



Não vejo outro meio de sahir desta difficuldade systematica senão classificando provisoriamente o nosso verme em um novo genero. Quanto à espécie, escusado é dizer que não se pôde identifical-a com especie alguma até hoje descripta, de modo a poder ser a todo o tempo claramente reconhecida. Estudos futuros, especialmente dirigidos para este assumpto, heryultarão talvez desvanecer todas as duvidas e fazer entrar definitivamente a nossa especie no quadro systematico. Por ora proponho para o nosso verme o nome scientifico: Meloidogyne exigua (indicando o genero a fôrma particular da femea enkistada, imitando uma maça ou laranja, e a especie a exiguidade das dimensões).

Relações Parasito-Hospedeiro nas Meloidoginoses da Soja



Relações Parasito-Hospedeiro nas Meloidoginoses da Soja

República Federativa do Brasil

Fernando Henrique Cardoso
Presidente

Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento

Marcus Vinicius Pratini de Moraes
Ministro

Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária

Conselho de Administração

Márcio Fontes de Almeida
Presidente

Alberto Duque Portugal
Vice-Presidente

Dietrich Gerhard Quast
José Honório Accarini
Sérgio Fausto

Urbano Campos Ribeiral
Membros

Diretoria-Executiva da Embrapa

Alberto Duque Portugal
Diretor-Presidente

Dante Daniel Giacomelli Scolari
Bonifácio Hideyuki Nakasu
José Roberto Rodrigues Peres
Diretores-Executivos

Embrapa Soja

Caio Vidor
Chefe Geral

José Renato Bouças Farias
Chefe Adjunto de Pesquisa e Desenvolvimento

Alexandre José Cattelan
Chefe Adjunto de Comunicação e Negócios

Vania Beatriz Rodrigues Castiglioni
Chefe Adjunto de Administração

*Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária
Embrapa Soja
Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento*

Relações Parasito-Hospedeiro nas Meloidoginoses da Soja

Luiz Carlos Camargo Barbosa Ferraz
Guilherme Lafourcade Asmus
Rui Gomes Carneiro
Paulo Mazaffera
João Flávio Veloso Silva

Organizador: João Flávio Veloso Silva

*Embrapa Soja
Londrina, PR
2001*

Exemplares desta publicação podem ser adquiridos na:

Embrapa Soja

Rodovia Carlos João Strass
Acesso Orlando Amaral
Caixa Postal 231 - Distrito de Warta
86001-970 - Londrina, PR
Fone: (43) 371-6000
Fax: (43) 371-6100
Home page: <http://www.cnpso.embrapa.br>
e-mail (sac): sac@cnpso.embrapa.br

Comitê de Publicações

JOSÉ RENATO BOUÇAS FARIAS

Presidente

CLARA BEATRIZ HOFFMANN-CAMPO

Secretária Executiva

ALEXANDRE LIMA NEPOMUCENO

ANTÔNIO RICARDO PANIZZI

CARLOS ALBERTO ARRABAL ARIAS

FLÁVIO MOSCARDI

JOSÉ FRANCISCO FERRAZ DE TOLEDO

LÉO PIRES FERREIRA

NORMAN NEUMAIER

ODILON FERREIRA SARAIVA

Membros

ADEMIR BENEDITO ALVES DE LIMA

Bibliotecário

ODILON FERREIRA SARAIVA

Coordenador de Editoração

NEIDE MAKIKO FURUKAWA SCARPELIN

Projeto Gráfico e Diagramação

Capa: Danilo Estevão e Márcia Ferreira Oliveira,
texto extraído de: GÖLDI, E. A. Relatório sobre a
moléstia do cafeeiro na província do Rio de Ja-
neiro - 1887. Reeditado por Romero Marinho de
Moura. Recife: UFRPE, 1998. p.68.

1ª Edição

1ª impressão 12/2001

tiragem: 1000 exemplares

Todos os direitos reservados.

A reprodução não autorizada desta publicação, no
todo ou em parte, constitui violação dos direitos
autorais (Lei nº 9.610).

CIP-Brasil. Catalogação-na-publicação.
Embrapa Soja.

Relações parasito-hospedeiro nas meloidoginoses
da soja / João Flávio Veloso Silva (organizador).
– Londrina: Embrapa Soja: Sociedade Brasileira
de Nematologia, 2001.
127p. : il.

ISBN 85-7033-002-2

1. Soja-Nematóide. 2. Silva, João Flávio Veloso.
I. Título.

CDD 633.3496257

© Embrapa 2001

Autores

Luiz Carlos Camargo Barbosa Ferraz

Professor titular, ESALQ/USP, Setor de Zoologia, CEP 13418-900, Piracicaba, SP; email: lccbferr@carpa.ciagri.usp.br

Guilherme Lafourcade Asmus

Pesquisador III, Embrapa Agropecuária Oeste, Caixa Postal 661, CEP 79804-970, Dourados, MS; email: asmus@cpao.embrapa.br

Rui Gomes Carneiro

Instituto Agronômico do Paraná - IAPAR, Área Técnica de Proteção de Plantas, Caixa Postal 481, CEP 86001-970, Londrina, PR; e-mail: rucar@pr.gov.br

Paulo Mazaffera

Professor titular, Unicamp, Instituto de Biologia, Departamento de Fisiologia Vegetal, CEP 13083-970, Campinas, SP; email: pmazza@obelix.unicamp.br

João Flávio Veloso Silva

Pesquisador III, Embrapa Soja, Caixa Postal 231, CEP 86001-970; Londrina, PR; e-mail: veloso@cnpso.embrapa.br

Ao Dr. Luiz Gonzaga E. Lordello,
mestre não apenas de
lições nematológicas,
mas de vida.

Apresentação

Os nematóides de galhas, *Meloidogyne* spp. constituem um dos maiores grupos de parasitas de plantas. Apresentam uma distribuição mundial generalizada, embora haja um número pequeno de espécies de ocorrência restrita. Espécies desse grupo são sérios parasitas causadores de grandes perdas na produtividade de diversas culturas.

A importância desse grupo de fitonematóides é tão reconhecida que, em 1975, foi fundado o Projeto "Research on Integrated Crop Protection Systems with Emphasis on the Root-Knot Nematodes" (*Meloidogyne* spp.), denominado posteriormente "International *Meloidogyne* Project (IMP)". O projeto deu aos nematologistas a importância de focar as espécies desse gênero pela sua distribuição geográfica, pela sua ampla gama de plantas hospedeiras e pelo reconhecimento dos elevados danos às culturas usadas na alimentação, sendo hoje um dos gêneros mais estudados e com muita literatura disponível aos pesquisadores ou pessoas que atuam na área nematológica.

Neste relato dos resultados procedentes de uma pesquisa intensiva sobre espécies desse gênero, os autores decidiram apresentar as meloidoginoses relacionadas a uma das plantas mais importantes do mundo, a soja, pois ainda ocorre carência de literatura especializada, principalmente referente aos problemas brasileiros.

Obra de grande expressão científica é muito bem retratada pelos autores, nematologistas de muita capacidade - o que os consagra nacional e internacionalmente -, que têm acompanhado os mais recentes avanços científicos e tecnológicos desta ciência e deles fazendo parte.

Dra. Renata Cesar Vilardi Tenente

Presidente da Sociedade Brasileira de Nematologia

Dr. José Renato Bouças Farias

Chefe Adjunto de Pesquisa e Desenvolvimento da Embrapa Soja

Prefácio

“...eu sou uma pessoa que vivi uma boa época e tive alguns privilégios que poucas pessoas puderam ter, como ver o auge do futebol brasileiro, na primeira metade da década de sessenta, vendo jogar Pelé, Zito, Pagão, Canhoteiro, Gilmar...para você ter uma idéia, eu vi Rivelino jogar no aspirante do Corinthians. Além disso, eu fui aluno do Prof. Lordello (Prof. Luiz Gonzaga E. Lordello) no cursinho, quando fui para Piracicaba em janeiro de 1961. A Escola (USP/Esalq) preparava os alunos para o vestibular. Era um cursinho gratuito e quem dava as aulas de zoologia para os estudantes que iriam fazer o vestibular de Agronomia era o Prof. Lordello. Depois disso, fui novamente aluno dele no 1º ano da Escola, na matéria zoologia, onde lecionava nematologia. E a gente ficou muito próximo porque esse professor, no início da carreira, era ornitólogo, e como eu gosto muito de passarinho, nós ficamos muito amigos. Na década de 70, na Pós-graduação, fiz novamente a disciplina porque sempre achei que nematóides fossem assunto muito importante para a cultura da soja... e foi de novo uma disciplina muito interessante do ponto de vista técnico, e nos intervalos das aulas a gente conversava sobre ornitologia.

Então o meu interesse em nematologia é antigo e, em toda a minha vida, procurei desenvolver populações de soja com resistência a nematóides. Num desses trabalhos identificamos, junto com o Sérgio Curi, alguns genótipos de soja, como ‘IAC 2’ e ‘Santa Rosa’, com resistência a *Meloidogyne javanica*. É interessante isso porque, pouco depois, Santa Rosa se tornou a cultivar de soja mais cultivada no Estado de São Paulo.

Este livro mostra uma nova realidade do nível técnico dos pesquisadores e professores de nematologia no Brasil. Há algum tempo, quando se falava em nematologia, era o Prof. Lordello, mas agora existem várias pessoas que a gente pode citar rapidamente... as contribuições para o conhecimento estão sendo muito valiosas.

Além da rotação de culturas, que é fundamental, o uso de cultivares de soja com resistência a nematóides ajuda muito. Para trabalhar com resistência, há a necessidade do conhecimento das espécies e das raças de nematóides prevaletentes. Portanto, os programas de melhoramento de soja têm uma ajuda enorme da nematologia. Eu acredito que a contribuição da nematologia no melhoramento de soja vai ser muito semelhante à contribuição da micologia. A própria discussão dos conceitos em nematologia é interessante, como os relativos à resistência e à tolerância, que para os melhoristas é um pouco diferente... e o único jeito de resolver isso é com o contato entre as áreas.

Outra questão interessante é que, aparentemente, a resistência a nematóides está ligada, ou propicia, um sistema de raízes mais agressivo e mais saudável. Então, a contribuição da nematologia na parte da resistência não está somente ligada aos problemas causados pelos nematóides, mas também ao vigor das plantas e, principalmente, em não possibilitar portas de entrada para outros patógenos de solo, como *Fusarium solani*."

Romeu Afonso de Souza Kiihl

Pesquisador, Genética e Melhoramento
Embrapa Soja

Sumário

Capítulo 1 15

As Meloidoginoses da Soja: Passado, Presente e Futuro 15

1. A cultura da soja: breve histórico e importância econômica no Brasil 15
2. Principais nematoses da soja no Brasil 17
3. Considerações gerais sobre as meloidoginoses da soja no Brasil 20
 - 3.1. O gênero *Meloidogyne* no Brasil e no mundo 20
 - 3.2. Breve histórico das pesquisas sobre o assunto no Brasil 21
 - 3.3. Os nematóides de galhas como parasitos da soja 23
 - 3.3.1. Dispersão, estratégia de parasitismo e adaptações biológicas ... 23
 - 3.3.2. Sintomas, danos e alternativas para o controle 29
 - 3.3.3. Novos horizontes de pesquisa sobre as meloidoginoses da soja 32
4. Bibliografia consultada 34

Capítulo 2 39

Danos Causados à Cultura da Soja por Nematóides do Gênero *Meloidogyne* 39

1. Danos 39
2. Por que ocorrem os danos? 44
3. Níveis de danos 48
4. Uma nova abordagem epidemiológica da previsão de danos ... 53
5. Bibliografia consultada 56

Capítulo 3 63

Relação Fonte-Dreno e Absorção e Transporte de Minerais em Plantas Infectadas por Nematóides 63

1. Introdução 63
2. Fixação de CO₂ e partição de carbono em plantas infectadas por nematóides 64
3. Absorção de nutrientes por plantas infectadas por nematóides 75
4. Bibliografia consultada 86

Capítulo 4 95

Resistência Genética de Soja a Nematóides do Gênero *Meloidogyne* 95

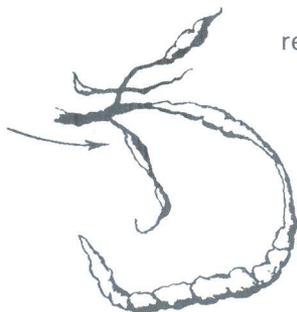
1. Introdução 95
2. Terminologia 99
3. Medindo a resistência de plantas a nematóides 100
4. Mecanismos de resistência de plantas a nematóides 103
5. Durabilidade da resistência 105
6. A base genética da resistência 106
7. Marcadores moleculares para a resistência baseados no DNA 109
8. Resistência genômica de 'hot-spots' 111
9. Um histórico sobre as fontes de resistência a *Meloidogyne* sp. no germoplasma brasileiro de soja 114
10. Novas fontes de resistência a *Meloidogyne* spp. 116
11. Bibliografia consultada 119

As Meloidoginoses da Soja: Passado, Presente e Futuro

Luiz Carlos C. Barbosa Ferraz¹

1. A cultura da soja: breve histórico e importância econômica no Brasil

D'Emilie Aug. Gôcti del. Rio de Janeiro, 1887.



A soja, *Glycine max* (L.) Merr., é originária das regiões central e norte da China, onde ocorreu a sua 'domesticação'. No Japão e na Coréia, o cultivo da soja foi introduzido entre 200 a.C. e 300 A.D. (Hymowitz, 1970). Na verdade, descrições de plantas de soja já figuravam em publicação chinesa intitulada *Pen Ts'ao Kang Mu*, produzida pelo imperador Shen Hung e datada do período compreendido entre 3000 e 2000 a.C. (Probst & Judd, 1973).

Nos Estados Unidos, apesar de certa controvérsia a respeito, a introdução da soja deu-se no século XVIII, ao que tudo indica no estado da Georgia, em 1765 (Hymowitz & Harlan, 1983).

No Brasil, o primeiro registro de cultivo data de 1882, no estado da Bahia. O Instituto Agrônomo de Campinas (IAC/SP), renomada instituição centenária dedicada à pesquisa agrônoma, foi uma das pioneiras em estudos com a cultura, promovendo distribuição de sementes aos produtores rurais. Há também relato antigo, datado de 1900, de avaliação do potencial da soja para a produção de forragem no Rio Grande do Sul (Hasse, 1996).

¹ Professor titular, ESALQ/USP, Setor de Zoologia, 13418-900, Piracicaba, SP; email: lccbferr@carpa.ciagri.usp.br

A notável expansão no cultivo da soja no Brasil teve lugar, no entanto, nos anos 70, passando a figurar entre os principais produtos capazes de gerar divisas ao País em termos de exportação e tornando-se, a partir de então, fator decisivo ao equilíbrio da balança comercial. Ao final da década de 1970, a cultura passou a ocupar vasta área de cerrados na região Centro-Oeste, de aproximadamente 6 milhões de hectares, o que representou grande desafio aos pesquisadores, haja vista que o cultivo em regiões de latitudes inferiores a 20° era considerado pouco recomendável sob o ponto de vista de desempenho agrônomo. O trabalho admirável desenvolvido pelos melhoristas possibilitou a obtenção de cultivares que se mostraram, a um só tempo, bem adaptadas àquela região e altamente produtivas (Silva, 2000).

O Brasil participa com cerca de 18% da produção mundial e apresenta inegável potencial de expansão de área. A produção agrícola brasileira representa ao redor de 10% do Produto Interno Bruto e a soja participa com 11% do PIB agrícola (Embrapa, 1998). Foram colhidas 31.644.100 toneladas na safra 1999/2000, sendo a produtividade média da ordem de 2.374 kg/ha.

Todos os dados e fatos mencionados corroboram a grande importância da sojicultura para o Brasil e evidenciam claramente as razões pelas quais a soja ocupa atualmente lugar de destaque no mercado de *commodities* do país.

Apesar de todos esses aspectos positivos, há de se considerar que os níveis nacionais de produtividade hoje alcançados ainda podem e devem ser melhorados. Há fatores diversos que os afetam, destacando-se os edafo-climáticos e os sanitários. Dentre estes, ressaltam os problemas devidos a ataques por nematóides parasitos de raízes, pertencentes a diferentes gêneros, tais como *Meloidogyne*, *Heterodera*, *Pratylenchus*, *Rotylenchulus* e outros. Além dos danos diretos que causam às plantas, reduzindo-lhes o crescimento e podendo torná-las totalmente improdutivas, tais organismos muitas vezes interagem com

outros patógenos de solo (fungos, bactérias), facilitando-lhes a entrada nos sistemas radiculares parasitados.

2. Principais nematoses da soja no Brasil

Várias são as espécies de nematóides capazes de parasitar a soja em todo o mundo, pertencentes a diversos gêneros; uma sinopse das formas já encontradas associadas à cultura no Brasil pode ser observada na tabela 1. Todavia, dentre todas as formas alistadas, as de maior importância e interesse econômico são: i) os nematóides de galhas (*Meloidogyne* spp.); ii) o nematóide de cisto da soja (*Heterodera glycines*); iii) os nematóides das lesões (*Pratylenchus brachyurus* e afins); e iv) o nematóide reniforme (*Rotylenchulus reniformis*). Todos são nematóides endoparasitos (ou semi-endoparasitos, para alguns), no geral sedentários (exceto *Pratylenchus*); os ectoparasitos migradores, embora de ocorrência freqüente na cultura, não foram ainda adequadamente estudados quanto à ação patogênica e à extensão dos danos que eventualmente possam causar.

Há muitas décadas, o nematóide de cisto da soja (NCS), *H. glycines*, tem grande importância econômica na Ásia (China, Japão) e principalmente nos Estados Unidos. No Brasil, a espécie foi assinalada na safra 1991/92 e já causou prejuízos superiores a 100 milhões de dólares, entre perdas diretas e indiretas. Foi relatado recentemente também na Argentina. Trata-se de espécie altamente daninha à soja, podendo constituir fator limitante ao seu cultivo. Contudo, nos últimos anos, os avanços tecnológicos proporcionados pela pesquisa nacional possibilitaram aos sojicultores o estabelecimento de estratégias de controle integrado que têm permitido a continuidade do cultivo da soja mesmo nas regiões infestadas pelo NCS. Dado o reconhecido interesse desse nematóide, várias publicações nacionais já foram editadas tratando dos mais variados aspectos de suas interações com a soja,

desde a morfologia básica e a identificação das raças até as modalidades de manejo hoje recomendadas.

Os efeitos do parasitismo por nematóides das lesões têm sido pouco estudados no Brasil. Apesar disso, há indicações de que *Pratylenchus brachyurus* pode causar danos à soja, em especial nas áreas em que o cultivo desta é antecedido por plantios com gramíneas, particularmente o milho, que são ótimas hospedeiras dessa espécie. Tendo em vista que a rotação com gramíneas constitui uma das medidas mais indicadas ao controle do NCS, tal situação poderá adquirir expressão bem maior em futuro próximo, de modo a tornar as pesquisas referentes a tal grupo de nematóides essenciais e inadiáveis.

Por fim, o nematóide reniforme, *R. reniformis*, é parasito relativamente comum da soja em praticamente todos os países produtores do mundo, entretanto, nos estudos desenvolvidos, os danos causados pela espécie mostraram-se bem variáveis em função de fatores bióticos (infecção conjunta ou não com outros nematóides ou com microrganismos fitopatogênicos; cultivares testadas) e abióticos (temperatura, umidade e textura do solo e outros). Também no Brasil, sucedem-se os relatos de parasitismo no campo, porém dados sobre efeitos depressivos na produtividade ainda não estão disponíveis.

Nesse contexto, ressaltam em importância os nematóides de galhas, *Meloidogyne* spp., que, há pelo menos 50 anos, vêm constituindo constante preocupação aos sojicultores do Brasil e, com freqüência, causado elevadas perdas diretas, por redução na produção, e indiretas, por limitação ao uso agrícola das áreas infestadas. A publicação de Carnielli & Souza (1989), intitulada "Nematóides em soja : Resumos Informativos", interessante e útil compilação dos estudos desenvolvidos sobre nematóides na cultura da soja no País, corrobora plenamente tal fato, haja vista que, dos 210 resumos de artigos ali incluídos, a grande maioria refere-se a trabalhos que tratam de nematóides de galhas. Tendo em vista tais fatos e o inegável interesse

TABELA 1. Alguns nematóides fitoparasitos encontrados associados à cultura da soja em diferentes áreas de produção do Brasil.

Classe	Gênero	Espécie	Hábito de parasitismo
Secernentea	<i>Aorolaimus</i>	<i>holdemani</i>	ecto, migrador
	<i>Criconemella</i>	sp.	ecto, migrador
	<i>Helicotylenchus</i>	<i>dihystera</i>	ecto, migrador
		<i>pseudorobustus</i>	ecto, migrador
	<i>Hemicycliophora</i>	<i>loofi</i>	ecto, migrador
	<i>Heterodera</i>	<i>glycines</i>	endo*, sedentário
	<i>Hoplolaimus</i>	sp.	endo*, migrador
	<i>Meloidogyne</i>	<i>arenaria</i>	endo, sedentário
		<i>hapla</i>	endo, sedentário
		<i>incognita</i>	endo, sedentário
		<i>javanica</i>	endo, sedentário
		<i>Pratylenchus</i>	<i>brachyurus</i>
		<i>penetrans</i>	endo, migrador
	<i>Rotylenchulus</i>	<i>reniformis</i>	endo*, sedentário
	<i>Scutellonema</i>	sp.	ecto*, migrador
<i>Tylenchorhynchus</i>	sp.	ecto, migrador	
Adenophorea	<i>Paratrichodorus</i>	<i>minor</i>	ecto, migrador
	<i>Xiphinema</i>	<i>elongatum</i>	ecto, migrador
		<i>krugi</i>	ecto, migrador

*ou semi-endoparasito, para certos autores.

Fonte: Costa Manso *et al.* (1994); Ponte (1977).

que cerca o conhecimento dos mais diferentes aspectos ligados às meloidoginoses da soja, em particular no Brasil, surgiu a idéia de se produzir a presente publicação, que se espera possa ser capaz de sumariar boa parte das informações já obtidas relativamente ao assunto, em termos de atualidade e abrangência.

3. Considerações gerais sobre as meloidoginoses da soja no Brasil

3.1. O gênero *Meloidogyne* no Brasil e no mundo

Criado originalmente por E. A. Goeldi em 1887 no Brasil, para designar grupo de parasitos radiculares do cafeeiro e conter uma nova espécie de nematóide proposta como *Meloidogyne exigua*, o gênero *Meloidogyne* passou quase despercebido por muito tempo, sendo revalidado e amplamente aceito apenas a partir de 1949, após a publicação do artigo clássico de B.G. Chitwood intitulado "Root-knot nematodes: Part I. A revision of the genus *Meloidogyne* Goeldi, 1887". Desse trabalho, além da espécie-tipo (*M. exigua*), resultaram umas poucas espécies incluídas como válidas dentro do gênero, conseqüentes à formação de novas combinações, como *M. arenaria*, *M. incognita* e *M. javanica*, ou por descrição como novas entidades, a exemplo de *M. hapla*. Com o passar dos anos, muitas outras novas espécies foram sendo dadas a conhecer dentro do gênero, que teve a sua enorme importância econômica plenamente reconhecida e é hoje considerado o de maior interesse em todo o mundo. Para se ter noção do tamanho do gênero, Eisenback (1997) alistou 79 espécies tidas como válidas para o gênero, mas este número já se alterou, como era de se prever, pois outras espécies foram descritas ainda mais recentemente, inclusive uma do Brasil, *M. petuniae* (Charchar et al., 1999), o que reflete o extraordinário dinamismo que caracteriza os acontecimentos ligados a esse grupo de nematóides.

Até o presente, sabe-se da ocorrência de várias espécies no Brasil, como *M. arenaria* (e seu sinônimo *M. thamesi*), *M. coffeicola*, *M. exigua*, *M. graminicola*, *M. hapla*, *M. incognita* (e seus sinônimos *M. elegans* e *M. inornata*), *M. javanica* (e seus sinônimos *M. bauruensis* e *M. lordelloi*), *M. paranaensis* e *M. petuniae*. Há fortes indicações de que outras espécies devam ocorrer também no País, sabendo-se de populações que podem vir a constituir inclusive novas espécies, mas aguardam descrição formal (*nomena nuda* como *M. goeldii*, *M. tihohodi* e outras). Dentre essas espécies, as mais freqüentes e importantes para a sojicultura nacional, a exemplo do que acontece em muitos outros países produtores, como os Estados Unidos (Kinloch, 1974; Schmitt & Noel, 1984), são *M. incognita* e *M. javanica*, secundadas por *M. arenaria*.

3.2. Breve histórico das pesquisas sobre o assunto no Brasil

Num brevíssimo resumo, poderia aqui ser lembrado que as pesquisas sobre as meloidoginoses da soja no Brasil iniciaram-se no princípio da década de 50, com as primeiras observações de campo a respeito da eficiência do nematicida Dowfume W-10 no controle dos principais nematóides ocorrentes na cultura (Boock, 1950) e das reações de diferentes variedades frente aos nematóides de galhas na região paulista de Campinas (Silva *et al.*, 1952). Carvalho (1954) alertava os sojicultores sobre os sérios problemas causados por nematóides parasitos de raízes, em especial os causadores de galhas. A partir de 1954, Lordello (1954, 1955, 1956 a,b) iniciou a publicação de uma seqüência de trabalhos relativos às nematoses da soja, com grande destaque aos danos causados pelos nematóides de galhas. Na ocasião, descreveu *M. bauruensis* e *M. inornata*, duas novas formas filiadas ao gênero *Meloidogyne* que parasitavam freqüentemente a soja no interior do estado de São Paulo e representavam séria ameaça à cultura; ambas são atualmente tidas como sinônimos, respectivamente de *M. javanica* e *M. incognita* (Jepson, 1987; Eisenback, 1997).

Seguiram-se relatos esparsos de associações nematóide-soja até os anos 70, quando o assunto foi retomado com real interesse pelos nematologistas, concomitante à grande expansão que a cultura experimentava na época. A partir desse período, intensificaram-se os estudos, que tratavam desde meros levantamentos de ocorrência nas mais diferentes regiões produtoras até a avaliação de técnicas de controle, aplicadas isoladamente ou de modo integrado. Na área taxionômica, vale registrar a descrição de curioso nematóide encontrado associado a lavouras de soja em declínio no estado do Paraná; tratava-se de *Tubixaba tuxaua* (Monteiro & Lordello, 1980), espécie de dimensões excepcionais para um nematóide de solo, considerada suspeita de parasitismo nas raízes de soja e causadora de redução na produção de trigo no interior paranaense (Carneiro & Carneiro, 1983). Também a ressaltar, a expressiva quantidade de trabalhos desenvolvidos a partir dos anos 80 na linha de melhoramento genético visando à obtenção de genótipos resistentes a *M. incognita* e principalmente *M. javanica*, alistados por Carnielli & Souza (1989) e considerados como muito relevantes. Com o assinalamento do NCS no início dos anos 90, por algum tempo as atenções estiveram predominantemente voltadas aos estudos com tal espécie, mas já se verifica, atualmente, que as pesquisas sobre os nematóides de galhas voltam a ocupar o habitual lugar de destaque de antes. Trabalhos cada vez mais elaborados passaram a ser produzidos recentemente, envolvendo métodos avançados de biologia molecular e mesmo outras técnicas criativas de laboratório e casa de vegetação, que vêm permitindo não apenas um melhor conhecimento dos complexos aspectos das interações *Meloidogyne* / soja como a respeito de formas mais eficientes, seguras e econômicas de controle desses importantes nematóides. Muitos dos resultados de tais estudos irão ser apresentados e discutidos na presente publicação, nos capítulos subseqüentes.

3.3. Os nematóides de galhas como parasitos da soja

3.3.1. Dispersão, estratégia de parasitismo e adaptações biológicas

Originalmente restrito às zonas temperadas, o cultivo da soja expandiu-se, de modo gradual, também para muitas regiões subtropicais e tropicais, em especial do Brasil, Extremo Oriente e, mais recentemente, África (Sikora & Greco, 1990). Com isso, a cultura passou a ser alvo comum não apenas de *M. incognita*, mas igualmente de outras duas espécies de nematóides de galhas que se encontram muito disseminadas nas regiões tropicais, *M. arenaria* e especialmente *M. javanica*. Isso tornou-se bem evidente, por exemplo, nos Estados Unidos (Schmitt & Noel, 1984).

No Brasil, os ataques por nematóides de galhas devem provavelmente confundir-se com o próprio cultivo da soja, tão freqüente é a verificação de infestação do solo utilizado para a sojicultura com as formas de *Meloidogyne* mencionadas. Embora não haja relatos comprobatórios, é possível que desde o século XIX, quando se procederam às tentativas iniciais de introdução da cultura no País, a ocorrência de meloidoginoses já fosse uma realidade. Pessoalmente, pude verificar tal fato no ano de 1975, ao visitar áreas experimentais do Centro de Pesquisas da EMBRAPA em Planaltina (DF), então recém-implantado. Em área típica de cerrado, iniciavam-se os experimentos de campo dos pesquisadores da instituição e chamou a atenção um ensaio comparativo de desempenho agrônômico de cultivares de soja, que apresentava características reboleiras de plantas subdesenvolvidas, levemente cloróticas. Autorizado o arrancamento, foi possível de imediato determinar-se a causa do enfezamento das plantas, qual seja a presença de grande número de galhas tornando os sistemas radiculares atrofiados, rasos, pouco eficientes; houve casos em que o sistema mostrava-se reduzido a um único aglomerado de galhas formado na raiz principal. A secção de algumas galhas possibilitou a fácil visualização

de fêmeas de *Meloidogyne* ainda no campo, depois identificadas como sendo de *M. javanica*. Como se tratava de área de cerrado recém-desbravada, fica claro que o nematóide vinha sobrevivendo no local parasitando raízes de uma ou mais espécies vegetais típicas daquele tipo de vegetação nativa e que, quando se passou a praticar a monocultura com hospedeiro muito favorável como a soja, os níveis populacionais aumentaram rapidamente, ao ponto de, em apenas um ou dois anos, provocarem danos sérios e evidentes.

O evento relatado está relacionado a um dos marcantes atributos que *M. incognita*, *M. javanica* e algumas outras espécies de nematóides de galhas apresentam como parasitos de plantas: *o alto grau de polifagia*. De fato, essas duas espécies, ao lado de *M. arenaria*, representam autênticos flagelos à Agricultura em quase todo o mundo, pontificando entre os agentes causais de declínio dos mais variados tipos de culturas. Seus largos círculos de hospedeiros incluem tanto plantas cultivadas (perenes, semi-perenes e anuais) como daninhas, pertencentes às mais diferentes famílias botânicas (Goodey et al., 1965; Taylor & Sasser, 1978; Lordello, 1982). É óbvio que a capacidade reprodutiva dos nematóides de galhas varia em função da planta hospedeira, mas o fundamental é que, podendo adaptar-se à vida em raízes de tantas e tão distintas espécies vegetais, conseguem assegurar a sobrevivência por longos períodos em diferentes tipos de ecossistemas naturais, como ora mencionado para as condições de cerrado; bastará que ocorra a transformação em um agroecossistema, particularmente em regime de monocultivo, para que se tenha grandes possibilidades de aparecimento de sérios problemas devidos a tais nematóides em curto espaço de tempo, as vezes já no primeiro ou segundo ano da cultura. Somando-se a isso o comércio (nacional e internacional) indiscriminado de mudas e materiais de propagação vegetativa parasitados por espécies de *Meloidogyne* que vem ocorrendo há muitas décadas, fica mais fácil o entendimento de como tais nematóides tornaram-se tão cosmopolitas.

Outra característica muito importante dos nematóides de galhas é a *competitividade biológica*. Tal atributo é decorrente de uma série de adaptações pelas quais passaram os membros do gênero, que são alistadas e brevemente comentadas na seqüência.

Em primeiro lugar, tais organismos desenvolveram elaborada estratégia de parasitismo pela qual células das raízes da planta hospedeira são induzidas a se transformar em tecido nutridor diferenciado, capaz de prover-lhes o fornecimento regular dos nutrientes necessários ao total desenvolvimento e à plena reprodução. O processo consta, objetivamente, do seguinte: i) pelo estilete bucal, juvenis infectivos vermiformes (J2) de *Meloidogyne* injetam secreções esofagianas no citoplasma de um pequeno grupo de células localizadas no cilindro vascular ou nas suas adjacências (periciclo, endoderme); ii) as células injetadas logo evidenciam alterações morfológicas (ficam hipertrofiadas) e fisiológicas (citoplasma de aspecto denso, granuloso, associado a sucessivas divisões dos núcleos, não acompanhadas de divisões da própria célula), passando a ser chamadas de células gigantes ou nutridoras; iii) os nematóides passam então a ingerir o conteúdo citoplasmático dessas células modificadas, que lhes serve de alimento; as células gigantes conectam-se às células sadias vizinhas, delas recebendo, regularmente, parte dos solutos e fotoassimilados produzidos pela planta; iv) à medida que se alimentam, os parasitos vão avançando aos estádios juvenis seguintes e, por fim, atingem o estágio adulto.

Em segundo lugar, *Meloidogyne* é um gênero em que as fêmeas são formas sedentárias, apresentando corpo obeso, aberrante, que lembra um saco arredondado; tal mudança possibilita que possam conter dois ovários muito longos e bem desenvolvidos, transformando-se em verdadeiras "máquinas de formar ovos" (as espécies tidas como mais importantes, *M. incognita* e *M. javanica*, originam ao redor de 400 ovos, em média, ao longo de período variável de quatro a seis semanas, sob condições favoráveis).

Em terceiro lugar, os ovos formados ficam aglomerados em massas junto aos corpos das fêmeas, interna ou externamente às raízes, protegidos em meio a substância gelatinosa por elas produzida. Além da proteção relativa que oferece frente a inimigos naturais, tal material atua como “sinalizador” de eventuais condições externas desfavoráveis; assim, quando ocorre condição de seca mais prolongada e déficit hídrico no solo, a “geléia” fica fortemente desidratada, observando-se subsequente interrupção ou suspensão temporária do desenvolvimento embrionário no interior dos ovos.

Em quarto lugar, no gênero *Meloidogyne* podem ocorrer diferentes modalidades reprodutivas, todas de natureza sexuada; existem espécies que se reproduzem tipicamente por anfimixia (reprodução sexuada do tipo padrão, com concurso obrigatório de machos e razão sexual equilibrada na maioria das populações), outras que são anfimíticas mas que, sob certas condições, passam a exibir, temporária e facultativamente, reprodução por partenogênese do tipo meiótica, e as que se reproduzem exclusivamente por partenogênese, no caso do tipo mitótica (Tabela 2). As espécies mais importantes do ponto de vista econômico e também para a sojicultura, como *M. arenaria*, *M. incognita* e *M. javanica*, incluem-se na última categoria, isto é, são partenogenéticas obrigatórias. Tal condição implica em importantes aspectos como: a) não há necessidade do concurso do macho para a formação dos ovos, representando vantagem apreciável tanto pela economia de energia que seria gasta na busca do parceiro sexual como pela ausência de risco de não encontrá-lo; b) as populações são normalmente constituídas apenas por fêmeas (= partenogênese telítoca), por sucessivas gerações, aparecendo machos normais ou sexualmente revertidos apenas eventualmente, no geral sob condições de estresse nutricional (Leroi & Jones, 1998). Como os juvenis femininos e principalmente as fêmeas são formas fitoparasitas (os machos não são, aparentemente) e estas produzem elevado número de ovos, a importância de tais espécies como parasitos vegetais fica, portanto, muito evidente.

TABELA 2. Modalidades de reprodução em algumas espécies do gênero *Meloidogyne*.

Espécie	Número cromossômico	Tipo de reprodução
<i>Meloidogyne arenaria</i>	2n (34-38) 3n (51-56)	Partenogênese mitótica Partenogênese mitótica
<i>Meloidogyne carolinensis</i>	n (18)	Anfimixia
<i>Meloidogyne exigua</i>	n (18)	Partenogênese meiótica
<i>M. graminicola</i>	n (18) ou 2n (36)	Anfimixia ou P. meiótica
<i>M. hapla</i> (raça A)	n (15-17)	Anfimixia ou P. meiótica
(raça B)	2n (30-32)	Partenogênese mitótica
(raça B)	3n (45-48)	Partenogênese mitótica
<i>M. incognita</i>	2n (41-44)	Partenogênese mitótica
<i>M. javanica</i>	2n (43-48)	Partenogênese mitótica
<i>M. microcephala</i>	2n (36-38) 4n (74)	Partenogênese mitótica Partenogênese mitótica
<i>M. microtyla</i>	n (18-19)	Anfimixia

Adaptada de Evans (1998).

Além do que foi dito, a partenogênese mitótica em *Meloidogyne* está comumente associada à ocorrência de poliploidia e aneuploidia (Tabela 2). Isso se explica porque, nessa modalidade, durante a oogênese, os oócitos parecem amadurecer citologicamente de modo idêntico ao observado nas espécies anfimíticas, porém os cromossomos permanecem univalentes, não sofrendo sinapse. A única divisão que ocorre é mitótica e o pronúcleo do ovo mantém a condição somática (2n cromossomos), bem como o faz o outro produto da divisão, o

núcleo polar. Assim sendo, tal tipo de reprodução exclui qualquer possibilidade de *crossing-over* entre os cromossomos homólogos, como é típico da divisão meiótica, e, em teoria, deve limitar as fontes ou causas de variabilidade genética à ocorrência de raras mutações ao acaso (Evans, 1998). A questão, fundamental, que se impõe no caso é: como foi possível a um tipo de reprodução não anfimítica como esse - a partenogênese mitótica obrigatória - não apenas persistir mas tornar-se dominante em grupos de fitonematóides de tão elevado interesse agrônomo a exemplo de *Meloidogyne* e *Pratylenchus* ?

Segundo o conhecimento biológico tradicionalmente adquirido, a anfimixia deveria constituir-se na única modalidade reprodutiva que, por envolver plena integração entre os conteúdos dos gametas masculino e feminino, poderia assegurar, a longo prazo, contínua capacidade de adaptação das espécies às modificações do ambiente ou, em outras palavras, de evoluir ao longo do tempo. Expressões da reprodução por métodos em que a meiose se mostre de algum modo deficiente, como na partenogênese meiótica facultativa, parecem ser toleradas apenas como alternativas temporárias adotadas pela espécie até que seja possível o retorno ao pleno exercício da anfimixia dentro da população. Dentro desse contexto e seguindo-se os mesmos critérios de conceituação, a partenogênese mitótica obrigatória tem sido definida como um “beco sem saída evolutivo”, pois baseia-se na ocorrência de mutações ocasionais nas células germinativas dos oogônios para que possam vir a acontecer “novidades” genéticas e, conseqüentemente, desenvolva-se algum grau de seleção natural. A poliploidia, que com freqüência tem sido associada à partenogênese mitótica, provavelmente atuaria no sentido de disponibilizar maior número de cópias dos genes e, portanto, de favorecer ou facilitar as mutações, amenizando a situação; todavia, essa possibilidade não torna menos embaraçosa a aceitação do fato de que um gênero como *Meloidogyne*, considerado o mais importante e sofisticado grupo dentre os fitonematóides, possa ter atingido tão alto nível de desenvolvimento utilizando tal método de

reprodução (Blok et al., 1997; Evans, 1998). As pesquisas sobre tão controverso assunto intensificaram-se nas últimas décadas e já se sabe atualmente que tais formas “ameióticas” clonais, como muitas espécies de *Meloidogyne* ou populações da bactéria *Escherichia coli*, de fato apresentam mecanismos pelos quais conseguem acumular certa variabilidade genética; verificou-se, por exemplo, que os fenótipos modificados induzidos por mutações presentes em algumas populações clonais assexuadas da citada bactéria eram resultantes de defeitos em genes envolvidos na atividade de restauração do DNA (Sneigowski et al., 1997). Em resumo, a verdade é que, independente de quantos são ou como agem tais mecanismos, as espécies de nematóides de galhas que se reproduzem por partenogênese mitótica obrigatória, principalmente *M. arenaria*, *M. incognita* e *M. javanica*, conseguiram consolidar a condição de agentes causais de sérios danos e vultosas perdas econômicas não apenas no Brasil e em particular para a sojicultura mas em relação à agricultura mundial, justificando o destaque que lhes será dado na presente publicação.

3.3.2. Sintomas, danos e alternativas para o controle

Na grande maioria das plantas hospedeiras favoráveis, as secreções esofagianas injetadas pelos nematóides de galhas induzem não apenas a formação do tecido nutridor (= conjunto de células gigantes) no cilindro vascular e áreas adjacentes como também podem incitar certo grau de hiperplasia local e principalmente causar hipertrofia de células do parênquima cortical, em especial daquelas que circundam o corpo do nematóide em desenvolvimento. Disso resulta que as raízes tornam-se engrossadas na região em que o parasitismo ocorre, podendo atingir diâmetros equivalentes ao dobro ou triplo do normal. Tais áreas diferenciadas, no geral passíveis de fácil visualização a olho nu, constituem as chamadas *galhas*, que apresentam tamanho, forma e localização preferencial no sistema radicular, variáveis em função da espécie de *Meloidogyne* considerada, da planta hospedeira envolvida e do nível de infecção observado.

Em soja, as plantas parasitadas por *M. arenaria*, *M. incognita* ou *M. javanica* caracterizam-se pela presença de grande número de galhas radiculares, tanto nas raízes secundárias (radicelas) como principalmente na raiz principal. Deve-se destacar que o ataque à raiz principal não é comum nas meloidoginoses, porém é bastante freqüente no caso da soja e, em razão disso, nas infecções mais severas, o sistema radicular pode ficar muito atrofiado, reduzido apenas a um aglomerado ou massa de galhas coalescentes nela incitadas. As galhas formadas nas raízes de plantas de soja pelas três espécies referidas podem atingir grandes dimensões e no interior delas é possível encontrar-se tanto juvenis em desenvolvimento como fêmeas com massas de ovos em números muito elevados.

É importante salientar que as células gigantes e as galhas são respostas distintas a um mesmo evento, qual seja a injeção de secreções produzidas pelas glândulas esofagianas do nematóide em células das raízes da planta hospedeira. As células gigantes são essenciais ao desenvolvimento e à reprodução do parasito, porém as galhas não são. As galhas, na verdade, constituem apenas bons indicadores da extensão das reações hiperplástica e hipertrófica dos tecidos afetados pelas secreções, podendo ser formadas bem antes que as células gigantes e mesmo na ausência destas.

Os danos causados às plantas resultam dos múltiplos sítios de alimentação, ou seja, dos conjuntos de células gigantes estabelecidos no cilindro vascular, periciclo e endoderme, bem como das áreas do córtex em que ocorrem hiperplasia e/ou hipertrofia celular. Em maior ou menor escala, dependendo da associação 'espécie de *Meloidogyne* x planta hospedeira' considerada, tais anomalias podem provocar forte compressão e até obliteração de elementos de vaso do xilema, resultando em completa desorganização do cilindro vascular. Interferência na absorção e transporte interno de solutos e fotoassimilados tem sido verificada, com indicação de que os nematóides em desenvolvimento nas raízes possam atuar como

eficientes drenos metabólicos (Carneiro et al., 1999), aspecto que será melhor discutido em capítulo posterior desta publicação. Além da intensa formação de galhas conspícuas, pode ocorrer inibição à emissão de raízes secundárias. Na parte aérea da cultura, observa-se crescimento lento e desigual entre plantas, evidenciando-se muitas vezes enfezamento nas plantas da parte central das reboleiras; sintomas de desequilíbrios nutricionais são comuns, o mais das vezes expressos por clorose que pode variar de leve a intensa. As reduções na produção variam em função de diferentes fatores, em particular dos níveis populacionais ocorrentes no solo por ocasião do plantio (= Pi), da(s) espécie(s) de *Meloidogyne* presente(s) na área, das variedades cultivadas e do manejo fitotécnico adotado nas condições locais. Tais aspectos relevantes, incluindo-se considerações mais específicas sobre os níveis de dano econômico para as espécies *M. incognita* e *M. javanica*, serão tratados em maior profundidade em capítulo posterior.

Quanto ao controle dos nematóides de galhas na sojicultura brasileira, tem sido preocupação constante não apenas dos pesquisadores, mas de técnicos fitossanitaristas e mesmo de produtores mais avançados. Nos anos 60, 70 e 80, por exemplo, no estado de São Paulo, significativos progressos foram alcançados nessa área de estudos mediante a contribuição dada pelo agricultor H. (Carlos) Kage, que logo verificou a importância dos nematóides como sérios inimigos da sojicultura e co-participou de muitos trabalhos experimentais conduzidos em várias de suas áreas de produção. As técnicas utilizadas têm sido principalmente a rotação de culturas, o cultivo de plantas antagonistas e o plantio de variedades resistentes/tolerantes, muitas vezes havendo a combinação delas. Quanto ao controle químico, embora possível e já praticado com certa intensidade no passado, sua adoção mostra-se hoje dependente não apenas de aspectos técnicos, mas principalmente econômicos.

A rotação, embora muitas vezes constitua a opção preferencial dos sojicultores, como em relação ao nematóide de cisto, esbarra em

algumas dificuldades no caso das meloidoginoses, pois as espécies de *Meloidogyne* são altamente polífagas e restringem muito as alternativas econômicas para substituição da cultura principal; em certas áreas infestadas, o problema fica ainda mais complexo pelo fato de ocorrerem misturas de populações, em especial de *M. incognita* e *M. javanica*. Culturas antagonistas, resistentes aos nematóides de galhas e que podem ser úteis como adubos verdes, como crotalárias, mucunas, aveias e outras, têm sido comumente indicadas para a ocupação temporária de áreas produtoras de soja muito infestadas.

A inclusão de variedades resistentes ou tolerantes aos nematóides de galhas em esquemas de rotação ou para plantio definitivo também representa valiosíssima ferramenta na busca de soluções aos problemas das meloidoginoses na sojicultura. Aliás, há mais de 30 anos que os nematologistas e melhoristas vêm oferecendo expressivas contribuições ao assunto no Brasil, e continuam a oferecer. Em relação a *M. incognita*, já se dispõe de opções bastante interessantes no germoplasma nacional, mas para *M. javanica* e *M. arenaria*, embora se tenha avançado nos últimos 20 anos, ainda há muito o que fazer, como se verá no capítulo relativo à resistência genética da soja aos nematóides de galhas.

3.3.3. Novos horizontes de pesquisa sobre as meloidoginoses da soja

Com o relativamente recente advento (ou o aperfeiçoamento) de métodos de estudo em laboratório e sob condições controladas aplicáveis aos fitonematóides, tais como os relativos à Biologia Molecular, algumas linhas de trabalho, tão promissoras quanto instigadoras, passaram a merecer especial atenção da partes dos pesquisadores interessados em solucionar certos problemas nematológicos.

Em termos das meloidoginoses da soja, envolvendo especialmente *M. incognita* e *M. javanica*, existem linhas que ainda representam apenas

perspectivas de trabalho e outras que já vêm sendo desenvolvidas. Na área taxionômica, por exemplo, tem-se buscado avançar no conhecimento a respeito do que alguns chamam de “complexo de *M. incognita*”, isto é, por meio de técnicas que possibilitam análise criteriosa e precisa da composição genômica de organismos, vêm sendo estudadas populações de nematóides de galhas que, mesmo aparentando possuir certas características típicas, peculiares, continuam a ser identificadas como *M. incognita*. As inter-relações entre tais formas necessitam de fato ser muito bem estabelecidas, de maneira a permitir que futuras proposições de novas espécies, bastante próximas mas realmente distintas de *M. incognita*, venham a ser feitas com precisão e atendendo ao rigor científico exigido. Também em relação a *M. javanica* é possível que se venha a alcançar progressos em futuro próximo, mediante o emprego de tais recursos metodológicos modernos, capazes de levar ao esclarecimento das causas de variação na virulência observada entre diferentes populações em relação a diversas plantas hospedeiras, inclusive e principalmente a soja. Tem sido sugerida, com certa freqüência, a criação de raças ou patótipos dentro de *M. javanica* (Tihohod & Ferraz, 1986), proposta de pronto rejeitada por muitos especialistas; com isso, a controvérsia se mantém e o assunto permanece indefinido, o que chega até a dificultar o desenvolvimento de pesquisas correlatas, como as de melhoramento genético visando à resistência de variedades frente a tal espécie. Em termos de relação parasito-hospedeiro, têm sido tentadas com insistência, mediante a utilização de anticorpos monoclonais/policlonais e de técnicas complementares, a devida identificação e a detalhada caracterização das proteínas secretadas pelas glândulas esofagianas sub-ventrais e dorsal de juvenis J2 e fêmeas de *M. javanica* e principalmente *M. incognita*, bem como a definição de quão crítica seja a participação de cada uma delas na expressão da ação patogênica sobre a planta (Davis et al., 1994; Rosso et al., 1996; Hussey & Grundler, 1998). Embora muito complexos, tais estudos, se bem sucedidos no sentido de disponibilizar as informações altamente

específicas buscadas, poderão vir a abrir caminho à elaboração de estratégias que permitam neutralizar o efeito indutor de tais secreções sobre as células das raízes, impedindo a formação das células gigantes e o desenvolvimento do nematóide de galha, e, com isso, oferecendo condições de posterior incorporação de tal atributo às variedades de soja de maior potencial agrônômico através dos programas de melhoramento genético.

Muitas outras linhas de trabalho aplicáveis às meloidoginoses da soja, recentemente implementadas, mostram-se bastante promissoras e algumas delas, embora aqui não mencionadas, serão referidas e/ou discutidas ao longo da presente publicação.

4. Bibliografia consultada

BLOK, V.C.; EHWAETI, E.; FARGETTE, M.; KUMAR, A.; PHILLIPS, M.S.; ROBERTSON, W.M.; TRUDGILL, D.L. Evolution of resistance and virulence in relation to the management of nematodes with different biology, origins and reproductive strategies. **Nematologica**, Leiden, v.43, p.1-13, 1997.

BOOCK, O.J. O 'Dowfume W-10' no combate aos nematóides que parasitam as plantas de soja. **Revista de Agricultura**, Piracicaba, v.24, p.297-304, 1950.

CARNEIRO, M.R.D.G.; CARNEIRO, R.G. Estudos preliminares sobre o nematóide *Tubixaba tuxaua* na cultura do trigo no sudoeste do Paraná. **Sociedade Brasileira de Nematologia**, Piracicaba, v.7, p.251-9, 1983.

CARNEIRO, R.G.; MAZZAFERA, P.; FERRAZ, L.C.C.B. Carbon partitioning in soybean infected with *Meloidogyne incognita* and *M. javanica*. **Journal of Nematology**, Hanover, v.31, p.348-55, 1999.

CARNIELLI, A.; SOUZA, M.I.F. **Nematóides em soja: resumos informativos**. Brasília: EMBRAPA-DID; Dourados: EMBRAPA-UEPAE, 1989. 169p.

CARVALHO, J.C. A soja e seus inimigos do solo. **Revista do Instituto Adolfo Lutz**, São Paulo, v.14, p.45-52, 1954.

CHARCHAR, J.M.; EISENBACK, J.D.; HIRSCHMANN, H. *Meloidogyne petuniae* n. sp., a root-knot nematode parasitic on petunia in Brazil. **Journal of Nematology**, Hanover, v.31, p.81-91, 1999.

CHITWOOD, B.G. Root-knot nematodes, part 1: a revision of the genus *Meloidogyne* Goeldi, 1887. **Proceedings of the Helminthological Society of Washington**, Washington, v.16, p.90-104, 1949.

MANSO, E.C.; TENENTE, R.C.V.; FERRAZ, L.C.B.; OLIVEIRA, R.S.; MESQUITA, R. **Catálogo de nematóides fitoparasitos encontrados associados a diferentes tipos de plantas no Brasil**. Brasília: Embrapa/SPI, 1994. 488p.

DAVIS, E.L.; ALLEN, R.; HUSSEY, R.S. Developmental expression of esophageal gland antigens and their detection in stylet secretions of *Meloidogyne Incognita*. **Fundamental and Applied Nematology**, Paris, v.19, p.545-54, 1994.

EISENBACK, J.D. (Ed.) **Root-knot nematode taxonomic database**. Wallingford: CAB International, 1997.

EMBRAPA. Centro Nacional de Pesquisa de Soja. **Recomendações técnicas para a cultura da soja na região central do Brasil: 1998/99**. Londrina: CNPSo, 1998. 182p.

EVANS, A.A.F. Reproductive mechanisms. In: PERRY, R.N.; WRIGHT, D.J. (Ed.) **The physiology and biochemistry of free-living and plant-parasitic nematodes**. Wallingford, CAB International, 1998. p.133-154.

- GOODEY, J.B.; FRANKLIN, M.T.; HOOPER, D.J. **T.Goodey's: the nematode parasites of plants catalogued under their hosts.** 3.ed. Farnham Royal: CAB, 1965. 214p.
- HASSE, G. **O Brasil da soja: abrindo fronteiras, semeando cidades.** Porto Alegre: L&PM; Poço Grande: Ceval Alimentos, 1996. 256p.
- HUSSEY, R.S.; GRUNDLER, F.M.W. Nematode parasitism of plants. In: PERRY, R.N.; WRIGHT, D.J. (Eds.) **The physiology and biochemistry of free-living and plant-parasitic nematodes.** Wallingford: CAB International, 1998. p.213-243.
- HYMOWITZ, T. On the domestication of the soybean. **Economic Botany**, Lawrence, v.24, p.408-21, 1970.
- HYMOWITZ, T.; HARLAN, J.R. Introduction of soybean to North America by Samuel Bowen in 1765. **Economic Botany**, Lawrence, v.37, p.371-9, 1983.
- JEPSON, S.B. **Identification of the root-knot nematodes (*Meloidogyne* species).** Wallingford: CAB, 1987. 265p.
- KINLOCH, R.A. Response of soybean cultivars to nematicidal treatments of soil infested with *Meloidogyne incognita*. **Journal of Nematology**, Saint Paul, v.6, p.7-11, 1974.
- LEROI, A.M.; JONES, J.T. Developmental biology. In: PERRY, R.N.; WRIGHT, D.J. (Eds.) **The physiology and biochemistry of free-living and plant-parasitic nematodes.** Wallingford: CAB International, 1998. p.155-180.
- LORDELLO, L.G.E. *Meloidogyne inornata*, a serious pest of soybean in State of São Paulo, Brazil. **Revista Brasileira de Biologia**, Rio de Janeiro, v.16, p.65-70, 1956.

LORDELLO, L.G.E. Nematodes attacking soybean in Brazil. **Plant Disease Reporter**, Beltsville, v.39, p.310-11, 1955.

LORDELLO, L.G.E. **Nematóides das plantas cultivadas**. São Paulo: Nobel, 1982. 314p.

LORDELLO, L.G.E. Nematóides que parasitam a soja na região de Bauru. **Bragantia**, Campinas, v.15, p.55-64, 1956.

LORDELLO, L.G.E.; GALLO, D. Bekämpfung der wichstigen schädlinge der brasilianischen landwirtschaft. **Anzeiger Fur Schädlingkunde**, Berlim, v.27, p.49-55, 1954.

MONTEIRO, A.R.; LORDELLO, L.G.E. *Tubixaba tuxaua* n. gen., n. sp., a suspected parasitic nematode of soybean roots. **Revista de Agricultura**, Piracicaba, v.55, p.301-4, 1980.

PONTE, J.J. da. **Nematóides das galhas**: espécies ocorrentes no Brasil e seus hospedeiros. Mossoró, RN: Brascan Nordeste, 1977. 99p.

PROBST, A.H.; JUDD, R.W. Origin, US history and development, and world distribution. In: CALDWELL, B.E. (Ed.) **Soybeans**: improvement, production and uses. Madison: American Society of Agronomy, 1973. p.1-19.

ROSSO, M.N.; SCHOUTEN, A.; ROOSIEN, J.; BORST-VRENSSEN, T.; HUSSEY, R.S.; GOMMERS, F.J.; BAKKER, J.; SCHOTS, A.; ABAD, P. Expression and functional characterization of a single-chain FV antibody directed against secretions involved in plant nematode infection process. **Biochemistry and Biophysics Research Communications**, Bruxelas, v.220, p.255-263, 1996.

SCHIMITT, D.P.; NOEL, G.R. Nematode parasites of soybeans. In: NICKLE, W.R. (Ed.) **Plant and insect nematodes**. New York: Marcel Dekker, 1984. p.13-59.

SIKORA, R.A.; GRECO, N. Nematode parasites of food legumes. In: LUC, M.; SIKORA, R.A.; BRIDGE, J. (Ed.) **Plant parasitic nematodes in subtropical and tropical agriculture**. Wallingford: CAB International, 1990. p.181-235.

SILVA, J.F.V. **Genética quantitativa associada ao uso de marcadores moleculares para a seleção de genótipos de soja com resistência a *Meloidogyne javanica***. 2000. 73f. Tese (Doutorado) – Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, Piracicaba.

SILVA, J.G.; LORDELLO, L.G.E.; MIYASAKA, S. Observações sobre a resistência de algumas variedades de soja ao nematóide de galhas. **Bragantia**, Campinas, v.12, p.59-63, 1952.

SNEIGOWSKI, P.D.; GERRISH, P.J; LENSKI, R.E. Evolution of high mutation rates in experimental populations of *E. coli*. **Nature**, Londres, v.387, p.703-5, 1997.

TAYLOR, A.L.; SASSER, J.N. **Biology, identification and control of root-knot nematodes**. Raleigh: NCSU Graphics. 111p.

TIHOHOD, D.; FERRAZ, S. Variabilidade de três populações de *Meloidogyne javanica* em plantas de soja. **Nematologia Brasileira**, Piracicaba, v.10, p.163-171, 1986.

Danos Causados à Cultura da Soja por Nematóides do Gênero *Meloidogyne*

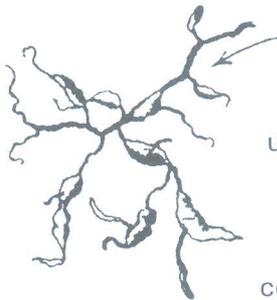
Guilherme Lafourcade Asmus

"Estimativas confiáveis dos prejuízos causados pelos patógenos são um pré-requisito para o desenvolvimento de qualquer programa bem sucedido de controle de doenças. A quantificação de danos é, portanto, um ponto chave na definição de qualquer estratégia de controle"

Bergamin Filho & Amorim (1996)

1. Danos

D'Emillie Aug. Göldi del. Rio de Janeiro, 1887.



Por definição, dano é qualquer redução na qualidade e/ou quantidade da produção (Bergamin Filho, 1995). Esta, por sua vez, é o produto mensurável de valor econômico de uma cultura. Os danos causados por organismos fitopatogênicos, tais como os nematóides, relacionam-se diretamente com a densidade populacional do patógeno ou, indiretamente, com a quantidade ou intensidade dos sintomas (ou injúria) causados às plantas.

Conforme mencionado já no Capítulo 1, plantas de soja infectadas por nematóides das galhas apresentam sintomas na parte aérea caracterizados por variados graus de subdesenvolvimento,

¹ Pesquisador, Embrapa Agropecuária Oeste, C.P. 661, 79804-970, Dourados, MS, email: asmus@cpao.embrapa.br

amarelecimento e a tendência de murchar em condições de deficiência hídrica durante períodos de altas temperaturas e clima seco (Figura 1a). Não raro, as folhas de plantas parasitadas apresentam manchas cloróticas e necrose entre as nervuras, conhecidas como folha “carijó” (Figura 1b). Mas é nas raízes que se observa a expressão clássica e mais conspícua do parasitismo, tal seja o aparecimento de galhas ou tumores, em número e tamanho variados, dependendo da suscetibilidade da variedade de soja e da densidade populacional do nematóide (Figura 1c).

Embora seja amplamente aceita a idéia de que a quantificação dos danos causados por nematóides às plantas seja necessária para a tomada de decisão do uso de medidas de controle, poucos são os trabalhos desenvolvidos que tratam especifica e detalhadamente do assunto. Relatos incluindo os resultados de levantamentos dos danos causados por nematóides a diversas culturas no mundo e particularmente nos EUA, como os de Wrather (1997) e Koenning et al. (1999) respectivamente, são de grande valia tanto para a orientação do manejo de áreas infestadas como ao estabelecimento de políticas públicas de financiamento da produção e de projetos de pesquisa. Segundo esses levantamentos, os danos causados por nematóides na soja podem atingir 15% da produção, o que, em termos globais, representaria uma perda de cerca de 78 milhões de dólares americanos.

Considerados apenas os nematóides de galhas, a literatura internacional relata perdas de produtividade em cultivares suscetíveis de soja variáveis de 30 a 90 % (Sinclair & Shurtleff, 1975). Com efeito, a patogenicidade de *Meloidogyne incognita* e *M. arenaria* e a relação inversa entre densidades populacionais crescentes desses fitonematóides e a produtividade, têm sido amplamente demonstradas (Appel & Lewis, 1984; Meena & Mishra, 1993; Pedrosa et al., 1994; Kinloch, 1974; Windham & Barker, 1993).

Foto: João Flávio Veloso Silva



Foto: Arquivo Embrapa Agropecuária Oeste



Foto: Arquivo Embrapa Agropecuária Oeste

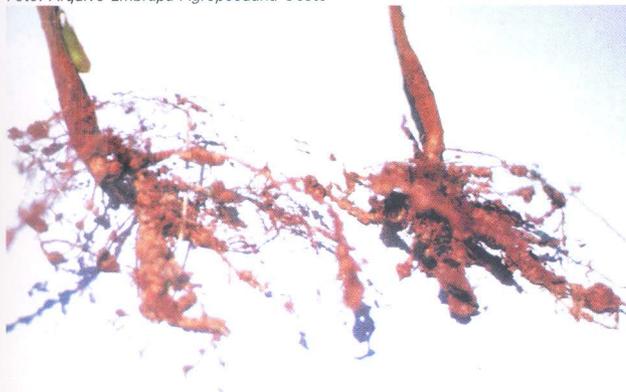


FIG. 1. Sintomas de *Meloidogyne* spp. em plantas de soja: a) reboleira de plantas atacadas na lavoura; b) folha "carijó"; c) galhas radiculares.

No Brasil, uma das primeiras tentativas de estabelecer o volume de perdas relacionadas a nematóides foi realizada por nematologistas radicados no estado de São Paulo, que estimaram ser o gênero *Meloidogyne* causador de perdas da ordem de 10% à cultura da soja (Lordello, 1981). Dos poucos levantamentos realizados posteriormente para determinar perdas em condições de lavoura, *M. javanica* mostrou-se responsável pela redução de cerca de 18% da produção de grãos (Antonio & Oliveira, 1989). No caso de *M. incognita*, foram registradas perdas variáveis entre 20 e 30% (Lehman et al., 1976). Observações de campo mostram, no entanto, que perdas totais podem ocorrer em lavouras sob situações que favoreçam muito o parasitismo. Em anos com boa precipitação durante a fase vegetativa da soja, por exemplo, não raro ocorre um bom desenvolvimento, porém superficial, do sistema radicular das plantas. O grande volume de raízes permite o aumento intenso da população do nematóide, de forma que, havendo

Danos X Perdas

Como já citado neste capítulo, a quantificação de danos é de extrema importância para o estabelecimento de estratégias de controle das nematoses. Muitas vezes, **dano** tem sido confundido com **perda**. Embora ambos estejam estreitamente relacionados, o primeiro refere-se a qualquer redução na qualidade e/ou quantidade da produção. Diferentemente, **perda** diz respeito à redução em retorno financeiro por unidade de área devida à ação de organismos nocivos e, portanto, é muito mais difícil de ser determinada, especialmente em países de economia instável, pois depende de fatores típicos da região e do momento. **Dano** geralmente acarreta **perda**, mas não necessariamente, já que mecanismos de preço podem interferir (Bergamin Filho, 1995).

na sequência do ciclo da cultura a ocorrência de “veranicos”, efeitos drásticos sejam verificados, inclusive com a morte de grande número de plantas.

Os nematóides de galhas, principalmente *M. javanica* e *M. incognita*, apresentam extensa distribuição no território nacional, e freqüentemente causam reduções substanciais à produção. Desses, ao que tudo indica, *M. javanica* é a espécie mais agressiva e de ocorrência mais generalizada (EMBRAPA, 1996), em especial no Brasil-Central. Uma recente estimativa (Yorinori, 2000) dá conta que, somente na safra 1999/2000, o prejuízo causado pelos nematóides de galhas na sojicultura tenha sido de 52,2 milhões de dólares.

Cabe, no momento, um alerta sobre a possibilidade de outros tipos de perdas, *a priori* não diretamente computadas quando da ocorrência de nematóides, dentro da nova ordem econômica vigente num mundo globalizado e competitivo. Dessas, os gastos adicionais com fertilizantes foram há muito lembrados pelo pioneiro da nematologia no Brasil, o Dr. Luiz Gonzaga E. Lordello – emérito professor da Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”. Segundo suas palavras, “os nematóides (...) diminuem a eficiência do sistema radicular (...). Como consequência, as plantas atacadas basicamente sofrem má nutrição. Não sendo a população de nematóides muito elevada, os seus efeitos sobre a planta podem ser compensados por adubações adicionais permitindo, em condições favoráveis, obter colheitas quase normais, porém com maior gasto. A população final (...), será muito elevada, de forma que para a próxima cultura suscetível não haverá adubação adicional que compense a influência dos mesmos.” Outro aspecto relevante a considerar é o próprio valor da terra. Momento chegará - se é que já não convivemos com essa realidade em algumas regiões de agricultura mais desenvolvida - em que fazendas ou glebas de fazendas infestadas por nematóides de galhas terão seu valor grandemente reduzido, devido ao limitado uso aos quais as mesmas ainda se prestarão.

2. Por que ocorrem os danos?

De maneira geral, a interferência de nematóides no desenvolvimento de plantas hospedeiras relaciona-se à: a) espoliação de nutrientes durante sua alimentação; b) alteração na absorção e translocação de água e nutrientes; c) modificação ou destruição de tecidos das raízes; ou d) diminuição do crescimento das raízes (Hussey & Williamson, 1998). Tais eventos traduzem-se em várias respostas nas plantas parasitadas (Bird, 1974; Krusberg, 1963), resultando, via de regra, em sintomas de parte aérea, tais como o amarelecimento e redução do porte das plantas e, como consequência, em danos à cultura.

É inevitável deixar-se de imaginar que raízes de plantas parasitadas por nematóides do gênero *Meloidogyne* sejam estrutural e fisiologicamente anormais. As galhas radiculares – máxima expressão sintomatológica do parasitismo - sugerem drásticas alterações funcionais nas plantas parasitadas, além daquelas de ordem estruturais ou morfológicas.

De forma semelhante ao que ocorre às demais espécies suscetíveis, a principal alteração observada em plantas de soja parasitadas por *Meloidogyne* spp. é, sem dúvida, a formação de tecidos tumorais ou neoplásticos na raiz, comumente conhecidos por galhas.

O exame histológico das galhas radiculares em soja mostra, entre outras alterações: a) a típica formação de cenócitos, compostos por 5 a 9 células multinucleadas com o citoplasma denso e granuloso, pouco vacuoladas, e com numerosas projeções da parede celular para seu interior - características comuns a células de transferência; b) má formação, compressão e obliteração dos feixes vasculares adjacentes; e, c) a formação de tecidos neoplásticos devido a hiperplasia e hipertrofia de células do periciclo e do parênquima cortical (Dropkin & Nelson, 1960; Pedrosa et al., 1996).

Tais sintomas sugerem *a priori* que os cenócitos ou “células nutridoras” constituam dreno de nutrientes para o crescimento e a multiplicação

dos nematóides. Com efeito, estima-se que a biomassa em *Meloidogyne* aumente em cerca de 1000 vezes desde a fase de juvenil de segundo estágio (J_2) até a fêmea sexualmente madura. Há citação de que uma fêmea adulta sintetize 0,1 mg (peso fresco) de tecido animal durante 3 ou 4 semanas (Dropkin, 1980). Plantas infectadas mostram uma menor proporção entre o peso da parte aérea e do sistema radicular, em comparação com plantas normais, em consequência das alterações neoplásticas (galhas) havendo uma clara mudança no padrão de distribuição de fotoassimilados (Carneiro et al. 1999). Por fim, a má formação e obliteração dos feixes vasculares poderá exercer fundamental influência na translocação de água e nutrientes. Várias referências são ainda feitas à redução da nodulação em plantas infectadas (Baldwin et al., 1979; Kinloch, 1998).

Os sintomas observados nas raízes, acima descritos, sem dúvida conduzem ao pensamento lógico de que as plantas infectadas sejam fisiologicamente anormais, apresentando alterações no funcionamento de vários processos biológicos, que levariam, em última análise, a perdas em produtividade. No entanto, se por um lado os danos causados por *Meloidogyne* spp. à cultura da soja têm sido relativamente bem documentados, poucos são os trabalhos realizados no sentido de elucidar a interferência e aferir o impacto do parasitismo por tais espécies nos diversos processos fisiológicos da cultura que pudessem explicar a ocorrência de danos.

Estudando a interação de *M. javanica* com a cultura do tomateiro, Loveys & Bird (1973) e Wallace (1974) verificaram que a atividade fotossintética foi reduzida em função da concentração inicial de inóculo. O fato de a fotossíntese total de plântulas de tomateiro ter sido reduzida já aos dois dias após a penetração das formas infectivas sugere uma resposta fisiológica, supostamente relacionada à interferência na síntese ou translocação de fatores reguladores, provavelmente de origem hormonal, produzidos nas raízes (Loveys & Bird, 1973). De outra parte, a recuperação da atividade fotossintética

pela adição de nutrientes (NPK) leva ao entendimento de que a redução da fotossíntese em presença do nematóide pode estar relacionada à falta de nutrientes (Wallace, 1974). Em outras interações, como as de *M. graminicola* e a cultura do arroz (Bhubanananda & Prasad, 1989) ou *M. incognita* e plantas aromáticas ou medicinais (Balogun & Babatola, 1990; Haseeb et al., 1990, 1998), a diminuição da atividade fotossintética de plantas inoculadas relacionou-se com a redução no conteúdo de clorofila das folhas e, nos casos em que foi avaliada, refletiu-se na redução da produção da matéria seca. Na maioria das interações estudadas envolvendo espécies de *Meloidogyne*, a taxa fotossintética relacionou-se negativamente com o aumento da população inicial do nematóide, sendo que, em alguns casos, apenas a partir de uma população relativamente alta os efeitos foram detectados.

Em recente trabalho, Asmus (2000) avaliou em casa de vegetação o efeito de densidades populacionais crescentes de *M. javanica* sobre a fotossíntese, e os processos a ela relacionados, de duas cultivares de soja, tidas como suscetível e tolerante ao nematóide. Os resultados mostraram que, mesmo quando submetidas a densidades populacionais muito elevadas (até 97.200 J₂/planta), as plantas não apresentaram, em geral, alterações significativas na taxa fotossintética e tampouco na condutância estomática, fluorescência da clorofila *a*, cor das folhas e no teor de clorofila foliar, ao longo do ciclo da cultura. Considerando que no mesmo trabalho houve uma expressiva redução da produção da massa seca total da parte aérea e de grãos de soja, qual seria, então, o fator responsável por essa expressão de danos? Das variáveis estudadas, a única que sofreu reduções significativas com o aumento da população do nematóide foi a integral da área foliar (duração da área foliar = LAD). Além disso, a LAD mostrou uma alta correlação com a produção, ou seja, a redução da área foliar fotossintetizante, decorrente do parasitismo de *M. javanica* nas raízes, foi a maior responsável pelos danos observados (Figura 2). Sharma & Rodríguez C. (1982) já haviam observado correlação negativa

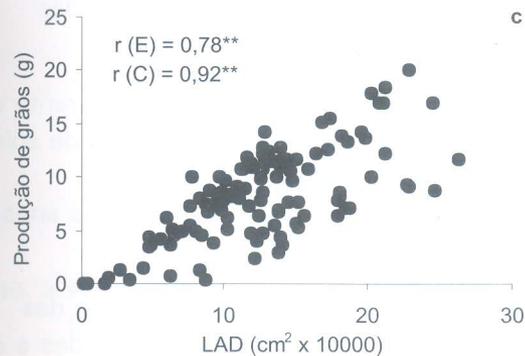
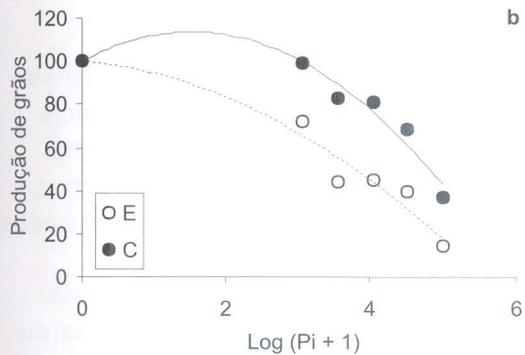
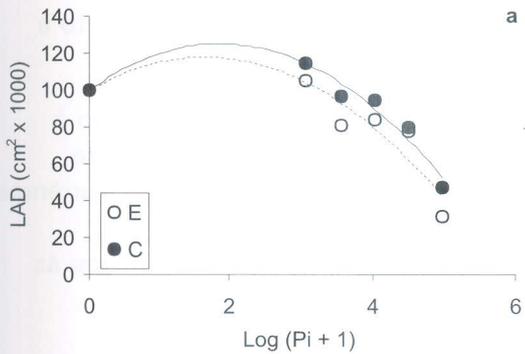


FIG. 2. Relação entre a população inicial de *Meloidogyne javanica* e a integral da área foliar (a) e a produção relativa de grãos (b) de soja das variedades Embrapa BRS 133 (E) e Coodetec 201 (C); correlação entre a área foliar e a produção (c). Adaptado de Asmus (2000).

significativa entre a densidade populacional de *M. javanica* e tanto a área foliar como a produção de grãos de soja.

Do exposto, depreende-se que ainda há muito a ser feito visando à melhor compreensão dos processos envolvidos no parasitismo de plantas de soja por *Meloidogyne* spp. que contribuam para a ocorrência de danos. Na Figura 3, procurou-se resumir os mecanismos responsáveis ou simplesmente envolvidos na ocorrência de danos às plantas parasitadas.

3. Níveis de danos

Admite-se que para o adequado manejo integrado de doenças, incluindo-se as fitonematoses, a determinação do potencial de danos que possam causar às culturas atacadas seja de grande importância (Barker et al., 1985; Bergamin Filho & Amorim, 1996). Sem dúvida, uma grande variedade de metodologias foi desenvolvida nos últimos anos, buscando relacionar perdas na produção com os danos causados pelas doenças. Todas, no entanto, para que tenham adequada aplicação prática, devem apoiar-se em alguns pontos fundamentais, dentre os quais: a) a avaliação precisa da intensidade das doenças ou da densidade populacional do patógeno; b) a escolha de um modelo que, ao correlacionar a intensidade da doença ou da população patogênica com os danos causados, possibilite a previsão de perdas (Bergamin Filho et al., 1995).

O eminente nematologista norte americano Gerald Thorne foi, durante a década de 20, um dos primeiros cientistas a usar a amostragem de solo e o levantamento da população de nematóides como base para a determinação do potencial de dano (Barker et al., 1985). Após os anos 60, intensificaram-se os trabalhos nessa linha do conhecimento.

Desses trabalhos, resultou o conhecimento geral de que, no caso das fitonematoses, a relação quantitativa fundamental entre nematóides e o

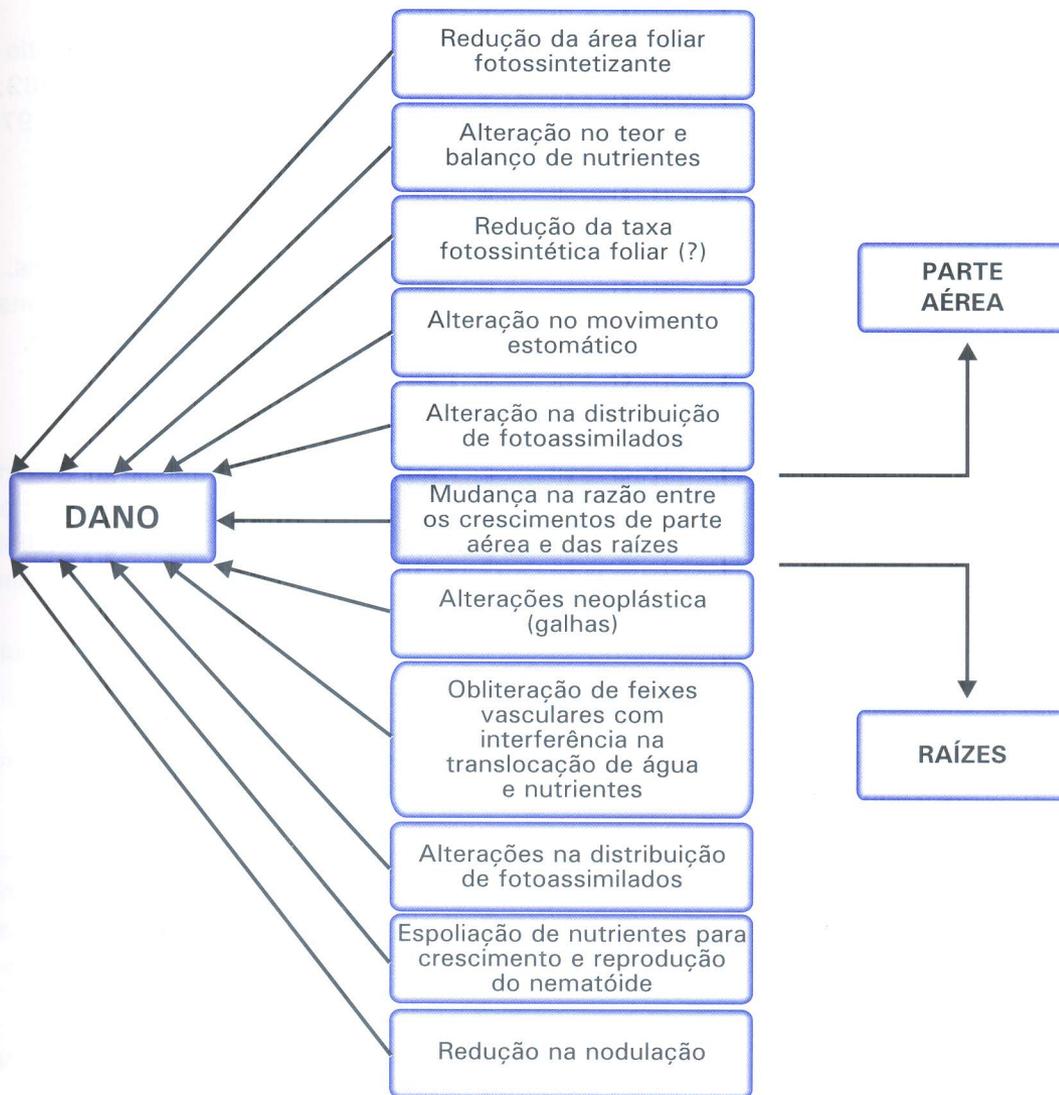


FIG. 3. Possíveis mecanismos responsáveis ou envolvidos na ocorrência de danos às plantas de soja parasitadas por *Meloidogyne* sp.

crescimento e produção de culturas anuais, como a soja, é primariamente função da densidade populacional à época do plantio (Barker & Olthof, 1976; Barker et al., 1985; Duncan & Ferris, 1983; Ferris et al., 1981; Oostenbrink, 1971; Seinhorst, 1970, 1972, 1973). Essa relação tem sido expressa de maneiras variadas, das quais destacam-se a regressão linear entre o logaritmo da densidade populacional inicial de nematóides (P_i) e o peso ou tamanho das plantas atacadas, a curva quadrática entre essas mesmas variáveis, ou, ainda, a regressão linear entre o logaritmo da densidade populacional de nematóides e os *probits* do número de plantas doentes (Seinhorst, 1965).

No caso específico de *Meloidogyne* spp. em soja, os trabalhos realizados até então seguiram o mesmo tipo de procedimento. Assim, a relação entre *M. incognita* e a produção de soja foi definida como: a) uma curva exponencial assintótica decrescente (Apel & Lewis, 1984), o que implica que a supressão da produção é proporcionalmente maior em menores P_i s como consequência da concorrência por sítios de alimentação ou da progressiva falta de atratividade de tecido radicular com o número crescente de nematóides; b) por uma equação quadrática entre P_i à época da colheita e a produção de grãos (Windham & Barker, 1993); ou, c) por uma equação linear entre P_i na entre safra e a produção (Kinloch, 1982).

Talvez devido a distribuição mais restrita de *M. javanica* às condições tropicais, é ainda menor o número de trabalhos que se preocuparam em relacionar a população inicial desse parasito com a produção de soja (Asmus, 2000; Sharma & Rodriguez C., 1982), porém em pouco os resultados diferem daqueles encontrados para *M. incognita*.

Assumir qualquer uma dessas relações para extrapolações com dados observados no campo pode, no entanto, levar a conclusões equivocadas, especialmente pela superestimativa dos danos sob condições de baixas populações de nematóides. O que pode ser

derivado das regressões, linear e não linear, e os coeficientes de regressão calculados é que existe uma certa probabilidade de que nos experimentos que lhes deram origem, a proporção de plantas sadias ou o tamanho ou peso das plantas serem menores em presença de maiores densidades populacionais de nematóides. Elas não explicam toda a relação quantitativa entre a densidade populacional dos nematóides e o crescimento das plantas (Seinhorst, 1965). Dentre os motivos que levam aos desvios entre os resultados esperados e os realmente observados, destacam-se a inadequação dos modelos lineares em baixas ou altas populações e a capacidade intrínseca de muitas espécies vegetais de compensar as injúrias devidas ao parasitismo pelos nematóides (Barker & Olthof, 1976). Acrescente-se a isso as variações edáficas, hídricas, climáticas e varietais que atuam como modificadores dessas relações. As dificuldades inerentes à correta amostragem da população de fitonematóides no solo de áreas cultivadas, em função da distribuição irregular que normalmente apresentam, pode constituir outro fator relevante (Ferris, 1984).

Mesmo assim, tendo como base trabalhos como os citados acima, algumas tentativas foram feitas de se estabelecer níveis populacionais de danos para *Meloidogyne* spp. em soja. Na Tabela 1, como exemplo, são apresentados o nível de dano e o índice de risco, sendo o primeiro

TABELA 1. Nível de danos e índice de risco de espécies de *Meloidogyne* para a cultura da soja.

Nematóide	Nível de danos (J ₂ /100 cm ³ de solo)	Índice de risco ^a (%)
<i>M. javanica</i>	6-50	30-100
<i>M. incognita</i>	10-250	10-90
<i>M. arenaria</i>	6-70	30-100

^a 0 indica nenhum risco; 100 um alto (máximo) risco.

Adaptado de Barker et al., 1985.

Seinhorst: a matemática aplicada à nematologia

Dentre os que se dedicaram ao estudo de métodos de determinação dos níveis de danos por nematóides fitoparasitos, o holandês **J. W. Seinhorst**, ficou conhecido internacionalmente por elaborar um modelo matemático para a determinação de limites de tolerância aos nematóides e as respostas (danos) na produção. A equação ou modelo de Seinhorst, como ficou conhecido, teve o mérito de levar em consideração a patogenicidade da espécie de nematóide considerada, a suscetibilidade da espécie vegetal hospedeira, as condições externas (**Z**) e o conceito de que há, geralmente, uma densidade populacional abaixo da qual não se consegue detectar nenhuma redução na produção (**T**). A equação é a seguinte:

$$Y = m + (1 - m) Z^{P-T}$$

onde: **Y** = a relação entre a produção na densidade populacional **P** e aquela obtida na ausência de nematóides;

m = a produção na densidade populacional na qual todo espaço disponível está ocupado pelos nematóides (= produção mínima);

Z = uma constante menor do que 1 (= a proporção das plantas não atacadas na densidade populacional **P** = 1);

P = a densidade populacional, a qual geralmente é ³ **T** (**Y** = 1 onde **P** é igual ou menor que **T**)

aquele número de nematóides capaz de causar danos à produção (sem considerar os aspectos econômicos) e o segundo, um valor percentual do risco de ocorrência de danos dependente de vários fatores, tais como o número de raças do nematóide, a virulência relativa, a cultura anterior, os fatores edáficos e a temperatura.

Muito interessante também é o trabalho desenvolvido por Kinloch (1982) ao concluir que, para cada J_2 de *M. incognita* presente em amostras de 10 cm³ de solo da planície costeira do estado da Flórida, EUA, coletadas no inverno, corresponde a uma redução de 5,31 Kg de sementes por hectare. Ao alterar-se, contudo, a época de amostragem, altera-se essa relação. No mesmo trabalho, o autor alertou, com muita pertinência, que qualquer tentativa para estabelecer-se uma previsão de (níveis de) danos, deve levar em consideração que a época de determinação da população de nematóides precisa ser compatível com o tempo necessário para uma adequada reação (tomada de decisão) do produtor.

4. Uma nova abordagem epidemiológica da previsão de danos

As informações contidas no item anterior permitem observar que na literatura nematológica já existe razoável número de trabalhos em que se objetivou correlacionar, nas mais diversas condições experimentais, os danos causados às plantas cultivadas com diferentes densidades populacionais de nematóides, visando, em última análise, estabelecer o nível populacional de dano. Com base nestes, vários modelos de previsão de danos foram criados, dentre os quais a equação de Seinhorst (1965) fornece o melhor exemplo.

No entanto, pelos motivos já discutidos acima, nem sempre as previsões obtidas conseguem expressar a realidade verificada em condições de campo. Isso não tem sido uma exclusividade da nematologia; durante algum tempo, os fitopatologistas - em especial os

epidemiologistas – têm se preocupado com a incerteza das relações entre a quantidade (ou intensidade) de doença e/ou do patógeno com os danos observados às culturas.

Segundo Waggoner & Berger (1987), a incerteza da relação entre a intensidade de doença e a produção da planta reside no fato de a doença, considerada isoladamente, apresentar impactos diversos sobre a produção em função da época de sua ocorrência na plantação, da ocorrência de desfolha causada pela própria doença, ou ainda por ignorar-se a área foliar sadia, fotossintetizante, verdadeiramente responsável pela produção.

Recentes trabalhos (Bergamin Filho et al., 1997; Bianchini et al., 1998) têm evidenciado que, para alguns patossistemas estudados, a produção (e, inversamente, as perdas na produção) correlaciona-se muito mais intensamente com as variáveis ligadas à manutenção da superfície fotossintetizante, tais como a duração da área foliar (LAD), o índice de área foliar (LAI) ou ainda a absorção da área foliar sadia (HAA), do que com aquelas que levam em consideração unicamente a doença, como a área sob a curva de progresso da doença (AUDPC).

O tamanho do sistema assimilatório de plantas, normalmente considerado em área das folhas (m^2), é um componente básico para a análise do crescimento, por ser diretamente relacionado com a produção. Este, pode ser expresso principalmente através do índice de área foliar (LAI) ou da duração da área foliar (LAD), que é uma medida da persistência da superfície assimilatória (Beadle, 1989).

Genericamente, a produção pode ser considerada uma função do produto entre a duração da área foliar e a taxa média de assimilação (o ganho líquido, em peso, por unidade de área foliar = ULR). Se a LAD e a ULR de uma cultura são conhecidas, então a produção final pode teoricamente ser predita (Hunt, 1987), de acordo com a seguinte equação:

Produção \approx LAD x URL

Sendo assim, condições ou situações - de natureza quer biológica quer ambiental - que interfiram na expressão máxima dos fatores da equação (LAD e URL), poderão ocasionar reduções na produção.

Nesse contexto, verifica-se que, se por um lado os danos causados por *Meloidogyne* spp. à cultura da soja, em termos de redução na produção, têm sido relativamente bem documentados, poucos são os trabalhos já realizados no sentido de elucidar a interferência e aferir o impacto do parasitismo por tais espécies nos diversos processos fisiológicos da cultura que pudessem explicar a ocorrência de tais danos.

De forma contrária ao observado com a taxa fotossintética foliar líquida, a área foliar fotossintetizante mostrou ser uma das variáveis que melhor correlaciona-se com a produção de soja parasitada por *M. javanica* (Asmus 2000; Sharma & Rodriguez C., 1982). Esse fato foi também descrito nas interações entre *M. incognita* e as culturas de tomateiro (Fortnum et al., 1991) ou de *Corchorus olitorius* (Balogum & Babatola, 1990). Assim, é possível que a inclusão de uma variável relacionada com o tamanho do sistema assimilatório ("DAI ou LAD") em modelos de previsão de danos que levem em consideração a fisiologia da planta doente possa ser utilizada no futuro. Sem dúvida, o fato de a soja ser uma planta anual não permitiria que o prognóstico obtido pelo uso dessa variável fosse utilizado como fator de tomada de decisão dentro do período de cultivo em que foi obtida. Mas o conceito, utilizando o patossistema soja x *M. javanica* como modelo, poderia ser expandido para outras culturas - principalmente as perenes - na tentativa de ser validado. Como tudo em ciência, o futuro se encarregará de trazer as respostas.

5. Bibliografia consultada

ANTONIO, H.; OLIVEIRA, M.C.N. de. Estimativa das perdas causadas por *Meloidogyne javanica* em lavoura de soja. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE NEMATOLOGIA, 13., 1989, Maceió. **Resumos...** [S.l]: Sociedade Brasileira de Nematologia; Sociedade dos Técnicos Açucareiros e Alcooleiros do Brasil, [1989] p.6.

APPEL, J.A.; LEWIS, S.A. Pathogenicity and reproduction of *Hoplolaimus columbus* and *Meloidogyne incognita* on 'Davis' soybean. **Journal of Nematology**, Lawrence, v.16, n.4, p.349-355, 1984.

ASMUS, G.L. **Relações entre a densidade populacional de *Meloidogyne javanica* e *Heterodera glycines* (Nemata: Tylenchoidea), a área foliar, a fotossíntese e os danos causados a variedades de soja.** 2000. 137f. Tese (Doutorado) - Escola Superior de Agricultura Luís de Queiroz, Universidade de São Paulo, Piracicaba.

BALOGUN, O.S.; BABATOLA, J.O. Pathogenicity of *Meloidogyne incognita* on *Corchorus olitorius*. **Nematologia Mediterranea**, Bari, v. 18, p. 23-25, 1990.

BALDWIN, J.G.; BARKER, K.R.; NELSON, L.A. Effects of *Meloidogyne incognita* on nitrogen fixation in soybean. **Journal of Nematology**, DeLeon Springs, v.11, n.2, p.156-161, 1979.

BARKER, K.R.; OLTHOF, T.H.A. Relationships between nematode population densities and crop responses. **Annual Reviews of Phytopathology**, Palo Alto, n.14, p.327-353, 1976.

BARKER, K.R.; SCHIMITT, D.P.; IMBRIANI, J.L. Nematode population dynamics with emphasis on determining damage potential to crops. In: BARKER, K.R.; CARTER, C.C.; SASSER, J.N. (Ed.) **An advanced treatise on *Meloidogyne*: methodology.** Raleigh: North Carolina State University, 1985. v.2, cap.10, p.135-148.

BEADLE, C.L. Análise do crescimento das plantas. In: COOMBS, J.; HALL, D.O. (Eds.) **Técnicas de bioprodutividade e fotossíntese**. Fortaleza: Editora Universidade Federal do Ceará, 1989. p. 51-59.

BERGAMIN FILHO, A. Avaliação de danos e perdas. In: BERGAMIN FILHO, A.; KIMATI, H.; AMORIM, L. (Eds.) **Manual de fitopatologia: princípios e conceitos**. São Paulo: Agronômica Ceres, 1995. v.1, cap. 33, p.672-690.

BERGAMIN FILHO, A.; AMORIM, L. **Doenças de plantas tropicais: epidemio-logia e controle econômico**. São Paulo: Agronômica Ceres, 1996. 299p.

BERGAMIN FILHO, A.; CARNEIRO, S.M.T.P.G.; GODOY, C.V.; AMORIM, L.; BERGER, R.D.; HAU, B. Angular leaf spot of *Phaseolus* beans: relationships between disease, healthy leaf area, and yield. **Phytopathology**, Saint Paul, v.87, n.5, p.506-515, 1997.

BERGAMIN FILHO, A.; LOPES, D.B.; AMORIM, L.; GODOY, C.V.; BERGER, R.D. Avaliação de danos causados por doenças de plantas. **RAAP**, Passo Fundo, n.3, p.133-184, 1995.

BHUBANANANDA, S.; PRASAD, J. Photosynthetic rate in rice as influenced by the root-knot nematode, *Meloidogyne graminicola*, infection. **Revue de Nématologie**, Bondy, v.12, n.4, p.431-432, 1989.

BIANCHINI, A.; MARUR, C.J.; BERGAMIN FILHO, A.; AMORIM, L.; SCHOLZ, M.B. Efeito do vírus do mosaico dourado do feijoeiro (BGMV) sobre parâmetros relacionados com a fotossíntese do feijoeiro. **Summa Phytopathologica**, Jaboticabal, v.24, n.3-4, p.204-210, 1998.

BIRD, A.F. Plant response to root-knot nematode. **Annual Reviews of Phytopathology**, Palo Alto, n.12, p.69-85, 1974.

CARNEIRO, R.G.; MAZZAFERA, P.; FERRAZ, L.C.C.B. Carbon partitioning in soybean infected with *Meloidogyne incognita* and *M. javanica*. **Journal of Nematology**, Hanover, v.31, n.3, p.348-355, 1999.

DROPKIN, V.H. **Introduction to plant nematology**. New York: John Wiley, 1980. 293p.

DROPKIN, V.H.; NELSON, P.E. The histopathology of root-knot nematode infections in soybeans. **Phytopathology**, Saint Paul, v.50, n.6, p.442-447, 1960.

DUNCAN, L.W.; FERRIS, H. Validation of a model for prediction of host damage by two nematode species. **Journal of Nematology**, DeLeon Springs, v.15, n.2, p.227-234, 1983.

EMBRAPA. Centro Nacional de Pesquisa de Soja. **Recomendações técnicas para a cultura da soja na região central do Brasil: 1996/1997**. Londrina: CNPSo, 1996. 164p. (EMBRAPA. CNPSo. Documentos, 96).

FERRIS, H. Nematode damage functions: the problems of experimental and sampling error. **Journal of Nematology**, Lawrence, v.16, n.1, p.1-9, 1984.

FERRIS, H.; TURNER, W.D.; DUNCAN, L.W. An algorithm for fitting seinhorst curves to the relationship between plant growth and preplant nematode densities. **Journal of Nematology**, DeLeon Springs, v.13, n.3, p.300-304, 1981.

FORTNUM, B.A.; KASPERBAUER, M.J.; HUNT, P.G.; GRIDGES, W.C. Biomass partitioning in tomato plants infected with *Meloidogyne incognita*. **Journal of Nematology**, Lawrence, v.23, n.3, p. 291-297, 1991.

HASEEB, A.; BUTOOL, F.; SHUKLA, P. K. Relationship between initial inoculum density of *Meloidogyne incognita* and growth, physiology and oil yield of *Ocimum kilimandscharicum*. **Nematologia Mediterranea**, Bari, v.26, n.1, p.19-22, 1998.

HASEEB, A.; SRIVASTAVA, N. K.; PANDEY, R. The influence of *Meloidogyne incognita* on growth, physiology, nutrient concentration and alkaloid yield of *Hyocymus niger*. **Nematologia Mediterranea**, Bari, v.18, n.2, p.127-129, 1990.

HUNT, R. **Plant growth analysis**. London: Edward Arnold Ltd, 1978. 67p.

HUSSEY, R.S.; WILLIAMSON, V.M. Physiological and molecular aspects of nema-tode parasitism. In: BARKER, K.R.; PEDERSON, G.A.; WINDHAM, G.L. (Eds.) **Plant and nematode interactions**. Madison, Wisconsin: American Society of Agronomy, 1998. cap.5, p.87-108.

KINLOCH, R.A. Response of soybean cultivars to nematicidal treatments of soil infested with *Meloidogyne incognita*. **Journal of Nematology**, Saint Paul, v.6, n.1, p.7-11, 1974.

KINLOCH, R.A. The relationship between soil populations of *Meloidogyne incognita* and yield reduction of soybean in the coastal plain. **Journal of Nematology**, DeLeon Springs, v.14, n.2, p.162-167, 1982.

KINLOCH, R.A. Soybean. In: BARKER, K.R.; PEDERSON, G.A.; WINDHAM, G.L. (Eds.) **Plant and nematode interactions**. Madison, Wisconsin: American Society of Agronomy, 1998. cap.15, p.317-333.

KOENNING, S.R.; OVERSTREET, C.; NOLING, J.W.; DONALD, P.A.; BECKER, J.O.; FORTNUM, B.A. Survey of crop losses in response to phytoparasitic nematodes in the United States for 1994. **Journal of Nematology**, Hanover, v.31, n.4(s), p.587-618, 1999.

KRUSBERG, L.R. Host response to nematode infection. **Annual Reviews of Phytopathology**, Palo Alto, n.1, p.219-240, 1963.

LEHMAN, P.S.; GOMES, J.E.; GONÇALVES J.C. Avaliação de perdas causadas por *Meloidogyne incognita* em soja. In: CONGRESSO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE FITOPATOLOGIA, 9., 1976, Campinas, **Resumos...** Campinas: [s.n.], 1976, p.19.

LORDELLO, L.G.E. **Nematóides das plantas cultivadas**. 6.ed. São Paulo: Nobel, 1981. 314p.

LOVEYS, B.R.; BIRD, A. The influence of nematodes on photosynthesis in tomato plants. **Physiological Plant Pathology**, London, n.3, p.525-529, 1973.

MEENA, M.L.; MISHRA, S.D. Pathogenic potentiality and extend of damage to soybean by root-knot nematode, *Meloidogyne incognita*. **Current Nematology**, v.4, n.1, p.1-6, 1993.

OOSTENBRINK, M. Quantitative aspects of plant-nematode relationships. **Indian Journal of Nematology**, New Delhi, n.1, p.68-74, 1971.

PEDROSA, E.M.R.; HUSSEY, R.S.; BOERMA, H.R. Response of resistant soybean introductions to *Meloidogyne arenaria* races 1 and 2. **Journal of Nematology**, Hanover, v.26, n.2, p.182-187, 1994.

PEDROSA, E.M.R.; HUSSEY, R.S.; BOERMA, H.R. Cellular responses of resistant and susceptible soybean genotypes infected with *Meloidogyne arenaria* races 1 and 2. **Journal of Nematology**, Hanover, v.28, n.2, p.225-232, 1996.

SEINHORST, J.W. The relation between nematode density and damage to plants. **Nematologica**, Leiden, n.11, p.137-154, 1965.

- SEINHORST, J.W. Dynamics of populations of plant parasitic nematodes. **Annual Review of Phytopathology**, Palo Alto, n.8, p.131-156, 1970.
- SEINHORST, J.W. The relationship between yield and square root of nematode density. **Nematologica**, Leiden, n.18, p.585-590, 1972.
- SEINHORST, J.W. The relation between nematode distribution in a field and loss in yield at different average nematode densities. **Nematologica**, Leiden, n.19, p.421-427, 1973.
- SHARMA, R.D.; RODRÍGUEZ C., L.H. Efeito da densidade de população inicial do nematóide *Meloidogyne javanica* sobre o desenvolvimento e rendimento da soja. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.17, n.3, p.469-477, 1982.
- SINCLAIR, J.B.; SHURTLEFF, M.C. **Compendium of soybean diseases**. St. Paul: APS, 1975. 69p.
- WAGGONER, P.E.; BERGER, R.D. Defoliation, disease and growth. **Phytopathology**, Saint Paul, v.77, n.3, p.393-398, 1987.
- WALLACE, H. R. The influence of root knot nematode, *Meloidogyne javanica*, on photosynthesis and on nutrient demand by roots of tomato plants. **Nematologica**, Leiden, v.20, p.27-33, 1974.
- WINDHAM, G.L.; BARKER, K.R. Spatial and temporal interactions of *Meloidogyne incognita* and soybean. **Journal of Nematology**, Hanover, v.25, n.4(s), p.738-745, 1993.
- WRATHER, J.A.; ANDERSON, T.R.; ARSYAD, D.M.; GAI, J.; PORTO-PUGLIA, A.; RAM, H.H.; YORINORI, J.T. Soybean disease loss estimates for the top 10 soybean producing countries in 1994. **Plant Disease**, Saint Paul, v.81, n.1, p.107-110, 1997.

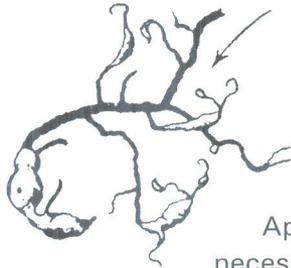
YORINORI, J.T. Riscos de surgimento de novas doenças na cultura da soja. In: CONGRESSO DE TECNOLOGIA E COMPETITIVIDADE DA SOJA NO MERCADO GLOBAL, 1., 2000, Cuiabá. **Anais...** Cuiabá: Fundação MT, 2000. p.165-169.

Relação Fonte-Dreno e Absorção e Transporte de Minerais em Plantas Infectadas por Nematóides

Rui Gomes Carneiro¹
Paulo Mazaffera²

1. Introdução

D'Emilie Aug. Göddt del.Rio de Janeiro, 1887.



Em plantas, fonte é definida fisiologicamente como o órgão ou tecido que além de suprir suas próprias demandas por carbono, também exporta para tecidos que não conseguem se “auto-sustentar”. Estes, normalmente tecidos novos, são denominados drenos.

Apenas durante a germinação, quando o embrião necessita das reservas armazenadas na semente para seu desenvolvimento, é que plantas possuem uma fase heterotrófica. A partir da formação de tecidos clorofilados, ou seja, formação do aparelho fotossintético nas folhas cotiledonares e verdadeiras, folhas e raízes passam a ser as fontes dos elementos que propiciarão o crescimento, florescimento e frutificação das plantas, fechando-se um ciclo reprodutivo. Folhas fornecerão carbono e raízes, água e minerais.

Em todas estas etapas existe uma série de transições fisiológicas, nas quais raízes e folhas passam por estágios de maior ou menor atividade. Raízes novas são mais ativas na absorção de nutrientes. Folhas novas

¹ Pesquisador, Instituto Agronômico do Paraná - IAPAR, Área Técnica de Proteção de Plantas, Caixa Postal 481, 86001-970, Londrina PR; e-mail rucar@pr.gov.br

² Professor titular, Unicamp, Instituto de Biologia, Departamento de Fisiologia Vegetal, 13083-970 Campinas, SP; email: pmazza@obelix.unicamp.br

dependem inicialmente da importação de nutrientes orgânicos de outras folhas para garantir pleno crescimento, sendo assim consideradas drenos metabólicos. Em seguida, tais folhas deixarão de ser drenos para serem fontes, e ao senescerem, dependendo da espécie, haverá remobilização de nutrientes, orgânicos e inorgânicos, principalmente os nitrogenados. Assim, estas transições de estádios fisiológicos tornam a abordagem dos processos metabólicos nelas envolvidos bastante complexa e, principalmente, de difícil interpretação. O grau de complexidade aumenta à medida que plantas são expostas a estresses, ataque de pragas e doenças etc.

Pelo tema deste livro, o presente capítulo aparentemente está fora do seu contexto. Isto ocorre porque muito pouco existe sobre a interação *Meloidogyne* x soja, que justifique um capítulo sobre os efeitos da infestação destes nematóides sobre os processos relacionados à fotossíntese e absorção de minerais em soja. Quando muito, algumas poucas páginas poderiam ser escritas com o que existe na literatura. Entretanto, dada a importância do assunto, optou-se por uma revisão mais ampla, incluindo diferentes plantas e nematóides. Com isto, o capítulo passa a ter dois objetivos: o primeiro, simplesmente dar informação sobre o que se tem publicado na literatura a respeito do assunto; o segundo, mostrar a carência de trabalhos e o quanto ainda existe para ser feito no que se relaciona ao tema absorção e transporte de nutrientes, e partição de carbono no sistema *Meloidogyne*-soja.

2. Fixação de CO₂ e partição de carbono em plantas infectadas por nematóides

Nas plantas, o carbono atmosférico é incorporado em compostos orgânicos através da fotossíntese. Pelos estômatos é que ocorre a troca de CO₂ entre folhas e atmosfera. Nas células, as enzimas ribulose bifsosfato carboxilase/oxigenase (em plantas C3 e C4) e

fosfoenolpiruvato carboxilase (em plantas C4) mediarão a incorporação do carbono do CO_2 em compostos orgânicos. Parte deste carbono poderá ser armazenada como amido nos cloroplastos, parte entrará diretamente no metabolismo celular e, ainda, uma terceira fração será transportada/translocada para sítios com alta atividade de crescimento. A translocação do carbono incorporado dá-se quase que exclusivamente através de sacarose, que é carregada nos elementos do floema através de carregadores específicos, permitindo uma grande concentração nas extremidades foliares destes vasos. Com isto, há atração de água, que então forçará ou criará um fluxo de seiva pelo floema. Na outra extremidade, a retirada da sacarose do floema é que determina a direção do fluxo. Assim, tecidos com alta atividade metabólica, que demandam carbono para formação de estruturas celulares, como um fruto em crescimento por exemplo, terão maior capacidade de direcionamento do que um tecido com baixa atividade, tal como uma raiz adulta. A isto denomina-se força do dreno. A sacarose levada até estes sítios ativos será descarregada no espaço intercelular (apoplasto), onde poderá ser absorvida diretamente pelas células ou desdobrada a glicose e frutose por invertases ligadas à parede celular, e estes açúcares redutores serão então absorvidos pela célula. Diferenças nas formas de descarregamento ocorrem entre plantas, podendo ser realizado também através de plasmodesmas.

Uma folha nova, em ativo crescimento, necessita de carbono para incorporar às novas estruturas celulares formadas, assim como da energia suprida pela quebra metabólica da glicose (respiração) para gerar energia (ATP), usada na síntese de vários compostos. Também, as estruturas formadas necessitarão de energia para a manutenção da maquinaria celular e de seu funcionamento. Logo, pode-se diferenciar a respiração de manutenção daquela de crescimento. Crescendo, a folha tem necessidade menor de carbono para síntese de estruturas e passa a ser autosuficiente com sua própria fotossíntese. Estas mudanças, ainda que óbvias, caracterizam uma intensa transição metabólica.

Com isto, doenças ou pragas que provocam dano foliar diminuem a incorporação de carbono, e sendo esta menor, comprometerá o crescimento de folhas novas. Doenças foliares causadas por vírus, bactérias e fungos podem ocasionar uma série de alterações na ultraestrutura celular, em particular ao cloroplasto, afetando os mecanismos que nele ocorrem e levando à queda da eficiência fotossintética, seja ela relacionada com o transporte de elétrons entre os fotossistemas e complexo de citocromos, ou com a reação de incorporação de carbono de CO_2 , via Rubisco (Goodman et al., 1986). Mesmo não colonizando totalmente o tecido atacado, patógenos foliares podem levar ou induzir à senescência precoce. Para a maioria das doenças foliares o crescimento dos patógenos se dá às custas da utilização de componentes celulares, principalmente nos casos onde ocorre destruição das células do hospedeiro. Em alguns casos existe o aparecimento de “ilhas verdes”, que são delimitações de áreas verdes ao redor do local pelo qual penetrou o patógeno. Nestas áreas há produção de citocininas, que diminuirão a taxa de proteólise, atrasando a senescência e mantendo o metabolismo normal do local a fim de suprir o patógeno de nutrientes orgânicos (Roitsch e Ehneß, 2000).

Esta relação direta de causa-efeito observada para doenças foliares, ou seja, ataque e restrição de área foliar, não é tão evidente assim no caso de nematóides de raízes, independente do tipo de estratégia de ataque à planta. Nematóides são supostos causar danos que comprometerão a absorção de água e nutrientes, e que como consequência, afetarão o crescimento de folhas. À medida que existe a destruição do sistema radicular, a área foliar passa a ser mais severamente comprometida. Isto, porém, depende em grande parte da intensidade de infecção.

Entretanto, deve-se lembrar que durante a colonização das raízes, pelo menos para nematóides sedentários, existe demanda de energia por parte do patógeno, para crescimento e reprodução. Para nematóides de galhas, que desenvolvem estruturas que servirão na captação de nutrientes da planta, existe claramente uma demanda por carbono

proveniente da planta. Neste sentido, e levando-se em conta a divisão espacial entre fonte e dreno, nematóides assumem característica de dreno, ou seja, há transporte de nutrientes orgânicos da parte aérea para um local distante, as raízes.

São vários os trabalhos publicados sobre o assunto, mas não especificamente sobre o processo de translocação em si, ou seja, a partição do carbono. A grande maioria trata dos efeitos do ataque de nematóides na fotossíntese e serão comentados em seguida.

Loveys & Bird (1973) avaliaram a taxa de fotossíntese em plântulas de tomate durante período de 22 dias após a infecção com 30.000 ou 50.000 juvenis de *Meloidogyne javanica* (Treub) Chitwood. Observaram decréscimo nas plantas infectadas quando comparadas com as não infectadas já aos dois dias após a inoculação, e esta resposta foi mantida nas determinações posteriores. Durante os estágios iniciais da infecção, constataram que o decréscimo era altamente significativo quando expresso com base na massa fresca, área foliar ou conteúdo total de clorofila.

Wallace (1974) inoculou plântulas de tomate com 0, 250, 500, 1.000 ou 2.000 juvenis de *M. javanica* com o objetivo de verificar o efeito do nematóide na fotossíntese e na distribuição de carbono na planta. Para o ensaio de fotossíntese, a inoculação foi realizada 27 dias após a germinação, e as medidas de fotossíntese foram feitas uma, duas e três semanas após a inoculação, sobre o mesmo conjunto de plantas. Para estudar a distribuição de carbono, conduziram-se dois experimentos: no primeiro as plantas foram inoculadas 34 dias após a germinação e, quatro semanas depois, forneceu-se $^{14}\text{CO}_2$ por 90 minutos, tendo sido avaliada a radioatividade nas raízes; no segundo experimento, a inoculação foi realizada 29 dias após a germinação, e 21 dias após a inoculação foi fornecida ^{14}C -glicose no pecíolo de uma folha. Realizou-se, então, a contagem de cintilação na parte aérea e nas raízes. Verificou-se que níveis de inóculo maiores que 250 juvenis causavam

diminuição na fotossíntese; concluiu-se, ainda, que os resultados não permitiam afirmar que as galhas e os nematóides formavam um dreno metabólico nas raízes capaz de afetar o crescimento da parte aérea.

Bird & Loveys (1975) inocularam feijão (*Vicia faba* L.) e tomate, em seis estágios de desenvolvimento, com 5.000 juvenis de *M. javanica*. Forneceram $^{14}\text{CO}_2$ por 30 minutos, mantendo depois as plantas em casa de vegetação por diferentes períodos (2 e 4 horas e 1 e 5 dias), após o que foram colhidas. A radioatividade foi determinada, então, em fêmeas do nematóide, em galhas inteiras com massas de ovos aderidas, em massas de ovos destacadas e em pedaços de raízes adjacentes a galhas, mas não infectados. Constataram que galhas e massas de ovos de plantas colhidas cinco dias após a exposição ao $^{14}\text{CO}_2$ continham cerca de seis vezes mais radioatividade que pedaços de raízes não infectados, e que a metade dessa atividade estava localizada nas massas de ovos. A taxa com que *M. javanica* incorporou radioatividade atingiu o pico aproximadamente quatro semanas após a infecção, ao tempo do início da oviposição, quando foi maior que em outras idades. Segundo os autores, uma razão para a menor incorporação em idades maiores que quatro semanas é que uma parte do carbono marcado está incorporada na massa de ovos, que muitas vezes fica exposta na superfície da raiz. Concluíram, ainda, que o nematóide atuara como um dreno metabólico de fotoassimilados e que tal capacidade de atuar como dreno variara consideravelmente em função da idade fisiológica do parasito.

McClure (1977) inoculou plântulas de tomate com 5.000 juvenis de *Meloidogyne incognita* (Kofoid & White) Chitwood cinco semanas após a sementeira, e quatro semanas após a inoculação forneceu $^{14}\text{CO}_2$ às plantas. As plantas marcadas foram colhidas cinco dias após a exposição e suas raízes submetidas a auto-radiografias. Constatou-se maior radioatividade nos locais de infecção (galhas). Auto-radiografias de galhas seccionadas mostraram que pouca radioatividade estava associada a células corticais hiperplásticas e que as células do cenócito

estavam pouco marcadas. Entretanto, as fêmeas maduras e seus ovos estavam intensamente marcados. Concluiu-se que os cenócitos eram formas de células de transferência e que os nematóides atuavam como drenos metabólicos.

Singh et al. (1978) inocularam plantas de berinjela com 1.000 juvenis de *M. incognita* e observaram decréscimos nos conteúdos de amido e de açúcares redutores em raízes de plantas infectadas, em relação às raízes de plantas não infectadas.

Meon et al. (1978), trabalhando com o patossistema tomate x *M. javanica*, constataram que em plantas infectadas havia mais prolina nas raízes que na parte aérea, bem como nos ovos, massa de ovos e galhas que em partes não infectadas das raízes, concluindo que energia e nutrientes orgânicos eram requeridos da planta para suportar o desenvolvimento e a reprodução do patógeno.

Nasr et al. (1980) estudaram os efeitos de *M. javanica* e *M. incognita* sobre os teores de carboidratos em amendoeira e pessegueiro; verificaram que a concentração de carboidratos em pessegueiro não fora afetada pelos nematóides, mas que na amendoeira *M. incognita* causara significativa redução nas raízes e folhas, enquanto *M. javanica* causara redução apenas nas raízes.

Freire & Bridge (1985) estudaram alterações bioquímicas em raízes e seiva de pimenta-do-reino causadas por *M. incognita*. Verificaram, entre outras alterações, que plantas infectadas apresentaram baixas concentrações de sacarose, frutose e glicose em extratos radiculares, enquanto na seiva a concentração de frutose apresentou aumento de 8% e a de glicose apresentou redução de 80%, quando comparadas à seiva de plantas sadias.

Hamid et al. (1985) estudaram a partição de carboidratos em laranjeiras infectadas com *Tylenchulus semipenetrans* Cobb, comparando com plantas tratadas com Oxamil, tomadas como controles. Estas

produziram brotamentos radiculares típicos de plantas saudáveis, com crescimento líquido da biomassa das raízes, o que não se verificou nas plantas infectadas. Também produziram mais brotações, maior desenvolvimento dos brotos da parte aérea e maior número médio de folhas que plantas não tratadas. Medidas do nível de glicose, sacarose e amido disponíveis mostraram que árvores infectadas estavam deficientes em carboidratos. Os autores concluíram que repetidas emissões de raízes, a cada ano, mal sucedidas devido ao parasitismo dos nematóides, tenha sido um fator chave para a depleção de carboidratos nas plantas infectadas.

No patossistema soja x *Heterodera glycines* Ichinohe, Poskuta et al. (1986) estudaram, em associações compatíveis e incompatíveis, o efeito da infecção sobre a fotossíntese e a respiração das plantas. Os autores constataram redução de crescimento das plantas infectadas diretamente relacionado com a redução da fotossíntese por unidade de área foliar, redução de área foliar e alterações na partição de matéria seca. Entretanto, parâmetros cinéticos "in vivo" da ribulose bifosfato carboxilase (Rubisco) não foram afetados, sugerindo que as trocas de CO₂ não haviam sido afetadas. Verificaram, também, aumento na respiração das raízes nas interações compatíveis e incompatíveis, sendo maior o aumento nas compatíveis.

As taxas de consumo de energia (alimento) de *M. incognita* em cultivares altamente suscetível e moderadamente resistente de *Vitis vinifera* L. foram calculadas por Melakeberhan & Ferris (1988). Para o desenvolvimento do corpo de uma fêmea do nematóide até a fase adulta, houve uma demanda de 0,535 caloria na cultivar suscetível e de 0,486 caloria na cultivar resistente. Ao final do período reprodutivo, a demanda total de calorias/fêmea foi de 1,176 calorias na cultivar suscetível, e de 0,834 caloria na cultivar resistente. Os autores concluíram que, se cada nematóide consome aproximadamente uma caloria produzida pela planta, podem causar significativo impacto sobre a produtividade do hospedeiro. Trabalhando com o mesmo

patossistema e com as mesmas cultivares, Melakeberhan et al. (1990) compararam os efeitos de *M. incognita* sobre o crescimento e as concentrações de açúcares redutores e não redutores no hospedeiro. O nematóide demandou 10% e 15% da energia assimilada, respectivamente, pelas cultivares suscetível e resistente. Os resultados sugeriram que a cultivar resistente poderia estar utilizando mais energia para reduzir a atividade do nematóide. Nas raízes, o nematóide não afetou a concentração de açúcares redutores, mas a de não redutores aumentou na cultivar suscetível e diminuiu na resistente. Segundo os autores, isso indica que houve maior translocação de fotoassimilados para os locais de alimentação na cultivar suscetível que na resistente.

Schans (1991) estudou o efeito de *Globodera pallida* (Stone) Behrens sobre a fotossíntese de plantas de batata. Para tanto, desenvolveu dois experimentos: um usando a cultivar suscetível Irene e densidades do nematóide de zero e 15 juvenis por grama de solo (0 e 60.000 juvenis/planta); e outro utilizando a cultivar resistente Darwina e densidades do nematóide de zero e 65 juvenis por grama de solo (0 e 260.000 juvenis/planta). Observou redução de fotossíntese três dias após a infecção, da ordem de 43% e 28% nas cultivares resistente e suscetível, respectivamente. Segundo o autor, o mecanismo de resistência de 'Darwina' não preveniu o efeito do nematóide e essa cultivar acabou sofrendo mais danos que a suscetível.

Utilizando o corante fluorescente carboxifluoresceína, Dorhout et al. (1993) estudaram o transporte via floema em raízes de tomate infectadas com *M. incognita*. Após aplicação nas folhas, o corante moveu-se via floema até as raízes. Em raízes infectadas intactas, o corante acumulou nas galhas. No sítio de infecção, acumulou no interior das células gigantes induzidas pelo nematóide. Os autores sugeriram a existência de um caminho simplástico entre o floema e as células gigantes. Conclusão semelhante foi obtida Böckenhoff et al. (1996), que verificaram, utilizando sondas radioativas e fluorescentes, que os sincícios causados por *Heterodera schachtii* Schmidt em

Arabidopsis thaliana L. funcionavam como células de transferência, e o nematóide atuava como significativo dreno metabólico.

Koenning & Barker (1995) inocularam soja, crescendo em diferentes tipos de solo e sob diferentes formas de irrigação, com níveis de 80.000 a 350.000 juvenis de *H. glycines*. Em todos os níveis, a variação da fotossíntese foi muito pequena quando comparada com o controle. Segundo os autores, apenas parte da redução na produção de grãos poderia ser atribuída à restrição da fotossíntese causada pelo nematóide.

Anwar (1995) estudou o efeito de *M. incognita* e outros nematóides na partição de carboidratos entre raízes e parte aérea de tomate suscetível, e seu impacto sobre a produtividade. Após a inoculação com 1.000 juvenis infectivos por planta, área foliar, comprimento das raízes e conteúdos de amido, glicose e sacarose nas folhas e raízes foram medidos semanalmente até o 49º dia. Plantas infectadas apresentaram menor desenvolvimento radicular, redução progressiva na expansão da área foliar com a duração da infecção e redução nos conteúdos de glicose, amido e sacarose nas folhas e nas raízes.

Carneiro et al. (2000) forneceram $^{14}\text{CO}_2$ a plantas de soja com 30 dias de idade, que haviam sido infectadas com 0, 3.000, 9.000 ou 27.000 ovos de *M. incognita* raça 3 ou *M. javanica*. Após foram feitas várias avaliações nas raízes e folhas. Para ambos nematóides observou-se aumento da radioatividade nas raízes com o aumento do inóculo, que também correlacionou-se positivamente com o aumento da massa fresca do sistema radicular, provavelmente devido à formação de galhas. Por outro lado, maior radioatividade correlacionou-se negativamente com massa fresca da parte aérea. Também, de modo geral notou-se que a radioatividade específica (radioatividade por mol) de sacarose e açúcares redutores (glicose e frutose) nas raízes era maior no nível maior de inóculo, o que contrastava com o fato de não haver alteração no nível endógeno destes açúcares. Os autores

concluíram que nematóides definitivamente são drenos metabólicos, da mesma forma que alteram significativamente o padrão de distribuição de carbono. A diminuição observada na área foliar e o aumento da radioatividade nas raízes mostra que talvez muitos dos dados sobre fotossíntese podem ter sido influenciados não só pelo nível de infecção, como também pelo número de ciclos reprodutivos. No caso estudado, o período esperado para o fornecimento de $^{14}\text{CO}_2$ permitiria apenas um ciclo do nematóide. Na re-infecção, o comprometimento ou alteração da fotossíntese poderia ser reflexo não só do nematóide, mas também de alterações nas raízes, de tal forma que, por exemplo, o fornecimento de água já passaria a ser um fator decisivo.

Abrão e Mazzafera (2001) observaram que a variedade IAC-20 de algodão, tida como moderadamente resistente ao ataque de *M. incognita*, apresentou grande incremento da fotossíntese, maior até do que Acala, uma variedade suscetível, mas não teve alterada a massa seca de raízes. Os autores discutiram que este aumento poderia estar relacionado ao gasto energético da planta no desencadeamento dos mecanismos de resistência. Melakeberhan & Ferris (1988) observaram que os poucos nematóides (*M. incognita*) que se estabeleceram nas raízes de uma cultivar de uva moderadamente resistente desenvolveram-se tão bem quanto na cultivar suscetível. Isto levou estes autores a especular em estudo posterior (Melakeberhan et al., 1990) que cultivares resistentes e suscetíveis poderiam consumir sua energia diferentemente, ou para defender-se contra a infecção e reprodução do nematóide ou para reparar os danos causados pela infecção. Concluiu-se que a energia consumida por nematóides representa grande parte da energia consumida pela planta, tanto na cultivar de uva tolerante, como na suscetível, havendo gasto considerável de energia na cultivar tolerante, e que isto seria para o processo de defesa e reparo.

No estudo de Abrão e Mazzafera (2001) também notou-se que o aumento de fotossíntese na cultivar tolerante era concordante com o

aumento da atividade da redutase do nitrato e de clorofila, sendo justificada esta relação pelo fato de que para a incorporação de nitrogênio em aminoácido existe a dependência da disponibilidade de estruturas de carbono (açúcares produzidos na fotossíntese).

Vários trabalhos citam redução da fotossíntese após a inoculação com grande número de nematóides. Isto foi observado por Loveys & Bird (1973) em tomateiros infectados com 30.000 a 50.000 J2 de *M. javanica*. Schans (1991) inoculou duas cultivares de batata, uma suscetível e outra resistente, com 60.000 e 260.000 J2 de *G. pallida*, respectivamente, e observou redução da fotossíntese líquida em ambas cultivares em apenas três dias após a inoculação. Koenning & Barker (1995) inocularam soja com inóculos variando de 80.000 a 350.000 J2 de *H. glycines*, sob diferentes condições de cultivo, verificando que a variação da fotossíntese foi muito pequena. Segundo esses autores, só parte da redução na produção de grãos poderia ser atribuída à restrição da fotossíntese causada pelo nematóide. Por outro lado, utilizando doses bem menores de inóculo (2.000 a 4.000 J2), outros autores também observaram redução de fotossíntese, clorofila ou atividade da redutase de nitrato (Wallace, 1974, Melakeberham et al., 1985a, Haseeb et al., 1990).

Portanto, concluímos que estas variações são reflexo da época de avaliação, da quantidade de inóculo, da espécie de nematóide e do grau de suscetibilidade das plantas estudadas, sem considerar ainda as condições em que as plantas foram cultivadas. Entretanto, alguns dos trabalhos citados mostram claramente que nematóides consomem grande quantidade de energia, drenando substratos orgânicos das folhas e estabelecendo uma competição com a demanda de carbono para o crescimento da parte aérea.

3. Absorção de nutrientes por plantas infectadas por nematóides

Doenças provocadas por patógenos que atacam o sistema radicular e causam estresse hídrico invariavelmente causam também sintomas de deficiências minerais. Entretanto, devem ser feitas distinções entre as que destroem o sistema radicular daquelas que por colonizar os vasos do xilema, interrompem o fluxo de água do solo para as folhas. No primeiro caso, o que ocorre é a diminuição da área de captação, havendo também dano celular devido ao rompimento de células.

Os danos causados por nematóides nas raízes variam em função de como o parasito coloniza e se alimenta das células dos hospedeiros. Endoparasitos migradores, como os do gênero *Pratylenchus*, apesar de não se estabelecerem em um só local da raiz, nem desenvolverem um sítio de alimentação, permanecem a maior parte do seu ciclo no interior da raiz, onde migram e se alimentam de células. Assim, há dano direto na planta. Os sedentários alojam-se nas raízes, formam sítios especializados de alimentação. Esta diferença tem implicações diretas na absorção de água e, conseqüentemente, de nutrientes do solo. Em uma primeira instância, poderíamos dizer que nematóides migradores tem ação direta na redução da absorção de água e nutrientes por causarem a diminuição da superfície de raízes. Nematóides sedentários também causarão isto, mas não de modo direto. Apesar de que após várias gerações o sistema radicular de plantas infectadas com estes nematóides também terão seu crescimento afetado, o que se estabelece de fato é o comprometimento do crescimento, sem haver destruição direta dos tecidos das raízes. A partir do momento em que a colonização é intensa, microrganismos oportunistas, causadores de infecções secundárias, é que se tornarão os principais responsáveis pela deterioração das raízes.

Minerais dissolvidos na solução do solo migram até as raízes por difusão ou por fluxo de massa. O processo de difusão obedece um gradiente de concentração, enquanto que o fluxo de massa seria

resultado da “corrente” da solução do solo em direção às raízes, gerada pela transpiração, ou seja pela absorção de água pelas raízes. O fluxo de massa tem sido considerado como a principal maneira pela qual raízes tem acesso aos íons dissolvidos na solução do solo (Marschner, 1986). Entretanto, existem fortes indicações de que, comparativamente à difusão, o fluxo de massa afetaria somente a disponibilidade de P, e ainda assim, a contribuição seria menor do que 10% para o P absorvido (Robinson, 1986). Ainda, resultados recentes discutem se realmente a transpiração é necessária para a translocação de nutrientes a longa distância dentro das plantas (Tanner e Beevers, 2001). Plantas crescendo em sistema de hidroponia foram expostas à solução nutritiva somente na ausência de luz, quando a transpiração era quase nula (3% das taxas observadas nas plantas controle, que recebiam nutrientes durante o dia e noite). Análises químicas de alguns nutrientes em várias partes das plantas mostraram pequenas diferenças entre plantas controle e tratadas, assim como crescimento em termos de acúmulo de massa seca não foi estatisticamente diferente. Logo, se assumirmos que uma das consequências do ataque de nematóides a plantas é a redução do volume de raízes, a princípio os efeitos danosos seriam mais sentidos em plantas infectadas por nematóides migradores, pelo menos nas primeiras gerações do parasito. Mas o mais importante é que se a chegada de nutrientes às raízes depende do volume de raízes e muito pouco do fluxo de massa gerado pela transpiração, e isto afetaria igualmente todos os nutrientes do solo, porque existem diferenças de concentração entre os diferentes nutrientes em folhas de plantas infectadas por nematóides? Relativo às plantas controle, estas diferenças são para mais ou menos, ou seja, alguns nutrientes acumulam em quantidades maiores que outros, havendo grande variação em função das espécies de plantas e nematóides. Assim, é muito provável que o ataque de nematóides deva gerar uma série de estresses nas plantas, afetando o modo como os nutrientes são absorvidos.

São vários os estudos sobre a interferência de nematóides na absorção de nutrientes por plantas. No geral, determinaram-se os níveis foliares de nutrientes em plantas infectadas. A seguir, são descritos brevemente vários destes trabalhos, principalmente envolvendo *Meloidogyne*.

Já em 1903, Wilfarth & Wimmer, citados por Hunter (1958), verificaram que em beterraba infectada com nematóides ocorriam menores teores de N, K, Na, Ca e Mg, concluindo que a presença dos parasitos empobrecia as plantas em tais nutrientes.

Wilfarth et al. (1908), citados por Dropkin & King (1956), constataram redução na concentração de K em raízes de beterraba infectadas com *H. schachtii* e concluíram que esse nematóide causava decréscimo de produção por remover grandes quantidades dos principais nutrientes da planta.

Kruger (1925) e Neuworth (1930), citados por Hunter (1958), estudaram os efeitos do parasitismo de *H. schachtii* em beterraba e concluíram que o nematóide não prejudicava a capacidade de absorção do sistema radicular das plantas, mas que as raízes de beterraba eram privadas de parte dos nutrientes que deveriam receber.

O efeito de *Heterodera marioni* (atualmente *Meloidogyne* spp) na nutrição nitrogenada do abacaxi foi estudado por Magistad & Oliveira (1934), sendo constatado que o N total absorvido por plantas infectadas era 40% a 50% menos que o absorvido por plantas não infectadas e que a massa seca total da planta também sofria redução.

Paris & Jehle (1943) constataram que plantas de "lima bean" (*Phaseolus lunatus* L.) severamente infectadas com nematóides de galhas mostravam-se deficientes em P, embora o solo tivesse quantidades suficientes desse nutriente para proporcionar desenvolvimento normal às plantas.

Oteifa (1955) demonstrou que plantas de “lima bean” infectadas com nematóides de galhas continham menores quantidades de K, Ca, Mg, N, e P que plantas não infectadas.

Com o objetivo de avaliar o grau de competição por P entre nematóides e planta hospedeira, Dropkin & King (1956) forneceram $H_3^{32}PO_4$ a tomateiros infectados com *M. incognita* ou com *Heterodera rostochiensis* [hoje *Globodera rostochiensis* (Wollenweber) Behrens]. Acompanharam, então, a incorporação de radioatividade nos vários estádios de desenvolvimento, de juvenil infectivo a fêmea madura, e em segmentos de raízes com galhas, sem galhas e de plantas-testemunha não inoculadas. Observaram aumento de radioatividade à medida que os nematóides se desenvolviam, com maior acúmulo em fêmeas. Nas raízes, avaliadas 25 dias após a inoculação, segmentos sem galha e raízes de plantas-controle apresentaram mais P do que segmentos com galha. Concluíram que a infecção em uma parte do sistema radicular não prejudicava a capacidade de raízes não infectadas da mesma planta de absorverem P e que a condição patológica da planta infectada não era causada pelo desvio de P pelo parasito, que não significava mais que 10% do P total do hospedeiro.

Hunter (1958) estudou a absorção e translocação de P, N, Ca e outros nutrientes em plantas de tomate infectadas por *Meloidogyne incognita acrita* Chitwood & Oteifa (aproximadamente com 0%, 25%, 50% ou 90% de infecção do sistema radicular). O autor utilizou diferentes diluições da solução nutritiva de Hoagland (1/4 da normal, 1/2 da normal, normal e 2 vezes a normal) por 35 dias. Então, foi fornecido P radioativo na forma de $H_3^{32}PO_4$ por 4 horas, para determinar a taxa de absorção e translocação desse nutriente em um curto período de tempo. Em seguida, as plantas foram colhidas e as análises processadas. Verificou-se que plantas mais severamente infectadas apresentaram maiores massas secas, tanto para parte aérea quanto para raízes. Apesar de não ter verificado diferenças significativas no teor total de P na parte aérea das plantas, observou que raízes de

plantas infectadas tinham significativamente mais P que raízes de plantas não infectadas, embora não tivessem ocorrido diferenças significativas entre os teores de P nas raízes das plantas com diferentes graus de infecção. Quanto ao ^{32}P , houve grande redução na absorção pelas plantas infectadas, nas duas concentrações menores de nutrientes, com baixo ou nenhum efeito nas soluções mais concentradas. Observou, ainda, que o nível de infecção não havia causado diferença significativa na radioatividade específica da parte aérea, concluindo que, uma vez absorvido, não haveria restrições para o transporte do P para a parte aérea. Não observou nenhuma diferença significativa na porcentagem de N na parte aérea devido à infecção pelo nematóide, mas houve diferença altamente significativa nas raízes, com as raízes infectadas contendo as maiores porcentagens desse nutriente. Para o Ca, não foram observadas diferenças nos teores entre plantas infectadas e não infectadas, tanto nas raízes como na parte aérea.

Oteifa & Elgindi (1962) estudaram o desenvolvimento e a taxa de absorção de ^{32}P de plantas de tomate infectadas com *M. javanica* por diferentes períodos. Observaram que, em plantas com um mês de infecção, ocorria aumento da massa seca do sistema radicular, com emissão de muitas raízes novas, e que 2 e 3 meses após a infecção ocorria redução da massa seca. Observaram, também, que após todos os períodos estudados, havia redução da massa seca da parte aérea. Quanto ao ^{32}P , verificaram que em plantas infectadas havia acúmulo de P nas raízes, que a quantidade acumulada aumentava com o aumento do período de infecção, e que quantidades limitadas eram transportadas para órgãos vegetativos. Embora o P total das plantas tivesse aumentado após um mês de infecção quando comparado com plantas não inoculadas, nos períodos maiores ocorria o inverso. Os autores concluíram que, nos estágios iniciais de infecção por nematóides, há um estímulo para a planta produzir novas raízes, o que aumenta a superfície de absorção de nutrientes. Nos estágios posteriores, as raízes

novas também são infectadas, o que leva à formação de muitas galhas no sistema radicular. Como havia acúmulo de P nas galhas, ocorria progressivo aumento de P nas raízes com maior duração da infecção, e menor translocação para a parte aérea.

Shafiee & Jenkins (1963) observaram que plantas de pimentão inoculadas com *M. incognita acrita* acumularam, nas raízes, mais N e P e menos Ca, enquanto nas folhas não houve diferença para esses elementos.

Jenkins & Malek (1966) determinaram o efeito de *Meloidogyne hapla* Chitwood sobre a nutrição de plantas de ervilhaca. Constataram que, 90 dias após a inoculação, ocorreria, nas raízes, acúmulo de N e redução de Ca e P; na parte aérea, verificaram redução de Ca e P e nenhuma alteração significativa de N.

Com o objetivo de esclarecer o que causa maior concentração de minerais em raízes infectadas por nematóides, Bergeson (1966) inoculou plântulas de tomate com diferentes níveis populacionais de *M. incognita*. Desenvolveu experimentos em três condições de fertilidade e conduziu as plantas por três diferentes períodos após a inoculação, avaliando no final os teores de Ca, N, P e outros minerais nas folhas e nas raízes. Para o Ca os valores obtidos foram inconsistentes, e o autor não os considerou. Não foram observadas diferenças significativas entre as concentrações dos minerais nas folhas nos diferentes tratamentos. Constatou teores significativamente mais elevados de N e P nos sistemas radiculares infectados que nos não infectados, mas não em todos os experimentos. Concluiu que esse acúmulo seria devido mais a um distúrbio metabólico, que levaria à mobilização dos nutrientes para o sítio de infecção, que a uma dificuldade de translocação nas raízes infectadas.

Na interação entre cafeeiro arábico e *Meloidogyne exigua* Goeldi, os resultados do efeito do parasito sobre a absorção e translocação de nutrientes são contraditórios. Macedo et al. (1974) não verificaram

alterações nos teores de N, P, Ca, K, Mg, Cu, Fe e Mn nas folhas de plantas inoculadas. Santos et al. (1981) obtiveram redução de Ca e de N e teores inalterados de P, K e Mg em plantas inoculadas, não observando acúmulo de nenhum desses nutrientes nas raízes. Boneti et al. (1982) constataram menores absorções de Zn, Cu, Fe, Mn e B em plantas inoculadas, e, finalmente, Gonçalves et al. (1995) observaram que folhas de plantas inoculadas não apresentaram alterações nos teores de N, Ca e Cu, mas apresentaram redução para P, Mg, Fe, Mn e B, e aumento para K e Zn.

No patossistema aveia - *Heterodera avenae* Wollenweber, verificou-se que a presença do nematóide não impediu a absorção ou o transporte de K e P (Price et al., 1982), mas aumentou a absorção de Ca e sua translocação em 11 vezes (Price & Sanderson, 1984).

Melakeberhan et al. (1985b) inocularam plântulas de feijão com diferentes níveis populacionais de *M. incognita* com o objetivo de determinar o efeito da infecção no crescimento e na fisiologia do feijoeiro. As determinações foram feitas três semanas após a inoculação e os autores constataram aumentos significativos do conteúdo de N e da concentração de Ca na parte aérea com o incremento do nível de inóculo. Ainda na interação feijão - *M. incognita*, verificou-se que a infecção pelo nematóide pode causar redução do teor de N total da planta e das raízes, sem alterar o da parte aérea (Melakeberhan et al., 1985a); observou-se, ainda, incremento da porcentagem de N na parte aérea e nas raízes (Melakeberhan et al., 1987).

Patel et al. (1986) inocularam plantas de fumo com *Rotylenchulus reniformis* Linford & Oliveira com o objetivo de estudar os efeitos do parasito sobre a germinação de sementes e sobre o desenvolvimento das plântulas. Observaram redução da germinação e que plantas inoculadas absorveram menos N, P e Ca que plantas não inoculadas.

Fatemy & Evans (1986), trabalhando com a interação batata - *G. rostochiensis*, verificaram que plantas parasitadas pelo nematóide absorviam menos P, K, Mg e Na. Para plantas de batata parasitadas por *G. pallida*, Been & Schomaker (1986) observaram redução nos teores de N, P e K e aumento no teor de Ca nas hastes. Nesse mesmo patossistema, De Ruijter & Haverkost (1999) constataram que o nematóide reduziu significativamente a absorção de P e K por unidade de comprimento de raiz, e que o efeito sobre a concentração de nutrientes nas folhas mudava com o tempo após a infecção pelo nematóide.

Blevins et al. (1995) estudaram os efeitos de diferentes níveis de inóculo de *H. glycines* sobre a nutrição de plantas de soja e a quantidade de nutrientes nos cistos isolados das raízes. Após 35 dias da inoculação, verificaram aumento nos teores de Ca e P nas raízes infectadas e aumento de Ca nas folhas dessas plantas; embora a absorção de Ca tenha aumentado por unidade de volume de raízes, a translocação não foi alterada pelo nematóide. Os autores verificaram grandes quantidades de Ca e P nos cistos retirados dessas raízes.

Recentemente Carneiro et al. (2001a) utilizaram um sistema de raízes divididas, no qual os nematóides (*M. incognita* raça 3 e *M. javanica*) ficaram restritos à parte superior do sistema radicular de plantas de soja. Para isto, o fundo do vaso foi retirado e colocada uma tela de sombrite, permitindo a passagem da raiz principal. Assim que ela emergiu na base do vaso, teve sua ponta cortada para quebra da dominância e estimulando a formação de raízes secundárias. Este vaso foi colocado sobre outro que continha água e permitia o crescimento das raízes secundárias. A água era substituída todo dia. No vaso superior fez-se a inoculação com nematóides. Após 40 dias da inoculação ^{15}N , ^{32}P e ^{45}Ca foram fornecidos, colocando-se as respectivas preparações no vaso inferior. Após 5 (^{32}P) a 24h (^{15}N e ^{45}Ca) do fornecimento, as plantas foram coletadas e determinou-se a radioatividade (^{32}P e ^{45}Ca) e a abundância (^{15}N) dos nutrientes nas raízes e folhas, assim como

fizeram-se análises dos níveis endógenos. Uma vez que o fornecimento deu-se após 40 dias da inoculação com nematóides, provavelmente houve tempo suficiente para que os nematóides completassem um ciclo de vida nas condições de temperatura em que as plantas foram cultivadas. Os autores discutem os resultados partindo do pressuposto que os dados de radioatividade e abundância representam um “retrato” do momento de infecção, enquanto que os dados de teores endógenos refletem a influência durante todo o processo infectivo. E de fato isto ocorreu, pois foram observados fortes contrastes entre os dois tipos de dados. Carneiro et al. (2001a) mostraram que nematóides interferem com a translocação apenas para alguns elementos, e para outros interferem na absorção em si. Um dado não menos importante é o fato de que sendo a infecção na parte superior do sistema radicular e o fornecimento de nutrientes marcados na inferior, a menor absorção do nutriente é indicativo de que o nematóide afeta o processo de absorção, talvez em decorrência de algum tipo de estresse imposto à planta. Com isto, o trabalho destes autores levanta questionamentos sobre a validade de muitos dados anteriores publicados sobre os níveis endógenos de nutrientes nas raízes e nas folhas, e as discussões sobre nematóides afetarem absorção e translocação de nutrientes em plantas infectadas.

Apesar de não se tratar de um nutriente inorgânico, aminoácidos também são importantes transportadores do N absorvido. O NO_3 absorvido pode ser transportado pelo xilema até as folhas, onde será convertido a aminoácidos, ou isto pode ocorrer mesmo nas raízes. A incorporação em aminoácidos se dá via um sistema enzimático que envolve as enzimas redutase do nitrato, redutase do nitrito, glutamina sintetase e glutamato sintase. O primeiro aminoácido formado é a glutamina. Ela, asparagina e os ácidos aspártico e glutâmico são normalmente encontrados na seiva do xilema de várias plantas.

Em plantas que nodulam, tal como a soja, o N atmosférico é incorporado em glutamina nos nódulos formados pela infecção com

Rhizobium. O N de glutamina tem dois caminhos a seguir até chegar na parte aérea. O primeiro se dá através da biossíntese de asparagina pela incorporação do N de glutamina em ácido aspártico, sendo a reação catalisada por asparagina sintetase. Asparagina será então transportada no xilema. A segunda alternativa é a formação de ureídeos, principalmente alantoína e ácido alantóico. Através de vários passos metabólicos, o N de glutamina é transferido para serina, glicina, ácido aspártico e então em purinas, que migram para o peroxissomo de células não infectadas por *Rhizobium*. Lá, xantina, ácido úrico, alantoína e ácido alantóico são formados. Os ureídeos deixarão estas células e serão transportados via xilema para as folhas, onde serão desdobrados e repassarão o N para a biossíntese de aminoácidos. Em algumas leguminosas, tal como feijão e soja, ureídeos representam 80% do nitrogênio transportado no xilema (Lea et al., 1990; Schubert & Boland, 1990; Vance, 1990).

Vários trabalhos mostraram que nematóides induzem alterações morfológicas em nódulos de *Rhizobium* (Baldwin et al., 1979; Ko et al., 1991), assim como seu efeito sobre a diminuição da fixação de N nos nódulos (Balasubramanian, 1971; Robinson, 1961), levando a sintomas de deficiência (Barker & McGawley, 1998). Porém, parece haver variação dependente da planta e do nematóide e do modo de colonização (Hussey & Barker, 1976), uma vez que até estímulo a fixação tem sido observado (Baldwin et al., 1979).

Não se sabe o porque das alterações nas taxas de fixação de N em nódulos de *Rhizobium*. Estas alterações poderiam ser devido, por exemplo, a alterações na biossíntese de leghemoglobina, proteína responsável pelo controle do nível de O₂ no nódulo, tal como observado com *H. glycyines* (Huang & Barker, 1983). Nesta linha, o estudo mais completo foi feito por Lynd & Ansman (1989), que usaram microplots instalados no campo para estudar o efeito de nematóides na nodulação de siratro [*Macroptilium atropurpureum* (DC) Urb.]. O solo estudado mostrava grandes populações de *Meloidogyne arenaria* (Neal)

Chitwood, *M. hapla*, *M. incognita acrita* e *M. javanica*. Curiosamente, plantas nodulando e infectadas por nematóides apresentaram maior desenvolvimento de parte aérea, massa de raízes, maior atividade de nitrogenase nos nódulos e a produção não foi significativamente afetada. Apesar da atividade de redutase de nitrato ter sido maior em nódulos infectados, as enzimas glutamato desidrogenase, aspartato aminotransferase, glutamina sintetase e glutamato sintase, todas relacionadas com o metabolismo de aminoácidos, não mostraram alterações de atividade. Por outro lado, uricase, alantoinase, alantoato ureidoglicolato, malato sintetase e isocitrato glioxilato sintetase, envolvidas na biossíntese de ureídeos, tiveram redução de atividade no nódulo. NO_3^- , os ácidos glutâmico e aspártico, e glutamina e asparagina aumentaram em nódulos infectados, também sendo observado aumento de ureídeos. Calculando o N contido nestes compostos, pode-se perceber que houve aumento de três vezes nos nódulos infectados por nematóides.

Em estudo mais recente (Carneiro et al., 2001b) observou-se que a inoculação de raízes de soja com *Rhizobium* e *M. incognita* ou *M. javanica* ao mesmo tempo alterava o padrão de aminoácidos na seiva do xilema. Detectou-se aumento relativo de ácido aspártico e decréscimo de asparagina e glutamina. Quando os dados foram comparados com base na concentração de aminoácidos na seiva, somente as plantas noduladas e infectadas com *M. javanica* mostraram redução, sendo o mesmo observado para ureídeos.

Os trabalhos citados mostram que, de fato, nematóides afetam a nutrição de plantas. Entretanto, a variação observada é muito grande. Esta pode ser resultante do hospedeiro e do patógeno usados, mas também da intensidade de ataque, do estágio de desenvolvimento do patógeno, de qual tecido foi analisado, das condições de cultivo e estado nutricional das plantas etc. Há de se considerar também a importância do volume/tamanho do sistema radicular na absorção de nutrientes em contraposição ao fluxo de massa. O controle de todos

estes parâmetros nos parece muito difícil, se não impossível, de forma que os detalhes sobre como nematóides afetam a absorção de nutrientes ainda será motivo de muitos outros estudos.

4. Bibliografia consultada

ABRÃO, M.M.; MAZZAFERA, P. Efeitos do nível de inóculo de *Meloidogyne incognita* no algodoeiro. **Bragantia**, Campinas, v.60, p.19-26, 2001.

ANWAR, S. Influence of *Meloidogyne incognita*, *Paratrichodorus minor*, and *Pratylenchus scribneri* on root/shoot growth and carbohydrate partitioning in tomato. **Pakistan Journal of Zoology**, Lahore, v.27, p.105-113, 1995.

BALASUBRAMANIAN, M. Root-knot nematodes and bacterial nodulation in soybean. **Current Science**, Bangalore, v.40, p.69-70, 1971.

BALDWIN, J.G.; BARKER, K.R.; NELSON, L.A. Effects of *Meloidogyne incognita* on nitrogen fixation in soybean. **Journal of Nematology**, Lake Alfred, v.11, p.156-161, 1979.

BARKER, K.R.; MCGAWLEY, E.C. Interrelations with other microorganisms and pests, pp. 266-292. In: SHARMA, S. B. (Ed.) **The cyst nematodes**. London: Chapman & Hall, 1998.

BEEN, T.H.; SCHOMAKER, C.H. Quantitative analyses of growth, mineral composition and ion balance of the potato cultivar Irene infested with *Globodera pallida* (Stone). **Nematologica**, Leiden, v.32, p.339-355, 1986.

BERGESON, G.B. Mobilization of minerals to the infection site of root knot nematodes. **Phytopatology**, Saint Paul, v.56, p.1287-1289, 1966.

BIRD, A.F.; LOVEYS, B.R. The incorporation of photosynthates by *Meloidogyne javanica*. **Journal of Nematology**, Lake Alfred, v.7, p.111-113, 1975.

BLEVINS, D.G.; DROPKIN, V.H.; LUEDDERS, V.D. Macronutrient uptake, translocation, and tissue concentration of soybeans infested with the soybean cyst nematode and elemental composition of cysts isolated from root. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v.18, p.579-591, 1995.

BÖCKENHOFF, A.; PRIOR, D.A.M.; GRUNDLER, F.M.W.; OPARKA, K.J. Induction of phloem unloading in *Arabidopsis thaliana* roots by the parasitic nematode *Heterodera schachtii*. **Plant Physiology**, Bethesda, v.112, p.1421-1427, 1996.

BONETI, J.I.S.; FERRAZ, S.; BRAGA, J.M.; OLIVEIRA, L.M. Influência do parasitismo de *Meloidogyne exigua* sobre a absorção de micronutrientes (Zn, Fe, Cu, Mn e B) e sobre o vigor de mudas de caféiro. **Fitopatologia Brasileira**, Brasília, v.7, p.197-207, 1982.

CARNEIRO, R.G.; MAZZAFERA, P.; FERRAZ, L.C.B.B. Carbon partitioning in soybean infected with *Meloidogyne incognita* and *M. javanica*. **Journal of Nematology**, Lake Alfred, v.31, p.348-355, 2000.

CARNEIRO, R.G.; MAZZAFERA, P.; FERRAZ, L.C.B.B.; MURAOKA, T.; TRIVELIN, P.C.O. Uptake and translocation of nitrogen, phosphorus and calcium in soybean infected with *Meloidogyne incognita* and *M. javanica*. **Fitopatologia Brasileira**, Brasília. (no prelo, 2001a)

CARNEIRO, R.G.; SHIMIZU, M.M.; GONÇALVES, K.V.; MAZZAFERA, P.; FERRAZ, L.C.B.B. Transport of ureides and amino acids in nodulated soybean infected by *Meloidogyne incognita* and *M. javanica*. **Nematologia Mediterranea**, Bari (no prelo, 2001b)

DE RUIJTER, F.J.; HAVERKORT, A.J. Effects of potato-cyst nematodes (*Globodera pallida*) and soil pH on root growth, nutrient uptake and crop growth of potato. **European Journal of Plant Pathology**, Dordrecht, v.105, p.61-76, 1999.

DORHOUT, R.; GOMMERS, F.J.; KOLLOFFEL, C. Phloem transport of carboxyfluorescein through tomato roots infected with *Meloidogyne incognita*. **Physiological and Molecular Plant Pathology**, New York, v.43, p.1-10, 1993.

DROPKIN, V.H.; KING, R.C. Studies on plant parasitic nematodes homogeneously labeled with radiophosphorus. **Experimental Parasitology**, SanDiego, v.5, p.469-480, 1956.

FATEMY, F.; EVANS, K. Effects of *Globodera rostochiensis* and water stress on shoot and root growth and nutrient uptake of potatoes. **Revue de Nématologie**, Paris, v.9, p.181-184, 1986.

FREIRE, F.C.O.; BRIDGE, J. Biochemical changes induced in roots and xilema sap of black pepper by *Meloidogyne incognita*. **Fitopatologia Brasileira**, Brasília, v.10, p.483-497, 1985.

GOODMAN, R.N.; KIRÁLY, Z.; WOOD, K. R. **The biochemistry and physiology of plant disease**. Columbia: University of Missouri Press, 1986. p.433.

GONÇALVES, W.; MAZZAFERA, P.; FERRAZ, L.C.C.B.; SILVAROLLA, M.B.; LIMA, M.M.A. Biochemical basis of coffee tree resistance to *Meloidogyne incognita*. **Plantations, Recherche, Développement**, Paris, v.2, p.54-58, 1995.

HAMID, G.A.; VAN GUNDY, S.D.; LOVATT, C.J. Citrus nematode alters carbohydrate partitioning in the 'Washington' navel orange. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, Alexandria, v.110, p.642-646, 1985.

HASEEB, A.; SRIVASTAVA, N.K.; PANDEY, R. The influence of *Meloidogyne incognita* on growth, physiology, nutrient concentration and alkaloid yield of *Hyoscyamus Niger*. **Nematologia Mediterranea**, Bari, v.18, p.127-129, 1990.

HUANG, J.S.; BARKER, K.R. Influence of *Heterodera glycines* on leghemoglobin of soybean nodules. **Phytopathology**, Saint Paul, v.73, p.1002-1004, 1983.

HUNTER, A.H. Nutrient absorption and translocation of phosphorus as influenced by the root knot nematode (*Meloidogyne incognita acrita*). **Soil Science**, Baltimore, v.86, p.245-250, 1958.

HUSSEY, R.S.; BARKER, K.R. Influence of nematodes and light sources on growth and nodulation of soybean. **Journal of Nematology**, Lake Alfred, v.8, p.48-52, 1976.

JENKINS, W.R.; MALEK, R.B. Influence of nematodes on absorption and accumulation of nutrients in vetch. **Soil Science**, Baltimore, v.101, p.46-49, 1966.

KO, M.P.; HUANG, P.Y.; HUANG, J.S.; BARKER, K.R. Responses of nodulation to various combinations of *Bradyrhizobium japonicum* strains, soybean cultivars, and races of *Heterodera glycines*. **Phytopathology**, Saint Paul, v.81, p.591-595, 1991.

KOENNING, S.R.; BARKER, K.R. Soybean photosynthesis and yield as influenced by *Heterodera glycines*, soil type and irrigation. **Journal of Nematology**, Lake Alfred, v.27, p.51-62, 1995.

LEA, P.J.; ROBINSON, S.A.; STEWART, G.R. The enzymology and metabolism of glutamine, glutamate, and asparagine. *In*: MIFLIN, B.J.; LEA, P.J. (Ed.) **The biochemistry of plants: intermediary nitrogen metabolism**. New York: Academic Press, 1990. v.16, p.121-159.

- LOVEYS, B.R.; BIRD, A.F. The influence of nematodes on photosynthesis in tomato plants. **Physiological Plant Pathology**, New York, v.3, p.525-529, 1973.
- LYND, J.Q.; ANSMAN, T.R. Effects of *Meloidogyne* spp. on growth, nodulation and nitrogenase activity of siratro (*Macroptilium atropurpureum* (DC) Urb.). **Agriculture, Ecosystems and Environment**, Amsterdam, v.26, p.1-11, 1989.
- MACEDO, M.C.M.; HAAG, H.P.; LORDELLO, L.G.E. Influência do nematóide *Meloidogyne exigua* na absorção de nutrientes em plantas jovens de cafeeiro. **Anais da Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"**, Piracicaba, v.31, p.91-104, 1974.
- MAGISTAD, O.C.; OLIVEIRA, J.M. Changes in plant-food intake caused by a population of *Heterodera marioni* (Cornu) Goodey on *Ananas comosus*. **Phytopathology**, Saint Paul, v.24, p.276-283, 1934.
- MARSCHNER, H. **Mineral nutrition in higher plants**. London: Academic Press, 1986. 674p.
- MCCLURE, M.A. *Meloidogyne incognita*: a metabolic sink. **Journal of Nematology**, Lake Alfred, v.9, p.88-90, 1977.
- MELAKEBERHAN, H.; FERRIS, H. Growth and energy demand of *Meloidogyne incognita* on susceptible and resistant *Vitis vinifera* cultivars. **Journal of Nematology**, Lake Alfred, v.20, p.545-554, 1988.
- MELAKEBERHAN, H.; FERRIS, H.; DIAS, J.M. Physiological response of resistant and susceptible *Vitis vinifera* cultivars to *Meloidogyne incognita*. **Journal of Nematology**, Lake Alfred, v.22, p.224-230, 1990.
- MELAKEBERHAN, H.; WEBSTER, J.M.; BROOKE, R.C. Response of *Phaseolus vulgaris* to a single generation of *Meloidogyne incognita*. **Nematologica**, Leiden, v.31, p.191-202, 1985a.

MELAKEBERHAN, H.; BROOKE, R.C.; WEBSTER, J.M.; D'AURIA, J.M. The influence of *Meloidogyne incognita* on the growth, physiology and nutrient content of *Phaseolus vulgaris*. **Physiological Plant Pathology**, New York, v.26, p.259-268, 1985b.

MELAKEBERHAN, H.; WEBSTER, J.M.; BROOKE, R.C.; D'AURIA, J.M.; CACKETTE, M. Effect of *Meloidogyne incognita* on plant nutrient concentration and its influence on the physiology of beans. **Journal of Nematology**, Lake Alfred, v.19, p.324-330, 1987.

MEON, S.; FISHER, J.M.; WALLACE, H.R. Changes in free proline following infection of plants with either *Meloidogyne javanica* or *Agrobacterium tumefaciens*. **Physiological Plant Pathology**, New York, v.12, p.251-256, 1978a.

NASR, T.A.; IBRAHIM, I.K.A.; EL-AZAB, E.M.; HASSAN, M.W.A. Effect of root-knot nematodes on the mineral, amino acid and carbohydrate concentrations of almond and peach rootstocks. **Nematologica**, Leiden, v.26, p.133-138, 1980.

OTEIFA, B.A. Nitrogen source of the host nutrition in relation to infection by a root-knot nematode, *Meloidogyne incognita*. **Plant Disease Reporter**, Saint Paul, v.39, p.902-3, 1955.

OTEIFA, B.A.; ELGINDI, D.M. Influence of parasitic duration of *Meloidogyne javanica* (Treub) on host nutrient uptake. **Nematologica**, Leiden, v.8, p.216-220, 1962.

PARIS, G.K.; JEHLE, R.A. Root knot nematode on lima beans in Maryland. **Plant Disease Reporter**, Saint Paul, v.27, p.235, 1943.

PATEL, D.J.; DESAI, M.V.; PATEL, D.B. Effect of *Rotylenchulus reniformis* on tobacco seed germination and seedling development. **International Nematology Network Newsletter**, Leiden, v.3, p.6-7, 1986.

- POSKUTA, J.W.; DROPKIN, V.H.; NELSON, C.J. Photosynthesis, photorespiration, and respiration of soybean after infection with root-knot nematodes. **Photosynthetica**, Prague, v.20, p.405-410, 1986.
- PRICE, N.S.; SANDERSON, J. The translocation of calcium from oat roots infected by the cereal cyst nematode *Heterodera avenae* Woll. **Revue de Nématologie**, Paris, v.7, p.239-243, 1984.
- PRICE, N.S.; CLARKSON, D.T.; HAGUE, G.M. The uptake of potassium and phosphorus in oats infested with the cereal cyst nematode, *Heterodera avenae* Woll.. **Revue de Nématologie**, Paris, v.5, p.321-325, 1982.
- ROBINSON, P.E. Root-knot nematodes and legumes nodules. **Nature**, London, v.189, p.506, 1961.
- ROBINSON, D. Limits to nutrient inflow rates in roots and root systems. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v.68, p.551-559, 1986.
- ROITSCH, T.; EHNEß, R. Regulation of sources/sink relations by cytokinins. **Plant Growth Regulation**, Dordrecht, v.32, p.359-367, 2000.
- SANTOS, J.M.; FERRAZ, S.; OLIVEIRA, L.M. Efeitos do parasitismo de *Meloidogyne exigua* sobre a absorção e translocação de nutrientes em mudas de cafeeiro. **Fitopatologia Brasileira**, Brasília, v.6, p.333-340, 1981.
- SCHANS, J. Reduction of leaf photosynthesis and transpiration rates of potato plants by second-stage juveniles of *Globodera pallida*. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v.14, p.707-712, 1991.
- SCHUBERT, K.R.; BOLAND, M.J. The ureides. In: MIFLIN, B.J.; LEA, P.J. **The biochemistry of plants: intermediary nitrogen metabolism**. New York: Academic Press, 1990. v.16, p.197-282.

SHAFIEE, M.F.; JENKINS, W.R. Host-parasite relationships of *Capsicum frutescens* and *Pratylenchus penetrans*, *Meloidogyne incognita acrita*, and *M. hapla*. **Phytopathology**, Saint Paul, v.53, p.325-328, 1963.

SINGH, I.; SHARMA, J.; SHARMA, R. Biochemical alterations induced by *Meloidogyne incognita* in Brinjal. **Indian Journal of Nematology**, New Delhi, v.8, p.122-126, 1978.

TANNER, W.; BEEVERS, H. Transpiration, a prerequisite for long-distance transport of minerals in plants? **Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America**, Washington, v.98, p.9443-7, 2001.

VANCE, C.P. Symbiotic nitrogen fixation: recent genetic advances. *In*: MIFLIN, B.J.; LEA, P.J. **The biochemistry of plants: intermediary nitrogen metabolism**. New York: Academic Press. 1990. v.16, p.43-88.

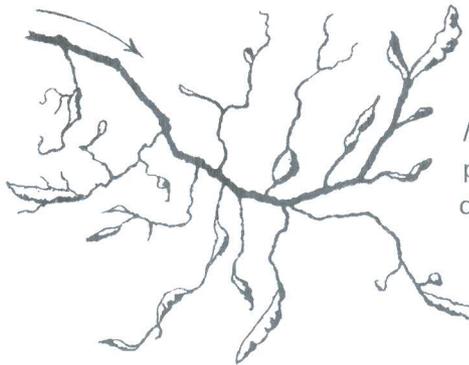
WALLACE, H.R. The influence of root-knot nematode, *Meloidogyne javanica*, on photosynthesis and on nutrient demand by roots of tomato plants. **Nematologica**, Leiden, v.20, p.27-33, 1974.

Resistência Genética de Soja a Nematóides do Gênero *Meloidogyne*

João Flávio Veloso Silva¹

1. Introdução

D'Emille Aug. Göltzi del. Rio de Janeiro, 1887.



O uso de cultivares de soja com resistência é o método de mais fácil adoção para o controle de nematóides do gênero *Meloidogyne*. Essas cultivares possibilitam adequado controle desses nematóides, tanto em sistemas agrícolas de baixo como de alto uso de tecnologia (Roberts, 1990). Em culturas ditas de escala, como a soja,

em que é pequeno o retorno econômico por unidade de área, o uso de cultivares resistentes é o meio mais econômico de reduzir o dano causado por nematóides. Com as crescentes restrições ao uso de agrotóxicos por contaminação do ambiente, este enfoque deverá ser estendido também a outras culturas.

De acordo com Boerma & Hussey (1992), algumas vantagens específicas podem ser proporcionadas pelo uso dessas cultivares, como:

a) suprimir a reprodução da espécie de nematóide em questão;

¹ Pesquisador, Embrapa Soja, Caixa Postal 231, 86001-970 Londrina, PR; e-mail: veloso@cnpso.embrapa.br

- b) reduzir a duração do período de rotação com culturas não hospedeiras para abaixar o nível populacional do nematóide;
- c) reduzir o risco de contaminação do ambiente;
- d) não requerer ou exigir equipamentos especiais para a utilização; e
- e) possibilitar, no geral, a aquisição das sementes a um custo similar ao das cultivares suscetíveis.

O efeito do uso de cultivares resistentes a nematóides também pode ser sentido nos cultivos subseqüentes de outras espécies vegetais suscetíveis, que são beneficiadas pela redução populacional do nematóide na área.

De maneira geral, existe disponibilidade de fontes de resistência a nematóides no germoplasma das espécies de plantas cultivadas. Poucas delas, entretanto, foram satisfatoriamente estudadas. Na soja, não é diferente. Assim, a base genética da resistência a nematóides do gênero *Meloidogyne* presente nas cultivares em uso é muito restrita (ver o item 9). Com o advento da biotecnologia, novos genes de resistência presentes no próprio germoplasma da soja poderão ser rapidamente incorporados ao material genético das cultivares superiores, aumentando a variabilidade genética. Antes de se lançar mão da transferência interespecífica de genes de resistência, é fundamental explorar a diversidade genética já presente na espécie, de forma a tornar a variabilidade genética da resistência mais acessível a programas de melhoramento.

Em patossistemas onde há relação mais especializada entre o hospedeiro e o parasito, como é o caso daqueles envolvendo gêneros como *Meloidogyne*, *Heterodera* e *Globodera*, entre outros, o desenvolvimento de cultivares resistentes encontra-se mais adiantado. Para várias espécies de plantas cultivadas, como a soja, cultivares resistentes a espécies de nematóides do gênero *Meloidogyne* de

TABELA 1. Cultivares comerciais brasileiras de soja, com diferentes graus de resistência a *Meloidogyne incognita*, *M. javanica* e *Heterodera glycines*.

Cultivar	<i>Heterodera glycines</i>	<i>Meloidogyne incognita</i>	<i>Meloidogyne javanica</i>	Região de cultivo (Estado)	Origem das fontes de resistência a <i>Meloidogyne</i>
BR-30	S	R	R	PR	Hill
BR-36	S	R	S	SC, PR	Jackson
BR-4	S	MR ²	S ³	RS, SC, PR, SP	Bragg
BR-6	S	–	R	MS	Bragg, Santa Rosa
BRS 132	S	S	MR	PR, SP	Hill
BRS 213	S	R	MR	PR	Bragg, Hill
BRS 214	S	MR	S	PR	Bragg, Hill
BRS 65	S	–	R	MS	Santa Rosa
BRS arara azul	S	S	MR	MT	FT1
BRS Celeste	S	–	R	GO/DF	Hill, Pelican
BRS MS 168 (Piapara)	S	MR	R	MS	Bragg
BRS Paraíso	S	R	R	GO/DF	Bragg
BRS Pétala	S	MR	R	GO/DF	Bragg
BRSGO 160 (Goiatuba)	S	MR	S	GO/DF	Hampton
BRSGO 160 (Jataí)	S	S	MR	GO, TO	Santa Rosa
BRSGO 204 Goiânia	S	R	R	GO/DF	Bragg
BRSGO Luziania	S	MR	R	GO	Bragg
BRSMG 68	S	R	MR	MG, GO/DF	Bragg, Santa Rosa
BRSMG Garantia	S	R	R	MG, GO/DF	Bragg
BRSMG Liderança	R (3) ⁴	R	S	MG	Bragg, Hill
BRSMG Renascença	R (3)	R	MR	MG	Bragg
BRSMG Segurança	S	S	MR	MG	Santa Rosa
BRSMT Caxara	R (1 e 3)	S	S	MT	–
BRSMT Crixás	S	S	MR	GO/DF, BA	FT1
BRSMT Matrinchã	R (1 e 3)	R	S	MT	Bragg, FT 1
BRSMT Pintado	R (1 e 3)	S	S	MT	–
BRSMT Piraíba	R (1 e 3)	S	S	MT	–
BRSMT Tucunaré	R (1 e 3)	S	S	MT	–
CEP-20-Guajuvira	S	R	S	RS	Bragg

Continua...

Cultivar	<i>Heterodera glycines</i>	<i>Meloidogyne incognita</i>	<i>Meloidogyne javanica</i>	Região de cultivo (Estado)	Origem das fontes de resistência a <i>Meloidogyne</i>
...Continuação Tabela 1					
Coodetec 201	S	R	R	RS, SC, PR, SP MS	Bragg
Coodetec 202	S	R	S	SC, PR	Majos
Coodetec 203	S	R	R	RS, SC, PR	?
Coodetec 208	S	R	R	PR	Bragg
Dourados	S	S	MR	SP, MS	Santa Rosa
FT-Cometa	S	R	MR	PR, SP	?
FT-Eureka	S	MR	S	GO/DF, MG	Hill
IAC 12	S	R	S	SP,MS	Hill
IAC 8	S	R	R	SP, MS, MT, GO/DF, MG, TO, RO, BA	Bragg, Hill
MG/BR-46 (Conquista)	S	R	R	MS, MT, MG, GO/DF, BA, RO, TO, NO/NE	Bragg
MG/BR-48 (Garimpo RCH)	S	S	MR	GO/DF, MG	Hill, Santa Rosa
MT/BR-49 (Pioneira)	S	R	R	MT, RO	Bragg
MT/BRS-163 (Pintado)	R (1, 3)	S	S	MT	-
OCEPAR 14	S	S	MR	RS, PR	Hill
OCEPAR 16	S	S	MR	PR	?
OCEPAR 17	S	S	MR	PR	?
RS 5-Esmeralda	S	R	S	RS	Pelican
RS 7-Jacuí	S	MR	S	RS	?
UFV/ITM 1	S	R	MR	MS	Hill, Pelican

1 Resistente

2 Moderadamente resistente

3 Suscetível

4 Raça donematóide de cisto à qual a cultivar apresenta resistência

importância no Brasil estão disponíveis (Tabelas 1 e 4). Entretanto, alguns fatores que afetam a expressão fenotípica da resistência devem ser considerados, especialmente em regiões tropicais, como a sensibilidade ao calor, a presença de comunidades poliespecíficas de nematóides e variabilidade ao nível de raça ou de patotipo. No Brasil, existem populações de *M. javanica* que ocorrem no sul do Mato Grosso do Sul e que apresentam maior agressividade na soja. A sensibilidade ao calor para expressão da resistência é particularmente importante em casos como o do feijão (*Phaseolus vulgaris* L.), em que vários genes descritos não se expressam sob temperaturas elevadas (Roberts, 1992). Como boa parte do Brasil encontra-se sob clima tropical, outros genes mais estáveis devem ser buscados. A presença de comunidades poliespecíficas de nematóides também é mais regra do que exceção em países tropicais, onde a diversidade de espécies é maior.

2. Terminologia

Os termos e as definições adotados neste capítulo são os estabelecidos por Roberts (1990). A maioria das plantas é imune aos nematóides. A imunidade é definida como condição da planta que leva à incapacidade de o nematóide desenvolver-se e reproduzir no interior de seus tecidos, freqüentemente por mecanismo de bloqueio que se manifesta já no início da penetração, inibindo-a. Essas plantas não são danificadas pelos nematóides.

A resistência e a suscetibilidade de plantas referem-se à habilidade evidenciada na supressão do desenvolvimento e da reprodução de determinadas espécies de nematóides. Plantas altamente resistentes possibilitam taxas de reprodução muito restritas dos parasitos, ao passo que as suscetíveis (não resistentes, hospedeiras) permitem abundante reprodução. Em soja, existe um gradiente em relação a essas duas características, com genótipos apresentando reações intermediárias (moderadas) entre os extremos.

Outra definição importante é a de tolerância. Plantas tolerantes a certas espécies de nematóides sofrem pouca ou nenhuma injúria, mesmo sob alta infecção. Plantas intolerantes, por sua vez, sofrem danos severos. Os atributos de resistência e tolerância são independentes e podem ser herdados de maneira separada e diferenciada. Assim, plantas resistentes podem ser intolerantes, sofrendo injúria, mesmo sob baixa infecção.

A resistência também pode ser caracterizada pelo número de genes que controlam a característica, podendo ser monogênica (um único gene - *Meloidogyne incognita*, em tomate), oligogênica (dois a três genes - *Heterodera glycines*, em soja) ou poligênica (vários genes). O modo como a resistência a nematóides é herdada é importante na definição da estratégia a ser adotada para incorporá-la em cultivares comerciais de soja. Na maioria dos casos, a resistência de plantas a nematóides apresentou controle monogênico e oligogênico (Boerma & Hussey, 1992). Os genes de resistência também podem ser classificados com base em seus efeitos na expressão da característica, sendo que os genes maiores apresentam grande efeito e os genes menores, pequeno efeito.

De acordo com Vanderplank (1963), a resistência pode ser vertical (raça-específica, qualitativa), diferenciando variantes interespecíficas do patógeno, ou horizontal (raça-não específica, quantitativa), efetiva contra todos os variantes do patógeno. A resistência vertical é usualmente conferida por um ou poucos genes maiores, enquanto a resistência horizontal é conferida por vários genes menores (poligênica), com pequenos efeitos aditivos e com herança quantitativa.

3. Medindo a resistência de plantas a nematóides

Para que um programa de melhoramento de plantas visando resistência a nematóides possa ser conduzido, é necessário que haja metodologia definida para tal e fontes de resistência disponíveis. Deve-se buscar fontes de resistência inicialmente em cultivares comerciais adaptadas,

para somente depois buscá-la no germoplasma selvagem e/ou por introduções de plantas (PI's). Em algumas situações, é possível recorrer a outras espécies do gênero. A transferência interespecífica de genes pode ser feita com o uso de técnicas especiais (Camargo & Bergamin Filho, 1995), apesar de que, recentemente, a opinião pública não tem sido muito favorável à introdução de genes estranhos numa dada espécie para a produção de alimentos transgênicos.

A avaliação da resistência é freqüentemente realizada com base na capacidade ou taxa de reprodução (Fator de Reprodução) dos nematóides nas plantas testadas, apesar de ser este um método indireto de avaliação da doença (Amorim, 1995). A reprodução é medida procedendo a contagem dos nematóides (ovos, juvenis e/ou adultos, conforme o gênero envolvido) extraídos do sistema radicular e/ou da rizosfera. A seleção de plantas de soja através do fator de reprodução, buscando-se plantas resistentes, também permite a seleção de plantas intolerantes. Nesses genótipos, o ataque dos nematóides impede o desenvolvimento do sistema radicular, tornando-o pequeno e suportando uma população pequena na raiz. Assim, quantificando-se somente a taxa de reprodução do nematóide em genótipos de soja, é impossível separar a resistência da intolerância, pois em ambos os casos há pequena taxa de reprodução. A resistência/suscetibilidade e tolerância/intolerância são atributos da planta e não do patógeno, e possuem controles genéticos independentes.

Sintomas bastante evidentes decorrentes da interação planta-nematóide também podem ser utilizados para avaliar a resistência das plantas, como é o caso da contagem de galhas radiculares incitadas por *Meloidogyne* spp.. Nesse caso, é fundamental que haja correlação entre a ausência dos sintomas e a resistência da planta. No caso da soja, utiliza-se a contagem de galhas, pois há correlação positiva dessas com a suscetibilidade das plantas (Kinloch, 1990, 1998; Young, 1998). Para outras espécies de plantas, como o milho, essa correlação não é verdadeira, havendo a necessidade de se recorrer a outros parâmetros.

O procedimento de seleção deve permitir a avaliação de milhares de plantas de maneira rotineira e fácil (Young, 1998). Metodologias para a avaliação da resistência de plantas frente a importantes espécies de nematóides estão disponíveis (Starr, 1990) e podem ser praticadas tanto em casa-de-vegetação como no campo, com distintas limitações. Seleções realizadas no campo permitem a avaliação de um grande número de genótipos, mas também requerem um grande número de controles (cultivares de reação conhecida) em diversos pontos da área, pois a distribuição dos nematóides não é aleatória, formando agregados. Misturas de espécies e/ou raças podem ocorrer no campo, dificultando ainda mais a interpretação dos resultados. Em casa-de-vegetação, pode-se controlar a população inicial dos nematóides, empregando níveis de inóculo pré-estabelecidos. O ambiente (umidade, temperatura, luz), no geral, também pode ser ajustado artificialmente, entretanto a disponibilidade de espaço é limitada, reduzindo o número de genótipos a ser avaliado.

O desenvolvimento de programas específicos de melhoramento de soja resultou na obtenção de muitos cultivares resistentes às diferentes espécies de *Meloidogyne* (Schmitt & Noel, 1984). O primeiro relato de resistência de soja aos nematóides de galhas no Brasil foi feito por Silva et al. (1952). Desde então, vários trabalhos têm sido realizados, com o intuito de se identificar fontes de resistência entre as cultivares de soja recomendadas para as diferentes regiões do país (Covolo, 1975; Ferraz, 1978; Alcântara et al., 1980; Antônio & Dall'Agnol, 1982; Sharma & Spehar, 1983; Tihohod & Ferraz, 1985; Gouveia & Silva, 1996; Martini & Silva, 1996, Silva, 1997, Silva et al., 2001). Algumas vezes, entretanto, os resultados obtidos revelaram-se divergentes. Essa discrepância pode ser atribuída à utilização de diferentes raças do parasito, especialmente no caso de *M. incognita*, que muitas vezes não são identificadas nos trabalhos, e à falta de padronização nos métodos empregados na avaliação da resistência. A seleção de genótipos resistentes tem sido problemática, principalmente em avaliações realizadas em áreas naturalmente infestadas. A falta de áreas com

infestação uniforme e a flutuação populacional sazonal do parasito, entre outros fatores, têm contribuído para a obtenção de resultados conflitantes (Hussey & Boerma, 1981; Sharma & Spehar, 1983; Tihohod & Ferraz, 1985).

Um outro fator de extrema importância no desenvolvimento de cultivares com resistência a *Meloidogyne* sp. é a necessidade de maior interação entre o nematologista e o melhorista. Nem sempre essa união é fácil, o que atrapalha a condução do projeto e a obtenção dos resultados.

4. Mecanismos de resistência de plantas a nematóides

Os mecanismos de resistência de plantas a nematóides são vários, complexos e, em alguns casos, pouco conhecidos. A resistência pode decorrer de fatores que estão presentes antes que o nematóide penetre a raiz da planta (Huang, 1985). Nessa categoria, incluem-se os efeitos repelente e/ou nematicida de determinadas substâncias químicas presentes no exsudato radicular de algumas plantas. O exemplo mais conhecido é a substância α -Tertienil, produzida pelos cravos-de-defunto (*Tagetes* spp.), mas outras também têm efeito negativo sobre certos nematóides, como a nimbidina (produzida por *Azadirachta indica*) e o pirocatecol (por *Eragrostis curvula*), entre outras (Huang, 1985).

A expressão da incompatibilidade ou resistência depois da penetração (infecção) é basicamente a mesma observada para outros patógenos. Kaplan & Davis (1987) dividiram a resposta da resistência em duas fases: determinativa e expressiva. A primeira envolve a detecção do nematóide por células da planta, numa reação do tipo elicitor-receptor. O elicitor provavelmente é produzido na glândula esofagiana do nematóide e é injetado no tecido do hospedeiro através do estilete. Esse reconhecimento gera, direta ou indiretamente, um sinal responsável pela reação de hipersensibilidade, envolvendo ativação de

genes, síntese de m-RNA e transcrição de DNA. As secreções das glândulas esofagianas de nematóides endoparasitos (*Meloidogyne* spp., *Heterodera* spp. e *Globodera* spp.), principalmente a dorsal, estão intimamente relacionadas com a suscetibilidade das plantas, pois, a partir delas, modificações celulares são induzidas e mantidas, como os sítios específicos de alimentação (células gigantes e síncitos) do nematóide (Hussey, 1985). A fase expressiva inclui uma sucessão de eventos de regulação gênica e modificações bioquímicas que foram iniciados com o processo de sinalização, prevenindo o desenvolvimento do nematóide. Nessa fase, não há desenvolvimento normal dos sítios de alimentação, que se degeneram. Dessa forma, em raízes de plantas resistentes, poucos nematóides desenvolvem-se até adultos, há formação de número maior de machos e quando eventuais fêmeas reproduzem, o fazem com taxas mais baixas de fecundidade. Assim, a reação de hipersensibilidade, já bastante estudada em doenças de plantas causadas por vírus, bactérias e fungos, também está intimamente relacionada com a resistência a nematóides e envolve eventos comuns a outros patógenos, como a agregação do citoplasma, aumento de ribossomos e retículo endoplasmático, desaparecimento de mitocôndrios, perda da permeabilidade de membranas etc. (Roberts et al., 1998). Veech & Endo (1970) foram os primeiros a demonstrar que as células gigantes produzidas em cultivares de soja resistentes, em resposta à alimentação do nematóide, sofriam colapso e morriam.

Após a penetração, os nematóides ainda podem ser afetados por compostos tóxicos já presentes nos tecidos das plantas (resistência bioquímica pré-formada). Correlação positiva entre os teores de compostos fenólicos e a resistência de tomate a *M. incognita* já foi relatada. O ácido clorogênico também foi observado em maior concentração em cultivares resistentes de tomate (Huang, 1985).

Algumas espécies de plantas, especialmente leguminosas, podem rapidamente sintetizar compostos antimicrobianos de baixo peso molecular, chamados fitoalexinas, em resposta à penetração de

nematóides (Huang, 1985). Em soja, observaram-se maior produção e acúmulo da fitoalexina gliceolina na cultivar Centennial, resistente a *M. incognita*, quando inoculada com esse parasito. Já na cultivar Pickett 71, suscetível, houve menor acúmulo. Entretanto, quando 'Centennial' foi inoculada com *Meloidogyne javanica*, ao qual é suscetível, não houve acúmulo expressivo de gliceolina (Kaplan et al., 1980a e 1980b). *Meloidogyne incognita* parece ser bem mais sensível à ação dessa fitoalexina do que *M. javanica*, que suportou elevadas concentrações em experimento *in vitro* (Huang, 1985).

Reações bioquímicas também seguem o mesmo padrão observado para outros tipos de doenças, como o aumento da atividade de determinadas enzimas, como catalase, peroxidase e polifenoloxidase (Roberts et al., 1998).

5. Durabilidade da resistência

Resistência durável é aquela que permanece efetiva após longo período de uso da cultivar, mesmo sendo semeada numa grande região geográfica (Camargo, 1995). Espera-se que a resistência conferida por vários genes seja mais durável do que a conferida por um único gene (Camargo & Bergamin Filho, 1995).

Um fator que também deve ser considerado neste tipo de discussão é se ocorre troca de material genético da espécie do nematóide na sua reprodução. A reprodução das espécies do gênero *Meloidogyne* mais freqüentes no Brasil, como *M. incognita*, *M. javanica* e *M. arenaria*, se dá por partenogênese mitótica, o que contribui para reduzir a diversidade genética da espécie (ver o capítulo 1). Em outras espécies, como *H. glycines*, o nematóide de cisto da soja, a presença da fecundação cruzada eleva a variabilidade genética, que é expressa na forma de diversas raças. Várias raças do nematóide de cisto já foram detectadas no Brasil, mesmo antes do uso generalizado de cultivares

resistentes, que poderiam atuar como pressão de seleção sobre a população do nematóide. Também foram detectadas, no País, populações do nematóide de cisto que se reproduzem abundantemente na cultivar Hartwig, anteriormente descrita como resistente a todas as raças de *H. glycines* (Dias et al., 1998).

A durabilidade da resistência de cultivares de soja a nematóides do gênero *Meloidogyne* no Brasil é satisfatória. Os genes de resistência, na maioria dos casos vindos de Bragg (Jackson), ainda permanecem efetivos na maioria das situações (ver item 9). Entretanto, quando a população do nematóide é elevada, e especialmente se associada a outro estresse, como déficit hídrico, compactação do solo e outros, observa-se a ocorrência de danos.

6. A base genética da resistência

O marco inicial da análise genética da resistência ocorreu 35 anos após as descobertas de Mendel, que postulou a existência de unidades discretas de herança passadas dos pais aos filhos. Essas unidades são os genes. Logo no início, houve divisão entre os cientistas que trabalhavam na área, formando a escola Mendeliana, que acreditava que os caracteres herdados na progênie invariavelmente apresentava distribuição fenotípica descontínua. Já a escola Biométrica argumentava que a maioria das características apresentava variação contínua, não se adaptando às leis Mendelianas (Camargo, 1995). Hoje, sabe-se que essas diferenças na distribuição fenotípica são devidas ao número de genes que governam a característica. Os biometristas optaram por procedimentos estatísticos de análises de médias e de variâncias para descrever o espectro da variação fenotípica em populações.

As informações obtidas sobre a natureza dos efeitos genéticos envolvidos na expressão da resistência de plantas a nematóides são muito úteis na definição da estratégia a ser adotada num programa de

melhoramento. O mecanismo genético envolvido no controle da resistência pode ser estudado através da genética quantitativa. Para tanto, o conjunto de gerações (Parentais, F_1 , F_2 e F_3) é avaliado frente à espécie do nematóide e os resultados são ajustados a modelos genéticos conhecidos, para os componentes de média e variância.

A resistência de genótipos de soja a *Meloidogyne* spp., de uma maneira geral, é herdada de maneira quantitativa (Luzzi et al. 1995b; Silva et al., 2001), mesmo que a maioria dos trabalhos disponíveis sobre a natureza da herança da resistência a nematóides tenha tratado de poucos genes de efeitos maiores. No entanto, isso também se deve à maior dificuldade em se trabalhar com heranças quantitativas. Ainda assim, alguns casos têm sido documentados também para essa modalidade. Kreike et al. (1993), trabalhando com o patossistema *Solanum spegazzinii* – *Globodera rostochiensis*, observaram que a resistência é quantitativa, envolvendo pelo menos dois genes maiores com efeitos aditivos, responsáveis por 22% da variação genética, e por vários outros genes de menor efeito. Esses genes de pequeno efeito também operam de acordo com a teoria ‘gene a gene’, como foi inicialmente sugerido por Parlevliet & Zadoks (1977) para patógenos vegetais. Tal cenário, de vários genes menores independentes com pequeno efeito aditivo, dificulta a transferência e a manutenção de genes de resistência em cultivares superiores.

Embora os modelos genéticos mostrem que a herança da resistência é complexa, incluindo vários efeitos genéticos não aditivos, como dominância, epistasia e interação genótipo por microambiente, a distribuição de freqüências construída com a média das famílias $F_{2:3}$ apresenta classes distintas de genótipos, os quais sugerem a presença de poucos genes maiores determinando a resistência. De fato, para a maioria dos casos, a resistência de genótipos de soja a nematóides do gênero *Meloidogyne* apresenta controle monogênico ou oligogênico (Boerma & Hussey, 1992).

A presença de segregação transgressiva em cruzamentos entre genótipos de soja resistentes indica que os genes controladores do caráter nesses genótipos parentais não são os mesmos, podendo estar situados em locos diferentes ou em alelos diferentes de um mesmo loco (Luzzi et al., 1994a; Luzzi et al., 1995a; Luzzi et al., 1995b; Silva et al., 2001). Assim, é possível que novas fontes de resistência a *Meloidogyne* sp. sejam introduzidas no germoplasma brasileiro de soja, visto que a resistência presente na maioria das nossas cultivares é oriunda apenas da cultivar Bragg. A diversificação dos genes de resistência possibilitará maior estabilidade e durabilidade da resistência. Além disso, efeitos aditivos são freqüentemente detectados, indicando a possibilidade de obtenção de genótipos de soja com alto nível de resistência com a combinação (piramidamento) dos diversos genes de resistência já relatados no germoplasma da soja (Garland & Maxwell, 1978; Silva et al., 2001).

A presença de efeitos de dominância também foi observada em muitos estudos (Luzzi et al., 1995b; Silva et al., 2001). Nesses casos, a seleção das plantas resistentes deve ser feita preferencialmente em gerações mais avançadas, já que os genótipos ainda estarão segregando nas gerações precoces.

De modo geral, as estimativas de herdabilidade do caráter resistência são elevadas para os cruzamentos entre genótipos de soja, indicando que uma grande percentagem da variação é devida a causas genéticas (Tabela 2). Na maioria dos estudos, há maior eficiência do processo de seleção de plantas resistentes quando baseado em famílias F_3 do que em plantas individuais. Vários outros trabalhos também apontam que a resistência de genótipos de soja a espécies de nematóides do gênero *Meloidogyne* apresenta elevada herdabilidade, como para *M. arenaria* (Luzzi et al., 1995a), *M. incognita* (Luzzi et al., 1994a) e *M. javanica* (Luzzi et al., 1995b, Silva, 2001). Na tabela 2, são apresentadas estimativas da herdabilidade da resistência a *M. javanica*, corroborando a hipótese que poucos genes estão envolvidos na resistência da soja a essas espécies de nematóides (resistência oligogênica).

Efeito de recíprocos (herança materna) geralmente não é observado em estudos de genética quantitativa, mostrando que os genes de resistência não se localizam no DNA citoplasmático (ribossomas e mitocôndrios) (Garland & Maxwell, 1978; Luzzi et al., 1995a e 1995b, Silva, 2001).

TABELA 2. Estimativas de herdabilidade da resistência a *Meloidogyne javanica* para diferentes cruzamentos de genótipos de soja (Silva et al., 2001; Luzzi et al., 1995b).

Cruzamento	Herdabilidade	
	Planta	Média
BRS 133 x Coodetec 201	0,23*	0,78**
BRS 133 x PI 595099	0,36*	0,84**
Coodetec 201 x PI 595099	0,82*	0,98**
CNS x Gordon	0,26****	0,73***
CNS x PI230977	0,29****	0,48***

* $h^2 = (0.5 \times D) / (0.5 \times D) + (0.25 \times H) + E$

** $h^2 = (0.5 \times D) / (0.5 \times D) + (0.25 \times H) + E/n$

*** $h^2 = \sigma^2_{F3} / (\sigma^2_{F3} + \sigma^2_{\theta/r})$

**** $h^2 = \sigma^2_{F2F3} / (\sigma^2_{F2} \times \sigma^2_{F3})^{0.5}$

7. Marcadores moleculares para a resistência baseados no DNA

A exploração do polimorfismo na variação da seqüência de bases do DNA foi proposta pela primeira vez no início dos anos 80 (Botstein et al., 1980). Desde então, vários métodos que revelam a existência de polimorfismos moleculares têm sido referidos na literatura, com destaque aos RAPDs ('Randomly Amplified Polimorphic DNA'), descritos pioneiramente em soja por Williams *et al.* (1990). Esses marcadores, juntamente com os RFLPs ('Restriction Fragment Length Polimorphism'), têm sido amplamente utilizados para o estudo da diversidade genética em plantas e constituem-se na "primeira geração" de marcadores moleculares.

No entanto, deve-se ressaltar que o emprego do RFLP e/ou RAPD esbarra em problemas técnicos intrínsecos à natureza do marcador. Assim, o RFLP é tecnicamente trabalhoso (e conseqüentemente moroso), de difícil automação, e, no caso da soja, apresenta um agravante que é a baixa "informatividade" (medida pela diversidade gênica), uma vez que em 90% dos locos analisados, somente dois

alelos diferentes foram encontrados (Lorenzen et al., 1995). Comparado com o RFLP, o surgimento do RAPD representou um avanço técnico no que se refere à simplicidade e à perspectiva de automação mediante a incorporação da técnica de PCR ('Polymerase Chain Reaction'), destacando-se a necessidade de pouca quantidade de DNA, a eliminação das etapas de transferência e hibridização, e a possibilidade de se amostrar um maior número de locos (1 a 10) num mesmo gel (Ferreira & Grattapaglia, 1996). Em contrapartida, o RAPD pode apresentar sérios problemas de reprodutibilidade, que dificultam a sua aplicação em larga escala e, além disso, não representou avanço maior na "informatividade".

Mais recentemente, dois outros tipos de marcadores vêm sendo desenvolvidos como alternativas para contornar esses problemas: o AFLP ('Amplified Fragment Length Polymorphism') e os Microssatélites (SSR). Estes últimos, também conhecidos como SSR ('Simple-Sequence-Repeat'), entre outras denominações, consistem numa subclasse de DNA repetitivo formada por pequenas seqüências (dois a cinco nucleotídeos) repetidas *em tandem*, tais como (AT) $_n$, (ATT) $_n$ etc. A variação no número de repetições (n) dessas seqüências gera grande quantidade de polimorfismo, tornando-as bastante atraentes para estudos genéticos. Na prática, esse polimorfismo é detectado através de uma amplificação exponencial em cadeia (PCR) a partir de "*primers*" complementares às extremidades imediatamente adjacentes ao Microssatélite (de forma a gerar um produto de amplificação normalmente inferior a 300 pares de bases), seguido por fracionamento em gel de agarose ou de poliacrilamida (dependendo do tamanho do fragmento amplificado). A escolha dos "*primers*" requer o prévio conhecimento da seqüência de DNA das regiões adjacentes ao Microssatélite e, como muitos deles estão localizados em genes, várias dessas seqüências podem ser encontradas através de uma simples busca em banco de dados de DNA disponíveis na internet (GenBank, EMBL etc). As regiões adjacentes aos Microssatélites são suficientemente conservadas para permitir a amplificação do DNA de

diferentes indivíduos (linhagens, cultivares, raças etc.), muitas vezes até de diferentes espécies, com o mesmo par de “*primers*”. Portanto, ao contrário do que ocorre com o RAPD, em que os “*primers*” são pequenos e arbitrários, aqui os “*primers*” e as condições de amplificação são suficientemente específicos para amplificar um único loco em condições facilmente reproduzíveis. Fica também claro que, devido ao fato de o polimorfismo consistir numa diferença de tamanho dos fragmentos amplificados, os Microsatélites, tal como o RFLP, são marcadores de natureza co-dominante, pois os dois alelos podem ser detectados em indivíduos heterozigotos.

A seleção de plantas para a resistência a nematóides assistida por marcadores moleculares pode acelerar o trabalho de melhoramento. Marcadores de várias naturezas, associados a genes de resistência a nematóides do gênero *Meloidogyne*, estão disponíveis na literatura (Luzzi et al., 1994b; Tamulonis et al., 1977a e 1977b). A seleção pode ser feita precocemente, além de não requerer manutenção de populações dos nematóides, multiplicação e inoculação nas plantas a serem avaliadas.

O desenvolvimento de mapas genéticos para muitas espécies de plantas cultivadas facilitará a identificação de marcas ligadas a genes de resistência a nematóides, como é o caso de nematóides de galhas em soja (Tamulonis et al., 1997b; Tamulonis et al., 1997c). A obtenção de tais marcas possibilitará a introdução rápida de genes específicos em programas de melhoramento, acelerando a obtenção de cultivares resistentes superiores (Boerma & Hussey, 1992).

8. Resistência genômica de ‘hot-spots’

Alguns genes de resistência mantêm uma associação física numa mesma região genômica. O caso melhor documentado de genes de resistência localizados em agregados é a região do gene *Mi* do cromossomo 6 do tomateiro, sabidamente uma região rica em genes de

resistência a uma série de doenças e pragas. Em adição ao gene de resistência a nematóides do gênero *Meloidogyne* (*Mi*), já foram detectados genes de resistência a *Cladosporium fulvum* (genes ou alelos *cf-2* e *cf-5*), a *Oidium lycopersicum*, ao afídeo *Macrosiphum euphorbiae*, entre outros (Roberts, 1990).

Vários locos controladores de características quantitativas ('QTL') de resistência também têm sido detectados, formando agregados numa mesma região genômica do grupo de ligação F da soja (Tabela 3). Tamulonis et al. (1997a, 1997b) observaram, na região do marcador de RFLP B212, genes de resistência a *M. javanica* e *M. arenaria*, originários das fontes de resistência PI230977 e PI200538, respectivamente. A partir desses dados e ao longo do estudo, obtiveram a linhagem de soja PI 595099 (Tamulonis et al., 1997b),

TABELA 3. Genes de resistência a doenças da soja e 'QTL's localizados no grupo de ligação F (Tamulonis et al., 1997b, Silva et al., 2001) no mapa do USDA/ARS-IS (Shoemaker & Specht, 1995).

Patógeno	Gene/fonte de resistência	Marcador
Vírus do mosaico da soja	Rsv1	A186D (A186-1) (RFLP)
Peanut mottle virus	Rpv1	A186D (A186-1) (RFLP)
<i>Heterodera glycines</i>	PI 90763	A186D (A186-1) (RFLP)
<i>Meloidogyne javanica</i>	PI 230977	B212T (B212-1) (RFLP) Satt 266 (SSR) Sat 133 (SSR) SOYHSP 176 (SSR)
<i>Meloidogyne arenaria</i>	PI 200538	B212T (B212-1) (RFLP)
<i>Pseudomonas savastanoi</i> pv. <i>glycinea</i>	Rpg1 Rps3	K644-1 (RFLP) R045I (RFLP)

com o mais elevado nível de resistência a *M. javanica* disponível. Silva et al., (2001) desenvolveram marcadores de microssatélite, nesta mesma região, para resistência a *M. javanica*, em cruzamentos envolvendo os genótipos resistentes PI 595099 e Coodetec 201.

TABELA 4. Genealogia e reação de alguns genótipos de soja utilizados como fontes de resistência a *Meloidogyne incognita* e *M. javanica*. Em negrito os doadores dos genes de resistência.

Genótipo	Genealogia	<i>Meloidogyne incognita</i>	<i>Meloidogyne javanica</i>
BR 6 (Nova bragg)	Bragg ³ x Santa Rosa	R ¹	R
Bragg	Jackson x D 49-2491	R	R
Embrapa 33 - Cariri RC	(Bragg ² x IAC73-2736) x (Bragg ³ x Santa Rosa)	R	R
Forrest	Dyer x Bragg	R	R
Hartwig	PI 437654 x Forrest	R	MR ²
IAC 8	Bragg x (Hill x PI240-664)	R	S ³
IAS 5	(Roanoke x Odgen) x Hill	R	S
Iguaçu (Ocepar 4)	?	R	R
Industrial	Mogiana x La 41-1219 (Pelican)	S	R
Jackson	Volstate ² x Palmetto	R	R
MS/BR 34 (Empaer 10)	D64-4636 (Jackson) x IAC7	S	R
Numbaíra	Davis x IAC 71-1113	MR	S
Paraná (CTS 144)	Hill x D 52-810	R	S
Pequi	D69-442 x (Bragg ³ x Santa Rosa)	R	R
Pickett 71	Pickett x Lee	S	MR
Santa Rosa	D49-772 x La 41-1219	S	MR
Tropical (Lo 75-2280)	Hampton x (Hill x PI 240.664)	R	R
União	(Pine del Perf. x Hill) x Hill x Hood	R	S

1 Resistente

2 Moderadamente resistente

3 Suscetível

9. Um histórico sobre as fontes de resistência a *Meloidogyne* sp. no germoplasma brasileiro de soja

Essa é uma tentativa de sistematizar informações sobre a origem dos genótipos de soja utilizados em programas de melhoramento para resistência a *Meloidogyne* spp. no Brasil. As informações foram obtidas a partir de longas consultas com o Dr. Romeu Afonso de Souza Kiihl, um profundo conhecedor do germoplasma da soja. A genealogia é apresentada de maneira simplificada, pois se buscou somente relatar a origem da fonte de resistência. Os dados sobre as avaliações nematológicas foram obtidos a partir daqueles gerados pelo Centro Nacional de Pesquisa de Soja da Embrapa (Antonio & Dall'Ágnol, 1982; Gouveia & Silva, 1996; Martini & Silva, 1996; Silva et al., 1997; Embrapa, 2000; Silva et al., 2001).

Quase todos as cultivares de soja resistentes a nematóides do gênero *Meloidogyne* em uso no Brasil descendem de uma única fonte de resistência: a cultivar norte-americana Bragg. Essa cultivar é originária do cruzamento Jackson x D49-2491, onde Jackson contribuiu com os genes de resistência. Jackson, por sua vez, descende de Palmetto² x Volstate, ambos com resistência a *M. javanica*, *M. arenaria* e *M. incognita*. Bragg foi semeada nos estados do Paraná, Mato Grosso do Sul, Rio Grande do Sul e Santa Catarina, e tinha especial aceitação entre agricultores do norte do Rio Grande do Sul e do sudoeste do Paraná, locais onde a soja já vinha sendo cultivada desde a década de 60 e onde nematóides do gênero *Meloidogyne* eram de ocorrência muito freqüente. A mancha olho-de-rã (*Cercospora sojina* Hara) limitou o seu cultivo e, finalmente, Bragg não pôde mais ser cultivada após o surgimento do cancro da haste (*Diaphorte phaseolorum* (Cke. & Ell) Sacc.f.sp. *meridionalis* Morgan-Jones) no Brasil, doença fúngica à qual mostrou-se suscetível. Entretanto, essa cultivar foi muito utilizada em diversos programas de melhoramento genético de soja no Brasil, e gerou alguns descendentes, como BR-6 (Nova Bragg) e BR-13. A

primeira, BR-6 (Bragg³ x Santa Rosa), foi pouco utilizada, pois não possuía o potencial produtivo de Bragg.

Conquista (MG/BR-46) possui genes de resistência vindos de Bragg. Essa cultivar apresenta bom nível de resistência a *M. javanica*, *M. arenaria* e *M. incognita*. Sem dúvida, esses atributos contribuíram na obtenção de bom desempenho em diferentes ambientes, tornando-a largamente cultivada no Brasil, a partir do final da década de noventa. Conquista, assim como a cultivar Pioneira (MT/BR-49), descende do cruzamento entre Numbaíra e seleção em Bragg.

A cultivar Coodetec 201 também possui bom nível de resistência a *M. javanica* e *M. incognita*. Ela é bastante semeada no norte do Rio Grande do Sul, sudoeste e norte do Paraná e sul de São Paulo, onde a ocorrência de nematóides de galhas é freqüente, especialmente de *M. javanica*. Coodetec 201, assim Coodetec 208, descende de Iguaçu (Ocepar 4), que também foi muito cultivada em razão da sua resistência a nematóides de galhas. Existem dúvidas sobre a origem de Iguaçu, mas certamente os seus genes de resistência também descendem de Bragg. Iguaçu é suscetível ao cancro da haste e já não é mais semeada, mas foi muito utilizada em cruzamentos.

Outra cultivar de soja com resistência a *M. javanica* é Cariri RC (Embrapa 33), que possui genes de resistência vindos de Bragg, obtida no cruzamento (Bragg² x IAC73-2736) x (Bragg³ x Santa Rosa). Cariri foi muito semeada na Região Norte do Brasil, onde *M. javanica* e *M. arenaria* são de ocorrência comum. Além dos genes de resistência vindos de Bragg, Cariri também possui outra fonte de resistência a nematóide de galhas na sua genealogia: Santa Rosa.

Santa Rosa foi muito semeada no norte do Rio Grande do Sul na década de setenta e possui moderada resistência a *M. javanica*. Foi obtida do cruzamento D49-772 x Pelican (La 41-1219), em que Pelican doou os genes de resistência.

A cultivar de soja utilizada no Brasil com o mais alto nível de resistência às diversas espécies de nematóides do gênero *Meloidogyne* é Pequi (MS/BR-19). Pequi descende de Bragg e Santa Rosa (D69-442 x (Bragg³ x Santa Rosa) e infelizmente também não é mais cultivada em razão da sua suscetibilidade ao cancro da haste.

Atualmente, várias cultivares de soja com resistência a nematóides formadores de galhas estão à disposição dos agricultores em todas as regiões brasileiras (Tabela 1). Entretanto, ainda é necessário o desenvolvimento de cultivares de soja que irão atender a demanda da indústria de alimentos. A cultivar BRS 213 foi desenvolvida para esse fim, não apresentando a enzima lipoxigenase, responsável pelo sabor desagradável da soja. Além desta característica, BRS 213 tem resistência a *M. incognita* e *M. javanica* (Tabela 1), e a várias doenças importantes para a cultura da soja. Essa cultivar se constitui numa excelente matéria prima para a indústria de alimentos a base de soja, e numa boa opção de cultivo.

10. Novas fontes de resistência a *Meloidogyne* spp.

Algumas cultivares de soja originárias de programas de melhoramento dos EUA e que são largamente utilizadas no Brasil como fontes de resistência ao nematóide de cisto da soja (NCS), *H. glycines*, também possuem resistência a algumas espécies de nematóides do gênero *Meloidogyne*. É o caso de Centennial, que possui resistência às raças 1 e 3 de *H. glycines*, e também a *M. incognita*. Centennial descende de Bragg e é um dos parentais de Sharkey, que também é muito usada em cruzamentos no Brasil.

Seguramente a cultivar mais utilizada como fonte de resistência às diversas raças do nematóide de cisto em todo o mundo é Hartwig. Essa cultivar é resistente às 16 raças clássicas de *H. glycines*, na proposta de Riggs & Schmitt, 1988, e desta forma, muito atraente para ser

O uso de cultivares de soja com resistência a nematóides de galhas

Como já foi dito, a escolha de uma cultivar resistente para a semeadura em áreas infestadas por nematóides é o método mais barato e de maior facilidade para adoção pelos produtores de soja. O custo de sementes de cultivares resistentes não é superior ao de cultivares suscetíveis, exceto quando a cultivar apresenta produtividade elevada mesmo em ambientes sem nematóides. Sem dúvida a resistência a nematóides do gênero *Meloidogyne* foi atributo importante para o sucesso de cultivares como Santa Rosa, Bragg e, atualmente, para Conquista e Coodetec 201.

A maioria das cultivares de soja utilizadas no Brasil é suscetível ao ataque dos nematóides de galhas mas, ainda assim, cultivares resistentes estão disponíveis em todas as regiões do Brasil. A relação das cultivares de soja com resistência a *M. javanica*, *M. incognita* e ao nematóide de cisto da soja, *H. glycines*, está apresentada na Tabela 1. Existe maior disponibilidade de cultivares com diferentes graus de resistência a *M. incognita* do que para *M. javanica*.

A escolha da cultivar de soja a ser semeada também deve levar em conta a sua reação a outras doenças importantes e o seu potencial produtivo na região.

Continua...

...Continuação

Muitas vezes o uso de cultivares de soja com resistência não é a melhor opção para áreas infestadas. Quando a população do nematóide está em densidade muito elevada, mesmo as cultivares resistentes têm sua produtividade reduzida, devendo ser feita rotação prévia com outras espécies de plantas resistentes. O milho é a espécie que mais vem sendo utilizada para esse fim.

Existem genótipos de milho com maior resistência à reprodução do nematóide e outros que permitem sua franca reprodução. A criteriosa escolha de híbridos de milho, bem como de cultivares de soja, com resistência, mantém a população dos nematóides sempre baixa, evitando perdas. Em relação a *M. javanica*, é possível a escolha de híbridos altamente resistentes, pois existe grande disponibilidade deles. *Meloidogyne javanica* é espécie que mais danos causa à soja. Em relação a *M. incognita* não se observou nenhum híbrido com fator de reprodução abaixo de 1, mas também deve-se dar preferência aos com menor valor para o cultivo em áreas infestadas. Existem vários grupos de pesquisadores avaliando as reações de híbridos de milho frente a *Meloidogyne* spp. no Brasil e dados sobre o assunto já estão disponíveis na literatura (Brito & Antonio, 1989; Guimarães Filho, 1993; Lordello et al., 1986; Manzote et al., 2000, entre outros).

usada como fonte de resistência em programas de melhoramento. Hartwig descende do cruzamento entre PI 437654 (resistente a todas raças do NCS) e Forrest (resistente às raças 1 e 3 do NCS). Forrest, por sua vez, possui genes de resistência aos nematóides de galhas vindos de Bragg. Assim, além de Hartwig ser fonte de resistência para diversas raças do NCS, também o é para algumas espécies de nematóides formadores de galhas. Infelizmente, no Brasil foram detectadas populações do nematóide de cisto, na região norte do Mato Grosso, que quebram a resistência de Hartwig (Dias et al., 1998).

Outras cultivares, como Kirby, Cordell e Leflore, que são muito utilizadas como fontes de resistência à raça 3 de *H. glycines*, também possuem genes de resistência a algumas espécies de nematóides do gênero *Meloidogyne*, vindas de Bragg.

Novas cultivares de soja com resistência a nematóides do gênero *Meloidogyne* estão disponíveis, com a vantagem de apresentar também resistência a outras doenças importantes (Tabela 1). A quase totalidade possui genes de resistência vindos de Bragg.

11. Bibliografia consultada

AKKAYA, M.S; BHAGWAT, A.A; CREAGAN, P.B. Length polymorphisms of simple sequence repeat DNA in soybean. **Genetics**, Maryland, n.132, p.1131-9, 1992.

ALCANTARA, V.S.B.; MIRANDA, M.A.C. de; LORDELLO, R.R.A. Experimento de resistência de cinco cultivares de soja a *Meloidogyne incognita*. In: REUNIÃO BRASILEIRA DE NEMATOLOGIA, 4., 1980, Mossoró. **Resumos...** Mossoró: SBN, 1980. p.171-176.

AMORIM, L. Avaliação de doenças. In: BERGAMIN FILHO, A.; KIMATI, H.; AMORIM, L. **Manual de fitopatologia: princípios e conceitos**. São Paulo: Agronômica Ceres, 1995. v.1: p.627-671.

ANTONIO, H.; DALL' AGNOL, A. Avaliação de resistência a *Meloidogyne arenaria* nas cultivares de soja recomendada no Brasil em 1980. In: REUNIÃO BRASILEIRA DE NEMATOLOGIA, 6., 1982, Piracicaba. **Resumos...** Piracicaba: SBN, 1982. p.33-41.

BOERMA, H.R.; HUSSEY, R.S. Breeding plants for resistance to nematodes. **Journal of Nematology**, Lakeland, n.24, p.242-252, 1992.

BOTSTEIN, D.; WHITE, R.I.; SKOLNIC, M.; DAVIS, R.W. Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms. **American Journal Human Genetics**, Chicago, n.32, p.314-331, 1980.

BRITO, J.A.; H. ANTONIO, 1989. Resistência de genótipos de milho. **Nematologia Brasileira**, v.13, p.129-137.

CAMARGO, L.E.A. Análise genética da resistência e da patogenicidade. In: BERGAMIN FILHO, A.; KIMATI, H.; AMORIM, L. **Manual de fitopatologia: princípios e conceitos**. São Paulo: Agronômica Ceres, 1995. v.1, cap.24: p.470-473.

CAMARGO, L.E.A.; BERGAMIN FILHO, A. Controle genético. In: BERGAMIN FILHO, A.; KIMATI, H.; AMORIM, L. **Manual de Fitopatologia: princípios e conceitos**. São Paulo: Agronômica Ceres, 1995. vol.1, cap.24, p.729-760.

COVOLO, G. **Contribuição ao estudo de susceptibilidade de algumas variedades de soja (*Glycine max* (L.) Merrill) ao nematóide *Meloidogyne javanica* (Treub, 1885, Chitwood, 1949)**. 1975. 31f. Dissertação (Mestrado) Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria.

CREGAN, P.B.; JARVIK, T.; BUSH, A.L.; SHOEMAKER, R.C.; LARK, K.G.; KAHLER, A.L.; KAYA, N.; VANTOAI, T.T.; LOHNES, D.G.; CHUNG, J.; SPECHT, J.E. An integrated genetic linkage map of the soybean genome. **Crop Science**, Madison, n.39, p.1464-1490, 1999.

DIAS, W.P.; J.F.V. SILVA; R.A. KIIHL; D.M. HIROMOTO; R.V. ABDELNOOR. Quebra da resistência da cv. *Hartwig* por população de campo do nematóide de cisto da soja, *Heterodera glycines*. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.33, n.67, p.971-974. 1998.

EMBRAPA. Centro Nacional de Pesquisa de Soja. **Recomendações técnicas para a cultura da soja na região central do Brasil: 1998/99**. Londrina, 2000. 182p. (Embrapa. CNPSo. Documentos, 120)

FERRAZ, L.C.C.B.; MONTEIRO, A.R. Nematóides. In: BERGAMIN FILHO, A.; KIMATI, H.; AMORIM, L. **Manual de fitopatologia: princípios e conceitos**. São Paulo: Agronômica Ceres, 1995. v.1, cap.8, p.168-201.

FERRAZ, S. Reação de algumas variedades de soja a *Meloidogyne javanica* e *M. incognita*. In: REUNIÃO DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE NEMATOLOGIA, 3., 1978, Mossoró. **Resumos...** Mossoró: SBN, 1978. p.93-94.

FERREIRA, M.E.; GRATTAPAGLIA, D. **Introdução ao uso de marcadores moleculares em análise genética**. Brasília: EMBRAPA-CENARGEN, 1996. 220p.

GARLAND, M.L.; MAXWELL, J.D. Breeding for resistance to the peanut root-knot nematode in soybeans. **Agronomy Abstracts**, Madison, p.52, 1978.

GOUVEIA, L.; SILVA, J.F.V. Reação de cultivares de soja recomendadas para a região dos cerrados brasileiros frente a *Meloidogyne javanica*. In: REUNIÃO DE PESQUISA DE SOJA DA REGIÃO CENTRAL DO BRASIL, 18., 1996, Uberlândia, **Ata e resumos**. Uberlândia: UFU/EMBRAPA, 1996. p.295.

GUIMARÃES FILHO, O. **Reação de genótipos de milho a *Meloidogyne javanica***. 1993. 54f. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Lavras, Lavras.

HUANG, J.S. Mechanisms of resistance to root-knot nematodes. In: SASSER, J.N.; CARTER, C.C. (Ed.) **An advanced treatise on *Meloidogyne***. Raleigh: North Carolina State University Graphics, 1985. v.1, p.165-174.

HUSSEY, R.S. Host-parasite relationships and associated physiological changes. In: J.N. SASSER; C.C. CARTER (Ed.) **An advanced treatise on *Meloidogyne***. Raleigh: North Carolina State University Graphics, 1985. v.1, p.143-154.

HUSSEY, R.S.; BARKER, K.R. A comparison of methods of collecting inocula of *Meloidogyne* spp. including a new technique. **Plant Disease Reporter**, Beltsville, n.57, p.1025-1028, 1973.

HUSSEY, R.S.; BOERMA, H.R. A greenhouse screening procedure for root-knot nematode resistance in soybeans. **Crop Science**, Madison, n.21, p.794-796, 1981.

KAPLAN, D.T.; DAVIS, E.L. Mechanisms of plant incompatibility with nematodes. In: VEECH, J.A.; DICKSON, D.W. (Ed.) **Vistas on Nematology**, Hyattsville: Society of Nematologists, 1987. p.267-276.

KAPLAN, D.T.; KEEN, N.T.; THOMASON, I.J. Studies on the mode of action of glyceollin in soybean incompatibility to the root knot nematode, *Meloidogyne incognita*. **Physiology Plant Pathology**, New York, n.16, p.319-325, 1980a.

KAPLAN, D.T.; KEEN, N.T.; THOMASON, I.J. Association of glyceollin with the incompatible response of roots to *Meloidogyne incognita*. **Physiology Plant Pathology**, New York, n.16, p.309-318, 1980b.

KINLOCH, R.A. Screening for resistance to root-knot nematodes. In: STARR, J.L. **Methods for evaluating plant species for resistance to plant-parasitic nematodes**. Maryland: Society of Nematologists, 1990. p.16-23.

- KINLOCH, R.A. Soybean. In: BARKER, K.R.; PEDERSON, G.A.; WINDHAM, G.L. **Plant and nematode interactions**. Madison: American Society of Agronomy, 1998. p.317-334.
- LORDELLO, A.I.L.; R.R.A. LORDELLO; E. SAWAZAKI. Suscetibilidade de genótipos de milho às raças de *Meloidogyne incognita*. **Nematologia Brasileira**, Piracicaba, n.10, p.21-22. 1986.
- LORDELLO, L.G.E. **Nematóides das plantas cultivadas**. 7. ed. São Paulo: Nobel, 1982. 314p.
- LORENZEN, L.L.; BOUTIN, S.; YOUNG, N.; SPECHT, J.E.; SHOEMAKER, R.C. Soybean pedigree analysis using map-based molecular markers: tracking RFLP markers in cultivars. **Crop Science**, Madison, n.35, p.1326-1336, 1995.
- LUZZI, B.M.; BOERMA, H.R.; HUSSEY, R.S.; PHILLIPS, D.V.; TAMULONIS, J.; FINNERTY, S.L.; WOOD, E.D. Registration of javanese root-knot nematode resistant soybean germoplasm line G93-9223. **Crop Science**, Madison, n.37, p.1372-1375, 1997.
- LUZZI, B.M., BOERMA, H.R.; HUSSEY, R.S. Resistance to three species of root-knot nematode in soybean. **Crop Science**, Madison, n.27, p.259-262, 1987.
- LUZZI, B.M.; BOERMA, H.R.; HUSSEY, R.S. Inheritance of resistance to the southern root-knot nematode in soybean. **Crop Science**, Madison, n.34, p.1240-1243, 1994a.
- LUZZI, B.M.; BOERMA, H.R.; HUSSEY, R.S. A gene for resistance to the southern root-knot nematode in soybean. **Journal of Heredity**, Washington, n.85, p.484-486, 1994b.
- LUZZI, B.M.; BOERMA, H.R.; HUSSEY, R.S. Inheritance of resistance to the peanut root-knot nematode in soybean. **Crop Science**, Madison, n.35, p. 50-53. 1995a.

LUZZI, B.M.; TAMULONIS, J.; HUSSEY, R.S; BOERMA, H.R.
Inheritance of resistance to the javanese root-knot nematode in soybean. **Crop Science**, Madison, n.35, p.1372-1375, 1995b.

MANZOTTE, U.; DIAS, W.P.; GOMES, J.; SILVA, J.F.V. Reação de híbridos de milho a *Meloidogyne javanica*. In: REUNIÃO DE PESQUISA DE SOJA DA REGIÃO CENTRAL DO BRASIL, 22., 2000. Cuiabá. **Resumos...** Cuiabá: Embrapa Soja, 2000. p.71.

MARTINI, A.M.; SILVA, J.F.V. Reação de cultivares de soja recomendadas para a região dos cerrados brasileiros frente a *Meloidogyne javanica*. In: REUNIÃO DE PESQUISA DE SOJA DA REGIÃO CENTRAL DO BRASIL, 18., 1996, Uberlândia, **Resumos...** Uberlândia: UFU/ EMBRAPA, 1996. p.295.

PARLEVLIET, J.E.; ZADOKS, J.C. The integrated concept of disease resistance: a new view including horizontal and vertical resistance in plants. **Euphytica**, Wageningen, n.26, p.5-21, 1977.

REBOIS, R.V.; GOLDEN, A.M. Nematode occurrences in soybean fields in Mississippi and Louisiana. **Plant Disease Reporter**, Beltsville, v.62, n.5, p.433-437, 1978.

RIGGS, R.D.; SCHMITT, D.P. Complete characterization of the race scheme for *Heterodera glycines*. **Journal of Nematology**, Hanover, n.20, p.392-395, 1988.

ROBERTS, P.A. Resistance to nematodes: definitions, concepts and consequences. In: STARR, J.L. **Methods for evaluating plant species for resistance to plant-parasitic nematodes**. Maryland: Society of Nematologists, 1990. p.1-15.

ROBERTS, P.A. Current status of the availability, development and use of host plant resistance to nematodes. **Journal of Nematology**, Hanover, v.24, n.2, p.213-227, 1992.

ROBERTS, P.A.; MATTHEWS, C.; VEREMIS, J.C. Genetic mechanisms of host-plant resistance to nematodes. In: BARKER, K.R.; PEDERSON, G.A.; WINDHAM, G.L. **Plant and nematode interactions**. Madison: American Society of Agronomy, 1998. p.209-238.

RONGWEN, J.; AKKAYA, M.S.; BHAGWAT, A.A.; LAVI, U.; CREGAN, P.B. The use of microsatellite DNA markers for soybean genotype identification. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, n. 90, p.43-48, 1995.

SCHMITT, D.P.; NOEL, G.R. Nematodes parasites of soybean. In: NICKLE, W.R. **Plant and insect nematodes**. New York: Marcel Dekker, 1984. p.13-59.

SHARMA, R.D.; SPEHAR, C.R. Reação de cultivares e linhagens de soja a nematóide formador de galhas, *Meloidogyne javanica*. In: REUNIAO DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE NEMATOLOGIA, 7., 1983, Brasília. **Resumos...** Brasília: SBN, 1993. p.227-238.

SHOEMAKER, R.C.; SPECHT, J.E. Integration of the soybean molecular and classical genetic linkage groups. **Crop Science**, Madison, n.37, p.1903-1909, 1995.

SILVA, J.F.V. Genética Quantitativa Associada ao Uso de Marcadores Moleculares para Seleção de Genótipos de Soja com Resistência a *Meloidogyne javanica*. 2001. 73f. Tese (Doutorado) - Escola Superior de Agricultura Luíz de Queiroz, Universidade de São Paulo, Piracicaba.

SILVA, J.F.V.; L.C.C.B. FERRAZ; E.C.A. ARIAS. Herança da resistência a *Meloidogyne javanica* em soja. **Nematropica**, 2001. No prelo.

SILVA, J.F.V.; DIAS, W.P.; GARCIA, A. Avaliação da resistência de linhagens avançadas do programa de melhoramento da Embrapa Soja a nematóides formadores de galhas. In: REUNIÃO DE PESQUISA DE SOJA DA REGIÃO CENTRAL DO BRASIL, 23., 2001, Londrina. **Anais...** Londrina: Embrapa Soja, 2001. p.123-124.

SILVA, J.F.V. Problemas fitossanitários da soja no Brasil, com ênfase em nematóides. *In*: CONGRESSO BRASILEIRO DE NEMATOLOGIA, 21., 1998, Maringá. **Anais...** Maringá: UEM, 1998. p.16-20.

SILVA, J.F.V. Avaliação de genótipos de soja a *Meloidogyne javanica*. *In*: REUNIÃO DE PESQUISA DE SOJA DA REGIÃO SUL, 25., 1997, Passo Fundo, **Resumos...** Passo Fundo: [s.n.], 1997, p. 169.

SILVA, J.G. da; LORDELLO, L.G.E.; MIYASAKA, S. Observações sobre a resistência de algumas variedades de soja ao nematóide das galhas. **Bragantia**, Campinas, v.12, n.1-3, p.59-63, 1952.

STARR, J.L. **Methods for evaluating plant species for resistance to plant-parasitic nematodes**. Hyattsville: Society of Nematologists, 1990. 85p.

TAMULONIS, J.P.; LUZZI, B.M.; HUSSEY, R.S.; PARROT, W.A.; BOERMA, H.R. DNA markers analysis of loci conferring resistance to peanut root-knot nematode in soybean. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, n.95, p.664-670, 1997a.

TAMULONIS, J.P.; LUZZI, B.M.; HUSSEY, R.S.; PARROT, W.A.; BOERMA, H.R. DNA markers associated with resistance to javanese root-knot nematode in soybean. **Crop Science**, Madison, n.37, p.783-788, 1997b.

TAMULONIS, J.P.; LUZZI, B.M.; HUSSEY, R.S.; PARROT, W.A.; BOERMA, H.R. RFLP mapping of resistance to southern root-knot nematode in soybean. **Crop Science**, Madison, n.37, p.783-788, 1997c.

TIHOHOD, D.; FERRAZ, S. Comportamento de cultivares e linhagens de soja frente a uma população de *Meloidogyne javanica*. **Nematologia Brasileira**, Piracicaba, n.9, p.13-14, 1985.

TIHOHOD, D. **Nematologia agrícola aplicada**. Jaboticabal: FUNEP, 1993. 372p.

VAN Der PLANK, J.E. **Plant diseases: epidemics and control**. New York: Academic Press, 1963. 349p.

VEECH, J.A.; ENDO, B.Y. Comparative morphology and enzyme histochemistry of root-knot resistant and susceptible soybean. **Phytopathology**, Saint Paul, n.60, p.896-902, 1970.

WILLIAMS, J.G.K.; KUBELIK, A.R.; LIVAK, K.J.; RAFALSKI, J.A.; TINGEY, S.V. DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. **Nucleic Acids Research**, n.18, p.6531-6535, 1990.

YOUNG, L.D. Breeding for nematode resistance and tolerance. *In*: BARKER, K.R.; PEDERSON, G.A.; WINDHAM, G.L. **Plant and nematode interactions**. Madison: American Society of Agronomy, 1998. p.197-208.





*Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária
Centro Nacional de Pesquisa de Soja
Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento
Rod. Carlos João Strass - Distrito de Warta
Fone: (43) 371-6000 Fax: (43) 371-6100
Caixa Postal 231 - 86001-970 Londrina PR
Home page: <http://www.cnpso.embrapa.br>
E-mail: sac@cnpso.embrapa.br*



Ministério da Agricultura,
Pecuária e Abastecimento



ISBN 857033002-2

