

Rhizoctonia como fitopatógeno no agroecossistema brasileiro

Grace Queiroz David
Edisson Chavarro-Mesa
Daniel Augusto Schurt
Paulo Cezar Ceresini

1. Status taxonômico e filogenético atual

Rhizoctonia é considerado um fungo estéril por não produzir esporos assexuais (“conídios”) desta forma, a capacidade de fusão das hifas (“plasmogamia”) tem sido observada e utilizada como critério de identificação morfológica. O conceito de “grupo de anastomose” (AG) de hifas se consolidou como o mais importante (e o único) critério para examinar e delinear espécies de *Rhizoctonia solani* (associadas ao teleomorfo *Thanatephorus*) e outras espécies de *Rhizoctonia* (*Ceratohiza*, por exemplo) associadas com o teleomorfo *Ceratobasidium*. Este conceito baseia-se na premissa de que hifas de isolados da mesma espécie (independentemente da capacidade de cruzamento entre isolados) tem a habilidade de se reconhecer e se fundir (i.e. “anastomose”) entre si. Pelo menos 13 grupos em *Thanatephorus* (designados como AG seguido por um número, AG-1 a AG-13) e 21 grupos em *Ceratobasidium* (designados como AG seguido por uma letra, AG-A a AG-U) já foram descritos mundialmente (Parmeter Jr. et al., 1969; Ogoshi, 1987; Sneh et al., 1991; Carling, 1996). Embora o status taxonômico formal de AG tem sido objeto de debate, análises recentes da região espaçadora transcrita interna (ITS) do DNA ribossômico (rDNA) e de genes β -tubulina têm oferecido suporte filogenético molecular para a maioria destes grupos de anastomose (Kuninaga et al., 1997; Gonzalez et al., 2001; Gonzalez et al., 2006). Estudos recentes sugerem que: 1) o AG e subgrupos de *Ceratobasidium* e de *Thanatephorus* com anamorfos de *Rhizoctonia* representam um grande complexo de espécies (denominado de “complexo de espécies de *Rhizoctonia*”) que consiste de muitas linhagens geneticamente divergentes, porém indistinguíveis morfológicamente; 2) os subgrupos são, possivelmente, as unidades evolutivas mais recentes que, possivelmente, representam populações dentro de um AG; e 3) *Ceratobasidium* e *Thanatephorus* são gêneros muito próximos, embora esta relação filogenética necessite ser resolvida.

Desafios do Manejo de Doenças Radiculares Causadas por Fungos

Lopes, U.P. & Michereff, S.J. (Eds.). 2018. Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, Brasil

ISBN: 978-85-7946-321-1

2. *Rhizoctonia* como fitopatógeno

A condição de fitopatógeno necrotrófico é, provavelmente, o papel ecológico de maior relevância biológica atribuído à espécie do gênero-forma *Rhizoctonia*. Por acomodar fitopatógenos necrotróficos muito destrutivos, o complexo de espécies anamórficas multinucleadas *R. solani* é certamente o mais estudado do mundo. Coletivamente, *R. solani* apresenta uma ampla gama de hospedeiros, causando doenças de importância econômica em uma grande variedade de plantas cultivadas. Individualmente, representantes de cada AG variam quanto à gama de hospedeiros e alguns ainda podem apresentar maior especificidade. Por exemplo, o AG-3 é de patogenicidade restrita a Solanaceae. Além da grande diversidade patogênica entre membros do complexo *R. solani*, este fungo é considerado “onipresente”, sendo encontrado nos mais diversos agroecossistemas mundiais. Embora alguns relatos locais possam ter sido ignorados, uma tendência geral pode ser vista. Até o momento, há evidências de que apenas quatro (AG-1, 2, 3 e 4) dentre os quatorze principais AGs que compõem o complexo de espécies *R. solani* tem distribuição global, ocorrendo na maioria dos agroecossistemas do mundo (Ogoshi, 1987; Sneh et al., 1996; González et al., 2006). No Brasil, um relato clássico e abrangente de Bolkan & Ribeiro (1985) sobre a ocorrência e distribuição do complexo de espécies *R. solani* fitopatogênicas descreve a ocorrência desses quatro grupos no país. Entretanto, de 1985 a 2010 diversos outros AGs de *R. solani* (e inúmeros subgrupos) foram identificados no mundo. Por sua vez, uma compilação da literatura local atual descrevendo a associação de *R. solani* a diversas plantas cultivadas no Brasil confirma a predominância dos AG-1, 2, 3 e AG-4 no país, bem como a ocorrência do AG-7 (Tabela 1). A maioria dos AGs de *R. solani* e de *Rhizoctonia* spp. binucleadas fitopatogênicas relatados no Brasil está associado à doenças de plantas cultivadas amostradas nas mais diversas áreas agrícolas. São raras as iniciativas para revelar a diversidade de espécies do gênero *Rhizoctonia* em ecossistemas naturais, ou em áreas remanescentes de florestas nativas (Gaino et al., 2010). Nenhuma iniciativa de grande porte para catalogação da diversidade de *Rhizoctonia* spp. foi realizada, até então, no Brasil, especialmente de fitopatógenos. Entretanto, o patógeno continua a emergir em agroecossistemas adjacentes ao bioma Amazônico, como é o caso de *R. solani* AG-1 IA (Ramos Molina et al., 2012), ou a outros biomas tropicais como a Mata Atlântica, onde *Ceratobasidium* spp. emergiu como patógeno de caqui, chá e café (Ceresini et al., 2012).

Tabela 1. Diferentes grupos de anastomose reconhecidos para o complexo de espécies anomórficas multinucleadas *Rhizoctonia solani* descritos mundialmente (Sneh et al., 1996; Hyakumachi et al., 1998; Salazar et al., 1999; González García et al., 2006) e no Brasil nas últimas duas décadas.

Grupo de anastomose (anamorfos de <i>R. solani</i>) e respectivo teleomorfo	Famílias botânicas e nomes comuns de plantas hospedeiras no mundo e no Brasil
AG-1 IA Teleomorfo: <i>Thanatephorus cucumeris</i> (= <i>Corticium sasakii</i> ; <i>Hypochnum sasakii</i> ; <i>Pellicularia sasakii</i>) <i>T. sasakii</i> *	Fabaceae (feijão-caupi, soja), Lauraceae (plântulas de cânfora) e Poaceae (arroz, gramados, milho, sorgo, capim braquiária) No Brasil: em arroz (Costa-Souza et al., 2007), <i>Urochloa</i> spp. (Duarte et al., 2007), feijão-caupi (Nechet & Halfeld-Vieira, 2006) e soja (Fenille et al., 2002)
AG-1 IB Teleomorfo: <i>T. cucumeris</i> <i>T. microsclerotius</i> *	Asteraceae (alface), Brassicaceae (repolho), Fabaceae (feijão, soja, outras plantas leguminosas), Hydrangeaceae (hortência), Mirtaceae (<i>Eucalyptus</i> spp.), Poaceae (arroz), e Rubiaceae (café) No Brasil: em alface (Kuramae et al., 2003), café e repolho (Gaino et al., 2010), <i>Eucalyptus</i> (Silveira et al., 2000) e possivelmente em <i>Urochloa</i> spp. (Duarte et al., 2007)
AG-1 IC. Teleomorfo: <i>T. cucumeris</i>	Apiacea (cenoura), Fabaceae (soja), Linaceae (linho), Mirtaceae (<i>Eucalyptus</i> spp.), Pinaceae (<i>Pinus</i> sp.) e Poaceae (trigo sarraceno = <i>Fagopirum</i> sp.) No Brasil: em <i>Eucalyptus</i> (Silveira et al., 2000)
AG-1 ID. Teleomorfo: <i>T. cucumeris</i>	Fabaceae (feijão), Passifloraceae (maracujá), Piperaceae (pimenta-do-reino), Zingiberácea (vindicá = <i>Alpinia nutans</i>), Rubiaceae (café) No Brasil: todos os hospedeiros relatados acima (Gaino et al., 2010)
AG-1 IF. Teleomorfo: <i>T. cucumeris</i>	Fabaceae (feijão e soja), Poaceae (arroz, grama), soja No Brasil: todos os hospedeiros relatados acima (Gaino et al., 2010)
AG-2-1 (ou AG-2t). Teleomorfo: <i>T. cucumeris</i>	Alliaceae (alho-poró), Brassicaceae (couve-flor, nabo, <i>Brassica napobrassica</i>), Fagaceae (faia-européia = <i>Fagus sylvatica</i>), Iridaceae (<i>Iris</i> spp.), Liliaceae (lírio, tulipa), Pinaceae (<i>Pinus silvestris</i>), Rosaceae (morango), Rubiaceae (café), Solanaceae (batata)
AG-2-2IIIB. Teleomorfo: <i>T. cucumeris</i>	Amarantaceae (beterraba açucareira), Asteraceae (crisântemo), Fabaceae (feijão, soja), Poaceae (arroz, gramados, milho), Juncaceae (<i>Juncus effusus</i>), Laxmanniaceae (junco-de-cabeça-espinhosa = <i>Lomandra longifolia</i>) e Zingiberaceae (gengibre) No Brasil: em feijão (Ceresini & Souza, 1997) e soja (Fenille et al., 2002)
AG-2-2IV. Teleomorfo: <i>T. cucumeris</i>	Apiaceae (cenoura), Amarantaceae (beterraba açucareira), Fabaceae (feijão), Poaceae (gramados)
AG-2-2-Hb. Teleomorfo: <i>T. cucumeris</i>	Descrito apenas no Brasil: Euphorbiaceae (seringueira) e Passifloraceae (maracujá) (Gaino et al., 2010)

Grupo de anastomose (anamorfos de <i>R. solani</i>) e respectivo teleomorfo	Famílias botânicas e nomes comuns de plantas hospedeiras no mundo e no Brasil
AG-2-2LP	Poaceae (arroz, <i>Zoysia tenuifolia</i>)
AG-2-3	Fabaceae (soja)
AG-3 (PT e TB). Teleomorfo: <i>T. cucumeris</i>	Solanaceae (PT = batata, tomate e berinjela; TB = fumo) No Brasil: em batata (Bolkan & Ribeiro, 1985) e em fumo (Santos Costa, 1948)
AG-4 (HGI, HGII e HGIII) Teleomorfo: <i>T. cucumeris</i> (= <i>Pellicularia praticola</i>) <i>*T. praticola?</i>	Alliaceae (cebola), Amaranthaceae (espinafre, caruru = <i>Amaranthus deflexus</i>), Asteraceae (<i>Gazania rigens</i> , jambú = <i>Spilanthus orelaceae</i>), Brassicaceae (brócolis), Bixaceae (urucum = <i>Bixa orellana</i>), Cucurbitaceae (abobora, melão), Euphorbiaceae (mamona), Fabaceae (amendoim, ervilha, feijão, soja), Malvaceae (algodão), Mirtaceae (<i>Eucalyptus</i> spp.), Poaceae (capim <i>Brachiaria</i>), Pinaceae (mudas de <i>Pinus taeda</i>), Portulacaceae (beldroega = <i>Portulaca oleracea</i>) e Solanaceae (batata, juá-de-capote = <i>Nicandra physaloides</i> , maria-pretinha = <i>Solanum americanum</i> , e tomate) No Brasil: em <i>Eucalyptus</i> (Silveira et al., 2000), HGI em abobora, capim <i>Brachiaria</i> , jambú, e urucum (Gaino et al., 2010), em amendoim e feijão (Ceresini & Souza, 1996, 1997); batata (Rosa et al., 2005), beldroega, juá-de-capote e maria-pretinha (Silva-Barreto et al., 2010), em melão e tomate (Kuramae et al., 2003) e em soja (Fenille et al., 2002); HGII em batata (Rosa et al., 2005), mamona (Basseto et al., 2008) e <i>Gazania rigens</i> (Rosa et al., 2008); HGIII em brócolis e espinafre (Kuramae et al., 2003) e em caruru (Silva-Barreto et al., 2010)
AG-5. Teleomorfo: <i>T. cucumeris</i>	Fabaceae (feijão, soja), Poaceae (gramados) e Solanaceae (batata)
AG-6 (HG-I, GV). Teleomorfo: <i>T. cucumeris</i>	Não patogênicos
AG-7. Teleomorfo: <i>T. cucumeris</i>	Fabaceae (soja) e Solanaceae (batata) No Brasil: em batata (Rosa et al., 2005)
AG-8. Teleomorfo: <i>T. cucumeris</i>	Poaceae
AG-9 (TP e TX). Teleomorfo: <i>T. cucumeris</i>	Brassicaceae e Solanaceae (batata)
AG-10. Teleomorfo: <i>T. cucumeris</i>	Não patogênicos
AG-11. Teleomorfo: <i>T. cucumeris</i>	Poaceae (trigo)
AG-12. Teleomorfo: <i>T. cucumeris</i>	Brassicaceae (couve-flor, rabanete)
AG-13. Teleomorfo: <i>T. cucumeris</i>	Não patogênicos
AG-BI. Teleomorfo: <i>T. cucumeris</i>	Não patogênicos

*Nomes entre pontos de interrogação indicam nomenclatura distinta para o teleomorfo sugerindo que sejam espécies biológicas diferentes de *Thanatephorus cucumeris*.

3. Potencial evolutivo de *Rhizoctonia solani* para adaptação a hospedeiros

Para ilustrar o potencial evolutivo de *R. solani*, o AG-1 IA é o exemplo mais bem estudado na literatura. *R. solani* AG-1 IA é considerado patógeno de importância mundial afetando uma ampla gama de culturas hospedeiras (Jones & Belmar, 1989; Pascual & Hyakumachi, 2000). No bioma Amazônico, o AG-1 IA causa queima da bainha no arroz (Bolkan & Ribeiro, 1985; Cedeño et al., 1996; Costa-Souza et al., 2007), folha bandeada e queima da bainha no milho [doença que aparentemente está restrita à Venezuela (Cardona et al., 1999; Perdomo et al., 2007)], queima foliar da soja (Fenille et al., 2002), e mela no feijão-caupi (Nechet & Halfeld-Vieira, 2006). Na Figura 1 (A, B, C e D), pode-se observar os sintomas do ataque de *R. solani* em plantas de arroz, milho, soja e feijão, respectivamente. Os sintomas do ataque do patógeno na cultura do feijão podem ser vistos na Figura 2.

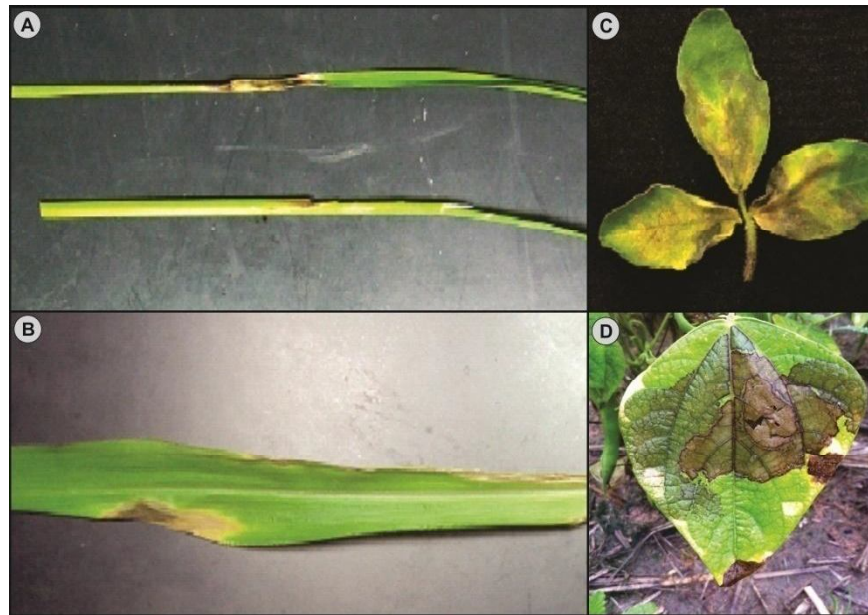


Figura1. Lesão causada por *R. solani* AG-1 IA em plantas de (A) arroz, (B) milho, (C) soja e (D) feijão-comum.



Figura 2. Microescleródios brancos e marrons do fungo *R. solani* AG1-IF no pecíolo do feijoeiro-comum.

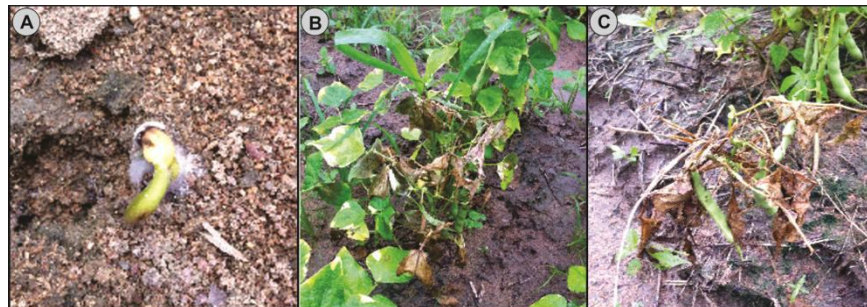


Figura 3. Sintomas apresentados por plantas de feijão-comum em diferentes estádios fenológicos acometidas pelo ataque de *R. solani* AG-1 IA. (A) Plântula de feijão-comum apresentando massa de crescimento micelial que impedirá o estabelecimento da planta; (B e C) Lesões foliares provocadas por *R. solani* em plantas de feijão-comum no estágio reprodutivo, destaque para o nível de dano observado em C.

Entre as décadas de 1990 e a última, o fungo *R. solani* AG-1 IA emergiu como um patógeno importante associado à morte de pastagens do gênero *Urochloa* no Brasil (Duarte et al., 2007) e na Colômbia (Ramos Molina et al., 2012). O patógeno já foi relatado atacando *U. brizantha* cv. Marandú nos estados do Acre, Maranhão, norte do Mato Grosso, Rondônia, sul do Pará e Tocantins, todos na região Amazônica (Verzignassi & Fernandes, 2001; Duarte et al., 2007) (Figura 4). Embora o subgrupo

AG-1 IA de *R. solani* esteja associado com uma ampla gama de hospedeiros, estudos recentes indicam que populações simpátricas de isolados que infectam poáceas e fabáceas representam dois grupos-irmãos filogeneticamente bem definidos e que, provavelmente, a seleção para especialização a hospedeiros deve ter conduzido à divergência observada entre populações (Ciampi et al., 2005; Bernardes de Assis et al., 2008). Observações sobre a biologia de populações de *R. solani* AG-1 IA feitas na última década, sugerem que este patógeno tem um alto potencial evolutivo por apresentar sistema reprodutivo misto (que inclui a reprodução sexuada e a dispersão de clones adaptados), alto fluxo gênico e tamanho populacional elevado (Ciampi et al., 2008; Bernardes de Assis et al., 2009; González-Vera et al., 2010). De fato, eventos de especialização de hospedeiro moldaram a história evolutiva de *R. solani* AG-1 IA, especialmente nas Américas. Há evidências para a emergência de populações especializadas de *R. solani* AG-1 IA, via troca, do arroz para o milho (González-Vera et al., 2010), e salto de hospedeiros, do arroz para a soja (Bernardes de Assis et al., 2008). Embora ainda não se conheça a origem das populações de *R. solani* AG-1 IA que atacam a braquiária, é possível que tenham emergido de populações que originalmente infectavam o arroz (Ramos Molina et al., 2012). É possível que esta série de mudanças de hospedeiros ou de salto de hospedeiros esteja relacionada com a evolução acelerada de enzimas degradadoras de parede celular de plantas (fatores de patogenicidade essenciais para fungos fitopatogênicos, inclusive os do gênero *Rhizoctonia* (De Lorenzo et al., 1997) em cada população hospedeiro-adaptadas de AG-1 IA.



Figura 4. (A) Imagem de pastagem com síndrome da morte súbita na região de Alta Floresta-MT; (B) Danos causados por *Rhizoctonia solani* AG-1 IA em pastagens comprometendo a atividade pecuarista, Alta Floresta-MT. Imagem cedida por Prof. Dr. Gustavo Caione.

4. Aspectos ecológicos e genéticos-moleculares do manejo de três importantes fitopatógenos necrotróficos do gênero *Rhizoctonia*: *R. solani* AG-1 IA, AG-3 e AG-4

Rhizoctonia solani AG-1 IA, agente causal da queima da bainha, tornou-se um problema para a produção de cultivares de arroz semi-anão, semeadas sob alta densidade (Lee et al., 2006). Propágulos infectivos persistem no solo como escleródios que são disseminados, durante alagamento do cultivo, para órgãos acima do solo (Brooks, 2007). As plantas infectadas de arroz se tornam enfezadas, e lesões necróticas se desenvolvem na bainha, na lâmina foliar e no colmo das plantas (Brooks, 2007).

Rhizoctonia solani AG-3 e AG-4 causam sintomas e perdas de produção em batata (Carling et al., 1989). Lesões necróticas se formam nas raízes, estolões e ramificações subterrâneas, causam tombamento e cancro em raízes e ramos (Almasia et al., 2008; Aliferis & Jabaji, 2012). Escleródios que se formam na superfície de tubérculos jovens causam crosta negra, problemática para a produção de batata-semente (Rioux et al., 2011).

Rhizoctonia solani e outros fitopatógenos necrotróficos obtêm nutrientes de células mortas (ou que estão morrendo) de hospedeiros. Entretanto, estes patógenos provavelmente têm uma curta fase biotrófica durante a qual reconhecem hospedeiros específicos e iniciam a fase parasítica. As hifas de *R. solani* crescem em associação íntima com as superfícies dos hospedeiros, especialmente ao longo das junções entre células epidérmicas, formando agregados de hifas conhecidos como almofadas de infecção (Dodman & Flentje, 1970; Keijer, 1996). *Rhizoctonia solani* que infectam partes aéreas das plantas (incluindo *R. solani* AG-1 IA em arroz e *R. solani* AG-3 em brotações de batata (Marshall & Rush, 1980; Hofman & Jongbloed, 1988), entram nos tecidos do arroz e da batata via almofadas de infecção ou apressórios lobados que penetram a cutícula, ou via estômatos ou ferimentos (Dodman et al., 1968; Dodman & Flentje, 1970; Keijer, 1996; Weinhold & Sinclair, 1996; Aliferis & Jabaji, 2012). Hifas crescem tanto inter como intra-celularmente nos tecidos da maioria das espécies hospedeiras (Bateman, 1970). A morte celular dos hospedeiros é exacerbada por toxinas (Brooks, 2007) e por cutinases, quitinases e outras enzimas degradadoras de parede (Bateman, 1970; Weinhold & Sinclair, 1996). *Rhizoctonia solani* que infecta raiz também produz almofadas de infecção, como documentado para *Gossypium hirsutum* (algodão) e *Phaseolus lunatus* (feijão de Lima) (Dodman et al., 1968).

Os fitopatógenos necrotróficos *R. solani* AG-1 IA, AG-3 e AG-4 representam um verdadeiro desafio para os produtores porque as doenças causadas por esses patógenos não são adequadamente manejadas com fungicidas, com rotação de

culturas ou com resistência genética natural. Em muitos casos, inclusive, esses patógenos causam doenças em mais de um hospedeiro, dificultando medidas de rotação de culturas (Okubara et al., 2014). Outro fato relevante é que além da baixa eficiência dos fungicidas sobre patógenos do solo, foram encontradas várias espécies de plantas invasoras (ex.: caruru, beldroega, e jué-de-capote) que atuam como hospedeiras, principalmente AG-4, que no caso do cultivo de batatas tornaria ineficiente a rotação de culturas (Silva-Barreto et al., 2010).

A dificuldade no manejo se deve à longa sobrevivência de *R. solani* no solo, à habilidade de superar ou evadir as defesas das plantas e à logística, custo e ineficácia da aplicação de fungicidas. Resistência à fungicidas continua sendo uma preocupação (Castroagudin et al., 2013), e não há fontes de resistência genética naturais a esses patógenos no arroz e na batata (Jha & Chattoo, 2010; Rivero et al., 2012). Juntos, esses dois hospedeiros representam duas das quatro mais importantes culturas mundiais. A indústria do arroz estima perdas de 20% da produção na Índia e 50% na Ásia (Sridevi et al., 2008), somente devido à queima da bainha de *R. solani* AG-1 IA. Baseando-se na produção total de batata da ordem de US\$ 49,7 bilhões em 2011 (FAOSTAT (<http://faostat.fao.org>), perdas anuais causadas por tombamento, cancro em hastes, podridão de raiz e crosta negra de *R. solani* AG-3 e AG-4 são estimadas em 19-30% (Carling et al., 1989) representado, no mínimo, US\$ 11,6 bilhões.

Embora a integração de práticas seja requisito para o manejo adequado de *Rhizoctonia* a resistência genética continua sendo o componente-chave que ainda falta no manejo (Okubara et al., 2014). Recentes avanços no manejo de *Rhizoctonia* baseados no uso do pré-melhoramento de plantas e da introdução de genes nas plantas hospedeiras (transgenes) serão ilustrados com ênfase em três patossistemas, para os quais muitas informações derivadas do genoma dos patógenos e dos hospedeiros foram acumuladas nos últimos anos: *R. solani* AG-1 IA e arroz, e *R. solani* AG-3 ou AG-4 e batata (Cubeta et al., 2009; Bartz et al., 2012; Lakshman et al., 2012; Zheng et al., 2013; Okubara et al., 2014).

4.1. Pré-melhoramento de plantas ou a alternativa atual da introdução de genes (transgenes) para resistência a *Rhizoctonia*

Há vantagens e desvantagens nas várias abordagens moleculares e genéticas para o controle de *Rhizoctonia* em arroz e em batata (Okubara et al., 2014). O número de cultivares adaptadas existentes é finito, sendo também finito o potencial para descoberta de novas fontes de resistência ou tolerância à *Rhizoctonia*, se não forem postos em prática o pré-melhoramento ou recursos de citogênica. Espécies selvagens próximas são fontes de resistência promissoras para arroz e batata. Entretanto, a mobilização da resistência genética pode requerer o uso de pools gênicos secundários. A adição de cromossomos ou de porções de cromossomos é

potencialmente aplicável em qualquer cultivar adaptada, mas requer técnicas citogenéticas avançadas e a seleção de indivíduos com ploidia estável, herdável, sem defeitos desenvolvimentais. O melhoramento por mutagênese é também viável para cultivares adaptadas, mas melhorar as linhagens derivadas de mutagênese removendo mutações indesejáveis requer tempo, e o mapeamento molecular não é prático devido a muitos polimorfismos de nucleotídeos em linhagens parentais e retrocruzadas. O melhoramento tradicional ainda é complicado pela necessidade de gerar plantas que produzem grãos ou tubérculos, tendo muitos atributos de qualidade. Entretanto, as abordagens modernas para gerar novas variedades resistentes adaptadas convergem para a manutenção dos atributos de qualidade conquistados pelo melhoramento tradicional.

O pré-melhoramento vem sendo usado para introduzir resistência aos principais patógenos da batata uma vez que o melhoramento usando abordagens genéticas convencionais tem sido difícil (Ortiz et al., 2009; Jansky et al., 2013). Em batata, a maioria das fontes de resistência promissoras, as espécies selvagens próximas, frequentemente diferem das espécies cultivadas, quanto à ploidia e aos requisitos para florescimento, impedindo assim o uso de cruzamentos genéticos simples. O pré-melhoramento envolve a identificação de genes em espécies de plantas geneticamente próximas, porém não-domesticadas, e transferência para backgrounds genéticos de batata que podem ser utilizados pelos melhoristas (Ortiz et al., 2009; Jansky et al., 2013).

A introdução em plantas, via transformação genética, de um único ou de poucos genes sob a regulação de promotores selecionados evita a transferência de DNA não essencial, bem como de mutações indesejáveis, pela introgressão de genomas inteiros ou de cromossomos. A introdução de genes em plantas (usando *Agrobacterium tumefaciens* ou bombardeamento de microprojéteis na transformação genética) é uma alternativa para as abordagens mais complexas de pré-melhoramento, especialmente para a batata (Ortiz et al., 2009; Jansky et al., 2013). É, ainda, a abordagem alternativa para obtenção de linhagens de elite de *O. sativa* subsp. *indica*, gerando genótipos adaptados para uso por melhoristas e geneticistas (Helliwell & Yang, 2013). Apesar da preocupação atual da sociedade a respeito do uso de transgenes em culturas alimentícias, tais genes, proporcionam recursos genéticos para efetiva supressão de doenças e, no mínimo, genótipos para teste de atividade e função de genes.

Cada construção de transgene consistiu da junção de um promotor (para controle da expressão gênica em plantas) a uma região codificadora para certa proteína da qual se espera propriedades diretas antifúngicas ou a ativação das defesas do hospedeiro. O promotor constitutivo (Ubi) do milho conferiu expressão de transgenes previamente à infecção (Sridevi et al., 2008).

Relatos de arroz ou batata carregando transgenes ativos contra *Rhizoctonia* in planta são listados na Tabela 2 (Okubara et al., 2014). Co-expressão de dois ou mais transgenes foi usada em vários dos estudos.

Tabela 2. Transgenes com atividade contra *Rhizoctonia* em plantas de arroz ou batata.

Tecido hospedeiro	Patógeno	Produto gênico	Atividade	Referência
Bainha de <i>Oryza sativa</i>	<i>R. solani</i> AG-1 IA	Quitinase 11 Proteínas tipo-taumatina	Proteínas que degradam ou hidrolisam componentes da parede celular de <i>Rhizoctonia</i> (como quitina e glucanas). Reduzem o número de almofadas de infecção e o tamanho de lesões em folhas destacadas de arroz; reduzem o tamanho de lesões, atrasa a formação de lesões em bainhas intactas.	Maruthasalam et al, 2007
Planta de <i>O. sativa</i>	<i>R. solani</i> AG-1 IA	Quitinase 11, glucanase	Reduz o índice de doença <i>in planta</i> .	Sridevi et al., 2008
Planta de <i>O. sativa</i>	<i>R. solani</i> AG-1 IA	Defensina AFP2 (obtida de <i>Raphanus sativus</i>)	Tem como alvo os componentes de ceramida da membrana plasmática fúngica rompendo o transporte de K ⁺ e Ca ²⁺ , com efeito sobre a ramificação de hifas e extensão da ponta das hifas. Reduz o número de plantas infectadas; reduz o número de lesões em folhas.	Jha & Chattoo, 2010
Planta de <i>O. sativa</i>	<i>R. solani</i> AG-1 IA	Fator de transcrição OsWRKY30	Reduz o tamanho de lesões: indução de defesa modulada por ácido jasmônico (AJ). OsWRKY33 está envolvido na resistência contra fungos necrotróficos.	Peng et al., 2012
Planta de <i>Solanum tuberosum</i>	<i>R. solani</i> AG-3	Snakin-1 (SN-1)	Peptídeo básico da batata, rico em cisteína. Maior sobrevivência ao tombamento de <i>Rhizoctonia</i>	Almasia et al., 2008
Minitubérculo de <i>S. tuberosum</i>	<i>R. solani</i>	Peptídeo antifúngico dermaseptina AP24; Lisozima*	Pequenos peptídios que rompem a integridade da membrana fúngica (osmotina); *Enzima antibacteriana. Inibição <i>in vitro</i> ; redução de necrose em folhas destacadas.	Rivero et al., 2012
Tubérculo de <i>S. tuberosum</i>	<i>R. solani</i>	Proteína rip30 inativadora de ribossomos	Quebra ligações N-glicosidase na fração 28S do rRNA de fungos mas não em ribossomos de plantas. Redução da percentagem da	M'hamdi et al., 2013

Tecido hospedeiro	Patógeno	Produto gênico	Atividade	Referência
			superfície dos tubérculos coberta com escleródios.	

4.2. Perspectivas para o manejo de *Rhizoctonia* usando resistência genética

Proteção baseada na reação do hospedeiro contra fitopatógenos necrotróficos, tais como *R. solani* AG-1 IA, AG-3 e AG-4, tem sido difícil de se obter. A natureza quantitativa das doenças causadas por estes patógenos pode ser atribuída às múltiplas formas pelas quais eles exercem o estado patogênico - rápida indução de enzimas degradadoras de parede celular, inativação de fatores de defesa dos hospedeiros e produção de toxinas e outros efetores. Possivelmente de forma similar, para a obtenção de resistência efetiva são necessários múltiplos mecanismos. A imunidade inata de plantas dá proteção parcial contra fitopatógenos necrotróficos foliares e do solo, mas proteção nativa desta natureza é apenas observada quando os mecanismos de defesa são quebrados, como revisado em Okubara & Paulitz (2005). Estimulo à via de sinalização do ácido jasmônico melhora a proteção nativa contra *Rhizoctonia*, mas não é completamente efetivo. A indução do gene relacionado à patogênese PR1 e outros genes tipicamente ligados à resistência qualitativa, específica à raças (Zhao et al., 2008), suporta observações prévias de que plantas tem habilidade de montar um sistema amplo de defesa, quando desafiadas com patógeno necrotrófico. Entretanto, este desafio com o patógeno resultará em suscetibilidade no hospedeiro se o sistema de percepção do patógeno ou os componentes necessários de defesa estiverem ausentes, ou se o tempo ou a magnitude da resposta de defesa for inadequada (Shrestha et al., 2008). Alguns dos componentes bioquímicos exsudados na rizosfera pelas raízes do hospedeiro são atrativos para fitopatógenos do solo. Ainda, algumas características dos hospedeiros que favorecem o crescimento e invasão dos patógenos podem ser fatores de suscetibilidade. Por exemplo, densidade de lenticelas e espessura da cutícula em tubérculos de batata podem se correlacionar com suscetibilidade ao cancro em hastes e crosta negra (Zhang & Yu, 2013). Entretanto, as perspectivas para resistência à *Rhizoctonia* provavelmente serão mais promissoras com o aumento do conhecimento sobre estratégias de patogenicidade, da ação de genes de defesa do hospedeiro em relação ao processo de infecção, e do papel dos fatores ambientais sobre a interação hospedeiro-patógeno (Foley et al., 2013).

5. Perspectivas para o manejo de *Rhizoctonia* usando agentes de biocontrole.

No cenário mundial o uso de microrganismos antagonísticos é uma alternativa viável para o controle biológico de doenças causadas por *Rhizoctonia* (Basseto et al., 2008). Entre os agentes biocontroladores estão, principalmente, espécies de bactérias do gênero de *Bacillus* (como *Bacillus subtilis*, *B. amyloliquefaciens* e *B. pumillus*) e *Pseudomonas* (especialmente as fluorescentes), e espécies de fungos do gênero *Trichoderma*.

Quanto às bactérias biocontroladoras de fitopatógenos do gênero *Rhizoctonia*, o antagonismo pode ser facilmente constatado *in vitro* através da formação de halo de inibição no entorno da colônia bacteriana (Figura 5), provavelmente por antibiose. Bactérias biocontroladoras de doenças causadas por *Rhizoctonia* podem ainda produzir sideróforos, fosfatases e a promover crescimento de plantas.

A atividade antifúngica de *B. subtilis* sobre *R. solani* AG-3 PT resultou em 81% de controle da crosta negra da batata, bem como em promoção de crescimento das plantas (Khedher et al., 2015). Essa atividade antifúngica de *B. subtilis* contra *R. solani* AG-3 PT resultou em alterações morfológicas nas hifas, que levaram a perda de parede celular do fungo e extravasamento do protoplasma (Khedher et al., 2015). Em outro patossistema, *B. subtilis* cepa NCD-2 produziu lipopeptídeo de fengicina e a fengicina, que desempenham um papel primário na inibição do crescimento de *R. solani* AG-4 HGI, resultando em supressão do tombamento de plântulas de algodão (Guo et al., 2014). Sob condições de campo, o tratamento de sementes com *B. amyloliquefaciens* reduziu significativamente a incidência da mela em plantas de feijão-comum (Martins et al., 2018). *Bacillus* e *Pseudomonas* têm sido usados, também, no biocontrole da queima da bainha do arroz, com reduções na severidade da doença atingindo até 50% (Nandakumaret al., 2001; Commare et al., 2002; Wiwattanapatapee et al., 2004; Ludwig & Moura, 2007; Padaria & Singh, 2009).

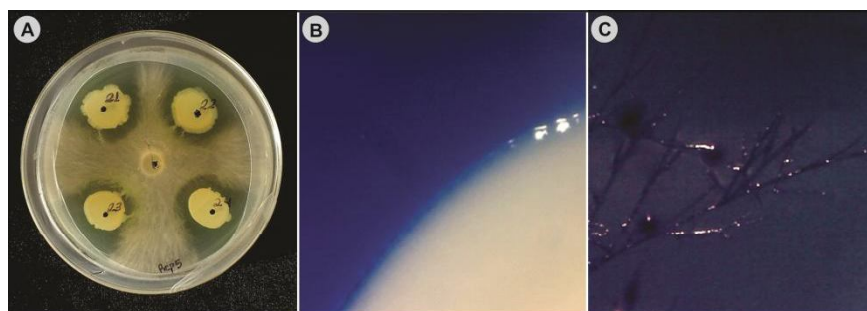


Figura 5. (A) Isolados de *Pseudomonas* spp. em confronto direto com *Rhizoctonia solani* AG1-IA, o disco contendo hifas do fungo encontra-se no centro da placa, pode-se observar a formação de halos de inibição no entorno das colônias da bactéria; (B) Ampliação em microscópio estereoscópio 40x da zona de inibição (coloração azul)

onde ocorreu ausência de crescimento fúngico, abaixo evidencia-se a colônia bacteriana; (C) Destaque da região final de crescimento das hifas (“parcialmente digeridas”) de *Rhizoctonia* mostrando a ação inibitória e degradativa promovida pela liberação de substâncias antagônicas ao fungo no meio de cultura.

A coinoculação de *Bacillus subtilis* como agente de biocontrole de doenças radiculares de *Rhizoctonia* e *Bradyrhizobium* como fixador de nitrogênio em soja, controlou a rhizoctoniose sem inibir a nodulação da planta, resultando em estímulo senergístico do desenvolvimento do sistema radicular e por consequência da parte aérea das plantas de soja (Araújo & Hungria, 1999; Montealegre et al., 2003; Ascencionet al., 2015).

Quanto aos agentes fúngicos, inúmeras espécies de *Trichoderma* têm potencial de biocontrole de doenças causadas por *Rhizoctonia*. Os mecanismos de biocontrole, que iniciam com a extensa colonização do sistema radicular das plantas, e incluem o hiperparasitismo (Figura 6), a antibiose baseada na produção de substâncias antifúngicas, a produção de metabólitos voláteis, de enzimas degradadoras de parede celular, além da síntese de proteínas elicitoras do sistema de defesa vegetal. O biocontrole com *Trichoderma* resulta, de forma geral em indução de defesas da planta contra patógenos, protegendo assim o sistema radicular contra a infecção por patógenos de solo (Alabouvette et al., 2009). O biocontrole com *Trichoderma* ainda pode resultar em reforço na parede celular das plantas promovendo a formação de tiloses e caloses, agindo como atenuantes ao ataque de patógenos. Pode, também, aumentar a produção de enzimas de defesa das plantas, incluindo as peroxidases e catalases, acompanhado pelo acúmulo de eróxido de hidrogênio (H₂O₂) nas células vegetais em resposta à infecção por *Rhizoctonia* (Alabouvette et al., 2009; Ahmad et al., 2010; Barnett et al., 2017; Huang et al., 2017; Nawrocka et al., 2018; Wang et al., 2018).

Formulações utilizando *Trichoderma viridae* na cultura da batata, reduziram a incidência da doença causada pela *R. solani* AG-3 PT em até 55% e a viabilidade dos escleródios reduziu em 90% (Beagle-Ristanio & Papavizas, 1985). Em solos naturalmente infestados com *R. solani* AG-4 HGI, espécies de *Trichoderma* proporcionaram até 100% de controle da rhizoctoniose em tomate e pepino, impedindo a morte das plantas, além de promover incremento da matéria fresca e seca, e propiciar melhor desenvolvimento de raiz e parte aérea (Araújo & Hungria, 1999; Montealegre et al., 2003; Oliveira et al., 2012; Wang et al., 2018). *Trichoderma* também promoveu a redução de incidência de damping-off de *R. solani* AG-4 HGI em até 65%, além de ter aumentado o percentual de germinação e o vigor de sementes, massa fresca e tamanho de plantas de feijoeiro (Barakat et al., 2007). A utilização de *T. viridae* como agente de biocontrole em cultivos comerciais de alface na Inglaterra

reduziu a incidência da podridão das raízes causadas por *R. solani* (Coley-Smith et al., 1991).

Pela dificuldade intrínseca de manejo dos fitopatógenos do solo, o controle biológico de doenças causadas por *Rhizoctonia* é uma estratégia particularmente importante para ser incorporada a um sistema de manejo integrado desse grupo de doenças. O nível de eficácia de um agente de biocontrole poderá variar, a depender de sua adaptação às condições bióticas e abióticas específicas no agroecossistema onde será utilizado (Dennis & Webster, 1971). Por sua vez, há grande potencial para o mercado de agentes de biocontrole de rhizoctonioses em inúmeras culturas de importância agrícola no Brasil. Isso se deve, em especial, à intensificação de iniciativas locais de bioprospecção associadas ao desenvolvimento, em escala industrial, de formulações modernas que asseguram a estabilidade biológica dos agentes de biocontrole nos produtos disponibilizados ao mercado.

6. Bibliografia

- AHMAD, M.; AHMED, S.; UL-HASSAN, F.; ARSHAD, M.; KHAN, M. A.; ZAFAR, M.; SULTANA, S. Base catalyzed transesterification of sunflower oil biodiesel. **African Journal of Biotechnology**, v. 9, p. 8630-8635, 2010.
- ALABOUVETTE, C.; OLIVAIN, C.; MIGHELI, Q.; STEINBERG, C. Microbiological control of soil-borne phytopathogenic fungi with special emphasis on wilt-inducing *Fusarium oxysporum*. **New Phytologist**, v. 184, p. 529-544, 2009.
- ALIFERIS, K. A.; JABAJI, S. FT-ICR/MS and GC-EI/MS metabolomics networking unravels global potato sprout's responses to *Rhizoctonia solani* infection. **PLoS One**, v. 7, p. e42576, 2012.
- ALMASIA, N. I.; BAZZINI, A. A.; HOPP, H. E.; VAZQUEZ-ROVERE, C. Overexpression of snak-in-1 gene enhances resistance to *Rhizoctonia solani* and *Erwinia carotovora* in transgenic potato plants. **Molecular Plant Pathology**, v. 9, p. 329-338, 2008.
- ARAÚJO, F. F. D.; HUNGRIA, M. Soybean nodulation and yield when co-inoculated with *Bacillus subtilis* and *Bradyrhizobium japonicum*/*Bradyrhizobium elkanii*. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 34, p. 1633-1643, 1999.
- ASCENCION, L. C.; LIANG, W.-J.; YEN, T.-B. Control of *Rhizoctonia solani* damping-off disease after soil amendment with dry tissues of *Brassica* results from increase in Actinomycetes population. **Biological Control**, v. 82, p. 21-30, 2015.
- BARAKAT, R. M.; AL-MAHAREEQ, F.; ALI-SHTAYEH, M. S.; & AL-MASRI, M. Biological control of *Rhizoctonia solani* by indigenous *Trichoderma* spp. isolates from Palestine. **Hebron University Research Journal**, v. 3, p. 1-5, 2007.
- BARNETT, S.; ZHAO, S.; BALLARD, R.; FRANCO, C. Selection of microbes for control of *Rhizoctonia* root rot on wheat using a high throughput pathosystem. **Biological Control**, v. 113, p. 45-57, 2017.
- BARTZ, F. E.; GLASSBROOK, N. J.; DANEHOWER, D. A.; & CUBETA, M. A. Elucidating the role of phenylacetic acid metabolic complex in the pathogenic activity of *Rhizoctonia solani* anastomosis group 3. **Mycologia**, v. 104, p. 793-803, 2012.

- BASSETO, M. A.; CHAGAS, H. A.; ROSA, D. D.; ZANOTTO, M. D.; FURTADO, E. L. First report of *Rhizoctonia solani* AG-4 HGII attacking castor bean plants (*Ricinus communis*) in Brazil and evaluation of two castor bean cultivars for resistance to damping-off. **Australasian Plant Disease Notes**, v. 3, p. 121-123, 2008.
- BASSETO, M. A.; VALÉRIO FILHO, W. V.; COSTA SOUZA, E.; CERESINI, P. C. O papel de *Rhizoctonia* spp. binucleadas na indução de resistência a mela da soja. **Acta Scientiarum Agronomy**, v. 30, p. 183-189, 2008.
- BATEMAN, D. F. Pathogenesis and disease. In: J. R. Parmeter Jr., J. R. (Ed.). *Rhizoctonia solani* biology and pathology. Berkeley: University of California Press, 1970. p. 161-171
- BEAGLE-RISTANIO, J.; PAPAIVIZAS, G. C. Biological control of *Rhizoctonia* stem canker and black scurf of potato. **Phytopathology**, v. 75, p. 560-564, 1985.
- BERNARDES DE ASSIS, J.; PEYER, P.; RUSH, M. C.; ZALA, M.; MCDONALD, B. A.; CERESINI, P. C. Divergence between sympatric rice- and soybean-infecting populations of *Rhizoctonia solani* anastomosis group-1 IA. **Phytopathology**, v. 98, p. 1326-1333, 2008.
- BERNARDES DE ASSIS, J.; STORARI, M.; ZALA, M.; WANG, W.; JIANG, D.; SHIDONG, L.; CERESINI, P. C. Genetic structure of populations of the rice-infecting pathogen *Rhizoctonia solani* AG-1 IA from China. **Phytopathology**, v. 99, p. 1090-1099, 2009.
- BOLKAN, H. A.; RIBEIRO, W. R. C. Anastomosis groups and pathogenicity of *Rhizoctonia solani* isolates from Brazil. **Plant Disease**, v. 69, p. 599-601, 1985.
- BROOKS, S. A. Sensitivity to a phytotoxin from *Rhizoctonia solani* correlates with sheath blight susceptibility in rice. **Phytopathology**, v. 97, p. 1207-1212, 2007.
- CARDONA, R.; RODRÍGUEZ, H.; NASS, H. Mancha bandeada en maíz causada por *Rhizoctonia solani* en el estado Portuguesa, Venezuela. **Fitopatología Venezolana**, v. 12, p. 32-33, 1999.
- CARLING, D. E. Grouping in *Rhizoctonia solani* by hyphal anastomosis reaction. In: SNEH, B.; JABAJI-HARE, S.; NEATE, S.; DIJST, G. (Eds.). *Rhizoctonia species: taxonomy, molecular biology, ecology, pathology and disease control*. Dordrecht: Kluwer, 1996. p. 37-47.
- CARLING, D. E.; LEINER, R. H.; WESTPHALE, P. C. Symptoms, signs and yield reduction associated with *Rhizoctonia* disease of potato induced by tuberborne inoculum of *Rhizoctonia solani* AG-3. **American Potato Journal**, v. 66, p. 693-701, 1989.
- CASTROAGUDIN, V. L.; FISER, S.; CARTWRIGHT, R. D.; WAMISHE, Y.; CORRELL, J. C. Evaluation of *Rhizoctonia solani* AG-1 IA and *Rhizoctonia* species for resistance to QoI fungicides. **Phytopathology**, v. 103, p. S.2.24, 2013.
- CEDEÑO, L.; NASS, H.; CARRERO, C.; CARDONA, R.; RODRÍGUEZ, H.; ALEMÁN, L. *Rhizoctonia solani* AG-1-IA, causa principal del añublo de la vaina del arroz en Venezuela. **Fitopatología Venezolana**, v. 9, p. 6-9, 1996.
- CERESINI, P. C.; SOUZA, N. L. Associação de *Rhizoctonia* spp. binucleadas e de *R. solani* Kuhn GA-4 HGI e GA-2-2 III B ao feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.) no estado de São Paulo. **Summa Phytopathologica**, v. 23, p. 14-23, 1997.
- CERESINI, P. C.; COSTA-SOUZA, E.; ZALA, M.; FURTADO, E. L.; SOUZA, N. L. Evidence that the *Ceratobasidium*-like white-thread blight and black rot fungal pathogens from persimmon and tea crops in the Brazilian Atlantic Forest agroecosystem are two distinct phylogenetic species. **Genetics and Molecular Biology**, v. 35, p. 1-18, 2012.
- CERESINI, P. C.; SOUZA, N. L. Caracterização cultural e fisiológica de *Rhizoctonia solani* GA-4 HGI associado a vagens de amendoimzeiro. **Fitopatologia Brasileira**, v. 21, p. 443-454, 1996.

- CIAMPI, M. B.; KURAMAE, E. E.; FENILLE, R. C.; MEYER, M. C.; SOUZA, N. L.; CERESINI, P. C. Intraspecific evolution of *Rhizoctonia solani* AG-1 IA associated with soybean and rice in Brazil based on polymorphisms at the ITS-5.8S rDNA operon. **European Journal of Plant Pathology**, v. 113, p. 183-196, 2005.
- CIAMPI, M. B.; MEYER, M. C.; COSTA, M. J. N.; ZALA, M.; MCDONALD, B. A.; CERESINI, P. C. Genetic structure of populations of *Rhizoctonia solani* anastomosis group-1 IA from soybean in Brazil. **Phytopathology**, v. 98, p. 932-941, 2008.
- COLEY-SMITH, J. R.; RIDOUT, C. J.; MITCHEL, C. M.; LYNCH, J. Control of bottom rot disease of lettuce (*Rhizoctonia solani*) using preparations of *Trichoderma viride*, *T. harzianum* or tolclofos-methyl. **Plant Pathology**, v. 40, p. 359-366, 1991.
- COMMARE, R. R.; NANDAKUMAR, R.; KANDAN, A.; SURESH, S.; BHARATHI, M.; RAGUCHANDER, T.; SAMIYAPPAN, R. *Pseudomonas fluorescens* based bio-formulation for the management of sheath blight disease and leafhopper insect in rice. **Crop Protection**, v. 21, p. 671-677, 2002.
- COSTA-SOUZA, E.; KURAMAE, E. E.; NAKATANI, A. K.; BASSETO, M. A.; PRABHU, A. S.; CERESINI, P. C. Caracterização citomorfológica, cultural, molecular e patogênica de *Rhizoctonia solani* Kühn associado ao arroz em Tocantins, Brasil. **Summa Phytopathologica**, v. 33, p. 129-136, 2007.
- CUBETA, M. A.; DEAN, R. A.; THOMAS, E.; BAYMAN, P.; JABAJI, S.; NEATE, S.; NIEMAN, W. C. *Rhizoctonia solani* genome project: providing insights into a link between beneficial and pathogenic fungi. **Phytopathology**, v. 99, p. S166, 2009.
- DE LORENZO, G.; CASTORIA, R.; BELLINCAMPI, D.; CERVONE, F. Fungal invasion enzymes and their inhibition. In: CARROLL, G. C.; TUDZYNSKI, P. (Eds.). **The mycota V** - plant relationships. Berlin: Springer-Verlag, 1997. p. 61-83.
- DENNIS, C.; WEBSTER, J. Antagonistic properties of species-groups of *Trichoderma*. I. Production of non-volatile antibiotics. **Transactions of the British Mycological Society**, v. 57, p. 25-39, 1971.
- DODMAN, R. L.; BARKER, K. R.; WALKER, J. C. Modes of penetration by different isolates of *Rhizoctonia solani*. **Phytopathology**, v. 58, p. 31-33, 1968.
- DODMAN, R. L.; FLENTJE, N. T. The mechanism and physiology of plant penetration by *Rhizoctonia solani*. In: PARMETER JR., J. R. (Ed.). *Rhizoctonia solani* biology and pathology. Berkeley: University of California Press, 1970. p. 149-160.
- DUARTE, M. D. L. R.; ALBUQUERQUE, F. C.; SANHUEZA, R. M. V.; VERZIGNASSI, J. R.; KONDO, N. Etiologia da podridão do coleto de *Brachiara brizantha* em pastagens da Amazônia. **Fitopatologia Brasileira**, v. 32, p. 261-265, 2007.
- FENILLE, R. C.; SOUZA, N. L.; KURAMAE, E. E. Characterization of *Rhizoctonia solani* associated with soybean in Brazil. **European Journal of Plant Pathology**, v. 108, p. 783-792, 2002.
- FOLEY, R. C.; GLEASON, C. A.; ANDERSON, J. P.; HAMANN, T.; SINGH, K. B. Genetic and genomic analysis of *Rhizoctonia solani* interactions with Arabidopsis: evidence of resistance mediated through NADPH oxidases. **PLoS One**, v. 8, p. e56814, 2013.
- GAINO, A. P. D. S. D. C.; BASSETO, M. A.; GASPAROTTO, L.; POLTRONIERI, L. S.; CERESINI, P. C. Phylogenetic inference reveals the complex etiology of the target and leaf spot diseases on rubber tree and other species cultivated in the Amazon. **Acta Scientiarum Agronomy**, v. 32, p. 385-395, 2010.

- GONZÁLEZ GARCÍA, V. G.; ONCO, M. A. P.; SUSAN, V. B. Biology and systematics of the form genus *Rhizoctonia* **Spanish Journal of Agricultural Research**, v. 4, p. 55-79, 2006.
- GONZALEZ, D.; CARLING, D. E.; KUNINAGA, S.; VILGALYS, R.; CUBETA, M. A. Ribosomal DNA systematics of *Ceratobasidium* and *Thanatephorus* with *Rhizoctonia* anamorphs. **Mycologia**, v. 93, p. 1138-1150, 2001.
- GONZALEZ, D.; CUBETA, M. A.; VILGALYS, R. Phylogenetic utility of indels within ribosomal DNA and [beta]-tubulin sequences from fungi in the *Rhizoctonia solani* species complex. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 40, p. 459-470, 2006.
- GONZÁLEZ-VERA, A. D.; BERNARDES-DE ASSIS, J.; ZALA, M.; MCDONALD, B. A.; CORREA-VICTORIA, F.; GRATEROL-MATUTE, E. J.; CERESINI, P. C. Divergence between sympatric rice- and maize-infecting populations of *Rhizoctonia solani* AG-1 IA from Latin America. **Phytopathology**, v. 100, p. 172-182, 2010.
- GUO, Q.; DONG, W.; LI, S.; LU, X.; WANG, P.; ZHANG, X.; MA, P. Fengycin produced by *Bacillus subtilis* NCD-2 plays a major role in biocontrol of cotton seedling damping-off disease. **Microbiological Research**, v. 169, p. 533-540, 2014.
- HELLIWELL, E. E.; YANG, Y. Molecular strategies to improve rice disease resistance. In: Y. YANG (Eds.). **Rice protocols: methods in molecular biology**. Berlin: Springer, 2013. p. 285-309.
- HOFMAN, T. W.; JONGBLOED, P. H. J. Infection process of *Rhizoctonia solani* on *Solanum tuberosum* and effects of granular nematicides. **Netherlands Journal of Plant Pathology**, v. 94, p. 243-252, 1988.
- HUANG, X.; CUI, H.; YANG, L.; LAN, T.; ZHANG, J.; CAI, Z. The microbial changes during the biological control of cucumber damping-off disease using biocontrol agents and reductive soil disinfection. **BioControl**, v. 62, p. 97-109, 2017.
- HYAKUMACHI, M.; MUSHIKA, T.; OGISO, Y.; TODA, T.; KAGEYAMA, K.; TSUGE, T. Characterization of a new cultural type (LP) of *Rhizoctonia solani* AG-2-2 isolated from warm-season turfgrasses, and its genetic differentiation from other cultural types. **Plant Pathology**, v. 47, p. 1-9, 1998.
- JANSKY, S. H.; DEMPEWOLF, H.; CAMADRO, E. L.; SIMON, R.; ZIMNOCH-GUZOWSKA, E.; BISOGNIN, D. A.; BONIERBALE, M. A case for crop wild relative preservation and use in potato. **Crop Science**, v. 53, p. 746-754, 2013.
- JHA, S.; CHATTOO, B. B. Expression of a plant defensin in rice confers resistance to fungal phytopathogens. **Transgenic Research**, v. 19, p. 373-384, 2010.
- JONES, R. K.; BELMAR, S. B. Characterization and pathogenicity of *Rhizoctonia* spp. isolated from rice, soybean, and other crops grown in rotation with rice in Texas. **Plant Disease**, v. 73, p. 1004-1010, 1989.
- KEIJER, J. (1996). The initial steps of the infection process in *Rhizoctonia solani* In: SNEH, B.; JABAJI-HARE, S.; NEATE, S.; DIJST, G. (Eds.). **Rhizoctonia species: taxonomy, molecular biology, ecology, pathology and disease control**. Dordrecht: Kluwer, 1996. p. 149-162.
- KHEDHER, S. B.; KILANI-FEKI, O.; DAMMAK, M.; JABNOUN-KHIAREDDINE, H.; DAAMI-REMADI, M.; TOUNSI, S. Efficacy of *Bacillus subtilis* V26 as a biological control agent against *Rhizoctonia solani* on potato. **Comptes Rendus Biologies**, v. 338, p. 784-792, 2015.
- KUNINAGA, S.; NATSUAKI, T.; TAKEUCHI, T.; YOKOSAWA, R. Sequence variation of the rDNA ITS regions within and between anastomosis groups in *Rhizoctonia solani* **Current Genetics**, v. 32, p. 237-243, 1997.

- KURAMAE, E. E.; BUZETO, A. L.; CIAMPI, M. B.; SOUZA, N. L. Identification of *Rhizoctonia solani* AG 1- IB in lettuce, AG 4 HG-I in tomato and melon, and AG 4 HG-III in broccoli and spinach, in Brazil. **European Journal of Plant Pathology**, v. 109, p. 391-395, 2003.
- LAKSHMAN, D. K.; ALKHAROUF, N.; ROBERTS, D. P.; NATARAJAN, S. S.; MITRA, A. Gene expression profiling of the plant pathogenic basidiomycetous fungus *Rhizoctonia solani* AG-4 reveals putative virulence factors. **Mycologia**, v. 104, p. 1020-1035, 2012.
- LEE, J.; BRICKER, T. M.; LEFEVRE, M.; PINSON, S. R. M.; OARD, J. H. Proteomic and genetics approaches to identifying defense-related proteins in rice challenged with the fungal pathogen *Rhizoctonia solani*. **Molecular Plant Pathology**, v. 7, p. 405-416, 2006.
- LUDWIG, J.; MOURA, A. B. Controle biológico da queima-das-bainhas em arroz pela microbiolização de sementes com bactérias antagonistas. **Fitopatologia Brasileira**, v. 32, p. 48-53, 2007.
- M'HAMDI, M.; CHIKH-ROUHO, H.; BOUGHALLEB, N.; DE GALARRETA, J. I. R. Ribosome inactivating protein of barley enhanced resistance to *Rhizoctonia solani* in transgenic potato cultivar 'Desirée' in greenhouse conditions. **Biotechnology, Agronomy, Society and Environment**, v. 17, p. 20-26, 2013.
- MARSHALL, D. S.; & RUSH, M. C. Infection cushion formation on rice sheaths by *Rhizoctonia solani*. **Phytopathology**, v. 70, p. 947-950, 1980.
- MARTINS, S. A.; SCHURT, D. A.; SEABRA, S. S.; MARTINS, S. J.; RAMALHO, M. A. P.; MOREIRA, F. M. S.; SILVA, J. C. P.; SILVA, J. A. G.; MEDEIROS, F. H. V. Common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) growth promotion and biocontrol by rhizobacteria under *Rhizoctonia solani* suppressive and conducive soils. **Applied Soil Ecology**, v. 127, p. 129-135, 2018.
- MARUTHASALAM, S.; KALPANA, K.; KUMAR, K. K.; LOGANATHAN, M.; POOVANNAN, K.; RAJA, J. A. J.; KOKILADEVI, E.; SAMIYAPPAN, R.; SUDHAKAR, D.; BALASUBRAMANIAN, P. Pyramiding transgenic resistance in elite indica rice cultivars against the sheath blight and bacterial blight. **Plant Cell Reports**, v. 26, p. 791-804, 2007.
- MONTEALEGRE, J. R.; REYES, R.; PÉREZ, L. M.; HERRERA, R.; SILVA, P.; BESOAIN, X. Selection of bioantagonistic bacteria to be used in biological control of *Rhizoctonia solani* in tomato. **Electronic Journal of Biotechnology**, v. 6, p. 115-127, 2003.
- NANDAKUMAR, R.; BABU, S.; VISWANATHAN, R.; RAGUCHANDER, T.; SAMIYAPPAN, R. Induction of systemic resistance in rice against sheath blight disease by *Pseudomonas fluorescens*. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 33, p. 603-612, 2001.
- NAWROCKA, J.; MAŁOLEPSZA, U.; SZYMCZAK, K.; SZCZECHE, M. Involvement of metabolic components, volatile compounds, PR proteins, and mechanical strengthening in multilayer protection of cucumber plants against *Rhizoctonia solani* activated by *Trichoderma atroviride* TRS25. **Protoplasma**, v. 255, p. 359-373, 2018.
- NECHET, K. L.; HALFELD-VIEIRA, B. A. Caracterização de isolados de *Rhizoctonia* spp., associados à mela do feijão-caupi (*Vigna unguiculata*), coletados em Roraima. **Fitopatologia Brasileira**, v. 31, p. 505-508, 2006.
- OGOSHI, A. Ecology and pathogenicity of anastomosis and intraspecific groups of *Rhizoctonia solani* Kühn. **Annual Review of Phytopathology**, v. 25, p. 125-143, 1987.
- OKUBARA, P. A.; DICKMAN, M. B.; BLECHL, A. E. Molecular and genetic aspects of controlling the soilborne necrotrophic pathogens *Rhizoctonia* and *Pythium*. **Plant Science**, v. 228, p. 61-70, 2014.

- OKUBARA, P. A.; PAULITZ, T. C. Root defense responses to fungal pathogens: a molecular perspective. **Plant and Soil**, v. 274, p. 215-226, 2005.
- OLIVEIRA, A. G.; CHAGAS, A.; SANTOS, G.; MILLER, L. O.; CHAGAS, L. F. B. Potencial de solubilização de fosfato e produção de AIA por *Trichoderma* spp. **Revista Verde de Agroecologia e Desenvolvimento Sustentável**, v. 7, p. 149-155, 2012.
- ORTIZ, R.; SIMON, P.; JANSKY, S.; STELLY, D. Ploidy manipulation of the gametophyte, endosperm and sporophyte in nature and for crop improvement: attribute to Professor Stanley J. Peloquin (1921–2008). **Annals of Botany**, v. 104, p. 795-807, 2009.
- PADARIA, J. C.; SINGH, A. Molecular characterization of soil bacteria antagonistic to *Rhizoctonia solani* sheath blight of rice. **Journal of Environmental Science and Health Part B**, v. 44, p. 397-402, 2009.
- PARMETER JR., J. R.; SHERWOOD, R. T.; PLATT, W. D. Anastomosis grouping among isolates of *Thanatephorus cucumeris*. **Phytopathology**, v. 59, p. 1270-1278, 1969.
- PASCUAL, C. B.; HYAKUMACHI, M. Distribution of vegetatively compatible populations of *Rhizoctonia solani* AG-1 IA in a field planted with different host species. **Journal of General Plant Pathology**, v. 66, p. 206-209, 2000.
- PENG, X.; HU, Y.; TANG, X.; ZHOU, P.; DENG, X.; WANG, H.; GUO, Z. Constitutive expression of rice WRKY30 gene increases the endogenous jasmonic acid accumulation, PR gene expression and resistance to fungal pathogens in rice. **Planta**, v. 236, p. 1485-1498, 2012.
- PERDOMO, R.; HERNÁNDEZ, A.; GONZÁLES, A.; PINEDA, J.; ALEZONES, J. Caracterización y evaluación de virulencia en aislamientos de *Rhizoctonia solani* Kühn, causante de la mancha bandeada en maíz. **Interciencia**, v. 32, p. 48-55, 2007.
- RAMOS MOLINA, L. M.; ZALA, M.; MCDONALD, B. A.; CERESINI, P. C. Genetic structure of sympatric populations of *Rhizoctonia solani* AG-1 IA from *Brachiaria* and rice in Colombia. **Phytopathology**, v. 102, p. S4.97, 2012.
- RIOUX, R.; MANMATHAN, H.; SINGH, P.; DE LOS REYES, B.; JIA, Y.; TAVANTZIS, S. Comparative analysis of putative pathogenesis-related gene expression in two *Rhizoctonia solani* pathosystems. **Current Genetics**, v. 57, p. 391-408, 2011.
- RIVERO, M.; FURMAN, N.; MENCACCI, N.; PICCA, P.; TOUM, L.; LENTZ, E.; Bravo-Almonacid, F.; MENTABERRY, A. Stacking of antimicrobial genes in potato transgenic plants confers increased resistance to bacterial and fungal pathogens. **Journal of Biotechnology**, v. 157, p. 334-343, 2012.
- ROSA, D. D.; KURAMAE, E. E.; FENILLE, R. C.; SOUZA, N. L. Caracterização citomorfológica, molecular e patogênica de isolados de *Rhizoctonia solani* na cultura da batata (*Solanum tuberosum*). **Summa Phytopathologica**, v. 31, p. 133-141, 2005.
- ROSA, D. D.; OHTO, C. T.; BASSETO, M. A.; FURTADO, E. L.; SOUZA, N. L. D. First report of *Rhizoctonia solani* AG 4 HG-II attacking *Gazania rigens* plants in Brazil. **Australasian Plant Disease Notes**, v. 3, p. 1-2, 2008.
- SALAZAR, O.; SCHNEIDER, J. H. M.; JULIAN, M. C.; KEIJER, J.; RUBIO, V. Phylogenetic subgrouping of *Rhizoctonia solani* AG-2 isolates based on ribosomal ITS sequences. **Mycologia**, v. 91, p. 459-467, 1999.
- SANTOS COSTA, A. Mancha aureolada e requeima do fumo causada por *Corticium solani* O **Biológico**, v. 14, p. 113-114, 1948.

- SHRESTHA, C. L.; ONA, I.; MUTHUKRISHNAN, S.; MEW, T. W. Chitinase levels in rice cultivars correlate with resistance to the sheath blight pathogen *Rhizoctonia solani* **European Journal of Plant Pathology**, v. 120, p. 69-77, 2008.
- SILVA-BARRETO, F. A. D.; PEREIRA, W. V.; CIAMPI, M. B.; CÂMARA, M. P. S.; CERESINI, P. C. Associação de *Rhizoctonia solani* grupo de anastomose 4 (AG-4 HGI e HGIII) à espécies de plantas invasoras de área de cultivo de batata. **Summa Phytopathologica**, v. 36, p. 145-154, 2010.
- SILVEIRA, S. F.; ALFENAS, A. C.; FERREIRA, F. A.; SUTTON, J. C. Characterization of *Rhizoctonia* species associated with foliar necrosis and leaf scorch of clonally-propagated Eucalyptus in Brazil. **European Journal of Plant Pathology**, v. 106, p. 27-36, 2000.
- SNEH, B.; BURPEE, L.; OGOSHI, A. **Identification of *Rhizoctonia* species**. St. Paul: APS Press, 1991, 133 p.
- SNEH, B.; JABAJI-HARE, S.; NEATE, S.; DIJST, G. (Eds.). ***Rhizoctonia* species: taxonomy, molecular biology, ecology, pathology and disease control**. Dordrecht: Kluwer, 1996. 578 p.
- SRIDEVI, G.; PARAMESWARI, C.; SABAPATHI, N.; RAGHUPATHY, V.; VELUTHAMBI, K. Combined expression of chitinase and β -1,3-glucanase genes in indica rice (*Oryza sativa* L.) enhances resistance against *Rhizoctonia solani* **Plant Science**, v. 175, p. 283-290, 2008.
- WANG, C.; PI, L.; JIANG, S.; YANG, M.; SHU, C.; ZHOU, E. ROS and trehalose regulate sclerotial development in *Rhizoctonia solani* AG-1 IA. **Fungal Biology**, v. 122, p. 322-33, 2018.
- WEINHOLD, A. R., & SINCLAIR, J. B. *Rhizoctonia solani* penetration, colonization and host response. In: SNEH, B.; JABAJI-HARE, S.; NEATE, S.; DIJST, G. (Eds.). ***Rhizoctonia* species: taxonomy, molecular biology, ecology, pathology and disease control**. Dordrecht: Kluwer, 1996. p. 163-174.
- WIWATTANAPATAPEE, R.; PENGNOO, A.; KANJANAMANEESATHIAN, M.; MATCHAVANICH, W.; NILRATANA, L.; JANTHARANGSRI, A. Floating pellets containing bacterial antagonist for control sheath blight of rice: formulations, viability and bacterial release studies. **Journal of Controlled Release**, v. 95, p. 455-462, 2004.
- ZHAO, C.-Z.; WANG, A.-R.; SHI, Y.-J.; WANG, L.-Q.; LIU, W.-D.; WANG, Z.-H.; LU, G.-D. Identification of defense-related genes in rice responding to challenge by *Rhizoctonia solani* **Theoretical and Applied Genetics**, v. 116, p. 501-516, 2008.
- ZHENG, R.; LIN, D.; ZHANG, P.; QIN, L.; XU, P.; AI, L.; DING, L.; WANG, Y.; CHEN, Y.; LIU, Y.; SUN, Z.; FENG, H.; LIANG, X.; FU, R.; TANG, C.; LI, Q.; ZHANG, J.; XIE, Z.; DENG, D.; LI, S.; WANG, S.; ZHU, J.; WANG, L.; LIU, H.; LI, P. The evolution and pathogenic mechanisms of the rice sheath blight pathogen. **Nature Communications**, v. 4, p. 1424, 2013.