

Uso de *Trichoderma* na cultura do feijão-comum

Murillo Lobo Junior

Tariane Alves Machado-Rosa

Alaerson Maia Geraldine

Introdução

No Brasil, as dimensões do país, a ampla gama de espécies cultivadas e seus respectivos problemas fitossanitários abriram inúmeras possibilidades de desenvolvimento de aplicação do controle biológico. A cultura do feijoeiro comum (*Phaseolus vulgaris* L.) tem sido diretamente beneficiada com a disponibilização de bioprodutos à base de *Trichoderma* spp. e outros microrganismos benéficos. Apesar do ciclo médio relativamente curto da cultura, em torno de 90 dias, esta espécie está sujeita ao ataque de uma série de patógenos de importância econômica, vários destes controlados insatisfatoriamente pelos tradicionais fungicidas sintéticos e resistência genética.

Estas dificuldades no manejo fitossanitário da cultura criaram demandas para a adoção do controle biológico, nas suas diversas formas de adoção. As ações de biocontrole conduzidas no Brasil e no exterior geralmente tratam do uso de antagonistas específicos para controle de um patógeno específico, numa estratégia de “aumentação” (Cruz, 2002), onde os esforços são feitos para aumentar a população de inimigos naturais por propagação e liberação ou por manipulação ambiental. Na “aumentação”, estão incluídas as práticas agrônômicas tradicionalmente realizadas para incrementar o número ou o efeito dos antagonistas, como tratamento de sementes e aplicações dirigidas ao sulco de plantio ou spray por barra de pulverização. São formas diversas de se inocular microrganismos benéficos ou liberá-los periodicamente de forma inundativa, para controle dos patógenos-alvo. Entre dezenas de fungos e bactérias que podem ser utilizados no biocontrole, várias espécies pertencentes ao gênero *Trichoderma* se destacam entre os antagonistas mais eficientes (Harman, 2000).

O controle biológico também pode ser obtido pela estratégia de “conservação”, onde há estímulo para preservar ou aumentar as populações de inimigos naturais pela manipulação ou manejo do agroecossistema. O biocontrole de doenças por “conservação” aparentemente é menos investigado do que os métodos de inundação, mas é o resultado visível de práticas de agricultura conservacionista, como o Sistema Plantio Direto e a Integração Lavoura-Pecuária. Podem ser incluídos nesta abordagem estudos de impacto ambiental e sobrevivência de antagonistas após sua aplicação, conforme sua interação com as comunidades de microrganismos do solo e os diferentes patógenos que coexistem nos sistemas produtivos.

Cenário da produção de feijão-comum no Brasil e suas doenças

De 2009 a 2019, observou-se uma queda da área cultivada com feijão comum no Brasil de 4,5 para 3,0 milhões de hectares (Conab, 2019) e, em contraste, aumento da produtividade média nas três diferentes safras (Figura 1). Cultivares mais produtivas, novos insumos e avanços no manejo da cultura são os principais responsáveis pela maior produtividade média mas, por outro lado, a intensificação dos cultivos foi acompanhada pelo aumento de problemas fitossanitários na cultura. Com a intensificação de cultivos onde o feijoeiro é rotacionado com mais uma ou duas culturas anuais (frequentemente soja e milho), ocorreu um aumento da pressão de doenças no campo. Nos sistemas de produção de sequeiro ou irrigados, há condições favoráveis para o desenvolvimento de um complexo de patógenos de ampla gama de hospedeiras e que sobrevivem no solo, podendo inviabilizar o cultivo do feijão comum.

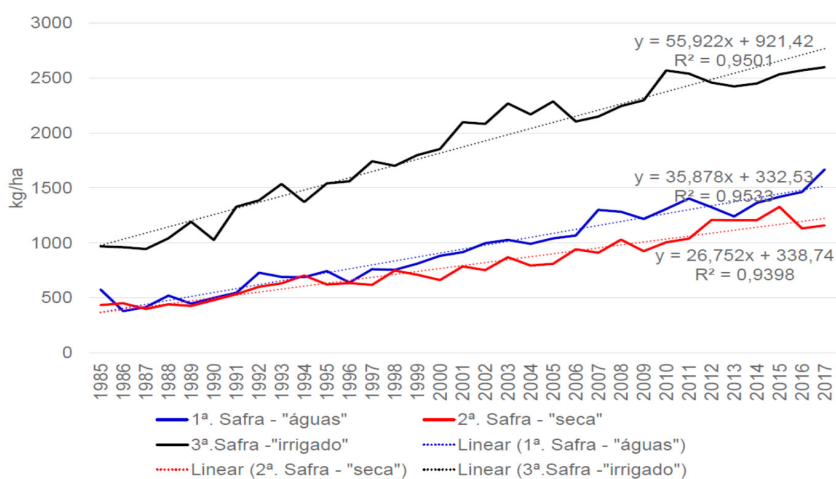


Figura 1. Evolução da produtividade média do feijão-comum em três safras, de 1985 a 2017.

Fonte: CONAB e Embrapa Arroz e Feijão.

Doenças como o mofo-branco causado por *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) de Bary e as doenças radiculares causadas pelos complexos de espécies de *Fusarium oxysporum* Schltld. e de *Fusarium solani* (Mart.) Sacc., além de *Rhizoctonia solani* Kuhn são as principais doenças radiculares do feijão comum, e que podem ser melhor manejadas com a inclusão de agentes de biocontrole. Outras doenças como mela, podridão-cinzenta-da-haste e os nematoides também são causadoras de perdas de produtividade e controláveis por bioagentes, mas que ainda contam com poucos estudos sistematizados sobre seu manejo com antagonistas, nesta cultura.

Apesar dos ganhos em produtividade e da oferta de tecnologias e insumos, o desenvolvimento destes sistemas produtivos não foi acompanhado por redução dos riscos. Em especial, os sistemas irrigados por pivô-central representam os casos mais conhecidos de acúmulo de diversos patógenos e pragas, beneficiados pela umidade fornecida pela irrigação e pela “ponte verde” formada pela sucessão de culturas hospedeiras. Dentre os problemas quase onipresentes principalmente no Centro-Sul do país, destaca-se o mofo-branco, sendo *S. sclerotiorum* uma “praga” não-quarentenária regulamentada para as culturas do feijão-comum, soja, algodão e girassol (Brasil, 2004), e que incide sobre mais de 400 espécies hospedeiras (Boland; Hall, 1994). O mofo-branco pode, em casos mais severos, matar as plantas afetadas causando perda total da lavoura e inviabilizar economicamente as áreas infestadas. Somente para seu controle químico no feijoeiro-comum, estima-se que o custo adicional com fungicidas atinja R\$ 650,00 ha⁻¹, e que sua eficiência em áreas com mais de 19 escleródios m⁻² seja limitada (Costa, 1997). A dependência de fungicidas específicos para o mofo branco junto às perdas na produção atingiram mais de R\$ 33 milhões, somente na safra irrigada de feijão em Goiás (Ricardo et al., 2008).

O mofo-branco é uma doença monocíclica e a redução do inóculo inicial (escleródios) no solo por fungos e bactérias constitui um fator crucial para seu controle (Bae; Knudsen, 2007; Zachow et al., 2011; Zeng et al., 2012b; Geraldine et al., 2013). Os resultados mais evidentes do controle biológico do mofo-branco são a redução do banco de escleródios no solo (Figura 2), menor severidade da doença e aumento do rendimento das culturas. O controle químico também é beneficiado pela redução do inóculo inicial, com melhor controle da doença. Estes resultados aumentam a confiabilidade do biocontrole e fomentam a sua inserção no manejo integrado da doença.

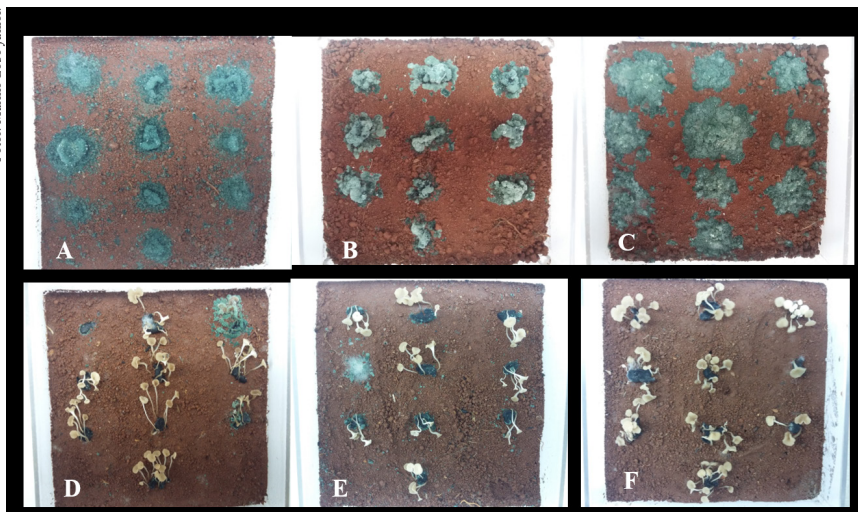


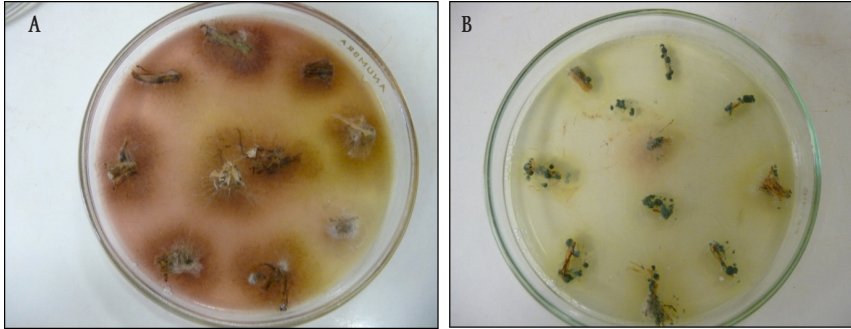
Figura 2. Diferenças entre cepas de *Trichoderma* spp. eficientes (A, B, C) e ineficientes (D, E) no micoparasitismo de escleródios de *S. sclerotiorum*. F = controle sem tratamentos.

Nas áreas irrigadas também se destacam outros patógenos habitantes do solo, como os fungos *F. solani* e *R. solani* e diversos fitonematoides, que causam danos no eixo principal e apodrecimento de raízes primárias. Estas espécies estão presentes, respectivamente, em 100% e 48% dos cultivos com feijoeiro-comum na Região Centro-Oeste (Lobo Jr.; Louzada, 2005). Com a perda de raízes primárias, as plantas não absorvem nutrientes e água apropriadamente, tornando-se raquíticas ou dependentes de adubações e irrigação mais intensivas, para compensar apenas parcialmente este complexo de doenças responsável por um potencial de perda superior a 40% da produtividade (Lobo Jr., 2005).

Fusarium oxysporum f. sp. *phaseoli* e *F. solani* formam clamidósporos como estruturas de resistência. Patógenos como *M. phaseolina* e *R. solani* apresentam microescleródios, que podem sobreviver no solo por vários anos. Os clamidósporos e escleródios podem ficar na superfície ou sob o solo, dificultando a ação de fungicidas. Esses patógenos também podem ser disseminados via sementes e implementos agrícolas infestados, o que facilita sua dispersão a longas distâncias. Tanto *F. oxysporum* f. sp. *phaseoli*, *F. solani* quanto *R. solani* sobrevivem por tempo indefinido no solo, pela colonização de matéria orgânica morta. Este complexo de patógenos radiculares reduz a eficiência do uso de nutrientes e elevam os custos de produção, reduzindo a rentabilidade dos cultivos. As consequências destas perdas afetam, além do produtor, participantes do agronegócio, consumidores e o meio ambiente.

O controle biológico é utilizado para redução do inóculo inicial e proteção de raízes

contra as podridões radiculares. Nos patossistemas aqui abordados, este método é caracterizado pelo uso de antagonistas que parasitam estruturas de resistência e hifas, e pela proteção de plantas por meio de colonização do sistema radicular, a rizocompetência (Figura 3). O método pode ser combinado com o manejo integrado do mofo-branco, inclusive para reduzir a dependência do uso de fungicidas sintéticos na agricultura convencional.



Fotos: Marilho Lobo Júnior.

Figura 3. Colonização de raízes de feijão comum por *Fusarium solani* (A) e por *Trichoderma* spp. (B), de tratamentos cultivados no mesmo substrato infestado pelo patógeno.

***Trichoderma* como agente de biocontrole**

A habilidade do gênero *Trichoderma* em controlar doenças de plantas foi descoberta na década de 1930 por Weindling (1932), e nos anos que se seguiram, centenas de estudos foram realizados demonstrando o potencial deste gênero no biocontrole. O gênero *Trichoderma* possui ampla distribuição em solos do mundo inteiro, em quase todos os tipos de solos. Este fungo é frequentemente agressivo na competição por nutrientes e exsudatos vegetais (Samuels, 2004). Sua presença também pode ser observada sobre restos de plantas colonizadas por patógenos, o que confirma o seu caráter parasita e seu potencial como agente de biocontrole.

As espécies de *Trichoderma* possuem várias características que favorecem a sua sobrevivência no solo, assim como os tornam vantajosos como agentes de biocontrole. São saprófitas, apresentando rapidez na colonização de substrato (Figura 4), possuem exigências nutricionais mínimas; produzem clamidósporos, que são estruturas de resistência para sobreviver sob condições climáticas adversas; produzem substâncias tóxicas (antibióticos), bem como enzimas degradadoras de parede celular de outros fungos (quitinases, glucanases, entre outras) sendo ainda capazes de degradar vários carboidratos estruturais e não estruturais (Geraldine et al., 2013; Troian et al., 2014).



Figura 4. Colonização de palha em solo cultivado em Sistema Plantio Direto, por *Trichoderma* spp.

Existem mais de 250 espécies conhecidas do gênero *Trichoderma* (Bissett et al., 2015), mas algumas delas como *T. harzianum* e *T. asperellum*, habitantes naturais de solos, são as mais utilizadas para o biocontrole. Estas espécies também promovem a indução de defesas da planta contra patógenos diversos (Howell, 2003) e o crescimento de plantas pela síntese de fitohormônios como o ácido indol-3-acético (AIA).

O *Trichoderma* é o agente de biocontrole mais estudado no mundo (Lorito et al., 2010), devido a seus diversos mecanismos de ação, com centenas de estudos que endossam a sua eficiência no controle biológico e na promoção de crescimento vegetal. No Brasil, o número de produtos comerciais à base de *Trichoderma* legalmente registrados no Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento (Mapa) tem crescido, mas ainda é limitado. Desta forma, há a necessidade de realizar estudos sistematizados visando à exploração da diversidade deste antagonista nos solos brasileiros, para prospecção de novas cepas com alta eficiência na promoção do crescimento de plantas e no biocontrole de doenças.

Segundo Samuels e Hebbbar (2015), isolados de *T. harzianum*, sozinhos ou em combinação com outras espécies de *Trichoderma* ou adjuvantes químicos, tem sido utilizados no controle de doenças. Em levantamento realizado por Bettiol e Morandi (2009), foram identificadas 13 empresas que produziam e comercializavam *Trichoderma*. Nesta revisão, os autores relataram que os patógenos alvos dos produtos à base de *Trichoderma* incluem: *Fusarium* spp., *Pythium*

spp., *Rhizoctonia* spp., *Macrophomina* spp., *Botrytis* spp., *Crinipellis* spp. e *S. sclerotiorum*, principalmente para as culturas de feijão-comum, soja, algodão, morango, cebola, alho, plantas ornamentais e cacau. A oferta de biofungicidas e nematicidas microbiológicos foi facilitada a partir de 2013, com a autorização de registro no Mapa dos novos produtos por alvo biológico. Atualmente, há diversas opções para controle de fungos e nematoides que incidem sobre o feijão comum, com prevalência de *T. harzianum* e *T. asperellum* para controle de patógenos fúngicos, conforme descrito no capítulo 2.

Os mecanismos de ação de *Trichoderma* spp. podem atuar de forma sinérgica, e dependem do isolado, do patógeno-alvo, da cultura agrícola e das condições ambientais como disponibilidade de nutrientes, pH, temperatura e umidade. Várias espécies de *Trichoderma* são comumente encontradas na rizosfera, que compreende a zona de influência do solo que circunda as raízes. As raízes secretam compostos que atraem inúmeros microrganismos, entre antagonistas e fitopatógenos. A disponibilidade de nutrientes derivados dos exsudatos radiculares e a variedade de microrganismos, potenciais alvos para o *Trichoderma*, podem ter atraído os ancestrais deste gênero para se estabelecerem na rizosfera, facilitando a evolução das interações com a planta (Druzhinina et al., 2011).

Os mecanismos mais facilmente evidenciados nas interações antagonônicas entre *Trichoderma* e os fitopatógenos habitantes do solo são: micoparasitismo, antibiose e competição. No micoparasitismo o antagonista detecta o patógeno por estímulos químicos no solo, e cresce em sua direção, produzindo enzimas hidrolíticas que vão auxiliar na degradação da parede celular do patógeno. O micélio do *Trichoderma* se enrola na hifa ou estrutura de resistência do hospedeiro e, em seguida, inicia o processo de micoparasitismo. O bioagente penetra na parede celular do hospedeiro e utiliza o conteúdo celular como fonte de alimento através de enzimas hidrolíticas tais como quitinases, glucanases, e proteases que desempenham papéis fundamentais no controle biológico (Samuels; Hebbbar, 2015).

A análise comparativa dos genomas de *T. atroviride*, *T. virens* e *T. reesei* demonstrou que a capacidade micoparásita é inata ao gênero (Kubicek et al., 2011), mas durante a interação com *R. solani* as estratégias utilizadas por estas espécies de *Trichoderma* são diferentes (Atanasova et al., 2013). Além disso, os níveis de expressão de genes ligados ao biocontrole podem variar de acordo com a estrutura fúngica que está sendo parasitado, no caso, micélio, escleródios ou apotécios (Troian et al., 2014), demonstrando que há possibilidades de se ajustar a seleção de antagonistas para micoparasitismo, de acordo com o alvo desejado.

A antibiose é definida como a interação entre organismos na qual indivíduos de uma população secretam metabólitos capazes de inibir ou impedir o desenvolvimento dos indivíduos de uma população de outra espécie (Bedendo et al., 2011). *Trichoderma* produz metabólitos secundários, como antibióticos e enzimas hidrolíticas, voláteis ou não-voláteis, capazes de inibir

ou destruir propágulos de diferentes patógenos (Harman, 2000). Entre os diversos metabólitos produzidos, a 6-pentil-pirona (6PP) é um composto orgânico volátil comum de *Trichoderma*, responsável pelo aroma de coco e pigmentação amarela em algumas espécies (Hermosa et al., 2013), que inibe o crescimento de patógenos como *Fusarium oxysporum* (Rubio et al., 2009).

A antibiose tem papel importante no controle biológico de doenças radiculares, mas seus efeitos são difíceis de serem separados do micoparasitismo em condições de campo. Entretanto, Ethur et al. (2001), em testes *in vitro*, confrontaram diretamente espécies *Trichoderma* spp. e *S. sclerotiorum* e observaram que os agentes de biocontrole apresentaram até 93% de inibição do crescimento do patógeno, ainda que o bioagente possa utilizar também outras formas de antagonismo.

Além dos mecanismos clássicos - micoparasitismo e antibiose, as espécies de *Trichoderma* também podem inibir os fitopatógenos por outros meios, como competição por nutrientes e espaço (Chet, 1987). A competência rizosférica (ou rizocompetência) de *Trichoderma* avalia a habilidade do microrganismo de se estabelecer na rizosfera das plantas e competir com outros microrganismos (Howell, 2003). Este autor salienta que embora a rizocompetência não seja o principal mecanismo que favoreça o controle biológico, essa capacidade pode ser considerada um fator complementar.

No caso do feijão comum, a colonização do sistema radicular é uma premissa básica para a proteção de plantas e prevenção do ataque de nematoides e fungos causadores de podridões, onde é possível encontrar isolados de *Trichoderma* que reúnam esta e outras características desejáveis, como micoparasitismo e antibiose (Figura 5).

A relação simbiótica entre espécies de *Trichoderma* e a planta pode resultar na indução de resistência sistêmica (ISR) e na promoção de crescimento. A colonização de raízes ativa mecanismos de defesa em plantas. A indução de resistência a doenças por *Trichoderma* ocorre pelo desencadeamento de uma série de alterações morfológicas e bioquímicas na planta, levando à ativação dos seus mecanismos de defesa contra vários fitopatógenos. Nos últimos anos, inúmeros trabalhos de indução de resistência nas plantas por *Trichoderma* mostraram que é um mecanismo comum e importante no controle biológico (Gomes et al., 2015).

Os metabólitos secundários secretados, em baixas concentrações, atuam como padrões moleculares associados a microrganismos, que são reconhecidos pela planta iniciando uma cascata de sinalização mediado pelo ácido jasmônico e etileno para, posteriormente, ativação dos mecanismos de defesa da planta (Harman et al., 2004; Hermosa et al., 2012). Entre os exemplos de mecanismos de defesa, há a deposição de caloses e celulose nas paredes celulares e liberação de compostos fenólicos. Algumas respostas de defesa são ativadas somente após o ataque do patógeno, e podem resultar em resposta mais rápida e forte (Shoresh et al., 2010).



Foto: Murillo Lobo Júnior.

Figura 5. Parcela de feijão comum tratada com *Trichoderma harzianum* com efeitos de micoparasitismo, antibiose, promoção de crescimento de plantas e rizocompetência (à esquerda) e testemunha (à direita), de ensaio em área comercial em Cristalina, GO.

***Trichoderma* como promotor do crescimento de plantas**

A promoção de crescimento de plantas por isolados de *Trichoderma* spp. foi descrita em diferentes culturas incluindo o feijão comum (Hoyos-Carvajal et al., 2009; Pedro et al., 2012), e pode ser facilmente observada como resultado do tratamento de sementes ou outras formas de aplicação (Figura 6). A promoção de crescimento em plantas por espécies de *Trichoderma* ocorre pela produção de giberelinas e de auxinas como o AIA (Hermosa et al., 2012), que favorecem o desenvolvimento de raízes laterais. A colonização radicular resultante aumenta o crescimento e desenvolvimento da raiz e da área foliar, incrementa produtividade das culturas, e como consequência, permite às plantas suportar melhor estresses abióticos como veranicos, além de auxiliar a absorção e utilização de nutrientes (Harman et al., 2004).



Figura 6. Promoção de crescimento de plântulas de feijão comum após tratamento de sementes com um isolado *Trichoderma* spp., e sua testemunha.

Em áreas comerciais com solo infestado por patógenos, a promoção do crescimento de plantas de feijão comum por *Trichoderma* também pode ser uma consequência do biocontrole pelos mecanismos de antibiose, micoparasitismo e competição. Na ausência de fitopatógenos, a capacidade de aumentar o crescimento e a produtividade de plantas pelo bioagente também pode ocorrer pela solubilização de nutrientes minerais como o fósforo, devido à ação da enzima fosfatase ácida (Harman et al., 2004).

A cepa T-22 de *T. harzianum*, por exemplo, pode solubilizar vários nutrientes como o fosfato de rocha, ferro, cobre, manganês e zinco, que podem ser limitantes para plantas em determinados solos (Altomare et al., 1999). Esta cepa produz o composto 6PP que em baixas concentrações regula o crescimento das plantas, contribuindo para a produção de sistemas radiculares mais extensos e desenvolvidos, que aumentam significativamente a altura da planta, a área foliar e a germinação das sementes (Hermosa et al., 2013; Nieto-Jacobo et al., 2017).

Conforme exposto acima, algumas espécies de *Trichoderma* podem sintetizar o hormônio vegetal AIA, influenciando diretamente o crescimento vegetal. Os hormônios vegetais são reguladores naturais de crescimento de plantas, influenciando os processos fisiológicos em baixas concentrações, e pode ser produzido por outros microrganismos além de *Trichoderma* spp., como bactérias e outros fungos.

O AIA está envolvido em processos fisiológicos incluindo o alongamento e a divisão celular, a diferenciação de tecidos, regulação das respostas de crescimento em direção da luz (fototropismo), respostas às forças da gravidade (gravitropismo) e respostas defensivas (Sant-

ner et al., 2009). Os exsudatos radiculares do feijão-comum e de outras espécies são fontes de L-triptofano, que é precursor da síntese de AIA. Estas características tornam a promoção de crescimento de plantas uma das características mais promissoras para exploração da diversidade de espécies de *Trichoderma*, e que possivelmente pode competir em interesse científico e exploração comercial com a sua aplicação no biocontrole (Harman, 2011). Porém, por se conhecer isolados que contém ambas características desejáveis, espera-se que o biocontrole e a promoção de crescimento de plantas atuem juntos proporcionando os benefícios do uso deste microrganismo benéfico.

O controle biológico como prática eficiente e ambientalmente amigável

A sociedade vem pressionando os setores de produção agrícola na direção do aumento da oferta de alimentos mais saudáveis, movida pela preocupação sobre os efeitos potencialmente nocivos que alguns insumos químicos representam para a saúde humana e o ambiente (Betiol; Morandi, 2009). Desta forma, o interesse científico no uso de microrganismos em uma agricultura sustentável e produtiva, de baixo impacto ambiental tem sido estimulado. O Brasil e outros países que têm na agricultura a base da sua economia percebem essa necessidade e apoiam a implantação de sistemas sustentáveis de produção, onde o controle biológico é uma ferramenta indispensável.

Segundo Berg (2009), os inoculantes microbianos têm várias vantagens sobre os produtos químicos e são mais seguros, por apresentarem danos ambientais reduzidos e risco potencialmente menor para a saúde humana. Os bioprodutos se decompõem mais rápido do que os insumos químicos convencionais, e podem ser utilizados em sistemas convencionais ou integrados de manejo de doenças. A adoção de agentes de biocontrole em safras sucessivas proporciona proteção em longo prazo, com benefícios que podem permanecer durante o ciclo de culturas anuais (Harman, 2000).

Nos últimos anos as pesquisas demonstraram que microrganismos como *Trichoderma* spp. podem influenciar as plantas de diferentes maneiras, fornecendo soluções promissoras para uma agricultura sustentável (Berg, 2009). A prospecção de isolados de *Trichoderma* com alto potencial como agentes de biocontrole e promotores de crescimento de plantas tem aumentado nos últimos anos. O desenvolvimento de bioprodutos no Brasil acompanha a pesquisa internacional, cujo desenvolvimento já disponibilizou para comercialização mais de 50 produtos agrícolas à base de *Trichoderma* até 2015, em países como Nova Zelândia (12 produtos), E.U.A. (9 produtos) e Vietnã (7 produtos) (Samuels; Hebbar, 2015). Sendo o Brasil o maior consumidor mundial de bioprodutos à base de *Trichoderma* (Lorito et al., 2010), e conforme o potencial de expansão deste mercado, o país deve manter sua posição neste ranking.

O mercado mundial de defensivos agrícolas biológicos tem índice de crescimento cinco

vezes superior ao da indústria de defensivo químico. Projeções realizadas pela Associação Brasileira das Empresas de Controle Biológico (ABCBIO), demonstram que as vendas de bio-produtos podem crescer entre 15% a 20% nos próximos anos (ABCBIO, 2016). Enquanto os biofungicidas e nematocidas microbiológicos para a promoção do crescimento das plantas já são uma ferramenta disponível, no futuro, espera-se novos agentes de proteção contra estresses abióticos, gerados pela salinidade, déficit hídrico, inundação e metais pesados.

Conclui-se que os plantios de feijão-comum são altamente beneficiados pelo biocontrole de doenças por *Trichoderma*, como método para redução do banco de escleródios de *S. sclerotiorum* no solo, e proteção de raízes contra patógenos como espécies de *Fusarium* e *R. solani*. A seleção de novos antagonistas pode melhorar os níveis de controle já obtidos, e ser assistida por marcadores bioquímicos ou moleculares, associados, por exemplo, à produção de enzimas que degradam a parede celular dos patógenos (Geraldine et al., 2013; Troian et al. 2014). Atualmente conta-se com o potencial de micoparasitismo e morte de aproximadamente 70% do banco de escleródios de *S. sclerotiorum* no solo numa única safra por meio de antagonistas, e o biocontrole, associado a outras formas de manejo, permite obter níveis ainda maiores de controle do mofo branco. Considerando a importância de outros patossistemas, os incentivos para o avanço do conhecimento nesta área são muitos, e as possibilidades de obtenção de novos isolados com o potencial para o biocontrole estão longe de ser esgotadas.

Referências

- ABCBIO. Associação Brasileira das Empresas de Controle Biológico. **Mercado de defensivo agrícola biológico tem boas perspectivas no País**. 2016. Disponível em: <<http://www.abcbio.org.br/conteudo/publicacoes/mercado-de-defensivo-agricola-biologico-tem-boas-perspectivas-no-pais/>>. Acesso em: 23 Mar. 2017.
- ALTMARE, C.; NORVELL, W. A.; BORJKMAN, T.; HARMAN, G. E. Solubilization of phosphates and micronutrients by the plant growth promoting and biocontrol fungus *Trichoderma harzianum* Rifai 1295- 22. **Applied Environmental Microbiology**, Washington, v. 65, 1999.
- BAE, Y. S.; KNUDSEN, G. R. Effect of sclerotial distribution pattern of *Sclerotinia sclerotiorum* on biocontrol efficacy of *Trichoderma harzianum*. **Applied Soil Ecology**, Amsterdam, v. 35, n. 1, p. 21-24, 2007.
- BAKER, K. F.; COOK, R. J. **Biological control of plant pathogens**. San Francisco: W. H. Freeman, 1974. 433 p.
- BEDENDO, I. P.; MASSOLA JUNIOR, N. S.; AMORIM, L. **Controle cultural, físico e biológico de doenças de plantas**. In: AMORIM, L.; REZENDE, J. A. M.; BERGAMIM FILHO, A. (Ed.). Manual de fitopatologia. 4 ed. São Paulo: Agronômica Ceres, 2011. p. 367-388.
- BERG, G. Plant-microbe interactions promoting plant growth and health: perspectives for controlled use of microorganisms in agriculture. **Applied Microbiology and Biotechnology**, v. 84, n. 1, p. 11-18, 2009.
- BETTJOL, W.; MORANDI, M. A. B. **Biocontrole de doenças de plantas: Uso e perspectivas**. In: MORANDI, M. A. B.; BETTJOL, W. (Ed.). Controle biológico de doenças de plantas no Brasil. Jaguariúna: Embrapa Meio Ambiente, 2009. p. 7-14.
- BISSETT, J.; GAMS, W.; JAKLITSCH, W.; SAMUELS, G. J. Accepted Trichoderma names in the year 2015. **International Mycological Association Fungus**, United States, v. 6, n. 2, p. 263-295, 2015.

- BOLAND, G. J.; HALL, R. Index of plant hosts of *Sclerotinia sclerotiorum*. *Canadian Journal of Plant Pathology*, v. 16, n. 2, p. 93-108, 1994.
- BRASIL. **Portaria nº 3**, de 05 de janeiro de 2004. Diário Oficial da União no 3, de 06 de janeiro de 2005, seção 1, p. 35-41.
- CHET, I. **Trichoderma - Application, mode of action, and potential as a biocontrol agent of soilborne pathogenic fungi**. In: CHET, I. (Ed). *Innovative Approaches to Plant Disease Control*. Nova York: Wiley and Sons, 1987. p. 137-160.
- COSTA, J. L. S. Soil inoculum density limiting the effectiveness of chemicals on the control of white mold on dry beans. In: *An integrated approach to combating resistance*, 1997. Harpenden - Herts. **Proceedings...**, 1997, p. 78-80.
- CRUZ, I. **Controle biológico em manejo integrado de pragas**. In: PARRA, J.R.P.; BOTELHO, P.S.M.; CORREA-FERREIRA, B.S.; BENTO, J.M.S. (Ed.). *Controle biológico no Brasil: parasitóides e predadores*. São Paulo: MANOLE, 2002. cap.32, p. 543.
- DRUZHININA, I. S.; SEIDL-SEIBOTH, V.; HERRERA-ESTRELLA, A.; HORWITZ, B. A.; KENERLEY, C. M.; MONTE, E.; MUKHERJEE, P. K.; ZEILINGER, S.; GRIGORIEV, I. V.; KUBICEK, C. P. *Trichoderma*: the genomics of opportunistic success. **Nature Reviews Microbiology**, v. 9, p. 749-759, 2011.
- ETHUR, L. Z.; CEMBRANEL, C. Z.; SILVA, A. C. F. D. Seleção de *Trichoderma* spp. visando ao controle de *Sclerotinia sclerotiorum*, in vitro. **Ciência Rural**, v. 31, p. 885-887, 2001.
- GERALDINE, A. M.; LOPES, F. A. C.; CARVALHO, D. D. C.; BARBOSA, E. T.; RODRIGUES, A. R.; BRANDÃO, R. S.; ULHOA, C. J.; LOBO JUNIOR, M. Cell wall-degrading enzymes and parasitism of sclerotia are key factors on field biocontrol of white mold by *Trichoderma* spp. **Biological Control**, v. 67, p. 308-316, 2013.
- GOMES, E. V.; COSTA, M. N.; AZEVEDO, R. R.; PAULA, R. G.; SILVA, F. L.; NORONHA, E. F.; ULHOA, C. J.; MONTEIRO, V. N.; CARDOZA, R. E. L.; GUTIERREZ, S.; SILVA, R. N. The Cerato-Platanin protein Epl-1 from *Trichoderma harzianum* is involved in mycoparasitism, plant resistance induction and self-cell wall protection. **Scientific Reports**, v. 5, p. 17998, 2015.
- HARMAN, G. E. Myth and dogmas of biocontrol changes in perceptions derived from research on *Trichoderma harzianum* T-22. **Plant Disease**, v. 84, n. 4, p. 377-393, 2000.
- HARMAN, G. E.; HOWELL, C. R.; VITERBO, A.; CHET, I.; LORITO, M. *Trichoderma* species - Opportunistic, avirulent plant symbionts. **Nature Reviews Microbiology**, v. 2, n. 1, p. 43-56, 2004.
- HARMAN, G. E. *Trichoderma* - not just for biocontrol anymore. **Phytoparasitica**, v. 39, n. 2, p. 103-108, 2011.
- HERMOSA, R.; RUBIO, M. B.; CARDOZA, R. E.; NICOLÁS, C.; MONTE, E.; GUTIÉRREZ, S. The contribution of *Trichoderma* to balancing the costs of plant growth and defense. **International Microbiology**, v. 16, p. 69-80, 2013.
- HOYOS-CARVAJAL, L.; ORDUZ, S.; BISSETT, J. Growth stimulation in bean (*Phaseolus vulgaris* L.) by *Trichoderma*. **Biological Control**, v. 51, n. 3, p. 409-416, 2009.
- HOWELL, C. R. Mechanisms employed by *Trichoderma* species in the biological control of plant diseases: the history and evolution of current concepts. **Plant Disease**, v. 87, p. 4-10, 2003.
- KUBICEK, C. P.; HERRERA-ESTRELLA, A.; SEIDL-SEIBOTH, V. et al. Comparative genome sequence analysis underscores mycoparasitism as the ancestral life style of *Trichoderma*. **Genome Biology**, v. 12, n. 4, p. R40, 2011.
- LOBO JUNIOR, M. **Controle de Podridões Radiculares no Feijoeiro Comum com o Fungicida Microbiano Trichodermitil**. In: Tarcísio Cobucci; Flávio Jesus Wruck. (Org.). *Resultados obtidos na Área Pólo de Feijão no período de 2002 a 2004*. Santo Antônio de Goiás, GO: Embrapa Arroz e Feijão, 2005, p. 13-17.
- LOBO JUNIOR, M.; LOUZADA, G. A. S. Densidade de inóculo de *Fusarium solani* e *Rhizoctonia solani* em áreas cultivadas com o feijoeiro, na região Centro-Oeste. In: Congresso Nacional de Pesquisa de Feijão, 2005, Goiânia. **Anais...** VIII Congresso Nacional de Pesquisa de Feijão - Série Documentos n 182, 2005. p. 170-173.
- LORITO, M.; WOO, S. L.; HARMAN, G. E.; MONTE, E. Translational Research on *Trichoderma*: From 'Omics to the Field. **Annual Review of Phytopathology**, v. 48, p. 395-417, 2010.

- NIETO-JACOBO, M. F.; STEYAERT, J. M.; SALAZAR-BADILLO, F. B.; NGUYEN, D. V.; ROSTÁS, M.; BRAITHWAITE, M.; DE SOUZA, J. T.; JIMENEZ-BREMONT, J. F.; OHKURA, M.; STEWART, A.; MENDOZA-MENDOZA, A. Environmental growth conditions of *Trichoderma* spp. affects indole acetic acid derivatives, volatile organic compounds, and plant growth promotion. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, n. 102, 2017.
- PAPAVIZAS, G. C. *Trichoderma* and Gliocladium: biology, ecology, and potential for biocontrol. **Annual Review of Phytopathology**, v. 23, n. 1, p. 23-54, 1985.
- PEDRO, E. A. S.; HARAKAWA, R.; LUCON, C. M. M.; GUZZO, S. D. Promoção do crescimento do feijoeiro e controle da antracnose por *Trichoderma* spp. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 47, p. 1589-1595, 2012.
- RICARDO, T. R.; WANDER, A. E.; LOBO JUNIOR, M. Custos associados ao mofo branco (*Sclerotinia sclerotiorum*) em feijoeiro comum de 3ª safra em Goiás. In: X Congresso Nacional de Feijão, 2008, Campinas. **Documentos**. Campinas, SP: Instituto Agronômico de Campinas, 2008. v. 85. p. 787-790.
- RUBIO, M. B.; HERMOSA, R.; REINO, J. L.; COLLADO, I. G.; MONTE, E. Thctf1 transcription factor of *Trichoderma harzianum* is involved in 6-pentyl-2H-pyran-2-one production and antifungal activity. **Fungal Genetics and Biology**, v. 46, n. 1, p. 17-27, 2009.
- SANTNER, A.; CALDERON-VILLALOBOS, L. I. A.; ESTELLE, M. Plant hormones are versatile chemical regulators of plant growth. **Nature Chemical Biology**, v. 5, n. 5, p. 301-307, 2009.
- SAMUELS, G. J. **Trichoderma: A guide to identification and biology**. Beltsville: Agricultural States Department of Agriculture, 2004.
- SAMUELS, G. J.; HEBBAR, P. K. **Developing Trichoderma-Based Products for Application in Agriculture**. In: SAMUELS, G. J.; HEBBAR, P. K. (Ed.). **TRICHODERMA: identification and agricultural applications**. Saint Paul: American Phytopathological Society, 2015. p. 7-34.
- SHORESH, M.; HARMAN, G. E.; MASTOURI, F. Induced systemic resistance and plant responses to fungal biocontrol agents. **Annual Review of Phytopathology**, v. 48, p. 21-43, 2010.
- TROIAN, R. F.; STEINDORFF, A. S.; RAMADA, M. A. S.; ARRUDA, W.; ULHOA, C. J. Mycoparasitism studies of *Trichoderma harzianum* against *Sclerotinia sclerotiorum*: evaluation of antagonism and expression of cell wall-degrading enzymes genes. **Biotechnology Letters**, v. 2, p. 1-6, 2014.
- WEINDLING, R. *Trichoderma lignorum* as a parasite of other soil fungi. **Phytopathology**, v. 22, p. 837-845, 1932.
- ZACHOW, C.; GROSCH, R.; BERG, G. Impact of biotic and a-biotic parameters on structure and function of microbial communities living on sclerotia of the soil-borne pathogenic fungus *Rhizoctonia solani*. **Applied Soil Ecology**, v. 48, n. 2, p. 193-200, 2011.
- ZENG, W.; KIRK, W.; HAO, J. Field management of Sclerotinia stem rot of soybean using biological control agents. **Biological Control**, v. 60, n. 2, p. 141-147, 2012.