

Uso do *Trichoderma* na cultura do arroz

Gisele Barata da Silva
Marcela Cristiane Ferreira Rêgo
Suenny Kelly Santos de França
Thatyane Pereira de Sousa
Adriano Stephan Nascente
Anna Cristina Lanna
Marta Cristina Corsi de Filippi
Alan Carlos Alves de Souza
Gustavo Bezerra Andrade

Introdução

O arroz é um dos alimentos mais importantes do mundo, visto que é a principal fonte alimentar para a metade da população mundial e responsável por 25% a 80% do fornecimento das calorias na dieta diária; portanto, considerado uma cultura essencial para a segurança alimentar (Walter et al., 2008; Serraj et al., 2009). Agronomicamente, a espécie *Oryza sativa* é a mais bem-sucedida das espécies cultivadas (Ouko, 2003), sendo classificada nas subespécies *indica* e *japonica*, as quais se diferenciam pela adaptação a diferentes fatores ambientais, tais como fotoperíodo e condições de umidade e temperatura (Cheng et al., 2002). Após muitos anos de melhoramento genético, existe atualmente uma diversidade de genótipos adaptados aos diferentes regimes hídricos (Degenkolbe et al., 2013; Terra et al., 2013), o que resultou na classificação de três tipos principais de ecossistemas para o seu cultivo: irrigado por inundaç o com controle de lâmina de  gua, irrigado por inundaç o sem controle de lâmina de  gua e terras altas com ou sem irriga o, com representatividade de 75%, 19% e 4% de produ o de arroz, respectivamente, sendo a  rea cultivada total de 150 milh es de hectares em n vel mundial (Kikuta et al., 2016).

No Brasil, grande parte das lavouras de arroz de terras altas est  localizada nas regi es dos Cerrados, que se concentram, principalmente, nos Estados de Mato Grosso, Goi s, Tocantins, Roraima, Par  e Maranh o (Guimar es et al., 2006; Oliveira Neto, 2015). Entre os anos de 2006 e 2016, o arroz de terras altas reduziu sua  rea de cultivo em 65% (1.613.894 para 563.941 hectares) e a produ o em 62% (2.835.877 para 1.091.343 toneladas); contudo aumentou a produtividade em 10% (1.757 para 1.935 kg ha⁻¹). Para o arroz irrigado, os Estados do Rio

Grande do Sul e Santa Catarina, são os principais produtores, mas também existem áreas de cultivo no Tocantins. Entre os anos de 2006 e 2016, o arroz irrigado aumentou sua área em 4% (1.319.274 para 1.375.129 hectares); produção em 11% (8.597.497 para 9.550.454 toneladas) e a produtividade em 6,5% (6.517 para 6.945 kg ha⁻¹) (Embrapa Arroz e Feijão, 2015).

As doenças na cultura do arroz

A cultura do arroz em todas as fases de desenvolvimento está sujeita ao ataque de doenças que reduzem a produtividade e a qualidade dos grãos. A prevalência e a severidade das doenças dependem da presença de patógeno virulento, ambiente favorável e da suscetibilidade da cultivar. Existem mais de 80 doenças causadas por patógenos, registradas em diferentes países. No Brasil, o número exato de doenças do arroz ainda não está definido, sendo que algumas delas, que ocorrem em escala menor, não foram relatadas.

Dentre as doenças que ocorrem na cultura do arroz, a brusone, causada por *Magnaporthe oryzae* se destaca pela complexa biologia do patógeno, caracterizada pela variabilidade natural encontrada nas populações deste patógeno e pela rapidez com que se adapta ao hospedeiro resistente. Cultivares de arroz geneticamente melhoradas para resistência a *M. oryzae* são rapidamente sucumbidas por raças do patógeno, previamente em baixa frequência. O cultivo de arroz em áreas extensas, sob condições de alta pressão requer a inserção de agentes biológicos no manejo. Agentes biológicos exercem múltiplas funções, como a promoção do crescimento, a indução de resistência e o antagonismo contra fitopatógenos. Agentes biológicos, ao contrário da maioria das moléculas de defensivos químicos, possuem diferentes modos de ação, com funções distintas que agem em sinergia, dificultando o surgimento de isolados resistentes em uma população de fitopatógenos, além de auxiliar no manejo de resistência de doenças à fungicidas.

Outra doença de importância econômica para a cultura do arroz é a queima-das-bainhas, causada por *Rhizoctonia solani*, representando um dos fatores limitantes para a produção de arroz. A dificuldade de controlar a doença está na capacidade do patógeno de formar escleródios, sua ampla gama de hospedeiros e a falta de cultivares de arroz resistentes. O controle da doença requer a aplicação foliar de fungicidas, o que incorre no aumento do custo de produção, além de causar preocupação ambiental (Prabhu et al 2002; Araújo et al., 2006).

O controle biológico e as doenças do arroz

O uso de agentes de biocontrole, pode ser uma alternativa viável para tornar o manejo fitossanitário da cultura do arroz mais equilibrado e favorecer a redução no uso de insumos químicos agrícolas, principalmente no controle de pragas e doenças. Dentre os agentes de biocontrole, destaca-se o fungo do gênero *Trichoderma*, que vem sendo utilizado como in-

gradiente ativo em diversos produtos agrícolas comercializados no mundo (Woo et al., 2014), uma vez que produz múltiplos efeitos benéficos nas plantas (Harman et al., 2004), dentre os quais a redução de estresses abióticos e o biocontrole de doenças (Lorito; Woo, 2015).

Estudos conduzidos em laboratório e a campo com *Trichoderma* sp., realizados com diversas culturas, têm mostrado redução de sintomas causados por estresses abióticos, como por exemplo deficiência hídrica, nutrientes e salinidade (Mastouri et al., 2012; Brotman et al., 2013; Sofo et al., 2014; Fiorentino et al., 2018). A melhoria no desenvolvimento da planta, aumento da taxa de emergência das plântulas, sistema radicular, parte aérea, conteúdo de clorofila, produtividade, tamanho e/ou número de flores e/ou frutos (Harman et al., 2004; Hermosa et al., 2012; Studholme et al., 2013; Mendoza-Mendoza et al., 2018). Em particular, modificações no sistema radicular aumentam a área de absorção, favorecendo a assimilação e a translocação de nutrientes, que por consequência, intensifica a biomassa vegetal (Samolski et al., 2012). O efeito de promotor de crescimento vegetal é também atribuído ao papel de *Trichoderma* sp. na solubilização de fosfato e micronutrientes (Altomare et al., 1999), mediado pela liberação de sideróforos e metabólitos secundários (Vinale et al., 2008; Spaepen, 2015), ou por modificações no conteúdo de etileno e auxina (Hermosa et al., 2013; Contreras-Cornejo et al., 2015) os quais estimulam o desenvolvimento das plantas.

Como agente de biocontrole, *Trichoderma* sp. produz uma gama de metabólitos secundários, parasitam outros fungos e, no solo, competem com os demais fitopatógenos por exsudados, liberados pelas sementes e raízes, e por espaço, e ainda inibem, ou degradam pectinases e outras enzimas, que, ou são componentes essenciais da parede celular de fungos fitopatogênicos, ou são compostos importantes para induzir resistência em plantas (Shoresh et al., 2005; Vinale et al., 2008). Informações adicionais referentes aos mecanismos de ação *Trichoderma* sp. sobre os fungos fitopatogênicos poderão ser encontrados no Capítulo 4. No controle das doenças do arroz, a utilização de *Trichoderma* spp. como agente biológico tem se mostrado eficiente, principalmente se inserido no manejo integrado de doenças.

Controle biológico de brusone

No Brasil, estudos vêm sendo conduzidos na Embrapa Arroz e Feijão visando caracterizar a interação de *Trichoderma asperellum* e *M. oryzae*, em condições de laboratório e casa de vegetação. Em condições de laboratório, foi verificada a produção de metabolitos voláteis e não voláteis, sua termoestabilidade, a inibição do crescimento micelial, da germinação conidial e formação de apressórios, a atividade de quitinase (CHI), β 1-3 glucanase (GLU) e protease (PRO), durante o co-cultivo de *T. asperellum* e *M. oryzae*, bem como com o cultivo de *T. asperellum* contendo como substrato a parede celular de *M. oryzae*. *T. asperellum* apresentou potencial e inibição do crescimento micelial de *M. oryzae*.

A inibição da germinação de conídios de *M. oryzae* em contato com conídios de *T. asperellum* foi verificada após 4 a 6 horas (Sousa, 2018). Nguyen et al. (2016) verificaram que a germinação de esporos e a formação de apressório foi completamente suprimida com a utilização de extrato do fermentado de *Trichoderma* sp. isolado H921. Os mesmos autores sugeriram que o extrato possui algumas substâncias antifúngicas que poderão ser promissoras candidatas para o controle da brusone foliar do arroz.

Em condições de casa de vegetação, em plantas de arroz da cultivar BRS Primavera, avaliou-se a supressão da brusone em dois experimentos: 1) aplicação simultânea de *M. oryzae* (suspensão de conídios) e a mistura dos isolados UfraT06, UfraT09, UfraT12 e UfraT52 de *T. asperellum* (suspensão de conídios ou fermentado filtrado); 2) e aplicação curativa da mesma mistura de isolados de *T. asperellum*. A aplicação dos isolados de *T. asperellum* UfraT06, UfraT09, UfraT12 e UfraT52, juntamente com a inoculação do patógeno, tanto em suspensão de conídios como o filtrado de cada isolado, foram eficientes em suprimir o desenvolvimento de brusone foliar diferindo significativamente quando comparado com o tratamento controle. A suspensão de conídios do isolado UfraT52 e o filtrado do isolado UfraT12 reduziram em 94,7 % e 93,5 % da severidade da brusone foliar, respectivamente. Avaliando o controle da brusone foliar em aplicação curativa, os isolados reduziram a severidade da doença, sendo a maior redução observada quando as plantas foram tratadas com o isolado UfraT09 às 24 h e 48 h após inoculação de *M. oryzae*.

Do ponto de vista bioquímico, avaliando *T. asperellum*, durante o co-cultivo com *M. oryzae*, detectou-se que a atividade de β -1,3-Glucanase (GLU) foi crescente e a de Chitinase (CHI) decrescente. A maior atividade de GLU e CHI, foi verificado às 24h, quando *T. asperellum* foi cultivado em meio de cultura juntamente com a parede celular do patógeno. Quando *T. asperellum* e *M. oryzae* foram transferidos simultaneamente para crescimento em co-cultivo, a maior atividade de GLU foi observada às 48 h e, após 72 h, todos os isolados apresentaram baixa atividade enzimática de CHI. Os resultados *in vitro* evidenciaram o potencial de *T. asperellum* em competir, produzir toxinas e enzimas líticas, quando confrontados com *M. oryzae*.

Trichoderma spp. produzem uma ampla variedade de metabólitos secundários de baixo peso molecular que desempenham um papel importante na sinalização durante a interação com outros microrganismos (Vinale et al., 2008; Lorito et al., 2010; Mukherjee et al. 2012). Um passo importante na pesquisa com *Trichoderma* spp. será, posteriormente, a identificação dos compostos capazes de inibir o crescimento micelial, a germinação dos conídios e formação de apressórios de *M. oryzae*.

Além do controle da brusone, os autores Silva et al. (2012) e França et al. (2015) verificaram que isolados de *T. asperellum* foram eficientes no controle da queima da bainha, em casa de vegetação e campo.

Controle biológico da queima-da-bainha

Estudos conduzidos pela Universidade Federal Rural da Amazônia (UFRA) avaliando o tratamento de escleródios de *R. solani* com os isolados UfraT06, UfraT09, UfraT12 e UfraT52 de *T. asperellum*, demonstraram a eficiência na redução do crescimento micelial do patógeno, entretanto, *T. asperellum* não inibiu a germinação dos escleródios. Os isolados avaliados de *T. asperellum* foram considerados altamente antagonísticos, por reduzirem o crescimento micelial de *R. solani* em até 75% por antagonismo direto e, em 35% pela produção de compostos voláteis.

Em condições de campo, avaliando os sistemas de plantio, verificou-se que plantas de arroz tratadas com a mistura dos isolados UfraT06, UfraT09, UfraT12 e UfraT52 de *T. asperellum* apresentaram aumento de produtividade em experimentos conduzidos por semeadura direta e transplantio. No experimento realizado por meio semeadura direta, a produtividade foi superior no tratamento com a mistura dos quatro isolados de *T. asperellum*, quando comparado com os demais tratamentos, proporcionando um incremento de 34,3% na massa de 100 grãos e de 41,4% em produtividade do arroz em relação ao tratamento controle. No experimento de transplantio, houve incremento do tratamento com a mistura dos quatro isolados de *T. asperellum* somente em relação ao controle, sendo de 18,5% na massa de 100 grãos e de 25,9% para a produtividade. Estes dados demonstram o potencial da utilização de *T. asperellum* no controle biológico da queima da bainha, causada por *R. solani*.

Promoção de crescimento em plantas de arroz

As informações indicam que *Trichoderma* spp. não são microrganismos endofíticos frequentemente associados em plantas de arroz. Mesmo assim, observa-se que, quando em interação com plantas de arroz ocorre uma comunicação multicelular entre raízes e parte aérea, por meio da liberação de auxinas, peptídeos, metabólitos voláteis e não voláteis, que promovem ramificação radicular e aumentam a capacidade de absorção de nutrientes, aumentando o crescimento e a produção das plantas.

Investigações científicas com *Trichoderma* spp. como promotores de crescimento de arroz iniciaram-se em 2008 com a caracterização de 120 isolados do banco de isolados fúngicos da UFRA. Os isolados foram coletados na Base da Petrobras em Urucu, município de Coari, Estado do Amazonas, em áreas nativas e antropizadas pela exploração petrolífera, em área de terra firme. Durante a caracterização *in vitro* desta coleção, quatro isolados se sobressaíram e foram identificado como produtores de fosfatase, celulase e AIA, em condições de laboratório. Em ensaios conduzidos em condições de casa de vegetação, plantas de arroz, semeadas em vaso e tratadas com os isolados UfraT06, UfraT09, UfraT12, UfraT52, apresentaram um incremento de 61% e 33% em biomassa da parte aérea e da parte radicular, respectivamente (Silva et al.

2012). Posteriormente, Sousa (2018) identificou os isolados como *T. asperellum*.

Com o objetivo de verificar os efeitos desses isolados selecionados em condições de casa de vegetação, França et al. (2015) conduziram dois ensaios em condições de várzea tropical inundada naturalmente, durante duas safras consecutivas, sendo um em sistema de semeadura direta (E1) e o outro em sistema de transplantio (E2), utilizando-se a cultivar de arroz BRS Tropical. Em E1, as sementes de arroz foram tratadas com uma mistura dos isolados UfraT06, UfraT09, UfraT12, UfraT52, seguido de duas aplicações foliares. O uso da mistura dos isolados de *T. asperellum* promoveu incremento em 13% no comprimento das panículas, 46% na massa de grãos por panícula, 52% na massa de 100 grãos e 71% na produtividade. No ensaio E2, as plantas que foram pulverizadas com a mistura dos quatro isolados, apresentaram o incremento nos parâmetros comprimento das panículas em 11%, 38% no número de grãos por panícula, 40% na massa de grãos por panícula, 23% na massa de 100 grãos e em 35% na produtividade. Portanto, verificou-se que a mistura dos isolados de *T. asperellum*, quando aplicada via tratamento de sementes, seguido de aplicações foliares, foi eficiente em aumentar a produtividade do arroz em várzea tropical, e pode constituir uma alternativa para produção orgânica e para a redução da utilização de insumos químicos.

Alterações histológicas e bioquímicas

A caracterização de alterações histológicas e bioquímicas resultantes de interações entre o *Trichoderma* sp e as plantas de arroz é importante para entender os mecanismos e processos envolvidos na interação entre microrganismo e hospedeiro (Rêgo et al., 2014). *Trichoderma* spp. promove modificações nas raízes da plantas que resultam em respostas fisiológicas positivas, que podem estar associadas a mudanças na sinalização das vias dos fitohormônio, como por exemplo o ácido indol-3-acético (AIA), resultando em aumentos da área de superfície, do número de raízes e de pelos absorventes. Mantelin; Touraine (2004) sugerem que o aumento do sistema radicular induzido por *T. asperellum*, ocorre devido ao aumento na translocação de íons via estimulação da enzima ATPase e da bomba de prótons. Os ganhos registrados em raízes de arroz, induzidos pelo tratamento com *T. asperellum* são relevantes para os sistemas de produção de arroz de terras altas, visto que neste sistema de cultivo, o desenvolvimento inicial da planta é lento. Acredita-se que esta limitação é uma consequência da baixa eficiência na absorção de nitrogênio, na forma de NO_3^- sendo que na forma NH_4^+ a eficiência de absorção é maior (Araújo, 2004). O nitrogênio influencia a formação de raízes nos tecidos meristemáticos da região de alongação das raízes (Chen et al., 2013). Rêgo et al. (2014) identificaram e descreveram as alterações morfoanatômicas em raízes de arroz, quando tratadas com a mistura dos isolados de *T. asperellum* UfraT06, UfraT09, UfraT12 e UfraT52. O aumento no comprimento e na massa seca radicular foi de 57% e 56% respectivamente, e o aumento no diâmetro

radicular iniciou-se a partir do 15º dia após a semeadura atingindo incremento de 30% no 21º dia. Foi verificado o aumento do diâmetro do cilindro vascular, das áreas de lacunas de aerênquima, da espessura da endoderme e exoderme, dos vasos condutores do protoxilema e nos elementos de vasos de metaxilema.

Nascente et al. (2017) avaliaram a aplicação de rizobactérias e mistura de isolados de *T. asperellum* em arroz de terras altas na cultivar BRS Primavera CL, e verificaram que as plantas de arroz tratadas com rizobactérias e *T. asperellum*, isolados UfraT06, UfraT09, UfraT12 e UfraT52 apresentaram, em média, os maiores valores de taxa fotossintética e biomassa de matéria seca da parte aérea, quando comparado com o tratamento controle.

Modulação da expressão gênica de plantas de arroz por *T. asperellum*

A interação de plantas com *Trichoderma* sp. resulta em rápida indução sistêmica de genes relacionados à defesa (Contreras-Cornejo et al., 2011; Salas-Marina et al., 2011). Durante a interação benéfica *Trichoderma*-planta a sinalização é constituída pela expressão de genes relacionados às vias de defesa de ácido jasmônico (JA) / etileno (ET) e/ou ácido salicílico (AS) que podem se sobrepor, dependendo do isolado, como a espécie e concentração, e do hospedeiro, como o estágio de desenvolvimento da planta, e também do tempo de duração da interação (Hermosa et al., 2012). Para o arroz, muitos autores mostraram que agentes biológicos, como por exemplo rizobactérias, podem ativar a resposta de defesa, por vias de sinalização hormonal e atividade proteica relacionada ao estresse (Vleeschauwer et al., 2006, 2009; Chithrashree et al., 2011; Sousa et al., 2018).

Entretanto, o entendimento dos mecanismos de defesa resultantes da indução de resistência às doenças do arroz ainda é incipiente (Vleeschauwer et al., 2009; Balmer et al., 2013). Os autores verificaram que plantas de arroz tratadas com *T. asperellum* + *M. oryzae*, apresentaram incremento na expressão do gene *LOX-RLL*, acompanhado pela redução da severidade da brusone foliar, indicando que as vias induzidas por este gene levam ao aumento dos mecanismos de defesa em plantas de arroz contra *M. oryzae*. O gene *LOX-RLL* está associado principalmente à via do JA. O agente de biocontrole *T. asperellum* é citado na literatura como modulador da expressão de genes de defesa, durante a interação com uma ampla gama de espécies hospedeiras, incluindo monocotiledôneas (Contreras-Cornejo et al., 2011; Salas-Marina et al., 2011; Morán-Diez et al., 2009; Sharma et al., 2017).

Associação de *T. asperellum* com silicato de cálcio e magnésio e com as rizobactérias

No biocontrole de doenças, os agentes de controle biológico associados a aplicação de silício atuam em diferentes mecanismos de resistência a patógenos. Os fungos do gênero *Trichoderma* promotores de crescimento ativam mecanismos responsáveis pela competição por

nutrientes e na antibiose a fitopatógenos, através da produção de substâncias antimicrobianas, como fitoalexinas e proteínas relacionadas a patogênese (PRP's) (Brotman et al., 2010; Ramamoorthy et al., 2001), resultando na indução de resistência sistêmica (ISR) (Van Loon; Pieterse, 2006; Van Loon, 2007). O silício é estudado como um elemento eficiente para a proteção de plantas contra pragas e doenças em muitas espécies, inclusive no arroz (Prabhu et al., 2001). Até então, os resultados indicam que seu efeito protetor advém da absorção radicular de ácido monossilícico e deposição na forma de sílica amorfa na parede celular em plantas de arroz (Yoshida, 1965).

Sousa et al. (2018), verificaram que a severidade de brusone foliar foi menor no tratamento constituído por sementes de arroz microbiolizadas com a mistura de isolados UfraT06, UfraT09, UfraT12 e UfraT52 de *T. asperellum*, seguidos da pulverização foliar de plantas com *Pseudomonas fluorescens*, isolado BRM 32111. O ensaio foi instalado em solo previamente adubado com 2,0 t SiCaMg.ha⁻¹. Na literatura existem alguns relatos sobre a atuação do silício e de bioagentes no sistema bioquímico de defesa de plantas de arroz (Rodrigues; Datnoff, 2005; Silva et al., 2011; Datnoff, 2012). Os tratamentos contendo plantas tratadas com a misturas de *T. asperellum* e adubadas previamente ao plantio com 2,0 t SiCaMg.ha⁻¹ apresentaram aumento na atividade de CHI, GLU, POX (peroxidase), FAL (fenilalanina amônia liase) e no teor de AS, mesmo na ausência de *M. oryzae* (Cortes et al., 2015), corroborando com os resultados de Cruz et al. (2013), que observaram o aumento da atividade enzimática de FAL, CHI, GLU e Polifenoloxidase em plantas de soja nutridas com silicato de cálcio, na ausência de *Phakopsora pachyrhizi*. Após 48 horas do desafio com *M. oryzae*, observou-se o efeito do silício, quando combinado com os bioagentes no aumento da atividade de CHI e GLU.

Aumento significativo na matéria seca de raiz (194%) e foliar (189%) foi verificado em plantas de arroz tratadas com adubação silicatada e bioagentes, a combinação da adubação com SiCaMg com os bioagentes, foi verificado o aumento significativo na matéria seca da raiz (194%) e da foliar (189%) quando comparado às plantas controle.

Em condições de campo, a utilização da combinação de microrganismos associada a adubação à base de silicato de cálcio e magnésio, os autores verificaram a redução da severidade de brusone nas folhas e nas panículas, redução da incidência de brusone nas panículas, incremento em biomassa, número de perfilhos e produtividade do arroz (Souza, 2018).

Considerações finais

A utilização de agentes de biocontrole, destacando-se *T. asperellum*, apresenta potencial de utilização em cultivo de arroz em condições irrigadas, inundadas e de terras altas. Dados de pesquisas conduzida no Brasil demonstram o efeito benéfico no manejo de doenças como brusone (*M. oryzae*) e queima-da-bainha (*R. solani*), por antagonismo e por indução de re-

sistência, além de propiciar a promoção de crescimento e o incremento de produtividade na cultura do arroz.

Adicionalmente, estudos com a combinação de *T. asperellum* e a adubação com silicato de cálcio e magnésio vem apresentando resultados promissores em diferentes condições de cultivo, podendo ser também uma possibilidade de melhoria do manejo de doenças.

Desvendar o papel benéfico que *Trichoderma* spp. exerce nas interações entre plantas e patógenos é a missão desafiadora da pesquisa científica. Portanto, as investigações devem continuar visando elucidar esta complexa interação entre planta de arroz e *Trichoderma* spp., resultando consequentemente, na promoção do crescimento, na supressão de doenças, na indução da resistência e no incremento em potencial produtivo.

Referências

- ALTOMARE, C.; NORVELL, W. A.; BJORKMAN, T.; HARMAN, G. E. Solubilization of phosphates and micronutrients by the plant-growth promoting and biocontrol fungus *Trichoderma harzianum* Rifai 1295-22. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 65, n. 7, p. 2926-2933, 1999.
- ARAÚJO, J. L. **Atividade da redutase do nitrato sobre o crescimento e a produção de arroz**. 2004. 62 f. Dissertação (Mestrado)-Universidade Federal de Lavras, Lavras.
- ARAÚJO, L. G.; PRABHU, A. S.; SILVA, G. B. Método de perfislos únicos para estimar os danos causados pela queima-da-bainha nos componentes de produtividade do arroz. **Fitopatologia Brasileira**, v. 31, n. 2, p. 199-202, 2006. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-41582006000200014>.
- BALMER, D.; PLANCHAMP, C.; MAUCH-MANI, B. On the move: induced resistance in monocots. **Journal of Experimental Botany**, v. 64, n. 5, p. 1249-1261, 2013. DOI: 10.1093/jxb/ers248.
- BROTMAN, Y.; GUPTA, J. K.; VITERBO, A. *Trichoderma*. **Current Biology**, v. 20, n. 9, p. 390-391, 2010.
- BROTMAN, Y.; LANDAU, U.; CUADROS-INOSTROZA, Á.; TOHGE, T.; FERNIE, A. R.; CHET, I.; VITERBO, A.; WILLMITZER, L. *Trichoderma*-plant root colonization: escaping early plant defense responses and activation of the antioxidant machinery for saline stress tolerance. **PLoS Pathogens**, v. 9, n. 4, e1003221, 2013. DOI: 10.1371/journal.ppat.1003221.
- CHEN, G.; GUO, S.; KRONZUCKER, H. J.; SHI, W. Nitrogen use efficiency (NUE) in rice links to toxicity and futile NH₄ cycling in roots. **Plant and Soil**, v. 369, n. 1-2, p. 351-363, 2013.
- CHENG, C.; MOTOHASHI, R.; TSUCHIMOTO, S.; FUKUTA, Y.; OHTSUBO, H.; OHTSUBO, E. Polyphyletic origin of cultivated rice: based on the interspersed pattern of SINEs. **Molecular Biology and Evolution**, v. 20, n. 1, p. 67-75, 2002. DOI: 10.1093/molbev/msg004.
- CHITHRASHREE, A. C.; UDAYASHANKAR, S.; CHANDRA, N. S.; REDDY, M. S.; SRINIVAS, C. Plant growth-promoting rhizobacteria mediate induced systemic resistance in rice against bacterial leaf blight caused by *Xanthomonas oryzae* pv. *Oryzae*. **Biological Control**, v. 59, n. 2, p. 114-122, 2011. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2011.06.010.
- CONTRERAS-CORNEJO, H. A.; LÓPEZ-BUCIO, J. S.; MÉNDEZ-BRAVO, A.; MACÍAS-RODRÍGUEZ, L.; RAMOS-VEGA, M.; GUEVARA-GARCÍA, Á. A.; LÓPEZ-BUCIO, J. Mitogen-activated protein kinase 6 and ethylene and auxin signaling pathways are involved in *Arabidopsis* root-system architecture alterations by *Trichoderma atroviride*. **Molecular Plant-Microbe Interactions**, v. 28, n. 6, p. 701-710, 2015. DOI: 10.1094/MPMI-01-15-0005-R.
- CONTRERAS-CORNEJO, H. A.; MACÍAS-RODRÍGUEZ, L.; BELTRÁN-PEÑA, E.; HERRERA-ESTRELLA, A.; LÓPEZ-BUCIO, J. *Trichoderma*-induced plant immunity likely involves both hormonal and camalexin-dependent mechanisms in *Arabidopsis thaliana* and confers resistance against necrotrophic fungi *Botrytis cinerea*. **Plant Signaling & Behavior**, v. 6, n. 10, p. 1554-1563, 2011. DOI: 10.4161/

psb.6.10.17443.

CORTES, A. C. A.; SOUZA, M. V. de B.; SILVA, G. B. da; SOUSA, T. P. de; RODRIGUES, F. A.; FILIPPI, M. C. C. Enzyme-induced defense response in the suppression of rice leaf blast (*Magnaporthe Oryzae*) by silicon fertilization and bioagents. **International Journal of Research Studies in Biosciences**, v. 3, n. 5, p. 22-32, 2015.

CRUZ, M. F. A.; RODRIGUES, F. A.; POLANCO, L. R.; CURVÉLO, C. R. S.; NASCIMENTO, K. J. T.; MOREIRA, M. A.; BARROS, E. G. Inducers of resistance and silicene on the activity of defense enzymes in the soybean-*Phakopsora pachyrhizi* interaction. **Bragantia**, v. 72, n. 2, p. 162-172, 2013.

DATNOFF, L. E. Differential gene expression of rice in response to silicon and infection by *Magnaporthe oryzae*. In: RODRIGUES, F. A.; FORTUNATO, A. A.; RESENDE, R. S. (Ed.). **Indução de resistência a patógenos**. Viçosa, MG: UFV, 2012. p. 227-238.

DEGENKOLBE, T.; DO, P. T.; KOPKA, J.; ZUTHER, E.; HINCHA, D. K.; HÖHL, K. I. Identification of drought tolerance markers in a diverse population of rice cultivars by expression and metabolite profiling. **Plos One**, v. 8, n. 5, e63637, 2013. DOI: 10.1371/journal.pone.0063637.

EMBRAPA ARROZ E FEIJÃO. **Bases de dados conjunturais de arroz e feijão**: série histórica de 1985 a 2018. Santo Antonio de Goiás, 2015. Disponível em: <<http://www.cnpaf.embrapa.br/socioeconomia/index.htm>>. Acesso em: 21 fev. 2019.

FIORENTINO, N.; VENTORINO, V.; WOO, S. L.; PEPE, O.; DE ROSA, A.; GIOIA, L.; ROMANO, I.; LOMBARDI, N.; NAPOLITANO, M.; COLA, G.; ROUPHAEL, Y. Trichoderma-based biostimulants modulate rhizosphere microbial populations and improve N uptake efficiency, yield, and nutritional quality of leafy vegetables. **Frontiers in Plant Science**, v. 9, p. 743, 2018. DOI: 10.3389/fpls.2018.00743.

FRANÇA, S. K. S.; CARDOSO, A. F.; LUSTOSA, D. C.; RAMOS, E. M. L. S.; FILIPPI, M. C. C.; SILVA, G. B. Biocontrol of sheath blight by *Trichoderma asperellum* in tropical lowland rice. **Agronomy for Sustainable Development**, v. 35, n. 1, p. 317-324, 2015. DOI: 10.1007/s13593-014-0244-3.

GUIMARÃES, C. M.; SANTOS, A. B. dos; MAGALHÃES JÚNIOR, A. M. de; STONE, L. F. Sistemas de cultivo. In: SANTOS, A. B.; STONE, L. F.; VIEIRA, N. R. de A. (Ed.). **A cultura do arroz no Brasil**. 2. ed. Santo Antônio de Goiás: Embrapa Arroz e Feijão, 2006. p. 53-96.

HARMAN, G. E.; HOWELL, C. R.; VITERBO, A.; CHET, I.; LORITO, M. Trichoderma species - opportunistic, avirulent plant symbionts. **Nature Reviews. Microbiology**, v. 2, n. 1, p. 43-56, 2004. DOI: 10.1038/nrmicro797.

HERMOSA, R.; RUBIO, M. B.; CARDOZA, R. E.; NICOLÁS, C.; MONTE, E.; GUTIÉRREZ, S. The contribution of Trichoderma to balancing the costs of plant growth and defense. **International Microbiology**, v. 16, n. 2, p. 69-80, 2013. DOI: 10.2438/20.1501.01.181.

HERMOSA, R.; VITERBO, A.; CHET, I.; MONTE, E. Plant-beneficial effects of Trichoderma and of its genes. **Microbiology**, v. 158, n. 1, p. 17-25, 2012. DOI: 10.1099/mic.0.052274-0.

KIKUTA, M.; YAMAMOTTO, Y.; PASOLON, Y. B.; REMBON, F. S.; MIYAZAKI, A.; MAKIHARA, D. How growth and yield of upland rice vary with topographic conditions: a case of Slash-and-burn rice farming in South Konawe Regency, Southeast Sulawesi Province, Indonesia. **Tropical Agriculture and Development**, v. 60, n. 3, p. 162-171, 2016. DOI: 10.11248/jsta.60.162.

LORITO, M.; WOO, S. L. Trichoderma: a multi-purpose tool for integrated pest management. In: LUGTENBERG, B. (Ed.). **Principles of plant-microbe interactions: microbes for sustainable agriculture**. New Delhi: Springer, 2015. p. 345-353. DOI: 10.1007/978-3-319-08575-3.

LORITO, M.; WOO, S. L.; HARMAN, G. E.; MONTE, E. Translational research on *Trichoderma*: from omics to the field. **Annual Review of Phytopathology**, v. 48, p. 395-418, 2010. DOI: 10.1146/annurev-phyto-073009-114314.

MANTELIN, S.; TOURAINE, B. Plant growth-promoting bacteria and nitrate availability: impacts on root development and nitrate uptake. **Journal of Experimental Botany**, v. 55, n. 394, p. 27-34, 2004.

MASTOURI, F.; BJÖRKMANN, T.; HARMAN, G. E. *Trichoderma harzianum* enhances antioxidant defense of tomato seedlings and resistance to water deficit. **Molecular Plant-Microbe Interactions**, v. 25, n. 9, p. 1264-1271, 2012. DOI: 10.1094/MPMI-09-11-0240.

MENDOZA-MENDOZA, A.; ZAID, R.; LAWRY, R.; HERMOSA, R.; MONTE, E.; HORWITZ, B. A.; MUKHERJEE, P. K. Molecular dialogues between Trichoderma and roots: role of the fungal secretome. **Fungal Biology Reviews**, v. 32, n. 2, p. 62-85, 2018. DOI: 10.1016/j.fbr.2017.12.001.

MORÁN-DIEZ, E.; HERMOSA, R.; AMBROSINO, P.; CARDOZA, R. E.; GUTIÉRREZ, S.; LORITO, M.; MONTE, E. The ThPG1 endopolygalacturonase is required for the Trichoderma harzianum-plant beneficial interaction. **Molecular Plant-Microbe Interactions**, v.

22, n. 8, p. 1021-1031, 2009. DOI: 10.1094/MPMI-22-8-1021.

MUKHERJEE, M.; MUKHERJEE, P. K.; HORWITZ, B. A.; ZACHOW, C.; BERG, G.; ZEILINGER, S. *Trichoderma*-plant-pathogen interactions: advances in genetics of biological control. **Indian Journal of Microbiology**, v. 52, n. 4, p. 522-529, 2012. DOI: 10.1007/s12088-012-0308-5.

NASCENTE, A. S.; FILIPPI, M. C. C. de; LÂNNA, A. C.; SOUZA, A. C. A.; LOBO, V. L. S.; SILVA, G. B. Biomass, gas exchange, and nutrient contents in upland rice plants affected by application forms of microorganism growth promoters. **Environmental Science and Pollution Research**, v. 24, n. 3, p. 2956-2965, 2017. DOI: 10.1007/s11356-016-8013-2.

NGUYEN, Q. T.; UEDA, K.; KIHARA, J.; UENO, M. Culture filtrates of *Trichoderma* isolate H921 inhibit *Magnaporthe oryzae* spore germination and blast lesion formation in rice. **Advances in Microbiology**, v. 6, p. 521-527, 2016. DOI: <http://dx.doi.org/10.4236/aim.2016.67052>.

OLIVEIRA NETO, A. A. (Org.). **A cultura do arroz**. Brasília, DF: CONAB, 2015. 179 p.

OUKO, M. O. **Nitrate reductase activity in rice as a screening tool for weed competitiveness**. 2003. 73 p. Thesis (Masters of Agriculture) - University of Bonn, Bonn.

PRABHU, A. S.; BARBOSA FILHO, M. P.; FILIPPI, M. C.; DATNOFF, L. E.; SNYDER, G. H. Silicon from disease control perspective in Brazil. In: DATNOFF, L. E.; SNYDER, G. H.; KORNDÖRFER, G. H. **Silicon in agriculture**. Amsterdam: Elsevier, 2001. p. 293-311.

PRABHU, A. S.; FILIPPI, M. C.; SILVA, G. B.; SANTOS, G. R. Resistência de cultivares de arroz a *Rhizoctonia solani* e *Rhizoctonia oryzae*. **Pesquisa Agropecuária Brasileira** v. 37, p. 589-595, 2002. DOI: 10.1590/S0100-204X2002000500003.

RAMAMOORTHY, V.; VISWANATHAN, R.; RAGUCHANDER, T.; PRACKASAM, V.; SAMIYAPPAN, R. Induction of systemic resistance by plant growth promoting rhizobacteria in crop plants against pests and diseases. **Crop Protection**, v. 20, n. 1, p. 1-11, 2001. DOI: 10.1016/S0261-2194(00)00056-9.

RÊGO, M. C. F.; ILKIU-BORGES, F.; FILIPPI, M. C. C.; GONÇALVES, L. A.; SILVA, G. B. Morphoanatomical and Biochemical Changes in the Roots of Rice Plants Induced by Plant Growth-Promoting Microorganisms. **Journal of Botany**, v. 2014, article ID 818797, 2014. 10 p. DOI: <https://doi.org/10.1155/2014/818797>.

RODRIGUES, F. A.; DATNOFF, L. E. Silicon and rice disease management. **Fitopatologia Brasileira**, v. 30, n. 5, p. 457-469, 2005.

SALAS-MARINA, M. A.; SILVA-FLORES, M. A.; URESTI-RIVERA, E. E.; CASTRO- LONGORIA, E.; HERRERA-ESTRELLA, A.; CASAS-FLORES, S. Colonization of *Arabidopsis* roots by *Trichoderma atroviride* promotes growth and enhances systemic disease resistance through jasmonic acid/ ethylene and salicylic acid pathways. **European Journal of Plant Pathology**, v. 131, n. 1, p. 15-26, 2011. DOI: 10.1007/s10658-011-9782-6.

SAMOLSKI, I.; RINCÓN, A. M.; PINZÓN, L. M.; VITERBO, A.; MONTE, E. The qid74 gene from *Trichoderma harzianum* has a role in root architecture and plant biofertilization. **Microbiology**, v. 158, n. 1, p. 129-138, 2012. DOI: 10.1099/mic.0.053140-0.

SERRAJ, R.; KUMAR, A.; MCNALLY, K. L.; SLAMET-LOEDIN, I.; BRUSKIEWICH, R.; MAULEON, R.; CAIRNS, J.; HIJMANS, R. J. Improvement of drought resistance in rice. **Advances in Agronomy**, v. 103, p. 41-99, 2009. DOI: 10.1016/S0065-2113(09)03002-8.

SHARMA, V.; SALWAN, R.; SHARMA, P.; GULATI, A. Integrated transcriptome and proteome: approach for accurate portraying of wide-spread multifunctional aspects of *Trichoderma*. **Frontiers in Microbiology**, v. 8, article 1602, 2017. DOI: 10.3389/fmicb.2017.01602.

SHORESH, M.; YEDIDIA, I.; CHET, I. Involvement of jasmonic acid/ethylene signaling pathway in the systemic resistance induced in cucumber by *Trichoderma asperellum* T203. **Phytopathology**, v. 95, n. 1, p. 76-84, 2005. DOI: 10.1094/PHYTO-95-0076.

SILVA, J. C.; TORRES, D. B.; LUSTOSA, D. C.; FILIPPI, M. C. C.; SILVA, G. B. Rice sheath blight biocontrol and growth promotion by *Trichoderma* isolates from the Amazon. **Revista de Ciências Agrárias**, v. 55, n. 4, p. 243-250, 2012. DOI: 10.4322/rca.2012.0.

SILVA, V. N.; GUZZO, S. D.; LUCON, C. M. M.; HARAKAVA, R. Promoção de crescimento e indução de resistência à antracnose por *Trichoderma* spp. em pepineiro. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 46, n. 12, p. 1609-1618, dez. 2011. DOI: 10.1590/S0100-204X2011001200005.

SOFO, A.; NUZZACI, M.; VITTI, A.; TATARANNI, G.; SCOPA, A. Control of biotic and abiotic stresses in cultivated plants by the use of biostimulant microorganisms. In: AHMAD, P.; WANI, M.; AZOOZ, M.; TRAN, L. S. (Eds.). **Improvement of crops in the era of**

climatic changes. New York: Springer, 2014. p. 107-117. DOI: 10.1007/978-1-4614-8830-9_5.

SOUSA, T. P. **Characterization of interaction between *Trichoderma asperellum*, *Magnaporthe oryzae* and *Oryza sativa***. 2018. 127 f. Tese (Doutorado em Agronomia: Fitossanidade) - Escola de Agronomia, Universidade Federal de Goiás, Goiânia, GO.

SOUSA, T. P. de; SOUZA, A. C. A. de; FILIPPI, M. C. C. de; LANNA, A. C.; CORTES, M. V.; PINHEIRO, H. A.; SILVA, G. B. da. Bioagents and silicon promoting fast early upland rice growth. **Environmental Science and Pollution Research**, v. 25, n. 4, p. 3657-3668, 2018. DOI: 10.1007/s11356-017-0753-0.

SPAEPEN, S. Plant hormones produced by microbes. In: LUGTENBERG, B. (Ed.). **Principles of plant-microbe interactions: microbes for sustainable agriculture**. New Delhi: Springer, 2015. p. 247-256. DOI: 10.1007/978-3-319-08575-3_26.

STUDHOLME, D. J.; HARRIS, B. D.; LE COCQ, K.; WINSBURY, R.; PERERA, V.; RYDER, L. S.; WARD, J. L.; BEALE, M. H.; THORNTON, C. R.; GRANT, M. Investigating the beneficial traits of *Trichoderma hamatum* GD12 for sustainable agriculture - insights from genomics. **Frontiers in Plant Science**, v. 4, article 258, 2013. DOI: 10.3389/fpls.2013.00258.

TERRA, T. G. R.; LEAL, T. C. A. B.; BORÉM, A.; RANGEL, H. N. R. Tolerância de linhagens de arroz de terras altas à seca. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 43, n. 2, p. 201-208, 2013.

VAN LOON, L. C. Plant responses to plant growth-promoting rhizobacteria. **European Journal of Plant Pathology**, v. 119, n. 3, p. 243-254, 2007. DOI: 10.1007/s10658-007-9165-1.

VAN LOON, L. C.; PIETERSE, C. M. J. Significance of inducible defense-related proteins in infected plants. **Annual Review of Phytopathology**, v. 44, p. 35-62, 2006. DOI: 10.1146/annurev.phyto.44.070505.143425.

VLEESSCHAUWER, D.; CORNELIS, P.; HOFTE, M. Differential effectiveness of *Serratia plymuthica* IC1270-induced systemic resistance against hemibiotrophic and necrotrophic leaf pathogens in rice. **BMC Plant Biology**, v. 9, n. 9, p. 1-16, 2009. DOI: 10.1186/1471-2229-9-9.

VLEESSCHAUWER, D.; CORNELIS, P.; HOFTE, M. Redox-active pyocyanin secreted by *Pseudomonas aeruginosa* 7NSK2 triggers systemic resistance to *Magnaporthe grisea* but enhances *Rhizoctonia solani* susceptibility in rice. **Molecular Plant-Microbe Interactions**, v. 19, n. 12, p. 1406-1419, 2006. DOI: 10.1094/MPMI-19-1406.

VINALE, F.; SIVASITHAMPARAM, K.; GHISALBERTI, E. L.; MARRA, R.; WOO, S. L.; LORITO, M. Trichoderma-plant-pathogen interactions. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 40, n. 1, p. 1-10, 2008. DOI: 10.1016/j.soilbio.2007.07.002.

WALTER, M.; MARCHEZAN, E.; AVILA, L. A. Arroz: composição e características nutricionais. **Ciência Rural**, v. 38, n. 4, p. 1184-1192, 2008. DOI: 10.1590/S0103-84782008000400049.

WOO, S. L.; RUOCCO, M.; VINALE, F.; NIGRO, M.; MARRA, R.; LOMBARDI, N.; PASCALE, A.; LANZUISE, S.; MANGANIELLO, G.; LORITO, M. Trichoderma-based products and their widespread use in agriculture. **The Open Mycology Journal**, v. 8, p. 71-126, 2014. DOI: 10.2174/1874437001408010071.

YOSHIDA, S. Chemical aspects of the role of silicone in physiology of the rice plant. **Bulletin of the National Institute of Agricultural Science**, v. 15, p. 1-58, 1965.