

DANIELA CRISTINA DA SILVA

OCORRÊNCIA DE FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES E *DARK SEPTATE ENDOPHYTES* EM PLANTAS DANINHAS

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

Orientador: Maurício Dutra Costa

**VIÇOSA - MINAS GERAIS
2024**

**Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca Central da Universidade
Federal de Viçosa - Campus Viçosa**

T

S586o
2024
Silva, Daniela Cristina da, 1995-
Ocorrência de fungos micorrízicos arbusculares e *dark septate endophytes* em plantas daninhas / Daniela Cristina da Silva. – Viçosa, MG, 2024.

1 dissertação eletrônica (100 f.): il. (algumas color.).

Orientador: Maurício Dutra Costa.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa, Departamento de Agronomia, 2024.

Inclui bibliografia.

DOI: <https://doi.org/10.47328/ufvbbt.2024.605>

Modo de acesso: World Wide Web.

1. Plantas - Reguladores. 2. Crescimento (Plantas).
3. Fungos micorrízicos. 4. *Bidens pilosa*. 5. Milho - Crescimento. I. Costa, Maurício Dutra, 1966-. II. Universidade Federal de Viçosa. Departamento de Agronomia. Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia. III. Título.

CDD 22. ed. 631.89

DANIELA CRISTINA DA SILVA

OCORRÊNCIA DE FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES E *DARK SEPTATE ENDOPHYTES* EM PLANTAS DANINHAS

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

APROVADA: 21 de fevereiro de 2024.

Assentimento:



Daniela Cristina da Silva
Autor



Maurício Dutra Costa
Orientador

Aos meus pais e irmãos.

AGRADECIMENTOS

Dedico aos meus pais, Sidnei e Ana Regina, por me apoiarem durante todo o percurso acadêmico. A minha irmã e agora colega de profissão, Rafaela, por me incentivar a ser uma profissional melhor.

Ao meu namorado, Diego, que estendeu a mão e me acolheu nos momentos mais desafiadores.

Aos meus amigos do Laboratório de Ecologia Microbiana, por toda a cooperação nos experimentos, trocas valiosíssimas e amizades que fizeram a diferença nessa etapa.

Ao meu estagiário, Wellington, por todo empenho durante as coletas e por todas as 825 lâminas confeccionadas com força e determinação.

Ao professor Maurício Dutra Costa, por todos os ensinamentos valiosos, momentos de descontração e pela confiança em realizar o trabalho.

Aos amigos do Laboratório de Associações Micorrízicas e Laboratório de Manejo Integrado de Plantas Daninhas, por estarem de prontidão para ajudar sempre que precisei.

Aos meus coorientadores, Francisco Cláudio e Marliane de Cássia, por todo apoio e conselhos durante o mestrado.

A todos os meus familiares e amigos, que de alguma forma contribuíram para essa jornada ser mais prazerosa e animadora.

À Universidade Federal de Viçosa, ao Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia e ao Programa de Pós-Graduação em Microbiologia Agrícola, pela oportunidade de realizar a pós-graduação.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001, do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG), pela concessão da bolsa de estudos.

“Se você não gosta do seu destino, não o aceite. Em vez disso, tenha a coragem de mudá-lo do jeito que você quer que ele seja”.

(Naruto Uzumaki)

RESUMO

SILVA, Daniela Cristina da, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, fevereiro de 2024. **Ocorrência de fungos micorrízicos arbusculares e *dark septate endophytes* em plantas daninhas.** Orientador: Maurício Dutra Costa.

A presença de microrganismos no solo, a exemplo de fungos micorrízicos arbusculares (FMA) e *dark septate endophytes* (DSE) podem influenciar a convivência entre plantas daninhas (PDs) e as culturas agrícolas, visto que esses microrganismos podem melhorar a nutrição vegetal e a tolerância aos estresses ambientais. O presente trabalho teve como objetivos realizar o levantamento da ocorrência de FMAs e DSEs em PDs, isolar fungos DSEs e determinar o potencial desses microrganismos de promover ou inibir do crescimento do picão-preto e do milho. O total de 55 espécies de PDs foram coletadas e avaliadas. As raízes foram submetidas ao processo de diafanização e coloração para a visualização das estruturas típicas de FMAs e DSEs. O isolamento de DSEs foi feito a partir de raízes das espécies *Phyllanthus tenellus* Roxb. e *Cenchrus echinatus* L. Os isolados obtidos foram testados quanto aos mecanismos de promoção de crescimento vegetal e à capacidade de promover crescimento do picão-preto e do milho em casa de vegetação. A colonização por FMA foi confirmada em 93 % das espécies avaliadas, enquanto a de DSEs foi registrada em 69 % delas. Observou-se que em 62 % das espécies havia a colonização simultânea de FMAs e DSEs. Os DSEs isolados e testados expressaram alguns mecanismos de promoção do crescimento vegetal *in vitro*. Em casa de vegetação, os isolados fúngicos de DSE QPO1, QP03 e QP04 levaram à redução do crescimento das plantas de picão-preto. Já para milho, o isolado QP06 promoveu o crescimento vegetal. Neste trabalho, verificou-se que os FMAs e DSEs estão presentes nas raízes da maioria das PDs avaliadas. Adicionalmente, foi observado que alguns DSEs apresentam a capacidade de inibir o crescimento do picão-preto, revelando o potencial de uso desses microrganismos no manejo integrado de plantas daninhas.

Palavras-chave: *Zea mays*; *Bidens pilosa*; Inibição do crescimento vegetal.

ABSTRACT

SILVA, Daniela Cristina da, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, february of 2024. **Occurrence of arbuscular mycorrhizal fungi and dark septate endophytes in weeds.** Adviser: Maurício Dutra Costa.

The presence of microorganisms in the soil, such as arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and dark septate endophytes (DSE), can influence the coexistence between weeds and agricultural crops, since these microorganisms can improve plant nutrition and tolerance to environmental stresses. The present study aimed at surveying the occurrence of AMF and DSE in weeds, isolating DSE fungi, and determining the potential of these microorganisms to promote or inhibit the growth of *Bidens pilosa* and corn. A total of 55 weed species were collected and evaluated. The roots were subjected to diaphanization and staining to visualize the typical structures of AMF and DSE. The isolation of DSE fungi was performed from the roots of *Phyllanthus tenellus* Roxb. and *Cenchrus echinatus* L. The isolates obtained were tested for plant growth promotion mechanisms and the ability to promote the growth of *B. pilosa* and corn in the greenhouse. Colonization by AMF was confirmed in 93% of the species evaluated, while colonization by DSE was recorded for 69% of them. In 62% of the species, the simultaneous colonization by AMF and DSE was observed. The isolated DSE expressed mechanisms of plant growth promotion *in vitro*. In the greenhouse, the DSE fungal isolates QPO1, QP03 and QP04 led to a reduced growth of *B. Pilosa*, while the isolate QP06 promoted corn growth. In this study, it was found that AMF and DSE are present in the roots of most of the weeds evaluated. Additionally, some DSE isolates can inhibit *B. pilosa* growth, revealing the potential use of these microorganisms in weed management.

Keywords: *Zea mays*; *Bidens pilosa*; Plant growth inhibition.

SUMÁRIO

1.	INTRODUÇÃO.....	10
2.	REVISÃO DE LITERATURA.....	13
2.1	Plantas Daninhas.....	13
2.2	Interação entre plantas daninhas e culturas agrícolas.....	15
2.3	Fungos Micorrízicos arbusculares.....	17
2.4	Micorriza arbuscular e plantas daninhas.....	20
2.5	Fungos <i>dark septate endophytes</i>	21
2.6	Microrganismos como promotores de crescimento vegetal.....	23
2.6.1	Ácido Indol-acético (AIA).....	24
2.6.2	Controle biológico de fitopatógenos.....	24
2.6.3	Solubilização de fosfato.....	26
2.6.4	Produção de celulases.....	26
	REFERÊNCIAS.....	28
	CAPÍTULO 1.....	46
	OCORRÊNCIA DE FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES E <i>DARK SEPTATE ENDOPHYTES</i> EM PLANTAS DANINHAS.....	46
1.	INTRODUÇÃO.....	49
2.	MATERIAL E MÉTODOS.....	51
2.1	Local.....	51
2.2	Coleta das plantas daninhas.....	51
2.2.1	Armazenamento das raízes.....	51
2.2.2	Diafanização das raízes de plantas daninhas.....	51
2.3	Avaliação da colonização micorrízica e presença de DSEs.....	52
3.	RESULTADOS.....	54
3.1	Ocorrência de FMAs e DSEs em plantas daninhas.....	54
4.	DISCUSSÃO.....	63
5.	CONCLUSÕES.....	66
	REFERÊNCIAS.....	67
	CAPÍTULO 2.....	72
	PROMOÇÃO DE CRESCIMENTO VEGETAL POR FUNGOS.....	72
	<i>DARK SEPTATE ENDOPHYTES</i>	72
1.	INTRODUÇÃO.....	75
2.	MATERIAL E MÉTODOS.....	77
2.1	Isolamento de fungos DSEs.....	77

2.2	Mecanismos de promoção de crescimento <i>in vitro</i>	77
2.2.1	Solubilização de fosfato de cálcio	77
2.2.2	Produção de ácido indol-acético (AIA)	78
2.2.3	Teste de antagonismo em cultura pareada.....	78
2.2.4	Produção de celulasas.....	79
2.3	Experimento em casa de vegetação	79
2.3.1	Obtenção do substrato de cultivo.....	79
2.3.2	Delineamento experimental	80
2.3.4	Obtenção do inóculo	80
2.3.5	Germinação de sementes, transplântio e inoculação do picão-preto	81
2.3.6	Avaliações de crescimento do picão-preto	81
2.3.7	Germinação de sementes, transplântio e inoculação do milho.....	81
2.3.8	Avaliações de crescimento do milho.....	82
3.	ANÁLISES ESTATÍSTICAS.....	82
4.	RESULTADOS	82
4.1	Isolamento de fungos DSE.....	82
4.2	Mecanismos de promoção do crescimento vegetal	83
4.2.1	Solubilização de fosfato de cálcio	83
4.2.2	Produção de AIA.....	84
4.2.3	Teste de antagonismo em cultura pareada.....	84
4.2.4	Produção de celulasas.....	85
4.3	Experimentos em casa de vegetação	86
4.3.1	Efeitos da inoculação com DSEs em picão-preto	86
4.3.2	Efeitos da inoculação com DSEs em milho	88
5.	DISCUSSÃO.....	91
6.	CONCLUSÕES.....	94
	REFERÊNCIAS.....	95

1. INTRODUÇÃO

As práticas de manejo e a utilização do solo pelas atividades agrícolas causam impactos diretos aos processos químicos, físicos e biológicos dos agroecossistemas (Zamberlan *et al.*, 2014), influenciando a eficiência da produtividade das culturas. Dentre as práticas de manejo, o de plantas daninhas (PDs) ainda é um dos maiores gargalos (Junior *et al.*, 2022), visto que onera o custo de produção e, quando não realizado de forma adequada, leva à perda de produtividade e de qualidade dos produtos agrícolas (Fried *et al.*, 2017, Aguiar *et al.*, 2022, Galon *et al.*, 2020).

A definição de PD refere-se a espécies vegetais que apresentam a capacidade de germinar (Blanco, 1972), tornando-se indesejáveis em certos momentos e locais por causar prejuízos para as atividades humanas, em especial para as atividades agrícolas (Pitelli, 1987, Carvalho, 2013, Aguiar *et al.*, 2022). As PDs competem com as culturas por água, luz, nutrientes e espaço físico (Fried *et al.*, 2017, Aguiar *et al.*, 2022).

As PDs apresentam características intrínsecas que as caracterizam como excelentes competidoras, com elevada agressividade para a ocupação de novos ambientes (Aguiar *et al.*, 2022). Dentre essas características, podemos destacar o rápido crescimento e desenvolvimento que essas plantas apresentam mesmo em condições adversas (Balbinot Jr *et al.*, 2011), a alta produção de sementes (Sellers *et al.*, 2003), a dormência e a desuniformidade de germinação (Vivian *et al.*, 2008), diferentes métodos de dispersão (Brighenti e Oliveira, 2011) e diversidade na produção de propágulos vegetativos (rizomas, estolões, bulbos e tubérculos). Além disso, apresentam sistema de reprodução misto (Carvalho, 2013), bem como capacidade de germinar em diferentes profundidades (Brighenti *et al.*, 1997), além da produção de compostos alelopáticos (Silva e Mendes, 2022).

As múltiplas interações entre diversas espécies de plantas que ocorrem no sistema agrícola o tornam ambiente de elevada complexidade (Vezzani e Mielniczuk, 2009). As interações interespecíficas, tais como a competição, simbiose, facilitação, parasitismo e entre outros, podem resultar em efeitos positivos, neutros ou negativos (Carvalho *et al.*, 2007, Cerqueira e Ferreira, 2021, Silva *et al.*, 2022).

Nos ecossistemas agrícolas, a competição por recursos entre PDs e as culturas constitui uma das principais interações, visto que as PDs competem por recursos como água, luz e nutrientes (Pitelli, 1987, Silva *et al.*, 2022), reduzindo a

disponibilidade desses recursos no meio e ocasionando a perda de rendimento e qualidade dos produtos agrícolas (Hijano *et al.*, 2021).

Além das interações planta-planta nos agroecossistemas, as que envolvem as influências mútuas entre a planta e a microbiota podem gerar respostas complexas, que vão regular o crescimento vegetal e os processos biogeoquímicos do solo (Reinhart e Callaway, 2006, Pugnaire *et al.*, 2019, Michalet *et al.*, 2021).

Entre as interações mais frequentes entre a microbiota do solo e as plantas, encontram-se as associações micorrízicas, nas quais há o estabelecimento de simbiose obrigatória entre as raízes das plantas e os fungos micorrízicos arbusculares [FMA] (Massenssini *et al.*, 2014, Prates Junior *et al.*, 2021), as *Plant growth-promoting rizobacteria* [PGPR] (Singh *et al.*, 2019) e os fungos *dark septate endophytes* [DSE] (Jumpponen, 2001, Ribeiro *et al.*, 2011).

A associação entre as raízes das plantas e os FMAs é denominada de micorríza arbuscular (MA) e ocorre em cerca de 85 % das espécies vegetais. A associação envolve a estreita relação entre os parceiros simbióticos com a formação de estruturas específicas, como arbúsculos, hifas e vesículas (Smith, Read, 2008, Tedersoo, 2018, Prates Júnior *et al.*, 2021). A manutenção da simbiose ocorre pelas trocas de nutrientes na interface planta-fungo. Os fungos aumentam a absorção de água e nutrientes pelas plantas, as quais ofertam até 20 % de seus fotoassimilados para a manutenção do parceiro simbiótico (Smith & Read, 2008, Thirkell *et al.*, 2020).

Os DSEs são simbiontes não obrigatórios que colonizam o interior das raízes sem acarretar sintomas aparentes de doenças (Jumpponen, 2001, Wu *et al.*, 2009, Knapp *et al.*, 2018). São caracterizados por produzirem hifas melanizadas com a presença de septos e microescleródios (Jumpponen, 2001, Li *et al.*, 2018, Vergara *et al.*, 2018). Em função da relevância ecológica, esse grupo fúngico vem recebendo mais atenção já que podem atuar como promotores de crescimento vegetal (Jumpponen, 2001, Ribeiro *et al.*, 2011, Andrade–Linares *et al.*, 2011).

Os efeitos da inoculação de DSEs em plantas hospedeiras e não hospedeiras variam, podendo ser positivos ou negativos (Newsham, 2011, Mayerhofer *et al.*, 2013, Huusko *et al.*, 2016). Os efeitos positivos da interação entre DSEs e plantas estão relacionados ao potencial de promoção de crescimento vegetal desses microrganismos. Os DSEs aumentam a absorção de nutrientes pela planta, a exemplo do fósforo (P) e do nitrogênio (N) (Della Monica *et al.*, 2015). Podem também aumentar a tolerância da planta contra metais pesados (Ban *et al.*, 2012) e estresse hídrico (Li

et al., 2019). Da mesma forma, os DSE modulam as vias de sinalização contra invasão de fitopatógenos, promovendo a resistência do hospedeiro (Andrade–Linares *et al.*, 2011), entre outros benefícios.

A colonização por FMAs e DSEs apresenta papel central na nutrição vegetal, uma vez que potencializam a absorção de água e nutrientes, bem como oferecem resistência contra estresses de ordem abiótica e biótica (Smith, Read, 2008, Santos *et al.*, 2013, Li *et al.*, 2019, Prates Júnior *et al.*, 2021). A compreensão do papel dessas simbioses nas interações competitivas entre PDs e culturas pode abrir novas perspectivas para o desenvolvimento de estratégias de manejo integrado. Assim, os objetivos deste trabalho foram: 1) realizar o levantamento da ocorrência de FMA e DSE em plantas daninhas; 2) isolar fungos DSE e 3) determinar o potencial desses microrganismos de promover ou inibir do crescimento do picão-preto (*Bidens pilosa* L.) e do milho (*Zea mays* L.).

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1 Plantas Daninhas

O termo planta daninha (PD) pode ser compreendido como espécies vegetais que apresentam a capacidade de germinar espontaneamente (Blanco, 1972) e se tornam indesejáveis em certos momentos e locais, causando prejuízos para as atividades humanas, em especial para a agricultura (Pitelli, 1987, Carvalho, 2013, Aguiar *et al.*, 2022). Nenhuma planta é considerada indesejada em um primeiro momento, já que apresentam funções essenciais nos ecossistemas em que estão inseridas. Porém, passam a receber esse *status* quando interferem negativamente com qualquer atividade humana, principalmente a agricultura (Aguiar *et al.*, 2022).

A convivência entre PDs e culturas agrícolas podem acarretar em danos diretos, ocasionados pela competição propriamente dita e a produção de compostos alelopáticos (Brighenti e Oliveira, 2011), e danos indiretos, que são consequências da presença das PDs, já que são comumente hospedeiras alternativas de diversas pragas (Borghetti *et al.*, 2019, Barbosa *et al.*, 2020), doenças (Miléo *et al.*, 2007, Sales Junior *et al.*, 2012, Oliveira *et al.*, 2018) e nematoides (Braz *et al.*, 2016, Ramos *et al.*, 2019), ocasionando prejuízos indiretos para as culturas subsequentes. Além de causarem danos a equipamentos agrícolas e aos procedimentos de colheita (Aguiar *et al.*, 2022), podem apresentar toxicidade para animais e seres humanos (D'Oliveira *et al.*, 2018) e, de modo geral, oneram os custos de produção. Estima-se que aproximadamente 30 % dos custos totais das atividades agrícolas são decorrentes da necessidade de manejo das PDs (Silva *et al.*, 2007).

As PDs podem ser caracterizadas como 'verdadeiras' ou 'comuns' (Brighenti e Oliveira, 2011, Aguiar *et al.*, 2022). As PDs ditas verdadeiras são aquelas que apresentam a capacidade de invadir, reproduzir e adaptar-se em qualquer ambiente, perturbado ou não (Brighenti e Oliveira, 2011, Sausen *et al.*, 2020, Aguiar *et al.*, 2022). Já as ditas PDs comuns são aquelas que não apresentam a capacidade de adaptar-se a qualquer ambiente (Brighenti e Oliveira, 2011, Aguiar *et al.*, 2022).

As PDs verdadeiras apresentam características que as transformaram em excelentes competidoras com as culturas agrícolas, com elevada agressividade para a ocupação de novos ambientes (Aguiar *et al.*, 2022). Dentre essas características, podemos citar o rápido crescimento e desenvolvimento, mesmo em condições adversas (Balbinot Jr *et al.*, 2011), a rusticidade, que permite que essas plantas

desenvolvam-se mesmo em ambientes perturbados (Brighenti e Oliveira, 2011), a alta produção de sementes (Sellers *et al.*, 2003), a dormência e a desuniformidade de germinação (Vivian *et al.*, 2008), diferentes métodos de dispersão (Brighenti e Oliveira, 2011), diversidade na produção de propágulos vegetativos (rizomas, estolões, bulbos e tubérculos), sistema de reprodução misto (Carvalho, 2013), capacidade de germinar em diferentes profundidades (Brighenti *et al.*, 1997), e produção de compostos alelopáticos (Silva e Mendes, 2022).

Dentre as PDs, algumas podem ser consideradas mais problemáticas que outras, a depender das características ambientais onde estão localizadas, da densidade populacional, das espécies de PDs, das condições edafoclimáticas (Ikram *et al.*, 2019). Por exemplo, plantas que apresentam elevada produção de sementes, como *B. pilosa* (até seis mil sementes por planta) (Duarte *et al.*, 2014,) ou o *Amaranthus retroflexus* L. (290 mil sementes por planta) (Sellers *et al.*, 2003, Aguiar *et al.*, 2022), apresentam maior capacidade de infestação e dispersão de propágulos do que espécies que produzem menor número de sementes (Aguiar *et al.*, 2022).

As PDs que apresentam sistema de reprodução misto, ou seja, são capazes de se reproduzirem tanto por sementes como por propágulos vegetativos representam grande desafio (Carvalho, 2013, Aguiar *et al.*, 2022). A *Cyperus rotundus* L., vulgarmente denominada de tiririca, é considerada uma das espécies de PDs mais indesejáveis, já que se reproduz por sementes, tubérculos, rizomas e bulbos, apresentando alta capacidade de infestação e competição, o que acaba dificultando o seu manejo (Brighenti e Oliveira, 2011).

Outra espécie que apresenta sistema de reprodução atípico é a *Commelina benghalensis* L., conhecida como trapoeraba. Esta espécie produz sementes subterrâneas nos rizomas, o que dificulta o seu manejo, já que as sementes subterrâneas podem apresentar germinação desuniforme. Além disso, essa espécie pode reestabelecer a infestação a partir de pequenos fragmentos de caules enterrados ou expostos no solo (Vieira *et al.*, 2007, Brighenti e Oliveira, 2011).

Um dos maiores desafios no manejo de PDs atualmente é o aparecimento de biotipos de espécies que apresentam resistência aos mecanismos de ação de alguns herbicidas mais comumente usados (Markus *et al.*, 2021). A resistência a herbicidas é uma característica relacionada a mudanças genéticas dentro de uma dada população de PDs, onde alguns indivíduos que sobreviveram a uma dose letal de

herbicida, perpetuam essa condição e a transmitem para a progênie (Karam *et al.*, 2018, Salomão *et al.*, 2020).

Contudo, apesar de serem frequentemente consideradas indesejáveis para as atividades humanas, as PDs ainda apresentam características benéficas para os ambientes onde estão localizadas (Brighenti, Oliveira, 2011, Aguiar *et al.*, 2022). Alguns dos benefícios associados a presença de PDs é a proteção do solo contra os processos erosivos (Brighenti, Oliveira, 2011), fixação biológica de nitrogênio por espécies leguminosas (Brighenti, Oliveira, 2011), algumas espécies apresentam valor paisagístico, como a *Ipomoea indica* (corda-de-viola) (Soares Filho *et al.*, 2016), outras PDs são consumidas como Plantas Alimentícias Não Convencionais (PANC), a exemplo da serralha (*Sonchus oleraceus*), do caruru (*Amaranthus* spp.), da mostarda (*Brassica rapa*) e da beldroega (*Portulaca oleracea*) (Biondo *et al.*, 2018, Jesus *et al.*, 2020) e apresentam potencial para uso medicinal (Agra *et al.*, 2007, Cordeiro, Félix, 2014).

2.2 Interação entre plantas daninhas e culturas agrícolas

O manejo eficaz e sustentável de PDs, ainda é um dos maiores desafios para que a atividade agrícola. A termo PD é usado para designar plantas cuja presença se torna indesejável em certos momentos e locais para as mais variadas atividades humanas, especialmente a agricultura (Pitelli, 1987, Brighenti e Oliveira, 2011, Aguiar *et al.*, 2022).

Entre PDs e as culturas agrícolas, a principal interação é a competição por recursos (Hijano *et al.*, 2021, Silva *et al.*, 2022) e algumas variáveis, relacionadas tanto as PDs quanto as culturas, é determinante para quão impactante os danos causados pela competição serão na produtividade agrícola (Hijano *et al.*, 2021, Silva *et al.*, 2022).

Dentre as variáveis que influenciam e estão relacionadas às PDs, podemos citar o tempo de emergência das plantas, a densidade e as espécies de PDs que estão presentes no ambiente de cultivo (Silva *et al.*, 2022). Ao considerar as variáveis agrônômicas para as culturas agrícolas, os fatores que pode interferir no processo de competição é a escolha das cultivares, sendo esse um dos fatores determinantes, bem como o espaçamento e a densidade de plantio. O período em que ocorrerá a convivência entre PDs e a cultura, são de suma importância para a determinação dos

danos e impactos no rendimento das culturas (Swanton, Nkoa, Blackshaw, 2015, Silva *et al.*, 2022).

As culturas agrícolas tendem a responder de maneiras diferentes quanto a competitividade e agressividade que é imposta pelas PDs, em razão às diferentes características genéticas que as cultivares podem apresentar (Hijano *et al.*, 2021, Silva *et al.*, 2022). Essas características estão relacionadas ao hábito de crescimento, a arquitetura do sistema radicular e da parte aérea, capacidade de formarem interações com os microrganismos do solo e outros aspectos que exercem influência direta sob a capacidade das plantas cultivadas competirem as PDs (Galon *et al.*, 2022).

O período de competição é aquele onde a convivência entre PDs e culturas agrícolas pode acarretar danos irreversíveis para a cultura, impactando diretamente em sua produção e rendimento (Karam, 2007) e envolve três períodos principais: período antes da interferência (PAI), período total de prevenção a interferência (PTPI) e período crítico de prevenção a interferência (PCPI). As plantas podem conviver em harmonia por um período de tempo, onde não há efeitos aparentes decorridos da competição, sendo esse o PAI. O manejo no PAI é de suma importância, visto que a partir desse momento a produtividade pode ser afetada pela convivência entre plantas (Agostinetto *et al.*, 2008, Hijano *et al.*, 2019).

PTPI, é aquele período em que os diferentes métodos de manejo integrado de PDs devem estar vigentes, pois nesse período a convivência de plantas afeta significativamente a produtividade (Agostinetto *et al.*, 2008, Hijano *et al.*, 2019). E por fim PCPI no qual é necessário realizar o controle imediato das PDs que é estendido até o momento que a planta tenha condições de inibir a emergência de PDs e não apresentará mais perdas de produtividade (Agostinetto *et al.*, 2008, Hijano *et al.*, 2019).

Reduzir o período de convivência entre as culturas agrícolas e PDs, ou seja, reduzir o PCPI, é indispensável para que a cultura tenha condições favoráveis de desenvolvimento, visto que durante esse período, a cultura é mais susceptível aos efeitos negativos ocasionados pela competição com as PDs (Silva *et al.*, 2014). Identificar o período crítico é de grande importância para auxiliar na tomada de decisão sobre o manejo adequado e possibilitar assim que a cultura se desenvolva pelo máximo de tempo sem a interferência de PDs (Swanton, Nkoa, Blackshaw, 2015).

Um fator que intensifica e facilita a competição entre PDs e as culturas agrícolas, está relacionado a capacidade que as PDs apresentam de interagirem com diversos grupos de microrganismos presente no solo, como a exemplo dos FMAs (Massessini *et al.*, 2014, Prates Junior *et al.*, 2021), DSE (Jumpponen, 2001, Ribeiro *et al.*, 2011) e PGPR (Singh *et al.*, 2019), entre outros grupos de microrganismos que potencializam a utilização de recursos como a água e nutrientes.

Culturas agrícolas também formam associações benéficas com os microrganismos do solo, porém com os programas de melhoramento, essa característica ancestral deixou de ser necessária para a perpetuação das espécies agrícolas, diminuindo o grau de dependência das interações com microrganismos (Bazghaleh *et al.*, 2018, Fors, 2022).

É importante considerar que a microbiota do solo pode atuar na promoção do crescimento vegetal, ao facilitar o estabelecimento das PDs, como pode também atuar na inibição do seu crescimento e dificultar o seu estabelecimento (Siddiqui, 2006, Reinhart e Callaway, 2006, Santos *et al.*, 2013, Massenssini *et al.*, 2014, Kehl, 2021).

2.3 Fungos Micorrízicos arbusculares

A ocupação terrestre pelas plantas em aproximadamente de 450 milhões de anos está intimamente relacionado com a formação de associações entre fungos especializados e as raízes das plantas, que concediam benéficos mútuos aos parceiros (van der Heijden *et al.* 1998, Prates Júnior *et al.*, 2021).

Essa associação formada entre fungos especializados e raízes de plantas é conhecida como micorriza e é caracterizada pela formação de uma simbiose obrigatória, onde há uma estreita relação entre os parceiros simbióticos (Smith, Read, 2008, Prates Júnior *et al.*, 2021).

Há diferentes tipos de micorrizas que se distinguem pelas estruturas específicas formadas quando em associação e as principais e melhor caracterizadas são as micorrizas arbusculares (MA), formada pela simbiose com os FMAs, as ectomicorrizas (EM), as micorrizas orquidóides e as ericóides (ME) (Smith, Read, 2008, Brundrett 2009, Prates Júnior *et al.*, 2021).

Os FMAs são fungos biotróficos obrigatórios, ou seja, necessitam da presença da raiz da planta hospedeira para completar o seu ciclo de vida (Smith, Read, 2008, Jung *et al.*, 2012, Tedersoo, 2018). Esses fungos pertencem ao filo Glomeromycota e

formam associações com aproximadamente 85 % das plantas vasculares (Smith, Read, 2008, Tedersoo, 2018, Prates Júnior *et al.*, 2021).

A estimativa é que existam mais de 200 espécies diferentes de FMAs distribuídas entre 18 gêneros (INVAM, 2024), sendo que os gêneros que apresentam maiores números de espécies descritas são *Acaullospora*, *Archaeospora*, *Dentiscutata*, *Entrophospora*, *Glomus*, *Gigaspora*, *Paraglomus*, *Rhizophagus* e *Scutellospora* (Stürmer e Siqueira, 2006, Saggin Júnior *et al.*, 2011, Folli-Pereira *et al.*, 2012, INVAM, 2024).

Os FMAs colonizam o córtex radicular e formam estruturas características dessa colonização, a exemplo dos arbúsculos, que é o simbiossomo responsável pelas trocas na interface planta-fungo (Jung *et al.*, 2012). Há também a formação de uma intensa rede de hifas intra e extrarradiculares, que atuam na ampliação da superfície de absorção das raízes no solo e também nas trocas entre planta e fungo, porém em menor intensidade (Smith e Read, 2008, Smith *et al.*, 2011, Prates Júnior *et al.*, 2021).

As vesículas são estruturas que atuam como reservatórios de energia para o fungo e outra estrutura que pode ocorrer, porém menos frequente no interior das raízes, é a formação de esporos intrarradicular, no qual são as estruturas de reprodução dos fungos (Souza *et al.*, 2006, Smith *et al.*, 2011, Jung *et al.*, 2012, Noceto *et al.*, 2021).

A colonização por FMAs desempenha um papel de suma importância para a nutrição vegetal e os benefícios diretos da associação está relacionado ao incremento no processo de absorção de água e de nutrientes pelas plantas (Smith *et al.*, 2011), a partir da extensão de hifas fúngicas que se ramificam pelo solo que permitem alcançar microsítios indisponíveis para as raízes (Smith, Read, 2008, Ujvári *et al.*, 2021). Contudo, para que haja a manutenção da simbiose micorrízica, a planta pode transferir até 20 % de seus fotoassimilados para o fungo, permitindo que o mesmo complete seu ciclo de vida (Smith e Read, 2008, Thirkell *et al.*, 2020).

Um dos efeitos mais notáveis dessa interação é o aumento na absorção de nutrientes pouco móveis no perfil do solo, a exemplo do fósforo (P) e do zinco (Zn) (Smith *et al.*, 2011, Wang *et al.*, 2017), que, devido à forte adsorção aos colóides do solo ou a formação de formas complexadas com outros elementos (Sato *et al.*, 2019), normalmente estão pouco disponíveis para a absorção radicular (Smith e Read, 2010, Souza, 2015, Wang *et al.*, 2017, Ferreira, *et al.*, 2019).

Os benefícios adicionais da associação micorrízica estão relacionados a capacidade que esses fungos tem de transformar o substrato onde estão inseridos, há partir de modificações físicas, químicas e biológicas, com a liberação da Glomalina no solo, que atua como agente aglomerante, melhorando a estabilidade das partículas do solo (Folli-Pereira *et al.*, 2012, Salloum *et al.*, 2019, Cardoso *et al.*, 2021). Promovem a maior tolerância a estresses de ordens bióticas, como ataque de pragas e doenças (Cameron *et al.*, 2013, Prates Junior *et al.*, 2021) e de ordem abiótica como contaminação com metais pesados (Hildebrandt *et al.*, 2007), déficit hídrico (Basu *et al.*, 2018, Salloum *et al.*, 2019) e alta salinidade (Santander *et al.*, 2019, Salloum *et al.*, 2019).

Atuam ainda em diversos ciclos biogeoquímicos, acelerando processos de degradação e decomposição, atrasando a nitrificação e reduzindo a lixiviação de nitrogênio na solução do solo (van der Heijden *et al.*, 2015, Prates Junior *et al.*, 2021). Além dos benefícios supracitados, a presença de FMAs tem sido correlacionada ao aumento da diversidade microbiana, ação que beneficia não apenas as plantas, mas ecossistema como um todo (Changey *et al.*, 2019).

As associações micorrízicas constituem sistema biológico estruturado em três fases (solo, planta e fungo), sendo suscetíveis a influências abióticas e bióticas relacionadas a cada um desses componentes (Changey *et al.*, 2019). Essas influências podem variar em intensidade e interferir na formação e funcionamento da associação (Smith e Read, 2008).

Fatores sazonais, como temperatura, disponibilidade hídrica, pH do solo, interações competitivas com a microbiota nativa e outros fatores, desempenham um papel importante na modulação do grau de colonização micorrízica (Cavagnaro *et al.* 2001, Cardoso, 2010, Campos *et al.*, 2011, Massenssini *et al.*, 2014). Além disso, a dependência entre a planta e os FMAs tende a diminuir de acordo com o aumento da concentração de P na solução do solo (Qin *et al.*, 2020, Smith e Read, 2008).

Embora a associação micorrízica é frequentemente associada ao mutualismo, visto que há trocas benéfica entre os parceiros envolvidos, a associação pode ter variações de efeitos desde o mutualismo ao parasitismo, dependendo das condições ambientais e de combinações genéticas entre espécies de plantas e fungos (Kiers & van der Heijden, 2006, Smith e Read, 2008, Folli-Pereira *et al.*, 2012).

2.4 Micorriza arbuscular e plantas daninhas

Os FMAs desempenham papel central na nutrição das plantas, atuando no aumento da tolerância das plantas à estresses de ordem biótica e abiótica, exercendo direta influência sobre o crescimento e desenvolvimento das plantas, enquanto desempenham importante papel na estrutura e funcionamento do solo (Smith e Read, 2008, Folli-Pereira *et al.*, 2012, Wang *et al.*, 2017, Prates Júnior *et al.*, 2021).

O processo de colonização dos FMAs nas plantas é regido por uma série de variáveis, das quais incluem as propriedades do solo, as condições ambientais e a presença de outras plantas (Smith e Read, 2008). Assim como as culturas agrícolas, as PDs apresentam em sua ecologia a capacidade de formar associações simbióticas com os mais diversos microrganismos do solo, incluindo com os FMAs (Massessini *et al.*, 2014).

Diversos estudos têm evidenciado o impacto que as PDs podem ocasionar na colonização de FMAs nas culturas, ocasionando redução da colonização micorrízica nas culturas quando em competição com as PDs (Barea *et al.*, 2005, Varga *et al.*, 2015, Fialho, 2016). No entanto, os mecanismos subjacentes a essa interação negativa ainda necessitam de melhor elucidação.

O melhoramento genético das espécies de interesse agrícola e as condições de cultivo em agroecossistemas que apresentam elevada fertilidade, tende a influenciar negativamente a formação da associação, já que não há necessidade de investimento de recursos por parte da planta, a exemplo os fotoassimilados, para a manutenção da simbiose (Bazghaleh *et al.*, 2018, Fors, 2022).

Uma possível explicação para o fenômeno de redução da colonização micorrízica em culturas agrícolas quando em convivência com PDs, pode estar relacionado a maior capacidade que essas plantas apresentam em recrutar esses microrganismos, impactando diretamente no potencial competitivo dessas plantas. PDs tendem a apresentar um desenvolvimento mais vigoroso quando comparadas às culturas agrícolas (Brighenti e Oliveira, 2011, Farzad *et al.*, 2019) e esse cenário sugere que a presença de PDs possa limitar a disponibilidade de esporos e hifas dos FMAs, prejudicando a colonização das raízes das culturas.

Adicionalmente, estudos indicam que algumas espécies de PDs apresentam a capacidade de exercer efeitos alelopáticos sobre os FMAs, inibindo germinação de

seus propágulos e prejudicando o desenvolvimento, diminuindo assim a formação da simbiose com outras espécies (Barea *et al.*, 2005, Varga *et al.*, 2015, Fialho, 2016).

Contudo, algumas espécies de PDs apresentam uma alta taxa de micorrização e esse fator associado a um ciclo reprodutivo menor, pode influenciar positivamente na quantidade e no desenvolvimento de propágulos de FMAs no solo, aumentando assim a quantidade de esporos e fragmentos de hifas viáveis para iniciar o processo investivo nas culturas agrícolas (Li *et al.*, 2017).

É importante ressaltar que a presença de diferentes espécies de PDs pode interagir de modo diferente frente as diferentes espécies de FMAs presentes no solo, mesmo que a relação simbiótica entre FMAs e a planta hospedeira ostente um grau de especificidade relativamente baixo (Pugnaire *et al.*, 2019, Michalet *et al.*, 2021, Cassel *et al.*, 2023).

As PDs podem ser categorizadas em três grupos: as não micorrízicas ou não dependentes, as de micorrização média e as de alta micorrização ou dependentes. Essa categorização é confirmada pelas porcentagens de colonização presente nas raízes pelos FMAs, assim como nas respostas de crescimento diante da associação micorrízica (Rashidi *et al.*, 2021).

Entretanto, ainda há uma carência de estudos visando elucidar a capacidade das plantas em selecionar FMAs mais eficientes na promoção de seu crescimento e da preferência entre PDs e culturas agrícolas (Folli-pereira *et al.*, 2012).

2.5 Fungos *dark septate endophytes*

Os fungos *dark septate endophytes* (DSE) são um grupo de fungos endofíticos amplamente distribuídos nos mais diversos ecossistemas que apresentam a capacidade de colonizar as raízes de uma diversidade de plantas, sem causar sintomas aparentes de doença (Mandyam e Jumpponen, 2005, Mandyam e Jumpponen, 2008).

Os DSEs foram observados em aproximadamente 600 espécies de plantas pertencentes a 110 famílias e 320 gêneros (Jumpponen, 2001, Vergara *et al.*, 2018). Esses fungos colonizam as células corticais e as regiões intercelulares das raízes e são caracterizados pela produção de hifas melanizadas com a presença de septos e microescleródios (Jumpponen e Trappe, 1998 Vergara *et al.*, 2018).

Apesar de estarem amplamente distribuídos nos mais diversos ecossistemas, esses fungos são mais comumente encontrados em ambientes estressantes, com

baixa disponibilidade de nutrientes e alta competição por recursos (Knapp *et al.*, 2018, Santos *et al.*, 2021). Os DES incluem espécies comuns do solo, como saprófitos e simbióticos (Barrow e Aaltonen, 2001, Newsham, 2011, Yuan *et al.*, 2011, Li *et al.*, 2021).

A taxonomia e filogenia dos DSEs têm sido objeto de amplo debate e controvérsia (Grünig *et al.*, 2011). Inicialmente, foram classificados como membros do filo Ascomycota com base na produção de ascósporos, entretanto, análises filogenéticas indicaram que os DSEs pertencem a diversos filos, incluindo Ascomycota e Basidiomycota (Newsham, 2011, Knapp *et al.*, 2012), sendo que os principais gêneros de DSEs incluem *Microdochium*, *Periconia*, *Harpophora*, *Cryptosporiopsis*, *Phialocephala* e *Acephala* (Addy *et al.*, 2005; Sieber e Grünig, 2013; Andrade-Linares e Franken, 2013, Bonfim *et al.*, 2016).

Essa variedade filogenética sugere que os DSEs representem um grupo polifilético de fungos que evoluíram buscando ocupar o mesmo habitat que os FMA. (Jumpponen e Trappe, 1998, Mandyam e Jumpponen, 2005, Grünig *et al.*, 2011).

Diferentemente dos FMAs, os DSEs não apresentam ser biotróficos obrigatórios, sendo assim possível realizar o seu cultivo em meio de cultura, facilitando testes de promoção de crescimento e desenvolvimentos de produtos e subprodutos com DSEs (Scervino *et al.*, 2009, Li *et al.*, 2021). E por fim, para fins de facilitar a identificação desse grupo fúngico ficou estabelecido que os DSEs eram os fungos endofíticos que quando isolados em meio de cultura ágar-malte, formavam colônias de cor parcialmente marrom-escuras, cinza-escuras ou pretas (Grünig *et al.*, 2011).

Atualmente, as principais espécies de DSEs identificadas e estudadas são pertencentes aos gêneros *Cadophora*, *Microdochium*, *Trichocladium* e *Phialocephala* (Grünig *et al.*, 2011, Santos *et al.*, 2021). O gênero de DSEs *Exophiala* apresentou notável representatividade em estudos, no qual diferentes espécies desse gênero foram identificadas como potenciais parasitas de ovos de nematoides de algumas espécies, como *Heterodera schachtii* (Addy *et al.*, 2003, Nuaima *et al.*, 2021, Santos *et al.*, 2021). Estudos desse gênero são de grande importância colocando em destaque o potencial de DSEs como agentes de controle biológico (Wang *et al.*, 2013, Maciá-Vicente *et al.*, 2016, Santos *et al.*, 2021, Nuaima *et al.*, 2021).

A colonização por DSEs nas plantas podem apresentar efeitos que oscilem entre positivos, neutros ou negativos, a depender das condições ambientais e genéticas da planta, variando de mutualismo ao parasitismo (Jumpponen, 2001, Li *et*

al., 2018). Esses fungos podem apresentar algumas funções nas interações entre as plantas hospedeiras e seu ambiente, incluindo maior resistência a estresses abióticos e melhoria na aquisição de nutrientes (Likar e Regvar, 2013, Knapp *et al.*, 2018, Santos *et al.*, 2021).

Os DSEs podem exercer o papel de promotores de crescimento vegetal, uma vez que melhoram a absorção de nutrientes (Vergara *et al.*, 2018), enquanto conferem proteção às plantas contra fatores bióticos e abióticos, como metais pesados (Likar e Regvar, 2013), alta salinidade (Berthelot *et al.*, 2017) e condições de estresse hídrico (Dos Santos *et al.*, 2017). Além de aumentar a tolerância das plantas a ataque de pragas e doenças ao induzir a resistência sistêmica, modulando as vias de sinalização hormonal das plantas (Andrade–Linares *et al.*, 2011).

Estudos sugerem que a produção de melanina é um dos mecanismos centrais para a proteção das plantas contra radicais livres e íons de metais pesados, visto que a melanina possui efeito antioxidante (Barrow *et al.*, 2003, McLellan *et al.*, 2007, Santos *et al.*, 2021).

Como efeito indireto da promoção de crescimento vegetal, os DSEs podem coexistir simultaneamente com FMAs e a produção de metabolitos secundários por parte dos DSEs facilitam e aumentam a germinação, crescimento e ramificação de hifas de FMAs (Scervino *et al.*, 2009).

Embora ainda haja um entendimento limitado dos papéis funcionais dos DSEs nas interações planta-microrganismo, acredita-se que esses fungos desempenhem funções cruciais na ciclagem de nutrientes e na promoção da resistência ao estresse em plantas, sugerindo potencial expressivo para sua aplicação na área agrícola. Contudo, são necessários mais estudos acerca do assunto, visando a sua completa elucidação e seus potenciais usos em prol da agricultura (Santos *et al.*, 2013, Li *et al.*, 2021).

2.6 Microrganismos como promotores de crescimento vegetal

A influência da interação entre planta-microrganismo pode apresentar diversos feedbacks, como positivos, negativos ou neutros há depender das condições ambientais e de genótipos dos organismos envolvidos (Araújo, 2008, Cassel *et al.*, 2023). A natureza benéfica da interação ocorre quando há contribuição para o desenvolvimento da planta hospedeira (Abhilash *et al.*, 2016), já de natureza prejudicial é quando o microrganismo atua principalmente como parasita, competindo

com as plantas por recursos, o que acaba implicando na redução do crescimento ou mesmo na morte da planta (Taiz e Zeiger, 2017).

Compreender essas interações é de grande importância para que haja a seleção de microrganismos com potencial para promoção de crescimento vegetal ou que apresentem capacidade de inibição de seu crescimento, possibilitando assim desenvolver estratégias sustentáveis para o manejo integrado de PDs, pragas e doenças na agricultura (Steffen *et al.*, 2018, Khel, 2021, Queiroz *et al.*, 2023).

2.6.1 Ácido Indol-acético (AIA)

Os hormônios vegetais são substâncias capazes de atuar como reguladores do crescimento das plantas, manifestando efeitos estimuladores ou inibidores a depender da concentração (Neto, 2022). Além disso, fitohormônios atuam como reguladores em diversos processos fisiológicos da planta relacionados ao seu desenvolvimento, como a exemplo a divisão e alongação celular, senescência e floração (Dermastia, 2019).

Os hormônios vegetais também desempenham papel essencial para a indução de respostas adaptativas das plantas diante de condições adversas, sejam elas de origem biótica ou abiótica (Zhang *et al.*, 2019, Jochum *et al.*, 2019, Frankenberger e Arshad, 2020).

Dentre os fitohormônios passíveis de produção por microrganismos promotores de crescimento vegetal, o ácido indol-acético (AIA) é o melhor estudado do grupo das auxinas (Diogo, 2021, Queiroz *et al.*, 2023).

A síntese de AIA é um processo complexo que pode ocorrer por diversas vias metabólicas, sendo que as principais vias de produção de AIA ocorrem na presença do aminoácido L-triptofano, tanto na produção por microrganismos quanto pelas plantas (Zhao, 2010, Zhang *et al.*, 2019). Os microrganismos que apresentam a capacidade de produzir AIA, realizam a produção desse hormônio a partir de triptofano que está presente nos exsudados radiculares e que a depender do genótipo da planta, pode haver variações na concentração e assim na eficiência da produção (Zhao, 2010, Zhang *et al.*, 2019, Diogo, 2021, Queiroz *et al.*, 2023).

2.6.2 Controle biológico de fitopatógenos

A utilização de produtos químicos para o controle de doenças de plantas é uma prática bastante difundida na agricultura, visto que por meio dessa prática é possível

aumentar a produtividade e a qualidade dos produtos agrícolas (Lamichhane *et al.*, 2016, Kim *et al.*, 2017).

No entanto, esse método de manejo ainda apresenta alguns ônus para a atividade agrícola e o meio ambiente, como por exemplo, a contaminação dos mananciais de água e solo (Lamichhane *et al.*, 2016), a presença de resíduos de produtos químicos em alimentos, o que prejudica a saúde humana e animal (Geiger *et al.*, 2010, Lamichhane *et al.*, 2016).

Há ainda a pressão de seleção em pragas e patógenos, ao selecionar aqueles que são resistentes aos princípios ativos mais utilizados e aumento dos custos de produção (Ash, 2018, de Chaves *et al.*, 2022). O controle biológico emerge como uma alternativa sustentável para o controle de fitopatógenos (Liotti *et al.*, 2018), almejando a redução do uso de produtos químicos e dos custos de produção, o uso de microrganismos com potencial antagonico é uma das ferramentas mais importantes nesse método de controle (Raymaekers *et al.*, 2020).

O biocontrole tem como objetivo a utilização de um organismo ou microrganismo que ocorre naturalmente no ambiente. Geralmente, os agentes antagonicos estão adaptados para ocupar o mesmo nicho, sendo eles principalmente inimigos naturais, e são utilizados para a finalidade para controlar fitopatógenos presentes nessa área, (Raymaekers *et al.*, 2020). Os microrganismos utilizados para biocontrole de doenças podem ser fungos, bactérias, leveduras e outros (Pinho, 2020, Rezende *et al.*, 2021).

Os agentes de controle biológico podem atuar de forma direta e indireta para controle de fitopatógenos (Raymaekers *et al.*, 2020). Os principais mecanismos de ação do controle biológico por fungos antagonicos, consiste em inibir ou reduzir o crescimento dos patógenos por antibiose (Raymaekers *et al.*, 2020), competição por recursos e espaço, parasitismo (Machado *et al.*, 2012), produção de diversos metabolitos (Chagas *et al.*, 2017) e indução de resistência na planta (Pinho *et al.*, 2020)

O uso do controle biológico deve ser acompanhado por outras práticas culturais, como a exemplo rotação de culturas, o uso de cultura armadilha, a presença de quebra-ventos em bordaduras, o uso de produtos alelopáticos com mecanismos de ação diferentes, visando assim a criação de um ambiente favorável a ação dos

antagonistas e a melhoria da saúde da planta, aumentando a sua resistência (Morandi *et al.*, 2009).

2.6.3 Solubilização de fosfato

A disponibilidade limitada de fósforo (P) nos solos, especialmente em regiões tropicais e subtropicais, representa um dos maiores desafios para o desenvolvimento das culturas agrícolas, visto que o P é o segundo nutriente mais limitante para a produtividade (Baby *et al.*, 2016, Rezende *et al.*, 2021).

A aplicação de fertilizantes fosfatados visa suprir a demanda das plantas (Barbosa, 2020), porém o P é um dos elementos menos moveis no perfil do solo, visto que esse nutriente normalmente está aderido aos coloides do solo ou em formas complexadas com outros elementos, como ferro (Fe) e alumínio (Al), tornando-se pouco solúvel e assim indisponível para a absorção das plantas (Anand, Kumari, Mallick, 2016, Queiroz *et al.*, 2023).

A eficiência na extração e utilização do P pelas plantas é variável, sendo influenciada principalmente pela atividade de enzimas e as associações simbióticas e assimbióticas com microrganismos na rizosfera e endosfera (Anand, Kumari, Mallick, 2016, Bechtaoui *et al.*, 2020). Assim, microrganismos promotores de crescimento vegetal, incluindo bactérias e fungos presentes no solo e associados às raízes das plantas, apresentam a capacidade de solubilizar o fósforo que está insolúvel no solo (Bechtaoui *et al.*, 2020).

Portanto, o emprego de microrganismos solublizadores de fosfatos propõe contornar esse cenário ao atuar na liberação do P, para que o mesmo fique na forma prontamente absorvível pelas plantas. Essa é uma estratégia que pode resultar na diminuição dos custos de produção e possibilita aumentar a sustentabilidade da atividade agrícola, melhorando a utilização do P aplicado (Khan *et al.*, 2007, Rezende *et al.*, 2021, Queiroz *et al.*, 2023).

2.6.4 Produção de celulases

A celulose é o biopolímero de maior abundância na Terra e pode ser quebrada em glicose com auxílio de enzimas e ácidos específicos (Ruegger e Tauk-Tornisielo, 2004).

Os microrganismos que apresentam a capacidade de produzir enzimas são aqueles que colonizam os tecidos das plantas ou estão associados a rizosfera

(Inforsato e Porto, 2016), a exemplo de fungos, bactérias, leveduras e entre outros (Moreno *et al.*, 2013, Chandra *et al.*, 2010), que produzem diversas enzimas extracelulares, a exemplo de pectinases, esterases, celulasas e lipases.

Para os microrganismos, essas enzimas são utilizadas como mecanismo para a superação das defesas do hospedeiro contra a invasão microbiana, e são utilizadas para realizar a degradação diversos compostos celulares da planta. Ainda, a produção dessas enzimas, tem como função auxiliar na extração de nutrientes presentes solo pela degradação de compostos orgânicos (Horta *et al.*, 2018).

Dentre as enzimas que os fungos são capazes de produzir, as mais estudadas são as celulasas (Horta *et al.*, 2018), proteases (Queiroz e Souza, 2020), amilases (Deb *et al.*, 2013, Pathak e Narula, 2013) e pectinases (Kumar e Suneetha, 2014). Estas enzimas atuam como catalisadores de diversos processos biológicos que ocorreriam de maneira mais lenta na natureza. (Lehninger *et al.*, 1995).

As celulasas são enzimas que constituem um complexo capaz de atuar sobre materiais celulósicos, promovendo sua hidrólise (Sadhu e Maiti, 2013). Essas enzimas são biocatalisadoras altamente específicas que atuam para a liberação de açúcares a partir da quebra da celulose. Essas enzimas produzidas por microrganismos podem ser aplicadas em processos industriais, já que oferecem eficiência e sustentabilidade para esses processos (Griebeler *et al.*, 2014, Souza *et al.*, 2015).

A produção de celulasas em escala industrial foi primeiro utilizada visando a aplicação em ração animal (Martins *et al.*, 2006), e em seguida, essas enzimas começaram a ser utilizadas como insumo para a indústria de alimentos, com o objetivo de melhorar propriedades sensoriais de massas e para promover a clarificação de sucos de frutas e vinho (Griebeler *et al.*, 2014). Mais recentemente, a utilização de celulasas vem sendo direcionada a produção de etanol de forma mais sustentável (Mussatto *et al.*, 2010, Castro *et al.*, 2010).

REFERÊNCIAS

- Abhilash, P. C. C., Dubey, R. K., Tripathi, V., Gupta, V. K. & Singh, H. B. (2016). Plant Growth-Promoting Microorganisms for Environmental Sustainability. **Trends in Biotechnology**, 34 (11), 847-850.
- Adarsh Kumar, Ram Chandra. Ligninolytic enzymes and its mechanisms for degradation of lignocellulosic waste in environment, **Heliyon**, Volume 6, Issue 2, 2020, e03170, ISSN 2405-8440, <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2020.e03170>.
- Addy, H. D., Piercey, M. M., & Currah, R. S. (2005). Microfungal endophytes in roots. **Canadian Journal of Botany**, 83(1), 1-13.
- Adesemoye, A. O., Kloepper, J. W. Plant – Microbe's interactions in enhanced fertilizer use efficiency. **Applied Microbiology and Biotechnology**, v. 85, p. 1–12, 2009.
- Agra, M.D.F. *et al.* Synopsis of the plants known as medicinal and poisonous in Northeast of Brazil. **Revista Brasileira de Farmacognosia**, v.17, p. 114-140, 2007
- Aguiar, A. C. M., Mendes, K. F., Barcellos Júnior, L. H., Silva, E. M. G., Silva, A. A. ASPECTOS DA BIOLOGIA E ECOFISIOLOGIA DE PLANTAS DANINHAS. **Plantas daninhas: biologia e manejo (Vol. 1)**. Oficina de Textos. 2022. Cap. 1, p. 9-39.
- Agostinetto, D *et al.* 2013. Habilidade competitiva relativa de milho em convivência com arroz irrigado e soja. **Pesquisa Agropecuária Brasileira** 48: 1315 1322.
- Anand, K., Kumari, B., Mallick, M. A. Phosphate solubilizing microbes: An effective and alternative approach as biofertilizers. **International Journal of Pharmacy and Pharmaceutical Sciences**, v. 8, n. 2, p. 37–40, 2016.
- Andrade-Linares, D.R., Grosch, R., Restrepo, S., Krumbein, A., Franken, P. (2011) Effects of dark septate endophytes on tomato plant performance. **Mycorrhiza** 21:413–422. <https://doi.org/10.1007/s00572-010-0351->
- Asghar Heydari and Mohammad Pessarakli, 2010. A review on biological control of fungal plant pathogens using microbial antagonists. **Journal of Biological Sciences**, 10: 273-290.
- Baby, K., Kumar, A. & Mallick, M. A. (2016). Phosphate solubilizing microbes: an effective and alternative approach as biofertilizers. **International Journal of Pharmacy and Pharmaceutical Sciences**, 8 (2), 37-40.
- Balbinot Jr., A. A., Fleck, N. G., Agostinetto, D., Rizzardi, M. A., Merotto Jr., A., & Vidal, R. A. (2001). Velocidade de emergência e crescimento inicial de cultivares de arroz irrigado influenciando a competitividade com as plantas daninhas. **Planta Daninha**, 19(3), 305–316. <https://doi.org/10.1590/S0100-83582001000300001>

- Ban Y, Tang M, Chen H, Xu Z, Zhang H, Yang Y (2012) The response of dark septate endophytes (DSE) to heavy metals in pure culture. **PLOS One** 7:e47968. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0047968>
- Barbosa, J. P. F., da Silva, J. E., da Silva, D. J., Pinheiro, R. A., de Almeida Leite, R., dos Santos Santana, L., ... & de Barros, R. P. (2020). Registro da associação entre afídeos (Hemiptera: Aphididae) e plantas daninhas em cultivo orgânico e convencional de hortaliças. [TESTE] **Revista Craibeiras de Agroecologia**, 5(1), 9581.
- Barbosa, K. D. P. (2020). FONTES E FORMAS DE APLICAÇÃO DE FERTILIZANTES FOSFATADOS EM CULTIVOS CONSECUTIVOS DE SOJA EM LATOSSOLO DE ALTA FERTILIDADE.
- Barea, JM, Pozo, M J, Azcón, R, Azcón-Aguilar, C. **Journal of Experimental Botany**, Volume 56, Issue 417, July 2005, Pages 1761–1778, doi.org/10.1093/jxb/eri197
- Barrow, J.R. & Aaltonen, R.E. Evaluation of the internal colonization of *Atriplex canescens* (Pursh) Nutt. roots by dark septate fungi and the influence of host physiological activity. **Mycorrhiza**, 11:199-205, 2001.
- Barrow, J.R. Atypical morphology of dark septate fungal root endophytes of *Bouteloua* in arid southwestern USA rangelands. **Mycorrhiza**. 2003, 13, 239–247.
- Bateman, D. F., Basham, H. G. Degradation of plant-cell walls and membranes by microbial enzymes. In: HEITEFUSS R., WILLIAMS, P. H. (Eds.). *Encyclopedia of Plant Physiology. New Series: Physiological Plant Pathology*. New York: **Springer-Verlag**, 2001. p. 316-355.
- Basu S, Rabara RC, Negi S (2018) AMF: the future prospect for sustainable agriculture. **Physiological and Molecular Plant Pathology** 102:36–45. <https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2017.11.007>
- Bechtaoui, N., Raklami, A., Benidire, L., Tahiri, A.I., Göttfert, M., Oufdou, K. Effects of PGPR Co-inoculation on growth, phosphorus nutrition and phosphatase/phytase activities of faba bean under different phosphorus availability conditions. **Polish Journal of Environmental Studies**. 29, 1557–1565, 2020
- Bernardo, L. *et al.* Metabolomic responses triggered by arbuscular mycorrhiza enhance tolerance to water stress in wheat cultivars. **Plant Physiology and Biochemistry**. 137, 203–212 (2019).
- Berude, M., Almeida, D., Riva, M., Cabanêz, P., Amaral, A. (2015). Micorrizas e sua importância agroecológica. *Enciclopédia Biosfera*, 11(22).
- Berthelot, C., Perrin, Y., Leyval, C., Blaudez, C. Melanization and ageing are not drawbacks for successful agro-transformation of dark septate endophytes. **Fungal Biology**. 2017, 121, 652–663.

- Bianchi, M. A. *et al.* Proporção entre plantas de soja e plantas competidoras e as relações de interferência mútua. **Ciência Rural**, v. 36, n. 5, p. 1380-1387, 2006.
- Biondo, E., Fleck, M., Kolchinski, E.M., Sant'Anna, V., Polesi, R.G. Diversidade e potencial de utilização de plantas alimentícias não convencionais no Vale do Taquari, RS. **Revista Eletrônica Científica Da UERGS**, v.4, n.1, p.61-90,2018
- Blanco, H.G. A importância dos estudos ecológicos nos programas de controle das plantas daninhas. **O biológico**, v. 38, n. 10, p. 343-50, 1972.
- Borghini, E., Volpi, P., Comério, M., Xavier, A. S., Holtz, A., Vieira, M., ... & Aguiar, R. (2019). Levantamento de plantas daninhas hospedeiras de cochonilha-da-roseta em cultivos de café Conilon.
- Bonfim, Joice & Vasconcellos, Rafael & Baldesin, Luiz & Sieber, Thomas & Cardoso, Elke. (2016). Dark septate endophytic fungi of native plants along an altitudinal gradient in the Brazilian Atlantic Forest. **Fungal Ecology**. 20. 202-210. 10.1016/j.funeco.2016.01.008.
- Brandler, D *et al.* 2021. Interference and level of economic damage of turnip in canola. **Agrarian Academic Journal**: 39-56
- Braz, G. B. P., Oliveira Jr, R. S. D., Constantin, J., Raimondi, R. T., Ribeiro, L. M., Gemelli, A., & Takano, H. K. (2016). Plantas daninhas como hospedeiras alternativas para *Pratylenchus brachyurus*. **Summa Phytopathologica**, 42, 233-238.
- Brighenti, A.M., Silva, J.F., Sedyama, T., Silveira, J.S.M. & Sedyama, C.S., Análise de crescimento da tiririca (*Cyperus rotundus* L.). **Revista Ceres**, 44:94-110, 1997.
- Brighenti, A. M., De Oliveira, M. F. *Biologia de plantas daninhas*. 2011.
- Brundrett M (2009) Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. **Plant and Soil**. 320(1):37–77. doi:10.1007/s11104-008-9877-9
- Brundrett, M. C., Tedersoo, L. Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity. **The New Phytologist**, v. 220, p. 1108-1115, jan. 2018.
- Cameron TC, O'Sullivan D, Reynolds A, Pieterse SB, Benton TG, Sorci G (2013) Eco-evolutionary dynamics in response to selection on life-history. **Ecology Letters** 16:754–763
- Campos, Daniela Tiago da Silva *et al.* Colonização micorrízica em plantios de eucalipto. **Revista Árvore – Brazilian Journal of Forest Science** [online]. 2011, v. 35, n. 5, pp. 965-974. Disponível em: <<https://doi.org/10.1590/S0100-67622011000600002>>. Epub 10 Out 2011. ISSN 1806-9088.

- Cardoso, E. B., Moreira, G. M., Jordão, T. C., KASUYA, M. C. M. Glomalina: características, extração e quantificação. Micorrizas arbusculares: conceitos, metodologias e aplicações. **Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, Núcleo Regional Leste**. 2021. cap. 4, p. 20-35.
- Cardoso, E.J.B.N., Cardoso, I.M., Nogueira, M.A., Baretta, C.R.D.M., Paula, M. A. Micorrizas Arbusculares na aquisição de nutrientes pelas plantas. **Micorrizas: 30 anos de pesquisa no Brasil**. Lavras: UFLA, 2010.
- Cassel, L. J., Pimenta, B. D., Ludwig, R. L., Santos, D. B. 2023. FISILOGIA DO PARASITISMO: A RELAÇÃO PLANTA-PATÓGENO. **Editora Atena**. P 30-45. 2023. DOI: 10.22533/at.ed.2962324084
- Cavagnaro TR, Gao LL, Smith FA, Smith SE (2001) Morphology of arbuscular mycorrhizas is influenced by fungal identity. **The New Phytologist** 151(2):469–475. doi:10.1046/j.0028-646x.2001.00191.x
- Carvalho, L. B. Plantas Daninhas. Editado pelo autor, Lages, SC, vi, 82 p, 2013.
- Carvalho, R. A., Vital, M. V. C., Costa, D. A., Silva, L. C. F., Vieira, L. Cardoso G., Silveira, A. V. T., Lima Filho, G. F. Competição, facilitação ou teoria neutra? Um estudo das interações e de sua importância na estrutura de uma comunidade vegetal em regeneração. **Revista de Biologia Neotropical / Journal of Neotropical Biology**, Goiânia, v. 4, n. 2, p. 117-123, jul./dez. 2007.
- Castro, A. M. de., Pereira Jr, N. (2010). Produção, propriedades e aplicação de celulasas na hidrólise de resíduos agroindustriais. **Química Nova**, 33(1), 181–188. <https://doi.org/10.1590/S0100-40422010000100031>
- Castro, T. S. *et al.* Interferência de plantas daninhas em cultivares de feijão-caupi semi-ereto e semi-próstata. **Planta Daninha**, 37: 1-9, 2019.
- Cerqueira, L. L. D. M., e Ferreira, L. A. D. (2021). Biodiversidade e interações ecológicas.
- Chagas, L. F. B., Chagas Junior, A. F., Soares, L. P. & Fidelis, R.R. (2017). Trichoderma promoção do crescimento vegetal. **Revista de Agricultura Neotropical**, 4 (3), 97-102
- Chandra M, Kalra A, Sharma PK, Kumar H, Sangwan RS. Optimization of cellulases production by Trichoderma citrinoviride on marc of Artemisia annua and its application for bioconversion process. **Biomass and Bioenergy**. 2010, 34(5):805-811. doi:10.1016/j. biombioe.2010.01.024.
- Changey., F., Megloul, H., Fontaine, J. *et al.* Initial microbial status modulates mycorrhizal inoculation effect on rhizosphere microbial communities. **Mycorrhiza** 29, 475–487 (2019). <https://doi.org/10.1007/s00572-019-00914-1>
- Cheng, H. Q., Giri, B., Wu, Q. S., Zou, Y. N., Kuča, K. (2021). Arbuscular mycorrhizal fungi mitigate drought stress in citrus by modulating root microenvironment.

- Cordeiro, J.M.P., Félix, L.P. Conhecimento botânico medicinal sobre espécies vegetais nativas da caatinga e plantas espontâneas no agreste da Paraíba, Brasil. **Revista Brasileira de Plantas Medicinai**s, v. 16, p. 685-692, 2014.
- Concenço, G. *et al.* Ciência das plantas daninhas: histórico, biologia, ecologia e fisiologia. In: MONQUERO, P.A. (Ed.). Aspectos da biologia e manejo das plantas daninhas. São Carlos: Editora Rima – Sociedade Brasileira de Ciência das Plantas Daninhas, 2014. p.1-29.
- Cury, J. P., Santos, J. B., Silva, E. B., Byrro, E. C. M., Braga, R. R., CARVALHO, F. P., Valadão Silva, D. Acúmulo e partição de nutrientes de cultivares de milho em competição com plantas daninhas. **Planta Daninha**, v. 30, n. 2, p. 287-296, 2012.
- Dahiya, A., Chahar, K., Sindhu, S. S. The rhizosphere microbiome and biological control of weeds: A review. **Spanish Journal of Agricultural Research**, v. 17, n. 4, p. e10R01, 2019.
- de Lai, R. L. D. L., de Sousa Ribeiro, S. R., Barroso, A. A. M., & Schuster, M. Z. ECOLOGIA DE POPULAÇÕES E COMUNIDADES DE PLANTAS DANINHAS. **MATO LOGiA**, 38.
- de Chaves, M.A., Reginatto, P., da Costa, B.S. *et al.* Fungicide Resistance in *Fusarium graminearum* Species Complex. **Current Microbiology** 79, 62 (2022). <https://doi.org/10.1007/s00284-021-02759-4>
- Deb P, Talukdar SA, Mohsina K, Sarker PK, Sayem SMA. Production and partial characterization of extracellular amylase enzyme from *Bacillus amyloliquefaciens* P-001. **Springer plus**. 2013, 2:154-166. doi:10.1186/2193-1801-2-154.
- De Oliveira, J.R., Rubem S., Inoue, M. H. Seletividade de herbicidas para culturas e plantas daninhas. **Biologia e Manejo de Plantas Daninhas**, 2011. ISBN 978-85-64619-02-9
- Diogo, Nayron Vilela. Isolamento e caracterização de rizobactérias associadas a cana-de-açúcar com potencial uso biotecnológico. 2020. 50 p. Dissertação (Mestrado em Fitotecnia) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa. 2021.
- D'Oliveira, P. S., Brighenti, A. M., Oliveira, V. M., Miranda, J. E. C. Plantas tóxicas em pastagens: cafezinho (*Palicourea marcgravii* St. Hill, Família Rubiaceae). Juiz de Fora, MG: Comunicado Técnico Embrapa 85, 2018. 8p.
- Della Monica IF, Saparrat MCN, Godeas AM, Scervino JM (2015) The co-existence between DSE and AMF symbionts affects plant P pools through P mineralization and solubilization processes. **Fungal Ecology**, 17:10–17. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2015.04.004>

- Dermastia, M. Plant hormones in phytoplasma infected plants. **Frontiers in plant science**, v.10, p. 477, 2019.
- Duarte, E. F., Ramos, Y. C., Saleme Aona-Pinheiro, L. Y. Aspectos morfofisiológicos que condicionam a habilidade competitiva em populações de picão-preto. **Revista de Biologia Neotropical / Journal of Neotropical Biology**, Goiânia, v. 11, n. 1, p. 11–21, 2015. DOI: 10.5216/rbn.v11i1.27034.
- Farzad Aslani, A., Shukor Juraimi, M., Saiful Ahmad-Hamdani, M., Amirul Alam, M., Mahmudul Hasan, F. S., Golestan Hashemi and Mohammad Bahram. The role of arbuscular mycorrhizal fungi in plant invasion trajectory. **Plant and Soil**. Vol. 441, No. 1/2 (2019), pp. 1-14 (14 pages)
- Ferreira, P. F. A., Corrêa Silva, L., Reyes Martinez, H. A., Lins Ferreira, K. A., & Pinheiro Nobre, C. (2019). Efeito da sazonalidade na comunidade de Fungos Micorrízicos Arbusculares em áreas com *mimosa caesalpinifolia*. **Revista Trópica: Ciências Agrárias e Biológicas**, 10(2).
- Fialho, C. M. T., Silva, G. S., Faustino, L. A., Carvalho, F. P., Costa, M.D, Silva, A.A Associação micorrízica em soja e plantas daninhas em competição. **Acta Scientiarum. Agronomy** [online]. 2016, v. 38, n. 2. Epub Apr-Jun 2016. ISSN 1807-8621. <https://doi.org/10.4025/actasciagron.v38i2.27230>.
- Folli-Pereira, M. D. S., Meira-Haddad, L. S. A., Bazzolli, D. M. S., & Kasuya, M. C. M. (2012). Micorriza arbuscular e a tolerância das plantas ao estresse. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, 36, 1663-1679.
- Frankenberger Jr, W. T., Arshad, M. Phytohormones in soils microbial production & function. **CRC Press**, 2020.
- Fried, G., Chauvel, B., Reynaud, P., Sache, I. (2017). Decreases in Crop Production by Non-native Weeds, Pests, and Pathogens. In: Vilà, M., Hulme, P. (eds) Impact of Biological Invasions on Ecosystem Services. Invading Nature - Springer Series in Invasion Ecology, vol 12. **Springer**, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-45121-3_6
- Galon, L. *et al.* Competição entre híbridos de milho com plantas daninhas. **South American Sciences**, v.2, n.1. p.1-26, 2020.
- Galon, L., Gabiatti, R. L., Agazzi, L. R., Weirich, S. N., Radünz, A. L., Brandler, D., Brunetto, L., Silva, A. M. L. da., Aspiazú, I., & Perin, G. F. (2020). Competição entre híbridos de milho com plantas daninhas. **South American Sciences**, 2(1), e21101. <https://doi.org/10.17648/sas.v2i1.101>
- Gazziero, D. L. P. Manejo de plantas daninhas na cultura da soja. In: Carvalho, J. A., Correia, N. M. (Ed.). Manejo de plantas daninhas nas culturas da soja e do milho. Uberlândia: UFU, 1998. p. 8-34
- Geiger, F., Bengtsson, J., Berendse, F., Weisser, W. W., Emmerson, M., Morales, M. B., Ceryngier, P., Liira, J., Tschardtke, T., Winqvist, C., Eggers, S., Bommarco, R.,

- Pärt, T., Bretagnolle, V., Plantegenest, M., Clement, L. W., Dennis, C., Palmer, C., Oñate, J. J., Guerrero, I., Hawro, V., Aavik, T., Thies, C., Flohre, A., Hänke, S., Fischer, C., Goedhart, P. W., and Inchausti, P. 2010. Persistent negative effects of pesticides on biodiversity and biological control potential on European farmland. **Basic and Applied Ecology**. Ecol. 11:97-105. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2009.12.001>
- Griebeler, N. E., de Bortoli, V., Astolfi, A. L., Daronch, N. A., Schumann, A. C., Salazar, L. N., ... & Zeni, J. (2015). Seleção de fungos filamentosos produtores de amilases, proteases, celulases e pectinases. **Revista Acadêmica Ciência Animal**, 13.
- Grunig, C.R., Queloz, V., Sieber, T.N. Structure of Diversity in Dark Septate Endophytes: From Species to Genes. In Endophytes of Forest Trees: Biology and Applications, Forest Sciences 80, Pirttila, AM, Frank, AC, Eds., **Springer Science + Business Media**. BV: Berlin/Heidelberg, Germany, 2011, pages. 3–30.
- Hammer, D.J. *et al.* 2018. Has Breeding Improved Soybean Competitiveness with Weeds? **Weed Science** 66: 57-61.
- Han, J., Zhang, Y., Xi, H. *et al.* Maize, wheat, and soybean root traits depend upon soil phosphorus fertility and mycorrhizal status. **Mycorrhiza** 33, 359–368 (2023). <https://doi.org/10.1007/s00572-023-01126-4>
- Heap, I, Duke, S.O. Overview of glyphosate-resistant weeds worldwide. **Pest management science**, v. 74, n. 5, p. 1040-1049, 2018.
- Heap, I. International survey of herbicide resistant weeds. Disponível em: <www.weedscience.org>. Acesso em: 14 de janeiro de 2024.
- Hijano, N., Orzari, I., Colombo, W. L., Nepomuceno, M. P., & Alves, P. L. C. A. (2021). Interferência: Conhecer para usá-la a nosso favor. Matologia: estudos sobre plantas daninhas. **Fábrica da Palavra**, Jaboticabal, 106-144.
- Hildebrandt U, Regvar M, Bothe H (2007) Arbuscular mycorrhiza and heavy metal tolerance. **Phytochemistry** 68:139–146
- Hodge, A., Campbell, C. & Fitter, A. An arbuscular mycorrhizal fungus accelerates decomposition and acquires nitrogen directly from organic material. **Nature**, 413, 297–299 (2001). <https://doi.org/10.1038/35095041>
- Horta, M.A.C., Filho, J.A.F., Murad, N.F. *et al.* Network of proteins, enzymes and genes linked to biomass degradation shared by Trichoderma species. **Scientific Reports** 8, 1341 (2018). <https://doi.org/10.1038/s41598-018-19671-w>
- Huusko, K., Ruotsalainen, A.L. & Markkola, A.M. A shift from arbuscular mycorrhizal to dark septate endophytic colonization in *Deschampsia flexuosa* roots occurs along primary successional gradient. **Mycorrhiza** 27, 129–138 (2017). <https://doi.org/10.1007/s00572-016-0736-x>

- Karam, D., Melhorança, A. L., Oliveira, M. F. Plantas daninhas na cultura do milho. Embrapa Milho e sorgo, **4º SEAGRO – Semana Agrônômica do Oeste Baiano**. Sete lagoas, 2007.
- Kehl, Lucas Guilherme Hahn. Isolamento de rizobactérias do picão-preto e caracterização da promoção ou inibição do crescimento de plantas. 2021. 67 f. Dissertação (Mestrado em Fitotecnia) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa. 2021.
- Kiers, E.T. & van der Heijden, G.A. Mutualistic stability in the arbuscular mycorrhizal symbiosis: exploring hypotheses of evolutionary cooperation. **Ecology**, 87:1627-1636, 2006.
- Kim, K. H., Kabir, E., Jahan, S. A. Exposure to pesticides and the associated human health effects. **Science of the Total Environment**, v. 575, p. 525-535, 2017. doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.09.009
- Khan, M. S., Zaidi, A., Wani, P. A. Role of phosphatesolubilizing microorganisms in sustainable agriculture: a review. **Agronomy for Sustainable Development**, Paris, v. 27, p. 29-43, 2007
- Knapp, D.G., Németh, J.B., Barry, K. *et al.* Comparative genomics provides insights into the lifestyle and reveals functional heterogeneity of dark septate endophytic fungi. **Scientific Reports** 8, 6321 (2018). <https://doi.org/10.1038/s41598-018-24686-4>
- Knapp, D. G., Pintye, A., & Kovács, G. M. (2012). The dark side is not fastidious – dark septate endophytic fungi of native and invasive plants of semiarid sandy areas. **PLOS ONE**, 7(2), e32570. DOI: 10.1371/journal.pone.0032570
- Kumar PG, Suneetha V. A cocktail enzyme – pectinase from fruit industrial dump sites: A review. *Research Journal of Pharmaceutical, Biological and Chemical Sciences*. 2014, 5(2):1252-1259, 2014
- Ikram, R. M., Tanveer, A., Ali, H. H., Safdar, M. E., Javaid, M. M., Abbas, T., Hashim, S., & Chauhan, B. S. (2019). Germination Ecology of Two Troublesome Weeds of Arid Chickpea: *Euphorbia dracunculoides* and *Astragalus* Species. **Planta Daninha**, 37, e019174553. <https://doi.org/10.1590/S0100-83582019370100049>
- Inforsato, F. J., & Porto, A. L. M. (2016). Atividade enzimática de celulases pelo método DNS de fungos isolados de sementes em germinação. **Revista Brasileira de Energias Renováveis**, 5(4), 444-465.
- INVAM - **International culture collection of vesicular arbuscular mycorrhizal** fungi. Disponível em: <http://invam.caf.wvu.edu>
- Jesus, B., Santana, K., Oliveira, V., Carvalho, M., & Almeida, W. A. (2020). PANCs - PLANTAS ALIMENTÍCIAS NÃO CONVENCIONAIS, BENEFÍCIOS NUTRICIONAIS, POTENCIAL ECONOMICO E RESGATE DA CULTURA: UMA REVISÃO SISTEMÁTICA. **ENCICLOPEDIA BIOSFERA**, 17(33).

- Jochum, M. D., McWilliams, K. L., Borrego, E. J., Kolomiets, M. V., Niu, G., Pierson, E. A., Jo, Y. K. Bioprospecting plant growth-promoting rhizobacteria that mitigate drought stress in grasses. **Frontiers in microbiology**, v. 10, p. 2106, 2019. doi.org/10.3389/fmicb.2019.02106
- Jumpponen, A. Dark septate endophytes – are they mycorrhizal?. **Mycorrhiza** 11, 207–211 (2001). <https://doi.org/10.1007/s005720100112>
- Jumpponen, A., & Trappe, J. M. (1998). Dark septate endophytes: a review of facultative biotrophic root-colonizing fungi. **The New Phytologist**, 140(2), 295–310. doi:10.1046/j.1469-8137.1998.00265.x
- Jung, S.C., Martinez-Medina, A., Lopez-Raez, J.A. *et al.* Mycorrhiza-Induced Resistance and Priming of Plant Defenses. **Journal of Chemical Ecology** 38, 651–664 (2012). <https://doi.org/10.1007/s10886-012-0134-6>
- Junior, J. F. S., Tropaldi, L., & da Conceição, A. F. (2022). DESENVOLVIMENTO DE PLANTAS DANINHAS SOB PALHADA DE CAPIM-BRAQUIÁRIA (UROCHLOA DECUMBENS), MILHETO (PENNISSETUM GLAUCUM) E SORGO (SORGHUM BICOLOR). **Ciências agrárias**.
- Lamichhane, J. R., Dachbrodt-Saaydeh, S., Kudsk, P., Messéan, A. Toward a reduced reliance on conventional pesticides in European agriculture. **Plant Disease**, v. 100, n. 1, p. 10-24, 2016. doi.org/10.1094/PDIS-05-15-0574-FE
- Lehninger, A. L., Nelson, D. L., COX, M. M. Princípios de Bioquímica. Editora Sarvier. São Paulo, 1995.
- Li Han, Yiling Zuo, Xueli He, Yiting Hou, Min Li, Baoku Li, Plant identity and soil variables shift the colonisation and species composition of dark septate endophytes associated with medicinal plants in a northern farmland in China, **Applied Soil Ecology**, Volume 167, 2021, 104042, ISSN 0929-1393, <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2021.104042>.
- Likar, M. & Regvar, M. (2013). Isolates from dark septate endophytes impart metal uptake and improve physiology of *Salix caprea* L. **Plant and Soil**, 370(1-2), 593–604. doi:10.1007/s11104-013-1656-6
- Little, N. G., Ditommaso, A., Westbrook, A. S., Ketterings, Q. M., Mohler, C. L. Effects of fertility amendments on weed growth and weed-crop competition: a Review. **Weed Science** v. 69, n. 2, p. 1-48, 2021
- Li, X., He, C., He, X. *et al.* Dark septate endophytes improve the growth of host and non-host plants under drought stress through altered root development. **Plant and Soil**, 439, 259–272 (2019). <https://doi.org/10.1007/s11104-019-04057-2>
- Li, X., He, X.L., Hou, L.F., Ren, Y., Wang, S.J., Su, F. Dark septate endophytes isolated from a xerophyte plant promote the growth of *Ammopiptanthus mongolicus* under drought condition. **Scientific Reports**. 2018, 8, 7896.

- Li, Y.C., Chen, S.J., Li, K.T. Symbiotic fungi in nature Finnish peat moss promote vegetative growth in rabbiteye blueberry cuttings. *Hortic. Environmental Biotechnology*. 2021, 62, 191–198.
- Lorenzi, H. Manual de identificação e controle de plantas daninhas. 7. ed. Nova Odessa, SP, Brasil: Instituto Plantarum de Estudos da Flora Ltda, 2014. 379 p.
- Maciá-Vicente, JG, Glynou, K., Piepenbring, M. A new root-associated species of *Exophiala*. *Mycology Program*. 2016, 15, 1.
- Manabe, P.M.S. *et al.* Efeito da competição de plantas daninhas na cultura do feijoeiro. *Bioscience Journal*, v. 31, p. 333-343, 2015.
- Mandyam, K. & Jumpponen, A. Seeking the elusive function of the root-colonising dark septate endophytic fungi. *Studies in Mycology*, 53, 173–189 (2005).
- Mandyam, K., Jumpponen, A. Seasonal and temporal dynamics of arbuscular mycorrhizal and dark septate endophytic fungi in a tallgrass prairie ecosystem are minimally affected by nitrogen enrichment. *Mycorrhiza* 18, 145–155 (2008). <https://doi.org/10.1007/s00572-008-0165-6>
- Martins, S.A., Vieira, F.P., Berchielli, T.T., Do Prado, I.N., CANESIN, R.C., SETTI, M.C. Taxa de passagem e parâmetros ruminais em bovinos suplementados com enzimas fibrolíticas. *Revista Brasileira de Zootecnia*, v. 35, n. 03, suppl. 0, p. 1-11, 2006.
- Massenssini, A. M., Bonduki, V. H. A., Melo, C. A. D., Tótola, M. R., Ferreira, F. A., & Costa, M. D. (2014). Soil microorganisms and their role in the interactions between weeds and crops. *Planta Daninha*, 32(4), 873–884. <https://doi.org/10.1590/S0100-83582014000400022>
- Massenssini, A.M., Bonduki, V.H.A., Tótola, M.R. *et al.* Arbuscular mycorrhizal associations and occurrence of dark septate endophytes in the roots of Brazilian weed plants. *Mycorrhiza* 24, 153–159 (2014). <https://doi.org/10.1007/s00572-013-0519-6>
- McLellan, C.A., Turbyville, T.J., Wijeratne, E.K., Kerschen, A., Vierling, E., Queitsch, C., Gunatilaka, A.L. A rhizosphere fungus enhances *Arabidopsis* thermotolerance through production of an HSP90 inhibitor. *Plant Physiology*. 2007, 145, 174–182.
- Medeiros, Letícia Barão. Bioprodutos com *Bacillus* sp. e *Trichoderma* sp. no desenvolvimento inicial de lentilha. 2019. 67 f. Dissertação (Mestrado em Agrobiologia) - Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria. 2019.
- Michalet, R, Delerue, F, Liancourt, P, Pugnaire, FI. Are complementarity effects of species richness on productivity the strongest in species-rich communities? *Journal of Ecology*. 2021, 109: 2038– 2046. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13658>

- Miléo, L. J., Silva, J. F., Bentes, J. L. S., & Christoffoleti, P. J. (2007). Plantas daninhas hospedeiras alternativas de *Colletotrichum guaranicola* em cultivos de guaraná no Estado do Amazonas. **Planta daninha**, 25, 771-782.
- Mitra, D., Navendra, U., Panneerselvam, U. Ansuman, S., Ganeshamurthy, A. N., Divya, J. Role of mycorrhiza and its associated bacteria on plant growth promotion and nutrient management in sustainable agriculture. **International Journal Life Science Applied Science**, Bihar, v. 1, p. 1–10, 2019.
- Morandi, M. A. B., de Paula Júnior, T. J., Bettiol, W., & Teixeira, H. (2009). Controle biológico de fungos fitopatogênicos.
- Moreno ML, Pérez D, García MT, Mellado E. Halophilic bacteria as a source of novel hydrolytic enzymes. **Life**. 2013, 3(1):38-51. doi:10.3390/life3010038.
- Mussatto, S. I., Dragone, G., Guimarães, P.M.R., Silva, J.P.A., Carneiro, L.M., Roberto, I.C., Vicente, A., Domingues, L., Teixeira, J., Technological trends, global market, and challenges of bioethanol production. **Biotechnology advances**, v.28, p.817-830, 2010.
- Nandula, V., Reddy, K., Poston, D., Rimando, A., Duke, S. (2008). Mechanism of glyphosate tolerance in Mississippi ryegrass (*Lolium multiflorum*). **Weed Science**, 56 (3), 344-349. doi:10.1614/WS-07-115.1
- Newsham, K. K. (2011). A meta-analysis of plant responses to dark septate root endophytes. **The New Phytologist**, 190(3), 783-793. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2010.03611.x
- Noceto, PA., Bettenfeld, P., Boussageon, R. *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungi, a key symbiosis in the development of quality traits in crop production, alone or combined with plant growth-promoting bacteria. **Mycorrhiza** 31, 655–669 (2021). <https://doi.org/10.1007/s00572-021-01054-1>
- Nuaima, R.H., Ashrafi, S., Maier, W., Heuer, H. Fungi isolated from cysts of the beet cyst nematode parasitized its eggs and counterbalanced root damages. **Journal of Pest Science**. 2021, 94, 563–572.
- O'Brien, M. J., Menezes, L. F. T., Bråthen, K. A., Losapio, G., Pugnaire, F. I. Facilitation mediates species presence beyond their environmental optimum, **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, Volume 38, 2019, Pages 24-30, ISSN 1433-8319, <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2019.03.004>.
- Oliveira, E. F. D., Santos, P. R. R. D., & Santos, G. R. D. (2018). Sementes de plantas daninhas como hospedeiras alternativas de fitopatógenos. **Arquivos do Instituto Biológico**, 85.
- Pathak S, Narula N. Optimization of pH for the production of amylase by soil mycotic flora of Jabalpur region. Research and Reviews: **Journal of Microbiology and Biotechnology**. 2013, 2(1):17-22.

- Pinho, R. S. C., Pozzebon, B. C., Rodrigues, K. R. R., Arns, R. B., Alves, C. A. & Bergmann, M. B. (2020). Rizobactérias no controle de *Sclerotinia sclerotiorum*, e efeitos no desenvolvimento vegetativo de plântulas de soja. **Colloquium Agrariae**, 16 (4), 110-120.
- Prates Júnior, Paulo *et al.* Mycorrhizal inoculation and phosphorus fertilization show contrasts on native species of the Brazilian Atlantic Forest and Cerrado. **Revista Brasileira de Ciência do Solo** [online]. 2021, v. 45, e0210013. Available from: <<https://doi.org/10.36783/18069657rbc20210013>>. Epub 22 Sept 2021. ISSN 1806-9657.
- Prates Júnior, P., Da Silva, M. C. S., Vieira, C. A., Veloso, T. G. R., Kasuya, M. C. M. Associações micorrízicas: importância, tipos e características funcionais. Micorrizas arbusculares: conceitos, metodologias e aplicações. **Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, Núcleo Regional Leste**. 2021. cap. 1, p. 20-35.
- Pitelli, R. A. Competição e controle das plantas daninhas em áreas agrícolas. **Série técnica IPEF**, v. 4, n. 12, p. 1-24, 1987.
- Pitelli, R.A. Competição entre Plantas Daninhas e Plantas Cultivadas. In: MONQUERO, P.A. (Coord.) Aspectos da Biologia e Manejo de Plantas Daninhas. São Carlos: Rima, 2014. p.61-82.
- Pitelli, R. A. O termo planta-daninha. **Planta Daninha**, v. 33, p. 622-623, 2015.
- Ponte, I. S. Fitossociologia E Manejo De Plantas Daninhas De Difícil Controle, Em Pré-semeadura Da Soja. 2023
- Porto, E. M. V., Amaro, H. T. R., Alves, D. D., Andrade, W. R., Rufino, L. D. A., Gomes, V. M. (2022). O capim *Andropogon*. **Informe agropecuário**, Belo horizonte, 43(317), 26-36.
- Proctor, C. A. *et al.* Vegetative reproduction potential of common purslane (*Portulaca oleracea*). **Weed Technology**, v. 25, n. 4, p. 694-697, 2011.
- Pugnaire, F. I., *et al.* Climate change effects on plant-soil feedbacks and consequences for biodiversity and functioning of terrestrial. **Ecosystem Services**. Adv.5,eaaz1834(2019).DOI:10.1126/sciadv.aaz1834
- Queiroz, A. T. S., OLIVEIRA, B. C. ação de microrganismos promotores do crescimento de plantas: uma revisão sistemática da literatura. **REVISTA PsiPRO**, [S. l.], v. 2, n. 5, p. 98–112, 2023. DOI: 10.5281/zenodo.10020339.
- Qin Z, Zhang H, Feng G, Christie P, Zhang J, Li X, Gai J (2020) Soil phosphorus availability modifies the relationship between AM fungal diversity and mycorrhizal benefits to maize in an agricultural soil. **Soil Biology and Biochemistry** 144:107790. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.107790>

- Rashidi, S., Yousefi, A.R., Pouryousef, M. *et al.* Mycorrhizal impact on competitive relationships and yield parameters in *Phaseolus vulgaris* L. — weed mixtures. **Mycorrhiza** 31, 599–612 (2021). <https://doi.org/10.1007/s00572-021-01046-1>
- Ramos, R. F., Kaspary, T. E., Balardin, R. R., Dalla Nora, D., Antonioli, Z. I., & Bellé, C. (2019). Plantas daninhas como hospedeiras dos nematoides-das-galhas. **Revista Agronomia Brasileira**, 3(1), 1-3.
- Raymaekers, K., Ponet, L., Holtappels, D., Berckmans, B., Cammue, B. P. Screening for novel biocontrol agents applicable in plant disease management—a review. **Biological Control**, v. 144, p. 104240, 2020. doi.org/10.1016/j.biocontrol.2020.104240
- Reinhart, K. O., Callaway, R. M. (2006) Soil biota and invasive plants. **The New Phytologist** 170(3):445–457. [doi:10.1111/j.1469-8137.2006.01715.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01715.x)
- Rezende, C. C., Silva, M. A., Frasca, L. L. M., Faria, D. R., Filippi, M. C. C de., Lanna, A. C., Nascente, A. S. Microrganismos multifuncionais: utilização na agricultura. **Pesquisa, Sociedade e Desenvolvimento**, [S. l.], v. 2, pág. e50810212725, 2021. DOI: 10.33448/rsd-v10i2.12725.
- Reigosa, M.J., Sánchez-Moreiras, A., Gonzáles, L. Ecophysiological approach in allelopathy. **Critical Reviews in Plant Sciences**, v. 18, p. 577-608, 1999.
- Ribeiro, A.D.S., Pamphile, J. A. (2017). Micro-organismos endofíticos e seu potencial biotecnológico. **Revisão Uningá**, 29 (3).
- Ried, G., Chauve, L. B., Reynaud, P., Sache, I. Decreases in crop production by nonnative weeds, pests, and pathogens. Impact of biological invasions on ecosystem services, p. 83-101, 2017.
- Rizzardi, M. A., Fleck, N. G., Vidal, R. A., Merotto Jr., A., & Agostinetto, D. (2001). Competição por recursos do solo entre ervas daninhas e culturas. **Ciência Rural**, 31(4), 707–714. <https://doi.org/10.1590/S0103-84782001000400026>
- Rodríguez, RJ, Branco, JF Jr., Arnaldo, AE, Redman, RS Fungal endophytes: Diversity and functional roles. **New Phytologist Foundation**. 2009, 182, 314–330.
- Ruegger, M. J. S., & Tauk-Tornisielo, S. M. (2004). Atividade da celulase de fungos isolados do solo da Estação Ecológica de Juréia-Itatins, São Paulo, Brasil. **Brazilian Journal of Botany**, 27(2), 205–211. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042004000200001>
- Sadhu S, Maiti TK. Cellulase Production by Bacteria: A Review. **British Microbiology Research Journal**. 2013, 3(3):235-258. [doi:10.9734/BMRJ/2013/2367](https://doi.org/10.9734/BMRJ/2013/2367).
- Saggin Júnior, O. J., Borges, W. L., de Novais, C. B., & da Silva, E. M. R. (2011). Manual de curadores de germoplasma-micro-organismos: fungos micorrízicos arbusculares.

- Sales Junior, R., Oliveira, O. F. D., Medeiros, É. V. D., Guimarães, I. M., Correia, K. C., & Michereff, S. J. (2012). Ervas daninhas como hospedeiras alternativas de patógenos causadores do colapso do meloeiro. **Revista Ciência Agrônômica**, *43*, 195-198.
- Santander, C., Sanhueza, M., Olave, J. *et al.* Arbuscular Mycorrhizal Colonization Promotes the Tolerance to Salt Stress in Lettuce Plants through an Efficient Modification of Ionic Balance. **Journal of Soil Science and Plant Nutrition** *19*, 321–331 (2019). <https://doi.org/10.1007/s42729-019-00032-z>
- Santos, E. A dos., Ferreira, L. R., Costa, M. D., Silva, M de. C. S da., Reis, M. R dos., França, A. C. Ocorrência de fungos simbióticos e solubilização de fosfato rizosférico em plantas daninhas. **Acta Scientiarum. Agronomy** [Internet]. 2013Janeiro,35(1):49–55
- Santos, Mila, Ignacio Cesanelli, Fernando Diáñez, Brenda Sánchez-Montesinos and Alejandro Moreno-Gavira. 2021. "Advances in the role of dark septate endophytes in plant resistance to abiotic and biotic stresses" **Journal of Fungi** *7*, no. 11: 939. <https://doi.org/10.3390/jof7110939>
- Santos, S.G., da Silva, P.R.A., Garcia, A.C., Zilli, J.É., Berbara, R.L.L. Dark septate endophyte decreases stress on rice plants. **Brazilian Journal of Microbiology**. 2017, *48*, 333–341.
- Salloum, M.S., Insani, M., Monteoliva, M.I. *et al.* Metabolic responses to arbuscular mycorrhizal fungi are shifted in roots of contrasting soybean genotypes. **Mycorrhiza** *29*, 459–473 (2019). <https://doi.org/10.1007/s00572-019-00909-y>
- Sato, T., Hachiya, S., Inamura, N. *et al.* Secretion of acid phosphatase from extraradical hydrae of the arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus Clarus* is regulated in response to phosphate availability. **Mycorrhiza** *29*, 599–605 (2019). <https://doi.org/10.1007/s00572-019-00923-0>.
- Scavo, A, Mauromicale, G. Manejo integrado de plantas daninhas em culturas herbáceas. **Agronomia**, *10*: 1-26, 2020.
- Scavo, A., Restuccia, A., Abbate, C. *et al.* Seeming field allelopathic activity of *Cynara cardunculus* L. reduces the soil weed seed bank. **Agronomy for Sustainable Development**. *39*, 41 (2019). <https://doi.org/10.1007/s13593-019-0580-4>
- Scervino, J.M., Gottlieb, A., Silvani, V.A., Pergola, M., Fernandez, L., Godeas, A.M. Exudates of dark septate endophyte (DSE) modulate the development of the arbuscular mycorrhizal fungus (AMF) *Gigaspora rosea*. **Soil Biology and Biochemistry**. 2009, *41*, 1753–1756.55.
- Siddiqui, Z. A. (Ed.). PGPR: biocontrol and biofertilization. Dordrecht, the Netherlands: **Springer**, 2006

- Monika Singh, Divya Singh, Akanksha Gupta, Kapil Deo Pandey, P.K. Singh, Ajay Kumar, Chapter Three - Plant Growth Promoting Rhizobacteria: Application in Biofertilizers and Biocontrol of Phytopathogens, Editor(s): Amit Kishore Singh, Ajay Kumar, Pawan Kumar Singh, PGPR Amelioration in Sustainable Agriculture, **Woodhead Publishing**, 2019, Pages 41-66, ISBN 9780128158791, <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-815879-1.00003-3>.
- Silva, A.A. *et al.* Biologia de plantas daninhas. In: Silva, A.A. *et al.* Proteção de plantas: manejo de plantas daninhas. Viçosa: Editora Cead, 2010. p. 4-15.
- Silva, A. A., Ferreira, P. A., Ferreira, L. R., Santos, J. B. Biologia de Plantas Daninhas. In: Silva. A. A., Silva, J. F. Tópicos em Manejo de Plantas Daninhas. Viçosa: Editora UFV, p. 17-61, 2007.
- Silva, A. F. M., Giraldele, A. L., da Silva, G. S., da Silva Araújo, L., Albrecht, A. J. P., Albrecht, L. P., & Filho, R. V. (2021). Introdução à ciência das plantas daninhas. MATO LOGiA, 7.
- Silva, E. M. G., Aguiar, A. C. M., Mendes, K. F., Silva, A, A. COMPETIÇÃO E INTERFERÊNCIA DE PLANTAS DANINHAS EM CULTURAS. Plantas daninhas: biologia e manejo (Vol. 1). Oficina de Textos. 2022. Cap. 3, p. 56-82.
- Silva, J. R. O., Mendes, K. F. ALELOPATIA NO CONTROLE DE PLANTAS DANINHAS: MECANISMOS FISIOLÓGICOS E ECOLÓGICOS. Plantas daninhas: biologia e manejo (Vol. 1). Oficina de Textos. 2022. Cap. 2, p. 40-55.
- Silva, T. B. G., Pereira, R. G., Anunciação, A. A., Dos Santos, W. H., Miranda, G. R. B., Alves, A. D., Silva, A. V. Eficiência de diferentes tipos de herbicidas associados ao glyphosate no controle da *Commelina benghalensis*. **Revista Agrogeambiental**, v. 6, n. 1, p. 45-50, 2014.
- Smith, S. E., & Read, D. J. (2008). Mycorrhizal Symbiosis. **Academic Press**.
- Smith, S. E., Read, D. J. Mycorrhizal symbiosis. **New York: Academic press**, 2010
- Smith, S. E., Jakobsen, I., Grønlund, M., and Smith, F. A. 2011. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant phosphorus nutrition: Interactions between pathways of phosphorus uptake in arbuscular mycorrhizal roots have important implications for understanding and manipulating plant phosphorus acquisition. **Plant Physiology**. 156:1050–1057.
- Soares Filho, A.O. *et al.* Plantas ruderais no Planalto Conquistense, Bahia e sua importância. **Natureza on line**, v. 14, p. 27-43, 2016.
- Soares, I. A. A. *et al.* Interferência das plantas daninhas sobre a produtividade e qualidade de cenoura. **Planta Daninha**, v. 28, n. 2, p. 247-254, 2010.
- Sousa, G. D., Pereira, L. S., Oliveira, G. S., Costa, E. M., Silva, J. N., Silva, H. F., Jakelaitis, A. Produtividade do feijão-caupi cultivado após plantas de cobertura com

- e sem aplicação de herbicidas em pós-emergência. **Colloquium Agrariae**, v. 16, n. 5, p. 57-66, 2020.
- Souza, J. B., Amâncio, F. L. R., Ruzene, D. S., Mendonça, M. D. C., López, J. A., & Silva, D. P. (2015). Produção de enzimas celulolíticas de fungos coletados em Sergipe, utilizando CMC como indutor sob diferentes tipos de cultivo submerso. **Anais do VII SIMPROD**.
- Souza, V. C., Silva, R. A., Cardoso, G. D., Barreto, A. F. Estudos sobre fungos micorrízicos. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**. v. 10, n. 3, p. 612-618, 2006.
- Souza, T. Handbook of Arbuscular Mycorrhizal Fungi, **Springer**, 2015, 153p.
- Steffen, G. P. K., Maldaner, J., Missio, E. L. & Steffen, R. B. (2018). Trichoderma controla fitonematóides e aumenta produtividade da soja, **Campos & Negócios**.
- Stürmer, S. L., & Siqueira, J. O. (2006). 10 Diversity of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Brazilian Ecosystems. **Soil biodiversity in Amazonian and other Brazilian ecosystems**, 206.
- Swanton, C. J., Nkoa, R., Blackshaw, R. E. Experimental methods for crop-weed competition studies. **Weed Science**, v. 63, n. sp11, p. 2-11, 2015.
- Taiz, L., Zeiger, E. Fisiologia e Desenvolvimento Vegetal. 6ª ed. Porto Alegre/RS: Artmed, 2017. 858p.
- Tedersoo, L. *et al* High-level classification of the Fungi and a tool for evolutionary ecological analyses. **Fungi Diversity**, v. 90, p. 135-159, mai. 2018.
- Thirkell, T. J., Pastok, D., & Field, K. J. (2020). Carbon for nutrient exchange between arbuscular mycorrhizal fungi and wheat varies according to cultivar and changes in atmospheric carbon dioxide concentration. **Global Change Biology**, 26(3), 1725–1738. <https://doi.org/10.1111/GCB.14851>
- Ujvári, G., Turrini, A., Avio, L. *et al*. Possible role of arbuscular mycorrhizal fungi and associated bacteria in the recruitment of endophytic bacterial communities by plant roots. **Mycorrhiza** 31, 527–544 (2021). <https://doi.org/10.1007/s00572-021-01040-7>
- van der Heijden MG, Martin FM, Selosse MA, Sanders IR (2015) Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future. **The New Phytologist** 205:1406–1423
- Varga, S., Staudacher, K., Pružinská, A., Fischinger, S. A., Látr, A., Ördög, V., Košuthová, A. (2015). Colonization with Arbuscular Mycorrhizal Fungi Promotes the Growth of *Morus alba* L. Seedlings. **International Journal of Molecular Sciences**, 19(9), 2597. DOI: 10.3390/ijms19092597

- van der Heijden MGA, Boller T, Wiemken A, Sanders IR (1998) Different arbuscular mycorrhizal fungal species are potential determinants of plant community structure. **Ecology** 79:2082–2091
- Vergara, C., Araujo, K. E. C., Alves, L. S. *et al.* (2018) Contribution of dark septate fungi to the nutrient uptake and growth of rice plants. **Brazilian Journal of Microbiology** 49:67–
- Vezzani, F. M., & Mielniczuk, J. (2009). Uma visão sobre qualidade do solo. **Revista brasileira de ciência do solo**, 33, 743-755.
- Vidal, R. A. Interação negativa entre plantas: inicialismo, alelopatia e competição. Porto Alegre: **Evangraf**, 2010.
- Vidal, R. A. Interações positivas entre plantas que aumentam a produtividade agrícola. Porto Alegre: **Evangraf**. 2014.
- Vieira, V. C., Alves, P. L. C. A., Lemos, M. V. F., & Sena, J. A. D. (2007). VARIABILIDADE GENÉTICA EM ACESSOS DE TRAPOERABA (COMMELINA BENGHALENSIS L.). **Arquivos Do Instituto Biológico**, 74(4), 315–320. <https://doi.org/10.1590/1808-1657v74p3152007>
- Vila, V. V e, Rezende, R., Maldonado-Silva, LH, Nocchi, RC de F Andread, AFB, Wenneck, GS, Terassi, D. de S., Matumoto-Pintro, PT Microbiota do solo na tolerância a doenças em plantas: Uma revisão. **Pesquisa, Sociedade e Desenvolvimento**, [S. 1.], v. 10, n. 8, pág. e25910817161, 2021. DOI: 10.33448/rsd- v1018.17161.
- Vivian, R. S. A. A., Silva, A. A., Gimenes Jr, M., Fagan, E. B., Ruiz, S. T., & Labonia, V. (2008). Dormência em sementes de plantas daninhas como mecanismo de sobrevivência: breve revisão. **Planta Daninha**, 26, 695-706.
- Wagg, C., Boller, B., Schneider, S., Widmer, F., Van Der Heijden, M. G. A. Intraspecific and intergenerational differences in plant-soil feedbacks. **Oikos** 124 , 994–1004 (2015).
- Wang, J. L., LI, T., Liu, G. Y., Smith, J. M. & Zhao, Z. W. Unraveling the role of dark septate endophyte (DSE) colonizing maize (*Zea mays*) under cadmium stress: physiological, cytological and genic aspects. **Scientific Reports** 6, 22028 (2016).
- Wang, S., Ruan, C., Yi, L., Deng, L., Yao, S., Zeng, K. Biocontrol ability and action mechanism of *Metschnikowia citriensis* against *Geotrichum citri-aurantii* causing sour rot of postharvest citrus fruit. **Food Microbiology**, v. 87, p. 103375, 2020.
- Wang, Q., Shen, S.K., Zhang, A.L., Wu, C.Y., Wu, F.Q., Zhang, X.J., Wang, Y.H. Isolation and diversity analyses of endophytic fungi from *Paris polyphylla* var. *Yunnanensis*. *Zhongguo Zhong Yao Za Zhi* 2013, 38, 3838–3844.
- Wanxiao Wang, Jincai Shi, Qiujin Xie, Yina Jiang, Nan Yu, Ertao Wang. Nutrient Exchange and Regulation in Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis. **Molecular Plant**.

Volume 10, Issue 9, 12 September 2017, Pages 1147-1158. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.molp.2017.07.012>

- Wu, Lq., Lv, Yl., Meng, Zx. *et al.* The promoting role of an isolate of dark-septate fungus on its host plant *Saussurea involucrata* Kar. et Kir. **Mycorrhiza** 20, 127–135 (2010). <https://doi.org/10.1007/s00572-009-0268-8>
- XU L, WU C, OELMÜLLER R, ZHANG W (2018). Role of phytohormones in *Piriformospora indica*-induced growth promotion and stress tolerance in plants: more questions than answers. **Frontiers in Microbiology** 9:1646.
- XU, R. *et al.* Diversity and characterization of Cd-tolerant dark septate endophytes (DSEs) associated with the roots of Nepal alder (*Alnus nepalensis*) in a metal mine tailing of southwest China. **Applied Soil Ecology** 93, 11–18 (2015).
- Yuan, Z. L., Llin, F. C., Zhang, C. L., Kubicek, C. P. A new species of Harpophora (Magnaporthaceae) recovered from healthy wild rice (*Oryza granulata*) roots, representing a novel member of a beneficial dark septate endophyte. **FEMS Microbiology Letters**, v.307, n.5, p. 94–101, abr., 2010.
- Zamberlan, J. F., Zamberlan, C. O., Schuch Jr, V. F., Gomes, C. M., & Kneipp, J. M.. (2014). Produção e manejo agrícola: impactos e desafios para sustentabilidade ambiental. **Engenharia Sanitaria E Ambiental**, 19(spe), 95–100. <https://doi.org/10.1590/S1413-41522014019010000680>
- Zhang, P., Jin, T., Kumar Sahu, S., Xu, J., Shi, Q., Liu, H., Wang, Y. The distribution of tryptophan-dependent indole-3-acetic acid synthesis pathways in bacteria unraveled by largescale genomic analysis. **Molecules**, v. 24, n. 7, p. 1411, 2019. doi.org/10.3390/molecules24071411
- Zhao, Y. Auxin biosynthesis and its role in plant development. **Annual review of plant biology**, v. 61, p. 49-64, 2010. doi.org/10.1146/annurev-arplant-042809-112308
- Zimdahl, R. L. Fundamentals of weed science. **Academic Press**, 2018.

CAPÍTULO 1

OCORRÊNCIA DE FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES E *DARK SEPTATE ENDOPHYTES* EM PLANTAS DANINHAS

RESUMO

Ocorrência de fungos micorrízicos arbusculares e *dark septate endophytes* em plantas daninhas

Plantas daninhas (PDs) são aquelas que se tornam indesejáveis em certos locais e momentos por prejudicarem atividades humanas, competindo com as espécies de interesse agrícola. As PDs apresentam características que conferem vantagens competitivas frente às culturas agrícolas, a exemplo do rápido crescimento e desenvolvimento, da alta rusticidade, da alta produção, da diversidade e dormência de propágulos sexuais e vegetativos, além de apresentam a habilidade de formarem interações com os mais diversos microrganismos presentes no solo. Dentre as associações mais comumente encontradas nos ecossistemas encontram-se as associações micorrízicas arbusculares (MA) e aquelas formadas com fungos denominados *dark septate endophytes* (DSE). A colonização por fungos micorrízicos arbusculares (FMA) e DSEs apresentam papel central na nutrição vegetal, uma vez que potencializam a absorção de água e nutrientes, bem como melhoram a resistência da planta contra estresses bióticos e abióticos. O objetivo do presente trabalho foi o de realizar o levantamento da ocorrência de FMAs e DSEs em PDs da região de Viçosa, Minas Gerais. As raízes de 55 espécies de PDs foram submetidas ao processo de diafanização e coloração para a visualização das estruturas típicas de FMAs e DSEs. A colonização por FMAs foi confirmada em 93 % das espécies avaliadas, enquanto a de DSE foi registrada em 69 % delas. Observou-se que em 62 % das espécies havia a colonização simultânea de FMAs e DSE. Para 22 das espécies de PDs avaliadas, este constitui o primeiro relato da ocorrência de FMAs.

Palavras-chave: colonização micorrízica; arbúsculo; microescleródio.

ABSTRACT

Occurrence of arbuscular mycorrhizal fungi and dark septate endophytes in weeds

Weeds are those plants that become undesirable in certain places and times because of the harm they cause to human activities, especially by competing with agricultural crops. Weeds have characteristics that confer competitive advantages over crops, such as rapid growth and development, high rusticity, high production, diversity and dormancy of sexual and vegetative propagules, in addition to having the ability to form interactions with many soil microorganisms. Among the most commonly found associations in ecosystems are arbuscular mycorrhizal (AM) associations and those formed with fungi called dark septate endophytes (DSE). Colonization by arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and DSEs play a central role in plant nutrition, since these microorganisms enhance water and nutrient absorption by plants, as well as improve plant resistance to biotic and abiotic stresses. The objective of this study was to survey the occurrence of AMF and DSE in weeds from Viçosa, Minas Gerais. The roots of 55 weed species were subjected to the diaphanization and staining to visualize the typical structures of AMF and DSE. Colonization by AMF was confirmed in 93% of the species evaluated, while DSE was recorded in 69% of them. It was observed that in 62% of the species there was simultaneous colonization by AMF and DSE. For 22 of the weed species evaluated, this is the first report of the occurrence of AMF.

Keywords: mycorrhizal colonization; arbuscule; microsclerotia.

1. INTRODUÇÃO

Em definição, plantas daninhas (PDs) são aquelas espécies que se tornam indesejáveis em certos locais e momentos por prejudicarem as atividades humanas, em especial a agricultura (Blanco, 1972, Pitelli, 1987, Carvalho, 2013, Aguiar *et al.*, 2022). PDs competem com as espécies de interesse agrícola por água, luz, nutrientes, CO₂ e espaço (Fried *et al.*, 2017, Aguiar *et al.*, 2022), prejudicando a produtividade e onerando os custos de produção (Silva *et al.*, 2007).

As PDs apresentam características próprias que as proporcionam vantagens competitivas frente as culturas agrícolas, como a exemplo, possuem rápido crescimento e desenvolvimento (Balbinot Jr *et al.*, 2011), a alta rusticidade que as conferem capacidade adaptativa em diferentes ambientes (Brighenti e Oliveira, 2011), alta produção, diversidade e dormência de seus propágulos sexuais e vegetativos (Vivian *et al.*, 2008, Brighenti e Oliveira, 2011, Carvalho, 2013), além do mais, apresentam a habilidade de formarem interações com os mais diversos microrganismos presentes no solo (Massenssini *et al.*, 2014, Mhlanga *et al.*, 2022, Negrale *et al.*, 2023).

Dentre as associações mais comuns nos variados ecossistemas, entre a microbiota do solo e as PDs, estão os fungos micorrizas arbusculares (FMA) (Santos *et al.*, 2013, Massenssini *et al.*, 2014), que formam interação entre as raízes das plantas e os fungos, proporcionando maior absorção de água e nutrientes (Smith *et al.*, 2011).

Ademais, há a interação com as *Plant growth-promoting rizobacteria* (PGPR) que promovem o crescimento vegetal ao auxiliar as plantas na produção e liberação de fitohormônios, produção de compostos antibióticos, solubilização de fosfatos, fixação biológica de nitrogênio e entre outros (Kehl, 2021, Negrale *et al.*, 2023).

Há também a formação de interações com outro grupo fúngico, os fungos *dark septate endophytes* (DSE) [Jumpponen, 2001, Santos *et al.*, 2013, Massenssini *et al.*, 2014]. Apesar de pouco entendimento sobre as relações entre esse grupo de fungos e os hospedeiros vegetais, entendem-se que podem atuar na promoção de crescimento vegetal por mecanismos diversos (Ribeiro *et al.*, 2011).

A interação entre raízes das plantas e os FMAs é denominada MA, sendo essa a interação mais comumente encontrada na natureza, visto que aproximadamente 85

% das espécies vegetais são consideradas formadoras de micorrizas (Smith, Read, 2008, Brundrett 2009).

Espécies de PDs das famílias Chenopodiaceae, Amaranthaceae, Polygonaceae e Brassicaceae são comumente listadas na literatura como não formadoras de MA, sendo que essa é uma característica ancestral que pode ter sido perdida durante a evolução das espécies dessas famílias (Prates *et al.*, 2021), prejudicando o reconhecimento entre fungo-planta e dificultando assim a formação da associação (Glenn *et al.*, 1985, El Omari e El Ghachtouli, 2021).

As PDs que formam interações micorrízicas apresentam vantagens sobre a absorção de água e nutrientes, visto que os FMAs aumentam a absorção desses por meio da sua rede micelial que se entende por microsítios do solo muitas vezes inalcançáveis pelas raízes das plantas (van der Heyde *et al.*, 2017, Mhlanga *et al.*, 2022). Além de conferirem maior tolerância a estresses bióticos, como ataque de pragas e patógenos (Cameron *et al.*, 2013, Prates Junior *et al.*, 2021) e estresse abióticos como alta salinidade (Santander *et al.*, 2019, Salloum *et al.*, 2019, Pooja *et al.*, 2024), metais pesados (Hildebrandt *et al.*, 2007, Yeganeh *et al.*, 2023), estresse hídrico (Yooyongwech *et al.*, 2023) e outros.

Outro grupo de fungos que apresentam a habilidade de colonizar as raízes de uma gama de hospedeiros vegetais são os DSEs (Mandyam e Jumpponen, 2008). Esses fungos colonizam as raízes e não acarretam em sintomas aparentes de doenças nos hospedeiros (Jumpponen, 2001, Wu *et al.*, 2009, Knapp *et al.*, 2018).

Quando em associação com raízes, esses fungos apresentam hifas melanizadas com a presença de septos e estruturas características a microescleródios (Jumpponen, 2001, Li *et al.*, 2018, Vergara *et al.*, 2018). Esse grupo fúngico vêm recebendo maior atenção, pois podem atuar como promotores de crescimento vegetal, tal qual as micorrizas (Jumpponen, 2001, Ribeiro *et al.*, 2011, Andrade–Linares *et al.*, 2011).

A colonização por FMAs e DSEs apresentam papel central na nutrição vegetal, uma vez que potencializam a absorção de água e nutrientes, bem como oferecem resistência contra estresses de ordem abiótica e biótica (Smith, Read, 2008, Santos *et al.*, 2013, Li *et al.*, 2019, Prates Júnior *et al.*, 2021). Diante o apresentado, o presente trabalho teve como objetivo realizar um levantamento da ocorrência de FMAs e DSEs em espécies de PDs.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Local

Os experimentos foram realizados no Laboratório de Ecologia Microbiana (LEM) do Departamento de Microbiologia Agrícola (DMB) da Universidade Federal de Viçosa (UFV), no município de Viçosa – MG.

2.2 Coleta das plantas daninhas

As PDs foram coletadas durante o período de março a outubro de 2023, em áreas destinadas a agricultura e áreas urbanas. Na cidade de Viçosa, as coletas ocorreram no bairro Distrito Industrial (DI) [20°44'00.2" S 42°54'05.7" W], no qual a área estava em pousio após plantio de feijão, no Vale da Agronomia (VA) [20°46'08.3" S 42°52'10.1" W], no Campus da UFV e no bairro Belvedere (BB) [20°45'01.8" S 42°52'45.8" W]. No município de Coimbra - MG (CO) [20°49'22.2" S 42°48'38.6" W], as coletas ocorreram na zona rural, em propriedade produtora de café orgânico. As características químicas dos solos são apresentadas na Tabela 1.

2.2.1 Armazenamento das raízes

As 55 espécies de diferentes PDs que foram coletadas, no qual foram amostrados cinco indivíduos como repetição para cada espécie. As plantas foram retiradas com torrões de solo visando preservar as raízes, com auxílio de pá de corte e enxadões. As raízes das PDs amostradas foram previamente separadas da parte aérea, lavadas em água corrente para completa retirada de partículas de solo e armazenadas em solução de FAA (formaldeído 5 %, ácido acético 5 % e álcool etílico a 90 %, v:v:v) até o momento da diafanização das raízes.

2.2.2 Diafanização das raízes de plantas daninhas

Para a diafanização foi adotado o protocolo adaptado de Moreira *et al.*, (2021). Aproximadamente um grama de raiz de cada espécie foi lavado em água corrente, retirando o excesso de FAA. Em seguida, adicionou-se hidróxido de potássio (KOH) a 10 % em quantidade suficiente para cobrir as raízes por 12 h. Após esse período, as raízes foram lavadas em água corrente e, em seguida, tratadas com ácido clorídrico (HCl) 2 % (v/v) por 5 min, sendo drenado em seguida. Para a coloração as raízes

foram mantidas em solução de azul de tripano em lactoglicerol 0,05 % (p/v) por 12 h. As raízes foram armazenadas em solução de lactoglicerol (ácido láctico, glicerol e água, 1:1:1, v:v:v) até o momento das avaliações.

2.3 Avaliação da colonização micorrízica e presença de DSEs

As raízes coradas foram dispostas em lâminas microscópicas, correspondendo a 10 fragmentos aleatórios retirados das amostras de raízes, perfazendo três repetições por planta. As lâminas foram examinadas sob microscópio óptico com o objetivo de avaliar a presença de estruturas típicas da colonização por FMAs e DSEs nos fragmentos de raiz (Moreira *et al.*, 2021, adaptado de Trouvelot, Kough, Gianinazzi-Pearson, 1986).

Tabela 1: Caracterização química do solo do Bairro Belvedere (BB), do Distrito Industrial (DI), do Vale da Agronomia (VA), no município de Viçosa – Mg e na propriedade produtora de café orgânico no município de Coimbra – MG, locais onde foram realizadas as coletas das plantas daninhas.

Locais das coleta	pH	Ca ²⁺	Mg ²⁺	Al ³⁺	H+Al	SB	(t)	(T)	P-REM	P	K	V	M
	--H ₂ O--	----- cmol _c /dm ³ -----						mg/L	----- mg/dm ³ -----		-----%-----		
Belvedere	4,8	1,3	0,35	0	3,7	1,9	1,9	4,6	24	3,8	85	40,9	0
Distrito Industrial	5,6	4,58	0,42	0	1,67	5,59	5,59	7,24	24	13,8	230	77,2	0
Vale da Agronomia	5,27	3,52	1,08	0	4,4	5,16	5,16	9,56	30,2	20,7	219	54	0
Coimbra	5,88	4,08	1,67	0	2,7	6,35	6,35	9,05	34,2	90,9	274	70,2	0

pH em H₂O – KCl:CaCl₂ (1:2,5), P, K - Extrator Mehlich 1, Ca, Mg, Al - Extrator KCl 1 mol L⁻¹, H + Al - Extrator Acetato de Cálcio 0,5 mol L⁻¹ - pH 7,0.

3. RESULTADOS

3.1 Ocorrência de FMAs e DSEs em plantas daninhas

Foram amostradas 55 espécies de PDs, distribuídas em 22 famílias. As famílias que apresentaram maior número de espécies amostradas e avaliadas foram Asteraceae (23,6 %), Poaceae (16,4 %) e Fabaceae (9,1 %) (Tabela 2).

A colonização por FMAs foi confirmada em cerca de 93 % das espécies avaliadas. A presença de DSEs foi confirmada em cerca de 69 % das espécies. Aproximadamente 62 % das espécies avaliadas apresentavam colonização simultânea de FMA e DSE (Tabela 2).

Dessas espécies, 40 % apresentaram primeiro relato de ocorrência de FMAs (Tabela 2). Apenas as espécies *Ipomoea triloba* (L.), *Amaranthus retroflexus* L., *Amaranthus deflexus* L., e *Lepidium virginicum* L. não apresentaram colonização por FMA, porém todas as quatro espécies foram positivas para a presença de fungos DSE.

Tabela 2: Espécies de plantas daninhas, famílias, nome científico, área onde foram coletadas, percentagem média da colonização por FMA e a presença ou ausência de fungos DSE.

Família	Nome científico	Área	Colonização por FMA (%)	DSE
	<i>Ageratum conyzoides</i> L.	VA, CO	50,44	Positivo
	<i>Baccharis dracunculifolia</i> DC *	DI	85,56	Positivo
	<i>Blainvillea dichotoma</i> (Murray) Stewart	DI	58,33	Positivo
	<i>Chaptalia nutans</i> (L.) Polak	DI	36,11	Positivo
	<i>Conyza bonariensis</i> (L.) Cronquist	VA	55,33	Positivo
	<i>Eclipta prostrata</i> L.	VA	64,44	Positivo
Asteraceae	<i>Galinsoga quadriculata</i> Ruiz & Pav.	VA, DI	23,11	Positivo
	<i>Gamochaeta coarctata</i> (Willd.) Kerguélen *	VA	17,78	Negativo
	<i>Parthenium hysterophorus</i> L. *	VA, DI	38,89	Negativo
	<i>Siegesbeckia orientalis</i> L.	VA	41,56	Positivo
	<i>Tagetes minuta</i> L. *	DI	41,33	Negativo
	<i>Tridax procumbens</i> L.	VA	12,22	Positivo
	<i>Youngia japonica</i> (L.) DC	VA	66,44	Positivo
	<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	VA	10,67	Positivo
	<i>Cenchrus echinatus</i> L.	VA, CO	76,00	Positivo
	<i>Digitaria sanguinalis</i> (L.) Scop.	VA	7,33	Positivo
	<i>Eleusine indica</i> (L.) Gaertn	VA	43,11	Positivo
Poaceae	<i>Lolium multiflorum</i> Lam.	VA	38,44	Positivo
	<i>Rhynchelytrum repens</i> (Willd.) CEHubb *	BB	41,33	Positivo
	<i>Setaria parviflora</i> (Poir.) Kerguélen *	BB	79,11	Positivo
	<i>Sorghum arundinaceum</i> . (Desv.) Stapf.	VA	38,89	Negativo
	<i>Urochloa plantaginea</i> (Link) RD Webster	VA	12,89	Positivo
	<i>Desmodium adscendens</i> (Sw.) DC.	DI, BB	52,00	Negativo
	<i>Macroptilium atropurpureum</i> (Sessé & Moc. ex DC.) Urb.	DI	24,67	Positivo
Fabaceae	<i>Mimosa pudica</i> L. *	DI	26,00	Negativo
	<i>Senna obtusifolia</i> L.*	VA, DI	32,22	Negativo
	<i>Vicia sativa</i> L.	DI	16,67	Negativo

*Espécies de plantas daninhas que apresentaram primeiro relato na literatura sobre a ocorrência de FMA.

Tabela 2: (Continuação) Espécies de plantas daninhas, famílias, nome científico, área onde foram coletadas, percentagem média da colonização por FMA e a presença ou ausência de fungos DSE.

Família	Nome científico	Área	Colonização por FMA (%)	DSE
	<i>Ipomoea indica</i> (Burm. f.) Merr *	DI	46,11	Negativo
Convolvuleaceae	<i>Ipomoeae nil</i> (L.) Roth *	VA, CO	25,56	Positivo
	<i>Ipomoea triloba</i> (L.) *	VA	0,00	Positivo
	<i>Chamaesyce hirta</i> (L.) Millsp.	VA, CO	74,00	Positivo
Euphorbiaceae	<i>Chamaesyce hyssopifolia</i> (L.) Small	VA	57,33	Positivo
	<i>Chamaesyce prostrata</i> (Aiton) Small *	DI	81,00	Positivo
	<i>Leonotis nepetifolia</i> (L.) R. Br	VA, CO	26,67	Positivo
Laminaceae	<i>Leonurus sibiricus</i> (L.)	VA	22,00	Positivo
	<i>Stachys arvensis</i> L.	VA	22,44	Positivo
Brassicaceae	<i>Lepidium virginicum</i> L. *	VA	0,00	Positivo
	<i>Raphanus sativus</i> L. *	VA	2,00	Negativo
Rubiaceae	<i>Richardia brasiliensis</i> Gomes *	VA, DI	30,67	Negativo
	<i>Spermacoce verticillata</i> L.	VA	49,78	Negativo
	<i>Lantana camara</i> L.	DI	8,33	Negativo
Verbenaceae	<i>Stachytarpheta cayennensis</i> (Rich.) Vahl.	DI	59,67	Positivo
Amaranthaceae	<i>Amaranthus retroflexus</i> L.	VA	0,00	Positivo
	<i>Amaranthus deflexus</i> L.	VA	0,00	Positivo
Apiaceae	<i>Cycospermum leptophyllum</i> (Pers.) *	VA	10,22	Positivo
Apocynaceae	<i>Asclepias curassavica</i> L. *	DI	58,00	Negativo
Boraginaceae	<i>Heliotropium indicum</i> L. *	DI	52,33	Negativo
Curcubitaceae	<i>Mormodica charantia</i> L.	VA	43,56	Positivo
Lythraceae	<i>Cuphea carthagenensis</i> (Jacq.) J. F. Macbr.	VA	62,22	Negativo
Malvaceae	<i>Sida rhomnifolia</i> L.	DI, BB	28,33	Negativo
Oxalidaceae	<i>Oxalis barrelieri</i> L. *	DI	73,33	Negativo
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus tenellus</i> Roxb.	VA, CO	23,56	Positivo
Plantaginaceae	<i>Plantago tomentosa</i> Lam. *	VA	50,44	Positivo
Portulacaceae	<i>Portulaca oleraceae</i> (L.)	VA	1,56	Positivo
Solanaceae	<i>Solanum sisymbriifolium</i> Lam. *	DI, BB	22,22	Positivo
Turneraceae	<i>Turnera subulata</i> Sm. *	BB	67,50	Positivo

*Espécies de plantas daninhas que apresentaram primeiro relato na literatura sobre a ocorrência de FMA.

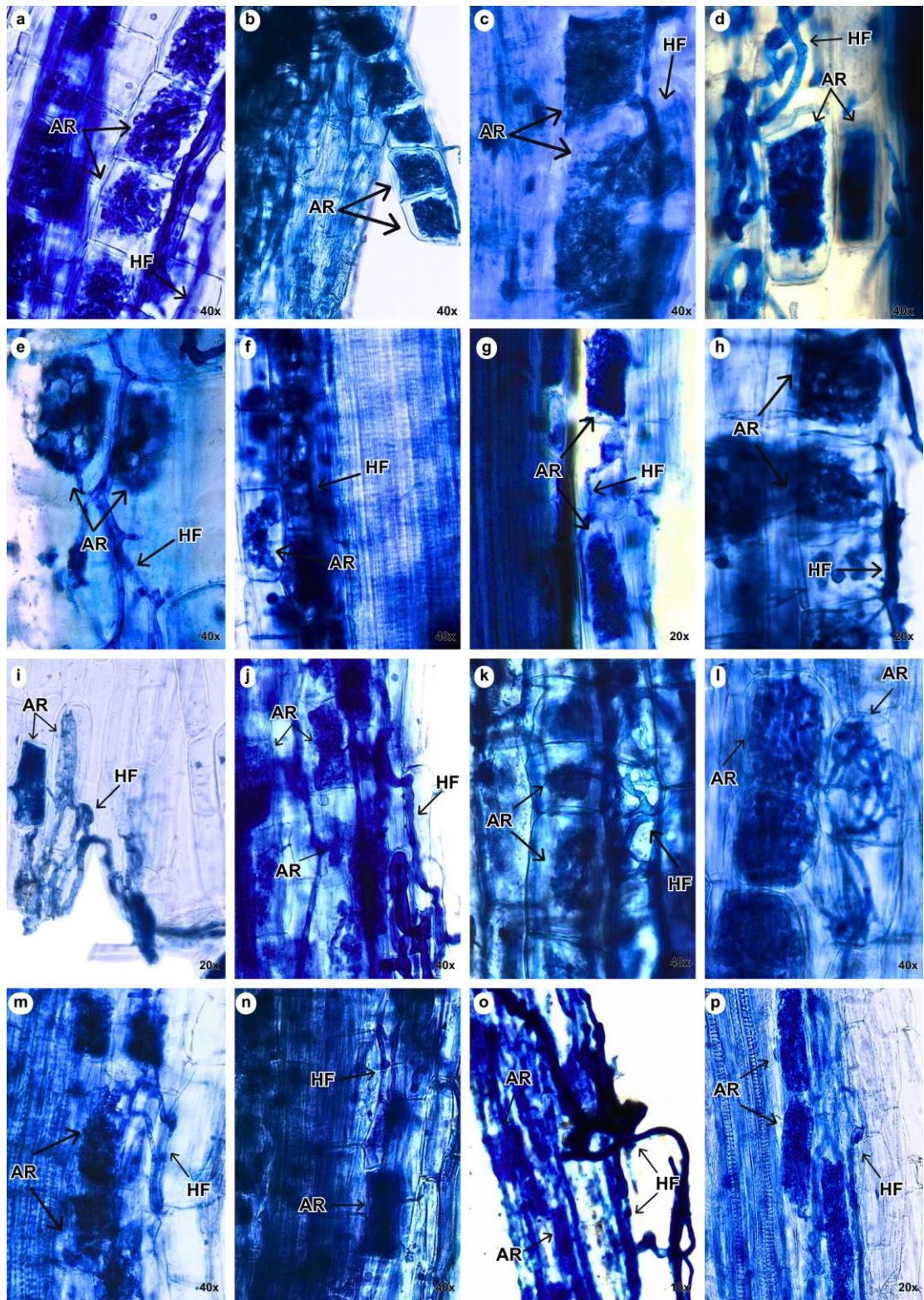


Figura 1: Estruturas características da colonização por fungos micorrízicos arbusculares (FMA) em raízes de plantas daninhas visualizados após coloração com corante azul de tripano 0,05 %. (a) Arbúsculos e hifas em raiz de *Youngia japonica* (L.) DC. (b) Arbúsculos em raiz de *Cuphea*

carthagenensis (Jacq.) J. F. Macbr. (c) Arbúsculos e hifas em raiz de *Blainvillea dichotoma* (Murray) Stewart. (d) Arbúsculos e hifas em raiz de *Setaria parviflora* (Poir.) Kerguélen. (e) Arbúsculos e hifas em raiz de *Cyclosporum leptophyllum* (Pers.). (f) Arbúsculos e hifas em raiz de *Parthenium hysterophorus* L. (g) Arbúsculos em raiz de *Rhynchelytrum repens* (Willd.) CEHubb. (h) Arbúsculos e hifas em raiz de *Turnera subulata* Sm. (i) Arbúsculo e hifas em raiz de *Cynodon dactylon* (L.) Pers. (j) Arbúsculos e hifas em raiz de *Oxalis barrelieri* L. (k) Arbúsculos e hifas em raiz de Arbúsculos em raiz de *Mimosa pudica* L. (l) Arbúsculos em raiz de *Solanum sisymbriifolium* Lam. (m) Arbúsculos e hifas em raiz de *Baccharis dracunculifolia* DC. (n) Arbúsculo e hifas em raiz de *Heliotropium indicum* L. (o) Arbúsculos e hifas em raiz de *Raphanus sativus* L. (p) Arbúsculos e hifas em raiz de *Gamochaeta coarctata* (Willd.) Kerguélen. Legenda: AR: arbúsculos, HF: hifa de FMA, ES: esporos, VS: vesículas.

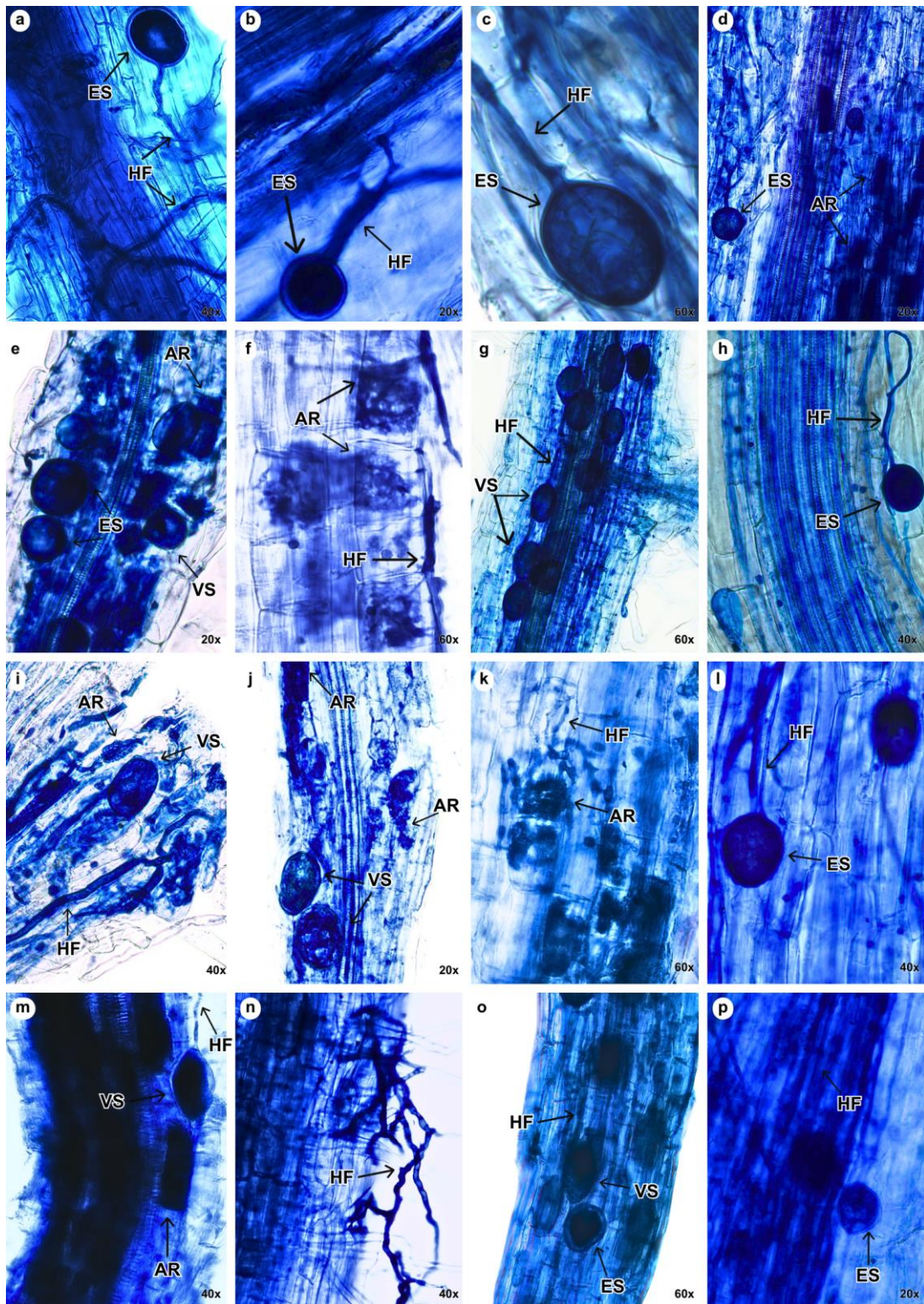


Figura 3: Estruturas características da colonização por fungos micorrízicos arbusculares (FMA) em raízes de plantas daninhas visualizados após coloração com corante azul de tripano 0,05 %. (a) Esporo em raiz de *Ipomoea indica* (Burm. f.) Merr. (b) Esporo em raiz de *Conyza bonariensis*

(L.) Cronquist. (c) Esporo em raiz de *Cenchrus echinatus* L. (d) Arbúsculos e esporos em raiz de *Senna obtusifolia* L. (e) Arbúsculos, esporos e vesícula em raiz de *Richardia brasiliensis* Gomes. (f) Arbúsculos e hifas em raiz de *Asclepias curassavica* L. (g) Hifas e vesículas em raiz de *Chamaesyce prostrata* (Aiton) Small. (h) Esporo e hifa em raiz de *Stachytarpheta cayennensis* (Rich.) Vahl. (i) Arbúsculo, espora e hifas em raiz de *Lolium multiflorum* Lam. (j) Arbúsculos e vesículas em raiz de *Plantago tomentosa* Lam. (k) Arbúsculos e hifas em raiz de *Ipomoea nil* (L.) Roth. (l) Esporos e hifas em raiz de *Desmodium adscendens* (Sw.) DC. (m) Arbúsculos, hifas e vesícula em raiz de *Tagetes minuta* L. (n) Hifas em raiz de *Ipomoea indica* (Burm. f.) Merr. (o) Esporo, hifas e vesículas em raiz de *Baccharis dracunculifolia* DC. (p) Esporo e hifas em raiz de *Leonotis nepetifolia* (L.) R. Br. Legenda: AR: arbúsculos, HF: hifa de FMA, ES: esporos, VS: vesículas

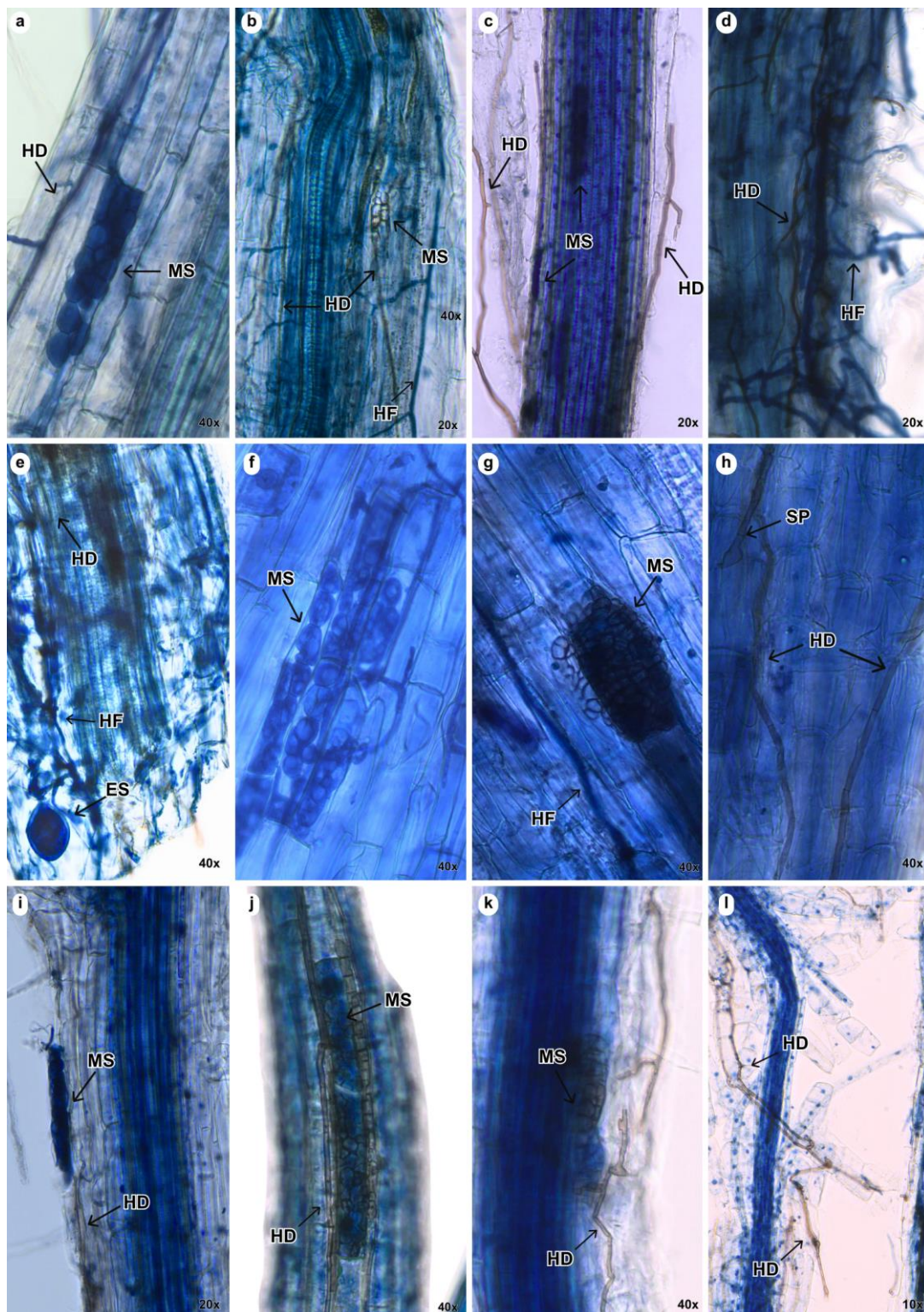


Figura 3: Estruturas características da colonização por *dark septate endophytes* (DSE) em raízes de plantas daninhas visualizados após coloração com corante azul de tripano 0,05 %. (a,b) Hifa de DSE e microescleródio em raiz de *Phyllanthus tenellus* Roxb., (c, d, e) Hifas melanizadas,

microescleródio, esporo e hifas de FMA em raiz de *Cenchrus echinatus* L. (f, g) Hifas de DSE e microescleródio em raiz de *Ipomoeae nil* (L.) Roth (h) Microescleródio em raiz de *Eleusine indica* (L.) Gaertn (i) Hifa de DSE e microescleródio em raiz de *Lolium multiflorum* Lam. (j) Hifa de DSE e microescleródio em raiz de *Chamaesyce hyssopifolia* (L.) Small (k) Hifa de DSE e microescleródio em raiz de *Tridax procumbens* L. (l) Hifa de DSE e FMA em raiz de *Galinsoga quadriculata* Ruiz & Pav. Legenda: ES: esporo de FMA, HD: hifa de DSE, HF: hifa de FMA, MS: microescleródios.

4. DISCUSSÃO

No presente levantamento sobre a ocorrência de fungos micorrízicos arbusculares (FMA) e fungos *dark septate endophytes* (DSE) em PDs, os resultados obtidos corroboram com achados anteriores na literatura. Observou-se que 93 % das espécies de PDs avaliadas estavam colonizadas por FMAs, enquanto que 69 % apresentavam colonização por DSEs (Tabela 2). Em um estudo semelhante, onde foram avaliadas 50 espécies de PDs, foi constatado cerca de 82 % das espécies colonizadas por FMAs e 58 % colonizadas por DSE (Massenssini *et al.*, 2014).

Em outro levantamento realizado em 2009, no qual 36 espécies de PDs foram avaliadas, todas as plantas apresentaram colonização por FMAs, entretanto, apenas 33 % apresentaram colonização por DSE (Santos *et al.*, 2013). A colonização por DSEs aumenta de acordo com que o ambiente se torna mais estressante (Massenssini *et al.*, 2014, Lawrence *et al.*, 2024). Esses resultados evidenciam a ocorrência de ambas as associações simbióticas com as raízes das PDs, mesmo que haja variações na frequência em que são encontradas.

Espécies como *U. plantaginea*, *D. sanguinalis*, *C. dactylon*, podem ser consideradas espécies micorrízicas facultativas ou não dependentes, no qual apresentam baixo nível de colonização por FMAs (Tabela 2), e conseguem completar seu ciclo de vida em ausência de interações com o simbionte (Smith & Read, 1997, Berbara *et al.*, 2006, Rashidi *et al.*, 2021). Essas espécies normalmente tendem a formar associações com os FMAs em situações de baixa fertilidade do solo. Ainda, o sistema radicular dessas plantas da família das Poaceae é bem desenvolvido, com abundância em pelos radiculares, o que desfavorece a necessidade de haver a formação da simbiose (Berbara *et al.*, 2006).

Já espécies como *C. prostrata*, *C. hirta*, *O. barrelieri* e *T. subulata* (Tabela 2), que apresentam altos valores de colonização micorrízica podem ser consideradas plantas que apresentam maior dependência micorrízica, visto que pode haver grande dependência dessas plantas com a formação da simbiose, pois apresentam sistema radicular menos desenvolvido com menor presença de pelos radiculares (Berbara *et al.*, 2006).

Essa variação na dependência da colonização micorrízica é explicada pelos diferentes grupos funcionais que as plantas estão alocadas, bem como diferenças

presentes nos sistemas radiculares, influenciando assim o grau de dependência em relação a formação da simbiose micorrízica (Brundrett, 2002, Flores e Cuenca, 2004).

A interação conjunta entre FMA-DSE-planta ocorreu em 38 das espécies avaliadas e apenas em quatro espécies, *I. triloba*, *A. retroflexus*, *A. deflexus* e *L. virginicum* não houve formação de associação micorrízica, sugerindo uma possível substituição da simbiose micorrízica pela associação com os DSE em decorrência do ambiente no qual estão inseridos (Massenssini *et al.*, 2014) ou apenas perderam a capacidade de formar interações com os FMAs durante o processo evolutivo (Prates *et al.*, 2021).

A colonização por FMAs e DSEs garante vantagem competitiva para as PDs frente as culturas agrícolas, já que tendem a aumentar a absorção de água e nutrientes, bem como a tolerância a estresses abióticos e bióticos (Wang *et al.*, 2017, Prates Junior *et al.*, 2021). Para algumas espécies de PDs, a exemplo de *A. conyzoides*, *C. echinatus* e *C. hirta* que mantinham a associação simultânea com os dois simbioses, FMAs e DSEs, o que pode representar maiores vantagens competitivas, já que essas plantas exibem alta taxa de colonização por FMA e mantém interação com os DSEs (Tabela 2). Embora a manutenção de associações com os simbioses demande elevado custo energético para a planta, esse fato é compensado pelos benefícios concedidos que confere relativa vantagem competitiva em ambientes estressantes (Smith e Read, 2008, Thirkell *et al.*, 2020).

A colonização simultânea de FMAs e DSEs em plantas indica a dinâmica dessa comunidade colonizadora, reforçando a complexidade dessas interações. Estudos anteriores relatam que a presença de metabolitos secundários produzidos por DSEs sejam capazes de promover maior germinação e aumento no comprimento das hifas de FMA, porém faz-se necessários mais estudos para melhor elucidação desse cenário (Scervino *et al.*, 2009, Li *et al.*, 2021). Já foram relatadas a simbiose entre os dois grupos fúngicos e espécies do Cerrado brasileiro (Detmann *et al.*, 2008, Vitorino *et al.*, 2012) e em diferentes espécies de PDs (Ribeiro *et al.*, 2011, Santos *et al.*, 2013, Massenssini *et al.*, 2014).

A família botânica das Brassicaceae é frequentemente descrita na literatura como não formadora de simbiose com FMA, em trabalhos anteriores a espécie *Sinapis arvensis*, também pertencente à família Brassicaceae, foi previamente observada com colonização ativa por FMA em estudos anteriores (Souza *et al.*, 2006, Santos *et al.*, 2013). No presente estudo, a espécie *R. sativus*, espécie pertencente a essa família

foi avaliada, revelando a presença de hifas e arbúsculos (Figura 1), indicando assim uma colonização potencialmente ativa, já que havia a presença de arbúsculos (Souza *et al.*, 2006, Massenssini *et al.*, 2014). Esse é o primeiro relato de colonização de FMA em *R. sativus*.

A espécie *A. retroflexus*, também foi descrita anteriormente como formadora de associação com FMA (Yamato, 2004, Santos *et al.*, 2013). No entanto, no presente estudo, não foram relatados indícios de colonização por esses fungos nesta espécie. Essas descobertas ressaltam a variabilidade nas interações planta-fungo e destacam a importância da avaliação específica de cada espécie em estudos sobre simbiose com FMA.

Os FMAs desempenham um papel central para a nutrição e aquisição de recursos hídricos pelas plantas, principalmente no contexto de competição entre plantas, exercendo influência direta no crescimento vegetal (Eulenstein *et al.*, 2017, Rashidi *et al.*, 2022). No entanto é pertinente observar que as várias espécies de PDs podem interagir de modo distinto conforme a espécie de FMA (Rashidi *et al.*, 2021, Prates Júnior *et al.*, 2021, Řezáčová *et al.*, 2023). As disparidades encontradas nas colonizações por FMA e DSE em diferentes estudos, sugerem que cada espécie e indivíduo adotam estratégias distintas para contornar os variados desafios no ecossistema agrícola (Massenssini *et al.*, 2014).

Assim como os FMAs, os DSEs colonizam raízes de espécies vegetais e estão relacionados à promoção de crescimento vegetal ao aumentar a absorção de água e nutrientes pelas plantas e tendem a melhorar a tolerância frente a situações estressantes, ao induzir resistência sistêmica contra patógenos e modular as vias de sinalização hormonal das plantas. Porém, diferentemente dos FMAs, os DSEs não são biotróficos obrigatório, o que facilita estudos para determinação dos seus efeitos de promoção de crescimento vegetal (Ribeiro *et al.*, 2011, Santos *et al.*, 2021).

O convívio entre espécies vegetais pode apresentar diferentes feedbacks nas interações entre plantas e a microbiota, não se deve negligenciar o impacto que a competição interespecífica pode apresentar na colonização de FMA e DSE, necessitando de mais estudos que visem a completa elucidação dessa relação (Michalet *et al.*, 2021, Varga *et al.*, 2015).

5. CONCLUSÕES

Foram observadas estruturas típicas da colonização por FMA e DSE em todas as plantas daninhas estudadas, onde 93 % das plantas daninhas estavam em associação com FMA e 69 % estavam em associação com os DSEs, bem como houve colonização simultânea desses microrganismos.

Mesmo sendo plantas de diferentes famílias botânicas, a interação com esses grupos fúngicos em maior ou menor grau, sugere que as plantas daninhas são capazes de adotar diferentes mecanismos para contornar estresses decorrentes do ambiente onde estão localizadas. Contudo, faz-se necessários mais estudos para compreender melhor a relação entre FMA, DSE e plantas daninhas.

REFERÊNCIAS

- Aguiar, A. C. M., Mendes, K. F., Barcellos Júnior, L. H., Silva, E. M. G., Silva, A. A. ASPECTOS DA BIOLOGIA E ECOFISIOLOGIA DE PLANTAS DANINHAS. Plantas daninhas: biologia e manejo (Vol. 1). Oficina de Textos. 2022. Cap. 1, p. 9-39.
- Balbinot Jr., A. A., Fleck, N. G., Agostinetto, D., Rizzardi, M. A., Merotto Jr., A., & Vidal, R. A.. (2001). Velocidade de emergência e crescimento inicial de cultivares de arroz irrigado influenciando a competitividade com as plantas daninhas. **Planta Daninha**, 19(3), 305–316. <https://doi.org/10.1590/S0100-83582001000300001>
- Blanco, H.G. A importância dos estudos ecológicos nos programas de controle das plantas daninhas. **O biológico**, v. 38, n. 10, p. 343-50, 1972.
- Brighenti, A. M., De Oliveira, M. F. Biologia de plantas daninhas. 2011.
- Brundrett M (2009) Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. **Plant and Soil**. 320(1):37–77. doi:10.1007/s11104-008-9877-9
- Carvalho, L. B. Plantas Daninhas. Editado pelo autor, Lages, SC, vi, 82 p, 2013.
- Detmann, K.S.C., Delgado, M. N., Rebello, V.P.A., Leite, T.S., AZEVEDO, A.A., Kasuya, M.C.M., Almeida, A. M. Comparação de métodos para a observação de fungos micorrízicos arbusculares e endofíticos do tipo dark septate em espécies nativas de Cerrado. **Revista Brasileira de Ciência do Solo** (Impresso), n. 5, v. 32, p. 1883-1890, 2008.
- El Omari, B., El Ghachtouli, N. Arbuscular mycorrhizal fungi-weeds interaction in cropping and unmanaged ecosystems: a review. *Symbiosis* 83, 279–292 (2021). <https://doi.org/10.1007/s13199-021-00753-9>
- Flores, Carmen, and Gisela Cuenca. "Crecimiento y dependencia micorrízica de la especie pionera y polenectarífera *Oyedaea verbesinoides* (Tara amarilla), Asteraceae." *Interciencia* 29.11 (2004): 632-637.
- Fried, G., Chauvel, B., Reynaud, P., Sache, I. (2017). Decreases in Crop Production by Non-native Weeds, Pests, and Pathogens. In: Vilà, M., Hulme, P. (eds) *Impact of Biological Invasions on Ecosystem Services*. *Invading Nature - Springer Series in Invasion Ecology*, vol 12. **Springer**, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-45121-3_6
- Jumpponen, A. Dark septate endophytes – are they mycorrhizal?. **Mycorrhiza** 11, 207–211 (2001). <https://doi.org/10.1007/s005720100112>
- Jumpponen, A., & Trappe, J. M. (1998). Dark septate endophytes: a review of facultative biotrophic root-colonizing fungi. **The New Phytologist**, 140(2), 295–310. doi:10.1046/j.1469-8137.1998.00265.x

- Kehl, Lucas Guilherme Hahn. Isolamento de rizobactérias do picão-preto e caracterização da promoção ou inibição do crescimento de plantas. 2021. 67 f. Dissertação (Mestrado em Fitotecnia) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa. 2021.
- Lawrence, P., Jackson, L., Padamsee, M. *et al.* Screening of *Agathis australis* endophytes as biological control agents against kauri dieback pathogen *Phytophthora agathidicida*. **Journal of Plant Pathology** (2024). <https://doi.org/10.1007/s42161-023-01569-w>
- Li Han, Yiling Zuo, Xueli He, Yiting Hou, Min Li, Baoku Li, Plant identity and soil variables shift the colonisation and species composition of dark septate endophytes associated with medicinal plants in a northern farmland in China, **Applied Soil Ecology**, Volume 167, 2021, 104042, ISSN 0929-1393, <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2021.104042>.
- Li, X., He, X.L., Hou, L.F., Ren, Y., Wang, S.J., Su, F. Dark septate endophytes isolated from a xerophyte plant promote the growth of *Ammopiptanthus mongolicus* under drought condition. **Scientific Reports**. 2018, 8, 7896.
- Mandyam, K., Jumpponen, A. Seasonal and temporal dynamics of arbuscular mycorrhizal and dark septate endophytic fungi in a tallgrass prairie ecosystem are minimally affected by nitrogen enrichment. **Mycorrhiza** 18, 145–155 (2008). <https://doi.org/10.1007/s00572-008-0165-6>
- Massenssini, A. M., Bonduki, V. H. A., Melo, C. A. D., Tótola, M. R., Ferreira, F. A., & Costa, M. D. (2014). Soil microorganisms and their role in the interactions between weeds and crops. **Planta Daninha**, 32(4), 873–884. <https://doi.org/10.1590/S0100-83582014000400022>
- Mhlanga, B., Ercoli, L., Piazza, G. *et al.* Occurrence and diversity of arbuscular mycorrhizal fungi colonising off-season and in-season weeds and their relationship with maize yield under conservation agriculture. **Biology and Fertility of Soils** 58, 917–935 (2022). <https://doi.org/10.1007/s00374-022-01678-1>
- Michalet, R., Delerue, F, Liancourt, P, Pugnaire, FI. Are complementarity effects of species richness on productivity the strongest in species-rich communities? **Journal of Ecology**. 2021, 109: 2038– 2046. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13658>
- Moreira, B. C., Prates Júnior, P., Da Silva, M. C. S., Prado, I. G. O., Veloso, T. G. R., Kasuya, M. C. M. Coloração e quantificação da colonização micorrízica. In: Prates Júnior, P., da Silva, M. C. S., Prado, I. G. O., Veloso, T. G. R., Moreira, B. C., Kasuya, M. C. M. Micorrizas arbusculares: conceitos, metodologias e aplicações. **Sociedade Brasileira de Ciência do Solo**, Núcleo Regional Leste. 2021. cap. 3, p. 37-68.
- Pitelli, R. A. Competição e controle das plantas daninhas em áreas agrícolas. **Série técnica IPEF**, v. 4, n. 12, p. 1-24, 1987.

- Pooja, P., Tallapragada, S., Yadav, M. *et al.* Mycorrhiza in Improving Morpho-Physiological and Biochemical Parameters of Chickpea Genotypes (*Cicer arietinum* L.) Under Salinity Stress. **Journal of Crop Health** 76, 533–547 (2024). <https://doi.org/10.1007/s10343-024-00969-x>
- Prates Júnior, P., Da Silva, M. C. S., Vieira, C. A., Veloso, T. G. R., Kasuya, M. C. M. Associações micorrízicas: importância, tipos e características funcionais. Micorrizas arbusculares: conceitos, metodologias e aplicações. **Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, Núcleo Regional Leste**. 2021. cap. 1, p. 20-35.
- Prates Júnior, P., Da Silva, M. C. S., Vieira, C. A., Veloso, T. G. R., Kasuya, M. C. M. Associações micorrízicas: importância, tipos e características funcionais. Micorrizas arbusculares: conceitos, metodologias e aplicações. **Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, Núcleo Regional Leste**. 2021. cap. 1, p. 20-35.
- Rashidi, S., Yousefi, A.R., Pouryousef, M. *et al.* Mycorrhizal impact on competitive relationships and yield parameters in *Phaseolus vulgaris* L. — weed mixtures. **Mycorrhiza** 31, 599–612 (2021). <https://doi.org/10.1007/s00572-021-01046-1>
- Řezáčová, V., Řezáč, M., Wilson, G.W.T. *et al.* Arbuscular mycorrhiza can be disadvantageous for weedy annuals in competition with paired perennial plants. **Scientific Reports** 12, 20703 (2022). <https://doi.org/10.1038/s41598-022-24669-6>
- Ribeiro, A.D.S., Pamphile, J. A. (2017). Micro-organismos endofíticos e seu potencial biotecnológico. **Revisão Uningá**, 29 (3).
- Ribeiro, Karen, Pereira, Gilmara, Mosqueira, Cátia, Baraúna, Alexandre, Vital, Salgado, Silva, Krisle, Zilli, Jerri. (2011). Isolamento, armazenamento e determinação da colonização por fungos “dark septate” a partir de plantas de arroz. 5. 97. 10.18227/1982-8470ragro.v5i2.535.
- Santos, E. A dos., Ferreira, L. R., Costa, M. D., Silva, M de. C. S da., Reis, M. R dos., França, A. C. Ocorrência de fungos simbióticos e solubilização de fosfato rizosférico em plantas daninhas. **Acta Scientiarum: Agronomy** [Internet]. 2013, Janeiro, 35(1):49–55
- Santos, E. A dos., Ferreira, L. R., Costa, M. D., Silva, M de. C. S da., Reis, M. R dos., França, A. C. Ocorrência de fungos simbióticos e solubilização de fosfato rizosférico em plantas daninhas. **Acta Scientiarum. Agronomy** [Internet]. 2013Janeiro,35(1):49–55
- Santos, Mila, Ignacio Cesanelli, Fernando Diánez, Brenda Sánchez-Montesinos and Alejandro Moreno-Gavira. 2021. "Advances in the role of dark septate endophytes in plant resistance to abiotic and biotic stresses" **Journal of Fungi** 7, no. 11: 939. <https://doi.org/10.3390/jof7110939>
- Scervino, J.M., Gottlieb, A., Silvani, V.A., Pergola, M., Fernandez, L., Godeas, A.M. Exudates of dark septate endophyte (DSE) modulate the development of the arbuscular mycorrhizal fungus (AMF) *Gigaspora rosea*. **Soil Biology and Biochemistry**. 2009, 41, 1753–1756.55.

- Silva, A. A., Ferreira, P. A., Ferreira, L. R., Santos, J. B. *Biologia de Plantas Daninhas*. In: Silva, A. A., Silva, J. F. *Tópicos em Manejo de Plantas Daninhas*. Viçosa: Editora UFV, p. 17-61, 2007.
- Smith, S. E., & Read, D. J. (2008). *Mycorrhizal Symbiosis*. **Academic Press**.
- Smith, S. E., Jakobsen, I., Grønlund, M., and Smith, F. A. 2011. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant phosphorus nutrition: Interactions between pathways of phosphorus uptake in arbuscular mycorrhizal roots have important implications for understanding and manipulating plant phosphorus acquisition. **Plant Physiology**. 156:1050–1057.
- Souza, V. C de, Silva, R. A da, Cardoso, G. D, Barreto, A. F. Estudos sobre fungos micorrízicos. **Revista Brasileira Engenharia Agrícola e Ambiental** [Internet]. 2006 Jul,10(3):612–8. Available from: <https://doi.org/10.1590/S1415-43662006000300011>
- Thirkell, T. J., Pastok, D., & Field, K. J. (2020). Carbon for nutrient exchange between arbuscular mycorrhizal fungi and wheat varies according to cultivar and changes in atmospheric carbon dioxide concentration. **Global Change Biology**, 26(3), 1725–1738. <https://doi.org/10.1111/GCB.14851>
- van der Heyde M, Ohsowski B, Abbott LK, Hart M (2017) Arbuscular mycorrhizal fungus responses to disturbance are context-dependent. **Mycorrhiza** 27:431–440. <https://doi.org/10.1007/s00572-016-0759-3>
- Varga, S., Staudacher, K., Pružinská, A., Fischinger, S. A., Látr, A., Ördög, V., Košuthová, A. (2015). Colonization with Arbuscular Mycorrhizal Fungi Promotes the Growth of *Morus alba* L. Seedlings. **International Journal of Molecular Sciences**, 19(9), 2597. DOI: 10.3390/ijms19092597
- Vitorino, L. C., Silva, F. G., Soares, M. A., Souchie, E. L., Lima, W. C. The isolation and characterization of endophytic microorganisms from *Hyptis marrubioides* Epling roots. **African Journal of Biotechnology** v. 11, p. 12766-12772, 2012.
- Vivian, R. S. A. A., Silva, A. A., Gimenes Jr, M., Fagan, E. B., Ruiz, S. T., & Labonia, V. (2008). Dormência em sementes de plantas daninhas como mecanismo de sobrevivência: breve revisão. **Planta Daninha**, 26, 695-706.
- Wanxiao Wang, Jincal Shi, Qiujin Xie, Yina Jiang, Nan Yu, Ertao Wang. Nutrient Exchange and Regulation in Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis. **Molecular Plant**. Volume 10, Issue 9, 12 September 2017, Pages 1147-1158. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.molp.2017.07.012>
- Wanxiao Wang, Jincal Shi, Qiujin Xie, Yina Jiang, Nan Yu, Ertao Wang. Nutrient Exchange and Regulation in Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis. **Molecular Plant**. Volume 10, Issue 9, 12 September 2017, Pages 1147-1158. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.molp.2017.07.012>

- Xie, L., Bi, Y., Ma, S. *et al.* Combined inoculation with dark septate endophytes and arbuscular mycorrhizal fungi: synergistic or competitive growth effects on maize?. **BMC Plant Biology** 21, 498 (2021). <https://doi.org/10.1186/s12870-021-03267-0>
- Yamato M (2004) Morphological types of arbuscular mycorrhizal fungi in roots of weeds on vacant land. **Mycorrhiza** 14(2):127–131. doi:10.1007/s00572-003-0246-5
- Yeganeh, E., Vatankhah, E., Toghranegar, Z. *et al.* Arbuscular Mycorrhiza Alters Metal Uptake and the Physio-biochemical Responses of Glycyrrhiza glabra in a Lead Contaminated Soil. **Gesunde Pflanzen** 75, 921–937 (2023). <https://doi.org/10.1007/s10343-022-00752-w>
- Yooyongwech, S., Tisarum, R., Samphumphuang, T. *et al.* Integrated strength of osmotic potential and phosphorus to achieve grain yield of rice under water deficit by arbuscular mycorrhiza fungi. **Scientific Reports** 13, 5999 (2023). <https://doi.org/10.1038/s41598-023-33304-x>

CAPÍTULO 2

PROMOÇÃO DE CRESCIMENTO VEGETAL POR FUNGOS *DARK SEPTATE ENDOPHYTES*

RESUMO

Promoção de crescimento vegetal por fungos *Dark septate endophytes*

Os fungos *dark septate endophytes* (DSE) representam grupo polifiléticos que evoluiu no sentido de ocupar o mesmo habitat de fungos micorrízicos arbusculares (FMA), colonizando o interior das raízes das plantas. Os DSEs podem atuar como promotores de crescimento vegetal, no entanto, a interação com esses microrganismos pode variar desde o mutualismo até parasitismo. Os objetivos do presente trabalho foram os de isolar DSEs das raízes de *Phyllanthus tenellus* Roxb. e *Cenchrus echinatus* L. e determinar o potencial dos isolados obtidos de promover ou inibir o crescimento do picão-preto (*Bidens pilosa* L.) e do milho (*Zea mays* L.). Os isolados obtidos foram testados quanto aos mecanismos de promoção de crescimento vegetal. Os DSEs isolados expressaram mecanismos de promoção do crescimento vegetal *in vitro*, a exemplo da produção ácido indol-acético, solubilização de fosfatos, produção de celulasas e antagonismo a *Colletotrichum truncatum*. Os isolados QP01, QP03 e QP04 levaram à redução do crescimento das plantas de picão-preto. Já para milho, o isolado QP06 promoveu o crescimento vegetal. Os DSEs isolados apresentam potencial de uso agrícola na promoção do crescimento vegetal e na inibição do picão-preto, podendo ser usados no manejo integrado de plantas daninhas.

Palavras-chave: *Zea mays*, *Bidens pilosa*, Inibição do crescimento vegetal.

ABSTRACT

Plant growth promotion by dark septate endophyte fungi

Dark septate endophytes (DSE) represent a polyphyletic fungal group that evolved to occupy the same habitat as arbuscular mycorrhizal fungi, colonizing the interior of plant roots. DSE can act as plant growth promoters; however, the interaction with these microorganisms can vary from mutualism to parasitism. The objectives of this study were to isolate DSEs from the roots of *Phyllanthus tenellus* Roxb. and *Cenchrus echinatus* L. and to determine the potential of the isolates obtained to promote or inhibit the growth of *Bidens pilosa* L. and *Zea mays* L. The isolates obtained were tested for plant growth promotion mechanisms *in vitro*, such as indole-acetic acid production, phosphate solubilization, cellulase production, and antagonism to *Colletotrichum truncatum*. The isolates QPO1, QP03 and QP04 led to reduced growth of *B. Pilosa* plants. The isolate QP06 promoted corn growth. The isolated DSE fungi have potential for agricultural use in promoting plant growth and inhibiting *B. pilosa*, and can be used in integrated weed management.

Keywords: *Zea mays*; *Bidens pilosa*; Plant growth inhibition.

1. INTRODUÇÃO

Os *dark septate endophytes* (DSE) representam grupo polifilético que evoluiu convergentemente no sentido de ocupar o mesmo habitat de fungos micorrízicos arbusculares (Lopez *et al.*, 2024), colonizando o interior das raízes das plantas. Formam estruturas típicas, caracterizadas por hifas melanizadas inter- ou intrarradiculares, com presença de septos, podendo ou não formar microescleródios (Jumpponen e Trappe 1998, Jumpponen, 2001; Wu *et al.*, 2020).

Os DSEs apresentam vasta gama de hospedeiros (Xie *et al.*, 2017), incluindo plantas daninhas (PDs), e estão distribuídos em diversos ecossistemas (González-Teuber *et al.*, 2017, Lopez *et al.*, 2024). Podem atuar como promotores de crescimento vegetal, aumentando a absorção de água e nutrientes (Santos *et al.*, 2017), a exemplo do fosforo e do nitrogênio (Della Monica *et al.*, 2015). Similarmente aos FMAs, aumentam a tolerância da planta a estresses bióticos (Su *et al.*, 2013, Busby *et al.*, 2016) e abióticos (Qin *et al.*, 2015, Berthelot *et al.*, 2016, Gill *et al.*, 2016). Dentre os fatores associados à promoção de crescimento promovida por DSEs, a melanina, responsável pela coloração escura das hifas, contribuem para a tolerância aos estresses em face do seu papel como agente antioxidante (Cordero *et al.*, 2017, Lopez *et al.*, 2024).

As interações entre as plantas e FMAs e os DSEs são geralmente consideradas como sendo mutualismos, visto que, durante a convivência desses parceiros, ocorrem trocas benéficas de nutrientes e carbono, resultando em promoção do crescimento vegetal (Smith *et al.*, 2011, Andrade-Linares *et al.*, 2011). No entanto, a interação com os DSEs pode variar desde o mutualismo até parasitismo. A depender das condições do meio, das combinações fungo-planta e do status nutricional do hospedeiro, os DSEs poderão atuar na inibição do crescimento vegetal, (Folli-Pereira *et al.*, 2012, Li *et al.*, 2019, Queiroz *et al.*, 2023).

Com o aparecimento cada vez mais recorrente de biótipos de PDs com resistência a múltiplos mecanismos de ação dos herbicidas, faz-se necessário a ampliação de tecnologias e de práticas integradas para o manejo dessas plantas como alternativa ao uso do controle químico (Karam *et al.*, 2008, Albrecht *et al.*, 2021). Dentre as práticas de manejo alternativas, a utilização do controle biológico para o manejo de PDs emerge com a premissa de diminuir a população infestante e o potencial competitivo dela para que haja, assim, a redução de danos (Silva *et al.*,

2007). O controle biológico de PDs pode ser realizado com o uso de microrganismos que possam atuar como antagonista ou patógenos (Viera *et al.*, 2018). Para que ocorra sucesso, o controle biológico deve ser empregado associado ao manejo integrado (Silva *et al.*, 2007, Silva *et al.*, 2018, Adegas *et al.*, 2022).

A utilização de microrganismos com aptidão para inibir ou controlar o crescimento de PDs, deve promover a redução do período crítico de competição, visando a redução da dependência de herbicidas químicos (Viera *et al.*, 2018). Essa estratégia possibilita que as plantas cultivadas obtenham margem de tempo maior para se desenvolver em um nível seguro de competição, acarretando em danos abaixo de níveis econômico ou ambiental (Silva *et al.*, 2014, Viera *et al.*, 2018, Ponte, 2023).

Diante do exposto, os objetivos do presente trabalho foram os de isolar DSEs das raízes de *Phyllanthus tenellus* Roxb. e *Cenchrus echinatus* L. e determinar o potencial dos isolados obtidos de promover ou inibir o crescimento do picão-preto (*Bidens pilosa* L.) e do milho (*Zea mays* L.).

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Isolamento de fungos DSEs

Para o isolamento dos DSEs, foram selecionadas duas espécies de PD previamente analisadas para a presença de estruturas características desse grupo fúngico. As plantas escolhidas foram *Phyllanthus tenellus* Roxb. (quebra-pedra) e *Cenchrus echinatus* L. (capim-carrapicho). *P. tenellus* foi coletada em maio de 2023 na zona rural do município de Coimbra – MG, e *C. echinatus* foi coletada em julho de 2023 no Vale da Agronomia no campus da Universidade Federal de Viçosa (UFV), Viçosa, MG. As raízes das PDs foram previamente lavadas em água corrente para retirada de partículas de solo e desinfestadas superficialmente utilizando-se álcool 70 % por 2 min seguido de hipoclorito de sódio a 2 % por 3 min. Posteriormente, as raízes foram lavadas com água destilada autoclavada. Os fragmentos de raízes de 10 mm foram retirados e distribuídos em placas de Petri contendo o meio de cultura ágar-malte (15 g L⁻¹ de ágar e 20 g L⁻¹ de extrato de malte) suplementado com sulfato de estreptomicina (100 mg mL⁻¹). Em seguida, as placas de Petri foram incubadas a 28 °C no escuro, sendo monitoradas diariamente até o décimo quinto dia. Após esse período, foi realizada a conferência das características comuns aos DSE (colônias cinza escuro, marrons e pretas), prosseguindo-se para o isolamento em cultura pura.

2.2 Mecanismos de promoção de crescimento *in vitro*

2.2.1 Solubilização de fosfato de cálcio

Os isolados de DSE selecionados foram avaliados quanto à capacidade de solubilizar fosfato de cálcio *in vitro*. Os isolados fúngicos foram previamente crescidos em placas de Petri contendo o meio BDA a 28 °C por sete dias. Em seguida, três discos de ágar contendo micélio, de aproximadamente 7 mm de diâmetro, foram retirados e transferidos para Erlenmeyers contendo 50 mL do meio NBRIP (Nautiyal, 1999) e incubados a 28 °C por sete dias sob agitação constante a 150 rpm. O meio NBRIP continha 10 g L⁻¹ de glicose, 5 g L⁻¹ de fosfato de cálcio [(Ca₃(PO₄)₂], 5 g L⁻¹ de cloreto de magnésio (MgCl₂·6H₂O), 0,25 g L⁻¹ de sulfato de magnésio (MgSO₄·7H₂O), 0,2 g L⁻¹ de cloreto de potássio (KCl) e 0,1 g L⁻¹ de sulfato de amônio [(NH₄)₂SO₄]. O experimento foi conduzido em delineamento inteiramente casualizado (DIC) com três repetições. Após o período de incubação, o meio líquido foi separado do micélio fúngico por filtração usando-se filtro de papel quantitativo JP42, com poros de 8 µm.

Em seguida, o sobrenadante foi filtrado em filtro de nylon com poros de 0,22 μm e, então, utilizado para determinação do P solúvel liberado na solução pelo método do ácido ascórbico (Braga e Defelipo, 1974).

2.2.2 Produção de ácido indol-acético (AIA)

Os isolados de DSE foram testados quanto à capacidade de produção de AIA *in vitro*. Para a avaliação, os isolados fúngicos foram previamente crescidos em placas de Petri contendo o meio BDA a 28 °C por sete dias. Utilizou-se três discos de ágar de, aproximadamente 7 mm, contendo micélio fúngico. Os disco foram transferidos para frascos Erlenmeyer contendo 50 mL do meio caldo Czapek (30 g L⁻¹ de sacarose, 3 g L⁻¹ de nitrato de sódio (NaNO₃), 1 g L⁻¹ de fosfato de potássio (K₂HPO₄.3H₂O), 0,5 g L⁻¹ de sulfato de magnésio (MgSO₄.7H₂O), 0,5 g L⁻¹ de cloreto de potássio (KCl) e 0,01 g L⁻¹ de sulfato ferroso (FeSO₄. 7H₂O) (Khan *et al.*, 2017), acrescido com 1 g L⁻¹ de L-triptofano, e incubados a 28 °C e 150 rpm na ausência de luz. O experimento foi conduzido em delineamento inteiramente casualizado com sete tratamentos, sendo eles seis isolados de DSEs obtidos de *P. tenellus* e *C. echinatus* e o controle sem inoculação, com três repetições. O meio líquido foi separado do micélio fúngico por filtração usando-se filtro de papel quantitativo JP42 e o sobrenadante foi filtrado utilizando-se filtro de nylon de 0.22 μm . Alíquotas de 1 mL do meio foram acrescidas de 1 mL da solução reagente de Salkoviski (Gordon e Weber 1951, Nenwani *et al.*, 2010) e mantidas no escuro por 30 min. Após esse período de incubação, realizou-se a medida da absorbância a 530 nm e as concentrações de AIA foram determinadas por meio de curva-padrão com concentrações do composto variando de 0 a 100 $\mu\text{g mL}^{-1}$.

2.2.3 Teste de antagonismo em cultura pareada

O teste de determinação de potencial antagônico foi realizado com seis isolados de DSE e o patógeno *Colletotrichum truncatum*, gentilmente cedido pelo Laboratório de Genética Molecular de Fungos do Instituto de Biotecnologia Aplicada à Agropecuária, Bioagro, da UFV. O teste foi realizado seguindo-se o método de confronto direto de culturas pareadas em placas de Petri contendo meio BDA. Para tal, os isolados de DSE e o fitopatógeno foram previamente crescidos em placas de Petri contendo o meio BDA por sete dias a 28 °C, sendo repicados simultaneamente

nas placas onde foi realizado o teste. Cada fungo foi disposto a 1,0 cm da borda da placa de Petri, em lados opostos. As placas foram incubadas à temperatura de 28 °C em ausência de luz. Após o período de incubação, ao final de sete dias, mediu-se o diâmetro do halo de inibição (mm) entre os micélios de *C. truncatum* e os isolados de DSE, atribuindo-se notas conforme a escala: 1– antagonista cresce por toda placa, 2 – antagonista cresce sobre 2/3 da placa, 3 – antagonista e patógeno crescem até 1/2 da placa, 4– patógeno cresce sobre 2/3 da placa e 5 – patógeno cresce por toda a placa (Bell *et al.*, 1982). O teste foi conduzido em delineamento inteiramente casualizado, com três repetições.

2.2.4 Produção de celulasas

Para o teste de produção de celulasas, os isolados de DSE foram crescidos em meio BDA por sete dias a 28 °C. Após esse período, discos de ágar de 7 mm de diâmetro e contendo micélio fúngico foram transferidos ao centro de placas de Petri contendo o meio de cultivo para avaliação da produção de celulase, com a seguinte composição: 2 g L⁻¹ de nitrato de sódio (NaNO₃), 1 g L⁻¹ de fosfato de potássio (K₂HPO₄), 0,5 g L⁻¹ de sulfato de magnésio (MgSO₄), 0,5 g L⁻¹ de cloreto de potássio, 2 g L⁻¹ de carboximetilcelulose e 17 g L⁻¹ de ágar. Os discos de micélio foram inoculados no centro da placa de Petri e incubados em ausência de luz por sete dias a 28 °C. Após esse período de incubação, as placas foram completamente cobertas com a solução de Vermelho Congo a 0,1 % (p/v) por 20 min. Então, a solução de Vermelho Congo foi descartada, seguida da adição de solução de cloreto de sódio (NaCl) 1 mol L⁻¹ por 20 min. A atividade enzimática foi confirmada por meio da formação de halo translúcido e aparecimento de cor alaranjada ao redor da colônia produtora da enzima.

2.3 Experimento em casa de vegetação

2.3.1 Obtenção do substrato de cultivo

O solo usado como substrato correspondeu a um Latossolo Vermelho-Amarelo, horizonte B, localizado no Vale da Agronomia, no campus da UFV em Viçosa – MG. O solo foi acrescido 40 % de areia para melhoraria das condições físicas, sendo autoclavado a temperatura de 121 °C e à pressão de 1,1 kg/cm² em dois ciclos com

intervalo de 24 horas. Não foi realizada nenhuma adubação ou correção do solo. As características físico-químicas do substrato são apresentadas na Tabela 1.

Tabela 1: Análise físico-química do substrato utilizado para montagem de experimentos em casa-de-vegetação com milho e picão-preto. O solo corresponde a camada de 0-20 cm de profundidade.

pH	Ca²⁺	Mg²⁺	Al³⁺	H+Al	SB	(t)	(T)	V	m
				cmol _c /dm ³			%		
H ₂ O									
5,9	1,53	0,42	0	1,98	2,11	2,11	4,09	51,6	0
MO	P-rem	P	K	Zn	Fe	Mn	Cu	B	S
dag/kg ⁻¹				mg/dm ³					
1,7	33,0	3,5	62,0	1,0	86,0	43,7	2,4	0,03	13,8
Argila				Silte			Areia		
				%					
23				3			71		
Classificação Textural									
Franco-argilo-arenosa									
Tipo de solo									
Tipo 2: Textura Média									

pH em H₂O – KCl:CaCl₂ (1:2,5), P, K, Fe, Zn, Mn, Cu - Extrator Mehlich-1, Ca, Mg, Al - Extrator KCl 1 mol L⁻¹, H + Al - Extrator Acetato de Cálcio 0,5 mol L⁻¹ - pH 7,0, B - Extrator água quente, MO - C. Org x 1,724 - Walkley-Black, S - Extrator Fosfato monocálcico em ácido acético, Análise física: O método utilizado foi o da "Pipeta" segundo EMBRAPA.

2.3.2 Delineamento experimental

O delineamento experimental adotado foi o inteiramente casualizados (DIC), com sete tratamentos, sendo eles a inoculação com seis isolados de DSEs e o controle com ausência de inoculação, com cinco repetições, totalizando 35 unidades experimentais por experimento.

2.3.4 Obtenção do inoculo

Os isolados selecionados (QP01, QP03, QP04, QP06, CC09 e CC17) foram previamente crescidos em placa de Petri contendo aproximadamente 20 mL de meio BDA a 28 °C por sete. Após esse período, discos de ágar de 7 mm de diâmetro foram retirados das bordas das colônias para inoculação das plântulas no momento do transplante.

2.3.5 Germinação de sementes, transplântio e inoculação do picão-preto

As sementes de *B. pilosa* (picão-preto) foram coletas em agosto de 2023 no Vale da Agronomia, no campus da UFV. As sementes foram previamente desinfestadas superficialmente utilizando-se álcool 70 % por 2 min seguido de hipoclorito de sódio a 2 % por 3 min e lavadas três vezes com água destilada autoclavada. Em seguida, as sementes foram germinadas em areia peneirada, lavada e autoclavada a temperatura de 121 °C a uma pressão de 1,1 kg/cm², com irrigações periódicas conforme a necessidade. Após 20 dias da semeadura, foi realizado a seleção das plântulas com vigor e uniformidade de tamanho, sendo transplantadas em vasos contendo 3,6 L substrato autoclavado. Para a inoculação, quatro discos de ágar contendo micélio fúngico, retirados de colônias fúngicas crescidas em meio BDA por sete dias a 28 °C, foram colocados juntos às raízes no momento do transplante. Cada vaso constituiu uma unidade experimental com quatro plantas. Não foi realizado adubação ou correção do solo.

2.3.6 Avaliações de crescimento do picão-preto

As avaliações de crescimento com a medida da altura (cm) foram realizadas aos 55 dias após transplântio para o picão-preto. A altura foi tomada desde a base do caule até a folha mais nova completamente expandida, com auxílio de uma régua milimetrada. A matéria seca da parte aérea e da raiz foram obtidas após secagem em estufa à 65 °C até peso constante.

2.3.7 Germinação de sementes, transplântio e inoculação do milho

As sementes de milho da variedade UFVM100 foram previamente desinfestadas superficialmente utilizando-se álcool 70 % por 2 min, seguido de hipoclorito de sódio a 2 % por 3 min e lavadas com água destilada autoclavada por três vezes. Em seguida, as sementes foram germinadas em areia peneirada, lavada e autoclavada a temperatura de 121 °C a uma pressão de 1,1 kg/cm², com irrigações periódicas conforme a necessidade. Após seis dias da semeadura, foi realizado a seleção das plântulas com vigor e uniformidade de tamanho, sendo transplantadas em vasos contendo 3,6 L substrato autoclavado. Para a inoculação, quatro discos de ágar contendo micélio fúngico, retirados de colônias fúngicas crescidas em meio BDA por sete dias a 28 °C, foram colocados juntos às raízes no momento do transplante.

Cada vaso constituiu uma unidade experimental com três plantas. Não foi realizado nenhuma adubação ou correção do solo.

2.3.8 Avaliações de crescimento do milho

As avaliações de crescimento com a medida da altura (cm) foram realizadas aos 35 dias após transplântio para o milho. A altura foi tomada desde a base do caule até a folha mais nova completamente expandida, com auxílio de uma régua milimetrada. A matéria seca da parte aérea e da raiz foram obtidas após secagem em estufa à 65 °C até peso constante.

3. ANÁLISES ESTATÍSTICAS

Os dados foram submetidos a análise de variância (ANOVA) e as médias comparadas pelo teste de Tukey ($p < 0,05$). Todas as análises foram realizadas utilizando-se o software estatístico R.

4. RESULTADOS

4.1 Isolamento de fungos DSE

Após a inoculação dos fragmentos das raízes de *P. tenellus* e *C. echinatus* em meio ágar-malte, houve o desenvolvimento de fungos com as características típicas de DSE a partir das extremidades dos fragmentos. No processo de isolamento, foram obtidos seis isolados provenientes da espécie *P. tenellus*, e oito isolados de *C. echinatus*, porém, desse total, apenas quatro isolados provenientes das raízes *P. tenellus* (QP01, QP03, QP04, QP06) e quatro de *C. echinatus* foram confirmados com DSEs. Desses, apenas os quatro isolados de *P. tenellus* e dois de *C. echinatus* (CC09 e CC17) foram selecionados para os testes de promoção ou inibição de crescimento vegetal *in vivo* e para a determinação dos mecanismos de promoção do crescimento *in vitro*. Esses isolados foram selecionados por apresentarem crescimento mais rápido em ágar-malte.

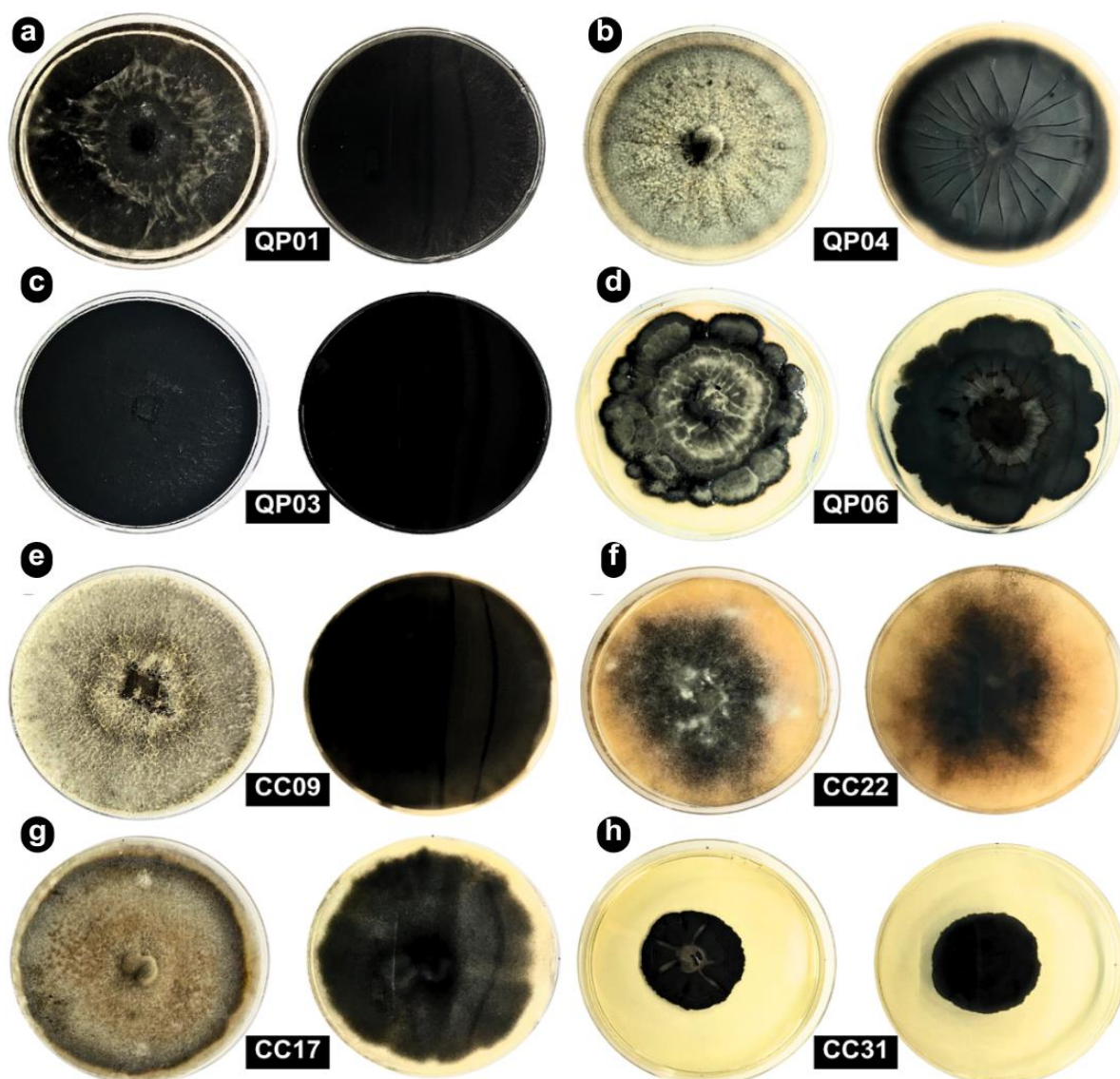


Figura 1: Isolados de fungos *dark septate endophytes* provenientes de raízes de *P. tenellus* (a, b, c e d) e *C. echinatus* (e, f, g e h) após crescimento em ágar-malte a 28° C por sete dias. À direita, vista de cima das colônias; à esquerda, vista do fundo da placa de Petri.

4.2 Mecanismos de promoção do crescimento vegetal

4.2.1 Solubilização de fosfato de cálcio

Os isolados QP01, QP03, QP04, QP06, CC09 e CC17 foram testados quanto à capacidade de solubilização de fosfato de cálcio *in vitro*. Todos os seis apresentaram a capacidade de solubilizar o mineral, mesmo em pequenas quantidades. A porcentagem do P solubilizado a partir do fosfato de cálcio foi de 2,12 a 5,98 %. O

isolado mais promissor para a solubilização de fosfato foi o QP03, com 6 % de solubilização (Figura 2).

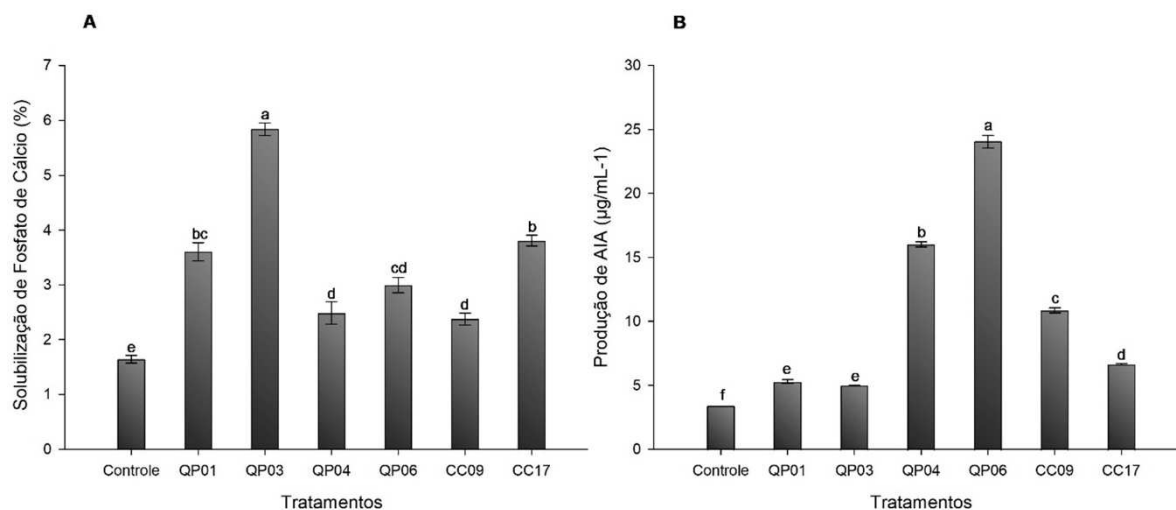


Figura 2: Percentagem de solubilização de fosfato de cálcio (A) e concentrações ($\mu\text{g/mL}^{-1}$) de AIA produzido (B) *in vitro* por fungos *dark septate endophytes* isolados de raízes de *P. tenellus* e *C. echinatus*, crescidos nos meios NBRIP e BDA, respectivamente, por sete dias a 28 °C. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

4.2.2 Produção de AIA

Os isolados de DSE QP01, QP03, QP04, QP06, CC09 e CC17 foram testados quanto à capacidade de produção AIA *in vitro*. Os isolados QP04, QP06 e CC09 mostraram-se capazes de produzir esse fitormônio e a produção variou de 4,9 a 24,0 $\mu\text{g/mL}^{-1}$ (Figura 2). O isolado que apresentou o maior potencial de produção de AIA foi o QP06, seguido do isolado QP04.

4.2.3 Teste de antagonismo em cultura pareada

Dos seis isolados de DSE avaliados, QP01, QP03, QP04, QP06, CC09 e CC17, três deles (QP01, QP03 e CC09) apresentaram porcentagem de inibição de *C. truncatum* superior a 80 %, (Tabela 2, Figura 3). Apenas o isolado QP06 não foi capaz de inibir o crescimento do fitopatógeno (Tabela 2, Figura 3).

Tabela 2: Capacidade antagônica contra *Colletotrichum truncatum* de fungos *dark septate endophytes* isolados de raízes de *P. tenellus* e *C. echinatus*, e crescidos em meio de cultura BDA por sete dias a 28 °C, segundo escala de avaliação (Bell *et al.*, 1982).

Isolados	Nota de inibição	Porcentagem de inibição
QP01	1	100
QP03	1	100
QP04	3	55
QP06	5	0
CC09	1	100
CC17	2	60,6

Escala de avaliação (Bell *et al.*, 1982): 1 – antagonista cresce por toda placa, 2 – antagonista cresce sobre 2/3 da placa, 3 – antagonista e patógeno crescem até 1/2 da placa, 4 – patógeno cresce sobre 2/3 da placa e 5 – patógeno cresce por toda a placa.

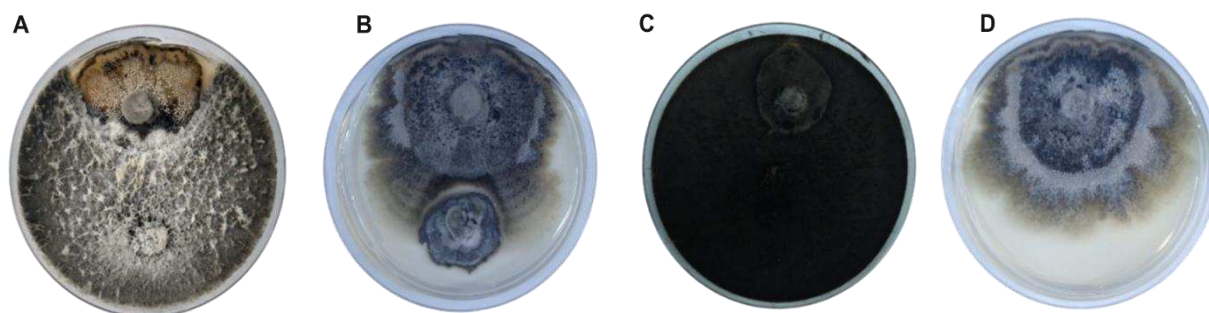


Figura 3: Atividade antagônica de fungos *dark septate endophytes* isolados de raízes de plantas daninhas contra *Colletotrichum truncatum*. A) isolado CC09, B) isolado QP06, C) isolado QP01, D) *C. truncatum*.

4.2.4 Produção de celulases

Todos os isolados de DSE obtidos, exceto pelo isolado QP04, foram capazes de produzir celulases (Tabela 3). A produção de celulase foi evidenciada pela formação de halo translúcido ou mudança de cor de vermelho-vivo para laranja após a aplicação de NaOH (Figura 4).

Tabela 3: Produção de celulases por isolados fúngicos de *dark septate endophytes*, crescidos em meio contendo carboximetilcelulose por sete dias a 28 °C. O índice enzimático foi obtido pela divisão do diâmetro do halo (mm) pelo

diâmetro da colônia (mm), sendo classificado como positivo (+) ou negativo (-) de acordo com a produção de celulase.

Isolados	Produção de celulase	Índice enzimático
QP01	+	1,03
QP03	+	1,08
QP04	-	0
QP06	+	2,07
CC09	+	1,1
CC17	+	1,41

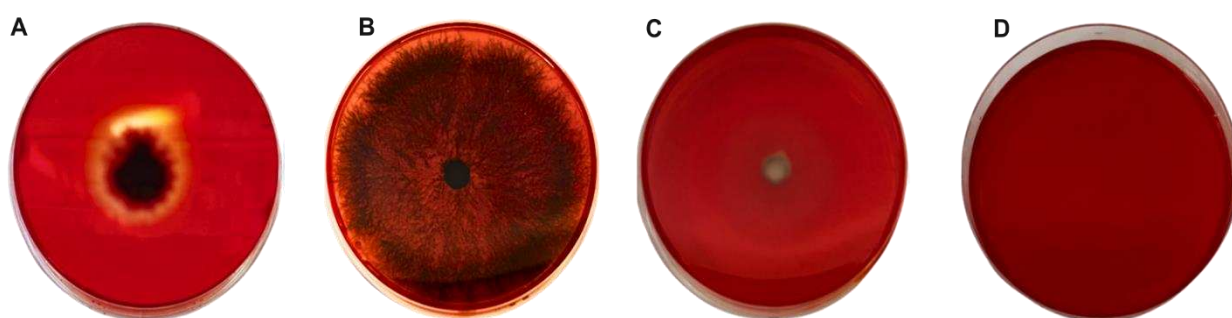


Figura 4: Produção da enzima celulase *in vitro* por isolados fúngicos de *dark septate endophytes*, crescidos previamente em meio contendo carboximetilcelulose por sete dias a 28 °C, após coloração com solução de Vermelho Congo 0,1 %. A) Isolado QP06 e halo com mudança de coloração, indicando resultado positivo para de produção de celulases; B) Isolado QP01, com mudança de coloração indicando resultado positivo para de produção de celulase C) Isolado QP04, negativo para a produção de celulase, D) Placa controle com meio de cultura em ausência de inoculação.

4.3 Experimentos em casa de vegetação

4.3.1 Efeitos da inoculação com DSEs em picão-preto

Os tratamentos que receberam inoculação com os isolados fúngicos de DSE QP01, QP03 e QP04 diminuíram em cerca de 60,5 %, 65,2 % e 63,65 % a altura das plantas de picão-preto, respectivamente, quando comparados com o tratamento controle (Figura 5). Para a massa seca da parte aérea, as plantas que receberam os isolados QP01, QP03 e QP04 apresentaram redução de cerca de 88,9 %, 92,7 % e

90,8 %, (Figura 6A), respectivamente, e sob a massa seca da raiz houve redução de 88,6 %, 92,8 % e 90,8 %, respectivamente (Figura 6B).

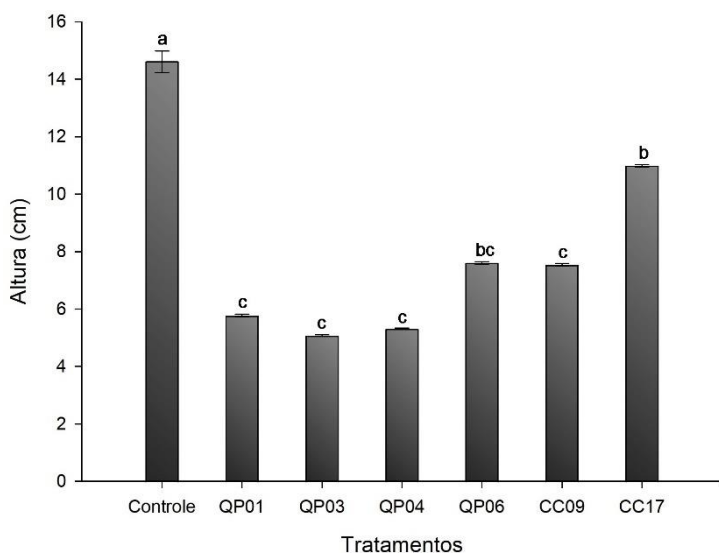


Figura 5: Altura média (cm) de plantas de *Bidens pilosa*, inoculadas com isolados de DSE e cultivadas por 55 dias em casa de vegetação. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

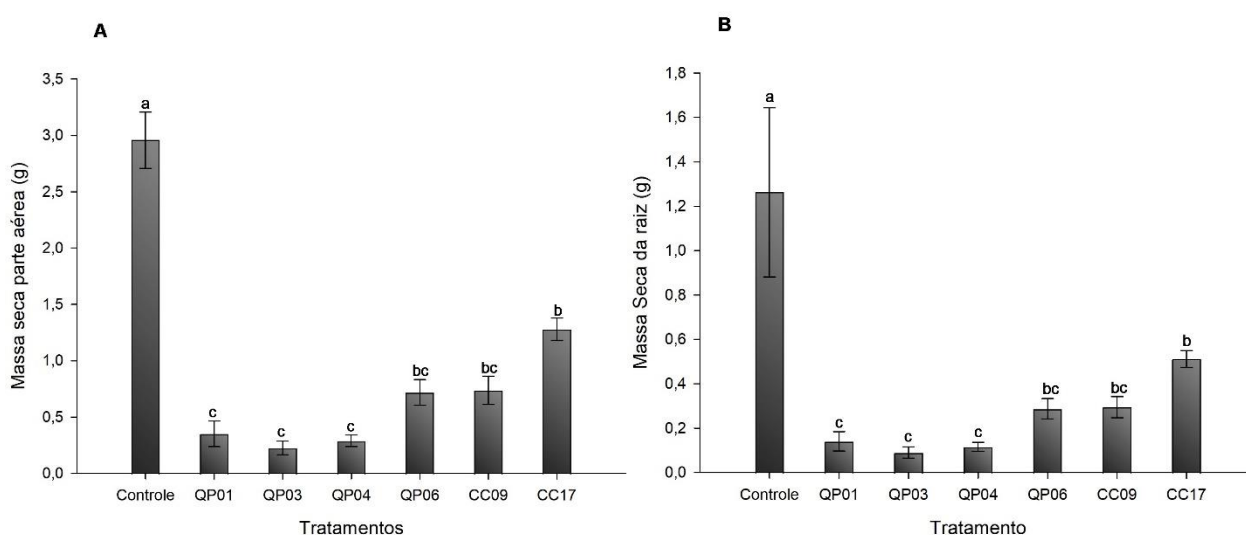


Figura 6: Média da massa seca da parte aérea (cm) (A) e Média da massa seca da raiz (cm) (B) de plantas de *B. pilosa*, inoculadas com isolados de DSE e cultivadas por 55 dias em casa de vegetação. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).



Figura 7: Plantas de *B. pilosa* inoculadas com isolados de DSE e cultivadas por 55 dias em casa de vegetação.

4.3.2 Efeitos da inoculação com DSEs em milho

Houve aumento na altura das plantas de milho de 25,8 %, 22,04 %, 16,65 % e 40,6 % nos tratamentos que receberam inoculação com os isolados QP01, QP03, QP04 e QP06, respectivamente (Figura 8). Para a massa seca da parte aérea e massa seca da raiz, não houve diferença estatística entre os tratamentos que receberam inoculação com os isolados QP01, QP03, QP04, QP06 e CC09 em relação ao controle (Figura 9). No tratamento que recebeu a inoculação com o fungo CC17, houve decréscimo na produção de matéria seca, resultando na menor média entre os tratamentos, com 2,4 g de massa seca da parte aérea (Figura 9A) e 1,8 g para a massa seca da raiz (Figura 9B).

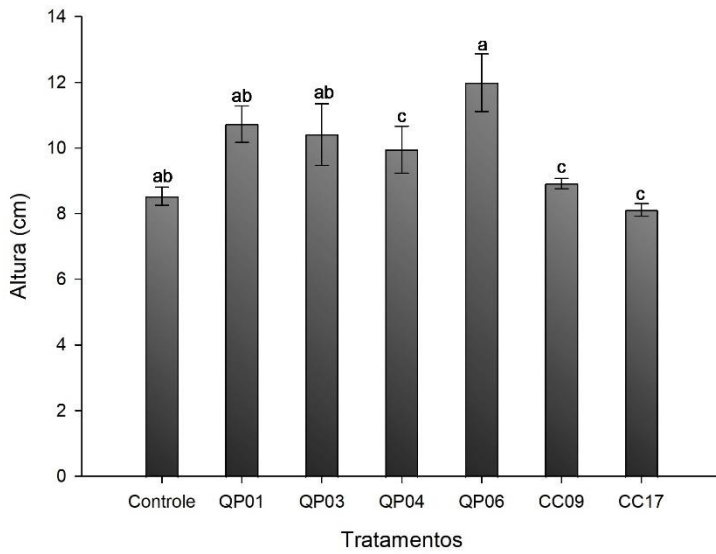


Figura 8: Altura média (cm) de plantas de *Z. mays*, inoculadas com isolados de DSE e cultivadas por 35 dias em casa de vegetação. Médias seguidas da mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

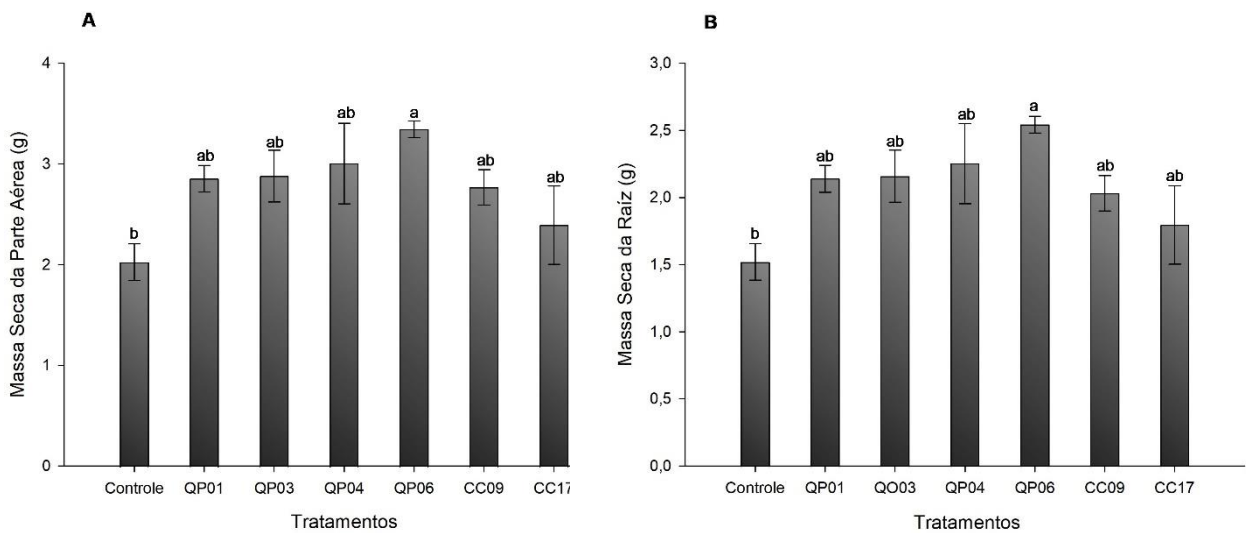


Figura 9: Massa seca da parte aérea e de raiz de plantas de *Z. mays*, inoculadas com isolados de DSE e cultivadas por 35 dias em casa de vegetação. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

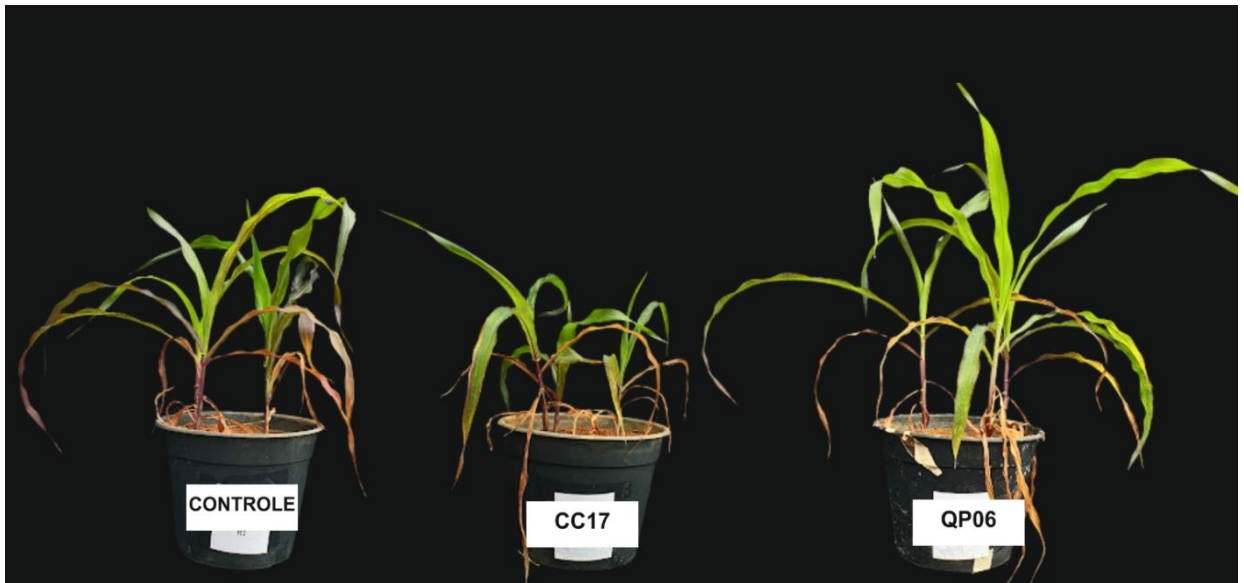


Figura 10: Plantas de *Z. mays* inoculadas com isolados de DSE e cultivadas por 35 dias em casa de vegetação.

5. DISCUSSÃO

No atual estudo, foram isolados oito DSEs com características morfológicas distintas. Esses isolados foram obtidos a partir das raízes de duas plantas diferentes: uma dicotiledônea, *P. tenellus* (quebra-pedra), e uma monocotiledônea, *C. echinatus* (capim-carrapicho) (Figura 1). Nossos resultados evidenciam a ampla distribuição dos DSEs nas raízes de plantas de diferentes grupos taxonômicos. Ao analisar raízes de arroz-silvestre (*Oryza glumaepatula*), coletadas em diversas áreas, visando o isolamento dos DSEs, identificou-se o surgimento de aproximadamente 100 colônias fúngicas distintas. Destas, 50 % exibiam características típicas dos DSEs, incluindo hifas melanizadas com septos e microescleródios (Ribeiro *et al.*, 2011). Assim como os FMAs, os DSEs colonizam raízes de grande diversidade de espécies vegetais e estão relacionados com a promoção de crescimento (Andrade–Linares *et al.*, 2011, Gill *et al.*, 2016, Santos *et al.*, 2017). Porém, diferentemente dos FMAs, os DSEs não são biotróficos obrigatório, o que facilita estudos para determinação dos seus efeitos na promoção de crescimento vegetal (Ribeiro *et al.*, 2011, Santos *et al.*, 2021).

Os DSEs apresentam a tendência de ocorrerem em ambientes estressantes, muitas vezes caracterizados pela baixa disponibilidade de nutrientes e alta competição entre plantas (Lawrence *et al.*, 2024). Esse padrão contribui para a prevalência desses microrganismos em associação com diversas espécies de PDs. Essas plantas frequentemente habitam ambientes sob estresse devido à competição com outras espécies vegetais ou à escassez de recursos nos locais onde se encontram (Mandyam, Jumpponen, 2005, Ribeiro *et al.*, 2011, Massenssini *et al.*, 2014).

Observou-se no presente trabalho a expressão *in vitro* de diferentes mecanismos de promoção do crescimento de plantas, a saber, a produção de AIA, a solubilização de fosfato, a produção de celulases e antagonismo contra patógeno. Os DSEs podem promover o crescimento vegetal por meio de uma variedade de mecanismos, incluindo a secreção de enzimas, que facilitam a mobilização de nutrientes no solo (Knapp *et al.* 2018, Deng *et al.* 2020), a síntese e modulação de fitormônios, a exemplos das auxinas (Fu *et al.*, 2015), a síntese de melanina (Lopes *et al.*, 2024) e a inibição do crescimento de fitopatógenos (Akhtar *et al.*, 2022). Os DSEs também aumentam a exploração do solo por meio de hifas extrarradiculares e

melhoram a absorção de fósforo (Jumpponen e Trappe, 1998, Likar e Regvar, 2013, Santos *et al.*, 2021).

Os isolados de DSE obtidos a partir de raízes de PDs, foram testados quanto à capacidade de solubilização de fosfato de cálcio *in vitro*. Apesar de que todos os isolados serem capazes de expressar esse mecanismo (Figura 2A), o desempenho obtido não elevado como os já relatados para fungos do gênero *Aspergillus* (Rocha Ferreira e Vieira, 2021, Silva, 2022). Nos ensaios de solubilização de fosfato, a produção de ácidos orgânicos é chave para disponibilizar o P em solução. Os principais ácidos produzidos são os ácidos cítrico, oxálico e málico (Mendes *et al.*, 2014) Em face das baixas porcentagens de solubilização obtidos com os DSEs isolados, é possível que esses fungos não sejam bons produtores de ácidos orgânicos e nem consigam acidificar o meio via liberação de H⁺. Em geral, a simples acidificação do meio pela liberação de H⁺ é suficiente para levar a valores elevados de solubilização de fosfato de cálcio.

O presente trabalho corrobora relatos anteriores segundo os quais os DSEs, provenientes de raízes de cana-de-açúcar, não foram eficazes na solubilização de fosfato de cálcio (Fors, 2021). Outras fontes de P, a exemplo dos fosfatos de Fe, Al e Zn não foram testadas. É possível que os DSEs obtidos possam solubilizar tais compostos ou atuar na liberação de P a partir da matéria orgânica por meio da atividade de fosfatases.

No presente trabalho, o isolado QP06 (Figura 2B) apresentou a maior produção de AIA, com 24,0 µg mL⁻¹. Em trabalho semelhante, testando isolados fúngicos, obtidos a partir de raízes de plantas de arroz, quanto à capacidade de produção de AIA, todos os isolados testados foram capazes de produzir o composto *in vitro*, com valores que variaram de 0,635 a 2,651 µg mL⁻¹ (Syamsia *et al.*, 2015). O AIA é um fitohormônio do grupo das auxinas e atua como regulador de diversos processos fisiológicos da planta, a exemplo da divisão e alongação celular, da senescência e floração, bem como da indução de respostas adaptativas frente a condições adversas (Zhang *et al.*, 2019, Dermastia, 2019).

A produção de AIA por microrganismos depende da capacidade deles de converter triptofano a esse composto. Em geral, a produção microbiana de AIA deriva do triptofano liberado pelas raízes como exsudato radicular (Zhang *et al.*, 2019, Queiroz *et al.*, 2023). A produção de AIA por microrganismos associativos depende, também, da quantidade de triptofano liberado pela planta, que pode variar de acordo

com o genótipo do hospedeiro (Zhang *et al.*, 2019, Queiroz *et al.*, 2023). Interessantemente, auxinas sintéticas são frequentemente usadas como herbicidas.

Em relação à capacidade dos isolados de DSEs de antagonizar o fitopatógeno *C. truncatum*, somente um dos isolados testados não foi capaz de expressar essa atividade *in vitro* (Figura 3). Em trabalho avaliando a atividade antagônica de *Trichoderma* sp. contra *Colletotrichum* sp., verificou-se 75 % de inibição de crescimento do fitopatógeno. No presente trabalho, o máximo de inibição obtida foi de 100%. Esses resultados evidenciam o potencial dos DSEs testados de atuar como fungos antagonísticos para o biocontrole de fitopatógenos.

Outro mecanismo de origem microbiana e de interesse agroindustrial é a produção de enzimas hidrolíticas, a exemplo das celulases, visando a utilização dessas moléculas na produção de diversos produtos, como o etanol (Mussatto *et al.*, 2010, Castro e Pereira, 2010). O isolado de DSE QP06 (Figura 4) foi o mais promissor quanto à produção de celulose, apresentando o maior índice de produção enzimática (Tabela 3). Os valores obtidos para esse isolado (2,07) indicam atividade enzimática eficiente (Virgolino *et al.*, 2022).

Quando associados às plantas, os DSEs podem apresentar três principais comportamentos: efeito benéfico, de promoção de crescimento vegetal, efeito neutro, onde não há ganhos e nem perdas para as plantas, e efeitos negativos. No presente trabalho, foram obtidas respostas de promoção do crescimento do milho e de inibição do crescimento do picão-preto. Em outros relatos, avaliando-se os efeitos de DSEs no desempenho do tomateiro, constatou-se que os fungos levaram a aumentos significativos no crescimento da planta (Andrade-Linares *et al.*, 2011). A inoculação de DSEs em plantas de *B. pilosa* mostrou comportamento oposto, com inibição do crescimento em comparação ao tratamento controle, sem inoculação de DSE.

O tratamento inoculado com o isolado QP04, considerado bom produtor de AIA (Figura 2B), apresentou redução de crescimento do picão-preto tanto da parte aérea quanto das raízes raiz (Figura 5 e 6). Contudo, em plantas de milho, os tratamentos com os isolados QP04 e QP06 (Figura 7 e 8), foram os mais eficientes em promover o crescimento e isso foi atribuído à maior produção de auxina pelos isolados testados (Figura 2B).

Em outro trabalho avaliando o efeito da inoculação de isolados de DSEs dos gêneros *Curvularia*, *Nigrospora*, *Phialocephala* e outros pertencentes à ordem *Pleosporales* sobre a produção de biomassa de plantas de cana-de-açúcar,

observaram-se influência negativa desses fungos (Fors, 2021). Entre as principais hipóteses propostas, está o fato de que fungos endofíticos, mesmos os que apresentam características comuns aos promotores de crescimento, podem ser patógenos latentes, ou seja, a depender do contexto podem atuar como parasitas extraindo mais energia da planta do que colaborando com o seu desenvolvimento (Mandyam e Jumpponen, 2015, Hardoim *et al.*, 2015, Fors, 2021).

Observou-se menos influência da inoculação sobre a altura (Figura 8), a massa seca da parte aérea (Figura 9A) e a massa seca da raiz (Figura 9B) para as plantas de milho. Hipotetiza-se que esses resultados podem ser explicados pela seleção de plantas de milho nos programas de melhoramento, que visam maiores produtividades e maior resistência a pragas e doenças, e não maiores capacidade de associação com microrganismos benéficos (Bazghaleh *et al.*, 2018, Fors, 2022).

A inibição do crescimento sofrido pelas plantas de picão-preto (Figura 5 e 7) quando inoculadas com os isolados de DSEs pode representar estratégia importante de uso desses microrganismos visando à redução do chamado período crítico de interferência e criando janela maior de tempo para que as culturas agrícolas possam se desenvolver com menores danos relacionados à competição interespecífica (Silva *et al.*, 2014, Ponte, 2023).

6. CONCLUSÕES

Os isolados de DSEs obtidos apresentam potencial de aplicação na agricultura, auxiliando no crescimento vegetal de plantas de milho, bem como podem atuar na inibição de crescimento de plantas de picão-preto.

REFERÊNCIAS

- Adegas, F., da Silva, A. F., & Concenço, G. (2022). Controle biológico de plantas daninhas.
- Akhtar, N., Wani, A.K., Dhanjal, D.S. *et al.* Insights into the beneficial roles of dark septate endophytes in plants under challenging environment: resilience to biotic and abiotic stresses. **World Journal of Microbiology and Biotechnology** 38, 79 (2022). <https://doi.org/10.1007/s11274-022-03264-x>
- Albrecht, L. P., Albrecht, A. J. P., Danilussi, M. T. Y., & Lorenzetti, J. B. (2021). Métodos de controle de plantas daninhas. BARROSO, AAM, MURATA, A. T. Matologia: Estudos sobre plantas daninhas. Jaboticabal. Editora Fábrica da Palavra, 145-169.
- Almeida, W.K.D.S. Antagonismo de *Trichoderma viride* sobre fungos fitopatogênicos, *Colletotrichum* spp., *Cercospora musae* e *Asperisporium caricae* em fruteiras tropicais. **Revista Brasileira De Agroecologia**, Porto Alegre, v. 4, n. 2, p. 1374-1378, 2009.
- Andrade-Linares, D.R., Grosch, R., Restrepo, S., Krumbein, A., Franken, P. (2011) Effects of dark septate endophytes on tomato plant performance. **Mycorrhiza** 21:413–422. <https://doi.org/10.1007/s00572-010-0351->
- Bazghaleh, N., Hamel, C., Gan, Y., Tar'an, B., KNIGHT, J.D. Genotypic variation in the response of chickpea to arbuscular mycorrhizal fungi and non-mycorrhizal fungal endophytes. **Canadian Journal of Microbiology**, v.64, p.265–275, 2018.
- Bell DK, Wells HD and Markham CR. 1982. *In vitro* antagonism of *Trichoderma* species against six fungal plant pathogens. **Phytopathology** 72: 379-382. <https://doi.org/10.1094/Phyto-72-379>
- Berthelot C, Leyval C, Foulon J, Chalot M, Blaudez D (2016) Promoção do crescimento de plantas, produção de metabólitos e tolerância a metais de endófitos septados escuros isolados de locais de fitomanejo de choupo poluídos por metais. **FEMS Microbiology Ecology**. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiw144>
- Braga, J.M.; Defelipo, B.V. 1974. Determinação espectrofotométrica de fósforo em extratos de solo e material vegetal. **Revista Ceres**, 21:73-85.
- Busby PE, Ridout M, Newcombe G. Fungal endophytes: modifiers of plant disease. **Plant Molecular Biology**. 2016; 90:645–55.
- Castro, A. M. de., Pereira Jr, N. (2010). Produção, propriedades e aplicação de celulasas na hidrólise de resíduos agroindustriais. **Química Nova**, 33(1), 181–188. <https://doi.org/10.1590/S0100-40422010000100031>
- Chagas, L. F. B., Chagas Junior, A. F., Soares, L. P. e Fidelis, R.R. (2017). *Trichoderma* promoção do crescimento vegetal. **Revista de Agricultura Neotropical**, 4 (3), 97-102

- Cordero RJB, Casadevall A (2017) Functions of fungal melanin beyond virulence. **Fungal Biology Reviews** 31:99–112. <https://doi.org/10.1016/j.fbr.2016.12.003>
- Della Monica IF, Saparrat MCN, Godeas AM, Scervino JM. The co-existence between DSE and AMF symbionts affects plant P pools through P mineralization and solubilization processes. **Fungal Ecology**. 2015; 17:10–7.
- Deng X, Song X, Halifu S, Yu W, Song R (2020) Effects of dark septate endophytes strain A024 on damping-off biocontrol, plant growth and the rhizosphere soil environment of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* annual seedlings. **Plants (Basel)** 9:913. <https://doi.org/10.3390/plants9070913>
- Dermastia, M. Plant hormones in phytoplasma infected plants. **Frontiers in plant science**, v.10, p. 477, 2019.
- Eulenstein F, Tauschke M, Behrendt A, Monk J, Schindler U, Lana MA, Monk S. The application of mycorrhizal fungi and organic fertilisers in horticultural potting soils to improve water use efficiency of crops. **Horticulturae**. 2017;3(1):1–8.
- Folli-Pereira, M. D. S., Meira-Haddad, L. S. A., Bazzolli, D. M. S., & Kasuya, M. C. M. (2012). Micorriza arbuscular e a tolerância das plantas ao estresse. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, 36, 1663-1679.
- Fors, Rosalba Ortega. Endófitos fúngicos radiculares associados à cana-de-açúcar no estado de São Paulo, Brasil. 2020. 144 f. Tese (Doutorado em Agronomia, Ciência do Solo) - Instituto de Agronomia, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, 2020.
- Fu S-F *et al* (2015) Indole-3-acetic acid: a widespread physiological code in interactions of fungi with other organisms. **Plant Signaling & Behavior** 10 8:e1048052. <https://doi.org/10.1080/15592324.2015.1048052>
- Gill SS, Gill R, Trivedi DK, Anjum NA, Sharma KK, Ansari MW, *et al*. Piriformospora indica: potential and Significance in plant stress tolerance. **Frontiers in Microbiology** 2016; 7:1–20.
- González-Teuber M, Vilo C, Bascuñán-Godoy L (2017) Molecular characterization of endophytic fungi associated with the roots of *Chenopodium quinoa* inhabiting the Atacama Desert, Chile. **Genomics data** 11:109–112. <https://doi.org/10.1016/j.gdata.2016.12.015>
- Hardoim, P.R., Overbeek, L.S. Van, Berg, G., Pirttilä, A.M., Compant, S., Campisano, A., Döring, M., Sessitsch, A. The Hidden World within Plants: Ecological and Evolutionary Considerations for Defining Functioning of Microbial Endophytes. **Microbiology and Molecular Biology Reviews: MMBR**, v.79, p.293–320, 2015.
- He C, Wang WQ, Hou JL. Characterization of dark septate endophytic fungi and improve the performance of liquorice under organic residue treatment. **Frontiers in Microbiology**. 2019a; 10:1364.

- Jumpponen, A. Dark septate endophytes – are they mycorrhizal? **Mycorrhiza** 11, 207–211 (2001). <https://doi.org/10.1007/s005720100112>
- Jumpponen, Ari & Trappe, James. (1998). Dark septate endophytes: A review of facultative biotrophic root-colonizing fungi. **New Phytologist**. 140. 295-310. [10.1046/j.1469-8137.1998.00265.x](https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1998.00265.x).
- Karam, D., Rizzardi, A. M., Cruz, B. M., Vargas, L., & Roman, S. E. (2008). Manejo de plantas daninhas na cultura do milho. Vargas L, Roman S E. Manual de manejo e controle de plantas daninhas. Passo Fundo: **Embrapa Trigo**, 659-680.
- Knapp DG, Németh JB, Barry K, Hainaut M, Henrissat B, Johnson J, Kuo A, Lim JHP, Lipzen A, Nolan M, Ohm RA, Tamás L, Grigoriev IV, Spatafora JW, Nagy LG, Kovács GM (2018) Comparative genomics provides insights into the lifestyle and reveals functional heterogeneity of dark septate endophytic fungi. **Scientific Reports** 8:6321. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-24686-4>
- Lawrence, P., Jackson, L., Padamsee, M. *et al.* Screening of *Agathis australis* endophytes as biological control agents against kauri dieback pathogen *Phytophthora agathidicida*. **Journal of Plant Pathology** (2024). <https://doi.org/10.1007/s42161-023-01569-w>
- Li Han, Yiling Zuo, Xueli He, Yiting Hou, Min Li, Baoku Li, Plant identity and soil variables shift the colonisation and species composition of dark septate endophytes associated with medicinal plants in a northern farmland in China, **Applied Soil Ecology**, Volume 167, 2021, 104042, ISSN 0929-1393, <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2021.104042>.
- Li X, He XL, Zhou Y, Hou YT, Zuo YL. Effects of dark septate endophytes on the performance of *Hedysarum scoparium* under water deficit stress. **Frontiers in Plant Science**. 2019; 10:903.
- Li, X., He, X.L., Hou, L.F., Ren, Y., Wang, S.J., Su, F. Dark septate endophytes isolated from a xerophyte plant promote the growth of *Ammopiptanthus mongolicus* under drought condition. **Scientific Reports**. 2018, 8, 7896.
- Likar, M. & Regvar, M. (2013). Isolates from dark septate endophytes impart metal uptake and improve physiology of *Salix caprea* L. **Plant and Soil**, 370(1-2), 593–604. doi:10.1007/s11104-013-1656-6
- Lopez, R.O., Chiocchio, V.M., Ruscitti, M.F. *et al.* Towards a Better Understanding of Melanins from Dark Septate Endophytes (DSEs): Their Variability, Synthesis Pathways and Biological Roles. **Journal of Soil Science and Plant Nutrition** 24, 1650–1664 (2024). <https://doi.org/10.1007/s42729-024-01693-1>
- Mandyam, K. & Jumpponen, A. Seeking the elusive function of the root-colonising dark septate endophytic fungi. **Studies in Mycology**, 53, 173–189 (2005).

- Mandyam, K. G., & Jumpponen, A. Mutualism–parasitism paradigm synthesized from results of root-endophyte models. **Frontiers in Microbiology**, 5, 776., 2015. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2014.00776>
- Massenssini, A. M., Bonduki, V. H. A., Melo, C. A. D., Tótola, M. R., Ferreira, F. A., & Costa, M. D. (2014). Soil microorganisms and their role in the interactions between weeds and crops. **Planta Daninha**, 32(4), 873–884. <https://doi.org/10.1590/S0100-83582014000400022>
- MENDES, G. DE O.; MOREIRA DE FREITAS, TO THE.; LIPARINI PEREIRA, O.; RIBEIRO DA SILVA, I.; BOJKOV VASSILEV, N.; DUTRA COSTA, M. Mechanisms of phosphate solubilization by fungal isolates when exposed to different P sources. *Annals of Microbiology*, v.64,p.239–249, 2014. DOI: 10.1007/s13213-013-0656-3
- Mussatto, S. I., Dragone, G., Guimarães, P.M.R., Silva, J.P.A., Carneiro, L.M., Roberto, I.C., Vicente, A., Domingues, L., Teixeira, J., Technological trends, global market, and challenges of bioethanol production. **Biotechnology advances**, v.28, p.817-830, 2010.
- Nautiyal, C. S. An efficient microbiological growth medium for screening phosphate solubilizing microorganisms. **FEMS Microbiology Letters**, Amsterdam, v. 170, n. 1, p. 265-270, 1999. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1574-6968.1999.tb13383.x>
- Ponte, I. S. Fitossociologia E Manejo De Plantas Daninhas De Difícil Controle, Em Pré-semeadura Da Soja. 2023
- Prado, P. K. B., David, G. Q., & Campião, M. D. ANTAGONISMO DE Trichoderma SOBRE O Colletotrichum sp ATRAVÉS DE PAREAMENTO DE CULTURAS.
- Qin Y, Pan X, Kubicek C, Druzhinina I, Chenthamara K, Labbé J. Diverse plant-associated Pleosporalean fungi from saline areas: ecological tolerance and nitrogen-status dependent effects on plant growth. **Frontiers in Microbiology**. 2017; 8:158.
- Queiroz, A. T. S., OLIVEIRA, B. C. ação de microrganismos promotores do crescimento de plantas: uma revisão sistemática da literatura. **REVISTA PsiPRO**, [S. l.], v. 2, n. 5, p. 98–112, 2023. DOI: 10.5281/zenodo.10020339.
- Rashidi, S., Yousefi, A.R., Pouryousef, M. et al. Mycorrhizal impact on competitive relationships and yield parameters in Phaseolus vulgaris L. — weed mixtures. **Mycorrhiza** 31, 599–612 (2021). <https://doi.org/10.1007/s00572-021-01046-1>
- Rashidi, S., Yousefi, A.R., Pouryousef, M. et al. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on the accumulation of secondary metabolites in roots and reproductive organs of Solanum nigrum, Digitaria sanguinalis and Ipomoea purpurea. **Chemical and Biological Technologies in Agriculture** 9, 23 (2022). <https://doi.org/10.1186/s40538-022-00288-1>
- Ribeiro, A.D.S., Pamphile, J. A. (2017). Micro-organismos endofíticos e seu potencial biotecnológico. **Revisão Uningá**, 29 (3).

- Ribeiro, Karen, Pereira, Gilmar, Mosqueira, Cátia, Baraúna, Alexandre, Vital, Salgado, Silva, Krisle, Zilli, Jerri. (2011). Isolamento, armazenamento e determinação da colonização por fungos “dark septate” a partir de plantas de arroz. 5. 97. 10.18227/1982-8470ragro.v5i2.535.
- Rocha Ferreira, G. L., & Vieira, J. D. G. (2021). Avaliação do potencial de solubilização de fósforo pelo *Aspergillus terreus*. **Research, Society and Development**, 10(16), e73101623271-e73101623271.
- Santos SG, Silva PR, Garcia AC, Zilli JÉ, Berbara RL (2017) Dark septate endophyte decreases stress on rice plants. **Brazilian Journal of Microbiology** 48:333–341
- Santos, Mila, Ignacio Cesanelli, Fernando Diánez, Brenda Sánchez-Montesinos and Alejandro Moreno-Gavíra. 2021. "Advances in the role of dark septate endophytes in plant resistance to abiotic and biotic stresses" **Journal of Fungi** 7, no. 11: 939. <https://doi.org/10.3390/jof7110939>
- Silva, A. A., Ferreira, F. A., Ferreira, L. R., Santos, J. B. *Biologia de plantas daninhas*. In: SILVA, A. A., SILVA, J. F. (Eds.). *Tópicos em manejo de plantas daninhas*. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa, 2007. 318 p.
- Silva, A. F., Concenço, G., Asplazú, I., Galon, L., Ferreira, E. A. *Métodos de controle de plantas daninhas*. In: OLIVEIRA, M. F., BRIGHENTI, A. M. (Eds.). *Controle de plantas daninhas: métodos físico, mecânico, cultural, biológico e alelopatia*. Sete Lagoas, MG: **EMBRAPA Milho e Sorgo**, 2018. p. 11-33.
- Silva, P. V. (2022). Caracterização e uso de formulação de biofertilizante à base de *Aspergillus niger*.
- Silva, T. B. G., Pereira, R. G., Anunciação, A. A., Dos Santos, W. H., Miranda, G. R. B., Alves, A. D., Silva, A. V. Eficiência de diferentes tipos de herbicidas associados ao glyphosate no controle da *Commelina benghalensis*. **Revista Agrogeoambiental**, v. 6, n. 1, p. 45-50, 2014.
- Smith, S. E., Jakobsen, I., Grønlund, M., and Smith, F. A. 2011. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant phosphorus nutrition: Interactions between pathways of phosphorus uptake in arbuscular mycorrhizal roots have important implications for understanding and manipulating plant phosphorus acquisition. **Plant Physiology**. 156:1050–1057.
- Su ZZ, Mao LJ, Li N, Feng XX, Yuan ZL, Wang LW, *et al*. Evidence for biotrophic lifestyle and biocontrol potential of dark septate endophyte *Harpophora oryzae* to rice blast disease. **PLoS One**. 2013;8: e61332.
- Syamsia, Kuswinanti, T., Syam'un, E., Masniawati, A. The potency of endophytic fungal isolates collected from local aromatic rice as indole acetic acid (IAA) Producer. **Procedia Food Science**, v. 3, p. 96-103, 2015.

- Tocafundo, F. Avaliação De Isolados De Trichoderma Spp. No Controle De Phytophthora Palmivora Em Mamoeiro. 2008. 66 f. Dissertação (Mestrado em Produção vegetal) - Universidade Estadual De Santa Cruz, Ilhéus, 2008.
- Vieira, B. S., Barreto, R. W., & Nechet, K. D. L. (2018). Controle biológico de plantas daninhas com fungos fitopatogênicos.
- Virgolino, S., Afonso, G., Martins, D. A., Nunes, F., & Victoria, F. (n.d.). Avaliação da atividade enzimática de celulases em fungos endofíticos antárticos. Universidade Federal do Pampa, Campus São Gabriel. 2022.
- Xie LL, He XL, Wang K, Hou LF, Sun Q. Spatial dynamics of dark septate endophytes in the roots and rhizospheres of Hedysarum scoparium in Northwest China and the influence of edaphic variables. **Fungal Ecology**. 2017; 26:135–43.
- Zhang, P., Jin, T., Kumar Sahu, S., Xu, J., Shi, Q., Liu, H., Wang, Y. The distribution of tryptophan-dependent indole-3-acetic acid synthesis pathways in bacteria unraveled by largescale genomic analysis. **Molecules**, v. 24, n. 7, p. 1411, 2019. doi.org/10.3390/molecules24071411