

INDUÇÃO DE RESISTÊNCIA SISTÊMICA PARA O CONTROLE DA VASSOURA-DE-BRUXA DO CACAUEIRO

Deraldo Ramos Vieira¹, Raúl René Valle^{1, 2}

¹Ceplac/ Cepec, Caixa Postal 07, 45600-000, Itabuna, Bahia, Brasil, dramosvieira@ig.com.br; ²UESC/DCB, km 16 Rod. Ilhéus-Itabuna, Ilhéus, Bahia, Brasil, raul@ceplac.gov.br

A indução de resistência sistêmica adquirida em plantas (RSA) constitui uma alternativa tecnológica bastante promissora para o controle de fitopatógenos. RSA se caracteriza pela ativação de mecanismos de resistência poligênicos latentes nas células vegetais, capazes de proteger plantas contra fatores bióticos e abióticos em parte ou em todo o seu ciclo vegetativo. Com o objetivo de identificar moléculas com capacidade indutora para o controle da vassoura-de-bruxa (*Moniliophthora perniciosa*) do cacaueiro (*Theobroma cacao*) foram testadas substâncias metabolizáveis pela planta e de impacto ambiental praticamente nulo. No experimento 1, plantas adultas do clone ICS 1, susceptível à vassoura-de-bruxa, foram submetidas, em uma única aplicação, a injeção no tronco de 20 mL de diferentes indutores. O experimento teve 12 tratamentos dos quais três foram controles, glicose 0,3 M (T1), 0,6 M (T2), 0,9 M (T3) e 1,2 M (T4), ácido salicílico 15 mM mais glicose 0,6 M (80% + 20% da mistura, respectivamente; T5), ácido salicílico 15 mM (T6), KCl 0,5 M (T7), sacarose 0,3 M (T8) e 0,45 M (T9). Após 36 meses de avaliações (Jan 2003 a Dez 2005) registrou-se a eficiência de vários indutores na diminuição estatisticamente significativa (Duncan, $p < 0,05$) de vassouras vegetativas (T2, T8) e de almofadas (T9) e do número de frutos infectados (T7, T9), assim como aumento do número de frutos sadios por planta (T3), quando comparados aos controles. No Experimento 2, plantas adultas da variedade *Comum*, altamente susceptíveis à vassoura-de-bruxa, foram também submetidas, em uma única aplicação, a injeção no tronco via xilema de 20 mL dos diferentes indutores. O experimento testou 11 tratamentos inclusive dois controles, glicose 0,3 M (T1), sacarose 0,45 M (T2), ácido salicílico 15 mM + glicose 0,45 M + H₂O₂ 1,5 mM (80% + 10% + 10% da mistura, respectivamente; T3), KCl 0,375 M + sacarose 0,45 M (50% + 50% respectivamente; T4), glicose 0,45 M + H₂O₂ 1,5 mM (80% + 20% respectivamente; T5), ácido salicílico 15 mM + glicose 0,45 M (80% + 20% respectivamente) (T6), quitosana 200 mg L⁻¹ (T7), KCl 0,625 M (T8), glicose 0,45 M (T9). Decorridos 60 meses (Jul 2004 a Jul 2009) de coleta de dados, a exemplo do Experimento 1, verificou-se a eficiência de vários indutores na diminuição significativa (Duncan, $p < 0,05$) de vassouras vegetativas (T5, T7), número de frutos infectados (T5, T7) e o aumento de frutos sadios por planta (T1, T2, T3, T4, T8), quando comparados ao controle.

Palavras-chave: elicitores químicos, resistência sistêmica adquirida, reação de hipersensibilidade

Systemic resistance induction for the control of cacao witches' broom. The induction of systemic acquired resistance in plants (SAR) is a promising technological alternative to control plant pathogens. SAR is characterized by the activation of latent polygenic resistance mechanisms in plant cells, capable of protecting plants against biotic and abiotic factors in part or all of their growth cycle. In order to identify molecules with inducing capability to control witches' broom (*Moniliophthora perniciosa*) of cacao (*Theobroma cacao*) were tested substances metabolized by the plant and with almost none environmental impact. In Experiment 1, adult plants of clone ICS 1, susceptible to witches' broom, were submitted, in a single application, to trunk injection of 20 mL of different inducers. The experiment had 12 treatments of which three were controls, glucose 0.3 M (T1), 0.6 M (T2), 0.9 M (T3) and 1.2 M (T4), 15 mM salicylic acid and 0.6 M glucose (80% + 20% of the mixture, respectively; T5), 15 mM salicylic acid (T6), 0.5 M KCl (T7), sucrose at 0.3 M (T8) and 0.45 M (T9). After 36 months of evaluations (Jan 2003 to Dec 2005) were registered the efficiency of various inducers in the statistically significant decrease (Duncan, $p < 0.05$) of vegetative (T2, T8) and flower cushion brooms (T9) and number of infected fruits (T7, T9), as well as increase in the number of healthy fruits per plant (T3) compared to controls. In Experiment 2, adult plants of the variety *Comum*, highly susceptible to witches' broom, were also submitted, in a single application, to injection in the trunk via xylem of 20 mL of different inducers. The experiment tested 11 treatments including two controls, 0.3 M glucose (T1), 0.45 M sucrose (T2), 15 mM salicylic acid + 0.45 M glucose + 1.5 mM H₂O₂ (80% + 10% + 10% of the mixture, respectively; T3), 0.375 M KCl + 0.45 M sucrose (50% + 50% respectively; T4), 0.45 M glucose + 1.5 M H₂O₂ (80% + 20% respectively; T5), 15 mM salicylic acid + 0.45 M glucose (80% + 20% respectively; T6), Chitosan 200 mg L⁻¹ (T7), 0.625 M KCl (T8), 0.45 M glucose (T9). After 60 months (Jul 2004 to Jul 2009) of data collection, as in Experiment 1, we verified the efficiency of various inducers in a significant decrease (Duncan, $p < 0.05$) of vegetative brooms (T5, T7), number of infected fruits (T5, T7) and the increase of healthy fruits per plant (T1, T2, T3, T4, T8), when compared to control.

Key words: chemical elicitors, systemic acquired resistance, hypersensitivity reaction

Introdução

A vassoura-de-bruxa (VB) é a doença de maior importância sócio-econômica na Região Sul da Bahia, por seus efeitos prejudiciais na produtividade do cacauzeiro. A doença é causada pelo basidiomiceto hemibiotrófico *Moniliophthora* (ex-*Crinipellis*) *perniciosa* (Aime & Phillips-Mora, 2005). Atua infectando meristemas de ramos, almofadas florais, assim como frutos jovens. Esse aspecto torna a doença difícil de ser controlada, devido aos altos custos das práticas de manejo. O patógeno apresenta no seu ciclo de vida uma fase biotrófica (parasítica) e outra necrotrófica ou saprofítica. Na fase parasítica, o fungo se estabelece no apoplasto, após a germinação dos esporos e formação das hifas (Rudgard & Butler, 1987). O período de incubação do fungo até o surgimento das vassouras verdes varia de 5 a 6 semanas (Lawrence & Campelo, 1991). Após 4 a 6 semanas, o fungo invade as células, matando-as, período no qual as vassouras começam a secar (Lawrence & Campelo, 1991). Decorridos 5 a 6 meses, o patógeno inicia sua fase saprofítica (reprodutiva), culminando com a liberação dos basidiósporos, estruturas responsáveis por novas infecções (Lawrence & Campelo, 1991).

A resistência sistêmica adquirida (RSA), mecanismo natural de defesa de plantas contra doenças, foi primeiramente observada por botânicos, no início do século XX (Chester, 1933). Ross (1961) mostrou que a necrose produzida pela inoculação do vírus do mosaico do tabaco (TMV) nas folhas inferiores de plantas de fumo (*Nicotiana tabacum*) induzia resistência em toda a planta. Posteriormente descobriu-se que esse tipo de resistência é de amplo espectro, portanto, capaz de controlar doenças provocadas por fungos, bactérias e vírus por alguns dias, meses, anos ou por toda a vida da planta (Görlach et al., 1996; Hunt & Ryals, 1996). A formação de lesões necróticas, seja como sintoma ou como parte da resposta hipersensitiva (HR), caracteriza a resistência localizada. Nesta fase, células vizinhas às lesões necróticas são induzidas a reforçar as paredes celulares via lignificação e produção de proteínas ricas em hidroxiprolina, síntese de fitoalexinas, ácido salicílico e proteínas relacionadas à patogênese (RPs) para interrupção do processo infeccioso (Schneider et al., 1996; van Loon &

Antoniw, 1982). Após esses eventos, um sinalizador móvel (proteína transportadora de lipídeo) induz o estabelecimento de RSA em toda a planta, com a produção de ácido salicílico livre e conjugado, aumento dos níveis de glicose, frutose, proteínas RPs e lignificação da parede celular, protegendo a planta contra futuros ataques de fitopatógenos (Maldonado et al., 2002). O salicilato de metila também foi identificado como outro sinalizador de RSA em plantas de tabaco infectadas pelo TMV e responsável pela indução de resistência em plantas vizinhas (Seskar et al., 1998; Park et al., 2007; Kumar & Klessig, 2008).

Material e Métodos

Experimento 1. Foi instalado na Estação experimental do Cepec/Ceplac (14° 47' S, 39° 16' W, 55 m a.s.l.) em Ilhéus, Bahia, Brasil, em dezembro de 2002, utilizando cacauzeiros do clone ICS-1, susceptível a VB, com mais de 20 anos de idade. Os cacauzeiros foram submetidos, em uma única aplicação, a injeção no tronco de 20 mL de diferentes indutores e água destilada (H₂O). A injeção foi feita abrindo um orifício a 45° no tronco de 7,0 cm de profundidade, com uma furadeira portátil e uma broca de 6 mm. A aplicação dos produtos foi realizada com seringa de alta pressão *Chemjet*. O desenho experimental foi blocos ao acaso com 12 tratamentos, 4 repetições e 10 plantas por parcela. Três tratamentos foram controles. Em dois controles, um localizado dentro da área experimental (Controle Interno) e o outro (Controle Externo 1) distante do experimento em 500 m, foram aplicados 20 mL de H₂O. O terceiro controle (Controle Externo 2) foi constituído por plantas sem nenhum manejo, também localizado a 500 m do experimento. Os outros tratamentos foram: glicose (G) 0,3 M (T1), 0,6 M (T2), 0,9 M (T3) e 1,2 M (T4), ácido salicílico (AS) 15 mM + G 0,6 M (80% + 20%, respectivamente, T5), AS 15 mM (T6), cloreto de potássio (KCl) 0,5 M (T7), sacarose 0,3 M (T8) e 0,45 M (T9). A coleta de frutos sadios e infectados foi realizada mensalmente. Efetuaram-se remoções e contagens de vassouras vegetativas e de almofadas em fevereiro a março, maio a junho, agosto a setembro e novembro a dezembro durante três anos.

Experimento 2. Foi conduzido na Fazenda Bom Prazer, município de Ilhéus, Bahia, Brasil em junho de 2004. A área estava ocupada por cacaueiros da variedade *Comum*, altamente susceptível a VB, com idade superior a 30 anos. O delineamento experimental foi blocos ao acaso com 4 repetições, 11 tratamentos e 10 plantas por parcela. Foram injetados 20 mL dos diferentes indutores no tronco das plantas uma única vez. Dois controles foram usados, sendo que, as plantas do Controle Interno, localizado na área experimental, foram injetadas com H₂O. O segundo controle (Controle Externo), localizado no entorno da área, foi representado por plantas sem qualquer manejo. Os tratamentos foram: sacarose 0,3 M (T1) e 0,45 M (T2), AS 15 mM + G 0,45 M + H₂O₂ 1,5 mM (80% + 10% + 10% da mistura, respectivamente; T3), cloreto de potássio 0,375 M + sacarose 0,45 M (50% + 50%; T4), G 0,45 M + H₂O₂ 1,5 M (80% + 20%, respectivamente; T5), AS 15 mM + G 0,45 M (80% + 20%, respectivamente; T6), quitosana (Q) 200 mg L⁻¹ (T7), cloreto de potássio 0,625 M (T8), G 0,45 M (T9). A coleta dos dados foi realizada entre julho de 2004 a junho de 2009, com três remoções anuais de vassouras vegetativas e de almofada. A colheita de frutos sadios e infectados foi feita mensalmente.

Resultados e Discussão

Experimento 1. Após 36 meses de avaliação (Jan/2003 a Dez/2005) não foi encontrada diferença estatisticamente significativa entre alguns tratamentos com indutores e o controle interno – injeção com H₂O no tronco (Tabela 1). No entanto, é possível que efeitos da injúria mecânica no ato da abertura do orifício para aplicação da H₂O pode ter induzido a rota dos jasmonatos (León et al., 2001) nas plantas do controle interno e inicializado mecanismos de resistência contra a VB. Esta resposta não foi encontrada nas plantas do Controle Externo 1 que apresentaram um alto índice de infecção e igual ao Controle Externo 2 (Tabela 1). A eficiente proteção no Controle Interno (localizado dentro da área experimental) pode ter sido causada pelo fenômeno da potenciação ou *priming*, ocasionado pela liberação de substâncias voláteis nas plantas submetidas aos diferentes indutores. É provável que na área experimental, a liberação de compostos orgânicos voláteis (VOC) como etileno, salicilato e jasmonato de metila pelos cacaueiros induzidos e o posterior contato com os cacaueiros do Controle Interno, induziu resistência nessas plantas. Este

Tabela 1. Média por planta de frutos sadios (FS), frutos perdidos por vassoura (FPV), vassouras vegetativas (VV), vassouras em almofadas florais (VA) e percentagem de frutos sadios (%FS) em plantas do clone ICS-1 induzidas com diferentes eliciadores químicos para o controle da vassoura-de-bruxa. Jan/2003 - dez/2005. Cepec-Ceplac.

Tratamentos	FS	FPV	VV	VA	%FS
T1) Glicose 0,3 M	11,5bcd ¹	5,08ab	7,94cd	5,77bc	69
T2) Glicose 0,6 M	15,2ab	5,50ab	5,83d	6,15bc	73
T3) Glicose 0,9 M	18,2a	4,82ab	8,18cd	4,95bc	79
T4) Glicose 1,20 M	16,2ab	4,68ab	7,00cd	6,37bc	77
T5) AS 15 mM + G 0,6 M	15,4ab	4,83ab	7,10cd	5,10bc	76
T6) AS 15 mM	13,4abc	4,66ab	8,98cd	6,61bc	74
T7) KCl 0,5 M	12,9abc	3,82b	9,90cd	4,26bc	77
T8) Sacarose 0,3 M	14,6ab	5,04ab	12,9c	5,74bc	74
T9) Sacarose 0,45 M	12,2bc	4,03b	7,13cd	2,85c	75
Controle Interno	14,4ab	4,59ab	7,25cd	6,13bc	76
Controle Externo 1	8,48cd	6,28a	25,5b	10,3b	57
Controle Externo 2	6,50d	6,60a	38,6a	26,3a	50

¹Médias seguidas pelas mesmas letras na coluna não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Duncan ($\leq 0,05$)

fenômeno tem sido relatado em plantas de fumo submetidas ao TMV que produziram grande quantidade de salicilato na forma gasosa o qual induziu resistência na planta tratada e em plantas vizinhas (Seskar et al., 1998; Shulaev et al., 1997; Park et al., 2007). Karl et al. (2008) identificaram em uma floresta de nozeiras (*Juglans californica* x *Juglans regia*) grande emissão de salicilato de metila provocado por estresse ocasionado por oscilações bruscas de temperatura. Plantas induzidas através da potenciação ou *priming* desencadeiam o mesmo leque de eventos que habilitam a planta a responder a agentes estressores com rapidez, intensidade e eficiência metabólica (Bruce et al., 2007; van Hulst et al., 2006).

Por outro lado, uma baixa pressão de inóculo e a dificuldade do patógeno de romper as múltiplas barreiras de defesa, proporcionada pelas sucessivas ocorrências de *priming*, pode ter contribuído para a diferença nas respostas das plantas do Controle Interno em relação aos outros Controles. Observações de campo constataram a diminuição no tamanho das vassouras e a sua queda prematura, às vezes na fase verde. Isto compromete a fase necrotrófica do fungo, ocasionando uma diminuição no número de basidiocarpos por vassoura e, portanto de basidiósporos.

Quando se comparam os resultados dos tratamentos indutores com os dos Controles Externos verifica-se a

eficiência de todos os eliciadores na diminuição estatisticamente significativa de VV (Tabela 1). Com relação à VA, a aplicação de sacarose a 0,45 M (T9) apresentou diferença significativa em relação aos dois Controles Externos. O número de FPV foi significativamente menor nos tratamentos T7 e T9 quando comparado aos dois Controles Externos. O número de FS na maioria dos tratamentos indutores superou os dois Controles Externos. A porcentagem de perda de frutos por planta variou de 21 a 31% nas plantas induzidas, enquanto nos Controles Externos 1 e 2 foram de 43 e 50%, respectivamente (Tabela 1). Por outro lado, existe a possibilidade da abertura do furo (injúria) e a injeção de 20 mL de água nas plantas do Controle Externo 1 possa ter induzido uma resistência parcial nos cacaueiros deste tratamento, como mostram as médias de vassouras verdes (VV) e de almofada (VA) significativamente diferentes em relação ao Controle Externo 2 em que não houve nenhum tipo de manejo (Tabela 1).

Experimento 2. Nos cinco anos de condução do experimento constatou-se, também, a eficiência de vários indutores na diminuição estatisticamente significativa de VV (T5, T7), número de FPV (T2, T4, T5, T6, T7, T9) e o aumento significativo do número de FS por planta (T1, T2, T3, T4, T8), quando comparados aos Controles (Tabela 2). Os percentuais

Tabela 2. Média por planta de vassouras vegetativas (VV), frutos perdidos por vassoura (FPV), frutos sadios (FS) e percentagem de frutos sadios (%FS) em cacaueiros da variedade Comum induzidos com diferentes eliciadores químicos para o controle da vassoura-de-bruxa. Jul/2004 - Jun/2009. Fazenda Bom Prazer.

Tratamentos	VV	FPV	FS	% FS
T1) Glicose 0,3 M	10,6ab ¹	4,84abc	22,7ab	82
T2) Sacarose 0,45 M	10, 5ab	3,50cd	21,9abc	86
T3) AS 15 mM + G 0,45 M + H ₂ O ₂ 1,5mM	10,2ab	5,36ab	21,8abc	80
T4) KCl 0,375 M + Sacarose 0,45 M (1:1)	11,7ab	4,06bcd	21,8abc	84
T5) Glicose 0,45 + H ₂ O ₂ 5mM	8,94b	2,79d	17,7cde	86
T6) AS 15 mM + G 0,45 M	9,59ab	3,49cd	20,4abcd	85
T7) Quitosana 200 ppm	8,56b	3,01d	17,2de	85
T8) KCl 0,625 M	9,53ab	4,87abc	24,0a	83
T9) Glicose 0,45 M	13,1a	3,84cd	19,0bcde	83
Controle Interno - Injeção com água	10,5ab	4,81abc	16,2de	77
Controle Externo - Plantas Intactas	12,8a	6,08a	15,0e	71

¹Médias seguidas pelas mesmas letras na coluna não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Duncan (p ≤ 0,05).

de FPV nos tratamentos indutores variaram de 14 a 20%, enquanto no Controle Interno foi de 23% e no Externo de 29% (Tabela 2). Devido à insignificante ocorrência de VA no período, esta variável não foi analisada.

O maior número de frutos sadios (FS) foi encontrado nos tratamentos com indutores nos dois experimentos, portanto, a produção nas parcelas tratadas com indutores foi maior que nos controles não afetados pela potenciação ou *priming*. Os resultados dos experimentos evidenciaram a eficiência do AS aplicado isoladamente ou com glicose 0,6 M ou na mistura glicose 0,45 M e H_2O_2 a 1,5 mM em relação a algumas variáveis analisadas. Trabalho desenvolvido com BTH, análogo do ácido salicílico, resultou na indução de RSA em mudas de cacaueiros da variedade *Catongo*, susceptível à VB. O indutor, aplicado 30 dias antes da inoculação, apresentou um controle que variou de 34 a 85%, em função de dosagens e épocas da aplicação (Resende et al., 2000).

A sacarose e a glicose também apresentaram uma ação efetiva no controle da VB e no aumento do número de FS (produção) nos dois experimentos. Salt et al. (1988) constataram um aumento sistêmico de glicose, bem como acúmulo de β -ionone, uma substância fungitóxica, quando injetaram *Peronospora tabacina* em plantas de fumo. Maiores níveis de carboidratos solúveis também foram verificados nas plantas sistemicamente protegidas, quando comparados aos níveis do controle (Pan et al., 1993). Açúcares também regulam a expressão de genes específicos de injúrias mecânicas, como inibidores de proteinase e lipoxigenase, proteínas relacionadas com patogênese (Sadka et al., 1994).

Além de suas funções essenciais, glicose e sacarose têm características hormonais, na função de mensageiros primários na transdução de sinais (Rolland et al., 2002) e modulam e coordenam mecanismos internos da planta relacionados com crescimento e desenvolvimento (Sheen, 1999; Rolland et al., 2002). Hexoquinases funcionam como sensores de glicose na modulação da expressão de genes e múltiplas rotas na sinalização de hormônios (Rolland et al., 2002).

A acumulação coordenada de hexoses, quitinasas acídica e básica, (PR-3) e uma osmotina (PR-5), durante a maturação de frutos em videiras (*Vitis vinifera*) constituem respostas de defesa contra

patógenos (Salzman et al., 1998). Testes *in vitro* constataram que a ação antifúngica da forma básica da PR-3 e PR-5 contra *Guignardia bidwellii* e *Botrytis cinerea* aumentou 70% quando se adicionou ao meio nutritivo glicose 1,0 M. Constatou-se que, à medida que os frutos amadureciam, os níveis de glicose aumentaram de 0,4 para 1,6 M, assim como os níveis de PR-3 e PR-5 e a resistência dos frutos contra esses fungos (Salzman et al., 1998). A ação da glicose, possivelmente está relacionada à repressão de genes que codificam para expressão de enzimas relacionadas à colonização de hospedeiros como pectato liase em *Fusarium solani* (Guo et al., 1995) e celulase em *Trichoderma reesei* (Ilmen et al., 1996). A ação da glicose contra o fungo seria facilitada pela ação da PR-5, na abertura de poros na membrana fúngica (Salzman et al., 1998).

A utilização de KCl também mostrou eficiência no controle de VB, já que, sais potássicos também induzem resistência sistêmica em plantas no controle de doenças. Aplicação única de KCl na concentração de 0,1 M em folhas inferiores de pepino (*Cucumis sativus*) induziu resistência sistêmica nas folhas superiores contra *Sphaeroteca fuliginea*, por um período de 25 dias (Reuveni et al., 1994). Cloreto de potássio a 0,1 M também induziu RSA em plantas de milho (*Zea mays*) reduzindo em 80% a incidência de *Puccinia sorghi*, 10 dias após a inoculação (Reuveni et al., 1996). Outro exemplo de indução de RSA com a aplicação de sais potássicos (K_2HPO_4 a 50 mM) foi relatado por Irving & Kuæ (1990) em plantas de pepino contra *Colletotrichum lagenarium*. Gottstein et al. (1989), utilizando soluções de K_3PO_4 e K_2HPO_4 , induziram RSA contra a antracnose em pepino, por um período de 40 dias. Walters & Murray (1992), utilizando K_3PO_4 a 10 mM, tiveram êxito na indução de resistência em *Vicia faba* contra *Uromyces viciae-fabae*, conseguindo um controle de até 75%, quando o intervalo entre os tratamentos e a inoculação foi de 12 dias.

A quitosana, um elicitor endógeno originado da parede celular de fungos e exoesqueleto de crustáceos, teve boa ação indutora (Tabela 2) possivelmente via rota do ácido octadecanóico (Doares et al., 1995). Trabalhos desenvolvidos em soja (*Glycine max*) por Kohle et al. (1995), tomate (*Solanum lycopersicum* por Doares et al., (1995) e *Rubia tinctorum* (Vasconsuelo et al., 2004) mostraram que a quitosana

propiciou a formação de calose, pelo influxo de cálcio da membrana plasmática para o citoplasma, síntese de ácido jasmônico e inibidor de proteinase I e a indução da fitoalexina antraquinona, respectivamente.

A inclusão de peróxido de hidrogênio no segundo experimento é devido a que esta molécula desempenha um papel central nos eventos envolvidos na morte de células de hospedeiros durante o fenômeno da hipersensibilidade. A produção de enzimas antioxidativas, ou antioxidantes não enzimáticos, suprime o mecanismo de morte celular em algumas interações incompatíveis hospedeiro-patógeno. Além disso, a inibição de mecanismos endógenos de oxidação aumenta a concentração de espécies ativas de oxigênio, como H_2O_2 , resultando na elevação de morte de células do hospedeiro (Levine et al., 1994).

Os resultados destes experimentos mostraram que os indutores testados e suas combinações (Tabelas 1 e 2) podem controlar satisfatoriamente a VB em nível de campo. Este controle poderá ser mais efetivo se for realizado junto com outras práticas de manejo.

Literatura Citada

- AIME M.C.; PHILLIPS-MORA W. 2005. The causal agents of witches' broom and frosty pod rot of cacao (chocolate, *Theobroma cacao*) form a new lineage of Marasmiaceae. *Mycologia* 97:1012-1022.
- BRUCE, T.J.A. et al. 2007. Stressful "memories" of plants: Evidence and possible mechanism. *Plant Science* 173: 603-608.
- CHESTER, K.S. 1933. The problem of acquired physiological immunity in plants. *Quarterly Review Biology*. 8: 275-324.
- DOARES, S.H. et al. 1995. Oligogalacturonoids and chitosan activate plant defensive genes through the octadecanoid pathway. *Proceedings Natl. Academy Science*. 92:4095-4098.
- GÖRLACH, J. et al. 1996. Benzothiadiazole. A novel class of inducers of systemic acquired resistance, activates gene expression and disease resistance in wheat. *The Plant Cell* 8:629-643.
- GOTTSTEIN, H.D.; KUÆ, J. A. 1989. Induction of systemic resistance to anthracnose in cucumber by phosphates. *Phytopathology*. 79: 176-179.
- GUO W., GONZALEZ-CANDELAS, L; KOLATTUKUDY P.E. 1995. Cloning of a novel constitutively expressed pectate lyase gene *pelB* from *Fusarium solani* f. sp. *pisi* (*Nectria haematococca*, mating type VI) and characterization of the gene product expressed in *Pichia pastoris*. *Journal Bacteriology* 177:7070-7077.
- HUNT, M; RYALS, J. 1996. Systemic acquired resistance signal transduction. *Critical Reviews Plant Sciences*. 15:583-606.
- ILMEN, M.; THRANE, C.; PENTTILA, M. 1996. The glucose repressor gene *cre1* of *Trichoderma*; isolation and expression of a full-length and a truncated mutant form. *Molecular General Genetics* 251: 451-460.
- IRVING H. R; KUÆ, J. A. 1990. Local and systemic induction of peroxidase, chitinase and resistance in cucumber plants by K_2HPO_4 . *Physiological and Molecular Plant Pathology* 37:355-366.
- KARL, T. et al. 2008. Chemical sensing of plant stress at the ecosystem scale. *Biogeosciences* 5:1287-1294.
- KOHLE H. et al. 1995. Chitosan-elicited callose synthesis in soybean cells as a Ca^{2+} dependent process. *Plant Physiology* 77:544-551.
- KUMAR, D.; KLESSIG, D. F. 2008. The search for the salicylic acid receptor led to discovery of the SAR signal receptor. *Plant Signaling & Behavior* 9:691-692.
- LAWRENCE, J.S; CAMPELO, A.M.F.L. 1991. Enfermidades do cacaueiro: doenças fúngicas que ocorrem nas folhas, ramos e tronco. *Agrotrópica* 3:1-14.
- LEÓN, J.; ROJO, E.; SERRANO J.J. 2001. Wound signaling in plants. *Journal of Experimental Botany* 354:1-9.
- LEVINE, A.; TENHAKEN, R.; DIXON, R. 1994. H_2O_2 from the oxidative burst orchestrates the plant hypersensitive disease resistance response. *Cell* 79:583-593.

- MALDONADO, A.M. et al. 2002. A putative lipid transfer protein involved in systemic resistance signaling in *Arabidopsis*. *Nature* 49:399-403.
- PAN, S.Q.; YE, X.S.; KUÆ, J. 1993. Soluble carbohydrate levels in tobacco systemically protected against blue mold by stem injection with *Perenospora tabacina* or leaf inoculation with tobacco mosaic virus. *Phytopathology* 83: 906-909.
- PARK, S.W. et al. 2007. Methyl salicylate is a critical mobile signal for plant systemic acquired resistance. *Science* 318:113-116.
- RESENDE, M.L.V. et al. 2000. Perspectivas da indução de resistência em cacaueiros contra *Crinipellis perniciosus* através do benzotiadiazole (BTH). *Fitopatologia Brasileira* 25 (2):149-156.
- REUVENI, M.; AGAPO, V.V.; REUVENI, R. 1994. Induced systemic protection to powdery mildew in cucumber by phosphate and potassium fertilizers: effects of inoculum concentration and post-inoculation treatment. *Canadian Journal of Plant Pathology* 17, 247-251, 1994.
- REUVENI, R.; REUVENI, M.; AGAPOV, V. 1996. Foliar sprays of NPK fertilizers induce systemic protection against *Puccinia sorghi* and *Exserohilum turcicum* and growth response in maize. *European Journal of Plant Pathology*, 1102: 339-348.
- ROLLAND, F.; MOORE, B.; SHEEN, J. 2002. Sugar Sensing and signaling in plants. *The Plant Cell supplement*: 185-205.
- ROSS, A.F. 1961. Systemic acquired resistance induced by localized virus infections in plants. *Virology* 14:340-358.
- RUDGARD, S.A.; BUTLER, D.R. 1987. Witches' broom disease on cacao in Rondônia, Brazil: pod infection in relation to pod susceptibility, wetness, inoculum, and phytosanitation. *Plant Pathology* 36: 515-522.
- SADKA, A. de. et al. 1994. Phosphate modulates transcription of soybean *VspB* and other sugar inducible genes. *Plant Cell* 6:737-749.
- SALT, S.; PAN, S.; KUÆ, J. 1988. Carbohydrate changes in tobacco systemically protected against blue mold by stem injection with *Perenospora tabacina*. *Phytopathology* 78:733-738.
- SALZMAN, R.A. et al. 1998. Coordinate accumulation of antifungal proteins and hexoses constitutes a developmentally controlled defense response during fruit ripening in grape. *Plant Physiology* 117:465-472.
- SCHNEIDER, M. SCHWEIZER, P.; MÉTRAUX, J. P. 1996. Systemic acquired resistance in plants. *International Review Cytology* 168, 303-340.
- SESKAR, M.; SHULAEV, V.; RASKIN, I. 1998. Endogenous methyl salicylate in pathogen inoculated tobacco plants. *Plant Physiology* 116:387-392.
- SHEEN, J. 1999. C4 gene expression. *Plant Molecular Biology* 50: 187-217.
- SHULAEV, V.; SILVERMAN, P.; RASKIN, I. 1997. Airborne signaling by methyl salicylate in plant pathogen resistance. *Nature* 385:718-721.
- VAN HULTEN, M. et al. 2006. Cost and benefits of priming for defense in *Arabidopsis*. *PNAS* 103:5602-5607.
- VAN LOON, L.C.; ANTONIW, J.F. 1982. Comparison of the effects of salicylic acid and ethephon with virus-induced hypersensitivity and acquired resistance in tobacco. *Netherlands Journal Plant Pathology* 88:237-256.
- VASCONSUELO, A.; GIULIETTI, A.M.; BOLAND, R. 2004. Signal transduction events mediating chitosan stimulation of anthraquinone synthesis in *Rubia tinctorum*. *Plant Science* 166: 405-413.
- WALTERS, D.R.; MURRAY, D.C. 1992. Induction of systemic resistance to rust in *Vicia faba* by phosphate and EDTA: effects of calcium. *Plant Pathology* 41:444-448.