



revista.uemg.br

Revista Ciência et Praxis

Respostas das plantas ao ataque de patógenos: uma abordagem bioquímica

Plants' responses to pathogen attack: a biochemical approach

Respuestas de las plantas al ataque de patógenos: un enfoque bioquímico

Daniela Granella Gomes Guidoti¹, David Teixeira Guidoti², Allisson Rodrigues de Rezende², Ana Carolina Devides Castello², Tawany Vieira da Silva², Felipe Albino Malta da Silva², Edson José da Silva Campos Junior²

¹Universidade Estadual de Maringá, Maringá, Paraná, Brasil.

²Universidade do Estado de Minas Gerais, Ituiutaba, Minas Gerais, Brasil.

RESUMO

Introdução: As plantas estão suscetíveis ao ataque de patógenos a todo tempo, os quais utilizam diferentes estratégias de invasão. Diante disso, as plantas desenvolveram distintos mecanismos de defesa que, quando acionados, desencadeiam respostas apropriadas e de forma adaptativa, a partir de barreiras pré e pós-formadas. São exemplos dessas respostas químicas: a síntese de exopolissacarídeos, toxinas, enzimas de degradação da parede celular e a produção de hormônios vegetais. Os mecanismos desenvolvidos pelas plantas são de interesse biotecnológico, pois proporcionam conhecimento sobre agentes naturais de defesa contra pragas que possam vir a ameaçar o desenvolvimento de algumas culturas e, conseqüentemente, diminuir a utilização de agentes químicos como defensivos agrícolas.

Objetivo: Nesta revisão, discutiu-se como as plantas se defendem quimicamente ao ataque de patógenos, de forma natural ou induzida, bem como relacionou-se os principais mecanismos de infecção e as substâncias químicas produzidas por fitopatógenos.

Métodos: Realizou-se uma revisão sistemática por meio de pesquisa em livros texto e plataformas on-line de busca de artigos científicos, para isso, empregou-se termos expressões, vocábulos e temas nas línguas portuguesa e inglesa no recorte temporal dos últimos dez anos (2022-2012).

Resultados: A revisão da literatura permitiu a seleção de 71 citações relevantes que embasaram o desenvolvimento teórico-científico do presente trabalho.

Conclusão: O conhecimento sobre a defesa das plantas representa uma importante ferramenta de subsídio para futuras pesquisas sobre indução de resistência em plantas, agricultura de base agroecológica e controle em fitossanidade.

Palavras-chave: Fitopatógenos; Defesa química; Metabólitos secundários.

Correspondência:

David Teixeira Guidoti
Universidade do Estado de
Minas Gerais, Ituiutaba,
Minas Gerais, Brasil.
Email: davidguidoti@live.com

Submetido: 03/2022

Aceito: 02/2023

ABSTRACT

Introduction: Plants are influenced by the attack of pathogens all the time, which use different invasion strategies. In view of this, plants have developed distinct defense controls that, when activated, trigger ecological and adaptive responses, based on pre- and post-formed barriers. Examples of these chemical responses are the synthesis of exopolysaccharides, toxins, cell wall deficiency enzymes, and plant production. Those controlled by plants are of biotechnological interest, as they provide knowledge about natural defense agents against pests that may threaten the development of some crops and, consequently, reduce the use of chemical agents as agricultural defensives.

Objective: In this review, to discuss how plants chemically defend themselves against attack by pathogens, naturally or induced, as well as to relate the main infection switches and the chemical substances produced by phytopathogens.

Methods: A systematic review was carried out through research in textbooks and online search platforms for scientific articles, for this, we used expressions, words and themes in Portuguese and English in the time frame of the last ten years (2022-2012).

Results: The literature review allowed the selection of 71 relevant citations that supported the theoretical-scientific development of this work.

Conclusion: Knowledge about plant defense represents an important subsidy tool for future research on induction of resistance in plants, agroecologically based agriculture and phytosanitary control.

Keywords: Phytopathogens; Chemical defense; Secondary metabolites.

RESUMEN

Introducción: Las plantas son susceptibles al ataque de patógenos en todo momento, los cuales utilizan diferentes estrategias de invasión. Ante esto, las plantas han desarrollado diferentes mecanismos de defensa que, al activarse, desencadenan respuestas apropiadas y adaptativas, basadas en barreras pre y postformadas. Ejemplos de estas respuestas químicas son: la síntesis de exopolisacáridos, toxinas, enzimas de degradación de la pared celular y la producción de hormonas vegetales. Los mecanismos desarrollados por las plantas son de interés biotecnológico, ya que permiten conocer los agentes de defensa natural frente a plagas que pueden amenazar el desarrollo de algunos cultivos y, en consecuencia, reducir el uso de agentes químicos como defensivos agrícolas.

Objetivo: En esta revisión discutimos cómo las plantas se defienden químicamente del ataque de patógenos, ya sean naturales o inducidos, además de relacionar los principales mecanismos de infección y las sustancias químicas producidas por los fitopatógenos.

Métodos: Se realizó una revisión sistemática a través de la investigación en libros de texto y plataformas de búsqueda en línea de artículos científicos (2022-2012).

Resultados: La revisión bibliográfica permitió seleccionar 71 citas relevantes que sustentaron el desarrollo teórico-científico de este trabajo.

Conclusión: El conocimiento sobre defensa vegetal representa una importante herramienta de subsidio para futuras investigaciones sobre inducción de resistencia en plantas, agricultura de base agroecológica y control fitosanitario.

Palabras-clave: Fitopatógenos; Defensa química; Metabolitos secundarios.

INTRODUÇÃO

Ao longo do processo evolutivo, as plantas desenvolveram mecanismos que possibilitaram seu bom desenvolvimento sem comprometer o funcionamento de suas células e, conseqüentemente, de seus processos fisiológicos primários. Tais mecanismos são essenciais, uma vez que, diferentemente dos animais, as plantas são sésseis e estão expostas a diversas condições ambientais e a outros seres vivos, principalmente os que causam doenças (YANG *et al.*, 2018; ISAH, 2019).

As plantas, em especial as cultivadas para consumo humano, estão sujeitas ao ataque de fitopatógenos como vírus, bactérias, fungos, nematoides, oomicetos e plantas parasitas (STRANGE; SCOTT, 2005). Fitopatógenos são agentes invasores de plantas que possuem diferentes estratégias para atravessar as barreiras impostas por seus hospedeiros e obter sucesso no processo de infecção, incluindo a produção de diferentes compostos químicos (SILVA *et al.*, 2008). Os fitopatógenos geralmente invadem os tecidos vegetais gerando o processo infeccioso e, ao colonizar a planta, retiram desta os nutrientes necessários ao seu desenvolvimento (BATISTA *et al.*, 2007). Tais organismos são responsáveis por anormalidades fisiológicas ou perturbações significativas da condição normal de uma planta, denominadas de fitopatologias (FREEMAN; BEATTIE, 2008). Além dos fitopatógenos, fatores ambientais também podem estar associados a doenças em plantas, como deficiência nutricional,

poluição, alterações extremas de temperatura, pH, salinidade, radiação, disponibilidade de água ou outras condições que causem alterações na fisiologia vegetal (PAIVA *et al.*, 2019).

As plantas apresentam uma ampla variedade de defesas a fim de se protegerem de possíveis danos causados por fitopatógenos ou condições abióticas, podendo estas defesas serem constitutivas (contínuas), como as barreiras estruturais pré-formadas, ou induzidas, liberadas após o reconhecimento do patógeno (FREEMAN; BEATTIE, 2008). A ativação dos mecanismos de defesa vegetal e o reconhecimento de fitopatógenos ocorre por meio da ligação entre os compostos produzidos pelo patógeno (elicitor) a receptores de reconhecimento de padrões presentes nos vegetais (BERTOZZI; KIESSLING, 2001). Uma vez ativado o mecanismo de defesa vegetal, sucessivos eventos e sinais têm início e uma cascata de reações acontece culminando na ativação de barreiras físicas e químicas envolvidas no processo (FERNANDES *et al.*, 2009), assim como na resposta vegetal frente às flutuações de fatores ambientais, que está relacionada à produção de diferentes compostos químicos chamados metabólitos secundários (KROYMANN, 2011; BERINI *et al.*, 2018).

A concentração e o tipo de metabólito secundário produzido pelas plantas podem sofrer flutuações ao longo do ano e variar entre as espécies (ISAH, 2019). Isso porque a produção pode ser diretamente influenciada por fatores externos como a sazonalidade e por fatores internos como o ritmo circadiano ou a fase de desenvolvimento em que o vegetal produtor se encontra (GLOBO-NETO; LOPES, 2007). Estes não possuem função significativa no desenvolvimento vegetal primário (NCUBE; VAN STADEN, 2015), mas desempenham papel crucial no processo evolutivo das plantas, em sua interação com o meio e com outros organismos (BORGES; AMORIM, 2020).

Metabólitos secundários podem ser encontrados em células de qualquer tecido vegetal. No entanto, seu local de biossíntese, normalmente, é restrito a um órgão e, após sua produção, são transportados a diferentes regiões por meio de tecidos vasculares ou pelo transporte simplástico e/ou apoplástico até o local de seu armazenamento, o que dependerá da polaridade do metabólito (ACAMOVIC; BROOKER, 2005; RAI *et al.*, 2017).

A grande diversidade de compostos oriundos do metabolismo secundário tem despertado interesse para a pesquisa na busca de meios alternativos que apresentem menor impacto ambiental e à saúde humana, constituindo uma fonte promissora de controle em fitossanidade, uma vez que doenças causadas por fitopatógenos podem ocasionar danos expressivos às lavouras (SCHWAN-ESTRAD; STANGARLIN; PASCHOLATI, 2009; MOURA *et al.*, 2014). Na tentativa de combater a contaminação por fitopatógenos, o uso de agroquímicos tem sido amplamente empregado e tem contribuído para o aumento da produtividade agrícola. No entanto, estes compostos apresentam efeitos adversos sobre o meio ambiente e para a saúde humana. Como medida alternativa, a agricultura de base agroecológica vem ganhando espaço, pois tem demonstrado novas medidas de proteção das plantas, por exemplo, por meio da indução de resistência que tem como objetivo ativar mecanismos de defesa vegetal para controle em fitossanidade (STANGARLIN *et al.*, 2011).

Além disso, estudos sobre os mecanismos naturais de defesa das plantas ao ataque de fitopatógenos representam alternativas no controle desses organismos, por meio da indução de resistência, uma vez que a ativação das diferentes vias de resposta de defesa vegetal tem se tornado uma valiosa ferramenta para o controle de pragas e doenças vegetais, constituindo-se em um avanço na agricultura agroecológica que emprega medidas de proteção das plantas. Nesse contexto, apresentamos uma revisão sobre como as plantas se defendem quimicamente ao ataque de patógenos, entre outras respostas a mecanismos de infecção por estes agentes.

MÉTODOS

Utilizou-se o método de revisão sistemática, por meio de busca de palavras-chaves e encadeamento temático em livros textos e nas plataformas on-line: (1) SciELO - *Scientific Electronic Library Online*, que contempla trabalhos da Fapesp, Capes, CNPq, Biblioteca Virtual em Saúde - BVS, Bireme-OPS-OMS e Fundação de Apoio à Universidade Federal de São Paulo - Fap Unifesp; (2) Google Acadêmico (Google

Scholar), (3) Periódicos Capes, (4) *Science Direct - Elsevier* e (5) *National Center for Biotechnology Information* (NCBI-USA).

Empregou-se expressões, vocábulos e temas nas línguas portuguesa e inglesa nos diferentes mecanismos de buscas, incluindo: infecção por fitopatógenos, exopolissacarídeos, fitopatógenos e hormônios vegetais, defesa química das plantas, mecanismos pré-formados, mecanismos pós-formados, resistência induzida em plantas, reação de hipersensibilidade em plantas, reação sistêmica adquirida em plantas, reação sistêmica induzida em plantas, mecanismos bioquímicos de defesa em plantas, espécies reativas de oxigênio em plantas, proteínas relacionadas à patogênese, proteínas PR, metabólitos secundários e defesa vegetal.

Levou-se em consideração o recorte temporal dos últimos dez anos (2022-2012), incluindo referências tradicionais relevantes para a fundamentação do manuscrito, sendo que estas apresentam conceitos que não passaram por modificações na última década.

Selecionou-se 71 citações para embasar o desenvolvimento teórico-científico do presente trabalho, permitindo a elaboração desse manuscrito, com temas que foram organizados e apresentados na estrutura de tópicos para construir e consolidar o desenvolvimento dos diferentes temas abordados.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Mecanismos de infecção por fitopatógenos

Fitopatógenos utilizam diferentes estratégias de invasão para vencer as barreiras impostas por seus hospedeiros e, assim, obterem sucesso no processo de infecção. Entre essas estratégias estão a produção de compostos como exopolissacarídeos, toxinas, enzimas de degradação da parede celular e produção de hormônios vegetais (SILVA *et al.*, 2008).

Os exopolissacarídeos microbianos possuem importante papel tanto na sobrevivência de bactérias quanto na associação destas com a planta, auxiliando sua adesão na superfície das células vegetais, além de contribuírem na proteção das células procarióticas contra moléculas tóxicas e, também, evitar o contato direto da bactéria com seu hospedeiro (SUTHERLAND, 2001).

As toxinas comprometem as vias metabólicas da planta hospedeira, suprimindo a expressão das reações de defesa iniciais. São ativas em baixas concentrações, atuando normalmente como inibidoras de enzimas vegetais. Alguns exemplos dessas toxinas são: siringomicina – agente biocida de amplo espectro que induz clorose e necrose; coronatina – toxina que afeta espécies de gramíneas; phaseolotoxina – que bloqueia a síntese de arginina e induz extensos halos caróticos e necróticos e a tabtoxina – que inibe a ação da glutamina sintetase, enzima envolvida no metabolismo do nitrogênio (SILVA *et al.*, 2008).

Outro mecanismo utilizado por fitopatógenos é a produção de enzimas que degradam polissacarídeos, atuando, assim, sobre a parede celular das plantas. Tais enzimas facilitam a penetração do patógeno por meio da parede celular, representando parte da invasão por fungos e bactérias fitopatogênicos (SILVA *et al.*, 2008).

A produção de hormônios vegetais é outro mecanismo de infecção de alguns fitopatógenos. Foi constatado, por exemplo, por Araújo; Henning; Hungria (2005), que estirpes de bactérias produziram hormônios vegetais. Sabe-se que alguns fitopatógenos produzem essas substâncias *in vitro*, porém, em associação com a planta, mediante estímulo, ocorre aumento de sua síntese induzida pelo patógeno. Por exemplo, em casos de parasitismo envolvendo *Agrobacterium tumefaciens* e plantas eudicotiledôneas, a bactéria produz níveis baixos de reguladores de crescimento *in vitro*, porém, por meio da inserção de plasmídeo de transformação (Ti) nas células da planta e, conseqüente transformação de seu genoma, grandes quantidades de hormônio são produzidas, ocorrendo proliferação não controlada de células vegetais e formação de galhas radiculares (SILVA *et al.*, 2008).

Defesa das plantas em resposta ao ataque de fitopatógenos

O sucesso evolutivo das plantas está relacionado com o surgimento, desenvolvimento e

aprimoramento de seus mecanismos de defesa. Ao longo do processo evolutivo, a ação da seleção natural sobre as alterações decorrentes de eventos geradores de variabilidade genética selecionou vegetais mais adaptados, resistentes e capazes de coexistir e interagir com diferentes organismos, especialmente com fitopatógenos, que constituíram um desafio coevolutivo com as plantas (TAIZ; ZEIGER, 2017).

Segundo Mac Key (1986), a resistência é a habilidade vegetal em diminuir o estabelecimento de populações de patógenos, por meio de seu sistema de defesa direto e ativo, razão pela qual a infecção resulta em danos reduzidos na planta (HAMMOND-KOSACK; JONES, 1996). Em fitopatologia, assume-se que a resistência das plantas é a regra e a suscetibilidade, a exceção. Isso se deve à eficiência dos diferentes mecanismos de defesa das plantas, baseados em barreiras e processos previamente existentes (AGRIOS, 1997) e em mecanismos que permanecem latentes ou inativos até que sejam ativados com a chegada do patógeno (BONALDO; PASCHOLATI; ROMEIRO, 2005).

Os mecanismos de defesa das plantas podem ser divididos em pré-formados (mecanismos que existem antes da chegada do patógeno) e pós-formados (mecanismos que são ativados após a chegada do patógeno). Os primeiros são constituídos por barreiras físicas: cutícula, tricomas, estômatos, vasos condutores e barreiras bioquímicas: produção de fenóis, alcaloides, fitotoxinas, glicosídeos cianogênicos e glicosídeos fenólicos. Os segundos também são representados por barreiras estruturais que visam restringir o desenvolvimento do patógeno, incluindo: lignificação, suberificação, formação de papilas e de camadas de abscisão e de cortiça (SCHWAN-ESTRADA; STANGARLIN; PASCHOLATI, 2008) e por barreiras bioquímicas que estão relacionadas com a resposta de hipersensibilidade – geração de espécies reativas de oxigênio (ERO), produção de fitoalexinas, proteínas PR – proteínas relacionadas à patogênese e substâncias capazes de inibir o desenvolvimento do patógeno (BERTOLDO *et al.*, 2018).

Se um microrganismo vencer as barreiras pré-formadas – que representam a primeira linha de defesa, ocorrerá a interação molecular entre o patógeno e seu hospedeiro, podendo levar à infecção, quando a interação for compatível e o patógeno virulento, ou à resistência, quando a interação for incompatível e o patógeno avirulento (JONES; DANGL, 2006).

Uma vez invadida, a planta reconhece o agente invasor e, a partir daí, ocorre o desencadeamento de respostas celulares que tentarão abortar o processo de infecção e/ou colonização. As interações de plantas com fitopatógenos são definidas, portanto, a partir de um reconhecimento, com posterior transdução do sinal externo, ativação de mensageiros secundários e expressão de genes específicos (LEITE, 1997).

A atividade de indução da planta é devida à capacidade do patógeno em sensibilizá-la, o que irá ativar os seus mecanismos de defesa estruturais e bioquímicos, em resposta à presença do patógeno. Usualmente, tal ativação é complexa e tem como base a ação combinada de diversos fatores e não apenas um componente (SOARES; MACHADO, 2007). Isso porque a atuação dos mecanismos de defesa vegetal pode ocorrer de forma isolada e/ou em conjunto, dependendo do tipo de agente patogênico e o modo de infecção. Dessa forma, mesmo que os mecanismos sejam didaticamente divididos em físicos e bioquímicos e/ou pré e pós-formados em relação à presença do patógeno, o efeito destes pode ocorrer de forma concomitante (DALLAGNOL; ARAÚJO FILHO, 2018).

O fenômeno da resistência induzida em plantas

A interação entre a planta e o patógeno pode ser dividida em dois tipos: (1) interação compatível, em que há patógeno virulento e hospedeiro suscetível, e (2) interação incompatível, em que o patógeno é avirulento e o hospedeiro resistente. Nas interações incompatíveis, o sistema de defesa da planta é eficientemente ativado, levando à resistência, mas é tardiamente ativado ou não ativado em interações compatíveis, conduzindo à doença (RESENDE; SALGADO; CHAVES, 2003). No entanto, é importante ressaltar que a ausência de sintomas na planta não indica que o patógeno não conseguiu invadir os tecidos vegetais. É possível que a replicação ocorra apenas no local da infecção ou, ainda, podem ocorrer

microssintomas que só podem ser detectados por microscopia (GAUR; HOHN; SHARMA, 2014).

A indução da resistência, além de ocorrer devido à infecção localizada, pode também ser uma resposta por tratamentos com componentes, produtos microbianos ou, ainda, por intermédio de compostos orgânicos ou inorgânicos (BONALDO; PASCHOLATI; ROMEIRO, 2005).

A resistência induzida consiste, portanto, na ativação do sistema de defesa natural da planta a partir de substâncias específicas (MÉLO-FILHO; GUENTHER, 2015). Envolve três manifestações diferentes de resposta: resistência local ou Reação de Hipersensibilidade (RH); Resistência Sistêmica Adquirida (RSA) e Resistência Sistêmica Induzida (RSI).

Reação de Hipersensibilidade (HR)

A Resposta de Hipersensibilidade (HR) ou Reação de Hipersensibilidade em plantas, é considerada como um dos principais eventos da resposta de defesa contra o ataque de patógenos, caracterizando-se por ser uma resposta rápida e localizada, ou seja, que ocorre no sítio de infecção do patógeno (FERNANDES *et al.*, 2009).

Dentre as principais características da resposta, está o rápido e localizado colapso do tecido vegetal ao redor do sítio de infecção, ocasionado pela liberação de compostos tóxicos, os quais também atuam, em alguns casos, diretamente sobre o patógeno, levando-o à sua morte (AGRIOS, 2005). Essa resposta também priva os patógenos biotróficos (parasitas de tecidos vivos) de nutrientes essenciais e, portanto, contribui para a limitação de seu crescimento (ZEIER, 2005).

Resistência Sistêmica Adquirida (RSA)

A maioria das respostas bioquímicas está inativa até que sejam ativadas pela indução com alguns compostos químicos, conhecidos como indutores de resistência – fatores abióticos, ou pelo início de uma tentativa de infecção por fitopatógenos – fatores bióticos (FERNANDES *et al.*, 2009).

A resistência induzida é inicialmente localizada na região de infecção que provoca a necrose e a translocação deste sinal para outras partes da planta, induzindo reações de defesa que protegerão a planta contra agressões subsequentes (WARD *et al.*, 1991), e impedirão e/ou retardarão a penetração do patógeno. Posteriormente, essa resistência passa a ocorrer em regiões da planta distantes do local de infecção pelo patógeno, ou da área de aplicação dos agentes elicitores abióticos, caracterizando, assim, a resposta sistêmica adquirida (AGRIOS, 2005).

O mecanismo da RSA envolve uma cascata de eventos e sinais, que se iniciam no momento da interação planta/patógeno ou a partir de tratamento com fatores abióticos, levando a alterações no metabolismo celular vegetal, culminando com a emissão de sinais moleculares dirigidos para outras partes da planta, atuando de forma inespecífica e podendo reduzir a severidade da doença (FERNANDES *et al.*, 2009).

Resistência Sistêmica Induzida (RSI)

A Resistência Sistêmica Induzida (RSI) é um fenômeno que se expressa sob a forma de indução de resistência com caráter sistêmico, assim como a RSA. Tanto a RSA quanto a RSI designam mecanismos pelos quais as plantas, após exposição a um agente indutor, têm seus mecanismos de defesa ativados não apenas no sítio de indução, como também em outros locais distantes dele, de forma parcialmente generalizada (CONTRATH *et al.*, 2006).

No entanto, na RSI, o indutor não provoca sintomas, como necrose no local de infecção, mas induz a planta a se proteger sistematicamente (SILVA *et al.*, 2008). Isso acontece porque na indução de resistência, são utilizados agentes não-patogênicos, ou seja, a indução é feita por meio de agentes benéficos, simbiontes ou abióticos. Assim, a RSI é proposta como um termo genérico e RSA é utilizada em respostas sistêmicas induzidas por patógenos (BONATO, 2007).

Mecanismos bioquímicos de defesa das plantas

Os mecanismos bioquímicos podem ser agrupados em pré e pós-formados. A primeira classe inclui a alta concentração de substâncias nos tecidos vegetais saudáveis, ou seja, antes do contato da planta com o fitopatógeno, podendo também, se converter em substâncias tóxicas com o início da infecção, caracterizando assim, um mecanismo bioquímico pós-formado (GARCION; LAMOTTE; MÉTRAUX, 2007).

A resposta de hipersensibilidade, já descrita anteriormente, induz a morte celular no local da infecção, acompanhada pelo acúmulo de compostos tóxicos dentro das células mortas e células adjacentes. Esse mecanismo é uma saída extrema, em que a morte celular é induzida privando o patógeno de nutrientes, o que implica na interrupção de seu desenvolvimento e do processo de infecção (THAKUR *et al.*, 2019).

A indução dessa resposta surge quando a planta reconhece elicitores produzidos por patógenos infectantes. Esse reconhecimento gerará uma cascata de reações bioquímicas que incluem a produção de espécies reativas de oxigênio (ERO), alterações na parede celular da planta, produção de fitoalexinas e síntese de proteínas PR, que restringem o crescimento do patógeno a uma pequena região da planta (KOMBRINK; SOMSSICH, 1997; THAKUR *et al.*, 2019). Esses mecanismos bioquímicos associados à morte celular induzida tornam as células atacadas e as adjacentes um microambiente inóspito para o desenvolvimento do patógeno (MEHDY, 1994; KOMBRINK; SOMSSICH, 1997).

Espécies Reativas de Oxigênio (ERO)

As espécies reativas de oxigênio (ERO), ou Reactive Oxygen Species (ROS) são intermediários tóxicos resultantes de sucessivas etapas de redução da molécula de oxigênio (MEHDY, 1994). São instáveis e extremamente reativas, capazes de transformar moléculas com as quais colidem, como por exemplo, proteínas, carboidratos, lipídeos e ácido nucleicos (SILVA; GONÇALVES, 2010).

As ERO são rotineiramente produzidas em baixos níveis pelas células vegetais, contudo, quando as plantas sofrem o ataque de patógenos, sua produção aumenta consideravelmente (MEHDY, 1994). Como resultado da interação planta-patógeno, as ERO relacionadas são: ânion superóxido ($O_2^{\bullet-}$), peróxido de hidrogênio (H_2O_2) e o radical hidroxila (OH^{\bullet}) (HEGEDUS; ERDEI; HORVÁTH, 2001).

As espécies reativas de oxigênio atuam de diferentes modos na resposta de defesa da planta. O primeiro tipo de oxigênio reativo a ser produzido por meio da redução de O_2 , durante o transporte de elétrons nos cloroplastos, é o radical superóxido ($O_2^{\bullet-}$), que pode causar peroxidação da membrana lipídica e enfraquecimento celular (HALLIWELL, 2006). O H_2O_2 pode ser diretamente tóxico ao patógeno e está envolvido com o fortalecimento da parede celular, uma vez que o peróxido de hidrogênio é necessário para a biossíntese de lignina. Além disso, atua também como mensageiro secundário, sendo responsável pela ativação da hidrolase, enzima responsável pela conversão do ácido benzoico em ácido salicílico (RESENDE; SALGADO; CHAVES, 2003). OH^{\bullet} promove modificações em macromoléculas e danos celulares por iniciar reações em cadeia de radicais, incluindo peroxidação lipídica, inativação enzimática e degradação de ácidos nucleicos (THOMPSON; LEGGE; BARBER, 1987).

Proteínas Relacionadas à Patogênese (PR)

As proteínas relacionadas à patogênese (proteínas PR) são um grupo estruturalmente diverso de polipeptídeos vegetais tóxicos para patógenos invasores. As plantas apresentam baixa concentração dessas moléculas, mas quando atacadas por patógenos, sua concentração é aumentada (AGRIOS, 2005; CHAKRABORTY; MOEDER; YOSHIKA, 2017). A produção das proteínas PR é induzida por sinalizadores que incluem, principalmente: ácido salicílico, etileno, xilanase, polipeptídeo sistemina e ácido jasmônico (AGRIOS, 2005).

As proteínas PR apresentam diferentes atividades antimicrobianas, podendo inibir a liberação de esporos e/ou sua germinação, fortalecer a parede celular da planta (levando à formação de papilas),

degradar a parede celular de fungos, oomicetos e bactérias e, podem ainda, gerar metabólitos secundários com atividade antimicrobiana e moléculas sinalizadoras – como o ácido jasmônico (JA) e peroxidases lipídicas (AGRIOS, 2005). Além disso, a produção de proteínas PR nas partes não infectadas das plantas pode evitar que a infecção se propague (EBRAHIM; KALIDINDI; SINGH, 2011). O acúmulo dessas proteínas também está intimamente associado à indução da resposta de hipersensibilidade ao acúmulo do fitormônio ácido salicílico e à resistência sistêmica adquirida (VLOT; DEMPSEY; KLESSIG, 2009).

Na tabela 1, encontram-se categorizadas as dezessete famílias de proteínas PR, numeradas por ordem de descoberta com suas respectivas propriedades e funções, conforme Christensen e colaboradores (2002).

Tabela 1: As dezessete famílias de proteínas PR

FAMÍLIA	MEMBRO	PROPRIEDADES
PR-1	Fumo, PR-1 ^a	Antifúngico, antioomicetos
PR-2	Fumo, PR-2	β -1,3-glucanase
PR-3	Fumo P, Q	Quitinase
PR-4	Fumo R	Quitinase
PR-5	Fumo S	Thaumatina-like
PR-6	Tomate Inibidor I	Inibidor de protease
PR-7	Tomate P69	Endoproteinase
PR-8	<i>Quitinase pepino</i>	Quitinase
PR-9	Peroxidase formadora de lignina em fumo	Peroxidase
PR-10	Salsinha PR-1	Ribonuclease-like
PR-11	<i>Quitinase pepino V fumo</i>	Quitinase
PR-12	Defensinas	Antifúngico
PR-13	Tioninas	Antifúngico
PR-14	LTP4 cevada	Proteína transferência de lipídeos
PR-15	OxOa cevada	Oxalato oxidase
PR-16	OxOLP cevada	Oxalato oxidase-like
PR-17	PRp27 fumo	Desconhecida

Fonte: compilado de Christensen et al. (2002).

Metabólitos secundários

Embora as plantas apresentem barreiras estruturais eficientes que limitam o acesso de muitos fitopatógenos, estas nem sempre conseguem impedir a entrada desses agentes (WALTERS, 2011a). Assim, a resistência das plantas a agentes patogênicos não depende apenas de barreiras estruturais, mas também de moléculas químicas produzidas por seu metabolismo, antes ou depois da infecção (AGRIOS, 2005).

O metabolismo celular é o conjunto de reações químicas que envolve a formação, degradação ou transformação de compostos químicos, chamados metabólitos (SIMÕES et al., 2010). Estes são divididos em metabólitos primários e metabólitos secundários (WAKSMUNDZKA-HAJNOS; SHERMA; KOWALSKA, 2008). Os metabólitos primários são compostos químicos produzidos pelas plantas e estão diretamente envolvidos em processos vitais como crescimento, desenvolvimento e reprodução. Tais compostos incluem: proteínas, aminoácidos, carboidratos e ácidos nucleicos. Os metabólitos secundários, por outro lado, não estão diretamente relacionados ao crescimento ou à reprodução da planta, mas desempenham um papel importante na defesa vegetal, uma vez que constituem ampla variedade de compostos antimicrobianos, que atuam como barreiras químicas contra a invasão de fitopatógenos (MAZID; KHAN; MOHAMMAD, 2011).

O papel dos metabólitos secundários na defesa vegetal tem mostrado seu envolvimento em processos de sinalização de resposta de defesa, repelindo pragas e patógenos (ISAH, 2019), resposta a estresses ambientais (YANG et al., 2018) e também na chamada imunidade inata vegetal (PIASECKA;

JEDRZEJCZAK-REY; BEDNAREK, 2015). Atuam, ainda, nos sinais de simbiose entre plantas e microrganismos de forma a modificar microbiomas, comunidades microbianas associadas a seus hospedeiros (GUERRIERI; DONG; BOUWMEESTER, 2019). Além disso, muitos desses compostos têm efeitos benéficos para a saúde humana (ULLRICH et al., 2019; FAKHRI et al., 2020) e na produção agrícola, contribuindo significativamente para a economia. Muitas destas atividades têm sido descobertas com o auxílio de sequenciamento de DNA de alto rendimento e espectrometria de massa de alta resolução, contribuindo na compreensão funcional do papel destes compostos bioativos na metabolômica vegetal (FANG; FERNIE; LUO, 2019; KOSMACZ et al., 2020; ZHOU; PICHERSKY, 2020).

De acordo com as vias biossintéticas, os metabólitos secundários podem ser agrupados em três grandes classes: compostos fenólicos, terpenos e compostos com azoto ou enxofre (FREEMAN; BEATTIE, 2008; MAZID; KHAN; MOHAMMAD, 2011; WALTERS, 2011a; ZAYNAB et al., 2018).

Os terpenos representam a maior classe desses compostos. Possuem origem biossintética comum a partir de acetil-coA ou intermediários glicolíticos (ZAYNAB et al., 2018). São sintetizados pela via do mevalonato ou pela via do fosfato de metileritritol. A primeira está localizada no citosol e leva à formação de sesquiterpenos, triterpenos, esteróis e politerpenos, enquanto a segunda está localizada nos plastídios e resulta na formação de isopreno, monoterpênos, diterpenos e carotenoides (LICHTENTHALER, 1999; WALTERS, 2011b). Há, portanto, diferentes estruturas de terpenos produzidas pelas plantas como metabólitos secundários, os quais estão envolvidos na defesa vegetal atuando como toxinas e impedindo a alimentação de inúmeras espécies de insetos e mamíferos (GERSHENZON; CROTEAU, 1991).

O segundo maior grupo de metabólitos secundários é representado pelos compostos fenólicos. Estes são sintetizados pela via do ácido chiquímico ou ácido malônico e possuem em sua estrutura química um grupo fenol (WALTERS, 2011b). Tais compostos são importantes no mecanismo de defesa vegetal contra patógenos, especialmente nematoides (WUYTS; DE WAELE; SWENNEN, 2006). Na classe dos terpenos, os flavonoides representam o maior grupo e o mais diverso, podendo ser subdivididos em flavonas, flavanonas, flavonois e chalconas (MAZID; KHAN; MOHAMMAD, 2011).

Quanto aos compostos com azoto ou enxofre, estes são majoritariamente sintetizados a partir de aminoácidos (ROSENTHAL; BERENBAUM, 1992; VANETTEN et al., 1994). Os compostos com enxofre incluem glutationas (GSH), glucosinolatos (GSL), fitoalexinas, tioninas, defensinas/fitoantecipinas e alininas, que têm sido ligadas direta ou indiretamente à defesa contra patógenos microbianos e alguns à resistência sistêmica induzida (BLOEM; HANEKLAUS; SCHNUG, 2005; GRUBB; ABEL, 2006; MAZID et al., 2011). Os compostos com azoto incluem glicosídeos cianogênicos, aminoácidos não proteicos e alcaloides (WALTERS, 2011b), sendo todos de considerável interesse devido ao seu papel na defesa contra a herbivoria (MAZID; KHAN; MOHAMMAD, 2011).

CONCLUSÃO

As plantas, ao longo do processo evolutivo, desenvolveram mecanismos de defesa capazes de reagir às diferentes flutuações ambientais as quais estão expostas e aos variados patógenos que as infectam. Esses mecanismos são diversos e incluem as barreiras estruturais e/ou químicas existentes na planta, independentemente do ataque por patógenos (barreiras pré-formadas), que representam a primeira linha de defesa vegetal e a segunda linha de defesa, ativada mediante estímulo de patógenos ou induzida por fatores abióticos, levando à produção de metabólitos. O conhecimento sobre a defesa das plantas tem permitido que diferentes mecanismos químicos sejam empregados pela agricultura de base agroecológica e no controle em fitossanidade, uma vez que o uso de agroquímicos representa riscos para o meio ambiente e para a saúde humana. Portanto, pesquisas sobre indução de resistência em plantas, levando em consideração os compostos químicos produzidos nas diferentes respostas de defesa, representam uma ferramenta eficaz no controle de doenças que podem dizimar lavouras e causar prejuízos financeiros, ambientais e de saúde pública.

REFERÊNCIAS

- ACAMOVIC, T.; BROOKER, J. D. Bioquímica de metabólitos secundários de plantas e seus efeitos em animais. **Proceedings of the Nutrition Society**, [s. l.], v. 64, n. 3, p. 403-412, 2005.
- AGRIOS, G. N. **Plant Pathology**. (4ª ed.). San Diego: Academic Press, p. 635, 1997.
- AGRIOS, G. N. **Plant Pathology**. (5ª ed.). USA: Elsevier Academic Press, 2005.
- ARAÚJO, F. F.; HENNING, A.; HUNGRIA, M. Phytohormones and antibiotics produced by *Bacillus subtilis* and their effects on seed pathogenic fungi and on soybean root development. **World Journal of Microbiology and Biotechnology, Dordrecht**, [s. l.], v. 21, p.1639-1645, 2005. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1007/s11274-005-3621-x>.
- BATISTA, T. F. C.; ALVES, K. F.; SANTOS-FILHO, B. G.; RODRIGUES, R. C.; OLIVEIRA, F. C.; TAVARES, A. E. B. Ocorrência de fungos e nematoides fitopatogênicos em áreas reflorestadas pela Petrobrás oriundas da exploração petrolífera no município de Coari, Amazônia. **Revista de Ciências Agrárias**, [s. l.], v. 47, p. 163-171, 2007.
- BERINI, J. L.; BROCKMAN, S. A.; HEGEMAN, A. D.; REICH, P. B.; MUTHUKRISHNAN, R.; MONTGOMERY, R. A.; FORESTER, J. D. Combinations of abiotic factors differentially alter production of plant secondary metabolites in five woody plant species in the boreal-temperature transition zone. **Frontiers in Plant Science**, [s. l.], v. 9, 2018. Disponível em: <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01257>.
- BERTOLDO, E.; MAZARO, S. M. β -1,3 Glucanases: uma revisão sob a ótica da defesa vegetal. **Scientia Agraria Paranaensis**, [s. l.], v. 17, n. 1, p. 1-13, 2018. Disponível em: <https://e-revista.unioeste.br/index.php/scientiaagraria/article/view/17979>.
- BERTOZZI, C. R.; KIESSLING, L. Chemical glycobiology. **Science**, [s. l.], v. 291, p. 2357-2364, 2001. Disponível em: <https://www.science.org/doi/10.1126/science.1059820>.
- BLOEM, E.; HANEKLAUS, S.; SCHNUG, E. Significance of sulphur compounds in the protection of plants against pests and diseases. **Journal of Plant Nutrition**, [s. l.], v. 28, p. 763-784, 2005. Disponível em: <https://doi.org/10.1081/PLN-200055532>.
- BONALDO, S. M.; PASCHOLATI, S. F.; ROMEIRO, R. **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.
- BONATO, M. C. Homeopatia em modelos vegetais. **Cultura Homeopática**, [s. l.], v. 21, p. 24-28, 2007.
- BORGES, L. P.; AMORIM, V. A. Metabólitos Secundários de Plantas. **Revista Agrotecnologia**, Ipameri, v. 11, n. 1, p. 54-67, 2020.
- CHAKRABORTY, S.; MOEDER, W.; YOSHIOKA, K. Plant Immunity. **Reference Module in Life Sciences**, Toronto, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-809633-8.12154-5>.
- CHRISTENSEN, A. B.; CHO, B. H.; NAESBY, M.; GREGERSEN, P. L.; BRANDT, J.; MADRIZ-ORDEÑANA, K.; COLLINGE, D. B.; THORDAL-CHRISTENSEN, H. The molecular characterization of two barley proteins establishes the novel PR-17 family of pathogenesis-related proteins. **Molecular Plant Pathology**, [s. l.], v. 3, n. 3, p. 135-144, 2002. Disponível em: <https://doi.org/10.1046/j.1364-3703.2002.00105.x>.
- CONTRATH, U.; BECKERS, G. J. M.; FLORS, V.; GARCIA-AUGUSTÍN, P.; JAKAB, G.; MAUCH, F. Priming: getting ready for battle. **Molecular Plant-Microbe Interactions**, [s. l.], v. 19, p. 1062-1071, 2006.

Disponível em: <https://doi.org/10.1094/MPMI-19-1062>.

DALLAGNOL, L. J.; ARAÚJO FILHO, J. V. **Uma visão geral da resistência genética da planta a microrganismos**. In: DALLAGNOL, L. J. (Org.). *Resistência Genética: de plantas a patógenos* (E-book). Pelotas: UFPel, 2018.

EBRAHIM, S.; KALIDINDI, U.; SINGH, B. Pathogenesis related (PR) proteins in plant defense mechanism. **Science against microbial pathogens: communicating current research and technological advances**, [s. l.], v. 2, p. 1043-1054, 2011.

FAKHRI, S.; MORADI, S. Z.; FARZAEI, M. H.; BISHAYEE, A. Modulation of dysregulated cancer metabolism by plant secondary metabolites: a mechanistic review. **Seminars in Cancer Biology**, [s. l.], v. 80, p. 276-305, 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.semcan.2020.02.007>.

FANG, C.; FERNIE, A. R.; LUO, J. Exploring the diversity of plant metabolism. **Trends Plant Science**, [s. l.], v. 24, p. 83-98, 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2018.09.006>.

FERNANDES, C. F.; VIEIRA JÚNIOR, J.R.; SILVA, DSG.; REIS, ND; ANTUNES JUNIOR, H. **Mecanismos de defesa de plantas contra o ataque de agentes fitopatogênicos**. Embrapa Rondônia, 2009. Disponível em: <https://abre.ai/mecanismosdedefesavegetal>.

FREEMAN, B. C.; BEATTIE, G. A. An overview of plant defenses against pathogens and herbivores. **The Plant Health Instructor**, [s. l.], 12p., 2008. Disponível em: <https://dx.doi.org/10.1094/PHI-I-2008-450226-01>.

GARCION, C.; LAMOTTE, O.; MÉTRAUX, J. P. **Mechanisms of defence to pathogens: biochemistry and physiology**. In: WALTERS, D.; NEWTON, A.; LYON, G. (Eds.). *Induced resistance for plant defence - a sustainable approach to crop protection*. Oxford: Blackwell, p. 109-132, 2007.

GAUR, R. K.; HOHN, T.; SHARMA, P. **Plant vírus-host interation: molecular approaches and viral Evolution**. Waltham: Academic Press, 401p, 2014.

GERSHENZON, J.; CROTEAU, R. **Terpenoids**. In: Rosenthal, G. A.; Berenbaum, M. R. (Eds.). *Herbivores: their interaction with secondary plant metabolites*. (2ª ed). San Diego: Academic Press, pp. 165-219, 1991.

GLOBO-NETO, L.; LOPES, N. P. Plantas Medicinais: fatores de influência no conteúdo de metabólitos secundários. **Química Nova**, [s. l.], v. 30, n. 2, p. 374-381, 2007. Disponível em: <https://doi.org/10.1590/S0100-40422007000200026>.

GRUBB, C. D.; ABEL, S. Glucosinolate metabolism and its control. **Trends in Plant Science**, [s. l.], v. 11, p. 89-100, 2006. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2005.12.006>.

GUERRIERI, A.; DONG, L.; BOUWMEESTER, H. J. (2019). Role and exploitation of underground chemical signaling in plants. **Pest Management Science**, [s. l.], v. 75, p. 2455-2463, 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.1002/ps.5507>.

HALLIWELL, B. Reactive species and antioxidants. Redox biology is a fundamental theme of aerobic life. **Plant Physiology**, [s. l.], v. 141, n. 2, p. 312-322, 2006. Disponível em: <https://doi.org/10.1104/pp.106.077073>.

HAMMOND-KOSACK, K. E.; JONES, J. D. G. Resistance gene-dependent plant defense responses. **Plant Cell**, [s. l.], v. 8, p. 1773-1791, 1996. Disponível em: <https://doi.org/10.1105/tpc.8.10.1773>.

HEGEDUS, A.; ERDEI, S. HORVÁTH, G. Comparative studies of H₂O₂ detoxifying enzymes in green and greening barley seedlings under cadmium stress. **Plant Science**, [s. l.], v. 160, p. 1085-1093, 2001. Disponível em: [https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(01\)00330-2](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(01)00330-2).

- ISAH, T. Stress and defense responses in plant secondary metabolites production. **Biological Research**, [s. l.], v. 52, n. 39, p. 52-39, 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.1186/s40659-019-0246-3>.
- JONES, J. D. G.; DANGL, J. L. The plant immune system. **Nature**, [s. l.], v. 444, p. 323-329, 2006. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/nature05286>.
- KOMBRINK, E.; SOMSSICH, I. E. **Pathogenesis-related proteins and plant defense**. In: CARROLL, TUDZYNSKI (Ed.). *The Mycota V Part A. Plant Relationships*. Berlin: Springer-Verlag, p. 107-128, 1997.
- KOSMACZ, M.; SOKOLOWSKA, E. M.; BOUZAA, S.; SKIRYCZ, A. Towards a functional understanding of the plant metabolome. **Current Opinion in Plant Biology**, [s. l.], v. 55, p. 47-51, 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2020.02.005>.
- KROYMANN, J. Natural diversity and adaptation in plant secondary metabolism. **Current Opinion in Plant Biology**, [s. l.], v. 14, n. 3, 2011. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2011.03.021>.
- LEITE, B. Reconhecimento e transdução de sinais moleculares em interações plantas-fungos patogênicos. **Revisão Anual de Patologia de Plantas**, [s. l.], v. 5, p. 235-280, 1997.
- LICHTENTHALER, H. K. The 1-deoxy-D-xylulose-5-phosphate pathway of isoprenoid biosynthesis in plants. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, [s. l.], v. 50, p. 47-65, 1999. Disponível em: <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.50.1.47>.
- MAC KEY, J. **Genetic interaction and breeding strategies in relation to fungal cereal diseases**. In: SIDDIQUI, K. A.; FARUQUI, A. M. *New genetical approaches to crop improvement*. Karaehi, p. 503-525, 1986.
- MAZID, M.; KHAN, T. A.; MOHAMMAD, F. Role of secondary metabolites in defense mechanisms of plants. **Biology and Medicine**, [s. l.], v. 3, n. 2, p. 232-249, 2011. Disponível em: <https://www.walshmedicalmedia.com/open-access/role-of-secondary-metabolites-in-defense-mechanisms-of-plants-0974-8369-3-128.pdf>.
- MEHDY, M. C. Active oxygen species in plant defense against pathogens. **Plant Physiology**, [s. l.], v. 105, p. 467-472, 1994. Disponível em: <http://doi.org/0.1104/pp.105.2.467>.
- MÉLO-FILHO, L. R.; GUENTHER, M. A Resistência sistêmica induzida como alternativa sustentável ao uso de agrotóxicos. **Revista em Agronegócio e Meio Ambiente**, [s. l.], v. 8, p. 27-38, 2015. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.17765/2176-9168.2015v8nEd.esp.p27-38>.
- MOURA, G. S.; FRANZENER, G.; STANGARLIN, J. R.; SCHWAN-ESTRADA, K. R. F. Atividade antimicrobiana e indutora de fitoalexinas do hidrolato de carqueja [*Baccharis trimera* (Less.) DC.]. **Revista Brasileira de Plantas Mediciniais**, [s. l.], v. 16, p. 309-315, 2014. Disponível em: Disponível em: https://doi.org/10.1590/1983-084X/10_121.
- NCUBE, B.; VAN STADEN, J. Tilting plant metabolism for improved metabolite biosynthesis and enhanced human benefit. **Molecules**, [s. l.], v. 20, n. 7, p. 12698-731, 2015. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/molecules200712698>.
- PAIVA, S. R.; ALBUQUERQUE, M. S. M.; SALOMÃO, A. N.; JOSÉ, S. C. B. R.; MOREIRA, J. R. **Recursos Genéticos: o produtor pergunta, a Embrapa responde**. Embrapa Brasília, 2019. Disponível em: <https://www.gov.br/agricultura/pt-br/assuntos/inovacao/bioinsumos/publicacoes/500-perguntas-recursos-geneticos-ed-01-2019-1.pdf>.
- PIASECKA, A.; JEDRZEJCZAK-REY, N.; BEDNAREK, P. Secondary metabolites in plant innate immunity: conserved function of divergent chemicals. **New Phytologist**, [s. l.], v. 206, p. 948-964, 2015. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/nph.13325>.

- RAI, M.; RAI, A.; KAWANO, N.; YOSHIMATSU, K.; TAKAHASHI, H.; SUZUKI, H.; KAWAHARA, N.; SAITO, K.; YAMAZAKI, M. De Novo RNA Sequencing and expression analysis of *Aconitum carmichaelii* to analyze key genes involved in the biosynthesis of diterpene alkaloids. **Molecules**, [s. l.], v. 22, p. 2155, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/molecules22122155>.
- RESENDE, M. L. V.; SALGADO, S. M. L.; CHAVES, Z. M. Espécies ativas de oxigênio na resposta de defesa de plantas e patógenos. **Fitopatologia Brasileira**, [s. l.], v. 28, p. 123-130, 2003. Disponível em: <https://www.scielo.br/j/fb/a/SJhZbnN94KKSksvg9TKy4Zb/?format=pdf&lang=pt>.
- ROSENTHAL, G. A.; BERENBAUM, M. R. **Herbivores: Their interaction with secondary plant metabolites** (2ª ed.). San Diego: Academic Press, 1992.
- SCHWAN-ESTRADA, K.; STANGARLIN, R.; PASCHOLATI, S. F. **Mecanismos bioquímicos de defesa vegetal**. In: PASCHOLATI, S. F.; LEITE, B.; SCHWAN-ESTRADA, K. R. F. Extratos vegetais e de cogumelos no controle de doenças de plantas. Horticultura Brasileira, v. 27, p. 4038-4045, 2009.
- SILVA, R. A.; REIS, V. M.; BALDANI, J. I.; OLIVARES, F. L. **Defesa de Plantas contra o ataque de fitopatógenos. Documentos 250**. Embrapa Rio de Janeiro, 56p. 2008. Disponível em: <https://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/bitstream/doc/630318/1/doc250.pdf>.
- SILVA, A. A.; GONÇALVES, R. C. Espécies reativas do oxigênio e as doenças respiratórias em grandes animais. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 40, n. 4, p. 994-1002, 2010. Disponível em: <https://doi.org/10.1590/S0103-84782010005000037>.
- SIMÕES, C. M. O.; SCHENKEL, E. P.; GOSMANN, G.; MELLO, J. C. P.; MENTZ, L. A.; PETROVICK, P. R. **Farmacognosia: da planta ao medicamento**. (6ª ed.). Florianópolis: Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 1102 p., 2010.
- SOARES, A. M. S.; MACHADO, O. L. T. Defesa de plantas: sinalização química e espécies reativas de oxigênio. **Revista Trópica - Ciências Agrárias e Biológicas**, [s. l.], v. 1, n. 1, p. 9, 2007.
- 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**, [s. l.], v. 10, n. 1, p. 18-46, 2011. Disponível em: <https://e-revista.unioeste.br/index.php/scientiaagraria/article/view/5268>.
- STRANGE, R. N.; SCOTT, P. R. **Plant diseases: a threat to global food security. Plant Disease: A Threat to Global Food Security**, [s. l.], v. 43, p. 83-116, 2005. Disponível em: <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.43.113004.133839>.
- SUTHERLAND, I. W. Microbial polysaccharides from gram-negative bacteria. **International Dairy Journal**, [s. l.], v. 11, n. 9, p. 663-674, 2001. Disponível em: [https://doi.org/10.1016/S0958-6946\(01\)00112-1](https://doi.org/10.1016/S0958-6946(01)00112-1).
- TAIZ, L.; ZEIGER, E. Fisiologia e Desenvolvimento Vegetal. (6ª ed.). Porto Alegre: Artmed, 918p., 2017.
- THAKUR, A.; VERMA, S.; REDDY, V. P.; SHARMA, D. Hypersensitive responses in plants. **Agricultural Reviews**, [s. l.], v. 4, n. 2, p. 113-120, 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.18805/ag.R-1858>.
- THOMPSON, J. E.; LEGGE, R. L.; BARBER, R. F. The role of free radicals in senescence and wounding. **New Phytologist**, [s. l.], v. 105, n. 3, p. 317-344, 1987. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1987.tb00871.x>.
- ULLRICH, C. I.; ALONI, R.; SAEED, M. E. M.; ULLRICH, W.; EFFERTH, T. Comparison between tumors in plants and human beings: mechanisms of tumor development and therapy with secondary plant metabolites. **Phytomedicine**, [s. l.], v. 64, 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.phymed.2019.153081>.

VANETTEN, H. D.; MANSFIELD, J. W.; BAILEY, J. A.; FARMER, E. E. Two classes of plant antibiotics: phytoalexins versus "phytoantecipins". **Plant Cell**, [s. l.], v. 6, p. 1191-1192, 1994. Disponível em: <https://doi.org/10.1105/tpc.6.9.1191>.

VLOT, A. C.; DEMPSEY, D. M. A.; KLESSIG, D. F. Salicylic acid, a multifaceted hormone to combat disease. **Annual Review of Phytopathology**, [s. l.], v. 47, n. 1, p. 177-206, 2009. Disponível em: <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.050908.135202>.

WAKSMUNDZKA-HAJNOS, M.; SHERMA, J.; KOWALSKA, T. **Thin layer chromatography in phitochemistry**. Chromatographic Science Series, Boca Raton: CRC Press, v. 99, 896p., 2008.

WALTERS, D. R. **Plant defense - warding off attack by pathogens, herbivores and parasitic plants**. (1ª ed.). Willey-Blackwell, 2011a.

WALTERS, D. R. **What defenses do plants use? Plant Defense: warding off attack by pathogens, herbivores and parasitic plants**. (1ª ed.), p. 15-76. Edinburgh: Blackwell Publishing Ltda, 2011b.

WARD, E. R.; UKNES, S. J.; WILLIAMS, S. C.; DINCHER, S. S.; WIEDERHOLD, D. L.; ALEXANDER, D. C.; AHL GOY, P.; MÉTRUX, J. P.; RYALS, J. A. Coordinate gene activity in reponse to agents that induce systemic acquired resistance. **Plant Cell**, Rockville, v. 3, p. 1085-1094, 1991. Disponível em: <https://doi.org/10.1105/tpc.3.10.1085>.

WUYTS, N.; DE WAELE, D.; SWENNEN, R. Extraction and partial characterization of polyphenol oxidase from banana (*Musa acuminata* grandr naine) roots. **Plant Physiology and Biochemistry**, [s. l.], v. 44, p. 308-314, 2006. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2006.06.005>.

YANG, L.; WEN, K. S.; RUAN, X.; ZHAO, Y. X.; WEI, F.; WANG, Q. Response of plant secondary metabolites to environmental factors. **Molecules**, [s. l.], v. 23, n. 4, 2018. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/molecules23040762>.

ZAYNAB, M.; MAHPARA, F.; ABBAS, S.; SHARIF, Y.; UMAIR, M.; ZAFAR, M. H.; BAHADAR, K. Role of secondary metabolites in plant defense against pathogens. **Microbial Pathogenesis**, [s. l.], v. 2, n. 124, p. 198-202, 2018. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.micpath.2018.08.034>.

ZEIER, J. Age-dependent variations of local and systemic defense responses in *Arabidopsis* leaves towards an avirulent strain of *Pseudomonas syringae*. **Physiological and Molecular Plant Pathology**, [s. l.], v. 66, p. 30-39, 2005. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2005.03.007>.

ZHOU, F.; PICHERSKY, E. More is better: the diversity of terpene metabolism in plants. **Current Opinion in Plant Biology**, [s. l.], v. 55, 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2020.01.005>.