2302-y>
- Şahin, Ö., Aytekin, İ., Boztepe, S., & Yaman, H. (2021). Relaciones entre las puntuaciones FAMACHA® y la incidencia de parásitos en ovejas y cabras. *Tropical Animal Health and Production*, 53, 331. <https://doi.org/10.1007/s11250-021-02769-1>
- Şahin, Ö., Aytekin, İ., Boztepe, S., & Yaman, H. (2021). Relaciones entre las puntuaciones FAMACHA® y la incidencia de parásitos en ovejas y cabras. *Tropical Animal Health and Production*, 53, 331. <https://doi.org/10.1007/s11250-021-02769-1>
- Sahoo, A., Khan, F.A. (2016) Nutritional and biological control synergism against gastrointestinal nematodes in small ruminants. *J Vet Sci Anim Husb*, 4(1): 104. doi: 10.15744/2348-9790.4.104
- Sallé, G., Doyle, S. R., Cortet, J., Cabaret, J., Berriman, M., Holroyd, N., Cotton, J. A., & Silvestre, A. (2019). The global diversity of *Haemonchus contortus* is shaped by human intervention and climate. *Nature Communications*, 10, 4811. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-12695-4>
- Salmo, R., Viña, C., Zubiria, I., Malagón, J. Á. H., Sanchís, JM, Cazapal, C., Arias, MS, Sánchez-Andrade, R., & Paz-Silva, A. (2024). Formulación de hongos parasiticidas en gelatinas comestibles secas para reducir el riesgo de infección por *Trichuris sp.* entre bisontes en pastoreo continuo. *Patógenos*, 13 (1), 82. <https://doi.org/10.3390/pathogens13010082>
- Schwarz, E. M., Korhonen, P. K., Campbell, B. E., Young, N. D., Jex, A. R., Jabbar, A., Hall, R. S., Mondal, A., Howe, A. C., Pell, J., Hofmann, A., Boag, P. R., Zhu, X. Q., Gregory, T., Loukas, A., Williams, B. A., & Gasser, R. B. (2013). The genome and developmental transcriptome of the strongylid nematode *Haemonchus contortus*. *Genome Biology*, 14, R89. <https://doi.org/10.1186/gb-2013-14-8-r89>

- Scott, I., Pomroy, W. E., Kenyon, P. R., Smith, G., Adlington, B., & Moss, A. (2013). Lack of efficacy of monepantel against *Teladorsagia circumcincta* and *Trichostrongylus colubriformis*. *Veterinary parasitology*, 198(1-2), 166–171. <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2013.07.037>
- SIAP (Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera). (2024). Cierre de la producción pecuaria 2023. *Secretaría de Agricultura y Desarrollo Rural*. https://nube.agricultura.gob.mx/cierre_pecuario/
- Shaver, A. O., McKeown, R., Reyes Otero, J. M., & Andersen, E. C. (2025). Independent mechanisms of benzimidazole resistance across *Caenorhabditis* nematodes [Preprint]. *bioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/2025.03.13.643047>
- Skuce, P. J., & Fairweather, I. (1990). The effect of the hydrogen ionophore closantel upon the pharmacology and ultrastructure of the adult liver fluke *Fasciola hepatica*. *Parasitology Research*, 76(3), 241–250. <https://doi.org/10.1007/BF00930821>
- Soares, F. E. de F., Sufiate, B. L., & de Queiroz, J. H. (2018). Nematophagous fungi: Far beyond the endoparasite, predator and ovicidal groups. *Agriculture and Natural Resources*, 52(1), 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.anres.2018.05.010>
- Souza, D. C., Silva, A. C. D., Silva, A. T. D., Castro, C. R. S., Albuquerque, L. B., Moreira, T. F., de Araújo, J. V., Braga, F. R., & Soares, F. E. F. (2023). Compatibility study of *Duddingtonia flagrans* conidia and its crude proteolytic extract. *Veterinary Parasitology*, 322, 110030. <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2023.110030>
- Storey, B. E., Williamson, L. H., Howell, S. B., Terrill, T. H., Berghaus, R., Vidyashankar, A. N., & Kaplan, R. M. (2017). Validation of the FAMACHA© system in South American camelids. *Veterinary Parasitology*, 243, 85–91. <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2017.06.004>
- Strydom, T., Lavan, R. P., Torres, S., & Heaney, K. (2023). The economic impact of parasitism from nematodes, trematodes and ticks on beef cattle production. *Animals*, 13(10), 1599. <https://doi.org/10.3390/ani13101599>
- Swan, G. E. (1999). The pharmacology of halogenated salicylanilides and their anthelmintic use in animals. *Journal of the South African Veterinary Association*, 70(2), 61–70. <https://doi.org/10.4102/jsava.v70i2.756>
- Swarnkar, C. P., & Singh, D. (2018). Haematological variations in visually anaemic sheep naturally infected with *Haemonchus contortus* in farm conditions at arid Rajasthan. *The Indian Journal of Animal Sciences*, 88(1), 25-29. <https://doi.org/10.56093/ijans.v88i1.79421>
- Swe, A., Li, J., Zhang, K. Q., Pointing, S. B., Jeewon, R., & Hyde, K. D. (2011). Nematode-trapping fungi. *Current Research in Environmental & Applied Mycology*, 1(1), 1-26.

- Szewc, M., De Waal, T., & Zintl, A. (2021). Biological methods for the control of gastrointestinal nematodes. *The Veterinary Journal*, 268, 105602. <https://doi.org/10.1016/j.tvjl.2020.105602>
- Tafernaberry, A., Romaniuk, E., Van Lier, E., Reyno, R., & De Barbieri, I. (2022). High performance of growing lambs grazing *Paspalum notatum* INIA Sepé with energy-protein supplement including sorghum-DDGS. *Agrociencia Uruguay*, 26(1), e549. <https://doi.org/10.31285/AGRO.26.549>
- Torres, H., G., & González G., R. (2022). Resistencia genética de ovinos y caprinos a las infecciones de nematodos gastrointestinales (1ª ed.). *Colegio de Postgraduados*.
- Tramboo, S. R., Shahardar, R. A., Allaie, I. M., Wani, Z. A., & Bushra, M. S. (2015). Prevalence of gastrointestinal helminth infections in ovine population of Kashmir Valley. *Veterinary World*, 8(10), 1199–1204. <https://doi.org/10.14202/vetworld.2015.1199-1204>
- Veglia, F. 1916, 'The anatomy and life-history of *Haemonchus contortus* (Rud.)', Third and Fourth Reports of the Director of Veterinary Research, 1915, pp. 347-500. <http://hdl.handle.net/2263/10471>
- Vera, B., Navajas, EA, Van Lier, E., Carracelas, B., Peraza, P. y Ciappesoni, G. (2025). Precisión de las predicciones genómicas para la resistencia a parásitos gastrointestinales en ovejas Merinas Australianas. *Genes*, 16 (2), 159. <https://doi.org/10.3390/genes16020159>
- Viana, M. V. G., Silva, Y. H. D., Martins, I. V. F., & Scott, F. B. (2021). Resistance of *Haemonchus contortus* to monepantel in sheep: first report in Espírito Santo, Brazil. *Revista Brasileira de Parasitologia*, 30(4), e013121. <https://doi.org/10.1590/S1984-29612021089>
- Vidal-Diez de Ulzurrun, G., & Hsueh, Y. P. (2018). Predator-prey interactions of nematode-trapping fungi and nematodes: both sides of the coin. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 102(9), 3939–3949. <https://doi.org/10.1007/s00253-018-8897-5>
- Vilela, V. L. R., Feitosa, T. F., Braga, F. R., Vieira, V. D., Lucena, S. C., & de Araújo, J. V. (2018). Control of sheep gastrointestinal nematodes using the combination of *Duddingtonia flagrans* and Levamisole Hydrochloride 5%. *Brazilian Journal of Veterinary Parasitology*, 27(1), 26–31. <https://doi.org/10.1590/S1984-2961201800011>
- Voinot, M., Bonilla, R., Sousa, S., Sanchís, J., Canhão-Dias, M., Romero Delgado, J., Lozano, J., Sánchez-Andrade, R., Sol Arias, M., & Madeira de Carvalho, L. (2021). Control de estróngilos en corderas en pastoreo de primera temporada mediante la integración de desparasitación y administración tres veces por semana de esporas de hongos parasitocidas. *Patógenos*, 10 (10), 1338. <https://doi.org/10.3390/pathogens10101338>
- Vokřál, I., Podlípán, R., Matoušková, P., & Skálová, L. (2023). Anthelmintics in the environment: Their occurrence, fate, and toxicity to non-target organisms.

- Wagil, M., Białk-Bielińska, A., Puckowski, A., Wychodnik, K., Maszkowska, J., Mulkiewicz, E., Kumirska, J., Stepnowski, P., & Stolte, S. (2015). Toxicity of anthelmintic drugs (fenbendazole and flubendazole) to aquatic organisms. *Environmental Science and Pollution Research International*, 22(4), 2566–2573. <https://doi.org/10.1007/s11356-014-3497-0>
- Wan, J., Dai, Z., Zhang, K., Li, G., & Zhao, P. (2021). Pathogenicity and Metabolites of endoparasitic nematophagous fungus *Drechmeria coniospora* YMF1.01759 against nematodes. *Microorganisms*, 9(8), 1735. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9081735>
- Wang, B.-B., Wang, F. H., Xu, Q., Wang, K. Y., Xue, Y.-J., Ren, R., Zeng, J. Q., Liu, Y., Zhang, H.-Y., Wang, H.-Y., Cai, B., Cai, K.-Z., & Cao, X. (2016). In vitro and in vivo studies of the native isolates of nematophagous fungi from China against the larvae of trichostrongylides. *Journal of Basic Microbiology*, 57(3), 1–11. <https://doi.org/10.1002/jobm.201600620>
- Xie, M., Bai, N., Yang, J., Jiang, K., Zhou, D., Zhao, Y., Li, D., Niu, X., Zhang, K. Q., & Yang, J. (2020). Protein kinase ime2 is required for mycelial growth, conidiation, osmoregulation, and pathogenicity in nematode-trapping fungus *Arthrobotrys oligospora*. *Frontiers in Microbiology*, 10, 3065. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.03065>
- Yang, J., Wang, L., Ji, X., Feng, Y., Li, X., Zou, C., ... & Zhang, K. Q. (2011). Genomic and proteomic analyses of the fungus *Arthrobotrys oligospora* provide insights into nematode-trap formation. *PLoS Pathogens*, 7(9), e1002179. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1002179>
- Yang, M., Xu, L., Yang, Y., Zhang, K., Xiang, M., Wang, D., & Liu, X. (2012). Origin and evolution of carnivorism in the Ascomycota (fungi). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(27), 10960–10965. <https://doi.org/10.1073/pnas.1120915109>
- Yin, F., Gasser, R. B., Li, F., Bao, M., Huang, W., Hu, M., ... & Zhao, G. (2016). Population structure of *Haemonchus contortus* from seven geographical regions in China, determined on the basis of microsatellite markers. *Parasites & Vectors*, 9, 586. <https://doi.org/10.1186/s13071-016-1864-z>
- Yu, Y., Zhang, Y. K., Manohar, M., Artyukhin, A. B., Kumari, A., Tenjo-Castano, F. J., Nguyen, H., Routray, P., Choe, A., Klessig, D. F., & Schroeder, F. C. (2021). Nematode signaling molecules are extensively metabolized by animals, plants, and microorganisms. *ACS Chemical Biology*, 16(6), 1050–1058. <https://doi.org/10.1021/acscchembio.1c00217>
- Yu, Z., Mo, M., Zhang, Y., & Zhang, K.-Q. (2014). Taxonomy of nematode-trapping fungi from *Orbiliaceae*, *Ascomycota*. En K.-Q. Zhang & K. D. Hyde (Eds.), *Nematode-trapping fungi* (pp. 41–104).

- Zajac, A. M., & Garza, J. (2020). Biology, epidemiology, and control of gastrointestinal nematodes of small ruminants. *Veterinary Clinics of North America: Food Animal Practice*, 36(1), 73–87. <https://doi.org/10.1016/j.cvfa.2019.12.005>
- Zajac, A., Petersson, K., & Burdett, H. (2016). Why and how to do FAMACHA© scoring [Fact sheet]. *University of Rhode Island*. <https://web.uri.edu/sheepngoat/famacha/>
- Zaragoza-Vera, C. V., Aguilar-Caballero, A. J., González-Garduño, R., Arjona-Jiménez, G., Zaragoza-Vera, M., Torres-Acosta, J. F. J., Medina-Reynés, J. U., & Berumen-Alatorre, A. C. (2019). Variation in phenotypic resistance to gastrointestinal nematodes in hair sheep in the humid tropics of Mexico. *Parasitology Research*, 118(2), 567–573. <https://doi.org/10.1007/s00436-018-06201-w>
- Zarza-Albarrán, M. A., Olmedo-Juárez, A., Rojo-Rubio, R., Mendoza-de Dáuna, P., González-Cortazar, M., Tapia-Maruri, D., Mondragón-Ancelmo, J., García-Hernández, C., Blé-González, E. A., & Zamilpa, A. (2020). Los flavonoides galollicos de las vainas de *Acacia farnesiana* poseen una potente actividad antihelmíntica contra los huevos y las larvas infecciosas de *Haemonchus contortus*. *Revista de Etnofarmacología*, 249, 112402. <https://doi.org/10.1016/j.jep.2019.112402>
- Zhang, F., Boonmee, S., Bhat, J. D., Xiao, W. y Yang, X.-Y. (2022). Nueva especie de *Arthrobotrys* que atrapa nematodos (*Orbiliaceae*) en suelos terrestres y sedimentos de agua dulce en China. *Journal of Fungi*, 8 (7), 671. <https://doi.org/10.3390/jof8070671>
- Zhang, K. Q., & Hyde, K. D. (2014). Nematode-trapping fungi. In K. D. Hyde (Ed.), *Fungal diversity research series* (Vol. 23, pp. 41–210). Dordrecht, Netherlands: Springer.
- Zhang, L., Zhou, Z., Guo, Q., Li, Y., Huang, W., Xu, H., ... & Zhang, K. Q. (2016). Perspectivas sobre las adaptaciones a un estilo de vida endoparásito casi obligado de nematodos a partir del genoma completo de *Drechmeria coniospora*. *Scientific Reports*, 6, 23122. <https://doi.org/10.1038/srep23122>

3. EFFECT OF NEMATOPHAGIC FUNGI ADMINISTERED IN AN AQUEOUS SUSPENSION ON PARASITOLOGICAL PARAMETERS IN SHEEP INFECTED WITH *Haemonchus contortus*

Isael Hernández-García¹, Roberto González-Garduño ², Pedro Mendoza-de Gives^{3,*}, Gustavo Pérez-Anzúres³ and Ramírez-Valverde Rodolfo¹

¹Chapingo Autonomous University, Postgraduate Degree in Animal Production, Federal Highway Mexico-Texcoco Km 38.5, Texcoco, State of Mexico, Mexico, Postal Code 56230.

²South-Southeast Regional University Unit, Chapingo Autonomous University. Km 7.5, Teapa-Vicente Guerrero Highway, Zip Code 86800, Teapa, Tabasco, Mexico.

³Laboratory of Helminthology, National Centre for Disciplinary Research in Animal Health and Innocuity (CENID-SAI), National Institute for Research in Forestry, Agriculture, and Livestock, INIFAP-SADER, Jiutepec 62550, Mexico.

*Correspondence: pedromdgives@yahoo.com

**EFFECT OF NEMATOPHAGIC FUNGI ADMINISTERED IN AN AQUEOUS
SUSPENSION ON PARASITOLOGICAL PARAMETERS IN SHEEP INFECTED WITH
*Haemonchus contortus***

Isael Hernández-García¹, Roberto González-Garduño², Pedro Mendoza-de Gives^{3,*},
Gustavo Pérez-Anzúres³ and Ramírez-Valverde Rodolfo¹

¹Chapingo Autonomous University, Postgraduate Degree in Animal Production, Federal Highway Mexico-Texcoco Km 38.5, Texcoco, State of Mexico, Mexico, Postal Code 56230; ²South-Southeast Regional University Unit, Chapingo Autonomous University. Km 7.5, Teapa-Vicente Guerrero Highway, Zip Code 86800, Teapa, Tabasco, Mexico; ³Laboratory of Helminthology, National Centre for Disciplinary Research in Animal Health and Innocuity (CENID-SAI), National Institute for Research in Forestry, Agriculture, and Livestock, INIFAP-SADER, Jiutepec 62550, Mexico.

*Correspondence: pedromdgives@yahoo.com

Abstract

Gastrointestinal nematodes affect the flock's health, particularly the species *Haemonchus contortus*. The most common strategy for controlling these parasites is the use of anthelmintic drugs; however, their sustainability is limited by anthelmintic resistance. In this study, we evaluated parasitological parameters in sheep treated with two nematophagous fungi: *Arthrobotrys musiformis* (Am) and *Duddingtonia flagrans* (Df). Twenty-four sheep infected with *H. contortus* were distributed into three groups: Group 1 received an oral suspension (OS) of Am at 1×10^6 spores per kg BW; Group 2 received an OS of Df chlamydospores at the same dosage; and Group 3, Control (without fungi). Packed cell volume (PCV), total protein (TP), fecal egg counts (FEC), and fecal larvae (FL) were recorded. The PCV and PT values were below normal, which can be attributed to parasitic hematophagy. Reductions of 69.2% and 84.5% in the FL were observed in the Am and Df groups, respectively. The most significant reduction in FL corresponded to the Am treatment on day three, showing a decrease of 90.7%. Meanwhile, the Df treatment demonstrated a 96.4% reduction by day eleven ($P < 0.05$). Interestingly, FEC did not decrease in either treatment; in fact, an increasing trend was noted ($P > 0.05$). This study provides evidence of the potential of these fungi in controlling *H. contortus*.

Keywords: *Haemonchus contortus*, *Duddingtonia flagrans*, *Arthrobotrys musiformis*, Chlamydospores, McMaster.

Introduction

Small ruminant production faces challenges that affect profitability. One significant issue is parasitism caused by the nematode *Haemonchus contortus* and other parasites, which has detrimental effects on herds and animal welfare. The impact of parasitism can lead to weight loss due to poor nutrient absorption, reduced growth rates, decreased meat and milk production, lower reproductive rates, and heightened morbidity and mortality among the animals (Strydom et al., 2023; Salem et al., 2025). *Haemonchus contortus* is a bloodsucking nematode that causes significant losses in sheep health, with high prevalence and infection rates (Wei et al., 2025; Rather et al., 2025). Anthelmintics are effective in reducing parasitic infections; however, their use can lead to the development of anthelmintic resistance to most commercial antiparasitic drugs (Saidu et al., 2025). Additionally, the use of anthelmintics in livestock can result in harmful residues accumulating in milk, meat, and dairy products intended for human consumption (Mesfin et al., 2024). Anthelmintic drugs administered to animals are excreted through feces and urine, which can negatively impact beneficial soil organisms and create an environmental problem (Pérez-Cogollo et al., 2018; Ambrožová et al., 2021; Vokřál et al., 2023). The negative aspects of anthelmintic drugs encourage workers of different countries to search for sustainable control alternative methods, such as biological control. Biological control uses beneficial organisms to decrease the population of harmful organisms. Nematophagous fungi are a group of microscopic fungi that develop specialized trapping devices designed to attract, capture, and feed on soil nematodes. These fungi are saprobic organisms that obtain nitrogen and carbon from decomposing organic matter in the soil. However, when they are near nematodes, they can detect chemical signals released from

the nematode's cuticular wall. This stimulus activates the physiological and nutritional mechanisms of the fungus, leading to the induction of morphogenesis, which is the formation of capture organs from the fungus's mycelia (Hertz et al., 2004; Hertz et al., 2009). *Duddingtonia flagrans* and *Arthrobotrys musiformis* are two species of fungi from the Orbiliaceae family that have demonstrated notable predatory activity against parasitic nematode larvae in ruminants (Mendoza-de Gives et al., 2018; Cao et al., 2018; Dalcin et al., 2021; Pérez-Anzúrez et al., 2022). The application of nematophagous fungi is now being utilized in some countries as a sustainable approach to manage gastrointestinal nematodes in livestock (Burke et al., 2025; da Silva et al., 2025; Jorge-Neto et al., 2025). This study aimed to evaluate the effect of administering an aqueous suspension containing *Arthrobotrys musiformis* spores or *Duddingtonia flagrans* chlamydospores on some parasitological parameters, including the reduction of the population of infective *H. contortus* larvae in feces, the fecal egg count (FEC); as well as determining the packed cell volume (PCV) and total plasma protein (TP) as indicators of response to infection in non-pregnant Creole sheep.

Materials and Methods

Location

Fungal production was conducted in the Helminthology Laboratory at the National Center for Disciplinary Research in Animal Health and Safety (CENID-SAI-INIFAP) in Jiutepec, Morelos, Mexico. The assessment of fungi in the flock took place in the Livestock Microbiology Laboratory of the Department of Zootechnics at the Autonomous University of Chapingo and in the Postgraduate Laboratory in Animal Production. This farm is located in the municipality of Texcoco de Mora, State of Mexico, at a latitude of 19°29' N and a longitude of 98°52' W, at an altitude of 2500 meters above sea level. The area has a Cwb climate, which is characterized by a temperate climate with dry winters and temperate summers. The average annual temperature is 14.9 °C, with an average rainfall of 613.1 mm.

Animals

A flock of Creole sheep belonging to the module of the experimental farm of the Autonomous University of Chapingo was used. The ewes were orally infected with an aqueous suspension containing 350 L₃ kg⁻¹ of *H. contortus* infective larvae (L3). After a pre-patent period (27 days), fecal samples were collected directly from the rectum of the animals to perform the McMaster technique searching for the presence of nematode eggs. Once the eggs of the parasite were identified in the feces, the experimental groups were established as follows: Twenty-four Creole ewes, aged between one and seven years, and in a physiologically empty condition, were used for the study. The average weight of the ewes was 35.0 kg. They were housed in stable conditions at the sheep module of the Experimental Farm of the Autonomous University of Chapingo. Their diet primarily

consisted of corn silage, supplemented with rolled corn, and two rations were provided each day.

*Production of *Arthrobotrys musiformis* and *Duddingtonia flagrans**

Two isolates of nematophagous fungi, *Arthrobotrys musiformis* and *Duddingtonia flagrans* (FTHO-8), were obtained from the National Center for Disciplinary Research in Animal Health and Safety (CENID-SAI) at INIFAP in Jiutepec, Morelos, Mexico. The mass production of these fungi was achieved in Petri dishes with a diameter of 90 mm and a height of 15 mm, using an enriched Potato Dextrose Agar (PDA) medium. After an incubation period of 30 days at room temperature (25 to 30°C), approximately 5 to 10 mL of previously sterilized distilled water was added to the surface of the plates. Then, the surface of the plate was scraped with a sterile spatula to collect the spores or chlamydospores and to keep them in a 500 ml flask. The number of spores or chlamydospores in the aqueous suspension was determined by counting them in 5 µL aliquot drops placed on a slide. The estimation of the spore or chlamydospore concentration in the suspension was based on the average number of spores counted in these aliquots, which was then extrapolated to the total volume of spores in the flask.

*Obtaining Infective Larvae (L3) of *Haemonchus contortus**

The *H. contortus* infective larvae (L3), used to induce infections in the experimental sheep, were obtained from a susceptible donor sheep at CENID-SAI, INIFAP, in Jiutepec, Morelos, Mexico. The lamb was experimentally infected with 350 L3 larvae per kilogram of body weight. It was kept under controlled management conditions, adhering to animal welfare principles and ensuring that no unnecessary suffering was inflicted on the animals used in this experiment. This adherence was in accordance with the Mexican Official

Standard NOM-052-ZOO-1995 and the Federal Animal Health Law, published in the Official Gazette of the Federation on June 7, 2012.

Experimental Design

A completely randomized design with repeated measures over time was employed. Ewes identified as susceptible, with a minimum initial infection of 500 EPG, were randomly assigned to three groups:

- Group One (Treat-1-Am) was treated with the fungus *A. musiformis* at a dosage of 1×10^6 spores per kg of body weight.
- Group Two (Treat-2-Df) received *D. flagrans* at a dosage of 1×10^6 chlamydospores per kg of body weight, both administered orally every 24 hours in an aqueous suspension.
- Group Three (Treat-3-Cont) served as the control group and did not receive any fungal treatment.

Each group consisted of 8 animals that were fed corn silage, provided in two daily rations, and had access to water ad libitum, all under conditions that adhered to good animal welfare management practices.

Cell volume agglomerated by microhematocrit (CVA) and total protein (TP)

To assess the animal's health in relation to the initial and final infection, blood samples were collected from the jugular vein at two different time points during the experiment (at the beginning and at the end). The samples were drawn into 3 mL Vacutainer tubes containing EDTA (ethylenediaminetetraacetic acid) as an anticoagulant. Each tube was labeled with the corresponding identification of the sampled animal and stored in a refrigerator for transport to the Animal Production Postgraduate Laboratory at the Autonomous University of Chapingo. In the laboratory, the following procedure was

employed for centrifugation and measurement. The blood was transferred into capillary tubes, which were then sealed with plasticine. These tubes were centrifuged for five minutes at 14,000 rpm (16,000 g). After centrifugation, the tubes were removed, and measurements were taken using a graduated ruler. The packed cell volume (PCV) was recorded as a percentage of the total blood volume in the tube. To determine the total plasma protein (TP), serum from the capillaries was utilized and measured with a refractometer, recording the total volume in grams per deciliter (g dL^{-1}).

Counting infective larvae (L3) in feces

To evaluate the effectiveness of the treatments, the Corticelli and Lai technique was employed to obtain infective larvae (L3) of nematodes from feces. This technique involved placing 10 grams of feces into a 60 x 15 mm Petri dish, which was then placed inside a larger 90 x 15 mm Petri dish containing approximately 5 mm of water, creating a humid chamber. The culture was incubated at room temperature (20-25°C) for nine days. After this period, the larvae were recovered using the Baermann funnel method within 24 hours. The collected larvae were placed in a 10 mL tube. The L3 count was conducted using the known volume method and counted under a microscope at 10X magnification.

Fecal egg count (FEC)

A coprological examination was conducted on each sheep using the McMaster technique to determine the fecal nematode egg count (FEC). The initial fecal sampling, aimed at detecting the presence of eggs after infection, was designated as day zero, coinciding with the first dose of nematophagous fungal chlamydospores administered. Subsequent fecal sampling and dosing were performed every 24 hours for a total of 12 days.

The McMaster technique involved using 28 mL of a saturated NaCl solution, which was added to 50 mL tubes and mixed with 2 grams of fecal sample until fully dissolved. The mixture was allowed to stand for 5 minutes, after which the McMaster chamber grids were filled. Nematode eggs were then counted using a microscope equipped with a 10X objective lens.

Statistical analysis

The response variables were measured at different time points, so we fitted a repeated measures model that included treatments, time, and their interaction as fixed effects. Additionally, the animal was included as a random effect. The initial number of eggs per gram of feces (EPGi), body condition score (BCS), age, and initial live weight (LW) were treated as covariates within the model. The data were analyzed using R statistical software version 4.4.1.

The model was structured as follows:

$$Y_{ij} = \mu + t_i + \beta_1(t \times T)_{ij} + \beta_2(EPG0)_i + \beta_3(LW0)_i + \beta_4(CS0)_i + \beta_5(Age0)_i + \varepsilon_{ij}$$

Where:

Y_{ij} : Observed response variable (FEC, L3, PCV, TP).

μ : Overall mean.

t_i : Fixed effect of treatments (Treat-1-Am, Treat-2-Df, and Treat-3-Cont).

$\beta_1(t \times T)_{ij}$: Linear regression associated with the interaction between treatment and time (j=1-12).

$\beta_2(EPG0)_i$: Effect of the initial number of eggs per gram of feces (EPG₀).

$\beta_3(LW0)_i$: Effect of the initial live weight of the sheep (LW₀).

$\beta_4(CS0)_i$: Effect of the initial body condition score of the sheep (CS₀).

$\beta_5(\text{Age}_0)$: Effect of the initial age of the sheep (Age_0).

ϵ_{ij} : Residual associated with each observation, assumed to have a normal distribution $N(0, \sigma^2)$.

Results

Animal health, PCV, and TP

The values found for the variables, packed cell volume (PCV) and total plasma protein (TP), show a significant difference between treatment with chlamydospores of *D. flagrans* (Treat-2-Df) and the control without fungi (Treat-3-Cont) ($P < 0.05$). In contrast, the treatment using *A. musiformis* spores (Treat-1-Am) did not demonstrate significant differences in PCV and TP levels when compared to the other two treatments ($P > 0.05$). The values reported in this study were low and close to the anemia threshold (22%) but in the normal range (see Table 1).

Reduction of infective larvae (L3) of Haemonchus contortus by effect between treatments and against experimental time

In the reduction of third-stage larvae of *H. contortus* in feces, a decrease of 81.5% was observed in Treat-1-Am and 69.2% in Treat-2-Df. The analysis revealed significant differences compared to Treat-3-Cont ($P < 0.05$), as shown in more detail in Table 1.

The interaction between treatments and time regarding the reduction of infective larvae yielded significant results starting from the second day of oral administration of the fungi (see Table 2). In the group treated with *A. musiformis*, a maximum reduction of 90.7% was observed on day three, demonstrating a significant difference compared to the control group that did not receive fungi ($P < 0.05$). In contrast, the group treated with *D. flagrans*

achieved a maximum reduction of 96.4% by day eleven, with notable differences compared to the other treatments ($P<0.05$).

Table 1. Mean $\pm$ standard error of the fixed effects of treatments on fecal egg count (FEC), reduction of infective larvae (L3) of *Haemonchus contortus*, packed cell volume (PCV), and total plasma protein (TP) in Creole sheep treated with an aqueous suspension containing spores and chlamydospores of nematophagous fungi.

Parameterss	Treat-1-Am	Treat-2-Df	Treat-3-Cont
PVC (%)	25.6 $\pm$ 0.8 ^{ab}	22.7 $\pm$ 0.8 ^a	27.1 $\pm$ 0.8 ^b
TP (g dL ⁻¹)	6.3 $\pm$ 0.2 ^{ab}	5.8 $\pm$ 0.2 ^a	6.7 $\pm$ 0.2 ^b
L3 (Larvae)	2,064 $\pm$ 448 ^a	3,428 $\pm$ 761 ^a	11,129 $\pm$ 2530 ^b
FEC(EPG)	7,740 $\pm$ 1280 ^a	7,925 $\pm$ 1630 ^a	7,726 $\pm$ 1430 ^a
Reduction	81.5%	69.2%	

^{a,b} Different letters in the same row indicate significant differences ($P<0.05$). EPG: eggs per gram of feces.

Table 2. The means $\pm$ standard error of number of infective larvae regarding the interaction of treatment and time, in the proportion of infective larvae reduction (% RedL3) of *Haemonchus contortus* in Creole sheep. The sheep were treated with an aqueous suspension containing spores and chlamydospores of nematophagous fungi.

Days	Treat-1-Am	%RedL3	Treat-2-Df	%RedL3	Treat-3-Cont
	Number of L3		Number of L3		Number of L3
1	2981 $\pm$ 1020 ^a	48.0	6013 $\pm$ 2610 ^a	06.8	6249 $\pm$ 2200 ^a
2	1059 $\pm$ 361 ^b	89.4	7036 $\pm$ 2780 ^a	30.0	10032 $\pm$ 3530 ^a
3	894 $\pm$ 311 ^b	90.7	1465 $\pm$ 545 ^b	85.8	9612 $\pm$ 3380 ^a
4	1508 $\pm$ 515 ^b	83.8	1062 $\pm$ 395 ^b	88.6	9310 $\pm$ 3280 ^a
5	1696 $\pm$ 578 ^b	84.6	7327 $\pm$ 2730 ^a	33.4	11008 $\pm$ 3870 ^a
6	2125 $\pm$ 724 ^b	78.9	3727 $\pm$ 1550 ^{ab}	63.1	10092 $\pm$ 3550 ^a
7	1202 $\pm$ 410 ^b	90.1	1366 $\pm$ 500 ^b	88.8	12150 $\pm$ 4290 ^a
8	2547 $\pm$ 857 ^b	82.2	758 $\pm$ 281 ^b	94.7	14324 $\pm$ 5040 ^a
9	2182 $\pm$ 736 ^b	88.5	777 $\pm$ 284 ^b	95.9	18893 $\pm$ 6640 ^a
10	5714 $\pm$ 1950 ^b	78.4	2047 $\pm$ 763 ^b	92.3	26497 $\pm$ 9360 ^a
11	4448 $\pm$ 1520 ^a	85.6	1119 $\pm$ 428 ^b	96.4	30882 $\pm$ 10900 ^c
12	2298 $\pm$ 784 ^b	83.3	1927 $\pm$ 735 ^b	86.0	13775 $\pm$ 4860 ^a

^{a,b,c} Letters that differ in the same row indicate significant differences ($P < 0.05$).

The effect of treatments on fecal egg count (FEC) of Haemonchus contortus over time

Just as expected and as indicated in Table 1, the fecal egg count (FEC), did not exhibit significant differences between the treatment groups ($P>0.05$) for undergoing an experimental infection. Furthermore, there was no statistically significant difference in FEC between the treated groups and the control group ($P>0.05$) over time due to the treatment effect. All three groups displayed an increasing trend in EPG from the initial measurement at time zero to day 12, as illustrated in Figure 1.

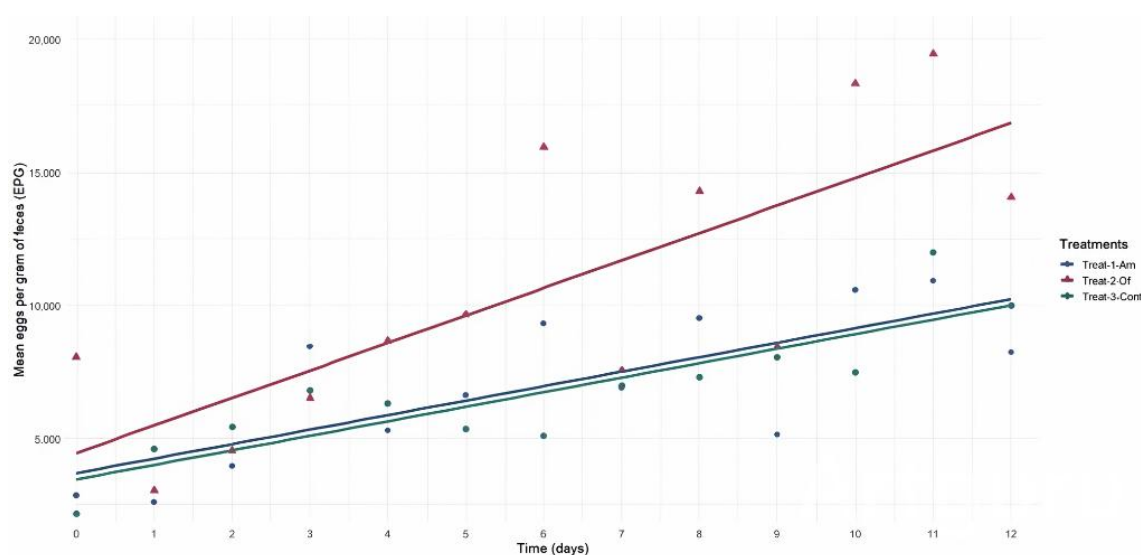


Figure 1. Fecal egg count (FEC) of *Haemonchus contortus* in Creole sheep treated with an aqueous suspension containing spores or chlamydospores of nematophagous fungi. Treat-1-Am: *Arthrobotrys musiformis*, Treat-2-Df: *Duddingtonia flagrans*, Treat-3-Cont: Control group without fungi

Discussion

In this study, the parasitological parameters evaluated as health indicators in sheep, specifically packed cell volume (PCV) and total protein (TP), were found to be close to the anemia threshold. This reflects the negative impact of the *H. contortus* infection on the animal's health, which was observed as high count of egg per gram of feces. The animals exhibited signs of anemia, which can be attributed to experimental infection in addition to physiological conditions recorded and considered as covariates in this study. These findings are consistent with those reported by Burke et al. (2025), who documented values of 26.5 ± 1.4 for PCV in Katahdin sheep that were artificially infected with *H. contortus*. They also noted a 73.3% reduction in fecal larvae when using the commercial product "Bioworma," which contains chlamydo spores from an Australian strain of *D. flagrans*. This indicates a significant decrease in the infective larval population in the animals treated. The results of this study indicate that the application of nematophagous fungi, administered in an aqueous suspension, is effective in reducing infective *H. contortus* larvae. This effect was observed in a group of treated animals, which experienced an average reduction of 69.2% in larvae counts. Over a 12-day period, the reduction maintained was over 85.4%, with a maximum reduction of 96.4% recorded between the third and eleventh days, specifically with the fungus *D. flagrans* (see Table 2). de la Cruz-Cruz et al. (2025) reported a 97.4% reduction in infective larvae found in the feces of periparturient ewes, which underscores the effectiveness of the findings in this study, despite the differing physiological conditions of the ewes. In contrast, a study that administered *D. flagrans* chlamydo spores in nutritional pellets to lambs demonstrated a larval reduction of over 70.0% during the first, fifth, and eleventh experimental weeks

(Fitz-Aranda et al., 2015). These results closely align with those observed in this study when comparing the effects of different treatments (see Table 1). Other authors, such as Ma et al. (2025), found results similar to the present study. Administering 1×10^6 chlamydospores kg^{-1} BW of *D. flagrans* to sheep resulted in a reported reduction of 92.9%. Likewise, aqueous administration of chlamydospores to calves yielded a variable reduction ranging from 53.8% to 75.3% (Ortiz-Pérez et al., 2017). The species is not a limiting factor for this fungus. In Spain, the administration of chlamydospores in dried gelatin to bison was evaluated, and the results were promising and similar to the current study, with a reduction ranging from 53.0% to 99.0% (Salmo et al., 2024). Mendoza-de Gives et al. (2018) reported a 73.5% reduction in larvae when administering a dose to sheep equivalent to that used in this research.

The findings from this evaluation of the fungus *A. musiformis* are very promising (see Table 2). This study offers a comprehensive overview of the fungus's effectiveness, especially since there is currently limited research involving animals. Cai et al. (2017) administered 5×10^5 spores per kilogram of body weight to goats and observed a larval reduction of 47.6% to 55.9% in their feces.

In a study involving horses, a 77.3% reduction in third-instar cyathostomine larvae was reported (Dalcin et al., 2021). It is important to note that the fecal egg count (FEC) results did not show significant differences between the treatments ($P > 0.05$) (Table 1). Similarly, no statistically significant differences were found between treatments throughout the experimental period ($P > 0.05$). Moreover, the behavior of the two treatments and the control group without fungi, observed from time zero to time twelve, indicates a trend towards an increase in FEC (Fig. 1).

For this variable, it was anticipated no differences between treatments. This expectation is supported by other studies, since fungi do not target nematode eggs or adults in the abomasum (Mendoza-de Gives et al., 2012).

Previous studies have shown that only 10.0% of chlamydospores from nematophagous fungi successfully pass through the digestive systems of ruminants and develop in their feces (Ojeda-Robertos et al., 2009). This experimental research with ewes further demonstrates that, despite the low percentage of viable chlamydospores in feces, both fungi evaluated displayed significant predatory activity against third-stage larvae of endoparasites, such as *H. contortus*.

The findings of this study indicate that a high FEC can lead to infection-related anemia in animals. The administration of the fungi *A. musiformis* and *D. flagrans* in an aqueous suspension shows promise for controlling the *H. contortus* infective larvae found in the feces of Creole sheep. While these nematophagous fungi do not target eggs, the results suggest a positive trend over the experimental period.

Conclusions

This study confirms the biological potential of *Arthrobotrys musiformis* and *Duddingtonia flagrans* as control agents against *Haemonchus contortus* in sheep. Both fungal species demonstrated a remarkable capacity to reduce the population of infective larvae in feces, with *A. musiformis* showing an early and significant decrease by the third day, and *D. flagrans* exhibiting a sustained effect with a maximum effect by the tenth day. Although the fecal egg count did not show reductions because the fungi do not primarily target eggs and adults, the decrease in larval recovery suggests effective interference with the parasite's life cycle, which could translate into less environmental contamination. These

findings support the use of nematophagous fungi as an ecological and complementary alternative to anthelmintics, contributing to integrated and sustainable management of gastrointestinal nematodes in sheep.

Author Contributions:

IHG: Writing original draft, methodology, and data curation, writing – review & editing; RGG: Writing -review & editing, supervision, validation; PMDG: Review & editing, supervision, and funding acquisition, methodology and conceptualization. GPA: Writing - review & editing, methodology, and formal analysis, RRV: Methodology, supervision, validation, visualization.

Funding:

This work was supported by the General Directorate of Research and Postgraduate Studies of the Autonomous University of Chapingo [grant number 25022-C-67].

Institutional Review Board Statement:

Not applicable.

Informed Consent Statement:

Not applicable.

Data Availability Statement:

The data that support the findings of this study are available on request from the corresponding author

Acknowledgments:

We would like to express our gratitude to the Secretariat of Science, Humanities, Technology, and Innovation (SECIHTI) for their support through the national postgraduate scholarship, which made this research project possible (001403). Additionally, we thank the Helminthology Laboratory of the National Center for Disciplinary Research in Animal Health and Safety (CENID-SAI-INIFAP) and the Postgraduate Program in Animal Production at the Autonomous University of Chapingo for their contributions.

Conflicts of Interest:

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have influenced the work reported in this study.

References

- Ambrožová, L., Sládeček, F. X. J., Zítek, T., Perlík, M., Kozel, P., Jirků, M., & Čížek, L. (2021). Lasting decrease in functionality and richness: Effects of ivermectin use on dung beetle communities. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 321, 107634. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2021.107634>
- Burke, J. M., Rohila, S., Preston, E., Williams, C. C., Scully, C. M., Delcambre, B. A., Petersson, K. H., Kass, E., Acharya, M., Miller, J. E., & Vatta, A. F. (2025). Efficacy of *Duddingtonia flagrans* spores fed in trace mineral mix to lambs in reducing the development of gastrointestinal nematode larvae in feces. *Veterinary Parasitology*, 334, 110414. <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2025.110414>
- Cai, K. Z., Wang, B. B., Xu, Q., Liu, J. L., Wang, K. Y., Xue, Y. J., Zhang, H. Y., Wang, H. Y., Cao, X., & Ma, Z. R. (2017). In vitro and in vivo studies of nematophagous

- fungi *Arthrobotrys musiformis* and *Arthrobotrys robusta* against the larvae of trichostrongylides. *Acta Parasitologica*, 62, 666–674. <https://doi.org/10.1515/ap-2017-0080>
- Cao, X., Xu, Q., Wan, X. M., Yang, X. C., Jia, X. Y., Xue, X. J., & Cai, K. Z. (2018). Isolation, identification, and in vitro predatory activity of nematophagous fungus *Arthrobotrys musiformis* and its interaction with nematodes using scanning electron microscopy. *Biocontrol Science and Technology*, 28, 94–104. <https://doi.org/10.1080/09583157.2017.1420753>
- da Silva Correia, G., Ribeiro, G. B., de Sousa, G. C. E., de Almeida Moura, I., Araújo, J. V., Braga, F. R., & de Souza Perinotto, W. M. (2025). *Duddingtonia flagrans* against anthelmintic resistant gastrointestinal nematodes in goats. *Small Ruminant Research*, 107599. <https://doi.org/10.1016/j.smallrumres.2025.107599>
- Dalcin Júnior, A., Ferreira, V. M., de Carvalho, L. M., Álvares, F. B. V., Vilela, V. L. R., Ferraz, C. M., Dias, A. S., Braga, F. R., & de Araújo, J. V. (2021). Association of the nematophagous fungi *Arthrobotrys musiformis* and *Monacrosporium sinense* in vitro and in vivo for biological control of equine cyathostomins. *Brazilian Journal of Veterinary Medicine*, 43, e003021. <https://doi.org/10.29374/2527-2179.bjvm003021>
- de la Cruz-Cruz, H. A., Higuera-Piedrahita, R. I., Zamilpa, A., Alcalá-Canto, Y., Ocampo-Gutiérrez, A. Y., Arango-de la Pava, L. D., López-Arellano, M. E., Hernandez-Patlan, D., Cuéllar-Ordaz, J. A., & Mendoza-de Gives, P. (2025). Using an aqueous suspension of *Duddingtonia flagrans* chlamydospores and a hexane extract of *Artemisia cina* as sustainable methods to reduce the faecal egg count

- and larvae of *Haemonchus contortus* in the faeces of periparturient ewes. *Pathogens*, 14, 105. <https://doi.org/10.3390/pathogens14020105>
- Fitz-Aranda, J. A., Mendoza-de Gives, P., Torres-Acosta, J. F. J., et al. (2015). *Duddingtonia flagrans* chlamydospores in nutritional pellets: Effect of storage time and conditions on the trapping ability against *Haemonchus contortus* larvae. *Journal of Helminthology*, 89, 13–18. <https://doi.org/10.1017/S0022149X13000539>
- Hertz, B. (2004). Morphogenesis in the nematode-trapping fungus *Arthrobotrys oligospora*—An extensive plasticity of infection structures. *Mycologist*, 18, 125–133. <https://doi.org/10.1017/S0269915X04003052>
- Jorge-Neto, P. N., Requena, L. A., Pizzutto, C. S., & Balieiro, J. C. C. (2025). *Haemonchus contortus* control in sheep with *Duddingtonia flagrans* fungi: Evaluation of the first commercial product in Brazil. *Parasitologia*, 5, 11. <https://doi.org/10.3390/parasitologia5010011>
- Liu, X., Xiang, M., & Che, Y. (2009). The living strategy of nematophagous fungi. *Mycoscience*, 50, 20–25. <https://doi.org/10.1007/s10267-008-0451-3>
- Ma, Y., Jiang, L., Fan, Z., Zhang, H., Wang, J., & Liu, Q. (2025). Nematode control effects and safety tests of the *Duddingtonia flagrans* biological preparation in sheep. *Scientific Reports*, 15, 1843. <https://doi.org/10.1038/s41598-025-85844-z>
- Mendoza-de Gives, P., López-Arellano, M. E., Aguilar-Marcelino, L., Olazarán-Jenkins, S., Reyes-Guerrero, D., Ramírez-Vargas, G., & Vega-Murillo, V. E. (2018). The nematophagous fungus *Duddingtonia flagrans* reduces the gastrointestinal parasitic nematode larvae population in faeces of orally treated calves maintained

- under tropical conditions: Dose/response assessment. *Veterinary Parasitology*, 263, 66–72. <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2018.10.001>
- Mendoza-de Gives, P., & Torres-Acosta, J. F. J. (2012). Uso biotecnológico de hongos en el control de nematodos parásitos de rumiantes. En A. Paz-Silva & M. S. Arias (Eds.), *Universidad de Santiago de Compostela* (pp. 389–408).
- Mesfin, Y. M., Mitiku, B. A., & Tamrat Admasu, H. (2024). Veterinary drug residues in food products of animal origin and their public health consequences: A review. *Veterinary Medicine and Science*, 10, e70049. <https://doi.org/10.1002/vms3.70049>
- Ojeda-Robertos, N. F., Torres-Acosta, J. F. J., Ayala-Burgos, A. J., Sandoval-Castro, C. A., Valero-Coss, R. O., & Mendoza-de Gives, P. (2009). Digestibility of *Duddingtonia flagrans* chlamydospores in ruminants: *In vitro* and *in vivo* studies. *BMC Veterinary Research*, 5, 46. <https://doi.org/10.1186/1746-6148-5-46>
- Ortiz-Pérez, D. O., Sánchez-Muñoz, B., Nahed-Toral, J., Orantes-Zebadúa, M. Á., Cruz-López, J. L., Reyes-García, M. E., & Mendoza-de Gives, P. (2017). Using *Duddingtonia flagrans* in calves under an organic milk farm production system in the Mexican tropics. *Experimental Parasitology*, 175, 74–78. <https://doi.org/10.1016/j.exppara.2017.02.009>
- Pérez-Anzúrez, G., Olmedo-Juárez, A., von-Son de Fernex, E., Alonso-Díaz, M. Á., Delgado-Núñez, E. J., López-Arellano, M. E., González-Cortázar, M., Zamilpa, A., Ocampo-Gutiérrez, A. Y., Paz-Silva, A., & Mendoza-de Gives, P. (2022). *Arthrobotrys musiformis* (Orbiliales) kills *Haemonchus contortus* infective larvae

- through its predatory activity and fungal culture filtrates. *Pathogens*, 11, 1068.
<https://doi.org/10.3390/pathogens11101068>
- Pérez-Cogollo, L. C., Rodríguez-Vivas, R. I., Basto-Estrella, G. S., Reyes-Novelo, E., Martínez-Morales, I., Ojeda-Chi, M. M., & Favila, M. E. (2018). Toxicidad y efectos adversos de las lactonas macrocíclicas sobre los escarabajos estercoleros: Una revisión. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 89, 1293–1314.
<https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2018.4.2508>
- Rather, M. A., Bashir, K., Baba, J. A., & Baba, A. A. (2025). Mortality in periparturient merino ewes due to haemonchosis during winter. *International Journal of Fauna and Biological Studies*, 12, 34–38.
<https://www.faunajournal.com/archives/2025.v12.i2.A.1081>
- Saidu, A., Paul, B. T., Jesse, F. F. A., Kamaludeen, J., Mustafa, S., Malahubban, M., Hakim, A. H., & Stephen, J. (2025). Anthelmintic resistance in gastrointestinal nematodes of sheep and goats: A systematic review. *Journal of Advanced Veterinary Research*, 15, 397–405.
<https://advetresearch.com/index.php/AVR/article/view/2210>
- Salem, M. O. A., Alalwany, R. A. S., Bassoss, A. S. O., & Alsshabo, S. M. A. (2025). The impact of parasites on farm animal productivity: A review. *Libyan Journal of Medical and Applied Sciences*, 9, 115–120. <https://doi.org/10.64943/ljmas.v3i2.85>
- Salmo, R., Viña, C., Zubiria, I., Malagón, J. Á. H., Sanchís, J. M., Cazapal, C., Arias, M. S., Sánchez-Andrade, R., & Paz-Silva, A. (2024). Formulation of parasitocidal fungi in dry edible gels to reduce the risk of *Trichuris* sp. infection among bison

under continuous grazing. *Pathogens*, 13, 82.
<https://doi.org/10.3390/pathogens13010082>

Strydom, T., Lavan, R. P., Torres, S., & Heaney, K. (2023). The economic impact of parasitism from nematodes, trematodes and ticks on beef cattle production. *Animals*, 13, 1599. <https://doi.org/10.3390/ani13101599>

Vokřál, I., Podlipná, R., Matoušková, P., & Skálová, L. (2023). Anthelmintics in the environment: Their occurrence, fate, and toxicity to non-target organisms. *Chemosphere*, 345, 140446. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2023.140446>

Wei, W., Lan, Z., Li, Z., & Wang, R. (2025). Prevalence and risk factors of *Haemonchus contortus* in small ruminants in China: A systematic review and meta-analysis. *Small Ruminant Research*, 232, 107486.
<https://doi.org/10.1016/j.smallrumres.2025.107486>