



UNIVERSIDADE FEDERAL DE LAVRAS

**INDUÇÃO DE RESISTÊNCIA EM TRIGO
POR SILÍCIO E PELO PULGÃO**
Schizaphis graminum

FLÁVIA BATISTA GOMES

2003

FLÁVIA BATISTA GOMES

**INDUÇÃO DE RESISTÊNCIA EM TRIGO
POR SILÍCIO E PELO PULGÃO
*Schizaphis graminum***

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Agronomia/Entomologia, área de concentração em Entomologia Agrícola, para a obtenção do título de "Mestre"

Orientador

Prof. Jair Campos de Moraes

LAVRAS
MINAS GERAIS - BRASIL

2003

**Ficha Catalográfica Preparada pela Divisão de Processos Técnicos da
Biblioteca Central da UFLA**

Gomes, Flávia Batista

Indução de resistência em trigo por silício e pelo pulgão *Schizaphis graminum*
/ Flávia Batista Gomes. -- Lavras : UFLA, 2003.

51 p. : il.

Orientador: Jair Campos de Moraes.

Dissertação (Mestrado) – UFLA.

Bibliografia.

1. Trigo. 2. Pulgão verde. 3. Controle químico. 4. Silício. I. Universidade
Federal de Lavras. II. Título.

CDD-633.11952

· -633.1195

FLÁVIA BATISTA GOMES

**INDUÇÃO DE RESISTÊNCIA EM TRIGO
POR SILÍCIO E PELO PULGÃO
*Schizaphis graminum***

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Agronomia/Entomologia, área de concentração em Entomologia Agrícola, para a obtenção do título de "Mestre"

APROVADA em 17 de fevereiro de 2003

Prof. Marcelo Coutinho Picanço

UFV

Prof. Custódio Donizete dos Santos

UFLA



Prof. Jair Campos de Moraes

UFLA

(Orientador)

LAVRAS
MINAS GERAIS - BRASIL

Aos meus queridos pais, Toninho e Vania,

exemplos de trabalho e perseverança;

Aos meus irmãos João e Tetê, às minhas avós Tereza e Nina e à minha madrinha Sueli,

que torcem por mim e fazem o meu caminho sempre melhor;

Ao meu namorado Reinaldo,

meu companheiro presente em todos os momentos;

OFEREÇO

A todos vocês, aos quais só posso retribuir com meu amor,

DEDICO

AGRADECIMENTOS

A Deus pela presença em minha vida.

A Universidade Federal de Lavras por possibilitar a realização desse trabalho.

Ao CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) pela concessão da bolsa de estudos.

Ao meu orientador, professor Jair, pelo voto de confiança, pelos conhecimentos transmitidos, pelo incentivo, pela oportunidade da realização desse trabalho, sob sua orientação, e por sua grande capacidade de acreditar nas pessoas.

Ao professor Custódio por aceitar a co-orientação desse trabalho, pelos conhecimentos enzimáticos adquiridos e por possibilitar a realização do mesmo.

Ao professor Marcelo Coutinho Picanço pela participação da Banca Examinadora.

Ao pesquisador José Maria Vilela de Andrade, da Embrapa Cerrados, pelo fornecimento das sementes de trigo.

A professora Janice Guedes de Carvalho, do Departamento de Ciência do Solo da UFLA, pela interpretação da análise de solo, pelo fornecimento dos adubos e pelas sugestões.

Ao professor Geraldo Andrade Carvalho, do Departamento de Entomologia da UFLA, pelas sugestões na redação de minha dissertação, pelo incentivo e pelos elogios durante meu de mestrado.

Ao Manga, especialmente pela ajuda estatística, pela boa vontade, pela troca de informações e pelas boas idéias.

Ao Paulo Henrique pela ajuda durante a condução e avaliação do experimento.

Ao Julinho pela ajuda na instalação e na condução do experimento.

A Elaine pelo auxílio na criação dos pulgões e pelos momentos de descontração.

A Xulita por toda a ajuda concedida durante minha temporada no Laboratório de Bioquímica e pelas conversas que faziam dos meus dias lá mais animados.

Aos meus pais, irmãos e avós que são pessoas muito especiais e amadas, pelo incentivo e presença constante na minha vida. Apesar da distância, estamos sempre juntos.

Ao Reinaldo pela ajuda durante todas as fases do meu curso de mestrado, pelo incentivo e companheirismo, por ser capaz de tornar tudo mais fácil e melhor e pelo inesgotável carinho.

As minhas queridas amigas Franciane, Juliana, Renata, Vanessa e Daniela Marega pela amizade, pelo ombro, pelos ouvidos, pelos conselhos, pelos pensamentos positivos e pelos momentos de alegria.

A Dani, minha amiga sílcio, pelo intercâmbio de informações, pelos "passeios" nos finais de semana à casa-de-vegetação, pela amizade e por permitir minha convivência com uma criança muito especial, o Lipe, que fez dos meus dias tristes, felizes, e dos felizes, mais felizes ainda.

SUMÁRIO

	Página
RESUMO.....	i
ABSTRACT.....	ii
1 INTRODUÇÃO.....	1
2 REFERENCIAL TEÓRICO.....	3
2.1 O trigo.....	3
2.2 O pulgão-verde.....	4
2.3 O silício.....	5
2.4 Importância do silício na proteção de plantas.....	9
2.5 Resistência induzida.....	12
2.5.1 Peroxidase.....	15
2.5.2 Polifenoloxidase.....	17
2.5.3 Fenilalanina amônia-liase.....	19
3 MATERIAL E MÉTODOS.....	21
3.1 Criação do pulgão-verde <i>Schizaphis graminum</i>	21
3.2 Metodologia geral.....	21
3.3 Teste de preferência ou de livre escolha com folhas destacadas de plantas de trigo.....	23
3.4 Taxa de crescimento da população do pulgão-verde.....	23
3.5 Atividade enzimática em plantas de trigo.....	25
3.5.1 Atividade da peroxidase.....	25
3.5.2 Atividade da polifenoloxidase.....	26
3.5.3 Atividade da fenilalanina amônia-liase	27

1 INTRODUÇÃO

O trigo (*Triticum aestivum* L.) é um importante cereal cultivado no Brasil e no mundo e sua produção mundial representa cerca de 30% da produção de cereais. Esse cereal fornece aproximadamente 20% das calorias ingeridas pela população, além de ser um dos alimentos mais importantes da cesta básica e componente essencial na alimentação humana. Apesar de sua importância, a produção brasileira, cerca de 2,8 milhões de toneladas/ano, é incapaz de abastecer o mercado interno que importa aproximadamente 6,5 milhões de toneladas/ano (Agrianual, 2001).

Dentre os principais problemas enfrentados pela triticultura brasileira pode-se destacar os insetos-praga, que ocasionam baixa produção e afetam a qualidade dos grãos. O pulgão-verde *Schizaphis graminum* (Rondani, 1852) (Hemiptera: Aphididae) é uma das principais pragas do trigo, causando danos pela seiva extraída das plantas, injeção de fitotoxinas, transmissão de viroses e por sua grande capacidade de proliferação, podendo ocasionar até a morte das plantas.

Devido à crescente busca de uma agricultura sustentável é preciso desenvolver táticas que propiciem conciliar produtividade e minimização de impactos adversos do agronegócio. Portanto, o cultivo de variedades resistentes torna-se uma ferramenta fundamental para o Manejo Integrado de Pragas, prevenindo o ataque de insetos-praga.

O silício, o segundo elemento mais abundante na crosta terrestre, tem favorecido muitas espécies vegetais, principalmente da família Poaceae, apesar de não ser considerado elemento essencial para a nutrição das plantas. Dentre os benefícios proporcionados pela adubação silicatada, é possível ressaltar: diminuição do acamamento; estímulo ao crescimento e à produção; proteção

contra estresses abiótico e biótico, como o ataque de insetos-praga (Epstein, 1994 e 1999), e indução da síntese de compostos com propriedades alomonais, visto que trabalhos recentes apontam o silício como desencadeador de mecanismos de defesa das plantas contra patógenos (Chérif et al., 1992a; Chérif et al., 1992b; Chérif et al., 1994).

Resistência induzida são mudanças nas plantas devido às injúrias, danos ou estresses que diminuem a preferência ou a performance do herbívoro. Para o desencadeamento do processo de resistência induzida é necessário um elicitador que pode ser biótico, como a herbivoria, ou abiótico, como agentes químicos. O silício ainda não foi apontado como elicitador de respostas de defesa das plantas ao ataque de insetos, portanto verifica-se a importância da realização deste trabalho para esclarecer o mecanismo pelo qual a adubação silicatada confere proteção às plantas.

Dessa forma, o objetivo desse trabalho foi avaliar o efeito do silício e da infestação inicial com pulgões na indução de resistência ao pulgão-verde em plantas de trigo.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 O trigo

O trigo (*Triticum aestivum* L.) é uma planta da família Poaceae que originou-se do cruzamento de outras gramíneas silvestres que existiam nas proximidades dos rios Tigre e Eufrates, na Ásia, por volta de 15 mil a 10 mil anos antes de Cristo. É sem dúvida uma das primeiras espécies a ser cultivada. Sua importância está relacionada ao desenvolvimento da civilização e da agricultura moderna, sendo considerado alimento sagrado por muitos povos (Silva et al., 1996).

O trigo é um produto essencial na dieta alimentar, visto que é um alimento de alto valor energético, rico em carboidratos e com quantidade apreciável de proteínas. Devido à sua importância para a alimentação humana, é chamado, às vezes, de “o mais nobre dos cereais” (Maia, 1996).

Foi introduzido no Brasil em 1534, na Capitania de São Vicente, hoje Estado de São Paulo, e foi levado a outras regiões acompanhando o deslocamento dos imigrantes europeus através das missões religiosas. Mas foi na região sul que o trigo encontrou melhores condições de clima para se desenvolver (Silva et al., 1996). Atualmente, essa região é responsável por 93,6% da produção nacional, seguida pelas regiões centro-oeste, com 4,1%, e sudeste, com 2,3% da produção nacional, que foi de 2.856.900 toneladas colhidas em 1.534.500 ha, na safra 2000/01 (Agrianual, 2001).

A China e a Índia são os maiores produtores e consumidores mundiais de trigo. A produção na América do Sul representa 2,5% da produção mundial, sendo a Argentina o maior produtor, com 65% da produção, seguida pelo Brasil, que apesar de representar somente 16% da produção, é o segundo maior produtor de trigo da América Latina. Entretanto, a produção brasileira não é

capaz de abastecer o mercado interno, tendo sido necessário importar 6,5 milhões de toneladas na safra 2000/01, o que torna o Brasil o terceiro maior importador de trigo do mundo e, portanto, dependente do mercado internacional (Agrianual, 2001).

2.2 O pulgão-verde

O pulgão-verde *Schizaphis graminum* (Rondani, 1852) (Hemiptera: Aphididae) tem sido relatado em mais de 60 espécies da família Poaceae, sendo as maiores infestações verificadas em sorgo, trigo, cevada, aveia e centeio (Daniels, 1960). Em 1941, foi pela primeira vez constatado em trigo, no Rio Grande do Sul (Waquil et al., 1986).

Em relação à biologia, o pulgão-verde pode produzir 3 a 4 gerações por mês, sendo a temperatura ótima para reprodução entre 21 e 24°C, embora o inseto possa reproduzir na faixa de 10 a 33°C. Possui 4 ínstares ninfais quando em condições adequadas, e podem ocorrer até 20 gerações durante um ano agrícola (Pfadt, 1978).

Quando adulto, o pulgão-verde mede aproximadamente 1,8 mm, é de cor verde-pálida com uma estria verde escura bem distinta no dorso do abdome. As antenas, pernas e os sífúnculos apresentam extremidades escuras. Geralmente infestam a epiderme abaxial das folhas baixas das plantas, enquanto as injúrias podem ser observadas na epiderme adaxial (Waquil et al., 1986).

As injúrias e danos causados pelo pulgão-verde atingem a planta em praticamente todos os estádios fenológicos, desde a fase de plântula até o enchimento dos grãos, podendo levá-la à morte (Silva et al., 1996). O pulgão-verde causa danos diretos e indiretos, danificando as plantas pela grande quantidade de seiva extraída, causando limitação de água e nutrientes e injetando toxinas durante a alimentação, as quais causam clorose e necrose do tecido foliar. Além dos danos diretos, o pulgão pode transmitir viroses, predispor a

planta a doenças e afetar a qualidade dos grãos (Berger et al., 1983; Cruz, 1986; Cruz et al., 1998).

O controle químico é predominante no manejo do pulgão-verde e recomendado quando a infestação atingir 10% das plantas infestadas durante a fase vegetativa ou ultrapassar dez pulgões por espiga até a fase de grão em massa mole (Silva et al., 1996). Na maioria das situações são feitas duas aplicações de inseticidas por safra, podendo, em muitos casos, ser feitas três a quatro aplicações para o controle efetivo dos pulgões, gerando um desequilíbrio ecológico. Dessa forma, a produção de trigo ainda é dependente do uso de inseticidas, onerando o custo de produção (Salvadori, 1999).

2.3 O silício

O silício (Si), depois do oxigênio (O), é o elemento mais abundante na litosfera, representando 27,7% da crosta terrestre (Malavolta, 1980; Exley, 1998). Está presente em minerais primários, como feldspato, augita, quartzo e mica, e secundários, como a caulinita, montmorilonita, illita e clorita, todos com resistência diferentes ao intemperismo, que alcança seu ponto máximo no quartzo e mínimo no feldspato (Malavolta, 1980; Raij, 1991; Exley, 1998). O grau de intemperismo mineral depende de fatores como a temperatura, o pH, a composição iônica do solvente (lixiviação) e características hidrológicas como o fluxo da água (Exley, 1998).

Mesmo sendo o silício o segundo elemento mais abundante da crosta terrestre, fatores como a alta intemperização, a alta lixiviação, a acidez, os baixos teores de silício trocável, a baixa relação silício/sexquíóxidos e a exportação pelas culturas fazem com que o silício natural seja insuficiente para desempenhar seu papel como nutriente, sendo necessária a adubação complementar (Silva, 1971; Brady, 1992), como ocorre em solos tropicais e subtropicais, que em determinadas situações se beneficiam com a adubação

silicatada. Em algumas regiões o silício pode limitar a produção e a sustentabilidade da agricultura (Korndörfer & Datnoff, 1995).

O ácido monossilícico (H_4SiO_4) na solução do solo, oriundo da decomposição de silicatos, é a única forma disponível de silício para as plantas. Porém, diversos fatores podem influenciar seu teor no solo, como o pH, que deve variar na faixa de 4 a 9 para garantir a presença do ácido silícico como forma predominante (Jones & Handreck, 1967; Malavolta, 1980; Raven, 1983).

A máxima absorção de ácido silícico para certas plantas é favorecida pelo pH neutro, enquanto, para gramíneas, a maior absorção ocorre quando o pH varia de 4,7 a 7,6 (Cooper, 1930).

O ácido monossilícico possui solubilidade de $0,002 \text{ mol.L}^{-1}$ (equivalente a 56 mg Si.L^{-1}) a 25°C . Quando sua concentração é maior que 56 mg Si.L^{-1} , ocorre a supersaturação ou polimerização do ácido monossilícico (Marschner, 1995). A variação dos teores de silício na solução do solo é bastante ampla e, segundo Castro (1975), os valores variam abaixo de 1 até acima de 20 ppm de SiO_2 .

Existem diversas fontes ricas em silício e passíveis de utilização na adubação. Uma fonte de silício para ser recomendada precisa apresentar elevado desempenho agronômico, alta solubilidade, alta concentração do elemento, facilidade de manuseio, facilidade de aplicação e baixo custo (Korndörfer & Gascho, 1999). As fontes mais utilizadas são o metasilicato de sódio, o metasilicato de potássio, o ácido silícico e as escórias de siderurgia, que são os silicatos de cálcio e magnésio e os termofosfatos magnesianos (Korndörfer & Datnoff, 1995).

Devido à ausência de carga elétrica, acredita-se que o transporte do ácido silícico na planta é de natureza não seletiva e energeticamente passiva. O transporte do silício da raiz até a parte aérea se dá através do xilema e depende da taxa de evapotranspiração, sendo transportado através do movimento ascendente da água no interior da planta (Jones & Handreck, 1965). Em geral,

quanto maior a quantidade de água absorvida maior a quantidade de sílica depositada (Lanning, 1960).

Experimentos com plantas de trigo revelaram que o elevado teor de silício transportado para a parte aérea possui correlação linear positiva ($r = 0,99$) com a transpiração e com a concentração de ácido silícico na solução do solo (Hutton & Norrish, 1974). Depois de absorvido, a maior parte do silício permanece no apoplasto, sendo depositado, permanecendo imóvel e não se redistribuindo mais (Hodson & Sangster, 1988). O silício ocorre nas plantas na forma de seu óxido, SiO_2 , geralmente chamado sílica (Richardson, 1920).

Segundo Jones & Handreck (1967), de acordo com a concentração de SiO_2 presente na matéria seca, as plantas podem ser classificadas em três grupos: acumuladoras com 10-15% de SiO_2 , como a cavalinha (*Equisetum arvense* L.) e o arroz (*Oryza sativa* L.); intermediárias com 1-3% de SiO_2 , como a cana-de-açúcar (*Saccharum officinarum* L.), a maioria das espécies cereais [milho (*Zea mays* L.), sorgo (*Sorghum bicolor* L.), trigo] e poucas dicotiledôneas (curcubitáceas); não acumuladoras com menos de 1% de SiO_2 , como a maioria das dicotiledôneas, como o tomateiro (*Lycopersicon esculentum* Mill) e leguminosas.

É característico das gramíneas que a maioria da sílica absorvida é depositada como opala, denominada fitólitos, em células epidérmicas. Devido a sua forma consistente e distribuição, fitólitos têm sido usados em estudos taxonômicos (Blackman, 1971), apresentando-se como opalas em formas tridimensionais diversas (Parry & Smithson, 1964).

Em folhas jovens de trigo, a deposição de silício ocorre predominantemente na epiderme inferior, porém em folhas mais velhas pode ocorrer em ambas epidermes. Além disso, foi detectada a presença de sílica nas paredes dos tricomas, no esclerênquima epidermal e sub-epidermal, no mesófilo e nos sistemas vasculares (Hodson & Sangster, 1988).

A sílica presente nas plantas pode estar contida nas células epidérmicas, às vezes como inclusões, sendo denominadas “células sílica”; e às vezes como depósitos ou incrustações na parede celular (Jones et al., 1963; Sangster, 1970).

A forma de sílica em sorgo, trigo, milho, girassol (*Helianthus annuus* L.) e bambu (*Bambusa vulgaris* L.) é a opala ou sílica amorfa ($\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$), em lantana (*Lantana camara* L.) ocorre a opala e α quartzo (Lanning et al., 1958). Estudo concluiu que a sílica em morango (*Fragaria vesca* L.) é opala e quartzo e que seu conteúdo aumenta com a idade da planta e depende da cultivar e solo de cultivo (Lanning, 1960).

De todos os elementos encontrados nas plantas, o silício apresenta a maior variação entre espécies de plantas, entre plantas da mesma espécie e entre partes da planta. Sua distribuição é uniforme em plantas que acumulam pouco silício. Contudo, em plantas que acumulam muito silício, como em monocotiledôneas, a deposição ocorre principalmente na parte aérea, sendo que, no arroz, cerca de 90% desse elemento encontra-se na parte aérea. Em trigo, os teores de silício variam entre cultivares de 0,51-1,69% nas folhas e nos colmos, 2,08-3,52% na casca e 0,12% nos grãos (Malavolta, 1980).

Um elemento é dito essencial quando ele preenche os critérios de essencialidade, que são o critério direto ou os critérios indiretos. O critério direto diz que um elemento é essencial quando faz parte de um composto ou quando participa de uma reação sem a qual a vida da planta é impossível. Os critérios indiretos dizem que um elemento é essencial quando, na sua ausência a planta não completa seu ciclo de vida; não pode ser substituído por nenhum outro; tem efeito direto na vida da planta e não exerce apenas papel de neutralizar efeitos físicos, químicos ou biológicos desfavoráveis para o vegetal (Malavolta, 1980).

O silício é considerado elemento essencial para a cavalinha (*Equisetum arvense* L.) da família Cyperaceae (Werner & Roth, 1983). Em estudos com tomateiro em solução nutritiva, verificou-se a essencialidade do silício para o

crescimento e desenvolvimento desta planta (Woolley, 1957). Plantas de arroz cultivadas na ausência do silício demonstraram redução no crescimento e na produção de grãos, além de apresentarem sintomas de deficiência como necrose de folhas maduras e murcha das plantas, sugerindo a essencialidade do silício para esta cultura (Lewin & Reimann, 1969).

Mesmo não sendo considerado elemento essencial para a maioria das plantas, tem sido relatado que sua absorção proporciona benefícios para as culturas, principalmente para gramíneas, sendo, portanto, considerado elemento útil ou benéfico (Malavolta, 1980).

Dentre os benefícios trazidos pelo silício podemos destacar o aumento na produtividade (Ayres, 1966; Deren et al., 1993); a diminuição no acamamento das plantas, já que as plantas tornam-se mais eretas devido ao aumento de rigidez dos tecidos (facilitando a colheita mecânica) (Deren et al., 1993); o retardamento da senescência, o aumento na concentração de clorofila, o aumento da atividade da enzima rubisco-carboxilase, incrementando a taxa fotossintética (Adatia & Besford, 1986); a diminuição na taxa de transpiração, representando uma estratégia na economia de água (Yoshida et al., 1959); a estimulação do crescimento devido à eliminação ou diminuição da toxidez por manganês e ferro (Malavolta, 1980) e o aumento da tolerância de plantas de trigo à salinidade do solo (Ahmad et al., 1992).

2.4 Importância do silício na proteção de plantas

Wagner¹ (1940), citado por Bélanger et al. (1995), foi o primeiro pesquisador a especular o modo de ação do silício como agente protetor de plantas. Ele observou uma correlação positiva entre o grau de resistência ao

¹ WAGNER, F. Die Bedeutung der Kieselsäure für das Wachstum einiger Kulturpflanzen, ihren Nährstoffhaushalt und ihre Anfälligkeit gegen echte Mehltäupilze. *Phytopathology and Zoology*, v. 12, p. 427-429, 1940.

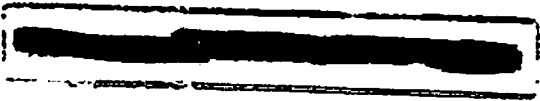
míldio pulverulento em plantas de pepino (*Cucumis sativus* L.) e a concentração de depósitos de ácido silícico nos sítios de infecção, sendo esta prevenida pela silicificação das células epidérmicas. Segundo esse autor, a penetração do tubo germinativo foi impedida pela deposição do silício; conseqüentemente, uma menor porcentagem de esporos germinaram na epiderme de plantas adubadas com esse elemento.

Em teste de preferência realizado com o pulgão-verde em plantas de sorgo adubadas e não adubadas com silício, foi observado quase o dobro de pulgões nas folhas que não foram adubadas com silício. Além da redução da preferência, o silício também causou redução na reprodução do inseto (Carvalho et al., 1999).

Goussain (2001) verificou que o silício, bem como a forma de aplicação, afetaram o desenvolvimento biológico do pulgão-da-folha *Rhopalosiphum maidis* (Fitch, 1856) (Hemiptera: Aphididae) em milho.

Estudos do efeito do silício na resistência do trigo ao pulgão-verde *S. graminum*, através de teste de preferência com chance de escolha, demonstraram que a produção de ninfas após 72 horas de infestação foi o dobro na testemunha, em relação às plantas tratadas com silício. Foi verificado também que o silício afetou a reprodução do inseto, sendo que fêmeas que se desenvolveram em folhas de plantas sem silício produziram 80% mais ninfas em comparação com as fêmeas que se desenvolveram em plantas tratadas com silício (Basagli, 2002).

Em estudos do efeito do silício em plantas de milho, verificou-se o efeito significativo do silício na mortalidade de lagartas *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith, 1797) (Lepidoptera: Noctuidae) ao final do 2º ínstar alimentadas com folhas provenientes de plantas adubadas com silício, sendo esta o dobro da mortalidade ocorrida na testemunha. Observou-se também uma porcentagem oito vezes maior de canibalismo em lagartas confinadas em folhas de milho



tratadas com silício (44%) em relação às que sem silício (5,2%) (Goussain et al., 2002).

A proteção conferida às plantas pelo silício pode ser devida ao seu acúmulo e polimerização nas células epidérmicas, como sílica amorfa abaixo da cutícula, formando uma barreira mecânica conhecida como "dupla camada silício-cutícula", dificultando o ataque de insetos-praga e patógenos e a penetração e o desenvolvimento das hifas dos fungos (Yoshida et al., 1962² citados por Savant et al., 1997).

Entretanto, a barreira mecânica proporcionada pela deposição do silício nas plantas não é o único mecanismo de defesa contra insetos e patógenos. Estudos com pepino demonstraram que plantas tratadas com silício tiveram suas reações de defesa contra a infecção por *Pythium* spp. mais rápidas e mais intensas do que as plantas não tratadas, promovendo uma efetiva restrição do patógeno (Chérif et al., 1992a; Chérif et al., 1994). Verificou-se que esta restrição estaria relacionada com a intensificação da barreira mecânica e o acúmulo de compostos fenólicos e lignina (Chérif et al., 1992b).

Trabalhos com pepinos infectados com *Colletotrichum lagenarium* demonstraram que o silício induziu a lignificação ao redor dos sítios de infecção (Stein et al., 1993).

É importante ressaltar que o mecanismo de defesa das plantas ao ataque de insetos sugadores é similar ao mecanismo de defesa ao ataque de patógenos (Dreyer & Campbell, 1987).

² YOSHIDA, S.; OHNISHI, Y.; KITAGISHI, K. Histochemistry of silicon in rice plant. *Soil Science and Plant Nutrition*. Tokyo, v.8, p.107-111, 1962.

2.5 Resistência induzida

Mudanças nas plantas devido a injúrias, danos ou estresses são chamadas “resposta induzida”. Em alguns casos as respostas podem agir como “defesa induzida” ou “resistência induzida” que são respostas da planta às injúrias causadas pela herbivoria ou invasão de patógenos que diminuem o impacto negativo decorrente do ataque nas plantas. O termo resistência induzida é usado quando o estresse ou a injúria diminui a preferência ou a performance do herbívoro. Entretanto, o termo defesa induzida é usado quando a injúria ou estresse aumenta a performance da planta (Karban & Myers, 1989).

É importante saber que nem toda resposta induzida aumenta a resistência, ou seja, nem toda resposta induzida faz com que as plantas sejam menos suscetíveis aos herbívoros. Pode ocorrer o aumento na qualidade das plantas decorrente de injúrias, como danos causados por herbivoria, ou estresse causado pela seca, deficiência nutricional, radiação solar, baixas ou altas temperaturas e poluição do ar (Karban & Myers, 1989).

O impacto da resistência induzida varia entre dois extremos, ou seja, se a indução toma lugar rapidamente e o tempo de declínio da resposta é mais curto que o tempo da geração do herbívoro, os efeitos são experimentados pela geração que ocasionou as injúrias. Então essa resposta é classificada como “resistência induzida rápida”, e pode ocorrer em minutos ou horas. Quando o tempo antes do declínio da resposta é maior que o tempo da geração do herbívoro, o efeito negativo na performance do herbívoro ocorre depois da geração da praga que induziu a resposta, esse tipo de resposta é conhecida como “resistência induzida lenta”, podendo ocorrer depois até mesmo de vários anos (Haukioja & Neuvonen, 1987).

A resistência induzida depende do intervalo de tempo entre o tratamento inicial (elicitação) e o ataque do inseto ou patógeno, da intensidade luminosa, da velocidade de expressão, do tipo e da concentração do elicitor, da temperatura,

da planta utilizada e da duração do efeito protetor, podendo ser específica ou não, local ou sistêmica, além de poder ser transmitida por enxertia (Roncato, 1997) e até para plantas vizinhas (Baldwin & Schultz, 1983; Tschamtkke et al., 2001).

O termo elicitor ou indutor é usado para descrever agentes que induzem alguma resposta de defesa na planta, desde modificações celulares, fisiológicas e morfológicas até modificações como a ativação da transcrição dos genes que codificam as respostas de defesa (Dixon et al., 1994).

Os elicitores podem ser bióticos, como a herbivoria e o ataque de microorganismos patogênicos (Dangl, 1998), e abióticos (agentes químicos), como o ácido salicílico (Chen et al., 1993; Silva, 2002), ácido poliacrílico e fitohormônios como auxina, citicina, ácido abscísico e etileno (Jung et al., 1993; Vandamme et al., 1993) e elementos minerais como o silício (Chérif et al., 1992a; Chérif et al., 1992b; Stein et al., 1993; Chérif et al., 1994).

Dentre os eventos relacionados à resistência induzida destacam-se: mudanças no metabolismo de compostos secundários como taninos, saponinas, alcalóides e diversos fenóis (DiCosmo & Towers³, 1984, citados por Karban & Myers, 1989); indução da fitoalexinas, que são compostos de baixo peso molecular que atuam como antibióticos, presentes em baixas concentrações antes da infecção, atuando contra insetos e patógenos (McIntyre et al., 1981); modificações fisiológicas, por exemplo, ácaros que causam mudanças na citologia, histologia e fisiologia das plantas hospedeiras (Karbon & English-Loeb, 1988); modificações morfológicas como aumento na densidade de tricomas, espinhos e acúleos (Myers & Williams, 1984); e aumento da atividade de enzimas relacionadas com a defesa das plantas.

³ DICOSMO, P.; TOWERS, G.H. Stress and secondary metabolism in cultured plant cells. In: TIMMERMANN, B.N.; STEELINK, C.; LOEWUS, F. *Recent Advances in Phytochemistry*. New York : Plenum, 1984. v. 18, p. 97-175.

Experimentos com algodão (*Gossypium hirsutum* L.) e três espécies de ácaros [*Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae), *Tetranychis turkestani* Ugarov & Nikolski (Acari: Tetranychidae) e *Tetranychus pacificus* McGregor (Acari: Tetranychidae)] demonstraram que a resistência induzida pelo ataque dos ácaros ocasionou grande redução na população de *T. urticae* (Karban & Carey, 1984).

Foi verificado aumento da atividade da peroxidase, polifenoloxidase, quitinase e β -glucosidase em plantas de pepino tratadas com silício e infectadas com *Pythium* spp., quando comparadas com plantas não tratadas com silício, concluindo que o silício é capaz de aumentar a expressão de substâncias de defesa da planta em resposta à infecção fúngica (Chérif et al., 1994).

Trabalhos com tomateiro demonstraram que cinco tipos de injúrias [alimentação por lagartas *Helicoverpa zea* (Boddie, 1850) (Lepidoptera: Noctuidae); alimentação pela mosca minadora das folhas *Liriomyza trifolii* (Burgess) (Diptera: Agromyzidae); alimentação pelo ácaro *Aculops lycopersici* (Masse) (Acari: Eriophyidae); banho com sabão e injúria mecânica] induziram diferentes tipos de defesa demonstrando que plantas podem responder distintamente a diferentes herbívoros e tipos de injúrias (Stout et al., 1994).

Felton et al.(1994a) investigaram o efeito da herbivoria por *H. zea* na resistência induzida em tomateiro, soja (*Glycine max* L.), feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.) e algodão, e verificaram diminuição na taxa de crescimento das lagartas e aumento na atividade da lipoxigenase, enzima envolvida no mecanismo de defesa das plantas.

Bi & Felton (1995) verificaram aumento na atividade de enzimas oxidativas depois da herbivoria por *H. zea* em feijoeiro e que a prévia alimentação afetou a taxa de crescimento dos insetos e a condição oxidativa dos intestinos destes.

Os mecanismos de defesa das plantas contra insetos envolvem alterações metabólicas relacionadas com aumento na atividade de enzimas-chave nos metabolismos primário e secundário. A defesa induzida requer um encadeamento de respostas que envolvem a indução de múltiplas enzimas, incluindo a fenilalanina amônia-liase, tirosina amônia-liase, lipoxigenase, ascorbato oxidase, polifenoloxidase e peroxidase, que prejudicam o crescimento e o desenvolvimento dos herbívoros (Felton et al., 1994a). Três dessas enzimas serão abordadas: a peroxidase, a polifenoloxidase e a fenilalanina amônia-liase.

2.5.1 Peroxidase

As peroxidases (doador: H_2O_2 oxidoreductase, E.C. 1.11.1.7) são glicoproteínas com peso molecular em torno de 40 kDa, conhecidas como enzimas de “função dupla” porque são capazes de gerar H_2O_2 que lhes servirá de substrato (Bergmeyer et al.⁴, 1965 citados por Stangarlin, 1995). Essas enzimas catalizam reações de um grande número de compostos entre eles fenóis e álcoois (Alfenas, 1998).

As peroxidases constituem um grupo de isoenzimas capazes de catalizar diferentes tipos de reações oxidativas. Essas isoenzimas podem diferir nas propriedades bioquímicas, tais como atividade específica, afinidade pelo substrato e pH ótimo, entre outras características (Gaspar et al., 1982).

A ruptura mecânica ou a ação de enzimas proteolíticas causam danos na membrana plasmática das células, ativando as peroxidases que são proteínas de membrana (Reimann et al., 1992).

⁴ BERGMAYER, H.U.; KLOTZSCH, H.; MÖLLERING, H.; NELLÖCK-HOCHSTETTER, M.; BEAUCAMP, K. In: BERGMAYER, H.U. *Methods of Enzymatic Analysis*. 2^a ed. New York: Academic Press, 1965. p.990-991.

forte poder oxidante do oxigênio. Essa oxidação continua durante a digestão do alimento no trato digestivo em pH alcalino. As *o*-quinonas possuem habilidade de conjugar rapidamente com aminoácidos, peptídeos e proteínas, diminuindo a qualidade nutricional do alimento. Além disso, *o*-quinonas reduzem a digestibilidade protéica. Essa conjugação está relacionada com a habilidade que as plantas têm de se defender de injúrias (Felton & Duffey, 1990; Felton et al., 1994b).

A polifenoloxidase cataliza a oxidação de compostos fenólicos a quinonas utilizando o oxigênio molecular como receptor de elétrons. Além disso, estão envolvidas na lignificação das células após as injúrias (Mohammadi & Kazemi, 2002).

Em batata (*Solanum tuberosum* L.) e tomate, a polifenoloxidase está associada com tricomas glandulares e cloroplastos, e sua presença nesses tricomas é essencial para a defesa das plantas contra o besouro colorado *Leptinotarsa decemlineata* (Say) (Coleoptera, Chrysomelidae) (Felton et al., 1992).

Segundo Tomczyk & Nielsen (1994), a alimentação em folhas de bétula (*Betula papyrifera*) por lagartas de 4^o ínstar da mariposa européia *Lymantria dispar* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera: Lymantriidae) aumentou a atividade da polifenoloxidase e da fenilalanina amônia-liase.

Jiang & Miles (1993) demonstraram que a indução da atividade da polifenoloxidase em tecidos de plantas de alfafa (*Medicago sativa* L.) pela alimentação do pulgão da alfafa *Therioaphis trifolii* Monell f. *Maculata* (Hemiptera: Aphididae).

2.5.3 Fenilalanina amônia-liase

A L-fenilalanina amônia-liase, E.C. 4.3.1.5, é a enzima mais estudada do metabolismo secundário das plantas, devido à sua importância nas reações do metabolismo dos compostos fenólicos (Gross, 1980).

A fenilalanina amônia-liase, isolada a partir de plantas de feijão, é uma enzima tetramérica que contém dois sítios ativos por molécula, com uma subunidade de M_r de 77000 (Bowles, 1990).

Os fenóis são substâncias caracterizadas pela presença de um anel aromático contendo no mínimo um grupo hidroxila; em geral tendem a ser solúveis em água e estão localizados geralmente nos vacúolos celulares (Harborne, 1989).

A síntese dos fenóis ocorre através de três vias metabólicas, que são a via do ácido shiquímico, a via do acetato-malato e a via do acetato-mevalonato. Dentre essas, a mais importante é a via do ácido shiquímico, que além de ser uma importante via de síntese de compostos fenólicos, é também a via da síntese da fenilalanina, tirosina e triptofano. Os aminoácidos fenilalanina e tirosina são enzimaticamente deaminados, produzindo o ácido trans-cinâmico e amônia. As enzimas responsáveis por esta reação são chamadas amônia-liases e, no caso da fenilalanina, a enzima é denominada fenilalanina amônia-liase (Camm & Towers, 1977).

O ácido trans-cinâmico formado pela deaminação da fenilalanina pela ação da fenilalanina amônia-liase é o precursor de todos fenilpropanóides. Os fenilpropanóides são substâncias que originam metabólitos secundários como a lignina, a suberina, fenóis ligados à parede celular, flavonóides e fitoalexinas (Hahlbrock & Scheel, 1989; Bowles, 1990; Dixon & Paiva, 1995).

A atividade da fenilalanina amônia-liase é influenciada pelos mesmos fatores que influenciam a biossíntese de compostos fenólicos como flavonóides e fitoalexinas (Salumke & Sharma, 1991).

A intensificação da produção de compostos fenólicos é indicada pelo aumento na atividade da fenilalanina amônia-liase em tecidos feridos das plantas. Experimentos com lagartas *H. zea* em plantas de soja revelaram um aumento de três vezes na atividade da fenilalanina amônia-liase em plantas injuriadas pela lagarta e uma taxa de crescimento das lagartas três vezes maior em plantas testemunhas (Bi & Felton, 1995).

Os compostos fenólicos, como ácidos fenólicos, polifenóis, flavonóides e taninos são conhecidos como moléculas de defesa das plantas a patógenos e insetos (Todd et al., 1971). Dentre seus efeitos negativos destacam-se a deterrência alimentar, a inibição da digestão e a toxicidade. Sua deterrência é devido a sensação de adstringência quando eles se ligam a mucopolissacarídeos da saliva ou de células quimicamente sensitivas e/ou células epidérmicas. A inibição da digestão se dá pela formação de pontes de hidrogênio ou ligações covalentes com as proteínas ou enzimas digestivas no trato digestivo dos herbívoros (Appel, 1993).

Em cevada (*Hordeum vulgare* L.), Todd et al. (1971) verificaram compostos fenólicos como catecol, ácido caféico, ácido clorogênico, ácido gentísico e o flavonóide quercetina diminuindo o peso, a sobrevivência e a reprodução do pulgão-verde *S. graminum*.

Trabalhos com triticales demonstraram aumento da atividade da fenilalanina amônia-liase devido à alimentação do pulgão dos cereais *Sitobion avenae* (F.) (Hemiptera: Aphididae) (Ciepiela et al., 1995).

A alimentação dos pulgões *Metopolophium dirhodum* (Hemiptera: Aphididae), *Rhopalosiphum padi* (L.) (Hemiptera: Aphididae) e *S. avenae* em duas cultivares de trigo proporcionou aumento significativo da atividade da fenilalanina amônia-liase e no conteúdo de ácidos fenólicos (Havlickova et al., 1996a; Havlickova et al., 1996b).

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Criação do pulgão-verde *Schizaphis graminum*

A criação do pulgão-verde foi iniciada no Departamento de Entomologia com indivíduos oriundos da EMBRAPA/CNPMS, em Sete Lagoas-MG. Para a instalação desse experimento, foram utilizados pulgões da criação de manutenção, mantidos em plantas de trigo da variedade Lorini. Os vasos com as plantas foram mantidos em gaiolas de tecido tipo organza, em casa-de-vegetação.

3.2 Metodologia geral

O experimento foi instalado no período de 01 de agosto a 18 de outubro de 2002. Foi conduzido em duas etapas: uma realizada no Laboratório de Manejo Integrado de Pragas, em casa-de-vegetação do Departamento de Entomologia, e outra etapa no Laboratório de Bioquímica do Departamento de Química da Universidade Federal de Lavras, MG.

Inicialmente foi feita a pesagem do substrato (terra de barranco peneirada) para o enchimento dos vasos, com capacidade de 4 Kg de substrato. O solo foi incubado com silicato de cálcio ($1,855 \text{ g.Kg}^{-1}$ de solo nos tratamentos com silício) e carbonato de cálcio ($0,61 \text{ g.Kg}^{-1}$ de solo nos tratamentos sem silício). O silicato de cálcio continha 62% de SiO_2 e 18% de CaO . A dose de silicato de cálcio utilizada corresponde a 2,3 t/ha de SiO_2 .

Os vasos foram dispostos aleatoriamente sobre bancadas cobertas com areia para posterior fixação de gaiolas, em casa-de-vegetação, sob condições climáticas naturais.



Após cinco dias foram semeadas 20 sementes de trigo da variedade Embrapa-42 por vaso. Foi incorporada aos 4 Kg de substrato de cada vaso a seguinte adubação: 10,178 g de super-simples; 10 mL de solução de ácido bórico ($1,14 \text{ g.L}^{-1}$ de água destilada); 10 mL de solução de sulfato de cobre ($2,358 \text{ g.L}^{-1}$ de água destilada); 10 mL de solução de sulfato de zinco ($8,796 \text{ g.L}^{-1}$ de água destilada). As soluções foram pipetadas sobre a superfície do solo. Após a emergência das plântulas foi feito o desbaste, deixando-se quatro plântulas por vaso. Posteriormente, foi feita a adubação com 10 mL de solução de uréia ($171,60 \text{ g.L}^{-1}$ de água destilada); 10 mL de solução de cloreto de potássio ($76,50 \text{ g.L}^{-1}$ de água destilada) e 10 mL de solução de sulfato magnésiano ($60,86 \text{ g.L}^{-1}$ de água destilada). Toda a adubação foi feita conforme recomendação mediante análise de solo. Cada vaso foi coberto com uma gaiola de tecido tipo organza medindo 40 cm de largura x 40 cm de comprimento x 80 cm de altura. A umidade dos vasos foi mantida com irrigações diárias.

Os tratamentos consistiram em: testemunha, dose zero de silicato de cálcio e ausência de pulgões; adubação com silicato de cálcio ($1,855 \text{ g.Kg}^{-1}$ de solo); dose zero de silicato de cálcio + infestação das plantas aos 30 dias após a emergência, com 30 pulgões adultos por planta, durante cinco dias; adubação com silicato de cálcio ($1,855 \text{ g.Kg}^{-1}$ de solo) + infestação das plantas aos 30 dias após a emergência, com 30 pulgões adultos por planta, durante cinco dias. Cada vaso representou uma parcela, sendo utilizadas dez repetições por tratamento.

Após 35 dias da emergência das plântulas, foram realizadas as seguintes avaliações: teste de preferência ou de livre escolha do pulgão-verde com folhas destacadas de plantas de trigo; determinação da taxa de crescimento da população do pulgão-verde; atividade enzimática da peroxidase, polifenoloxidase e fenilalanina amônia-liase em plantas de trigo.

3.3 Teste de preferência ou de livre escolha com folhas destacadas de plantas de trigo

Foram utilizadas, como arena, placas de Petri com 20 cm de diâmetro com o fundo forrado com papel filtro umidecido com água destilada. Em cada placa foi colocada uma seção foliar de cada tratamento com cerca de 8cm de comprimento, imersa em solução de benziladenina 10^{-6} mol.L⁻¹, dentro de um tubo plástico com 3 cm de altura e 0,5 cm de diâmetro, tampado com algodão. A seção foliar foi obtida da primeira folha totalmente expandida da planta. Os tubos foram colocados aleatoriamente lado a lado. Foram liberados vinte pulgões adultos do lado oposto aos tubos. Após fechadas com filme plástico perfurado com agulha, as placas foram colocadas em uma bancada, em sala climatizada, com temperatura de $26\pm 2^{\circ}\text{C}$, umidade relativa de $70\pm 10\%$ e fotofase de 12 horas.

As avaliações foram feitas às 24, 48 e 72 horas após a liberação dos pulgões e consistiram na contagem do número de pulgões adultos e de ninfas (que foram retiradas após a contagem) presentes em cada seção foliar.

Foi utilizado o delineamento em blocos ao acaso, em esquema de parcelas subdivididas, sendo os quatro tratamentos alocados nas parcelas e a variável "tempo de avaliação", nas subparcelas. Os dados obtidos foram submetidos à análise de variância, sendo as médias comparadas pelo teste de agrupamento de Scott-Knott (1974) a 5% de significância.

3.4 Taxa de crescimento da população do pulgão-verde

Nesse bioensaio, ninfas de 24 horas foram individualizadas em gaiolas cilíndricas, de plástico transparente, com cerca de 1 cm de altura e 0,8 cm de diâmetro, com fundo fechado com tecido tipo organza e a outra extremidade circundada com espuma para evitar ferimentos nas folhas. As gaiolas foram fixadas às folhas por um grampo de cabelo, sendo que abaixo da folha foi

Para todos os ensaios enzimáticos foi utilizado o delineamento experimental inteiramente ao acaso, com quatro tratamentos e dez repetições. Os dados obtidos foram submetidos à análise de variância, sendo as médias comparadas pelo teste de agrupamento de Scott-Knott (1974) a 5% de significância.

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 Teste de preferência ou de livre escolha com folhas destacadas de plantas de trigo

Verificou-se que o número de ninfas diminuiu significativamente a partir das 48 horas após a liberação dos pulgões no tratamento que recebeu adubação com silício e pré-infestação com pulgões. Já nos demais tratamentos, não houve redução nas três avaliações realizadas (Tabela 1).

A partir das 48 horas da liberação dos pulgões, observou-se um menor número de ninfas no tratamento com silício e pulgões (2,4 ninfas/seção foliar), seguido dos tratamentos em que se utilizou apenas silício e apenas pulgões (8,6 e 12,1 ninfas/seção foliar, respectivamente), quando comparado com a testemunha (26,7 ninfas/seção foliar). Às 72 horas após a infestação, o maior número de ninfas foi verificado na testemunha (20,9 ninfas/seção foliar), enquanto nos demais tratamentos houve uma redução na preferência desses insetos, principalmente nos tratamentos com silício (Tabela 1).

TABELA 1. Número de ninfas (média \pm erro padrão) de pulgões *S. graminum* em folhas destacadas de trigo após 24, 48 e 72 horas da liberação dos adultos.

Tratamentos	Número de ninfas/seção foliar		
	Tempo (horas)		
	24	48	72
Testemunha	17,9 \pm 3,66 aA	26,7 \pm 4,02 aA	20,9 \pm 1,75 aA
Adubação com silício	12,0 \pm 2,80 aA	8,60 \pm 1,33 bA	5,00 \pm 1,02 cA
Pré-infestação com pulgões	11,3 \pm 2,00 aA	12,1 \pm 2,28 bA	8,90 \pm 1,53 bA
Silício+pulgões	13,8 \pm 3,10 aA	2,40 \pm 1,10 cB	3,40 \pm 1,31 cB

Médias seguidas de mesma letra minúscula na coluna e maiúscula na linha, não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Scott & Knott ($P \leq 0,05$).

O número de pulgões adultos, ao longo do tempo de avaliação, diminuiu estatisticamente a partir das 48 horas da liberação no tratamento com silício e no tratamento com silício e pulgões. Como não houve aumento de pulgões nas seções foliares destacadas de plantas apenas infestadas inicialmente com pulgões, os insetos deslocaram-se das seções foliares de plantas adubadas com silício para as seções foliares da testemunha (Tabela 2).

Às 24 e 48 horas após a liberação, observou-se que os pulgões preferiram as seções foliares de plantas que não foram infestadas inicialmente com pulgões e/ou tratadas com silício. Entretanto, às 72 horas verificou-se a não-preferência dos pulgões por seções foliares de plantas adubadas com silício (Tabela 2).

TABELA 2. Número de adultos (média \pm erro padrão) de pulgões *S. graminum* em folhas destacadas de trigo após 24, 48 e 72 horas da liberação.

Tratamentos	Número de pulgões adultos/seção foliar		
	Tempo (horas)		
	24	48	72
Testemunha	6,50 \pm 0,65 aB	9,20 \pm 0,77 aA	9,60 \pm 0,63 aA
Adubadas com silício	4,20 \pm 0,49 bA	2,90 \pm 0,53 bB	2,30 \pm 0,37 cB
Pré-infestação com pulgões	4,50 \pm 0,34 bA	3,80 \pm 0,55 bA	4,60 \pm 0,34 bA
Silício+pulgões	4,00 \pm 0,58 bA	2,60 \pm 1,00 bB	1,80 \pm 0,57 cB

Médias seguidas de mesma letra minúscula na coluna e maiúscula na linha, não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Scott & Knott ($P \leq 0,05$).

Na avaliação do número total de pulgões seções foliares, notou-se que na testemunha e no tratamento com infestação inicial não houve diferença estatística nas avaliações realizadas às 24, 48 e 72 horas após a liberação (Tabela 3). Entretanto, observou-se uma redução do total de pulgões às 48 e 72 horas nos tratamentos nos quais as plantas foram adubadas com silício.

Às 48 horas, verificou-se a não-preferência dos pulgões pelos tratamentos com silício e/ou infestação inicial em relação à testemunha, principalmente nas seções foliares das plantas adubadas com silício e pré-infestadas (5 pulgões/seção foliar). Contudo, às 72 horas, as seções foliares de plantas de trigo que receberam adubação com silício ou silício combinado com pré-infestação foram as que apresentaram menor colonização pelos pulgões e, portanto, as não-preferidas (Tabela 3).

TABELA 3. Número total de pulgões (média \pm erro padrão) *S. graminum* em folhas destacadas de trigo após 24, 48 e 72 horas da liberação dos adultos.

Tratamentos	Número total de pulgões/seção foliar		
	Tempo (horas)		
	24	48	72
Testemunha	24,60 \pm 4,04 aA	35,70 \pm 4,55 aA	30,59 \pm 1,96 aA
Adubação com silício	16,20 \pm 2,95 aA	11,60 \pm 1,75 bB	7,30 \pm 1,21 cB
Pré-infestação com pulgões	15,70 \pm 2,11 aA	15,90 \pm 2,73 bA	13,60 \pm 1,71 bA
Silício+pulgões	17,80 \pm 3,58 aA	5,00 \pm 1,91 cB	5,20 \pm 1,84 cB

Médias seguidas de mesma letra minúscula na coluna e maiúscula na linha, não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Scott & Knott ($P \leq 0,05$).

Os resultados obtidos podem estar relacionados com a deposição de sílica no tecido foliar, que aumentando a rigidez da folha, dificulta a penetração do estilete. Além disso, o silício poderia agir como elicitor de substâncias relacionadas com a defesa das plantas contra insetos, bem como potencializar a síntese dessas substâncias em plantas atacadas.

Plantas adubadas com silício podem apresentar mudanças nos tricomas (Samuels et al., 1993), como também na epiderme e nos tecidos internos da planta (Hodson & Sangster, 1988). Pesquisas relacionadas com a distribuição do silício indicam que, na forma de sílica, ele pode ser depositado nos espaços intracelulares, dentro das células e na parede celular (Kaufman et al., 1985), como também em vasos condutores (Hayward & Parry, 1973). Esses depósitos podem enrijecer as paredes celulares, interferindo na penetração do estilete.

Contudo, nos últimos anos pesquisas têm demonstrado que a aplicação de silício pode alterar as propriedades fisiológicas das plantas. Chérif et al. (1994) observaram que plantas de pepino adubadas com silício tiveram um aumento na síntese das enzimas peroxidase, polifenoloxidase, β -1,3 glucanase e quitinase em resposta à infecção por patógenos. O controle da infecção possivelmente está relacionado com a intensificação da barreira mecânica e o acúmulo de compostos fenólicos, como lignina, em plantas adubadas com silício (Chérif et al., 1992b; Stein et al., 1993). É importante ressaltar que o mecanismo de defesa das plantas ao ataque de insetos sugadores é similar ao ataque de patógenos (Dreyer & Campbell, 1987).

Basagli (2002) verificou a não-preferência de ninfas do pulgão-verde por plantas de trigo adubadas com silicato de sódio, quando comparadas com a testemunha. Esse pesquisador observou que o número de ninfas presentes na testemunha foi duas vezes maior que em plantas adubadas com silício. A não-preferência de ninfas de *S. graminum* também foi constatada em plantas de sorgo adubadas com silicato de sódio (Carvalho et al, 1999).

Goussain (2001) verificou que plantas de milho adubadas com silicato de sódio não foram preferidas pelo pulgão-da-folha *R. maidis* em relação à testemunha, sem silício.

4.2 Taxa de crescimento da população do pulgão-verde

No tratamento com pré-infestação do pulgão e adubação com silício ocorreu a menor taxa de crescimento populacional do pulgão-verde ($r_m = 0,14$), sendo que o maior crescimento populacional foi observado na testemunha ($r_m = 0,37$). Já o crescimento populacional de *S. graminum* nos tratamentos com silício e pré-infestação, a taxa de crescimento populacional foi intermediária a esses dois extremos ($r_m = 0,25$ e $r_m = 0,23$, respectivamente) (Figua 2).

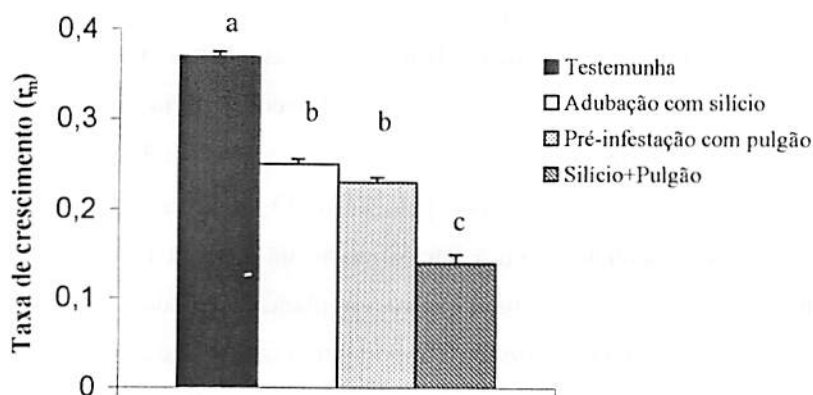


FIGURA 2. Taxa de crescimento da população (r_m) do pulgão-verde *S. graminum* (média \pm erro padrão) em casa-de-vegetação. Lavras, MG. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Scott & Knott ($P \leq 0,05$).

Esses resultados demonstram que a pré-infestação com pulgões e/ou a aplicação de silício pode induzir defesas nas plantas de trigo que afetam o crescimento da população de *S. graminum*, principalmente atuando em conjunto quando os efeitos são cumulativos.

Segundo Basagli (2002), a aplicação de silício em plantas de trigo diminuiu a longevidade e a fecundidade de *S. graminum*. A preferência e o número de ninfas geradas pelo pulgão-verde foram afetados pela adubação com silicato de sódio em plantas de sorgo (Carvalho et al., 1999), que indicaram como possível causa a barreira mecânica devido à deposição de sílica nas células do tecido foliar.

Em plantas de trigo adubadas com silicato de sódio via foliar, houve a diminuição da população dos pulgões *Metopolophium dirhodum* (Walk, 1848) (Homoptera: Aphididae) e *Sitobion avenae* (Fabricius, 1794) (Homoptera: Aphididae) como resultado não só da mudança da superfície das folhas, mas também do aumento da solubilidade desse elemento dentro das mesmas (Hanish, 1980).

Plantas de arroz adubadas com silício ocasionaram a redução da fecundidade, longevidade, crescimento e alimentação da cigarrinha do arroz *Sogatella furcifera* (Horváth) (Homoptera: Delphacidae) (Sogawa, 1982; Salim & Saxena, 1992).

4.3 Atividade enzimática em plantas de trigo

Verificou-se que a maior atividade da peroxidase ocorreu no tratamento com adubação com silício e pré-infestação (602 u/g peso fresco), seguido pelos tratamentos com pré-infestação e adubação com silício (441 e 268 u/g peso fresco, respectivamente), sendo todos eles significativamente maiores que na testemunha (137 u/g peso fresco) (Tabela 4).

O tratamento com adubação com silício e pré-infestação (489 u/g peso fresco) apresentou a maior atividade da popifenoloxidase do que os tratamentos com adubação com silício e com pré-infestação, que se comportaram como intermediários (251 e 272 u/g peso fresco, respectivamente), os quais foram maiores que a testemunha (135 u/g peso fresco) (Tabela 4).

Apenas o tratamento com pré-infestação, o tratamento em que se combinou adubação com silício e pré-infestação (0,049 e 0,127 u, respectivamente) proporcionaram aumento significativo da atividade da fenilalanina amônia-liase, enquanto o tratamento apenas com silício não diferiu estatisticamente da testemunha (Tabela 4).

TABELA 4. Atividade da peroxidase, polifenoloxidase e fenilalanina amônia-liase (média ± erro padrão) em plantas de trigo.

Tratamentos	Atividade enzimática		
	Peroxidase (u/g peso fresco)	Polifenoloxidase (u/g peso fresco)	Fenilalanina amônia-liase (u/g peso fresco)
Testemunha	137 ± 15 d	135 ± 23 c	0,017 ± 0,002 c
Adubação com silício	268 ± 25 c	251 ± 20 b	0,018 ± 0,001 c
Pré-infestação com pulgões	441 ± 46 b	272 ± 43 b	0,049 ± 0,002 b
Silício+pulgões	602 ± 68 a	489 ± 29 a	0,127 ± 0,002 a

Média seguidas de mesma letra minúscula na coluna, não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Scott & Knott ($P \leq 0,05$).

Considerando os resultados obtidos para a peroxidase e polifenoloxidase, verifica-se que tanto a adubação silicatada como a pré-infestação podem aumentar a atividade dessas enzimas. Além disso, observou-se que uma planta adubada com silício, e posteriormente infestada com pulgões, pode potencializar a expressão dessas enzimas, aumentando o seu grau de resistência ao ataque do afídeo. Possivelmente, o silício pode aumentar a atividade dessas enzimas por ser um elemento capaz de desencadear processos de defesa nas plantas.

Em relação à fenilalanina amônia-liase, não se observou efeito do silício como ativador dessa enzima, porém em plantas adubadas com esse elemento e pré-infestadas ocorreu efeito aditivo. Provavelmente, esse resultado pode estar relacionado ao fato de que as respostas de defesa dependem de fatores como a velocidade de expressão, o tipo e a concentração do elicitador, da planta utilizada e da duração do efeito protetor (Roncato, 1997).

Diversos trabalhos de pesquisa demonstraram que as injúrias de insetos propiciam o aumento da atividade de enzimas relacionadas com a defesa das plantas. O aumento da atividade da peroxidase foi observado devido ao ataque do ácaro *A. cladophthirus* na planta *S. dulcamara*; *H. zea* em plantas de soja; *A. gossypii* na planta *S. integrifolium* e *M. euphorbiae* em tomate (Bronner et al., 1991; Stout et al., 1994; Owusu et al., 1994; Bi & Felton, 1995).

Segundo Tomczyk & Nielsen (1994), a alimentação em folhas de bétula (*Betula papyrifera*) por lagartas de 4^o ínstar da mariposa cigana *L. dispar*, aumentou a atividade da polifenoloxidase e da fenilalanina amônia-liase. O ataque do pulgão *T. trifolii maculata* induziu a atividade da polifenoloxidase em plantas de alfafa (Jiang & Miles, 1993).

Entretanto, segundo Stout et al. (1998), a alimentação de pulgões da espécie *M. euphorbiae* em tomateiro induziu o aumento da atividade da peroxidase e não da polifenoloxidase.

Quando o pulgão *S. avenae* alimentou-se de triticales, Ciepiela et al. (1995) verificaram o aumento da atividade da fenilalanina amônia-liase. Em trigo foi verificado o aumento na atividade da fenilalanina amônia-liase devido ao ataque dos pulgões *M. dirhodum*, *R. padi* e *S. avenae* (Havlickova et al., 1996a; Havlickova et al., 1996b).

Diferentes tipos de danos podem induzir diferentes respostas, como a alimentação de lagartas de *H. zea*, que aumentou a atividade da polifenoloxidase, enquanto a alimentação por larvas *L. trifolii* e pelo ácaro *A. lycopersici* aumentou a atividade da peroxidase devido às diferentes formas de alimentação destes insetos (Stout et al., 1994).

O silício ainda não foi apontado como ativador de respostas de defesa das plantas às injúrias de insetos, mas diversas pesquisas demonstram o papel desse elemento como agente indutor de enzimas relacionadas ao ataque de

patógenos (Chérif et al., 1992a; Chérif et al., 1992b; Samuels et al., 1993; Chérif et al., 1994).

De maneira geral, os resultados demonstraram que o sistema de defesa da planta é ativado tanto pela infestação inicial de insetos, como pela adubação silicatada. O silício, isoladamente ou em conjunto com a pré-infestação, afetou negativamente a preferência e a taxa de crescimento do pulgão-verde e proporcionou um aumento significativo na atividade das enzimas peroxidase, polifenoloxidase e fenilalanina amônia-liase. A peroxidase está relacionada com a síntese de lignina e suberina, que aumentam a rigidez dos tecidos, e com a produção de quinonas e oxigênio ativo, que possuem propriedades antibióticas (Goodman et al., 1986; Bowles, 1990; Stout et al., 1994). A polifenoloxidase, além de estar envolvida no processo de lignificação, é também responsável pela catálise oxidativa de fenóis a *o*-quinonas, que se complexam com proteínas, diminuindo a qualidade nutricional do alimento e dificultando a digestão protéica (Felton & Duffey, 1990; Felton et al., 1994b; Mohammadi & Kazemi, 2002). A fenilalanina amônia-liase está relacionada com a síntese de compostos fenólicos com propriedades deterrentes, tóxicas e antinutricionais (Appel, 1993). Assim, o aumento da atividade dessas enzimas indica a síntese de compostos de defesa da planta a agentes externos.

5 CONCLUSÕES

A adubação com silício e/ou a pré-infestação com pulgões afetam a preferência e a taxa de crescimento populacional do pulgão-verde *S. graminum*;

O silício potencializa a expressão das enzimas peroxidase, polifenoloxidase e fenilalanina amônia-liase em plantas de trigo pré-infestadas com *S. graminum*;

O silício induz resistência ao pulgão-verde *S. graminum* em plantas de trigo, possivelmente pela ativação da síntese de compostos de defesa da planta.

6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ADATIA, M. H.; BESFORD, R. T. The effects of silicon on cucumber plants grown in recirculating nutrient solution. *Annals of Botany*, London, v. 58, n. 3, p. 343-351, Sept. 1986.

AGRIANUAL 2002 - Anuário da Agricultura Brasileira. São Paulo: FNP Consultoria e Comércio. 2001. 536 p.


AHMAD, R.; ZAHEER, S. H.; ISMAIL, S. Role of silicon in salt of wheat (*Triticum aestivum* L.) *Plant Science*, Limerick, v. 85, n. 1, p. 43-50, 1992.

ALFENAS, A. C. Eletroforese de isoenzimas e proteínas afins: fundamentos e aplicações em plantas e microorganismos. Viçosa: UFV, 1998. 574 p.

APPEL, H. M. Phenolics in ecological interactions: the importance of oxidation. *Journal of Chemical Ecology*, New York, v. 19, n. 7, p. 1521-1552, July 1993.

AYRES, A. S. Calcium silicate slag as grown stimulant for sugarcane on low-silicon soils. *Soils Science*, Baltimore, v. 101, n. 3, p. 216-227, Sept. 1966.

BALDWIN, I. T.; SCHULTZ, J. C. Rapid changes in tree leaf chemistry induced by damage: evidence for communication between plants. *Science*, Washington, v. 221, n. 4607, p. 277-279, July 1983.

 BASAGLI, M. A. B. Efeito da aplicação de silicato de sódio na resistência de plantas de trigo ao pulgão-verde *Schizaphis graminum* (Rondani, 1852) (Hemiptera: Aphididae) e deste pulgão em alguns aspectos biológicos do predador *Crysopepla externa* (Hagen, 1861) (Neuroptera: Chrysopidae). 2002. 49 p. Dissertação (Mestrado em Entomologia) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.

BÉLANGER, R. R.; BOWEN, P. A.; EHRET, D. L.; MENZIES, J. G. Soluble silicon. Its role in crop and disease management of greenhouse crops. *Plant Disease*, St. Paul, v. 79, n. 4, p. 329-336, Apr. 1995.

Turn
WJ
BERGER, P. H.; TOLER, R. W.; HARRIS, K. F. Maize dwarf mosaic virus transmission by greenbug biotypes. *Plant Disease*, St. Paul, v. 67, n. 5, p. 496-497, May 1983.

BI, J. L.; FELTON, G. W. Foliar oxidative and insect herbivory: primary compounds, secondary metabolites, and reactive oxygen species as components of induced resistance. *Journal of Chemical Ecology*, New York, v. 21, n. 10, p. 1511-1530, Oct. 1995.

BLACKMAN, E. Opaline silica bodies in the range grasses of southern Alberta. *Canadian Journal of Botany*, Ottawa, v. 49, n. 5, p. 769-781, 1971.

BOWLES, D. J. Defense-related proteins in higher plants. *Annual Review of Biochemistry*, Palo Alto, v. 59, p. 873-907, 1990.

BRADY, N. C. *The nature and properties of soils*. 10. ed. New York: Macmillan, 1992. 750 p.

BRONNER, R.; WESTPHAL, E.; DREGER, F. Enhanced peroxidase activity associated with the hypersensitive response of *Solanum dulcamara* to the gall mite *Aceria cladophthirus* (Acari: Eriophyoidea). *Canadian Journal of Botany*, Ottawa, v. 69, n. 10, p. 2192-2196, Oct. 1991.

CAMM, E. L.; TOWERS, G. H. N. Phenylalanine ammonia-lyase. *Progress in Phytochemistry*, Amsterdam, v. 4, p. 169-188, 1977.

from
WJ
CARVALHO, S. P.; MORAES, J. C.; CARVALHO, J. G. Efeito do silício na resistência do sorgo (*Sorghum bicolor*) ao pulgão verde *Schizaphis graminum* (Rond.) (Hemiptera: Aphididae). *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, Londrina, v. 28, n. 4, p. 505-510, dez. 1999.

CASTRO, D. M. *Mineralogia del suelos*. Bogotá: Instituto Geográfico Agustín Codazzi, 1975. v. 11, 828 p.

CHEN, Z.; SILVA, H.; KLESSIG, D. F. Active oxygen species in the induction of plant systemic acquired resistance by salicylic acid. *Science*, Washington, v. 262, n. 5129, p. 1883-1886, Sept. 1993.

CHÉRIF, M.; ASSELIN, A.; BÉLANGER, R. R. Defense responses induced by soluble silicon in cucumber roots infected by *Pythium* spp. **Patopathology**, St. Paul, v. 84, n. 3, p. 236-242, Mar. 1994.

CHÉRIF, M.; BENHAMOU, N.; MENZIES, J. G.; BÉLANGER, R. R. Silicon induced resistance in cucumber plants against *Pythium ultimum*. **Physiological and Molecular Plant Pathology**, London, v. 41, n. 6, p. 411-425, Dec. 1992a.

CHÉRIF, M.; MENZIES, J. G.; BENHAMOU, N.; BÉLANGER, R. R. Studies of silicon distribution in wounded and *Pythium ultimum* infected cucumber plants. **Physiological and Molecular Plant Pathology**, London, v. 41, n. 5, p. 371-383, Nov. 1992b.

CIEPIELA, A. P.; SEMPRUCH, C.; JOZWIAK, B.; NIRAZ, S.; PRUSZYNSKI, S. Metabolism of phenylalanine and tyrosine in triticale ears induced by grain aphid feeding. In: SCIENTIFIC MEETING OF THE INSTITUTE OF PLANT PROTECTION, v. 35, n. 2, 1995. **Proceedings...** 1995. p. 82-84.

COOPER, H. P. Ash constituents of pasture grasses, their standard electrode potentials and ecological significance. **Plant Physiology**, Rockville, v. 5, p. 193-215, 1930.

CRUZ, I. Resistência de genótipos de sorgo ao pulgão-verde *Schizaphis graminum* (Rondani, 1852) (Homoptera: Aphididae). 1986. 222 p. Tese. (Doutorado em Entomologia) - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba, SPo.

CRUZ, I.; VENDRAMIN, J. D.; OLIVEIRA, A. C. Determinação do período de avaliação de não preferência de sorgo ao pulgão-verde, *Schizaphis graminum* (Rond.) (Homoptera: Aphididae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, Piracicaba, v. 27, n. 2, p. 299-302, jun. 1998.

DANGL, J. L. Plants just say NO to pathogens. **Nature**, London, v. 394, n.6393, p. 525-527, Aug. 1998.

DANIELS, N. E. Evidence of the over summering of the greenbug in the Texas Panhandle. **Journal of Economic Entomology**, Lanham, v. 53, n. 3, p. 454-455, June 1960.

DATA, E. S.; QUEVEDO, M. A. Pruning techniques affecting the root quality of cassava at harvest and subsequent storage. **Tropical root crops: postharvest physiology and processing**. 1984. p. 127-143.

DEREN, C. W.; GLAZ, B.; SNYDER, G. H. Leaf-tissue silicon content of sugarcane genotypes grown on Everglades Histosols. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 16, n. 11, p. 2273-2280, 1993.

tom
log
DIXON, R. A.; HARRISON, M. J.; LAMB, C. J. Early events in the activation of plant defense responses. **Annual Review of Phytopathology**, Palo Alto, v. 32, p. 479-501, 1994.

DIXON, R. A.; PAIVA, N. L. Stress-induced phenylpropanoid metabolism. **Plant Cell**, Rockville, v. 7, p. 1085-1097, July 1995.

DREYER, D. L.; CAMPBELL, B. C. Chemical basis of host-plant resistance to aphids. **Plant Cell Environment**, Oxford, v. 10, p. 353-361, 1987.

tom
log
EPSTEIN, E. The anomaly of silicon in plant biology. **Proceedings National of Academy Science**, Washington, v. 91, p. 11-17, 1994.

tom
log
EPSTEIN, E. Silicon. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, Palo Alto, v. 50, p. 641-664, 1999

EXLEY, C. Silicon in life: a bioinorganic solution to bioorganic essentiality. **Journal of Inorganic Biochemistry**, New York, v. 69, n. 3, p. 139-144, Feb. 1998.

FELTON, G. W.; BI, J. L.; SUMMERS, C. B.; MUELLER, A. J.; DUFFEY, S. S. Potential role of lipoxygenases in defense against insect herbivory. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 20, n. 3, p. 651-666, Feb. 1994a.

FELTON, G. W.; DUFFEY, S. S. Inactivation of baculovirus by quinones formed in insect-damaged plant tissues. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 16, n. 4, p. 1221-1236, Apr. 1990.

FELTON, G. W.; SUMMERS, C. B.; MUELLER, A. J. Oxidative responses in soybean foliage to herbivory by bean leaf beetle and three-cornered alfalfa

[REDACTED]

hopper. *Journal of Chemical Ecology*, New York, v. 20, n. 3, p. 639-650, Mar. 1994b.

FELTON, G. W.; WORKMAN, J.; DUFFEY, S. S. Avoidance of antinutritive plant defense: role of midgut pH in Colorado Potato Beetle. *Journal of Chemical Ecology*, New York, v. 18, n. 4, p. 571-583, Apr. 1992.

GASPAR, T. H.; PENEL, C.; THORPE, T.; GREPPIN, H. *Peroxidasas 1970-1980*. Geneva: Universidade de Geneva, Centro de Botanique, 1982. 324 p.

GOODMAN, R. N.; KIRALY, Z.; WOOD, K. R. Secondary metabolite. In: GOODMAN, R. N. *The Biochemistry and Physiology of Plant Disease*. Missouri: University of Missouri, 1986. p. 211-224.

lmm
lmm GOUSSAIN, M. M. Efeito da aplicação do silício em plantas de milho no desenvolvimento biológico da lagarta-do-cartucho *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) e do pulgão-da-folha *Rhopalosiphum maidis* (Fitch, 1856) (Hemiptera: Aphididae). 2001. 63 p. Dissertação (Mestrado em Entomologia) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.

GOUSSAIN, M. M.; MORAES, J. C.; CARVALHO, J. G.; NOGUEIRA, N. L.; ROSSI, M. L. Efeito da aplicação de silício em plantas de milho no desenvolvimento biológico da lagarta-do-cartucho *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith, 1797) (Lepidoptera: Noctuidae). *Neotropical Entomology*, Londrina, v. 31, n. 2, p. 305-310, Apr./June 2002.

GROSS, G. G. The biochemistry of lignification. *Advances in Botanical Research*, San Diego, v. 8, p. 25-63, 1980.

HAHLBROCK, K.; SCHEEL, D. Physiology and molecular biology of phenylpropanoid metabolism. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, Palo Alto, v. 40, p. 347-369, 1989.

HANISH, H. C. Zum einfluss der stickstoffdungung und vorbeugender spritzung von natronwasser glas zu weizenpflnem auf deren widerstandsfahigkeit gegen getreideblattlause. *Kali-Driefe*, v. 15, p. 287-296, 1980.

HARBORNE, J. B. General procedures and measurement of total phenolics. In: DEY, P. M.; HARBORNE, J. B. **Methods in Plant Biochemistry**. San Diego: San Diego Academica, 1989. v. 1, p. 23-41.

HAUKIOJA, E.; NEUVONEN, S. Insect population dynamics and induction of plant resistance: The testing of hypotheses. In: SCHULTZ, J. C.; BARBOSA, P. **Insect Outbreaks**. New York: Academic, 1987. p. 411-432.

HAVLICKOVA, H.; CVIKROVA, M.; EDER, J. Changes in the pattern of phenolic acids induced by aphid infestation in two winter wheat cultivars. **Bulletin-OILB-SROP**, v. 19, n. 5, p. 106-110, 1996a.

HAVLICKOVA, H.; CVIKROVA, M.; EDER, J. Phenolic acids in wheat cultivars in relation to plant suitability for and response to cereal aphids. **Zeitschrift fur Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz**, Stuttgart, v. 103, n. 5, p. 535-542, Oct. 1996b.

HAYWARD, D. M.; PARRY, D. W. Electron-probe microanalysis studies of silica distribution in barley (*Hordeum sativum* L.). **Annals of Botany**, London, v. 37, n. 151, p. 579-591, 1973.

HOAGLAND, R. E. Biochemical responses of plants to pathogens. In: HOAGLAND, R. E. **Microbes and microbial products as herbicides**. Washington: Washington American Chemical Society, 1990. p. 87-113.

HODSON, M. J.; SANGSTER, A. G. Observations on the distribution of mineral elements in the leaf of wheat (*Triticum aestivum* L.), with particular reference to silicon. **Annals of Botany**, London, v. 62, n. 5, p. 463-471, Nov. 1988.

HUTTON, J. T.; NORRISH, K. Silicon content of wheat in relation to water transpired. **Australian Journal of Agricultural Research**, Melbourne, v. 25, n. 2, p. 203-212, 1974.

JIANG, Y.; MILES, P. W. Responses of a compatible lucerne variety to attack by spotted alfalfa aphid: Changes in the redox balance in affected tissues. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, v. 67, n. 3, p. 263-274, June 1993.

- JONES, L. H. P.; HANDRECK, K. A. Silicon in soils, plants, and animals. *Advances in Agronomy*, London, v. 19, p. 107-149, 1967.
- JONES, L. H. P.; HANDRECK, K. A. Studies of silica in the oat plant. III. Uptake of silica from soils by plant. *Plant and Soil*, Dordrecht, v. 23, n. 1, p. 79-95, 1965.
- JONES, L. H. P.; MILNE, A. A.; WADHAM, S. M. Studies of silica in the oat plant. II. Distribution of the silica in the plant. *Plant and soil*, Dordrecht, v. 18, n. 3, p. 358-371, 1963.
- JUNG, J. L.; FRITIG, B.; HAHNE, G. Sunflower (*Helianthus annuus* L.) pathogenesis-related proteins. Induction by aspirin (acetylsalicylic acid) and characterization. *Plant Physiology*, Rockville, v. 101, n. 3, p. 873-880, Mar. 1993.
- KARBAN, R.; CAREY, J. R. Induced resistance of cotton seedling to mites. *Science*, Washington, v. 225, n. 4657, p. 53-54, July 1984.
- KARBAN, R.; ENGLISH-LOEB, G. M. Effects of herbivory and plant conditioning on the population dynamics of spider mites. *Experimental & Applied of Acarology*, London, v. 4, p. 225-446, 1988.
- KARBAN, R.; MYERS, J. H. Induced plant responses to herbivory. *Annual Review of Ecology and Systematics*, Palo Alto, v. 20, p. 331-348, 1989.
- KAUFMAN, P. B.; DAYANANDAN, P.; FRANKLIN, C. I. Structure and function of silica bodies in the epidermal system of grass shoots. *Annals of Botany*, London, v. 55, n. 4, p. 487-507, Apr. 1985.
- KORNDÖRFER, G. A.; DATNOFF, L. E. Adubação com silício: uma alternativa no controle de doenças da cana-de-açúcar e do arroz. *POTAFOS, Informações Agronômicas*, Piracicaba, n. 70, p. 1-3, jun. 1995.
- KORNDÖRFER, G. A.; GASCHO, G. J. Avaliação de fontes de silício para o arroz. In: CONGRESSO NACIONAL DE ARROZ, 1., 1999, Pelotas. *Anais... Pelotas*, 1999. p. 313-316.

LANNING, F. C. Nature and distribution of silica in strwerru plants. **Proceedings of the American Society for Horticultural Science**, Alexandria, v. 76, p. 349-358, June 1960.

LANNING, F. C.; PONNAIYA, W. X.; CRUMPTON, C. F. The chemical nature of silica in plants. **Plant Physiology**, Rockville, v. 33, n. 5, p. 339-343, Sept. 1958.

LEWIN, J.; REIMANN, B. E. F. Silicon and plant growth. **Annual Review Plant Physiology**, Palo Alto, v. 20, p. 289-304, 1969.

MAIA, S. F. **Competitividade da produção de trigo do Paraná**. 1996. 109 p. Dissertação (Mestrado em Economia Rural) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG.

MALAVOLTA, E. **Elementos de Nutrição Mineral de Plantas**. São Paulo: Agronômica Ceres, 1980. 251 p.

Sum
Viçosa
MARSCHNER, H. **Mineral Nutrition of Higher Plants**. New York: Academic, 1995. 889 p.

MCINTYRE, J. L.; DODDS, J. A.; HARE, J. D. Effects of localized infections od *Nicotina tabacum* by tobacco mosaic vírus on systemic resistance against diverse pathogens and an insect. **Phytopathology**, St. Paul, v. 71, n. 4, p. 297-301, Apr. 1981.

MOHAMMADI, M.; KAZEMI, H. Changes in peroxidase and polyphenol oxidase activies in susceptible and resistant wheat heads inoculated with *Fusarium graminearum* and induced resistance. **Plant Science**, Limerick, v. 162, n. 4, p. 491-498, Apr. 2002.

MYERS, J. H.; WILLIAMS, K. S. Does tent caterpillar attack reduce the food quality of red alder foliage? **Oecologia**, Berlin, v. 62, n. 1, p. 74-79, 1984.

OWUSU, E. O.; BREMPONG-YEBOACH, C. Y.; HORIIKE, M.; HIRANO, C. Some biochemical changes in garden egg (*Solanum integrifolium*) Legon "18" due to feeding by *Aphis gossypii* (Homoptera: Aphididae). **Phyton**, Vicente Lopez, v. 55, n. 2. p. 147-152, 1994.

- PARRY, D. W.; SMITHSON, F. Types of opaline silica deposition in the leaves of British grasses. *Annals of Botany*, London, v. 28, n. 109, p. 169-185, 1964.
- PFADT, R. E. Insect pest of small grains. In: PFADT, R. E. **Fundamentals of applied entomology**. 3. ed. New York: Macmillan, 1978. p. 267-301.
- RAIJ, B. VAN. **Fertilidade do solo e adubação**. São Paulo: Agronômica Ceres, 1991. 343 p.
- RAVEN, J. A. The transport and function of silicon in plants. *Biological Reviews*, Cambridge, v. 58, n. 2, p. 170-207, May 1983.
- REIMMANN, C. R.; RINGLI, C.; DUDLER, R. Complementary DNA cloning and sequence analysis of a pathogen-induced putative peroxidase from rice. *Plant Physiology*, Rockville, v. 100, n. 1, p. 1611-1612, Sept. 1992.
- RICHARDSON, W. D. The ash of dune plants. *Science*, Washington, v. 51, p. 546-551, 1920.
- RIDE, J. P. The role of cell wall interactions in resistance to fungi. *Annals of Applied Biology*, Cambridge, v. 89, p. 302-306, Aug. 1978.
- RONCATTO, M. C. **Atividade de peroxidases, quitinases, β -1,3-glucanases e alterações no perfil eletroforético de peroxidases em milho (*Zea mays*) e sorgo (*Sorghum bicolor*) tratados com *Saccharomyces cerevisiae***. 1997. 108 p. Dissertação (Mestrado em Microbiologia Agrícola) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Piracicaba, SP.
- ROSATTO, S. S.; FREIRE, R. S.; DURÁN, N.; KUBOTA, L. T. Biossensores amperométricos para determinação de compostos fenólicos em amostras de interesse ambiental. *Química Nova*, Campinas, v. 24, n. 1, p. 77-86, jan./fev. 2001.
- SALIM, M.; SAXENA, R. C. Iron, silica and aluminium stresses and varietal resistance in rice: effects on whitebacked planthopper. *Crop Science*, Madison, v. 32, n. 1, p. 212-219, Jan./Feb. 1992.

SALUNKHE, D. K.; SHARMA, R. P. Introduction to phytoalexins. In: SHARMA, R. P.; SALUNKHE, D. K. **Mycotoxins and phytoalexins**. Boca Raton: CRD Press, 1991. cap. 19.

SALVADORI, J. R. Controle biológico de pulgões de trigo: o sucesso que perdura. **Revista Plantio Direto**, Passo Fundo, n. 46, p. 25-31, 1999.

SAMUELS, A. L.; GLASS, A. D. M.; EHRET, D. L.; MENZIES, J. G. The effects of silicon supplementation on cucumber fruit: changes in surface characteristics. **Annals of Botany**, London, v. 72, n. 5, p. 433-440, Nov. 1993.

SANGSTER, A. G. Intracellular silica deposition in immature leaves in three species of the Gramineae. **Annals of Botany**, London, v. 34, n. 136, p. 245-257, 1970.

SAVANT, N. K.; SNYDER, G. D.; DATNOFF, L. E. Silicon in management and sustainable rice production. **Advances in Agronomy**, London, v. 58, p. 151-199, 1997.

SCOTT, A. J.; KNOTT, M. A. Acluster analysis method for gruping means in the analysis of varianicis. **Biometrics**, Washigton, v. 30, n. 3, p. 507-512, Sept. 1974.

SILVA, D. B.; GUERRA, A. F.; REIN, T. A.; ANJOS, J. R.; ALVES, R. T.; RODRIGUES, G. C.; SILVA, I. A. C. **Trigo para o abastecimento familiar: do plantio à mesa**. Brasília: Embrapa-SPI; Planaltina: Embrapa-CPAC, 1996. 176 p.

SILVA, J. A. Possible mechanisms for crop response to silicate aplications. In: **INTERNATIONAL SYMPOSIUM SOIL FERTILIZERS EVALUATION**, 1., 1971. **Proceedings...** 1971. p. 805-814.

SILVA, L. H. C. P. **Resistência sistêmica ativada pelo acibenzolar-s-metil contra doenças em tomateiro**. 2002. 89 p. Dissertação (Mestrado em Fitopatologia) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.

SOGAWA, K. The rice Browy an plant hopper feeding physiology and host plant interactions. *Annual Review of Entomology*, Palo Alto, v. 27, p. 49-73, 1982.

STANGARLIN, J. R. Caracterização de sítios de infecção de *Exserohilum turcicum* (Pass.) Leonard & Suggs em diferentes genótipos de milho (*Zea mays* L.), com base nos mecanismos de defesa vegetal. 1995. 93 p. Dissertação (Mestrado em Fitopatologia) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Piracicaba, SP.

STEIN, B. D.; KLOMPARENS, K. L.; HAMMERSCHMIDT, R. Histochemistry and ultrastructure of the induced resistance of cucumber plants of *Colletotrichum lagenarium*. *Journal of Phytopathology*, Berlin, v. 137, v. 3, p. 177-188, Mar. 1993.

STOUT, M. J.; WORKMAN, K. V.; BOSTOCK, R. M.; DUFFEY, S. S. Specificity of induced resistance in the tomato, *Lycopersicon esculentum*. *Oecologia*, Berlin, v. 113, n. 1, p. 74-81, 1998.

STOUT, M. J.; WORKMAN, J.; DUFFEY, S. S. Differential induction of tomato foliar proteins by arthropod herbivores. *Journal of Chemical Ecology*, New York, v. 20, n. 10, p. 2575-2594, Oct. 1994.

TODD, G. W.; GETAHUN, A.; CRESS, D. C. Resistance in barley to the greenbug, *Schizaphis graminum*. 1. Toxicity of phenolic and flavonoid compounds and related substances. *Annals of Entomological Society of America*, Lanhan, v. 64, n. 3, p. 718-722, May 1971.

TOMCZYK, A.; NIELSEN, D. G. Changes in birch leaf total phenol content and the activity of phenylalanine ammonia-lyase and polyphenol oxidase associated with gypsy moth feeding. *Acta-Horticulturae*, Amsterdam, n. 381, p. 544-547, 1994.

TSCHRNTKE, T.; THIESSEN, S.; DOLCH, R.; BOLAND, W. Herbivory, induced resistance, and interplant signal transfe in *Alnus glutinosa*. *Biochemical Systematics and Ecology*, Oxford, v. 29, n. 10, p. 1025-1047, Nov. 2001.

VANDAMME, E. J. M.; WILLEMS, P.; VAN LEUVEN, F. Garlic (*Allium sativum*) chitinases characterization and molecular cloning. **Physiology Plantarum**, Copenhagen K, v. 87, n. 2, p. 177-186, Feb. 1993.

WAQUIL, J. M.; CRUZ, I.; VIANA, P. A. Pragas do sorgo. **Informe Agropecuário**, Belo Horizonte, v. 12, n. 144, p. 46-51, dez. 1986.

WERNER, D.; ROTH, R. Silica metabolism. In: LÄUCHLI, A.; BIELESKI, R. L. **Inorganic plant nutrition**. New York: Spring-Verlag, 1983. p. 682-694.

WOOLLEY, J. T. Sodium and silicon as nutrients for the tomato plant. **Plant Physiology**, Rockville, v. 32, n. 4, p. 317-321, July 1957.

WYATT, I. J.; WHITE, P. F. Simple estimation of intrinsic increase rates for aphids and Tetranychid mites. **Journal of Applied Ecology**, Oxford, v. 14, n. 3, p. 757-766, 1977.

YOSHIDA, S.; OHNISHI, Y.; KITAGISHI, K. Role of silicon in rice nutrition. **Soil Science and Plant Nutrition**, Tokyo, v. 5, p. 123-133, 1959.