


# Agroecologia e

View metadata, citation and similar papers at [core.ac.uk](http://core.ac.uk)

brought to you by  CORE

provided by Universidade do Minho: RepositoriUM

Works

# Desenvolvimento Sustentável

## Livro de Actas

**Escola Superior Agrária de Bragança**  
**24 de Março 2011**



INSTITUTO POLITÉCNICO DE BRAGANÇA  
Escola Superior Agrária



*Uma escola de biociências*

## **A importância das interações entre fungos do solo em agroecologia**

**P. Baptista<sup>1</sup>; E. Pereira<sup>1</sup>; R. Tavares<sup>2</sup>; T. Lino-Neto<sup>2</sup>**

*<sup>1</sup>IPB - Instituto Politécnico de Bragança, CIMO - Centro de Investigação de Montanha, Campus de Santa Apolónia, Apartado 1038, 5301-854 Bragança, Portugal.*

*<sup>2</sup>Centro para a Biodiversidade e Genómica Integrativa e Funcional (BioFIG)/Centro de Biologia Funcional de Plantas, Universidade do Minho, Campus de Gualtar, 4710-057 Braga, Portugal.*

### **Resumo**

Os microrganismos vivem no solo sob a forma de comunidades complexas, sendo constantes as interações que estabelecem entre si e com as raízes das plantas. Esta enorme diversidade de interações contribui, de forma preponderante, para a fertilidade do solo, desenvolvimento, nutrição e sanidade das plantas. Ao nível da comunidade fúngica do solo é possível observar vários tipos de interação entre diferentes espécies fúngicas, sendo o antagonismo um dos mais comuns. Os fungos do solo são igualmente capazes de interagir com as plantas, sendo as associações patogénicas e as micorrízicas, as interações mais significativas em agroecologia. No presente trabalho pretende-se fazer uma revisão sobre a complexidade das interações estabelecidas entre diferentes fungos do solo e entre estes e a planta. Ao nível das interações interespecíficas será dado especial ênfase aos diversos tipos de interação que podem ocorrer entre fungos de diversos grupos ecológicos (saprófitas, micorrízicas e fitopatogénicas), os factores que a afectam, o seu efeito na comunidade fúngica do solo e a sua aplicação na luta biológica de doenças. O efeito destas interações na composição, dimensão e funcionamento da comunidade fúngica existente no solo, bem como no crescimento das plantas, tem consequências para a prática de uma agricultura sustentável, produtiva e ambientalmente equilibrada. Neste trabalho será particularmente focada a influência de fungos saprófitas na colonização de plantas por fungos arbusculares ou ectomicorrízicos, com consequências no crescimento e desenvolvimento das plantas.

**Palavras-chave:** interação fungo-fungo, mecanismos de interação, luta biológica, desenvolvimento de plantas.

## Introdução

A microflora diversificada existente nos solos, na qual intervêm fungos, bactérias, protozoários, algas, nemátodes e vírus, constitui um ecossistema complexo e diversificado. A sua acção, benéfica ou prejudicial para a planta, depende da resposta das interacções que se estabelecem na rizosfera entre microrganismos, raízes e componentes do solo (Kennedy 1998; Bowen & Rovira 1999; Barea et al. 2005; Fageria & Stone 2006). De facto, os microrganismos desempenham actividades relevantes ao nível do desenvolvimento, nutrição e sanidade das plantas. No caso dos fungos, as principais acções podem ser ao nível (i) da decomposição de resíduos complexos de plantas e animais, (ii) da associação parasita ou patogénica, causando doenças nas plantas, (iii) da associação, mutuamente favorável, com as raízes das plantas superiores formando as micorrizas e (iv) da interacção intra- ou interespecífica com diversos organismos. Os fungos podem ainda constituir alimento para animais do solo ou insectos e estimular a germinação de sementes (Klein & Paschke 2004).

De entre a multiplicidade de interacções que os fungos podem estabelecer com microrganismos do solo interessa destacar a acção exercida sobre outros fungos, devido aos seus efeitos na composição e funcionamento da comunidade fúngica. De facto, a competição entre fungos do solo constitui um dos mais importantes reguladores da densidade populacional e/ou da estrutura final da comunidade (i.e. abundância relativa de cada espécie na comunidade). Estas modificações na composição da comunidade fúngica do solo poderão ter adicionalmente repercussões no crescimento e sanidade das plantas, especialmente quando a comunidade fúngica micorrízica e patogénica é alterada. Os efeitos das interacções fúngicas podem ainda ser observados ao nível da mobilização e da translocação de biomassa e de nutrientes nos ecossistemas naturais (Boddy 2000; Wells & Boddy 2002), com consequências importantes no seio da comunidade vegetal (El-Shatnawi & Makhadmeh 2001).

Ao nível da comunidade fúngica do solo é possível observar vários tipos de interacções classificadas em (i) positivas, quando ocorre o benefício mútuo para ambos os seres vivos, ou para apenas um deles, sem que o outro seja prejudicado, (ii) negativas, quando surge prejuízo para ambos os organismos interactuantes, ou para um deles em benefício do outro, e por fim (iii) interacções onde nenhuma das duas espécies é afectada (neutralismo). Todas estas formas de interacção podem ocorrer entre indivíduos da mesma espécie, interacções intraespecíficas, ou então entre indivíduos de espécies diferentes, interacções interespecíficas. A terminologia utilizada para a descrição das interacções entre fungos é controversa e diversificada, estando descritas diferentes definições baseadas nas respostas dos fungos ou do mecanismo de interacção. A classificação geralmente aceite, proposta por Tuininga (2005), refere que as interacções interespecíficas podem ser **nutritivas** e **não-nutritivas**, consoante o fungo receba ou não nutrientes da espécie opositora, respectivamente. No primeiro caso, a interacção pode ser classificada em (i) **biotrófica**, quando o fungo obtém nutrientes pela colonização de hospedeiros vivos (e.g. parasitismo); (ii) **necrotrófica**, quando o fungo obtém nutrientes de um hospedeiro acabando por lhe provocar a morte (e.g. predação); (iii) e

**saprófita**, quando o fungo obtém nutrientes a partir de matéria orgânica morta (e.g. decomposição). As interacções interespecíficas não-nutritivas são classificadas em **comensalismo**, **mutualismo**, **antagonismo**, **co-antagonismo**, **agonismo** e **co-habitação** (Tabela 1). Em seguida, proceder-se-á a uma descrição mais detalhada das interacções não-nutritivas negativas, por serem as mais abundantes nos ecossistemas naturais e por exercerem um papel importante na estrutura final da população fúngica do solo, com consequências na produção agrícola. Neste âmbito, será ainda dado especial ênfase ao efeito das interacções fúngicas na micorrização de plantas e na luta biológica de doenças, consideradas duas das principais estratégias num sistema de produção agrícola agroecológico.

Tabela 1. Tipos de interacção não-nutritivas entre duas espécies fúngicas, respectivas respostas e exemplos de mecanismos (adaptado de Tuininga 2005).

Tipos de interacção	Resposta	Exemplos de mecanismos
<u>Interacções neutras</u>		
Co-habitação	0 / 0 Nenhuma das espécies afecta a outra	Entrelaçamento de hifas
<u>Interacções negativas</u>		
Antagonismo	- / 0 Morte, redução de crescimento de uma das espécies sem prejuízo para a outra	Lise e vacuolização das hifas, alterações no valor de pH, interferência de hifas (antibiose e alelopatia), inibição física
Co-antagonismo	- / - Morte, redução de crescimento das duas espécies	Lise e vacuolização das hifas, alterações no valor de pH, interferência de hifas (co-antibiose e co-alelopatia), inibição física, defesa de território, competição nutricional (competição por exploração, captação primária e secundária de recursos), defesa
Agonismo	- / + Redução de crescimento de uma das espécies e aumento de crescimento da outra	Interferência de hifas (antibiose e alelopatia)
<u>Interacções positivas</u>		
Comensalismo	0 / + Aumento de crescimento de uma das espécies sem prejuízo para a outra	Produção de exsudados e entrelaçamento de hifas
Mutualismo	+ / + Aumento de crescimento de ambas as espécies	Produção de exsudados e entrelaçamento de hifas

0 espécie não afectada pela presença da outra  
 + espécie beneficiada pela presença da outra  
 - espécie prejudicada pela presença da outra

## Tipos de interacção não-nutritivas negativas entre fungos do solo

### Antagonismo

No antagonismo verifica-se a morte ou a redução do crescimento de uma das espécies fúngicas sem prejuízo para a outra (- / 0, Tabela 1), tendo como resultado a predominância do micélio antagonista, ou mesmo a substituição total ou parcial do fungo opositor. Os mecanismos responsáveis por esta resposta de interacção podem operar à distância (antagonismo à distância) ou após estabelecimento de contacto físico entre as colónias

fúngicas, resultando em reacções tais como "interferência de hifas" ou "inibição física" (Boddy 2000).

No **antagonismo à distância**, a inibição de crescimento do fungo opositor é usualmente atribuída à produção de compostos voláteis e/ou difusíveis, tais como antibióticos (Boddy 2000). Por vezes estão ainda envolvidos metabolitos ou enzimas extracelulares (Heilmann-Clausen & Boddy 2005). Neste tipo de antagonismo, as reacções são muito variáveis de acordo com a combinação de espécies fúngicas. No entanto, as reacções mais vulgares correspondem à lise e vacuolização das hifas ou à sua substituição pelo micélio da espécie invasora (Boddy 2000).

O mecanismo de "**interferência de hifas**" ocorre quando uma hifa estabelece contacto com uma outra hifa ou esporo da espécie interactuante, resultando na morte desta como consequência de uma série programada de eventos de destruição citoplasmática (Boddy 2000; Woods et al. 2005). Este tipo de antagonismo é um dos mais vulgares ao nível dos basidiomicetos saprófitas-lenhícolas, sendo a espécie *Phlebiopsis gigantea* a mais estudada devido à sua larga aplicação como agente de luta biológica contra *Heterobasidion annosum* (Pratt et al. 1999; Vainio et al. 2001; Annesi et al. 2005). O mecanismo de "interferência de hifas" não está perfeitamente esclarecido, mas é referido como sendo mediado pela produção de metabolitos difusíveis, não-enzimáticos, excretados apenas quando as hifas interactuantes estabelecem contacto (Boddy 2000).

O mecanismo de antagonismo designado por "**inibição física**" é o que apresenta maior relevância ao nível dos fungos. Este tipo de antagonismo ocorre após o estabelecimento de contacto de micélios de duas espécies fúngicas, resultando em alterações morfológicas nos fungos interactuantes. De uma maneira geral, estas alterações morfológicas, têm como função aumentar a resistência à penetração do micélio do fungo invasor ou possibilitar o crescimento micelial sobre ou através da colónia fúngica opositora (Dowson et al. 1988). Estas alterações morfológicas podem incluir especificamente (i) a formação de micélio denso que constitua uma "barreira" que impeça a invasão do fungo interactuante, (ii) a formação de um micélio "invasivo" pela criação de várias frentes de crescimento, (iii) a formação de um micélio com crescimento aéreo, e (iv) a formação de cordões miceliais ou de estruturas rizomórficas (Dowson et al. 1988; Boddy 2000; Donnelly & Boddy 2001; Wald et al. 2004; Woods et al. 2005). Estas alterações são normalmente acompanhadas por uma redistribuição do micélio, que passa a apresentar-se menos denso nas zonas distais à zona de interacção, tornando a colónia susceptível ao fungo invasor no caso de ocorrência de fragmentação da zona de interacção (Boddy 2000). É igualmente frequente ocorrer a produção intra- e intercelular de pigmentos (Donnelly & Boddy 2001). Nalgumas interacções estabelecidas entre fungos que formam cordões miceliais, pode ocorrer a descoloração e a indução de uma resposta lítica, num ou em ambos os segmentos dos cordões miceliais (Dowson et al. 1988). Esta resposta micelial foi designada pelos autores como "interferência de micélios" devido à sua semelhança com a resposta do mecanismo de antagonismo de "interferência de hifas".

### **Co-antagonismo**

O co-antagonismo verifica-se em interacções que exerçam um efeito negativo sobre ambas as espécies fúngicas (- / -, Tabela 1), traduzido numa redução de crescimento ou mesmo morte (Tuininga 2005). O co-antagonismo é facilmente identificável em co-culturas pela inibição do crescimento de ambas as espécies fúngicas, a qual pode ocorrer de forma assimétrica (e.g. somente na zona de interacção) ou de forma generalizada pelas colónias fúngicas. Os mecanismos responsáveis por esta resposta de interacção são idênticos aos referidos para o antagonismo. Poderão ocorrer mecanismos adicionais que englobam a exclusão de uma espécie por outra de um determinado recurso, através de agressão física ou química; e a competição por exploração onde uma das espécies utiliza um recurso tornando-o indisponível ou diminuindo a sua disponibilidade à outra espécie (Tuininga 2005).

### **Agonismo**

Neste tipo de interacção ocorre a redução de crescimento de uma das espécies e aumento de crescimento da outra espécie (- / +, Tabela 1). Este tipo de interacção distingue-se do parasitismo e da predação pela regulação da distribuição espacial de uma espécie em relação à outra, sem envolver directamente a aquisição de nutrientes por parte dos fungos interactuantes. Contudo, o acesso a determinados recursos acaba por ser regulado por uma das espécies. Por exemplo, no agonismo, a espécie A inibe o crescimento da espécie B, crescendo de seguida em direcção a B. A espécie A acaba assim por excluir a espécie B do território que inicialmente ocupava, beneficiando das alterações causadas no substrato pelo fungo B, tal como aquelas promovidas pela secreção de compostos, e não da transferência directa de nutrientes provenientes do fungo B (Tuininga 2005). Os mecanismos responsáveis pela inibição do crescimento da espécie B são essencialmente por "interferência de hifas".

### **Factores que afectam a interacção entre fungos**

O efeito da interacção entre fungos depende de múltiplas variáveis, tais como (i) factores abióticos, nomeadamente temperatura do substrato, pH, potencial hídrico, pressão atmosférica de CO<sub>2</sub>; (ii) estado fisiológico/nutricional das espécies fúngicas interactuantes; (iii) presença de uma terceira espécie fúngica; e mais importante ainda (iv) natureza intrínseca das espécies, ou seja a sua combatividade/agressividade (Boddy 2000; Wald et al. 2004; Cano & Bago 2005).

Inúmeros estudos têm vindo a ser realizados de modo a avaliar o efeito de factores abióticos no estabelecimento da interacção entre fungos, verificando-se que podem condicionar o crescimento de um dos fungos interactuantes em favorecimento do outro. Tem sido demonstrado que o crescimento da maioria das espécies fúngicas é afectado pelo potencial hídrico, cessando o seu crescimento quando este apresenta valores abaixo dos -4,4 MPa (Boddy 2000; Wald et al. 2004). A actividade antagonista de diversas espécies de

basidiomicetos tem sido descrita como ficando seriamente comprometida quando os níveis de CO<sub>2</sub> são elevados e os de O<sub>2</sub> baixos (Chapela et al. 1988). A temperatura e o pH do substrato parecem igualmente influenciar a forma e a taxa de crescimento dos fungos, com consequências ao nível do efeito da interacção (Schoeman et al. 1996; Wald et al. 2004). Enquanto alguns fungos crescem bem a 30°C, outros conseguem crescer quando a temperatura é de -18°C (Yakovlev et al. 2000; Wald et al. 2004). A maioria dos fungos promove alterações drásticas do pH do meio de cultura, baixando os seus valores iniciais (Wald et al. 2004).

A disponibilidade de nutrientes para ambas as espécies fúngicas influencia a interacção estabelecida, por determinar directamente o estado nutricional dos fungos interactuantes (Holmer & Stenlid 1997; Boddy 2000; Wells & Boddy 2002; Wald et al. 2004). De uma maneira geral, os fungos que ocupam um maior volume de substrato possuem uma maior capacidade combativa em relação aos fungos que ocupam menores volumes de substrato (Zakaria & Boddy 2002; Wald et al. 2004). O substrato onde é efectuado o crescimento de ambos os fungos também interfere na interacção estabelecida, tendo sido verificado que, para a mesma combinação fúngica, a interacção observada em solo nem sempre é idêntica à verificada noutro substrato, como por exemplo em madeira (Wells & Boddy 2002). De facto, a maioria dos estudos da interacção entre espécies fúngicas é realizada em condições axénicas, recorrendo a crescimentos efectuados em meios de cultura. Apesar dos resultados fornecerem informações importantes, a sua extrapolação directa para as condições naturais de campo deve ser feita com cuidado e com alguma reserva, uma vez que os resultados obtidos nem sempre são coincidentes com o obtido em substrato natural (Dowson et al. 1988).

A presença de uma terceira espécie fúngica pode ainda alterar a resposta da interacção, por um efeito indirecto da interacção ou pela modificação da interacção (Boddy 2000). Por exemplo, o fungo *Poria placenta* quando cultivado em agar substitui *Coniophora marmorata*, *C. marmorata* substitui o fungo imperfeito *Paecilomyces variotii* e *P. placenta* substitui *P. variotii* (White et al. 1998). Se as três espécies estivessem simultaneamente presentes, a extrapolação destes resultados sugeria que *P. variotii* era substituído por *C. marmorata*, que por sua vez era também substituído por *P. placenta*. Contudo, na prática, este resultado não se verifica, sugerindo que a resposta da interacção entre duas espécies não pode ser extrapolada para interacções com três espécies (White et al. 1998).

De entre os factores que influenciam a interacção entre duas espécies fúngicas, a combatividade/agressividade de ambas as espécies interactuantes é o principal determinante do tipo de interacção estabelecido. Existem alguns fungos que são inaptos no ataque e na defesa de um recurso, enquanto outros o fazem de um modo bastante eficaz. Existem ainda outros que são eficazes no ataque mas inabilitados na defesa, enquanto outros apesar de apresentarem más características para o ataque podem ser excelentes na defesa do recurso que ocupam. Esta multiplicidade de respostas da interacção entre diferentes espécies de fungos permitiu efectuar a hierarquização das espécies relativamente à sua combatividade

(Boddy 2000). Nesta hierarquização foi tido em conta o efeito da combatividade contra outros fungos (por exemplo, pela indisponibilidade de recursos) e também o nível da resposta de combatividade (por exemplo, na defesa do recurso ocupado face a fungos invasores).

### **Efeito das interações fúngicas negativas na comunidade fúngica do solo**

Os fungos saprófitas, em especial os basidiomicetos, exibem diferentes estratégias para a captura de nutrientes, que variam de acordo com a espécie, a quantidade e tipo de recurso disponível (solo ou madeira), o estado nutricional do fungo e a presença de outros organismos (Dowson et al. 1989; Holmer & Stenlid 1997; Boddy 1999). Em estudos de interacção com fungos tem sido evidenciada uma redução do crescimento ( $\text{mm dia}^{-1}$ ) e da produção de biomassa ( $\text{mg dia}^{-1}$ ) de um dos micélios devido à presença de outro fungo no mesmo recurso (Donnelly & Boddy 2001). A superfície ocupada pelos micélios das colónias fúngicas interactuantes revelou ainda alterações na distribuição de um dos micélios que se apresentava menos denso e ramificado.

Durante a interacção entre fungos, é provável que ocorram modificações na actividade metabólica dos micélios interactuantes, decorrentes sobretudo da acção defensiva ou combativa contra o fungo opositor (Freitag & Morrell 1992). Algumas evidências sugerem que a competição entre dois fungos esteja associada a custos de energia, ocorrendo frequentemente alterações dos níveis de  $\text{CO}_2$  (aumento ou diminuição) durante as interacções antagonistas (Boddy 2000). Apesar de poucos trabalhos reportarem o efeito da interacção antagonista na translocação de nutrientes, alguns resultados sugerem a translocação de macronutrientes (carbono e de fósforo) entre fungos interactuantes, tendo sido igualmente verificada a perda de nutrientes na zona de interacção (Boddy 2000; Wells & Boddy 2002).

Das interacções interespecíficas nos fungos podem ser assim distinguidas repercussões negativas, não só ao nível da composição da comunidade fúngica, mas também ao nível do seu funcionamento. Neste último caso, os efeitos observados podem ocorrer no padrão de crescimento e distribuição dos respectivos micélios, na translocação de nutrientes num mesmo micélio e para outros organismos (inclusivamente para o fungo opositor) e nas taxas de libertação de  $\text{CO}_2$  (respiração) (Boddy 2000). A competição entre fungos constitui, assim, um dos mais importantes reguladores da densidade populacional e/ou da estrutura final da comunidade.

### **Efeito de fungos saprófitas no desenvolvimento micorrízico**

A associação simbiótica de fungos com raízes de muitas espécies de plantas superiores -as micorrizas - constitui uma das interacções mais importantes que ocorrem ao nível da rizosfera. Este tipo de associação caracteriza-se pela existência de fluxos de compostos inorgânicos do fungo para a planta e de compostos orgânicos da planta para o fungo (Smith &



Read 2008). A micorrização origina modificações fisiológicas na planta hospedeira, resultando numa melhoria para o seu crescimento, desenvolvimento e resistência/tolerância a stresses bióticos e abióticos (Jeffries et al. 2003; Barea et al. 2005), podendo ainda desempenhar uma multiplicidade de acções no sistema solo-planta (Jeffries et al. 2003; Lum & Hirsch 2003; van der Heijden 2004; Barea et al. 2005; Fageria & Stone 2006; Rillig & Mummey 2006). De acordo com as suas características morfofuncionais, as micorrizas são classificadas em três grupos distintos: endomicorrizas (incluindo as micorrizas arbusculares, orquidóides e ericóides), ectomicorrizas e ectendomicorrizas (incluindo as micorrizas arbutóides e monotropóides) (Smith & Read 2008).

Apesar da micorrização promover um aumento da disponibilidade de nutrientes minerais, importante no crescimento e produtividade vegetal, o estudo da interacção de fungos micorrízicos com fungos de outros grupos ecológicos tem sido descurada. A maior parte dos trabalhos tem incidido sobre o efeito da inoculação de fungos saprófitas na micorrização de plantas por fungos arbusculares e em menor número por fungos ectomicorrízicos. Os resultados obtidos indicam que, de uma maneira geral, os fungos saprófitas reduzem o crescimento da planta e inibem a colonização das raízes pelos fungos arbusculares, comprometendo a micorrização (Fracchia et al. 1998; Godeas et al. 1999; Murphy & Mitchell 2001; Martinez et al. 2004). No entanto, este efeito nem sempre é observável podendo ocorrer uma resposta antagónica à descrita, a qual depende sobretudo da espécie e estirpe, quer do fungo saprófita quer do fungo arbuscular (García-Romera et al. 1998; Fracchia et al. 2000; Werner et al. 2002; Fracchia et al. 2004). A supressão da micorrização pelos fungos saprófitas ocorre principalmente durante a fase da pré-colonização do desenvolvimento simbiótico, através da inibição da germinação dos esporos e do crescimento das hifas dos fungos arbusculares (Martinez et al. 2004). Esta inibição resulta da produção de substâncias voláteis e de exsudados solúveis pelo fungo saprófita (Martinez et al. 2004). De entre as espécies saprófitas, cujo efeito na micorrização de plantas por fungos arbusculares foi estudado, destacam-se as espécies pertencentes aos géneros *Trichoderma* sp. (McAllister et al. 1994; Fracchia et al. 1998; Godeas et al. 1999; Wells & Boddy 2002; Werner et al. 2002; Fracchia et al. 2004; Martinez et al. 2004) e *Fusarium* sp. (McAllister et al. 1994; García-Romera et al. 1998; Fracchia et al. 2000).

O efeito de fungos saprófitas na micorrização de plantas por fungos ectomicorrízicos é, comparativamente aos fungos arbusculares, menos conhecido. A maioria dos estudos reporta apenas o efeito da interacção no crescimento das espécies fúngicas saprófitas e ectomicorrízicas, seja em condições axénicas (Shaw et al. 1995; Baar & Stanton 2000; Werner et al. 2002; Mucha et al. 2006; Sharma et al. 2010) ou em solo não estéril (Lindahl et al. 1999; Leake et al. 2001; Lindahl et al. 2001). Os resultados obtidos mostram que a resposta da interacção entre fungos saprófitas e ectomicorrízicos é muito variável, dependendo das espécies e da combinação de espécies fúngicas, da disponibilidade de nutrientes, e da quantidade e tipo de carbono presente no substrato de crescimento dos fungos (Lindahl et al. 1999; Koide & Kabir 2000; Lindahl et al. 2001; Werner & Zadworny 2003). Por exemplo,

recorrendo ao método de cultura dupla, verificou-se que o fungo saprófita *T. harzianum* inibia o crescimento do fungo ectomicorrízico *Laccaria laccata* (Zadworny et al. 2004), situação que se alterou quando a co-cultura, realizada nas mesmas condições, era estabelecida com o fungo saprófita *Trichoderma virens* (Werner et al. 2002). De igual modo, foram observadas respostas contraditórias em estudos de interacção entre espécies fúngicas ectomicorrízicas e saprófitas realizados sob condições não estéreis. Em estudos efectuados em solo não estéril foi observada uma acção antagonista dos fungos ectomicorrízicos *Suillus variegatus* e *Paxillus involutus* sobre o fungo lenhícola *H. fasciculare*, traduzida pela redução no crescimento do fungo lenhícola e pela captação de nutrientes (fósforo) deste para o fungo ectomicorrízico (Lindahl et al. 1999; 2001). Contudo, esta acção antagonista não foi idêntica para as duas espécies ectomicorrízicas, apresentando a espécie *S. variegatus* uma acção antagonista superior ao *P. involutus*. Utilizando uma técnica de cultura e um substrato de interacção semelhantes, foram descritos resultados diferentes para o fungo ectomicorrízico *Suillus bovinus* quando em co-cultura com o fungo lenhícola *Phanerochaete velutina*, verificando-se apenas redução no crescimento do fungo micorrízico (Leake et al. 2001). Neste caso, a diminuição do crescimento do fungo ectomicorrízico era ainda acompanhada pela redução da transferência de carbono da planta hospedeira para o fungo ectomicorrízico, e pelo aumento da acumulação de carbono no fungo lenhícola.

O efeito antagonista dos fungos saprófitas sobre os fungos micorrízicos poderá comprometer a micorrização das plantas e as vantagens que daí advém. Num estudo efectuado em condições de estufa verificou-se que a inoculação de plantas de castanheiro (*Castanea sativa* Mill.) com o fungo lenhícola *Hypholoma fasciculare* inibia a micorrização das raízes pelo fungo ectomicorrízico *Pisolithus tinctorius* (Pereira et al. 2011). A supressão da formação de ectomicorrizas resultou num decréscimo de crescimento das plantas em altura (em 49%), dos níveis foliares em azoto (em 30%), e das clorofilas e carotenóides (em 30-40%), comparativamente às plantas inoculadas exclusivamente com *P. tinctorius*. Este efeito foi apenas observado em plantas inoculadas simultaneamente com as duas espécies fúngicas, deixando de se verificar quando *H. fasciculare* era aplicado isoladamente ou 30 dias depois da inoculação com *P. tinctorius*. Assim sendo, o efeito benéfico do *P. tinctorius* só se revelou quando o estabelecimento da associação simbiótica ocorria previamente à inoculação com *H. fasciculare*. Os resultados obtidos confirmam a existência de uma acção antagonista do fungo saprófita sobre o fungo ectomicorrízico, com consequências deletérias no crescimento da planta. Apesar de *P. tinctorius* se encontrar descrito como sendo um colonizador primário e eficiente na micorrização de muitas espécies de plantas, parece apresentar baixa acção competitiva contra *H. fasciculare*, que pelo contrário é apontado como sendo um fungo muito combativo. A esta espécie saprófita foi anteriormente reconhecida a capacidade de interferir no desenvolvimento de micorrizas pelo fungo ectomicorrízico *Suillus variegatus* em raízes de *Pinus sylvestris* (Lindahl et al. 2001). O efeito de fungos saprófitas comprometerem o estabelecimento de ectomicorrizas foi igualmente sugerido pela observação de uma redução

do número de raízes de *Pinus contorta* micorrizadas pelo fungo ectomicorrízico *Paxillus involutus* em solos contendo o fungo saprófita *Collybia maculate* (Shaw et al. 1995).

O efeito da interacção entre fungos saprófitas e ectomicorrízicos pode também ter repercussões na nutrição mineral das plantas hospedeiras, nomeadamente em azoto e fósforo (Koide & Kabir 2001; Wu et al. 2003; Wu et al. 2005). Quando os teores destes nutrientes minerais no solo não são limitativos, os fungos saprófitas aumentam a sua disponibilidade para os fungos ectomicorrízicos, resultando numa melhoria do estado nutricional da planta hospedeira. Esta maior disponibilidade é particularmente relevante para os nutrientes minerais que derivam de polímeros complexos, os quais a maioria dos fungos ectomicorrízicos, ao contrário dos saprófitas, não consegue hidrolisar (Koide & Kabir 2001; Wu et al. 2005). Quando os solos apresentam teores limitativos em nutrientes, como azoto e fósforo, poderá ocorrer competição directa entre fungos saprófitas e ectomicorrízicos, com prejuízos na nutrição mineral das plantas hospedeiras (Koide & Kabir 2001).

### **Aplicação da interacção: luta biológica de doenças**

Uma estratégia que tem vindo a ser utilizada para o controlo de determinadas doenças ou pragas consiste na luta biológica, onde é utilizado um organismo (predador, parasita ou patógeno) que ataca um outro prejudicial a culturas de interesse. O aumento dos custos da luta química, a perda de eficiência de alguns dos produtos utilizados, os problemas ao nível da intoxicação do homem e dos animais e os problemas ambientais advindos destas práticas, têm vindo a promover a procura de alternativas para o controlo de fungos patogénicos. A utilização de microrganismos antagonistas como agentes biológicos apresenta potencialidades para (i) a limitação da actividade de patógenos, pela utilização de diversos mecanismos (dos quais se destacam o micoparasitismo, a produção de antibióticos ou de enzimas, e a competição por nutrientes), ou (ii) o aumento da resistência do hospedeiro, estimulando os seus mecanismos de defesa e/ou produção de metabolitos tóxicos (Brimner & Boland 2003).

De entre os fungos filamentosos, as espécies pertencentes ao género *Trichoderma* são reconhecidamente os microrganismos antagonistas mais utilizados na luta biológica, sendo por essa razão uns dos mais estudados. Estes fungos saprófitas têm sido frequentemente utilizados na luta biológica de patógenos radiculares, tais como *Rhizoctonia solani*, *Sclerotium* spp., *Fusarium* spp. e *Armillaria* spp., e de patógenos da parte aérea, como por exemplo *Venturia* spp., *Botrytis* spp. e *Pyrenophora tritici-repentis* (Calistru et al. 1997; Inglis & Kawchuk 2002; Perelló et al. 2003). O seu modo de acção é variado podendo o seu mecanismo de antagonismo ser por parasitismo (Lu et al. 2004), pela produção de metabolitos voláteis e não voláteis (antibióticos, enzimas) (Inglis & Kawchuk 2002; Wiest et al. 2002; Reithner et al. 2005) ou pela competição por nutrientes, espaço e oxigénio (Brimner & Boland 2003).

A elevada agressividade exibida pela maioria dos fungos saprófitas sugere a sua utilização, como agentes biológicos, na luta de patógenos. Um exemplo de sucesso é a

utilização do fungo *Phlebiopsis gigantea* na prevenção da colonização pelo fungo patogénico *Heterobasidion annosum* das superfícies de corte (feridas) em troncos de pinheiro (*Pinus* spp.) ou de abeto (*Picea abies*) (Pratt et al. 1999; Vainio et al. 2001; Annesi et al. 2005). A acção do fungo *P. gigantea* deriva sobretudo da sua elevada taxa de crescimento nesses tecidos competindo, desta forma, com o agente patogénico pelo mesmo recurso por intermédio do mecanismo de antagonismo "interferência de hifas" (Boddy 2000; Woods et al. 2006). Os fungos saprófitas-lenhícolas formadores de cordões miceliais, por exibirem elevada agressividade, têm sido igualmente utilizados na luta biológica de determinados agentes patogénicos. De entre estes, destacam-se as espécies *Hypholoma fasciculare*, *Hypholoma australe*, *Phanerochaete filamentosa*, *Phanerochaete velutina*, *Coriolus versicolor*, *Stereum hirsutum*, *Ganoderma lucidum*, *Schizophyllum commune* e *Xylaria hypoxylon* na luta biológica de *Armillaria* spp., um patogéneo radicular que ataca diversas espécies florestais e fruteiras, e algumas plantas herbáceas, nas regiões temperadas e tropicais (Pearce & Malajczuk 1990; Pearce et al. 1995; Chapman et al. 2004; Cox & Scherm 2006). Apesar da maioria destes trabalhos de antagonismo ter sido efectuada em condições laboratoriais, alguns casos de sucesso de luta biológica de *Armillaria* spp. em condições de campo têm sido referidos. De entre estes, destaca-se a redução significativa da taxa de mortalidade de plantas atribuída a *Armillaria ostoyae*, três a cinco anos após inoculação com o fungo *H. fasciculare* (Chapman et al. 2004). Resultados semelhantes foram obtidos com outras espécies fúngicas, nomeadamente *Hypholoma australe* e *Phanerochaete filamentosa*, cuja inoculação juntamente com um tratamento químico com sulfamato de amónio, reduziu significativamente a colonização de plantas pelo fungo patogénico *Armillaria luteobubalina* (Pearce et al. 1995). O mecanismo de antagonismo adoptado por estes agentes biológicos é normalmente ao nível da "interferência de hifas", sendo caracterizado pela cessação de crescimento do fungo patogénico como resultado da vacuolização, granulação e lise das hifas (Cox & Scherm 2006). Para além do controlo da *Armillaria*, alguns fungos saprófitas formadores de cordões miceliais têm demonstrado exercer um efeito antagonista, em condições laboratoriais ou de campo, contra o fungo patogénico *Heterobasidion annosum* que ataca sobretudo as raízes e o colo da maioria das coníferas (Nicolotti & Varese 1996; Woods et al. 2006). De entre estes, destacam-se as espécies *H. fasciculare*, *P. velutina*, *Verticillium bulbillosum* (Nicolotti & Varese 1996) e *Resinicium bicolor* (Woods et al. 2006).

## Conclusão

Os microrganismos que vivem no solo constituem uma comunidade complexa e variável, da qual depende a estrutura do solo e o saudável desenvolvimento das plantas. De entre a comunidade microbiana do solo, os fungos distinguem-se pelo seu papel na decomposição e mobilização de nutrientes, assim como na associação prejudicial (doenças) ou benéfica (micorrizas) que estabelecem com as plantas. As interacções intra- e interespecíficas entre fungos reflectem-se na composição e funcionamento da comunidade microbiana do solo,

podendo assim comprometer o desenvolvimento, nutrição e sanidade das plantas. As diferentes estratégias combativas e de defesa que os fungos apresentam para dominar ou defender o seu território ou nutrientes são principalmente definidas pelo papel que desempenham na comunidade fúngica. Fungos saprófitas apresentam elevada capacidade na captura de novos recursos e na defesa daqueles existentes, apresentando múltiplas estratégias de interacção não-nutritiva negativa. Nesse contexto, a maior parte dos agentes biológicos que têm vindo a ser estudados para a concepção de programas de luta biológica de patógenos radiculares pertencem ao grupo dos fungos saprófitas. A utilização de agentes biológicos no controlo de doenças permitirá ultrapassar muitos problemas que advêm da utilização de pesticidas, quer sejam de natureza económica, de eficácia ou, mais importante ainda, de natureza ambiental. No entanto, importa salientar que o efeito antagonista dos fungos saprófitas sobre os fungos micorrízicos poderá comprometer a micorrização das plantas e as vantagens que daí advêm. O conhecimento das interacções que são estabelecidas entre os diferentes microrganismos poderá assim permitir a prática de uma agricultura sustentável, produtiva e ambientalmente equilibrada, que permita a satisfação das necessidades alimentares das populações humanas actuais e futuras.

## Agradecimentos

Trabalho financiado pelo Projecto PTDC/AGR-AAM/099556/2008.

## Referências bibliográficas

- Annesi T, Curcio G, D'amico L, Motta E (2005) Biological control of *Heterobasidion annosum* on *Pinus pinea* by *Phlebiopsis gigantea*. *Forest Pathology*, 35: 127
- Baar J, Stanton NL (2000) Ectomycorrhizal fungi challenged by saprotrophic basidiomycetes and soil microfungi under different ammonium regimes *in vitro*. *Mycological Research*, 104:691–697
- Barea JM, Pozo MJ, Azcón R, Azcón-Aguilar C (2005) Microbial co-operation in the rhizosphere. *Journal of Experimental Botany*, 56: 1761-1778
- Boddy L (1999) Saprotrophic cord-forming fungi: Meeting the challenge of heterogeneous environments. *Mycologia*, 91: 13-32
- Boddy L (2000) Interspecific combative interactions between wood-decaying basidiomycetes. *FEMS Microbiology Ecology*, 31: 185-194
- Bowen GD, Rovira AD (1999) The rhizosphere and its management to improve plant growth. *Advances in Agronomy*, 66: 1-102
- Brimner TA, Boland GJ (2003) A review of the non-target effects of fungi used to biologically control plant diseases. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 100: 3-16
- Calistru C, McLean M, Berjak P (1997) *In vitro* studies on the potential for biological control of *Aspergillus flavus* and *Fusarium moniliforme* by *Trichoderma* species. *Mycopathologia*, 139: 115-121.

- Cano C, Bago A (2005) Competition and substrate colonization strategies of three polyxenically grown arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycologia*, 97: 1201-1214.
- Chapela IH, Boddy L, Rayner ADM (1988) Structure and development of fungal communities in beech logs four and half years after felling. *FEMS Microbiology Ecology*, 53: 59-70.
- Chapman B, Xiao G, Myers S (2004) Early results from field trials using *Hypholoma fasciculare* to reduce *Armillaria ostoyae* root disease. *Canadian Journal of Botany*, 82: 962-969.
- Cox KD, Scherm H (2006) Interaction dynamics between saprobic lignicolous fungi and *Armillaria* in controlled environments: Exploring the potential for competitive exclusion of *Armillaria* on peach. *Biological Control*, 37: 291-300.
- Donnelly DP, Boddy L (2001) Mycelial dynamics during interactions between *Stropharia caerulea* and other cord-forming, saprotrophic basidiomycetes. *New Phytologist*, 151: 691-704.
- Dowson CG, Rayner ADM, Boddy L (1988) The form and outcome of mycelial interactions involving cord-forming decomposer basidiomycetes in homogeneous and heterogeneous environments. *New Phytologist*, 109: 423-432.
- Dowson CG, Springham P, Rayner ADM, Boddy L (1989) Resource relationships of foraging mycelial systems of *Phanerochaete velutina* and *Hypholoma fasciculare* in soil. *New Phytologist*, 111: 501-509.
- El-Shatnawi MKJ, Makhadmeh IM (2001) Ecophysiology of plant-rhizosphere system. *Journal of Agronomy & Crop Science*, 187: 1-9.
- Fageria NK, Stone LF (2006) Physical, Chemical, and Biological changes in the rhizosphere and nutrient availability. *Journal of Plant Nutrition*, 29: 1327-1356.
- Fracchia S, García-Romera I, Godeas A, Ocampo JA (2000) Effect of the saprophytic fungus *Fusarium osysporum* on arbuscular mycorrhizal colonization and growth of plants in greenhouse and field trials. *Plant and Soil*, 223: 175-184.
- Fracchia S, Mujica MT, García-Romera I, Garcia-Garrido JM, Martín J, Ocampo J, Godeas A (1998) Interactions between *Glomus mosseae* and arbuscular mycorrhizal sporocarp-associated saprophytic fungi. *Plant and Soil*, 200: 131-137.
- Fracchia S, Sampedro I, Scervino JM, García-Romera I, Ocampo JA, Godeas A (2004) Influence of saprobe fungi and their exudates on arbuscular mycorrhizal symbioses. *Symbiosis*, 36: 169-182.
- Freitag M, Morrell JJ (1992) Changes in selected enzyme activities during growth of pure and mixed cultures of the white-rot decay fungus *Trametes versicolor* and the potential biocontrol fungus *Trichoderma harzianum*. *Canadian Journal of Microbiology*, 38: 317-323.
- García-Romera I, Garcia-Garrido JM, Martin JP, Jr., Fracchia S, Mujica MT, Godeas A, Ocampo J (1998) Interactions between saprotrophic *Fusarium* strains and arbuscular mycorrhizas of soybean plants. *Symbiosis*, 24: 235-246.
- Godeas A, Fracchia S, Mujica MT, Ocampo JA (1999) Influence of soil impoverishment on the interaction between *Glomus mosseae* and saprobe fungi. *Mycorrhiza*, 9: 185-189.
- Heilmann-Clausen J, Boddy L (2005) Inhibition and stimulation effects in communities of wood decay fungi: exudates from colonized wood influence growth by other species. *Microbial Ecology*, 49: 399-406.
- Holmer L, Stenlid J (1997) Competitive hierarchies of wood decomposing basidiomycetes in artificial systems based on variable inoculum size. *Oikos*, 79: 77-84.
- Inglis GD, Kawchuk LM (2002) Comparative degradation of oomycete, ascomycete, and basidiomycete cell walls by mycoparasitic and biocontrol fungi. *Canadian Journal of Microbiology*, 48: 60-70.
- Jeffries P, Gianinazzi S, Perotto S, Turnau K, Barea JM (2003) The contribution of arbuscular mycorrhizal fungi in sustainable maintenance of plant health and soil fertility. *Biology and Fertility of Soils*, 37: 1-16.

- Kennedy AC (1998) The rhizosphere and spermosphere. In Principles and Applications of Soil Microbiology. (DM Sylvia, JJ Fuhrmann, PG Hartel, DA Zuberer, eds.) Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey, pp. 389-407.
- Klein DA, Paschke MW (2004) Filamentous Fungi: the indeterminate lifestyle and microbial ecology. *Microbial Ecology*, 47: 224-235.
- Koide RT, Kabir Z (2001) Nutrient economy of red pine is affected by interactions between *Pisolithus tinctorius* and other forest-floor microbes. *New Phytologist*, 150: 179-188.
- Leake JR, Donnelly DP, Saunders EM, Boddy L, Read DJ (2001) Rates and quantities of carbon flux to ectomycorrhizal mycelium following <sup>14</sup>C pulse labeling of *Pinus sylvestris* seedlings: effects of litter patches and interaction with a wood-decomposer fungus. *Tree Physiology*, 21: 71-82.
- Lindahl B, Stenlid J, Finlay R (2001) Effects of resource availability on mycelial interactions and <sup>32</sup>P transfer between a saprotrophic and an ectomycorrhizal fungus in soil microcosms. *FEMS Microbiology Ecology*, 38: 43-52.
- Lindahl B, Stenlid J, Olsson S, Finlay R (1999) Translocation of <sup>32</sup>P between interacting mycelia of a wood-decomposing fungus and ectomycorrhizal fungi in microcosm systems. *New Phytologist*, 144: 183-193.
- Lu Z, Tombolini R, Woo S, Zeilinger S, Lorito M, Jansson JK (2004) In vivo study of *Trichoderma*-pathogen interactions using constitutive and inducible green fluorescent protein reporter systems. *Applied and Environmental Microbiology*, 70: 3073-3081.
- Lum MR, Hirsch AM (2003) Roots and their symbiotic microbes: strategies to obtain nitrogen and phosphorus in a nutrient-limiting environment. *Journal of Plant Growth Regulation*, 21: 368-382.
- Martinez A, Obertello M, Pardo A, Ocampo JA, Godeas A (2004) Interactions between *Trichoderma pseudokoningii* strains and the arbuscular mycorrhizal fungi *Glomus mosseae* and *Gigaspora rosea*. *Mycorrhiza*, 14: 79-84.
- McAllister CB, Garcia-Romera I, Godeas A, Ocampo JA (1994) Interaction between *Trichoderma koningii*, *Fusarium solani* and *Glomus mosseae*: effect on plant growth, arbuscular mycorrhizas and saprophytic population. *Soil Biology and Biochemistry*. 26: 1363-1367.
- Mucha J, Dahm H, Strzelczyk E, Werner A (2006) Synthesis of enzymes connected with mycoparasitism by ectomycorrhizal fungi. *Archives of Microbiology*, 185: 69-77
- Murphy EA, Mitchell DT (2001) Interactions between *Tricholomopsis rutilans* and ectomycorrhizal fungi in paired culture and in association with seedlings of lodgepole pine and Sitkaspruce. *Forest Pathology*, 31: 331-344.
- Nicolotti G, Varese GC (1996) Screening of antagonistic fungi against air-borne infection by *Heterobasidion annosum* on Norway spruce. *Forest Ecology and Management*, 88: 249-257.
- Pearce ME, Nelson EE, Malajczuk N (1995) Effects of the cordforming saprotrophs *Hypholoma australe* and *Phanerochaete filamentosa* and of ammonium sulphamate on establishment of *Armillaria luteobubalina* on stumps of *Eucalyptus diversicolor*. *Mycological Research*, 99: 951-956.
- Pearce MH, Malajczuk N (1990) Inoculation of *Eucalyptus diversicolor* thinning stumps with wood decay fungi for control of *Armillaria luteobubalina*. *Mycological Research*, 94: 32-37.
- Pereira E, Coelho V, Tavares RM, Lino-Neto T; Baptista P (2011) Effect of competitive interactions between ectomycorrhizal and saprotrophic fungi on *Castanea sativa* performance. *Mycorrhiza in press*
- Perelló A, Mónaco C, Simón MR, Sisterna M, Dal Bello G (2003) Biocontrol efficacy of *Trichoderma* isolates for tan spot of wheat in Argentina. *Crop Protection*, 22: 1099-1106.
- Pratt JE, Gibbs JN, Webber JF (1999) Registration of *Phlebiopsis gigantea* as a forest biocontrol agent in the UK: recent experience. *Biocontrol Science and Technology*, 9: 113-118.

- Reithner B, Brunner K, Schuhmacher R, Peissl I, Seidl V, Krska R, Zeilinger S (2005) The G protein alpha subunit Tga1 of *Trichoderma atroviride* is involved in chitinase formation and differential production of antifungal metabolites. *Fungal Genetics and Biology*, 42: 749-760.
- Rillig MC, Mummey DL (2006) Mycorrhizas and soil structure. *New Phytologist*, 171: 41–53.
- Schoeman MW, Webber JF, Dickinson DJ (1996) The effect of diffusible metabolites of *Trichoderma harzianum* on *in vitro* interactions between basidiomycete isolates at two different temperature regimes. *Mycological Research*, 100: 1454-1458.
- Sharma R, Rajak RC, Pandey AK (2010) Evidence of antagonistic interactions between rhizosphere and mycorrhizal fungi associated with *Dendrocalamus strictus* (Bamboo). *Journal of Yeast and Fungal Research*, 1:112–117
- Shaw TM, Dighton J, Sanders FET (1995) Interactions between ectomycorrhizal and saprotrophic fungi on agar and in association with seedlings of lodgepole pine (*Pinus contorta*). *Mycological Research*, 99: 159-165.
- Smith SE, Read DJ (2008) Mycorrhizal symbiosis. Academic Press, USA.
- Tuininga, A.R. (2005). Interspecific interaction terminology: from mycology to general ecology. In *The fungal community its organization and role in the ecosystem*. Dighton J.; White J. F.; Oudeman P. edit. Taylor & Francis, London.
- Vainio EJ, Lipponen K, Hantula J (2001) Persistence of a biocontrol strain of *Phlebiopsis gigantea* in conifer stumps and its effects on within-species genetic diversity. *Forest Pathology*, 31: 285-295.
- Vainio EJ, Lipponen K, Hantula J (2001) Persistence of a biocontrol strain of *Phlebiopsis gigantea* in conifer stumps and its effects on within-species genetic diversity. *Forest Pathology*, 31: 285-295.
- van der Heijden MGA (2004) Arbuscular mycorrhizal fungi as support systems for seedling establishment in grassland. *Ecology Letters*, 7: 293-303.
- Wald P, Crockatt M, Gray V, Boddy L (2004) Growth and interspecific interactions of the rare oak polypore *Piptoporus quercinus*. *Mycological Research*, 108: 189-197.
- Wells JM, Boddy L (2002) Interspecific carbon exchange and cost of interactions between basidiomycete mycelia in soil and wood. *Functional Ecology*, 16: 153-161.
- Werner A, Zadworny M (2003) In vitro evidence of mycoparasitism of the ectomycorrhizal fungus *Laccaria laccata* against *Mucor hiemalis* in the rhizosphere of *Pinus sylvestris*. *Mycorrhiza*, 13: 41-47.
- Werner A, Zadworny M, Idzikowska K (2002) Interaction between *Laccaria laccata* and *Trichoderma virens* in co-culture and in the rhizosphere of *Pinus sylvestris* grown in vitro. *Mycorrhiza*, 12: 139-145.
- White NA, Sturrock C, Ritz K, Samson WB, Bown J, Staines HJ, Palfreyman JW, Crawford J (1998) Interspecific fungal interactions in spatially heterogeneous systems. *FEMS Microbiology Ecology*, 27: 21-32.
- Wiest A, Grzegorski D, Xu BW, Goulard C, Rebuffat S, Ebbole DJ, Bodo B, Kenerley C (2002) Identification of peptaibols from *Trichoderma virens* and cloning of a peptaibol synthetase. *Journal of Biological Chemistry*, 277: 20862-20868.
- Woods CM, Woodward S, Pinard MA, Redfern DB (2006) Colonization of sitka spruce stumps by decay-causing hymenomycetes in paired inoculations. *Mycological Research*, 110: 854-868.
- Woods CM, Woodward S, Redfern DB (2005) In vitro interactions in artificial and wood-based media between fungi colonizing stumps of *Sitka spruce*. *Forest Pathology*, 35: 213-229.
- Wu T, Kabir Z, Koide RT (2005) A possible role for saprotrophic microfungi in the N nutrition of ectomycorrhizal *Pinus resinosa*. *Soil Biology & Biochemistry*, 37: 965-975.



- Wu T, Sharda JN, Koide RT (2003) Exploring interactions between saprotrophic microbes and ectomycorrhizal fungi using a protein-tannin complex as an N source by red pine (*Pinus resinosa*). *New Phytologist*, 159: 131-139.
- Yakovlev AY, Borovskii GB, Penzina TA, Petrov AN, Voinikov VK (2000) The influence of subzero temperatures on mycelial growth and fruit bodies vitality of some higher xylophilic basidiomycetes. *Mikologiya i Fitopatologiya*, 34: 56-62.
- Zadworny M, Werner A, Idzikowska K (2004) Behaviour of the hyphae of *Laccaria laccata* in the presence of *Trichoderma harzianum* in vitro. *Mycorrhiza*, 14: 401-405.
- Zakaria AJ, Boddy L (2002) Mycelial foraging by *Resinicium bicolor*: interactive effects of resource quantity, quality and soil composition. *FEMS Microbiology Ecology*, 40: 135.