



**MECANISMOS BIOQUÍMICOS E FISIOLÓGICOS NA CULTURA DA
MANDIOCA (*Manihot esculenta* Crantz) SUBMETIDA A DIFERENTES
INDUTORES DE RESISTÊNCIA**

MARIA DO BOM CONSELHO LACERDA MEDEIROS

GARANHUNS - PE

JULHO/2017



**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
UNIDADE ACADÊMICA DE GARANHUNS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM PRODUÇÃO AGRÍCOLA**

**MECANISMOS BIOQUÍMICOS E FISIOLÓGICOS NA CULTURA DA
MANDIOCA (*Manihot esculenta* Crantz) SUBMETIDA A DIFERENTES
INDUTORES DE RESISTÊNCIA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Produção Agrícola da Unidade Acadêmica de Garanhuns, Universidade Federal Rural de Pernambuco, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Produção Agrícola.

**MARIA DO BOM CONSELHO LACERDA
MEDEIROS**

Orientadora: Keila Aparecida Moreira

Co-orientadora: Erika Valente de Medeiros

GARANHUNS

JULHO/2017

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP) Sistema Integrado de
Bibliotecas da UFRPE
Biblioteca Ariano Suassuna, Garanhuns - PE, Brasil

M488m Medeiros, Maria do Bom Conselho Lacerda

Mecanismos bioquímicos e fisiológicos na cultura da
mandioca (*Manihot esculenta* Crantz) submetida a
diferentes indutores de resistência / Maria do Bom
Conselho Lacerda
Medeiros. - 2017.

80 f.

Orientadora: Keila Aparecida Moreira
Co-orientadora: Erika Valente de Medeiros
Dissertação (Mestrado em Produção Agrícola)
Universidade Federal Rural de Pernambuco,
Programa de Pós-Graduação em Produção
Agrícola, Garanhuns, BR - PE, 2017.
Inclui referências

**MECANISMOS BIOQUÍMICOS E FISIOLÓGICOS NA CULTURA DA
MANDIOCA (*Manihot Esculenta* Crantz) SUBMETIDA A DIFERENTES
INDUTORES DE RESISTÊNCIA**

MARIA DO BOM CONSELHO LACERDA MEDEIROS

Data da defesa: 28/07/2017

COMISSÃO EXAMINADORA

MEMBROS TITULARES

Keila Aparecida Moreira – Orientadora

Unidade Acadêmica de Garanhuns - Universidade Federal Rural de Pernambuco

Josabete Salgueiro Bezerra de Carvalho

Unidade Acadêmica de Garanhuns - Universidade Federal Rural de Pernambuco

João Tiago Correia Oliveira

Universidade Federal Rural de Pernambuco – (Bolsista DCR – FACEPE/CNPq)

"Decidi há muito tempo não caminhar à sombra de alguém. Se eu fracassar ou obtiver sucesso, terei vivido acreditando em mim".

Whitney Houston

Aos meus pais Francisco e Sebastiana,
pela sábia lição de vida, amor, respeito,
simplicidade e confiança depositados em mim
em todos os momentos da minha vida e pelo
companheirismo inabalável.

Dedico

AGRADECIMENTOS

À Deus, por ser essencial em minha vida, autor do meu destino, pela possibilidade em conceder esta vitória.

Aos meus pais, Francisco Medeiros e Sebastiana Medeiros por constituírem a fonte de amor que alimenta a minha vida, motivando cada dia dessa caminhada, por seus exemplos de caráter, confiança e simplicidade.

À toda a minha família que estiveram comigo em todos os momentos durante essa jornada, especialmente Francinete, Francilene, Vanilton e Regiane pelas infindáveis colaborações, e por tornarem essa conquista tão recompensadora.

Ao meu noivo Fabio Duarte, pela paciência, amor e apoio em todos os momentos e por todo o incentivo para concluir esta etapa em minha vida.

A minha orientadora Prof.^a Dr.^a. Keila Aparecida Moreira, pela oportunidade em desenvolver esta pesquisa, aprendizagem acadêmica, incentivo e acima de tudo pela confiança, amizade e paciência.

A minha Co-orientadora Prof.^a Dr.^a. Erika Valente de Medeiros por sua inesgotável fonte de apoio concernentes à estatística e conhecimentos fitopatológicos.

A Prof.^a Dr.^a. Josabete Salgueiro Bezerra de Carvalho, pela preponderante contribuição nas avaliações fisiológicas durante a condução do experimento.

Aos meus amigos do grupo “Sistema Agroflorestal”, Jamille, Jane, Reynaldo, Ravena, Adriano, João, Gélia e Charles, por todos os momentos prazerosos e cheio de risos.

Aos meus admiráveis amigos do laboratório, em especial Alana, Anna Carolina, Natalia, Osmar, Jonatas, Allan, Alexandre, Renan, Marcos, Pablo, William, Rodrigo, Tiago e Aline, obrigada por todas as contribuições e por tornar os momentos no laboratório de maior alegria e aprendizagem.

Aos meus amigos Argemiro e Adriano que foram companheiros de apartamento durante essa jornada, obrigada pelo companheirismo inexorável, compreensão e alegrias compartilhadas.

A Wellington Leal e Alana Emilia, por tornarem meus dias mais coloridos, por acreditarem em mim e nunca me deixar esquecer o quanto é valioso amor próprio, amo vocês.

A Jessica Moraes, obrigada por sua paciência na transferência de conhecimento, principalmente nas práticas em laboratório.

Em especial a Alana, Gean, Wellington, Anderson, Maciel e Neide pela grandiosa contribuição durante a condução do experimento, só pessoas queridas e especiais como vocês são capazes de tanta disponibilidade.

A Lucia Ferreira e sua família, que se tornaram tão especial em minha vida, proporcionando amor de mãe quando mais necessitava, serei eternamente grata pelo o carinho de vocês.

A Jéssica Oliveira e sua família, por todo o apoio, receptibilidade e carinho que tanto recebi durante minha estadia em Pernambuco.

Aos meus colegas do Mestrado, por todo o convívio de aprendizagem, tornando os momentos mais felizes, apesar das dificuldades enfrentadas.

À Universidade Federal Rural de Pernambuco. Aos Docentes e demais profissionais.

À coleção de culturas de fungos fitopatogênicos, "Prof. Maria Menezes" – CMM, por disponibilizar o *Scytalidium lignicola* CMM 1098, utilizado na pesquisa.

Ao Programa de Pós-graduação em Produção Agrícola da Universidade Federal Rural de Pernambuco, pela oportunidade, confiança e aos méritos alcançados durante esse período acadêmico.

À Coordenação de Aperfeiçoamento Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo o apoio financeiro, bolsa de estudo, a qual tornou possível a concretização desta pesquisa.

A todos que colaboraram direto ou indiretamente para a realização deste trabalho, assim foi possível a concretização de mais um sonho.

A todos MUITO OBRIGADA!

RESUMO

A mandioca (*Manihot esculenta* Crantz), é uma planta dicotiledônea, arbustiva, de crescimento perene e pertencente à família Euphorbiaceae, apresenta característica de consumo familiar e sua produção nacional se concentra cerca de 37% na região Nordeste, onde é voltada para a produção artesanal de farinha. Entre os principais fungos causadores de podridões em mandioca, se destaca o *Scytalidium lignicola*, que pode ser controlado através da indução de resistência pelo uso de produtos bióticos ou abióticos. As enzimas envolvidas nos mecanismos de defesa das plantas contra fitopatógenos envolvem alterações metabólicas que estão correlacionadas com mudanças nas suas atividades, como nos metabolismos primário e secundário. O objetivo do presente estudo foi avaliar o desenvolvimento da podridão radicular da mandioca causada por *Scytalidium lignicola*, após a aplicação de indutores de resistência abióticos nas plantas verificando a influência das atividades enzimáticas e fisiológicas. O experimento foi conduzido em casa de vegetação na Universidade Federal Rural de Pernambuco, Unidade Acadêmica de Garanhuns. Foi utilizado o Delineamento Inteiramente Casualizado (DIC), distribuído em esquema fatorial (5x4), sendo cinco tratamentos: Ácido Salicílico; quitosana; ácido amino butírico (BABA); acibenzolar-S-metil (BION®) e água destilada como tratamento controle, com quatro períodos de coleta e três repetições. Foi avaliada a Severidade da podridão radicular da mandioca na parte aérea e raiz em uma escala de porcentagem de 0-100% de sintomas, assim como os parâmetros bioquímicos com as principais enzimas oxidativas catalase; polifenoloxidase; peroxidase; β -1,3-glucanase; protease; fenilalanina amônia liase e proteína total e os parâmetros fisiológicos, como: condutância estomática; clorofila a,b e total; massa fresca da parte aérea; massa fresca da raiz; massa seca da parte aérea; massa seca da raiz; diâmetro do caule; altura da planta; número de folhas por planta; área foliar; número de raízes por planta e comprimento da raiz. Os resultados foram submetidos a análise de variância (ANOVA) comparado com o teste de Tukey ao nível de 5% de probabilidade ($p < 0,05$), empregando o software estatístico Sisvar. O tempo de estresse patogênico influenciou os mecanismos bioquímicos e fisiológicos para as plantas aos noventa dias afetado pela severidade da podridão radicular através do fungo patogênico *Scytalidium lignicola*. Constatou-se uma redução na severidade dos sintomas da podridão radicular da mandioca avaliada na raiz e parte aérea das plantas quando são tratadas com indutores de resistência abióticos acibenzolar-S-metil (BION).

Palavras-chave: Podridão radicular, *Scytalidium lignicola*, enzimas oxidativas, desenvolvimento vegetativo.

ABSTRACT

Cassava (*Manihot esculenta* Crantz) is a cultivated dicotyledonous plant with perennial growth and belongs to the family Euphorbiaceae. It has a characteristic of family consumption and its national production is concentrated around 37% in the Northeast, where it is focused on artisanal production of flour. Among the main fungi causing deterioration in cassava plants, stands out *Scytalidium lignicola*, which can be controlled by the induction of resistance by the use of biotic or abiotic products. The enzymes involved in plant defense mechanisms against phytopathogens involve metabolic alterations that are correlated with changes in their activities, such as in primary and secondary metabolisms. The objective of the present study was to evaluate the development of root rot of cassava caused by *Scytalidium lignicola* after the application of abiotic resistance inducers in plants, verifying the influence of enzymatic and physiological activities. The experiment was conducted in a greenhouse at the Federal Rural University of Pernambuco, Garanhuns Academic Unit. A completely randomized design (CRD) was used, distributed in a factorial scheme (5x4), with five treatments: Salicylic Acid; Chitosan; Amino butyric acid (BABA); Acibenzolar-S-methyl (Bion[®]) and distilled water as a control treatment, with four collection periods and three replicates. The severity of root rot of cassava in the aerial part and root was evaluated in a percentage scale of 0-100% of symptoms, as well as the biochemical parameters with the main catalase oxidative enzymes; polyphenoloxidase; peroxidase; β -1,3 glucanase; protease; phenylalanine ammonia lyase and total protein and the physiological parameters, such as: stomatal conductance; chlorophyll a, b and total; fresh mass of aerial part; fresh root mass; dry mass of aerial part; root dry mass; stem diameter; plant height; number of leaves per plant; leaf area; number of roots per plant and root length. The results were submitted to analysis of variance (ANOVA) compared to the Tukey test at the 5% probability level ($p < 0.05$), using statistical software Sisvar. The results were submitted to analysis of variance (ANOVA) compared to the Tukey test at the 5% probability level ($p < 0.05$), using statistical software Sisvar. The pathogenic stress time influenced the biochemical and physiological mechanisms for plants at ninety days affected by the severity of root rot through the pathogenic fungus *Scytalidium lignicola*. A reduction in the severity of root rot symptoms of cassava evaluated in root and aerial parts of plants when treated with acibenzolar-S-methyl (BION) abiotic resistance inducers was observed.

Keywords: Root rot, *Scytalidium lignicola*, oxidative enzymes, vegetative development.

Lista de Figuras

Figura 1. Sintomas da podridão radicular em caules de mandioca cv “Pai Antônio”	20
Figura 2. Conídios de <i>Scytalidium lignicola</i> através de microscopia óptica na concentração $1,6 \times 10^6 \text{ mL}^{-1}$	21
Figura 3. Localização dos estômatos em plantas hipoestomáticas (A) Avaliação da condutância na superfície dorsal das folhas de mandioca (B)	30
Figura 4. Temperatura, precipitação e umidade relativa no Município de Garanhuns – PE registrada no período de julho a dezembro de 2016	31
Figura 5. Plantio de mandioca no município de São João – PE (A); Corte transversal em manivas sadias (B); Plantio das manivas em casa de vegetação (C); Mudanças de mandioca após desbaste (D)	33
Figura 6. Infestação do fungo patogênico no solo (A); Pulverização do fungo patogênico nas folhas de mandioca (B); Condições de câmara úmida para as plantas (C)	34
Figura 7. Avaliação da severidade da parte aérea da mandioca cv. “Pai Antônio”, (SVR (%) aérea), infectadas com <i>Scytalidium lignicola</i> CMM 1098 após aplicação dos indutores de resistência, no decorrer de 90 dias. Ácido salicílico (AS); ácido aminobutírico (BABA); quitosana (Quit); Acibenzolar-S-metil (BION); controle (Cont). Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$). Letras maiúsculas comparam as datas após inoculação do fungo patogênico <i>Scytalidium lignicola</i> . Letras minúsculas comparam os tratamentos dentro de cada coleta	40
Figura 8. Avaliação da severidade nas raízes de mandioca cv. “Pai Antônio”, (SVR (%) raiz), infectadas com <i>Scytalidium lignicola</i> CMM 1098 após aplicação dos indutores de resistência, no decorrer de 90 dias. Ácido salicílico (AS); ácido aminobutírico (BABA); quitosana (Quit); Acibenzolar-S-metil (BION); controle (Cont). Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$)	41
Figura 9. Atividade da Peroxidase (POX) em folhas de mandioca cv. “Pai Antônio”, infectadas com <i>Scytalidium lignicola</i> CMM 1098 após pulverização dos indutores de resistência, no decorrer de 90 dias. Ácido salicílico (AS); ácido aminobutírico (BABA); quitosana (Quit); Acibenzolar-S-metil (BION); controle (Cont). Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$). Letras maiúsculas comparam as datas após inoculação do fungo patogênico <i>Scytalidium lignicola</i> . Letras minúsculas comparam os tratamentos dentro de cada coleta	42

Figura 10. Atividade da catalase (CAT) em folhas de mandioca cv. “Pai Antônio”, infectadas com *Scytalidium lignicola* CMM 1098 após pulverização dos indutores de resistência, no decorrer de 90 dias. Ácido salicílico (AS); ácido aminobutírico (BABA); quitosana (Quit); Acibenzolar-S-metil (BION); controle (Cont). Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$). Letras maiúsculas comparam as datas após inoculação do fungo patogênico *Scytalidium lignicola*. Letras minúsculas comparam os tratamentos dentro de cada coleta44

Figura 11. Atividade da polifenoloxidase (PFO) em folhas de mandioca cv. “Pai Antônio”, infectadas com *Scytalidium lignicola* CMM1098 após pulverização dos indutores de resistência, no decorrer de 90 dias. Ácido salicílico (AS); ácido aminobutírico (BABA); quitosana (Quit); Acibenzolar-S-metil (BION); controle (Cont). Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$). Letras maiúsculas comparam as datas após inoculação do fungo patogênico *Scytalidium lignicola*. Letras minúsculas comparam os tratamentos dentro de cada coleta45

Figura 12. Atividade da β -1,3 glucanase em folhas de mandioca cv. “Pai Antônio”, infectadas com *Scytalidium lignicola* CMM 1098 após pulverização dos indutores de resistência, no decorrer de 90 dias. Ácido salicílico (AS); ácido aminobutírico (BABA); quitosana (Quit); Acibenzolar-S-metil (BION); controle (Cont). Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$). Letras maiúsculas comparam as datas após inoculação do fungo patogênico *Scytalidium lignicola*. Letras minúsculas comparam os tratamentos dentro de cada coleta47

Figura 13. Atividade da fenilalanina amonia liase (FAL) em folhas de mandioca cv. “Pai Antônio”, infectadas com *Scytalidium lignicola* CMM 1098 após pulverização dos indutores de resistência, no decorrer de 90 dias. Ácido salicílico (AS); ácido aminobutírico (BABA); quitosana (Quit); Acibenzolar-S-metil (BION); controle (Cont). Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$). Letras maiúsculas comparam as datas após inoculação do fungo patogênico *Scytalidium lignicola*. Letras minúsculas comparam os tratamentos dentro de cada coleta48

Figura 14. Atividade da protease em folhas de mandioca cv. “Pai Antônio”, infectadas com *Scytalidium lignicola* CMM 1098 após pulverização dos indutores de resistência, no decorrer de 90 dias. Ácido salicílico (AS); ácido aminobutírico (BABA); quitosana (Quit); Acibenzolar-S-metil (BION); controle (Cont). Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$). Letras maiúsculas comparam

as datas após inoculação do fungo patogênico *Scytalidium lignicola*. Letras minúsculas comparam os tratamentos dentro de cada coleta.49

Figura 15. Avaliação de condutância estomática em mandioca cv. “Pai Antônio”, infectadas com *Scytalidium lignicola* CMM 1098 após aplicação dos indutores de resistência, no decorrer de 90 dias. Ácido salicílico (AS); ácido aminobutírico (BABA); quitosana (Quit); Acibenzolar-S-metil (BION); controle (Cont). Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$). Letras maiúsculas comparam as datas após inoculação do fungo patogênico *Scytalidium lignicola*. Letras minúsculas comparam os tratamentos dentro de cada coleta51

Figura 16. Teores de clorofila a em mandioca cv. “Pai Antônio”, infectadas com *Scytalidium lignicola* CMM 1098 após aplicação dos indutores de resistência, no decorrer de 90 dias. Ácido salicílico (AS); ácido aminobutírico (BABA); quitosana (Quit); Acibenzolar-S-metil (BION); controle (Cont). Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$). Letras maiúsculas comparam as datas após inoculação do fungo patogênico *Scytalidium lignicola*. Letras minúsculas comparam os tratamentos dentro de cada coleta.53

Figura 17. Teores de clorofila b em mandioca cv. “Pai Antônio”, infectadas com *Scytalidium lignicola* CMM 1098 após aplicação dos indutores de resistência, no decorrer de 90 dias. Ácido salicílico (AS); ácido aminobutírico (BABA); quitosana (Quit); Acibenzolar-S-metil (BION); controle (Cont). Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$). Letras maiúsculas comparam as datas após inoculação do fungo patogênico *Scytalidium lignicola*. Letras minúsculas comparam os tratamentos dentro de cada coleta.54

Figura 18. Teores de clorofila total em mandioca cv. “Pai Antônio”, infectadas com *Scytalidium lignicola* CMM 1098 após aplicação dos indutores de resistência, no decorrer de 90 dias. Ácido salicílico (AS); ácido aminobutírico (BABA); quitosana (Quit); Acibenzolar-S-metil (BION); controle (Cont). Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$). Letras maiúsculas comparam as datas após inoculação do fungo patogênico *Scytalidium lignicola*. Letras minúsculas comparam os tratamentos dentro de cada coleta.55

Figura 19. Determinação da massa fresca da parte aérea (MFPA) (A) e Massa seca da parte aérea (MSPA) (B) em plantas de mandioca após aplicação de *Scytalidium lignicola* CMM 1098 e pulverização dos indutores de resistência, aos 90 dias. Ácido salicílico (AS); ácido aminobutírico (BABA); quitosana (Quit); Acibenzolar-S-metil (BION); controle (Cont).

Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$).....	56
Figura 20. Determinação da massa fresca da raiz (MFRAIZ) (A) e Massa seca da raiz (MSRAIZ) (B) em plantas de mandioca após aplicação de <i>Scybalidium lignicola</i> CMM 1098 e pulverização dos indutores de resistência, aos 90 dias. Ácido salicílico (AS); ácido aminobutírico (BABA); quitosana (Quit); Acibenzolar-S-metil (BION); controle (Cont). Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$).....	57
Figura 21. Avaliação do diâmetro do caule (A) e Altura das plantas de mandioca (B), após aplicação de <i>Scybalidium lignicola</i> CMM 1098 e pulverização dos indutores de resistência, aos 90 dias. Ácido salicílico (AS); ácido aminobutírico (BABA); Acibenzolar-S-metil (BION); controle (Cont). Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$).....	59
Figura 22. Determinação da área foliar (A) e número de folhas por planta da cultura da mandioca (B) após aplicação de <i>Scybalidium lignicola</i> CMM 1098 e pulverização dos indutores de resistência, aos 90 dias. Ácido salicílico (AS); ácido aminobutírico (BABA); quitosana (Quit); Acibenzolar-S-metil (BION); controle (Cont). Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$).....	60
Figura 23. Avaliação do comprimento da raiz (A) e número de raiz por planta (B), após aplicação de <i>Scybalidium lignicola</i> CMM 1098 e pulverização dos indutores de resistência, aos 90 dias. Ácido salicílico (AS); ácido aminobutírico (BABA); quitosana (Quit); Acibenzolar-S-metil (BION); controle (Cont). Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$)	62

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	16
2. REVISÃO DE LITERATURA	18
2.1 Classificação botânica, morfologia e fisiologia da cultura da Mandioca	18
2.2 Importância socioeconômica	19
2.3 Principais doenças associadas a cultura da mandioca	19
2.4 Enzimas associadas à defesa da planta	21
2.4.1 Peroxidase	21
2.4.2 Catalase	22
2.4.3 Polifenoloxidase	23
2.4.4 Fenilalanina amônia liase	23
2.4.5 β -1,3 Glucanase	23
2.4.6 Protease	24
2.5 Indução de resistência para plantas	24
2.6 Principais mecanismos bioquímicos e fisiológica de defesa das plantas	27
3. MATERIAL E MÉTODOS	30
3.1 Descrição da área de estudo	30
3.2 Obtenção do micro-organismo	31
3.3 Coleta e preparação do solo	31
3.4 Coleta e preparo das manivas	32
3.5 Cultivo em casa de vegetação	33
3.6 Aplicação de indutores	33
3.7 Inoculação do patógeno	34
3.8 Avaliação da doença nas folhas e raízes da cultura da mandioca	35
3.9 Avaliações fisiológicas e bioquímicas	35
3.10 Obtenção dos extratos vegetais	36
3.11 Determinação das atividades enzimáticas	37
3.11.1 Catalase	37
3.11.2 Polifenoloxidase	37
3.11.3 Peroxidase	37
3.11.4 β -1,3-Glucanase	38
3.11.5 Protease	38
3.11.6 Fenilalanina amônia liase	38
3.11.7 Proteína total	39
3.12 Análise estatística	39

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	39
5. CONCLUSÕES	62
REFERÊNCIAS.....	64

1. INTRODUÇÃO

A mandioca (*Manihot esculenta* Crantz), é uma planta dicotiledônea, arbustiva, de crescimento perene e pertencente à família Euphorbiaceae (ÁVILA, 2002). Apresenta uma importante expressão econômica no Brasil e no mundo pelo seu alto valor na alimentação humana, animal e na industrialização, além de sua participação social, sendo responsável pela fonte alimentícia e como geração de renda para a agricultura familiar (SOUZA, 2009; NOTARO et al., 2013).

Diante da necessidade de aumentar a oferta de produtos destinados à alimentação humana, a mandioca vem conquistando lugar de destaque em vários países do mundo, esta cultura apresenta maior crescimento nos países mais pobres, no continente Africano que lidera o ranking mundial de produção (SEAB, 2017). Seguindo outros países asiáticos e americanos (VILPOUX, 2008).

A mandioca e os seus derivados têm como característica de consumo familiar, fazendo parte da dieta da população brasileira, principalmente das pessoas de classes de renda mais baixas (CONAB, 2016). A produção brasileira de raiz de mandioca atingiu 23,71 milhões de toneladas no ano de 2016, porém em 2017, a previsão é de que a safra seja 12,3% inferior, sendo estimada em 20,80 milhões de toneladas, devido à redução da área plantada observada na maioria dos estados brasileiros (IBGE, 2017).

A produção nacional da cultura da mandioca se concentra cerca de 37% na região Nordeste, onde é voltada para a produção artesanal de farinha, enquanto que a mandioca mansa, é diretamente utilizada para alimentação humana (SOUZA, 2009). O estado do Pará assumiu a liderança da produção brasileira da cultura da mandioca (SEAB, 2017), para o estado de Pernambuco, os principais municípios produtores são Araripina, Jucati, São João, Caetés, Jupi e Ipubi (CUENCA; MANDARINO, 2006).

Na região Nordeste, devido um dos mais severos períodos de seca das últimas décadas, grande parte da produção da raiz de mandioca foi comercializada até meados de fevereiro, acarretando altos preços praticados em todo o país (CONAB, 2017). Existe pouco nível tecnológico para a produção desta cultura nesta região, devido a multiplicação de manivas fisiologicamente envelhecidas, proporcionando maior disseminação das doenças (OLIVEIRA e FIORINE, 2006).

As doenças mais importantes da cultura da mandioca são as que afetam a qualidade sanitária do material de plantio, as podridões radiculares e as deteriorações de pós-colheita

(MUNIZ et al., 2006). Dentre essas, a podridão radicular vem se tornando uma das principais doenças nos países produtores, como o Brasil (SERRA et al., 2009). Além de reduzir a produtividade, também afeta a qualidade de raízes colhidas (AFOLABI et al., 2011).

Entre os principais fungos causadores de podridões em mandioca, se destaca o *Scytalidium lignicola* que foi registrado pela primeira vez em Pernambuco em 1994 (LARANJEIRA et al., 1994), seguido do estado do Pará e do estado de Alagoas (CARNAÚBA et al., 2007). No estado de Pernambuco existe predomínio deste fungo patogênico em grande parte das propriedades produtoras de mandioca localizada no município de Caetés (NOTARO et al., 2013).

De acordo com Andrade et al. (2013) o uso de produtos comerciais que induzem resistência vem se tornando bastante relevante no controle de fitopatologias. Vários estudos mostraram que o uso de indutores de resistência externos ativa mecanismos de defesa na maioria das espécies estudadas (OLIVEIRA et al., 2016).

A indução de resistência é definida como a ativação de mecanismos de defesa contra doenças, sendo sistematicamente induzida em plantas pelo uso de produtos bióticos ou abióticos, sem qualquer alteração no genoma da planta, (EDREVA, 2004; BOSTOCK et al., 2014; BERTONCELLI et al., 2016). Os produtos utilizados para indução de resistência nas plantas, como acibenzolar-S-metil, quitosana, ácido aminobutírico, constitui uma alternativa para o manejo integrado de doenças de plantas (ROMEIRO, 2008).

Os mecanismos de defesa das plantas se baseiam em barreiras pré-formadas, antes do contato com o patógeno, e pós-formada, sintetizados em resposta aos patógenos (SCHWAN-ESTRADA et al., 2008). A ativação dessas defesas pode acontecer pela ação de agentes abióticos ou bióticos, sendo eles orgânicos, inorgânicos ou sintéticos, acarretando na indução de mecanismos de resistência (MAZARO et al., 2012).

Os mecanismos bioquímicos de defesa das plantas contra fitopatógenos envolvem alterações metabólicas que estão correlacionadas com mudanças na atividade de enzimas nos metabolismos primário e secundário (ARAUJO; MENEZES, 2009). As plantas apresentam uma resposta direta da interação com patógenos e a produção de EROS, ocorrendo um combate para a desintoxicação da planta, através da sua regulação por enzimas antioxidativas, minimizando o estresse biótico (THIPYAPONG et al., 2004).

De acordo com a crescente importância econômica da mandioca e aliado ao fato da escassez de informações sobre a ocorrência de patógenos causadores de doenças nas regiões produtoras do estado de Pernambuco, o objetivo do presente estudo foi avaliar o

desenvolvimento da mandioca com podridão radicular causada por *Scytalidium lignicola*, após a aplicação de indutores de resistência abióticos nas plantas verificando a influência das atividades enzimáticas e fisiológicas.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1 Classificação botânica, morfologia e fisiologia da cultura da Mandioca

A mandioca (*Manihot esculenta* Crantz) é de extrema importância econômica mundial, pertencente à família Euphorbiaceae. O gênero *Manihot* compreende 98 espécies, das quais *M. esculenta* é o membro mais amplamente cultivado (NASSAR et al., 2008). Originou-se na América do Sul e posteriormente, foi distribuída para regiões tropicais e subtropicais da África e Ásia (BAYOUMI et al., 2010) a diversidade genética desta cultura está relacionada as variações climáticas, geográficas e agrícola a qual é submetida (GAMA et al., 2015).

Por apresentar flores de ambos os sexos na mesma planta, a mandioca é uma espécie monoica, cujas flores femininas são unissexuadas e o transporte de pólen realizado por vespas e abelhas. Outra característica peculiar é a dicogamia protogínica, ou seja, o processo de amadurecimento das flores ocorre em períodos diferentes, realizando, portanto, polinização cruzada (ALLEM, 2002).

A propagação da mandioca ocorre através de manivas, favorecendo o aparecimento e a fixação de diversos cultivares em diferentes regiões, enquanto os plantios comerciais, ou por sementes, são geralmente menos empregadas a campo (SILVA et al., 2015). Segundo Conceição, (1987) existem diferenças em relação ao tipo de raiz desenvolvida frente ao tipo de plantio empregado, em plantas originárias de sementes, as raízes são do tipo axial tuberoso, enquanto que a propagação assexuada gera a forma de raiz mais consumida, do tipo pseudo-fasciculado.

O sistema radicular pode ser classificado de acordo com o teor de compostos cianogênicos, fibras, quantidade de amido e matéria seca, quando consumida *in natura* é conhecida como mandioca de mesa, doce ou mansa, sendo a idade da planta o fator que mais influência tais teores (BORGES et al., 2002; VALLE et al., 2004; FRANCK et al., 2011).

2.2 Importância socioeconômica

Na região Norte e Nordeste, a produção da agricultura de subsistência é destinada à elaboração artesanal de farinha e de outros alimentos regionais, enquanto que nas regiões Sudeste, Sul e Centro-Oeste encontram-se plantios tecnificados que se destinam a atender às demandas das indústrias de farinha e fécula (FIALHO; VIEIRA, 2011).

O Nordeste destaca-se em relação a produção de mandioca por maior área plantada (VILPOUX et al., 2008). A maior parte da produção de mandioca está concentrada principalmente em terras dos pequenos agricultores, onde a inobservância à qualidade fisiológica e sanitária das estacas utilizadas para propagação da cultura acarreta perdas econômicas severas (SILVA et al., 2017).

A raiz da planta por ser o produto de maior interesse comercial e econômico, deve apresentar requisitos atrativos ao consumidor, tais como, ausência de deformações, cor de casca e polpa agradáveis, outros fatores preponderantes é a maior produtividade que está diretamente correlacionada ao número de raízes, comprimento, massa fresca e seca, entre outros (FIGUEREDO et al., 2014).

A mandioca tem um papel importantíssimo na produção agrícola mundial, cultivada em aproximadamente 90 países, dentre estes Nigéria, Tailândia, Indonésia, Congo e o Brasil, sendo destinada em sua maioria para alimentação humana, apesar do baixo valor nutricional, esta cultura apresenta como produto comercial mais vendido, o amido, que pode ser empregado em diversos campos industriais, no Brasil ele ganha destaque na alimentação humana e animal, na indústria têxtil, papelaria e farmacêutica (MORAIS et al., 2014).

Existe muitas variedades de mandioca adaptadas aos diversos ambientes em todo o território nacional. Entretanto os agricultores familiares como os principais produtores de mandioca no país, selecionam suas variedades, de acordo com suas necessidades e a adaptação à região (FUKUDA et al., 2006). Sua produtividade no Brasil é considerada baixa devido seu cultivo por produtores familiares apresentar baixo nível de tecnologias, incluindo manivas para propagação de má qualidade fisiológica e fitossanitária (SILVA et al., 2013).

2.3 Principais doenças associadas a cultura da mandioca

Entre as principais doenças que afetam a mandioca se destaca mancha marrom (*Cercosporidium henningsii* Allesch), mancha branca (*Phaeoramularia manihotis*),

antracnose (*Colletotrichum gloeosporioides*) (MORAIS et al., 2014). Para as doenças causadas por fungos, a que apresenta maior relevância é a podridão radicular, causada por *Phytophthora* spp., *Fusarium solani* (Mart.) e *Scytalidium lignicola* (NOTARO et al., 2013).

O fungo *Scytalidium lignicola* foi descrito como um dos causadores da podridão radicular nas raízes e caules da mandioca (Figura 1), causador também da podridão negra, sendo verificado em diversos estados brasileiros, dentre os quais Pernambuco, Pará e Alagoas em ordem de identificação (LARANJEIRA et al., 1994; TRINDADE et al., 1997; MUNIZ et al., 1999; CARNAÚBA et al., 2007). A podridão radicular é uma das principais doenças que afeta a cultura da mandioca, vem se tornando de alto impacto econômico e social nos principais países produtores como a África (ONYEKA et al., 2005).



Figura 1. Sintomas da podridão radicular em caules de mandioca cv “Pai Antônio”

Fonte: Arquivo Pessoal

A espécie *Scytalidium lignicola* (Figura 2), é um fitopatógeno naturalmente encontrado na microbiota do solo, sendo de difícil controle com produtos químicos, além de apresentar alto custo para os produtores, essas características fazem com que a podridão negra seja de difícil manejo. Além disso, não existem fungicidas registrados no MAPA (Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento) para combater adequadamente esse patógeno (SILVA et al., 2013).



Figura 2. Conídios de *Scytalidium lignicola* através de microscopia óptica na concentração $1,6 \times 10^6 \text{ mL}^{-1}$.

Fonte: Arquivo Pessoal

A podridão radicular da mandioca vem provocando uma queda progressiva na produtividade, além de inutilizar as áreas para plantio ao longo dos ciclos da cultura, esta doença vem sendo responsável por grandes perdas da produção no Nordeste (NOTARO, 2013), preocupando os produtores de mandioca (SERRA et al., 2009), e até o momento não há estratégias de controle eficaz para a podridão radicular (SILVA et al., 2016).

2.4 Enzimas associadas à defesa da planta

As enzimas envolvidas nos mecanismos de defesa das plantas contra fitopatógenos envolvem alterações metabólicas que estão correlacionadas com mudanças nas suas atividades, como nos metabolismos primário e secundário no vegetal. Diante das principais enzimas chaves relacionadas a defesa vegetal se destacam a peroxidase, fenilalanina amônia-liase, catalase, polifenol oxidase, β -1,3 glucanase, protease (STANGARLIN et al., 2011).

As enzimas lutam contra o grupo de espécie reativa de oxigênio (EROS), sendo uma resposta da planta ao estresse abiótico ou biótico (MILLER et al., 2010). Portanto, a desintoxicação de ROS para a sobrevivência celular é um mecanismo das plantas submetidas a condições de estresse (GILL; TUTEJA 2010).

2.4.1 Peroxidase

A enzima peroxidase está presente em células animais e micro-organismos, nos vegetais está diretamente ligada à lignificação dos tecidos, em conjunto com seus

precursores tóxicos que exercem papel importante na relação de resistência em plantas. Esta enzima participa também da rota dos fenilpropanóides, da produção de fitoalexinas e formação de barreiras estruturais. A peroxidase catalisa a oxidação e a eventual polimerização de álcool hidroxicinâmico em presença de peróxido de hidrogênio (H_2O_2), que origina a lignina (ISHIGE et al., 1993).

O papel dessa enzima é a catálise das espécies ativas de oxigênio que podem apresentar ação antimicrobiana, atuando na sinalização incitando a formação de fitoalexinas e no processo de lignificação (RESENDE et al., 2003). Além disso, participa da biossíntese do etileno, e na oxidação de ácido indol acético (AIA) e de compostos fenólicos (CAVALCANTI et al., 2005). O estresse induzido pela alimentação de insetos ou infecção de fungos patogênicos pode proporcionar a síntese de H_2O_2 , devido à explosão oxidativa ocasionada pela ação destes estressores e esta resposta pode ser local ou sistêmica (FÜRSTENBERG-HÄGG et al., 2013).

De acordo com Gómez-Vasquez et al., (2004) a peroxidase têm um papel na deterioração da mandioca durante a pós-colheita. As peroxidases podem ser encontradas em muitas partes da mandioca, tais como raízes, caule, pecíolos e folhas (JONGMEVASNA et al., 2013).

2.4.2 Catalase

A enzima catalase funciona como canal de limpeza do H_2O_2 celular (VAN BREUSEGEM et al., 2001). Portanto o aumento na atividade de catalase resulta na ativação da resistência sistêmica adquirida, devido esta enzima ser a principal via de degradação do H_2O_2 (SIQUEIRA, 2015). Outros autores ressaltam que a catalase apresenta uma função em degradar o peróxido de hidrogênio (H_2O_2) em plantas (APEL; HIRT, 2004).

Esta enzima é bastante utilizada para desintoxicação das células das plantas em condições de estresse, pois elas são responsáveis pela desmutação direta de H_2O_2 em H_2O e O_2 , removendo este peróxido gerado nos peroxissomos por oxidases envolvidas na oxidação de ácidos graxos, fotorespiração e catabolismo de purinas (GILL; TUTEJA, 2010). Este sistema ocorre quando as plantas sofrem estresse principalmente por fungos fitopatogênicos (GAYATRIDEVI et al., 2012). Entretanto, a atividade da catalase depende do tipo de estresse acarretado as plantas, podendo ser abiótico ou biótico (RAMOS et al., 2011).

2.4.3 Polifenoloxidase

A enzima polifenoloxidase (PFO) que participa do grupo das oxirredutases e contém o cobre como grupo prostético, está relacionada à oxidação de compostos fenólicos. Estes compostos são substâncias de produtos secundários que contêm um grupo fenol, ou seja, um grupo hidroxila funcional em um anel aromático, produzidas pelas plantas e que apresentam uma variedade de funções nos vegetais (TAIZ; ZEIGER, 2009).

A enzima polifenoloxidase nas plantas estão distribuídas em toda a sua estrutura, podendo alguns órgãos apresentarem maiores concentrações. O nível pode variar em função da espécie, cultivar ou ambiente, a qual poderá ser induzida ou inibida em algumas plantas por estresse como injúrias, toxicidade de nitrogênio e ataque de patógenos (SANCHEZ et al., 2000).

2.4.4 Fenilalanina amônia liase

A fenilalanina amônia liase (FAL) (E.C. 4.3.1.5) é umas das enzimas do metabolismo secundário mais estudada nas plantas, devido as reações do metabolismo dos compostos fenólicos e estabilidade de preparação para os ensaios enzimáticos. Essa enzima é responsável pela desaminação da L-fenilalanina, transformando-a em ácido *trans*-cinâmico e amônia. Este ácido *trans*-cinâmico pode ser incorporado em muitos diferentes compostos fenólicos (SCHWAN-ESTRADA et al., 2008). A FAL, está diretamente envolvida na síntese de metabolitos ativos, incluindo fenóis, fitoalexinas e lignina, associados aos processos de resistência localizada (CAO et al., 2008).

2.4.5 β -1,3 Glucanase

De acordo com Baysal et al., (2003) a enzima β -1,3-glucanase atua no crescimento e desenvolvimento das plantas, na detoxificação celular e em mecanismos de defesa como lignificação, cicatrização de ferimentos e oxidação de compostos fenólicos.

As enzimas β -1,3-glucanases, quitinases e peroxidases, podem atuar diretamente sobre o patógeno, ou indiretamente, pela indução de resistência no hospedeiro (STANGARLIN et al., 2011; MELO et al., 2016). O aumento na atividade dessa enzima induz resistência envolvido como defesa da planta, onde o conteúdo de proteínas no tecido

vegetal desafiado com um patógeno pode indicar ativação dos mecanismos de defesa (SANTOS, 2013).

2.4.6 Protease

As enzimas proteolíticas desenvolvem diferentes funções fisiológicas complexas e sua importância em conduzir as funções metabólicas e regulatórias essenciais é notória devido à sua ocorrência em todas as formas de organismos vivos (TREMACOLDI, 2008). Inibidores de proteases são proteínas capazes de evitar ou diminuir a atuação de enzimas que degradam proteínas de animais e microbianas e são sintetizadas e armazenadas em sementes e tubérculos, enquanto se desenvolvem como proteção contra predação (MARGIS-PINHEIRO et al., 1999).

2.5 Indução de resistência para plantas

A indução de resistência envolve a ativação de mecanismos de defesa latentes presente nas plantas em resposta ao tratamento com agentes bióticos ou abióticos (BONALDO et al., 2005; CAVALCANTI et al., 2005). No entanto, a resistência induzida no vegetal consiste no aumento da resistência por meio da utilização de agentes externos, como por exemplo os indutores abióticos, sem qualquer alteração no genoma da planta.

Os indutores de resistência podem ativar diretamente as vias de sinalização pela interação com receptores de plantas ou estimular indiretamente, liberando sua parede celular, fragmentos de membrana celular que atuam como eliciadores secundários (SCHUSTER; SCHMOLL, 2010). As plantas possuem um sistema imunológico eficiente e multifacetado, capaz de lidar com a maioria das bactérias, fungos, oomicetos, vírus e nematoides que estão presentes no ambiente (BOLLER; FELIX, 2009).

No que se refere a indução de resistência, ressalta que os mecanismos naturais existentes nos vegetais e que são utilizados para se defenderem do ataque de diversos agentes causadores de doença, esses mecanismos de defesa podem ser explorados pelo homem para o controle de doenças através da aplicação de agentes indutores capazes de produzir uma resposta de defesa nas plantas contra o ataque de fitopatógenos (AGNELLI, 2011).

Dependendo da cultura a ação do indutor de resistência necessita de algum tempo para apresentar resultados na indução da resistência à planta (BARILLI et al., 2010);

SILLERO et al., 2012). Neste caso, é provável que as plantas sejam capazes de produzir uma resposta de imunização após infecção de patógenos, como a resistência sistêmica adquirida (RSA) (GÓMEZ-VÁSQUEZ et al., 2004).

Entre as principais medidas de controle para fungos fitopatógenos, existe os mais agressivos que pode ser adotado como a redução do inóculo inicial, utilizando controle químico (MELO et al., 2016). Outra alternativa promissora é a indução de resistência, a qual ativa mecanismos de defesa latentes da planta (FERNANDES et al., 2013) por meio de elicitores contidos em agentes bióticos ou abióticos (UCHÔA et al., 2014; MELO et al., 2016).

Os mecanismos de defesa são ativados em diferentes partes da planta, se destacando através dos sinais químicos, bioquímico, energético ou de natureza ainda desconhecida, que deve ter sua origem no sítio de indução enviado aos locais mais distantes, formando uma espécie de reação em cadeia, enquanto que o agente indutor é aplicado geralmente na parte aérea da planta (KUC, 1995; ROMEIRO, 2008).

Os diferentes indutores de resistência induzem imunidade nas plantas ligados pelos receptores de micro-organismos conduzindo à ativação de vias de sinalização além de provocar mudanças fisiológicas e bioquímicas no vegetal (MASTOURI et al., 2010; CONTRERAS-CORNEJO et al., 2011). Diversos eliciadores podem induzir sinais de ativação das defesas vegetais, minimizando a presença de patógenos, sendo que dentre os indutores abióticos, os mais comuns utilizados na agricultura são o ácido salicílico (AS), o acibenzolar-S-metil (ASM), o ácido jasmônico (AJ), dentre outros (SOBRINHO et al., 2005; BERTONCELLI, et al., 2015a).

Entre os principais indutores de resistência, se destaca o acibenzolar-S-Metil (ASM, BION®) com uso comum entre alguns produtores agrícolas (CRUZ et al., 2011; MELO et al., 2016), esse indutor interfere nos processos fisiológicos e bioquímicos das plantas, como a produção de fenóis, ativando a resistência sistêmica, o mesmo não possui ação antimicrobiana direta (DEBONA et al., 2009; FURTADO et al., 2010), considerado um indutor de resistência comercial, é um análogo estrutural e funcional do ácido salicílico, capaz de induzir resistência nas plantas contra bactérias, fungos e nematoides (DIETRICH et al., 2005).

A quitosana tem sido relatada como uma das principais alternativas mais segura para controlar fungos fitopatogênicos durante os processos de pré e pós-colheita em culturas agrícolas (BADAWY; RABEA, 2011), apresenta capacidade de induzir mecanismos de

defesa das plantas como um biopolímero antimicrobiano que atua na atividade contra fungos patogênicos (ROMANAZZI et al., 2013). Quando a quitosana induz mecanismos de defesa nas plantas, apresenta atividade indireta, estimulando a produção de espécies reativas de oxigênio, inibe a ação de proteinases, promove lignificação, estimula o acúmulo de proteínas ligadas a patogênese, como a quitinase e β -1,3-glucanase (ALI et al., 2014; LI et al., 2015).

A quitosana apresenta eficiência no controle de fitopatógenos, tanto na ação antimicrobiana como indutora de resistência (KNAAK e FIUZA, 2010). A quitosana é um polímero biodegradável, biocompatível e catiônico (BERGER et al., 2014), pode desempenhar duas funções, a que interfere diretamente no desenvolvimento do patógeno e ativar respostas de defesa no tecido vegetal das plantas (AGRAWAL et al., 2002).

De acordo com Khan et al., (2015), o ácido salicílico (AS) é um composto fenólico natural, que se acumula sob estresse abiótico e biótico, e controla funções fisiológicas e bioquímicas em plantas. O AS é um hormônio vegetal que está envolvido na fotossíntese, condutância estomática e transpiração de plantas (KUHN, 2007), bem como na ativação da RSA e desencadeamento da reação de hipersensibilidade, produção de fitoalexinas e proteínas relacionadas à patogênese (SMITH, et al., 2009). Esse indutor exerce um papel fundamental na formação da resistência sistêmica adquirida local (RSA) e no início da morte celular nos tecidos que cercam os patógenos invasores (LI et al., 2014).

As reações de defesa induzidas pelo o ácido salicílico pode proteger as plantas contra muitos agentes patogênicos classificados com biotróficos, hemibiotróficos e nectrofitos baseado em seu estilo de vida, o que pode prever a resposta das plantas à infecção e as vias de sinalização de hormônio iniciadas pela invasão de patógenos (THALER et al., 2004).

O ácido aminobutírico (BABA) é um composto encontrado na natureza capaz de induzir resistência contra diferentes organismos patogênicos, incluindo fungos, Bactérias, vírus e nematódeos em plantas (QUAGLIA et al., 2011). A resistência por este indutor não é baseada na ativação direta, mas em uma ativação mais rápida e mais forte da reação de defesa induzível quando a planta é exposta ao patógeno (TON et al., 2005). Em geral, as plantas precisam de tempo para ativar a resistência das doenças quando são infectadas por patógenos (YU et al., 2009).

O BABA atua em vários níveis sobre a planta, acondicionando uma velocidade mais rápida e ativação mais forte dos mecanismos de defesa após a exposição ao estresse (JAKAB et al., 2005). Embora muito estudos tenham investigados os mecanismos de resistência da planta intercedida por BABA para o estresse biótico, poucos estudos pesquisaram a função

deste indutor para resistência nas plantas causada por estresse abiótico (MOSTEK et al., 2016).

2.6 Principais mecanismos bioquímicos e fisiológica de defesa das plantas

Após a infecção nas plantas, pode ocorrer um aumento da atividade enzimática que inibe o crescimento de fungos e libera substâncias que induzem a produção de fitoalexinas pelas plantas (KIM; HWANG, 1994). As plantas quando são atacadas por insetos apresentam modificações na parede celular, morte de células, produção de fitoalexinas, acúmulo de proteínas relacionadas à defesa e liberação de substâncias voláteis (PARANIDHARAN et al., 2003).

A indução de resistência ou resistência sistêmica adquirida gera um aumento significativo em rotas metabólicas dos mecanismos envolvidos na defesa, essa indução pode ser produzida tanto por componentes bióticos como por componentes abióticos, na presença de patógenos, sinais bioquímicos são enviados a sítios específicos e conseqüentemente ocorre aumento na indução de enzimas específicas (AGRIOS, 2005; SCHWAN-ESTRADA et al., 2008; MAZARO et al., 2012).

A indução dessas enzimas está relacionada a diversos fatores, tais como infecções microbianas, patogênese por produtos químicos ou agentes ambientais, e suas atividades enzimáticas desempenham papel fundamental na indução da resistência em plantas expostas a patógenos (ALMEIDA et al., 2012). Os mecanismos de defesas podem ser explorados para o controle de doenças através da aplicação de biocontroladores para induzir uma resposta de defesa nas plantas contra o ataque de fitopatógenos (SINGH et al., 2011).

Entre essas enzimas, destaca-se a peroxidase, fenilalanina amônia-liase, β -1,3-glucanase, entre outras (BAYSAL et al., 2003; MACAGNAN et al., 2008), que podem promover a degradação da parede celular de fungos formado por polissacarídeos β -1,3 glucano e quitinase, que são substratos para a β -1,3 glucanase (DURRANT; DONG, 2004; BERTONCELLI et al., 2016).

Quando as plantas são expostas a estresses bióticos e abióticos pode aumentar a produção das espécies reativas de oxigênio. No entanto, a proteção contra estes tóxicos intermediários de oxigênio, as células das plantas e suas organelas, como cloroplastos, mitocôndrias e peroxissomos desenvolvem um sistema de defesa antioxidante. Seus

componentes são as enzimas e outras moléculas não enzimáticas como carotenoides, ácido ascórbico, vitamina E, flavonoides, prolina e glutathione (DAVAR et al., 2013).

Existe alguns mecanismos não-enzimáticos que estão altamente envolvidas no processo de desintoxicação de espécies reativas de oxigênio (ERO) como metabólitos secundários, que são os fenólicos, carotenóides, flavonóides e antocianinas, também algumas enzimas, como catalase, peróxido de hidrogênio e superóxido dismutase, (UARROTA et al., 2014). As plantas protegem suas células e compartimentos celulares dos efeitos citotóxicos das EROs com o auxílio de enzimas antioxidantes como, catalase e peroxidase, são consideradas membros do sistema de defesa oxidante (ZHANG et al., 2010; SANTOS et al., 2013).

De acordo com Miller et al. (2010) o acúmulo de ERO é induzida pela redução da troca gasosa, resultando em acumulação de O₂, limitação de CO₂ e redução da cadeia de transporte de elétrons fotossintéticos durante a fotorrespiração. As EROs causam oxidação de proteínas, inibindo algumas atividades enzimáticas e induzindo proteólise ativa, um dano generalizado ao DNA que é observado sob o estresse oxidativo (GILL; TUTEJA, 2010).

Um processo essencial na desintoxicação de EROs é representado pelo ciclo ascorbato-glutathione (SOFO et al., 2015). Carfagna et al. (2011) ressaltam que este ciclo é sustentado por várias reações enzimáticas, onde assegura taxas adequadas de fotossíntese mesmo sob estresse (PINTO et al., 2013). As plantas desenvolvem estratégias de desintoxicação para lidar com as espécies reativas de oxigênio excessivo e manter o equilíbrio dentro das células (MITTLER et al., 2004).

A atividade das enzimas aumentam principalmente quando são envolvidas na síntese de compostos antimicrobianos, como as proteínas relacionada à patogênese dispostas em plantas para resposta a infecção ou a indução de resistência (AGNELLI, 2011). A maior atividade das enzimas antioxidantes proporciona maior proteção contra o estresse oxidativo nos arbustos que nas árvores em estresse hídrico severo (LIU et al., 2011).

Após a penetração do patógeno no vegetal, ocorre uma formação de vários tipos de estruturas, podendo apresentar maior ou menor sucesso na defesa da planta, constatando uma atividade antifúngica (SIQUEIRA, 2015). Os mecanismos de defesa estruturais físicos impedem a penetração dos patógenos, os bioquímicos inibem o crescimento, criando condições contrárias para o desenvolvimento do patógeno nas plantas (AGNELLI, 2011).

As plantas possuem sistemas de defesa de ação rápida, como antioxidantes não enzimáticos e enzimas antioxidantes para aliviar o dano oxidativo (MITTLER et al., 2011).

Quando o ataque nas plantas é proveniente de patógenos, as mesmas se defendem com mecanismos de forma passiva e induzida, no primeiro mecanismo envolve barreiras estruturais de compostos antimicrobianos que previne a colonização dos tecidos, enquanto, o mecanismo de defesa induzida inclui a resposta de hipersensibilidade, produção de fitoalexinas e proteínas, produção de espécies reativas de oxigênio, lignificação e fortalecimento da parede celular (ALMAGRO et al., 2009).

As plantas possuem mecanismos de resistência natural para defender-se contra organismos patogênicos caracterizados pela capacidade de resistência da planta para diminuir ou evitar o estabelecimento de certas populações de agentes patogênicos (FAROUK; OSMAN, 2011). A resistência em plantas está associada à eficácia do hospedeiro em reconhecer o patógeno através de mecanismos de percepção e transdução de sinais resultando na resistência das plantas aos patógenos (GUZZO et al., 2004).

Existem mecanismos que conferem aclimatação e tolerância às plantas ao estresse e a regulação dos níveis de espécies reativas de oxigênio (EROs), induzidas por diferentes estresses abióticos, como a seca, a salinidade ou o acúmulo de metais pesados (GILL; TUTEJA, 2010). A produção dessas espécies reativas de oxigênio é uma indicação da resposta fisiológica, resistência sistêmica induzida (RSI), em que há produção de diversas enzimas (SINGH et al., 2011). No entanto, as plantas respondem ao ataque de um patógeno através da explosão oxidativa que atuam no reforço da parede celular, formando uma barreira mecânica efetiva na prevenção dos patógenos nos tecidos da planta (SANTOS, 2005).

As determinações de variáveis ecofisiológicas possibilitam a compreensão do comportamento vegetativo das plantas, assim como o seu desempenho pontual em relação às respostas aos tratamentos impostos. De acordo Taiz e Zeiger (2013), o suprimento inadequado dos elementos essenciais às plantas causa distúrbios nos processos metabólicos o que resulta em funcionamento anormal.

O comportamento fisiológico das plantas sofre alterações através das variáveis ambientais e são refletidas nos estômatos presentes nas folhas. Os estômatos são a porta de entrada para o dióxido de carbono (CO_2) e troca de vapor de H_2O em nível de folha, regulando assim, troca de energia entre a biosfera e a atmosfera, sendo susceptível de ser alterada, não só pelas mudanças climáticas e elevadas condições de CO_2 , mas também durante eventos de perturbações como o fogo e herbivoria (SCHAFER, 2011).

A maioria das cultivares de mandioca são hipoestomáticas, com numerosos estômatos na superfície dorsal da folha (Figura 3). O desenvolvimento de cultivares com um

número maior de estômatos na superfície adaxial das folhas pode reduzir a sensibilidade à umidade ambiente, levando a uma maior absorção de CO₂ durante um período de tempo mais longo (EL-SHARKAWY et al.,1989).

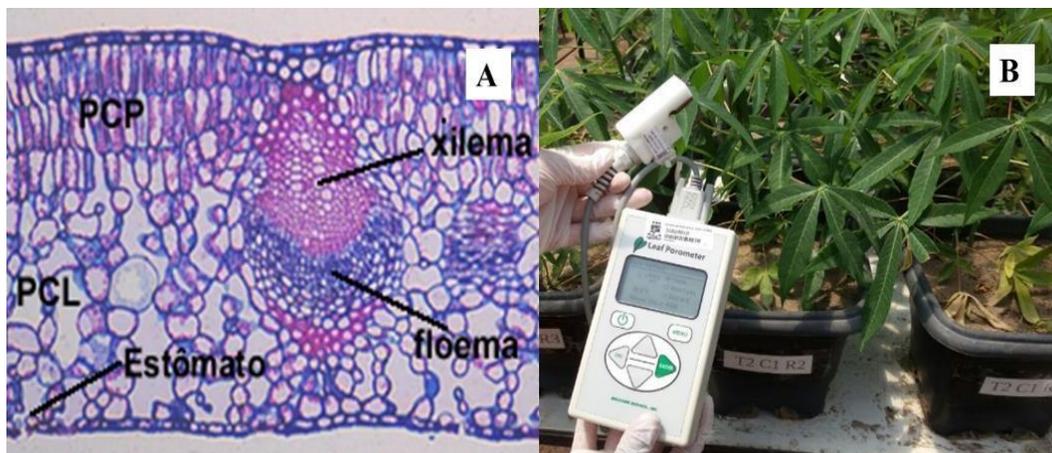


Figura 3. Localização dos estômatos em plantas hipoestomáticas (A) Avaliação da condutância na superfície dorsal das folhas de mandioca (B)
Fonte: www.anatomiavegetal.ib.ufu.br e Arquivo Pessoal

Os estômatos são aberturas naturais no vegetal a qual sua função é manter o fluxo contínuo de água entre solo, planta e atmosfera, produzindo um fluxo de massa pelo o transporte de nutrientes na planta, e também como porta de entrada para o CO₂, substrato para a fotossíntese. Essa abertura natural dos estômatos, certamente será local de penetração para muitos patógenos, porém, a quantidade de estômatos, o tamanho e o período de abertura dificulta os patógenos no processo de penetração e estabelecimento de relações parasitárias estáveis (MIURA; TADA, 2014).

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Descrição da área de estudo

O experimento foi conduzido em casa de vegetação na Universidade Federal Rural de Pernambuco, Unidade Acadêmica de Garanhuns, no município de Garanhuns – PE, Brasil, Agreste Meridional, localizado sob as coordenadas geográficas: 08°53'25" de latitude S e 36°29'34" de longitude, com altitude média de 896 m. O clima predominante é o Mesotérmico Tropical de Altitude (Cs'a), de acordo com a classificação climática de Köppen (MELO; ALMEIDA, 2013). De acordo com INMET, (2016), durante a condução do

experimento a temperatura local de Garanhuns foi aproximadamente 28° C, precipitação 20 mm e umidade relativa do ar de 74 %, conforme a figura 4.

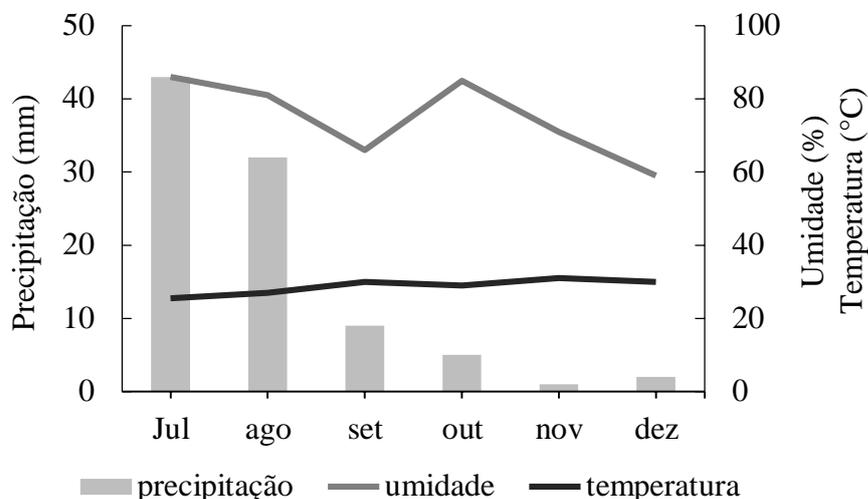


Figura 4. Temperatura, precipitação e umidade relativa no Município de Garanhuns – PE registrada no período de julho a dezembro de 2016.

Fonte: INMET, (2016).

3.2 Obtenção do micro-organismo

O fungo *Scytalidium lignicola* CMM 1098 foi obtido na coleta de fungos patogênicos isolados de raízes de mandioca apresentando sintomas de podridão radicular em fazendas comerciais do Estado de Pernambuco e posteriormente depositado na coleção de cultura de fungos fitopatogênicos, “Prof. Maria Menezes” – CMM. O fungo foi cultivado para crescimento em frascos Erlenmeyer de 250 mL, contendo 50 mL de meio de cultura líquido batata-dextrose com adição de 100 mg L⁻¹ de cloranfenicol no intuito de evitar o desenvolvimento de bactérias. O crescimento fúngico ocorreu em B.O.D à uma temperatura de 28 °C por 15 dias no Laboratório de Biotecnologia.

3.3 Coleta e preparação do solo

O solo utilizado foi proveniente da mesorregião do Agreste Meridional do Estado de Pernambuco no município de São João. Foi realizada coleta do solo na profundidade de 0-20 cm, sendo utilizado 10 amostras e homogeneizadas, acondicionadas em sacos de nylon para posterior análise.

Os atributos químicos do solo foram avaliados e apresentaram os seguintes resultados: pH (H₂O 1:2,5) = 5,6; P (28 mg Kg⁻¹); Mg (0,5 cmolc dm⁻³); Ca (0,9 cmolc dm⁻³); Al (0,05 cmolc Kg⁻¹) e H + Al (3,3 cmolc dm⁻³) e teor de matéria orgânica total de (2,02%), a análise foi realizada de acordo com a metodologia da EMBRAPA (2009) e o solo apresentou 880 g Kg⁻¹ de areia, 40 g Kg⁻¹ de argila e 80 g Kg⁻¹ de silte, sendo considerado arenoso. Este solo é classificado como Neossolo Regolítico Eutrófico Típico (SILVA et al., 2014).

Posteriormente, foi feita a esterilização do solo através do uso de autoclave, a uma temperatura de 121 °C, por duas horas, deixando-se o em repouso durante duas semanas, após a autoclavagem, para estabilização dos teores de metais pesados. O solo foi acondicionado em vasos plásticos com capacidade de 4 litros.

3.4 Coleta e preparo das manivas

As manivas da mandioca cultivar “Pai Antônio” foram coletadas em propriedade rural do município de São João – PE, em plantio sem histórico da doença podridão radicular. Em seguida, as mesmas foram desinfestadas com hipoclorito de sódio a 3%, (v/v) e secas em ambiente protegido. As manivas mediam 8-10 cm de comprimento, apresentando de 5-8 gemas, foram acondicionadas duas manivas de mandioca em cada vaso para posterior desbaste quando apresentaram dois pares de folhas formadas, conforme apresenta a Figura 5.



Figura 5. Plantio de mandioca no município de São João – PE (A); Corte transversal em manivas saudáveis (B); Plantio das manivas em casa de vegetação (C); Mudas de mandioca após desbaste (D).

Fonte: Arquivo Pessoal.

3.5 Cultivo em casa de vegetação

As plantas de mandioca (*Manihot esculenta* Crantz) foram cultivadas em vasos contendo solo esterilizado e mantidos em casa de vegetação sob umidade relativa em torno de 70%. As plantas foram regadas uma vez ao dia, durante todos os dias da condução do experimento, totalizando 120 dias. Foi utilizado o Delineamento Inteiramente Casualizado (DIC), distribuído em esquema fatorial (5x4), sendo cinco tratamentos e quatro períodos de coleta, assim, as plantas receberam os tratamentos da seguinte forma: Ácido Salicílico (SigmaAldrich); quitosana (SigmaAldrich); ácido amino butírico - BABA (SigmaAldrich); acibenzolar-S-metil -BION® (Syngenta) e água destilada + fungo patogênico como tratamento controle, com três repetições, totalizando 60 unidades experimentais. As coletas foram realizadas ao quarto, décimo quinto, quadragésimo e nonasésimo dias após a inoculação do patógeno nas plantas.

3.6 Aplicação de indutores

Quando as plantas apresentaram três pares de folhas formadas, ou seja, 33 dias após o plantio foram aplicados os indutores de resistência, acibenzolar-S-metil (BION), ácido

aminobutírico (BABA), quitosana e ácido salicílico nas concentrações de 50 mg.mL^{-1} , $1,5 \text{ mM}$, 2 mg.mL^{-1} e 10 mM , respectivamente, até iniciar o escorrimento do líquido nas folhas das plantas.

3.7 Inoculação do patógeno

Dois dias após o tratamento com os indutores abióticos, o solo e as folhas foram infestadas com o fungo *Scytalidium lignicola*, aplicado na concentração de $1,6 \times 10^6 \text{ mL}^{-1}$ conídios por mL, sendo aproximadamente 10 mL da solução de conídios aplicada nas duas faces das folhas através de pulverização manual com um borrifador de jardim até o escorrimento superficial, utilizou-se também 40 mL da solução no solo em uma profundidade de 10 cm até atingir as raízes finas da planta. Em seguida as plantas foram mantidas em condições de câmara úmida, por 72 horas para favorecer o desenvolvimento do fungo, conforme demonstra a figura 6.



Figura 6. Infestação do fungo patogênico no solo (A); Pulverização do fungo patogênico nas folhas de mandioca (B); Condições de câmara úmida para as plantas (C).

Fonte: Arquivo Pessoal.

Para produção de câmara úmida procedeu-se a cobertura individual dos vasos com sacos plásticos transparentes com a finalidade de proporcionar um ambiente adequado para

o desenvolvimento do micro-organismo sobre a cultura em estudo. Após esse período os sacos foram retirados das plantas e as mesmas permaneceram em temperatura ambiente para o desenvolvimento vegetativo até o final do experimento.

3.8 Avaliação da doença nas folhas e raízes da cultura da mandioca

A severidade da doença nas folhas foi mensurada utilizando uma escala de notas para os sintomas apresentados, adaptada de acordo com McKinney (1923), onde, 0 = plantas sem sintomas; 1 = plantas com menos de 10% até 25% de sintomas ou sinais; 2 = plantas com 25% até 50% de sintomas; 3 = plantas com 50% até 75 % dos sintomas; 4 = plantas com 75% até 100% dos sintomas da podridão radicular da mandioca.

Para avaliação da severidade da podridão radicular da mandioca na raiz foi diagnosticado de acordo com os sintomas apresentados após a retirada das plantas dos vasos, correspondendo a uma coloração escura no tecido vascular da planta, sendo registrado de acordo com escala de notas descrita por Barros et al. (2014), onde, 0 = sem sintomas, 1 = menos de 10-25% de lesões (manchas avermelhadas), 2 = 25-50% de lesões (mancha marrom na raiz), 3 = 50-75% de lesões (manchas avermelhadas, manchas castanhas e estrias pretas na raiz) e 4 = 75-100% de lesões (plantas em início de senescência).

3.9 Avaliações fisiológicas e bioquímicas

As avaliações fisiológicas foram realizadas aos 4º, 15º, 40º e 90º dias após a inoculação do patógeno nas plantas, assim como as coletas das folhas para determinações enzimáticas. A condutância estomática foi mensurada com auxílio de um Porômetro Digital (SC-1 Leaf Porometer, Decagon®/EUA) e os resultados expressos em $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. As análises foram realizadas obedecendo sempre o horário, entre 09:00 às 11:00 horas da manhã, em folhas completamente expandidas na face abaxial, fisiologicamente maduras, sadias e expostas ao sol de acordo com a metodologia de Cadornin et al. (2016).

Foram determinadas clorofila a,b e total por meio dos valores do índice SPAD, os quais foram obtidos através do equipamento clorofilômetro digital portátil (clorofiLOG® CFL 1030, Falker) operado conforme as instruções do fabricante. Os valores obtidos foram expressos em Índice de Clorofila Falker (CFL) seguindo metodologia com modificações de

Oliveira et al. (2016), a avaliação foi aferida durante as quatro coletas do experimento, geralmente no terceiro par de folhas totalmente expandidas.

A massa fresca da parte aérea (MFPA) e massa fresca da raiz (MFR) foram determinadas de acordo com a metodologia de Almeida; Camara (2011), com modificações. As hastes das plantas foram seccionadas a 5 cm do solo e as raízes removidas dos vasos para posterior análise da massa fresca sobre pesagem em balança de precisão (0,01 g).

A massa seca da parte aérea (MSPA) e massa seca da raiz (MSR) foram determinadas após as hastes e raízes das plantas de mandioca serem acondicionadas individualmente em sacos de papel e levadas à estufa de circulação forçada a 65 °C por 72 horas até atingir peso constante. Passado esse período realizou-se pesagem do material em balança de precisão para obter o valor da massa seca, conforme descrito por Figueredo et al. (2014).

As avaliações fisiológicas como, diâmetro do caule, foi aferido a 5 cm da superfície do solo com auxílio de paquímetro digital (Digimess®) com precisão de 0,01 mm de acordo com metodologia descrita por Demontiêzo et al. (2016). A determinação da altura da planta foi avaliada a partir do nível do solo até a base da inserção do broto terminal, mensurada com o auxílio de régua graduada. O número de folhas por planta foi realizado pela contagem, em que foram consideradas apenas as folhas que apresentaram ao menos 70% da superfície do limbo foliar total.

Determinação da área foliar foi realizada por meio do escaneamento usando-se o medidor de área foliar ADC, modelo: AM350 – Marconi, instalado sobre bancada, onde as folhas inteiras foram destacadas das hastes das plantas e enfileiradas na mesma faixa da esteira do aparelho para a realização das leituras no momento em que as folhas passavam pelo o sensor e os dados expressados em cm², metodologia adaptada de acordo com (RODRIGUES; ALMEIDA, 2016).

A avaliação do número médio de raízes por planta foi obtida pela divisão do número total de raízes pelo número de plantas da parcela. O comprimento da raiz foi aferido em todas as 12 plantas que corresponderam a parcela, determinado de uma extremidade a outra com auxílio de uma régua graduada, seguindo recomendação de Figueredo et al. (2014).

3.10 Obtenção dos extratos vegetais

Para a obtenção dos extratos vegetais utilizados nas determinações enzimáticas, amostras das folhas foram pesadas (0,1 g) e maceradas em nitrogênio líquido em almofariz

até a obtenção de um pó fino, em seguida foi homogeneizado em solução tampão com adição de polivinilpirrolidona (PVP) 50 mg (p/v) e, posteriormente centrifugado a 10.000 rpm por 10 min a 4 °C. O sobrenadante obtido foi acondicionado em microtubos e armazenado à -20 °C, até a realização das atividades enzimáticas (ANDRADE et al., 2013).

3.11 Determinação das atividades enzimáticas

3.11.1 Catalase

A atividade da catalase foi determinada empregando EDTA (1 mM), peróxido de hidrogênio (0,1 M) em solução tampão fosfato de potássio 0,1 M, pH 7,0. A reação obtida através da mistura de 1390 µL de tampão, 50 µL do extrato enzimático, 60 µL de peróxido de hidrogênio. As leituras foram realizadas em espectrofotômetro a 240 nm. Os resultados foram expressos em µmol H₂O₂ decomposto mg⁻¹ proteína min⁻¹ e as leituras realizadas em cinco amostras de cada tratamento (HAVIR; MCHALE, 1987).

3.11.2 Polifenoloxidase

A atividade de polifenol oxidase foi determinada segundo a metodologia de Kar; Mishra. (1976). O substrato empregado foi composto por pirogalol, na concentração de 50 mM, solubilizado em solução tampão fosfato de sódio 125 mM (pH 6,8), e a mistura reacional continha 1 mL de pirogalol, 25 µL do extrato enzimático, decorridos cinco minutos interrompeu-se a reação com a adição de 25 µL de ácido sulfúrico (5%). As leituras em espectrofotômetro foram realizadas a 420 nm e os resultados expressos em µmol H₂O₂ decomposto mg⁻¹ proteína min⁻¹.

3.11.3 Peroxidase

A atividade da peroxidase foi determinada de acordo com a metodologia de Urbanek et al. (1991) utilizando o método espectrofotométrico direto, através da conversão do guaiacol em tetraguaiacol a 470 nm, contendo 1,5 mL da solução com 1350 µL de guaiacol, 50 µL de peróxido de hidrogênio (0,1 M) e 100 µL do extrato enzimático. A atividade de

enzima foi expressa em $\mu\text{mol H}_2\text{O}_2$ decomposto mg^{-1} proteína min^{-1} , e a absorbância lida no tempo 0, 30, 60, 90 e 120 segundos, realizadas em 10 amostras de cada tratamento.

3.11.4 β -1,3-Glucanase

A atividade da β -1,3-glucanase foi determinada conforme metodologia descrita por Lever. (1972) com modificações de Honorato et al. (2015). O meio reacional constituiu de 230 μL de tampão acetato de sódio 0,1 M (pH 5,0), 250 μL da solução de laminarina (4 mg mL^{-1}) e 20 μL do extrato enzimático e incubado a 45 °C por 30 minutos. Após esse período, foi acrescentado 500 μL de DNSA, em seguida submetida a banho fervente por 15 minutos, seguindo com resfriamento em banho de gelo até a temperatura ambiente. As leituras ocorreram em espectrofotômetro a 540 nm e os resultados expressos em μmol de absorbância por mg^{-1} proteína min^{-1} .

3.11.5 Protease

A determinação da atividade proteolítica foi desenvolvida de acordo com a metodologia de Alencar et al. (2003), iniciando com a adição de 100 μL de azocaseína (1,0% em tampão Tris-HCl 0,2 M, pH 7,2,) e 60 μL de extrato enzimático. A mistura reacional foi incubada durante 1 h à temperatura ambiente ao abrigo da luz, interrompida pela adição de 480 μL de ácido tricloroacético (TCA) a 10% (p/v), seguida por centrifugação durante 10 minutos a 10000 rpm (4 °C). Foi utilizado 320 μL do sobrenadante e adicionou-se 560 μL de NaOH (1 M) para posterior leitura em espectrofotômetro a 440 nm e os resultados expressos em unidades de absorbância por mg^{-1} proteína min^{-1} .

3.11.6 Fenilalanina amônia liase

A atividade da fenilalanina amônia liase foi determinada seguindo metodologia descrita por Zucker, (1968) com modificações. A mistura constituiu de 1 mL de tampão Tris-HCl 25 mM (pH 8,8); 500 μL de L-fenilalanina 100 mM e 25 μL do extrato enzimático. A mistura reacional permaneceu incubada por duas horas à 40 °C, interrompida com a adição de 50 μL de HCl 6 M, para posterior leitura em espectrofotômetro a 290 nm e os resultados

expressos em μmol de absorvância por mg^{-1} proteína min^{-1} . A curva de calibração foi realizada empregando o ácido trans-cinâmico nas concentrações de 5-50 $\mu\text{g mL}^{-1}$.

3.11.7 Proteína total

Os valores de proteínas totais foram obtidos de acordo com a metodologia de Bradford. (1976) com modificações, utilizando corante *Coomassie Brilliant Blue G-250* que detecta quantidades mínimas de proteínas em líquidos biológicos. Foi adicionado 50 μL de extrato enzimático e 1500 μL de reagente de Bradford para posterior leitura em espectrofotômetro a 595 nm. A curva de calibração foi realizada a partir de soluções estoques de soro albumina bovina (BSA) numa gama de concentração de 0-600 $\mu\text{g mL}^{-1}$. A concentração foi expressa em mg mL^{-1} .

3.12 Análise estatística

Os resultados para as variáveis fisiológicas como condutância estomática, clorofila a,b e total, variáveis bioquímicas e severidade da doença foram submetidos a análise de variância (ANOVA) comparado com o teste de Tukey ao nível de 5% de probabilidade ($p < 0,05$), empregando o software estatístico Sisvar, com o intuito de verificar o nível de significância (FERREIRA, 2010).

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

A severidade das plantas de mandioca cv “Pai Antônio”, de acordo com a figura 7, foi avaliada num intervalo de noventa dias após a aplicação do patógeno *Scytalidium lignicola*. Foi possível observar que houve diferença significativa entre os tratamentos, com aplicação dos indutores de resistência após inoculação do fungo, se destacando o Controle (água destilada), ácido aminobutírico (BABA) e ácido salicílico (AS) com com a maior taxa de severidade da doença nas plantas de mandioca aos noventa dias.

Em relação aos tratamentos acibenzolar-S-metil (BION) e quitosana (Quit) apresentaram os menores índices de proliferação da doença podridão radículas, se sobressaindo o Bion com o menor índice ao quarto e decimo quinto dia, comparando com o tratamento controle. As plantas de mandioca demonstraram menor taxa de severidade da

podridão radicular ao quarto e décimo quinto dia em todos os tratamentos, sendo possível observar que a maior incidência da doença ocorreu ao quadragésimo e nonagésimo dia, que possivelmente pode ser acarretado a diversos fatores como a atuação de fitopatógenos e estresse ambiental no vegetal.

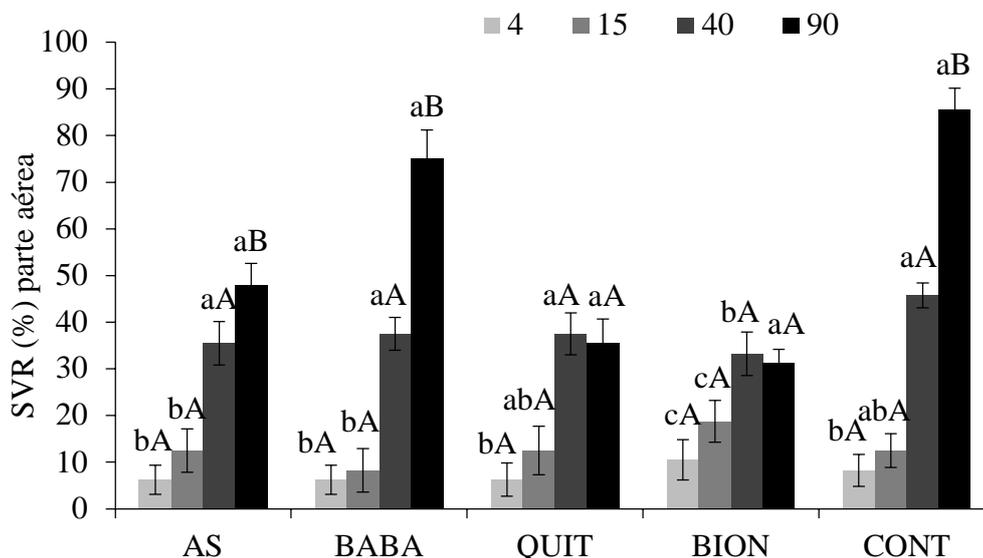


Figura 7. Avaliação da severidade da parte aérea da mandioca cv. “Pai Antônio”, (SVR (%) aérea), infectadas com *Scytalidium lignicola* CMM 1098 após aplicação dos indutores de resistência, no decorrer de 90 dias. Ácido salicílico (AS); ácido aminobutírico (BABA); quitosana (Quit); Acibenzolar-S-metil (BION); controle (Cont). Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$). Letras maiúsculas comparam as datas após inoculação do fungo patogênico *Scytalidium lignicola*. Letras minúsculas comparam os tratamentos dentro de cada coleta.

Os resultados deste estudo corroboram com Serra et al. (2009) que ao avaliar diferentes cultivares de mandioca observaram alta severidade da doença causada por *Scytalidium lignicola*. De acordo com Notaro et al. (2013) que estudaram sobre diferentes patógenos causadores da podridão radicular da mandioca, ressaltaram que os isolados mais prevalentes foram *Fusarium solani* e *Scytalidium lignicola*, apresentando uma alta severidade na cultivar branquinha.

Em estudos conduzidos por Silva et al. (2013) avaliando a interferência da incorporação da matéria orgânica no solo para o controle da podridão negra da mandioca, constataram que as plantas infestadas com o fungo patogênico *Scytalidium lignicola* apresentaram valores de severidade variando de 0% a 100%, a qual apresenta valores similares com os encontrados no presente trabalho.

A severidade da podridão radicular avaliada na raiz das plantas de mandioca cv “Pai Antônio”, (Figura 8) aos noventa dias apresentou uma maior incidência da doença para o

tratamento controle (água destilada), e ácido aminobutírico (BABA), diferindo entre os demais, para os indutores ácido salicílico (AS) e quitosana (Quit) não houve diferença significativa.

No entanto, o tratamento acibenzolar-S-metil (BION) se destacou, apresentou o menor índice de severidade nas raízes das plantas de mandioca, seguindo da quitosana (Quit) que também se sobressaiu com uma taxa não muito expressiva sobre a doença em estudo, provavelmente as plantas de mandioca pulverizadas com esses indutores de resistência podem adquirir uma defesa para estresse biótico causado por esse fungo.

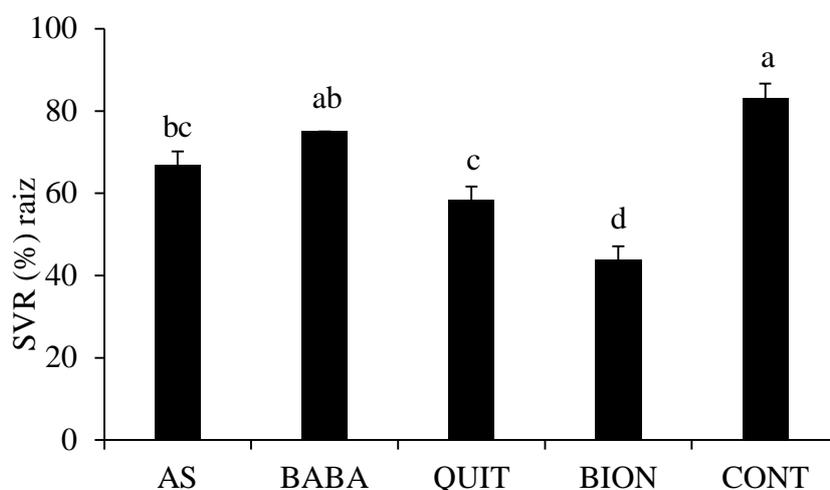


Figura 8. Avaliação da severidade nas raízes de mandioca cv. “Pai Antônio”, (SVR (%) raiz), infectadas com *Scytalidium lignicola* CMM 1098 após aplicação dos indutores de resistência, no decorrer de 90 dias. Ácido salicílico (AS); ácido aminobutírico (BABA); quitosana (Quit); Acibenzolar-S-metil (BION); controle (Cont). Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$).

O uso de indutores de resistência vem sendo uma prática como possível alternativa no manejo de doenças causadas por patógenos radiculares (WHAN et al., 2008). Alguns pesquisadores ressaltam que o fungo patogênico *Scytalidium lignicola*, pode desenvolver sua atuação no solo através do tempo, e o indutor de resistência acibenzolar-S-metil (BION), utilizado contra patógenos do solo pode apresentar uma maior eficiência no controle desses fungos após quatro semanas de aplicação (ELMER et al., 2006; EVERTS et al., 2014), essas respostas provavelmente justifica a ação do BION sobre as plantas de mandioca avaliada aos noventa dias após sua aplicação nesse presente estudo.

Em pesquisas conduzidas por YAN et al. (2010) descobriram que vários antifúngicos metabolitos, incluindo ácido aminobutírico (BABA) para a defesa das plantas contribui com o estabelecimento de resistência sistêmica para a podridão seca em tubérculos de batata

durante o armazenamento, este indutor é um agente de iniciação promissor para induzir resistência efetiva contra doença na pós-colheita, o que não foi constatado nas plantas de mandioca com podridão radicular.

De acordo com a Figura 9, a atividade da enzima peroxidase avaliada durante o período de noventa dias nas plantas de mandioca infectadas com *Scytalidium lignicola*, observa-se que o ácido salicílico apresentou os resultados mais elevados para atividade enzimática da peroxidase, com maior expressividade ao quadragésimo dia comparando com o tratamento controle e sua menor taxa se expressou no quarto dia após aplicação do indutor. Com base nos resultados obtidos para a atividade dessa enzima, há um aumento significativo, em maior ou menor intensidade dependendo do tratamento, em relação a atividade da peroxidase no decorrer do tempo.

Para os tratamentos contendo os indutores de resistência ácido aminobutírico (BABA), quitosana (Quit), Acibenzolar-S-metil (BION) e controle (Cont), apresentaram valores similares entre si. Os maiores índices para a atividade da peroxidase foi observado aos quadragésimo dia e os menores valores expressos no nonagésimo dia e quarto dia após inoculação do fungo patogênico.

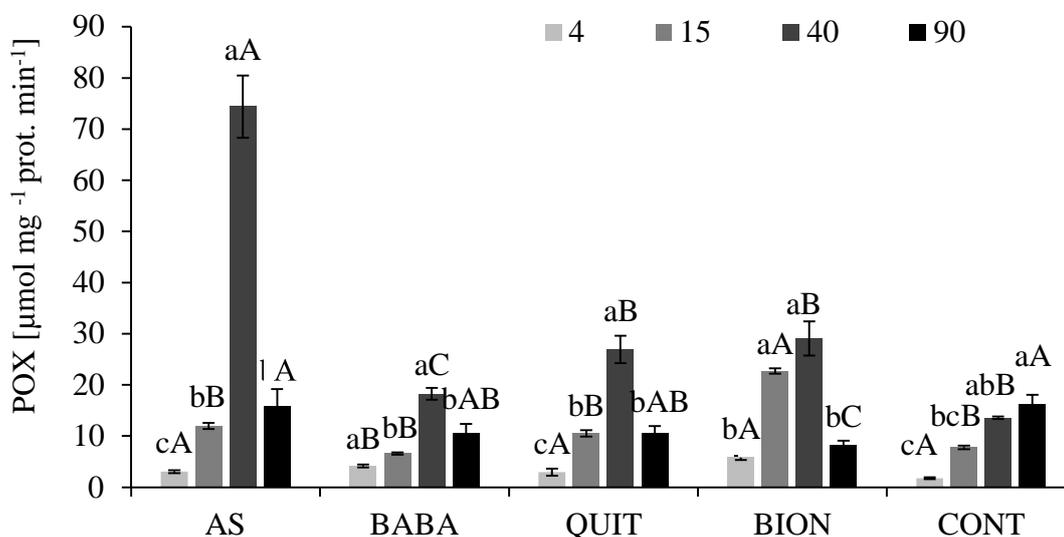


Figura 9. Atividade da peroxidase (POX) em folhas de mandioca cv. “Pai Antônio”, infectadas com *Scytalidium lignicola* CMM 1098 após pulverização dos indutores de resistência, no decorrer de 90 dias. Ácido salicílico (AS); ácido aminobutírico (BABA); quitosana (Quit); Acibenzolar-S-metil (BION); controle (Cont). Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$). Letras maiúsculas comparam as datas após inoculação do fungo patogênico *Scytalidium lignicola*. Letras minúsculas comparam os tratamentos dentro de cada coleta.

A enzima peroxidase (POX) é amplamente estudada na indução de resistência devido a correlação entre o aumento em sua atividade e a indução de respostas fisiológicas como a hipersensibilização, o processo de lignificação, suberização e produção de fitoalexinas (BARROS et al., 2010).

O aumento da atividade enzimática nesse estudo poderá ser justificado devido esta enzima ser responsável por catalisar a oxidação hidroxicinâmica e polimerização de álcool na presença da peroxidase ao reforçar as paredes celulares da planta em resposta a ataques de patógenos (ARRIETA-BAEZ; STARK, 2006). Silva et al. (2016) discutiram sobre a aplicação de dois antagonistas para o controle da podridão radicular da mandioca, e constataram que houve aumento da atividade enzimática, o que ocorreu nesse estudo utilizando o fungo patogênico *Scytalidium lignicola*, o indutor de resistência ácido salicílico respondeu ao estresse acarretado as plantas.

De acordo com estudo realizado sobre o comportamento enzimático da peroxidase, Baysal et al. (2003) verificaram aumento da enzima POX após aplicação do composto acibenzolar-S-metil em plantas de tomate para proteção contra a bactéria *Clavibacter michiganensis* sbsp. *Michiganensis*. Assim como em outras pesquisas conduzidos por Silva et al. (2007), com a aplicação de 0,05 g/L de BION em plantas de tomateiro ressaltaram que reduziu a incidência de murcha, causado por *Ralstonia solanacearum*, devido a maior atividade da enzima peroxidase.

Campo et al. (2004) avaliando a atividade de peroxidase na resistência do feijão à antracnose, ressaltaram que a atividade enzimática foi significativamente maior nas plantas tratadas com ácido salicílico e com o fungo indutor, resultados que confirma os dados encontrados neste estudo com aplicação do AS sobre as plantas de mandioca. A planta reage à infecção aumentando a produção da enzima peroxidase e provavelmente estimula o antagonista (CHRISTOPHER et al., 2010).

Na figura 10, pode ser observado a influência dos diferentes tratamentos na atividade enzimática da catalase após ação dos indutores de resistência. O tratamento com quitosana (Quit), diferiu significativamente dos demais, apresentando os maiores resultados principalmente aos noventa dias após a inoculação do fungo patogênico quando comparado com o tratamento controle, indicando uma sinalização de resposta na defesa da planta.

As três primeiras coletas não apresentaram diferença significativa para os tratamentos com aplicação dos indutores de resistência ácido salicílico (AS), acibenzolar-S- metil (BION) e quitosana (QUIT) comparando com os tratamentos ácido aminobutirico

(BABA) e controle (Cont), ao quais foram estatisticamente iguais para o comportamento da atividade desta enzima. Esses fatores provavelmente ocorreram devido ao acúmulo do peróxido de hidrogênio até níveis tóxicos, ocasionando ativação da enzima.

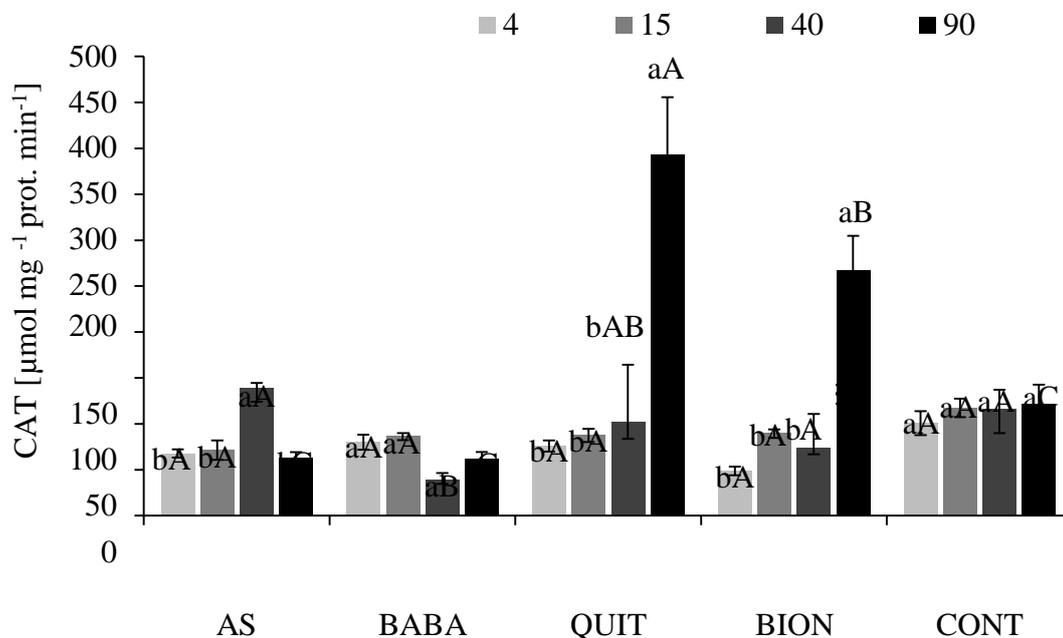


Figura 10. Atividade da catalase (CAT) em folhas de mandioca cv. “Pai Antônio”, infectadas com *Scytalidium lignicola* CMM 1098 após pulverização dos indutores de resistência, no decorrer de 90 dias. Ácido salicílico (AS); ácido aminobutírico (BABA); quitosana (Quit); Acibenzolar-S-metil (BION); controle (Cont). Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$). Letras maiúsculas comparam as datas após inoculação do fungo patogênico *Scytalidium lignicola*. Letras minúsculas comparam os tratamentos dentro de cada coleta.

A aplicação de quitosana em maiores taxas nas folhas de feijão caupi promoveu redução da fusariose causado por *Fusarium oxysporum* f. Sp. *Tracheiphilum*, e aumentou a atividade da catalase nas plantas (BERGER et al., 2016). Esse mesmo indutor utilizado em plantas de tomate influenciou o aumento da catalase (ORTEGA-ORTIZ et al., 2007), resultados similares com o presente estudo.

A catalase atua como sinalizador na resposta de defesa da planta pela ligação cruzada de proteína estrutural ou fenólica, além de degradar o peróxido de hidrogênio (RESENDE et al., 2003). O aumento na atividade de enzimas antioxidantes como a catalase pode demonstrar uma proteção da planta contra o ataque do patógeno, podendo ser interligado à adaptação, contribuindo na redução dos níveis tóxicos do peróxido de hidrogênio (KARUPPANAPANDIAN et al., 2011).

De acordo com a figura 11, pode-se observar que houve um aumento na atividade da enzima polifenoloxidase frente a aplicação dos indutores de resistência, apresentando valores significativos, com destaque para o tratamento ácido aminobutirico (BABA) e controle (CONT), que apresentaram as maiores taxas de atividade desta enzima ao nonagésimo dia após inoculação do patógeno. Os menores índices da atividade enzimática foram observados ao décimo quinto dia em todos tratamentos. As taxas de atividade da enzima polifenoloxidase foi similar com após a aplicação dos diferentes indutores de resistência abióticos para a cultura da mandioca.

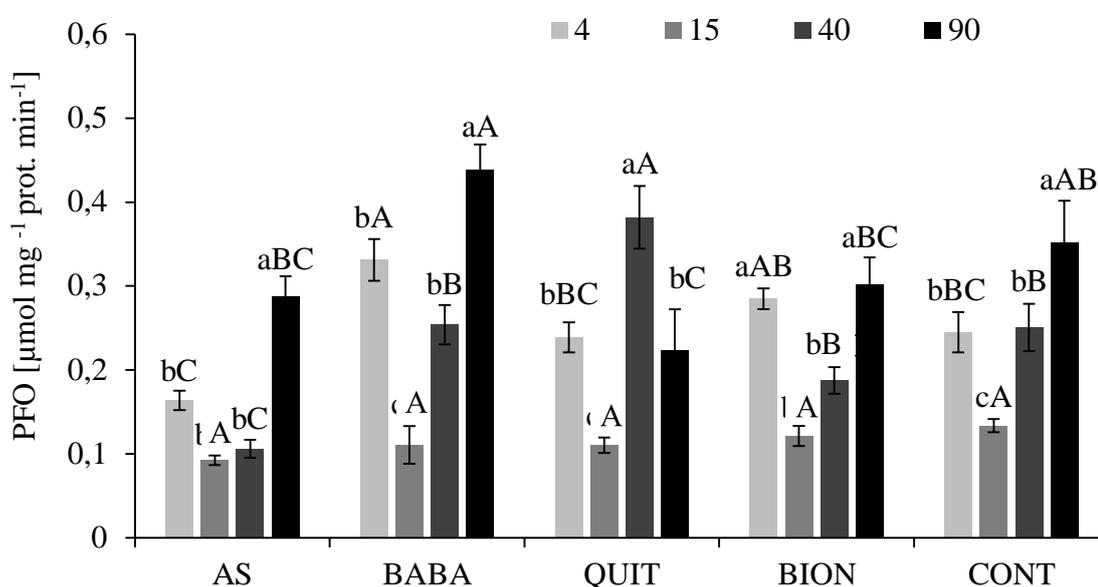


Figura 11. Atividade da polifenoloxidase (PFO) em folhas de mandioca cv. “Pai Antônio”, infectadas com *Scytalidium lignicola* CMM1098 após pulverização dos indutores de resistência, no decorrer de 90 dias. Ácido salicílico (AS); ácido aminobutírico (BABA); quitosana (Quit); Acibenzolar-S-metil (BION); controle (Cont). Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$). Letras maiúsculas comparam as datas após inoculação do fungo patogênico *Scytalidium lignicola*. Letras minúsculas comparam os tratamentos dentro de cada coleta.

De acordo com Campos et al. (2004), a polifenoloxidase está associada ao surgimento de lesões e a fixação do patógeno que acarreta oxidação dos fenóis presentes no ferimento das plantas em o-quinonas ou polímeros pela ação enzimática havendo estímulo à biossíntese de oxidação destes fenóis em um aumento da atividade desta enzima, o que possivelmente pode ter ocorrido para a atividade enzimática utilizando o indutor de resistência ácido aminobutirico (BABA).

As plantas de mandioca quando submetidas ao tratamento ácido salicílico expressaram uma redução na atividade da polifenoloxidase, esse comportamento pode ser explicado através de Sánchez et al. (2000) que ressaltam sobre a redução dessa atividade enzimática através da presença de patógenos nas plantas infectadas, provavelmente o indutor de resistência não foi eficiente para a redução da severidade da doença sobre as plantas.

Ngadze et al. (2011) estudaram os mecanismos da atividade da PFO e relacionaram o aumento da atividade enzimática com a maior resistência de tubérculos de batata a *Pectobacterium atrosepticum*, esse mesmo comportamento ocorreu nas plantas de mandioca submetidas ao tratamento com ácido aminobutírico no presente estudo. A polifenoloxidase apresenta mecanismos de defesa dos hospedeiros a patógenos (ROSSITER et al., 2008).

O ácido aminobutírico (BABA) desempenha um papel fundamental para estimular a ação oxidativa no ambiente celular do vegetal durante os estágios iniciais da infecção e também mantendo o oxidante abaixo dos níveis tóxicos em estágios avançados de infecção através da regulação da atividade da enzima catalase e polifenoloxidase (CHAVAN et al., 2013). Portanto, as plantas apresentam sistemas enzimáticos antioxidantes que formam uma importante defesa primária contra os radicais livres gerados sob condições de estresse, podendo ocorrer um aumento da atividade enzimática (CARNEIRO et al, 2011).

O monitoramento da enzima β -1,3- glucanase das plantas infectadas com *Scytalidium lignicola* após pulverização dos indutores de resistência, no decorrer de 90 dias (Figura 12), demonstraram que a quitosana apresentou a maior taxa na atividade enzimática da β -1,3- glucanase ao quadragésimo dia, comparando com o tratamento controle. Para os tratamentos ácido aminobutírico (BABA), quitosana (QUIT) e controle (CONT) não houve significância nas taxas de atividade enzimática ao quarto e décimo quinto dia de avaliação, observando o menor índice dessa atividade comparando com os demais tratamentos.

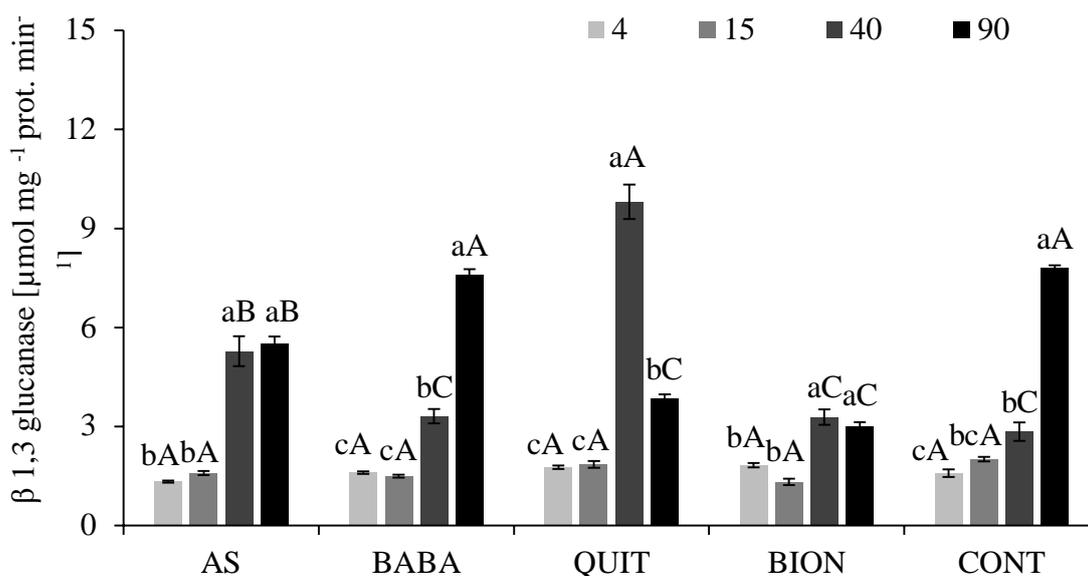


Figura 12. Atividade da β -1,3 glucanase em folhas de mandioca cv. “Pai Antônio”, infectadas com *Scytalidium lignicola* CMM 1098 após pulverização dos indutores de resistência, no decorrer de 90 dias. Ácido salicílico (AS); ácido aminobutírico (BABA); quitosana (Quit); Acibenzolar-S-metil (BION); controle (Cont). Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$). Letras maiúsculas comparam as datas após inoculação do fungo patogênico *Scytalidium lignicola*. Letras minúsculas comparam os tratamentos dentro de cada coleta.

Por sua vez, a atividade da enzima β -1,3-glucanase foi aumentada com a aplicação de 2 mM de ácido salicílico em sementes de beterraba, esses resultados demonstram que o SA é capaz de induzir resistência nas plantas de beterraba por ativação da β -1,3 glucanase, enzima que também atua sobre a ação fungitóxica no patógeno (BERTONCELLI et al., 2016). A aplicação de 0,01 M de AS nas plantas de feijão no estágio V₂, também contribuiu para um aumento na atividade da enzima β -1,3-glucanase, resultando em menor severidade da doença causada pelo o fungo *Colletotrichum lindemuthianum* (CAMPOS et al., 2009).

A atividade da fenilalanina amonia liase (FAL) em folhas de mandioca cv. “Pai Antônio”, infectadas com *Scytalidium lignicola*, de acordo com figura 13, demonstrou que houve diferença significativa entre os períodos de coletas e os tratamentos em estudo. Entretanto, foi possível identificar a correlação dos indutores de resistência e o seu efeito na atividade dessa enzima, destacando a quitosana que apresentou os maiores taxas enzimásticas aos quadragésimo dia, reduzindo consideravelmente aos noventa dias após inoculação do patógeno nas plantas de mandioca.

A atividade da FAL foi similar nos tratamentos ácido salicílico (AS), ácido aminobutírico (BABA) e controle (CONT), expressando valores maiores na taxa da

atividade enzimática aos noventa dias após inoculação do fungo. Com o tratamento acibenzolar-S-metil (BION), constatou-se a menor taxa da atividade da enzima em todas as coletas realizadas.

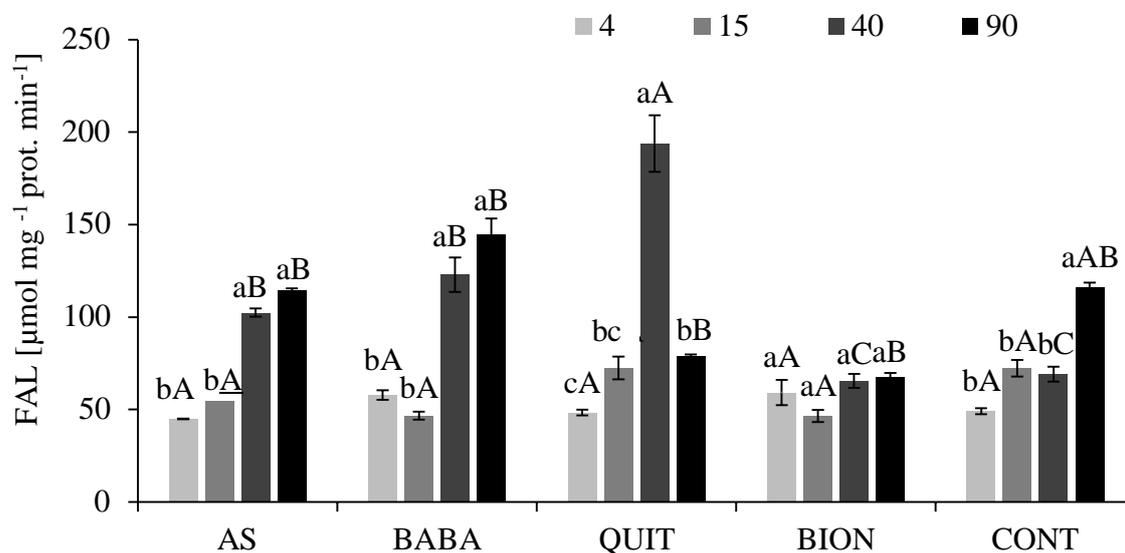


Figura 13. Atividade da fenilalanina amônia liase (FAL) em folhas de mandioca cv. “Pai Antônio”, infectadas com *Scytalidium lignicola* CMM 1098 após pulverização dos indutores de resistência, no decorrer de 90 dias. Ácido salicílico (AS); ácido aminobutírico (BABA); quitosana (Quit); Acibenzolar-S-metil (BION); controle (Cont). Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$). Letras maiúsculas comparam as datas após inoculação do fungo patogênico *Scytalidium lignicola*. Letras minúsculas comparam os tratamentos dentro de cada coleta.

A resistência sistêmica nas plantas acarreta acúmulo de fitoalexinas e assim o aumento de enzimas como fenilalanina amônia liase relacionadas as vias metabólicas que também fazem parte dos mecanismos de defesa do hospedeiro (HE et al., 2002). A produção de fenilalanina amônia liase é induzida em células adjacentes ao local de infecção por diferentes estímulos ambientais, como, lesões, contaminação por metais pesados, reguladores de luz e crescimento além de ser regulada durante o crescimento da planta como infecção (RAHMAN; PUNJA, 2005).

A alta atividade da enzima fenilalanina amônia liase, está relacionado com a biossíntese de metabólitos ativos como fitoalexinas, fenóis, ligninas e ácidos salicílicos nas vias de defesa da planta para a prevenção ao estresse abiótico ou biótico acarretado as plantas (GUIMARÃES et al., 2015). Baysal et al. (2003) e Macagnan et al. (2008), demonstraram que as alterações na atividade de enzimas chave, como fenilalanina amônia liase, permitem monitorar a resistência induzida em plantas, quando expostas a agentes patogênicos.

Segundo Almeida et al. (2012) a atividade de fenilalanina amônia liase elevada indica um aumento na produção dos metabólitos secundários de origem fenólica que participam da constituição da estrutura celular, uma vez que, essa enzima desempenha papel importante na produção de precursores de diversos compostos que se acumulam quando na presença de infecção, dentre os quais a lignina. Bautista-baños et al. (2006) explicaram que a quitosana atua na transcrição e tradução de genes de defesa e ativação de proteínas relacionadas ao controle de patógenos ativando a FAL e como consequência o aumento na formação dos compostos fenólicos, resultados que possivelmente justifica o aumento da atividade da FAL após aplicação de quitosana sobre as plantas de mandioca nesse estudo.

O comportamento da atividade proteolítica em folhas de mandioca cv. “Pai Antônio”, infectadas com *S. lignicola* após a pulverização dos indutores de resistência conforme representa a figura 14, ressalva que os tratamentos contendo ácido salicílico (AS), ácido aminobutírico (BABA) e quitosana (QUIT), apresentaram valores similares.

Para o tratamento acibenzolar-S-metil (BION), foi possível observar as menores taxas de atividade proteolítica, se destacando principalmente ao quarto e quadragésimo dia após aplicação dos indutores de resistência. Provavelmente, as plantas de mandioca expressaram os menores valores sobre a enzima ao quarto e quadragésimo dia como resposta de defesa ao ataque do fungo patogênico nas células vegetais, sendo notório o aumento dessa atividade ao décimo quinto e nonagésimo dia após a inoculação do fungo nas plantas.

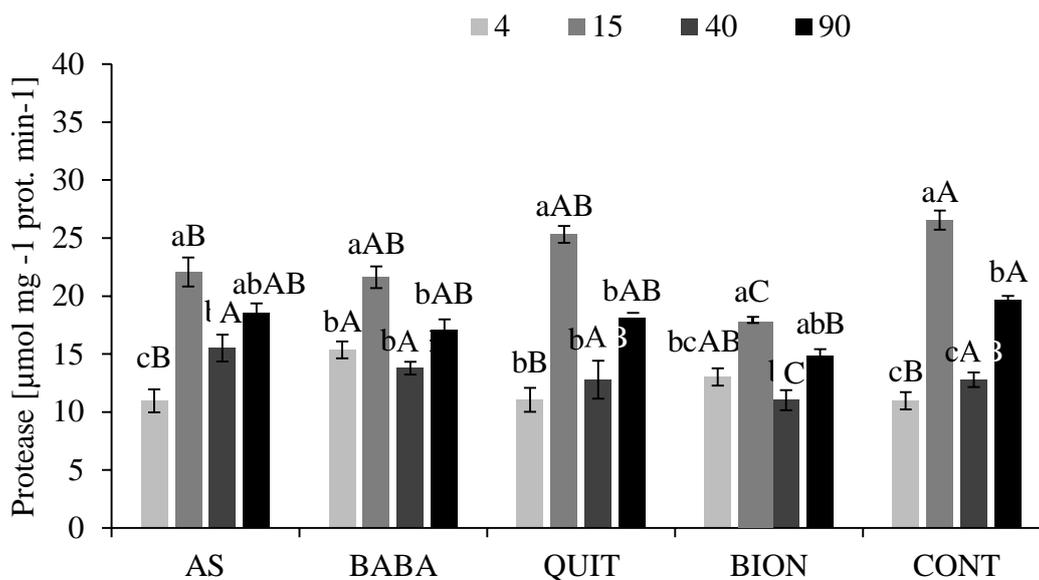


Figura 14. Atividade da protease em folhas de mandioca cv. “Pai Antônio”, infectadas com *Scytalidium lignicola* CMM 1098 após pulverização dos indutores de resistência, no decorrer

de 90 dias. Ácido salicílico (AS); ácido aminobutírico (BABA); quitosana (Quit); Acibenzolar-S-metil (BION); controle (Cont). Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$). Letras maiúsculas comparam as datas após inoculação do fungo patogênico *Scytalidium lignicola*. Letras minúsculas comparam os tratamentos dentro de cada coleta.

As enzimas tendem a aumentar sua atividade de acordo com o comportamento das plantas sobre seu sistema enzimático antioxidante que constituem uma importante defesa primária contra os radicais livres gerados sob condições de estresse (CARNEIRO et al, 2011).

De acordo com Viecelli et al. (2010) a degradação proteica sinalizada pelo aumento ou diminuição da atividade proteolítica pode ser um indicativo para a produção de todas as enzimas envolvidas nos mecanismos de defesa, o processo degradativo é necessário para ocasionar um equilíbrio entre o metabolismo e os custos metabólicos. As proteases apresentam um amplo espectro de funções fisiológicas desempenhando importância na condução de funções regulatórias e metabólicas estando presente nos mais diversos organismos (STANGARLIN et al., 2011).

A condutância estomática para a cultura da mandioca conforme demonstra a figura 15, apresenta os menores valores em todos os tratamentos no nonagésimo dia após aplicação dos indutores de resistência. Esses resultados estão provavelmente envolvidos devido a severidade da podridão radicular na cultura da mandioca, seguindo com valores similares para os tratamentos acibenzolar-S-metil (BION) e ácido aminobutírico (BABA). O maior índice de condutância estomática foi observado no quarto dia para o tratamento controle (CONT) e nonagésimo dia para ácido salicílico (AS) e quitosana (QUIT).

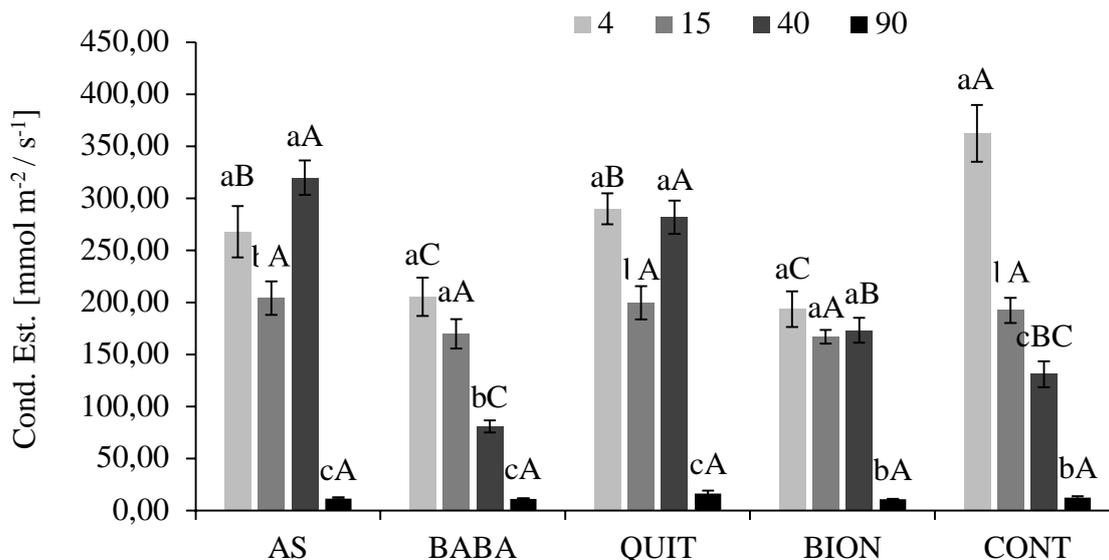


Figura 15. Avaliação de condutância estomática em mandioca cv. “Pai Antônio”, infectadas com *Scytalidium lignicola* CMM 1098 após aplicação dos indutores de resistência, no decorrer de 90 dias. Ácido salicílico (AS); ácido aminobutírico (BABA); quitosana (Quit); Acibenzolar-S-metil (BION); controle (Cont). Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$). Letras maiúsculas comparam as datas após inoculação do fungo patogênico *Scytalidium lignicola*. Letras minúsculas comparam os tratamentos dentro de cada coleta.

As plantas de mandioca apresentam características a tolerância à seca (EL-SHARKAWY et al., 1989) e possuem um controle estomático altamente eficiente em situação de déficit hídrico e estresse patogênico, a planta fecha os estômatos diminuindo a condutância estomática, conservando o potencial hídrico da folha por um período mais longo, tornando-se similar as plantas com ausência de estresse (EL-SHARKAWY, 2006), o que retarda a desidratação e murchamento das folhas (TAIZ; ZEIGER, 2004).

De acordo com Lago et al. (2011) avaliando o controle estomático em diferentes cultivares de mandioca cultivadas em solos com mudanças na demanda evaporativa da atmosfera, ressaltaram que algumas cultivares foram mais eficientes em solo com baixa quantidade de água, entretanto as plantas permaneceram com os estômatos abertos, o que permite a entrada de CO_2 na câmara subestomática. Outras cultivares de mandioca são capazes de reduzir a abertura estomática, mesmo em baixa demanda atmosférica, fato que restringe o influxo de CO_2 na folha, o que possivelmente ocorreu com a cultivar “Pai Antônio” aos noventa dias durante a condução deste experimento.

A condutância estomática (gs) está relacionada com a abertura dos estômatos, ou seja, a resistência associada à difusão de CO_2 pela abertura desses estômatos no vegetal (SILVEIRA, et al., 2013), que também é alterada em eventos extremos como, alterações

ambientais ou herbivoria (SCHAFER, 2011). De acordo com Silva et al. (2005) o horário de abertura dos estômatos e a maior densidade estomática podem proporcionar maior resistência a doenças das plantas.

As plantas manifestaram seu potencial produtivo em condições de precipitação anual maior que 600 mm e sob alta radiação solar (EL-SHARKAWY, 2004), condições que não foram registradas no ciclo final da cultura da mandioca nesse estudo. A mandioca apresenta controle estomático eficiente sobre as trocas gasosas, a fim de reduzir as perdas de água quando são sujeitas a déficit hídrico ou a altas demandas evaporativas da atmosfera, protegendo assim as folhas de uma desidratação severa (EL-SHARKAWY, 2007).

O ácido salicílico é um hormônio capaz de induzir a resistência ao estresse abiótico quando estar relacionada a outros mecanismos, podendo evitar a degradação de rubisco ou aumentar os níveis de PEP (fosfoenolpiruvato e carboxilase), ambos os quais melhoram a fotossíntese sem afetar os estômatos das plantas (JANDA et al., 2014), diante de importância para os parâmetros fisiológicos, o ácido salicílico apresentou efeito significativo sobre a condutância estomática, proporcionando uma maior abertura dos estômatos ao quadragésimo dia, o que pode ser justificado como uma redução no estresse para o vegetal.

Como os estômatos são poros da epiderme, os agentes patogênicos podem entrar sem ser questionados, após um ataque por um patógeno, os níveis de ácido salicílico endógenos são aumentados para induzir SAR, promovendo um aumento nos níveis endógenos de AS e conseqüentemente o fechamento estomático. Este fechamento provavelmente é causado pela geração de espécies reativas de oxigênio (EROs), que é induzida pelo o ácido salicílico (MELOTTO et al., 2006).

Com relação a figura 16, constatou-se que houve diferença significativa para clorofila a em todos os tratamentos avaliados, apresentando o menor índice ao nonagésimo dia após aplicação do fungo patogênico e os indutores de resistência. O tratamento ácido aminobutírico (BABA) se sobressaiu apresentando os maiores índices de clorofila a comparando com os demais, seguindo com valores similares para o tratamento acibenzolar-S-metil (BION). Para os indutores de resistência ácido salicílico (AS); quitosana (Quit); e controle (Cont) observou-se significância em todos os resultados obtidos, porém, os teores de clorofila mais baixos corresponderam ao quarto, décimo quinto e nonagésimo dia.

Essa tendência na redução de clorofila a ocorreu provavelmente pela maturidade do vegetal ou maior estresse ocasionado devido a severidade da doença nas plantas de mandioca, podendo ser atribuída à senescência foliar que ocorre na maioria das plantas

quando são expostos ao estresse biótico ou abiótico, levando a perda da coloração verde e consequentemente a redução dos níveis de clorofila a.

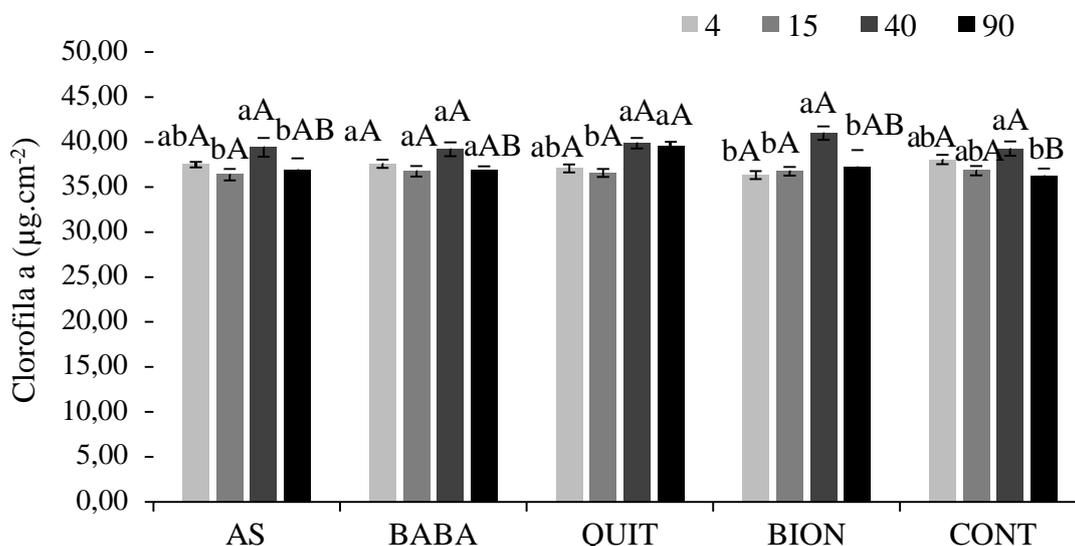


Figura 16. Teores de clorofila a em mandioca cv. “Pai Antônio”, infectadas com *Scytalidium lignicola* CMM 1098 após aplicação dos indutores de resistência, no decorrer de 90 dias. Ácido salicílico (AS); ácido aminobutírico (BABA); quitosana (Quit); Acibenzolar-S-metil (BION); controle (Cont). Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$). Letras maiúsculas comparam as datas após inoculação do fungo patogênico *Scytalidium lignicola*. Letras minúsculas comparam os tratamentos dentro de cada coleta.

A análise da fluorescência da clorofila a é utilizada para compreender os mecanismos da fotossíntese e na avaliação da capacidade fotossintética alterada por estresses bióticos ou abióticos ocasionado às plantas, como temperatura, umidade e precipitação (OLIVEIRA et al., 2002). o qual esses fatores como as condições climáticas provavelmente apresentaram interferência sobre a clorofila a avaliada nas plantas de mandioca nesse estudo. A avaliação da fluorescência da clorofila é capaz de monitorar a atividade fotoquímica da fotossíntese, assim como outras técnicas com auxílio de imagens que podem ser utilizadas para detectar alterações em folhas infectadas por patógenos (SILVEIRA et al., 2015).

De acordo com a figura 17 os teores de clorofila b não diferiu estatisticamente entre os tratamentos ácido salicílico (AS), quitosana (QUIT) e ácido aminobutírico (BABA). Para os tratamentos e acibenzolar-S-metil (BION) e Controle (CONT) apresentou os menores índices de clorofila b, se sobressaindo nas coletas realizadas ao nonagésimo dia após inoculação do fungo patogênico nas plantas de mandioca. Esses comportamento da clorofila

b sobre as plantas provavelmente poderá ser justificado pela presença da podridão radicular sobre o vegetal.

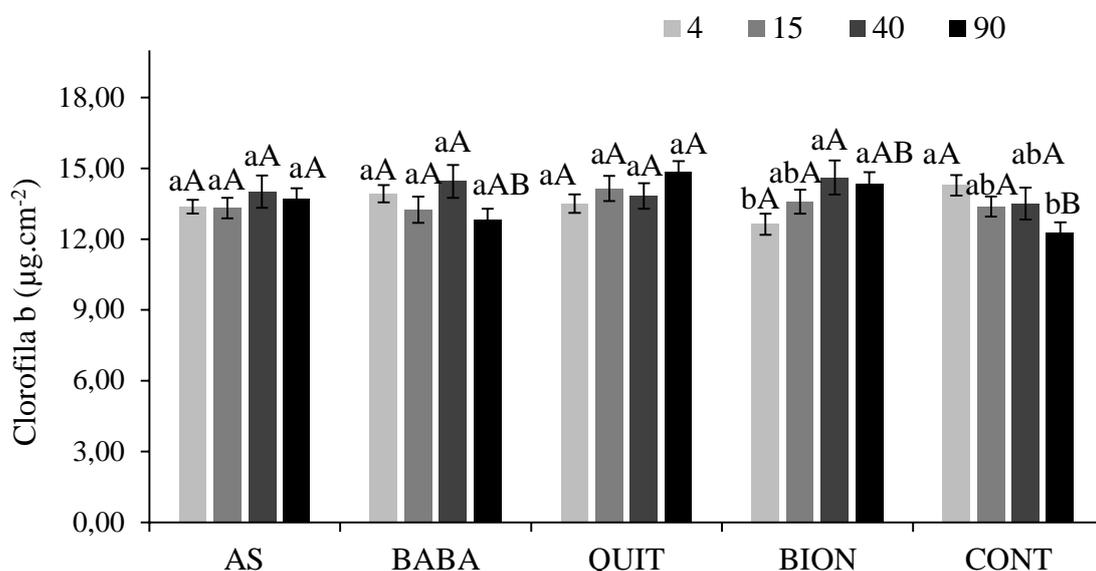


Figura 17. Teores de clorofila b em mandioca cv. “Pai Antônio”, infectadas com *Scytalidium lignicola* CMM 1098 após aplicação dos indutores de resistência, no decorrer de 90 dias. Ácido salicílico (AS); ácido aminobutírico (BABA); quitosana (Quit); Acibenzolar-S-metil (BION); controle (Cont). Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$). Letras maiúsculas comparam as datas após inoculação do fungo patogênico *Scytalidium lignicola*. Letras minúsculas comparam os tratamentos dentro de cada coleta.

Martel e Qaderi. (2016) destacaram que as plantas cultivadas em temperaturas mais elevadas apresenta clorofila b significativamente maior do que as plantas cultivadas em temperaturas mais baixas, o que possivelmente pode ter influenciado na redução de clorofila avaliada nesse estudo. Cardoso Júnior et al. (2005) estudaram sobre a utilização de nitrogênio no solo e observaram que não proporcionou aumento no teor de clorofila b no vegetal, o que talvez justifique o comportamento não significativo da clorofila b nas plantas de mandioca conduzidas em solo autoclavado e com ausência de nitrogênio, mesmo submetidas a tratamentos com indutores de resitência.

Para as avaliações da clorofila total nas plantas de mandioca conforme a figura 18, observa-se que ocorreu diferença significativa entre os tratamentos, porém apresentaram comportamento similar. No entanto, houve significância no que se refere ao período de coleta, sendo os menores índices dos teores de clorofila total apresentado no nonagésimo dia após inoculação do fungo patogênico nas plantas para os tratamentos ácido salicílico (AS), ácido aminobutirico (BABA), acibenzolar-S-metil (BION) e Controle (CONT). Em relação ao indutor de resistência quitosana (QUIT) se destacou com os maiores índices de clorofila

total sobre as plantas de mandioca e os menores valores encontrado para clorofila total foi destacado no tratamento acibenzolar-S-metil (BION).

As plantas sofrem por diferentes tipos de estresse, seja ambiental ou patogênico, o que provavelmente influenciou para esse comportamento no teor de clorofila total, pois no quadragésimo e nonagésimo dia de avaliação ocorreu uma incidência significativa da podridão radicular na mandioca, prejudicando o desenvolvimento vegetativo causado principalmente por maior senescência, reduzindo a coloração esverdeada no vegetal, o que interfere no processo fotossintético.

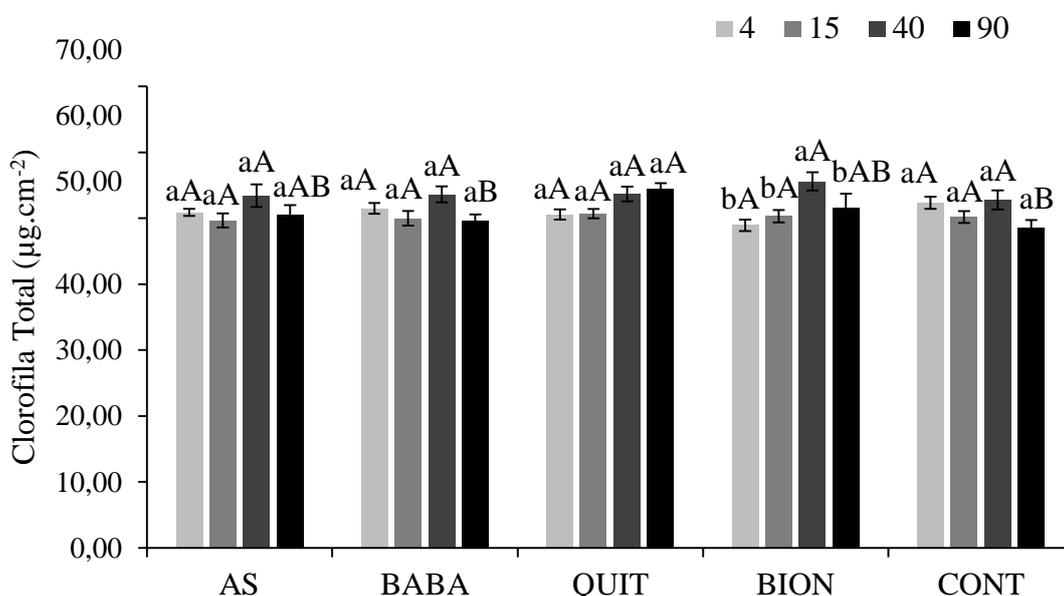


Figura 18. Teores de clorofila total em mandioca cv. “Pai Antônio”, infectadas com *Scytalidium lignicola* CMM 1098 após aplicação dos indutores de resistência, no decorrer de 90 dias. Ácido salicílico (AS); ácido aminobutírico (BABA); quitosana (Quit); Acibenzolar-S-metil (BION); controle (Cont). Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$). Letras maiúsculas comparam as datas após inoculação do fungo patogênico *Scytalidium lignicola*. Letras minúsculas comparam os tratamentos dentro de cada coleta.

A resposta do teor de clorofila em plantas de feijão à aplicação de diferentes concentrações de quitosana apresentaram maior teores de clorofila a, clorofila b e clorofila total, utilizando a concentração de 2,5%, em estudo conduzidos por Sheikha. (2011). Enquanto, Phothi e Theerakarunwong (2017) ressaltaram que as plantas sem aplicação do indutor de resistência quitosana, mostram redução do teor de clorofila, resultados semelhantes ao desse estudo.

Os valores referentes a massa fresca da parte aérea (MFPA) e massa seca da parte aérea (MSPA) das plantas de mandioca não diferiu estatisticamente entre os tratamentos. No entanto, os indutores de resistência acibenzolar-S-metil (BION) e quitosana (Quit)

pulverizados sobre as plantas apresentam maiores valores de fitomassa fresca e seca produzida aos noventa dias após inoculação do patógeno. Os menores valores de fitomassa fresca e seca de mandioca foi observado no tratamento controle (Cont), enquanto que o ácido salicílico (AS) e ácido aminobutírico (BABA) apresentaram valores similares (Figura 19A e B).

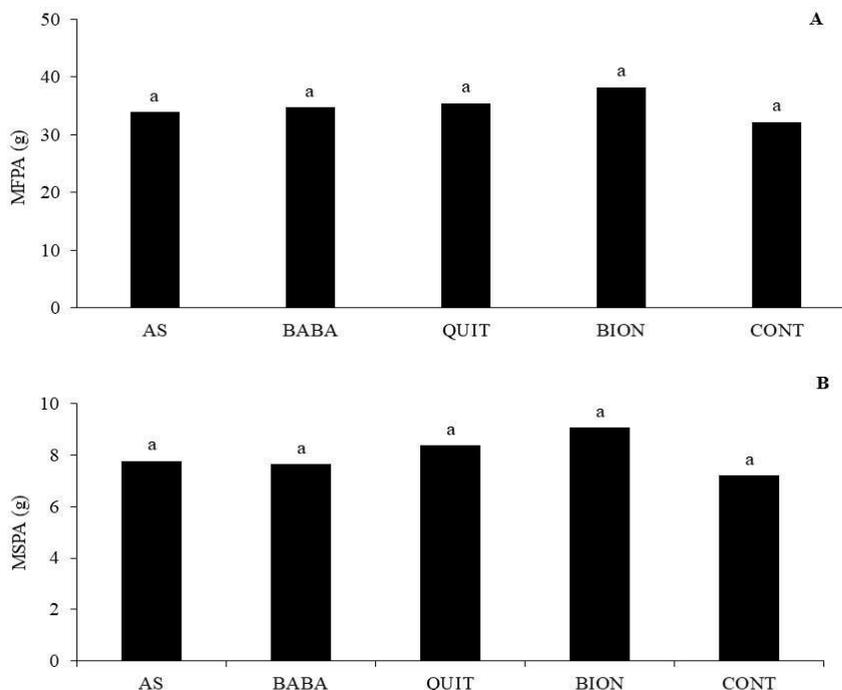


Figura 19. Determinação da massa fresca da parte aérea (MFPA) (A) e massa seca da parte aérea (MSPA) (B) em plantas de mandioca após aplicação de *Scytalidium lignicola* CMM 1098 e pulverização dos indutores de resistência, aos 90 dias. Ácido salicílico (AS); ácido aminobutírico (BABA); quitosana (Quit); Acibenzolar-S-metil (BION); controle (Cont). Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$).

A produção de biomassa em plantas diminui linearmente com o aumento do CO_2 (GLEADOW et al., 2009). A mandioca, ao contrário da maioria das culturas agrícolas não se beneficiaria com o aumento da concentração de CO_2 atmosférico, ou seja, com altas temperaturas, devido sua rusticidade a diferentes condições ambientais (STRECK, 2005). Como neste experimento o déficit hídrico e o sombreamento não foram fatores limitantes ao metabolismo das plantas de mandioca, possivelmente esses resultados estão atribuídos ao efeito dos indutores de resistência sobre o comportamento vegetativo das plantas.

A quitosana é um indutor de resistência que representa uma importância significativa para o aumento da fotossíntese nas plantas, além de promover e aumentar o crescimento vegetativo, estimular a absorção de nutrientes, aumentar a germinação e a brotação

contribuindo também para um maior vigor das plantas, o que acarreta em um maior acúmulo de matéria fresca vegetal (RABBI et al., 2016).

De acordo com Barbosa et al. (2008) o acibenzolar-S-metil é um indutor químico de resistência que pode resultar em custo fisiológico e reduzir parâmetros relacionados à produtividade, como peso fresco e seco da parte aérea do vegetal. O ácido salicílico é um exógeno responsável por aumentar todos os aspectos do crescimento das plantas, proporcionando, no entanto, maior acúmulo de massa fresca e seca da parte aérea das plantas (MARTEL E QADERI. 2016).

A figura 20A apresenta diferença significativa para massa fresca da raiz (MFRAIZ) e massa seca da raiz (MSRAIZ) (Figura 20B) nas plantas de mandioca com os diferentes tratamentos estudados, sendo possível analisar que a quitosana (Quit) se destacou com a menor taxa de massa fresca e seca das raízes das plantas de mandioca avaliada aos noventa dias após aplicação do fungo patogênico *Scytalidium lignicola*. Em relação aos tratamentos ácido salicílico (AS), ácido aminobutírico (BABA), acibenzolar-S-metil (BION) e controle (Cont), não houve estimativa significativa para os parâmetros avaliados.

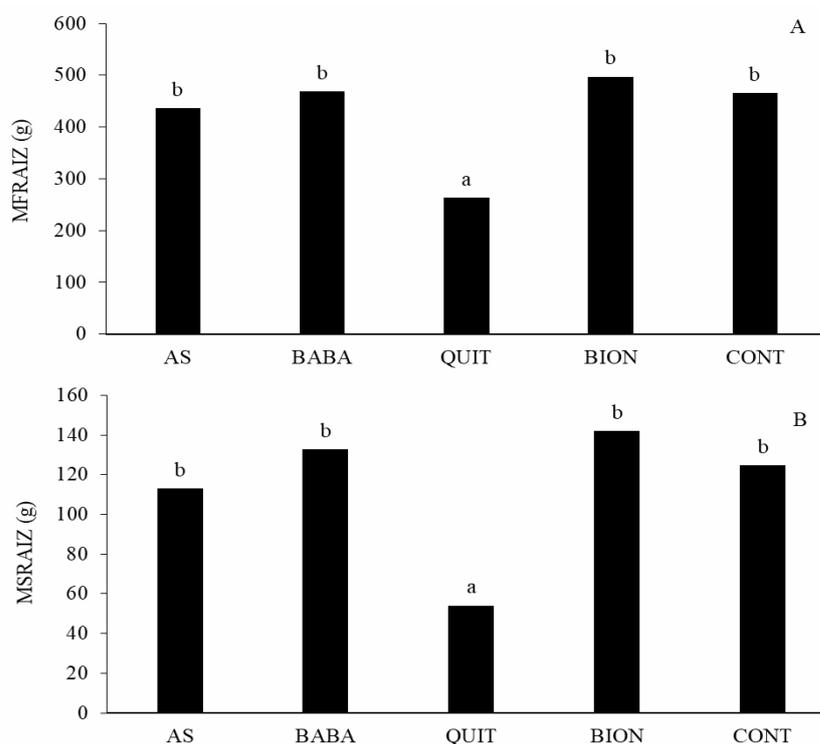


Figura 20. Determinação da massa fresca da raiz (MFRAIZ) (A) e massa seca da raiz (MSRAIZ) (B) em plantas de mandioca após aplicação de *Scytalidium lignicola* CMM 1098 e pulverização dos indutores de resistência, aos 90 dias. Ácido salicílico (AS); ácido aminobutírico (BABA); quitosana (Quit); Acibenzolar-S-metil (BION); controle (Cont). Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$).

É importante salientar que a taxa de transpiração depende da umidade do solo, bem como do enraizamento em profundidade e da densidade da área da raiz (MANZONI et al., 2013). O que possivelmente pode ter interferido no crescimento radicular das plantas de mandioca nesse estudo, ou seja, a raiz atingiu o contato com o vaso, corroborando para um maior estresse, bem como a redução de umidade afetando o desenvolvimento das raízes das plantas aos noventa dias.

A quitosana pode desempenhar um papel importante para o crescimento e a produtividade de *Phaseolus vulgaris* cultivadas sob condições de estresse hídrico, onde possivelmente está envolvido a produção de vários metabólitos que causa redução na transpiração, assim, maior concentração de água será disponível para um melhor crescimento e produção vegetal (ABU-MURIEFAH, 2013).

Estatisticamente não ocorreu diferença significativa em relação à diâmetro do caule (Figura 21A) e altura das plantas de mandioca (Figura 21B) após aplicação dos indutores de resistência em estudo, ácido salicílico (AS), ácido aminobutírico (BABA), quitosana (Quit), acibenzolar-S-metil (BION) e controle (Cont) avaliada aos noventa dias após inoculação do fungo patogênico *Scytalidium lignicola*, as plantas de mandioca apresentaram comportamento similar em todos os tratamentos. Esses valores pode ser justificada possivelmente por fatores de estresse proporcionado as células vegetais das plantas durante a condução do experimento, pois aos noventa dias constatou-se uma maior severidade da podridão radicular comprometendo o desenvolvimento vegetativo das plantas.

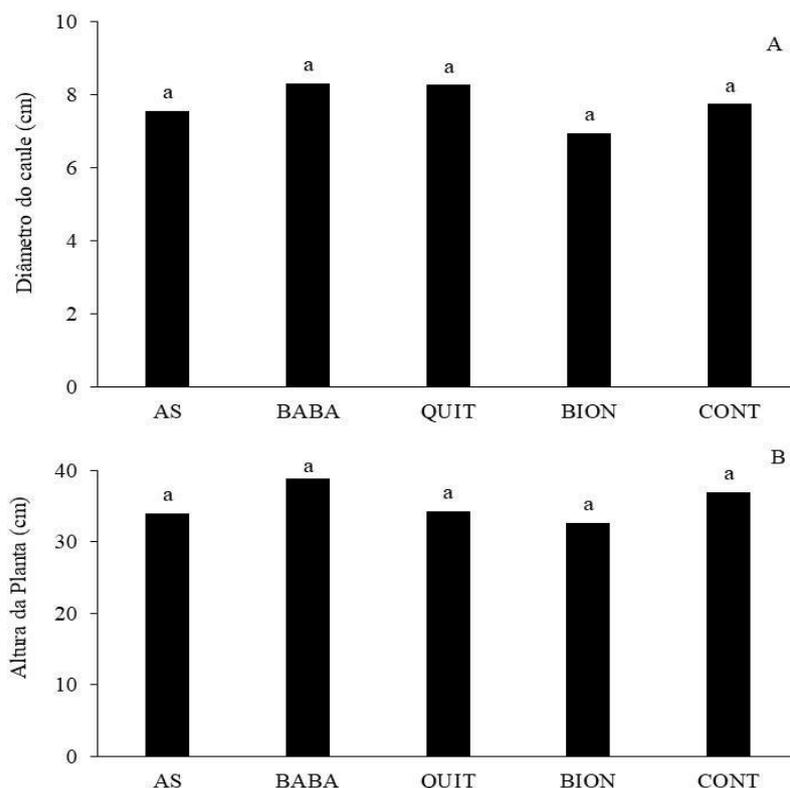


Figura 21. Avaliação do diâmetro do caule (A) e Altura das plantas de mandioca (B), após aplicação de *Scytalidium lignicola* CMM 1098 e pulverização dos indutores de resistência, aos 90 dias. Ácido salicílico (AS); ácido aminobutírico (BABA); Acibenzolar-S-metil (BION); controle (Cont). Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$).

O crescimento vegetal depende da divisão e expansão de suas células, sendo esta última condicionada à pressão de turgência, processo afetado pela baixa disponibilidade de água no solo ou pelo excesso de transpiração (SANTOS et al., 2014). Deuner et al. (2011) afirmaram que em condições de estresse abiótico, é necessária a rápida eliminação das espécies reativas de oxigênio pelas enzimas oxidativas. De acordo com a capacidade de tolerância, da intensidade e duração do estresse as plantas mostram alterações metabólicas e de crescimento em diferentes níveis (PATANÈ et al., 2016).

A aplicação de quitosana influencia significativamente sobre caracteres morfológicos e fisiológicos nas plantas como altura e diâmetro (RABBI et al., 2016). Este polímero contribui para o crescimento das plantas, além de ser considerada como uma substância pesticida usado para resistência à doença das plantas reduzindo o estresse causado por infecção (VAN et al., 2013). O (BABA) não só induz resistência a fatores de estresse, mas também pode estimular ou inibir o crescimento e o desenvolvimento das plantas (PIEKNA-GROCHALA e KEPCZYNSKA, 2013).

Os diferentes indutores de resistência pulverizados nas plantas de mandioca após a inoculação do fungo patogênico *Scybalidium lignicola*, foi possível diagnosticar que a área foliar das plantas apresentou valores significativos, conferindo os maiores índices para os tratamentos ácido salicílico (AS), acibenzolar-S-metil (BION) e controle (CONT), se destacando fotossinteticamente ativa por planta ao longo de todo o ciclo da cultura durante a condução do experimento. Os tratamentos ácido aminobutírico (BABA), quitosana (Quit) apresentaram os menores índices, não diferindo estatisticamente entre si, conforme representado na figura 22A.

O número de folhas por plantas avaliada na cultura da mandioca (Figura 22B) não foi significativo estatisticamente entre os tratamentos em estudo, podendo ser influenciado por alguns estresses ocasionado a planta durante a condução do experimento, pois aos noventa dias a severidade da podridão radicular da mandioca interferiu drasticamente no desenvolvimento vegetativo das plantas, o que possivelmente interferiu na redução do número de folhas expostas.

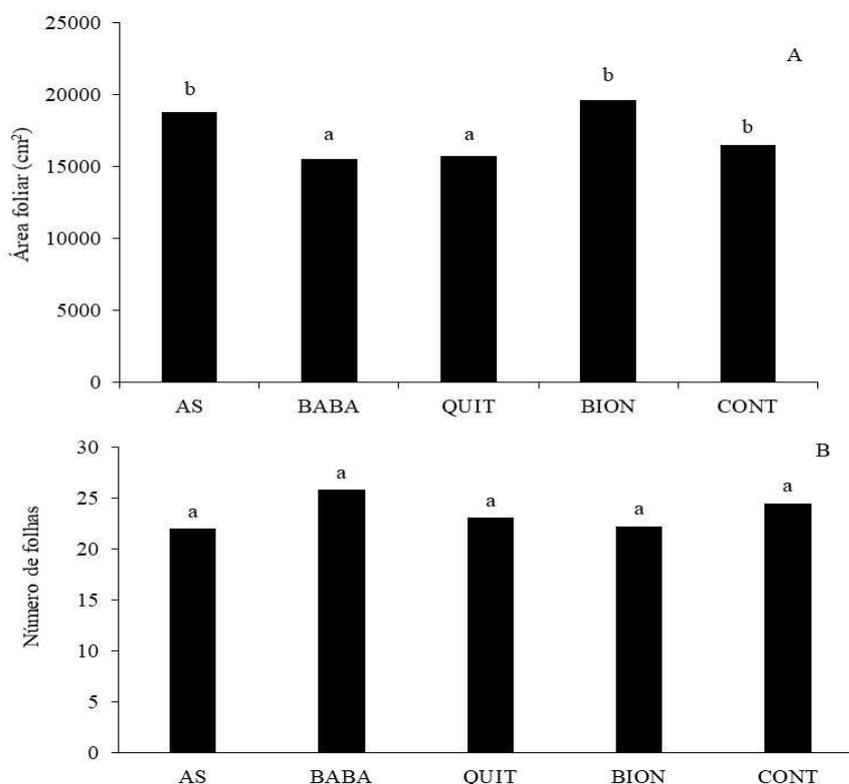


Figura 22. Determinação da área foliar (A) e número de folhas por planta da mandioca (B) após aplicação de *Scybalidium lignicola* CMM 1098 e pulverização dos indutores de resistência, aos 90 dias. Ácido salicílico (AS); ácido aminobutírico (BABA); quitosana (Quit); Acibenzolar-S-metil (BION); controle (Cont). Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$).

Em relação aos efeitos das EROs sobre o número de folhas por plantas e a área foliar em condições de estresses abióticos, é necessária uma eliminação dessas espécies reativas pelas enzimas antioxidativas para impedir a redução do crescimento e da produtividade do vegetal (DEUNER et al., 2011). Ocorre uma diminuição significativa da capacidade fotossintética do vegetal, bem como a formação de espécies reativas de oxigênio (EROs) (SILVA et al., 2011).

As plantas de mandioca quando submetidas a estresse tende a aumentar a formação de novas folhas com maiores taxas fotossintéticas, pois a redução na área foliar auxilia na conservação da água (EL-SHARKAWY, 1993). Além disso, a área foliar é um dos fatores preponderante na reação fotoquímica e na fixação de carbono o que afeta o crescimento da planta e a biomassa (PHOTHI e THEERAKARUNWONG, 2017).

Em estudos realizados por Shailasree et al. (2001), constataram que plantas cultivadas a partir de sementes embebidas em 50 Mm da solução de ácido aminobutírico (BABA), prevalece o maior peso fresco e uma maior área foliar das plantas, além de proporcionar um florescimento rápido. Durante o crescimento das plantas de batata, a aplicação via foliar com BABA aumentou o rendimento de tubérculos e o número de folhas por planta (OLIVIERI et al., 2009).

Para comprimento das raízes de mandioca aos noventa dias após inoculação do fungo patogênico *Scytalidium lignicola*, ocorreu diferença estatisticamente significativa entre os tratamentos, conforme apresenta a figura 23A, constatando o maior resultado com o uso do indutor acibenzolar-S-metil (BION), comparando com o controle, seguindo com valores similares para os tratamentos ácido salicílico (AS). Os indutores de resistência quitosana (Quit), ácido aminobutírico (BABA) e controle (CONT) não diferiram estatisticamente.

O número de raízes por planta de mandioca observado na figura 23B foi significativo para os tratamentos em estudo após a inoculação do fungo patogênico nas plantas, onde foi possível constatar que o tratamento acibenzolar-S-metil (BION) se sobressaiu entre os demais, constatando uma maior quantidade de raízes por planta aos noventa dias após indução de resistência, comparando com o tratamento controle. Os indutores de resistência, ácido salicílico (AS), ácido aminobutírico (BABA), quitosana (Quit) e controle (Cont) não constatou efeito significativo.

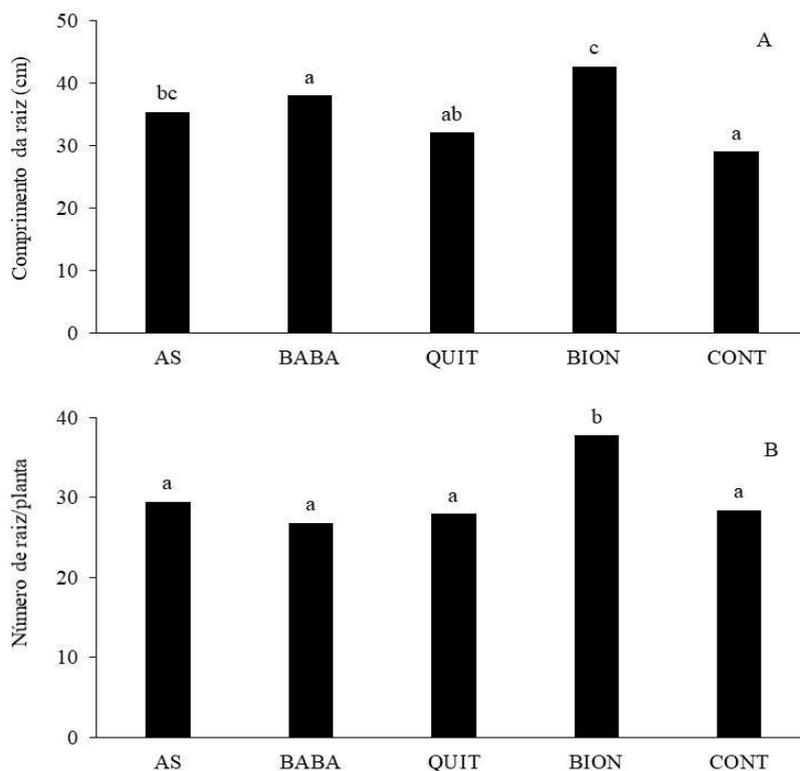


Figura 23. Avaliação do comprimento da raiz (A) e número de raiz por planta (B), após aplicação de *Scytalidium lignicola* CMM 1098 e pulverização dos indutores de resistência, aos 90 dias. Ácido salicílico (AS); ácido aminobutírico (BABA); quitosana (Quit); Acibenzolar-S-metil (BION); controle (Cont). Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$).

Após a indução de resistência, as plantas são capazes de estabelecer uma condição fisiológica única, respondendo mais rápido e efetivamente quando são expostas a vários estresses bióticos e abióticos, apresentando características como a modificação genética e bioquímica que surge como resultado de exposição ao estresse vegetal (BRUCE et al., 2007), com isso, as plantas de mandioca submetidas ao estresse biótico através do fungo patogênico *Scytalidium lignicola* corresponderam a diferentes comportamentos mesmo com a aplicação dos indutores de resistência abióticos.

5. CONCLUSÕES

1. Ocorre redução na severidade dos sintomas da podridão radicular da mandioca avaliada na raiz e parte aérea das plantas quando são tratadas com indutores de resistência abióticos acibenzolar-S-metil (BION).

2. O tempo de estresse patogênico influenciou os mecanismos bioquímicos e fisiológicos estudados, evidenciando que aos noventa dias o desenvolvimento das plantas de mandioca foram afetados pela severidade da podridão radicular através do fungo patogênico *Scytalidium lignicola*.

3. As plantas tratadas com os diferentes indutores abióticos ao longo do período de avaliação apresentam um melhor desenvolvimento vegetativo com maior qualidade fisiológica e uma resistência sistêmica induzida sobre as plantas de mandioca.

REFERÊNCIAS

ABU-MURIEFAH, S. Effect of chitosan on common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) plants grown under water stress conditions. **International Research Journal of Agricultural Science and Soil Science**, v.3, n.6, p. 192- 199, 2013.

AFOLABI, C. G.; OKECHUKWU, O. C.; KEHINDE, I. A.; OKECHUKWU, R. U. Assessment of farmers' yield for root rot disease on improved cassava varieties released in Nigeria. **African Journal of Root and Tuber Crops**, v. 9, n. 1, p. 50-57, 2011.

AGNELLI, A. R. **Potencial de agentes indutores de resistência para o controle da bactéria *Candidatus Liberibacter asiaticus* em plantas cítricas**. 2011. 44 f. Dissertação (Mestrado Profissional em Controle de Doenças e Pragas dos Citros). Fundo de Defesa da Citricultura. Araraquara-SP. 2011.

AGRAWAL, G. K.; RAKWAL, R.; TAMOGAMI, S.; YONEKURA, M.; KUBO, A.; SAJI, H. Chitosan activates defense/ stress response (s) in the leaves of *Oryza sativa* seedlings. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 40, n. 12, p.1061-1069, 2002.

AGRIOS, G. N. **Plant pathology**. 5th. ed. San Diego: Elsevier, 2005. 948 p.

ALENCAR, R. B.; BIONDI, M. M.; PAIVA P. M. G.; VIEIRA, V. L. A.; CARVALHO JUNIOR, L. B.; BEZERRA, R. S. Alkaline proteases from digestive tract of four tropical fishes. **Brazilian Journal Food Technology**, v. 6, p. 279-284, 2003.

ALI, A.; ZAHID, N.; MANICKAM, S.; SIDDIQUI, Y.; ALDERSON, P. G.; AQBOOL, M. Induction of lignin and pathogenesis related proteins in dragon fruit plants in response to submicron chitosan dispersions. **Crop Protection**, v. 63, p. 83-88, 2014.

ALLEM, A. C. The Origins and Taxonomy of Cassava. In: HILLOCKS, R. J.; THRESH, J. M.; BELLOTTI, A. **Cassava: biology, production and utilization**. Londres: CABI Publishing, 2002. Cap. 01, p. 1-16.

ALMAGRO, L.; GÓMEZ-ROS, L. V.; BELCHI-NAVARRO, S.; BRU, R.; ROSBARCELO, A.; PEDREÑO, M. A. Class III peroxidases in plant defence reactions. **Journal of Experimental Botany**, v. 60, p. 377-390, 2009.

ALMEIDA, H. O.; BARBOSA, M. O.; MARQUES, A. E.; PEREIRA, T. H. A.; MAGALHÃES JÚNIOR, M. J.; TESSAROLLO, N. G.; GAMES, P. D.; BARROS, E. G.; STOLF-MOREIRA, R.; MARCELINO-GUIMARÃES, F. C.; ABDELNOOR, R.V.; PEREIRA, P. R. G.; BARACAT-PEREIRA, M. C. Enzimas marcadoras de indução de resistência diferencialmente reguladas em soja resistente e suscetível à ferrugem-asiática-da-soja. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 47, n. 2, p. 163-172, 2012.

ALMEIDA, K.; CAMARA, F. L. A. Produtividade de biomassa e acúmulo de nutrientes em adubos verdes de verão, em cultivos solteiros e consorciados. **Revista Brasileira de Agroecologia**, v. 6, n. 2, p. 55-62, 2011.

ANDRADE, C. C. L.; RESENDE, R. S.; RODRIGUES, F. A.; SILVEIRA, P. R.; RIOS, J. A.; OLIVEIRA, J. R.; MARIANO, R. L. R. Indutores de resistência no controle da pinta

bacteriana do tomateiro e na atividade de enzimas de defesa. **Tropical Plant Pathology**, v. 38, p. 28-34, 2013.

APEL, K.; HIRT, H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. **Annual Review of Plant Biology**, v. 55, p. 373-399, 2004.

ARAÚJO, F. F.; MENEZES, D. Indução de resistência a doenças foliares em tomateiro por indutores biótico (*Bacillus subtilis*) e abiótico (Acibenzolar-S-Metil). **Summa Phytopathologica**, v.35, n.3, p.169-172, 2009.

ARRIETA-BAEZ, D.; STARK, R. E. Modeling suberization with peroxidase-catalyzed polymerization of hydroxycinnamic acids: crosscoupling and dimerization reactions. **Phytochemistry**, v. 67, p. 743–753, 2006.

ÁVILA, G. A. C. **Cultura da mandioca de mesa**. Belo Horizonte: EMATER-MG, 2002. (Boletim Técnico, 17).

BADAWY, M. E. I.; RABEA, E. I. A biopolymer chitosan and its derivatives as promising antimicrobial agents against plant pathogens and their applications in crop protection. **International Journal of Carbohydrate Chemistry**, v. 2011, p.1-29, 2011.

BARBOSA, M. A. G.; LARANJEIRA D., COELHO R. S. B. Physiological cost of induced resistance in cotton plants at different nitrogen levels. **Summa Phytopathologica**, v. 34, n. 4, p. 338-342, 2008.

BARILLI, E.; PRATS, E.; RUBIALES, D. Benzothiadiazole and BABA improve resistance to *Uromyces pisi* (Pers.) Wint. in *Pisum sativum* L. with an enhancement of enzymatic activities and total phenolic content. **European Journal of Plant Pathology**, v. 128, p. 483-493, 2010.

BARROS, F. C.; SAGATA, E.; FERREIRA, L. C. C.; JULIATTI, F. C. Indução de resistência em plantas contra fitopatógenos. **Bioscience Journal**, v. 26, n. 2, p. 231-239, 2010.

BARROS, J. A.; MEDEIROS, E. V.; NOTARO, K. A.; MORAES, W. S.; SILVA, T. C. E. S.; MOREIRA, K. A. Different cover promote sandy soil suppressiveness to root rot disease of cassava caused by *Fusarium solani*. **African Journal of Microbiology Research**, v. 8, p. 967–973, 2014.

BAUTISTA-BAÑOS, S.; HERNANDEZ-LAUZARDO, A. N.; VELAZQUEZ-DEL VALLE, M. G.; HERNANDEZ-LOPEZ, M.; AIT BARKA, E.; BOSQUEZ MOLINA E. et al. Chitosan as a potential natural compound to control pre and postharvest diseases of horticultural commodities. **Crop Protection**, v. 25, n.2, p.108-118, 2006.

BAYOUMI, S. A. L.; ROWAN, M. G.; BEECHING, J. R.; BLAGBROUGH, I. S. Constituents and secondary metabolite natural products in fresh and deteriorated cassava roots. **Phytochemistry**, v. 71, p. 598–604, 2010.

BAYSAL, O.; GURSUY, Y.; OMEK, H.; DURU, A. Induction of oxidants in tomato leaves treated with DL-beta-aminobutyric acid (BABA) and infected *Clavibacter*

michiganensis spp. *michiganensis*. **European Journal of Plant Pathology**, v. 9 p. 112-3619, 2005.

BAYSAL, O.; SOYLU, E. M.; SOYLU, S. Induction of defense-related enzymes and resistance by the plant activator acibenzolar-S-methyl in tomato seedlings against bacterial canker caused by *Clavibacter michiganensis* subsp. *michiganensis*. **Plant Pathology**, v. 52, p. 747-753, 2003.

BERGER, L. R. R.; STAMFORD, N. P.; WILLADINO, L. G.; LARANJEIRA, D.; LIMA, M. A. B.; MALHEIROS, S. M. M. Cowpea resistance induced against *Fusarium oxysporum* f. sp. *tracheiphilum* by crustaceous chitosan and by biomass and chitosan obtained from *Cunninghamella elegans*. **Biological Control**, v. 92, p. 45-54, 2016.

BERGER, L. R. R.; STAMFORD, T. C. M.; STAMFOR-DARNAUD, T.; FRANCO, L. O.; NASCIMENTO, A.; CAVALCANTE, H.; MACEDO, R.; CAMPOS-TAKAKI, G. Effect of corn steep liquor (CSL) and cassava wastewater (CW) on chitin and chitosan production by *Cunninghamella elegans* and their physicochemical characteristics and cytotoxicity. **Molecules**, v. 19, p. 2771-2792, 2014.

BERTONCELLI, D. J.; MAZARO, S. M.; ROCHA, R. C. D. S.; POSSENTI, J. C.; WAGNER JÚNIOR, A. Ácido salicílico na indução de resistência ao tombamento de plântulas de beterraba e atividade antifúngica contra *Fusarium sp.*, in vitro. **Semina: Ciências Agrárias**, v. 37, n. 1, p. 67-76, 2016.

BERTONCELLI, D. J.; MAZARO, S. M.; ROCHA, R. C. D. S.; POSSENTI, J. P.; WAGNER JÚNIOR, A. Acibenzolar-S-metilo en la inducción de resistencia en tomates y control de *Rhizoctonia solani* kuhn in vitro. **Brazilian Journal of Applied Technology for Agricultural Science**, v. 8, n. 2, p. 43-50, 2015a.

BERTONCELLI, D. J.; MAZARO, S. M.; ROCHA, R. C. D. S.; POSSENTI, J. C.; REY, M. S.; ZORZZI, I. C. Ácido salicílico na indução de resistência a doenças em pepino e controle de *Pythium sp.* in vitro. **Revista de Ciências Agroveterinárias**, v.14, n. 2, p.124-131, 2015c.

BERTONCELLI, D. J.; ROCHA, R. D. S.; MAZARO, S. M.; POSSENTI, J. C.; BORIN, M. S. R. Salicylic acid on the induction of resistance of tomato plants and control of *Rhizoctonia solani* Kuhn in vitro. **Brazilian Journal of Applied Technology for Agricultural Science**, v. 8, n. 1, p. 47-54, 2015b.

BONALDO, S. M.; PASCHOLATI, S. F.; ROMEIRO, R. S. Indução de resistência: noções básicas e perspectivas. In: CAVALCANTI, L.S.; DI PIERO, R.M.; CIA, P.; PASCHOLATI, S.F.; RESENDE, M.L.V.; ROMEIRO, R. S. **Indução de resistência em plantas a patógenos e insetos**. Piracicaba: FEALQ, p. 11-28. 2005.

BORGES, M. F.; FUKUDA, W. M.; ROSSETTI, A. G. Avaliação de variedades de mandioca para consumo humano. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 37, p. 1559-1565, 2002.

BOSTOCK, R. M.; PYE, M. F.; ROUBTSOVA, T. V. Predisposition in plant disease: Exploiting the nexus in abiotic and biotic stress perception and response. **Annual Review of Phytopathology**, v. 52, n. 1, p. 23-33, 2014.

BRADFORD, M. M. A Rapid and Sensitive Method for the Quantitation of Microgram Quantities of Protein Utilizing the Principle of Dye Binding. **Analytical Biochemistry**, v. 72, p. 248-254, 1976.

BRUCE, T. J. A.; MATTHES, M. C.; NAPIER, J. A.; PICKETT, J.A. Stressful memories of plants: evidence and possible mechanisms. **Plant Science**, v. 173, n. 6, p. 603-608, 2007.

CADORIN, D. A.; DRANSKI, J. A. L.; MALAVASI, U. C. Efeito de antitranspirante na condutância estomática em mudas de *Cordia trichotoma* (Vell.) Arrab. ex Steud. **Scientia Agraria Paranaensis**, v. 15, n. 2, p. 115-120, 2016.

CAMPOS, A. D.; FERREIRA, A. G.; HAMPE, M. M. V.; ANTUNES, I. F.; BRANCÃO, N.; SILVEIRA, E.; OSÓRIO, V. A.; AUGUSTIN, E. Atividade de peroxidase e polifenoloxidase na resistência do feijão à antracnose. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 39, n. 7, p. 637-643, 2004.

CAMPOS, A. D.; HAMPE, M. M. V.; FERREIRA, A. G.; ANTUNES, I. F.; CASTRO, L. A. S. Indução de resistência sistêmica à antracnose em feijoeiro comum pela raça delta avirulenta de *Colletotrichum lindemuthianum*. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 44, n. 1, p. 15-21, 2009.

CAO, S.; ZHENG, Y.; YANG, Z.; TANG, S.; JIN, P.; WANG, K.; WANG, X. Effect of methyl jasmonate on the inhibition of *Colletotrichum acutatum* infection in loquat fruit and the possible mechanisms. **Postharvest Biology and Technology**, v. 49, n. 2, p. 301-307, 2008.

CARDOSO JÚNIOR, N. S.; VIANA, A. E. S.; MATSUMOTO, S. N.; SEDIYAMA, T.; AMARAL, C. L. F.; PIRES, A. J. V.; RAMOS, P. A. S. Efeito do nitrogênio sobre o teor de ácido cianídrico em plantas de mandioca. **Acta Scientiarum. Agronomy**, v. 27, n. 4, 2005.

CARNAÚBA, J. P.; SOBRAL, M. F.; AMORIM, E. P. R.; SILVA, J. C.; SANTOS, V. B.; FÉLIX, K. C. S. Avaliação de diferentes meios de cultura na esporulação de *Scytilidium lignicola*. **Summa Phytopathologica**, v. 33, n. 2, p. 199-200, 2007.

CARNEIRO, M. M. L. C.; DEUNER, S.; OLIVEIRA, P. V.; TEIXEIRA, S. B.; SOUSA, C. P.; BACARIN, M. A.; MORAES, D. M. Atividade antioxidante e viabilidade de sementes de girassol após estresse hídrico e salino. **Revista Brasileira de Sementes**, vol. 33, n. 4 p. 752 - 761, 2011.

CAVALCANTI, F. R.; RESENDE, M. L. V.; CARVALHO, C. P. S.; SILVEIRA, J. A. G.; OLIVEIRA, J. T. A. Induced defence responses and protective effects on tomato against *Xanthomonas vesicatoria* by an aqueous extract from *Solanum lycocarpum* infected with *Crinipellis perniciosus*. **Biological Control**, v. 39, p. 408-417, 2006.

CAVALCANTI, L. S.; BRUNELLI, K. R.; STARGARLIN, J. R.; CAVALCANTI, L. S.; DI PIERO, R. M.; CIA, P.; PASCHOLATI S. F.; RESENDE, M. L. V.; ROMEIRO, R. S. Aspectos bioquímicos e moleculares da resistência induzida. **Indução de resistência em plantas a patógenos e insetos**, p. 85-124. 2005.

CHAVAN, V.; BHARGAVA, S.; KAMBLE, A. Temporal modulation of oxidant and antioxidative responses in *Brassica carinata* during b-aminobutyric acid-induced resistance against *Alternaria brassicae*. **Physiological and Molecular Plant Pathology**, v. 83, p. 35-39, 2013.

CHRISTOPHER, D. J.; RAJ, T. S.; RANI, S. U.; UDHAYAKUMAR, R. Role of defense enzymes activity in tomato as induced by *Trichoderma Virens* against *Fusarium* wilt caused by *Fusarium oxysporum f sp. lycopersici*. **Journal of Biopesticides**, v. 3, n. 1, p. 158–162. 2010.

CONAB – Companhia Nacional de Abastecimento. **Conjuntura mensal da mandioca**. 2016. Disponível em: http://www.conab.gov.br/OlalaCMS/uploads/arquivos/16_05_09_09_32_58_mandioca_abril_2016.pdf. Acesso em: 22 de janeiro de 2017.

CONAB – Companhia Nacional de Abastecimento. **Conjuntura mensal da mandioca**. 2017. Disponível em: http://www.conab.gov.br/OlalaCMS/uploads/arquivos/17_05_16_14_33_30_17.pdf _abril_2017. Acesso em: 13 de junho de 2017.

CONCEIÇÃO, A.J. **A mandioca**. 3.Ed. São Paulo: Nobel, 1987. p. 382.

CONTRERAS-CORNEJO, H. A.; MACIAS-RODRIGUEZ, L.; BELTRAN-PENA, E.; HERRERA-ESTRELLA, A.; LOPEZ-BUCIO, J. *Trichoderma*-induced plant immunity likely involves both hormonal- and camalexin-independent mechanisms in *Arabidopsis thaliana* and confers resistance against necrotrophic fungus *Botrytis cinerea*. **Plant signaling & behavior**, v. 6, n. 10, p. 1554-1563, 2011.

CRUZ, S. M. C.; RODRIGUES, A. A. C.; COELHO, R. S. B.; SARDINHA, D. H. S. Ação indutora de produtos abióticos na resistência de tomateiro e efeito sobre o crescimento micelial de *Fusarium oxysporum f. sp. Lycopersici*. **Idesia (Arica)**, v. 29, n. 2, p. 111-118, 2011.

CUENCA, M. A. G.; MANDARINO, D. C. **Aspectos agroeconômicos da cultura da mandioca: características e evolução da cultura no Estado de Pernambuco entre 1990 e 2004**. Aracaju: Embrapa Tabuleiros Costeiros, 2006. (Documentos 99).

DAVAR, R.; DARVISHZADEH, R.; MAJD, A. Changes in antioxidant systems in wheat plants. **Ecotoxicol. Environ**, v. 89, p.150–157, 2013.

DEBONA, D.; FIGUEIROÓ, G. G.; CORTE, G. D.; NAVARINI, L.; DOMINGUES, L. D. S.; BALARDIN, R. S. Efeito do tratamento de sementes com fungicidas e acibenzolar-S-methyl no controle da ferrugem asiática e crescimento de plântulas em cultivares de soja. **Summa Phytopathologica**, v. 35, n. 1, p. 187-193, 2009.

DEMONTIÊZO, F. L.; ARAGÃO, M. C.; VALNIR JUNIOR, M.; MOREIRA, F. J. C.; PAIVA, P. V. V.; LIMA, S. C. R. V. Emergência e crescimento inicial de tomate 'Santa Clara' em função da salinidade e condições de preparo das sementes. **Irriga**, v. 1, n.1, p. 81-92, 2016.

DEUNER, C.; MAIA, M. S.; DEUNER, S.; ALMEIDA, A. S.; MENEGHELLO, G. E. Variabilidade e atividade antioxidante de sementes de genótipos de feijão miúdo submetidos ao estresse salino. **Revista Brasileira de Sementes**, v. 33, n. 4, p. 713-722, 2011.

DIETRICH, R.; PLOSS, K.; HEIL, M. Growth responses and fitness cost after induction of pathogen resistance depend on environmental condition. **Plant, Cell & Environment**, v. 28, n. 2, p. 211-222, 2005.

DURRANT, W. E.; DONG, X. Systemic acquired resistance. **Annual Review of Phytopathology, Palo Alto**, v. 42, n. 1, p. 185-209, 2004.

EDREVA, A. A novel strategy for plant protection induced resistance. **Journal of Cell and Molecular Biology**, v. 3, n. 2, p. 61-69, 2004.

ELMER, W. H. Effects of acibenzolar-S-methyl on the suppression of Fusarium wilt of cyclamen. **Crop Protection**, v. 25, n.7, p. 671-676, 2006.

EL-SHARKAWY, M. A. Cassava biology and physiology. **Plant Molecular Biology**, v. 56, p. 481-501, 2004.

EL-SHARKAWY, M. A. Drought-tolerant cassava for Africa, Asia and Latin America: breeding projects work to stabilize productivity without increasing pressures on limited natural resources. **BioScience**, v. 43, n. 7, p. 441-451, 1993.

EL-SHARKAWY, M. A. International research on cassava photosynthesis, productivity, eco-physiology, and responses to environmental stresses in the tropics. **Photosynthetica**, v. 44, n.4, p. 481-512, 2006.

EL-SHARKAWY, M. A. Physiological characteristics of cassava tolerance to prolonged drought in the tropics: Implications for breeding cultivars adapted to seasonally dry and semi arid environments. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 19, n. 4, p. 257-286, 2007.

EL-SHARKAWY, M. A.; COCK, J. H.; PORTO, M. C. M. Características fotossintéticas da mandioca (*Manihot esculenta* Crantz). **Revista Brasileira Fisiologia Vegetal**, v. 1, n. 2, p. 143-154, 1989.

EMBRAPA. **Manual de Análises Químicas de Solos, Plantas e Fertilizantes**. Brasília DF: Embrapa, p.627, 2º Ed, 2009.

EVERTS, K. L.; EGEL, D. S.; LANGSTON, D.; ZHOU, X. Chemical management of Fusarium wilt of watermelon. **Crop Protection**, v. 66, p. 114-119, 2014.

FAROUK, S.; OSMAN, M. A. The effect of plant defense elicitors on common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) growth and yield in absence or presence of spider mite (*Tetranychus*

urticae Koch) infestation, **Journal of Stress Physiology & Biochemistry**, v. 7, n. 3, p. 05-22, 2011.

FERNANDES, L. H. M.; RESENDE, M. L. V.; PEREIRA, R. B.; COSTA, B. H. G.; MONTEIRO, A. C. A.; RIBEIRO JÚNIOR, P. M. Acibenzolar-s-metil no controle da ferrugem e da cercosporiose do cafeeiro em condições de campo. **Coffee Science**, v. 8, n. 1, p. 24-32, 2013.

FERREIRA, D. F. **SISVAR**. Versão 5.3. Lavras: UFLA, 2010.

FIALHO, J. F.; VIEIRA, E. A. Mandioca no Cerrado. **Planaltina: Orientações técnicas**, 208. EMBRAPA, 2011.

FIGUEREDO, P. G.; BICUDO, S. J.; MORAES-DALLAQUA, M. A.; RANAMAR, F. Y.; AGUIAR, E. B. Componentes de produção e morfologia de raízes de mandioca sob diferentes preparos do solo. **Bragantia**, v. 73, n. 4, p.357-364, 2014.

FRANCK, H.; MESTRES, C.; NOËL, A.; BRIGITTE, P.; JOSEPH, H. D.; CORNET, D.; MATHURIN, N. C. Effects of cultivar and harvesting conditions (age, season) on the texture and taste of boiled cassava root. **Food Chemistry**, v. 126, n.1, p. 127-133, 2011.

FUKUDA, W. M. G.; IGLESIAS, C.; FUKUDA, C.; CALDAS, R. C. Melhoramento participativo. In: SOUSA, L. S.; FARIAS, A. R. N.; MATTOS, P. L. P.; FUKUDA, W. M. G. **Aspectos socioeconômicos e agrônômicos da mandioca**. Cruz das Almas: Embrapa Mandioca e Fruticultura Tropical, 2006. p. 433-454.

FÜRSTENBERG-HÄGG, J.; ZAGROBELNY, M.; BAK, S. Plant defense against sunflower partial resistant and susceptible lines as affected by *Sclerotinia sclerotiorum*. **Biologia**, v.68, p. 821-829, 2013.

FURTADO, L. M.; RODRIGUES, A. A. C.; ARAÚJO, V. S.; SILVA, L. L. S.; CATARINO, A. M. Utilização de Ecolife® e Acibenzolar-S-metil (ASM) no controle da antracnose da banana em pós-colheita. **Summa Phytopathologica**, v. 36, n. 3, p. 237-239, 2010.

GAMA, T. S. S.; LUCAS, F. C. A.; MACEDO, E. G. Morphology of starch grains of cassava cultivars (*Manihot esculenta* Crantz, Euphorbiaceae). **Acta Biológica Catarinense**, v. 2, n. 1, p. 5-11, 2015.

GAYATRIDEVI, S.; JAYALAKSHMI, S. K.; SREERAMULU, K. Salicylic acid is a modulator of catalase isozymes in chickpea plants infected with *Fusarium oxysporum* f. sp. *Ciceri*. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 52, p. 154-161, 2012.

GILL, S. S.; TUTEJA, N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 48, n.12, p. 909–930, 2010.

GLEADOW, R. M.; EVANS, J. R.; MCCAFFERY, S.; CAVAGNARO, T. R. Growth and nutritive value of cassava (*Manihot esculenta* Cranz.) are reduced when grown in elevated CO₂. **Plant Biology**, v. 11, n.1, p. 76-82, 2009.

GÓMEZ-VASQUEZ, R. R.; DAY, H.; BUSCHMANN, S.; RANGLES, J. R.; BEECHING, R. M. Cooper Phenylpropanoids, phenylalanine ammonialyase and peroxidases in elicitor-challenged cassava (*Manihot esculenta*) suspension cells and leaves, **Annals of Botany**, v. 94, n.1, p. 87-97, 2004.

GUIMARÃES, S.; MAZARO, S.; FREDDO, Á.; WAGNER JÚNIOR, A. Potential of horsetail (*Equisetum* sp.) derivatives on the synthesis of defense metabolites using soybean (*Glycine max* L.) cotyledons and their effect on the in vitro growth of *Rhizoctonia solani* Kuhn. **Revista Brasileira de Plantas Mediciniais**, v. 17, n. 1, 143-149, 2015.

GUZZO, S. D.; HARAKAVA, R.; LUCON, C. M. M.; TSAI, S. M. Resistência sistêmica adquirida em cafeeiro contra *Hemileia vastatrix* e indução local e sistêmica de quitinases e beta-1,3-glucanases por acibenzolar-S-metil. **Summa Phytopathologica**, v. 30, n. 3 p.376-381, 2004.

HAVIR, E. A.; MCHALE, N. A. Biochemical and development characterization of multiple forms of catalase in tobacco leaves. **Plant Physiologic**, v. 84, n. 2, p. 450-455, 1987.

HE, C.Y.; HSIANG, T.; WOLYN, D. J. Induction of systemic disease resistance and pathogen defence responses in *Asparagus oYcinalis* with nonpathogenic strains of *Fusarium oxysporum*. **Plant Pathology**, v. 51, n. 2, p. 225-230, 2002.

HONORATO JUNIOR, J.; ZAMBOLIM, L.; AUCIQUE-PEREZ, C. E.; RESENDE, R. S.; RODRIGUES, F. A. Photosynthetic and antioxidative alterations in coffee leaves caused by *epoxiconazole* and *pyraclostrobin sprays* and *Hemileia vastatrix* infection. **Pesticide Biochemistry and Physiology**, v. 123, p. 31-39, 2015.

IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. **Estatística da Produção Agrícola**. 2016. Disponível em: ftp://ftp.ibge.gov.br/Producao_Agricola/Fasciculo_Indicadores_IBGE/estProdAgr_201601.pdf. Acesso em: 22 de Janeiro de 2017.

INMET – **Instituto Nacional de Meteorologia**. 2016. Disponível em: <http://www.inmet.gov.br/portal/>. Acesso em: 15 de janeiro de 2017.

ISHIGE, F.; MORI, H.; YAMAZAKI, K.; IMASEKI, H. Identification of a basic glycoprotein induced by ethylene in primary leaves of azuki bean as a cationic peroxidase. **Plant Physiology**, v. 101, n.1, p. 193-199, 1993.

JAKAB, G.; TON, J.; FLORS, V.; ZIMMERLI, L.; METRAUX, J.P.; MAUCH-MANI, B. Enhancing Arabidopsis salt and drought stress tolerance by chemical priming for its abscisic acid responses. **Plant Physiology**, v. 139, n. 1, p. 267-274, 2005.

JANDA, T.; GONDOR, O. K.; YORDANOVA, R.; SZALAI, G, M, P. Salicylic acid and photosynthesis: signaling and effects. **Acta physiologiae plantarum**, v. 36, n. 10, p. 2537-2546, 2014.

JONGMEVASNA, W.; YAIYEN, S.; PROUSOONTORN, M. H. Cassava (*Manihot esculenta* Crantz cv. KU50) peroxidase and its potential for the detection of some thiol compounds based on the inhibitory effect of 3,3',5,5'-tetramethylbenzidine oxidation. **Process Biochemistry**, v. 48, n.10, p. 1516–1523, 2013.

KAR, M.; MISHRA, D. Catalase, peroxidase, and polyphenoloxidase activities during rice leaf senescence. **Plant Physiology**, v. 57, n. 2, p. 315-319, 1976.

KARUPPANAPANDIAN, T.; MOON, J.; KIM, C.; MANOHARAN, K.; KIM, W. Reactive oxygen species in plants: their generation, signal transduction, and scavenging mechanisms. **Australian Journal of Crop Science**, v. 5, n. 6, p. 709-725, 2011.

KHAN, M. I. R.; FATMA, M.; PER, T. S.; ANJUM, N. A.; KHAN, N. A. Salicylic acid-induced abiotic stress tolerance and underlying mechanisms in plants. **Frontiers in plant science**, v. 6, 2015.

KIM, Y. J.; HWANG, B. K. Differential accumulation of beta-1,3-glucanase and chitinase isoforms in pepper stems infected by compatible and incompatible isolates of *Phytophthora capsici*. **Plant Physiology**, v. 45, p. 195-209, 1994.

KNAAK, N.; FIUZA, L. M. Potencial dos óleos essenciais de plantas no controle de insetos e microrganismos. **Neotropical Biology and Conservation**, v. 5, n. 2, p. 120-132, 2010.

KUĆ, J. Phytoalexins, stress metabolism, and disease resistance in plants. **Annual Review of Phytopathology**, v. 33, p. 275-297, 1995.

KUHN, O. J. **Indução de resistência em feijoeiro (*Phaseolus vulgaris*) por acibenzolar-S-metil e *Bacillus cereus*: aspectos fisiológicos, bioquímicos e parâmetros de crescimento e produção**. 2007. 139 f. Tese (Doutorado Fitopatologia) - Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2007.

LAGO, I.; STRECK, N. A.; BISOGNIN, D. A.; SOUZA, A. T.; SILVA, M. R. Transpiração e crescimento foliar de plantas de mandioca em resposta ao deficit hídrico no solo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 46, n. 11, p. 1415-1423, 2011.

LARANJEIRA, D.; SANTOS, E. O.; MARIANO, R. L. R.; BARROS, S. T. Ocorrência da podridão negra da maniva e raiz da mandioca (*Manihot esculenta*) causada por *Scytalidium lignicola* no estado de Pernambuco, Brasil. **Fitopatologia brasileira**, Brasília, v. 19, n. 3, p. 466-469, 1994.

LEVER, M. A. New reaction for colorimetric determination of carbohydrates. **Analytical Biochemistry**, v. 47, n.1, p. 273-279, 1972.

LI, H.; WANG, Y.; LIU, F.; YANG, Y.; WU, Z.; CAI, H.; ZHANG, Q.; WANG, Y.; LI, P. Effects of chitosan on control of postharvest blue mold decay of apple fruit and the possible mechanisms involved. **Scientia Horticulturae**, v. 186, p. 77-83, 2015.

LI, T.T.; HU, Y. Y.; DU, X. H.; TANG, H.; SHEN, C. H.; WU, J. S. Dalicylic acid alleviates the adverse effects of salt stress in *Torreya grandis* cv. Merrillii seedlings by

activating photosynthesis and enhancing antioxidant systems. **PLoS One**, v. 9, n.10, p. 109-492, 2014.

LIU, C.; LIU, Y.; GUO, K.; FAN, D.; LI, G.; ZHENG, Y. Effect of drought on pigments, osmotic adjustment and antioxidant enzymes in six woody plant species in karst habitats of southwestern China. **Environmental and Experimental Botany**, v. 71, n. 1, p.174–183, 2011.

MACAGNAN, D.; ROMEIRO, R. S.; BARACAT-PEREIRA, M. C.; LANNA-FILHO, R.; BATISTA, G. S.; POMELLA, A. W. V. Atividade de enzimas associadas ao estado de indução em mudas de cacaueteiro expostas a dois actinomicetos residentes de filoplano. **Summa Phytopathologica**, v. 34, n. 1, p. 34-37, 2008.

MANZONI, S.; VICO, G.; KATUL, G.; PORPORATO, A. Biological Constraints on water transport in the soil-plant-atmosphere. **Water Resource Research**, v. 51, p. 292-304, 2013.

MARGIS-PINHEIRO, M.; SANDRONI, M.; LUMMERZEIM, M.; OLIVEIRA, D. A. Defesa das plantas contra as doenças. **Ciência hoje**, v. 25, n. 147, p. 24-31, 1999.

MARTEL, A. B.; QADERI, M. M. Does salicylic acid mitigate the adverse effects of temperature and ultraviolet-B radiation on pea (*Pisum sativum*) plants. **Environmental and Experimental Botany**, v. 122, p. 39–48, 2016.

MASTOURI, F.; BJORKMAN, T.; HARMAN, G. E. Seed treatment with *Trichoderma harzianum* alleviates biotic, abiotic, and physiological stresses in germinating seeds and seedlings. **Biological Control**, v. 100, p. 1213-1221, 2010.

MAZARO, S. M.; GOUVEA, A.; WAGNER-JUNIOR, A.; CITADIN, I. Enzimas Associadas à Indução de Resistência em Morangueiro pelo Uso de Quitosana e Acibenzolar-S-Metil. **Revista Ciências Exatas e Naturais**, v. 14, n. 1, 2012.

McKINNEY, R. H. Influence of soil temperature and moisture on infection of wheat seedlings by *Helminthosporium sativum*. **Journal of Agricultural Research**, v. 26, n. 5, p. 195-218, 1923.

MELO, F. P.; ALMEIDA, J. P. Análise das feições geomorfológicas e dos processos morfodinâmicos do sítio urbano de Garanhuns-pe. **Ambivalências**, v. 01, n. 1, p. 1-12, 2013.

MELO, L. G. L.; SILVA, E. K. C.; CAMPOS NETO, J. R. M.; LINS, S. R. O.; RODRIGUES, A. A. C.; OLIVEIRA, S. M. A. Indutores de resistência abióticos no controle da fusariose do abacaxi. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 51, n. 10, p. 1703-1709, 2016.

MELOTTO, M.; UNDERWOOD, W.; KOCZAN, J.; NOMURA, K.; HE, SY. Os estômatos das plantas funcionam na imunidade inata contra a invasão bacteriana. **Cell**, v. 126, n. 5, p.969-980, 2006.

MILLER, G.; SUZUKI, N.; CIFTCI-YILMAZ, S.; MITTLER, R. Reactive oxygen species homeostasis and signalling during drought and salinity stresses. **Plant Cell and Environment**, v. 33, n.10, p. 453-67, 2010.

MITTLER, R.; VANDERAUWERA, S.; GOLLERY, M.; VAN-BREUSEGEM, F. Reactive oxygen gene network of plants. **Trends in plant science**, v. 9, n.10, p. 1360–1385, 2004.

MITTLER, R.; VANDERAWERA, S.; SUZUKI, N.; MILLER, G.; TOGNETTI, V. B.; VANDEPOELE, K.; GOLLERY, M.; SHULAEV, V. Breusegem ROS signaling: the new wave?. **Trends in plant science**, v. 16, n. 6, p. 300-309, 2011.

MIURA, K.; TADA, Y. Regulação das respostas de água, salinidade e estresse frio pelo ácido salicílico. **Front Plant Sciences**, v.5, n. 4, p. 1-21, 2014.

MORAIS, M. S.; MEDEIROS, E.V.; MOREIRA, K. A.; CAVALCANTI, M.S.; OLIVEIRA, N. T. Epidemiologia das doenças da parte aérea da mandioca no Município de Alagoa Nova, Paraíba. **Summa Phytopathologica**, v. 40, n. 3, p. 264-269, 2014.

MOSTEK, A.; BORNER, A.; WEIDNER, S. Comparative proteomic analysis of β -aminobutyric acid-mediated alleviation of salt stress in barley. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 99, p. 150 -161, 2016.

MUNIZ, M. F. S.; ANDRADE, F. W. R.; QUEIROZ, F. M.; MOURA FILHO, G.; MENEZES, M. Caracterização de isolados de *Phytophthora drechsleri*, agente causal da podridão mole de raízes de mandioca. **Fitopatologia Brasileira**, v. 31, n. 2, p. 195-198, 2006.

MUNIZ, M. F. S.; SANTIAGO, A. D.; FUKUDA, C.; MENEZES, M. *Scytalidium lignicola*: patógeno da mandioca no estado de Alagoas. **Summa Phytopathologica**, v. 25, n.2, p. 156-158, 1999.

NASSAR, N. M. A., HASHIMOTO, D. Y. C., FERNANDES, S. D. C. Wild Manihot species: botanical aspects, geographic distribution and economic value. **Genet Mol Res**, v. 7, n. 1, p. 16-28, 2008.

NGADZE, E.; ICISHAHAYO, D.; COUTINHO, T. A; VAN D. E. R.; WAALS, J. E. The role of polyphenol oxidase, peroxidase, phenylalanine ammonia lyase, chlorogenic acid and total soluble phenols in the resistance of potatoes to soft rot. **Plant Disease**, v. 96 p. 186-192, 2011.

NOTARO, K. A.; MEDEIROS, E. V.; SILVA, C. A. D.; BARROS. J. A. Prospecção de fitopatógenos associada á podridão radicular da mandioca em Pernambuco, Brasil. **Bioscience Journal Uberlândia**, v. 29, n. 5, p. 1832-1839, 2013.

OLIVEIRA, F. A.; RIBEIRO, M. S. S.; OLIVEIRA, M. K. T.; MARTINS, D. C.; NETA, M. L. S.; MEDEIROS, J. F. Produção de mudas de cultivares de maxixeiro em fibra de coco fertirrigadas com diferentes concentrações de nutrientes. **Revista Ceres**, v. 63, n.5, p. 698-705, 2016.

OLIVEIRA, J. G.; ALVES, P. L. C. A.; MAGALHÃES, A. C. The effect of chilling on the photosynthetic activity in coffee (*Coffea arabica* L.) seedlings. The protective action of chloroplastid pigments. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 14, n. 2, p. 95-104, 2002.

OLIVEIRA, M. A.; FIORINE, R. A. Análise de crescimento em mudas de mandioca (*Manihot esculenta* Crantz) provenientes de estacas em diferentes recipientes para cultivo. **Revista Raízes e Amidos Tropicais**, v. 2, p. 12-26, 2006.

OLIVEIRA, M. D. M.; VARANDA, C. M. R.; FÉLIX, M. R. F. Induced resistance during the interaction pathogen x plant and the use of resistance inducers. **Phytochemistry Letters**, v. 15, p. 152-158, 2016.

OLIVIERI, F. P.; LOBATO, M. C.; ALTAMIRANDA, E. G.; DALEO, G. R.; HUARTE, M.; GUEVARA, M. G.; ANDREU, A. B. BABA effects on the behaviour of potato cultivars infected by *Phytophthora infestans* and *Fusarium solani*. **European Journal of Plant Pathology**, v. 123, p.47-56, 2009.

ONYEKA, T. J.; DIXON, A. G. O.; EKPO, E. J. A. Field evaluation of root rot disease and relationship between disease severity and yield in cassava. **Experimental Agriculture**, v. 41, p. 357-363, 2005.

ORTEGA-ORTIZ, H.; BENAVIDES-MENDOZA, A.; MENDOZA-VILLARREAL, R.; RAMIREZ-RODRÍGUEZ, H.; ROMENUS, K. A. Enzymatic activity in tomato fruits as a response to chemical elicitors **Journal of the Mexican Chemical Society**, v. 51 p. 141-144, 2007.

PARANIDHARAN, V.; PALANISWAMI, A.; VIDHYASEKARAN, P.; VELAZHAHAN, R. Induction of enzymatic scavengers of active oxygen species in rice in response to infection by *Rhizoctonia solani*. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 25, p. 91-96, 2003.

PATANÈ, D. C.; SCORDIA, G.; TESTA, S. L. Cosentino, Physiological screening for drought tolerance in Mediterranean long-storage tomato. **Plant Science**, v. 249, p. 25-34, 2016.

PHOTHI, R.; THEERAKARUNWONG, C. D. Effect of chitosan on physiology, photosynthesis and biomass of rice (*Oryza sativa* L.) under elevated ozone. **Australian Journal of Crop Science**, v. 5, p.624-630, 2017.

PIEKNA-GROCHALA, J.; KEPCZYNSKA, E. Induction of resistance against pathogens by b-aminobutyric acid. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 35, p.1735-1748, 2013.

PINTO, M. C.; LOCATO, V.; SGOBBA, A.; ROMERO-PUERTAS, M. D. C.; GADALETA, C.; DELLEDONNE, M.; GARA, L. S-nitrosylation of ascorbate peroxidase is part of programmed cell death signaling in tobacco Bright Yellow-2 cells. **Plant Physiology**, v. 163, p. 1766-1775, 2013.

QUAGLIA, M.; EDERLI, L.; PASQUALINI, S.; ZAZZERINI, A. Biological control agents and chemical inducers of resistance for postharvest control of *Penicillium expansum* Link. on apple fruit. **Postharvest Biology and Technology**, v. 59, n. 3, p. 307-315, 2011.

RABBI, S. K. M. D. F.; RAHMAN, M. M. D.; MONDAL, M. M. A.; BHOWAL, S. K.; HAQUE, M. D. A. Effect of chitosan application on plant characters, yield attributes and yield of mungbean. **Research Journal of Agriculture and Environmental Management**, v.5, n. 3, p. 095-100, 2016.

RAHMAN, M.; PUNJA, Z. K. Biochemistry of ginseng root tissues affected by rusty root symptoms. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 43, n. 12, p. 1103-1114, 2005.

RAMOS, L. R. B.; STAMFORD T. C. M.; STAMFORD N. P. **Revista Iberoamericana de Polimeros.**, v. 12, n.4, p. 195-215, 2011.

RESENDE, M. L. V.; SALGADO, S. M. L.; CHAVES, Z. M. Espécies ativas de oxigênio na resposta de defesa de plantas a patógenos. **Fitopatologia Brasileira**, v. 28, n. 2, p. 123-130, 2003.

RODRIGUES, A. R. V.; ALMEIDA, K. T. A. **Crescimento inicial de mudas de *Ormosia arborea* sob diferentes níveis de luz.** Universidade Federal da Grande Dourados – Faculdade de Ciências Agrárias. Dourados –MS, 2016.

ROMEIRO, R. S. Indução de resistência em plantas a patógenos. In: PASCHOLATI, S.F.; LEITE, B.; STANGARLIN, J.R.; Cia, P. **Interação Planta-Patógeno: Fisiologia, Bioquímica e Biologia Molecular.** Piracicaba, SP. p. 411-429, 2008.

ROSSITER, J. G. A.; MUSSER, R. S.; MARTINS, L. S. S.; PEDROSA, E. M. R.; MEDEIROS, J. M. Seleção de genótipos de aceloleira assistida por marcadores isoenzimáticos visando à resistência a *Meloidogyne incognita* raça 2. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 30, n.4, p. 1057-1064, 2008.

SÁNCHEZ, E.; SOTO, J. M.; GARCIA, P. C.; LÓPEZ-LEFEBRE, L. R.; RIVERO, R. M.; RUIZ, J. M.; ROMERO, L. Phenolic compounds and oxidative metabolism in green bean plants under nitrogen toxicity. **Functional Plant Biology**, v. 27, n. 10, p. 973-978, 2000.

SANTOS, C. M.; VERISSIMO, V.; WANDERLEY FILHO, H. C. L.; FERREIRA, V. M.; CAVALCANTE, P. G. S.; ROLIM, E. V.; ENDRES, L. Seasonal variations of photosynthesis, gas exchange, quantum efficiency of photosystem II and biochemical responses of *Jatropha curcas* L. grown in semi-humid and semi-arid areas subject to water stress. **Industrial Crops and Products**, v. 41, p. 203– 213, 2013.

SANTOS, M. P. **Indução de sistema de defesa do mamoeiro como resposta à elicitores químico (óxido nítrico) e biológico (*Saccharomyces cerevisiae*).** 2005, 75 f. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal). Universidade Federal do Espírito Santo. Vitória-ES. 2005.

SANTOS, S. P.; BARRETO, C. F.; MORENO, M. B.; SCHIAVON, A. V.; FARIAS, P. C. M.; FACHINELLO, J. C. Pêssegos Sensação submetido a inoculação de Monilinia

Fruticosa e aplicação de ácido salicílico em pós colheita. **Rev. Iber. Tecnología Postcosecha**, v. 17, n. 2, p. 241-246, 2016.

SCHÄFER, K. V. R. Canopy stomatal conductance following drought, disturbance, and death in an upland oak/pine forest of the New Jersey Pine Barrens, USA. **Functional Plant Ecology**, v. 15, n. 2, p. 7, 2011.

SCHUSTER, A.; SCHMOLL M. Biology and Biotechnology of Trichoderma. invited review. **Applied Microbiology and Biotechnology**, ed. 87, p. 787-99, 2010.

SCHWAN-ESTRADA, K. R. F.; STANGARLIN, J. R.; PASCHOLATI, S. F. Mecanismos bioquímicos de defesa vegetal. In: PASCHOLATI, S.F.; LEITE, B.; STANGARLIN, J.R.; CIA, P. **Interação Planta Patógeno – fisiologia, Bioquímica e Biologia Molecular**. Piracicaba: FEALQ, 2008. p.227-248.

SEAB – **Secretaria de Estado da Agricultura e do Abastecimento**. Disponível em: http://www.agricultura.pr.gov.br/arquivos/File/deral/Prognosticos/2017/Mandioca_2016_17.pdf. Acesso em 13 de junho de 2017.

SERRA, I. M. R. S.; SILVA, G. S.; NASCIMENTO, F. S.; LIMA, L. F. L. *Scytalidium lignicola* em mandioca: ocorrência no Estado do Maranhão e reação de cultivares ao patógeno. **Summa Phytopathologica**, v. 35, n.4, p. 327-328, 2009.

SHAILASREE, S.; SAROSH, B. R.; VASANTHI, N. S.; SHETTY, H. S. Seed treatment with b-aminobutyric acid protects *Pennisetum glaucum systemically* from *Sclerospora graminicola*. **Pest Management Science**, v. 57, n. 8, p. 721-728, 2001.

SHEIKHA, S. A. A. K. Growth and Chlorophyll Responses of Bean Plants to the Chitosan Applications. **European Journal of Scientific Research**, v. 50. n. 1, p. 124-134, 2011.

SILLERO, J. C.; ROJAS-MOLINA, M. M.; AVILA, C. M.; RUBIALES, D. Induction of systemic acquired resistance against rust, ascochyta blight and broomrape in faba bean by exogenous application of salicylic acid and benzothiadiazole. **Crop Protection**, v. 34, p. 65–69, 2012.

SILVA, C. A. D.; MEDEIROS, E. V.; BEZERRA, C. B.; SILVA, W. M.; BARROS, J. A.; SANTOS, U.J. Interferência da incorporação de matéria orgânica no solo no controle da podridão negra da mandioca, causada por *Scytalidium lignicola*. **Bioscience Journal**, v. 29, n. 6, p. 1823 -1831, 2013.

SILVA, D. S. O.; NÓBREGA, J. S. N.; ROCHA, R. H. C.; ARAÚJO, J. L.; GUEDES, W. A.; LIMA, J. F. Produção, aspectos nutricionais e fisiológicos de alface sob adubação foliar com *Spirulina platensis*. **Revista Verde de Agroecologia e Desenvolvimento Sustentável**, v. 12, n. 1, p. 41-47, 2017.

SILVA, H. A.; MURRIETA, R. S. S. Mandioca, a rainha do Brasil? Ascensão e queda da *Manihot esculenta* no estado de São Paulo. **Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi Ciências Humanas**, v. 9, n. 1, p.37-60, 2014.

SILVA, J. A. T.; MEDEIROS, E. V.; SILVA, J. M.; TENORIO, D. A.; MOREIRA, K. A.; NASCIMENTO, T. C. E. S.; SOUZA-MOTTA, C. *Trichoderma aureoviride* URM 5158 and *Trichoderma hamatum* URM 6656 are Biocontrol Agents that act against Cassava Root rot through different Mechanisms. **Journal of Phytopathology**, v. 164, n. 11-12, p. 1003-1011, 2016.

SILVA, L. M.; ALQUINI, Y.; CAVALLET, V. J. Inter-relações entre a anatomia vegetal e a produção vegetal. **Acta Botanica Brasilica**, v. 19, n. 1, p. 183–194, 2005.

SILVA, M. B. R.; FERNANDES, P. D.; NETO, J. D.; NERY, A. R.; RODRIGUES, L. N.; VIÉGAS, R. A. Crescimento e produção do pinhão-mansão irrigado com água residuária sob condições de estresse hídrico. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 15, n.6, p. 621-629, 2011.

SILVA, M. S.; SILVA, R. P.; SOUZA, A. V. L.; XAVIER, Y. P. M.; OLIVEIRA, A. C.; COQUEIRO, D. S. O. Aplicação exógena do ácido salicílico em maracujazeiro-amarelo para o controle do vírus do endurecimento dos frutos, **Arquivos do Instituto Biológico**, v. 83, p. 01-07, 2016.

SILVA, R. F.; PASCHOLATI, S. F.; BEDENDO, I. P. Indução de resistência em tomateiro por extratos aquosos de *Lentinula edodes* e *Agaricus blazei* contra *Ralstonia solanacearum*. **Fitopatologia Brasileira**, v. 32, n.3, p. 189-196, 2007.

SILVA, S.; FERREIRA, F.F.; GATO, A. A. G. Efeitos de diferentes concentrações de 6-Benzilaminopurina no cultivo in vitro de *Manihot esculenta* Crantz. **Scientia Amazonia**, v. 4, n. 1, p.105-111, 2015.

SILVEIRA, H. M.; FERREIRA, E. A.; SILVA, D. V.; NETO, M. D. C.; CARVALHO, F. P.; SANTOS, J. B.; SILVA, A. A. Características fisiológicas de cultivares de mandioca após aplicação do mesotrione. **Planta Daninha**, v. 31, n. 2, p. 403-409, 2013

SILVEIRA, P. R.; NASCIMENTO, K. J. T.; ANDRADE, C. C. L.; BISPO, W. M. S.; OLIVEIRA, J. R.; RODRIGUES, E. F.A. Physiological changes in tomato leaves arising from *Xanthomonas gardneri* infection. **Physiological and Molecular Plant Pathology**, v. 92, p.130-138, 2015.

SINGH, B. N.; SINGH, A.; SINGH, S. P.; SINGH, H. B. *Trichoderma harzianum* - mediated reprogramming of oxidative stress response in root apoplast of sunflower enhances defense against *Rhizoctonia solani*. **European Journal of Plant Pathology**, v. 131, n.1, p. 121-134, 2011.

SIQUEIRA, I. T. D. **Indução de resistência em feijão caupi (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) utilizando acibenzolar-s-metil no controle da antracnose**. 2015, 44 f. Dissertação (Mestrado em Produção Vegetal). Universidade Federal Rural de Pernambuco, Garanhuns-PE. 2015.

SMITH; J. L.; MORAES, C. M.; MESCHER, M. C. Jasmonate- and salicylate-mediated plant defense responses to insect herbivores, pathogens and parasitic plants. **Pest Management Science, Chichester**, v. 65, n. 5, p. 497-503, 2009.

SOBRINHO, C. A.; FERREIRA, P. T. O.; CAVALCANTI, L. S.; CAVALCANTI, L.S.; DI PIERO, R.M.; CIA, P.; PASCHOLATI, S.F.; RESENDE, M.L.V.; ROMEIRO, R.D.S. Indutores abióticos. **Indução de resistência em plantas a patógenos e insetos**, v. 13. p. 51-80, 2005.

SOFO, A.; SCOPA, A.; NUZZACI, M.; VITTI, A. Ascorbate Peroxidase and Catalase Activities and Their Genetic Regulation in Plants Subjected to Drought and Salinity Stresses. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 16, n.6, p. 13561-13578, 2015.

SOUZA, C. **Acumulação de fitomassa em variedades de mandioca submetidas a diferentes épocas de corte**. 2009. 146f. Tese (Doutorado em Agronomia) Centro de Ciências agrárias, Universidade Federal da Paraíba. 2009.

STANGARLIN, J. R.; KUHN, O. J.; TOLEDO, M. V.; PORTZ, R. L.; SCHWAN-ESTRADA, K. R. F.; PASCHOLATI, S. F. A defesa vegetal contra fitopatógenos. **Scientia Agraria Paranaensis**, v. 10, n. 1, p. 18- 46, 2011.

STRECK, N. A. Climate change and agroecosystems: the effect of elevated CO₂ and temperature on crop growth, development, and yield. **Ciência Rural**, v. 35, n.3, p. 730-740, 2005.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia Vegetal**. 4.ed. Porto Alegre: Artmed, 2009. 848p.

THALER, J. S.; OWEN, B.; HIGGINS, V. J. The role of the jasmonate response in plant susceptibility to diverse pathogens with a range of Lifestyles. **Plant Physiol**, v. 135, n. 1, p. 530–538, 2004.

THIPYAPONG, P.; HUNT, M. D.; STEFFENS, J. C. Antisense downregulation of polyphenoloxidase results in enhanced disease susceptibility. **Planta**, v. 220, n.1, p. 105-117, 2004.

TON, J.; JAKAB; G., TOQUIN, V.; FLORS, V.; IAVICOLI, A.; MAEDER, M. N.; MÉTRAUX, J. P.; MAUCH-MANI, B. Dissecting the -aminobutyric acid-induced priming phenomenon in Arabidopsis. **Plant Cell**, v. 17, p. 987–999. 2005.

TREMACOLDI, C. R. Proteases e inibidores de proteases na interação planta-microorganismo. In: PASCHOLATI, S.F.; LEITE, B.; STANGARLIN, J.R.; CIA, P. (Ed.). **Interação Planta Patógeno – fisiologia, Bioquímica e Biologia Molecular**. Piracicaba: FEALQ, 2008. p.373-386.

TRINDADE, D. R.; POLTRONIERI, L. S.; ALBUQUERQUE, F. C.; POLTRONIERI, M. C. Ocorrência do fungo *Scytalidium lignicola* agente causal da podridão negra do caule e da raiz de mandioca no estado do Pará. **Fitopatologia Brasileira**, v. 22, p. 316, 1997.

UARROTA, V. G.; MORESCO, R.; COELHO, B.; NUNES, E. C.; PERUCH, L. A. M.; NEUBERT, E. O.; ROCHA, M.; MARASCHIN, M. Metabolomics combined with chemometric tools (PCA, HCA, PLS-DA and SVM) for screening cassava (*Manihot esculenta Crantz*) roots during postharvest physiological deterioration. **Food Chemistry**, v. 161, p. 67-78, 2014.

UCHÔA, C. N.; POZZA, E. A.; UCHÔA, K. S. A.; RIBEIRO JÚNIOR, P. M.; TOYOTA, M.; MORAES, W. S.; FREITAS, M. L. O.; SILVA, B. M. Acibenzolar-S-Metil e silício como indutores de resistência à Sigatoka-negra em bananeira cultivar Grand Naine (AAA). **Revista Agrarian**, v. 7, n. 24, p. 189-196, 2014.

URBANEK, H.; KUZNIAK-GEBAROWSKA, E.; HERKA, K. Elicitation of defense responses in bean leaves by *Botrytis cinerea* polygalacturonase. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 13, p. 43-50, 1991.

VALLE, T. L.; CARVALHO, C. R.; RAMOS, M. T. B.; MÜHLEN, O. V. V. Conteúdo cianogênico em progênies de mandioca originadas do cruzamento de variedades mansas e bravas. **Bragantia**, v. 63, n. 2, p. 221- 226, 2004.

VAN BREUSEGEM, F.; VRANOVA, E.; DAT, J. F.; INZÉ, D. The role of active oxygen species in plant signal transduction. **Plant Science**, v. 161, n. 3, p. 405–414, 2001.

VAN, S. N.; MINH, H. D.; ANH, D. N. Study on chitosan nanoparticles on biophysical characteristics and growth of Robusca coffee in green house. **Biocatalysis and Agricultural Biotechnology**, v. 2, n. 4, p. 289- 294, 2013.

VIECELLI, C. A.; STANGARLIN, J. R.; KUHN, O. J.; SCHWAN-ESTRADA, K. R. F. Indução de resistência em feijoeiro a mancha angular por extratos de micélio de *Pycnopus sanguineus*. **Summa phytopathol**, v. 36, n. 1, p.73-80, 2010.

VILPOUX, O. F. Competitividade da mandioca no Brasil, como matéria-prima para amido. **Informações Econômicas**, v. 38, n. 11, 2008.

WHAN, J. A.; DANN, E. K.; SMITH, L. J.; AITKEN, E. A. B. Acibenzolar-S-methyl-induced alteration of defence gene expression and enzyme activity in cotton infected with *Fusarium oxysporum* f. sp. *vasinfectum*. **Physiological and Molecular Plant Pathology**, v. 73, n. 6, p. 175-182, 2008.

YAN, Y.; YONG-CAI, L.; YANG, B.; SONG-JIANG, C.; YING-CHAO, L.; LI, Y.; YI, W.; DI, A. W. Postharvest Treatment with β -Aminobutyric Acid Induces Resistance Against Dry Rot Caused by *Fusarium sulphureum* in Potato Tuber. **Agricultural Sciences in China**, v. 9, n. 9, p.1372-1380, 2010.

YU, T.; CHEN, J.; LU, H.; ZHENG, X. Indole-3-Acetic acid improves postharvest biological control of blue mold rot of apple by *Cryptococcus laurentii*. **Phytopathology**, v. 99, n. 3, p. 258–264. 2009.

ZHANG, Y. H.; CHEN, L. J.; HE, J. L.; QIAN, L. S.; WU, L. Q.; WANG, R. F. Characteristics of chlorophyll fluorescence and antioxidative system in super-hybrid rice and its parental cultivars under chilling stress. **Biologia Plantarum**, v. 54, n. 1, p. 164-168, 2010.

ZUCKER, M. Induction of phenylalanina deaminase by light and its relation to chlorogenic acid synthesis in potato tuber tissue. **Plant Physiology**, v. 40, n. 5, p. 779-784, 1968.