



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
ICIAG - INSTITUTO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS



CARLOS EDUARDO DAVID ALMEIDA

Potencial de fungos *Trichoderma* para engenharia da rizosfera e para a agricultura sustentável – uma revisão de literatura.

Uberlândia

2024

CARLOS EDUARDO DAVID ALMEIDA

Potencial de fungos *Trichoderma* para engenharia da rizosfera e para a agricultura sustentável – uma revisão de literatura.

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao Instituto de Ciências Agrárias da Universidade Federal de Uberlândia como requisito parcial para obtenção do título de Bacharel, em Engenharia Ambiental.

Orientador: Prof. Dr. Lucas Carvalho Basílio de Azevedo

Uberlândia

2024

AGRADECIMENTOS

A conclusão deste trabalho representa a concretização de um importante ciclo na minha carreira acadêmica. Primeiramente quero agradecer a Deus por ter me dado força e sabedoria para enfrentar todos os desafios ao longo desta jornada, que não foram poucos.

Agradeço aos meus pais, que não mediram esforços e sempre me incentivaram a buscar conhecimento a cada passo deste percurso. Sem o amor, o suporte e o ensinamento de vocês, nada disso seria possível.

Ao meu orientador, Doutor Lucas Carvalho Basílio de Azevedo, sou grato pela paciência, dedicação e orientação que me guiaram na realização deste trabalho. Sua experiência e metodologia foram fundamentais para o desenvolvimento do projeto.

Por fim, agradeço a todos os professores e colaboradores da Universidade Federal de Uberlândia, que contribuíram para minha formação, oferecendo não apenas conhecimento técnico, como também valores que levarei comigo por toda a vida.

Dedico este trabalho principalmente aos meus pais Antônio e Divânia, que não mediram esforços para que essa etapa fosse concluída, ao meu irmão que sempre foi um apoio incondicional, e também a Deus por me proporcionar discernimento e determinação.

RESUMO

Esta revisão aborda o papel do gênero de fungos *Trichoderma* no manejo da rizosfera, destacando-se os efeitos positivos de sua aplicação para a promoção de uma agricultura sustentável. A aplicação de *Trichoderma*, emerge como uma estratégia promissora para aumentar a produtividade e sustentabilidade dos ecossistemas agrícolas. Conhecido por sua habilidade em promover o crescimento das plantas e suprimir patógenos, o fungo desempenha um papel fundamental na promoção da saúde do solo. Ao estimular o sistema radicular das plantas e induzir resistência sistêmica, isolados de *Trichoderma* beneficiam não apenas o desenvolvimento vegetal, mas também contribuem para a redução do uso de pesticidas e fertilizantes químicos. Neste contexto, essa revisão buscou trazer o conhecimento sobre as interações complexas entre as espécies de *Trichoderma*, o solo, as plantas hospedeiras e outros microrganismos na rizosfera. Além disso, destacar as evidências científicas que respaldam a sua eficácia no controle biológico de patógenos do solo e na promoção do crescimento das plantas. Discutir os desafios associados à aplicação prática desse manejo na agricultura e as estratégias para otimizar seu potencial. Além de, reforçar que a incorporação do *Trichoderma* na engenharia ecológica da rizosfera pode ser uma ferramenta para promover a sustentabilidade agrícola, pela substituição de insumos sintetizados ou provenientes da mineração, resultando em benefícios econômicos e ambientais. Ademais, ressaltar a necessidade da pesquisa científica nesse campo para tornar a aplicação de isolados de *Trichoderma* uma alternativa economicamente viável, de acesso mais amplo, visando o desenvolvimento de práticas agrícolas que aproveitem o seu potencial no estabelecimento de uma agricultura mais sustentável.

Palavras-chave: Fungos promotores do crescimento vegetal; Fungos Benéficos; Interações Planta-Fungo; Bioinsumos; Controle Biológico de Pragas; Biorremediação.

ABSTRACT

This review addresses the roles of Trichoderma fungi in rhizosphere management, highlighting the positive effects of their application to promote sustainable agriculture. Ecological engineering of the rhizosphere, through the application of Trichoderma, emerges as a promising strategy to increase the productivity and sustainability of agricultural ecosystems. Trichoderma can promote plant growth, suppress pathogens, and improve soil health. By stimulating the root system of plants and inducing systemic resistance, Trichoderma isolates not only benefit plant development but also contribute to reducing the use of pesticides and chemical fertilizers. Therefore, this review sought to provide knowledge about the complex interactions between Trichoderma, the soil, host plants, and other microorganisms in the rhizosphere. The scientific evidence supporting its effectiveness in the biological control of soil pathogens and promoting plant growth stands out. The potential, strategies, and challenges to optimize the application of Trichoderma in agriculture were also addressed. The incorporation of Trichoderma in the ecological engineering of the rhizosphere can be a valuable tool to promote agricultural sustainability by replacing synthesized or mining inputs, resulting in economic and environmental benefits. More studies are necessary to make the application of Trichoderma isolates an economically viable alternative with higher access, aiming to develop practices that take advantage of their potential to establish more sustainable agriculture.

Keywords: plant growth-promoting fungi; Beneficial Fungi; Plant-Fungus Interactions; Bioinputs; Biological Pest Control.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – Crescimento de Isolado de <i>Trichoderma asperellum</i>	18
Figura 2 – Interação Planta – <i>Trichoderma</i>	23

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Efeitos gerais dos <i>Trichoderma</i> nas plantas	25
---------------------------------------------------------------------------	----

LISTA DE ABREVIATURAS

ACC – Ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico
AIA – Ácido Indolacético
AO – Ágar de Aveia
BCA – Agente controle biológico
COVs – Orgânicos Voláteis
DDVP – Diclorvós
IAA – Ácido indol-3-acético
ISR – Resistência Sistêmica Induzida
MA – Ágar Extrato de Malte
PAHs – Hidrocarbonetos Aromáticos Policíclicos
ROS – Espécies Reativas de Oxigênio
SAR – Resistência Sistêmica Adquirida
SNA – Ágar Spezieller Nährstoffarmer
PDA – Ágar Batata Dextrose
PPGF – Fungos de Promoção do Crescimento
6-PP – 6-pentil-2H-piran-2-ona

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	8
2	USO DE INSUMOS NA AGRICULTURA	9
2.1	Exploração e uso de insumos sintéticos e minerados	10
2.2	Insumos biológicos e manejo da ecologia do sistema produtivo	12
2.3	Fungos promotores de crescimento vegetal	13
3	GÊNERO <i>TRICHODERMA</i>	14
3.1	Origem do gênero <i>Trichoderma</i>	16
3.2	Características dos fungos <i>Trichoderma</i>	17
3.3	Fonte de energia e substratos	19
3.4	Endofitismo	19
3.5	Colonização no solo e raízes	20
3.5.1	Colonização da rizosfera e exploração de recursos	20
3.5.2	Colonização do tecido vegetal	21
4	EFEITOS DO <i>TRICHODERMA</i> EM HOSPEDEIROS VEGETAIS	23
4.1	Interação de <i>Trichoderma</i> com outros microrganismos	28
4.2	<i>Quorum sensing</i> em <i>Trichoderma</i>	28
5	<i>TRICHODERMA</i> NA ENGENHARIA DA RIZOSFERA PARA O MANEJO SUSTENTÁVEL	29
5.1	Promoção do crescimento de raízes	29
5.2	Tolerância à estresse hídrico	29
5.3	Efeitos para nutrientes – mineralização, solubilização e absorção	30
5.4	Supressão de doenças e pragas.	30
5.5	Biorremediação.....	32
6	MANEJO DE <i>TRICHODERMA</i>	34
6.1	Multiplicação e produção de inóculo de <i>Trichoderma</i>	34
6.2	Formulações de inóculos	35
6.3	Relatos de forma de inoculação	36

6.4	Estudos comparando métodos de inoculação	36
6.5	Duração do efeito da aplicação	37
7	CONCLUSÃO	38
	REFERÊNCIAS	39

1 INTRODUÇÃO

Trichoderma (teleomorfo *Hypocrea*) representa um gênero de fungos filamentosos com a capacidade de nutrir-se de outros fungos (micotrofismo). Além disso, pode utilizar outros substratos, destacando-se como colonizador em uma variedade abrangente de ambientes, incluindo solo, rizosfera e plantas de ecossistemas agrícolas, florestais, montanhosos, pastagens, desertos, e ambientes aquáticos, tanto de água doce quanto marinhos (WOO *et al.*, 2023). Sua prevalência abrange todos os biótopos, e sua distribuição geográfica é extensiva em todo o mundo (WOO *et al.*, 2023). As espécies de *Trichoderma* crescem rapidamente em vários substratos e são prolíficas, produtoras de esporos, facilmente reconhecidas pela presença de abundantes conídios verdes (CHAVERRI *et al.*, 2003).

Os fungos *Trichoderma* podem se associar com plantas, apresentando diversos mecanismos de promoção do crescimento vegetal (HARMAN *et al.*, 2004). Dentre os mecanismos, destacam-se os relacionados ao controle biológico de doenças de plantas, que ocorre tanto pela ação direta sobre fitopatógenos como indiretamente pela indução do sistema de defesa local e sistêmico nas plantas (DUTTA *et al.*, 2023). Além disso, é frequentemente relatado a promoção do desenvolvimento das raízes e do crescimento das plantas (ALVES *et al.*, 2021), com implicações favoráveis para a agricultura.

Neste contexto, a aplicação de fungos *Trichoderma* pode ser incluída em manejos para engenharia da rizosfera. Esse é um conceito que vem sendo abordado por pesquisadores como ZHANG *et al.*, (2023) e SOLANKI *et al.*, (2024), e representa o entendimento bem como a operação das interações entre as raízes das plantas e o ambiente ao seu redor com afim de melhorar as funções do solo, raízes e dos microrganismos em sua vizinhança (YADAV *et al.*, 2023). A engenharia da rizosfera pode incluir a inoculação de organismos benéficos; o manejo conservacionista e promotor do acúmulo de matéria orgânica; a promoção da diversidade vegetal via rotação de culturas, cultivos em faixa, cultivo na entrelinha, plantas de cobertura e adubos verdes; o cultivo de vegetais simbiotes com rizóbios; e até o desenvolvimento de cultivares que estimulem a microbiota rizosférica via programas de melhoramento vegetal (BENDER *et al.*, 2016; OROZCO-MOSQUEDA *et al.*, 2022; SOLANKI *et al.*, 2024). Dessa forma, a engenharia da rizosfera pode ser realizada através do manejo da cultura ou alterações da planta com efeitos no solo rizosférico (*Top down*), ou modificações no solo que afetam a planta (*Bottom up*) (OROZCO-MOSQUEDA *et al.*, 2022), como a aplicação de microrganismos benéficos no solo.

O uso de *Trichoderma* na engenharia ecológica da rizosfera tem se mostrado promissor isso devido aos seus efeitos benéficos em diferentes sistemas de produção, como agricultura, silvicultura e horticultura (ABDULLAH *et al.*, 2021). Estudos relatam, a capacidade do *Trichoderma* de colonizar a rizosfera, e promover a atividade microbiana do solo para a engenharia ecológica da rizosfera, uma vez que a aplicação proporciona o crescimento de raízes, disponibilidade de nutrientes água, conservação da matéria orgânica e consequentemente controle de pragas e doenças (ALVES *et al.*, 2021; WOO *et al.*, 2023; CONTRERAS-CORNEJO *et al.*, 2016; WEI *et al.*, 2023; MONTE *et al.*, 2023; SOLANKI *et al.*, 2024).

Neste contexto, este trabalho de revisão tem como objetivo fornecer uma base abrangente de conhecimento para esclarecer o potencial de manejo de *Trichoderma* para a engenharia ecológica da rizosfera, destacando os processos envolvidos, as principais vantagens e desvantagens da aplicação deste fungo. Além disso, abordar a ecofisiologia e alterações no estilo de vida que conduzem à diversificação de espécies; comportamento oportunista e competitivo com análise das relações entre as plantas e a microbiota; a utilização do fungo como Agente de Controle Biológico direto (BCA) ; os efeitos indiretos do BCA na estimulação da imunidade das plantas e a capacidade dos *Trichoderma* como bioestimulantes vegetais, tanto no estímulo ao crescimento das plantas quanto na ativação de mecanismos de defesa contra o estresse abiótico.

2 USO DE INSUMOS NA AGRICULTURA

A história do desenvolvimento da sociedade está intimamente relacionada ao progresso da agricultura, que remonta aproximadamente 10.000 anos, com o início da revolução Neolítica (OLSSON *et al.*, 2020). Neste período, a sociedade desenvolvia-se predominantemente em torno de grandes rios, devido à oferta de água, tal como ocorreu na região do crescente fértil da Mesopotâmia. A coleta de sementes era realizada por meio da jardinagem florestal, permitindo a domesticação e concentração gradual de diversos tipos de cultivo em determinadas áreas, as quais eram gerenciadas e controladas (TUDI *et al.*, 2021). Este desenvolvimento agrícola não só melhorou a produtividade alimentar, mas também facilitou o crescimento das comunidades ao redor dessas áreas cultivadas. Isso favoreceu um aumento exponencial da população, levando à formação de grandes metrópoles.

A agricultura afeta e é afetada pela economia e pelas mudanças ambientais globais ao enfrentar desafios como variações climáticas, escassez de recursos hídricos e aumento de eventos extremos, que afetam a produtividade e a sustentabilidade das práticas agrícolas. Como

processo produtivo, ela contribui diretamente para a economia dos países, para a criação de empregos e de acordos comerciais. Além de sua função primária de produzir alimentos, a agricultura também desempenha um papel crucial na geração de renda, na provisão de qualidade e segurança alimentar, e na relação entre a humanidade e o meio ambiente (LOIZOU *et al.*, 2019).

Com uma população global estimada em 7,9 bilhões de indivíduos e crescente, prover alimentação adequada para a humanidade se configura como um desafio. Devido esse aspecto, existirá um aumento na demanda por produtos de origem animal e vegetal, que consequentemente demandam de área e recursos hídricos (ROCKSTRÖM *et al.*, 2017). Esses desafios ganham mais destaque em um cenário de mudanças climáticas, onde a agricultura pode sofrer direta ou indiretamente com mudanças na temperatura, no regime de chuvas, e com eventos climáticos extremos (RAIHAN *et al.*, 2023).

Tendo em vista isso, o aumento do uso de recursos naturais e os impactos antropogênicos nos processos ambientais, faz-se a necessidade da busca por estratégias de produção sustentáveis. Além de metodologias eficazes utilizando aplicação ou estímulo de processos naturais, tais como o uso de insumos biológicos, substituindo, em parte, os insumos sintéticos (YESUPH *et al.*, 2019).

2.1 Exploração e uso de insumos sintéticos e minerados

Para aumentar a produtividade, a ciência agrônômica adotou práticas como a correção e adubação do solo com fertilizantes minerais, o melhoramento genético das plantas e o uso de pesticidas sintéticos. Isso permitiu o aumento da produção de alimentos demandados para alimentar o aumento populacional e apoiar o desenvolvimento econômico, principalmente a partir da segunda metade do século XX (PENUELAS *et al.*, 2023).

Além disso, houve um aumento significativo no uso de insumos sintéticos em conjunto com a expansão agrícola, especialmente no que se refere ao uso de fertilizantes sintéticos. Entre os anos de 1970 e 2010, esse aumento foi de 200 a 300% (WALLING *et al.*, 2020). Como resultado, aproximadamente metade da população mundial depende desses fertilizantes para garantir sua qualidade de vida. Além disso, a aplicação intensiva de fertilizantes convencionais repetitivamente nas safras tem causado impactos ambientais negativos, tais como, a poluição das águas subterrâneas, eutrofização da massa de água superficial, diminuição da atividade biológica do solo e poluição do ar (WALLING *et al.*, 2020).

Os insumos sintéticos, como fertilizantes, herbicidas e pesticidas, são compostos químicos fabricados em laboratórios ou industriais e utilizados na rizosfera para aumentar a

produtividade e eficiência das lavouras, fornecendo nutrientes essenciais para o crescimento das plantas, como o nitrogênio, fósforo e potássio. Embora os fertilizantes sintéticos possam aumentar a produtividade das lavouras, eles podem impactar negativamente o meio ambiente (RITCHIE *et al.*, 2024).

O uso de fertilizantes químicos na agricultura pode trazer problemas que dificultam a prática de uma agricultura mais sustentável. As altas taxas de liberação de fertilizantes convencionais, superando a taxa real de absorção de nutrientes pelas plantas e/ou a transformação de fertilizantes/nutrientes em formas que não são biodisponíveis para as culturas contribuem também para uma baixa eficiência (ABDULLAH *et al.*, 2021). Dessa forma, existe interesse no desenvolvimento de fontes que melhorem a disponibilidade sob demanda e a diminuição de perdas, a fim de aumentar a eficiência do uso de fertilizantes.

Insumos minerais são materiais extraídos da terra por mineração. O fosfato é um dos principais insumos minerados utilizados na agricultura. Os níveis de fósforo nos solos normalmente são limitantes, e a aplicação de fosfatos tende a melhorar a produtividade. Outros insumos minerados normalmente utilizados são o calcário, para a correção da acidez do solo, o silicato que é utilizado para aumentar a resistência das plantas a doenças e pragas, e o potássio, essencial para o crescimento das plantas (EL-SHETEHY *et al.*, 2021).

A extração, produção e utilização de insumos sintéticos e minerados podem afetar o ambiente de várias maneiras, como liberação de poluentes no solo, ar e na água; e a queima de combustíveis fósseis, que são uma das principais causas das mudanças climáticas, levando a emissões significativas de gases do efeito estufa (WALLING *et al.*, 2020).

As emissões mais prevalentes de gases de efeito estufa são de óxido nitroso (N₂O), metano (CH₄) e dióxido de carbono (CO₂), seguidas pela emissão de amônia (NH₃) (WALLING *et al.*, 2020). Estima-se que cerca de 80% das emissões de N₂O e 70% das emissões de NH₃ decorrentes da atividade humana ocorram na agricultura, principalmente na aplicação de fertilizantes inorgânicos de N e esterco animal; enquanto cerca de 40% das emissões de CH₄, ocorrem na fermentação energética (CHANDINI *et al.*, 2019). Além da contribuição para o efeito estufa, há o risco de geração de chuva ácida, proporcionando à acidificação dos corpos d'água, conseqüentemente a morte de organismos aquáticos e diminuindo a qualidade da água potável. Além disso, o processo de exploração do minério pode acarretar à erosão do solo, perda da qualidade do solo, e na biodiversidade (AN *et al.*, 2023).

A aplicação inadequada ou excessiva de insumos sintéticos pode resultar em perdas desses compostos no ambiente por lixiviação, drenagem ou fluxo superficial em solos cultivados. Essas perdas podem remover nutrientes do perfil do solo e atingir corpos hídricos,

resultando na eutrofização da água (CHANDINI *et al.*, 2019). A eutrofização é causada principalmente pelo fosfato e nitrogênio em excesso, que podem ser originados da intensa aplicação de fertilizantes sintéticos contendo P e N. O resultado desse processo é o aumento da biomassa e algas no corpo hídrico, resultando em perda de biodiversidade, proliferação de espécies indesejadas e presença de mal cheiro (CHANDINI *et al.*, 2019).

O solo também é impactado. A aplicação desmedida ou recorrente de fertilizantes pode levar ao desequilíbrio de nutrientes, desagregação e aumento da densidade aparente do solo (PENUELAS *et al.*, 2023). O uso excessivo de insumos sintéticos pode resultar em acidificação do solo, inclusive na rizosfera, aumentar a mineralização da matéria orgânica, e afetar organismos benéficos como fungos micorrízicos e diazotróficos. Além disso, a aplicação de fertilizantes nitrogenados pode estimular a desnitrificação, com consequente emissão de N_2O , resultando em perda do nutriente e contribuição para o efeito estufa.

O uso desenfreado de pesticidas e fertilizantes químicos exigidos pela industrialização da agricultura no século passado pode impactar a saúde e integridade dos ecossistemas, incluindo seus habitantes, cuja extensão total provavelmente ainda é desconhecida.

Ademais, a aplicação excessiva de insumos sintéticos pode levar à formação, acúmulo e concentração de sais minerais no solo, causando uma camada de compactação e degradação a longo prazo (CHANDINI *et al.*, 2019).

2.2 Insumos biológicos e manejo da ecologia do sistema produtivo

Desde os primórdios da agricultura, os humanos têm utilizados várias formas de substâncias biogênicas e inorgânicas para nutrir e proteger suas plantações e aumentar o rendimento. Os insumos biológicos são obtidos a partir de organismos vivos por técnicas de biotecnologia, como as plantas, animais, microrganismos e são utilizados para diversas finalidades (CHUI *et al.*, 2023). Com o objetivo de melhorar a produtividade e reduzir a utilização de insumos sintéticos e seus resíduos ambientais, a introdução de alternativas biológicas se mostra como uma promissora opção (CHUI *et al.*, 2020). Muitos desses insumos contêm microrganismos benéficos, com alguns sendo aplicados no solo com a finalidade de solubilizar P e K, fixar N atmosférico, controlar pragas e doenças e estimular o crescimento de raízes (CONTRERAS-CORNEJO *et al.*, 2016). Esses microrganismos promotores de crescimento vegetal (PGPM) também podem aumentar a atividade biológica na rizosfera (LADHA *et al.*, 2022).

Tendo em vista a melhoria das funções da comunidade microbiana no solo, como a ciclagem biogeoquímica de nutrientes, controle de populações, agregação do solo, maior

complexidade de interações entre populações e meio abiótico, há maior estabilidade nos processos biológicos, eficiência no uso de recursos, e maior resiliência das plantas às variações ambientais (WEI *et al.*, 2023). Portanto, o uso de insumos biológicos contribui para a qualidade do solo.

Em geral, a aplicação dos insumos biológicos é considerada mais sustentável do que os insumos sintéticos ou minerados, pois são produzidos a partir de fontes renováveis para sua atividade, incorporando as ações aos processos naturais do ecossistema e causando menor impacto ambiental (CHUI *et al.*, 2023).

2.3 Fungos promotores de crescimento vegetal

Fungos promotores de crescimento de plantas (Plant Growth Fungi -PGPF), são capazes de estabelecer associações benéficas com plantas, contribuindo para o crescimento e desenvolvimento saudável e eficiente das plantas (TYSKIEWICZ *et al.*, 2022).

Os PGPF compreendem uma ampla variedade de fungos filamentosos e leveduras colonizadores de tecidos e órgãos vegetais, eventualmente da rizosfera, sem apresentar efeitos prejudiciais (BARON *et al.*, 2022). Esses fungos podem promover o crescimento das plantas por meio de diferentes mecanismos, como a produção ou regulação de hormônios vegetais (ZHOU *et al.*, 2018), a solubilização de fosfato e potássio (MENDES *et al.*, 2013), a mineralização de nutrientes (WANG *et al.*, 2023), o controle de pragas e doenças (MONTE *et al.*, 2023) e o estímulo ao sistema de defesa vegetal (SOOD *et al.*, 2020). Assim, alguns fungos promotores protegem as plantas de patógenos, melhoram a absorção de água e nutrientes, e aumenta a tolerância das plantas a estresses ambientais (CONTRERAS-CORNEJO *et al.*, 2016). Além disso, são amplamente encontrados no solo, explorando recursos da matéria orgânica e da rizosfera. Alguns estabelecem associações simbióticas mutualísticas com raízes, conhecidas como micorrizas. Essas interações são essenciais para a saúde e produtividade das plantas em ecossistemas naturais e agrícolas (SMITH *et al.*, 2010).

A micorriza arbuscular (MA) tem sido proposta como a simbiose microbiana mais eficiente para o crescimento e rendimento de cultivos (BHANTANA *et al.*, 2021). As micorrizas auxiliam na absorção de nutrientes, principalmente aqueles pouco móveis no solo, como é o caso do fósforo (SMITH *et al.*, 2010). Além disso, a associação contribui para absorção de água, agregação e estoque de carbono no solo (AZEVEDO *et al.*, 2024). Além disso atuam como bioprotetores contra patógenos e estresses tóxicos. Outra característica que pode ser associada a esses insumos é a capacidade de melhorar o crescimento das plantas, aumentando a taxa de

fotossíntese, a capacidade de trocas gasosas e a translocação de vários nutrientes (GAO *et al.*, 2020; BHANTANA *et al.*, 2021; SUN *et al.*, 2023).

Exemplos de fungos reconhecidos como promotores do crescimento vegetal são: *Trichoderma*, *Beauveria*, *Metarrhizium*, *Pochonia*, *Purpureocillium*, *Aspergillus (niger)*, dentre outros (LADHA *et al.*, 2022). Pesquisas recentes têm explorado o potencial dos fungos promotores para melhorar a produtividade agrícola e reduzir a necessidade de fertilizantes químicos e pesticidas, contribuindo para a agricultura sustentável (LADHA *et al.*, 2022). Além disso, alguns estudos têm mostrado que os fungos promotores podem ser utilizados na recuperação de áreas degradadas e na restauração de ecossistemas, devido a capacidade de aumentarem a resiliência e a biodiversidade dos sistemas naturais (EZEOKOLI *et al.*, 2020). No entanto, dada a complexidade de interações desses fungos no ecossistema solo, ainda é necessário aprofundar o conhecimento nos potenciais para promoção de uma agricultura com menos uso de insumos de impacto ambiental.

3 GÊNERO *TRICHODERMA*

O gênero *Trichoderma* consiste em fungos filamentosos predominantemente assexuados que são amplamente distribuídos em todo o mundo, geralmente colonizando madeira e outras formas de matéria orgânica vegetal (WOO *et al.*, 2023). É um componente do bioma de vários ecossistemas do solo em todas as zonas climáticas, incluindo regiões temperadas e tropicais, Antártida e tundra. Sua classificação taxonômica o coloca como um fungo saprófita cosmopolita, vivendo principalmente como endófito de plantas lenhosas (CAI *et al.*, 2022).

A taxonomia do gênero *Trichoderma* tem evoluído desde a criação do nome genérico em 1794. Em 1969, Rifai concluiu que o gênero englobava uma série de espécies e as dividiu em cepas estudadas em novas espécies agregadas com base em suas características morfológicas. De acordo com a classificação atual do MycoBank, *Trichoderma* pertence ao domínio *Eukaryota*, reino *Fungi*, divisão *Ascomycota*, subdivisão *Pezizomycotina*, classe *Sordariomycetes*, ordem *Hypocreales* e a família *Hypocreaceae*. O gênero *Hypocrea* já inclui mais de 300 espécies caracterizadas molecular e morfológicamente, muitas das quais não foram formalmente descritas. No entanto, sabe-se que muitas dessas espécies são importantes para a biotecnologia e a agricultura, pois apresentam a capacidade de produzir enzimas e metabólitos secundários com potencial aplicação em diversas áreas (TYSKIEWICZ *et al.*, 2022).

Os *Trichoderma* são conhecidos por serem saprófagos e parasitas de outros fungos, incluindo patógenos de plantas, além de estabelecerem interações benéficas com as plantas. Portanto, esses microrganismos se estabelecem em vários locais, com menor probabilidade de impacto significativo sobre o equilíbrio do solo quando aplicados, além de não apresentarem efeitos adversos sobre outros organismos presentes no ambiente, que são essenciais para a proteção contra patógenos (SOOD *et al.*, 2020).

Esse gênero de fungos é um dos mais utilizados para controle biológico de doenças de plantas. Eles são capazes de produzir enzimas e metabólitos secundários que permitem a supressão de muitos patógenos de plantas, como *Fusarium*, *Phytophthora* e *Rhizoctonia* (SOOD *et al.*, 2020; MONTE *et al.*, 2023; YAO *et al.*, 2023). O uso de *Trichoderma* como um biopesticida é uma alternativa a pesticidas químicos, reduzindo a dependência desses produtos e minimizando os impactos sobre o meio ambiente.

Alguns isolados de *Trichoderma* são conhecidos por promover o crescimento e desenvolvimento das plantas. Eles são capazes de produzir hormônios vegetais, como o ácido indolacético (AIA), e aumentam a disponibilidade de nutrientes na rizosfera por meio da solubilização de fosfato e liberação de nutrientes fixados (SOOD *et al.*, 2020). Além disso, os metabólitos produzidos por *Trichoderma* tem aplicações diversas, incluindo a produção de enzimas industriais, biocombustíveis e produtos farmacêuticos (BADER *et al.*, 2020).

Os *Trichoderma* têm sido empregados na promoção da produtividade agrícola (BARON *et al.*, 2022) e na biorremediação de solos contaminados por substâncias tóxicas (DACCÒ *et al.*, 2020). Em suma, os *Trichoderma* apresentam vastas possibilidades de aplicação em diversas áreas, incluindo agricultura, indústria e biotecnologia. Sua capacidade de biocontrole, promoção de crescimento de plantas e produção de metabólitos o torna um candidato promissor para o desenvolvimento de tecnologias sustentáveis (SOOD *et al.*, 2020).

Dentre os mecanismos envolvidos na redução da ocorrência de doenças em plantas, destacam-se a competição por nutrientes e espaço, a síntese de metabólitos antifúngicos, o micoparasitismo, a produção de enzimas líticas que degradam as paredes celulares de patógenos de plantas fúngicas, bem como a indução de resistência das plantas (TYSKIEWICZ *et al.*, 2022).

A aplicação de cepas de *Trichoderma* no solo pode aumentar significativamente a produtividade e a qualidade das culturas de monocotiledôneas e dicotiledôneas (TYSKIEWICZ *et al.*, 2022). Esse efeito estimulante está relacionado à interação entre os hormônios de crescimento sintetizados por esses fungos e os hormônios de defesa induzidos por eles próprios na planta. A colonização radicular por esses organismos é capaz de modular as reações de defesa

da planta desafiando o ataque do patógeno, fundamentado em uma resposta localizada ou sistêmica (COPPOLA *et al.*, 2019).

Portanto, os fungos do gênero *Trichoderma* possuem vários mecanismos complexos, tanto diretos quanto indiretos, que são utilizados na luta contra patógenos fúngicos. Esses mecanismos incluem a produção de enzimas de degradação da parede celular, a síntese de antibióticos, a competição por espaço e nutrientes, especialmente carbono, nitrogênio e ferro. Através desses mecanismos, os *Trichoderma* são capazes de estabelecer uma relação direta com o patógeno fúngico, inibindo seu crescimento e disseminação. Além disso, há uma indução indireta da resistência local ou sistêmica da planta, que ocorre através da liberação de produtos pelas paredes celulares das plantas hospedeiras e dos microrganismos infectantes. Essa interação complexa entre o microrganismo antagonista, o patógeno fúngico e a planta hospedeira é fundamental para a caracterização da cepa fúngica de *Trichoderma* (COPPOLA *et al.*, 2019). O tipo de interação que ocorre entre os *Trichoderma*, o patógeno e a planta hospedeira é determinante para a efetividade do controle biológico (TYSKIEWICZ *et al.*, 2022).

3.1 Origem do gênero *Trichoderma*

Dentro da divisão de classes *Ascomycota*, os *Sordariomycetes* apresentam uma ampla variedade de estratégias nutricionais, incluindo saprofagia e interações biotróficas com bactérias, plantas, animais, fungos ou outros organismos (KUBICEK *et al.*, 2019). A ordem *Hypocleales* abriga o maior número de gêneros encontrados e sequenciados. Dados moleculares indicam que os ancestrais dos *Hypocleales* evoluíram ao longo de um período de 200 milhões de anos, em associação com fungos e plantas (SAMUELS *et al.*, 2006). A diversificação dos táxons existentes acompanhou mudanças em seus hospedeiros intra e inter-reinos, envolvendo fungos, plantas e animais. É um gênero de fungos de natureza associativa, podendo ser mutualistas ou parasíticas. Os primeiros parasitas animais surgiram no período Jurássico, e a especialização de entomoparasitas se desenvolveu durante o período Cretáceo, acompanhando a diversificação de insetos herbívoros e angiospermas (KUBICEK *et al.*, 2019).

Dentre os fungos, diferentes espécies micoparasitas podem ser encontradas, mas somente os *Hypocleares* contêm gêneros exclusivamente fungícolas, como é o caso de *Hypomyces*, *Escovopsis* e *Trichoderma* (SAMUELS *et al.*, 2006). Entre esses gêneros, *Trichoderma* é o maior táxon com várias espécies que podem ser encontradas em todo o mundo. Estudos ecológicos e biogeográficos detalhados de *Trichoderma* mostram que as espécies desse gênero são encontradas nos corpos de frutificação de outros fungos e na madeira colonizada

por eles (CARRO-HUERGA *et al.*, 2021). Essas espécies são capazes de parasitar *Ascomycetes* e espécies filogeneticamente próximas (KUBICEK *et al.*, 2019).

Análises dos genomas de *Trichoderma atroviride* indicam que o micoparasitismo é uma propriedade inata dos *Trichoderma*, e que esses fungos apresentam considerável versatilidade nutricional, atuando como micoparasitas e agentes de biocontrole contra fungos fitopatogênicos (WELLS, H. 2023). Espécies mais oportunistas são capazes de crescer no solo, colonizando a rizosfera. Como as plantas respondem positivamente à presença desses fungos, eles são candidatos para o desenvolvimento de biofertilizantes. Além disso, *Trichoderma* é considerado um fungo generalista, capaz de se alimentar de corpos vegetais, fúngicos e animais, além de matéria orgânica morta (KUBICEK *et al.*, 2019; WELLS, H. 2023; WEI *et al.*, 2023).

Em um estudo foi realizada uma comparação entre uma árvore filogenética do gênero *Trichoderma* e os habitats dos quais as espécies individuais foram isoladas (KREDICS *et al.*, 2014). Os resultados sugeriram que a evolução do gênero envolveu vários eventos de saltos de hospedeiros entre diferentes reinos, indicando uma ampla capacidade de adaptação. Além disso, foi observado que a preferência por um habitat específico pode ter sido ganha ou perdida ao longo do tempo, sugerindo a plasticidade e a capacidade de mudança adaptativa do gênero *Trichoderma*. Portanto, esses achados destacam a complexidade e a diversidade evolutiva do gênero, bem como seu potencial biotecnológico para aplicações em diferentes campos (KREDICS *et al.*, 2014; KUBICEK *et al.*, 2019).

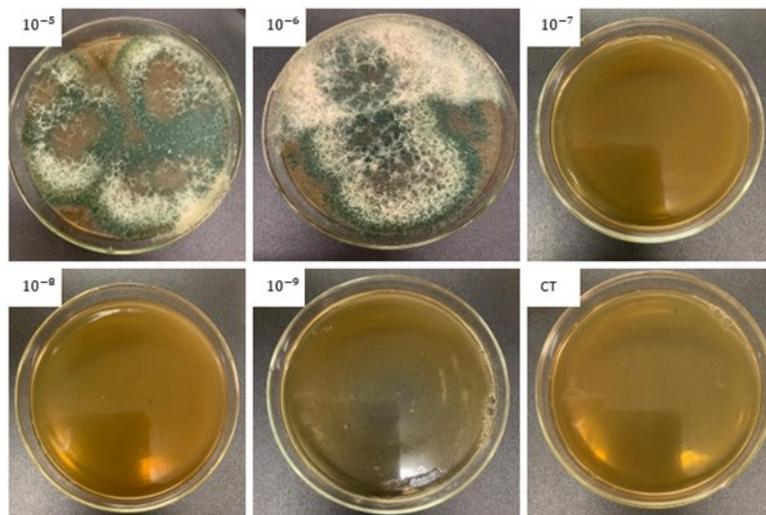
3.2 Características dos fungos *Trichoderma*

A fase sexuada dos *Trichoderma* é caracterizada pela formação de corpos de frutificação do tipo peritécio, os quais são formados em estromas de coloração verde, amarelada, creme ou marrom e são produzidos sobre os substratos colonizados. Nos peritécios, são formados ascos cilíndricos contendo oito ascóporos bicelulares, que se fragmentam em 16 esporos esverdeados ou hialinos. Durante a fase assexuada do ciclo de vida, o gênero *Trichoderma* produz conidióforos a partir do micélio vegetativo. Esses conidióforos possuem um eixo central com ramificações laterais, que se encerram em espirais divergentes de células conidiogênicas do tipo fiálide, com formato de garra ou alongados. Na extremidade das fiálide, os típicos conídios unicelulares são produzidos, apresentando-se esféricos, ovais ou alargados, e geralmente de coloração verde. A disposição dos conidióforos pode formar pústulas ou tufo espalhados pela colônia (MEYER *et al.*, 2019).

A presença do gênero *Trichoderma* no solo pode dificultar ou suprimir o desenvolvimento de outras espécies, mesmo que estas sejam igualmente importantes para o

funcionamento do ecossistema do solo, mas cresçam mais lentamente (SOOD *et al.*, 2020). O método mais utilizado para isolar fungos do solo é a diluição seriada, que favorece o isolamento de esporos em detrimento de fungos em crescimento ativo, como os que se encontram na rizosfera. O isolamento adequado de fungos habitantes do solo, incluindo os *Trichoderma*, foi bem representado por ABREU *et al.*, (2019), baseando-se na lavagem e filtração de partículas do solo, que são placadas em meio de cultura apropriado.

Além disso, algumas espécies de *Trichoderma* também são encontradas como endófitos, ocorrendo preferencialmente em caules e troncos de plantas lenhosas (KREDICS *et al.*, 2014). Para isolar esses fungos a partir desses substratos, o tecido interno é amostrado e fragmentos são transferidos diretamente para placas de Petri com meio de cultura apropriado. Os meios de cultura comuns para o crescimento, caracterização, manutenção ou multiplicação de isolados incluem aveia (AO - oatmeal agar), batata-dextrose (PDA - potato dextrose agar), extrato de malte (MA - 2% malt extract agar) e meio sintético pobre (SNA - Spezieller Nährstoffarmer agar) (ABREU *et al.*, 2019).



Fonte 1: Geissielen Andrade Lauriuchi, 2023.

Figura 1: Crescimento de isolado de *Trichoderma asperellum* em meio BDA (Batata-Dextrose Ágar) em diluições de meio de cultura prévio e controle (CT) sem inoculação após dias 12 dias.

Os isolados de *Trichoderma* são identificados pelo seu micélio branco e algodinoso, que cresce rapidamente em meio de cultura, com temperatura ótima de reprodução entre 25 e 30°C para a maioria das espécies. Após 48 horas de cultivo, as colônias apresentam pústulas ou círculos verdes, resultantes da produção de esporos que conferem à colônia um aspecto granular ou pulverulento. Os conidióforos de *Trichoderma* apresentam uma arquitetura relativamente

piramidal, com diferentes padrões de ramificação. As fiálides, que possuem forma oval a subglobosa ou cilíndrica a alongada, são marcadores morfológicos importantes, assim como o número e a disposição espacial ao longo do conidióforo (MEYER *et al.*, 2019).

3.3 Fonte de energia e substratos

O *Trichoderma* é um fungo saprófita, o que significa que ele obtém energia e nutrientes a partir de matéria orgânica em decomposição. Como a maioria dos fungos, ele é capaz de decompor e utilizar uma variedade de substratos orgânicos complexos, como celulose, hemicelulose e outros polissacarídeos presentes na matéria vegetal em decomposição (ZIN *et al.*, 2020). Esses fungos também podem invadir tecidos de mamíferos como um patógeno (JAPANIS *et al.*, 2022).

O *Trichoderma* é capaz de obter nutrientes por meio da absorção através de suas hifas, por meio da hidrólise de substratos de alto peso molecular em moléculas menores. Os fungos utilizam esses componentes como fonte de nutrientes. Para realizar esse processo, os fungos liberam enzimas extracelulares, que apresentam diversidade e abundância, permitindo uma maior adaptação em diferentes ambientes (CONTRERAS-CORNEJO *et al.*, 2016). O sequenciamento genético dos *Trichoderma* revelou a presença de um grande número de genes que codificam chaperonas, que são proteínas responsáveis pela reparação de danos celulares causados pelo crescimento em condições adversas, e transportadoras ABC, proteínas que facilitam a entrada de diversos nutrientes e precursores biossintéticos (MONTE *et al.*, 2019). Também secretam metabólitos primários e secundários e eliminam substâncias tóxicas absorvidas pelas células. Essas características conferem aos *Trichoderma* uma ampla capacidade de aproveitamento de oportunidades ambientais (MONTE *et al.*, 2019).

Uma característica importante das espécies de *Trichoderma* é a presença elevada do número de genes que codificam enzimas hidrolíticas, tais como glucanases, quitinases e proteases, presentes em todo o Reino Fungi (LOC *et al.*, 2020). Em um evento evolutivo subsequente, as espécies de *Trichoderma* que parasitavam as hifas de fungos decompositores de madeira adquiriram, por meio de transferência horizontal de genes, a capacidade de degradar matéria orgânica vegetal. Essa aquisição das enzimas necessárias alterou a direção da colonização da rizosfera, o endofitismo e a relação com as plantas (MONTE *et al.*, 2019).

3.4 Endofitismo

Endofitismo é um termo que se refere à relação simbiótica entre plantas e microrganismos que vivem dentro dos tecidos vegetais. Esses microrganismos incluem

bactérias, fungos ou outros organismos microscópicos. É uma simbiose, muitas das vezes mutualística, onde ambas as partes (planta e microrganismo) se beneficiam da interação (WOO *et al.*, 2023).

No contexto específico das plantas, os endófitos podem residir em vários tecidos, como folhas, caules, raízes e sementes, sem causar danos aparentes ao hospedeiro. Com capacidade de desempenhar papéis importantes na promoção do crescimento das plantas, na resistência a patógenos, na tolerância ao estresse ambiental e em outras interações benéficas (MONTE *et al.*, 2023; WOO *et al.*, 2023). Além disso, alguns endófitos podem produzir compostos que ajudam na defesa da planta contra herbívoros ou patógenos.

Ademais, é possível a relação simbiótica entre fungos e plantas na rizosfera se caracteriza por uma relação de endofitismo onde os fungos habitam tecidos das raízes das plantas sem causar sintomas de doenças. Neste contexto, a planta é capaz de fornecer aos *Trichoderma* um habitat e substratos, enquanto o fungo oferece em troca modulação positiva de crescimento, rendimento e tolerância ao estresse (ALFIKY *et al.*, 2021; JOHN *et al.*, 2010; ROJO *et al.*, 2007).

3.5 Colonização no solo e raízes

A colonização ambiental dos fungos *Trichoderma* é influenciada por fatores ambientais e biológicos, incluindo as características do ambiente, os substratos presentes e as interações com outros organismos. O crescimento vegetativo desse fungo ocorre por meio do desenvolvimento de micélios, que são estruturas filamentosas que se expandem ativamente em busca de nutrientes. Esses micélios podem se ramificar e se estender no substrato ou nos organismos vivos, permitindo a colonização de uma área maior. Durante o processo de colonização, ocorre a produção de esporos, que são estruturas reprodutivas capazes de dispersar-se pelo solo, água e ar. A germinação desses esporos pode resultar na formação de novos micélios (GUZMÁN-GUZMÁN *et al.*, 2023).

3.5.1 Colonização da rizosfera e exploração de recursos

Os fungos filamentosos do solo, como os *Trichoderma*, desenvolvem intrincadas redes de hifas que apoiam o forrageamento micelial e o transporte de recursos. Essas hifas crescem por extensão apical, ramificam-se nas regiões apicais e subapicais, e se interligam por meio de eventos de fusão ou anastomoses (RIQUELME *et al.*, 2018).

Esse processo de forrageamento facilita o transporte de recursos essenciais para o crescimento dos fungos. Em fungos filamentosos, é pressuposta uma forte relação entre

estrutura e função, onde o micélio atua como um espaço de atividades integradas, incluindo a dinâmica, o armazenamento e a distribuição de nutrientes, a comunicação entre plantas e até a sinalização elétrica (MARTINEZ-GARCIA *et al.*, 2023).

À capacidade dos fungos de se ligarem a superfícies desempenha um papel crucial no modo de vida dos fungos, representando um estágio primordial tanto na formação de simbioses quanto na iniciação da cascata de eventos de desenvolvimento. Os tubos germinativos dos fungos são hifas curtas que darão origem ao micélio e têm a capacidade de se ligarem uns aos outros logo após a eclosão do esporo, antecedendo a fusão entre as células, e tem a função de penetrar na planta (TAYLOR *et al.*, 2022).

Além disso, os fungos que habitam a rizosfera podem ser deslocados em direção às raízes por meio do considerável fluxo de água que transporta esporos. Esse crescimento é orientado pelo fenômeno de quimiotropismo, direcionando-se em resposta a sinais químicos provenientes das raízes (MORENO-RUIZ *et al.*, 2020).

Inclusive o contato entre as superfícies das células fúngicas e vegetais produz forças adesivas, estabilizando a interação e, em última análise, permitindo a penetração dentro ou entre células vegetais (TAYLOR *et al.*, 2022).

Por outro lado, a solubilidade e a biodisponibilidade de nutrientes são promovidos pela acidificação do solo resultante da interação entre as raízes das plantas e a inoculação com o fungo. Esse processo é mediado pela excreção de diversos ácidos orgânicos, tais como o ácido glucônico, cítrico e fumárico (KUMAR, 2019). Esses compostos ácidos provocam a diminuição do pH do solo, facilitando, assim, a subsequente solubilização e assimilação de nutrientes pelo sistema radicular das plantas (FIORENTINO *et al.*, 2018).

3.5.2 Colonização do tecido vegetal

A planta hospedeira desencadeia múltiplas respostas físicas e bioquímicas, que restringem a invasão do fungo às camadas externas das células corticais das raízes (DUTTA *et al.*, 2023). Essas respostas incluem o fortalecimento e a modificação das paredes celulares da planta, além da produção de espécies reativas de oxigênio e substâncias antimicrobianas. As evidências obtidas por meio de estudos sugerem que os *Trichoderma* desenvolveram mecanismos sofisticados para suprimir a resposta imunológica vegetal regulada por hormônios, a fim de estabelecer uma relação mutualística duradoura (ALFIKY *et al.*, 2021).

Com a evolução, os fungos *Trichoderma* desenvolveram diversas estratégias para estabelecer uma relação benéfica com as plantas. Essas estratégias incluem a produção de compostos químicos que alteram o transcriptoma, o proteoma e o metaboloma da planta,

resultando na criação de uma sinalização química que permite a comunicação entre as espécies (DUTTA *et al.*, 2023). Dessa forma, o fungo consegue entrar e se estabelecer no tecido vegetal, colonizando e penetrando nas raízes das plantas, onde seu crescimento é predominantemente restrito ao apoplasto, à epiderme e às camadas iniciais das células corticais (MENDOZA-MENDOZA *et al.*, 2018). Essa interação é geralmente favorável às plantas, pois os *Trichoderma* são capazes de secretar uma ampla gama de efetores que modulam o crescimento e a imunidade das plantas. Proteínas, RNAs, metabólitos secundários e compostos orgânicos voláteis desempenham diferentes papéis nas interações do fungo com as plantas, contribuindo para o melhoramento do crescimento e da tolerância a estresses abióticos e bióticos (ALFIKY *et al.*, 2021).

Trichoderma são capazes de penetrar nas raízes das plantas através de enzimas facilitadoras, tal como a enzima endopoligalacturonase (ThPG1). O *Trichoderma* através de uma proteína que tem um módulo de ligação à celulose, rompe a parede celular das plantas e desenvolve a colonização nas raízes (SANGEETHA *et al.*, 2023).

Inclusive, foram identificados diversos mecanismos de comunicação entre os reinos das plantas hospedeiras e dos *Trichoderma* durante a colonização das raízes. Durante o processo de colonização assintomática, a planta hospedeira é responsável por ativar respostas físicas ou bioquímicas que limitam o fungo invasor a algumas camadas de células corticais nas raízes. Essa resposta inclui o reforço e a modificação das paredes celulares das plantas, produção de espécies reativas a oxigênio e metabólitos secundários antimicrobianos (MENDOZA-MENDOZA *et al.*, 2018). Nessa relação, o fungo atinge a tolerância do hospedeiro suprimindo as defesas da planta através da ação de vários efetores (ALFIKY *et al.*, 2021).

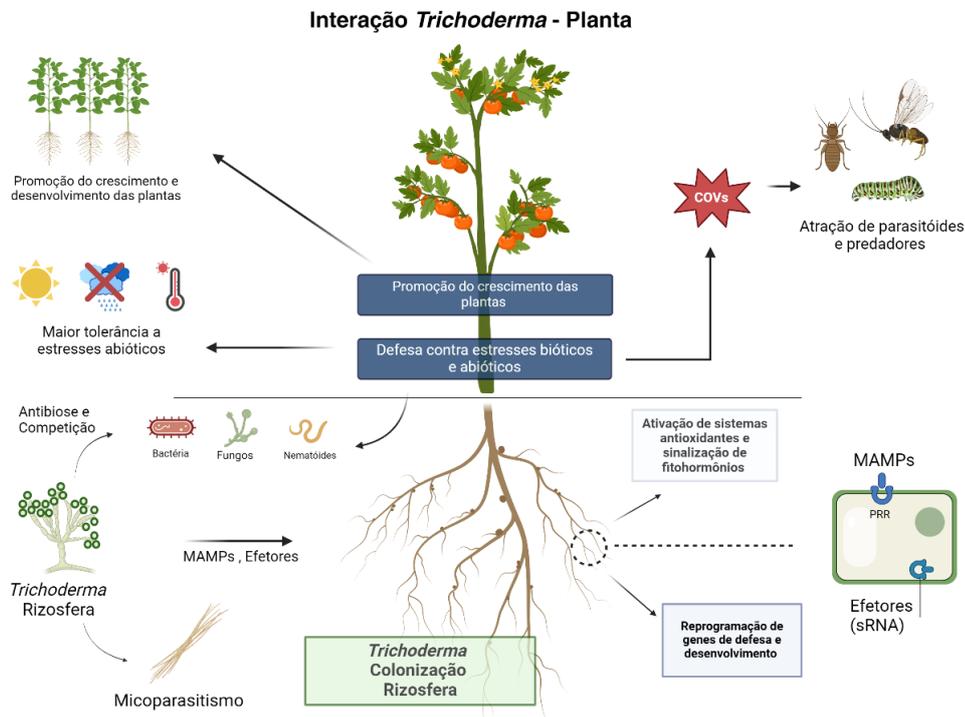
Estudos recentes indicam que, durante a colonização das raízes do milho (*Zea mays L.*), *Trichoderma* reduziu o secretoma da planta em aproximadamente 36%, o que incluiu as principais famílias de glicosil hidrolases e peroxidases que são conhecidas por participarem do sistema de defesa da planta contra invasores microbianos. Em troca, o fungo liberou uma variedade de proteínas e metabólitos secundários que atuam sinergicamente e de forma sincronizada estabelecem a colonização radicular. Essas funções incluem a secreção de enzimas que degradam a parede celular, como as celulasas, hemicelulasas, ligninases e pectinases, facilitando a entrada nas raízes das plantas, proteínas antioxidantes que neutralizam a explosão oxidativa induzida pela defesa da planta (como o superóxido, radical hidroxila e peróxido de hidrogênio), além de vários metabólitos secundários e proteínas semelhantes a efetoras que são capazes de interferir na homeostase de hormônios vegetais (ALFIKY *et al.*, 2021).

A partir das evidências, sugeri-se que os *Trichoderma* são capazes de induzir uma supressão ampla da imunidade inata da planta hospedeira, a fim de driblar e evadir as respostas da planta durante os estágios iniciais da interação e estabelecer, assim, uma relação simbiótica que garanta o sucesso da colonização (MENDOZA-MENDOZA et al., 2018; ALFIKY et al., 2021).

4 EFEITOS DO *TRICHODERMA* EM HOSPEDEIROS VEGETAIS

O sucesso dos fungos *Trichoderma* podem ser atribuídos, em grande parte, à capacidade de várias de suas espécies de se adaptarem e reproduzirem de forma eficiente, sobreviverem em condições desfavoráveis de crescimento e utilizarem rapidamente os nutrientes presentes no solo. Essas características são influenciadas, em diferentes graus, pelas interações do fungo com outros organismos em diversos níveis tróficos (MACIAS-RODRIGUEZ et al., 2020).

Promoção do crescimento das plantas, proteção contra patógenos, estímulo do sistema imunológico das plantas e a melhoria da estrutura do solo são apenas alguns dos benefícios que os fungos podem propiciar ao crescimento e a saúde das plantas. O resumo de efeitos benéficos dos fungos *Trichoderma* para o crescimento vegetal se encontra na Figura 1.



Fonte 2: Elaborado pelo autor (2024)

Figura 2: A colonização da rizosfera por *Trichoderma* ativa respostas de defesa local e sistêmica nas plantas. MAMPs são reconhecidos pelos PRRs da planta, que também detectam efetores do fungo. Pequenos RNAs liberados por *Trichoderma* regulam positivamente receptores citoplasmáticos. O reconhecimento de *Trichoderma* leva à reprogramação de genes de defesa e desenvolvimento, ativando sistemas antioxidantes e de sinalização de fitohormônios. Isso resulta em defesa contra estresses bióticos (biocontrole indireto) e liberação de COVs, atraindo inimigos naturais de pragas. *Trichoderma* também melhora a defesa contra estresses abióticos (bioestimulação), aumentando a tolerância e promovendo o crescimento das plantas.

Em ecossistemas naturais, observam-se associações estabelecidas por espécies de fungos em múltiplos níveis tróficos com outros microrganismos, artrópodes e plantas. Os *Trichoderma* interagem fisicamente com seus hospedeiros por meio de micoparasitismo ou estabelece associações endofíticas com sistemas radiculares ou sementes de plantas. Além disso, o fungo se comunica com outros organismos do ecossistema liberando moléculas sinalizadoras na atmosfera ou por difusão no solo (MACIAS-RODRIGUEZ *et al.*, 2020).

Na rizosfera, os *Trichoderma* apresentam característica de buscar suprimentos de carbono provenientes da decomposição de materiais orgânicos e de componentes derivados das raízes das plantas. Essa interação entre o fungo e a planta é considerada mutualística, pois envolve uma relação benéfica entre as duas espécies, principalmente no que diz respeito ao aumento da disponibilidade de nutrientes e à melhoria da tolerância a estresses bióticos e abióticos (MACIAS-RODRIGUEZ *et al.*, 2020).

A capacidade dos fungos *Trichoderma* de regular o crescimento e a fisiologia das plantas é uma das suas características fundamentais. O secretoma abundante do fungo contém proteínas específicas e metabólitos secundários que regulam diferentes processos fisiológicos, permitindo que tal alcance esse efeito. Essa regulação pode ser um efeito direto de moléculas liberadas diretamente na planta ou um efeito indireto provocado pelo *Trichoderma* na modificação do ambiente ao redor, como a modificação do microbioma do solo ou na redução do pH, tornando os micro e macro nutrientes mais disponíveis para a planta (ALFIKY *et al.*, 2021).

Adicionalmente, os *Trichoderma* são capazes de aliviar a pressão de estresse em condições adversas. Um exemplo dessa característica pode ser observado em ambientes sob estresse salino, onde ele é capaz de aumentar a fotossíntese líquida, a eficiência do uso da água e a biomassa das plantas (ALFIKY *et al.*, 2021).

A aplicação de fungos *Trichoderma* tem mostrado diversos resultados para a planta, agrupados em efeitos gerais, os tipos de espécies e suas respectivas plantas hospedeiras (Tabela 1). Exemplos: Indução do crescimento de raízes laterais (GARNICA-VERGARA *et al.*, 2016; NASEBY *et al.*, 2000; YEDIDIA *et al.*, 2001; CAI *et al.*, 2013), melhora na germinação de sementes (VINALE *et al.*, 2013), indução de crescimento das plantas (GARNICA-VERGARA *et al.*, 2016; VINALE *et al.*, 2013; CAI *et al.*, 2013; LARRAN *et al.*, 2023; LOMBARDI *et al.*, 2020), produção de hormônios vegetais (CONTRERAS-CORNEJO *et al.*, 2009; CONTRERAS-CORNEJO *et al.*, 2015a, CONTRERAS-CORNEJO *et al.*, 2015b; VELASCO *et al.*, 2021), ações de biocontrole (JOHN *et al.*, 2010; ROJO *et al.*, 2007; HERRERA *et al.*, 2023; ASAD *et al.*, 2015; BEDINE BOAT *et al.*, 2020; MANZAR *et al.*, 2021) e tolerância ao estresse hídrico (ILLESCAS *et al.*, 2021).

Tabela 1: Efeitos dos *Trichoderma* e plantas hospedeiras

Espécie <i>Trichoderma</i>	Planta Hospedeira	Efeitos Gerais	Referência do Artigo
<i>T. atroviride</i>	<i>Arabidopsis thaliana</i>	Produzir 6-pentil-2H-piran-2-ona (6-PP), que promoveu o crescimento das plantas e regulou a arquitetura das raízes, inibindo o crescimento das raízes primárias e induzindo a formação de raízes laterais.	GARNICA-VERGARA <i>et al.</i> (2016).
<i>T. harzianum</i> N47	Ervilha (<i>Pisum sativum</i>)	Aumentar o número de raízes laterais e comprimento da raiz.	NASEBY <i>et al.</i> (2000).
<i>T. harzianum</i>	Pepino (<i>Cucumis sativus</i>)	Aumento do comprimento cumulativo da raiz, da área de superfície radicular e do número de pontas radiculares.	YEDIDIA <i>et al.</i> (2001).
<i>Cepa M10 de T. harzianum</i>	Tomate (<i>Solanum lycopersicum</i>)	Aumentar a germinação das sementes de tomate e	VINALE <i>et al.</i> (2013).

		melhorar o crescimento das mudas; Produzir ácido harziânico.	
<i>Cepa de T. harzianum SQR-T037</i>	Tomate (<i>Solanum lycopersicum</i>)	Proporciona melhor desenvolvimento radicular para aumentar o comprimento e pontas das raízes. Promoveu o crescimento de mudas de tomate.	CAI <i>et al.</i> (2013).
<i>T. virens</i>	<i>Arabidopsis thaliana</i>	Produzir os compostos relacionados à auxina, ácido indol-3-acético, indol-3-acetaldeído e indol-3-etanol.	CONTRERAS-CORNEJO <i>et al.</i> (2009).
<i>T. virens</i> e <i>T. atroviride</i>	<i>Arabidopsis thaliana</i>	Produzir ácido abscísico (ABA).	CONTRERAS-CORNEJO <i>et al.</i> , 2015a, CONTRERAS-CORNEJO <i>et al.</i> , 2015b.
<i>T. viride</i>	Soja (<i>Glycine max</i> (L.) Merr.)	Biocontrole da doença da podridão radicular.	JOHN <i>et al.</i> (2010).
<i>T. harzianum</i>	Amendoim (<i>Arachis hypogaea</i>)	Biocontrole da doença da podridão radicular marrom.	ROJO <i>et al.</i> (2007).
<i>T. asperellum</i>	Milho (<i>Zea mays</i> L.)	Controle biológico de <i>Rhizoctonia solani</i> .	HERRERA <i>et al.</i> (2020).
<i>T. harzianum</i>	Soja (<i>Glycine max</i> (L.) Merr.)	Promove o crescimento e o controle da podridão.	LARRAN <i>et al.</i> (2023).
<i>T. asperello</i>	Arroz (<i>Oryza sativa</i> L.)	Antibiose (Produção de quitinases, β -1,3-glucanases e xilanases).	ASAD <i>et al.</i> (2015).
<i>T. gamsii</i>	Feijão (<i>Phaseolus vulgaris</i> L.)	Inibir a incidência de tombamento e retardar a ação de patógenos.	BEDINE BOAT <i>et al.</i> (2020).

<i>T. virens</i>	Trigo (<i>Triticum aestivum</i>)	Tolerância ao estresse hídrico.	ILLESCAS <i>et al.</i> (2021).
<i>T. asperellum</i>	Sorgo (<i>Sorghum bicolor</i> L.)	Controle do patógeno <i>Colletotrichum graminicola</i> (Antracnose do sorgo).	MANZAR <i>et al.</i> (2021).
<i>T. harzianum</i>	Morango (<i>Fragaria x ananassa</i> Duch)	Agentes promotores de crescimento.	LOMBARDI <i>et al.</i> (2020).
<i>T. hamatum</i>	Couve (<i>Brassica oleracea</i> var. <i>acephala</i>)	Indução de resistência sistêmica, aumento potencial antioxidante e teor de glucosinolato.	VELASCO <i>et al.</i> (2021).

Fonte 3: Elaborado pelo autor (2024).

Além de associação com plantas, os fungos *Trichoderma* também foram relatados como associativos de outros grupos de organismos. Espécies foram encontradas também fazendo associações a organismo não vegetais isolados de ecossistemas salinos e aquáticos, como por exemplo espécies mediterrâneas de esponjas *Psammocinia* e o mexilhão *Mytilus edulis* no rio Liore, França (MACIAS-RODRIGUEZ *et al.*, 2020). Nas interações estabelecidas, caracterizadas como mutualísticas, os fungos proporcionam diversos benefícios às plantas hospedeiras, notadamente ampliando a disponibilidade de nutrientes e fortalecendo a tolerância a estresses de natureza biótica e abiótica (GAL-HEMED *et al.*, 2011).

Adicionalmente, é comum a ocorrência de associações íntimas entre microrganismos do solo e artrópodes em diversos ecossistemas, com essas interações variando desde transitórias até obrigatórias (MACIAS-RODRIGUEZ *et al.*, 2020). Essas associações podem resultar em efeitos benéficos para alguns fungos, enquanto outros podem ter efeitos negativos sobre seus hospedeiros. Um exemplo disso é a interação entre *Trichoderma* e cupins xilófagos subterrâneos que se caracteriza de maneira mutualística, onde os fungos rizosféricos aumentam a degradação da matéria orgânica no solo, liberam metabolitos de sinalização atrativos e consequentemente, aumentam a atividade das térmitas que se alimentam de madeira (MACIAS-RODRIGUEZ *et al.*, 2020). Essa espécie de inseto é considerada invasora e pode causar danos significativos a edifícios e plantas. No entanto, eles desempenham um papel importante como detritívoros, contribuindo para a decomposição e reciclagem de nutrientes, o que tem uma considerável importância ecológica. Ademais, alguns estudos descobriram que os fungos presentes na rizosfera aumentam a degradação da matéria orgânica no solo, o que por sua vez

aumenta a atividade dos cupins que se alimentam de madeira (MACIAS-RODRIGUEZ *et al.*, 2020),

4.1 Interação de *Trichoderma* com outros microrganismos

Em um ecossistema natural, os fungos estabelecem interações em diversos níveis tróficos com outros microrganismos, artrópodes e plantas. Os *Trichoderma* possuem a capacidade de interagir fisicamente com seus hospedeiros por meio de micoparasitismo ou estabelecer associações endofíticas com os sistemas radiculares ou sementes das plantas hospedeiras. Além disso, ele se comunica com outros organismos do ambiente ao liberar moléculas sinalizadoras que são dispersas na atmosfera ou no solo. Os metabólitos microbianos apresentam variações na sua composição química, e seus níveis nos fungos são regulados de acordo com a percepção de estímulos externos (MACIAS-RODRIGUEZ *et al.*, 2020).

Uma das interações é o controle de patógenos. Um exemplo é o fungo *T. atroviride* que produz um composto volátil conhecido como 6-pentil-2H-piran-2-ona (6-PP), que emite um odor característico semelhante a fezes. Esse composto está relacionado ao controle biológico de diversos patógenos de plantas, incluindo *Cylindrocarpon destructans*, *Macrophomina phaseolina* e *Phytophthora spp.* Além disso, o 6-PP também desempenha um papel na promoção do crescimento vegetal e na indução de resistência sistêmica (GUZMÁN-GUZMÁN *et al.*, 2023).

4.2 *Quorum sensing* em *Trichoderma*

Por meio da síntese e detecção de moléculas sinalizadoras denominadas autoindutores, que são compostos químicos utilizados na comunicação, os microrganismos são capazes de perceber e responder à densidade populacional ao seu redor, estabelecendo assim um sistema de comunicação celular conhecido como *quorum sensing*, utilizado por bactérias e alguns fungos. O *quorum sensing* desempenha um papel fundamental na regulação dos processos de crescimento, desenvolvimento, reprodução e virulência dos fungos. Em certas espécies, os autoindutores são compostos orgânicos voláteis que podem ser liberados no ambiente ou permanecer na superfície do micélio, a rede de filamentos do fungo (MEHMOOD *et al.*, 2019).

Quando a densidade populacional de fungos atinge um limiar específico, ocorre um aumento na concentração de autoindutores, os quais são detectados pelos receptores presentes nas células fúngicas. Esse evento desencadeia uma série de processos de sinalização intercelular que resultam em mudanças comportamentais ou fisiológicas coordenadas na população fúngica (CONTRERAS-CORNEJO *et al.*, 2016).

Estudos realizados revelaram que certos peptídeos produzidos pelas células do fungo podem atuar como autoindutores. Esses peptídeos são liberados no ambiente e, quando atingem uma concentração adequada, desencadeiam respostas fisiológicas e comportamentais coordenadas nas células dos *Trichoderma*. Essas respostas incluem alterações na expressão gênica, produção de enzimas com propriedades antifúngicas e antipatógenas, bem como o estabelecimento de interações simbióticas com plantas hospedeiras (MEHMOOD *et al.*, 2019).

5 TRICHODERMA NA ENGENHARIA DA RIZOSFERA PARA O MANEJO SUSTENTÁVEL

Os fungos *Trichoderma* tem a capacidade de colonizar a rizosfera e o interior das plantas. A presença e atividade desses fungos podem sintetizar ou modular a síntese de fitohormônio pela planta hospedeira, aumentar o crescimento de raízes, controlar pragas e patógenos, aumentar resistência a estresses abióticos, como o estresse hídrico. Esses efeitos provenientes da atividade na rizosfera resultam em melhor vigor e produtividade das plantas.

5.1 Promoção do crescimento de raízes

Estudos comprovam o aumento do crescimento de raízes quando isolados são aplicados (ALVES *et al.*, 2021; WOO *et al.*, 2023; WELLS *et al.*, 2023; CONTRERAS-CORNEJO *et al.*, 2024). Fungos do gênero *Trichoderma* são caracterizados por sua capacidade de produzir fitormônios como a auxina e giberelina e fitorreguladores, incluindo a enzima desaminase do ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico (ACC), que regula a via biossintética do etileno (JAROSZUK-SCISEL *et al.*, 2019) e a síntese do hormônio ácido indol-3-acético (IAA). Além do aumento da capacidade de colonização da rizosfera (ZHAO *et al.*, 2013), a regulação de fitohormônios também pode ser a causa da promoção do crescimento de raízes.

5.2 Tolerância à estresse hídrico

A tolerância de plantas ao estresse hídrico pode ser aumentada pela aplicação e atividade de fungos *Trichoderma*. Esse resultado é devido ao crescimento de raízes e regulação fisiológica ainda não compreendida (DE PALMA *et al.*, 2021). Foi observado que o trigo duro inoculado com *T. harzianum* teve um aumento de 52% na tolerância ao estresse hídrico moderado quando a adubação de nitrogênio estava em níveis ótimos (SILLETTI *et al.*, 2021). No entanto, é importante ressaltar que a disponibilidade de nutrientes no solo e as condições ambientais influenciaram diretamente os resultados obtidos. Além disso, a inoculação de mudas de trigo

com *T. longibrachiatum* sob salinidade e estresse hídrico resultou na manutenção da eficiência fotossintética e aumento da concentração de enzimas oxidantes (ZHANG *et al.*, 2016).

5.3 Efeitos para nutrientes – mineralização, solubilização e absorção

As estratégias de *Trichoderma* utilizadas são complexas e nossa compreensão dos mecanismos de biocontrole e interação é incompleta, especialmente quando se diz respeito a nutrição.

Os fungos micorrízicos arbusculares se conectam intimamente com a raiz proporcionando a transferência de nutrientes para as camadas de células corticais se estendendo até vários centímetros de distância da raiz e formar uma densa rede de hifas (MILLER *et al.*, 1995; SMITH *et al.*, 2011). As hifas aumentam muito a área de superfície e o volume do solo explorado pela raiz e desempenham um papel vital na aquisição de nutrientes, especialmente para o fósforo pouco solúvel e pouco móvel (FINLAY, 2008).

Com a digestão extracelular, os fungos secretam no ambiente extracelular um coquetel de enzimas digestivas que decompõe biopolímeros como a celulose, hemicelulose, quitina, lignina, lipídios, proteínas, entre outros (AMIRA *et al.*, 2021).

Além disso, estudos indicam que uma determinada cepa de *T. atroviride* com efeito de promoção do crescimento de plantas, onde o fungo exibiu um efeito de controle significativo sobre a murcha de tomateiro e promoveu o acúmulo de biomassa vegetal (YUXIN *et al.*, 2022). Essa bioestimulação tem um mecanismo que envolve comunicação multinível com sistemas radiculares da planta hospedeira. Os metabólitos secundários liberados na rizosfera por cepas de *Trichoderma*, incluindo auxinas, pequenos peptídeos e outro metabólitos ativos, podem promover ramificação da raiz e a capacidade de absorção de nutrientes e o rendimento das plantas (CONTRERAS-CORNEJO *et al.*, 2016). O *T. atroviride* exerceu um efeito promotor de crescimento e melhorou o desenvolvimento da raiz de mudas de tomate, podendo estar associado à produção de ácido indol acético (IAA), 1-aminociclopropano-1-carboxilato (ACC) e desaminase (ESTRADA-RIVERA *et al.*, 2019).

5.4 Supressão de doenças e pragas

Os *Trichoderma* possuem duas modalidades distintas de ação em relação aos mecanismos de biocontrole. A primeira é a ação direta, na qual o fungo interage com o patógeno por meio de micoparasitismo, competição ou antibiose. A segunda é a ação indireta, na qual o fungo estimula os sistemas de defesa da planta, capacitando-a a se proteger contra patógenos (BENÍTEZ *et al.*, 2004). O impacto direto sobre os patógenos engloba a produção de enzimas

responsáveis pela degradação da parede celular, a síntese de antibióticos, a competição por espaços e nutrientes. Por outro lado, de forma indireta, o fungo induz resistência local ou sistêmica por meio da liberação de produtos pelas paredes celulares das plantas hospedeiras e do microrganismo infectante (SARAVANAKUMAR *et al.*, 2016). A interação de populações na rizosfera pode resultar em efeitos positivos no biocontrole: a resistência sistêmica induzida por *Trichoderma* apresenta semelhanças significativas com a resistência sistêmica induzida por rizobactérias (RISOLI *et al.*, 2022).

A capacidade destes fungos de detectar, invadir e destruir outros fungos tem sido a principal força motriz do seu sucesso comercial como biopesticidas. A morte de diversos microrganismos coexistentes com o fungo *Trichoderma* é frequentemente atribuída à escassez de nutrientes e à colonização rizosférica (SINGH *et al.*, 2018). Esse fenômeno também pode ser influenciado pela produção de ácidos orgânicos, como ácido glucônico, cítrico e fumárico, os quais acidificam o solo, promovendo a solubilização de fosfatos, micronutrientes e minerais, incluindo ferro, manganês e magnésio (VINALE *et al.*, 2008).

O micoparasitismo é um processo biológico que engloba a interação direta entre uma espécie de fungo parasita e outra espécie hospedeira. Este fenômeno é um dos principais mecanismos operacionais dos *Trichoderma*. O ciclo de eventos subjacentes ao micoparasitismo é caracterizado por uma sequência complexa de etapas, que podem se desenrolar como segue: *Trichoderma* exibe um crescimento quimiotrópico, guiado por gradientes químicos, em direção ao hospedeiro. Uma vez em proximidade, ocorre o reconhecimento molecular específico entre os *Trichoderma* e o hospedeiro. Este reconhecimento culmina na formação de estruturas especializadas chamadas de enrolamentos e apesórios no fungo, que permitem um contato íntimo com o hospedeiro. Seguindo os *Trichoderma* secretam enzimas hidrolíticas, que são capazes de quebrar as ligações químicas presentes na estrutura do hospedeiro. Essa atividade enzimática facilita a penetração das hifas no hospedeiro, seguida pela lise das células do hospedeiro (HARMAN *et al.*, 2004). Essas etapas envolvem uma série sequencial de reconhecimento molecular, no qual os carboidratos presentes na parede celular dos *Trichoderma* interagem com as lectinas no fungo alvo. O enrolamento das hifas dos *Trichoderma* e a formação de apesórios são acompanhados pela acumulação de solutos osmóticos, incluindo glicerol, que auxiliam no processo de penetração (HARMAN *et al.*, 2004). A agressão às células do hospedeiro ocorre por meio da produção coordenada de enzimas fungitóxicas, tais como glucanases, quitinases e proteases. A ação cumulativa desses compostos resulta na dissolução das paredes celulares do hospedeiro e ao estabelecimento do micoparasitismo (HARMAN *et al.*, 2004).

Outro mecanismo de atuação dos *Trichoderma* são a antibiose, um processo no qual são empregados metabólitos secundários de baixo peso molecular, também conhecidos como antibióticos, que são sintetizados pelo microrganismo e exercem efeitos prejudiciais sobre o crescimento de patógenos (BAILEY *et al.*, 2008). A produção de antibióticos pelos *Trichoderma* inclui compostos como gliovirina, gliotoxina, viridina, viridol, pironas e peptaibols, que demonstram atividade antagônica contra fungos fitopatógenos (HOWELL, 2003; HARMAN *et al.*, 2004).

Dentre a variedade de metabólitos secundários sintetizados por espécies do gênero *Trichoderma*, destaca-se um grupo de compostos predominantemente a base de carbono, encontrados na fase gasosa, que possuem a capacidade de se disseminar através da atmosfera e do solo, denominados compostos orgânicos voláteis (COVs) (LEE *et al.*, 2016). Esse conjunto de substâncias engloba hidrocarbonetos simples, heterociclos, aldeídos, cetonas, álcoois, fenóis, tioésteres e seus derivados (GUO *et al.*, 2020). Relatos indicam que determinados COVs têm a capacidade de induzir a resistência em plantas ou estimular diretamente o crescimento vegetal (GUO *et al.*, 2019).

O composto volátil conhecido como 6-PP é identificado como um agente químico com potencial volatilidade (YUXIN *et al.*, 2022). Este composto volátil demonstra uma capacidade de alcance amplo no que diz respeito à modulação do crescimento das estruturas radiculares, desencadeamento de respostas de defesa em plantas hospedeiras e controle sobre diversos fungos fitopatogênicos (EL-HASAN *et al.*, 2009).

5.5 Biorremediação

A utilização de *Trichoderma* como agente de biorremediação tem sido relatado por diversos estudos (ZAFRA *et al.*, 2015; VAZQUEZ *et al.*, 2015; SHARMA *et al.*, 2016; SINGH *et al.*, 2018; DIDWANIA *et al.*, 2019; SUN *et al.*, 2019; ZIN *et al.*, 2020; SARAVANAKUMAR *et al.*, 2023).

O uso intensivo de pesticidas e fertilizantes sintéticos na agricultura tem gerado impactos ambientais significativos, particularmente na contaminação de recursos hídricos e do solo. Após sua liberação no ambiente, esses compostos químicos apresentam taxas de degradação variáveis, determinadas por suas características físico-químicas. Contudo, muitos desses produtos possuem baixa degradabilidade, o que permite sua absorção pelas plantas, percolação para camadas mais profundas do solo além da zona radicular, adesão a partículas do solo ou volatilização para a atmosfera.

Recentemente, foi estabelecida a evidência da habilidade de *Trichoderma* em metabolizar uma variedade de pesticidas, conforme demonstrado por ZAFRA *et al.*, (2015) e VAZQUEZ *et al.*, (2015). Esses pesticidas, como o mancozebe e o carbendazim, são comumente empregados na supressão de doenças fúngicas em diversas culturas, abrangendo culturas de grãos, arroz, frutas, vegetais e oleaginosas (SINGH *et al.*, 2018; DIDWANIA *et al.*, 2019).

Devido à ampla utilização de diclorvós (DDVP) na indústria agrícola, a presença excessiva de seus resíduos no solo representa uma ameaça para a saúde humana e os ecossistemas. A exposição aos resíduos de DDVP pode resultar em riscos mortais para os seres humanos, uma vez que inibe a enzima acetilcolinesterase, que regula a atividade do neurotransmissor acetilcolina (SARAVANAKUMAR *et al.*, 2023). Sendo assim, o potencial de biorremediação do DDVP foi identificado por meio de uma cepa *T. atroviride* T23 (SUN *et al.*, 2019). O estudo revelou que a cepa *T. atroviride* T23 possui uma proteína que codifica o tipo TaPon1, desempenhando um papel fundamental na eficiente biodegradação do DDVP. A descoberta dessa hidrolase, representa uma base crucial para uma compreensão abrangente do mecanismo de degradação de pesticidas organofosforados (ZIN *et al.*, 2020).

Inúmeros fungicidas foram introduzidos no mercado, demonstrando eficácia no combate a doenças que afetam culturas de hortaliças e frutas. Entre eles, o carbendazim, um fungicida sistêmico, amplamente utilizado para controlar doenças transmitidas pelo solo causadas por uma variedade de fungos fitopatogênicos. No entanto, esse composto foi identificado como um contaminante em solos agrícolas. As espécies de *Trichoderma*, nomeadamente *T. harzianum*, *T. viride* e *T. atroviride*, demonstraram notável capacidade como agentes de biorremediação do carbendazim. Em uma análise, dentro de um período de apenas cinco dias, o *T. harzianum* conseguiu degradar cerca de 85% do carbendazim, enquanto as outras duas espécies de *Trichoderma* degradaram entre 20% e 50% desse fungicida (SHARMA *et al.*, 2016).

Os hidrocarbonetos policíclicos aromáticos (HPA) representam uma das preocupações ambientais mais significativas, devido às suas propriedades tóxicas, persistentes e à capacidade de bioacumulação. HPAs sintéticos, como o fenantreno, o pireno e o benzo[a]pireno, são frequentemente empregados em pesticidas. Progressos recentes na capacidade de biorremediação por parte de *T. asperellum* H15 foram relatados (ZAFRA *et al.*, 2015). O estudo revelou que o *T. asperellum* H15 demonstrou ser eficaz na biodegradação de HPAs no solo, graças à sua notável tolerância a altas concentrações desses compostos. De fato, foi evidenciado que esta cepa foi capaz de degradar benzo[a]pireno, pireno e fenantreno em até 81%, 63% e

74%, respectivamente, em solos contaminados com PAHs. Esse processo de degradação foi associado a atividades enzimáticas de catecol 1,2-dioxigenase, lacase e peroxidase desempenhando um papel crucial na degradação de HPAs pelo *T. asperellum* (ZAFRA *et al.*, 2015).

6 MANEJO DE *TRICHODERMA*

6.1 Multiplicação e produção de inóculo de *Trichoderma*

Formulações de microrganismos promotores de crescimento vegetal desempenham um papel crucial na preservação da viabilidade dos esporos, micélios e conídios de *Trichoderma* em condições ambientais adversas, abrangendo variações de temperatura, pH, exposição a produtos químicos, radiações e umidade (ASAD, 2021). Uma das principais limitações associadas à aplicação de *Trichoderma* é a sua produção em larga escala. Em estudos anteriores, pesquisadores têm explorado diferentes substratos e técnicas para a ampliação e inoculação massiva de *Trichoderma*, sendo que tais abordagens podem ser caracterizadas de diversas maneiras (SABALPARA, 2014). *Trichoderma* é capaz de produzir três tipos de propágulos: hifas, clamidósporos e conídios (PAPAYIZAS, 1985). Dentre esses propágulos, as hifas representam a forma predominante de disseminação de *Trichoderma*, no entanto, é importante ressaltar que as hifas não são tolerantes à desidratação, resultando na perda de viabilidade durante esse processo. Em vista disso, clamidósporos e conídios têm sido amplamente empregados como ingredientes ativos na formulação da maioria dos produtos baseados nesse fungo (PANAHIANO *et al.*, 2012). Os fungos do gênero *Trichoderma* têm a capacidade de serem produzidos por fermentação líquida ou fermentação sólida. Em ambos os métodos, o fator crítico reside na otimização dos custos dos materiais de substrato para alcançar o rendimento máximo. Esses materiais podem ser obtidos a partir de uma variedade de fontes, incluindo resíduos de culturas, resíduos de gado, resíduos industriais e qualquer material orgânico economicamente viável para o cultivo deste fungo (PANAHIANO *et al.*, 2012).

A fermentação em estado sólido envolve a utilização de substratos de matriz sólida, como grãos, matéria orgânica e resíduos agrícolas. Em estudos o sorgo e o trigo foram empregados como substratos sólidos para a produção em larga escala de *T. viride* (BHAGATE *et al.*, 2010). Resíduos lignocelulósicos, como farelo de trigo, bagaço de cana e sabugo de milho, são alternativas de baixo custo e ecologicamente sustentáveis para o crescimento de fungos, reduzindo custos operacionais e permitindo a produção eficiente de enzimas com aplicações industriais, aumentando a viabilidade econômica do processo. Além disso, o milho

demonstrou ser um substrato bem-sucedido na produção em larga escala de *T. harzianum*, utilizando a técnica de fermentação (PRAMOD *et al.*, 2009).

Já a fermentação em estado líquido (submersa) é frequentemente utilizada para a produção em larga escala de cepas fúngicas de *Trichoderma*, com foco na produção de esporos (WAGHUNDE *et al.*, 2016). Esse procedimento é aplicado em processos que envolvem a utilização de materiais solúveis em água para o crescimento microbiano (KUMAR *et al.*, 2014).

Nesse contexto, o fator subsequente a considerar na produção em massa de fungos do gênero *Trichoderma* é o armazenamento dos produtos. Em geral, os produtos são armazenados a temperaturas abaixo de 4 graus Celsius, e o período de conservação desses produtos é inferior a um ano. Portanto, o ciclo de produção precisa ser repetido anualmente. Um dos métodos de produção desses fungos envolve o uso de composto orgânico, o que melhora o desempenho dos *Trichoderma* quando aplicados em associação com esse material composto (PANAHIANO *et al.*, 2012).

6.2 Formulações de inóculos

A maioria dos fungos do gênero dos *Trichoderma* é categorizado como um fungo mesofílico, o que significa que ele compartilha a mesma temperatura ótima de crescimento com a maioria das espécies (COOKE *et al.*, 1993). Sua faixa de tolerância às temperaturas indica que condições de baixas temperaturas no inverno, outono e primavera podem ter um impacto adverso em seu crescimento e, por conseguinte, em sua eficácia como agente de biocontrole (KREDICS *et al.*, 2003). Se aplicado durante esses períodos, é provável que o *Trichoderma* não consiga conferir proteção eficaz contra doenças causadas por cepas de fungos patogênicos de plantas adaptadas ao frio.

Geralmente, as espécies do gênero apresentam um ótimo crescimento em pH entre 4 e 6,5, com apenas algumas espécies demonstrando capacidade de sobreviver a níveis de pH abaixo de 3 (KUBICEK-PRANZ *et al.*, 1998).

Trichoderma demonstrou competência em utilizar uma variada gama de compostos como fontes únicas de carbono e nitrogênio. De maneira geral, os fungos são conhecidos por sua capacidade de utilizar diversos compostos orgânicos como fontes de carbono. Aproximadamente a metade do peso seco das células fúngicas é constituída por carbono, o que evidencia a significativa importância desempenhada pelos compostos de carbono no contexto intracelular (MOORE-LANDECKER *et al.*, 1972). Para além da glicose, uma diversidade de outros açúcares podem atuar como fontes de carbono para os fungos, sendo que a faixa de

preferência por um determinado açúcar provavelmente está associada à disponibilidade de distintas fontes de carbono no ambiente habitual da espécie em questão (CARLIE *et al.*, 2001).

6.3 Relatos de forma de inoculação

Uma das modalidades de aplicação dos *Trichoderma* envolve o tratamento de sementes e mudas. A prática de tratamento de sementes com agentes de biocontrole é reconhecida como um método eficaz na mitigação de patógenos transmitidos pelo solo por meio das sementes. O processo de umedecimento prévio das sementes, seguido pelo tratamento com *Trichoderma* e a subsequente mistura das sementes tratadas em um recipiente, tem demonstrado a capacidade de aprimorar a resistência das plantas (BERLANAS, 2018). Quando sementes foram tratadas com *Trichoderma* e logo após expostas a estresses fisiológicos, bióticos ou abióticos obteve resposta positiva ao tratamento (MASTOURI *et al.*, 2010).

Já o tratamento diretamente no solo, tem se mostrado mais eficaz para o manejo de doenças transmitidas na rizosfera (KUMAR *et al.*, 2014). A colonização pode ser ampliada mediante a aplicação do fungo, juntamente com materiais orgânicos, tais como composto de esterco, pó de nim e/ou vermicomposto. A incorporação de *T. harzianum* tanto no solo de viveiro como no solo após o transplante, resultou na diversificação da comunidade microbiana, exercendo um controle substancial sobre a incidência da murcha de *Fusarium* em plantas de pepino (CHEN *et al.*, 2012).

A aplicação de *T. viride* no solo demonstrou eficácia na supressão dos impactos associados à podridão do caule, à podridão de plântulas e à podridão radicular na cultura da juta (SRIVASTAVA *et al.*, 2010).

Outra forma de aplicação dos *Trichoderma* é a aplicação foliar. Espécies com capacidade de suprimir muitos fungos fitopatogênicos também são importantes aliados para reduzir as doenças das partes foliares da planta. A aplicação foliar é predominantemente empregada com o propósito de suprimir o desenvolvimento do mofo cinzento, originado por infecções de *Botrytis cinerea*, e para combater o oídio em várias culturas, além de contribuir para a extensão da durabilidade das uvas por meio do controle do míldio (SAWANT, 2014). A aplicação foliar de *Trichoderma* demonstra um impacto positivo nos parâmetros da acidez titulável, pH e condutividade elétrica dos frutos, resultando em uma melhoria na qualidade dos tomates (PALACIOS *et al.*, 2019).

6.4 Estudos comparando métodos de inoculação

A aplicação de inóculos no solo ou na superfície da planta demanda uma significativa quantidade do produto a fim de contrabalançar o efeito de diluição. Em contrapartida, o revestimento de sementes tem se demonstrado como um método eficaz e mais econômico para a introdução de fungos endofíticos na rizosfera (TAVARES *et al.*, 2013). No entanto, a eficácia do revestimento de sementes com microrganismos benéficos varia consideravelmente em relação à concentração de propágulos presentes na superfície da semente. Essa variabilidade pode ser contornada no caso de inoculantes de *Trichoderma*, uma vez que a quantidade de propágulos pode alcançar até $4 \cdot 10^{10}$ UFC g⁻¹ (LUIGI *et al.*, 2019).

Diversas formas de inoculação podem ser eficientes, dependendo do objetivo específico da aplicação do fungo. Estudos indicam que quando os inóculos de isolados de *T. harzianum* e *T. viride* foram aplicados no solo, houve uma redução significativa da formação de galhas nas raízes, ovos e juvenis do solo de *Meloidogyne Javanica*, que é um nematóide parasita de plantas. Estudo esse que verificou os efeitos de quatro densidades de inóculos na eficácia de biocontrole (AL-HAZMI *et al.*, 2016). Outro estudo mostrou a capacidade de colonização dos *Trichoderma* não apenas nos tecidos na área de inoculação, mas também colonizaram tecidos distantes como caules, plúmulas e folhas, ponto importante no controle de doenças do cacau (BAILEY *et al.*, 2008). Outra pesquisa avaliou o efeito de *T. asperellum*, *T. harzianum* e *T. longibrachiatum* quando inoculados em sementes com esporos em suspensão ou em pó para o biocotrole da podridão da espiga do milho, onde foram obtidos resultados significativos com redução de 5,50 %, onde se destacou a produtividade do *T. asperellum* com uma produtividade média de 50 espigas em uma área de 16 m² de 4,904 kg, e controle de 4,448 kg (ARISPE-VÁZQUEZ *et al.*, 2023).

6.5 Duração do efeito da aplicação

O verdadeiro propósito da aplicação de *Trichoderma* e sua eficácia estão intimamente correlacionados com sua habilidade de proliferação e estabelecimento em um ambiente específico, bem como com sua persistência e o período requerido para uma ação eficaz (SAGAR *et al.*, 2020).

Em um estudo que investigou a inoculação de *T. atroviride* nas folhas de morangos, observou-se que as densidades populacionais das conídias de *T. atroviride* exibiram uma diminuição acentuada durante a primeira semana subsequente à inoculação. A população fúngica evidenciou uma diminuição constante até o décimo quinto dia após a aplicação (LONGA *et al.*, 2008).

Esses estudos estão de acordo com os relatados por FREEMAN *et al.* (2004), para *T. harzianum* T39. A análise da sobrevivência do fungo nas folhas demonstra que, enquanto um fungo saprofítico comum do solo, *T. atroviride* pode manter sua viabilidade por alguns dias, contudo, não apresenta capacidade para se desenvolver como epífita. Pensando nisso, em situações diversas, é factível explorar a utilização deste organismo para fins de biocontrole no filoplano, através da implementação de aplicações repetidas, visando manter uma elevada concentração do inóculo nas folhas (LONGA *et al.*, 2008).

Em outra pesquisa com inoculação no solo, o fungo foi capaz de sobreviver até o final do experimento que durou por 45 dias, conforme indicado por sua recuperação em placas de diluição dos solos estéreis e não estéreis (LONGA *et al.*, 2008). Sendo assim, o *T. atroviride* demonstra a capacidade de estabelecer-se em diversos tipos e características distintas da rizosfera. A viabilidade do fungo no solo é nitidamente influenciada pela esterilização do ambiente em conformidade com resultados previamente documentados (CORDIER *et al.*, 2007). A diminuição observada em solos não esterilizados provavelmente se relaciona à presença de competidores em ambientes naturais. Comportamento análogo em solo esterilizado também foi constatado nas populações de *T. harzianum*, que demonstram uma expansão mais acelerada sob condições axênicas em comparação com solos não esterilizados (BAE *et al.*, 2005).

7 CONCLUSÃO

Os fungos *Trichoderma* apresentam múltiplas funções na rizosfera e no tecido vegetal, propiciando potencial de uso como insumo sustentável na produção agrícola.

Eles oferecem uma variedade de efeitos benéficos como a produção de 6-pentil-2H-pirran-2-ona (6-PP) que promove o crescimento das plantas e regula a arquitetura das raízes. A inoculação do fungo também aumenta o número de raízes laterais e o comprimento das raízes, além de melhorar a germinação das sementes e o desenvolvimento das mudas. Adicionalmente, esses fungos produzem ácido harziânico e ácido abscísico, substâncias que contribuem para o biocontrole da doença da podridão radicular, entre outras, fortalecendo ainda mais a saúde e a produtividade das plantas.

Esses fungos tem habilidade de explorar recursos da rizosfera e colonizar o tecido vegetal, compreendendo um agente de modificação da rizosfera com potencial de manejo para melhoria do sistema produtivo. Com isso, tem sido utilizado em diversas formulações na

agricultura, principalmente para promover o crescimento das plantas e aumentar o rendimento nas colheitas.

Ainda há muito a ser investigado em relação à aplicação de formulações baseadas em *Trichoderma* e suas interações moleculares com os hospedeiros e outros microrganismos. O uso de consórcios de microrganismos na inoculação, assim como o desenvolvimento de novas e mais eficientes formulações de inóculos para aplicação em larga escala, são áreas que necessitam de exploração aprofundada em pesquisas futuras.

Embora os benefícios do *Trichoderma* sejam amplamente documentados, ainda há uma necessidade significativa de estudos adicionais para entender melhor como diferentes nutrientes influenciam a eficácia e a interação do fungo com as plantas. Investigar esses aspectos pode levar a recomendações mais precisas para a sua aplicação em sistemas agrícolas, otimizando seu potencial para promover um crescimento saudável e sustentável das plantas.

REFERÊNCIAS

ABDULLAH, Nur Syafikah et al. Harnessing *Trichoderma* in agriculture for productivity and sustainability. **Agronomy**, v. 11, n. 12, p. 2559, 2021.

ABREU, L.M. and PFENNING, L.H., 2019. O gênero *Trichoderma* In: M.C. MEYER, S.M. MAZARO and J.C. SILVA, eds. *Trichoderma: uso na agricultura* Brasília: **EMBRAPA**, pp. 163-179.

ALFIKY, Alsayed; WEISSKOPF, Laure. Deciphering *Trichoderma*–plant–pathogen interactions for better development of biocontrol applications. **Journal of Fungi**, v. 7, n. 1, p. 61, 2021.

ALVES, Gabriel Sousa et al. Fungal endophytes inoculation improves soil nutrient availability, arbuscular mycorrhizal colonization and common bean growth. **Rhizosphere**, v. 18, p. 100330, 2021.

AL-HAZMI, Ahmad Saad; TARIQJAVEED, Muhammad. Effects of different inoculum densities of *Trichoderma harzianum* and *Trichoderma viride* against *Meloidogyne javanica* on tomato. **Saudi Journal of Biological Sciences**, v. 23, n. 2, p. 288-292, 2016.

AMIRA, Maroua Ben et al. Fungal X-intrinsic protein aquaporin from *Trichoderma atroviride*: structural and functional considerations. **Biomolecules**, v. 11, n. 2, p. 338, 2021.

AN, Zhengzhen; ZHAO, Yue; ZHANG, Yanfei. Mineral exploration and the green transition: Opportunities and challenges for the mining industry. **Resources Policy**, v. 86, p. 104263, 2023.

ARISPE-VÁZQUEZ, José Luis et al. The Beneficial Effect of *Trichoderma* spp. in Seed Treatment of Four Maize (*Zea mays* L.) Genotypes. **American Journal of Plant Sciences**, v. 14, n. 6, p. 625-637, 2023.

ARORA, Naveen Kumar. Impact of climate change on agriculture production and its sustainable solutions. **Environmental Sustainability**, v. 2, n. 2, p. 95-96, 2019.

ASAD, Saeed Ahmad. Mechanisms of action and biocontrol potential of *Trichoderma* against fungal plant diseases-A review. **Ecological Complexity**, v. 49, p. 100978, 2022.

AZEVEDO, L. C. B., Bertini, S. C. B., Ferreira, A. S., Rodovalho, N. S., Ferreira, L. F. R., & Kumar, A. (2024). Microbial contribution to the carbon flux in the soil: A literature review. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, 48, e0230065.

BADER, Araceli Natalia et al. Efficient saccharification of microalgal biomass by *Trichoderma harzianum* enzymes for the production of ethanol. **Algal research**, v. 48, p. 101926, 2020.

BAE, Y. S.; KNUDSEN, Guy R. Soil microbial biomass influence on growth and biocontrol efficacy of *Trichoderma harzianum*. **Biological Control**, v. 32, n. 2, p. 236-242, 2005.

BAILEY, B. A. et al. Antibiosis, mycoparasitism, and colonization success for endophytic *Trichoderma* isolates with biological control potential in *Theobroma cacao*. **Biological control**, v. 46, n. 1, p. 24-35, 2008.

BARON, Noemi Carla; RIGOBELLO, Everlon Cid. Endophytic fungi: a tool for plant growth promotion and sustainable agriculture. **Mycology**, v. 13, n. 1, p. 39-55, 2022.

BENDER, S. Franz; WAGG, Cameron; VAN DER HEIJDEN, Marcel GA. An underground revolution: biodiversity and soil ecological engineering for agricultural sustainability. **Trends in ecology & evolution**, v. 31, n. 6, p. 440-452, 2016.

BENÍTEZ, Tahía et al. Biocontrol mechanisms of *Trichoderma* strains. **International microbiology**, v. 7, n. 4, p. 249-260, 2004.

BERLANAS, C et al. Effect of white mustard cover crop residue, soil chemical fumigation and *Trichoderma* spp. root treatment on black-foot disease control in grapevine. **Pest Management Science**, v. 74, n. 12, p. 2864-2873, 2018.

BHAGAT, Deepti et al. Evaluate the suitability of locally available substrates for mass multiplication of cellulolytic fungi and bacteria. **Journal of Plant Disease Sciences**, v. 5, n. 1, p. 27-29, 2010.

BHANDARI, Sagar et al. An overview of multifaceted role of *Trichoderma* spp. for sustainable agriculture. **Archives of Agriculture and Environmental Science**, v. 6, n. 1, p. 72-79, 2021.

- BHANTANA, Parashuram et al. Arbuscular mycorrhizal fungi and its major role in plant growth, zinc nutrition, phosphorous regulation and phytoremediation. **Symbiosis**, v. 84, p. 19-37, 2021.
- CAI, Feng et al. Harzianolide, a novel plant growth regulator and systemic resistance elicitor from *Trichoderma harzianum*. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 73, p. 106-113, 2013.
- CAI, Feng et al. The current state of *Trichoderma* taxonomy and species identification. In: *Advances in Trichoderma Biology for Agricultural Applications*. Cham: **Springer International Publishing**, 2022. p. 3-35.
- CARILLO, Petronia et al. Application of *Trichoderma harzianum*, 6-pentyl- α -pyrone and plant biopolymer formulations modulate plant metabolism and fruit quality of plum tomatoes. **Plants**, v. 9, n. 6, p. 771, 2020.
- CARLILE, M.J, Watkinson, S.C. and Gooday, G.W., 2001. The Fungi, pp. 85-184. **Academic Press**, London.
- CARRO-HUERGA, Guzmán et al. The influence of temperature on the growth, sporulation, colonization, and survival of *Trichoderma* spp. in grapevine pruning wounds. **Agronomy**, v. 11, n. 9, p. 1771, 2021.
- CHAVERRI, Priscila et al. *Hypocrea/Trichoderma*: species with conidiophore elongations and green conidia. **Mycologia**, v. 95, n. 6, p. 1100-1140, 2003.
- CHANDINI, Kumar R.; KUMAR, Ravendra; PRAKASH, Om. The impact of chemical fertilizers on our environment and ecosystem; 2019.
- CHUI, Michael et al. The bio revolution: Innovations transforming economies, societies, and our lives. In: *Augmented Education in the Global Age*. **Routledge**, 2023. p. 48-74.
- COMITE, Ernesto et al. Bioformulations with beneficial microbial consortia, a bioactive compound and plant biopolymers modulate sweet basil productivity, photosynthetic activity and metabolites. **Pathogens**, v. 10, n. 7, p. 870, 2021.
- CONTRERAS-CORNEJO, Hexon Angel et al. *Trichoderma virens*, a plant beneficial fungus, enhances biomass production and promotes lateral root growth through an auxin-dependent mechanism in Arabidopsis. **Plant physiology**, v. 149, n. 3, p. 1579-1592, 2009.
- CONTRERAS-CORNEJO, Hexon Angel et al. Mitogen-activated protein kinase 6 and ethylene and auxin signaling pathways are involved in Arabidopsis root-system architecture alterations by *Trichoderma atroviride*. **Molecular Plant-Microbe Interactions**, v. 28, n. 6, p. 701-710, 2015.
- CONTRERAS-CORNEJO, Hexon Angel et al. *Trichoderma* modulates stomatal aperture and leaf transpiration through an abscisic acid-dependent mechanism in Arabidopsis. **Journal of Plant Growth Regulation**, v. 34, p. 425-432, 2015.

CONTRERAS-CORNEJO, Hexon Angel et al. Ecological functions of *Trichoderma spp.* and their secondary metabolites in the rhizosphere: interactions with plants. **FEMS microbiology ecology**, v. 92, n. 4, p. 036, 2016.

CONTRERAS-CORNEJO, Hexon Angel et al. Mechanisms for plant growth promotion activated by *Trichoderma* in natural and managed terrestrial ecosystem. **Microbiological Research**, p. 127621, 2024.

COPPOLA, Mariangela et al. *Trichoderma atroviride* P1 colonization of tomato plants enhances both direct and indirect defense barriers against insects. **Frontiers in physiology**, v. 10, p. 813, 2019.

CORDIER, Christelle et al. SCAR-based real time PCR to identify a biocontrol strain (T1) of *Trichoderma atroviride* and study its population dynamics in soils. **Journal of microbiological methods**, v. 68, n. 1, p. 60-68, 2007.

DACCÒ, Chiara et al. *Trichoderma*: Evaluation of its degrading abilities for the bioremediation of hydrocarbon complex mixtures. **Applied Sciences**, v. 10, n. 9, p. 3152, 2020.

DE PALMA, Monica et al. Transcriptome modulation by the beneficial fungus *Trichoderma longibrachiatum* drives water stress response and recovery in tomato. **Environmental and Experimental Botany**, v. 190, p. 104588, 2021.

DEL CARMEN OROZCO-MOSQUEDA, Ma et al. Rhizobiome engineering: Unveiling complex rhizosphere interactions to enhance plant growth and health. **Microbiological Research**, v. 263, p. 127137, 2022.

DIDWANIA, Nidhi et al. Bio-intensive approaches in the management of fungal diseases of oil yielding crops. **Management**, v. 333, p. 356, 2019.

DUTTA, Pranab et al. Molecular interaction between plants and *Trichoderma* species against soil-borne plant pathogens. **Frontiers in Plant Science**, v. 14, p. 1145715, 2023.

EJERSA, Mulugeta Tufa. Causes of land degradation and its impacts on agricultural productivity: A review. **International Journal of Research and Innovations in Earth Science**, v. 8, n. 3, p. 67-73, 2021.

EL-HASAN, Abbas; BUCHENAUER, Heinrich. Actions of 6-pentyl-alpha-pyrone in controlling seedling blight incited by *Fusarium moniliforme* and inducing defence responses in maize. **Journal of phytopathology**, v. 157, n. 11-12, p. 697-707, 2009.

EL-SHETEHY, Mohamed et al. Silica nanoparticles enhance disease resistance in Arabidopsis plants. **Nature Nanotechnology**, v. 16, n. 3, p. 344-353, 2021.

ESTRADA-RIVERA, Magnolia et al. *Trichoderma* histone deacetylase HDA-2 modulates multiple responses in Arabidopsis. **Plant physiology**, v. 179, n. 4, p. 1343-1361, 2019.

EZEOKOLI, Obinna T. et al. Arbuscular mycorrhizal fungal community differentiation along a post-coal mining reclamation chronosequence in South Africa: A potential indicator of ecosystem recovery. **Applied Soil Ecology**, v. 147, p. 103429, 2020.

FIorentino, Nunzio et al. *Trichoderma*-based biostimulants modulate rhizosphere microbial populations and improve N uptake efficiency, yield, and nutritional quality of leafy vegetables. **Frontiers in plant science**, v. 9, p. 743, 2018.

Freeman, Stanley et al. *Trichoderma* biocontrol of *Colletotrichum acutatum* and *Botrytis cinerea* and survival in strawberry. **European Journal of Plant Pathology**, v. 110, p. 361-370, 2004.

GAJERA, Harsukh et al. Molecular mechanism of *Trichoderma* as bio-control agents against phytopathogen system—a review. *Curr. Res. Microbiol. Biotechnol.*, v. 1, n. 4, p. 133-142, 2013.

GAL-HEMED, Inbal et al. Marine isolates of *Trichoderma spp.* as potential halotolerant agents of biological control for arid-zone agriculture. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 77, n. 15, p. 5100-5109, 2011.

GAO, Canhong et al. The integration of bio and organic fertilizers improve plant growth, grain yield, quality and metabolism of hybrid maize (*Zea mays* L.). **Agronomy**, v. 10, n. 3, p. 319, 2020.

GARNICA-VERGARA, Amira et al. The volatile 6-pentyl-2H-pyran-2-one from *Trichoderma atroviride* regulates *Arabidopsis thaliana* root morphogenesis via auxin signaling and ETHYLENE INSENSITIVE 2 functioning. **New Phytologist**, v. 209, n. 4, p. 1496-1512, 2016.

GUO, Yuan et al. *Trichoderma* species differ in their volatile profiles and in antagonism toward ectomycorrhiza *Laccaria bicolor*. **Frontiers in microbiology**, v. 10, p. 891, 2019.

GUO, Yuan et al. Sniffing fungi—phenotyping of volatile chemical diversity in *Trichoderma* species. **New Phytologist**, v. 227, n. 1, p. 244-259, 2020.

GUZMÁN-GUZMÁN, Paulina et al. *Trichoderma* species: Our best fungal allies in the biocontrol of plant diseases—A review. **Plants**, v. 12, n. 3, p. 432, 2023.

HALIFU, Saiyaremu et al. Effects of two *Trichoderma* strains on plant growth, rhizosphere soil nutrients, and fungal community of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* annual seedlings. **Forests**, v. 10, n. 9, p. 758, 2019.

HARMAN, Gary E. et al. *Trichoderma* species—opportunistic, avirulent plant symbionts. **Nature reviews microbiology**, v. 2, n. 1, p. 43-56, 2004.

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, n. 1, p. 4-10, 2003.

INTANA, Warin; KHEAWLENG, Suchawadee; SUNPAPAO, Anurag. *Trichoderma asperellum* T76-14 released volatile organic compounds against postharvest fruit rot in muskmelons (*Cucumis melo*) caused by *Fusarium incarnatum*. **Journal of Fungi**, v. 7, n. 1, p. 46, 2021.

JAPANIS, Feodora Grace et al. The Impact of *Trichoderma spp.* on Agriculture and Their Identification. **Malaysian Applied Biology**, v. 51, n. 6, p. 1-15, 2022.

JAROSZUK-ŚCISEŁ, Jolanta et al. Phytohormones (auxin, gibberellin) and ACC deaminase in vitro synthesized by the mycoparasitic *Trichoderma* DEMTkZ3A0 strain and changes in the level of auxin and plant resistance markers in wheat seedlings inoculated with this strain conidia. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 20, n. 19, p. 4923, 2019.

JOHN, Rojan P. et al. Mycoparasitic *Trichoderma viride* as a biocontrol agent against *Fusarium oxysporum* f. sp. adzuki and *Pythium arrhenomanes* and as a growth promoter of soybean. **Crop protection**, v. 29, n. 12, p. 1452-1459, 2010.

KLERKX, Laurens; JAKKU, Emma; LABARTHE, Pierre. A review of social science on digital agriculture, smart farming and agriculture 4.0: New contributions and a future research agenda. **NJAS-Wageningen journal of life sciences**, v. 90, p. 100315, 2019.

KREDICS, László et al. In vitro water activity and pH dependence of mycelial growth and extracellular enzyme activities of *Trichoderma* strains with biocontrol potential. **Journal of Applied Microbiology**, v. 96, n. 3, p. 491-498, 2004.

KUBICEK, Christian P. et al. Evolution and comparative genomics of the most common *Trichoderma* species. **BMC genomics**, v. 20, p. 1-24, 2019.

KUBICEK-PRANZ, E. M. Nutrition, cellular structure and basic metabolic pathways in *Trichoderma* and *Gliocladium*. **Trichoderma and Gliocladium** Volume, p. 95, 1998.

KUMAR, Ashish et al. Effect of *Trichoderma spp.* in plant growth promotion in chilli. **Int. J. Curr. Microbiol. Appl. Sci**, v. 8, p. 1574-1581, 2019.

KUMAR, Sanjeev; THAKUR, Manibhushan; RANI, Archana. *Trichoderma*: Mass production, formulation, quality control, delivery and its scope in commercialization in India for the management of plant diseases. **African journal of agricultural research**, v. 9, n. 53, p. 3838-3852, 2014.

LADHA, Jagdish K. et al. Biological nitrogen fixation and prospects for ecological intensification in cereal-based cropping systems. **Field Crops Research**, v. 283, p. 108541, 2022.

LANZUISE, Stefania et al. Combined biostimulant applications of *Trichoderma spp.* with fatty acid mixtures improve biocontrol activity, horticultural crop yield and nutritional quality. **Agronomy**, v. 12, n. 2, p. 275, 2022.

LEE, Samantha et al. Volatile organic compounds emitted by *Trichoderma* species mediate plant growth. **Fungal biology and biotechnology**, v. 3, p. 1-14, 2016.

LEI, Z. H. A. O.; ZHANG, Ya-qing. Effects of phosphate solubilization and phytohormone production of *Trichoderma asperellum* Q1 on promoting cucumber growth under salt stress. **Journal of Integrative Agriculture**, v. 14, n. 8, p. 1588-1597, 2015.

LOC, Nguyen Hoang et al. Characterisation and antifungal activity of extracellular chitinase from a biocontrol fungus, *Trichoderma asperellum* PQ34. **Mycology**, v. 11, n. 1, p. 38-48, 2020.

LOIZOU, Efstratios et al. The role of agriculture as a development tool for a regional economy. **Agricultural Systems**, v. 173, p. 482-490, 2019.

LONGA, Claudia Maria Oliveira; PERTOT, Ilaria; TOSI, Solveig. Ecophysiological requirements and survival of a *Trichoderma atroviride* isolate with biocontrol potential. **Journal of Basic Microbiology**, v. 48, n. 4, p. 269-277, 2008.

LORITO, Matteo et al. Genes from mycoparasitic fungi as a source for improving plant resistance to fungal pathogens. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 95, n. 14, p. 7860-7865, 1998.

LUCINI, Luigi et al. Inoculation of *Rhizoglyphus irregularis* or *Trichoderma atroviride* differentially modulates metabolite profiling of wheat root exudates. **Phytochemistry**, v. 157, p. 158-167, 2019.

MACÍAS-RODRÍGUEZ, Lourdes et al. The interactions of *Trichoderma* at multiple trophic levels: Inter-kingdom communication. **Microbiological Research**, v. 240, p. 126552, 2020.

MASTOURI, Fatemeh; BJÖRKMAN, Thomas; HARMAN, Gary E. Seed treatment with *Trichoderma harzianum* alleviates biotic, abiotic, and physiological stresses in germinating seeds and seedlings. **Phytopathology**, v. 100, n. 11, p. 1213-1221, 2010.

MEHMOOD, Arshad et al. Fungal quorum-sensing molecules and inhibitors with potential antifungal activity: a review. **Molecules**, v. 24, n. 10, p. 1950, 2019.

MENDES, Gilberto O. et al. Fungal rock phosphate solubilization using sugarcane bagasse. **World Journal of Microbiology and Biotechnology**, v. 29, p. 43-50, 2013.

MENDOZA-MENDOZA, Artemio et al. Molecular dialogues between *Trichoderma* and roots: role of the fungal secretome. **Fungal Biology Reviews**, v. 32, n. 2, p. 62-85, 2018.

MONTE, Enrique; BETTIOL, Wagner; HERMOSA, Rosa. *Trichoderma* e seus mecanismos de ação para o controle de doenças de plantas. *Trichoderma: uso na agricultura*. Brasília: **Embrapa**, p. 181-199, 2019.

MONTE, Enrique. The sophisticated evolution of *Trichoderma* to control insect pests. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 120, n. 12, p. e2301971120, 2023.

MONTERO-BARRIENTOS, Marta et al. Transgenic expression of the *Trichoderma harzianum* hsp70 gene increases Arabidopsis resistance to heat and other abiotic stresses. **Journal of plant physiology**, v. 167, n. 8, p. 659-665, 2010.

MONTERO-BARRIENTOS, M. et al. Functional analysis of the *Trichoderma harzianum* nox1 gene, encoding an NADPH oxidase, relates production of reactive oxygen species to specific biocontrol activity against *Pythium ultimum*. **Applied and environmental microbiology**, v. 77, n. 9, p. 3009-3016, 2011.

MOORE-LANDECKER, Elizabeth et al. Fundamentals of the fungi. **Fundamentals of the fungi.**, 1972.

MORENO-RUIZ, Dubraska et al. Chemotropism assays for plant symbiosis and mycoparasitism related compound screening in *Trichoderma atroviride*. **Frontiers in microbiology**, v. 11, p. 601251, 2020.

NASEBY, D. C.; PASCUAL, J. A.; LYNCH, J. M. Effect of biocontrol strains of *Trichoderma* on plant growth, *Pythium ultimum* populations, soil microbial communities and soil enzyme activities. **Journal of Applied Microbiology**, v. 88, n. 1, p. 161-169, 2000.

NEUE, Heinz-Ulrich. Methane emission from rice fields. **Bioscience**, v. 43, n. 7, p. 466-474, 1993.

NIETO-JACOBO, Maria F. et al. Environmental growth conditions of *Trichoderma spp.* affects indole acetic acid derivatives, volatile organic compounds, and plant growth promotion. **Frontiers in plant science**, v. 8, p. 102, 2017.

OLSSON, Ola; PAIK, Christopher. A Western reversal since the Neolithic? The long-run impact of early agriculture. **The Journal of Economic History**, v. 80, n. 1, p. 100-135, 2020.

PALACIOS-TORRES, Rogelio Enrique et al. Effect of foliar application of *Trichoderma* on the quality of tomato fruits grown in different hydroponic substrates. **Folia Horticulturae**, v. 31, n. 2, p. 355-364, 2019.

PANAHIAN, Gh R.; RAHNAMA, K.; JAFARI, M. Mass production of *Trichoderma spp.* and application. **International Research Journal of Applied and Basic Sciences**, v. 3, n. 2, p. 292-298, 2012.

PEDRERO-MÉNDEZ, Alberto et al. Why is the correct selection of *Trichoderma* strains important? The case of wheat endophytic strains of *T. harzianum* and *T. simmonsii*. **Journal of Fungi**, v. 7, n. 12, p. 1087, 2021.

PENUELAS, Josep; COELLO, Fernando; SARDANS, Jordi. A better use of fertilizers is needed for global food security and environmental sustainability. **Agriculture & Food Security**, v. 12, n. 1, p. 1-9, 2023.

PIÑEIRO, Valeria et al. A scoping review on incentives for adoption of sustainable agricultural practices and their outcomes. **Nature Sustainability**, v. 3, n. 10, p. 809-820, 2020.

POVEDA, Jorge. *Trichoderma parareesei* favors the tolerance of rapeseed (*Brassica napus* L.) to salinity and drought due to a chorismate mutase. **Agronomy**, v. 10, n. 1, p. 118, 2020.

- QIAO, Cece et al. Reshaping the rhizosphere microbiome by bio-organic amendment to enhance crop yield in a maize-cabbage rotation system. **Applied Soil Ecology**, v. 142, p. 136-146, 2019.
- RAIHAN, Asif. A review of the global climate change impacts, adaptation strategies, and mitigation options in the socio-economic and environmental sectors. **Journal of Environmental Science and Economics**, v. 2, n. 3, p. 36-58, 2023.
- RAO, Yuxin et al. *Trichoderma atroviride* LZ42 releases volatile organic compounds promoting plant growth and suppressing *Fusarium* wilt disease in tomato seedlings. **BMC microbiology**, v. 22, n. 1, p. 1-12, 2022.
- RIQUELME, Meritxell et al. Fungal morphogenesis, from the polarized growth of hyphae to complex reproduction and infection structures. **Microbiology and Molecular Biology Reviews**, v. 82, n. 2, p. e00068-17, 2018.
- RISOLI, Samuele et al. *Trichoderma*-induced resistance to *Botrytis cinerea* in *Solanum* species: A Meta-Analysis. **Plants**, v. 11, n. 2, p. 180, 2022.
- ROCKSTRÖM, Johan et al. Sustainable intensification of agriculture for human prosperity and global sustainability. **Ambio**, v. 46, p. 4-17, 2017.
- ROUPHAEL, Youssef; COLLA, Giuseppe. Biostimulants in agriculture. **Frontiers in plant science**, v. 11, p. 40, 2020.
- RUBIO, M. Belén et al. Identifying beneficial qualities of *Trichoderma parareesei* for plants. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 80, n. 6, p. 1864-1873, 2014.
- SABALPARA, A. N. et al. Mass multiplication of biopesticides at farm level. *J. Mycol. Plant Pathol*, v. 44, n. 1, p. 1-5, 2014.
- SAMUELS, Gary J. *Trichoderma*: systematics, the sexual state, and ecology. **Phytopathology**, v. 96, n. 2, p. 195-206, 2006.
- SANGEETHA, Jeyabalan et al. (Ed.). *Organic Farming for Sustainable Development*. **CRC Press**, 2022.
- SARAVANAKUMAR, Kandasamy et al. Cellular metabolism and health impacts of dichlorvos: Occurrence, detection, prevention, and remedial strategies-A review. **Environmental Research**, p. 117600, 2023.
- SAWANT, Indu S. *Trichoderma*-foliar pathogen interactions. **The Open Mycology Journal**, v. 8, n. 1, 2014.
- SHARMA, PRATIBHA et al. Use of *Trichoderma spp.* in biodegradation of Carbendazim. **Indian Journal of Agricultural Sciences**, v. 86, n. 7, p. 891-894, 2016.
- SHORESH, Michal; HARMAN, Gary E.; MASTOURI, Fatemeh. Induced systemic resistance and plant responses to fungal biocontrol agents. **Annual review of phytopathology**, v. 48, p. 21-43, 2010.

SILLETTI, Silvia et al. Biostimulant activity of *Azotobacter chroococcum* and *Trichoderma harzianum* in durum wheat under water and nitrogen deficiency. **Agronomy**, v. 11, n. 2, p. 380, 2021.

SINGH, Akansha et al. Review on plant-*Trichoderma*-pathogen interaction. **International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences**, v. 7, n. 2, p. 2382-2397, 2018.

SINGH, Raghvendra Pratap; HANDA, Rahul; MANCHANDA, Geetanjali. Nanoparticles in sustainable agriculture: An emerging opportunity. **Journal of Controlled Release**, v. 329, p. 1234-1248, 2021.

SINGH, Dinesh; SHARMA, R. R. Postharvest diseases of fruits and vegetables and their management. In: Postharvest disinfection of fruits and vegetables. **Academic Press**, 2018. p. 1-52.

SMITH, Sally E.; READ, David J. Mycorrhizal symbiosis. **Academic press**, 2010.

SOLANKI, Manoj Kumar et al. From concept to reality: Transforming agriculture through innovative rhizosphere engineering for plant health and productivity. **Microbiological Research**, p. 127553, 2024.

SOOD, Monika et al. *Trichoderma*: The “secrets” of a multitalented biocontrol agent. **Plants**, v. 9, n. 6, p. 762, 2020.

SRIVASTAVA, R. K. et al. Management of Macrophomina disease complex in jute (*Corchorus olitorius*) by *Trichoderma viride*. **Journal of Biological Control**, p. 77-79, 2010.

SUN, Wenli; SHAHRAJABIAN, Mohamad Hesam. The application of arbuscular mycorrhizal fungi as microbial biostimulant, sustainable approaches in modern agriculture. **Plants**, v. 12, n. 17, p. 3101, 2023.

TAVARES, Lizandro Ciciliano et al. Physiological performance of wheat seeds coated with micronutrients. **Journal of Seed Science**, v. 35, p. 28-34, 2013.

TAYLOR, James T. et al. Adhesion as a Focus in *Trichoderma*–Root Interactions. **Journal of Fungi**, v. 8, n. 4, p. 372, 2022.

TUDI, Muyaesaier et al. Agriculture development, pesticide application and its impact on the environment. **International journal of environmental research and public health**, v. 18, n. 3, p. 1112, 2021.

TYŚKIEWICZ, Renata et al. *Trichoderma*: The current status of its application in agriculture for the biocontrol of fungal phytopathogens and stimulation of plant growth. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 23, n. 4, p. 2329, 2022.

VARGAS, Walter A. et al. Role of gliotoxin in the symbiotic and pathogenic interactions of *Trichoderma virens*. **Microbiology**, v. 160, n. 10, p. 2319-2330, 2014.

VELMOUROUGANE, Kulandaivelu et al. Transcriptome profiling provides insights into regulatory factors involved in *Trichoderma viride*-*Azotobacter chroococcum* biofilm formation. **Microbiological research**, v. 227, p. 126292, 2019.

VINALE, Francesco et al. Factors affecting the production of *Trichoderma harzianum* secondary metabolites during the interaction with different plant pathogens. **Letters in applied microbiology**, v. 48, n. 6, p. 705-711, 2009.

YADAV, A.; YADAV, K.; AHMAD, R. Rhizosphere engineering for semiarid tropics: Prospects and bottlenecks. **Academia Biology**, v. 1, p. 1-18, 2023.

YAO, Xin et al. *Trichoderma* and its role in biological control of plant fungal and nematode disease. **Frontiers in microbiology**, v. 14, p. 1160551, 2023.

VINALE, Francesco et al. Harzianic acid: a novel siderophore from *Trichoderma harzianum*. **FEMS microbiology letters**, v. 347, n. 2, p. 123-129, 2013.

YEDIDIA, Iris et al. Effect of *Trichoderma harzianum* on microelement concentrations and increased growth of cucumber plants. **Plant and soil**, v. 235, p. 235-242, 2001.

YESUPH, Asnake Yimam; DAGNEW, Amare Bantider. Land use/cover spatiotemporal dynamics, driving forces and implications at the Beshillo catchment of the Blue Nile Basin, North Eastern Highlands of Ethiopia. **Environmental Systems Research**, v. 8, n. 1, p. 1-30, 2019.

WAGHUNDE, Rajesh R.; SHELAKE, Rahul M.; SABALPARA, Ambalal N. *Trichoderma*: A significant fungus for agriculture and environment. **African journal of agricultural research**, v. 11, n. 22, p. 1952-1965, 2016.

WALLING, Eric; VANEECKHAUTE, Céline. Greenhouse gas emissions from inorganic and organic fertilizer production and use: A review of emission factors and their variability. **Journal of Environmental Management**, v. 276, p. 111211, 2020.

WANG, Letian et al. A core microbiome in the hyphosphere of arbuscular mycorrhizal fungi has functional significance in organic phosphorus mineralization. **New Phytologist**, v. 238, n. 2, p. 859-873, 2023.

WEI, Yanli et al. *Trichoderma harzianum* inoculation promotes sweet sorghum growth in the saline soil by modulating rhizosphere available nutrients and bacterial community. **Frontiers in Plant Science**, v. 14, p. 1258131, 2023.

WELLS, Homer D. *Trichoderma* as a biocontrol agent. In: Biocontrol of plant diseases. **CRC press**, 2023. p. 71-82.

WOO, Sheridan L. et al. *Trichoderma*: A multipurpose, plant-beneficial microorganism for eco-sustainable agriculture. **Nature Reviews Microbiology**, v. 21, n. 5, p. 312-326, 2023.

WOO, Sheridan L.; PEPE, Olimpia. Microbial consortia: promising probiotics as plant biostimulants for sustainable agriculture. **Frontiers in plant science**, v. 9, p. 1801, 2018.

WOO, Sheridan L. et al. *Trichoderma*-based products and their widespread use in agriculture. **The Open Mycology Journal**, v. 8, n. 1, 2014.

ZAFRA, German et al. Degradation of polycyclic aromatic hydrocarbons in soil by a tolerant strain of *Trichoderma asperellum*. **Environmental Science and Pollution Research**, v. 22, p. 1034-1042, 2015.

ZHANG, Kai et al. Rhizosphere engineering for sustainable crop production: entropy-based insights. **Trends in Plant Science**, v. 28, n. 4, p. 390-398, 2023.

ZHOU, Li Si; TANG, Kun; GUO, Shun Xing. The plant growth-promoting fungus (PGPF) *Alternaria* sp. A13 markedly enhances *Salvia miltiorrhiza* root growth and active ingredient accumulation under greenhouse and field conditions. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 19, n. 1, p. 270, 2018.

ZIN, Nur A.; BADALUDDIN, Noor A. Biological functions of *Trichoderma spp.* for agriculture applications. **Annals of Agricultural Sciences**, v. 65, n. 2, p. 168-178, 2020.

ZULFIQAR, Faisal et al. Nanofertilizer use for sustainable agriculture: Advantages and limitations. **Plant Science**, v. 289, p. 110270, 2019.