

Uso de *Trichoderma* en el cultivo de 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

Introducción

El arroz es uno de los alimentos más importantes del mundo, ya que es la principal fuente de alimentación de la mitad de la población mundial y es responsable del 25% al 80% del aporte calórico diario; por lo tanto, es considerado un cultivo esencial para la seguridad alimentaria (Walter et al., 2008; Serraj et al., 2009). Desde el punto de vista agronómico, la especie *Oryza sativa* es la especie cultivada más exitosa (Ouko, 2003), que está incluida en las subespecies *indica* y *japonica*, las cuales se diferencian por la adaptación a diferentes factores ambientales, como fotoperiodo y condiciones de humedad y temperatura (Chen et al., 2002). Tras muchos años de mejoramiento genético, actualmente existe una diversidad de genotipos adaptados a diferentes regímenes hídricos (Degenkolbe et al., 2013; Terra et al., 2013), lo que dio como resultado la clasificación de tres tipos principales de ecosistemas para su cultivo: riego por inundación con control de la lámina de agua, riego por inundación sin control de la lámina de agua y tierras altas con o sin riego, con una representación del 75% , 19% y 4% de la producción de arroz, respectivamente, con un área total cultivada de 150 millones de hectáreas en todo el mundo (Kikuta et al., 2016).

En Brasil, la mayoría de los cultivos de arroz de secano se encuentran en las regiones del Cerrado, localizados principalmente en los estados de Mato Grosso, Goiás, Tocantins, Roraima, Pará y Maranhão (Guimarães et al., 2006; Oliveira Neto, 2015). Entre 2006 y 2016, el arroz de secano redujo su área de cultivo en un 65% (de 1.613.894 a 563.941 hectáreas) y su producción en un 62% (de 2.835.877 a 1.091.343 toneladas); sin embargo, aumentó los rendimientos en 10% (de 1.757 a 1.935 kg ha⁻¹). En cuanto al arroz bajo riego, los estados de Rio Grande do Sul y Santa Catarina son los principales productores, pero también hay áreas de cultivo en Tocantins. Entre 2006 y 2016, el arroz bajo riego aumentó su superficie en 4% (de 1.319.274 a 1.375.129 hectáreas); producción al 11% (de 8.597.497 a 9.550.454 toneladas) y productividad al 6,5% (de 6.517 a 6.945 kg ha⁻¹) (Embrapa Arroz y Frijol, 2015).

Enfermedades en el cultivo de arroz

En todas las etapas de desarrollo del cultivo, las plantas de arroz están sujetas al ataque de enfermedades que reducen la productividad y calidad de los granos. La prevalencia y severidad de las enfermedades dependen de la presencia de un patógeno virulento, un ambiente favorable y la susceptibilidad del cultivar. Existen más de 80 enfermedades causadas por patógenos, registradas en diferentes países. En Brasil, el número exacto de enfermedades del arroz aún no está definido y algunas de ellas, las cuales ocurren en menor escala, no han sido reportadas.

Entre las enfermedades que se presentan en el arroz, el añublo del arroz, causado por *Magnaporthe oryzae*, destaca por la complejidad en la biología del patógeno, caracterizada por la variabilidad natural observada en las poblaciones del patógeno y por la rapidez con que se adapta a una planta hospedante resistente. Los cultivares de arroz genéticamente mejorados para la resistencia a *M. oryzae* sucumben rápidamente a las razas del patógeno, que anteriormente tenían una frecuencia baja. El cultivo de arroz en grandes áreas bajo condiciones de alta presión requiere la inserción de agentes biológicos en el manejo. Los agentes biológicos ejercen múltiples funciones, como promover el crecimiento, inducir resistencia y ejercer una acción antagonista contra los fitopatógenos. Los agentes biológicos, a diferencia de la mayoría de las moléculas de plaguicidas químicos, tienen diferentes modos de acción, con distintas funciones que actúan en sinergia, dificultando la aparición de aislados resistentes en una población de fitopatógenos, además de contribuir con el manejo de la resistencia de las enfermedades a los fungicidas.

Otra enfermedad de importancia económica para el arroz es el añublo de la vaina, causado por *Rhizoctonia solani*, que representa uno de los factores limitantes en la producción de arroz. La dificultad para controlar la enfermedad radica en la capacidad que tiene el patógeno de formar esclerocios, su amplia gama de plantas hospedantes y la falta de cultivares resistentes en el cultivo de arroz. El control de la enfermedad requiere la aplicación de fungicidas foliares,

lo que aumenta el costo de producción, además de causar preocupación ambiental (Prabhu et al 2002; Araújo et al., 2006).

Control biológico y enfermedades del arroz

El uso de agentes de biocontrol puede ser una alternativa viable para hacer más equilibrado el manejo fitosanitario del cultivo de arroz y favorecer la reducción del uso de insumos agroquímicos, principalmente para el control de plagas y enfermedades. Entre los agentes de biocontrol se destaca el hongo del género *Trichoderma*, el cual ha sido utilizado como ingrediente activo en varios productos agrícolas comercializados a nivel mundial (Woo et al., 2014), ya que produce múltiples efectos benéficos en las plantas (Harman et al., 2014), incluyendo la reducción del efecto de varios tipos de estrés abiótico y el biocontrol de enfermedades (Lorito; Woo, 2015).

Estudios de laboratorio y de campo relacionados con *Trichoderma* sp. en diferentes cultivos han demostrado una reducción de los síntomas causados por estreses abióticos, como deficiencia de agua, nutrientes y salinidad (Mastouri et al., 2012; Brotman et al., 2013; Sofó et al., 2014; Fiorentino et al., 2018), así como también, mejoras en el desarrollo de la planta, incremento en la tasa de emergencia de las plántulas, sistema radicular, brote, contenido de clorofila, productividad, tamaño y/o número de flores y/o frutos (Harman et al., 2004; Hermosa et al., 2012; Studholme et al., 2013; Mendoza-Mendoza et al., 2018). En particular, los cambios en el sistema radicular aumentan el área de absorción, favoreciendo la asimilación y translocación de nutrientes, lo que en consecuencia incrementa la biomasa vegetal (Samolski et al., 2012). El efecto promotor del crecimiento de las plantas también se atribuye al papel de *Trichoderma* sp. Sobre la solubilización de fosfatos y micronutrientes (Altomare et al., 1999), mediada por la liberación de sideróforos y metabolitos secundarios (Vinale et al., 2008; Spaepen, 2015), o por cambios en el contenido de etileno y auxina (Hermosa et al., 2013; Contreras-Cornejo et al., 2015) que estimulan el desarrollo de las plantas.

Como agente de control biológico, *Trichoderma* sp. produce una serie de metabolitos secundarios, parasita a otros hongos, compite con otros agentes fitopatógenos habitantes del suelo por el espacio y por los exudados liberados por las semillas y las raíces, pero también inhibe o degrada las pectinasas y otras enzimas, que, o bien son componentes esenciales de la pared celular de los hongos fitopatógenos o son compuestos importantes para inducir resistencia en las plantas (Shoresh et al., 2005; Vinale et al., 2008). La información adicional sobre los mecanismos de acción de *Trichoderma* sp. sobre los hongos fitopatógenos puede ser revisada en el Capítulo 4. En el control de enfermedades del arroz, el uso de *Trichoderma* spp. como agente biológico se ha mostrado eficiente, especialmente dentro de un programa de manejo integrado de enfermedades.

Control biológico del añublo del arroz

En Brasil, se han realizado estudios en Embrapa Arroz y Frijol con el fin de caracterizar la interacción de *Trichoderma asperellum* y *M. oryzae*, en condiciones de laboratorio e invernadero. En condiciones de laboratorio, se demostró la producción de metabolitos volátiles y no volátiles y su termoestabilidad, además de la inhibición del crecimiento micelial y de la germinación conidial y formación de apresorios, la actividad de la quitinasa (CHI), β 1-3 glucanasa (GLU) y proteasa (PRO), durante el cultivo conjunto de *T. asperellum* y *M. oryzae*, así como con cultivo de *T. asperellum* que contenía la pared celular de *M. oryzae* como sustrato. *T. asperellum* mostró potencial e inhibición del crecimiento micelial de *M. oryzae*.

La inhibición de la germinación de los conidios de *M. oryzae* puestos en contacto con conidios de *T. asperellum* fue verificada después de 4 a 6 horas (Sousa, 2018). Nguyen et al. (2016) encontraron que la germinación de esporas y la formación de apresorios fueron suprimidas totalmente con el uso del extracto fermentado de *Trichoderma* sp. aislado H921. Los mismos autores sugirieron que el extracto tiene algunas sustancias antifúngicas que podrían ser candidatos promisorios para el control del añublo de la hoja de arroz.

En condiciones de invernadero, en plantas de arroz del cultivar BRS-Primavera, se evaluó la supresión del añublo del arroz en dos experimentos: 1) aplicación simultánea de *M. oryzae* (suspensión de conidios) y la mezcla de cada uno de los aislados de *T. asperellum* UfraTO6, UfraTO9, UfraT12 y UfraT52 (suspensión de conidios o fermentados filtrados) y 2) aplicación curativa de la misma mezcla de aislados de *T. asperellum*. La aplicación de los aislamientos de *T. asperellum* UfraTO6, UfraTO9, UfraT12 y UfraT52, junto con la inoculación del patógeno, tanto en la suspensión de conidios como en el filtrado de cada aislamiento, fueron eficientes en suprimir el desarrollo del añublo de la hoja, diferenciándose significativamente al compararlos con el tratamiento testigo. La suspensión de conidios del aislado UfraT52 y el filtrado del aislado UfraT12 redujeron la severidad del añublo de la hoja en 94,7 y 93,5%, respectivamente. Al evaluar el control del añublo de la hoja en aplicación curativa, los aislados redujeron la severidad de la enfermedad, observándose la mayor reducción cuando las plantas fueron tratadas con el aislado UfraTO9 a las 24 y 48 h después de la inoculación de *M. oryzae*.

Desde el punto de vista bioquímico, al evaluar *T. asperellum* cultivado junto con *M. oryzae*, se detectó el aumento de la actividad de β -1,3-Glucanasa (GLU) y la disminución de la quitinasa (CHI). La mayor actividad de GLU y CHI se verificó a las 24h, cuando se cultivó *T. asperellum* en medio de cultivo junto con la pared celular del patógeno. Cuando *T. asperellum* y *M. oryzae* fueron transferidos simultáneamente al crecimiento en cultivo conjunto, la mayor actividad de GLU se observó a las 48 h, mientras que después de 72 h, todos los aislados mostraron una baja actividad enzimática de CHI. Los resultados *in vitro* evidenciaron el potencial de *T. asperellum* para competir, producir toxinas y enzimas líticas, frente a *M. oryzae*.

Trichoderma spp. producen una amplia variedad de metabolitos secundarios de bajo peso molecular que juegan un papel importante en la señalización durante la interacción con otros microorganismos (Vinale et al., 2008; Lorito et al., 2010; Mukherjee et al. 2012). Un paso importante en la investigación con *Trichoderma* spp. será la identificación de compuestos capaces de inhibir el crecimiento micelial, la germinación de conidios y la formación de apresorios en *M. oryzae*.

Además del control del añublo de la hoja, los autores Silva et al. (2012) y França et al. (2015) encontraron que los aislamientos de *T. asperellum* fueron eficientes para controlar el tizón de la vaina en invernaderos y en campo.

Control biológico del añublo de la vaina

Estudios realizados por la Universidad Federal Rural de la Amazonia (UFRA) en los que se se evaluó el tratamiento de esclerocios de *R. solani* con los aislados de *T. asperellum* UfraTO6, UfraTO9, UfraT12 y UfraT52, demostraron la eficiencia en la reducción del crecimiento micelial del patógeno, sin embargo, *T. asperellum* no inhibió la germinación de los esclerocios. Los aislados de *T. asperellum* evaluados se consideraron altamente antagónicos, ya que redujeron el crecimiento micelial de *R. solani* hasta en un 75% por antagonismo directo y en un 35% por la producción de compuestos volátiles.

Al evaluar los sistemas de siembra en condiciones de campo se encontró que las plantas de arroz tratadas con una mezcla de los aislados de *T. asperellum* UfraTO6, UfraTO9, UfraT12 y UfraT52 mostraron mayor productividad en experimentos realizados con siembra directa y con trasplante. En el experimento realizado con siembra directa, el rendimiento fue mayor en el tratamiento con la mezcla de los cuatro aislados de *T. asperellum*, en comparación con los demás tratamientos, proporcionando un incremento de 34,3 % en el peso de 100 granos y de 41,4 % en el rendimiento de arroz con relación al tratamiento testigo. En el experimento con trasplante hubo un incremento en el tratamiento con la mezcla de los cuatro aislados de *T. asperellum* solo en relación con el testigo, siendo 18,5% en peso de 100 granos y 25,9% en la productividad. Estos datos demuestran el potencial de usar *T. asperellum* en el control biológico del añublo de la vaina causado por *R. solani*.

Promoción del crecimiento en plantas de arroz

De acuerdo con la información disponible, *Trichoderma* spp. no son microorganismos endófitos frecuentemente asociados a las plantas de arroz. Aun así, se observa que, al interactuar con las plantas de arroz, existe una comunicación multicelular entre raíces y brotes, mediante la liberación de auxinas, péptidos, metabolitos volátiles y no volátiles, que favorecen la ramificación de la raíz y aumentan la absorción de nutrientes, aumentando el crecimiento y la producción de las plantas.

Investigaciones científicas sobre el rol de *Trichoderma* spp. como promotores del crecimiento del arroz fueron iniciadas en 2008 con la caracterización de 120 aislados del banco de aislados fúngicos de la UFRA. Los aislados fueron colectados en la Base de Petrobras en Urucu, municipio de Coari, Estado de Amazonas, en áreas nativas y áreas intervenidas para la explotación petrolera, en tierra firme. Durante la caracterización *in vitro* de esta colección, se destacaron cuatro aislados que fueron identificados como productores de fosfatasa, celulasa y AIA, en condiciones de laboratorio. En pruebas realizadas en condiciones de invernadero, las plantas de arroz, sembradas en macetas y tratadas con los aislados UfraT06, UfraT09, UfraT12, UfraT52, mostraron un incremento del 61% y 33% en la biomasa aérea y radical, respectivamente (Silva et al. 2012). Posteriormente, Sousa (2018) identificó los aislamientos como *T. asperellum*.

Con el fin de verificar los efectos de estos aislados seleccionados en condiciones de invernadero, França et al. (2015) realizaron dos ensayos en condiciones de tierras bajas tropicales inundadas naturalmente, durante dos temporadas consecutivas, uno en sistema de labranza cero (E1) y otro en sistema de trasplante (E2), utilizando el cultivar de arroz BRS Tropical. En E1, las semillas de arroz fueron tratadas con una mezcla de los aislados UfraT06, UfraT09, UfraT12, UfraT52, seguido de dos aplicaciones foliares. El uso de la mezcla de aislados de *T. asperellum* promovió un incremento del 13% en la longitud de las panículas, 46% en la masa de granos por panícula, 52% en el peso de 100 granos y 71% en la productividad. En el ensayo E2, las plantas que fueron asperjadas con la mezcla de los cuatro aislados mostraron un incremento en los parámetros de longitud de panícula de 11% y de 38% en el número de granos por panoja, 40% en el peso de semillas por panícula, 23% en el peso de 100 granos y 35% en productividad. Por lo tanto, se verificó que la mezcla de aislamientos de *T. asperellum* fue eficiente en el aumento de la productividad del arroz en llanuras aluviales tropicales cuando fue aplicado a través del tratamiento de semillas, seguido de aplicaciones foliares y puede constituir una alternativa para la producción orgánica y para la reducción del uso de insumos químicos.

Cambios histológicos y bioquímicos

La caracterización de los cambios histológicos y bioquímicos resultantes de las interacciones entre *Trichoderma* sp y las plantas de arroz es importante para comprender los mecanismos y procesos involucrados en la interacción entre el microorganismo y la planta hospedante (Rêgo et al., 2014). *Trichoderma* spp. promueven cambios en las raíces de las plantas que provocan respuestas fisiológicas positivas y que pueden estar asociadas con cambios en las vías de señalización de fitohormonas, como el ácido indol-3-acético (IAA), lo que resulta en aumentos en la superficie, el número de raíces y pelos absorbentes. Mantelin; Touraine

(2004) sugieren que el incremento en el sistema radicular inducido por *T. asperellum* ocurre debido al aumento en la translocación de iones por estimulación de la enzima ATPasa y la bomba de protones. Las ganancias registradas en raíces de arroz, inducidas por el tratamiento con *T. asperellum*, son relevantes para los sistemas de producción de arroz de secano, ya que, en este sistema de cultivo, el desarrollo inicial de la planta es lento. Se cree que esta limitación es consecuencia de la baja eficiencia en la absorción de nitrógeno, en forma de NO^- y en forma de NH^+ la eficiencia de absorción es mayor (Araújo, 2004). El nitrógeno influye en la formación de raíces en los tejidos meristemáticos de la zona de elongación de la raíz (Chen et al., 2013). Rego et al. (2014) identificaron y describieron los cambios morfoanatómicos en raíces de arroz cuando se trataron con una mezcla de aislamientos de *T. asperellum* UfraT06, UfraT09, UfraT12 y UfraT52. El incremento en longitud de raíz y peso seco fue de 57% y 56%, respectivamente, y el incremento en el diámetro de la raíz se inició a partir del día 15 después de la siembra, alcanzando un incremento de 30% en el día 21. Se verificó un aumento en el diámetro del cilindro vascular, en las áreas de lagunas del aerénquima, en el espesor del endodermo y exodermo, en los vasos conductores del protoxilema y en los elementos del vaso del metaxilema.

Nascente et al. (2017) evaluaron la aplicación de rizobacterias y mezcla de aislamientos de *T. asperellum* sobre arroz de secano en el cultivar BRS Primavera CL, y encontraron que las plantas de arroz tratadas con rizobacterias y los aislamientos de *T. asperellum*, Ufra T06, UfraT09, UfraT12 y UfraT52 mostraron, en promedio, los valores más altos de tasa fotosintética y biomasa de materia seca del brote, en comparación con el tratamiento de control.

Modulación de la expresión génica en plantas de arroz por *T. asperellum*

La interacción entre las plantas y *Trichoderma* sp. da como resultado una rápida inducción sistémica de genes relacionados con la defensa (Contreras-Cornejo et al., 2011; Salas-Marina et al., 2011). Durante la interacción benéfica *Trichoderma*-planta, la señalización está constituida por la expresión de genes relacionados con las vías de defensa del ácido jasmónico (JA)/etileno (ET) y/o ácido salicílico (SA) que pueden superponerse, dependiendo de la especie y concentración del aislado, así como de la etapa de desarrollo de la planta hospedante y también la duración de la interacción (Hermosa et al., 2012). Para el arroz, muchos autores han demostrado que los agentes biológicos, como las rizobacterias, pueden activar la respuesta de defensa, a través de vías de señalización hormonal y actividad de proteínas relacionadas con el estrés (Vleeschauwer et al., 2006, 2009; Chithrashree et al., 2011; Sousa et al., 2018).

Sin embargo, la comprensión de los mecanismos de defensa resultantes de la inducción de resistencia a enfermedades en arroz es aún incipiente (Vleeschauwer et al., 2009; Balmer

et al., 2013). Los autores encontraron que las plantas de arroz tratadas con *T. asperellum* + *M. oryzae* mostraron un aumento en la expresión del gen *LOX-RLL*, acompañado de una reducción en la severidad del añublo de la hoja, lo que indica que las vías inducidas por este gen conducen a un aumento de los mecanismos de defensa en plantas de arroz contra *M. oryzae*. El gen *LOX-RLL* está asociado principalmente con la vía del JA. El agente de biocontrol *T. asperellum* es referido en la literatura como un modulador de la expresión de genes de defensa, durante la interacción con una amplia gama de especies hospedantes, incluidas plantas monocotiledóneas (Contreras-Cornejo et al., 2011; Salas-Marina et al., 2011; Morán-Díez et al., 2009; Sharma et al., 2017).

Asociación de *T. asperellum* con silicato de calcio y magnesio y rizobacterias

En el biocontrol de enfermedades, los agentes de control biológico asociados a la aplicación de silicio actúan en diferentes mecanismos de resistencia a patógenos. Los hongos promotores del crecimiento del género *Trichoderma* activan mecanismos responsables de la competencia por nutrientes y antibiosis a fitopatógenos, a través de la producción de sustancias antimicrobianas, como fitoalexinas y proteínas relacionadas con la patogénesis (PRP) (Brotman et al., 2010; Ramamoorthy et al., 2001), lo que resulta en la inducción de resistencia sistémica (SRI) (Van Loon; Pieterse, 2006; Van Loon, 2007). El silicio ha sido considerado un elemento eficaz para la protección de las plantas contra plagas y enfermedades en muchas especies, incluido el arroz (Prabhu et al., 2001). Hasta el momento, los resultados indican que su efecto protector proviene de la absorción radicular del ácido monosilícico y la deposición en forma de sílice amorfa en la pared celular de las plantas de arroz (Yoshida, 1965).

Sousa et al. (2018) encontraron que la severidad del añublo de la hoja fue menor en el tratamiento consistente en semillas de arroz microbiolizadas con una mezcla de los aislados de *T. asperellum* UfraTO6, UfraTO9, UfraT12 y UfraT52, seguido de la aspersión foliar con *Pseudomonas fluorescens*, aislado BRM 32111 El ensayo se instaló en suelo previamente fertilizado con 2,0 t SiCaMg.ha⁻¹. En la literatura existen algunos reportes sobre el rol del silicio y los agentes de biocontrol en el sistema de defensa bioquímica de las plantas de arroz (Rodrigues; Datnoff, 2005; Silva et al., 2011; Datnoff, 2012). Los tratamientos que contenían plantas tratadas con una mezcla de *T. asperellum* y fertilizadas antes de la siembra con 2,0 t SiCaMg.ha⁻¹ mostraron un aumento en la actividad de CHI, GLU, POX (peroxidasa), FAL (fenilalanina amoniaco liasa) y en el contenido de AS, incluso en ausencia de *M. oryzae* (Cortes et al., 2015), corroborando los resultados de Cruz et al. (2013), quienes observaron un aumento de la actividad enzimática de FAL, CHI, GLU y polifenoloxidasas en plantas de soja fertilizadas con silicato de calcio, en ausencia de *Phakopsora pachyrhizi*. Después de 48 horas

de exposición a *M. oryzae*, se observó el efecto del silicio sobre el aumento de la actividad de CHI y GLU, al ser aplicado en combinación con agentes de biocontrol.

Se verificó un aumento significativo de materia seca de la raíz (194%) y hoja (189%) en plantas de arroz tratadas tanto con fertilización con silicatos y bioagentes en comparación con las plantas de control.

De acuerdo con los autores, con el uso combinado de microorganismos y la fertilización a base de silicato de calcio y magnesio se verificó una reducción en la severidad del añublo en hojas y panículas en condiciones de campo, además de una reducción en la incidencia del añublo en panículas, un aumento en el crecimiento en biomasa, número de macollas y en la productividad de arroz (Souza, 2018).

Consideraciones finales

El uso de agentes de biocontrol, especialmente *T. asperellum*, muestra un potencial de uso en el cultivo de arroz sembrado tanto bajo sistemas de riego, bajo inundación y en seco. Los datos de investigaciones realizadas en el Brasil demuestran su efecto benéfico en el manejo de enfermedades como el añublo (*M. oryzae*) y el tizón de la vaina (*R. solani*), por antagonismo y por inducción de resistencia, además de promover el crecimiento y aumentar la productividad en el cultivo de arroz.

Además, los estudios con la combinación de *T. asperellum* y la fertilización con silicato de calcio y magnesio han mostrado resultados prometedores en diferentes condiciones de cultivo, lo que también puede ser una posibilidad para mejorar el manejo de la enfermedad.

Esclarecer el papel benéfico que *Trichoderma* spp. ejerce en las interacciones entre plantas y patógenos es la desafiante misión de la investigación científica. Por lo tanto, las investigaciones deben continuar con el objetivo de dilucidar la compleja interacción entre la planta de arroz y *Trichoderma* spp., que resulta en la promoción del crecimiento, la supresión de enfermedades, la inducción de resistencia y el aumento del potencial productivo.

Referencias

- ALTMORE, 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 perflhos 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](https://doi.org/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](https://doi.org/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](https://doi.org/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](https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2011.06.010).
- CONTRERAS-CORNEJO, H. A.; LÓPEZ-UCIO, J. S.; MÉNDEZ-BRAVO, A.; MACÍAS-RODRÍGUEZ, L.; RAMOS-VEGA, M.; GUEVARA-GARCÍA, Á. A.; LÓPEZ-UCIO, 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](https://doi.org/10.1094/MPMI-01-15-0005-R). CONTRERAS-CORNEJO, H. A.; MACÍAS-RODRÍGUEZ, L.; BELTRÁN-PENA, E.; HERRERA-ESTRELLA, A.; LÓPEZ-UCIO, 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](https://doi.org/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 silicone on the activity of defense enzymes in the soybean-*Phakopsora pachyrhizii* 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](https://doi.org/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](https://doi.org/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](https://doi.org/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: 10.2436/20.1501.01.181.
- 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.; MIYAZAK, 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.; BJÖRKMAN, 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 endopolylacturonase 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; LANNA, 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 translome 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.; LORITTO, 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.