

# INIBIÇÃO DE CAPTURA DE LARVAS INFECTANTES DE *Cooperia punctata* POR FUNGOS DO GÊNERO *Arthrobotrys*, UTILIZANDO CARBOIDRATOS E LECTINAS

## Capture inhibition of *Cooperia punctata* infective larvae by fungi of the genus *Arthrobotrys*, utilized carbohydrates and lectins

ARAÚJO<sup>1</sup>J.V.

(1) Departamento de Veterinária, Universidade Federal de Viçosa, CEP 36571-000, Viçosa-MG, Brasil, E-mail: jvictor@mail.ufv.br

**SUMMARY:** In order to test the capture inhibition of infective larvae of *Cooperia punctata* by nematode-trapping fungi, using carbohydrates and lectins, two isolates of *Arthrobotrys conoides* (isolates A and D), one of *A. musiformis* (isolate 3) and two of *A. robusta* (isolates B and E) were tested. In the tests of inhibition of capture were used 16 carbohydrates at 20, 200 and 400 mM and 7 lectins. The carbohydrates D-glicose and L-sorbose were specific for the surface lectins present in the fungal traps, respectively, the isolate 3 of *A. musiformis* and E of *A. robusta*, with the capture was clearly inhibited at 20 mM concentration. In the other sugars tested, the inhibition of capture was obtained at 200 and 400 mM concentrations and showed weak specificity. No lectin inhibited the capture of infective *C. punctata* larvae by several fungal isolates. The results provide further evidence that the trap lectin surface appears to be involved in the interaction of carbohydrate surface of infective larvae of *C. punctata*.

**KEY WORDS:** Biological control, nematode-trapping fungi, *Arthrobotrys*, *Cooperia punctata*, carbohydrates, lectins.

## INTRODUÇÃO

Os fungos predadores de nematóides formam armadilhas produzidas, a intervalos, ao longo da hifa. Em cultura pura, muitos desses fungos não formam armadilhas. A formação dessas estruturas é a resposta do fungo à presença de nematóides ou de substâncias deles derivadas, ou a vários outros compostos de origem biológica, sendo, também, induzida por condições adversas de cultivo, como escassez de água e, ou, de nutrientes (BALAN & GERBER, 1972). A diferenciação da hifa pode ocorrer dentro de 24 horas, e numerosas estruturas de captura podem ser produzidas (PRAMER, 1964). Segundo GRAY (1988), são conhecidos seis tipos de armadilha: hifas adesivas não-modificadas ou não-diferenciadas; ramificações hifais anastomosadas, formando redes adesivas tridimensionais; ramificações adesivas, que algumas vezes formam redes simples e, na maioria das vezes, bidimensionais; nódulos adesivos; anéis constritores e anéis não-constritores. As redes tridimensionais são as mais comuns das estruturas de captura, sendo encontradas em várias espécies do gênero *Arthrobotrys*. Após a captura, independente da armadilha utilizada, o fungo penetra e se desenvolve no interior do nematóide, consumindo

o seu conteúdo e lançando para o meio externo as suas estruturas vegetativas e reprodutivas (BARRON, 1977; GRAY, 1987).

Lectinas são proteínas que se ligam a carboidratos, as quais têm habilidade de aglutinar células e têm afinidades específicas para um ou mais carboidratos; ocorrem vastamente em plantas e animais, e sua verdadeira função é desconhecida (IBRAHIM, 1991).

Embora diferentes aspectos da taxonomia, morfologia e fisiologia de fungos predadores de nematóides vêm sendo estudados há muitos anos (BARRON, 1977), as bases moleculares do mecanismo de captura são pouco conhecidas. Com o objetivo de compreender a interação entre uma proteína e o carboidrato, iniciou-se pesquisa e relatou a presença desta nas armadilhas de *A. oligospora* (NORDBRING-HERTZ & MATTIASSEN, 1979). Os estudos de NORDBRING-HERTZ (1982) indicaram especificidade da proteína a N-acetyl-D-galactosamina em *A. oligospora* e 2-deoxy-D-glicose em *Dactylaria candida*. ROSENZWEIG & ACKROYD (1983) observaram inibição de captura por a-D-glicose em *A. conoides*, por D-manose e a-L-fucose em *Monacrosporium eudermatum* e por 2-deoxy-D-glicose em *M. rutgeriensis*. JANSSON & NORDBRING-HERTZ (1983 e

1984) determinaram a especificidade do fungo endoparasita *Drechmeria coniospora* a ácido siálico e JANSSON (1993), a ácido N-acetil-neuramínico.

Em isolados de *A. oligospora*, as tentativas de caracterização química dessa lectina purificada evidenciaram pesos moleculares diferentes: BORREBAECK *et alii* (1984) (20 kDa), PREMACHANDRA & PRAMER (1984) (22 kDa), TUNLID *et alii* (1991) (15 kDa) e ROSEN *et alii* (1992) (36 kDa). Segundo ROSEN *et alii* (1992), os resultados contraditórios destes autores poderiam ser explicados pelo uso de diferentes concentrações de acrilamidas na análise em SDS-PAGE e pelo comportamento anômalo de glicoproteínas em SDS-PAGE.

TUNLID *et alii* (1991) têm demonstrado que a adesão entre as armadilhas de fungos predadores e nematóides é um processo complexo, envolvendo proteínas e polímeros de superfície dos fungos. Além disso, em contraste a mecanismos de adesão de bactérias patogênicas, este processo não tem sido bem caracterizado em fungos.

O objetivo deste trabalho foi o de realizar testes de inibição de captura de fungos predadores das espécies *A. conoides*, *A. musiformis* e *A. robusta* em larvas infectantes de *Cooperia punctata*, utilizando lectinas e carboidratos.

## MATERIAIS E MÉTODOS

**Inibição de captura com carboidratos:** Cinco isolados de fungos predadores do gênero *Arthrobotrys* foram, periodicamente, repicados a cada quatro meses e mantidos em tubos de ensaio, contendo batata-dextrose-água 2% (BDA 2%), a 4°C e na ausência de luz. Esses isolados, segundo as chaves de classificação de COOKE & GODFREY (1964), HAARD (1968) e VAN OORSCHOT (1985), são constituídos de dois isolados de *A. conoides* (isolados A e D), um de *A. musiformis* (isolado 3) e dois de *A. robusta* (isolados B e E) e foram oriundos de solo do Brasil. Os isolados fúngicos foram cultivados em placas de Petri de 8,5 cm de diâmetro com ágar-água 2% (AA 2%) e suplementadas com 4.000 Panagrellus por placa, para induzir à produção de armadilhas (A+), à temperatura de 25°C, na ausência de luz e por sete dias.

Após cinco dias, as culturas de cada isolado de fungos A+ foram irrigadas com 5 ml de soluções de carboidratos por placa. Os carboidratos utilizados foram: - D - glicose; D(+) - manose; - methyl-D-manopiranosídeo; D-frutose; N-acetyl-D-glicosamina; -D-galactose; L-fucose; N-acetyl-D-galactosamina; L-sorbose; L-xylose; D-arabinose; -D-melibiose; maltose; sacarose; lactose e D(+)-trelose.

Estes carboidratos, obtidos da Sigma Company®, foram utilizados em concentrações de 20, 200 e 400 mM em 0,15 M de tampão fosfato de sódio, pH 7,6. Após 24 horas de incubação à temperatura ambiente, o excesso das soluções de

carboidratos nas placas foi retirado. Posteriormente, 1.000 larvas infectantes (L3) de *C. punctata* foram vertidas sobre cada placa e incubadas por 24 horas. As larvas foram observadas em microscópio óptico (objetiva de 10 e 20x), no qual foram contadas 100 larvas e determinada a percentagem de larvas capturadas. Como grupo controle foram utilizadas as culturas fúngicas A+ incubadas com 5 ml de 0,15 M de tampão fosfato de sódio, por 24 horas e após a retirada do excesso de tampão, adicionadas de 1.000 L3 de *C. punctata*; neste ensaio, foram realizadas três repetições. Com os dados obtidos realizou-se a análise de variância (ANOVA) seguida do teste de Tukey e regressão linear ( $P < 0,05$ ) de acordo com SNEDECOR & COCHRAN (1976).

**Inibição de captura com lectinas:** As lectinas utilizadas, obtidas da Sigma Company®, foram: Con A (Concanavalina A); DBA (Dolichos biflorus agglutinin); GSII (Griffonia [Bandeiraea] simplicifolia agglutinin); MPA (Maclura pomifera agglutinin); PNA (Peanut agglutinin); UEAI (Ulex europaeus agglutinin) e WGA (wheat germ agglutinin).

Estas lectinas foram diluídas, segundo SPIEGEL & McCLURE (1991). Concanavalina A foi diluída à concentração de 100 µg/ml com 0,015 M de tampão Tris/HCl, pH 7,0, contendo 0,015 M de NaCl, 0,01 M de  $\text{CaCl}_2$  e 0,001 M de  $\text{MnCl}_2$ . As outras lectinas foram diluídas a 100 µg/ml em tampão fosfato de sódio, pH 7,6. Posteriormente, as L3 de *C. punctata* foram incubadas na proporção de 1.000 L3 para 2 ml de cada solução de lectina, por 1 hora, à temperatura ambiente. Os controles consistiram de larvas infectantes incubadas nos tampões que serviram para diluir as lectinas. Os nematóides foram transferidos para placas de Petri, contendo os isolados fúngicos A+, e crescidos em ágar-água 2%. As observações microscópicas e a análise dos dados pela ANOVA foram realizadas como descrito no item anterior. Neste ensaio foram realizadas três repetições.

## RESULTADOS

Na Tabela 1, estão contidos os resultados dos testes de inibição de captura de L3 de *C. punctata*, após tratamento dos fungos com carboidratos.

A captura foi fortemente inibida na utilização dos isolados 3 de *A. musiformis* e E de *A. robusta*, respectivamente, por D-glicose e L-sorbose, em todas as concentrações utilizadas, diferindo estatisticamente ( $P < 0,05$ ) do controle. Além disso, à medida que se aumentou a concentração de D-glicose ( $r = -0,73$ ), houve maior inibição de captura. Em L-sorbose, não houve esta correlação, porque a inibição foi total em todas as concentrações.

Nos demais isolados, houve inibição de captura nas concentrações de 200 e 400 mM de N-acetil-D-glicosamina no

TABELA 1: Teste de inibição de captura de larvas infectantes de *Cooperia punctata* após tratamento de isolados de *Arthrobotrys* com carboidratos, na concentração de 20, 200 e 400 mM

Carboidratos	Isolado 3			Isolado E			Isolado D			Isolado B			Isolado A		
	10	200	400	20	200	400	20	200	400	20	200	400	20	200	400
∞-D-Galactose	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
∞-Metil-D-Manopiranosídeo	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
D-Arabinose	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
D-Fructose	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
D-Glicose	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
D-Manose	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
D-Melibiose	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
D-Trealose	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Lactose	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
L-Fucose	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
L-Sorbose	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-
L-Xylose	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Maltose	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
N-acetil-D-Galactosamina	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
N-acetil-D-Glicosamina	-	+	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	+	+
Sacarose	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	+	+

(+) Inibição de captura, (-) Sem inibição de captura

A- *A. conoides*, D- *A. conoides*, 3- *A. musiformis*, B- *A. robusta*, E- *A. robusta*

isolado D de *A. conoides*; 200 e 400 mM de maltose, N-acetil-D-glicosamina e sacarose no isolado A de *A. conoides* e 400 mM de D-arabinose, lactose e sorbose no isolado B de *A. robusta*, com diferença estatisticamente significativa ( $P < 0,05$ ) em relação ao controle.

Não houve diferença estatisticamente significativa ( $P > 0,05$ ) nos testes de inibição de captura de L3 tratadas com lectinas, em relação ao controle, não havendo nenhum efeito das lectinas na adesão dos fungos às L3.

## DISCUSSÃO

A forma heterotrófica de nutrição, a secreção de enzimas extracelulares, a absorção de nutrientes através da parede celular e o crescimento apical são características dos fungos, os quais necessitam de íntimo contato com o substrato (JONES, 1994). Segundo JANSSON (1987), vários carboidratos têm sido localizados sobre diferentes espécies de nematóides, como: N-acetil-D-galactosamina e N-acetil-D-glicosamina em *Nippostrongylus brasiliensis*, *Haemonchus contortus* e *Trichostrongylus colubriformis* e manose e glicose em *T. colubriformis*. Os carboidratos de superfície podem atuar como receptores no reconhecimento de seus inimigos naturais (BONE & BOTJER, 1985). Nos testes de inibição de captura em que foram utilizados carboidratos, D-glicose e L-sorbose foram,

respectivamente, muito específicos para as lectinas de superfície presentes nas armadilhas dos isolados 3 de *A. musiformis* e E de *A. robusta*, pois inibiram a captura a L3 de *C. punctata* à concentração de 20 mM (Tabela 1). Outros carboidratos foram pouco específicos aos diversos isolados, pois inibiram a captura em altas concentrações (200 e 400 mM). Estes resultados não encontraram similaridade com nenhum outro trabalho previamente elaborado. Além disso, não foi encontrada uma coerência entre estes resultados com prévio trabalho de ARAÚJO & BABÁ (1999) em testes de inibição de hemaglutinação do sistema ABO humano por extratos protéicos de *Arthrobotrys*, utilizando carboidratos. Estes autores encontraram um padrão definido de inibição, havendo diversidade de inibição quando os grupos sanguíneos foram submetidos a 14 açúcares. NORDBRING-HERTZ & MATTIASSEN (1979), em testes de inibição de captura com 18 açúcares em concentrações de 20 e 200 mM, observaram que apenas N-acetil-D-galactosamina à concentração de 20 mM inibiu a captura entre *P. redivivus* e *A. oligospora*. ROSENZWEIG & ACKROYD (1983) observaram que a captura de *A. conoides* ao nematóide *P. redivivus* foi inibida pelos carboidratos ∞-D-glicose, 2-deoxy-D-glicose, D-manose, ∞-metil-D-manopiranosídeo, D-arabinose e maltose à concentração de 20 e 200 mM, tendo a inibição aumentado à medida que se aumentou a concentração. Neste mesmo trabalho, no fungo endoparasita *Drechmeria coniospora*, somente o ácido siálico, entre 21 carboidratos testados, inibiu a adesão de

conídios a *P. redivivus*. Os resultados do presente trabalho estão de acordo com os trabalhos expostos anteriormente, revelando que as lectinas na superfície das armadilhas destes fungos estão envolvidas na interação. Porém, WHARTON & MURRAY (1990), ao testarem 12 carboidratos, não encontraram nenhuma inibição da captura de *A. oligospora* à L3 de *T. colubriformis* à concentração de 100 ou 200 mM. No entanto, frutose, melibiose, 2-deoxy-D-galactose e D-galactose reduziram substancialmente a habilidade de *A. oligospora* em penetrar estas larvas, e 2-deoxy-D-glicose inibiu completamente a penetração.

Nenhuma das lectinas utilizadas inibiu a captura de L3 de *C. punctata* pelos diversos isolados fúngicos. Estes resultados concordam com os encontrados por WHARTON & MURRAY (1990) e MILNER & MACK (1988), ao trabalharem na interação entre *A. oligospora* e L3 de *T. colubriformis*. HILL *et alii* (1991) não conseguiram ligar lectinas à superfície de larvas de primeiro, segundo e terceiro estádios de *Ascaris suum*, o mesmo acontecendo com o trabalho de STOREY & PHILIPP (1992), com adultos de *Brugia malayi*. No entanto, ABRAHAM *et alii* (1988), citados por IBRAHIM (1991), observaram que Concanavalina A foi a única lectina que se uniu à superfície de L4 de *Dirofilaria immitis*. BORREBAECK *et alii* (1985), em estudos empregando *P. redivivus*, observaram que SBA (soy bean agglutinin) apresentou a mais forte habilidade de inibir a captura por *A. oligospora*. O tratamento de vermes adultos machos de *T. colubriformis* com a lectina *Lens culinaris* reduziu a alimentação destes helmintos (BONE & BOTTJER, 1985). FURMAN & ASH (1983) reportaram que a membrana larval de *Brugia pahangi* uniu-se às lectinas que eram específicas para N-acetil-D-glicosamina, glicose, manose, galactose, N-acetil-D-galactosamina e ácido siálico. RHOADS & FETTERER (1994) conseguiram a união específica de concanavalina A e *Helix pomatia* aglutinina à proteína de superfície de 143 kDa de adultos de *H. contortus*, indicando que esta proteína possui resíduos terminais de N-acetil-D-galactosamina e que a superfície de adultos de *H. contortus* são glicosiladas.

Os resultados do presente trabalho revelam que as lectinas na superfície das armadilhas de fungos do gênero *Arthrobotrys* podem estar envolvidas na interação destes fungos a carboidratos de superfície de larvas infectantes de *C. punctata*.

## AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer a Professora Maria Cecília Reale Vieira-Bressan da USP por ter cedido a cepa de *Cooperia punctata* e aos funcionários José Geraldo de Oliveira e Waldir Soares Ferreira pela assistência técnica.

## SUMÁRIO

Com o objetivo de realizar testes de inibição de captura de fungos predadores de nematóides sobre larvas infectantes de *Cooperia punctata*, utilizando lectinas e carboidratos, dois isolados de *Arthrobotrys conoides* (isolados A e D), um de *A. musiformis* (isolado 3) e dois de *A. robusta* (isolados B e E) foram testados. Nos testes de inibição de captura foram utilizados 16 açúcares em concentrações de 20, 200 e 400 mM e 7 lectinas. Os carboidratos D-glicose e L-sorbose foram, respectivamente, muito específicos para as lectinas de superfície presentes nas armadilhas dos isolados 3 de *A. musiformis* e E de *A. robusta*, pois inibiram a captura a L3 de *C. punctata* à concentração de 20 mM. Baixa especificidade foi observada por outros carboidratos, pois inibiram a captura em altas concentrações (200 e 400 mM). Nenhuma das lectinas testadas inibiu a captura de larvas infectantes de *C. punctata* pelos diversos isolados fúngicos. Estes resultados demonstraram que as lectinas na superfície das armadilhas destes fungos podem estar envolvidas na interação dos fungos a carboidratos de superfície de larvas infectantes de *C. punctata*.

PALAVRAS-CHAVE: Controle biológico, fungos predadores, *Arthrobotrys*, *Cooperia punctata*, carboidratos, lectinas.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARAÚJO, J.V., BABÁ, E.H. (1999). Reação de hemaglutinação do sistema ABO humano por extratos protéicos de *Arthrobotrys* – fungo predador de nematódeos. *Naturalia*, 24:105-117.
- BALAN, J., GERBER, N. (1972). Attraction and killing of the nematode *Panagrellus redivivus* by the predacious fungus *Arthrobotrys dactyloides*. *Nematologica*, 18: 163-173.
- BARRON, G.L. (1977). The Nematode-Destroying Fungi. *Canadian Biological Publications, Canadá: Guelph*, 140p.
- BONE, L.W., BOTTJER, K.P. (1985). Cuticular carbohydrates of three nematode species and chemoreception by *Trichoststrongylus colubriformis*. *Journal of Parasitology*, 71:235-238.
- BORREBAECK, C.A.K., MATTIASSEN, B., NORDBRINGHERTZ, B. (1985). A fungal lectin and its apparent receptors on a nematode surface. *Fems Microbiology Letters*, 27: 35-39.
- BORREBAECK, C.A.K., MATTIASSEN, B., NORDBRINGHERTZ, B. (1984). Isolation and partial characterization of a carbohydrate-binding protein from a Nematode-trapping fungus. *Journal of Bacteriology*, 159: 53-56.
- COOKE, R.C. & GODFREY, B.E.S. (1964). A key of



- nematode-destroying fungi. *Transactions of the British Mycological Society*, 47: 61-74.
- FURMAN, A. & ASH, L.R. (1983). Analysis of *Brugia pahangi* microfilariae surface carbohydrates: comparison of the binding of a panel of fluoresceinated lectins to mature in vivo derived and immature in utero derived microfilariae. *Acta Tropica*, 40: 45-51.
- GRAY, N.F. (1987). Nematophagous fungi with particular reference to their ecology. *Biological Reviews*, 62: 245-304.
- GRAY, N.F. (1988). Fungi attacking vermiform nematodes. In: POINAR Jr., G.O. & JANSSON, H.B. *Disease of nematodes*. v.2. USA, 3-38.
- HAARD, K. (1968). Taxonomic studies on the genus *Arthrobotrys* Corda. *Mycologia*, 60: 1140-1159.
- HILL, D.E., FETTERER, R.H. & URBAN, J.F. (1991). *Ascaris suum*: stage-specific differences in lectin binding to the larval cuticle. *Experimental Parasitology*, 73: 376-83.
- IBRAHIM, S.K. (1991). Distribution of carbohydrates on the cuticle of several developmental stages of *Meloidogyne javanica*. *Nematologica*, 37: 275-284, 1991.
- JANSSON, H.B. (1993). Adhesion to nematodes of conidia from the nematophagous fungus *Drechmeria coniospora*. *Journal of General Microbiology*, 139: 1899-1906.
- JANSSON, H.B. (1987). Receptors and recognition in nematodes. In: VEECH, J.A. & DICKSON, D.W. *Vistas on nematology*. USA: Maryland, Society of Nematologists, 153-158.
- JANSSON, H.B. & NORDBRING-HERTZ, B. (1984). Involvement of sialic acid in nematode chemotaxis and infection by an endoparasitic nematophagous fungus. *Journal of General Microbiology*, 130: 39-43.
- JANSSON, H.B. & NORDBRING-HERTZ, B. (1983). The endo-parasitic nematophagous fungus *Meria coniospora* infects nematodes specifically at the chemosensory organs. *Journal of General Microbiology*, 129: 1121-1126.
- JONES, E.B.G. (1994). Fungal adhesion. *Mycological Research*, 98: 961-981.
- MILNER, A.R. & MACK, W.N. (1988). *Trichostrongylus colubri-formis*: analysis of monoclonal antibodies and lectin binding to the larval cuticle. *Parasite immunology*, 10: 425-32.
- NORDBRING-HERTZ, B. (1982). A recognition mechanism in the adhesion of nematodes to nematode-trapping fungi. In: BOG HANSEN, T.C. *Lectins Biology, Biochemistry and Clinical Biochemistry*. v.2. Alemanha: Berlin, Walter de Gruyter, 83-90.
- NORDBRING-HERTZ, B. & MATTIASSON, B. (1979). Action of a nematode-trapping fungus shows lectin-mediated host-microorganism interaction. *Nature*, 281: 477-479.
- PRAMER, D. (1964). Nematode-trapping fungi. *Science*, 144: 382-8.
- PREMACHANDRAN, D. & PRAMER, D. (1984). Role of N-acetyl-galactosamine-specific protein in trapping of nematodes by *Arthrobotrys oligospora*. *Applied Environment Microbiology*, 47: 1358-1359.
- RHOADS, M.L. & FETTERER, R.H. (1994). Purification and characterization of surface-associated proteins from adult *Haemonchus contortus*. *Journal of Parasitology*, 80: 756-63.
- ROSEN, S., EK, B., RASK, L. & TUNLID, A. (1992). Purification and characterization of a surface lectin from the nematode-trapping fungus *Arthrobotrys oligospora*. *Journal of the General Microbiology*, 138: 2663-2672.
- ROSENZWEIG, W.D. & ACKROYD, R. (1983). Binding characteristics of lectins involved in the trapping of nematodes by fungi. *Applied Environment Microbiology*, 46: 1093-6.
- SNEDECOR, G.W. & COCHRAN, W.G. (1976). *Statistical Methods*. 6 ed. Iowa University College, USA: Ames, 593p.
- SPIEGEL, G. & McCLURE, M.A. (1991). Stage-specific differences in lectin binding to the surface of *Anguina tritici* and *Meloidogyne incognita*. *Journal of Nematology*, 23: 259-263.
- STOREY, N. & PHILIPP, M. (1992). *Brugia malayi*: patterns of expression of surface-associated antigens. *Experimental Parasitology*, 74: 57-68.
- TUNLID, A., JOHANSSON, T. & NORDBRING-HERTZ, B. (1991). Surface polymers of the nematode-trapping fungus *Arthrobotrys oligospora*. *Journal of General Microbiology*, 137: 1231-1240.
- VAN OORSCHOT, C.A.N. (1985). Taxonomy of the Dactylaria complex. V. A review of *Arthrobotrys* and allied genera. *Studies in Mycology*, 26: 61-96.
- WHARTON, D.A. & MURRAY, D.S. (1990). Carbohydrate/lectin interactions between the nematophagous fungus, *Arthrobotrys oligospora*, and the infective juveniles of *Trichostrongylus colubriformis*. *Parasitology*, 101: 101-106.