

Ecologia e Manejo de Patógenos Radiculares em Solos Tropicais

As doenças radiculares estão entre as principais causas de redução na produtividade de culturas de interesse alimentar mundial. Em cultivos tropicais, essas doenças têm recebido pouca atenção quando comparado às doenças foliares, principalmente quando os sintomas são confinados às raízes. Dentre os organismos causadores de doenças radiculares destacam-se os fungos, as bactérias e os nematóides, denominados generalizadamente como patógenos radiculares ou fitopatógenos habitantes do solo. O controle de doenças radiculares é muito difícil, pois os patógenos coevoluíram com as plantas por milhões de anos e estão altamente adaptados ao ambiente subterrâneo em associação com o hospedeiro.

Este livro se propõe a abordar os aspectos relacionados à ecologia e ao manejo de patógenos radiculares, com ênfase para os solos e os cultivos tropicais, bem como motivar novas iniciativas sobre esse tema.



UFRPE

Ecologia e Manejo de Patógenos Radiculares em Solos Tropicais - Michereff, Andrade & Menezes - Eds.

Ecologia e Manejo de Patógenos Radiculares em Solos Tropicais



Sami J. Michereff
Domingos E.G.T. Andrade
Maria Menezes
Editores



Universidade Federal Rural de Pernambuco
Programa de Pós-Graduação em Fitopatologia

Ecologia e Manejo de Patógenos Radiculares em Solos Tropicais

Sami J. Michereff
Domingos E.G.T. Andrade
Maria Menezes

Editores



Universidade Federal Rural de Pernambuco
Programa de Pós-Graduação em Fitopatologia
Recife - PE
2005



UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO

Prof. Valmar Corrêa de Andrade
Reitor

Prof. Reginaldo Barros
Vice-Reitor

Prof. Fernando José Freire
Pró-Reitor de Pesquisa e Pós-Graduação

Prof. Delson Laranjeira
Coordenador do Programa de Pós-Graduação em Fitopatologia

Sr. Antão Marcelo Freitas A. Cavalcanti
Diretor da Imprensa Universitária

© 2005 by Sami J. Michereff, Domingos E.G.T. Andrade & Maria Menezes
Direitos de edição reservados aos editores

Criação da capa: Sami J. Michereff & Genilda P. Andrade

Editoração eletrônica: Sami J. Michereff e Genilda P. Andrade

Catálogo na Fonte

Setor de Processos Técnicos da Biblioteca Central – UFRPE

E19 Ecologia e manejo de patógenos radiculares em solos tropicais / eds. Sami J. Michereff, Domingos E. G. T. Andrade, Maria Menezes. – Recife : UFRPE, Imprensa Universitária, 2005.
398 p. : il.
Bibliografia

ISBN 85-87459-09-0
CDD 632
CDU 632

1. PATÓGENO RADICULAR 2. INOCULAÇÃO 3. ECOLOGIA 4. MANEJO 5. CONTROLE QUÍMICO 6. CONTROLE BIOLÓGICO 7. CONTROLE INTEGRADO 8. CONTROLE GENÉTICO 9. NUTRIÇÃO MINERAL 10. MICROBIOTA 11. SISTEMA VASCULAR I.
Michereff, Sami J. II. Andrade, Domingos E. G. T. III. Menezes, Maria

Não é permitida a reprodução total ou parcial deste livro sem a autorização expressa dos editores.

Apresentação

As doenças radiculares estão entre as principais causas de redução na produtividade de culturas de interesse alimentar mundial. Em cultivos tropicais, essas doenças têm recebido pouca atenção quando comparado às doenças foliares, principalmente quando os sintomas são confinados às raízes. Dentre os organismos causadores de doenças radiculares destacam-se os fungos, as bactérias e os nematóides, denominados generalizadamente como patógenos radiculares ou fitopatógenos habitantes do solo. O controle de doenças radiculares é muito difícil, pois os patógenos coevoluiram com as plantas por milhões de anos e estão altamente adaptados ao ambiente subterrâneo em associação com o hospedeiro.

Os estudos sobre ecologia e manejo de patógenos radiculares tiveram um grande impulso após a publicação do livro intitulado “Biology of Root-infecting Fungi”, em 1956, de autoria do Prof. Stephen D. Garrett, da Universidade de Cambridge, Inglaterra. No entanto, apesar da grande importância das doenças radiculares nos trópicos, a maioria das pesquisas e textos publicados tem dado ênfase às doenças em cultivos desenvolvidos em clima temperado.

Este livro se propõe a abordar os aspectos relacionados à ecologia e ao manejo de patógenos radiculares, com ênfase para os solos e os cultivos tropicais, bem como motivar novas iniciativas sobre esse assunto.

Os Editores

Editores e Colaboradores

Editores

Sami J. Michereff. Departamento de Agronomia - Área de Fitossanidade, Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE), Recife - PE. E-mail: sami@ufrpe.br

Domingos E.G.T. Andrade. Departamento de Agronomia - Área de Fitossanidade, Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE), Recife - PE. E-mail: degta@uol.com.br

Maria Menezes. Departamento de Agronomia - Área de Fitossanidade, Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE), Recife - PE. E-mail: menezes@hotmail.com.br

Colaboradores

Andréa M.A. Gomes. Departamento de Microbiologia, Faculdade Maurício de Nassau (FMN), Recife - PE. E-mail: andreamagomes@hotmail.com

Eduardo S.G. Mizubuti. Departamento de Fitopatologia, Universidade Federal de Viçosa (UFV), Viçosa - MG. E-mail: mizubuti@ufv.br

Elineide B. Silveira. Departamento de Biologia - Área de Microbiologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE), Recife - PE. E-mail: elineidebs@yahoo.com.br

Erika V. Medeiros. Departamento de Ciências Vegetais, Escola Superior de Agricultura de Mossoró (ESAM), Mossoró - RN. E-mail: evmbio@hotmail.com

Erlei M. Reis. Faculdade de Agronomia e Medicina Veterinária, Universidade de Passo Fundo (UPF), Passo Fundo - RS. E-mail: reis@upf.tche.br

Francisco X.R. Vale. Departamento de Fitopatologia, Universidade Federal de Viçosa (UFV), Viçosa - MG. E-mail: dovale@ufv.br

Gaus S.A. Lima. Departamento de Botânica, Universidade Federal de Alagoas (UFAL), Maceió - AL. E-mail: gausandrade@bol.com.br

Hélcio Costa. Instituto Capixaba de Pesquisa e Extensão Rural (INCAPER), Venda Nova do Imigrante - ES. E-mail: helciocosta@bol.com.br

Iraídes P. Assunção. Departamento de Fitotecnia e Fitossanidade, Universidade Federal de Alagoas (UFAL), Maceió - AL. E-mail: ira.assunção@bol.com.br

José J.V. Rodrigues. Departamento de Agronomia - Área de Solos, Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE), Recife - PE. E-mail: jvilar@ufrpe.br

Laércio L. Hoffmann. Cooperativa Central de Desenvolvimento Agropecuário e Econômico Ltda. (COODETEC), Cascavel - PR. E-mail: laercio@coodetec.com.br

Laércio Zambolim. Departamento de Fitopatologia, Universidade Federal de Viçosa (UFV), Viçosa - MG. E-mail: zambolim@ufv.br

Leonor C. Maia. Departamento de Micologia, Universidade Federal de Pernambuco (UFPE), Recife - PE. E-mail: leonorcmaia@hotmail.com

Lilia Willadino. Departamento de Biologia - Área de Botânica, Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE), Recife - PE. E-mail: lilia@truenet.com.br

Luiz A. Maffia. Departamento de Fitopatologia, Universidade Federal de Viçosa (UFV), Viçosa - MG. E-mail: lamaffia@ufv.br

Luiz A.C. Valle. Delegacia Federal da Agricultura de Minas Gerais, Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento (DFA-MG/MAPA), Belo Horizonte - MG. E-mail: luizvalle@agricultura.gov.br

Luiz A.M. Peruch. Estação Experimental de Urussanga, Empresa de Pesquisa Agropecuária e Extensão Rural de Santa Catarina (EPAGRI), Urussanga - SC. E-mail: lamperuch@epagri.rct-sc.br

Newton P. Stamford. Departamento de Agronomia - Área de Solos, Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE), Recife - PE. E-mail: newtonps@novaera.com.br

Norma S.S. Silveira. Departamento de Biologia - Área de Microbiologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE), Recife - PE. E-mail: nsobral@ufrpe.br

Raquel Ghini. Laboratório de Fitopatologia, Embrapa Meio Ambiente, Jaguariúna - SP. E-mail: raquel@cnpma.embrapa.br

Rejane M.P. Galindo. Departamento de Biologia - Área de Botânica, Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE), Recife - PE. E-mail: ggalindo@elogica.com.br

Ricardo T. Casa. Departamento de Fitotecnia, Universidade para o Desenvolvimento de Santa Catarina (UDESC), Lages - SC. E-mail: a2rtc@cav.udesc.br

Richard J. Heck. Departamento de Agronomia - Área de Solos, Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE), Recife - PE. E-mail: rheck@irs.uoguelph.ca

Rosa L.R. Mariano. Departamento de Agronomia - Área de Fitossanidade, Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE), Recife - PE. E-mail: rmariano@truenet.com.br

Rosa M.M. Guedes. Departamento de Biologia - Área de Ecologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE), Recife - PE. E-mail: rguedes@sparc.ecology.uga.edu

Rui Sales Jr. Departamento de Ciências Vegetais, Escola Superior de Agricultura de Mossoró (ESAM), Mossoró - RN. E-mail: ruisaes@esam.br

Tânia L.M. Stamford. Departamento de Nutrição, Universidade Federal de Pernambuco (UFPE), Recife - PE. E-mail: E-mail: newtonps@novaera.com.br

Terezinha R. Câmara. Departamento de Química - Área de Química Agrícola, Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE), Recife - PE. E-mail: tcamara@novaera.com.br

Uided M.T. Cavalcante. Departamento de Biologia - Área de Microbiologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE), Recife - PE. E-mail: umaaze@ig.com.br

Viviane J.L.B. Rodrigues. Delegacia Federal da Agricultura de Pernambuco, Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento (DFA-PE/MAPA), Recife - PE. E-mail: vivianeju@agricultura.gov.br

Wagner Bettiol. Laboratório de Fitopatologia, Embrapa Meio Ambiente, Jaguariúna - SP. E-mail: bettiol@cnpma.embrapa.br

Apresentação	III
Editores e colaboradores	V
Índice	IX
1. Importância dos patógenos e das doenças radiculares em solos tropicais	1
Sami J. Michereff, Domingos E.G.T. Andrade, Luiz A.M. Peruch & Maria Menezes	
2. Sistema vascular e exsudatos radiculares	19
Lilia Willadino, Terezinha R. Câmara, Rejane M.P. Galindo, Rosa M.M. Guedes & Sami J. Michereff	
3. Propriedades físicas e químicas dos solos	41
Newton P. Stamford, José J.V. Rodrigues, Richard J. Heck & Domingos E.G.T. Andrade	
4. Microbiota dos solos tropicais	61
Newton P. Stamford, Tânia L.M. Stamford, Domingos E.G.T. Andrade & Sami J. Michereff	
5. Inóculo de patógenos radiculares	93
Sami J. Michereff, Domingos E.G.T. Andrade & Luiz A.M. Peruch	
6. Solos supressivos	125
Wagner Bettiol & Raquel Ghini	
7. Nutrição mineral e patógenos radiculares	153
Laércio Zambolim, Hélcio Costa & Francisco X.R. Vale	
8. Interação entre fungos micorrízicos arbusculares e patógenos radiculares	183
Leonor C. Maia, Norma S.S. Silveira & Uided M.T. Cavalcante	
9. Epidemiologia de doenças radiculares	207
Luiz A. Maffia & Eduardo S.G. Mizubuti	
10. Controle genético de doenças radiculares	247
Gaus S.A. Lima, Iraíldes P. Assunção & Luiz A.C. Valle	
11. Controle cultural de doenças radiculares	279
Erlei M. Reis, Ricardo T. Casa & Laércio L. Hoffmann	
12. Controle biológico de doenças radiculares	303
Rosa L.R. Mariano, Elineide B. Silveira & Andréa M.A. Gomes	

13. Controle físico de doenças radiculares	323
Raquel Ghini & Wagner Bettiol	
14. Controle químico de doenças radiculares	345
Rui Sales Jr., Érika V. Medeiros, Domingos E.G.T. Andrade, Luiz A.M. Peruch & Viviane J.L.B. Rodrigues	
15. Manejo integrado de doenças radiculares	367
Sami J. Michereff, Luiz A.M. Peruch & Domingos E.G.T. Andrade	

Importância dos Patógenos e das Doenças Radiculares em Solos Tropicais

*Sami J. Michereff
Domingos E.G.T. Andrade
Luiz A.M. Peruch
Maria Menezes*

Introdução

Patógenos radiculares, também denominados fitopatógenos habitantes do solo, podem ser definidos como organismos que (a) passam a maior parte de seu ciclo de vida no solo, (b) infectam órgãos subterrâneos ou caules das plantas, (c) têm capacidade de sobreviver no solo por um longo período na ausência de seus hospedeiros, (d) possuem capacidade de competição saprofítica e (e) seus estádios de disseminação e sobrevivência são confinados ao solo, embora alguns possam produzir esporos disseminados pelo ar ou água (Hillocks & Waller, 1997).

Dentre os organismos causadores de doenças radiculares destacam-se os fungos, as bactérias e os nematóides. Os fungos constituem o maior grupo de patógenos radiculares, ocorrendo em todos os tipos de sistemas agrícolas e causando doenças nas principais espécies cultivadas, com uma variada gama de sintomas. Muitos fungos habitantes do solo possuem elevada capacidade de competição saprofítica e podem sobreviver em resíduos de plantas introduzidos no solo, mantendo-se em elevadas densidades populacionais mesmo durante longos períodos de rotação de culturas. Outros fungos que vivem nesse ambiente produzem estruturas como agregados miceliais, esclerócios, oósporos, clamidosporos ou outros tipos de esporos, que resistem às condições ambientais adversas e permanecem viáveis quando as plantas hospedeiras não estão presentes. Essas estruturas podem estar associadas

com resíduos de plantas, mas freqüentemente encontram-se livres no solo. Esse conjunto de características é uma das razões pela qual fungos fitopatogênicos habitantes do solo, uma vez introduzidos numa área de plantio, são praticamente impossíveis de serem eliminados (Wheeler & Rush, 2001b).

As bactérias, embora sejam considerados os microrganismos mais numerosos no solo e estejam invariavelmente associadas com doenças radiculares, relativamente poucas são patógenos radiculares primários. Bactérias que causam doenças radiculares, em sua maioria, sobrevivem em restos culturais, mas em alguns casos são capazes de sobreviver livres no solo. Esses organismos penetram por ferimentos nas raízes causados por nematóides, insetos, implementos agrícolas ou rachaduras naturais na superfície da raiz. Os sintomas causados por bactérias fitopatogênicas incluem podridões moles, murchas vasculares, proliferação radicular e crescimento celular anormal. Espécies dos gêneros *Agrobacterium*, *Pectobacterium* e *Ralstonia* são responsáveis pela maioria das doenças radiculares de origem bacteriana. Embora somente poucos gêneros bacterianos causem doenças radiculares, muitos desses gêneros possuem uma ampla gama de hospedeiros.

A maioria dos nematóides presentes no solo não é patogênica às plantas. Os nematóides fitopatogênicos são parasitas que tipicamente se alimentam de raízes, embora algumas espécies sejam capazes de migrar para as partes da planta acima do solo e causar galhas ou lesões nas folhas e sementes. Todos os nematóides parasitas de plantas possuem um estilete, que facilita a penetração e a extração de nutrientes das plantas. Alguns nematóides são endoparasitas, pois penetram completamente nas raízes da planta, enquanto outros são ectoparasitas e permanecem na superfície da raiz. Dentre os endoparasitas, alguns são migradores, movimentando-se dentro das raízes e outras partes da planta, enquanto outros são sedentários. Os nematóides causam uma variedade de sintomas nas plantas, incluindo necrose radicular, galhas radiculares, ramificação anormal das raízes, murcha e clorose. Algumas espécies de nematóides sobrevivem como ovos, enquanto outras sobrevivem no solo e nos restos radiculares em diferentes estádios. Para a maioria das espécies parasitas de plantas, o processo de eclosão dos ovos pode ocorrer desde que as condições de temperatura e disponibilidade de água estejam favoráveis, mas algumas espécies, como os nematóides de cistos, requerem estímulos, tais como exsudatos de uma planta hospedeira, para que ocorra a eclosão. Os juvenis, após a eclosão, movem-se para uma planta e iniciam a alimentação. Embora os nematóides sejam importantes patógenos primários, podem também afetar outras doenças indiretamente, pela predisposição das plantas à infecção por fungos ou bactérias, uma vez que os ferimentos causados durante a alimentação propiciam o acesso dos organismos a tecidos radiculares intercelulares. Freqüentemente, os danos dos nematóides às plantas são resultantes da habilidade parasítica do nematóide em interação com outros fitopatógenos, produzindo doenças do tipo “complexo”.

Classificação ecológica dos patógenos radiculares

Em 1917, S.A. Waksman estabeleceu claramente uma função ativa dos fungos na decomposição de resíduos de plantas, sugerindo a existência de dois grupos ecológicos gerais, *habitantes do solo* e *invasores do solo*. Espécies fúngicas ocorrendo rotineiramente no solo foram designadas como *habitantes do solo*, enquanto aquelas com uma existência transitória nesse ambiente foram denominadas *invasores do solo* (Wheeler & Rush, 2001a). As categorias de *habitantes* e *invasores do solo* foram aplicadas a fitopatógenos por Reinking & Manns (1933), que estudaram o gênero *Fusarium* em solos da América Central. Certas espécies desse fungo foram constatadas em todos os solos examinados e classificadas como *habitantes do solo*, enquanto outras foram verificadas somente em localidades específicas e classificadas como *invasoras do solo*, dentre as quais, *Fusarium oxysporum* f.sp. *cubense*, agente do mal do Panamá. Posteriormente, Garrett (1956) reconheceu a existência de dois tipos contrastantes de categorias entre fungos infectando raízes: a) *habitantes do solo*, considerados como patógenos primitivos não-especializados que possuem uma ampla gama de hospedeiros e infectam principalmente plântulas e tecidos de raízes jovens (ex: algumas espécies de *Rhizoctonia* e *Pythium*), para os quais a existência saprofítica no solo é a principal forma de sobrevivência; b) *habitantes de raízes*, caracterizados como patógenos mais especializados com restrita gama de hospedeiros ou um hospedeiro específico, que causam doenças em plantas adultas e com existência no solo apenas transitória (ex: *formae specialis* de *F. oxysporum*). A especialização patogênica foi vista como incompatível com a existência saprofítica bem desenvolvida. A perda da habilidade saprofítica em parasitas evoluídos foi considerada como inevitável, sendo os parasitas obrigados um produto final numa escala evolucionária. Simbiontes micorrízicos foram considerados os mais evoluídos dos parasitas de raízes, seguidos pelos fungos causadores de murchas vasculares e finalmente pelos parasitas ecotróficos de raízes, como *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici*.

Segundo Lockwood (1988), a seqüência evolucionária anterior têm sido questionada, pois *biotrofia* (habilidade para explorar células vivas do hospedeiro) e uma ampla gama de hospedeiros são considerados atributos de grupos primitivos de fungos parasitas de plantas aquáticas, tendo a *necrotrofia* (habilidade para derivar nutrientes das células mortas do hospedeiro pela atividade patogênica) e a *saprotrofia* (habilidade para viver em matéria orgânica morta) surgido quando as plantas tornaram-se terrestres. É importante observar que na atualidade, formas aquáticas como Chytridiomycetes e Oomycetes estão representadas por uma elevada proporção de parasitas incluindo muitos biotróficos. A especificidade hospedeira ocorre entre biotróficos e necrotróficos, enquanto a especificidade por substrato é comum entre saprotróficos.

Possuir ampla gama de hospedeiros tem sido citada como uma característica primitiva, enquanto

um número reduzido de hospedeiros como avançada. Isto pode ser verdadeiro para biotróficos estritos, mas não necessariamente para biotróficos facultativos ou necrotróficos obrigados. Por exemplo, patógenos causadores de murchas vasculares como *Verticillium* e *F. oxysporum* são considerados parasitas especializados, ainda que *Verticillium* tenha uma ampla gama de hospedeiros, com pouca evidência de especificidade hospedeira, enquanto *F. oxysporum* tem uma reduzida gama de hospedeiros com biótipos específicos a espécies e normalmente cultivares de plantas. Em contraste, *Rhizoctonia solani* é geralmente considerado um parasita mais primitivo e não especializado. Muitos isolados patogênicos de *R. solani* podem infectar plântulas de vários hospedeiros, embora em plantas adultas sejam mais restritos em sua gama de hospedeiros (Lockwood, 1988).

A habilidade de algumas bactérias fitopatogênicas para sobreviver no solo independentemente da presença de seus hospedeiros ou de resíduos dos hospedeiros tem sido menos estudada que em relação aos fungos (Hillocks & Waller, 1997). Baseado na importância da fase habitante do solo no ciclo de vida, Budenhagen (1965) agrupou as bactérias fitopatogênicas que vivem no solo em três categorias: a) bactérias cujas populações são produzidas quase exclusivamente no hospedeiro, mas podem sobreviver em restos culturais do hospedeiro no solo; b) bactérias cujas populações são produzidas e aumentadas no hospedeiro e retornam ao solo em restos culturais, onde as populações declinam somente de forma gradual; c) bactérias cujas populações são produzidas no solo e têm somente uma relação transitória com doenças de plantas. A maioria das bactérias fitopatogênicas enquadra-se no primeiro grupo devido à limitada capacidade de sobrevivência em restos culturais no solo. No segundo grupo as bactérias persistem por um longo período na ausência do hospedeiro primário, possivelmente indicando uma habilidade para existência saprofítica, como observado em *Agrobacterium tumefaciens*. No último grupo encontram-se bactérias com limitada capacidade para invadir tecidos feridos, como algumas espécies de *Pseudomonas* (Hillocks & Waller, 1997).

Numa abordagem semelhante à adotada para os fungos, Wheeler & Rush (2001a) consideraram a existência de duas categorias de bactérias fitopatogênicas, *invasoras do solo* e *habitantes do solo*. Várias bactérias fitopatogênicas podem sobreviver como saprófitas no solo, em estado de reduzida atividade metabólica, enquanto outras bactérias sobrevivem em resíduos de plantas colonizados e sementes. Quando os resíduos degradam, as densidades populacionais dessas bactérias declinam. Bactérias dos gêneros *Pectobacterium*, *Xanthomonas* e muitas espécies de *Pseudomonas* estão nessa categoria, e foram caracterizadas como *invasoras do solo*. Por outro lado, *Ralstonia solanacearum*, *Streptomyces scabies* e *Agrobacterium* spp. podem sobreviver no solo por vários anos na ausência do hospedeiro suscetível e foram classificadas como *habitantes do solo*.

Tipos de doenças radiculares

Em cultivos tropicais, as doenças radiculares têm recebido pouca atenção quando comparado às doenças foliares, principalmente quando os sintomas são confinados às raízes. Essa situação não é decorrente da falta de importância das doenças radiculares, mas devido à dificuldade de observação dos sintomas abaixo do nível do solo e à complexidade dos fatores envolvidos na interação hospedeiro-patógeno-ambiente, em que características abióticas e bióticas do solo podem influenciar direta e/ou indiretamente o desenvolvimento das doenças (Figura 1.1), motivo pelo qual serão discutidas com profundidade em capítulos posteriores.

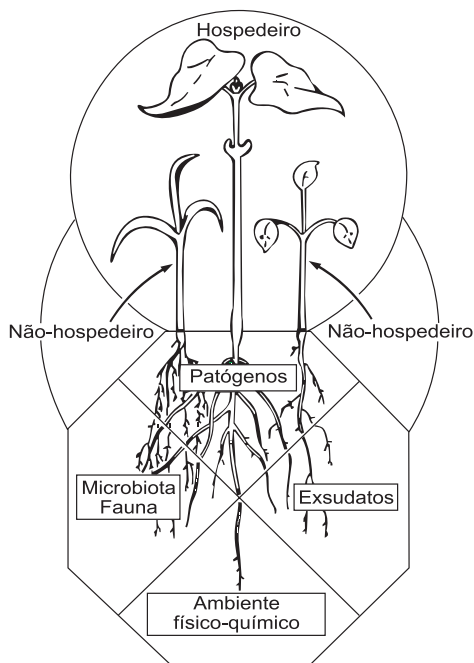


Figura 1.1. Interação dos componentes que afetam o crescimento e a sanidade de plantas envolvendo patógenos radiculares (adaptado de Curl, 1982).

As doenças radiculares são caracterizadas por uma diversidade de sintomas nas plantas, incluindo podridões de sementes, tombamento de plântulas de pré e pós-emergência, podridões de raízes, murchas vasculares, podridões moles e nematoses radiculares.

Podridões de sementes e doenças de plântulas

Podridões de sementes são causadas por bactérias e fungos que infectam as sementes antes ou imediatamente após a germinação e a formação das plântulas, antes da emergência na superfície do solo. Doenças de plântulas são causadas principalmente por fungos e tipicamente resultam na debilidade ou morte da plântula. Os sintomas podem incluir raízes com podridões moles, raízes com necroses ou lesões deprimidas nas áreas do hipocótilo ou epicótilo da plântula. Podridões de sementes e doenças de plântulas podem devastar uma cultura. Os estandes de plantas tornam-se desiguais e as plantas podem ser debilitadas devido às lesões nas raízes e na parte baixa do caule. Isso leva ao pobre crescimento da planta, à maturidade desuniforme da cultura e, em casos extremos, necessidade de replantio do campo. Estandes pobres de plantas podem também levar a maiores problemas com plantas invasoras devido à menor competição (Wheeler & Rush, 2001b).

Os fungos *R. solani* e *Pythium* spp. são capazes de causar podridões de sementes e tombamentos de pré e pós-emergência em muitas culturas. Entretanto, esses fungos são muito diferentes nas estruturas de sobrevivência e infecção, bem como requerem condições ambientais diferentes para causarem doença. Em relação ao gênero *Pythium*, sob condições de solo saturado, muitas espécies formam esporos móveis chamados zoósporos, que se movem ativamente em direção à semente germinando. Em condições secas, esse fungo sobrevive como oósporos. Um oósporo pode germinar diretamente e causar uma infecção sob condições secas, mas em algumas situações, um oósporo individual pode originar um zoosporângio que poderá produzir muitos zoósporos e cada zoósporo causar uma infecção. O fungo *R. solani* infecta principalmente por micélio e pode causar doença sob condições ambientais do solo muito mais amplas que *Pythium* spp. Entretanto, temperaturas amenas e abundante umidade do solo favorecem as doenças causadas por ambos os fungos (Wheeler & Rush, 2001b).

Um grande número de fungos, incluindo *Fusarium*, *Colletotrichum*, *Rhizopus*, *Aspergillus* e *Penicillium*, pode atacar sementes. A ocorrência de tempo úmido durante a maturação dos grãos, colheita ou armazenamento pode levar à podridão de sementes por esses fungos ou aumentar a podridão após o plantio.

Bactérias podem causar doenças em plântulas se as sementes estiverem infectadas por esses microrganismos. Um exemplo de bactéria transmitida pela semente é *Xanthomonas campestris* pv. *campestris*, que causa a podridão negra das crucíferas. Bactérias associadas com podridões de sementes podem sobreviver internamente em sementes ou em restos culturais, mas não sobrevivem bem quando livres no solo. Se a bactéria sobrevive nos restos culturais, plantas são infectadas quando entram em contato com os restos, resultando em severas lesões e morte da planta. Entretanto, muitas bactérias que causam podridões de sementes são somente invasoras temporárias do solo e não habitantes permanentes do solo (Wheeler & Rush, 2001b).

Podridões radiculares

Podridões radiculares estão entre as doenças mais comuns causadas por fitopatógenos habitantes do solo, pois ocorrem na maioria das espécies cultivadas e apresentam uma ampla gama de sintomas. Nessas doenças, as raízes das plantas são afetadas e os tecidos radiculares tornam-se necróticos e morrem. O sistema radicular inteiro de uma planta ou somente uma pequena área próxima ao local de penetração inicial do patógeno pode tornar-se infectada. Muitas podridões radiculares causam a morte rápida da planta, enquanto outras causam somente sintomas leves e têm impacto mínimo no desenvolvimento da planta. Frequentemente, patógenos causadores de podridões radiculares são capazes de causar diferentes tipos de doenças em uma única espécie de planta, mas em grande parte, o desenvolvimento de sintomas específicos em uma planta individual é regulado pelo tempo de infecção e pelo ambiente do solo, principalmente temperatura e umidade (Wheeler & Rush, 2001b).

Muitas podridões radiculares são causadas por fungos patogênicos habitantes do solo. Na ausência de um hospedeiro suscetível, os patógenos sobrevivem como esclerócio, micélio em restos culturais ou vários tipos de esporos. Quando um hospedeiro suscetível está presente, os exsudatos radiculares estimulam a germinação dos esporos e o micélio fúngico cresce em direção à raiz seguindo o gradiente de exsudatos radiculares. Quando o fungo atinge a superfície da raiz, causa a infecção utilizando meios químicos e físicos. Patógenos causadores de podridões radiculares produzem uma grande variedade de substâncias enzimáticas que auxiliam no processo de infecção, e frequentemente as células radiculares são desintegradas e mortas com o avanço do fungo. Muitos desses fungos fitopatogênicos habitantes do solo, como *R. solani*, *Pythium ultimum*, *Armillaria mellea* e *Phymatotrichum omnivorum* são inespecíficos em seu modo de infecção e possuem grande número de hospedeiros. Outros, como *Fusarium* e *Phytophthora*, têm gama de hospedeiros extremamente ampla, mas certas espécies desses gêneros podem ser específicas a certos hospedeiros ou possuem raças que são capazes de infectar somente algumas cultivares de determinada espécie de hospedeiro. Alguns fitopatógenos habitantes do solo, incluindo *Bipolaris sorokiniana* e *Aphanomyces euteiches*, possuem uma gama restrita de hospedeiros. As plantas podem ser infectadas por patógenos causadores de podridões radiculares em qualquer estágio de desenvolvimento, mas os sintomas são mais severos quando as plantas são infectadas nos estádios iniciais. Entretanto, em algumas situações, infecções nos estádios iniciais permanecem dormentes e causam danos mínimos até que a planta é exposta a algum tipo de estresse ambiental, como excesso de calor, falta de água ou inundação. A podridão cinzenta, causada por *Macrophomina phaseolina*, e a podridão comum da raiz do trigo, causada por *B. sorokiniana*, são exemplos de doenças radiculares que causam danos insignificantes a menos que as plantas infectadas sejam expostas a condições de estresse ambiental (Wheeler & Rush, 2001b).

Murchas vasculares

Murchas vasculares são doenças de plantas na maturidade, em que o sistema vascular torna-se obstruído, resultando em limitada translocação de água. Patógenos causadores de doenças vasculares incluem fungos (*Fusarium oxysporum*, *Verticillium dahliae* e *Verticillium albo-atrum*), bactérias (*R. solanacearum*) ou nematóides (*Bursaphelenchus xylophilus*). As doenças vasculares fúngicas são muito similares na sintomatologia, com a planta apresentando inicialmente o amarelecimento das folhas mais velhas, que posteriormente progride para as demais folhas. Com alguns isolados fúngicos particularmente agressivos, as folhas podem se tornar marrom e rapidamente morrerem. Com o corte do caule, pode ser observada uma descoloração marrom no sistema vascular. A infecção ocorre tipicamente no início da estação de cultivo, mas para a murcha-de-verticílio nenhum sintoma é visível até vários meses após o plantio. No entanto, para murcha-de-fusário os sintomas podem ser vistos nas plântulas, embora sejam mais freqüentes após o início da floração (Wheeler & Rush, 2001b). Os sintomas de murcha normalmente levam de três a cinco semanas para progredir para o topo da planta. A infecção inicial é causada por microesclerócios e clamidosporos, para *Verticillium* e *F. oxysporum*, respectivamente. Ambos os tipos de propágulos podem viver por muitos anos no solo na ausência de um hospedeiro. Esses propágulos podem germinar para formar micélio que coloniza e infecta as raízes. Uma vez dentro do sistema radicular, os fungos são inicialmente limitados à raiz ou à base da planta e, em determinado momento, iniciam a disseminação para o sistema vascular. Eventualmente, a combinação do fungo crescendo no sistema vascular, toxinas fúngicas e estruturas de defesa produzidas pela planta resultam em um sistema vascular que não pode transportar água, causando a murcha e morte da planta (Wheeler & Rush, 2001b).

Doenças vasculares causadas por fungos são consideradas monocíclicas, pois a disseminação da doença durante a estação de cultivo é limitada. As condições ambientais favoráveis para a murcha-de-verticílio são frio e alta umidade, enquanto a murcha-de-fusário é mais problemática em clima quente. As doenças podem ser mais severas na presença de certas espécies de nematóides, tais como *Pratylenchus penetrans* para murcha-de-verticílio e *Meloidogyne* spp. para murcha-de-fusário (Wheeler & Rush, 2001b).

A bactéria *R. solanacearum* causa murcha em muitas espécies de solanáceas e outras plantas hospedeiras. A bactéria sobrevive em restos culturais, sementes e no solo, possuindo a habilidade de crescer próximo à planta hospedeira e penetrar passivamente nos ferimentos radiculares, principalmente junto com filetes de água. Uma vez que atinge o xilema, a bactéria rapidamente dissemina para todo o sistema vascular, obstruindo os vasos. Os sintomas de murcha verde, necrose e queda de folhas podem ocorrer muito rapidamente, levando à morte da planta.

Podridões moles

Podridões moles são causadas por bactérias e fungos que secretam enzimas pectinolíticas quando infectam os tecidos da planta hospedeira. Essas enzimas degradam substâncias pécnicas nas células das plantas, resultando na maceração dos tecidos e perda da integridade estrutural dos tecidos da planta. Como as enzimas produzidas movem-se no tecido infectado à frente do patógeno, as membranas celulares são rompidas e o conteúdo da célula danificada propicia uma fonte de alimento para o patógeno. Podridões moles são tipicamente associadas com hospedeiros maduros, e os patógenos que causam podridões moles também causam doenças pós-colheita.

Pectobacterium carotovorum é a principal bactéria causadora de podridão mole e sobrevive em restos culturais e no solo, requerendo ferimentos para infectar os tecidos da planta. Fungos habitantes do solo capazes de causar podridão mole incluem *Rhizopus* e *Sclerotinia*, sendo que o primeiro sobrevive no solo como saprófita em restos culturais e o segundo como esclerócio no solo ou micélio em restos culturais.

Nematoses radiculares

As nematoses radiculares são causadas tanto por nematóides que têm mobilidade em todos os estádios do ciclo de vida (fitoparasitas migradores) como por aqueles que não apresentam mobilidade em partes do ciclo (fitoparasitas sedentários). Um exemplo de fitoparasita migrador é o nematóide das lesões, *Pratylenchus*, que causa grandes danos em diferentes culturas e pode infectar raízes em vários estádios, exceto na fase de ovo e juvenis de primeiro estágio. Esse nematóide causa descoloração marrom nos sítios de alimentação nas raízes infectadas e, como se move dentro da raiz, pode causar danos substanciais. O nematóide das lesões requer 20 a 30 dias para completar seu ciclo de vida e os ovos são postos individualmente, motivo pelo qual a população aumenta somente de forma moderada durante a estação de cultivo.

O nematóide das galhas, *Meloidogyne*, é um fitoparasita sedentário que causa galhas nas raízes e provoca a redução na eficiência da translocação de água e nutrientes. A infecção inicial é causada por juvenis de segundo estágio, que entram nas raízes e iniciam uma relação de alimentação especializada como a planta. O nematóide exsuda substâncias do seu estilete na célula da planta, que induzem à divisão excessiva dos núcleos, resultando na hiperplasia e hipertrofia das células, com a formação de células gigantes. As células gigantes atuam como depósitos de metabólitos, movendo fotossintetatos dos ramos para as áreas das raízes com os nematóides. As grandes galhas formadas no sistema radicular tornam a doença de fácil identificação. Após várias ecdises originam-se os

adultos, sendo que as fêmeas são grandes, com formato piriforme e imóveis, enquanto os machos apresentam a forma vermiforme e mobilidade. Uma fêmea adulta de nematóide das galhas efetua a postura de centenas de ovos, que são liberados em uma matriz gelatinosa para fora do corpo. Devido ao alto potencial de crescimento da população, esses nematóides são considerados danosos a baixas densidades iniciais.

Os nematóides dos cistos, tais como *Heterodera* e *Globodera*, são também sedentários que tem um segundo estágio juvenil móvel e subseqüentes estádios imóveis. Juvenis de segundo estágio eclodem dos ovos em resposta aos exsudatos radiculares e iniciam uma relação alimentícia especial com a raiz, causando a formação de sincísios, que são grandes áreas na raiz, formadas pela dissolução da parede celular. Os juvenis passam por várias ecdises até a formação de adultos, ambos móveis. O corpo da fêmea é inicialmente branco e torna-se marrom escuro com a idade e fortalece em um cisto. Os ovos são formados dentro do cisto e podem permanecer viáveis por muitos anos. Esses nematóides são capazes de causar mais de 50% de perdas de rendimento em culturas como batata, beterraba e soja.

Doenças radiculares em cultivos nos trópicos

As doenças radiculares estão entre as principais causas de redução na produtividade de culturas de interesse alimentar (Hillocks & Waller, 1997). Um aspecto importante que deve ser considerado com a devida preocupação é o caráter contínuo e devastador das doenças radiculares em cultivos de grande importância econômica. A murcha-de-fusário e a murcha bacteriana do tomateiro, bem como o mal-do-Panamá da bananeira, são exemplos de doenças que causam grandes perdas no decorrer dos anos, mesmo após as áreas infestadas terem sido submetidas a longos períodos com rotação de culturas. Como consequência, tais doenças causam a substituição de cultivares com características interessantes, bem como a decadência de culturas tradicionais em certos locais, provocando o abandono de terras e gerando um grande impacto sócio-econômico.

Muito do conhecimento sobre doenças radiculares nos trópicos é associado a cultivos perenes, como café, citros e banana, devido à grande importância econômica dos produtos para exportação e, conseqüentemente, ao maior volume de recursos financeiros investidos em pesquisa e geração de informações tecnológicas (Hillocks & Waller, 1997).

Em cultivos nos trópicos ocorrem várias doenças radiculares (Tabela 1.1), que variam de importância conforme as condições predominantes durante a interação patógeno-hospedeiro-ambiente. Como exemplo, em áreas com temperaturas mais amenas, os tombamentos de plântulas causados por *Pythium* e *Phytophthora* são comuns, enquanto os sintomas de murcha, causados por *F.*

oxysporum, são mais severos em condições quentes e secas, embora o crescimento micelial e a penetração das raízes por esse fungo sejam favorecidos por condições úmidas, como verificado para outros patógenos radiculares.

Tabela 1.1. Principais doenças radiculares em cultivos nos trópicos.

Cultura	Doença	Patógeno	
Abacate	Tombamento de plântulas	<i>Rhizoctonia solani</i>	
	Gomose	<i>Phytophthora cinnamomi</i>	
	Podridão radicular	<i>Rosellinia necatrix</i>	
	Murcha-de-verticílio	<i>Verticillium albo-atrum</i> <i>Verticillium dahliae</i>	
Abacaxi	Podridão negra	<i>Thielaviopsis paradoxa</i>	
	Podridão radicular	<i>Phytophthora cinnamomi</i> <i>Phytophthora parasitica</i> <i>Pythium</i> spp.	
	Alface	Tombamento de plântulas	<i>Rhizoctonia solani</i> <i>Pythium</i> spp.
		Mofo branco	<i>Sclerotinia sclerotiorum</i> <i>Sclerotinia minor</i>
Queima da saia		<i>Rhizoctonia solani</i>	
Podridão mole		<i>Pectobacterium carotovorum</i>	
Meloidoginose	<i>Meloidogyne</i> spp.		
Algodão	Tombamento de plântulas	<i>Rhizoctonia solani</i> <i>Pythium</i> spp. <i>Sclerotium rolfsii</i>	
	Podridão negra	<i>Thielaviopsis basicola</i>	
	Murcha-de-fusário	<i>Fusarium oxysporum</i> f.sp. <i>vasinfectum</i>	
	Murcha-de-verticílio	<i>Verticillium dahliae</i> <i>Verticillium albo-atrum</i>	
	Podridão cinzenta do caule	<i>Macrophomina phaseolina</i>	
	Meloidoginose	<i>Meloidogyne</i> spp.	
	Alho e cebola	Tombamento de plântulas	<i>Rhizoctonia solani</i> <i>Pythium</i> spp.
Raiz rosada		<i>Pyrenochaeta terrestris</i>	
Podridão basal		<i>Fusarium oxysporum</i> f.sp. <i>cepae</i>	
Podridão seca		<i>Fusarium solani</i>	
Podridão branca		<i>Sclerotium cepivorum</i>	
Tombamento de plântulas		<i>Rhizoctonia solani</i> <i>Pythium</i> spp.	
Podridão mole		<i>Pectobacterium carotovorum</i>	
Nematóide do bulbo		<i>Ditylenchus dipsaci</i>	

Tabela 1.1. Continuação

Cultura	Doença	Patógeno
Amendoim	Podridão do colo	<i>Aspergillus niger</i>
	Murcha-de-esclerócio	<i>Sclerotium rolfsii</i>
	Rizoctoniose	<i>Rhizoctonia solani</i>
	Podridão negra	<i>Cylindrocladium crotalariae</i>
Arroz	Podridão do caule	<i>Sclerotium rolfsii</i>
	Rizoctoniose	<i>Rhizoctonia solani</i>
	Podridão radicular	<i>Pythium</i> spp.
Banana	Mal do Panamá	<i>Fusarium oxysporum</i> f.sp. <i>cubense</i>
	Moko	<i>Ralstonia solanacearum</i>
	Nematóide cavernícola	<i>Radopholus similis</i>
Batata	Murcha-de-verticílio	<i>Verticillium dahliae</i>
		<i>Verticillium albo-atrum</i>
	Podridão seca	<i>Fusarium</i> spp.
	Rizoctoniose	<i>Rhizoctonia solani</i>
	Murcha bacteriana	<i>Ralstonia solanacearum</i>
	Sarna comum	<i>Streptomyces scabies</i>
	Podridão mole e canela preta	<i>Pectobacterium carotovorum</i>
		<i>Pectobacterium chrysanthemi</i>
Meloidoginose	<i>Meloidogyne</i> spp.	
Nematóide das lesões radiculares	<i>Pratylenchus</i> spp.	
Batata-doce	Murcha-de-fusário	<i>Fusarium oxysporum</i> f.sp. <i>batatas</i>
	Podridão do colo	<i>Sclerotium rolfsii</i>
	Podridão do pé	<i>Plenodomus destruens</i>
	Podridão do caule	<i>Macrophomina phaseolina</i>
	Podridão radicular	<i>Lasiodiplodia theobromae</i>
	Podridão de tubérculos	<i>Rhizopus stolonifer</i>
Berinjela e jiló	Murcha-de-verticílio	<i>Verticillium dahliae</i>
		<i>Verticillium albo-atrum</i>
	Podridão branca	<i>Sclerotinia sclerotiorum</i>
	Tombamento de plântulas	<i>Rhizoctonia solani</i>
		<i>Pythium</i> spp.
		<i>Phytophthora</i> spp.
	Murcha bacteriana	<i>Ralstonia solanacearum</i>
	Podridão mole	<i>Pectobacterium carotovorum</i>
Meloidoginose	<i>Meloidogyne</i> spp.	
Beterraba	Tombamento de plântulas	<i>Rhizoctonia solani</i>
		<i>Pythium</i> spp.
	Podridão branca	<i>Sclerotium rolfsii</i>
	Rizoctoniose	<i>Rhizoctonia solani</i>
	Meloidoginose	<i>Meloidogyne</i> spp.

Tabela 1.1. Continuação

Cultura	Doença	Patógeno
Cacau	Podridão parda	<i>Phytophthora</i> spp.
	Podridão negra	<i>Rosellinia</i> spp.
	Podridão vermelha	<i>Ganoderma philippii</i>
	Podridão branca	<i>Fomes lignosus</i>
	Cancro-de-lasiodiplodia	<i>Lasiodiplodia theobromae</i>
	Murcha-de-verticílio	<i>Verticillium dahliae</i> <i>Verticillium albo-atrum</i>
Café	Podridão radicular	<i>Rosellinia</i> spp.
	Podridão do caule	<i>Fusarium solani</i>
	Rizoctoniose	<i>Rhizoctonia solani</i>
	Meloidoginose	<i>Meloidogyne</i> spp.
Caju	Podridão de esclerócio	<i>Sclerotium rolfsii</i>
Cana-de-açúcar	Podridão abacaxi	<i>Thielaviopsis paradoxa</i>
	Podridão radicular	<i>Pythium</i> spp.
	Podridão de esclerócio	<i>Sclerotium rolfsii</i>
	Meloidoginose	<i>Meloidogyne</i> spp.
	Nematóide das lesões radiculares	<i>Pratylenchus</i> spp.
Caupi	Murcha-de-fusário	<i>Fusarium oxysporum</i> f.sp. <i>tracheiphilum</i>
	Podridão cinzenta do caule	<i>Macrophomina phaseolina</i>
	Podridão do colo	<i>Sclerotium rolfsii</i>
	Podridão do caule	<i>Phytophthora vignae</i>
	Tombamento de plântulas	<i>Rhizoctonia solani</i>
	Meloidoginose	<i>Meloidogyne</i> spp.
Cenoura	Tombamento de plântulas	<i>Rhizoctonia solani</i> <i>Pythium</i> spp. <i>Phytophthora</i> spp.
	Podridão mole	<i>Pectobacterium carotovorum</i>
	Meloidoginose	<i>Meloidogyne</i> spp.
Chuchu	Murcha-de-fusário do chuchu	<i>Fusarium oxysporum</i> f.sp. <i>cucumerinum</i>
	Podridão do caule	<i>Sclerotinia sclerotiorum</i> <i>Rhizoctonia solani</i>
	Podridão seca	<i>Fusarium solani</i> f.sp. <i>cucurbitae</i>
Citros	Podridão do pé	<i>Phytophthora</i> spp.
	Podridão-de-fusário	<i>Fusarium solani</i>
Crucíferas	Podridão branca	<i>Sclerotinia sclerotiorum</i>
	Tombamento de plântulas	<i>Rhizoctonia solani</i>
	Podridão do colo	<i>Sclerotium rolfsii</i>
	Podridão mole	<i>Pectobacterium carotovorum</i>

Tabela 1.1. Continuação

Cultura	Doença	Patógeno
Ervilha	Podridão branca Podridão do colo Podridão radicular	<i>Sclerotinia sclerotiorum</i> <i>Rhizoctonia solani</i> <i>Fusarium solani</i> f.sp. <i>pisi</i> <i>Cylindrocladium clavatum</i> <i>Rhizoctonia solani</i>
	Murcha de fusário Meloidoginose	<i>Fusarium oxysporum</i> f.sp. <i>pisi</i> <i>Meloidogyne</i> spp.
Feijão	Murcha-de-fusário Podridão radicular seca Podridão cinzenta do caule Podridão branca Murcha de esclerócio Tombamento de plântulas	<i>Fusarium oxysporum</i> f.sp. <i>phaseoli</i> <i>Fusarium solani</i> f.sp. <i>phaseoli</i> <i>Macrophomina phaseolina</i> <i>Sclerotinia sclerotiorum</i> <i>Sclerotium rolfsii</i> <i>Rhizoctonia solani</i> <i>Pythium</i> spp.
	Meloidoginose	<i>Meloidogyne</i> spp.
Fumo	Tombamento de plântulas	<i>Rhizoctonia solani</i> <i>Pythium</i> spp. <i>Sclerotium rolfsii</i> <i>Sclerotinia sclerotiorum</i>
	Caule preto Murcha-de-fusário Podridão-de-esclerotinia Murcha bacteriana Meloidoginose	<i>Phytophthora parasitica</i> <i>Fusarium oxysporum</i> f.sp. <i>nicotianae</i> <i>Sclerotinia sclerotiorum</i> <i>Ralstonia solanacearum</i> <i>Meloidogyne</i> spp.
Inhame	Podridão de tubérculos	<i>Aspergillus niger</i> <i>Rhizopus</i> spp. <i>Lasiodiplodia theobromae</i> <i>Fusarium oxysporum</i> <i>Fusarium solani</i>
	Podridão do colo Casca preta	<i>Sclerotium rolfsii</i> <i>Scutelonema bradys</i> <i>Pratylenchus brachyurus</i> <i>Pratylenchus coffeae</i>
Mamão	Podridão do pé Podridão seca Meloidoginose	<i>Phytophthora palmivora</i> <i>Fusarium solani</i> <i>Meloidogyne</i> spp.
	Mamona	Podridão cinzenta do caule Rizoctoniose Murcha-de-esclerócio

Tabela 1.1. Continuação

Cultura	Doença	Patógeno
Mandioca	Podridão radicular seca	<i>Fusarium solani</i>
	Podridão radicular mole	<i>Phytophthora drechsleri</i>
	Podridão de ramas	<i>Lasiodiplodia theobromae</i>
	Podridão do colo	<i>Sclerotium rolfsii</i>
	Podridão negra	<i>Rosellinia necatrix</i>
Manga	Podridão seca	<i>Lasiodiplodia theobromae</i>
Maracujá	Murcha-de-fusário	<i>Fusarium oxysporum</i> f.sp. <i>passiflorae</i>
	Podridão do pé	<i>Phytophthora cinnamomi</i>
	Podridão radicular	<i>Fusarium solani</i>
	Meloidoginose	<i>Meloidogyne</i> spp.
Melancia	Crestamento gomoso	<i>Didymella bryoniae</i>
	Podridão cinzenta	<i>Macrophomina phaseolina</i>
	Podridão radicular	<i>Fusarium solani</i> <i>Rhizocronia solani</i>
	Murcha-de-fusário	<i>Fusarium oxysporum</i> f.sp. <i>niveum</i>
	Meloidoginose	<i>Meloidogyne</i> spp.
Melão	Crestamento gomoso	<i>Didymella bryoniae</i>
	Podridão cinzenta	<i>Macrophomina phaseolina</i>
	Declínio-de-monosporascus	<i>Monosporascus cannonballus</i>
	Podridão radicular	<i>Fusarium solani</i> <i>Rhizocronia solani</i> <i>Lasiodiplodia theobromae</i>
	Murcha-de-fusário	<i>Fusarium oxysporum</i> f.sp. <i>melonis</i>
	Meloidoginose	<i>Meloidogyne</i> spp.
Milho	Podridão do colmo	<i>Macrophomina phaseolina</i>
	Queima de plântulas	<i>Pythium</i> spp. <i>Rhizoctonia solani</i>
Pepino	Murcha-de-fusário do pepino	<i>Fusarium oxysporum</i> f.sp. <i>cucumerinum</i>
	Podridão do caule	<i>Sclerotinia sclerotiorum</i> <i>Rhizoctonia solani</i>
	Podridão seca	<i>Fusarium solani</i> f.sp. <i>cucurbitae</i>
Pimentão	Requeima ou murcha	<i>Phytophthora capsici</i>
	Murcha-de-esclerócio	<i>Sclerotium rolfsii</i>
	Murcha bacteriana	<i>Ralstonia solanacearum</i>
	Talo oco e podridão mole	<i>Pectobacterium carotovorum</i> <i>Pectobacterium chrysanthemi</i>
Quiabo	Murcha-de-esclerócio	<i>Sclerotium rolfsii</i>
	Meloidoginose	<i>Meloidogyne</i> spp.

Tabela 1.1. Continuação

Cultura	Doença	Patógeno
Seringueira	Cancro do tronco Podridão radicular	<i>Phytophthora</i> spp. <i>Phellinus noxius</i>
Soja	Tombamento de plântulas Murcha-de-fusário Murcha-de-esclerócio Podridão cinzenta do caule Podridão radicular vermelha Podridão branca Podridão radicular seca Podridão radicular mole Cancro da haste Meloidoginose Nematóide de cisto	<i>Rhizoctonia solani</i> <i>Pythium</i> spp. <i>Fusarium oxysporum</i> f.sp. <i>glycines</i> <i>Sclerotium rolfsii</i> <i>Macrophomina phaseolina</i> <i>Fusarium solani</i> <i>Sclerotinia sclerotiorum</i> <i>Fusarium solani</i> f.sp. <i>sojae</i> <i>Phytophthora megasperma</i> f.sp. <i>glycinea</i> <i>Diaporthe phaseolorum</i> f.sp. <i>meridionalis</i> <i>Meloidogyne</i> spp. <i>Heterodera glycines</i>
Sorgo	Podridão do colmo	<i>Macrophomina phaseolina</i>
Tomate	Murcha-de-fusário Murcha-de-verticílio Murcha-de-esclerócio Podridão-de-esclerotinia Tombamento de plântulas Murcha bacteriana Talo oco e podridão mole Meloidoginose Nematóide das lesões radiculares	<i>Fusarium oxysporum</i> f.sp. <i>lycopersici</i> <i>Verticillium dahliae</i> <i>Verticillium albo-atrum</i> <i>Sclerotium rolfsii</i> <i>Sclerotinia sclerotiorum</i> <i>Rhizoctonia solani</i> <i>Ralstonia solanacearum</i> <i>Pectobacterium carotovorum</i> <i>Pectobacterium chrysanthemi</i> <i>Meloidogyne</i> spp. <i>Pratylenchus</i> spp.
Uva	Murcha-de-fusário Podridão radicular Galha na coroa Meloidoginose Nematóide das lesões radiculares	<i>Fusarium oxysporum</i> f.sp. <i>herbemontis</i> <i>Phytophthora</i> spp. <i>Agrobacterium vitians</i> <i>Meloidogyne</i> spp. <i>Pratylenchus</i> spp.

Considerações finais

Os componentes físicos, químicos e biológicos do ambiente do solo têm um impacto direto no crescimento da planta e no desenvolvimento de doenças radiculares. Esses três componentes são interligados e a alteração do delicado balanço entre eles pode significar a diferença entre a produção de determinada cultura com sucesso ou com perdas devido às doenças radiculares (Wheeler & Rush, 2001b).

O controle de doenças radiculares é muito difícil, pois os patógenos coevoluiram com as plantas por milhões de anos e estão altamente adaptados ao ambiente subterrâneo em associação com o hospedeiro (Bruehl, 1987). Além disso devido à infecção inicial e o desenvolvimento subsequente das doenças ocorrerem na maioria das vezes abaixo do nível do solo, patógenos radiculares são comparativamente inacessíveis à manipulação direta do homem e as doenças freqüentemente não são notadas até que atinjam estádios bem avançados e as opções de controle tornem-se limitadas (Wheeler & Rush, 2001b).

As doenças radiculares são, geralmente, resultantes de um solo desequilibrado. Na maioria das vezes, a origem desse desequilíbrio está nos sistemas agrícolas adotados, que transformam os campos de cultivo em locais de elevada simplificação ecológica, tornando-os mais sujeitos às perturbações por alguns agentes, dentre os quais os fitopatógenos. As conseqüências adversas de práticas equivocadas em sistemas agrícolas têm levado a mudanças de postura em relação ao solo, que não é mais visto como um substrato inerte, mas como um componente importante do equilíbrio ambiental, motivo pelo qual há necessidade do aprofundamento dos estudos relacionados à ecologia e ao manejo de patógenos radiculares em solos tropicais para a redução dos impactos ambientais decorrentes do uso de práticas de controle com baixa sustentabilidade e que causam desequilíbrios nos agroecossistemas.

Bibliografia

- Bruehl, G.W. Soilborne Plant Pathogens. New York. MacMillan. 1987.
- Budenhagen, I.F. The relation of plant pathogenic bacteria to the soil. In: Baker, K.F. & Snyder, W.C. (Eds.) Ecology of Soilborne Plant Pathogens: Prelude to Biological Control. Berkeley. University of California Press. 1965. pp.269-282.
- Curl, E.A. The rhizosphere: relation to pathogen behavior and root disease. *Plant Disease* 66: 624-630. 1982.
- Garrett, S.D. Biology of Root-infecting Fungi. Cambridge. Cambridge University Press. 1956.

- Hillocks, R.J. & Waller, J.M. Soilborne diseases and their importance in tropical agriculture. In: Hillocks, R.J. & Waller, J.M. (Eds.) *Soilborne Diseases of Tropical Crops*. Wallingford. CAB International. 1997. pp.3-16.
- Hornby, D. Diseases caused by soilborne pathogens. In: Jones, D.G. (Ed.) *The Epidemiology of Plant Diseases*. Dordrecht. Kluwer. 1998. pp.308-322.
- Lockwood, J.L. Evolution of concepts associated with soilborne plant pathogens. *Annual Review of Phytopathology* 26: 93-121. 1988.
- Reinking, O.A. & Manns, M.M. Parasitic and other fusaria counted in tropical soils. *Zeitschrift für Parasitenkd* 6: 23-75. 1933.
- Wheeler, T. & Rush, C.M. Soil inhabitant. In: Maloy, O.C. & Murray, T.D. (Eds.) *Encyclopedia of Plant Pathology*. New York. JohnWiley & Sons. 2001a. pp.933-934.
- Wheeler, T. & Rush, C.M. Soilborne diseases. In: Maloy, O.C. & Murray, T.D. (Eds.) *Encyclopedia of Plant Pathology*. New York. JohnWiley & Sons. 2001b. pp.935-947.

Sistema Vascular e Exsudatos Radiculares

*Lilia Willadino
Terezinha J.R. Câmara
Rejane M.P. Galindo
Rosa M.M. Guedes
Sami J. Michereff*

Introdução

Os vegetais dispõem de um sistema vascular através do qual são transportados compostos orgânicos e inorgânicos para as diversas partes da planta. Os compostos orgânicos sintetizados nas folhas, por meio da fotossíntese, são translocados através do floema. Por sua vez, a água e os nutrientes minerais absorvidos pela raiz são distribuídos através do xilema. O sistema radicular, além da função de sustentação e absorção de água e nutrientes, é capaz de liberar substâncias denominadas exsudatos radiculares. Esses exsudatos estão prontamente disponíveis como nutrientes para os microrganismos habitantes do solo, constituindo-se na principal causa do elevado número e da intensa atividade dos mesmos nesse ambiente.

Sistema vascular

O sistema vascular é composto por tecidos de condução denominados de xilema, ou lenho, e floema ou líber. Esses tecidos são classificados como mistos por estarem constituídos de células específicas de transporte, associadas a células que compõem outros tecidos como parênquima,

esclerênquima e idioblastos (células que diferem de outras pelo seu formato, conteúdo e/ou natureza química de suas paredes).

Aspectos anatômicos do sistema vascular

Os tecidos de condução têm origem a partir da diferenciação de células do procâmbio, presentes no corpo primário da planta, isto é, no embrião ou, em estádios pós-embrionários, nos meristemas apicais da parte aérea e da raiz. O sistema de condução está distribuído por toda a planta, desde o interior das raízes, passando pelo caule, até as extremidades das folhas, constituindo o seu sistema de nervação ou venação.

Xilema

O xilema caracteriza-se por apresentar células especializadas no transporte de água e sais minerais. Está constituído por células de parênquima, fibras de esclerênquima, estruturas secretoras, idioblastos e elementos de transporte. Em pteridófitas e gimnospermas, o elemento de transporte do xilema é denominado de traqueídeo, enquanto que em angiospermas, o elemento de transporte é denominado de elemento de vaso, sendo que ambos os tipos de células são mortas na maturidade, facilitando o transporte através das mesmas. Os traqueídeos são células fechadas, fusiformes, distribuindo-se isoladamente ou em pequenos grupos. Apresentam paredes lignificadas com pontuações areoladas, e paredes terminais oblíquas, com pontuações também areoladas.

Os elementos de vaso são células mais curtas que os traqueídeos, possuem paredes lignificadas, e sua parede terminal recebe o nome de placa de perfuração. As células são unidas umas às outras por meio de suas paredes terminais, formando longas colunas contínuas que constituem os vasos.

Floema

O floema caracteriza-se por apresentar células especializadas no transporte de fotossintatos (compostos orgânicos produzidos na fotossíntese). Está constituído por células de parênquima, fibras de esclerênquima, estruturas secretoras, idioblastos e elementos de transporte. Em pteridófitas e gimnospermas, o elemento de transporte do floema é denominado de elemento crivado ou célula crivada; em angiospermas, o elemento de transporte é denominado de elemento de tubo crivado. Os elementos crivados geralmente apresentam-se isolados ou em pequenos grupos. São células vivas quando maduras, simples, alongadas, constituídas de parede primária delgada com áreas crivadas

nas paredes laterais e, às vezes na terminal. Os elementos de tubo crivado não apresentam núcleo nem vacúolo, e suas paredes terminais são denominadas placas crivadas. Os elementos de tubo crivado, quando maduros, estão sempre associadas à célula companheira (um ou até três para cada elemento de tubo crivado). As células companheiras são responsáveis pelo controle metabólico do elemento de tubo crivado.

Sistema vascular da raiz

Regiões da raiz

Estrutural e funcionalmente, a raiz apresenta três regiões/zonas com atividades celulares bem definidas (Figura 2.1):

- a. *Região embrionária*, ou zona de divisão celular, caracterizada por conter um grupo de células meristemáticas em constante divisão;
- b. *Região de crescimento*, ou zona de alongação celular, onde se encontram células em processo de crescimento por alongamento e;
- c. *Região de maturação*, ou zona de maturação celular, caracterizada pela presença de células em estágio de desenvolvimento final, completamente diferenciadas, denominadas de adultas ou maduras.

A região embrionária caracteriza-se por apresentar meristema primário e por se localizar nos primeiros 0,5mm-1,5mm a partir do ápice da raiz, o que classifica este meristema como apical subterminal (Esau, 1974; Moore *et al.*, 1995). O meristema é um tecido embrionário constituído por um grupo de células em constante divisão. Os ápices radiculares são protegidos por um revestimento de células que se descamam muito facilmente, a coifa, facilitando, assim, uma mais rápida e eficiente penetração do órgão entre as partículas do solo.

A região de crescimento está situada entre 4mm-15mm a partir do ápice da raiz. As células encontradas nessa região podem se apresentar até 150 vezes maiores, quando comparadas às células meristemáticas. O alongamento celular é decorrente do aumento do vacúolo, permitindo uma eficaz identificação dessa região, que pode crescer mais de 4cm por dia numa raiz principal e até 0,5cm por dia, numa raiz secundária (Cutter, 1987; Moore *et al.*, 1995).

A região de maturação apresenta células num estágio final de diferenciação, situando-se a cerca de 10mm-50mm da ponta da raiz. É característica a presença de numerosos e diminutos pêlos radiculares (aproximadamente 40.000/cm² com pouco mais de um milímetro de comprimento cada), responsáveis pelo aumento da área de absorção de água e sais minerais. Esses pêlos têm origem na

protoderme (tecido precursor da epiderme) e apresentam um ciclo vital de apenas alguns dias. À medida que a raiz cresce, os pêlos mais velhos, isto é, aqueles encontrados em locais mais afastados da ponta da raiz, vão sendo substituídos por novos pêlos. A produção de novos pêlos ocorre em locais da região de maturação mais próximos à ponta da raiz. Devido à função e à extrema fragilidade desses pêlos, torna-se indispensável um extremo cuidado ao transplantar um vegetal, devendo-se evitar a remoção do solo que se encontra aderido às raízes. Esse procedimento evita que os pêlos sejam destacados, provocando feridas que, além de reduzirem a área de absorção, permitem a eventual entrada de microrganismos capazes de destruir extensas áreas da raiz, podendo levar a planta à morte (Esau, 1974; Fahn, 1995; Moore *et al.*, 1995).

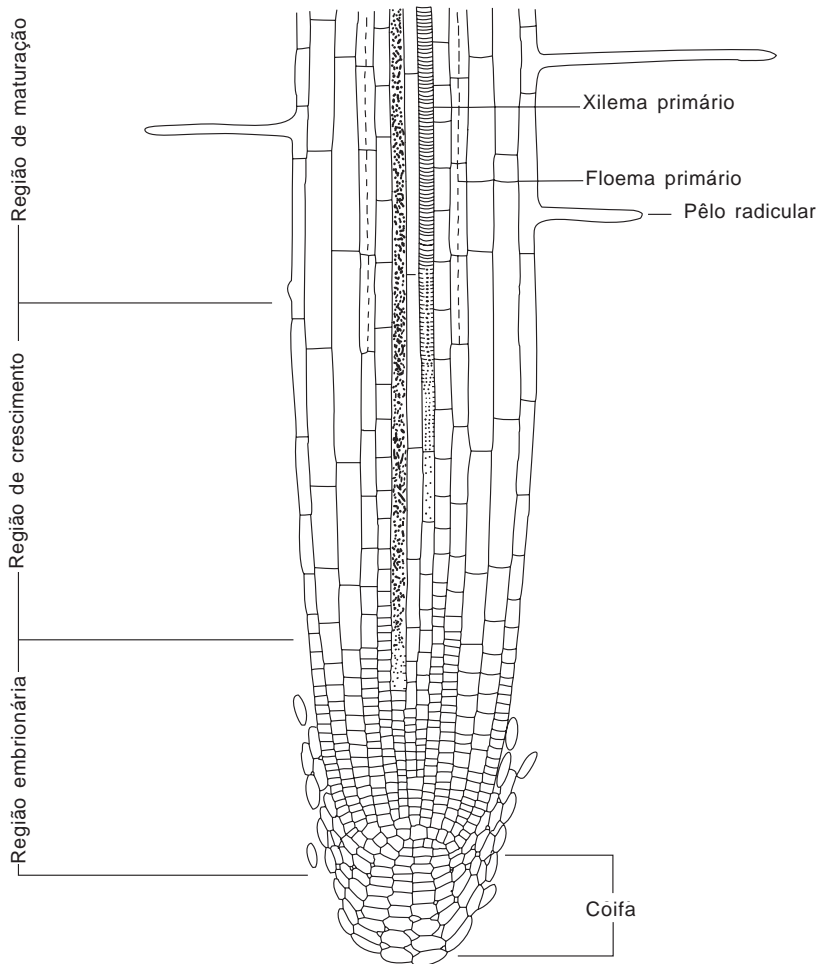


Figura 2.1. Regiões da raiz (adaptado de Ray, 1963).

A classificação das regiões da raiz quanto à localização, em milímetros, não deve ser considerada de forma absoluta, pois cada espécie ou até mesmo cada planta, dependendo das condições ambientais às quais está submetida, pode responder de maneira particular quanto à localização de cada uma dessas regiões.

Desenvolvimento da raiz

Durante os primeiros estádios de seu desenvolvimento, uma raiz é constituída apenas por tecidos primários. Essa característica permanece imutável nas plantas classificadas como monocotiledôneas. Nesse caso, o procâmbio, um meristema primário, produz tecidos primários, constituídos por células de condução classificadas como protoxilema e protofloema que, à medida que se diferenciam, são chamadas de metaxilema e metafloema. Todas essas células compõem o sistema vascular primário. Nas plantas classificadas como dicotiledôneas, à medida que a raiz se desenvolve, surge o câmbio, um meristema secundário produtor de tecidos de condução secundários, denominado de xilema secundário e floema secundário.

Estrutura anatômica da raiz

Em termos gerais, a estrutura primária de uma raiz, em vista transversal, apresenta-se dividida em duas regiões: córtex e cilindro central ou vascular. A área ocupada pelo córtex é, geralmente, muitas vezes maior que a do cilindro vascular. A região do cilindro vascular radicular é mais claramente definida do córtex pela delimitação proporcionada pela presença da endoderme, que é mais desenvolvida nas raízes. O córtex, região mais externa, é revestido por uma epiderme, geralmente constituída por apenas uma camada de células. Segue-se o parênquima cortical, formado por diversas camadas de células e, por fim, a endoderme, constituída por apenas uma camada de células. O córtex tem, entre outras, a função de proteger o cilindro vascular, região extremamente vital para a raiz. O cilindro vascular está constituído, basicamente, por células de xilema e floema, dispostas radialmente alternadas, numa raiz em estrutura primária.

O periciclo é um tecido que recobre o cilindro central, sendo constituído por células com parede delgada, podendo ser lignificada numa raiz mais velha. Esse tecido formado, geralmente, por uma única camada de células, dá origem às raízes laterais, uma vez que suas células não perdem sua capacidade meristemática (Rudall, 1994). Numa raiz em estrutura primária, o periciclo está em contato direto com o floema e o xilema primários, podendo ser identificado antes da lignificação dos elementos do xilema primário (Fahn, 1995).

No cilindro vascular, observa-se que os feixes vasculares se mantêm separados na periferia do cilindro, podendo se estender até o centro da estrutura. Na maioria das plantas, o xilema apresenta-se em forma de estrela, quando em vista transversal do órgão. Nas monocotiledôneas, os feixes de xilema não atingem o centro do cilindro vascular, que é ocupado por uma medula constituída por parênquima.

A estrutura secundária de uma raiz apresenta, diferentemente da estrutura primária, atividade dos meristemas secundários, felogênio e câmbio. A região do córtex é recoberta por uma periderme, substituindo a epiderme. A periderme está constituída por três tecidos: a) o súber (mais externo), composto de células mortas quando adultas; b) o felogênio (intermediário), constituído por células em constante divisão celular e; c) o feloderma (mais interno) constituído por células vivas, semelhantes às do parênquima cortical. O felogênio produz o súber, para o exterior, e o feloderma para o interior do órgão. No cilindro central observa-se a presença do câmbio, que produz o floema e o xilema secundários.

Em dicotiledôneas, o tecido vascular secundário forma-se a partir do câmbio vascular. O câmbio vascular desenvolve-se, inicialmente, entre o xilema e o floema primários, proveniente de divisões celulares do periciclo, situado mais próximo aos pólos do xilema. A localização e o comportamento do câmbio vascular resultam numa disposição circular dos tecidos de condução, quando observados em corte transversal (Rudall, 1994; Rudall, 1995).

Em monocotiledôneas, o crescimento secundário radicular é extremamente raro, até mesmo em espécies que contêm meristema secundário de espessamento. Esse tecido produz raízes adventícias e forma ligações entre a vasculatura de raiz, caule e folha.

Aspectos fisiológicos do sistema vascular

Fluxo de água na planta

Uma planta em crescimento ativo possui uma coluna contínua de água que, através do xilema, se estende desde a raiz até as folhas. O movimento da água do solo para a planta e desta para a atmosfera, ocorre em função da diferença de potencial hídrico (Ψ) entre esses três sistemas. O movimento da água ocorre da região de maior potencial para a de menor potencial hídrico. Havendo disponibilidade de água no solo, o potencial hídrico no solo, geralmente, é maior do que o da planta, que por sua vez, é maior do que o da atmosfera. Esse gradiente de potencial hídrico resulta no movimento da água do solo para a planta e desta para a atmosfera. Em termos quantitativos, um gradiente de potencial hídrico típico pode apresentar os seguintes valores: $\Psi = -0,03$ MPa (megaPascal) no solo; $\Psi = -0,3$ MPa na raiz; $\Psi = -3,0$ MPa na folha e $\Psi = -30$ MPa na atmosfera (Sánchez-Dias

& Aguirreolea, 1993). Esse movimento ou fluxo de água na planta pode ser subdividido em três etapas, as quais incluem a absorção da água, seu transporte e a transpiração através das folhas.

Absorção da água

A absorção da água pela planta ocorre, principalmente, através das raízes (Figura 2.2). A zona considerada de absorção máxima é a dos pêlos radiculares, situada na região de maturação da raiz, a alguns milímetros da extremidade. Os pêlos radiculares aumentam, consideravelmente, a superfície de absorção de água pelo órgão. Vale salientar que a região dos pêlos radiculares não é a única região de absorção de água. Em plantas lenhosas, por exemplo, grande parte do sistema radicular é constituído por raízes velhas e suberificadas, e a maior parte da absorção de água ocorre através de fissuras que se originam na periderme das raízes.

A água absorvida através dos pêlos radiculares move-se pelo interior das células do córtex, via simplasto, até atingir a endoderme. Uma vez no interior da endoderme, a água atravessa o periciclo até atingir o xilema. Existe também a via apoplástica, onde a água move-se, inicialmente, através dos espaços intercelulares do córtex até atingir a endoderme quando, então, é absorvida pelas células endodérmicas. A partir deste ponto o movimento é idêntico ao descrito para a via simplástica (Raven *et al.*, 1996).

Transporte de água no xilema

O transporte da água no interior do vegetal se dá através do xilema que forma um sistema contínuo de tubos interligando toda a planta, desde a raiz até as folhas. O mecanismo mais aceito para explicar o transporte de água e sais minerais no interior do xilema é a chamada “Teoria Coesão e Tensão” ou, também, “Teoria Coesão, Tensão e Adesão”. O processo tem início com a perda de água das folhas, por transpiração. A saída de água através das folhas provoca uma redução no potencial hídrico de suas células, fazendo com que elas passem a receber água das células adjacentes, que têm um potencial hídrico maior. Essas células, por sua vez, recebem água de outras células mais internas, estabelecendo-se um gradiente de potencial hídrico. Essa cadeia propaga-se até atingir um vaso do xilema, exercendo uma tensão (pressão negativa) sobre o mesmo. Devido à coesão entre as moléculas de água (resultante das pontes de hidrogênio) a tensão é transmitida por toda a coluna de água até atingir as raízes, resultando na absorção da água do solo pelas mesmas (Raven *et al.*, 1996).

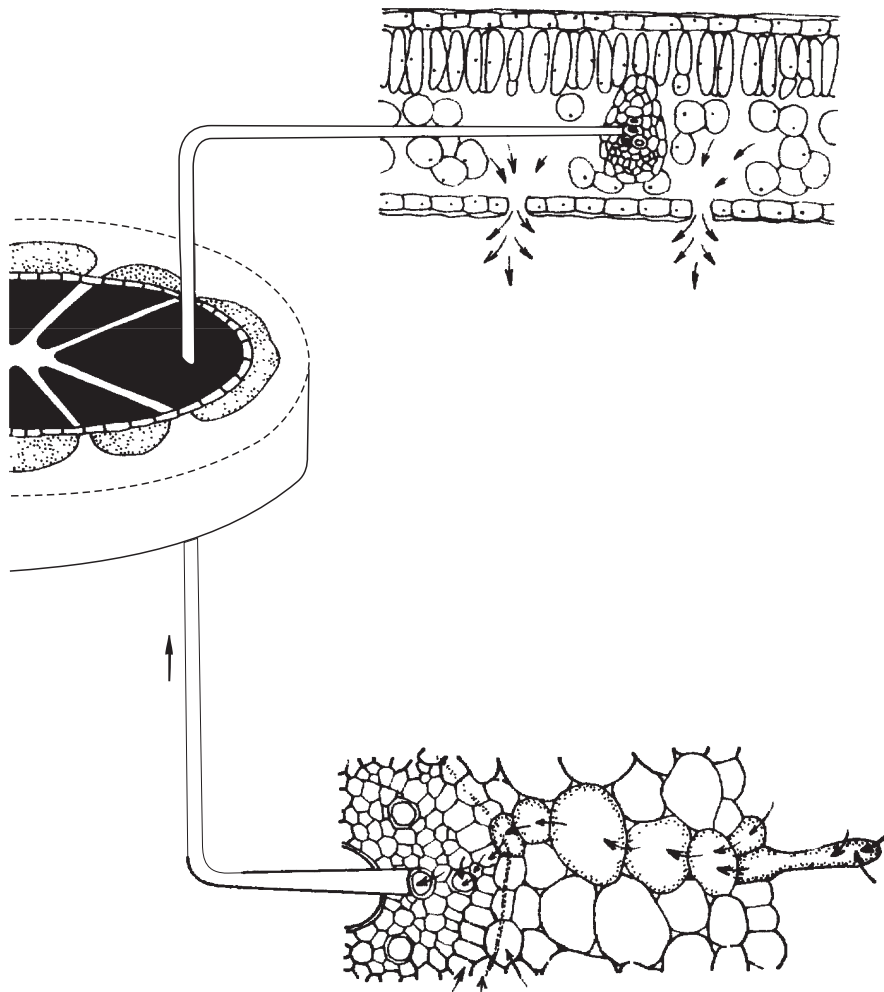


Figura 2.2. Movimento da água na planta, mostrando sua absorção pela raiz, transporte através do caule e perda por transpiração, na folha (adaptado de Coutinho, 1970).

Transpiração

A maior parte da água absorvida pela planta (aproximadamente 98%) é perdida, primordialmente, pelas folhas, na forma de vapor, num processo chamado de transpiração. Em termos quantitativos, uma planta de milho perde, por transpiração, aproximadamente, 200 kg de água durante um ciclo de vida normal (Barceló *et al.*, 1992).

A transpiração envolve, inicialmente, o deslocamento da água do interior das células da folha para a parede celular e, em seguida, para os espaços intercelulares, ocorrendo finalmente, a saída do

vapor de água, por difusão, para a atmosfera. A maior parte da água transpirada passa para a atmosfera através das aberturas dos estômatos, uma vez que a cutícula que recobre as células da epiderme da folha, por estar recoberta por ceras, constitui-se numa barreira efetiva contra a saída do vapor d'água (Taiz & Zeiger, 1991). O mecanismo de abertura e fechamento dos estômatos é um processo ativo de grande importância, visto que exerce o controle da transpiração da planta.

De uma maneira genérica, quando há disponibilidade de água no solo os estômatos permanecem abertos durante o dia, facilitando a transpiração. Esse processo é de fundamental importância para o desenvolvimento da planta uma vez que, além da saída do vapor d'água através dos estômatos ocorre, simultaneamente, a entrada do CO_2 , essencial para a realização da fotossíntese. Não havendo disponibilidade de água no solo, os estômatos permanecem fechados, reduzindo, consideravelmente, tanto a transpiração como a fotossíntese.

Fluxo de fotossintatos no floema

As folhas encontram-se normalmente expostas às radiações solares e ao CO_2 e se caracterizam pela realização da fotossíntese. Nas folhas jovens e maduras da planta são encontradas as maiores taxas fotossintéticas. Os compostos sintetizados nas folhas, os fotossintatos, são distribuídos para toda a planta através do floema.

O floema é um sistema condutor contínuo, constituído por células vivas que se estende por todos os órgãos da planta. O movimento dos fotossintatos no floema segue um padrão fonte-dreno. Como fonte, destacam-se as folhas fotossinteticamente ativas, e como drenos, os órgãos jovens (região de consumo de fotossintatos) e os órgãos de reserva, como tubérculos e frutos.

Mecanismo de transporte no floema

A hipótese mais amplamente aceita para o transporte a longa distância, no interior do floema, é a hipótese do "Fluxo de Massa". Segundo essa hipótese, os fotossintatos são translocados das fontes para os drenos ao longo de um gradiente de pressão de turgor.

O processo de transporte inicia-se com a translocação dos compostos fotossintetizados nas células do parênquima clorofiliano, do mesofilo da folha para o interior do floema. A entrada dos fotossintatos no floema é um processo ativo, chamado carregamento do floema. No interior do floema ocorre, portanto, uma concentração de fotossintatos que resulta na redução do potencial hídrico do tubo crivado, fazendo com que haja entrada de água para o interior do floema na folha. A entrada passiva de água dilata as paredes dos tubos crivados gerando, deste modo, uma pressão que

impulsiona a solução. A solução do tubo crivado move-se ao longo do mesmo por um processo de fluxo de massa a favor de um gradiente de pressão. A descarga de solutos nos drenos mantém um gradiente de concentração e determina a direção do transporte. Nos drenos, os fotossintatos são removidos do floema, passando para outras células do órgão e incorporando-se ao metabolismo. A saída dos fotossintatos resulta no aumento do potencial hídrico no interior do tubo crivado no floema e, conseqüentemente, ocorre a saída de água do tubo crivado para o xilema (Guardiola & García-Luis, 1993).

Natureza e velocidade das substâncias translocadas no floema

Na maioria das espécies vegetais, os carboidratos e a água representam a maior parte das substâncias translocadas pelo floema. A sacarose destaca-se como o principal carboidrato translocado na maioria das espécies vegetais. Em algumas espécies, entretanto, a rafinose ou o sorbitol representam a maior porcentagem de carboidratos translocados. Além dos carboidratos, são também encontrados no floema, compostos nitrogenados, ácidos orgânicos e reguladores de crescimento, entre outras substâncias. Dentre os compostos nitrogenados, os aminoácidos constituem a fração mais importante, destacando-se entre eles o ácido aspártico e suas amidas, a glutamina e a asparagina. Um número considerável de ácidos orgânicos é encontrado no floema, como os ácidos α -cetoglutárico, pirúvico, oxalacético, fumárico, succínico, oxálico, málico, cítrico, tartárico, siquímico, entre outros. No floema circulam também os reguladores de crescimento, tanto os promotores (auxinas, giberelinas e citocininas), como o ácido abscísico, um inibidor de crescimento. Finalmente, outras substâncias, ainda que em menor concentração, são também translocadas no floema. Neste grupo se destacam o trifosfato de adenosina (ATP) e alguns íons inorgânicos, como o potássio e o cálcio (Barceló *et al.*, 1992). A velocidade do transporte no floema varia em torno de 25 a 100 $\text{cm}\cdot\text{h}^{-1}$ podendo, eventualmente, atingir 300 $\text{cm}\cdot\text{h}^{-1}$ (Guardiola & García-Luis, 1993). Esta variação é função de fatores endógenos (espécie e idade da planta) e fatores ambientais (luminosidade, temperatura e pluviosidade, entre outros).

Efeitos das raízes sobre o solo

Devido às suas características, as raízes têm efeitos significativos sobre o solo, que contribuem para alterar as características físicas, químicas ou biológicas a seu redor (Tabela 2.1).

Tabela 2.1. Efeitos das raízes sobre o solo (Moreira & Siqueira, 2002).

Características físicas

- Ação agregante sobre as partículas do solo
- Compressão do solo na interface com a raiz, reduzindo a porosidade e distribuição de poros com conseqüências para a aeração e retenção de umidade
- Alto potencial de água negativo criado pela evaporação da parte aérea pode causar estresse hídrico nos microrganismos

Características químicas

- Precipitação ou acúmulo de sais na interface com redução do potencial osmótico
- Modificação no pH, com queda de até 2 unidades
- Alteração na relação O_2/CO_2 provocada pela respiração
- Liberação de compostos voláteis inibidores e alelopáticos
- Liberação de produtos orgânicos diversos (mucigel, exsudatos) que atingem 50-100 mg/g raiz/dia
- Liberação de moléculas com ação específica, como mediadores nutricionais, indutores da transcrição de genes (moléculas sinais), fatores de crescimento e compostos quelantes

Características Biológicas

- Ecossistema microbiano muito especializado que suporta população 10 a 100 vezes superior ao solo adjacente (= efeito rizosférico)
 - O efeito rizosférico estende de 1 a 3 mm de superfície da raiz
 - Os microrganismos colonizam 7 a 15% da superfície das raízes
 - Favorece a proliferação e atividade de microrganismos responsáveis por processos específicos (Ex. amonificação)
-

Exsudatos radiculares

Rizosfera

O termo rizosfera foi introduzido por Hiltner, em 1904. Na definição mais simplificada, rizosfera constitui o volume de solo influenciado pela raiz (Campbell & Greaves, 1990). A influência das raízes

vivas revela-se pelo número e pela complexidade das associações que se desenvolvem entre as raízes e os microrganismos (Hopkins, 1995).

A extensão da rizosfera pode variar com o tipo de solo, a espécie vegetal, a morfologia da raiz e muitos outros fatores, mas, em geral, admite-se que se estenda desde a superfície da raiz até alguns milímetros, ou centímetros, do solo circundante.

A interface solo-raiz compreende o rizoplano, cuja natureza pode variar durante a vida da raiz. Os nutrientes orgânicos exsudados pela raiz constituem forte atrativo para microrganismos quimiorganotróficos oportunistas. Assim, a população microbiana varia, com o tempo, em termos quantitativos e qualitativos. A região contígua às raízes é tão favorável ao crescimento microbiano que a população bacteriana da rizosfera pode superar em até 50% a do solo circunvizinho (Hopkins, 1995). Fungos e bactérias encontrados nesse ambiente podem invadir células do córtex provocando danos ou mesmo a morte das células corticais, enquanto que a raiz como um todo, permanece viva e sadia. Microrganismos de ação benéfica podem também colonizar as células do sistema radicular. As interações microrganismo-raiz vão desde o comensalismo até as verdadeiras simbioses (Cardoso & Freitas, 1992). Alguns dos possíveis mecanismos para o controle de populações microbianas por exsudatos radiculares são apresentados na Tabela 2.2.

A rizosfera pode ser considerada como um *continuum* microbiano que se estende no solo desde a endoderme da raiz. Frequentemente, pode-se subdividir a rizosfera em ectorrizosfera e endorrizosfera. A ectorrizosfera corresponde à região do solo, enquanto a endorrizosfera inclui o rizoplano, a epiderme e as células corticais da raiz que são invadidas por microrganismos.

No que se refere à raiz propriamente dita, seu crescimento e desenvolvimento é dinâmico e altamente dependente do ambiente do solo. As células do ápice radicular são produzidas continuamente e são transitórias, desprendendo-se da superfície do ápice radicular por descamação, em poucos dias. Essas células podem ser encontradas, ainda vivas, no solo que circunda as raízes (Campbell & Greaves, 1990) e são decompostas por autólise ou por microrganismos. Além do desprendimento dessas células, o sistema radicular, durante seu processo de crescimento, libera uma quantidade considerável de compostos orgânicos na rizosfera. Esses compostos variam ao longo do sistema radicular, tanto no que se refere à concentração quanto à natureza química. Em média, de 30 a 60% do carbono fotoassimilado é alocado para as raízes e, deste carbono, cerca de 40 a 70% pode vir a ser liberado na rizosfera. Essa liberação de carbono é denominada rizodeposição (Lynch & Whipps, 1990).

Tabela 2.2. Possíveis mecanismos para o controle de populações microbianas por exsudatos radiculares (Hawes & Brigham, 1992).

Promoção da colonização*

A. Efeitos diretos

1. Atração para a rizosfera
2. Indução de genes envolvidos em associações planta-microrganismo
3. Supressão de genes de microrganismos para dormência
4. Provisão de nutrientes para o crescimento dos microrganismos

B. Efeitos indiretos

1. Aumento da disponibilidade de nutrientes para as plantas, mineralização
2. Estimulação de microrganismos mutualistas
3. Suporte estrutural para o crescimento das colônias
4. Mudanças no ambiente químico, pH
5. Inibição de organismos competitivos

Inibição da colonização

A. Efeitos diretos

1. Repulsão da rizosfera
2. Supressão de genes microbianos requeridos para as associações planta microrganismo
3. Indução de genes de microrganismos para dormência
4. Toxicidade/antibiose

B. Efeitos indiretos

1. Imobilização de microrganismos pela atração por células do bordo
 2. Competição por nutrientes entre células do bordo e microrganismos
 3. Mudanças estruturais que diminuem a mobilidade
 4. Mudanças no ambiente químico, pH, quelação de minerais
 5. Estimulação do crescimento de microrganismos antagonistas
-

*O termo colonização foi utilizado em sentido amplo, incluindo a habilidade para associar com raízes ou a rizosfera, quer seja uma relação patogênica, simbiótica, saprofítica ou outro tipo qualquer de relação.

As substâncias liberadas pelas raízes estão prontamente disponíveis como nutrientes para os microrganismos, constituindo a principal razão para o elevado número e a intensa atividade dos mesmos na rizosfera. A relação entre o número de microrganismos na rizosfera e no solo não rizosférico é, geralmente, maior que 1. O crescimento e desenvolvimento desses microrganismos na rizosfera é

um processo dinâmico. Muitos dos microrganismos que afetam o sistema radicular, quer sejam úteis (simbiontes fixadores de nitrogênio ou micorrizas) ou patogênicos, infectantes ou não, possuem um período crítico na rizosfera, que governa sua persistência na planta hospedeira. Além disso, um microrganismo pode afetar profundamente o crescimento de outros microrganismos na rizosfera, exercendo, por exemplo, controle biológico de fitopatógenos. O crescimento abundante de microrganismos é apenas um dos efeitos da rizosfera. Substâncias voláteis podem difundir-se no solo, a partir da raiz, e atingir distâncias maiores do que os compostos solúveis em água, estimulando a germinação de esporos de fungos ou atraindo nematóides fitoparasitas (Bertin *et al.*, 2003; Bowen & Rovira, 1991).

O solo rizosférico tem características particulares resultantes da interação das raízes com o ambiente, incluindo fatores bióticos e abióticos. Vários tipos de estresse como aqueles decorrentes do déficit hídrico, desequilíbrio nutricional e anaerobiose, incrementam o fluxo de compostos orgânicos liberados pelas raízes (Lynch & Wipps, 1990).

As características do solo rizosférico são bem diferentes daquelas do solo não rizosférico. Entre elas destacam-se: o pH da solução, a composição iônica inorgânica, a concentração de gases como o oxigênio (O_2) e o dióxido de carbono (CO_2) e a composição da matéria orgânica (Marschner, 1995).

O pH da rizosfera, freqüentemente, difere do pH do solo não rizosférico, podendo ser superior ou inferior ao mesmo na ordem de 1 a 2 unidades. Um dos fatores determinantes dessa variação é a forma do nitrogênio disponível para a planta. Quando a principal fonte de nitrogênio é o nitrato (NO_3^-), ocorre uma baixa liberação de prótons (H^+) e uma elevada liberação de carbonato (HCO_3^-) ou hidroxilas (OH^-). Tais ânions favorecem o aumento do pH do solo rizosférico. Por outro lado, a absorção de nitrogênio amoniacal (NH_4^+) e a fixação biológica do nitrogênio elementar (N_2) favorecem a acidificação da rizosfera em função do elevado efluxo de H^+ pelas raízes.

A composição iônica da rizosfera é resultante da disponibilidade dos íons no solo, da absorção seletiva pelas raízes e, eventualmente, do efluxo de íons desde as raízes. Em um típico solo agrícola, o fluxo de massa é responsável pelo movimento dos íons cálcio (Ca^{2+}), magnésio (Mg^{2+}), cloreto (Cl^-), e sulfato (SO_4^{2-}) e, usualmente, de NO_3^- , enquanto que o processo de difusão predomina para o potássio (K^+) e para o fosfato ($H_2PO_4^-$), devido às concentrações muito baixas desses íons na solução do solo (Barber, 1984). Quando o suprimento de íons para a raiz se dá, prioritariamente, por fluxo de massa e este processo é mais rápido do que a taxa de absorção pelas plantas, ocorre um acúmulo desses íons na rizosfera. Paralelamente, os baixos coeficientes de difusão de alguns íons resultam num decréscimo da concentração iônica na rizosfera, devido à rápida absorção pelas raízes.

Quanto ao efeito do fluxo de íons pelas raízes, observa-se que ele se traduz, em parte, pela variação do pH na rizosfera. A liberação de H^+ ou de OH^- e HCO_3^- , interfere na disponibilidade de

alguns nutrientes para as plantas. A nutrição vegetal com ferro e manganês é especialmente sensível às variações químicas do solo rizosférico. Sob condições de deficiência de ferro, uma acidificação não específica da rizosfera, através do equilíbrio cátion-ânion, favorece o aumento da solubilidade do ferro trivalente (Fe^{3+}), que é controlado, principalmente, pela solubilidade dos seus óxidos hidratados.

Compostos orgânicos liberados pela raiz

Um grande número de compostos orgânicos, incluindo carboidratos, aminoácidos e ácidos orgânicos, é liberado pelo sistema radicular (Bertin *et al.*, 2003; Bowen & Rovira, 1991). Esses compostos podem ser separados em três grandes grupos: compostos de alto peso molecular (mucilagem e ectoenzimas), compostos de baixo peso molecular (exsudatos livres) e lisatos. Em contraste com os lisatos, que são provenientes de células e tecidos desprendidos da raiz, os demais compostos orgânicos são liberados por células saudáveis, por meio de processos que podem ser metabolicamente ativos (secreções) ou não (Marschner, 1995). Os exsudatos liberados a partir da germinação de sementes são compostos do metabolismo, cuja produção pode ser influenciada por muitos dos fatores que afetam a exsudação das raízes. Os principais compostos voláteis liberados na germinação de sementes são aldeídos, álcoois, etileno, CO_2 e ácidos graxos voláteis (Nelson, 1990).

Exsudatos de alto peso molecular

Mucilagem e mucigel

A superfície da raiz, sobretudo os últimos 20mm da região apical, é recoberta por um material gelatinoso de alto peso molecular, denominado mucilagem. A mucilagem é secretada, ou liberada passivamente, pelas células da epiderme da raiz ou pelas células da coifa e é constituída, principalmente, por polissacarídeos e ácidos poligalacturônicos (Vermeer & McCully, 1981). Sua distribuição espacial depende da espécie vegetal, da idade da planta e de outros fatores.

A mucilagem origina-se no aparelho de Golgi e é transportada através da membrana plasmática pela fusão de vesículas, em células próximas aos pontos de crescimento da raiz. Geralmente, a secreção de mucilagem restringe-se às células da extremidade das raízes, células epidérmicas jovens e células dos pêlos radiculares. A liberação de mucilagem a partir das células mais afastadas do ápice radicular cessa com a formação da parede secundária (Hopkins, 1995). A quantidade produzida e, provavelmente, a natureza química, varia com a espécie vegetal. Em geral, esse material mucilaginoso é constituído, principalmente, por polissacarídeos formados por unidades monoméricas de galactose,

fucose e ácidos urônicos. Análises químicas realizadas em mucilagem de milho mostraram que os polissacarídeos são, sobretudo, glucanos b(1-4), com polímeros hidrofílicos de galactose e fucose, além de xilose, arabinose, ácidos galacturônicos, alguns fenóis (como o ácido ferúlico) e, em menor quantidade, proteínas.

A mucilagem age como um lubrificante, ajudando a extremidade da raiz a penetrar através do solo. Ela pode também proteger contra a dessecação, especialmente quando é constituída por arabogalactanas, as quais se ligam às partículas do solo e auxiliam na manutenção da continuidade do filme de água entre o solo circundante e a raiz.

Alguns microrganismos invadem a mucilagem e certas bactérias podem alimentar-se da mesma, dissolvendo os polissacarídeos por ação de enzimas líticas. A mucilagem é capaz de adsorver minerais de argila e manter um íntimo contato entre as raízes e as partículas do solo. A mistura resultante das secreções radiculares, microrganismos vivos e mortos, e partículas coloidais do solo, é denominada mucigel (Hopkins, 1995). Várias funções são atribuídas ao mucigel, destacando-se o incremento do contato solo-raiz, pois a mucilagem, neste complexo, preencheria os espaços entre as raízes e as partículas de solo devido, principalmente, à elasticidade e à consistência mucosa da mesma. Esse efeito é especialmente importante para prevenir a formação de lacunas entre a raiz e o solo, quando a raiz torna-se mais delgada sob condições de elevada transpiração. Essa intimidade solo-raiz é de grande importância no suprimento de água e nutrientes, sobretudo no que se refere aos micronutrientes. O mucigel tem também um efeito protetor contra a toxidez de alguns íons (Bowen & Rovira, 1991).

A elevada concentração de ácidos galacturônicos na mucilagem pode ser da maior importância para a nutrição mineral em circunstâncias específicas como déficit hídrico ou nutricional. Em solos deficientes em fósforo, as plantas absorvem este elemento mobilizado na interface solo-raiz, presumivelmente, via desorção do fósforo da superfície das argilas pelo ácido poligalacturônico (Nagarajah *et al.*, 1970). Um grande número de íons, incluindo o Cl⁻, Ca²⁺, Fe²⁺, Fe³⁺ e os íons fosfato, são encontrados retidos no mucigel, evitando a lixiviação dos mesmos (Rovira *et al.*, 1983). O mucigel também retém nutrientes liberados a partir de microrganismos mortos, provavelmente em função dos grupos COO⁻ dos polissacarídeos acídicos (Bowen & Rovira, 1991).

O mucigel pode contribuir também para a absorção de micronutrientes em solos secos. Há registros de que, nessas condições, ocorre uma maior liberação de mucilagem em resposta ao impedimento mecânico, o que facilitaria o transporte de zinco desde as partículas do solo no mucigel até a membrana plasmática das células das raízes (Marschner, 1995).

Em solos minerais ácidos, atribui-se uma função adicional ao mucigel, que seria a de proteger o meristema da raiz dos efeitos tóxicos do alumínio. Em raízes expostas a elevadas concentrações de

alumínio é possível detectar até oito vezes mais alumínio retido no mucigel do que nos tecidos da raiz (Horst *et al.*, 1982).

Ectoenzimas

No apoplasto da raiz, particularmente em células epidérmicas da região apical, são encontradas muitas enzimas, dentre as quais destacam-se as fosfatases e as polifenoloxidasas, além daquelas envolvidas na biossíntese da parede celular.

As fosfatases podem ser provenientes das raízes das plantas, liberadas por meio de processo ativo ou passivo, e dos microrganismos da rizosfera. Esse grupo de enzimas pode ter caráter ácido ou alcalino, sendo que as raízes produzem fosfatases ácidas, as bactérias, fosfatases alcalinas, enquanto que os fungos produzem, tanto fosfatases ácidas, quanto alcalinas (Marschner, 1995). Os solos agrícolas e as florestas apresentam alta proporção de fósforo orgânico, 30 a 95% (Marschner, 1995). Esta porção do fósforo no solo tem sua hidrólise mediada pelas fosfatases, cuja atividade é regulada, em parte, pelo estado nutricional das plantas (Tadano & Sakai, 1991).

Exsudatos de baixo peso molecular

Além da mucilagem e das ectoenzimas, as raízes também liberam uma grande variedade de compostos orgânicos solúveis, de baixo peso molecular. Os principais constituintes dessa fração são os glúcideos, os ácidos orgânicos, os aminoácidos e os compostos fenólicos. A proporção e composição desses compostos variam consideravelmente em função da espécie da planta, das condições fisiológicas, de impedimentos mecânicos ao crescimento da raiz e de vários tipos de estresse. Em geral, a exsudação de compostos de baixo peso molecular é superior na região apical. No caso de açúcares e aminoácidos, esse fato pode refletir, em parte, a liberação por difusão a partir de células e tecidos com altas concentrações internas. Entretanto, em relação aos ácidos orgânicos, sua excreção se dá, mais provavelmente, por meio de um mecanismo de co-transporte acoplado a H^+ , quando ocorrem altas taxas de exsudação (Jones & Darrah, 1993).

A importância dos exsudatos radiculares no processo de mobilização e absorção de nutrientes minerais pelas plantas é bastante conhecida. Vários trabalhos demonstraram o papel do ácido málico no processo de dissolução e redução do óxido de manganês (MnO_2). A formação de quelato de manganês previne a reoxidação do mesmo, aumentando a mobilidade do elemento na rizosfera (Jauregui & Reisenauer, 1982). Os ácidos orgânicos são os exsudatos de baixo peso molecular que mais interferem na solubilização de fosfatos inorgânicos pouco solúveis. O ácido α -cetoglucônico é

um dos principais responsáveis pela acidificação da rizosfera e pelo aumento da absorção de fósforo a partir do fosfato de rocha. A mobilização do fosfato, entretanto, não se limita aos processos de redução do pH da rizosfera. O ácido cítrico é considerado, dentre os exsudatos radiculares, o composto orgânico mais eficiente na dissolução do fósforo no solo. Sua ação se dá por meio de troca aniônica, promovendo a desorção do fosfato da superfície dos sesquióxidos (Bar-Yoseff, 1991). Na realidade, a mobilização de fosfatos de ferro e/ou alumínio é resultado da combinação entre os processos de desorção e quelação. O ácido piscídico também foi registrado como um exsudato radicular capaz de formar quelatos com o ferro trivalente (Ae *et al.*, 1990). Apesar do importante papel dos ácidos orgânicos sobre a nutrição fosfatada, deve-se levar em conta que apenas uma pequena fração dos exsudatos radiculares é constituída por esses ácidos.

Algumas plantas liberam compostos fenólicos que quelatam o Fe^{3+} e elevam sua concentração na rizosfera. Essas plantas são hábeis também, em reduzir o Fe^{3+} a Fe^{2+} , na membrana plasmática. Os compostos fenólicos contribuem para a redução tanto do ferro como do manganês. O aumento da liberação de fenólicos redutores, como o ácido cafeico, é bastante comum em resposta à deficiência de ferro em dicotiledôneas (Marschner, 1988). A redução do manganês é, simultaneamente, estimulada em resposta à deficiência de ferro. Esses compostos fenólicos favorecem a mobilização do ferro inorgânico a partir de óxidos de ferro pouco solúveis. A posterior quelação facilita o transporte do ferro para os sítios de absorção na membrana celular. Como agente quelante destacam-se, em gramíneas, os fitossideróforos (PS), que são aminoácidos não protéicos. A deficiência de ferro induz a ativação de um eficiente sistema de absorção do complexo Fe^{III} -PS, a nível de membrana (Römheld, 1991). Vale salientar que, além do ferro, os fitossideróforos formam quelatos estáveis com cobre, zinco e manganês.

Os exsudatos de baixo peso molecular podem também formar complexos estáveis com metais pesados, tais como cobre, chumbo e cádmio (Mench *et al.*, 1988).

Lisatos

Quando as raízes das plantas penetram através do solo, parte do tecido mais externo descama-se e pode ser decomposto por autólise ou por microrganismos. A descamação das células epidérmicas é considerada uma importante fonte de carbono liberado pelas raízes. Os lisatos são os compostos liberados pela autólise da parede das células epidérmicas e, geralmente, sua quantidade aumenta com o aumento da distância do ápice da raiz. Entretanto, a lise de algumas células pode começar, em algumas regiões, poucos dias após a formação das mesmas (Bowen & Rovira, 1991).

Exsudatos e fitopatógenos

Muitos fungos fitopatogênicos sobrevivem no solo em estado quiescente. Para que as interações patógeno-raiz iniciem, os propágulos dormentes precisam ser ativados por moléculas presentes em exsudatos de sementes e raízes. Portanto, os exsudatos solúveis e voláteis produzidos pela germinação das sementes e pelo desenvolvimento das raízes são os estímulos primários para promover a germinação de propágulos de alguns fungos habitantes do solo (Nelson, 1990).

Propágulos de quase todos os gêneros de fitopatógenos habitantes do solo respondem aos exsudatos das sementes e raízes (Tabela 2.3), entretanto, pouco se conhece sobre as moléculas específicas que elicitam essas respostas (Bowen & Rovira, 1991).

Tabela 2.3. Germinação de propágulos de fungos fitopatogênicos em resposta a exsudatos de sementes e raízes (Nelson, 1990).

Organismo	Propágulo	Fonte do exsudato	Molécula estimulante
<i>Aphanomyces euteiches</i>	oosporo	raízes de várias espécies	desconhecida
<i>Fusarium oxysporum</i> f.sp. <i>cubense</i>	microconídio	raízes de <i>Musa</i> sp.	desconhecida
<i>F. oxysporum</i> f.sp. <i>cucumerinum</i>	clamidosporo	sementes e mudas de ervilha	desconhecida
<i>F. oxysporum</i> f.sp. <i>pisi</i>	microconídio clamidosporo	raízes de ervilha	desconhecida
<i>F. oxysporum</i> f.sp. <i>vasinfectum</i>	clamidosporo	sementes e raízes de <i>Cassia obtusifolia</i> ; raízes de algodão	desconhecida
<i>Fusarium solani</i> f.sp. <i>phaseoli</i>	clamidosporo microconídio	sementes e raízes de várias espécies	açúcares, aminoácidos, lipídios
<i>F. solani</i> f.sp. <i>pisi</i>	clamidosporo macroconídio	sementes e raízes de ervilha	açúcares, etanol
<i>Macrophomina phaseolina</i>	esclerócio	raízes de pinheiro	aminoácidos
<i>Phytophthora palmivora</i>	esporângio zoosporo	raízes de várias espécies	desconhecida

Tabela 2.3. Continuação

Organismo	Propágulo	Fonte do exsudato	Molécula estimulante
<i>Pythium aphanidermatum</i>	oosporo	sementes de feijão; raízes	desconhecida
	zoosporo	de várias espécies raízes de ervilha e feijão	açúcares e aminoácidos
<i>Pythium ultimum</i>	oosporo	sementes de ervilha e	desconhecida
	esporângio	algodão sementes de várias espécies	glucose, etanol
<i>Rhizoctonia solani</i>	esclerócio	sementes de ervilha	compostos voláteis desconhecidos
<i>Sclerotium rolfsii</i>	esclerócio	sementes de ervilha	compostos voláteis desconhecidos

Bibliografia

- Ae, N., Arihaara, J., Odada, K., Yoshihara, T & Johansen, C. Phosphorus uptake by pigeonpea and its role in cropping systems of the Indian subcontinent. *Science* 248: 477-480. 1990.
- Bar-Yosef, B. Root excretions and they environmental effects. In: Waisel, Y., Eshal, A. & Kafkat, U. (Eds.) *Plant Roots*. New York. Marcel Dekker. 1991. pp.529-557.
- Barber, S.A. *Soil Nutrient Bioavailability. A Mechanistic Approach*. New York. John Wiley. 1984.
- Barceló, J.C., Nicolás, G.R., Sabater, B.G. & Sánchez, R.T. *Fisiologia Vegetal*. Madrid. Pirâmides. 1992. pp.125-148.
- Bertin, C., Yang, X. & Wesron, A. The role of root exudates and allelochemicals in the rhizosphere. *Plant and Soil* 256: 67-83. 2003.
- Bowen, G.D. & Rovira, A.D. The rhizosphere. In: Waisel, Y., Eshal, A. & Kafkat, U. (Eds.) *Plant Roots*. New York. Marcel Dekker. 1991. pp.641-669.
- Cardoso, E.J.B.N. & Freitas, S.S. A rizosfera. In: Cardoso, E.J.B.N., Tsai, S.M. & Neves, M.C. (Coords.) *Microbiologia do Solo*. Campinas. Sociedade Brasileira de Ciência do Solo. 1992. pp.41-59.
- Campbell, R. & Greaves, M.P. Anatomy and community structure of the rhizosphere. In: Lynch, J.M. (Ed.) *The Rhizosphere*. Chichester. John Wiley & Sons. 1990.
- Coutinho, L.M. *Curso de Ciências Biológicas: Botânica*. São Paulo. Cutrix. 1970.

- Cutter, E.G. Anatomia Vegetal - II. Órgãos, Experimentos e Interpretação. São Paulo. Roca. 1987.
- Esau, K. Anatomia das Plantas com Sementes. São Paulo. Edgard Blücher. 1974.
- Fahn, A. Plant Anatomy. Oxford. Butterworth Heinemann. 1995.
- Guardiola, J.L. & García-Luis, A. Transporte de azúcares y otros asimilados. In: Azcon-Bieto, J. & Talon, M. (Eds.) Fisiologia y Bioquímica Vegetal. Madrid. McGraw-Hill. 1993. pp.149-172.
- Hawes, M.C. & Brigham, L.A. Impact of root border cells on microbial populations in the rhizosphere. *Advances in Plant Pathology* 8: 119-148. 1992.
- Hopkins, W.G. Plant Physiology. New York. John Willey & Sons. 1995.
- Horst, W.J., Wagner, A. & Marschner, H. Mucilage protects root meristems for aluminium injury. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie* 105: 435-444. 1982.
- Jauregui, M.A. & Reisenauer, H.M. Dissolution of oxides of manganese and iron by roots exudate components. *Soil Science Society American Journal* 46: 314-317. 1982.
- Jones, D.L. & Darrah, P.R. Re-absorption of organic compounds by roots of *Zea mays* L. and its consequences in the rizosphere. II – Experimental and model evidence for simultaneous exudation and re-absorption of soluble C compounds. *Plant and Soil* 153: 47-59. 1993
- Lynch, J.M. & Whipps, J.M. Substrate flow in the rizosphere. *Plant and Soil* 129: 1-10. 1990.
- Marschner, H. Mechanism of manganese acquisition by roots from soils. In: Grahm, R.D., Hannam, R.J. & Uren, N.C. (Eds.) Manganese in Soils and Plants. Dordrecht. Kluwer. 1988. pp.191-204.
- Marschner, H. Mineral Nutrition of Higher Plants. London. Academic Press. 1995.
- Mench, M., Mor, J.L., Guckert, A. & Guillet, B. Metal binding whit root exudates of low molecular weight. *Journal of Soil Science* 39: 521-527. 1988.
- Moore, R., Clark, W.D. & Stern, K.R. Botany. London. Wm. C. Brown. 1995.
- Moreira, F.M.S. & Siqueira, J.O. Microbiologia e Bioquímica do Solo. Lavras: Editora UFLA, 2002.
- Nagarajah, S., Posner, A.M. & Quirk, J.P. Competitive adsorption of phosphate with polygalacturonate and other organic anions on kaolinite and oxide surfaces. *Nature* 228: 83-84. 1970.
- Nelson, E.B. Exudate molecules initiating fungal responses to seeds and roots. *Plant and Soil* 129: 61-73. 1990.
- Raven, P.H., Evert, R.F. & Eichhorn, S.E. Biologia Vegetal. Rio de Janeiro. Guanabara Koogan. 1996.
- Ray, P.M. A Planta Viva. São Paulo. Pioneira. 1963.
- Römheld, V. The role of phytosiderophores of iron and other micronutrients in graminaceous species. *Plant and Soil* 130: 127-134. 1991.

- Rovira, A.D., Bowen, G.D. & Foster, R.C. The significance of rhizosphere microflora and mycorrhizas in plant nutrition. In: Lauchli, A. & Bielaski, R.L. (Eds.) *Encyclopedia of Plant Physiology*. Vol.15. Berlin. Springer-Verlag. 1983.
- Rudall, P. *Anatomy of Flowering Plants: An Introduction to Structure and Development*. New York. Cambridge University Press. 1994.
- Rudall, P. *Anatomy of the Monocotyledons – VIII. Iridaceae*. Oxford. Science. 1995.
- Sánchez-Dias, M. & Aguirreolea, J. Relaciones hídricas. In: Azcon-Bieto, J. & Talon, M. (Eds.) *Fisiología y Bioquímica Vegetal*. Madrid. McGraw-Hill. 1993. pp.49-90,
- Tadano, T. & Sakai, H. Secretion of acid phosphatase by roots of several crop species under phosphorus-deficient conditions. *Soil Science and Plant Nutrition* 37: 129-140. 1991.
- Taiz, L. & Zeiger, E. *Plant Physiology*. New York. Benjamin/Cummings. 1991.
- Vermeer, J. & McCully, M.E. Fucose in the surface deposits of axenic and field grown roots of *Zea mays* L. *Protoplasma* 109: 233-248. 1981.

Propriedades Físicas e Químicas dos Solos

Newton P. Stamford

José J.V. Rodrigues

Richard J. Heck

Domingos E.G.T. Andrade

Introdução

O solo não é simplesmente uma massa de detritos inertes, resultante do intemperismo físico e químico das rochas e dos restos vegetais e animais, pelos processos da atmosfera, mas sim, uma massa prolífica e cheia de vida, sendo desta forma um sistema complexo e dinâmico, onde fatores de natureza física, química e biológica interagem continuamente, sob a influência dos diversos fatores climáticos (McDonald, 1994).

As propriedades físicas e químicas dos solos influenciam direta e indiretamente processos críticos para os microrganismos fitopatogênicos e seus hospedeiros, as plantas. A sobrevivência e a dispersão de propágulos, a infecção do hospedeiro e a reprodução dos microrganismos, bem como o crescimento e a reprodução das plantas, são afetadas pelas propriedades físico-químicas dos solos, que determinam a disponibilidade de água, oxigênio, nutrientes e calor nos solos. Portanto, o conhecimento sobre essas propriedades e seu potencial efeito sobre doenças radiculares é crítico para a adoção de estratégias adequadas de manejo (Liddell, 1997; McDonald, 1994).

Propriedades físicas dos solos

O componente físico do solo é amplamente composto de matéria orgânica e minerais como areia, silte e argila. A taxa de cada um desses determinará as características específicas do solo. Geralmente, solos com altos níveis de matéria orgânica e argila terão melhor estrutura que solos com altos teores de silte e areia e pouca matéria orgânica (Wheeler & Rush, 2001). Portanto, as propriedades físicas dos solos (textura, estrutura, porosidade, consistência, temperatura, cor, etc.) são fatores que afetam significativamente a disponibilidade de nutrientes e água do solo.

A composição volumétrica de um solo de textura média, numa condição ideal para o crescimento das plantas, apresenta 25% de água, 25% de ar, 45% de mineral e 1 a 5% de matéria orgânica (Brady, 1974). Diferentes solos apresentam diferentes composições volumétricas dos constituintes. A composição de um mesmo solo varia com a profundidade, como exemplo, a matéria orgânica normalmente diminui com a profundidade, enquanto a argila normalmente aumenta com a profundidade. A soma dos volumes de ar e água está sujeita a grandes flutuações nas condições naturais, dependendo da precipitação, irrigação e uso da água.

Parte sólida

A parte sólida dos solos é constituída de material mineral e orgânico. O material mineral tem tamanho e composição variável, sendo composto de pequenos fragmentos de rochas e minerais de vários tipos derivados da fragmentação gradual e decomposição química de minerais primários que formam a crosta da terra. Os minerais que têm a mesma composição química das rochas, chamam-se primários e formam no solo as frações areia e parte do silte. Os minerais secundários, onde o material apresenta composição e estrutura diferente das rochas das quais eles se originaram, são formados pela intemperização dos minerais menos resistentes durante o processo de formação dos solos e constituem a fração argila e parte do silte. As quatro principais classes de partículas inorgânicas do solo e suas propriedades gerais são apresentadas na Tabela 3.1.

Tabela 3.1. Propriedades gerais de quatro principais classes de partículas inorgânicas do solo.

Tamanho	Nome comum	Observação	Composição dominante
Muito Grosseiro	Pedra, cascalho	Olho nu	Fragmento de rochas
Grosseiro	Areia	Olho nu	Minerais primários (feldspato, quartzo etc.)
Fina	Silte	Microscópio ótico	Minerais primários e secundários
Muito fina	Argila	Microscópio eletrônico	Minerais secundários

Matriz, textura e estrutura do solo

As partículas minerais e orgânicas que compreendem a fase sólida do solo formam a matriz do solo, a qual é permeada por poros pequenos ou grandes. Nesses espaços ocorre a proliferação de microrganismos que podem ser fitopatogênicos, benéficos ou inertes para a planta (Liddell, 1997). A matriz do solo, juntamente com a solução e a atmosfera do solo, influencia o desenvolvimento, o crescimento e o arranjo ou arquitetura das raízes, sendo esse arranjo um importante componente para doenças radiculares, pois o arranjo espacial das raízes no solo, refletirá possivelmente a agregação vertical ou horizontal do inóculo do fitopatógeno habitante do solo (McDonald, 1994).

A expressão “distribuição do tamanho das partículas do solo” é usada como o equivalente de textura. A textura do solo pode ser definida como sendo a proporção relativa dos diferentes grupos de partículas primárias (i.e., areia, silte e argila) nele existentes. A textura do solo não só diz respeito ao tamanho das partículas minerais, como também à sensação que dá ao tato uma massa de solo: grosseira, fina, sedosa, etc.

Em campo, a classe textural é avaliada pela sensibilidade através do tato (Lemos & Santos, 1984): as partículas maiores (areia) dão sensação áspera, as partículas intermediárias (silte) fazem com que pareçam macio e sedoso, enquanto as partículas menores (argila) apresentam desde a sensação dura, quando seca, à plástica e pegajosa, quando a massa é molhada.

Em laboratório, a determinação da textura de uma amostra de solo é efetuada pela análise granulométrica, também conhecida análise mecânica, onde os agregados do solo são separados através de forças químicas e mecânicas, que é o emprego de agitação na presença de agente químico dispersante.

As partículas do solo se classificam em vários grupos de tamanhos, tomando como base seus diâmetros equivalentes. Dentre as classificações existentes, a Comissão de Solos (Lemos & Santos, 1984) adotou a escala de Atterberg, cujos limites são os seguintes: areia (\varnothing 2,00-0,05mm), silte (\varnothing 0,05-0,002mm) e argila (\varnothing <0,002m).

Após a determinação das percentagens das frações das partículas do solo, podemos classificar o solo segundo sua textura:

- a) Textura arenosa: compreende as classes texturais areia e areia franca.
- b) Textura média: compreende as classes texturais ou parte delas, tendo na composição granulométrica menos de 35% de argila e mais de 15% de areia, excluídas as classes texturais areia e areia franca.
- c) Textura argilosa: compreende as classes texturais ou parte delas, tendo na composição granulométrica de 35 a 60% de argila.

d) Textura muito argilosa: compreende a classe textural com mais de 60% de argila.

Em contraste com a textura, a estrutura do solo, que se refere à agregação das partículas do solo, é altamente mutável, particularmente em agroecossistemas, afetando as propriedades do sistema do solo (Fageria, 1989; Tsai *et al.*, 1992), tendo efeitos diretos e indiretos sobre a microbiota (Liddell, 1997). A estrutura do solo é basicamente uma medida de agregação das partículas minerais e orgânicas no solo, a qual afeta os espaços porosos. A estrutura física do solo é extremamente importante por que a quantidade de espaços porosos no solo causa impacto sobre o crescimento de raízes, absorção da água no solo, infiltração da água através do solo, capacidade de retenção de umidade e disponibilidade de oxigênio (Wheeler & Rush, 2001).

Solos com uma estrutura pobre podem aumentar a incidência e severidade de doenças radiculares. Como exemplo, duripans são freqüentemente causados por cultivo excessivo com equipamentos agrícolas como os arados de aiveca. Duripan é uma camada de solo altamente compactada que impede o movimento das raízes e da água. O reduzido crescimento das raízes e o aumento da umidade do solo, diretamente acima do duripan, propiciam um ambiente favorável para muitos patógenos radiculares como os fitonematóides e os fungos zoospóricos. Qualquer condição que afeta negativamente o crescimento da planta e propicia um ambiente ótimo para o fitopatógeno, provavelmente aumentará a incidência e severidade de doenças. O fracionamento da camada de duripan por aração profunda pode ter um impacto dramático sobre o crescimento da planta e reduzir significativamente as perdas causadas por muitas doenças (Wheeler & Rush, 2001).

A estabilidade da estrutura do solo governa, portanto, a relação de água e ar, infiltração, permeabilidade, erosão, temperatura, penetração das raízes, perdas de nutrientes através da lixiviação e, em conseqüência, a potencialidade de produção, portanto, o sucesso do manejo do solo depende do manejo da estrutura. Os tipos de estruturas mais comuns, em solos cultivados, são: laminar, prismática, colunar, blocos angulares e subangulares, granular e grumosa (Fageria, 1989).

Espaço poroso ou porosidade do solo

O espaço poroso do solo é a porção ocupada por ar e água, sendo determinado pela agregação do solo, ou seja, pela estrutura. Comumente, há dois tipos de espaços porosos nos solos: os macroporos, que possibilitam o livre movimento do ar e da água de percolação, e os microporos que impedem a movimentação do ar e dificultam a movimentação da água, retendo assim mais água que os macroporos (Fageria, 1989). A natureza da porosidade do solo, deste modo, determina uma maior ou menor aeração, assim como a disponibilidade de água, o que influencia diretamente a ação da microbiota, incluindo patógenos habitantes do solo (Liddell, 1997; Tsai *et al.*, 1992).

Temperatura do solo

A temperatura no solo é outro fator extremamente importante no sistema do solo sendo geralmente inferior à da atmosfera, durante o ciclo das culturas, enquanto a variação desta no solo, no entanto, é menor que na atmosfera. A superfície do solo sofre marcada influência deste componente, enquanto áreas mais profundas são pouco afetadas pela sua ação (Tsai *et al.*, 1992). Em consequência, a temperatura ideal para o desenvolvimento das raízes de plantas é um pouco inferior àquela exigida pela parte aérea, sendo as raízes mais suscetíveis às variações extremas de temperatura (Fageria, 1989).

A temperatura do solo é influenciada por vários fatores, como:

- a) Temperatura da atmosfera
- b) Intensidade, qualidade e duração da radiação solar
- c) Potencial de evaporação do ar
- d) Umidade do solo
- e) Cor e condutividade térmica do solo
- f) Cobertura vegetal

Várias técnicas de manejo podem ser adotadas para controlar a temperatura do solo, destacando-se entre elas: a cobertura do solo com restos culturais ou cobertura morta, a incorporação de restos culturais no solo e, principalmente, o manejo de irrigação (Fageria, 1989).

Teoricamente, nas regiões tropicais inexistem limitações ao desenvolvimento de doenças radiculares devido à pouca oscilação de temperatura do solo durante o ano, que acarreta a produção contínua de inóculo, pela permanente disponibilidade do hospedeiro e facilidade de sobrevivência e reprodução dos patógenos. Em condições de temperaturas elevadas, a decomposição da matéria orgânica também é mais elevada, o que contribui para o saprofitismo de patógenos necrotróficos, mas desfavorecem saprófitas fracos (Liddell, 1997; McDonald, 1994).

Parte líquida

A parte líquida do solo é constituída de uma solução de sais minerais e componentes orgânicos dissolvidos em água, por isso é denominada solução do solo. A infiltração da água no solo é dirigida pela capilaridade e forças de absorção dos poros do solo, assim como, pelas pressões hidrostáticas e ação da força gravitacional atuando sobre a massa da água. No entanto, a quantidade de água retida no solo, definida como capacidade de campo, é função da textura, volume e tamanho de poros do solo.

A solução do solo influencia de três maneiras o crescimento das raízes: 1) as raízes necessitam manter o turgor das células e gerar a pressão hidráulica necessária para a extensão ou crescimento, 2) a solução do solo influencia o arranjo entre os agregados do solo, e 3) a solução do solo pode expulsar o ar presente nos poros fazendo com que haja uma condição de anoxia em determinadas áreas do solo e impedindo o crescimento da raiz por esta região.

Dois conceitos importantes em relação ao crescimento das plantas são:

- a) A água é retida dentro dos poros dos solos apresenta um grau variável de energia potencial, dependendo da relação entre o teor de água e o tamanho dos poros;
- b) A água e os sais minerais dissolvidos nela, compõem a solução do solo, que é o meio que supre os nutrientes para o crescimento das plantas.

Água no solo

Além da umidade nas bases de massa e volume, outra maneira conveniente de se expressar o teor de água no solo é pela lâmina de água por profundidade de solo. Essa maneira de expressar o teor de umidade é muito útil, sendo compatível com o modo de exprimir a quantidade de água usada em vários fenômenos. Por exemplo: a água que se precipita pela chuva ou pela irrigação é medida em termos de lâmina (cm ou mm), enquanto a água perdida do solo e da planta por evaporação e transpiração é expressa em lâmina por unidade de tempo (mm/dia, cm/mês, cm/ano etc.).

$$L = \theta v. h \text{ ou } L = \theta m. dg. h$$

Onde:

L = Lâmina de água por profundidade h do solo (mm ou cm)

h = Profundidade considerada (mm ou cm)

dg = Densidade global (g/cm^3)

Os solos apresentam camadas (horizontes) que possuem propriedades físicas diferentes. Desse modo, o cálculo da lâmina de água total é dado pela soma das lâminas individuais. Como exemplo, na Tabela 3.2 são apresentados os valores de umidade e densidade global de uma amostragem num Latossolo Amarelo na Zona da Mata em Pernambuco (Masutti, 1997).

Tabela 3.2. Umidade e densidade global de uma amostragem num Latossolo Amarelo na Zona da Mata em Pernambuco (Masutti, 1997).

Profundidade (cm)	qm (%)	Dg (g/cm ³)
0-10	20,9	1,29
10-24	21,2	1,38
24-45	24,4	1,34
45-70	26,3	1,20
70-126	23,6	1,24

A lâmina total armazenada no perfil será $L = \theta m. dg .h./ camada$:

$$L (0 - 10) = 0,209 \text{ g/g} \times 1,29 \times 10 \text{ cm} = 2,7 \text{ cm}$$

$$L (10 - 24) = 0,212 \text{ g/g} \times 1,38 \times 14 \text{ cm} = 4,1 \text{ cm}$$

$$L (24 - 45) = 0,244 \text{ g/g} \times 1,34 \times 21 \text{ cm} = 6,9 \text{ cm}$$

$$L (45 - 70) = 0,263 \text{ g/g} \times 1,20 \times 25 \text{ cm} = 7,9 \text{ cm}$$

$$L (70 - 126) = 0,236 \text{ g/g} \times 1,24 \times 56 \text{ cm} = 16,4 \text{ cm}$$

$L \text{ total} = 36,0 \text{ cm}$, ou seja, temos armazenados 36,0 cm de água em 126 cm de profundidade.

Potencial da água no solo

O conhecimento do teor de água, ou seja, a quantidade de água armazenada, não é suficiente para caracterizar o estado da água no solo. Para isso, temos que entender um pouco sobre a energia da água no solo.

Propriedades da água

A água apresenta muitas propriedades especiais, cuja explicação está intimamente ligada à sua estrutura molecular. A análise da molécula da água demonstra a existência de pontos onde haverá cargas positivas (hidrogênio parcialmente nu) e cargas negativas (geradas pela extrema eletronegatividade do oxigênio). Quando duas dessas moléculas se aproximam, se orientam com respeito às suas cargas + (positivas) e - (negativas), formam uma ligação chamada de Ponte de Hidrogênio. Boa parte das propriedades físicas e químicas da água está ligada à existência dessas pontes de hidrogênio.

Potencial da água

O movimento, retenção, translocação, absorção e perdas de água para a atmosfera são fenômenos relacionados diretamente com a energia da água no solo. Entre os vários tipos de energia envolvidos na água do solo, temos a energia cinética e a energia potencial. Como o movimento da água no solo é sempre lento (em termos relativos), a energia cinética pode ser, na maior parte dos casos, de valor desprezível. Para a água no solo, na planta e na atmosfera, utiliza-se o termo “potencial total da água”. O potencial é um parâmetro que define o estado de energia que a água apresenta em relação a um padrão.

O potencial de água no sistema solo-planta-atmosfera é decorrente da tendência da água em mover-se de áreas de maior potencial relativo para áreas de menor potencial. O “status” de energia na solução do solo é um fator altamente significativo no progresso de doenças radiculares, porque descreve a influência da disponibilidade de água sobre a atividade das raízes da planta e dos microrganismos habitantes do solo (Liddell, 1997).

Toda energia potencial exige um referencial. O referencial do potencial da água no solo é chamado de estado padrão. O estado padrão é o estado da água pura submetida às condições normais de temperatura e pressão. Nestas condições, convencionou-se tomar o valor do potencial da água como igual a zero. O símbolo Ψ (letra grega psi) é utilizado para representar o potencial da água. Logo, no estado padrão ou de referência $\Psi_{\text{padrão}} = 0$.

O estado energético da água num determinado ponto do solo, ou seja, o seu potencial, será dado pela diferença entre a energia potencial no estado em que ela se encontra e a energia potencial da água no estado padrão. Desse modo, a energia da água no solo pode ser maior (potencial positivo) ou menor (potencial negativo) do que o estado padrão. Pode-se definir, ainda, o potencial total da água como o trabalho necessário para levar a água desde o estado padrão até o estado considerado. Deve ser lembrado que o movimento da água se dá sempre de um potencial maior para um menor.

O potencial pode ser medido de três maneiras diferentes:

- a) Energia/umidade de peso
- b) Energia/umidade de volume
- c) Energia/umidade de massa

Os corpos possuem propriedades intensivas e extensivas. Propriedade intensiva é aquela que não depende da quantidade de matéria presente (ex.: pH, temperatura, densidade, etc.), enquanto propriedade extensiva é aquela que depende da quantidade, ou seja, da extensão, de matéria presente (ex.: peso, volume, quantidade de calor, etc.). Definido como anteriormente, o potencial é uma propriedade intensiva da água no solo, isto é, ela não depende da quantidade de água presente.

Desse modo, o potencial define o “status” de energia da água do solo.

Várias são as forças que atuam sobre a água no sistema solo-água-planta-atmosfera. As principais forças são resultantes da ação da gravidade, da interação da matriz (ou seja, da parte sólida) do solo, da presença de sais solúveis na água, e da pressão hidrostática.

O potencial mátrico está relacionado com o teor de umidade do solo. Esta relação, bem definida, chama-se curva característica de umidade, ou curva de retenção de umidade do solo. Para cada solo, ou mesmo para cada camada do mesmo solo, poderá haver uma curva característica.

Conceitos estáticos sobre a água no solo

Capacidade de campo

A capacidade de campo (CC) representa o teor de umidade do solo após o fluxo de água drenada por ação da gravidade ter diminuído substancialmente. Diz-se que um solo está na capacidade de campo quando, depois de saturado (por chuva ou por irrigação), a água drena livremente, em consequência o teor de umidade praticamente não varia com o tempo. A capacidade de campo pode ser considerada então como a quantidade máxima de água retida no solo, pelo potencial mátrico contra a força da gravidade. Em outras palavras, é o limite superior do armazenamento de água no solo. Depois de saturados, os solos atingem a capacidade de campo entre dois dias (para solos arenosos) até cinco dias ou mais (para solos argilosos).

Ponto de murcha permanente

O ponto de murcha permanente (PMP) é o teor de umidade do solo no qual uma planta murcha não restabelece a turgidez, mesmo quando colocada em atmosfera saturada por 12 horas. Comumente, assume-se que esta umidade do solo corresponde a um potencial mátrico de -15 Bar. Isto significa que quando o solo atinge esse valor, a água está retida com tanta energia, que as plantas murcham irreversivelmente. O ponto de murcha é considerado como o limite inferior da disponibilidade de água para as plantas.

Água disponível

O teor de água disponível para as plantas é comumente tomado como a diferença entre a capacidade de campo (CC) e o ponto de murcha permanente (PMP). De maneira geral as culturas não suportam teores de umidade próximos ao ponto de murcha, sem que haja uma perda substancial

da produtividade. É aconselhável para um bom manejo da água, se irrigar muito antes que o Ym da água do solo atinja níveis de -15 Bar.

A pesquisa agrícola tem acumulado dados para diversas culturas, indicando quando deve ser efetuada a irrigação. Por exemplo, no caso do tomateiro para a indústria no Vale do São Francisco, a irrigação deve ser efetuada quando 50% da água disponível for utilizada. Essa lâmina é chamada de água útil.

A água no solo e a microbiota

A umidade é um dos fatores mais importantes no desenvolvimento microbiano, estando envolvida em muitas das etapas de desenvolvimento dos microrganismos e das plantas. A umidade do solo, seja excesso ou falta, é de fundamental importância no desenvolvimento dos patógenos radiculares, podendo afetar diretamente o patógeno, seu hospedeiro ou outros microrganismos. A água pode ser encontrada de duas maneiras no solo: livre ou gravitacional, que influencia na aeração, e a adsorvida às partículas, que é utilizada parcialmente pelos microrganismos (Liddell, 1997; McDonald, 1994, Tsai *et al.*, 1992).

A escassez de água que ocorre normalmente nas regiões tropicais afeta o ciclo de vida do patógeno de diversas maneiras. Solos secos favorecem a sobrevivência dos propágulos do patógeno e aumentam a tolerância a altas temperaturas, mas inibem a germinação, crescimento e disseminação. Além disso, diferentes microrganismos exigem condições também diferentes para crescer, multiplicar e infectar a planta. Por exemplo, para os Oomycetes é necessária alta umidade, enquanto para algumas espécies de *Fusarium* condições de baixa umidade são favoráveis para a infecção. A umidade excessiva e anoxia podem favorecer a dispersão do patógeno ou, em outras ocasiões, possibilitar o controle de algumas doenças, como exemplo a inundação para a podridão do caule causada por *Macrophomina phaseolina*. O excesso de umidade causa estresse no sistema radicular e permite a rápida dispersão de esporos flagelados (zoósporos). O manejo adequado da água através de drenagem e irrigação pode ser utilizado para controlar eficientemente doenças de alguns patógenos habitantes do solo (Liddell, 1997; McDonald, 1994).

Outros patógenos radiculares são extremamente dependentes da umidade do solo, sendo este o fator preponderante para a instalação de determinados patógenos, como exemplos, zonas áridas favorecem *M. phaseolina* e *Fusarium* spp., zonas semi-áridas, além dos patógenos anteriores, favorecem também *Rhizoctonia solani* e *Peronosclerospora sorghi*, zonas sub-úmidas favorecem *Amillaria mellea*, *Phytophthora* spp. e *Ralstonia solanacearum*, enquanto em zonas úmidas favorecem *Phytophthora* spp., *Pythium aphanidermatum*, *R. solanacearum*, *Sclerotium rolfsii* e nematóides (Liddell, 1997).

Parte gasosa

Os componentes líquido e gasoso do solo coexistem entre os poros permeáveis da matriz do solo. No entanto, a aeração e a umidade no solo são inversamente relacionadas, ou seja, quanto maior a aeração menor a umidade e vice-versa (Tsai *et al.*, 1992). A parte gasosa do solo é constituída de ar, com composição diferente da atmosfera em vários aspectos:

a) A atmosfera, sendo contínua, tem composição bastante constante, enquanto a parte gasosa do solo ocupa os poros do solo e sua composição varia de local para local;

b) O ar do solo tem uma umidade relativa quase sempre perto de 100% (saturação) em condições normais de umidade do solo;

c) Em geral, a quantidade de O_2 é reduzida, em alguns casos, até menos de 10% comparado com cerca de 20% para a atmosfera normal, enquanto, ao mesmo tempo, a concentração de CO_2 aumenta muitas vezes em relação aos 0,03%, chegando a ser 10 a 100 vezes maior do que a da atmosfera da superfície. Este fato é consequência da atividade biológica (respiração dos microrganismos e raízes) que ocorre no solo.

As raízes das plantas e a maioria dos organismos habitantes do solo requerem oxigênio para a respiração. Os principais gases presentes no solo são N_2 , O_2 , CO_2 e vapor d'água, entretanto, suas concentrações na matriz do solo podem ser bem diferentes. A ar do solo é uma mistura complexa de gases mais dinâmica que a atmosfera da superfície, devido a dificuldade de penetração do ar, consumo e liberação de componentes gasosos por microrganismos (dinâmica da microbiota), etc., tendo importante consequências para as doenças radiculares (Liddell, 1997).

Propriedades químicas dos solos

Solos, em geral, são sistemas heterogêneos e abertos. Nas fases sólidas a estrutura atômica é rígida e divisões podem ser discriminadas, enquanto a composição das fases aquosa e gasosa pode apresentar variações com a distância, os átomos e moléculas, não existindo estruturas rígidas sendo, portanto, impossível identificar divisões discretas. Por ser capaz de trocar energia e matéria com o meio ambiente, é improvável que o solo venha a atingir um estado de equilíbrio químico, contudo, certas propriedades podem estar em estado estável e a perda de um componente é balanceada com sua acumulação.

A composição química de um determinado solo é fortemente dependente do material de origem, das forças que estão atuando neste material, bem como do tempo de duração desse intemperismo. Existe, também, grande variabilidade natural dos depósitos geológicos, da quantidade e distribuição cronológica de insolação, da precipitação pluvial, do tipo e mudanças da microbiota

presente, das idades relativas de superfícies, bem como modificações antropogênicas. Assim, mesmo dentro de uma região restrita, pode existir grande variabilidade na composição química dos solos.

A capacidade química do solo é amplamente determinada pela constituição física desse solo. Os tipos de minerais no solo e a quantidade de matéria orgânica determinam o pH e a fertilidade do solo. Tipicamente, solos com pouca matéria orgânica e alto percentual de areia apresentam baixa fertilidade. Plantas cultivadas em solos de baixa fertilidade são geralmente menos vigorosas e conseqüentemente mais suscetíveis a doenças que plantas cultivadas em solos férteis. Em muitas ocasiões os efeitos adversos das doenças radiculares podem ser reduzidos ou totalmente eliminados pelo cuidadoso manejo da fertilidade do solo. Isto geralmente se deve ao aumento no vigor da planta, mas em algumas situações nutrientes específicos podem ter ação direta sobre o fitopatógeno ou sobre outros microrganismos do solo que são antagonistas aos fitopatógenos. Da mesma forma, o pH pode ter um efeito direto sobre os patógenos e as doenças ou afetá-los indiretamente. O pH afeta a carga dos colóides orgânicos do solo, isto impacta sobre a disponibilidade de nutrientes específicos que estão na forma de cátions. Por exemplo, em solos básicos ($\text{pH} > 7,5$) com altas concentrações de carbonato de cálcio, ferro, zinco e outros microelementos essenciais, estes estão freqüentemente unidos e indisponíveis para as plantas ou quaisquer microrganismos do solo. Plantas cultivadas nesses solos são mais suscetíveis a infecção por patógenos radiculares. A adição de gesso (sulfato de cálcio) nesses solos poderá baixar o pH o que resultará no aumento da disponibilidade de nutrientes e conseqüentemente no vigor da planta. Embora seja bem conhecido que o pH e a fertilidade do solo afetam significativamente a incidência e a severidade de muitas doenças radiculares, os mecanismos precisos são pouco compreendidos (Wheeler & Rush, 2001).

Fases sólidas

As fases sólidas do solo incluem compostos orgânicos e inorgânicos e existem em diversos graus de pureza. Enquanto a maioria dos compostos inorgânicos é herdada do material de origem, os compostos orgânicos normalmente são adicionados ao solo pelas plantas e animais, os quais sofrem intensa ação da microbiota do solo.

Fases sólidas inorgânicas

Os minerais mais abundantes em solos incluem os silicatos, óxidos, hidróxidos, e carbonatos (Dixon & Weed, 1989). Em certos ambientes, podem também ser encontrados altos teores de halogenatos, sulfetos, sulfatos e fosfatos. A particular combinação encontrada num determinado

solo, ou horizonte no perfil, é dependente do material de origem, seu ambiente e o tempo pelo qual o solo foi exposto a essas condições. Como as condições encontradas numa área podem também mudar, isso complica ainda mais a natureza dos minerais que devem ser encontrados.

O intemperismo de minerais ocorre ao serem estes expostos a condições físico-químicas (temperatura, pressão e concentração de elementos) diferentes daquelas presentes durante sua formação (Brownlow, 1979). Devido a variações na natureza dos minerais, a taxa de intemperismo é diferente para cada mineral, embora ocorra no mesmo ambiente (por exemplo, quartzo sendo mais resistente do que os feldspatos). Impurezas, soluções sólidas, defeitos estruturais e polimorfismo de minerais também geram variabilidade na estabilidade, no mesmo tipo de mineral. Portanto, com o transcorrer do tempo, a proporção dos minerais herdados do material de origem pode mudar.

A dissolução de muitos minerais é freqüentemente incongruente, resultando na retenção de certos elementos, com a precipitação de minerais secundários (por exemplo, a dissolução de feldspatos e precipitação de filosilicatos). A neoformação de minerais pode ocorrer também da migração de soluções entre horizontes ou diferentes partes da paisagem (por exemplo, o acúmulo de sais em depressões). Enquanto, as partículas de tamanho maior (areia e silte) normalmente contêm minerais herdados, as frações menores (argila) são minerais pedogênicos.

Fases sólidas orgânicas

Na sua maioria, os compostos orgânicos são adicionados ao solo pelas plantas que nele crescem, e estes materiais orgânicos sofrem intensas modificações durante os processos de decomposição, dirigidos principalmente pela natureza da microbiota presente no solo.

Fase líquida

A fase líquida do solo nunca é composta por água pura, sendo sempre uma solução aquosa (Greenland & Hayes, 1981). Sua composição é dependente da natureza das fases gasosa e sólida, e da interface elétrica líquida-sólida. O estado de equilíbrio entre essas fases é também influenciado pela temperatura, pelo fluxo de água e pela atividade da microbiota no solo. Assim a fase líquida do solo pode exibir alta variabilidade espacial e cronológica.

A água participa em muitas reações químicas que ocorrem no sistema do solo, determinando a disponibilidade de nutrientes minerais, tanto para a planta quanto para a microbiota, dentre esses os fitopatógenos. A fertilidade do solo afeta insidiosamente as doenças radiculares através da deficiência, excesso ou toxicidade de compostos presentes no solo. Os problemas de fertilidade nos trópicos são

limitantes as culturas e, possivelmente, aos patógenos habitantes do solo, no entanto, os efeitos da fertilidade sobre as doenças radiculares são pouco estudados (Liddell, 1997).

Propriedades da água

Das diversas propriedades da água, a constante dielétrica, a coesão e a estabilidade redox são as mais importantes para as características químicas de soluções aquosas (Brownlow, 1979). Sua alta constante dielétrica (81, a 18°C), juntamente com a coesão entre as moléculas, resulta na sua alta capacidade de isolar cargas e assim dissolver substâncias inorgânicas. A estabilidade redox impõe limites no potencial redox de soluções aquosas: sob atmosfera de $\text{PH}_2 = 1$, o parâmetro redox ($\text{pe} + \text{pH}$) é zero, enquanto sob atmosfera de $\text{PO}_2 = 1$, o parâmetro é 20,78 (Lindsat, 1979). A tentativa de criar condições mais reduzidas ou oxidadas no solo é prevenida pela decomposição de água gerando H_2 ou O_2 .

Interações entre água e solutos

As moléculas e íons do solvente e dos solutos interagem de diversas maneiras (Stumm & Morgan, 1981). Ao entrar em solução, íons ou moléculas de solutos modificam a orientação das moléculas de água, gerando duas zonas de influência: na primeira, chamada a primeira esfera de hidratação, a orientação das moléculas de água é controlada pelo soluto; na segunda, também chamada segunda esfera de hidratação, existe uma transição entre a estrutura presente perto do soluto e aquela fora da influência. Essas duas esferas de hidratação permitem a dissipação da maioria da carga de íons dentro de uma distância de 1 até 2 mm, fazendo com que eles se comportem de maneira ideal.

Muitas substâncias que dissolvem na solução do solo são sais de ácidos ou bases fracas que reagem com a água para formar um ácido de base fraca. Isso provoca um excesso de H^+ ou OH^- . O grau dessa influência, refletido na constante de hidrólise (K_h), é função da constante de dissociação para água (K_w) e para o ácido (K_A) e base (K_B) fracas.

$$K_h = K_w / K_A \quad \text{ou} \quad K_h = K_w / K_B$$

Esta dissociação ocorre em função da redistribuição da nuvem eletrônica dos átomos de água na primeira esfera de hidratação devido à carga do íon. Enquanto a água consegue isolar interações entre uma proporção dos íons, para outros é apenas reduzida. Interações que ocorrem sem eliminação da primeira esfera de hidratação, chamadas complexos de esfera externa ou pares iônicos, estão interligadas por atração eletrostática. A substituição de moléculas de água na primeira esfera pelos

ânions ou cátions resulta na formação de complexos de esfera interna ou íons complexos, que tem uma estabilidade maior do que os pares iônicos. Ligantes que ocupam uma posição na esfera de coordenação de um cátion central são chamados unidentados. Ligantes polidentados, que ocupam duas ou mais posições, também chamados quelados, são freqüentemente grandes moléculas orgânicas. Ligantes, como CO_3^{2-} ou PO_4^{3-} podem ocupar posições na esfera de coordenação de mais do que um cátion central, formando complexos polinucleares. A estabilidade dos complexos é variável, mais em geral aumenta com a carga e com a diminuição do tamanho. Embora a formação de complexos normalmente aumente a solubilidade de íons, a solubilidade de complexos polinucleares é freqüentemente baixa, devido a polimerização e precipitação.

Com o aumento da concentração total de compostos dissolvidos, a capacidade do solvente isolar cargas deve diminuir. Isso também é refletido no desvio de comportamento ideal da solução. Assim, a atividade de íons em solução é sempre menor do que sua concentração. Essa relação é refletida no coeficiente de atividade, que pode ser estimado com modelos matemáticos como a Equação Debye-Huckel ou Davies.

Como essas interações modificam a solubilidade de compostos, é necessária cautela na utilização de constantes de solubilidade; especialmente aquelas avaliadas para concentrações definidas (Lindson, 1979). Além disso, essas constantes só são validas para determinadas temperaturas.

Interface sólido-líquido

A interface sólido-líquido representa a transição entre a estrutura regular e fixa da fase sólida e aquela ao acaso e transiente da solução aquosa (Sposito, 1984). Ela é responsável pela retenção, agindo contra lixiviação de elementos, num estado mais disponível do que os sólidos.

Origem de carga superficial

A carga superficial dos sólidos é de dois tipos básicos: permanente e variável. A carga permanente é o resultado de substituições isomórficas em minerais, de elementos (normalmente cátions) por aquelas com carga menor, deixando a partícula com carga líquida negativa, manifestada na superfície. Esse tipo de carga tem sua expressão maior nos filosilicatos (como esmectita), que apresentam área superficial específica muito elevada. A carga variável ocorre em minerais (especialmente óxidos livres de Fe e Al) e compostos orgânicos. Elas resultam de dissociação ou protonação de grupos hidroxílico, carboxílico, fenólico ou amínicos, bem como dissociação de ânions adsorvidos. A dissociação desses grupos é função do pH e também sofre influencia da concentração da solução aquosa. Aumentando

o pH, diminui a carga positiva do íon e aumenta a carga positiva das partículas. Quando a quantidade de carga negativa é igual a positiva, o pH do sistema é chamado ponto de carga zero. Quando o pH é abaixo do ponto de carga zero, as partículas têm carga líquida positiva.

Adsorção de solutos e dupla camada difusa

Enquanto o processo de precipitação é tridimensional, o processo de adsorção é bidimensional, porém os tipos de ligações podem ser parecidos. Assim, é freqüentemente difícil distinguir entre precipitação e adsorção.

Existem dois tipos de interações básicas entre solutos e superfície: atração de contra-íons (tem carga oposta à superfície) e repulsão de co-íons (carga igual à superfície). Enquanto o primeiro tipo aumenta a retenção do íon, o segundo aumenta sua mobilidade. Ambos tipos são influenciados pela carga, tamanho hidratado e concentração do íon, carga da superfície, bem como pela natureza e concentração de outros íons presentes. Devido a esses fenômenos, a concentração de contra-íons é maior perto da superfície do que fora, enquanto a concentração de co-íons é menor, o que dá origem à dupla camada difusa. Diminuição na concentração total da solução pode causar aumento na espessura da dupla camada difusa, estimulando a dispersão de colóides.

A adsorção pode ser específica (como PO_4^{3-} nos óxidos de Fe), resultado da formação de complexos de esfera interna, ou não-específica (como Na em esmectita), resultando na formação de complexos de esfera externa. A troca de contra-íons adsorvidos é um processo estequiométrico, e ocorre quando a concentração relativa deles na solução muda devido à lixiviação, precipitação, volatilização ou simples diluição (que favorece a adsorção de contra-íons de carga maior).

Salinidade-sodicidade, acidez e redox

Devido à dinâmica dos fatores influenciando as propriedades do solo, salinidade-sodicidade, acidez e redox podem exibir alta variabilidade espacial e cronológica (Yaalon, 1971; Wilding & Prees, 1983). Assim, as propriedades relacionadas a elas, como disponibilidade de nutrientes ou elementos tóxicos, a composição do complexo sortivo e a estabilidade de minerais, também exibem variabilidade.

Salinidade-sodicidade

Quando a drenagem interna do perfil do solo é adequada, os sais solúveis (aqueles mais solúveis do que o gesso), produzidos pelo intemperismo de minerais, são removidos rapidamente (Bohn *et al.*, 1985). Porém, solos que recebem insuficiência de precipitação (como em zonas mais

áridas) ou excesso de solução carregada com sais (como nas depressões), podem sofrer acúmulo de sais. A aplicação de água de irrigação e adubação, sem preocupação com drenagem, normalmente leva ao aumento na salinidade. Altos teores de sais, especialmente de sódio, podem gerar problemas de dispersão de argila e, como consequência, diminuição na estabilidade dos agregados, aumento na potencial osmótico (dificultando absorção pelas plantas), desequilíbrio nutricional ou efeitos tóxicos de certos íons (sódio, cloreto e boro).

A salinidade é expressa pela condutividade elétrica (S/m), sendo os solos salinos classificados em dois grupos: solos salinos (15% Na, teor em sais 0,4S/m e pH 8,5) e solos sódicos (15% Na, teor em sais 0,4S/m e pH 8,5-10,0). Apesar de não existirem muitos estudos, sabe-se que estes constituem um meio desfavorável para a microbiota, assim como para a maioria das plantas. Os fungos são os microrganismos mais sensíveis (com exceção dos gêneros *Penicillium* e *Aspergillus*) enquanto as bactérias têm uma sensibilidade muito variável. Nas bactérias, a resistência a altas pressões osmóticas varia consideravelmente de uma espécie para outra e também dentro de uma mesma espécie, como exemplo a *Azotobacter* que resiste muito à salinidade, inclusive em relação a maioria das plantas cultivadas (Liddell, 1997).

Acidez

Existem diversas fontes de acidez no solo, incluindo lixiviação de cátions básicos, hidrólise causada por Al (pH abaixo de 5,5) e Fe, oxidação de sulfetos, chuva ácida, adubação com fertilizante amoniacal e decomposição de resíduos orgânicos (Bohn *et al.*, 1985). O teor de CO_2 , se destaca, considerando que é um fator muito dinâmico, sendo sujeito a volatilização para a atmosfera, e geração por raízes e microrganismos. Alto teor de sódio trocável pode causar pH acima de 8,5. Valores de pH fora da faixa de 6,5 até 7,5 normalmente indicam deficiência de certos nutrientes.

O principal efeito da acidez do solo está na concentração de íons hidrogênio, deficiência de cálcio, fósforo e molibdênio e quantidades excessivas de alumínio e manganês, que influenciam diretamente a absorção de nutrientes pelas plantas, assim como a disponibilidade de nutrientes e exsudatos para os microrganismos. A inibição do crescimento microbiano pelo pH resulta do efeito direto da elevada concentração de H^+ ou OH^- , assim como, de maneira indireta pela penetração na célula microbiana de compostos tóxicos presentes no meio. A ação do pH sobre os microrganismos do solo depende de sua tolerância a esse fator, existindo, no entanto, quatro categorias de microrganismos, classificados de acordo com a sua tolerância aos níveis de pH: a) indiferentes, crescem em amplas faixas; b) neutrófilos, crescem com pH próximo a neutralidade; c) acidófilos,

crecem em ambientes ácidos; e d) basófilos, que não suportam pH inferior a 8,0 (Liddell, 1997; Tsai *et al.*, 1992).

Redox

O potencial redox é resultado da presença de compostos reduzidos, produzidos pela fotossíntese ou processos magmáticos, num ambiente oxidante. Em compostos orgânicos, os principais doadores de elétrons são os estados reduzidos de C, N e S (Bartlett, 1986). Quando existem receptores de elétrons, eles são utilizados na seqüência O_2 , NO_3^- , Mn^{4+} , Fe^{3+} , SO_4^{2-} , H^+ , para o processo de respiração. Na ausência, processos de fermentação reorganizam ligações dentro dos compostos orgânicos, liberando energia e produtos como etanol, CH_4 ou CO_2 . Frequentemente, as reações de redox existem num estado de metaestabilidade devido à lentidão de certos passos no mecanismo.

Fase gasosa

Em geral, a fase gasosa do solo é quimicamente mais reduzida do que a atmosfera, devido à oxidação dos produtos de fotossíntese, liberando gases como CO_2 , N_2 , NO_x , H_2S , SO_2 e CH_4 . Por outro lado, em função da lentidão da difusão de gases pela água, tamanho e tortuosidade da porosidade, o equilíbrio com a atmosfera é lento. A natureza da porosidade também resulta num aumento na umidade desta fase e, com exceção da superfície do solo durante um período longo de estiagem, a umidade pode atingir quase 100%.

Considerações finais

O conhecimento de ambiente físico-químico do solo e sua influência sobre raízes e patógenos têm aumentado muito, entretanto, resultados muito variáveis têm sido obtidos sobre o efeito desses fatores na ocorrência de doenças radiculares causadas por fitopatógenos habitantes do solo. Isto se deve a imensa complexidade que existe no sistema do solo, sendo extremamente difícil delinear o parâmetro ambiental chave, principalmente, devido ao fato de que há enormes variações entre as características dos solos, patógenos e patossistemas. Além disso, a opacidade, heterogeneidade e a mutabilidade da matriz e solução do solo, combinadas com as inter-relações entre solos, geralmente dificultam a medição e quantificação dos fatores do ambiente dentro de um intervalo de tempo relevante.

Juntamente com os componentes físicos e químicos dos solos, os fatores bióticos também têm

um efeito enorme sobre os patógenos radiculares e as doenças. O solo é um campo de batalha pelos nutrientes disponíveis e organismos que causam doenças não são mais aptos para sobreviver que quaisquer outros microrganismos do solo. Patógenos radiculares podem ser encontrados em muitos solos agrícolas, mas a ocorrência de doenças severas seguramente é uma exceção à regra. Mesmo em campos com altos níveis de doença, muitas plantas permanecem saudáveis. Embora o ambiente físico-químico do solo possa ser condutivo ao desenvolvimento de doenças, a microflora existente no solo pode manter a doença sob controle, exercendo o controle biológico natural dos patógenos.

Bibliografia

- Bartlett, R. Soil redox behavior. In: Sparks, D.L. (Ed.) Soil Physical Chemistry. Boca Raton. CRC Press. 1986. pp.179-207.
- Bohnro, H.L., Mcneal, B.L. & O'connor, G.A. Soil Chemistry. 2nd ed. New York. John Wiley e Sons. 1985.
- Brady, N.C. Natureza e Propriedades dos Solos. New York. McMillan. 1974.
- Brownlow, A.H. Geochemistry. Englewood Cliffs. Prentice Hall. 1979.
- Dixon, J.B. & Weed, S.B. Minerals in Soil Environments. 2nd ed. Madison. Soil Science Society of America. 1989.
- Fageria, N.K. Solos Tropicais e Aspectos Fisiológicos das Culturas. Brasília. EMBRAPA/DPU. 1989.
- Geenland, D.J. & Hayes, M.H.B. (Eds.) The Chemistry of Soil Processes. New York. John Wiley and Sons. 1981.
- Lemos, R.C. & Santos, R.D. Manual de Descrição e Coleta de Solo no Campo. 2. ed. Campinas. SBCS/SNLCS. 1984.
- Liddell, C.M. Abiotic factors and soilborne diseases. In: Hillocks, R.J. & Waller, J.M. (Eds.) Soilborne Diseases of Tropical Crops. Wallingford. CAB International. 1997. pp.365-376.
- Lindsay, W.L. Chemical Equilibrium in Soils. New York. John Wiley & Sons. 1979.
- Macdonald, J.D. The soil environment. In: Campbell, C.L. & Benson, D.M. (Eds.) Epidemiology and Management of Root Diseases. Heidelberg. Springer-Verlag. 1994. pp.82-115.
- Masutti, M.M. Caracterização da água disponível a partir de parâmetros físico-Hídricos em solos da Zona da Mata do Estado de Pernambuco (Mestrado em Ciências do Solo). Recife. Universidade Federal Rural de Pernambuco. 1997.
- Sposito, G. The Surface Chemistry of Soils. New York. Oxford University Press. 1984.

- Stumm, W. & Morgan, J.J. *Aquatic Chemistry: An Introduction Emphasizing Chemical Equilibrium in Natural Waters*. New York. John Wiley & Sons. 1981.
- Tsai, S.M., Baraibar, A.V.L. & Romani, V.L.M. Efeito de fatores do solo. In: Cardoso, E.J.B.N., Tsai, S.M. & Neves, M.C.P. (Eds.) *Microbiologia do Solo*. Campinas. Sociedade Brasileira do Solo. 1992. pp.59-67.
- Wheeler, T. & Rush, C.M. Soilborne diseases. In: Maloy, O.C. & Murray, T.D. (Eds.) *Encyclopedia of Plant Pathology*. New York. JohnWiley & Sons. 2001. pp.935-947.
- Wilding, L.P. & Drees, L.R. Spatial variability and pedology. In: Wilding, L.P., Smeck, N.E., & Hall, G.F. (Eds.) *Pedogenesis and Soil Taxonomy. I. Concepts and Interactions*. Amsterdam. Elsevier. 1983. pp.83-117.
- Yaalon, D.H. Soil forming processes in time and space. In: Yaalon, D.H. (Ed.) *Paleopedology*. Jerusalem. ISSS/UNESCO. 1971. pp.29-38.

Microbiota dos Solos Tropicais

Newton P. Stamford
Tânia L.M. Stamford
Domingos E.G.T. Andrade
Sami J. Michereff

Introdução

Os microrganismos que compõem a biota do solo são variados em relação a espécies, funções, interações, habitat, fisiologia e nutrição, entre outros aspectos. No entanto, a mais notável característica da microbiota do solo é a sua grande diversidade, a qual se apresenta com maior intensidade em condições tropicais. Nos trópicos, várias espécies de microrganismos são de ocorrência geral, sendo encontradas em todas as amostras de solos, enquanto outras são restritas a ambientes específicos, como exemplos, fungos predominam em condições de acidez, algumas bactérias filamentosas (actinomicetos) preferem solos orgânicos com pH neutro a ligeiramente alcalinos; algumas bactérias fixadoras do nitrogênio como *Azotobacter* só ocorrem em solos com pH superior a 6,0, normalmente encontrados em regiões áridas e semi-áridas, enquanto outras como *Beijerinckia* só são isoladas de solos tropicais úmidos, e são favorecidas pela presença de alumínio e ferro solúvel e sujeitos a alagamentos.

A microbiota do solo encontra-se em contínua interação entre espécies, ocorrendo condições de sinergismo, de antagonismo, de mutualismo, na maioria das vezes com parasitismo e outras vezes de saprofitismo. De acordo com o habitat, verifica-se que os microrganismos autóctones atuam intensamente contra os zimógenos, e raramente permitem que espécies introduzidas vençam a competição e assim desenvolvem distintos nichos ecológicos, e por esta razão, normalmente a microbiota do solo apresenta uma grande variedade de microrganismos.

Neste capítulo, abordaremos os grupos gerais que compõem a microbiota do solo, em relação à sua atuação específica em solos tropicais, enquanto detalhes sobre a atuação de fitopatógenos habitantes do solo serão discutidos em capítulos afins.

Microbiota do solo

Bactérias

As bactérias do solo constituem o grupo mais numeroso e de maior importância, pois além de promoverem doenças em plantas e animais, são responsáveis por inúmeras transformações relacionadas com a fertilidade do solo, tais como: decomposição e síntese da matéria orgânica, mineralização e imobilização de nutrientes, fixação biológica do nitrogênio atmosférico (dinitrogênio), nitrificação e denitrificação, redução e oxidação de elementos minerais, recuperação de solos salinos/alcalinos, formação de compostos gasosos (metano, gás carbônico, gás sulfídrico entre outros).

Normalmente a população bacteriana no solo é estimada entre 10^8 e 10^9 unidades formadoras de colônias por grama de solo (ufc/g), variando bastante com o solo, com o manejo e com o método usado na avaliação (Brandão, 1992).

As bactérias de maior atuação na microbiologia do solo são dos gêneros *Agrobacterium*, *Arthrobacter*, *Azotobacter*, *Azospirillum*, *Bacillus*, *Beijerinckia*, *Clostridium*, *Derrxia*, *Micrococcus*, *Nitrosomonas*, *Nitrobacter*, *Pseudomonas*, *Ralstonia*, *Rhizobium* e *Thiobacillus*. Por constituir grupo importante em relação aos aspectos ligados com a fertilidade do solo e nutrição de plantas, estes microrganismos serão abordados com maior detalhe na atuação da microbiota em solos tropicais.

Actinomicetos

Actinomiceto é o nome genérico atribuído a um grupo de bactérias pertencentes à ordem Actinomycetales, cuja característica comum é a formação de filamentos em algum estágio do seu desenvolvimento (Dietz, 1986). Esses microrganismos são considerados de grande importância por causarem doenças nas plantas e nos animais, e atuarem na fertilidade do solo realizando funções como: decomposição da matéria orgânica, principalmente de compostos mais complexos, solubilização de fosfatos, fixação do dinitrogênio em não leguminosas (plantas actinorrízicas) e por serem os principais produtores de antibióticos, atuando na proteção de plantas contra patógenos (Drautz & Zahner, 1986; Schippers *et al.*, 1987).

Os gêneros de actinomicetos mais frequentes e mais importantes na microbiologia do solo são: *Micromonospora*, *Nocardia*, *Nocardiosis*, *Streptomyces*, *Streptosporangium* e *Thermoactinomyces*.

Entre estes, *Streptomyces* é o mais amplamente distribuído, e o seu nicho primário é o solo, com uma população variando de 10^{-4} a 10^{-7} ufc/g de solo, com maior ocorrência de esporos do que de hifas vegetativas (Lechevalier, 1981). Os actinomicetos também representam uma grande parte da microbiota da rizosfera e suas interações têm sido largamente estudadas para a fixação biológica do nitrogênio (Liu & Tang, 1996).

Fungos

Os fungos são constituídos por células eucarióticas, alguns são unicelulares, como as leveduras, outros são pluricelulares, como os fungos filamentosos. Os fungos são caracterizados por serem aclorofilados, quimiorganotróficos e aeróbicos, sendo por esta razão os organismos que ocorrem em maior quantidade nas camadas superficiais dos solos, em função do alto teor de matéria orgânica e maior aeração (Malavolta, 1980).

Os fungos são encontrados no solo com variação entre 10^4 a 10^6 ufc/g de solo (Alexander, 1977) e predominam em solos ácidos onde sofrem menor competição, pois as bactérias e actinomicetos normalmente são favorecidas por valores de pH entre neutro a alcalino, embora os fungos possam ser encontrados em solos com pH variando de 3,0 a 9,0 (Brandão, 1992). Além da grande importância como responsáveis pela maior parte das doenças das plantas, realizam funções como: imobilização, adição de matéria orgânica, solubilização de nutrientes (micorrizas), agregação do solo (estrutura) e ação predatória, capturando parasitas, amebas e nematóides (Cardoso & Freitas, 1992).

Os fungos mais encontrados nos solos são dos gêneros *Aspergillus*, *Cladosporium*, *Fusarium*, *Helminthosporium*, *Mucor*, *Penicillium*, *Phytophthora*, *Pythium*, *Plasmodiophora*, *Rhizopus*, *Sclerotium*, *Scopulariopsis*, *Thielaviopsis* e *Trichoderma*.

Algas

A maioria das algas é fotolitotrófica, com algumas utilizando açúcares ou ácidos orgânicos na ausência da luz, para sintetizar seus compostos orgânicos.

As algas, como os fungos, ocorrem em maior quantidade nas camadas superficiais do solo, mas podem ser encontradas em horizontes mais profundos. Normalmente, estão na faixa de 10^3 a 10^4 ufc/g, podendo atingir, em condições específicas, cerca de 10^8 ufc/g de solo.

Na formação inicial do solo, as algas são muito importantes por realizarem a fotossíntese, contribuindo desta forma para a formação da matéria orgânica, principalmente, quando associadas com fungos, formando os líquens. As algas cianofíceas, atualmente classificadas como cianobactérias,

são importantes no solo por realizarem o processo de fixação biológica do dinitrogênio e sua ocorrência é quase restrita a solos tropicais. Os gêneros *Anabaena*, *Nostoc* e *Talypotrix* são os mais representativos (Siqueira & Franco, 1988).

Microfauna

A microfauna do solo é composta por animais microscópicos, representados pelos protozoários, nematóides e rotíferos. Os protozoários são protistas eucarióticos que ocorrem como células isoladas ou em colônias de células. Estima-se em 45.000 o número de espécies de protozoários, sendo que cerca de 20.000 são fósseis, 18.000 são formas de vida livre e 7.000 parasitas (Sleigh, 1973). Os protozoários são aeróbios e podem ser encontrados em faixas de pH que variam de 3,5 a 9,0, contudo a faixa de pH 6,0 a 8,0 representa o ótimo para a sua máxima atividade metabólica (Pelczar *et al.*, 1980). A maioria dos protozoários apresenta temperatura ótima entre 16 a 25°C, sendo o limite máximo entre 36 e 40°C. A locomoção é um critério muito importante na diferenciação dos grupos de protozoários, como exemplo, *Amoeba proteus* move-se por expansões do seu citoplasma, membros do grupo ciliophora movimentam-se por meio de cílios, enquanto gêneros como *Crithidio* sp. movimentam-se em meio líquido por apêndices filiformes ou flagelos. Os flagelados formam o grupo de maior número no solo e representam um fator importante no controle das populações bacterianas. As populações de protozoários no solo variam entre 10^4 a 10^5 organismos por grama de solo. O método mais utilizado para este levantamento é o da diluição e contagem pelo número mais provável (NMP), utilizando a técnica de enriquecimento em meio líquido ou sólido (Alexander, 1977).

Depois dos protozoários, os nematóides são os mais numerosos, usualmente encontrados a cerca de 10 cm de profundidade e em quantidade da ordem de 10^6 por metro quadrado. Os nematóides saprófitas são importantes agentes decompositores da matéria orgânica do solo e se restringem a tipos particulares de solos, como solos orgânicos e em pastagens.

A importância da microfauna resulta de sua ação na decomposição da matéria orgânica no solo, no equilíbrio microbiológico através da predação e por atuarem como patógenos de plantas e animais.

Distribuição dos microrganismos no solo

A presença de um determinado microrganismo no solo é a expressão de sua reação sob as condições ambientais dominantes, dentro dos limites do seu conteúdo genético, o que permite a sobrevivência da forma inativa (dormência inerente ou imposta pelas condições ambientais) ou ativa,

e sua atuação como saprófita, parasita, simbiote ou comensalista. Assim, a complexidade biológica em número e tipo de uma comunidade depende, além do meio ambiente, da constituição genética de cada espécie que a compõe, resultante de mutação, hibridação, heterocariose, parassexualidade e herança citoplasmática na fase ativa do organismo.

A densidade populacional, atividade e sobrevivência dos diferentes grupos de microrganismos de uma comunidade dependem (Siqueira & Franco, 1988):

- a) da estrutura de sobrevivência, de dormência e de seu ciclo de vida no solo;
- b) das condições que afetam a sobrevivência destas estruturas antes e após a germinação ou crescimento dos propágulos;
- c) dos fatores que controlam ou afetam a produção destas estruturas;
- d) da estrutura e organização do “microhabitat” de sobrevivência e atividade;
- e) da sua diversidade fisiológica, eficiência na utilização de substratos ou números de hospedeiros principais e alternativos no caso de simbioses e parasitas;
- f) da sua competitividade e grau de saprofiticidade;
- g) das flutuações populacionais e estratégias de sobrevivência;
- h) da susceptibilidade a “microbiostases” e antibióticos presentes no solo.

A ocorrência e distribuição (relação espacial) dos microrganismos no solo têm atraído a atenção de vários estudiosos. Observações “in situ”, utilizando-se a microscopia eletrônica, permitem a melhor visualização da sua distribuição, entre os componentes inertes do sistema solo, e revelam sua interação com as argilas e substâncias húmicas. Esses estudos mostram que os microrganismos ocupam, geralmente, menos que 0,5% do espaço poroso do solo. O uso desses métodos microscópicos associados a testes bioquímicos, demonstra que apenas algumas células microbianas, entre 15-30% das bactérias e 2-10% dos fungos do solo, são fisiologicamente ativas, estando a maioria em estado dormente ou mesmo mortas, evidenciando as condições estressantes do solo.

Os microrganismos não ocorrem livres na solução do solo. Geralmente, as bactérias se concentram dentro ou próximas aos excrementos fecais da pedofauna, em remanescentes da parede celular das raízes, embebidas no mucigel ou em colônias, nos pequenos espaços vazios formados entre as partículas do solo, nos agregados argila-matéria orgânica. Os fungos predominam na rizosfera e nos poros do solo próximos às raízes e os protozoários, principais representantes da microfauna, ocorrem na rizosfera e cordões miceliais dos fungos. Nos agregados, as bactérias esporulantes, actinomicetos e fungos predominam na superfície, enquanto as bactérias Gram negativas predominam no seu interior (Siqueira & Franco, 1988).

Atuação da microbiota em solos tropicais

O maior aporte de nitrogênio mineral para as plantas provém da mineralização da matéria orgânica, o que torna possível a vida no nosso planeta. O processo conjunto da mineralização/imobilização regula a disponibilidade dos nutrientes no solo e, com a atuação dos microrganismos nitrificantes o N amoniacal passa a N nítrico, forma mais freqüente e de fácil absorção pelas plantas. Os microrganismos envolvidos na desnitrificação realizam o retorno do nitrogênio mineral para a atmosfera, e através do processo da fixação biológica do nitrogênio, o N atmosférico (dinitrogênio) é convertido à forma inorgânica (NH_3) e, logo em seguida, incorporado a compostos orgânicos, completando o ciclo.

Os microrganismos envolvidos nas transformações mais importantes para as condições tropicais serão discutidos mais detalhadamente, com ênfase nos que realizam processos em associações com as plantas, tendo em vista que estes compreendem uma microbiota mais específica, além de serem de importância vital para as principais culturas tropicais.

Simbiose rizóbio–leguminosa

Entre os inúmeros e importantes processos realizados nos solos, a fixação biológica do dinitrogênio realizada pela associação simbiótica rizóbio–leguminosa é o mais estudado.

Devido ao avanço observado na genética microbiana, houve considerável desenvolvimento na taxonomia dos microrganismos. A classificação das bactérias fixadoras do dinitrogênio em leguminosas restringia-se ao gênero *Rhizobium*, considerando-se apenas sete espécies. Atualmente, a classificação apresenta as seguintes bactérias: *Bradyrhizobium japonicum*, *B. elkani*, *B. liaoningense*, *Rhizobium loti*, *R. leguminosarum* biovar *trifolii*, *R. leguminosarum* biovar *phaseoli*, *R. leguminosarum* biovar *viceae*, *R. galegae*, *R. tropici*, *R. huakuii*, *R. etli*, *R. ciceri*, *R. thianhanenses*, *R. mediterraneum*, *Azorhizobium caulinodans*, *Sinorhizobium fredii*, *S. sinjiangensis*, *S. saheli*, *S. teranga* e *S. meliloti*. Entretanto, atualmente as bactérias que realizam o processo da simbiose com as leguminosas (*Rhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Sinorhizobium* e *Azorhizobium*) são coletivamente denominadas de rizóbio.

O sucesso da simbiose rizóbio–leguminosa envolve a compatibilidade mútua em todos os sentidos da interação, possibilitando o processo da invasão radicular e fazendo com que, no estágio final, o tecido fixador de N_2 satisfaça, em tempo suficientemente hábil, as necessidades da planta (Thies *et al.*, 1991). A especificidade hospedeira, considerada através dos chamados “grupos de

inoculação cruzada”, embora com suas restrições, ainda é o melhor caminho do ponto de vista prático para o uso e produção de inoculantes (Stamford & Neptune, 1979).

A introdução de uma estirpe mais efetiva no solo é quase sempre prejudicada pela competição de rizóbios nativos, normalmente mais adaptados às condições edafoclimáticas da região. Em solos tropicais do Brasil, foi constatado que é possível uma estirpe adaptar-se a um novo ambiente, o que explica a grande diversidade encontrada nos trópicos. Esta diversidade indica que nos trópicos é necessário produzir inoculantes com estirpes decisivamente mais efetivas, mas também competitivas com a microbiota do solo (Neves & Rumjanek, 1997).

Nas condições tropicais, a manutenção de um sistema produtivo deve ser baseada no uso de plantas e microrganismos, no sentido de adicionar adequado suprimento de nutrientes, reduzir a perda por erosão e promover o controle de pragas e doenças (Franco & Faria, 1997). A fixação biológica do dinitrogênio promove o aumento da disponibilidade de nitrogênio e, através da ação conjunta com fungos micorrízicos, aumenta a disponibilidade de fósforo no solo (Stamford *et al.*, 1997).

Entre os fatores do solo que interferem no desenvolvimento de uma simbiose eficiente, a temperatura, a acidez e a alcalinidade podem ser citados como principais para regiões tropicais. O número de nódulos formados é marcadamente afetado pela temperatura do solo, sendo que a temperatura ótima está normalmente entre 25 e 35°C (Siqueira & Franco, 1988), todavia algumas estirpes de rizóbio de leguminosas tropicais podem ser tolerantes a temperatura entre 40 e 42°C (Stamford & Santos, 1985; Stamford *et al.*, 1995).

Solos ácidos representam sério problema para o desenvolvimento das plantas e estabelecimento de uma simbiose eficiente. De acordo com Andrew (1962), a influência da acidez do solo pode ser desdobrada nos efeitos da concentração de íons H, nas deficiências de cálcio e molibdênio e na toxidez de alumínio e manganês. Os efeitos da acidez na fixação simbiótica são extremamente complexos e manifestam-se essencialmente através da influência sobre a própria bactéria ou sobre a planta. A tolerância à acidez e ao alumínio nocivo vem sendo bem estudada, com trabalhos mostrando a eficiência de estirpes selecionadas para condições de acidez e alto teor de alumínio (Franco *et al.*, 1994; Stamford *et al.*, 1997).

A salinidade dos solos tem limitado a produção das culturas, afetando diretamente a associação rizóbio–leguminosa, refletindo na multiplicação da bactéria na rizosfera e em sua capacidade de infectar a raiz do hospedeiro, assim como no funcionamento do nódulo (Santos *et al.*, 1990; Campbell *et al.*, 1991). A influência da salinidade na fixação simbiótica do N₂ pode estar relacionada à diminuição da respiração nos bacteróides e redução do teor de leghemoglobina nos nódulos (Delgado *et al.*, 1994), os quais promovem decréscimo na colonização do rizóbio e redução de pêlos radiculares

(Ikeda, 1994). Trabalhos desenvolvidos na região semi-árida do Estado de Pernambuco mostraram a possibilidade de obter-se estirpes tolerantes à salinidade (Santos *et al.*, 1990).

Associações diazotróficas com não leguminosas

A ocorrência de associações microbianas em plantas não leguminosas, especialmente em gramíneas, está amplamente relacionada com genótipos e plantas cultivadas nas regiões tropicais e subtropicais (Döbereiner, 1997), onde a temperatura, umidade, presença de alumínio e ferro, condicionam de maneira especial o processo microbiano. Essa associação pode ser realizada por bactérias estritamente aeróbias (*Azotobacter paspali* associada à gramínea *Paspalum notatum*; *Beijerinckia* com arroz e cana-de-açúcar) e microaerófilas (*Azospirillum brasilense*, *A. lipoferum*, *A. amazonense* e *A. halopraeferans*). Outras bactérias têm sido detectadas nas raízes de milho, sorgo, trigo e cana-de-açúcar (*Herbaspirillum seropedicae*, *Bacillus azotofixans* e *Acetobacter diazotrophicus*), cujas características foram descritas por Döbereiner (1992).

A inoculação de sementes com bactérias diazotróficas pode ter sucesso quando a planta favorece o desenvolvimento destas em sua rizosfera, a custo de outros grupos de microrganismos. Tais efeitos, avaliados através do aumento da população da bactéria foram observados em experimentos de casa-de-vegetação, com arroz (Döbereiner & Ruschel, 1961) e cana-de-açúcar (Döbereiner, 1992).

As associações nas gramíneas parecem ser também específicas, como se observa para as leguminosas, principalmente considerando *Azotobacter paspali*, que só ocorre nas raízes de *Paspalum notatum* cv. batatais; *Acetobacter diazotrophicus*, que até o presente só foi observada em cana-de-açúcar; e *Azospirillum halopraeferans*, que só foi isolada de *Kallar grass*, uma gramínea que cresce muito bem em solos salinos do Paquistão (Tilak *et al.*, 1982).

A avaliação da quantidade de dinitrogênio biologicamente fixada nas gramíneas está sendo melhor estudada através da técnica isotópica com ¹⁵N e balanço do N total (Miranda & Boddey, 1987). Para a associação *A. paspali* com *P. notatum*, a quantidade de dinitrogênio fixada varia entre 20 a 50 kg/ha/ano (Döbereiner, 1997). *Azospirillum* tem proporcionado aumento na produção de cereais na ordem de 10 a 30% (Okon, 1985), variando com a ocorrência natural de bactérias fixadoras já existentes no solo e com a gramínea cultivada, enquanto em cana-de-açúcar pode-se chegar a obter 60% de N total através da fixação biológica (Döbereiner, 1992).

Simbiose *Frankia*–plantas actinorrízicas

Plantas actinorrízicas são aquelas capazes de estabelecer associação simbiótica com o actinomiceto *Frankia*, sendo, no entanto pouco estudadas nas regiões tropicais, provavelmente por serem plantas arbóreas de ocorrência natural não bem difundida. No Brasil, os gêneros mais estudados são *Alnus*, *Casuarina* e algumas poucas espécies de *Myrica*.

As plantas actinorrízicas são utilizadas para aumentar a fertilidade de solos depauperados, dunas de areia, áreas de depósitos e abandonadas pela mineração, o que sugere uma estratégia para seu uso potencial no futuro (Dommergues, 1997). Com este objetivo, a Embrapa Agrobiologia vem realizando um trabalho pioneiro usando plantas actinorrízicas para reflorestamento e recuperação de áreas de bauxita.

Como relatado para as leguminosas, a inoculação das plantas actinorrízicas depende da espécie da planta hospedeira e da população de actinomicetos nativos, sendo em geral bastante específicas. Estas associações podem apresentar elevada especificidade como no caso de *Alocasuarina* e *Casuarina*, enquanto outras formam nódulos muito bem com as estirpes nativas do solo (Maggia & Busquet, 1994).

A contribuição das plantas actinorrízicas para aumentar a fertilidade do solo inclui a redistribuição dos nutrientes através do perfil do solo, a proteção contra a erosão, a melhoria das propriedades físicas do solo, o sombreamento, a diminuição das ervas daninhas, a transferência do nitrogênio da atmosfera para o solo e, em alguns casos, a associação com plantas não fixadoras do dinitrogênio (Prinsley & Swift, 1986). A quantidade de nitrogênio fixado é bastante variável, podendo chegar a 84,8 kg/ha/ano, como é o caso da *Casuarina equisetifolia* (Dommergues, 1997).

Fungos micorrízicos

Os fungos micorrízicos apresentam-se como um dos processos simbióticos da maior importância, principalmente para as regiões tropicais e, em geral mostram interações positivas com outras associações plantas–microrganismos, como a simbiose nas leguminosas e a fixação com diazotróficos.

As micorrizas são classificadas com base na sua estrutura e morfologia, em dois grandes grupos, ectomicorrizas e endomicorrizas, sendo as primeiras caracterizadas por apresentarem a formação de manto e desenvolvimento intercelular do fungo no interior do córtex, dando o aspecto de uma rede (rede de Hartig), enquanto nas endomicorrizas o fungo desenvolve-se no interior do córtex, formando estruturas características com forma de arbúsculos.

Os estudos com micorrizas arbusculares (endomicorrizas) são muito mais numerosos e

abrangentes, enquanto com as ectomicorrizas são de ocorrência mais restrita, em função da distribuição de seus hospedeiros. A maioria dos trabalhos com micorrizas arbusculares foram realizados em condições controladas, sendo poucos os conduzidos em campo com ecossistema natural. Um aspecto da maior importância para o desenvolvimento da aplicabilidade das micorrizas arbusculares será a possibilidade do cultivo destes fungos “in vitro”, como ocorre com as ectomicorrizas (Siqueira, 1996).

O estabelecimento de interação micorrízica arbuscular funcional depende de uma complexa intercomunicação entre fungo e hospedeiro. Como verificado em outras interações, ocorrem sinais moleculares diversos reconhecidos ao nível de membrana plasmática e transmitidos até os sítios de transcrição gênica, regulando o processo de síntese ou a estabilidade de transcritos (mRNAs), sendo essa regulação possivelmente responsável pelo controle de desenvolvimento e funcionamento das micorrizas arbusculares (Lambais, 1996). Esses estudos poderiam ser conclusivos após o isolamento de genes fúngicos, modulados durante o processo da simbiose, e com estes genes clonados, poderia ser avaliada a inducibilidade dos seus promotores na presença de exsudados radiculares compatíveis e realizado o isolamento das moléculas sinais.

O papel de microrganismos na recuperação de áreas degradadas é fundamental, sendo os fungos micorrízicos muito importantes por sua ação direta no aumento da disponibilidade de nutrientes essenciais e na resistência à seca e ao calor, bem como pela sua interação com outros processos como a fixação biológica rizóbio-leguminosa e de bactérias diazotróficas, e por interação com fitopatógenos, aumentando a resistência das plantas à ação dos fitopatógenos. As leguminosas são altamente exigentes em fósforo, que necessitam para suprir a demanda de ATP envolvido no mecanismo da fixação do nitrogênio, sendo as micorrizas responsáveis pelo aumento da capacidade de absorção de fósforo, assim como de outros nutrientes essenciais, dentre os quais, cobre, ferro, zinco e molibdênio (Souza & Silva, 1996).

Microrganismos solubilizadores de minerais

Muitos são os microrganismos habitantes do solo capazes de atuar na liberação de elementos minerais e compostos diversos de baixa solubilização, sendo conhecidas as bactérias *Thiobacillus*, *Mycobacterium*, *Micrococcus*, *Flavobacterium*, *Enterobacter*, *Arthrobacter*, *Pseudomonas*, *Nitrobacter*, *Escherichia*, *Agrobacterium*, *Achromobacter*, *Pectobacterium* e *Brevibacterium*, bem como os fungos *Aspergillus*, *Penicilium*, *Rhizopus*, *Sclerotium*, *Candida*, *Oidiodendron*, *Trichoderma*, *Chaetomium*, *Fusarium*, *Cunninghamella*, *Thielaviopsis* e *Mucor* (Eira, 1992). No entanto, a ação solubilizadora dos microrganismos quimiolitotróficos *Thiobacillus ferrooxidans* e *T. thiooxidans* é muito mais intensa e plenamente comprovada como prática agrícola na liberação de fósforo e de potássio.

A atuação dos *Thiobacillus* é baseada na rápida produção de ácidos fortes, principalmente ácido sulfúrico, quando adicionado enxofre puro ao solo. Além de oxidar o enxofre, *T. ferrooxidans* também utiliza Fe^{2+} como substrato oxidável, transformando-o em Fe^{3+} . O ácido sulfúrico produzido nessas reações pode atuar sobre minerais, como a apatita, liberando o fósforo na forma solúvel. Este processo é utilizado em escala industrial em vários países. Nos Estados Unidos, por exemplo, cerca de 20% da produção anual de cobre é obtida por este processo (Garcia Júnior, 1992).

Microrganismos fitopatogênicos e antagonistas

O conhecimento das ações microbianas é crucial para entender os processos de estabelecimento e manutenção da rizosfera, bem como crescimento e saúde da planta. Os fungos micorrízicos são componentes-chave na microbiota do solo, e também realizam interações relacionadas com a atividade de microrganismos fitopatogênicos no solo. As interações microbianas são inúmeras nos solos e alguns microrganismos, como *Streptomyces*, podem atuar produzindo substâncias difusíveis que estimulam o crescimento micorrízico, e estas substâncias podem ser antagonistas de fungos fitopatógenos como *Fusarium* e *Verticillium* (Siqueira *et al.*, 1999). Outro grupo de grande importância nas interações com os fungos micorrízicos são as bactérias denominadas como Rizobactérias Promotoras de Crescimento de Plantas (PGPR), que se referem a microrganismos como *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Rhizobium* e *Azotobacter*, entre outros, que são colonizadores agressivos das raízes, e que podem promover incremento no crescimento de plantas, ou ocasionalmente podem atuar como agentes antagonistas de microrganismos fitopatogênicos.

Avaliação da atividade microbiana nos solos

A atividade microbiana no solo resulta da somatória da atividade das células individuais, que podem ser estimadas através de medições do metabolismo global do solo ou da quantificação de certos processos específicos, como (Siqueira & Franco, 1988):

- a) Taxa de respiração ou respiração edáfica, que é medida pela liberação de CO_2 ou consumo de CO_2 ;
- b) Produção de ATP, liberação de calor e biossíntese de macromoléculas, como proteínas e ácidos nucleicos;
- c) Taxa de transformação do N, como amonificação, nitrificação, desnitrificação e fixação biológica de nitrogênio (atividade da nitrogenase);
- d) Consumo de substratos e acúmulo de produtos específicos;

- e) Taxa de mineralização do P e outros nutrientes;
- f) Taxa de decomposição da matéria orgânica, produção e acúmulo de húmus;
- g) Atividade enzimática global e específica;
- h) Densidade populacional: número de células viáveis, número total de células, biomassa, taxa de crescimento e distribuição, taxa de manutenção, tempo de geração de toda a comunidade ou de organismos específicos do solo.

Fatores que afetam os microrganismos do solo

A constituição genética da comunidade microbiana do solo, modulada pelas condições ambientais e disponibilidade de substrato, garantem os diversos tipos de relações entre seus componentes, permitindo o controle do crescimento e a atividade de cada população, evitando a explosão populacional e gerando o equilíbrio microbiológico do solo. Assim, quanto mais diversa em forma e função for uma comunidade e quanto maior o número de organismos presentes, menor será o tempo de geração, mais estacionário será o sistema e menores serão os efeitos dos fatores externos sobre ele. A capacidade da microbiota resistir às modificações ambientais impostas é, conhecida como “tampão biológico”. Considerando-se a heterogeneidade da microbiota e a inter-relação entre as variáveis do sistema, os efeitos de mudanças impostas por modificações no solo são imprevisíveis e difíceis de serem quantificados (Moreira & Siqueira, 2002; Siqueira & Franco, 1988).

Os fatores que afetam os microrganismos do solo podem ser facilmente, mas sua importância relativa é difícil de ser esclarecida, pois pode resultar da ação de uma ou mais variáveis isoladas e de suas numerosas interações (Moreira & Siqueira, 2002). A alteração de qualquer característica do solo (física, química ou biológica) implica em alterações nas demais. Por exemplo, a elevação da umidade para próximo à saturação (variável física) resulta em redução na aeração (oxigênio), que reduz a atividade dos microrganismos aeróbios e favorece a dos microaeróbios e anaeróbios (variável biológica) o que modifica o metabolismo global do solo, que passa de oxidativo para redutivo ou fermentativo, com acúmulo de metais reduzidos, NH_4^+ , H_2S e produtos da fermentação, como CH_4 e ácidos orgânicos (variáveis químicas). Essas interações dificultam as interpretações dos estudos ecológicos, limitam as extrapolações dos resultados em condições controladas (meio de cultura em placa de Petri) e as predições do comportamento da microbiota ou microrganismos específicos nativos ou introduzidos no solo.

Interações biológicas

A comunidade microbiológica do solo é representada por uma vasta e diversificada população em estado de equilíbrio dinâmico, refletindo o ambiente físico e suas relações. Portanto, a comunidade reflete seu “habitat” e um microrganismo aumenta até encontrar limitações de natureza biótica e abiótica. Desse modo, a existência de um microrganismo num determinado tempo e lugar, resulta da sua evolução naquele lugar, da existência de fatores físicos e químicos favoráveis ao seu desenvolvimento, da existência de microrganismos associados e de competidores, antagonistas e predadores. Portanto, as relações biológicas são fatores determinantes da densidade e atividade dos microrganismos no solo e podem ser benéficas, competitivas, antagonistas ou neutralistas (Siqueira & Franco, 1988).

As relações benéficas incluem:

- a) Simbiose: quando a associação de dois ou mais organismos resulta em benefício mútuo e obrigatório;
- b) Comensalismo: quando um organismo é beneficiado e o outro não é afetado. Ex.: um organismo produz um determinado metabólito que é nutriente para outro, como as vitaminas e o NO_3^- ;
- c) Protocooperação: quando há uma cooperação mútua entre organismos, porém sem obrigatoriedade. Ex.: um organismo usa o metabólito (remove) que é tóxico para aquele que o produz. A alimentação cruzada é uma protocooperação, ou seja, um determinado microrganismo A produz o fator x que é benéfico para B, enquanto este produz outro fator y, que também é benéfico para A. Essa relação é importante no processo de degradação de compostos orgânicos no solo, que é seqüenciado, envolvendo a ação de vários microrganismos pertencentes a grupos fisiológicos distintos. Esse processo é conhecido como degradação seqüencial.

O termo simbiose pode ser empregado de acordo com sua conotação original proposta por De Bary, que significa simplesmente a vida conjunta de dois organismos dissimilares, independente da natureza da relação. Nesse contexto, a simbiose entre plantas e microrganismos, por exemplo, pode ser mutualista, neutralista ou parasítica.

O termo antagonismo é empregado quando pelo menos um organismo é afetado negativamente, e engloba a antibiose, a competição e a exploração (parasitismo e predação). Portanto, as relações antagonistas podem ser:

- a) Competição: quando um organismo inibe o outro através de uma ação indireta na luta pela sobrevivência. Ex.: competição por espaço, nutrientes, O_2 , etc.

- b) Amensalismo: quando um organismo é inibido enquanto outro não é afetado. A ação do atacante é direta, não se tratando de competição. Ex.: liberação de compostos tóxicos, como antibióticos (antibiose) ou microbiostáticos (fungistases).
- c) Parasitismo: quando um é beneficiado em detrimento do outro. Resulta da ação física direta de um sobre o outro. Ex.: hiperparasitismo (um fungo parasitando outro).
- d) Predação: quando um se alimenta de outro. Trata-se da relação mais dramática existente entre dois organismos. Ex.: protozoários que se alimentam de bactérias, interação muito comum na rizosfera.

O neutralismo ocorre quando dois ou mais organismos compartilham o mesmo nicho, mas ignoram um ao outro.

As interações entre os microrganismos e a fauna do solo são também de grande importância para a ecologia microbiana e os processos microbiológicos no solo, principalmente para a decomposição da matéria orgânica e a mineralização de nutrientes. As relações tróficas da pedobiota são assim resumidas: bactérias, actinomicetos e fungos saprófitos são consumidores primários e servem de alimentos para vários grupos de animais. A maioria das bactérias é presa de nematóides e protozoários, e os fungos, que são os principais decompositores primários, são ingeridos pelos nematóides micófaos, colêmbolas, ácaros, centopeias e certos protozoários que se alimentam de esporos. Além da predação, outras relações ocorrem. Por exemplo, as térmitas se associam com bactérias celulolíticas e com fixadoras de N_2 , que se desenvolvem com abundância em seu trato intestinal, facilitando a decomposição da celulose, seu principal alimento, e aquisição de N. Outros animais, como artrópodes e minhocas, são importantes agentes disseminadores de propágulos de microrganismos, exercendo grande influência na ecologia e produtividade do solo. As minhocas (*Lumbricus terrestris*), embora não fazendo parte da microfauna por constituírem animais macroscópicos, devem ser consideradas em função do seu papel fundamental na decomposição da matéria orgânica, com efeitos positivos na estruturação do solo. As minhocas são largamente distribuídas nos solos orgânicos nas regiões tropicais e subtropicais, como também ocorrem em condições de clima temperado. Esses organismos são bem adaptados às condições de acidez, sendo mais ativos em condições de elevada umidade. As minhocas têm ainda grande importância na agregação e aeração do solo e na trituração e humificação da matéria orgânica. As minhocas têm a habilidade de ingerir solo, possuem enzimas celulasas e quitinases, e o mucor secretado promove a estabilidade estrutural do solo, além de atuar na atividade microbiana.

A predação das bactérias e o fenômeno da micofagia, além de importantes no equilíbrio microbiológico do solo, têm implicações para o controle biológico de patógenos, para a mineralização de nutrientes e contribuem para o fracasso no estabelecimento de relações simbióticas como as

micorrizas, cujas hifas externas e manto são destruídos por animais micófitos; têm ainda papel importante no estabelecimento das simbioses fixadoras de N_2 . Por isso, essas relações são de grande relevância para o sucesso da exploração biotecnológica desses microrganismos, via inoculação ou manipulação daqueles nativos do solo (Siqueira & Franco, 1988).

Características dos próprios microrganismos, como tempo de geração, capacidade mutagênica, indução e repressão enzimática, e modificações morfo-fisiológicas, influenciam sua densidade, atividade e relações diversas entre os componentes da comunidade microbiana do solo. Bactérias em forma de cocos resistem mais à dessecação, enquanto os bastonetes, que predominam no solo, são capazes de absorver nutrientes de soluções mais diluídas, em razão da sua maior área de superfície. A capacidade de esporular ou formar estruturas típicas de repouso ou resistência em condições estressantes e de sofrer dimorfismo, constituem também características importantes na ecologia dos microrganismos do solo.

Disponibilidade de substrato e fatores de crescimento

Mesmo considerando a grande diversidade ecológica e funcional dos microrganismos que compõem a microbiota do solo e a constante deposição de substratos orgânicos, a natureza fortemente heterotrófica dessa população apresenta elevada demanda por substratos orgânicos reduzidos, que servem como fonte de energia e carbono. Como resultado dessa demanda, o substrato orgânico geralmente torna-se um fator estressante, que limita a atividade microbiana.

O manejo adequado dos restos culturais nos solos agrícolas constitui-se num fator crítico para o equilíbrio da população, atividade microbiológica e produtividade desses solos.

Substâncias orgânicas outras, que não substratos carbonáceos, são também essenciais ou estimulantes para o crescimento, germinação, divisão celular e esporulação dos microrganismos. Essas incluem as vitaminas, aminoácidos, purinas, hormônios e outros compostos que são exigidos em pequenas quantidades. Grande número de espécies de bactérias do solo é auxotrófico, ou seja, requerem uma ou mais vitaminas para o crescimento. Isso explica a importância da adição de extratos de solo aos meios de cultura, e parte dos efeitos benéficos das raízes para os microrganismos do solo.

Mineralogia do solo

Os microrganismos ocorrem predominantemente adsorvidos às partículas individuais do solo, na superfície ou dentro dos agregados. Nas bactérias, cargas elétricas surgem da dissociação de

grupos ionogênicos da superfície celular, dando origem a carga elétrica negativa ou positiva, dependendo do pH. Células bacterianas, aderidas à superfície das partículas (colóides) do solo ou agregados, estão submersas em uma esfera iônica que se desenvolve ao redor da superfície adsorvente. Esse comportamento é menos pronunciado nas hifas dos fungos. A ionosfera é de fundamental importância para a sobrevivência, o metabolismo interno dos microrganismos e para a atividade das suas enzimas extracelulares, refletindo-se com grande intensidade na sua ecologia e atividade.

O solo pode ser visto como um eletrólito fraco, composto de cátions e ânions orgânicos e inorgânicos com diferentes valências, que controlam o comportamento, a disponibilidade e o valor nutricional destes íons para as células microbianas. A força iônica dessas espécies químicas depende basicamente da sua concentração, que varia com a umidade do solo e a valência, e controla a atividade dos nutrientes na solução do solo, o pH e o potencial eletromagnético das argilas, promove a desnaturação de proteínas, afetando assim a nutrição e fenômenos de superfície (floculação e adsorção) das células microbianas no sistema solo.

Os colóides, tanto os inorgânicos quanto os orgânicos, além de interferirem nas características físico-químicas do solo, interagem diretamente com as células bacterianas, através de suas propriedades. Esses colóides exercem grande influência na formação de flocos ou agregados argila-bactéria, interferindo no comportamento dos microrganismos do solo e nos processos, como evidenciado por vários estudos que relacionam a mineralogia com a ecologia microbiana do solo.

pH

O pH não é um fator que atua de forma isolada, pois seus mecanismos de ação podem ser diferentes para diferentes microrganismos, atividades de H⁺ e meios. Seus efeitos podem ser diretos sobre o metabolismo, permeabilidade das membranas e absorção ou indiretos sobre a fisiologia, interação com outros organismos, disponibilidade de nutrientes, solubilização de elementos tóxicos e adsorção de substratos. Com relação a sensibilidade ao pH, os microrganismos são agrupados em:

- a) Insensitivos, aqueles que toleram uma ampla faixa, mas têm o ótimo no pH próximo de 7;
- b) Neutrófilos, aqueles que não toleram a acidificação ou a alcalinização;
- c) Acidófilos, que possuem pH ótimo para crescimento entre 2 a 3,5; e
- d) Basófilos, com pH ótimo acima de 8.

Em geral, as bactérias do solo são neutrófilas, enquanto que os fungos são acidófilos. O pH de uma suspensão de solo, onde esta variável é normalmente medida, não reflete o pH do “microhabitat”

microbiano, e deve ser interpretado com muita cautela nos estudos ecológicos.

Os efeitos benéficos da calagem nos solos ácidos, sobre a atividade microbiana global e processos específicos, indicam que a acidez desses solos é limitante para a microbiota, especialmente para bactérias e actinomicetos que, por serem neutrófilas ou basófilas, respondem muito à correção da acidez. Seus efeitos sobre processos bioquímicos, como a mineralização de compostos orgânicos no solo, são também evidentes e tornam-se muito importantes para a dinâmica da matéria orgânica nos solos ácidos dos trópicos.

Generalizações sobre as relações ecológicas entre o pH do solo e microrganismos podem levar a erros em razão da sua alta capacidade adaptativa e à ocorrência de “microhabitat” no solo ou mesmo na rizosfera.

Propriedades físicas

Os microrganismos do solo são comumente estressados pelas condições ambientais, que podem reprimir quase totalmente suas atividades (Tabela 4.1).

Tabela 4.1. Efeitos de fatores ambientais estressantes sobre a população microbiana do solo e suas funções (adaptado de Domsch *et al.*, 1983).

Fator	Causa	Efeitos previstos
Temperatura	Transição da faixa ótima para mais altas ou baixas	Depressão na população e suas funções. Efeitos superiores a 50% podendo atingir até 99%.
Potencial de água	Transição de baixa disponibilidade à falta total de água ou alta salinidade	Depressão superior a 50% podendo atingir até 100%.
Atmosfera do solo	Transição de aerobiose para anaerobiose por compactação ou inundação do solo	Depressão de até 50% podendo atingir até 99%.
Disponibilidade de energia	Diminuição no suprimento de carbono metabolizável	Depressão menor que 50% podendo atingir até 90%.
Inibidores naturais	Presença de metabólitos secundários com ação antimicrobiana	Depressão pode ser superior a 50%.

Com relação à temperatura ótima para o crescimento ou atividade, os microrganismos são classificados em:

- a) Criófilos ou psicrófilos, que têm temperatura ótima inferior a 20°C;
- b) Mesófilos, entre 20 e 40°C;
- c) Termófilos, com temperatura ótima superior a 40°C.

A maioria dos microrganismos que habita o solo é classificada como mesófilo. Os termófilos ocorrem nas esterqueiras, durante a compostagem, ou em solos que receberam adubação verde em grandes quantidades.

Na maioria dos sistemas biológicos, a atividade das células microbianas é governada pelas leis da termodinâmica. A temperatura influencia diretamente as reações fisiológicas e características físico-químicas (volume, pressão, difusão e viscosidade) que afetam as células. O efeito das altas temperaturas é mais letal sobre as células vegetativas (80°C é letal à maioria das bactérias), do que sobre as células em repouso, sendo esses efeitos dependentes da umidade e do tempo. Embora o choque térmico possa provocar quebra de dormência e estimular a atividade microbiana, temperaturas fora da faixa ótima, para mais altas ou mais baixas, provocam depressão na população e suas funções, em valores superiores a 50%, podendo atingir 99% de depressão (Tabela 4.1) e tornando-se de grande importância na ecologia microbiana do solo e em processos de interesse agrônomo.

A água é essencial para os microrganismos do solo, pois afeta o metabolismo intracelular, a turgidez, o movimento dos nutrientes (substrato), de produtos tóxicos e a aderência às partículas de argila. Variações nos teores de umidade do solo exercem influência diferenciada sobre a microbiota. Os microrganismos do solo são classificados como:

- a) Higrófilos, aqueles que tornam-se inativos quando a tensão da água no solo for superior a 7,1 MPa (= 71 atm.);
- b) Mesófilos, aqueles com atividade inibida quando a umidade do solo estiver entre 7,1 a 30 MPa (= 300 atm.); e
- c) Xerófilos, aqueles cuja atividade é inibida em tensões superiores a 30 MPa.

Em geral, as bactérias são mais higrófilas que os fungos. Os efeitos estressantes da umidade estão estritamente relacionados ao “déficit” hídrico, que causa desidratação e elevação do potencial osmótico (salinidade), e ao excesso, que reduz a, aeração e causa anoxia, ou seja, falta de O_2 no solo. A atividade máxima da microbiota do solo ocorre em tensões entre 0,01 a 1 MPa, sendo a capacidade de campo, da maioria dos solos, entre 0,01 a 0,1 MPa. A aeração ou estado de oxigenação do solo é crítica para a densidade microbiana e seus processos metabólicos. Quanto ao requerimento de O_2 , os microrganismos são divididos em:

- a) Aeróbios, aqueles que utilizam O_2 como receptor terminal de elétrons;

b) Anaeróbios facultativos, que utilizam receptores alternativos para os elétrons;

c) Anaeróbios obrigatórios, aqueles que não crescem na presença de O_2 .

Em condições aeróbias e potencial de oxi-redução (Eh) entre +600 e +300 mV, predominam os microrganismos aeróbios, sendo rápidos a respiração e outros processos de oxidação. Em condições microaerofílicas, com Eh entre +300 a 0 mV, ocorre a redução de Mn^{+4} e Fe^{+3} oxidados e em condições anaeróbicas, com Eh entre 0 e -220 mV, ocorre a redução de SO_4^{-2} , produção de metano e H_2S , que são gases fitotóxicos. Nesta condição, devido à fermentação dos compostos orgânicos, há também a formação de grande quantidade de ácidos orgânicos na fase inicial do processo reductivo, com decréscimo na fase final. A anaerobiose tem conseqüências sérias para as perdas de S e N do solo, sendo de grande importância agrônômica e ambiental.

A fase gasosa ou os gases adsorvidos na fase sólida competem com a água pelo espaço vazio do solo. Como a maioria dos microrganismos do solo são aeróbios, o O_2 torna-se um fator crítico para a atividade microbiana. Devido ao metabolismo aeróbio do solo, que usa O_2 e libera CO_2 , os teores deste último gás atingem no solo, valores 10 a 100 vezes maiores que os encontrados na atmosfera. Nos solos neutros a alcalinos, parte do CO_2 está na forma de HCO_3^- , enquanto que nos ácidos, predomina o gás CO_2 . Alguns fungos, como *Rhizoctonia solani*, não toleram elevadas tensões de CO_2 , e outros, como *Mucor rouxii*, passam da fase filamentosa para a forma de levedura, quando a pressão de CO_2 é elevada. Já os protozoários encistam nestas condições.

A quantificação da magnitude e duração dos fatores ambientais sobre a microbiota é difícil de ser avaliada, mas há indicações de que os microrganismos do solo sofrem grandemente a ação desses efeitos (Tabela 4.1), porém recuperam suas atividades rapidamente, na maioria dos casos num período entre 20 e 30 dias após a eliminação do estresse.

Uso e manejo do solo

O sistema de manejo do solo, como também o uso de insumos como fertilizantes minerais e defensivos, promove modificações diversas na microbiota, através de seus efeitos diretos e indiretos sobre os fatores relacionados ao solo e à planta. Esses efeitos podem resultar em mudanças qualitativas e quantitativas na densidade total ou atividades específicas, podendo favorecer ou diminuir a proliferação de grupos, espécies minoritárias ou espécies novas, levando a comunidade a um novo equilíbrio, que pode favorecer ou afetar negativamente o crescimento das plantas e a produtividade do solo.

Os tratamentos de solo que exercem grande impacto sobre a microbiota são:

a) Adição de carbono orgânico na forma de esterco, adubo verde, composto, restos animais e vegetais, fertilizantes orgânicos e resíduos orgânicos diversos;

- b) Modificações físicas resultantes da aração, gradagem, inundação, drenagem, irrigação, remoção da camada arável (erosão ou trabalhos de engenharia);
- c) Aplicação de pesticidas de largo espectro, fertilizantes minerais, corretivos e deposição de metais pesados;
- d) Sistemas de produção, uso e manejo do solo e dos restos culturais;
- e) Desinfestação, fumigação e esterilização do solo;
- f) Desidratação, solarização, resfriamento e congelamento do solo.

Em geral, o cultivo do solo promove melhoria na aeração e nas condições físico-químicas e nutricionais, que resultam em estímulos à população microbiana. Esses efeitos são complexos, de difícil avaliação e geralmente de curta duração, e caso técnicas apropriadas de manejo não sejam adotadas, a falta de substrato orgânico, flutuações térmicas e hídricas e modificações físicas, como a compactação, podem se tornar limitantes para o crescimento e a atividade dos microrganismos e das plantas, quando os solos são submetidos a cultivos intensivos. As pesquisas com esse direcionamento são relativamente intensas nas regiões temperadas, mas escassas nas de clima tropical e subtropical.

No Brasil, esses estudos são raros, mas estudos conduzidos com solos selecionados do Rio Grande do Sul, demonstram que a queima dos restos culturais, no sistema de plantio direto, favoreceu as populações de bactérias, microrganismos celulolíticos e solubilizadores de fosfato, o mesmo não se verificando com o cultivo convencional, onde a queima reduziu a densidade microbiana. Solos sob cultivo convencional apresentaram maior densidade populacional que aqueles erodidos, exceto para bactérias. Quando o campo nativo é comparado com vários sistemas de cultivo e pastagem artificial, verifica-se a redução da população de fungos, actinomicetos e organismos celulolíticos e o favorecimento da população de bactérias e solubilizadores de fosfatos.

Os efeitos benéficos da adição de fertilizantes minerais na atividade da microbiota indicam que a baixa disponibilidade de nutrientes minerais pode limitar a atividade microbiológica nos solos tropicais, especialmente naqueles com grande quantidade de carbono orgânico mineralizável, onde a imobilização torna-se elevada, ou naqueles com baixa fertilidade, onde a disponibilidade é extremamente pequena. Em geral, a aplicação de fertilizantes minerais em doses moderadas exerce efeitos benéficos sobre a microbiota do solo. Entretanto, esse efeito pode ser diferenciado em função do tipo de microrganismo, resultando em mudanças indesejáveis na microbiota do solo. A aplicação de quantidades maciças e localizadas de fertilizantes, especialmente daqueles com elevada solubilidade e salinidade, pode provocar efeitos maléficos para os microrganismos do solo, pelo menos para grupos específicos, provocando o desbalanço microbiológico do sistema e o surgimento inesperado de fitopatógenos habitantes do solo.

A deficiência de nutrientes minerais como N, P, S, Ca, Mo e Co pode limitar a atividade

microbiana e reduzir a taxa de mineralização da matéria orgânica, que pode acumular-se no solo. A formação dos Latossolos húmicos nos trópicos parece estar relacionada a esse efeito. A calagem e a adubação dos solos tropicais ácidos e pobres em nutrientes, acelera a decomposição da matéria orgânica. Se práticas adequadas de manejo de culturas ou restos vegetais não forem adotadas, a redução no teor de matéria orgânica no solo pode representar uma séria ameaça para sua produtividade.

A correção da acidez do solo, através da calagem, é uma prática com enorme influência sobre os microrganismos do solo e suas funções. Embora os efeitos mais diretos favoreçam o desenvolvimento das bactérias e actinomicetos, o crescimento e a atividade metabólica global e específica da microbiota são estimulados, resultando em (Siqueira & Franco, 1988):

- a) Favorecimento da atividade microbiológica e decomposição da matéria orgânica, processo que é benéfico se houver reposição, do contrário pode reduzir a matéria orgânica do solo e comprometer sua produtividade;
- b) Aceleração da mineralização e ciclagem de nutrientes no solo;
- c) Favorecimento da amonificação e nitrificação, que são reduzidas em pH menor que 6,0 e negligível em pH menor ou igual a 5,0;
- d) Favorecimento da desnitrificação, que é máxima em pH superior a 6,0;
- e) Aumento na imobilização de nutrientes na biomassa microbiana;
- f) Favorecimento no crescimento de raízes e microbiota rizosférica;
- g) Favorecimento das reações de quelação e solubilização de certos nutrientes;
- h) Reversão de fatores “microbiostáticos” presentes nos solos ácidos;
- i) Mudanças qualitativas na comunidade do solo, podendo favorecer tanto os microrganismos patogênicos, quanto aqueles produtores de antibióticos e toxinas, com ação antagônica aos patógenos e simbioses mutualistas como o rizóbio;
- j) Favorecimento da oxidação microbiológica de metais;
- k) Favorecimento de diazotróficos de vida livre como *Azotobacter*, ciano-bactérias, *Klebsiella* e outros neutrófilos;
- l) Favorecimento da nodulação e da fixação de N_2 na maioria das leguminosas;
- m) Favorecimento no estabelecimento de micorrizas arbusculares e diminuição das ectomicorrizas em *Pinus* com a espécie *Pisolithus tinctorius*;
- n) Modificação na incidência e severidade de doenças. Enquanto *Streptomyces scabies*, que causa a sarna da batatinha, não ocorre em solo com pH abaixo de 5,0, *Plasmodiophora* e *Fusarium* têm severidade reduzida em solos com níveis de pH e Ca elevados.

Um solo em estado de equilíbrio microbiológico tem baixo nível de energia potencial e encontra-se em estado de quiescência relativa, com população diversificada e atividade heterotrófica mínima.

Após um tratamento de impacto, como a aplicação de um pesticida de elevada toxidez e largo espectro, a biofase é reduzida ao mínimo, a energia potencial (substrato) é aumentada e a população entra em uma fase de aceleração metabólica, dominada pelos organismos que resistiram ao tratamento e pelos invasores, ou introduzidos intencionalmente, que, na ausência de competidores, proliferam-se abundantemente e com muita rapidez. Os fungos *Trichoderma viride*, espécies de *Aspergillus* e *Penicillium*, *Monilia sitophila*, *Rhizopus nigricans* e *Pyronema overrum* são considerados invasores de solos esterilizados ou fumigados.

Tanto fatores ambientais, quanto àqueles relacionados com os sistemas de produção, uso e manejo do solo, exercem efeitos marcantes sobre a microbiota do solo e sua atividade. Como ela exerce efeitos benéficos e maléficos sobre o crescimento das plantas e a produtividade agrícola, o controle de seu nível de atividade, através dos fatores que o limitam e das práticas que o favorecem (Tabela 4.2), torna-se de grande importância e surge como mecanismo possível para controlar os processos microbiológicos e bioquímicos do solo.

Tabela 4.2. Principais fatores limitantes e práticas favoráveis à densidade e atividade de microrganismos no solo (Siqueira & Franco, 1988).

Fatores limitantes	Práticas favoráveis
<ul style="list-style-type: none"> • Baixa disponibilidade de substrato • Presença de antagonistas, parasitas e predadores • Extremos de pH e temperatura • Extremos de umidade e aeração • Textura e mineralogia do solo • Uso indiscriminado de pesticidas com elevada toxidez e largo espectro • Deposição de metais pesados e outros princípios tóxicos 	<ul style="list-style-type: none"> • Ajuste das condições físico-químicas e estado nutricional do solo (ex. adição de matéria orgânica, fertilizantes, corretivos, drenagem) • Modificação das condições biológicas através da fumigação e pasteurização visando a eliminação de antagonistas e competidores • Inoculação do solo, de sementes e mudas com microrganismos benéficos para o crescimento das plantas, agentes de controle biológico, ou com ação agregante

Processos microbiológicos e bioquímicos no solo

Os organismos que vivem no solo e as transformações que eles promovem exercem efeitos diretos e indiretos na produtividade e na qualidade dos produtos agrícolas. O conhecimento desses processos e seus efeitos tornam-se essencial para o manejo apropriado do solo, como meio para o

crescimento vegetal, e para o uso racional de outros recursos naturais e insumos manufaturados, especialmente os fertilizantes químicos e pesticidas, que contribuem para a elevação no custo de produção e podem representar ameaças ao meio ambiente, se não forem utilizados adequadamente.

As transformações que ocorrem no solo resultam de inúmeros processos e/ou eventos microbiológicos distintos, cuja relevância e consequência, para a agricultura e o meio ambiente, são apresentados na Tabela 4.3. Entretanto, no cenário real, os mecanismos e efeitos da maioria deles se superpõem, relacionam-se intimamente e podem ocorrer simultaneamente com efeitos complementares, antagônicos ou independentes, podendo ser agrupados em poucos processos globais.

Tabela 4.3. Processos microbiológicos e bioquímicos do solo e suas relações com a produtividade agrícola e a qualidade ambiental (Moreira & Siqueira, 2002; Siqueira & Franco, 1988).

Processo microbiológico/bioquímico	Principal relevância/consequência/importância
1. Decomposição de materiais orgânicos ricos em carbono	<ul style="list-style-type: none"> a) Evita acúmulo excessivo de matéria orgânica no solo, libera nutrientes às plantas b) Libera CO₂ para a atmosfera e está relacionado com o efeito estufa (aquecimento da terra) c) Pode causar eutroficação de mananciais hídricos d) Pode causar anoxia (falta de O₂) no solo e) Promove a formação de húmus
2. Formação, decomposição e atividade heterotrófica da biomassa microbiana do solo	<ul style="list-style-type: none"> a) Controla o fluxo de energia e o ciclo interno de nutrientes no solo b) Responsável pelo metabolismo do solo c) Ajuda a manter o equilíbrio microbiológico no solo d) Atua na dinâmica do húmus no solo e) Forma o reservatório de nutrientes lábil no solo
3. Decomposição de substâncias naturais específicas. Ex.: lignina, clorofila, quitina e tanino.	<ul style="list-style-type: none"> a) Evita seu acúmulo no solo b) São precursores de substâncias húmicas c) Libera produtos com ação antimicrobiana e fitotóxica no solo
4. Produção, secreção e persistência de enzimas extracelulares	<ul style="list-style-type: none"> a) Permite a degradação de compostos complexos no solo b) Mantém a decomposição, mesmo após cessada a atividade microbiana

Tabela 4.3. Continuação

Processo microbiológico/bioquímico	Principal relevância/consequência/importância
	c) Importante para o metabolismo global e as transformações inorgânicas no solo
5. Mineralização de compostos orgânicos contendo N, P, S e outros elementos	<ul style="list-style-type: none"> a) Controla a disponibilidade de nutrientes para as plantas b) Interfere no ciclo biogeoquímico dos elementos c) Atua na poluição da atmosfera e dos mananciais hídricos d) Promove o empobrecimento do solo
6. Imobilização de elementos minerais	<ul style="list-style-type: none"> a) Reduz a disponibilidade para as plantas b) Reduz as perdas para a atmosfera e por lixiviação c) Reduz a contaminação dos alimentos e das águas (eutroficação)
7. Amonificação	<ul style="list-style-type: none"> a) Converte o N orgânico em NH₃ b) Aumenta a disponibilidade do N do solo c) Favorece a nitrificação d) Pode provocar perda de N do solo
8. Nitrificação	<ul style="list-style-type: none"> a) Aumenta a disponibilidade e absorção de N pelas plantas b) Aumenta as perdas de N por desnitrificação c) Afeta a eficiência dos fertilizantes nitrogenados d) Aumenta o efeito poluidor do N mineral
9. Oxidação do enxofre	<ul style="list-style-type: none"> a) Aumenta a disponibilidade de SO₄⁻² para as plantas b) Provoca queda no pH, que pode aumentar a solubilidade dos compostos inorgânicos de P, micronutrientes, metais pesados e Al no solo c) Altera a composição e atividade da microbiota do solo (controle biológico).
10. Desnitrificação	<ul style="list-style-type: none"> a) Principal perda de N mineral do solo (N₂, N₂O) b) Provoca a poluição atmosférica e a destruição da camada de ozônio que retém parte dos raios ultravioleta emitidos pelo sol

Tabela 4.3. Continuação

Processo microbiológico/bioquímico	Principal relevância/conseqüência/importância
	<ul style="list-style-type: none"> c) Reduz a eficiência dos fertilizantes nitrogenados d) Ocorre em condições de deficiência de oxigênio
11. Fixação não simbiótica de N_2	<ul style="list-style-type: none"> a) Promove o enriquecimento lento do solo com nitrogênio b) Importante em sistemas de produção com ciclo longo, como pastagens, florestas e monoculturas com não leguminosas
12. Redução do Sulfato	<ul style="list-style-type: none"> a) Causa perdas de SO_4^{2-} do solo b) Acúmulo de H_2S (fitotóxico) em condições de redução (anaeróbias) c) Permite a formação de FeS (pirita) em solos inundados
13. Redução de compostos oxidados	<ul style="list-style-type: none"> a) Aumenta concentração de Mn^{+2}, Fe^{+2} e outros elementos b) Favorece o acúmulo de CH_4, CO e ácidos orgânicos no solo c) Afeta a mobilidade de certos elementos no solo
14. Formação, acúmulo e degradação de substâncias naturais tóxicas ou inibidoras (antibióticas e fungistáticas)	<ul style="list-style-type: none"> a) Controla a ação das fitotoxinas, alelopáticos, microbiostáticos, antibióticos e vitaminas no solo b) Interfere na atividade microbiana (controle biológico) c) Inibe o crescimento das plantas d) Atua na qualidade do meio ambiente
15. Formação de substâncias promotoras do crescimento vegetal	<ul style="list-style-type: none"> a) Causa modificações fisiológicas na planta b) Provoca alteração na permeabilidade das membranas c) Favorece a absorção de nutrientes e exsudação radicular d) Interfere no crescimento e produção das plantas
16. Alteração e degradação de pesticidas e outros compostos xenobióticos, que representam ameaças ao meio ambiente.	<ul style="list-style-type: none"> a) Promove a destoxicação/degradação de pesticidas, evitando sua bioacumulação no solo b) Afeta a qualidade dos alimentos (cadeia alimentar) c) Evita seu acúmulo no solo e na água

Tabela 4.3. Continuação

Processo microbiológico/bioquímico	Principal relevância/conseqüência/importância
17. Produção e acúmulo de substâncias quelantes, complexantes e solubilizantes	<ul style="list-style-type: none"> a) Aumenta a solubilidade de nutrientes de formas minerais pouco solúveis (intemperismo e pedogênese) b) Aumenta a mobilidade de certos elementos no sistema solo-planta c) Aumenta a disponibilidade de nutrientes no solo d) Pode provocar o empobrecimento do solo e) Provoca enriquecimento das águas f) Altera a competitividade entre os microrganismos
18. Síntese e decomposição do húmus	<ul style="list-style-type: none"> a) Controla a dinâmica, manutenção, atividade e idade da matéria (carbono) no sol b) Atua na ciclagem e manutenção dos nutrientes no solo c) Interfere nas propriedades físicas e químicas e na produtividade do solo
19. Degradação de compostos xenobiontes (ex. pesticidas)	<ul style="list-style-type: none"> a) Promove a desintoxicação e degradação de pesticidas e outros materiais b) Diminui o acúmulo desses compostos no ambiente, nos alimentos e na cadeia alimentar
20. Formação e decomposição de agentes cimentantes e aderentes às partículas do solo	<ul style="list-style-type: none"> a) Favorece a aderência e a agregação das partículas de solo b) Atua indiretamente na sobrevivência dos microrganismos do solo (microhabitat) c) Provoca modificações físicas no solo
21. Desenvolvimento da estrutura e estabilidade dos agregados do solo	<ul style="list-style-type: none"> a) Favorece o crescimento das raízes, microrganismos e animais no solo b) Melhora a aeração e retenção de água no solo c) Reduz a erosão do solo e a poluição das águas
22. Obstrução dos poros e desenvolvimento de hidrofobia nas partículas do solo (repelência da água)	<ul style="list-style-type: none"> a) Redução na permeabilidade do perfil no solo b) Menor retenção de água ao longo do perfil do solo c) Maior susceptibilidade do solo à erosão

Tabela 4.3. Continuação

Processo microbiológico/bioquímico	Principal relevância/conseqüência/importância
23. Interação entre os microrganismos (competição, antibiose e predação)	<ul style="list-style-type: none"> a) Influencia a decomposição, mineralização da matéria orgânica e ciclagem dos nutrientes no solo b) Influencia a decomposição de xenobióticos no solo c) Determina o sucesso ou a falha da inoculação do solo, de sementes e de mudas d) Altera o equilíbrio microbiológico do solo e) Controla ou evita o surto de doenças (efeito tampão)
24. Interação entre microbiota e fauna do solo	<ul style="list-style-type: none"> a) Interfere na decomposição e mineralização da matéria orgânica e ciclagem de nutrientes b) Favorece a formação de húmus c) Controla o surto de pragas e doenças = equilíbrio biológico
25. Interação entre os microrganismos e as raízes (Rizosfera)	<ul style="list-style-type: none"> a) Representa o paraíso dos microrganismos do solo b) Influencia a absorção de nutrientes pelas raízes c) Atua sobre a sanidade das plantas d) Estimula a produção de substâncias probióticas e antibióticas para as plantas e os microrganismos e) Altera a disponibilidade de nutrientes
26. Relações simbióticas com as raízes:	
<ul style="list-style-type: none"> a) Mutualistas = fixação biológica de N₂ e micorizas 	<ul style="list-style-type: none"> a) Reduz os efeitos dos estresses abióticos b) Reduz os danos causados por pragas e doenças c) Favorece a nutrição e produção das plantas d) Atua na ciclagem dos nutrientes e) Reduz a demanda de fertilizantes manufaturados f) Reduz o impacto da agricultura moderna sobre o meio ambiente
<ul style="list-style-type: none"> b) Parasíticas = patógenos e pragas do sistema radicular 	<ul style="list-style-type: none"> a) Provoca grandes perdas na produção b) Inviabiliza ou dificulta o estabelecimento de novas culturas em áreas infestadas c) Controle difícil, que exige tratamentos drásticos do solo d) Altera a fisiologia, nutrição e produtividade das plantas

Considerações finais

Os estudos realizados e em desenvolvimento em regiões tropicais, particularmente no Brasil, indicam que é reservado para a microbiologia do solo um papel preponderante para o desenvolvimento tecnológico e, em particular, para uma agricultura sustentável.

Em relação à fixação simbiótica do N_2 em interação com fungos micorrízicos, existe a necessidade crescente de obtenção de espécies e estirpes mais eficientes e competitivas, assim como mais tolerantes a condições adversas como temperatura elevada, acidez, toxidez de alumínio e salinidade do solo. Também é importante a busca por genótipos de plantas mais efetivos, e adoção de estratégias para melhorar o manejo do solo e o cultivo, principalmente com a utilização de práticas de conservação do solo, da flora e da fauna. A economia do nitrogênio através do processo da fixação biológica do nitrogênio atmosférico e o aumento da disponibilidade de nutrientes com o uso de fungos micorrízicos e utilização de bactérias solubilizadoras de elementos minerais, principalmente P e K, poderiam aumentar sensivelmente a disponibilidade destes nutrientes essenciais e servir para uma melhor nutrição das plantas nas regiões tropicais. Pesquisas para a compreensão das inúmeras interações microbianas e sobre a ecologia da microbiota do solo devem ser incentivadas e sem dúvida virão contribuir para utilização racional dos microrganismos visando a adoção de uma agricultura sustentável, racional e ecológica.

Bibliografia

- Alexander, M. Introduction to Soil Microbiology. 2nd ed. New York. John Wiley. 1977.
- Andrew, C.S. Influence of nutrition on nitrogen fixation and growth of legumes. In: Commonwealth Bureau of Pasture and Field Crops. A Review of Nitrogen in the Tropics with Particular Reference to Pastures. Kew. CBPFC. 1962. pp.130-146.
- Brandão, E.M. Os componentes da comunidade microbiana do solo. In: Cardoso, E.J.B., Tsai, S.M. & Neves, M.C.P. (Eds.) Microbiologia do Solo. Campinas. Sociedade Brasileira de Ciência do solo. 1992. pp.1-15.
- Campbell, W.F., Wagenet, R.J. & Rodrigues, R.R. Salinity, water management and fertility interactions on yield and nitrogen fixation in snap beans. Irrigation Science 7: 195-204. 1991.
- Cardoso, J.B.N. & Freitas, S. A rizosfera. In: Cardoso, E.J.B., Tsai, S.M. & Neves, M.C.P. (Eds.) Microbiologia do Solo. Campinas. Sociedade Brasileira de Ciência do solo. 1992. pp.41-57.
- Delgado, M.J., Ligeró, F. & Lluch, C. Effects of salt stress on growth and nitrogen fixation by pea, faba bean, common bean and soybean plants. Soil Biology & Biochemistry 26: 371-376. 1994.

- Dietz, A. Structure and taxonomy of *Streptomyces*. In: Queener, S.W. & Day, L.E. (Eds.) Antibiotic Producing *Streptomyces*. London. Academic Press. 1986. pp.1-25.
- Döbereiner, J. Fixação do nitrogênio em associação com gramíneas. In: Cardoso, E.J.B., Tsai, S.M. & Neves, M.C.P. (Eds.) Microbiologia do Solo. Campinas. Sociedade Brasileira de Ciência do Solo. 1992. pp.173-179.
- Döbereiner, J. Biological nitrogen fixation in the tropics: social and economic contributions. *Soil Biology & Biochemistry* 29: 771-774. 1997.
- Döbereiner, J. & Ruschel, A.P. Inoculação do arroz com bactérias fixadoras do nitrogênio do gênero *Beijerinckia* Derx. *Revista Brasileira de Biologia* 21: 297-407. 1961.
- Dommergues, Y.R. Contribution of actinorhizal plants to tropical soil productivity and rehabilitation. *Soil Biology & Biochemistry* 29: 931-941. 1997.
- Drautz, H. & Zahner, H. New microbial metabolites. In: Szabo, G., Biro, S. & Goodfellow, M. (Eds.) Biological, Biochemical and Biomedical Aspects of Actinomycetes. Budapest. Akademiai Kiadó. 1986. pp.227-234.
- Eira, A.F. Solubilização microbiana de fosfatos. In: Cardoso, E.J.B., Tsai, S.M. & Neves, M.C.P. (Eds.) Microbiologia do Solo. Campinas. Sociedade Brasileira de Ciência do solo. 1992. pp.241-255.
- Franco, A.A. & Faria, S.M. The contribution of N_2 – fixing tree legumes to land reclamation and sustainability in the tropics. *Soil Biology & Biochemistry* 29: 897-903. 1997.
- Franco, A.A., Campello, A.F.C., Dias, L.E. & Faria, S.M. Revegetation of acidic residues from bauxite mining using nodulated and mycorrhizal legume trees. *Proceedings, Nitrogen Fixing Trees for Acid soils*, Turrialba, Costa Rica. 1994. pp.313-320.
- Garcia Junior, O. O enxofre e suas transformações microbianas. In: Cardoso, E.J.B., Tsai, S.M. & Neves, M.C.P. (Eds.) Microbiologia do Solo. Campinas. Sociedade Brasileira de Ciência do solo. 1992. pp.319-327.
- Ikeda, J. The effect of short term withdrawal of NaCl stress on nodulation of white clover. *Plant and Soil* 158: 23-27. 1994.
- Lambais, M.R. Aspectos bioquímicos e moleculares da relação fungo planta em micorrizas arbusculares. In: Siqueira, J.O. (Ed.) *Avanços em Fundamentos e Aplicações de Micorrizas*. Lavras. Universidade Federal de Lavras. 1996. pp.5-38.
- Lechevalier, H.A. Criteria to be used in the description of new actinomycete. *Actinomycetes Related Organisms* 16: 46-48. 1981.

- Liu, S. & Tang, W. The study on endophytic *Streptomyces* of cotton. In: Tang, W., Cook, R.J. & Rovira, A. (Eds.) *Advances in Biological Control of Plant Diseases*. Beijing. China Agricultural University Press. 1996. pp.212-213.
- Maggia, L. & Bousquet, J. Molecular phylogeny of the actinorhizal Hamamelidae and relationships with host specificity towards *Frankia*. *Molecular Ecology* 3: 459-467. 1994.
- Malavolta, E. *Elementos de Nutrição Mineral de Plantas*. São Paulo. Agronômica Ceres. 1980.
- Miranda, C.H.B. & Boddey, R.M. Estimation of biological nitrogen fixation associated with 11 ecotypes of *Panicum maximum* grown in ¹⁵N labelled soil. *Agronomy Journal* 79: 558-563. 1987.
- Moreira, F.M.S. & Siqueira, J.O. *Microbiologia e Bioquímica do Solo*. Lavras: Editora UFLA, 2002.
- Neves, M.C.P. & Rumjaneck, N.G. Diversity and adaptability of soybean and cowpea rhizobia in tropical soils. *Soil Biology & Biochemistry* 57: 19-28. 1997.
- Okon, Y. *Azospirillum* as a potential inoculant for agriculture. *Trends in Biotechnology* 3: 223-228. 1985.
- Pelczar, M., Reid, R. & Chan, E.S.C. *Microbiologia*. São Paulo. McGraw Hill do Brasil. 1980.
- Prinsley, R.T. & Swift, M.J. *Amelioration of soils by trees, a review of current concepts and practices*. London. Commonwealth Science Council. 1986.
- Santos, D.R., Stamford, N.P. & Santos, C.E.R.S. Inoculação do caupi em solo salinizado da região semi-árida do nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Ciência do Solo* 14: 291-295. 1990.
- Schippers, B., Bakker, A.W. & Bakker, H.M. Interactions of deleterious and beneficial rhizosphere microorganisms and the effect of cropping practices. *Annual Review Phytopathology* 25: 339-358. 1987.
- Siqueira, J.O. Micorrizas e micorrizologia. In: Siqueira, J.O. (Ed.) *Avanços em Fundamentos e Aplicação de Micorrizas*. Lavras. Universidade Federal de Lavras. 1996. pp.1-4.
- Siqueira, J.O. & Franco, A.A. *Biotecnologia do Solo – Fundamentos e Perspectivas*. Brasília. Ministério da Educação – ABEAS, ESAL/FAEPE. 1988.
- Siqueira, J.O., Moreira, F.M.S., Lopes, A.S., Guilherme, L.R.G., Faquin, V., Furtini Neto, A.E. & Carvalho, J.G. *Interrelação Fertilidade, Biologia do Solo e Nutrição de Plantas*. Lavras. Sociedade Brasileira de Ciência do Solo. 1999.
- Sleigh, M.A. *The Biology of Protozoa*. New York. American Elsevier. 1973.
- Souza, F.A. & Silva, E.R. Micorrizas arbusculares na revegetação de áreas degradadas. In: Siqueira, J.O. (Ed.) *Avanços em Fundamentos e Aplicação de Micorrizas*. Lavras. Universidade Federal de Lavras. 1996. pp.255-290.

- Stamford, N.P. & Neptune, A.M.L. Especificidade hospedeira e competição entre estirpes de *Rhizobium* em inoculação cruzada com quatro cultivares de *Vigna unguiculata* L. Walp. Revista Ômega 3: 25-34. 1979.
- Stamford, N.P. & Santos, C.E.R.S. Seleção de estirpes de *Rhizobium* para caupi resistentes a temperatura elevada. Revista Ômega 1: 61-73.1985.
- Stamford, N.P., Medeiros, R. & Mesquita, J.C.P. Avaliação de estirpes de rizóbio para jacatupé em regime de temperatura elevada. Revista Brasileira de Ciência do Solo 19: 49-54. 1995.
- Stamford, N.P., Ortigas, J.A.D., Temprano, F. & Santos, D.R. Phosphorus fertilization and inoculation of *Bradyrhizobium* and mycorrhizal fungi on growth of mimosa caesalpiniaefolia in na acid soil. Soil Biology & Biochemistry 29: 959-964. 1997.
- Thies, J.E., Singleton, P.W. & Bohlool, B.B. Influence of the size of indigenous rhizobial population on establishment and symbiotic performance of introduced rhizobia on field grown legumes. Applied and Environmental Microbiology 57: 19-28. 1991.
- Tilak, K.V.B.R., Sigh, C.S., Roy, N.K. & Subbarao, N.S. *Azospirillum brasilense* and *Azotobacter chroococcum* inoculum effect on yield of maize (*Zea mays*), and sorghum (*Sorghum bicolor*). Soil Biology and Biochemistry 14: 417-418. 1982.

Inóculo de Patógenos Radiculares

*Sami J. Michereff
Domingos E.G.T. Andrade
Luiz A.M. Peruch*

Conceitos de inóculo

Inóculo é qualquer estrutura do patógeno capaz de causar infecção, incluindo estruturas vegetativas e reprodutivas (Amorim, 1995). Em doenças radiculares, o inóculo é uma parte do triângulo da doença, juntamente com o hospedeiro e o ambiente. Alguns conceitos envolvendo inóculo de patógenos radiculares, incluindo densidade de inóculo, eficiência de inóculo, potencial de inóculo e fungistase do solo, necessitam ser caracterizados antes de uma análise da dinâmica do inóculo.

Densidade de inóculo

Densidade de inóculo é a medida do número de propágulos por unidade de peso ou volume de solo. O termo é conveniente para expressar a quantidade de inóculo no solo, pois as chances de infecção de plantas por patógenos radiculares relacionam-se à quantidade de inóculo disponível. Essa relação é muito importante para patógenos radiculares devido à baixa capacidade de redistribuição.

Patógenos radiculares existem no solo em estádios múltiplos e desconhecidos, motivo pelo qual a densidade de inóculo pode ser expressa como unidades formadoras de colônias (u.f.c.) por grama de solo ao invés de propágulos por grama (Benson, 1994). A densidade de inóculo constitui uma maneira prática de verificar mudanças no número de propágulos em um período de tempo. Exemplos de densidades de inóculo de fungos fitopatogênicos detectados no solo são apresentados na Tabela 5.1.

Tabela 5.1. Exemplos de densidades máximas de inóculo de fungos fitopatogênicos detectados no solo em campo.

Patógeno	Hospedeiro	Densidade de propágulos	Referência
<i>Fusarium oxysporum</i> f.sp. <i>batatas</i>	batata-doce	50 u.f.c./g solo	Smith & Snyder (1971)
<i>Fusarium oxysporum</i> f.sp. <i>melonis</i>	melão	3.300 u.f.c./g solo	Wensley & McKeen (1963)
<i>Fusarium oxysporum</i> f.sp. <i>tracheiphilum</i>	caupi	361 u.f.c./g solo	Harris & Ferris (1991)
<i>Fusarium solani</i> f.sp. <i>glycines</i>	soja	650 u.f.c./g solo	Scherm <i>et al.</i> (1998)
<i>Fusarium solani</i> f.sp. <i>phaseoli</i>	feijão	1.420 u.f.c./g solo	McFadden <i>et al.</i> (1989)
<i>Macrophomina phaseolina</i>	<i>Euphorbia</i>	98,6 microesclerócios/g solo	Mihail (1989)
<i>Phytophthora palmivora</i>	mamão	262 u.f.c./g solo	Vawdrey (2001)
<i>Phytophthora parasitica</i>	tomate	48 u.f.c./g solo	Neher <i>et al.</i> (1993)
<i>Rhizoctonia solani</i>	soja	98,6 microesclerócios/g solo	Damicone <i>et al.</i> (1993)
<i>Sclerotinia minor</i>	alface	201 esclerócios/100 g solo	Subbarao <i>et al.</i> (1996)
<i>Sclerotinia sclerotiorum</i>	girassol	1,7 esclerócios/800 cm ³ solo	Holley & Nelson (1986)
<i>Sclerotium rolfsii</i>	cenoura	31 esclerócios/300 cm ³ solo	Punja (1986)
<i>Thielaviopsis basicola</i>	algodão	221 u.f.c./g solo	Holtz & Weinhold (1994)
<i>Thielaviopsis basicola</i>	fumo	913 u.f.c./g solo	Meyer & Shew (1991)
<i>Verticillium dahliae</i>	couve-flor	90 microesclerócios/g solo	Xiao & Subbarao (1998)

Eficiência do inóculo

A eficiência do inóculo é uma medida do sucesso do propágulo para incitar uma infecção. Em termos de população de propágulos, eficiência do inóculo é a porcentagem de propágulos que tem êxito em iniciar uma infecção. Tendo como base um propágulo individual, eficiência do inóculo é a probabilidade que um único propágulo teria para causar uma infecção. A forma do inóculo, seu estado nutricional, a distância do sítio de infecção e as condições ambientais afetam a eficiência do inóculo. Com o passar do tempo, a eficiência do inóculo de propágulos sujeitos à fungistase do solo pode ser aumentada, diminuída ou inalterada, dependendo das flutuações ambientais e dos níveis de nutrientes no solo. Contudo, essas mudanças na eficiência do inóculo não se manifestam até o hospedeiro estar presente (Benson, 1994).

Eficiência de inóculo tem sido estimada para vários fitopatógenos habitantes do solo, considerando diferentes métodos para análise do sucesso nas infecções. Métodos que avaliam infecções individuais podem permitir melhores estimativas da eficiência do inóculo, mas outros métodos que calculam êxito nas infecções pela correção da infecção múltipla de Gregory (1948), também possibilitam boas estimativas da eficiência do inóculo. Embora eficiência de inóculo seja definida como a proporção de propágulos que inicia uma infecção, uma melhor definição poderia se basear no número de sítios de infecção no hospedeiro disponíveis para infecção *versus* o número de infecções efetivas e a proporção de propágulos que participam na infecção (Benson, 1994). Embora a relação entre inóculo e desenvolvimento de doença seja um tema pacífico em epidemiologia de doenças da parte aérea de plantas, é motivo de grande controvérsia quando se trata de doenças radiculares, principalmente devido às diferentes interpretações dos conceitos relacionados ao inóculo (Ferraz, 1990).

Como exemplo de estimativas da eficiência do inóculo de patógenos radiculares, Bowers & Mitchell (1991) analisaram a relação entre densidade de oósporos de *Phytophthora capsici* e a mortalidade de plantas de pimentão. A eficiência do inóculo dos oósporos foi estimada através dos dados de porcentagem de mortalidade após transformação para infecção múltipla e cálculo por regressão ($y = a + b.x$) do número estimado de infecções como $\ln[1/(1 - y)]$, onde y é incidência de doença, em relação ao número de oósporos por grama de solo. Assim, a eficiência do inóculo foi estimada pela inclinação da linha de regressão (b) do número estimado de êxitos nas infecções por planta em relação ao número de oósporos por grama de solo. Para *P. capsici*, a eficiência de inóculo foi de 0,011, ou seja, foram necessários cerca de 91 oósporos por grama de solo para que ocorresse êxito na infecção. No patossistema *P. capsici*-pimentão, os oósporos germinam indiretamente para formar esporângios que liberam zoósporos que infectam os tecidos de planta. A baixa eficiência do inóculo para oósporos é normal, pois os oósporos não infectam o hospedeiro diretamente, mas

através de um processo indireto de múltiplas fases. De maneira similar, English & Mitchell (1988) calcularam a eficiência do inóculo de clamidosporos de *Phytophthora parasitica* var. *nicotianae* baseado no número observado de raízes de fumo infectadas e o número total de clamidosporos no volume de solo em uma sementeira. Em fumo, a eficiência do inóculo de *P. parasitica* var. *nicotianae* variou de 0,005 a 0,003 (200 a 333 clamidosporos/g de solo por infecção). Estimativas da eficiência do inóculo poderiam ter sido mais altas se um período mais longo de tempo permitisse às raízes encontrar maior quantidade de inóculo, uma vez que as mudas de fumo cresceram somente por duas semanas.

Nos dois exemplos anteriores, os êxitos nas infecções foram estimados com a correção para infecção múltipla baseado na contagem da mortalidade de plantas ou número de raízes infectadas. Quando esporos em vários estádios estão envolvidas no processo de infecção, a correção para infecção múltipla pode não ser adequada, resultando em estimativas frágeis da eficiência do inóculo. Analisando a eficiência do inóculo no patossistema *Fusarium oxysporum* f.sp. *tracheiphilum*-caupi, em que vários estádios do patógeno estão envolvidas no processo de infecção, Assunção (2002) obteve os melhores ajustes dos dados quando não efetuou a correção para múltipla infecção, verificando que a densidade de inóculo do patógeno necessária para induzir 50% de índice de doença variou conforme os isolados do patógeno e os tipos de solo, com os extremos de 0,1 e $24,6 \times 10^5$ u.f.c./g solo.

Como exemplo de estimativa de infecções individuais, Tomimatsu & Griffin (1982) cultivaram raízes de amendoim em solo infestado com microesclerócios de *Cylindrocladium crotalariae* e contaram o número de colônias que desenvolviam por unidade de comprimento da raiz. Em vez de usar o número de microesclerócios por grama para calcular a eficiência do inóculo, a porcentagem de microesclerócios que germinou em 1 mm da raiz de amendoim foi utilizada para estimar o número de microesclerócios que iniciava uma infecção. Nesse sentido, os autores calcularam uma eficiência de inóculo de 100% por microesclerócio com a cultivar VA-72-R. Quando o número de microesclerócios por grama de solo e as infecções observadas por metro de raiz foram usados nos cálculos em lugar do número estimado de microesclerócios germinando na zona de 1 mm próxima da raiz, a estimativa de eficiência do inóculo era 2,3 (0,4 microesclerócios/g de solo por infecção) na cultivar Florigiant. Estimativas de eficiência do inóculo para *C. crotalariae* baseadas em colônias que crescem de raízes de amendoim infectadas podem superestimar a eficiência comparada às estimativas baseadas em necrose de raiz. Os autores também calcularam a eficiência do inóculo com $\ln[l/(1 - y)]$, baseado em necrose de raiz como uma medida de infecção, cuja eficiência do inóculo foi 0,0085 (118 microesclerócios/g de solo por infecção) para VA-72-R. Portanto, aparentemente, as raízes de amendoim podem tolerar um grande número de infecções antes das células radiculares se tornarem necróticas.

A eficiência do inóculo baseada na probabilidade de ocorrer infecção com o inóculo a uma

certa distância radial do sítio de infecção foi avaliada por Gilligan & Simons (1987). Em lugar de avaliar o número de infecções, os autores utilizaram a presença ou ausência de infecção do hospedeiro, esperando que a probabilidade de infecção a uma determinada distância do sítio de infecção é expressa com tentativas crescentes. Experimentos com propágulos de *Rhizoctonia solani* em rabanete resultaram em estimativas da eficiência do inóculo de 0,65 (1,5 propágulos/g solo por infecção) para um propágulo na superfície de raiz até quase uma distância de 16 mm do sítio de infecção. Aumentando o número de propágulos em uma aglomeração de inóculo de *R. solani* para oito propágulos por aglomeração, houve um aumento na eficiência do inóculo para 1,0 (um propágulo/g solo por infecção) na superfície de raiz, e 0,13 (7,7 propágulos/g solo por infecção) a uma distância de 16 mm do sítio de infecção. Aparentemente, o inóculo acumulado de *R. solani* pode, de algum modo, aumentar a energia disponível para infecção dos tecidos do hospedeiro.

Potencial de inóculo

Potencial de inóculo tem sido sugerido como uma maneira de conceituar mudanças na energia de propágulos para causar doença. Ao destacar que o agente patogênico necessita de energia a ser fornecida pelo inóculo para que ocorra a invasão e a progressiva infecção dos tecidos do hospedeiro, Garrett (1956) cunhou um conceito clássico para potencial de inóculo, definindo-o como a “energia de crescimento de um agente patogênico disponível por unidade de área na superfície do órgão da planta a ser infectada”. Posteriormente, Garrett (1970) desenvolveu o conceito de potencial de inóculo, destacando que a “energia de crescimento é: (1) diretamente proporcional ao número de unidades infecciosas ou propágulos do agente patogênico em contato com a unidade de área de superfície do hospedeiro; (2) função do vigor das hifas do fungo, vigor esse que está dependente da quantidade de nutrientes que o fungo tem capacidade de extrair de um substrato e translocar até a zona apical; (3) resultante do efeito conjunto de fatores ambientais do solo, que podendo variar desde valores ótimos até completamente inibitórios da atividade patogênica, determinam a sua energia de crescimento”.

A importância da energia de crescimento para a compreensão dos fatores que determinam a dinâmica populacional de um agente patogênico no solo foi reconhecida por Mitchell (1979), que, entretanto, destacou o inconveniente de não poder ser quantificada diretamente, e introduziu um novo termo, designado “inóculo potencial absoluto”, que expressaria “a capacidade máxima de uma população de um agente patogênico infectar uma população de plantas altamente suscetíveis em condições ótimas de infecção”. Na análise desse conceito, Ferraz (1990) considerou que ao definir as condições em que a capacidade de infectar é máxima, implicitamente restringe o âmbito do conceito

à capacidade do inóculo causar infecção. Além disso, ao definir inóculo potencial em termos de uma população do agente patogênico no solo, estabelece que essa população é um fator passível de quantificação, que mede o risco a que uma cultura suscetível fica sujeita quando instalada num solo naturalmente infestado, desde que se recorra a testes biológicos em que se usem plantas altamente suscetíveis em condições ótimas de infecção.

Para efeito de análise quantitativa, Baker (1978) expressou potencial de inóculo em termos matemáticos como: $\log s = m (\log x + \log v + \log n + \log f)$, onde s é o número de infecções com sucesso, m é a inclinação da curva densidade de inóculo *versus* infecção, x é a densidade de inóculo, v é a virulência do patógeno, n é o estado nutricional do propágulo e f é o efeito das influências ambientais na eficiência da germinação e penetração. Críticas a essa proposição foram efetuadas por Benson (1994), ao considerar que existem várias limitações nos estudos envolvendo patógenos radiculares, pois mensurações absolutas do grau de virulência, estado nutricional e influências ambientais na germinação e penetração são difíceis, se não impossíveis, de serem determinadas.

Procurando contemplar várias abordagens envolvendo patógenos radiculares, Lockwood (1988) conceituou potencial de inóculo como: “a energia de crescimento do organismo patogênico que está disponível para a infecção na superfície do órgão do hospedeiro, resultante de quatro componentes: (1) densidade de inóculo ou número de propágulos; (2) energia exógena e endógena dos propágulos por unidade; (3) virulência dos propágulos; (4) fatores ambientais, bióticos e abióticos, determinantes da atividade do inóculo”.

Segundo Benson (1994), potencial de inóculo não pode ser avaliado em termos absolutos, pois na maioria das vezes estaremos mensurando a eficiência do inóculo. O potencial de inóculo pode ser útil para conceitualizar idéias sobre o comportamento do inóculo no solo antes do desenvolvimento da doença. Diferenças no desenvolvimento da doença para um patógeno específico podem ser expressas como mudanças no potencial de inóculo e, em lugar de mensurar quantitativamente o potencial de inóculo, poderia se pensar em termos do relativo aumento ou redução do potencial de inóculo para explicar o desenvolvimento da doença. Eficiência do inóculo é a forma de ação do potencial de inóculo e varia com o estado nutricional do propágulo, o ambiente, o hospedeiro e fatores genéticos como agressividade do patógeno.

Segundo Hornby (1998), potencial de inóculo é um conceito filosófico que tem dominado os estudos sobre patógenos radiculares desde a metade do século XX e, embora seja questionado devido à impossibilidade de quantificar a energia no sistema, o mesmo pode incorporar aspectos do inóculo ainda pouco entendidos até que conceitos baseados em termos quantitativos sejam desenvolvidos.

Fungistase do solo

O entendimento do conceito de fungistase do solo é crítico para a compreensão da sobrevivência e ecologia de fitopatógenos habitantes do solo e da epidemiologia de doenças radiculares (Benson, 1994). Fungistase do solo foi inicialmente descrita por Dobbs & Hinson (1953) como um fenômeno no qual propágulos viáveis de fungos sem a influência da dormência endógena ou constitutiva não germinam no solo em condições de temperatura e umidade favoráveis, ou o crescimento das hifas fúngicas é retardado ou paralisado. Segundo Bruehl (1987), fungistase refere-se às propriedades de natureza biótica e/ou abiótica de solos naturais que inibem a germinação de propágulos germináveis dentro ou em contato com o solo. Reação a fungistase, ou falha para germinar dentro ou sobre o solo na ausência de açúcares, aminoácidos ou outros estimulantes liberados pelo hospedeiro potencial (sementes, raízes, etc.), é um atributo essencial de propágulos de muitos fungos habitantes do solo. Sob condições desfavoráveis, os fungos apresentam maneiras para restringir a germinação de propágulos, tendo em vista que são heterotróficos e a germinação na ausência de alimento potencial poderia levar à morte. Em combinação com substâncias inibitórias, a fungistase propicia um mecanismo biológico que assegura o sucesso da infecção de propágulos de fitopatógenos habitantes do solo. Considerando que bactérias também eram sensíveis a uma “stase” do solo, Ho & Ko (1982) sugeriram o termo “microbiostase”. Embora o termo “fungistase do solo” não acomode todos os microrganismos afetados pelo fenômeno, é plenamente aceito e utilizado na literatura atual.

As fases que envolvem o processo de fungistase ocorrem em seqüência, constituindo de indução, manutenção e liberação. A indução da fungistase tem sido atribuída à dependência de energia, ação de bactérias e outros microrganismos, deficiência em ferro e outros nutrientes, bem como substâncias inibitórias ou fungistáticas (Bruehl, 1987). A teoria da dependência de energia, desenvolvida por Lockwood (1964, 1977, 1984), foi baseada em parte no reconhecimento de dois tipos de propágulos fúngicos: (a) fungos dependentes de carbono, como conídios de *Thielaviopsis basicola*, que requerem uma fonte exógena de nutrientes para germinar e (b) fungos não dependentes de carbono, como *Verticillium albo-atrum* e *Cochliobolus sativus*, que não requerem uma fonte exógena de nutrientes para germinação de conídios. Segundo esta teoria, os esporos de muitos fungos são dependentes de energia para viver, mas em contato com solos naturais, os nutrientes são rapidamente perdidos dos esporos, ocorrendo uma forma de fungistase induzida. Muitos esporos germinam em solução de sais balanceada não contendo compostos orgânicos, mas após exposição ao solo, eles rapidamente tornam-se dependentes de energia, permanecendo dormentes até que exsudatos em quantidades adequadas superem a dormência induzida.

Substâncias inorgânicas voláteis, emitidas de solos úmidos, apresentam atividade fungistática,

principalmente em solos alcalinos, tanto esterilizados quanto naturais. Essa atividade pode estar associada à elevação do pH, que libera inibidores voláteis do solo (Bruehl, 1987). Estudos realizados por Ralph Baker e colaboradores, na Universidade do Estado do Colorado (USA), levaram à caracterização de um fator fungistático volátil a partir de solos alcalinos. As propriedades do fator fungistático incluíam: volatilidade à temperatura ambiente, extraível com água do solo, emissão por longos períodos, absorção por carvão ativado, decréscimo de atividade com a profundidade do solo, aumento de concentração do fator com o incremento da alcalinidade e produção de inibidor por microrganismos do solo, mas anulação do efeito com nutrientes. O fator fungistático foi também produzido abioticamente pela calagem de solo alcalino, enquanto solos ácidos não produziram fatores inibitórios voláteis (Benson, 1994).

A amônia é um dos voláteis responsáveis pelo efeito fungistático no solo. Entretanto, amônia não é inibitória a todos os fungos, notadamente a *Fusarium solani* f.sp. *phaseoli*, pois nas concentrações de 1 a 100 mg/g estimula o alongamento do tubo germinativo do conídio. Outros compostos voláteis, com a exceção do etileno, podem também estar envolvidos na fungistase do solo (Benson, 1994).

Propágulos de patógenos radiculares sobrevivendo no solo são normalmente incapazes de germinar e desenvolver até que o fator fungistático do solo seja superado. A liberação da fungistase ocorre se os propágulos são expostos a exsudatos (radiculares ou de sementes) em quantidade, distância e tempo suficientes, o que vai determinar o estabelecimento ou não da relação parasítica. Um dos exemplos clássicos é a liberação da fungistase de propágulos de *Pythium* por exsudatos de sementes de vários hospedeiros (Bruehl, 1987). Além disso, estudos têm mostrado que ocorre a liberação da fungistase quando bactérias são removidas da suspensão do solo, bem como com a adição de substâncias antibióticas. Estudando o efeito da fungistase sobre conídios de *Bipolaris victoriae*, Epstein & Lockwood (1984) concluíram que a fungistase do solo era de origem microbiana e que a ação fungistática era diminuída pela redução do número de bactérias no solo. Pigmentos fluorescentes solúveis em água produzidos por *Pseudomonas fluorescens* apresentam atividade fungistática, tendo em vista que a fungistase é superada pela adição de ferro solúvel, anulando a força de quelação do pigmento. Essa fungistase é atribuída à deficiência em ferro causada pelo pigmento solúvel, o que não pode ser confundida com fungistase geral, que é relacionada a açúcares e aminoácidos. O ferro pode ter uma função determinante na distribuição de vários fungos e isto pode estabelecer a significância dos sideróforos bacterianos na rizosfera. Vários estudos têm demonstrado que clamidosporos de *F. oxysporum* são sujeitos à fungistase induzida por deficiência de ferro, enquanto clamidosporos de *F. solani* não são afetados, o que poderia estar associado ao maior tamanho dos clamidosporos deste último e, conseqüentemente, o maior conteúdo de ferro (Bruehl, 1987).

A fungistase ocorre com maior intensidade em solos com alta atividade microbiana, em

horizontes superficiais que no subsolo e na ausência ou deficiência de nutrientes. O tamanho do esporo também afeta a fungistase, tendo em vista que esporos menores necessitam de maior quantidade de nutrientes exógenos para germinar, o que determina uma maior sensibilidade à fungistase (Bruehl, 1987). Nesse sentido, a fungistase serve como um mecanismo pelo qual o inóculo de fitopatógenos habitantes do solo é capaz de sobreviver no solo na ausência de um hospedeiro, até que as condições tornem-se favoráveis para a infecção do hospedeiro quando presente (Benson, 1994).

A existência e a importância da fungistase são inquestionáveis, embora existam problemas na caracterização dos mecanismos responsáveis por esse processo. A fungistase é causada por um complexo de inibidores e estimulantes no solo, motivo pelo qual a investigação desses fatores separadamente leva a falhas para caracterizar adequadamente o fenômeno. Mudanças na concentração de inibidores ou estimulantes afetam o balanço fungistático no solo e resultam na indução, manutenção ou liberação da fungistase.

Formas de inóculo e sobrevivência no solo

Patógenos radiculares existem no solo em formas específicas relacionadas às características de desenvolvimento de cada patógeno. O inóculo pode ser constituído de células unicelulares com poucos micrômetros de tamanho, para bactérias habitantes do solo, variando até estruturas multicelulares de aproximadamente 10 mm, para fungos formadores de esclerócios. O entendimento da natureza e tipo do inóculo que sobrevive no solo e sua habilidade para iniciar infecções primárias são indispensáveis para o desenvolvimento de estratégias de manejo de doenças radiculares.

As estruturas de resistência constituem os propágulos básicos para infecção dos hospedeiros por muitos patógenos do sistema radicular, embora outras estruturas também possam atuar como inóculo. O conhecimento do tipo de estrutura determina a forma de sobrevivência do patógeno, a técnica mais apropriada para efetuar a amostragem e a quantificação do inóculo, bem como as medidas a serem adotadas visando o controle (Benson, 1994).

Os fungos causadores de doenças radiculares sobrevivem no solo principalmente através de estruturas de resistência, em que se destacam: (a) os oósporos, estruturas com parede celular bastante espessa capazes de sobreviver a altas e baixas temperaturas e a condições de baixa umidade. Em geral os oósporos passam por um período de dormência antes da germinação, permanecendo no solo por períodos de tempo relativamente prolongados, antes do início de novas infecções; (b) os esclerócios, agregados compactos de hifas somáticas formando massas, em geral arredondadas, que em muitos casos apresentam tamanhos diminutos, sendo então denominados microesclerócios. A longevidade dessas estruturas no solo varia em função do patógeno e do ambiente ao qual ele está

exposto, no entanto, condições de alta umidade reduzem a longevidade dos esclerócios de vários meses para algumas semanas; (c) os clamidosporos, constituídos de uma única célula com um citoplasma condensado, decorrente do acúmulo de reservas nutritivas, e formados nas hifas de maneira intercalar ou terminal, ocasionalmente tendo origem em conídios ou ascósporos. Além dessas estruturas, existem casos em que outras formas de inóculo como micélios, conídios, zoósporos, ascósporos, esponrangiosporos, esporângios e rizomorfias, podem constituir-se em uma forma de sobrevivência de relativa duração nos solos (Amorim, 1995).

Em contraste com a sobrevivência passiva representada pelas estruturas especializadas de resistência, muitos fungos causadores de doenças radiculares podem sobreviver na ausência de seu hospedeiro com um metabolismo ativo. A sobrevivência pode se dar com a colonização de restos de cultura, pela decomposição da matéria orgânica e utilização de nutrientes da solução do solo. Além disso, as sementes de plantas cultivadas podem abrigar patógenos no seu interior ou carregá-los em sua superfície, contribuindo para a sua sobrevivência. A permanência de patógenos em sementes representa uma importante via de sobrevivência, não apenas para fungos, mas também para bactérias, nematóides e vírus (Amorim, 1995).

As bactérias fitopatogênicas possuem seus próprios mecanismos de sobrevivência, seja em associação com o hospedeiro ou não. Com exceção de *Streptomyces*, que forma endosporo, os demais gêneros causadores de importantes doenças radiculares, tais como *Agrobacterium*, *Pectobacterium* e *Ralstonia*, não formam quaisquer estruturas de repouso ou resistência, embora possuam comprovada capacidade de sobrevivência no solo. As formas de sobrevivência dessas bactérias fitopatogênicas incluem: (a) em órgãos vegetais infectados, locais onde as bactérias mais eficientemente sobrevivem, como também a principal fonte de inóculo, no entanto, a sobrevivência em órgãos vegetais infectados parece ter grande dependência das condições climáticas; (b) nos solos, como exemplo *R. solanacearum*, agente etiológico da murcha bacteriana das solanáceas e de mais de uma centena de espécies botânicas, sendo mais eficiente a sobrevivência em solos úmidos, mas não encharcados; (c) em sementes, local ideal para sobrevivência de bactérias fitopatogênicas, e que constituem importantes meios de disseminação desses patógenos; (d) como populações residentes, ou seja, as bactérias fitopatogênicas são capazes de uma fase residente ou epifítica de crescimento sobre o hospedeiro saudável, podendo se multiplicar na superfície de plantas saudáveis sem infectá-las, constituindo-se em potencial fonte de inóculo na ausência da doença; (e) em hipobiose, fase em que, por seus próprios mecanismos, as bactérias conseguem sobreviver por longos períodos, sendo as células bacterianas em hipobiose bastante diferentes em estrutura e metabolismo de células normais. Populações residentes de fitobactérias têm sido encontradas no rizoplano, no filoplano e na superfície de sementes, na superfície de ervas daninhas e de plantas não-hospedeiras, bem como na rizosfera de

plantas cultivadas e de certas ervas daninhas, principalmente em regiões tropicais onde o crescimento das plantas é freqüentemente contínuo e a vegetação diversificada (Romeiro, 1995).

A sobrevivência de nematóides, na ausência do hospedeiro, é garantida em determinadas fases do ciclo de vida destes organismos. A sobrevivência de espécies do gênero *Meloidogyne* é garantida pelos ovos que podem apresentar dormência, caso as condições sejam desfavoráveis. Já para espécies dos gêneros *Heterodera* e *Globodera*, é o próprio corpo das fêmeas repleto de ovos que, encistado, representa a principal estrutura de resistência (Amorim, 1995). Os fitonematóides têm se adaptado e são capazes de sobreviver à variação extrema de estresses ambiental/físico. Dentre as estratégias de sobrevivência dos fitonematóides, destaca-se a dormência, que inclui quiescência e diapausa. Essas são as mais simples estratégias, e também as mais estudadas, que envolvem uma resposta imediata a um particular estresse ambiental resultando em metabolismo reduzido (“envelhecimento reduzido” = quiescência) e o qual pode, se o estresse persistir (ou aumentar), conduzir a um metabolismo não mensurável (“suspensão animada” = criptobiose ou anabiose). Estas alterações podem ser incitadas por certas condições ambientais adversas como desidratação (anidrobiose), resfriamento (criobiose), falta de oxigênio (anoxibiose) e choque osmótico (osmobiose) e são reversíveis uma vez o estresse removido.

A quiescência em nematóides é normalmente uma resposta facultativa ocorrendo apenas quando o estresse está presente, mas pode ser uma parte obrigatória do ciclo de vida do nematóide e também pode conduzir a criptobiose. A diapausa envolve a suspensão do desenvolvimento por fatores ambientais ou endógenos e difere da quiescência, em que eles são temporariamente irreversíveis e requerem outros ativadores para quebrar a dormência, mesmo quando todos os fatores ambientais são favoráveis. Diapausa pode também incluir tolerância de formação do juvenil, uma estratégia comum a muitos nematóides de vida livre rabiditóide e possivelmente alguns nematóides parasitos de plantas os quais têm sido normalmente considerados como diapausa facultativa. Não é sempre fácil classificar os estádios de sobrevivência do nematóide como sendo em um mesmo estágio ou outro (Womwersley *et al.*, 1998).

Na Tabela 5.2 são apresentados exemplos de formas de inóculo e as estruturas e/ou processos responsáveis pela sobrevivência de patógenos radiculares em solos tropicais.

Tabela 5.2. Formas de inóculo produzidas por patógenos radiculares e estruturas de resistência no solo (Stover, 1959; Bruehl, 1987; Singleton *et al.*, 1992).

Patógeno	Forma de inóculo	Estrutura e/ou mecanismo de resistência
Fungos		
<i>Armillaria</i>	micélio, basidiósporo, rizomorfa	rizomorfa
<i>Fusarium oxysporum</i>	micélio, microconídio, macroconídio, clamidosporo	clamidosporo
<i>Fusarium solani</i>	micélio, microconídio, macroconídio, clamidosporo, esclerócio	esclerócio clamidosporo
<i>Macrophomina</i>	micélio, picnídio, conídio, microesclerócio	picnídio, microesclerócio
<i>Lasiodiplodia</i>	micélio, picnídio, conídio, esclerócio	picnídio, esclerócio
<i>Phytophthora</i>	micélio, esporângio, zoósporo, clamidosporo, oósporo	clamidosporo, oósporo
<i>Pyrenochaeta</i>	micélio, picnídio, conídio, microesclerócio	picnídio, microesclerócio
<i>Rhizoctonia</i>	micélio, esclerócio	esclerócio
<i>Sclerotinia</i>	micélio, ascósporo, esclerócio	esclerócio
<i>Sclerotium</i>	micélio, esclerócio	esclerócio
<i>Thielaviopsis</i>	micélio, conídio, clamidosporo	clamidosporo
<i>Verticillium</i>	micélio, conídio, esclerócio	esclerócio
Bactérias		
<i>Agrobacterium</i>	célula	hipobiose (célula)
<i>Pectobacterium</i>	célula	hipobiose (célula)
<i>Ralstonia</i>	célula	hipobiose (célula)
<i>Streptomyces</i>	célula, endosporo	endosporo
Nematóides		
<i>Ditylenchus dipsaci</i>	juvenis, adultos, juvenis de 3º. e 4º. estágio	anidrobiose (juvenis)
<i>Globodera</i>	juvenis, adultos, ovos, cistos	cistos
<i>Heterodera</i>	juvenis, adultos, ovos em massa	criptobiose (ovos em massa)
<i>Meloidogyne</i>	juvenis, adultos, ovos em massa	criptobiose (ovos em massa)

Tipos de inóculo

O aumento da população de um agente patogênico está intimamente relacionado a sua capacidade de reprodução, à forma e natureza dos propágulos e ao modo de disseminação das unidades infecciosas. Para alguns microrganismos patogênicos, a reprodução ocorre uma única vez durante o período em que o seu hospedeiro está na área, enquanto para outros se reproduzem múltiplas vezes ao longo desse período cultural. Se a reprodução ocorre uma única vez, cada propágulo participa somente em um único ciclo de patogênese ao longo do período em que o hospedeiro se desenvolve. Cada ciclo é equivalente a uma geração do agente patogênico que compreende a disseminação dos propágulos, sua deposição e germinação na superfície do hospedeiro, penetração e estabelecimento do agente patogênico nos tecidos e, finalmente, a produção de novos propágulos (Ferraz, 1990).

Muitos fitopatógenos habitantes do solo causam doenças radiculares que são monocíclicas, ou seja, concluem parcial ou completamente no máximo um ciclo de patogênese por período de cultivo da planta hospedeira, desenvolvendo infecções resultantes de inóculo primário. Outros patógenos, como *Aphanomyces* spp., *Phytophthora* spp., *R. solani* e *Sclerotium rolfsii*, podem induzir doenças policíclicas, ou seja, o inóculo secundário produzido durante o desenvolvimento da doença resulta em infecções adicionais ou novas infecções em outro hospedeiro (Benson, 1994).

Inóculo primário

A forma de inóculo existente no solo que inicia a infecção de tecidos do hospedeiro direta ou indiretamente é chamada inóculo primário. A formação do inóculo primário pode acontecer em tecidos do hospedeiro durante a patogênese ou como resultado de colonização saprofítica de tecidos mortos do hospedeiro. Microesclerócios de *Verticillium dahliae* são um exemplo de inóculo primário formado saprofiticamente em tecidos do hospedeiro após a patogênese. Em outros casos, o inóculo primário pode ser formado como resultado da conversão de propágulos no solo. Macroconídios de *F. solani*, formados em esporodóquios sobre os tecidos do hospedeiro, são convertidos a clamidosporos quando introduzidos no solo. O inóculo primário está sujeito a várias adversidades durante a fase de sobrevivência. Os fatores ambientais podem influenciar o estado nutricional do inóculo primário durante a sobrevivência e, conseqüentemente, afetar o potencial e a eficiência do inóculo (Benson, 1994).

Esclerócios e microesclerócios são dois outros exemplos de inóculo primário que persistem por longos períodos no solo. Esclerócios de *Sclerotium* spp. e *Sclerotinia* spp. desenvolvem-se de hifas na superfície externa de tecidos de plantas infectados. Determinado cultivo pode introduzir esclerócios no solo e quando os resíduos culturais se decompõem, os esclerócios sobrevivem como inóculo primário.

Esclerócios podem ser organizados em tecidos distintos como casca e medula ou formar uma massa compacta de hifas emaranhadas, como são os casos de *S. rolfsii* e *R. solani*, respectivamente. Compostos voláteis produzidos de restos culturais em decomposição podem estimular os esclerócios e microesclerócios para germinar e infectar tecidos hospedeiros (Punja, 1985).

Vários tipos de germinação de esclerócios têm sido reportados, incluindo miceliogênica, esporogênica, carpogênica e eruptiva (Figura 5.1) (Bruehl, 1987). Germinações miceliogênica e eruptiva são as mais comuns para patógenos como *C. crotalariae*, *R. solani*, *S. rolfsii* e *V. dahliae*. A germinação esporogênica é típica de *Botrytis* spp., onde conidióforos são formados diretamente na superfície do esclerócio. Apotécios são produzidos a partir de esclerócios de *Sclerotinia sclerotiorum* sob certas condições ambientais durante a germinação carpogênica. Nos últimos dois casos, o inóculo primário produz conídios e ascósporos, que normalmente infectam partes de plantas acima do solo, após os esporos serem disseminados por respingos de chuva e/ou vento.

Esclerócios de *S. rolfsii* normalmente germinam eruptivamente no solo para formar uma massa de hifas que cresce próximo ao sítio de infecção (Punja, 1985). Esse processo aumenta a distância da qual o esclerócio pode se manter da rizosfera e ainda infectar o hospedeiro. A germinação eruptiva aumenta a probabilidade do patógeno obter energia para infecção do hospedeiro, mas não propicia meios de sobrevivência se o micélio falhar na infecção.

Microesclerócios são formas efetivas de inóculo primário para fitopatógenos habitantes do solo como *Macrophomina* sp., *Cylindrocladium* sp. e *Verticillium* sp. Normalmente, microesclerócios são formados em tecidos corticais do hospedeiro pelo desenvolvimento saprofítico seguindo a atividade parasítica do patógeno. Portanto, microesclerócios ficam envolvidos no tecido hospedeiro até a decomposição do tecido da planta ou após a colheita. Somente germinação miceliogênica tem sido reportada para microesclerócios, que podem germinar repetidamente, como no caso de *Verticillium* sp., se o hospedeiro apropriado não está presente, promovendo a efetividade do inóculo primário.

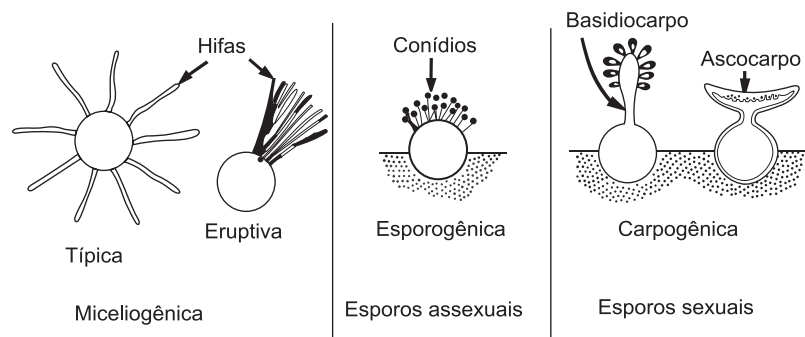


Figura 5.1. Tipos de germinação de esclerócios (Bruehl, 1987).

O inóculo primário de bactérias inclui células simples e aglomerado de células no solo, em restos culturais ou raízes de plantas suscetíveis ou imunes, como ervas daninhas. Como as bactérias são organismos unicelulares, a infecção do tecido hospedeiro ocorre diretamente a partir do inóculo residente no solo por ferimentos, tais como ponto de emergência e raízes laterais.

Inóculo secundário

Em doenças radiculares, o inóculo secundário pode ser produzido dentro ou sobre as plantas infectadas. O inóculo secundário pode induzir infecções adicionais durante o ciclo da cultura e resultar num aumento da doença. Para culturas perenes, como árvores, não é difícil visualizar a importância do inóculo secundário em infecções secundárias do sistema radicular. Em alguns casos, o inóculo secundário pode também exercer uma função em epidemias de culturas anuais. A importância do inóculo secundário na epidemiologia de doenças radiculares causadas por *Phytophthora* foi destacada por Erwin & Ribeiro (1996), uma vez que o aumento do inóculo desse patógeno é causado por uma rápida produção de esporângios e zoósporos nos tecidos do hospedeiro infectados sob condições ambientais favoráveis, em que se destaca a presença de água livre. Analisando a ecologia de *Phytophthora parasitica* na rizosfera de plantas cítricas, Lutz & Menge (1991) verificaram que a população do patógeno aumentou de 17 propágulos/grama de solo antes da irrigação por sulco para 70 propágulos/grama de solo aos dois dias após a irrigação, comprovando a importância do inóculo secundário. O aumento do número de propágulos foi resultante da formação de esporângios e zoósporos a partir de clamidosporos germinados que persistiram no solo. Quanto mais raízes são infectadas, mais esporângios são formados, que infectam novas raízes. A importância do inóculo secundário na epidemiologia da canela preta do fumo, causada por *P. parasitica* var. *nicotianae*, foi demonstrada por Campbell & Powell (1980), pois esporângios e/ou zoósporos formados nas raízes de fumo, como resultado da infecção pelo inóculo primário, foram disseminados por irrigação ou chuva nos sulcos, resultando em novas infecções em plantas previamente não infectadas.

Quantificação do inóculo no solo

A detecção e/ou quantificação do inóculo de patógenos radiculares em amostras de solo representa um grande desafio para a realização de pesquisas envolvendo fitopatógenos habitantes do solo (Miller, 1996; Hornby, 1998; Davet & Rouxel, 2000). Em parte, a dificuldade em se trabalhar com patógenos radiculares deve-se ao seu habitat, o solo (Rush *et al.*, 1992), além da utilização de metodologias inadequadas que fornecem estimativas pouco confiáveis sobre a quantidade e viabilidade

do inóculo presente nas amostras (Miller, 1996). Frequentemente, grande parte dos custos e do tempo gasto em pesquisas com patógenos radiculares é utilizada para analisar o inóculo do solo, motivo pelo qual, o emprego adequado de técnicas e a melhoria nos métodos de quantificação podem reduzir os gastos e aumentar a precisão dos ensaios (Benson, 1994).

Métodos de quantificação do inóculo no solo

Apesar das dificuldades encontradas, várias pesquisas vêm contribuindo para o desenvolvimento de métodos ou procedimentos de detecção e quantificação do inóculo de fitopatógenos habitantes do solo. Em todos os casos, o processo de quantificação baseia-se na forma pela qual o inóculo do patógeno se apresenta no solo, podendo, de maneira geral, esse inóculo ser quantificado por contagem direta, análises de solo, bioensaios, análises químicas, análises sorológicas e técnicas baseadas em ácidos nucléicos (Benson, 1994). Como existem excelentes publicações sobre métodos de detecção, isolamento e quantificação do inóculo de patógenos radiculares (Johnson & Curl, 1972; Singleton *et al.*, 1992; Dhingra & Sinclair, 1995; Davet & Rouxel, 2000), esse aspecto não será abordado com detalhes, sendo efetuada apenas uma breve discussão.

A técnica da contagem direta é utilizada para patógenos com propágulos macroscópicos, como *S. rolfsii* e *Sclerotinia sclerotiorum*, que podem ser analisados pela contagem direta de seus esclerócios no solo. No entanto, a simples contagem dos propágulos não evidencia a viabilidade dos mesmos, sendo necessária a adoção de procedimentos adicionais como a avaliação da porcentagem de esclerócios germinados após a transferência destes para uma mistura umedecida de turfa e solo.

A contagem direta também é utilizada para muitos fitonematóides. Os métodos podem ser divididos entre aqueles realizados para separar ou extrair o nematóide do solo e aqueles executados para extrair os nematóides de raízes de plantas. Cerca de dois ou três procedimentos de extração são requeridos para uma determinada amostra de solo ou planta que contenha espécies divergentes como *Meloidogyne*, *Heterodera* e *Pratylenchus*. Extração de ovos para muitas espécies e tão importante quanto de juvenis e adultos (Barker, 1985).

A diluição em série de amostras de solo, com posterior plaqueamento de alíquotas dessas diluições em meios de cultura específicos ou não, é um dos métodos mais usados para detecção e quantificação de microrganismos habitantes do solo, tais como fungos e bactérias. Esta técnica apresenta inúmeras variações, no entanto, aplica-se bem a microrganismos que apresentam maior facilidade para se multiplicar, pois necessita de um elevado número de propágulos para a detecção destes nas alíquotas de solo (Dhingra & Sinclair, 1995).

Numerosos meios semi-seletivos e seletivos também têm sido desenvolvidos para quantificação

de fitopatógenos habitantes do solo (Davet & Rouxel, 2000; Singleton *et al.*, 1992). Esses meios apresentam componentes que favorecem o desenvolvimento de um fitopatógeno específico e inibem o crescimento de outros microorganismos que contaminariam as colônias do fitopatógeno alvo. Mesmo com a utilização de meios semi-seletivos ou seletivos na quantificação de fitopatógenos específicos, freqüentemente, torna-se necessário o pré-tratamento das amostras de solo para eliminar as frações que não contêm propágulos do patógeno. O procedimento mais comum é o peneiramento de solo com uma série de peneiras, que separam as frações das amostras de solo de acordo com o tamanho das mesmas. Os resíduos coletados em peneiras que correspondem ao tamanho de propágulos do patógeno são então plaqueados em meio seletivo para isolamento. O peneiramento de amostras é utilizado para patógenos como *Phytophthora* spp., que ocorrem em baixas densidades de inóculo no solo, enquanto para patógenos que ocorrem em densidades mais altas, como *Fusarium* spp., a diluição em série do solo é mais efetiva (Benson, 1994).

Além do peneiramento de amostras, a utilização de iscas e equipamentos especializados na amostragem pode ser empregada para patógenos que têm baixa densidade de inóculo no solo. O uso de iscas regularmente requer a incubação de uma isca satisfatória, como um segmento de talo ou tecido de folha, em uma amostra de solo por um determinado período de tempo. Transcorrido o período, os fragmentos do tecido da isca são então transferidos para meios de cultura semi-seletivos ou seletivos, os quais confirmam ou verificam a presença do patógeno. Patógenos com habilidade de competição saprofítica alta podem ser quantificados desta maneira. No caso de patógenos zoospóricos como *Aphanomyces* spp. e *Phytophthora* spp., as amostras de solo são encharcadas com água e as iscas de tecido suscetível são colocadas sobre a amostra do solo para colonização por zoósporos produzidos pelo inóculo presente na amostra (Benson, 1994).

O método do bioensaio envolve o cultivo de plantas em solo presumivelmente infestado pelo patógeno e posterior avaliação da incidência da doença nas plantas, sendo particularmente indicado para microrganismos biotróficos que não podem ser cultivados em meio de cultura, para aqueles em que meios semi-seletivos e seletivos não estão disponíveis, bem como para os que ocorrem em baixas densidades (Miller, 1996). Bioensaios são mais usados para gerar índices de infecção que descrevem o efeito integrado do hospedeiro, do patógeno e das condições do bioensaio, sendo que análises estatísticas podem ser aplicadas para ajustar os dados de infecção de plantas propiciando estimativas quantitativas da densidade de inóculo (Hornby, 1998).

A atividade microbiana no solo associada com a supressividade a patógenos e/ou doenças radiculares tem sido detectada por métodos como a hidrólise da fluoresceína diacetato (Ghini *et al.*, 1998), embora análises químicas específicas não sejam usadas para quantificar patógenos radiculares individuais.

A presença de certos fungos pode ser detectada no solo com soros específicos, que com a ajuda de um revelador, permitem obter uma resposta rápida com placas de microtitulação pelas técnicas sorológicas DAS-ELISA ou ELISA indireto (Davet & Rouxel, 2000).

Outro método de detecção do inóculo de fitopatógenos habitantes do solo é o resultado da aplicação de técnicas de biologia molecular como o uso de sondas de DNA que hibridizam com o DNA do patógeno alvo. Fragmentos de micélio, após extração dos ácidos nucléicos e amplificação enzimática dirigida (PCR), são suficientes para a identificação do patógeno (Davet & Rouxel, 2000).

Limitações atuais e perspectivas dos métodos de quantificação

Métodos convencionais de isolamento e/ou quantificação são invariavelmente lentos e freqüentemente imprecisos. A técnica de contagem direta de propágulos no solo é muito trabalhosa, motivo pelo qual deve ser empregada apenas quando as estruturas podem ser contadas macroscopicamente. As limitações do plaqueamento do solo e material vegetal sobre ágar são bem conhecidas. Meios seletivos ajudam, mas podem provocar alterações nas propriedades fisiológicas dos organismos e geralmente não detectam propágulos dormentes, ou não distinguem entre isolados virulentos e avirulentos. Bioensaios pela infecção de mudas superam algumas dessas dificuldades, no entanto, consomem mais tempo e necessitam de espaço físico considerável para o crescimento das plantas hospedeiras, além das estimativas de densidade de inóculo serem mais informativas quando os propágulos são relativamente uniformes, em contraste com situações onde o inóculo varia muito de tamanho nos resíduos da planta infectada (Hornby, 1998). Outro aspecto a considerar é a diferença nas condições ambientais entre laboratórios que afetam o crescimento do hospedeiro e a eficiência do inóculo, podendo levar a estimativas diferentes de densidades de inóculo para a mesma amostra de solo em diferentes laboratórios (Benson, 1994).

Apesar da promessa de eficiência, as técnicas baseadas em sorologia e biologia molecular nem sempre são eficazes na detecção de fitopatógenos habitantes do solo. A sorologia não detecta diferença entre micélio vivo ou morto e os riscos de reação cruzada não devem ser negligenciados. A biologia molecular requer um equipamento oneroso e geralmente exige instalações adaptadas à manipulação de isótopos radioativos, bem como raramente fornece resultados quantitativos. Ainda, as sondas disponíveis não permitem distinguir as variantes ou *formae specialis* de uma espécie, precisão indispensável para o diagnóstico de certas doenças, como por exemplo, as fusarioses. Além disso, o material vivo é indispensável para a utilização das técnicas mais sofisticadas. Para a preparação dos soros utilizados nos teste de ELISA e as sondas destinadas à biologia molecular, é necessário obter uma cultura pura do patógeno, assim como para analisar a viabilidade de um método de diagnóstico

é indispensável compreender a variabilidade da espécie, sendo necessários muitos isolados de um patógeno (Davet & Rouxel, 2000).

Avanços na compreensão das doenças radiculares dependem da quantificação do inóculo no solo. Métodos tradicionais que envolvem meios seletivos e semi-seletivos, assim como bioensaios, continuarão sendo importantes no futuro, mas o desenvolvimento de técnicas sorológico e molecular para quantificar o inóculo pode melhorar a precisão das estimativas e ao mesmo tempo reduzir o custo da amostragem. Para todos os métodos, o custo e os padrões rigorosos de amostragem são requeridos e todos os métodos necessitam de uma avaliação cuidadosa para estabelecer a relevância dos resultados para o campo e os limiares dos níveis de inóculo.

Influências sobre o inóculo

No ambiente do solo, o inóculo pode ser estimulado a germinar e infectar o tecido do hospedeiro de zonas de influência próximas às raízes e às sementes germinando. O termo “rizosfera” refere-se à zona do solo em torno da raiz que influencia a microbiota. Outra importante zona de influência sobre inóculo de fitopatógenos habitantes do solo é a área próxima à semente germinando, denominada “espermosfera”.

Na rizosfera, a população microbiana e as relações são diferentes de solos não rizosféricos. A grande atividade microbiana, incluindo dos fitopatógenos, é devida aos efeitos estimulantes de nutrientes exsudados na rizosfera. Muitos patógenos dependem de nutrientes da rizosfera para obterem a energia necessária à germinação e infecção das raízes do hospedeiro. As características de solos rizosféricos e não rizosféricos, bem como a natureza e a composição dos exsudatos radiculares são abordadas em capítulos anteriores deste livro.

Exsudatos podem influenciar a germinação de esporos, o crescimento micelial, a quimiotaxia de zoósporos e outros processos patogênicos envolvidos no reconhecimento inicial e infecção de tecidos do hospedeiro. Padrões de exsudação são hospedeiro-específicos e, algumas vezes, cultivar-específicos, podendo ser alterados por mudanças no ambiente e outros fatores físicos que afetam o crescimento do hospedeiro. Alterações nos padrões de exsudação podem influenciar a germinação de esporos e a infecção na rizosfera.

Germinação de propágulos na rizosfera, como resultado de nutrientes que superam a fungistase do solo, é apenas um passo na infecção do tecido hospedeiro. Os nutrientes que favorecem a germinação podem não ter o mesmo efeito na penetração e na colonização dos tecidos. O efeito de nutrientes sobre a patogênese na rizosfera pode ser analisado sob diferentes pontos de vista. Carbono e nitrogênio são requeridos para germinação de esporos, mas efeitos indiretos envolvendo

microrganismos saprófitos do solo mediados pela qualidade e quantidade dos exsudatos na espermosfera e rizosfera podem afetar a subsequente penetração e desenvolvimento da doença. Os efeitos rizosférico e espermosférico, bem como os padrões de exsudação, germinação de esporos e infecção do hospedeiro podem variar dependendo das condições edáficas, ambientais e do genótipo do hospedeiro.

Dinâmica do inóculo e fatores determinantes

A atividade de todos os seres vivos que integram o ecossistema é determinada pelo fluxo de energia que flui por esse sistema. O solo é um ecossistema que integra os organismos que nele e dele vivem, recebendo e transmitindo energia das mais variadas formas. Nesse sentido, a incorporação de fertilizantes químicos ou orgânicos no solo e o plantio de determinada cultura são exemplos de fontes de energia introduzidas no agroecossistema. Durante o processo de decomposição da matéria orgânica são liberados nutrientes necessários à atividade da microbiota do solo e, em particular, dos microrganismos fitopatogênicos. Além disso, fontes de açúcares e aminoácidos são exsudadas pelas sementes germinando e pelas raízes de plantas jovens, constituindo pólos de grande atividade microbiana. Considerando outros fatores ambientais constantes, o fluxo de energia que atravessa o ecossistema solo determina, em última análise, a atividade dos microrganismos que nele vivem e, por conseguinte, controla a dinâmica dessas populações. Nesse contexto, o potencial de inóculo é algo dinâmico, cujo aumento ou redução é controlado pela variação do fluxo de energia que chega ao ecossistema (Ferraz, 1990).

Os dois principais fatores na dinâmica do potencial de inóculo de fitopatógenos habitantes do solo são (1) a natureza da resposta de crescimento que pode servir para aumentar a biomassa mediante a introdução de energia no sistema e (2) a eficiência de utilização da energia na preservação da população. O primeiro determina o aumento na inclinação da curva da dinâmica de potencial de inóculo quando a energia é disponível e a segunda determina a extensão na qual a curva poderá declinar entre períodos de disponibilidade de energia (Mitchell, 1979).

A dinâmica do potencial de inóculo caracteriza-se por apresentar quatro fases, cuja duração varia com os hábitos de infecção e sobrevivência do agente patogênico, bem como a natureza e suscetibilidade do hospedeiro. As circunstâncias físicas, químicas e biológicas predominantes no solo em cada momento constituem os fatores determinantes desse declive e regulam a atividade da população do agente fitopatogênico. A taxa de utilização da energia disponível determina a dinâmica no potencial de inóculo no solo (Mitchell, 1979).

Em excelente compilação de informações, Ferraz (1990) caracterizou as diferentes fases da

dinâmica do potencial de inóculo de um agente fitopatogênico no solo, representada por uma curva. Essa seqüência de fases encontra-se representada na Figura 5.2, em que o declive em cada ponto da curva constitui a característica mais importante. As circunstâncias físicas, químicas e biológicas predominantes no solo em cada momento constituem os fatores determinantes desse declive e regulam a atividade da população do agente fitopatogênico. Por conseguinte, a taxa de utilização da energia disponível determina a dinâmica no potencial de inóculo no solo.

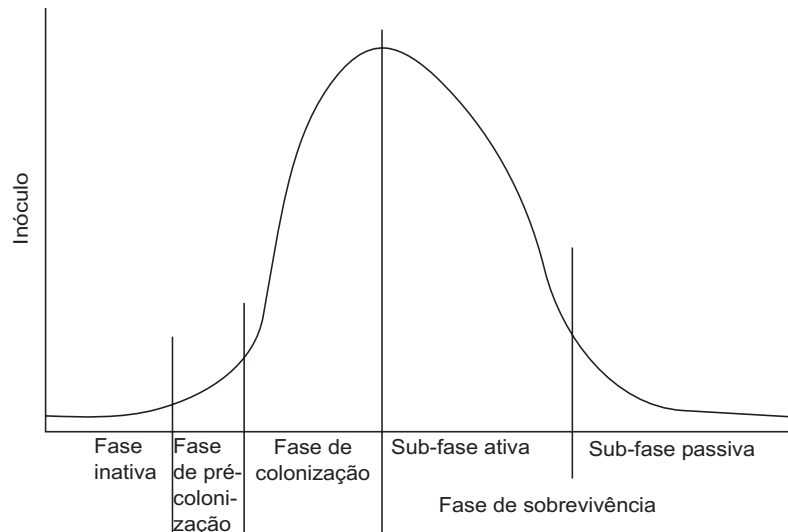


Figura 5.2. Curva da dinâmica do potencial de inóculo de um agente fitopatogênico no solo, com indicação das fases mais importantes (Ferraz, 1990).

O início da atividade de um microrganismo fitopatogênico no solo ocorre no momento em que a raiz entra em contato com um propágulo ou unidade infecciosa. Até esse instante, o microrganismo encontra-se numa *fase inativa*, na forma de estruturas de resistência que apresentam atividade metabólica nula ou reduzida. Condições exógenas, impostas por fatores ambientais, ou condições endógenas, reguladas geneticamente pela própria constituição dos propágulos, determinam a duração dessa fase.

Segue uma *fase de pré-colonização*, durante a qual um propágulo germina e entra em contato com as raízes do hospedeiro que cresce nas suas proximidades. Um maior ou menor declive da curva nessa fase significa uma maior ou menor capacidade de resposta do agente patogênico à presença do hospedeiro, traduzida na rapidez de germinação dos seus propágulos e na taxa de crescimento mais ou menos elevada do seu micélio.

Após a penetração no hospedeiro, ocorre a *fase de colonização*, que se caracteriza pela invasão

progressiva dos tecidos do hospedeiro e conseqüente aumento da produção de biomassa do agente patogênico. O declive da curva nessa fase traduz o grau de eficiência da relação agente patogênico-hospedeiro, que será tanto mais elevado quanto maior for a capacidade do parasita para extrair a máxima energia possível.

No momento em que a disponibilidade de energia diminui e atinge valores mínimos, como resultado das perturbações funcionais causadas no hospedeiro pelo agente patogênico, ocorre a redução na produção de biomassa, iniciando a *fase de sobrevivência*. Essa fase caracteriza-se por uma diminuição da atividade do agente patogênico, prolonga-se para além da morte do hospedeiro, pela colonização dos tecidos vegetais mortos ou pelos propágulos do patógeno que serão liberados para o solo. Essa fase termina no momento em que esses propágulos entram em contato com uma nova fonte de energia que estimule sua germinação. Um maior ou menor declive da curva nessa fase significa que o período de sobrevivência do agente patogênico no solo será mais ou menos longínquo. Quanto mais longo for esse período, mais elevado será o risco a que uma cultura ficará sujeita quando instalada numa área, o que explica a grande ênfase ao fenômeno da sobrevivência quando o objetivo é o manejo integrado de patógenos radiculares.

A sobrevivência do inóculo é dependente do modo como a energia é conservada ao longo do tempo através de mecanismos que reduzem a atividade metabólica dos organismos patogênicos. Várias estratégias determinam o período de sobrevivência e, conseqüentemente, a manutenção da população de um organismo no solo, sendo possível agrupa-los em duas categorias: (a) fatores inerentes ao agente patogênico; (b) fatores inerentes aos propágulos.

As características intrínsecas do agente patogênico são fatores críticos após a morte do hospedeiro. A resistência à invasão dos tecidos do hospedeiro em decomposição por outros microrganismos vai diminuindo até que cessa, não restando ao agente patogênico outra alternativa que não seja sobreviver ou resistir de outras maneiras. Três características são fundamentais para a sobrevivência de um agente patogênico: (a) gama de hospedeiros; (b) capacidade de competição saprofítica; (c) capacidade de produção de estruturas de resistência.

Os agentes patogênicos que têm uma vasta gama de hospedeiros alternativos, independentemente de quaisquer outros mecanismos de sobrevivência que possuam, estão melhor preparados para se perpetuarem, alongando assim o período em que os níveis das suas populações no solo são elevados.

A *capacidade de competição saprofítica* é a faculdade que um agente patogênico tem de manter ou mesmo aumentar a sua biomassa por colonização saprofítica dos tecidos mortos do seu hospedeiro e/ou pela utilização de substratos indiferenciados presentes no solo. Os atributos determinantes da capacidade para competição saprofítica foram destacados por Garrett (1970),

como: (a) rápida germinação dos propágulos; (b) elevada taxa de crescimento; (c) capacidade enzimática para degradar celulose e lignina; (d) capacidade para produzir substâncias biostáticas; (e) tolerância às substâncias fungistáticas produzidas por outros microrganismos. Os atributos que um agente patogênico possui determina a maior ou menor capacidade para utilizar a energia disponível no substrato. Dentre os fatores ambientais que influenciam na sobrevivência saprofítica de fitopatógenos radiculares, Bruehl (1987) enumera: pH, composição do substrato, efeitos da água, do nitrogênio, do calor e da seca.

Quanto maior a capacidade para produzir estruturas de resistência, maior será o número de propágulos presentes no solo e, por conseguinte, o nível da população de um agente patogênico. Duas características determinam a longevidade dos propágulos: (a) capacidade para resistir a condições adversas; (b) suscetibilidade a fatores bióticos.

O efeito negativo de fatores físicos e químicos do solo, principalmente temperatura, umidade, pH e concentração de oxigênio, na preservação da viabilidade dos propágulos como unidades infecciosas são evidentes e não serão analisados em detalhes. Mais marcante é a influência negativa dos fatores bióticos na viabilidade das estruturas de resistência dos patógenos, cujo fenômeno é designado genericamente de antagonismo. Este se manifesta de diversas formas, tais como parasitismo, predação, competição, antibiose e biostase.

A análise dos fatores que determinam a sobrevivência dos microrganismos no solo permite a distinção de dois tipos de comportamento entre os patógenos radiculares: (a) aqueles cuja perpetuação ocorre sob a forma de micélio ativo, parasitando diversos hospedeiros ou colonizando saprofiticamente os mais variados substratos; (b) aqueles cuja sobrevivência ocorre, preferencialmente, na forma de propágulos. Uma vez que esses modos de comportamento têm implicações diretas na dinâmica do potencial de inóculo, é importante distinguir duas sub-fases após a morte do hospedeiro: a *sub-fase de sobrevivência ativa* e a *sub-fase de sobrevivência passiva*.

Um declive reduzido na *sub-fase de sobrevivência ativa* significa que o agente patogênico apresenta uma vasta gama de hospedeiros alternativos e/ou uma elevada capacidade de competição saprofítica. Na *sub-fase de sobrevivência passiva*, o declive pouco acentuado da curva indica que a viabilidade dos propágulos como unidades infecciosas é longa, tanto maior quanto mais elevada for a suscetibilidade a fungistase que, como visto, prolonga a fase de dormência.

Na análise do comportamento dos fungos habitantes do solo causadores de doenças radiculares, foram considerados aspectos gerais comuns a várias espécies, embora esses microrganismos sejam diferentes entre si e apresentem formas de comportamento específicas. Portanto, cabe uma análise mais detalhada do que ocorre com os agentes patogênicos que apresentam hábitos de infecção e sobrevivência distintos e verificar de que maneira tais diferenças de comportamento influem na dinâmica

dos seus inóculos.

Ao contrário de Mitchell (1979), que considerou três grupos distintos de comportamento dos patógenos causadores de doenças radiculares em função da maior ou menor eficiência com que aumentam sua biomassa, Ferraz (1990) analisou a dinâmica do potencial de inóculo desses organismos segundo o critério da especialização parasitária, como proposto por Garrett (1970), no qual os fungos patogênicos do sistema radicular podem ser classificados numa perspectiva de comportamento ecológico em (a) não especializados e (b) especializados.

Os *agentes patogênicos não especializados* caracterizam-se por uma existência permanente no solo, em conseqüência da sua elevada capacidade de competição saprofítica, que lhes permite viver a partir de substratos vegetais indiferenciados na ausência de tecido vivo do seu hospedeiro. O saprofitismo é a sua forma habitual de existência, enquanto o parasitismo é um estado acidental, favorecido por condições ambientais. A existência como agente patogênico é efêmera na medida em que são capazes de infectar apenas hospedeiros em fase de plântula ou jovens raízes de plantas adultas. Essa limitação, porém, não os impede de estarem largamente difundidos em todos os solos do globo, pois apresentam uma ampla gama de hospedeiros e as suas populações no solo são elevadas pelas razões apontadas, bem como produzem grande quantidade de propágulos, que germinam rapidamente quando estimulados pela difusão de nutrientes a partir de um potencial substrato. A elevada capacidade de competição saprofítica resulta ainda de uma alta taxa de crescimento do micélio e da tolerância a produtos fungistáticos produzidos por outros microrganismos. Esse conjunto de características permite o aumento da biomassa tanto parasítica como saprofiticamente, resultando numa dinâmica particular de potencial de inóculo, representada na Figura 5.3. A representação da curva na *fase inativa* com um potencial de inóculo elevado indica que as populações desses agentes patogênicos não especializados são habitualmente altas. Aclives acentuados durante as *fases de pré-colonização e colonização* significam a rápida germinação dos seus propágulos em resposta aos estímulos causados pelos exsudatos radiculares e às taxas elevadas de crescimento e colonização dos tecidos jovens dos seus hospedeiros. Finalmente, o declive muito atenuado na *fase de sobrevivência* expressa a elevada capacidade de competição saprofítica desses organismos, que lhes permite perpetuarem-se no solo com níveis populacionais elevados.

Os *agentes patogênicos especializados* caracterizam-se por uma existência passageira no solo, em virtude da sua íntima associação com o hospedeiro. A especialização para um hospedeiro ou uma gama restrita de hospedeiros significa que a sua difusão nos solos é localizada. Além disso, estudos têm confirmado uma correlação negativa entre o grau de especialização e a capacidade de competição saprofítica (Garrett, 1970), significando que a sua existência consiste de uma fase parasitária em expansão muito ativa alternando com uma fase saprofítica em declínio rápido. A curva que traduz a

dinâmica do potencial de inóculo desses agentes patogênicos está representada na Figura 5.3. A curva na *fase inativa* traçada próxima do eixo das abscissas indica que durante a ausência do hospedeiro a população do agente patogênico reduz drasticamente e, do mesmo modo, o seu inóculo potencial. A curva na *fase de pré-colonização* apresenta um alicive reduzido e significa que a progressão dos agentes patogênicos especializados em direção ao seu hospedeiro se processa lentamente, como resultado da sua reduzida taxa de crescimento e elevada suscetibilidade à ação biostática dos restantes microrganismos do solo, próprio dos microrganismos com reduzida capacidade de competição saprofítica. As inclinações acentuadas da curva, tanto na *fase de colonização* como na *fase de sobrevivência*, representam o elevado grau de especialização e a reduzida capacidade de competição saprofítica, própria desses agentes patogênicos.

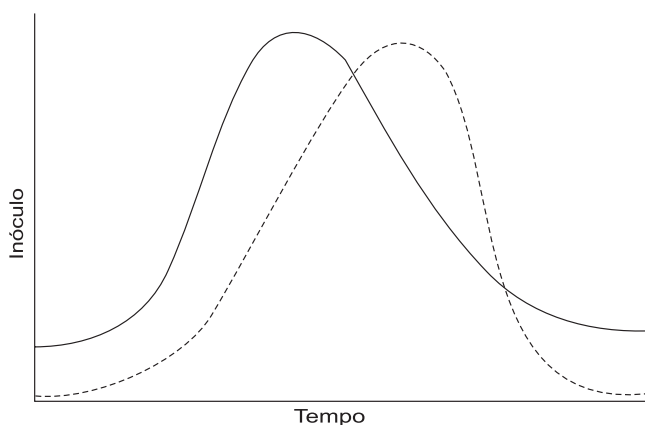


Figura 5.3. Curvas da dinâmica do potencial de inóculo de agentes patogênicos não especializados (linha contínua) e especializados (linha tracejada) (Ferraz, 1990).

Entre os fungos patogênicos especializados são reconhecidos dois grupos de comportamento, quanto ao hábito de infecção e quanto à forma de sobrevivência, que convém uma análise detalhada do ponto de vista da dinâmica dos seus potenciais de inóculo. Um dos grupos é constituído pelos fungos que causam murchas vasculares, como *Fusarium oxysporum*, *Verticillium albo-atrum* e *V. dahliae*. O outro grupo inclui todos os restantes agentes patogênicos especializados responsáveis por podridões radiculares em inúmeras espécies herbáceas e lenhosas. Nesse grupo, estão inclusos *Gaeumannomyces graminis*, que causa podridão radicular em gramíneas, *Armillaria mellea* e *Fomes annosus*, responsáveis por podridões de espécies de folhosas e resinosas, respectivamente.

Os fungos que causam murchas caracterizam-se por realizarem todo o processo de patogênese,

após a penetração dos tecidos, no interior dos feixes vasculares, livres, portanto, da ação da restante microbiota do solo. Com a morte da planta, o fungo sobrevive saprofiticamente nos tecidos infectados, enquanto não ocorre a colonização desses tecidos por outros microrganismos mais competitivos. Após a completa degradação do tecidos, ocorre a liberação para o solo dos propágulos de resistência, que se formam no hospedeiro e onde permanecem como unidades infecciosas durante vários anos. A curva que traduz a dinâmica dos seus potenciais de inóculo apresenta, além das características próprias desses agentes patogênicos especializados nas *fases inativa e de pré-colonização*, um acentuado na *fase de colonização* (Figura 5.4). Essa maior inclinação ilustra o fato da produção de biomassa se realizar em condições ideais, já que a atividade do agente patogênico não é determinada por fatores exógenos potencialmente adversos, mas pelo contrário, processa-se em condições favoráveis, com uma permanente disponibilidade de alimentos, pelo fato de os nutrientes de que necessita circular no próprio local onde se instala. A *fase de sobrevivência* desses fungos apresenta dois estádios distintos, cuja importância é fundamental para a compreensão da dinâmica dos seus potenciais de inóculo. Devido, em geral, aos hospedeiros serem plantas herbáceas e a desagregação dos seus tecidos mortos se processar rapidamente, a *subfase de sobrevivência ativa* é curta e com um declive muito acentuado em virtude da reduzida capacidade de competição saprofítica. Pelo contrário, a *subfase de sobrevivência passiva*, pelo fato do fungo se perpetuar na forma de clamidosporos (*F. oxysporum*) e de esclerócios (*V. albo-atrum* e *V. dahliae*), apresenta um declive reduzido em virtude da longevidade demonstrada por estes propágulos.

Para fungos que causam podridões, o modo de infecção caracteriza-se por um desenvolvimento ectotrófico do fungo ao longo das raízes, dando-se seguidamente a infecção dos tecidos sadios por meio de hifas que se desenvolvem a partir daquele micélio epífítico. Ao contrário do que se passa com os patógenos causadores de murchas, todo o processo de patogênese se desenrola em contato direto com os fatores ambientais predominantes no solo, que desempenham um papel determinante na atividade desses parasitas. Ou seja, o sucesso da infecção depende de condições do solo de natureza biótica e abiótica favoráveis. Após a morte do hospedeiro, o fungo sobrevive saprofiticamente nos seus tecidos durante mais ou menos tempo conforme a natureza da planta. No caso de *G. graminis*, que infecta plantas anuais, os tecidos mortos apresentam uma fraca resistência à degradação e por isso são rapidamente colonizados por outros microrganismos, que sendo mais competitivos saprofiticamente, rapidamente desalojam *G. graminis*. No caso de *A. mellea* e *F. annosus*, a desagregação de cepos e raízes prolonga-se por longos períodos, fazendo com que o fungo sobreviva muito tempo saprofiticamente, livre da competição de outros microrganismos. Portanto, as raízes infectadas deixadas no terreno constituem focos de infecção permanente desses fungos fitopatogênicos, que de outro modo não seriam capazes de se perpetuar por período de tempo tão prolongado. As

curvas que traduzem a dinâmica do potencial de inóculo desses agentes patogênicos (Figura 5.4) estão representadas com acentuações menos acentuadas na *fase de colonização* do que o apresentado pelos que causam murchas, significando que a infecção do hospedeiro pelo fungo ocorre sob a ação direta de fatores ambientais potencialmente mais desfavoráveis. A *fase de sobrevivência* apresenta inclinações distintas: declive acentuado no caso de *G. graminis* e atenuado no caso de *A. mellea* e *F. annosus*, pelas razões apresentadas.

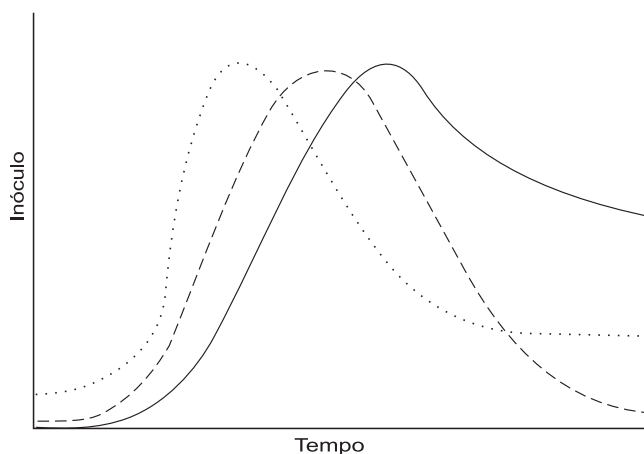


Figura 5.4. Curvas da dinâmica do potencial de inóculo de fungos fitopatogênicos no solo que provocam: murchas (linha pontilhada), podridões em plantas herbáceas (linha tracejada) e podridões em plantas lenhosas (linha contínua) (Ferraz, 1990).

Considerações finais

As teorias sobre o inóculo de fitopatógenos habitantes do solo têm sido dominadas por pesquisas envolvendo importantes doenças radiculares. Entretanto, nos últimos anos, tem havido uma tendência à estagnação devido aos dados produzidos por metodologias velhas e limitadas. Além disso, existe uma premente necessidade de estruturação na desorganizada coleção de princípios, teorias e conceitos envolvendo o inóculo de fitopatógenos habitantes do solo (Hornby, 1998). Essa situação de estagnação do conhecimento e das teorias pode ser superada pelo desenvolvimento de métodos de detecção e quantificação de patógenos no solo, bem como pela melhoria nos métodos de análise da dinâmica de populações de fitopatógenos habitantes do solo e das doenças radiculares resultantes.

Bibliografia

- Ali-Shitayeh, M.S., Macdonald, J.D. & Kabashima, J. A method for using commercial ELISA tests to detect zoospores of *Phytophthora* and *Pythium* species in irrigation water. *Plant Disease* 75: 305-311. 1991.
- Amorim, L. Sobrevivência do inóculo. In: Bergamin Filho, A., Kimati, H. & Amorim, L. (Eds.) *Manual de Fitopatologia: Princípios e Conceitos*. 3. ed. São Paulo. Agronômica Ceres. 1995. v.1, pp.246-267.
- Assunção, I.P. Intensidade da murcha-de-fusário do caupi em diferentes solos do Estado de Pernambuco e análise das perdas de rendimento da cultura causadas pela doença. (Tese de Doutorado). Viçosa. Universidade Federal de Viçosa. 2002.
- Baker, R. Inoculum potential. In: Horsfall, J.G. & Cowling, E.C. (Eds.) *Plant Disease: An Advanced Treatise*. New York. Academic Press. 1978. v.2, pp.137-157.
- Barker, K.R. Nematode extraction and bioassays. In: Barker, K.R., Carter, C.C. & Sasser, J.N. (Eds.) *An Advanced Treatise on Meloidogyne: Methodology*. Raleigh. North Carolina State University Graphics. 1985. v.2, pp.19-35.
- Benson, D.M. Inoculum. In: Campbell, C.L. & Benson, D.M. (Eds.) *Epidemiology and Management of Root Diseases*. Heidelberg. Springer-Verlag. 1994. pp.1-33.
- Bowers, J.H. & Mitchell, D.J. Relationship between inoculum level of *Phytophthora capsici* and mortality of pepper. *Phytopathology* 81: 178-184. 1991.
- Bruehl, G.W. *Soilborne Plant Pathogens*. New York. MacMillan. 1987.
- Buddenhagen, I.W. & Kelman, A. Biological and physical aspects of bacterial wilt caused by *Pseudomonas solanacearum*. *Annual Review of Phytopathology* 2: 203-230. 1964.
- Campbell, C.L. & Nelson, L.A. Evaluation of an assay for quantifying populations of sclerotia of *Macrophomina phaseolina* in soil. *Plant Disease* 70: 645-647. 1986.
- Campbell, C.L. & Powell, N.T. Progression of diseases induced by soilborne pathogens: tobacco black shank. *Protection Ecology* 1: 177-182, 1980.
- Chen, W., Hoitink H.A.J., Schmitthenner, A.F. & Tuovinen, O.H. The hole of microbial activity in suppression of damping-off caused by *Pythium ultimum*. *Phytopathology* 78: 314-322. 1988.
- Damicone, J.P., Patel, M.V. & Moore, W.F. Density of sclerotia of *Rhizoctonia solani* and incidence of sheat blight in rice fields in Mississippi. *Plant Disease* 77: 257-260. 1993.
- Davet, P. & Rouxel, F. *Detection and Isolation of Soil Fungi*. Enfield. Science Publishers. 2000.
- Davis, J.R. & Everson, D.O. Relation of *Verticillium dahliae* in soil and potato tissue, irrigation method, and N-fertility to *Verticillium* wilt of potato. *Phytopathology* 76: 730-736. 1986.

- Dhingra, O.D. & Sinclair, J.B. Basic Plant Pathology Methods. 2nd ed. Boca Raton. Lewis Publishers. 1995.
- Dobbs, C.G. & Hinson, W.H. A widespread fungistasis in soils. *Nature* 172: 197-199. 1953.
- English, J.T. & Mitchell, D.J. Relationships between the development of root systems of tobacco and infection by *Phytophthora parasitica* var. *nicotianae*. *Phytopathology* 78: 1478-1483. 1988.
- Epstein, L. & Lockwood, J.L. Effect of soil microbiota on germination of *Bipolaris victoriae* conidia. *Transactions of the British Mycological Society* 82:63-69. 1984.
- Erwin, D.C. & Ribeiro, O.K. *Phytophthora* Diseases Worldwide. St. Paul. APS Press. 1996.
- Ferraz, J.F.P. Importância e dinâmica do inóculo potencial dos fungos fitopatogênicos do solo. *Summa Phytopathologica* 16: 197-213. 1990.
- Garrett, S.D. Biology of Root-infecting Fungi. Cambridge. Cambridge University Press. 1956.
- Garrett, S.D. Pathogenic Root-infecting Fungi. Cambridge. Cambridge University Press. 1970.
- Ghini, R., Mendes, M. D. L. & Bettiol, W. Método de hidrólise de diacetato de fluoresceína (FDA) como indicador de atividade microbiana no solo e supressividade a *Rhizoctonia solani*. *Summa Phytopathologica* 24: 239-242. 1998.
- Gilligan, C.A. & Simons, S.A. Inoculum efficiency and pathozone width for two host-parasite systems. *New Phytologist* 107: 549-566. 1987.
- Goodwin, P.H., English, J.T., Neher, D.A., Dunaway, J.M. & Kirkpatrick, B.C. Detection of *Phytophthora parasitica* from soil and host tissue with a species-specific DNA probe. *Phytophthora* 80: 277-281. 1990.
- Gregory, P.H. The multiple-infection transformation. *Annals of Applied Biology* 35: 412-417. 1948.
- Hall, R. Inoculum dynamics of *Fusarium solani* f.sp. *phaseoli* and management of Fusarium root rot of bean. In: Hall, R. (Ed.) Principles and Practice of Managing Soilborne Plant Pathogens. St. Paul. APS Press. 1996. pp.279-310.
- Harris, A.R. & Ferris, H. Interactions between *Fusarium oxysporum* f.sp. *tracheiphilum* and *Meloidogyne* spp. in *Vigna unguiculata*. 1. Effects of different inoculum densities on Fusarium wilt. *Plant Pathology* 40: 445-456. 1991.
- Hirano, S.S. & Upper, C.D. Ecology and epidemiology of foliar bacterial plant pathogens. *Annual Review of Phytopathology* 21: 243-269. 1983.
- Ho, W.C. & Ko, W.W. Characteristics of soil microbiostasis. *Soil Biology and Biochemistry* 14: 589-593. 1982.
- Holley, R.C. & Nelson, B.D. Effect of plant population and inoculum density on incidence of Sclerotinia wilt of sunflower. *Phytopathology* 76: 71-74. 1986.

- Holtz, B.A. & Weinhold, A.R. *Thielaviopsis basicola* in San Joaquin Valley soils and the relationship between inoculum density and disease severity of cotton seedlings. *Plant Disease* 78: 986-990, 1994.
- Hornby, D. Diseases caused by soilborne pathogens. In: Jones, D.G. (Ed.) *The Epidemiology of Plant Diseases*. Dordrecht. Kluwer. 1998. pp.308-322.
- Johnson, L.F. & Curl, E.A. *Methods for Research on the Ecology of Soil-borne Plant Pathogens*. Minneapolis. Burgess Publishing. 1972.
- Kohli, M.M. & Reis, E.M. Estratégias en el control de enfermedades del trigo. In: Congreso Nacional de Siembra Directa. Córdoba. Asociación Argentina de Productores en Siembra Directa. 1994. pp.174-192.
- Kröber, H. Überdauerung einiger *Phytophthora* – arten im boden (Survival of some *Phytophthora* species in soil). *Pjytopathologische Zeitschrift* 87: 227-235. 1980.
- Leach, L.D. & Davey, A.E. Determining the sclerotial population of *Sclerotium rofsii* by soil analysis and predicting losses of sugar beets on the basis of these analyses. *Journal of Agricultural Research* 56: 619-631. 1938.
- Lockwood, J.L. Soil fungistasis. *Annual Review of Phytopathology* 2: 341-362. 1964.
- Lockwood, J.L. Fungistasis in soils. *Biological Review* 52: 1-34. 1977.
- Lockwood, J.L. Soil fungistasis: mechanism and relation to biological control of soil-borne plant pathogens. In: Food and Fertilizer Technology Center for the Asian and Pacific. *Soilborne Crop Diseases in Asia*. Taipei. FTTC. 1984. pp.159-174.
- Lockwood, J.L. Evolution of concepts associated with soilborne plant pathogens. *Annual Review of Phytopathology* 26: 93-121. 1988.
- Lutz, A. & Menge, J.A. Population fluctuations and the numbers and types of propagules of *Phytophthora parasitica* that occur in irrigated citrus groves. *Plant Disease* 75: 173-179. 1991.
- Mcfadden, W., Hall, R. & Phillips, L.G. Relation of inoculum density to severity of Fusarium root rot of white bean in commercial fields. *Canadian Journal of Plant Pathology* 11: 122-126. 1989.
- Mihail, J.D. *Macrophomina phaseolina*: spatio-temporal dynamics of inoculum and of disease in a highly susceptible crop. *Phytopathology* 79: 848-855. 1989.
- Miller, S.A. Detecting propagules of plant pathogenic fungi. *Advances in Botanical Research* 23: 73-102. 1996.
- Mitchell, J.E. The dynamics of the inoculum potential of populations of soil-borne plant pathogens in the soil ecosystem. In: Schippers, B. & Gams, W. (Eds.) *Soil-borne Plant Pathogens*. London. Academic Press. 1979. pp.3-20.

- Neher, D.A., Mckeen, C.D. & Duniway, J.M. Relationship among Phytophthora rot development, *P. parasitica* populations in soil, and yield of tomatoes under commercial field conditions. *Plant Disease* 77: 1106-1111. 1993.
- Paplomatas, E.J., Bassett, D.M., Broome, J.C. & DeVay, J.E. Incidence of *Verticillium* wilt and yield losses of cotton cultivars (*Gossypium hirsutum*) based on soil inoculum density of *Verticillium dahliae*. *Phytopathology* 82: 1417-1420. 1992.
- Pérombelom, M.C.M. & Kelman, A. Blackleg and other potato diseases caused by soft rot erwinias: a proposal for a revision of the terminology. *Plant Disease* 71: 283-285. 1987.
- Pfender, W.F.; Rouse, D.I. & Hagedorn, D.J. A most probable number method for estimating inoculum density of *Aphanomyces euteiches* in naturally infested soil. *Phytopathology* 71: 1169-1172. 1981.
- Punja, Z.K. The biology, ecology and control of *Sclerotium rolfsii*. *Annual Review of Phytopathology* 23: 97-127. 1985.
- Punja, Z.K. Progression of root rot on processing carrots due to *Sclerotium rolfsii* and the relationship of disease incidence to inoculum density. *Canadian Journal of Plant Pathology* 8: 297-304. 1986.
- Reis, E.M. & Santos, H.P. The increased sporulation of *Cochiobolus sativus* on above-ground tissues of small grains and its relationship to the origin of inoculum in the soil. *Fitopatologia Brasileira* 12: 206-208. 1987.
- Reis, E.M. Control of small grains by rotation and management of crop residues, in Southern Brazil. In: *Proceedings of the International Workshop on Conservation Tillage Systems*. Passo Fundo. CNPT/EMBRAPA. 1990. pp.140-146.
- Reis, E.M., Santos, H.P. & Blum, M. C. Effect of soil management and crop rotation on the control of leaf blotches of wheat in Southern Brazil. In: *Congresso Interamericano de Siembra Directa*. 2. Villa Giardino. Associação de Suelos/Clubes Amigos de la Terra/Fundação ABC/Associação Uruguaya Pro Siembra Directa. 1992. pp.217-236.
- Riddle, D.L., Golden, J.W. & Albert, P.S. Role of dauer larva in survival of *Caenorhabditis elegans*. In: *Veech, J. & Dickson, D.W. (Eds.) Vistas on Nematology*. Hyattsville. Society of Nematologists. 1987. pp.174-179.
- Rodriguez-Kabana, R., Beute, M.K. & Backman, P.A. A method for estimating numbers of viable sclerotia of *Sclerotium rolfsii* in soil. *Phytopathology* 70: 917-919. 1980.
- Romeiro, R.S. *Bactérias Fitopatogênicas*. Viçosa. Universidade Federal de Viçosa. 1995.
- Rush, C.M., Mihail, J.D. & Singleton, L.L. Introduction. In: *Singleton, L.L., Mihail, J.D. & Rush, C.M. Methods for Research on Soilborne Phytopathogenic Fungi*. St. Paul. APS Press. 1992. pp.3-6.

- Scherm, H., Yang, X.B. & Lundee, P. Soil variables associated with sudden death syndrome in soybean fields in Iowa. *Plant Disease* 82: 1152-1157. 1998.
- Schmitthenner, A.F. ELISA detection of *Phytophthora* from soil. *Phytopathology* 78: 1576. 1988.
- Schuster, M. & Coyne, D.P. Survival mechanisms of phytopathogenic bacteria. *Annual Review of Phytopathology* 12: 199-221. 1974.
- Singleton, L.L., Mihail, J.D. & Rush, C.M. (Eds.) *Methods for Research on Soilborne Phytopathogenic Fungi*. St. Paul. APS Press. 1992.
- Siqueira, T.O. & Franco, A.A. *Biotecnologia do Solo: Fundamentos e Perspectivas*. Lavras. ESAL, FAEPE. 1988.
- Smith, S.N. & Snyder, W.C. Relationship of inoculum density and soil types to severity of Fusarium wilt of sweet potato. *Phytopathology* 61: 1049-1051. 1971.
- Subbarao. K.V., Koike, S.T. & Hubbard, J.C. Effects of deep plowing on the distribution and density of *Sclerotinia minor* sclerotia and lettuce drop incidence. *Plant Disease* 80: 28-33. 1996.
- Stover, R.H. Growth and survival of root-disease fungi in soil. In: Holton, C.S. (Ed.) *Plant Pathology, Problems and Progress 1908-1958*. Madison. The University of Wisconsin Press. 1959. pp.339-355.
- Tavares, L.A., Michereff, S.J., Souza, R.M., Mariano, R.L.R. Análise de solo para detecção de riscos de infecção de tomateiro por *Ralstonia solanacearum*. *Summa Phytopathologica* 26: 311-316. 2000.
- Tomimatsu, G.A. & Griffin, G.J. Inoculum potential of *Cylindrocladium crotalariae*: infection rates and microsclerotial density-root infection relationships on peanut. *Phytopathology* 72: 511-517. 1982.
- Vawdrey, L.L. Quantification of inoculum density of *Phytophthora palmivora* in soil and its relation to disease incidence in papaw in far northern Queensland. *Australasian Plant Pathology* 30: 199-204. 2001.
- Watson, A.G. & Ford, E.J. Soil fungistasis - a reappraised. *Annual Review of Phytopathology* 10: 327-348. 1972.
- Wensley, R.N. & McKeen, C.D. Populations of *Fusarium oxysporum* f.sp. *melonis* and their relation to the wilt potential of two soils. *Canadian Journal of Microbiology* 9: 237-249. 1963
- Womwersley, C.Z., Wharton, D.A. & Higa, L.M. Survival biology. In: Perry, R.N. & Wright, D.J. (Eds.) *The Physiology and Biochemistry of Free-living and Plant-parasitic Nematodes*. Wallingford. CAB International. 1998. pp.271-300.
- Xiao, C.L. & Subbarao, K.V. Relationship between *Verticillium dahliae* inoculum density and wilt incidence, severity, and growth of cauliflower. *Phytopathology* 88: 1108-1115. 1998.

Solos Supressivos

Wagner Bettiol

Raquel Ghini

Introdução

A inospitabilidade natural de alguns solos aos fitopatógenos habitantes desse ambiente é descrita de três formas: 1) o patógeno não se estabelece; 2) o patógeno se estabelece, mas falha em causar a doença; 3) o patógeno se estabelece, causa doença, mas a severidade é reduzida com a monocultura (Baker & Cook, 1974). Na primeira categoria, estão os solos nos quais a baixa ocorrência de doenças é devida aos fatores físicos, tais como teores de argila e de areia, tamanho de agregados (Höper & Alabouvette, 1996), assim como aos fatores químicos, tais como pH, concentração de nutrientes e condutividade elétrica (Orellana *et al.*, 1975; Reis, 1991; Schneider, 1982); em adição aos fatores biológicos. Nesses casos, os patógenos normalmente não se estabelecem ou se estabelecem de forma fraca. Na segunda categoria, mesmo na presença do hospedeiro susceptível e do patógeno virulento, o desenvolvimento da doença é limitado ou não ocorre. Nesse caso, o fenômeno é associado aos organismos existentes no solo, podendo ou não estar associado a fatores químicos e físicos. Na terceira situação, em solos que, por um determinado período, apresentavam alta ocorrência da doença, verifica-se que lentamente a doença passa a declinar, estando associada principalmente à monocultura. A divisão em três categorias não impede que os mesmos princípios biológicos regulem os três fenômenos.

O fenômeno de alguns solos prevenirem naturalmente o estabelecimento de patógenos ou inibirem as suas atividades patogênicas é denominado supressividade e os solos com essas características, denominados solos supressivos, oposto de solos conducentes. Assim, existem solos

que suprimem os patógenos (capacidade do solo para reduzir a densidade de inóculo e suas atividades saprofitas), enquanto outros suprimem a doença (capacidade do solo reduzir a severidade da doença, mesmo com alta densidade de inóculo e capacidade de sobrevivência do patógeno). Há relatos de solos supressivos para *Fusarium*, *Rhizoctonia*, *Pythium*, *Sclerotium*, *Sclerotinia*, *Phytophthora*, *Verticillium*, *Gaeumannomyces*, *Fomes* e outros.

O termo solo supressivo foi utilizado pela primeira vez por Menzies, em 1959, em trabalho relacionando tipos de solos com a ocorrência e a severidade da sarna da batatinha, na Califórnia. Entretanto, a primeira referência da capacidade dos solos em controlar doenças das plantas, portanto, solos supressivos, foi realizada por Atkinson, em 1889, ao reconhecer que a murcha de *Fusarium* do algodoeiro foi mais severa em solos arenosos do que nos argilosos em Arkansas e Alabama (Huber & Schneider, 1982).

Ao longo do tempo, numerosos relatos têm correlacionado a incidência de doenças e tipos de solos. Nesses trabalhos, diferentes terminologias foram utilizadas para os solos com essa característica, tais como: resistente, imune, intolerante, competitivo, antagonista, de vida longa, baixo patógeno, fungistático e com poder tampão entre outros (Baker & Cook, 1974; Huber & Schneider, 1982). Mesmo introduzido por Menzies (1959), o termo solo supressivo foi popularizado somente a partir da década de 70, devido às publicações de Baker & Cook (1974), Hornby (1983), Hornby (1990), Schneider (1982), Schroth & Hancock (1981).

Com base na duração, Hornby (1983) dividiu a supressividade em dois tipos: de longo e de curto prazo. Supressividade de curto prazo pode ser resultado de alterações em práticas agrícolas, como fertilização, correção de acidez, cultivo mínimo, monocultura, incorporação de matéria orgânica e introdução de antagonistas, podendo desaparecer rapidamente com novas alterações. A de longo prazo pode ser resultado de propriedades físicas e químicas estáveis do solo, sendo observada por muitos anos, muitas vezes desde o início da exploração do solo.

Natureza biológica da supressividade

Os fatores biológicos controlando doenças radiculares são, possivelmente, os mais estudados e conhecidos. As dificuldades de alguns patógenos em se estabelecer no solo e a inibição de sua atividade patogênica são amplamente descritas. Essa capacidade pode ser destruída com o aquecimento do solo e conseqüente morte dos organismos ou pode ser transmitida por meio da incorporação de uma porção desse solo em outro que ocorre a doença.

A parte viva do solo é constituída por animais, vegetais, protistas, protoctistas e fungos, sendo que cada um exerce um papel na supressividade do solo. Em um grama de solo cultivado

podem ser encontrados: 10^3 a 10^9 células de bactérias, 10^4 a 10^6 de fungos, 10^4 a 10^5 de protozoários e 10^3 a 10^4 de algas, além de outros organismos. Os estudos com controle biológico de patógenos habitantes do solo vêm sendo realizados principalmente com fungos e bactérias, sendo pouco explorado o potencial de outros organismos como protozoários, microartrópodos, nematóides e anélidas, entre outros. Mesmo com importante papel, devido ao número expressivo, os fungos e as bactérias não são os únicos envolvidos na supressividade do solo. Assim, um solo com alta diversidade biológica apresenta maior capacidade de suprimir os patógenos. Segundo Schneider (1982), solos supressivos são comuns em ambientes ecologicamente balanceados de ecossistemas em clímax, nos quais os constituintes físico-químicos e microbianos tiveram anos para estabilizar. Dessa forma, serão discutidas as características e os possíveis modos de ação de determinados grupos de organismos envolvidos na supressividade.

Organismos envolvidos na supressividade

Com o conhecimento da inativação da supressividade de solos por meio do tratamento térmico e da possibilidade de transferência da supressividade, iniciou-se a busca pela explicação do fenômeno associado a um determinado grupo de organismos e da própria obtenção do organismo para possibilitar a sua exploração comercial. Dessa forma, foram sendo selecionados organismos relacionados com o controle biológico natural e foi verificado que esses estavam relacionados com a supressividade dos solos.

Fungos

Dentre os organismos envolvidos na supressividade de solos, os fungos são os mais estudados. Isso se deve ao interesse na obtenção de produtos comerciais à base de fungos para o controle biológico de patógenos habitantes do solo. Dentre os fungos, sem dúvida, os mais estudados pertencem ao gênero *Trichoderma*. Há alguns anos atrás, a eficiência desse fungo era discutida, mas sem uso comercial. Entretanto, diversos produtos à base desse antagonista vêm sendo comercializados atualmente.

Trichoderma é um fungo mitospórico, cujas espécies mais conhecidas são: *T. hamatum*, *T. viride*, *T. aureoviride*, *T. harzianum*, *T. koningii*, *T. pseudokoningii*, *T. longibrachiatum*, *T. polysporum* e *T. glaucum*. Em cultura pura, as colônias se desenvolvem rapidamente, inicialmente com superfície lisa e quase translúcida, posteriormente compactas com tufo. A coloração é devida à presença de conídios e depende do meio de cultura. O micélio é composto por hifas hialinas e muito ramificadas.

Os conidióforos são muito ramificados, de formato cônico ou piramidal, geralmente formados em anéis sazonais, produzindo zonas concêntricas. Os conídios dos tipos subglobosos, ovóides, elipsóides ou elíptico-cilíndricos são produzidos em série e acumulados no ápice da fíalide, formando uma estrutura globosa, são lisos ou ligeiramente rugosos, de coloração hialina ou variando de verde-amarelado ou verde escuro. *Trichoderma* pode atuar por mais de um mecanismo de interação antagonista, sendo essa característica importante em um organismo que sobrevive no solo. Antibiose, competição e parasitismo são os principais mecanismos pelos quais *Trichoderma* atua. Melo (1996) descreve a produção de ampla gama de antibióticos, sendo que diversos inibem fitopatógenos e o potencial de competição desse fungo no solo, principalmente com a incorporação de alguns resíduos vegetais. Para *Trichoderma*, o parasitismo talvez seja o mecanismo de ação mais conhecido e documentado. Existem relatos de *Trichoderma* controlando diversos fungos fitopatogênicos, entre eles: *Rhizoctonia*, *Sclerotium*, *Sclerotinia*, *Pythium*, *Phytophthora*, *Armillaria mellea*, *Fusarium*, *Rosellinia* e *Botrytis* (Elad *et al.*, 1980; Garibaldi *et al.*, 1988a; Harman *et al.*, 1980; Melo, 1996). A importância de *Trichoderma* na supressividade de patógenos habitantes do solo pode ser observada no trabalho de Backman *et al.* (1975), os quais verificaram que a aplicação de fungicidas na cultura do amendoim inibiu o desenvolvimento de *Trichoderma* e com isso aumentou a severidade de *Sclerotium rolfsii*.

Em estudos de solos supressivos a *Fusarium oxysporum*, vêm sendo encontrados diversos isolamentos de *F. oxysporum* saprófitas que inibem a forma patogênica do fungo (Alabouvette, 1986; Garibaldi *et al.*, 1985; Garibaldi *et al.*, 1988b; Larkin *et al.*, 1996; Toyota *et al.*, 1995). Esses isolados de *F. oxysporum* antagonísticos têm capacidade de competir na rizosfera do hospedeiro com as formas patogênicas. A atividade antagonística é principalmente devida a sua elevada capacidade saprofítica e a uma rápida colonização da rizosfera do hospedeiro, ocupando os possíveis sítios de infecção (Cugudda & Garibaldi, 1987).

Coniothyrium minitans é um fungo necrotrófico, de ampla distribuição e parasita de diversos fungos fitopatogênicos produtores de esclerócios. Esse agente reduz a sobrevivência de esclerócios e age como um agente preventivo (Ahmed & Tribe, 1977; Turner & Tribe, 1975), com capacidade de parasitar esclerócios e reduzir a produção de apotécios de *Sclerotinia*. O controle de *Sclerotinia* e o aumento de produção foram demonstrados por diversos autores (Budge & Whipps, 1991; Cassiolato, 1998; McLaren *et al.*, 1996; Trutmann *et al.*, 1980; Wang *et al.*, 1996). O antagonista cresce lentamente e produz picnídios na superfície dos esclerócios, os quais mantêm por algum tempo a atividade, até ser totalmente destruído pelo bioagente, ocorrendo uma desintegração da parede celular por ação enzimática (Jones *et al.*, 1974; Tribe, 1957).

Pythium oligandrum, *P. acanthium*, *P. periplocum*, *P. nuun*, *P. acanthophorum* e *P. mycoparasiticum* são descritos como micoparasitas, inclusive de diversas espécies de *Pythium*

fitopatogênicos (Deacon *et al.*, 1991; Gauch & Ribeiro, 1998; Lifshitz *et al.*, 1984; Lodha & Webster, 1990). Dentre essas espécies, *P. oligandrum* é a mais freqüentemente isolada dos solos, apresentando alta eficiência no controle de *P. ultimum*, além de exercer parasitismo sobre *P. vexans*, *P. graminicola*, *P. aphanidermatum*, *P. spinosum*, *P. irregulare*, *Gaeumanomyces graminis*, *Phialophora radiculicola* e *R. solani* (Berry *et al.*, 1993; He *et al.*, 1992). Esse bioagente, por ocorrer naturalmente, colabora na manutenção da supressividade de solos a diversos fitopatógenos, embora o mais importante é o complexo dessas espécies de *Pythium* micoparasitas ocorrendo nos solos.

Gliocladium roseum e *G. virens* são antagonistas efetivos no controle de tombamento e de podridões de raízes causados por *R. solani* e *Pythium* (Lumsden, 1995). Lahdenperä & Mohammadi (1996) isolaram de solos *G. catenulatum* que se mostrou efetivo no controle de *Pythium* e *Rhizoctonia*.

Sporidesmium sclerotivorum é encontrado na natureza como um parasita obrigado de esclerócios de *Sclerotinia sclerotiorum*, *S. minor*, *Sclerotium cepivorum* e *Botrytis cinerea*, tendo sido relatado em solos de diversas partes do mundo (Adams, 1990). Adams (1990) descreve detalhadamente o controle de *S. sclerotiorum* e *S. minor* em alface, sendo que o controle persiste por um longo período (Fravel *et al.*, 1992).

A eficiência de *Talaromyces flavus* e *Laestisaria arvalis* controlando diversos fungos fitopatogênicos habitantes do solo é descrita por Adams (1990).

Muitos outros fungos antagonistas estão envolvidos na supressividade natural dos solos. Entretanto, o importante para esse fenômeno não é a ocorrência isolada de um antagonista, mas sim um complexo, pois dessa forma, vários mecanismos de ação funcionam simultaneamente. Um dos problemas atuais da agricultura é justamente manter a comunidade desses organismos em equilíbrio para que não ocorra a quebra da supressividade.

Micorrizas

Os fungos formadores de micorrizas colonizam as raízes, o córtex e a região que envolve a raiz, formando uma trama micelial na rizosfera. Dessa forma, ocorrem interações com outros grupos funcionais de organismos com funções específicas, incluindo os patógenos, podendo estar relacionados com a supressividade natural do solo. A micorrização não elimina a presença de organismos patogênicos por completo, tendo um efeito protetor. Elas reduzem a severidade da doença, pois podem agir sobre os fitopatógenos pela mudança nas características fisiológicas e morfológicas das raízes, pela produção de antibióticos e outras substâncias, por barreira mecânica e por competição por nutrientes e por espaço, entre outros (Rodríguez-Kabana & Calvet, 1994). Com a formação de micorrizas, os grupos funcionais que vivem na rizosfera são alterados, modificando o seu equilíbrio. Meyer & Linderman

(1986) verificaram aumento de *Pseudomonas* promotora de crescimento na rizosfera de plantas com endomicorizas.

Bactérias

Dentre as bactérias envolvidas na supressividade dos solos, as dos gêneros *Pseudomonas* e *Bacillus* são as mais estudadas. As bactérias agem por antibiose, competição, parasitismo e indução de resistência. Além da ação direta nos solos, precisa ser considerada a ação das rizobactérias promotoras de bioproteção de plantas, pois presentes nos solos, colonizam as raízes e protegem as plantas contra patógenos. Também bactérias dos gêneros *Bacillus* e *Pseudomonas* são as rizobactérias mais estudadas. Detalhes sobre rizobactérias são apresentados em Luz (1996) e Melo (1998a). *Pseudomonas* spp. vêm sendo largamente estudadas, pois suprimem grande número de fitopatógenos habitantes do solo. Cook & Rovira (1976) e Weller & Cook (1983) relacionam a presença de *Pseudomonas* fluorescentes com a supressividade de solos a *G. graminis* var. *tritici*. A produção de sideróforos é um dos mecanismos de ação das *Pseudomonas* envolvidas na supressão de fitopatógenos, pois limita a disponibilidade de ferro para esses organismos (Leong, 1986). Weller (1988) discute o controle de patógenos na rizosfera com bactérias desse gênero.

Dentro do gênero *Bacillus*, a espécie *B. subtilis* destaca-se na capacidade de inibir tanto bactérias, como fungos fitopatogênicos. Essa bactéria é excelente produtora de antibióticos e tem o solo como reservatório natural. Os actinomicetos também são importantes no controle de fitopatógenos, sendo a ação devida principalmente à produção de antibióticos. Esses organismos são explorados comercialmente por tal característica. *Agrobacterium radiobacter*, que controla *A. tumefaciens*, foi um dos primeiros exemplos de uso comercial de um agente de controle biológico de doenças (Kerr, 1980).

As bactérias envolvidas na supressividade não estão limitadas a esse grupo restrito de espécies, provavelmente sendo as mais estudadas devido à maior ocorrência nos solos. Nas condições naturais, o complexo bacteriano colabora com a supressividade, pois além das ações apresentadas, podem alterar a estrutura do solo.

Colembola

Esses microartrópodos apresentam peças bucais retraídas (entognatos); corpo com no máximo 5 mm de comprimento, globoso e delicado, branco ou escuro, às vezes brilhante, cabeça pequena, ocelos laterais, antenas curtas, aparelho bucal mastigador, e em muitas espécies há um órgão sensorial

olfativo denominado órgão pós-antenal; pernas normais com tarsos monômeros, abdômem com no máximo seis segmentos e com apêndices típicos: tubo ventral ou colóforo, que possibilita a fixação em superfícies lisas; a tenácula e a fúrcula, que é um apêndice saltatório, bífido; seu desenvolvimento pós-embrionário é ametabólico, o que indica um baixo grau de evolução (Gallo *et al.*, 1988). Apresentam grande diversidade de habitats, variando desde o topo de árvores até regiões profundas do solo e apresentam tolerância termal entre -5 a 40 °C (Christiansen, 1964), sendo encontrados principalmente em camadas de solo onde há maior concentração de matéria orgânica em decomposição e húmus (Takeda, 1978) e coabitam a rizosfera. Alguns autores consideram que esses organismos apresentam uma grande seletividade, sendo a maioria micófagos, alguns nematófagos, outros carnívoros, além de algívoros e bacteriófagos (Christiansen, 1964; Joosse & Verhoef, 1983; Lartey *et al.*, 1989). Curl *et al.* (1985) verificaram que, além de consumir rapidamente as hifas de alguns fungos fitopatogênicos, a germinação dos propágulos dos fungos foi alterada quando ingeridos por esse microartrópodo, sendo que Klironomos *et al.* (1992) relatam, em estudos de hábitos alimentares, a preferência por fungos de pigmentos escuros a fungos não pigmentados. Wiggins & Curl (1979) constataram que a alimentação intensa de hifas jovens foi capaz de reduzir o inóculo de *R. solani*, *F. oxysporum* f.sp. *vasinfectum* e *Pythium* spp., enquanto Curl *et al.* (1985) observaram que colembolas (*Proisotoma minuta* e *Onychiurus encarpatus*) consumiram rapidamente as hifas de *R. solani*, mas que aparentemente as hifas de *S. rolfsii* e *T. harzianum* repeliram os insetos. Nakamura *et al.* (1992) verificaram o controle de *F. oxysporum* f.sp. *cucumerinum* por colembola. Lartey *et al.* (1994) verificaram que o tratamento associando colembola (*Proisotoma minuta*) e fungos antagonísticos (*T. harzianum*, *G. virens* e *L. arvalis*) foi mais eficiente em suprimir *R. solani* do que os organismos separadamente, em solos esterilizados. Por outro lado, em solos naturais, *P. minuta* separadamente ou associada a *L. arvalis* foram os tratamentos mais eficientes. Esses organismos provavelmente são importantes na supressividade de muitos solos, sendo mais importantes em solos onde as práticas agrícolas culminam com o aumento no teor de matéria orgânica.

Protozoários

Baker & Cook (1974), mesmo incluindo os protozoários como um dos agentes de controle biológico, pois alguns gêneros se alimentam de fungos e bactérias, consideraram, até então, de importância indeterminada. Entretanto, diversos trabalhos apontam o potencial dos protozoários: Habte & Alexander (1975) reportaram que protozoários reduziram, em torno de 5 vezes, a população de *Xanthomonas campestris* em solo; Anderson & Patrick (1978) e Anderson & Patrick (1980) verificaram que amebas, além de perfurar, inativaram propágulos de *Cochliobolus sativus* e *Thielaviopsis*

basicola, acreditando que esses organismos têm um importante papel sobre a ecologia dos fungos habitantes do solo e no seu controle biológico; Homma & Ishii (1984) observaram perfurações em hifas de *R. solani* por amebas (*Arachnula impatiens*); Homma *et al.* (1979) demonstraram que amebas perfuraram e destruíram hifas pigmentadas de *G. graminis* var. *tritici*; Chakraborty *et al.* (1983) descreveram que *Gephyramoeba*, *Mayorella*, *Saccamoeba* e *Thecamoeba* se alimentam de propágulos de *G. graminis* var. *tritici* e *Cochliobolus sativus*. Posteriormente, Chakraborty (1983), Chakraborty (1985) e Dwivedi (1986) associaram a supressividade de solos ao mal-do-pé do trigo com a presença de protozoários. Entretanto, Levrat *et al.* (1991) não verificaram efeito de amebas sobre a população de *F. oxysporum*. Apesar de diversos trabalhos mostrarem a ação desse grupo de organismos sobre fitopatógenos habitantes do solo, há necessidade da realização de mais estudos para quantificação dos efeitos.

Minhocas

Os efeitos benéficos de minhocas na estrutura do solo e no aumento da produtividade em determinados tipos de solos são conhecidos (Lee, 1985). Diversas espécies de fungos foram isoladas do tubo digestivo e das excreções de minhoca, o que indica o consumo por esses organismos. Dessa forma, as minhocas podem agir tanto na dispersão de fungos (Lee, 1985) como no seu controle (Stephens *et al.*, 1994a; Stephens *et al.*, 1994b). Moody *et al.* (1996) observaram que após passar pelo trato digestivo de *Aporrectodea longa* e *Lumbricus terrestris*, esporos de *Fusarium lateritium* e *Agrocybe temulenta* não germinaram, de *Trichoderma* sp. e *Mucor hiemalis* tiveram a germinação significativamente reduzidas e os de *Chaetomium globosum* foram estimulados a germinar. Em solos calcário franco-arenosos no Sul da Austrália, infestados com *G. graminis* var. *tritici* e *R. solani*, Stephens *et al.* (1994a) e Stephens *et al.* (1994b) verificaram aumento no peso das plantas de trigo nos tratamentos com minhocas (*Aporrectodea rosea* e *A. trapezoides*), mas não observaram efeitos nos solos não infestados com os patógenos. Stephens *et al.* (1993), Stephens *et al.* (1994a) e Stephens & Davoren (1996) afirmam que a minhoca possivelmente estimula o crescimento e a produtividade das plantas pela redução na severidade dos fungos fitopatogênicos habitantes do solo, como *G. graminis* var. *tritici* e *R. solani*. Stephens *et al.* (1994b) relatam pela primeira vez o controle de *R. solani* em trigo por minhocas. O efeito da minhoca pode ser devido a diversos mecanismos somados como: ingestão e morte das hifas no intestino; competição por determinados nutrientes, devido à aceleração na decomposição de resíduos de plantas; disponibilização de certas fontes de nutrientes como N e Zn; por estímulo de antagonistas ou por alteração nas propriedades físicas do solo. Além do efeito direto da minhoca no solo, vem sendo demonstrado o efeito supressivo de vermicomposto

sobre *Phytophthora nicotianae* var. *nicotianae*, *F. oxysporum* f.sp. *lycopersici* e *Plasmodiophora brassicae*, quando incorporado a solos (Szczecz *et al.*, 1993).

Como demonstrado acima, cada organismo apresenta um determinado potencial de controlar os patógenos habitantes do solo. Assim, o importante é buscar práticas agrícolas que estimulem a sobrevivência e a multiplicação desses organismos para torná-lo supressivo.

Mecanismos bióticos envolvidos na supressividade

Os organismos relacionados com a supressividade agem por meio dos mecanismos envolvidos no controle biológico de doenças de plantas, ou seja: antibiose ou amensalismo, parasitismo, competição, predação e indução de resistência do hospedeiro. Apesar dessa divisão, diversos organismos agem por mais de um mecanismo, sendo por isso beneficiados no ambiente em que vivem. Antibiose é a interação entre organismos na qual metabólitos produzidos por um deles tem efeito danoso sobre o outro, estando envolvida a produção de antibióticos. Competição refere-se à luta entre duas populações de nichos semelhantes para obter um recurso indispensável (nutriente, água, luz, espaço, oxigênio) que no habitat se encontra em quantidade insuficiente para suprir a demanda biológica. Os competidores não causam prejuízos diretos um ao outro no sentido de uma célula se alimentar de outra ou pela produção de toxinas ou enzimas inibitórias; as influências adversas aparecem indiretamente pela luta por necessidades mútuas. Parasitismo ou simbiose antagônica pode ser definido como um organismo que se alimenta de células, tecidos ou fluídos de outro ser vivo, o hospedeiro, o qual comumente é prejudicado no processo. Predação ocorre quando um organismo, o predador, se alimenta do outro, a presa, e normalmente causa a sua morte. Na indução de resistência do hospedeiro por microrganismos ou seus metabólitos, a ação é direcionada à planta hospedeira e não ao patógeno propriamente, nesse caso seria um solo que suprime a doença e não o patógeno.

Natureza abiótica da supressividade

As propriedades físicas e químicas do solo interferem na supressividade de forma indireta, por meio do favorecimento da atividade microbiana ou diretamente, quando interferem no ciclo de vida do patógeno. As principais características físicas e químicas do solo envolvidas na supressividade são: teor de matéria orgânica, pH, macro e micronutrientes, estrutura e textura, tipo de argila, retenção de água e condutividade elétrica, entre outras.

Matéria orgânica

Solos ricos em matéria orgânica geralmente apresentam maior supressividade. Esse fato deve-se, principalmente, à capacidade de suportar maior atividade microbiana, melhorar a estrutura do solo, propiciando maior aeração e retenção de umidade. As matérias orgânicas podem ainda servir como fontes de micronutrientes, hormônios, substâncias de sua decomposição, aminoácidos e outras. Esses compostos químicos podem induzir a resistência do hospedeiro ou controlar diretamente o patógeno. Alexander *et al.* (1975) verificaram correlação negativa entre teor de matéria orgânica e incidência de *Fomes annosus* em *Pinus taeda*.

Há necessidade de se considerar as características da própria matéria orgânica. Sanazaro (1998) verificou que a incorporação de torta de mamona (C:N 4,18) favoreceu o desenvolvimento saprofítico e a severidade de *R. solani* em feijoeiro. Por outro lado, a incorporação de farelo de milho (C:N 78,1), reduziu tanto o desenvolvimento saprofítico, quanto a severidade do patógeno em feijoeiro. Huber & Watson (1970) acreditam que muitas vezes não se pode estabelecer uma correlação positiva entre a relação C:N da matéria orgânica e a severidade da doença, pois verificaram redução da podridão radicular em feijoeiro tanto com matéria orgânica com alta ou baixa relação C:N. Para Hoitink & Boehn (1991), o nível de decomposição da matéria orgânica afeta diretamente tanto os antagonistas como a severidade da doença. Em matéria orgânica fresca, rica em celulose, *R. solani* é mais agressiva, com menor parasitismo de seus esclerócios por *Trichoderma*. Entretanto, com a maturação do composto, os bioagentes se desenvolvem e o patógeno é suprimido. A incorporação de alguns resíduos específicos também leva à redução de patógenos no solo, como é o caso de resíduos de crucíferas para o controle de *Verticillium dahliae* (Subbarao & Hubbard, 1996), de *F. oxysporum* f.sp. *conglutinans* (Ramirez-Villapudua & Munnecke, 1988) e *S. cepivorum* (Villar *et al.*, 1990). Entretanto, a incorporação de matéria orgânica pode também levar a um aumento da severidade da doença por servir como base alimentar de patógenos, podendo ainda apresentar problemas de fitotoxicidade, devido às substâncias liberadas com a sua decomposição.

pH e Alumínio solúvel

Segundo Höper & Alabouvette (1996), solos com pH extremos, tanto ácidos, quanto alcalinos, são normalmente supressivos para determinadas doenças. Com valores de pH abaixo de 3,8 e 4,5, doenças causadas por *Streptomyces scabies*, *Phytophthora* spp., *G. graminis* var. *tritici*, *R. solani*, *T. basicola*, *Verticillium* spp. e *Fusarium solani* são suprimidas. Por outro lado, solos alcalinos, com pH acima de 7,8 e 8,0, são altamente supressivos a doenças causadas por *S. scabies*, *Plasmodiophora*

brassicae, *Sclerotium* spp. e *Fusarium oxysporum*. Baixa correlação foi encontrada para solos com pH entre 5,0 e 7,0, que são os solos normalmente cultivados, após a calagem, pois a planta hospedeira e a microbiota são pouco afetadas dentro desses valores de pH.

Alto nível de alumínio pode inibir o desenvolvimento de fungos fitopatogênicos. Lewis (1973) verificou que a adição de 50 mg/g de Al^{+3} no solo reduziu significativamente a podridão de raiz de ervilha causada por *Aphanomyces euteicheis*, sem aparente efeito adverso às plantas. Orellana et al. (1975) verificaram que *Verticillium albo-atrum* e *S. sclerotiorum* apresentam desenvolvimento diferente com relação à concentração de Al^{+3} solúvel no meio. Enquanto *V. albo-atrum* foi inibido com 8 mg/g de Al^{+3} , inclusive com alteração nas características fisiológicas, *S. sclerotiorum* foi totalmente tolerante, crescendo até 32 mg/g de Al^{+3} . Assim, enquanto *S. sclerotiorum* foi extremamente severa a girassol nos solos ricos em Al, tratados com 750 mg/g de $CaCO_3$, a severidade às plantas foi baixa com 3000 mg/g de $CaCO_3$. Enquanto o comportamento de *V. albo-atrum* foi o oposto. Michereff Filho et al. (1996) verificaram que a incidência de *R. solani* em plantas de feijoeiro foi correlacionada negativamente com níveis de Al trocável e positivamente com o pH.

Macro e micronutrientes

O livro intitulado “Soilborne plant pathogens: management of diseases with macro-and microelements”, editado por Engelhard (1989), discute extensivamente o papel desses elementos sobre as doenças de plantas. Um adequado fornecimento de macro e micronutrientes é importante para o controle de doenças, pois além dos aspectos fisiológicos e morfológicos das plantas, também pode alterar o desenvolvimento dos fitopatógenos. As plantas são predispostas às doenças por deficiência ou excesso de determinados nutrientes. Num clássico trabalho, Foster & Walker (1947) demonstraram a maior predisposição de tomate à murcha de *Fusarium* com baixo N, alto K e baixo P. Frequentemente, a redução da severidade de doenças é atribuída ao adequado fornecimento de nutrientes. A supressividade aos patógenos pode ser devida à ação direta sobre o patógeno ou hospedeiro, ou indiretamente por modificações nas características físicas e químicas do solo e da rizosfera, liberação de exsudados da planta e estímulo aos antagonistas.

A disponibilidade de nutrientes para os microrganismos e para as plantas é um dos fatores envolvidos na supressividade a doenças. Schippers (1972) verificou redução na formação de clamidosporos de *F. solani* f.sp. *cucurbitae* com a adição de NH_4Cl e HNO_3 . Henis & Chet (1968) verificaram redução na permeabilidade de esclerócios de *S. rolfsii* com a adição de 0,2% de diferentes fontes de nitrogênio. Chun & Lockwood (1985) verificaram que as densidades populacionais de *P. ultimum*, *T. basicola* e *Macrophomina phaseolina* foram significativamente reduzidas com a aplicação

de uréia a 0,25; 0,5 e 1% em solo arenoso. Duffy & Défago (1997) verificaram que o acréscimo de zinco incrementou a atividade de *P. fluorescens* no controle de *F. oxysporum* f.sp. *radicis-lycopersici*.

Estrutura e textura dos solos

A textura do solo refere-se ao tamanho das partículas que compõem o solo, tais como argila, silte e areia, ao passo que a estrutura do solo está relacionada ao arranjo dessas partículas. Essas características afetam a biota do solo, pois determinam a porosidade para o desenvolvimento dos fungos, bactérias, microartrópodos, protozoários e minhocas entre outras. Como a porosidade está relacionada também com a retenção de umidade e aeração, ela interfere sobre a comunidade de organismos do solo e, conseqüentemente, na supressividade.

Alexander *et al.* (1975) observaram correlação negativa entre teor de argila e porosidade capilar com a incidência de *Fomes annosus* em *Pinus*, enquanto o teor de areia e a porosidade não capilar foram positivamente correlacionadas. Amir & Alabouvette (1993) verificaram maior porcentagem de plantas de linho com murcha, causada por *Fusarium oxysporum* f.sp. *lini*, em solo contendo 96% de areia e 2,5 % de argila, do que em solo contendo 37% de argila, 44% de silte e 19% de areia, com valores de 55 e 11% de incidência da murcha, respectivamente.

Bianchini *et al.* (1997), discutindo o controle da podridão radicular do feijoeiro causada por *F. solani* f.sp. *phaseoli*, afirmam que a principal medida de controle da doença é minimizar a compactação do solo, devendo ser adotadas práticas culturais que eliminem camadas de compactação e melhorem a estrutura do solo. A mesma recomendação é realizada para o controle de outras podridões radiculares causadas por *F. solani* em diversas culturas.

Devido ao tamanho semelhante dos microrganismos, principalmente das bactérias com as partículas de argila, existe a probabilidade de adesão ou ligação das partículas de argila às células microbianas. A taxa de adesão dos microrganismos do solo às partículas minerais pode atingir até 90% da população. A adesão é mediada por substâncias liberadas pelos microrganismos (Tsai *et al.*, 1992). Dessa forma, os microrganismos influenciam a estabilidade dos agregados do solo. Como existe correlação entre a estrutura do solo e a comunidade de organismos, a supressividade também está correlacionada com esses fatores.

Tipo de argila

Tsai *et al.* (1992) afirmam que as bactérias Gram-negativas são mais facilmente adsorvidas às argilas, sendo que a montmorilonita é mais eficiente que a caulinita na adsorção. Esse fato, aliado à

alteração da estrutura do solo pelas próprias argilas, altera a atividade microbiana do solo e, com isso, a supressividade. Höper *et al.* (1995) verificaram o envolvimento da caolinita, montmorilonita e illita na supressividade de solo à murcha-de-fusário do linho, pois quando essas argilas foram incorporadas num solo conducente à doença, ocorreram alterações nas propriedades físicas, químicas e biológicas do solo e essas modificações aumentaram a supressividade. O envolvimento do tipo de argila também foi demonstrado por Amir & Alabouvette (1993), os quais verificaram que modificações na textura de um solo arenoso por adição de argila podem induzir alterações na atividade microbiana e, com isso, na fungistase e na supressividade. Esses autores verificaram que a adição de montmorilonita torna o solo mais supressivo e de talco mais conducente à murcha-de-fusário do linho.

Quebra da supressividade natural com fungicidas

A supressividade natural, quando devida a fatores biológicos, pode ser facilmente quebrada pelo uso de pesticidas. Com a aplicação dos fungicidas, ocorrem diversas alterações na comunidade de organismos do solo. Entretanto, devido às conseqüências diretas, as primeiras relatadas são as relacionadas com o surgimento de doenças. Os efeitos podem ser pela inibição direta dos antagonistas envolvidos na supressividade, ou pela quebra do equilíbrio existente. Bollen (1984) acredita ser o efeito direto sobre os antagonistas, e portanto redução na competição, a principal causa para um aumento de patógenos tolerantes após o uso de pesticidas seletivos. Elmholt *et al.* (1993) concluíram que a pressão de seleção imposta pelos fungicidas na sobrevivência, crescimento, esporulação e produção de metabólitos secundários sobre a microbiota do solo, pode ter implicações no balanço microbiano, levando a uma mudança gradual na diversidade das comunidades e uma mudança na ocorrência de patógenos habitantes do solo. Bollen (1984) considera que a inibição dos antagonistas pode resultar numa alteração nos patógenos dominantes ou causar o efeito “boomerang”. Backman *et al.* (1975) verificaram que o aumento do dano de *S. rolfsii* em amendoim foi devido ao uso de fungicidas que inibiam o crescimento de *Trichoderma*, um antagonista natural do patógeno.

No solo, as diferentes interações biológicas mantêm um equilíbrio entre os componentes, sendo que a entrada de um pesticida pode afetar o balanço biológico (Bollen, 1984), podendo resultar em interferências no processo natural de supressão de patógenos (Rodríguez-Kabana & Curl, 1980). Sabendo-se que fungos, bactérias, minhocas, protozoários, microartrópodos e outros organismos estão envolvidos na supressividade dos solos, a presença de um pesticida altera essa comunidade, com possibilidades de quebra da supressividade natural. Lee (1985) discute os efeitos de pesticidas em minhocas e afirma que a maioria deles reduz a população desse organismo. Elmholt *et al.* (1993) discutem os efeitos de fungicidas sobre a comunidade de saprófitas do solo. Considerando o papel

das micorrizas na supressividade (Rodríguez-Kabana & Calvet, 1994) e a inibição dos fungos micorrízicos pelos pesticidas (Ocampo, 1993; Rodríguez-Kabana & Curl, 1980), bem como o papel das minhocas e dos saprófitas, pode-se afirmar que esses componentes de supressividade são afetados com o uso de pesticidas.

Manipulação do solo para indução da supressividade

As propriedades físicas, químicas e biológicas do solo estão envolvidas na supressividade, existindo interações entre elas. Assim, alterações em quaisquer dessas propriedades, visando à indução da supressividade, conduzem a alterações nas demais, sendo difícil estabelecer exatamente a maior responsável pela supressividade conseguida.

Baker & Cook (1974) sugerem o desenvolvimento da supressividade por meio de: rotação de culturas, acréscimo de substratos orgânicos que estimulem os antagonistas, alteração do pH do solo para nível que estimule os antagonistas e desfavoreça os patógenos, uso de métodos de cultivo do solo que melhoram a sua estrutura, épocas adequadas de semeadura para favorecer os antagonistas e o hospedeiro, incorporação de matéria orgânica, introdução massal de antagonistas, manejo adequado da irrigação e métodos de cultivo que favoreçam os antagonistas. Essas sugestões são para estimular os componentes da supressividade. Entretanto, também são sugeridas a transferência de porções de solos supressivos para os solos conducentes (Baker & Chet, 1984), a monocultura para determinados patossistemas, como trigo x *G. graminis* var. *tritici* (Schneider, 1982) e beterraba açucareira x *R. Solani* (Hyakumachi, 1996), bem como a adição de determinados tipos de argilas (Amir & Alabouvette, 1993).

Transferência da supressividade

A evidência de que fatores bióticos são os principais responsáveis pela supressividade de um solo é o fato dessa característica poder ser transferida para solos conducentes, sendo que o fenômeno não ocorre se o solo supressivo sofrer uma esterilização (Baker & Chet, 1984). A transmissibilidade da supressividade do solo à murcha de *Fusarium* de melão foi demonstrada por Louvet *et al.* (1981), sendo que a supressividade obtida foi diretamente proporcional à concentração de solo supressivo utilizado quando o solo conducente não passou por prévio tratamento. Ghini (1997) verificou a transferência de supressividade de solos a *R. solani*, quando utilizadas concentrações entre 5 e 10% do solo supressivo na mistura, sendo que a supressividade não foi transferida quando o solo foi anteriormente fumigado, evidenciando a importância da microbiota na supressividade. Scher & Baker

(1980) transmitiram a supressividade de solo a *F. oxysporum* f.sp. *dianthi* adicionando pequena quantidade do solo para solo conducente, conseguindo ainda, obter supressividade do solo conducente com a introdução de dois isolados bacterianos originários do solo supressivo. Entretanto, há necessidade de se avaliar freqüentemente se a supressividade está sendo mantida, pois nem sempre os organismos envolvidos se adaptam à nova condição, onde as características físicas, químicas e biológicas são diversas da original.

Incorporação de resíduos orgânicos

O efeito da incorporação de resíduos orgânicos no solo ocorre geralmente pelo estímulo da atividade da biota. Esse estímulo limita a atividade dos fitopatógenos, pois aumenta a competição por espaço e nutrientes, favorece a produção de metabólitos voláteis ou não voláteis tóxicos aos patógenos e aumenta a atividade dos parasitas e dos predadores entre outras. Numerosos relatos indicam que a matéria orgânica reduz a incidência de patógenos habitantes do solo. Essa estratégia vem recebendo atenção especial, pois é uma alternativa viável para reduzir o uso de fungicidas na agricultura.

Diversos agentes de controle biológico são saprófitas competidores, podendo ser aumentada a sua atividade saprofítica por meio da incorporação de resíduos apropriados. A incorporação ao solo de substratos ricos em celulose aumenta seletivamente a densidade populacional de *Trichoderma*, resultando em controle de *R. solani* (Melo, 1998b). A adição de esterco, compostado ou não, no solo ou em substratos, suprime a incidência e a severidade de *P. aphanidermatum*, *P. ultimum*, *R. solani*, *S. sclerotiorum*, *S. homeocarpa* e *S. rolfsii*, entre outros (Asirifi *et al.*, 1994; Bettiol *et al.*, 1997; Gorodechi & Hadar, 1990; Mandelbaum & Hadar, 1990; Nelson & Craft, 1992; Volland & Epstein, 1994). A incorporação de quitina no solo resulta na redução da severidade de diversas doenças provocadas por *Fusarium* (Buxton *et al.*, 1965; Eck, 1978; Mitchell & Alexander, 1961), sendo que Ehteshamul-Haque *et al.* (1997) demonstraram que o uso de resíduos de crustáceos, ricos em quitina, reduziram significativamente *Meloidogyne javanica*, em grão de bico. Dessa forma, num país rico em resíduos de crustáceos, essa poderia ser uma fonte para o controle de doenças causadas por *Fusarium*. A adição desses resíduos aumenta a comunidade de actinomicetos no solo e esses são bons produtores de antibióticos.

Lumsden *et al.* (1983) verificaram que a aplicação de composto de lodo de esgoto reduziu significativamente: *Aphanomyces* em ervilha; *Rhizoctonia* em feijão, algodão e rabanete; *Sclerotinia* em alface; *Fusarium* em pepino e *Phytophthora* em pimenta. Hoitink & Fahy (1986) e Hoitink & Boehm (1999) discutem as bases do controle de patógenos habitantes do solo com a incorporação de

matéria orgânica compostada. Uma forma de controle é pela liberação de substâncias fungitóxicas a determinados patógenos pela matéria orgânica. Em outros casos, características como tamanho das partículas, pH e efeito sobre o ciclo de nitrogênio no solo, é que são importantes. Contudo, esses autores consideram o papel da comunidade microbiana o mais importante na obtenção da supressividade. Nessa comunidade estão envolvidos antagonistas como *Trichoderma*, *Gliocladium*, *Penicillium*, *Pseudomonas*, *Bacillus* e outros. Chen *et al.* (1988a), Chen *et al.* (1988b) e Boehm & Hoitink (1992) obtiveram substratos supressivos a *P. ultimum* com a manipulação de uma mistura de casca de árvores e de lixo doméstico compostados, verificando que a supressividade estava diretamente relacionada com a atividade microbiana nos substratos.

Monocultura

A obtenção da supressividade pela monocultura não é um fenômeno generalizado, tanto que, para o manejo adequado de patógenos habitantes do solo, a primeira medida de controle normalmente sugerida é a rotação de culturas. Entretanto, para alguns patossistemas a monocultura prolongada tem conduzido à supressividade, cujo exemplo clássico é o declínio do mal-do-pé do trigo, causado por *G. graminis* var. *tritici*, que vem sendo exaustivamente estudado e ainda não compreendido totalmente (Hornby, 1983; Reis, 1991). Nessa situação, o patógeno se estabelece na área, apresenta inicialmente alta severidade e, com o cultivo da mesma espécie, declina e a produtividade retorna aos patamares iniciais. Fellows & Ficke (1934), citados por Reis (1991), relataram que com a monocultura do trigo surgiram reboleiras de plantas mortas no primeiro ano, que por sua vez aumentaram no segundo, começaram a diminuir de tamanho no terceiro e desapareceram no quarto ano. Esse fato tem sido relatado em diferentes partes do mundo (Baker & Cook, 1974; Gerlagh, 1968; Hornby, 1983; Stephen & Davoren, 1996; Stephen *et al.*, 1994a). O fenômeno de declínio da doença com a monocultura foi também descrito para a podridão de raiz em beterraba açucareira no Japão, causada por *R. solani* (AG 2-2 IV) (Hyakumachi, 1996), sendo sugerido que o declínio é devido, principalmente, à rápida redução do potencial de inóculo e supressão da doença no solo.

Rotação de culturas

Essa prática é a principal recomendação para o manejo de patógenos habitantes do solo, sendo o seu uso sugerido há muito tempo. Entretanto, com a modernização da agricultura, vem sendo menos empregada. Rotação de culturas constitui-se na alternância, mais ou menos regular, de diferentes culturas em uma mesma área. Essa alternância deve ser de acordo com um planejamento

adequado, no qual devem ser considerados diversos fatores, como a cultura predominante, a qual será a base para a rotação, e os fatores ambientais (Santos *et al.*, 1987). A alternância das culturas interfere nas propriedades biológicas, promovendo um equilíbrio, que geralmente desfavorece o patógeno. Assim, além da ausência do hospedeiro preferencial, a rotação de culturas aumenta a microbiota do solo e com isso a competição. Reis *et al.* (1988) verificaram que a rotação de culturas em trigo, além de controlar o mal-do-pé do trigo, é eficiente na redução de inóculo de *Drechslera tritici-repentis*, *Bipolaris sorokiniana*, *Septoria nodorum*, *S. tritici* e *Xanthomonas campestris* pv. *undulosa*. Utilizando a rotação de culturas, Reis (1991) verificou redução na intensidade de doenças radiculares de trigo (em até 87%) e aumento no rendimento (em até 615%) em relação ao cultivo contínuo.

Introdução massal de microrganismos

São centenas os trabalhos que mostram a efetividade da introdução massal de antagonistas no solo para o controle de fitopatógenos habitantes do solo. Inclusive, neste capítulo são discutidos o uso de *Trichoderma*, *Gliocladium*, *Sporidesmium*, *Coniothyrium*, *F. oxysporum*, *P. oligandrum*, *Pseudomonas*, *Bacillus*, fungos micorrízicos e outros organismos na supressividade. Outra possibilidade é a introdução via microbiolização de sementes com rizobactérias promotoras de crescimento e protetoras de plantas ou mesmo os antagonistas aos fitopatógenos.

Incorporação de argilas

Höper *et al.* (1995) verificaram o efeito da adição de argilas na supressividade de solos a murcha-de-fusário do linho, sugerindo a possibilidade do uso de determinadas argilas para induzir a supressividade nos solos. Entretanto, são poucas as informações disponíveis.

Conversão de sistemas de produção

Podridões radiculares tendem a ser menos severas em cultivos orgânicos do que convencionais. Workneh *et al.* (1993), realizando um estudo comparativo entre o sistema orgânico e convencional de produção de tomate na Califórnia (USA), observaram que a incidência e a severidade de *Phytophthora parasitica* e *Pyrenochaeta lycopersici* foram significativamente reduzidas no sistema orgânico. Uma revisão sobre o assunto feita por van Bruggen (1995) apresenta vários exemplos de patógenos habitantes do solo cuja severidade foi menor no sistema orgânico do que no convencional. A explicação para tal fato reside nas características diversas dos dois sistemas de produção, onde o orgânico permite maior

rotação de culturas, aplicação regular de matéria orgânica no solo e ausência ou redução da aplicação de agroquímicos, estimulando o controle biológico natural e promovendo menores desequilíbrios na microbiota.

Métodos de avaliação da supressividade de solos

A supressividade é uma qualidade relativa, sendo que mesmo em solos nos quais a supressividade ocorre em menor intensidade, isto é, em solos conducentes, os patógenos não conseguem expressar todo o seu potencial patogênico (Hornby, 1983).

Muitos métodos têm sido adotados para avaliar a supressividade de um solo em particular. Os experimentos podem ser feitos com os patógenos e suas plantas hospedeiras ou com o patógeno *in vitro*. Muitos testes de supressão de doenças envolvem inoculação do patógeno em diferentes quantidades de inóculo ou em uma densidade adicionada em solo esterilizado e não esterilizado, por meio de autoclavagem ou fumigação.

De modo geral, um grande número de amostras de solo deve ser testado, consumindo grandes espaços em casas de vegetação, materiais e mão de obra. Além disso, muitas vezes os solos coletados não são adequados para o crescimento de plantas em vasos e necessitam da adição de vermiculita ou areia para melhorar a drenagem e, conseqüentemente, as condições para o crescimento das raízes. Essas alterações nas características físico-químicas do solo, por si mesmas, afetam os efeitos causados pelos solos nos patógenos. Além disso, os solos não autoclavados podem conter altas quantidades de inóculo de patógenos, que podem afetar os resultados, reduzindo a sensibilidade dos testes (Grünwald *et al.*, 1997).

Se os resultados de testes realizados *in vitro* apresentam correlação com os testes com plantas, eles podem ser usados devido à maior simplicidade, economia e facilidade de execução. Um dos testes mais utilizados é o crescimento radial do patógeno na superfície do solo, devido à sua correlação com a supressividade a diversos patógenos. O método de hidrólise de diacetato de fluoresceína (FDA), para avaliar a atividade microbiana, foi comparado por Ghini *et al.* (1998) com a atividade respiratória da microbiota (desprendimento de CO_2) e teor de matéria orgânica, como indicadores da supressividade do solo a *R. solani*, sendo que correlações positivas foram obtidas entre os três fatores.

Bibliografia

- Adams, P.B. The potential of mycoparasites for biological control of plant diseases. *Annual Review of Phytopathology* 28: 59-72. 1990.
- Ahmed, A.H.M. & Tribe, H.T. Biological control of white rot of onion (*Sclerotium cepivorum*) by *Conyothirium minitans*. *Plant Pathology* 26: 75-78. 1977.
- Alabouvette, C. Fusarium-wilt suppressive soils from Chateaubernard region: review of 10 years of study. *Agronomie* 6: 273-284. 1986.
- Alexander, S.A., Skelly, J.M. & Morris, C.L. Edaphic factors associated with the incidence and severity of disease caused by *Fomes annosus* in Loblolly pine plantations in Virginia. *Phytopathology* 65: 585-591. 1975.
- Amir, H. & Alabouvette, C. Involvement of soil abiotic factors in the mechanisms of soil suppressiveness to Fusarium wilts. *Soil Biology and Biochemistry* 25: 157-164. 1993.
- Anderson, T.R. & Patrick, Z.A. Mycophagous amoeboid organisms from soil that perforate spores of *Thielaviopsis basicola* and *Cochliobolus sativus*. *Phytopathology* 68: 1618-1626. 1978.
- Anderson, T.R. & Patrick, Z.A. Soil vampyrellid amoebae that cause small perforations in conidia of *Cochliobolus sativus*. *Soil Biology and Biochemistry* 12: 159-167. 1980.
- Asirifi, K.N., Morgan, W.C. & Parbey, D.G. Suppression of *Sclerotinia* soft rot of lettuce with organic soil amendments. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 34: 131-136. 1994.
- Backman, P.A., Rodrigues-Kabana, R. & Williams, J.C. The effect of peanut leafspot fungicides on the nontarget pathogen: *Sclerotium rolfsii*. *Phytopathology* 65: 773-776. 1975.
- Baker, K.F. & Cook, R.J. *Biological Control of Plant Pathogens*. San Francisco. Freeman. 1974.
- Baker, R. & Chet, I. Induction of suppressiveness. In: Schneider, R.W. (Ed.). *Suppressive Soils and Plant Disease*. St Paul. APS Press. 1984. pp.35-50.
- Berry, L.A., Jones, E.E. & Deacon, J.W. Interaction of the mycoparasite *Pythium oligandrum* with other *Pythium* species. *Biocontrol Science and Technology* 3: 247-260. 1993.
- Bettiol, W., Migheli, Q. & Garibaldi, A. Controle, com matéria orgânica, do tombamento do pepino, causado por *Pythium ultimum* Trow. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 32: 57-61. 1997.
- Bianchini, A., Maringoni, A.C. & Carneiro, S.M.T.P.G. Doenças do feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.). In: Kimati, H. Amorim, L. Bergamin Filho, A., Carmargo, L.E.A. & Rezende, J.A.M. (Eds.) *Manual de Fitopatologia*. São Paulo. Ceres. 1997. v.2. pp.376-399.
- Boehm, M.J. & Hoitink, H.A.J. Sustenance of microbial activity in potting mixes and its impact on severity of *Pythium* root rot of *Poinsettia*. *Phytopathology* 82: 259-264. 1992.

- Bollen, G.J. Non-target effects of pesticides on soil-borne pathogens. In: Hascoet, M.; Schuepp, H.; Steen, E. (Eds.) *Comportement et Effects Secondaires des Pesticides dans le Sol*. Versailles: INRA. 1984. pp.11-26.
- Budge, S.P. & Whipps, J.M. Glasshouse trials of *Coniothyrium minitans* and *Trichoderma* species for the biological control of *Sclerotinia sclerotiorum* in celery and lettuce. *Plant Pathology* 40: 59-66. 1991.
- Buxton, W., Khalifa, O. & Ward, V. Effect of soil amendment with chitin on pea wilt caused by *Fusarium oxysporum* f.sp. *pisii*. *Annals of Applied Biology* 55: 83-88. 1965.
- Cassiolato, A.M.R. Effects of *Coniothyrium minitans* on carpogenic germination and viability of *Sclerotinia sclerotiorum* sclerotia. *Fitopatologia Brasileira* 23: 474-476. 1998.
- Chakraborty, S. Population dynamics of amoebae in soils suppressive and non-suppressive to wheat take all. *Soil Biology and Biochemistry* 15:661-664. 1983.
- Chakraborty, S. Survival of wheat take-all fungus in suppressive and non-suppressive soils. *Pedobiologia* 28: 13-18. 1985.
- Chakraborty, S., Old, K.M. & Warcup, J.H. Amoebae from a take-all suppressive soil which feed on *Gaeumannomyces graminis tritici* and other soil fungi. *Soil Biology and Biochemistry* 15: 17-24. 1983.
- Chen, W., Hoitink, H.A.J. & Madden, L.V. Microbial activity and biomass in container media for predicting suppressiveness to damping-off caused by *Pythium ultimum*. *Phytopathology* 78: 1447-1450. 1988a.
- Chen, W., Hoitink, H.A.J., Schmitthenner, F. & Tuovinen, O. H. The role of microbial activity in suppression of damping-off caused by *Pythium ultimum*. *Phytopathology* 78: 314-322. 1988b.
- Christiansen, K. Bionomics of Collembola. *Annual Review of Entomology* 9: 147-178. 1964.
- Chun, D. & Lockwood, J.L. Reduction of *Pythium ultimum*, *Thielaviopsis basicola*, and *Macrophomina phaseolina* population in soil associated with ammonia generated from urea. *Plant Disease* 69: 154-158. 1985.
- Cook, R.J. & Rovira, A.D. The role of bacteria in the biological control of *Gaeumannomyces graminis* by suppressive soils. *Soil Biology and Biochemistry* 8: 269-273. 1976.
- Cugudda, L. & Garibaldi, A. Soil suppressive to *Fusarium* wilt of carnation: studies on mechanism of suppressiveness. *Acta Horticulturae* 216: 67-76. 1987.
- Curl, E.A., Gudauskas, R.T., Harper, J.D. & Peterson, C.M. Effects of soil insects on populations and germination of fungal propagules. In: Parker, C.A., Rovira, A.D., Moore, K., Wong, P.T.W. & Kollmorgen, J.F. (Eds.) *Ecology and Management of Soilborne Plant Pathogens*. St. Paul. APS Press. 1985. pp.20-23.

- Deacon, J.W., Laing, S.A.K. & Berry, L.A. *Pythium mycoparasiticum* sp. nov., an aggressive mycoparasite from British soils. *Mycotaxon* 27: 1-8. 1991.
- Duffy, B.K. & Défago, G. Zinc improves biocontrol of *Fusarium* crown and root rot of tomato by *Pseudomonas fluorescens* and represses the production of pathogen metabolites inhibitory to bacterial antibiotic biosynthesis. *Phytopathology* 87: 1250-1257. 1997.
- Dwivedi, R.S. Role of soil amoebae in take-all decline of wheat. *Indian Phytopathology* 39: 550-560. 1986.
- Eck, W.H. Autolysis of chlamydospores of *Fusarium solani* f.sp. *cucurbitae* in chitin and laminarin amended soils. *Soil Biology and Biochemistry* 10: 89-92. 1978.
- Ehteshamul-Haque, S., Sultana, V., Ara, J., Qasim, R. & Ghaffar, A. Use of crustacean chitin and plant growth promoting bacteria for the control of *Meloidogyne javanica* root knot nematode in chickpea. *Pakistan Journal of Nematology* 15: 89-93. 1997.
- Elad, Y., Chet, I. & Katan, J. *Trichoderma harzianum*: a biocontrol effective against *Sclerotium rolfsii* and *Rhizoctonia solani*. *Phytopathology* 70: 119-121. 1980.
- Elmholt, S., Frisvad, J.C. & Thrane, U. The influence of fungicides on soil mycoflora with special attention to tests of fungicide effects on soil-borne pathogens. In: Altman, J. (Ed.) *Pesticide Interactions in Crop Production: Beneficial and Deleterious Effects*. Boca Raton. CRC Press. 1993. pp.227-243.
- Engelhard, A.W. (Ed.) *Soilborne Plant Pathogens: Management of Diseases with Macro-and Microelements*. St Paul. APS Press. 1989.
- Foster, R.E. & Walker, J.C. Predisposition of tomato to *Fusarium* wilt. *Journal of Agricultural Research* 74: 165-185. 1947.
- Fravel, D.R., Adams, P.B. & Potts, W.E. Use of disease progress curves to study the effects of the biocontrol agent *Sporidesmium sclerotivorum* on lettuce drop. *Biocontrol Science and Technology* 2: 341-348. 1992.
- Gallo, D. (Coord.) *Manual de Entomologia Agrícola*. 2. Ed. São Paulo. Agronômica Ceres. 1988.
- Garibaldi, A., Aloï, C. & Gullino, M.L. Biological control of grey mould of grapevine: reality or utopia. *Proceedings, International Symposium on Plant-Protection Problems and Prospects of Integrated Control in Viticulture*, Lisboa, Portugal. 1988a. pp.283-291.
- Garibaldi, A., Brunatti, F. & Allocchio, A. Terreni repressivi verso *Fusarium oxysporum* f.so. *dianthi*. Isolamento di microrganismi e loro attività antagonistica in vaso. *La Difesa delle Piante* 8: 101-106. 1985.

- Garibaldi, A., Brunatti, F. & Cugudda, L. Attività antagonistica nei confronti della tracheofusariosi del garofano di *Fusaria* non patogeni resistenti a benomyl. Atti Giornate Fitopatologiche 1: 481-490. 1988b.
- Gauch, F. & Ribeiro, W.R.C. Ocorrência de espécies de *Pythium* potencialmente micoparasitas, com oogônios equinulados em solos de Brasília, DF. Fitopatologia Brasileira, 23: 176-179. 1998.
- Gerlagh, M. Introduction of *Ophiobolus graminis* into new polders and its decline. Netherlands Journal of Plant Pathology 74: 1-97. 1968.
- Ghini, R. Transferência de supressividade de solos a *Rhizoctonia solani* e efeito de metabólitos voláteis. Fitopatologia Brasileira 22: 265. 1997 (Resumo).
- Ghini, R., Mendes, M. D. L. & Bettioli, W. Método de hidrólise de diacetato de fluoresceína (FDA) como indicador de atividade microbiana no solo e supressividade a *Rhizoctonia solani*. Summa Phytopathologica 24: 239-242. 1998.
- Gorodechi, B. & Hadar, Y. Suppression of *Rhizoctonia solani* and *Sclerotium rolfsii* diseases in container media containing composted separated cattle manure and composted grape marc. Crop Protection 9: 271-274. 1990.
- Grünwald, N.J., Workneh, F., Hu, S. & van Bruggen, A.H.C. Comparison of an *in vitro* and a damping-off assay to test soils for suppressiveness to *Pythium aphanidermatum*. European Journal of Plant Pathology 103: 55-63. 1997.
- Habte, M. & Alexander, M. Protozoa as agents responsible for the decline of *Xanthomonas campestris* in soil. Applied Microbiology 29: 159-164. 1975.
- Harman, G.E., Chet, I. & Baker, R. *Trichoderma hamatum* effects on seed and seedling disease induced in radish and pea by *Pythium* spp. and *Rhizoctonia solani*. Phytopathology 70: 1167-1172. 1980.
- He, S.S., Zhang, B.X. & Ge Q.X. On the antagonism by hyperparasite *Pythium oligandrum*. Acta Phytopathologica Sinica 21: 77-82. 1992.
- Henis, Y. & Chet, I. The effect of nitrogenous amendments on the germinability of sclerotia of *Sclerotium rolfsii* and on their accompanying microflora. Phytopathology 58: 209-211. 1968.
- Hoitink, H.A.J. & Boehm, M.J. Interaction between organic matter decomposition level, biocontrol agents and plant pathogens in soilborne disease. Anais, 4ª Reunião Brasileira sobre Controle Biológico de Doenças de Plantas, Campinas, SP. 1991. pp.63-77.
- Hoitink, H.A.J. & Boehm, M.J. Biocontrol within the context of soil microbial communities: a substrate-dependent phenomenon. Annual Review of Phytopathology 37: 427-446. 1999.
- Hoitink, H.A.J. & Fahy, P.C. Basis for the control of soilborn plant pathogens with composts. Annual Review of Phytopathology 24: 93-114. 1986.

- Homma, Y. & Ishii, M. Perforation of hyphae and sclerotia of *Rhizoctonia solani* Kuhn by mycophagous soil amoebae from vegetable field soils in Japan. *Annals of the Phytopathological Society of Japan* 50: 229-240. 1984.
- Homma, Y., Sittou, J.W., Cook, R.J. & Old, K.M. Perforation and destruction of pigmented hyphae of *Gaeumannomyces graminis* by vampyrellid amoebae from pacific Northwest wheat field soils. *Phytopathology* 69: 1118-1122. 1979.
- Höper, H. & Alabouvette, C. Importance of physical and chemical soil properties in the suppressiveness of soil to plant diseases. *European Journal of Soil Biology* 32: 41-58. 1996.
- Höper, H., Steinberg, C. & Alabouvette, C. Involvement of clay type and pH in the mechanisms of soil suppressiveness to Fusarium wilt of flax. *Soil Biology and Biochemistry* 27: 955-967. 1995.
- Hornby, D. (Ed.) *Biological Control of Soil-borne Plant Pathogens*. Wallingford. CAB International. 1990.
- Hornby, D. Suppressiveness soils. *Annual Review of Phytopathology* 21: 65-85. 1983.
- Huber, D.M. & Schneider, R.W. The description and occurrence of suppressive soils. In: Schneider, R.W. (Ed.) *Suppressive Soils and Plant Disease*. St Paul. APS Press. 1982. pp.1-7.
- Huber, D.M. & Watson, R.D. Effect of organic amendment on soil-borne plant pathogens. *Phytopathology* 60: 22-26. 1970.
- Hyakumachi, M. Suppression and prevention in Rhizoctonia disease: mechanisms involved in disease decline. *Palestras, 5° Simpósio de Controle Biológico, Foz do Iguaçu, PR*. 1996. pp.140-149.
- Jones, D., Gordon, A.H. & Bacon, J.S.D. Cooperative action by endo- and exo-b-(1-3)-glucanases from parasitic fungi in the degradation of cell-wall glucans of *Sclerotinia sclerotiorum*. *Biochemistry Journal* 140: 47-55. 1974.
- Joosse, E.N.G. & Verhoef, S.C. Lead tolerance in Collembola. *Pedobiologia* 25: 11-18. 1983.
- Kerr, A. Biological control of crown gall through production of agrocin 84. *Plant Disease* 64: 25-30. 1980.
- Klironomos, J.N., Widden, P. & Deslandes, I. Feeding preferences of the collembolan *Folsomia candida* in relation to microfungus successions on decaying litter. *Soil Biology and Biochemistry* 24: 685-692. 1992.
- Lahdenperä, M.L. & Mohammadi, O. *Gliocladium* biopreparation in controlling damping-off on bedding plants. In: Wenhua, T.; Cook, J. & Rovira, A. (Eds.) *Advances in Biological Control of Plant Disease*. Beijing. China Agricultural University Press. 1996. pp.68-71.
- Larkin, R.P., Hopkins, D.L. & Martin, F.N. Suppression of Fusarium wilt of watermelon by nonpathogenic *Fusarium oxysporum* and other microorganisms recovered from a disease-suppressive soil. *Phytopathology* 86: 812-819. 1996.

- Lartey, R.T., Curl, E.A. & Peterson, C.M. Interactions of mycophagous Collembola and biological control fungi in the suppression of *Rhizoctonia solani*. *Soil Biology and Biochemistry* 26: 81-88. 1994.
- Lartey, R.T., Curl, E.A., Peterson, C.M. & Harper, J.D. Mycophagous grazing and food preference of *Proisotoma minuta* (Collembola: Isotomidae) and *Onychiurus encarpatus* (Collembola: Onychiuridae). *Environmental Entomology* 18:334-337. 1989.
- Lee, K.E. Earthworms – Their Ecology and Relationships with Soils and Land Use. Sydney. Academic Press. 1985.
- Leong, J. Siderophores: their biochemistry and possible role in the biocontrol of plant pathogens. *Annual Review of Phytopathology* 24: 187-209. 1986.
- Levrat, P., Pussard, M., Steinberg, C. & Alabouvette, C. Regulation of *Fusarium oxysporum* populations introduced into soil: the amoebal predation hypothesis. *FEMS Microbiology Letters* 86: 123-129. 1991.
- Lewis, J.A. Effect of mineral salts on *Aphanomyces euteiches* and *Aphanomyces* root rot of peas. *Phytopathology* 63: 989-993. 1973.
- Lifshitz, R., Dupler, M., Elad, Y. & Baker, R. Hyphal interactions between a mycoparasite, *Pythium nunn*, and several soil fungi. *Canadian Journal of Microbiology* 30: 1482-1487. 1984.
- Lodha, B.C. & Webster, J. *Pythium acanthophoron*, a mycoparasite rediscovered in India and Britain. *Mycological Research* 94: 1006-1007. 1990.
- Louvet, J., Alabouvette, C. & Rouxel, F. Microbiological suppressiveness of some soil to Fusarium wilts. In: Nelson, P.E., Tousson, T.A. & Cook, R.J. (Eds.) *Fusarium: Disease, Biology and Taxonomy*. University Park. The Pennsylvania State University Press. 1981. pp.261-275.
- Lumsden, R.D. Development of *Gliocladium virens* for biological control of *Pythium* and *Rhizoctonia* damping-off diseases of seedlings. *Proceedings, 13rd International Plant Protection Congress, The Hague, The Netherlands, 1995*. pp.385-388
- Lumsden, R.D., Lewis, J.A. & Millner, P.D. Effect of composted sewage sludge on several soilborne pathogens and diseases. *Phytopathology* 73: 1543-1548. 1983.
- Luz, W.C. Rizobactérias promotoras de crescimento de plantas e de bioproteção. *Revisão Anual de Patologia de Plantas* 4: 1-49. 1996.
- Mandelbaum, R. & Hadar, Y. Effects of available carbon source on microbial activity and suppression of *Pythium aphanidermatum* in compost and peat container media. *Phytopathology* 80: 794-804. 1990.

- MClaren, D.L., Huang, H.C. & Rimmer, S.R. Control of apothecial production of *Sclerotinia sclerotiorum* by *Coniothyrium minitans* and *Talaromyces flavus*. *Plant Disease* 80: 1373-1378. 1996.
- Melo, I.S. Rizobactérias promotoras de crescimento de plantas: descrição e potencial de uso na agricultura. In: Melo, I.S. & Azevedo, J.L. (Eds.) *Ecologia Microbiana*. Jaguariúna. EMBRAPA Meio Ambiente. 1998a. pp.87-116.
- Melo, I.S. Estratégias ecológicas para melhorar a eficácia do controle biológico de fitopatógenos. Resumos, 6º Simpósio de Controle Biológico, Rio de Janeiro, RJ. 1998b. pp.362-363.
- Melo, I.S. *Trichoderma* e *Gliocladium* como bioprotetores de plantas. *Revisão Anual de Patologia de Plantas* 4: 261-295. 1996.
- Meyer, J.R. & Linderman, R.G. Response of subterranean clover to dual inoculation with vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and a plant-growth promoting bacterium *Pseudomonas putida*. *Soil Biology and Biochemistry* 18: 185-190. 1986.
- Michereff Filho, M., Michereff, S.J., Silva, E.B., Andrade, D.E.G.T., Antunes Sobrinho, S., Noronha, M.A. & Mariano, R.L.R. Influência de tipos de solo do estado de Pernambuco na intensidade da doença induzida por *Rhizoctonia solani* em feijoeiro. *Fitopatologia Brasileira* 21: 19-25. 1996.
- Mitchell, R. & Alexander, M. Chitin and the biological control of *Fusarium* diseases. *Plant Disease Reporter* 45: 487-490. 1961.
- Moody, S.A., Pearce, T.G. & Dighton, J. Fate of some fungal spores associated with wheat straw decomposition on passage through the guts of *Lumbricus terrestris* and *Aporrectodea longa*. *Soil Biology and Biochemistry* 28: 533-537. 1996.
- Nakamura, Y., Matsuzaki, I. & Itajura, J. Effect of grazing by *Sinella curviseta* (Collembola) on *Fusarium oxysporum* f.sp. *cucumerinum* causing cucumber disease. *Pedobiologia* 36: 168-171. 1992.
- Nelson, E.B. & Craft, C.M. Suppression of dollar spot on creeping bentgrass and annual bluegrass turf with compost-amended topdressings. *Plant Disease* 76: 954-9958. 1992.
- Ocampo, J.A. Influence of pesticides on VA mycorrhizae. In: Altman, J. (Ed.) *Pesticide Interactions in Crop Production: Beneficial and Deleterious Effects*. Boca Raton. CRC Press. 1993. pp.213-226.
- Orellana, R.G., Foy, C.D. & Fleming, A.L. Effect of soluble aluminum on growth and pathogenicity of *Verticillium albo-atrum* and *Whetzelinia sclerotiorum* from sunflower. *Phytopathology* 65: 202-205. 1975.
- Ramirez-Villapudua, J. & Munnecke, D.E. Effect of solar heating and soil amendments of cruciferous residues on *Fusarium oxysporum* f.sp. *conglutinans* and other organisms. *Phytopathology* 78: 239-295. 1988.

- Reis, E. Solos supressivos e seu aproveitamento no controle de doenças de plantas. In: Bettiol, W. (Coord.) Controle Biológico de Doenças de Plantas. Jaguariúna. EMBRAPA-CNPDA. 1991. pp.181-193.
- Reis, E.M., Fernandes, J.M.C. & Picinini, E.C. Estratégias para o Controle de Doenças de Trigo. Passo Fundo. EMBRAPA-CNPT. 1988.
- Rodríguez-Kabana, R. & Calvet, C. Capacidad del suelo para controlar enfermedades de origen edáfica. Fitopatologia Brasileira 19: 129-138. 1994.
- Rodríguez-Kabana, R. & Curl, C.A. Non target effects of pesticides on soilborne pathogens and disease. Annual Review of Phytopathology 18: 311-332. 1980.
- Sanazaro, A.M. Comportamento de *Rhizoctonia solani* em solo incorporado com matéria orgânica (Dissertação de Mestrado). Botucatu. Faculdade de Ciências Agronômicas – UNESP. 1998
- Santos, H.P., Reis, E.M., Vieira, S.A. & Pereira, L.R. Rotação de Culturas e Produtividade de Trigo no RS. Passo Fundo. EMBRAPA-CNPT. 1987.
- Scher, F.N. & Baker, R. Mechanisms of biological control in a *Fusarium*-suppressive soil. Phytopathology 70: 412-417.1980.
- Schippers, B. Reduced chlamydospore formation and lysis of macroconidia of *Fusarium solani* f.sp. *cucurbitae* in nitrogen-amended soil. Netherlands Journal of Plant Pathology 78: 189-197. 1972.
- Schneider, R.W. (Ed.) Suppressive Soils and Plant Disease. St. Paul. APS Press, 1982.
- Schroth, M.N. & Hancock, J.G. Selected topics in biological control. Annual Review of Microbiology 35: 453-476. 1981.
- Stephens, P.M. & Davoren, C.W. Effect of the lumbricid earthworm *Aporrectodea trapezoides* on wheat grain yield in the field, in the presence or absence of *Rhizoctonia solani* and *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici*. Soil Biology and Biochemistry 28: 561-567. 1996.
- Stephens, P.M., Davoren, C.W., Doube, B.M. & Ryder, M.H. Ability of the lumbricid earthworms *Aporrectodea rosea* and *Aporrectodea trapezoides* to reduce the severity of take-all under greenhouse and field conditions. Soil Biology and Biochemistry 26: 1291-1297. 1994a.
- Stephens, P.M., Davoren, C.W., Doube, B.M., Ryder, M.H., Bengner, A.M. & Neate, S.M. Reduced severity of *Rhizoctonia solani* disease on wheat seedlings associated with the presence of the earthworm *Aporrectodea trapezoides* (Lumbricidae). Soil Biology and Biochemistry 25: 1477-1484. 1993.
- Stephens, P.M., Davoren, C.W., Ryder, M.H., Doube, B.M. & Correl, R.L. Field evidence for reduced severity of *Rhizoctonia* bare-patch disease of wheat, due to the presence of the earthworms *Aporrectodea rosea* and *Aporrectodea trapezoides*. Soil Biology and Biochemistry 26: 1495-1500. 1994b.

- Subbarao, K.V. & Hubbard, J.C. Interactions effects of brocolli residues and temperature on *Verticillium dahliae* microsclerotia in soil and on wilt in cauliflower. *Phytopathology* 86: 1303-1310. 1996.
- Szczech, M., Rondonanski, W., Brzeski, M.W., Smolinska, U. & Kotowski, J.F. Suppressive effect of a commercial earthworm compost on some root infecting pathogens of cabbage and tomato. *Biological Agriculture and Horticulture* 10: 47-52. 1993.
- Takeda, H. Ecological studies of collembolan population in a pine forest soil. II. Vertical distribution of Collembola. *Pedobiologia* 18: 22-30. 1978.
- Toyota, K., Kitamura, M. & Kimura, M. Suppression of *Fusarium oxysporum* f. sp. *raphani* PEG-4 in soil following colonization by other *Fusarium* spp. *Soil Biology and Biochemistry* 27: 41-46. 1995.
- Tribe, H.T. On the parasitism of *Sclerotinia trifoliorum* by *Coniothyrium minitans*. *Transactions of the British Mycological Society* 40: 489-499. 1957.
- Trutmann, P., Keane, P.J. & Merriman, P.R. Reduction of sclerotial inoculum of *Sclerotinia sclerotiorum* with *Coniothyrium minitans*. *Soil Biology and Biochemistry* 12: 461-465. 1980.
- Tsai, S.M., Baraibar, A.V.L. & Romani, V.L.M. Efeito de fatores do solo. In: Cardoso, E.J.B.N., Tsai, S.M. & Neves, M.C.P. (Coords.). *Microbiologia do Solo*. Campinas. Sociedade Brasileira de Ciência do Solo. 1992. pp.59-72.
- Turner, G.J. & Tribe, H.T. Preliminary field plot trials on the biological control of *Sclerotinia trifoliorum* by *Coniothyrium minitans*. *Plant Pathology* 24: 109-113. 1975.
- van Bruggen, A.H.C. Plant disease severity in high-input compared to reduced-input and organic farming systems. *Plant Disease* 79: 976-984. 1995.
- Villar, A.C., Mejia, E.Z. & Garcia, R. Efecto de la incorporacion de residuos de cruciferas (Brassicaceae) sobre fitopatógenos dell suelo. II. Efecto de la incorporacion del col y brocoli sobre la pudricion blanca (*S. cepivorum* Berk) de la cebolla, bajo condiciones de invernadero. *Revista Mexicana de Fitopatologia* 8: 160-165. 1990.
- Voland, R.P. & Epstein, A.H. Development of suppressiveness to diseases caused by *Rhizoctonia solani* in soils amended with composted and noncomposted manure. *Plant Disease* 78: 461-466. 1994.
- Wang, D., Guaqing, L., Doohong, J. & Shengxin, X. *Sclerotinia* species in Hubei Province and potential of *Coniothyrium minitans* as a biocontrol agent. In: Wenhua, T., Cook, R.J. & Rovira, A. (Eds.) *Advances in Biological Control of Plant Diseases*. Beijing. China Agricultural University Press. 1996. pp.109-112.
- Weller, D.M. & Cook, R.J. Suppressive of take-all of wheat by seed treatments with fluorescents *Pseudomonas*. *Phytopathology* 73: 463-469. 1983.

- Weller, D.M. Biological control of soilborne plant pathogens in the rizosphere with bacteria. *Annual Review of Phytopathology* 26: 379-407. 1988.
- Wiggins, E.A. & Curl, E.A. Interacions of Collembola and microflora of cotton rhizosphere. *Phytopathology* 69: 244-249. 1979.
- Workneh, F., Van Bruggen, A.H.C., Drinkwater, L.E. & Shennan, C. Variables associated with corky root and Phytophthora root rot of tomatoes in organic and conventional farms. *Phytopathology* 83: 581-589. 1993.

Nutrição Mineral e Patógenos Radiculares

Laércio Zambolim

Hélcio Costa

Francisco X.R. Vale

Introdução

A nutrição do hospedeiro, embora freqüentemente não seja levada em consideração, sempre tem sido um componente primário no controle de doenças de plantas. A nutrição influencia todas as partes do triângulo das doenças. Embora se conheça que no solo ocorrem vários ciclos de elementos minerais, ainda pouco se conhece a respeito da dinâmica de suas interações com o meio ambiente, com a planta e com os patógenos (Figura 7.1). Levando-se em consideração a dinâmica do ciclo da maioria dos nutrientes, não será surpresa considerar que algumas formas de controle biológico e muitos dos solos supressivos, são manifestações de atividade microbiana, que influenciam a disponibilidade dos nutrientes (Huber & Schneider, 1982).

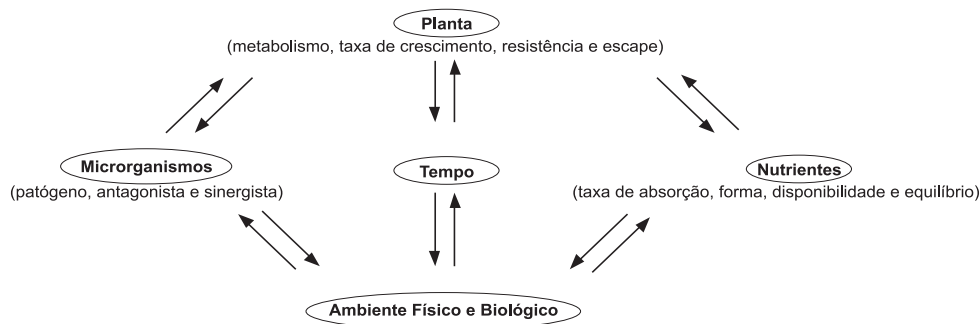


Figura 7.1. Dinâmica das interações que influenciam a manifestação das doenças de plantas.

Táticas de controle cultural de doenças, tais como seqüência de culturas, incorporação de resíduos culturais, ajuste do pH com calcário e irrigação do solo freqüentemente influenciam a severidade das doenças por meio da interação com os nutrientes (Huber, 1990). Tais práticas suprem nutrientes diretamente ou os colocam numa forma mais ou menos solúvel por meio da ação microbiana. A disponibilidade de formas inorgânicas de nitrogênio para as plantas tem reduzido a atividade de muitos patógenos por meio do aumento da resistência da planta hospedeira, escape a doenças, alteração na patogenicidade e por meio da interação dos microrganismos, influenciando tais processos (Huber, 1980). O efeito de N e P sobre o mal-do-pé do trigo e na podridão das raízes dos cereais tem sido citado como exemplo clássico.

Como os nutrientes afetam os patógenos radiculares?

O hospedeiro, o patógeno e o meio ambiente (triângulo que determina o surgimento das epidemias de doenças em plantas) podem ser afetados direta ou indiretamente pelos nutrientes (Figura 7.2). Os nutrientes podem predispor as plantas ao ataque dos patógenos atuando direta ou indiretamente; podem induzir resistência ou tolerância à planta hospedeira; podem reduzir ou aumentar a severidade das doenças; e afetar o ambiente que tanto pode favorecer ou desfavorecer os patógenos.

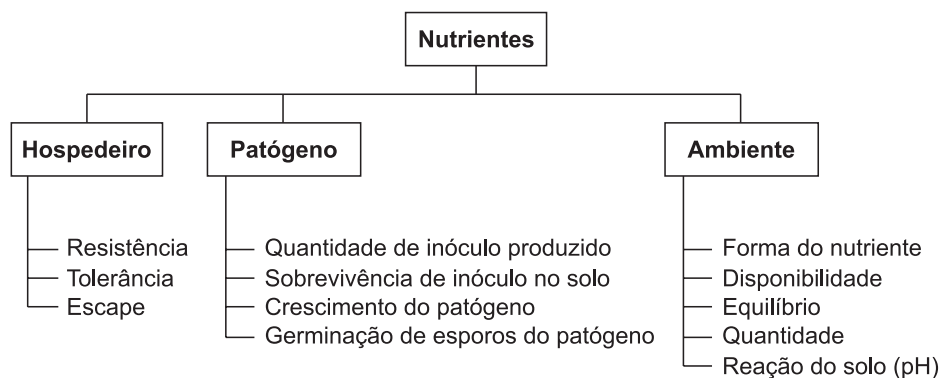


Figura 7.2. Influência dos nutrientes sobre o hospedeiro, o patógeno e o ambiente, componentes do triângulo que determina o surgimento das epidemias de doenças de plantas.

Efeito de nutrientes sobre o hospedeiro e o ambiente

A nutrição mineral pode influenciar o grau de resistência da planta por atuar em modificações histológicas e, ou, morfológicas e também na composição química da planta. A ausência de um nutriente essencial nos tecidos da planta pode refletir diretamente sobre o patógeno, afetando sua

sobrevivência, reprodução e desenvolvimento (Huber & Arny, 1985; Marchner, 1986; Perrenoud, 1990; Zambolim & Ventura, 1993). Quando todos os elementos minerais estão presentes de forma equilibrada, a resistência aos patógenos pode ser aumentada pela formação de barreiras mecânicas, síntese de toxinas e alterações anatômicas das células (Marchner, 1986).

Todos os elementos minerais essenciais influenciam a incidência ou severidade de doenças (Graham & Webb, 1991; Huber, 1994). O efeito dos nutrientes em doenças é determinado por: 1) efeito da fertilização mineral na severidade da doença; 2) comparação das concentrações de elementos nos tecidos das cultivares resistentes e suscetíveis; 3) correlações entre condições que influenciam a disponibilidade de minerais com a incidência ou severidade de doenças; e 4) combinação de todos os efeitos (Huber, 1980; Huber & Wilhelm, 1988). Um elemento em particular pode reduzir alguns patógenos e aumentar outros; mas pode também ter efeito indireto com modificação no meio ambiente (Huber & Arny, 1985).

Na determinação do papel do nutriente sobre as doenças é importante ter conhecimento do estado nutricional da planta. A resposta a um nutriente em particular pode ser diferente, quando passa de um estado de deficiência ao estado de suficiência e de suficiência ao excesso (N, P, K, Mn, Ca, S). Os sistemas metabólicos podem responder diferentemente, dependendo da forma do nutriente (ex. $\text{NH}_4\text{-N}$ vs. $\text{NO}_3\text{-N}$) ou disponibilidade (ex. Mn ou S na forma oxidada versus reduzida). A disponibilidade de nutrientes para a planta pode variar com as condições do meio ambiente, espécie de planta cultivada anteriormente, atividade microbiana na rizosfera e relação com outros elementos (N, K, Mn, S, Zn, Cu) (Graham & Webb, 1991; Huber, 1980; Huber & Arny, 1985; Huber & Wilhelm, 1988). Época de aplicação (estádio de crescimento da cultura) também influencia a resposta da doença ao nutriente. Aplicação de N na cultura do trigo de inverno e no outono não teve efeito deletério em *Rhizoctonia solani*, mas a aplicação de N no início da primavera predispôs as plantas à doença.

Os efeitos dos nutrientes minerais no crescimento e produção são usualmente estudados em termos das funções desses elementos no metabolismo das plantas. Além disso, a nutrição mineral pode também influenciar o crescimento e a produção das plantas cultivadas, de forma secundária, mas imprescindível, causando modificações na forma de crescimento, na morfologia e anatomia das plantas e na sua composição química. Os nutrientes minerais podem também aumentar ou diminuir a resistência das plantas a patógenos. Progressos expressivos já foram obtidos através do melhoramento e seleção de plantas resistentes a doenças e pragas. A resistência pode ser aumentada por modificações na anatomia (células da epiderme mais grossas, lignificadas e ou silicificadas) e nas propriedades fisiológicas e bioquímicas (produção de substâncias inibidoras ou repelentes). A resistência pode particularmente ser aumentada pela alteração nas respostas das plantas aos ataques de parasitas, aumentando as barreiras mecânicas (lignificação), que tornariam as plantas menos vulneráveis à

degradação por enzimas produzidas pelos patógenos, e a síntese de compostos tóxicos. Uma resistência aparente pode ser conseguida, quando o estágio de crescimento em que a planta é suscetível a patógenos não coincide com o período de maior atividade dos parasitas (evasão).

Ainda que a resistência seja geneticamente controlada, ela pode ser influenciada por fatores ambientais. Os efeitos são relativamente pequenos em cultivares com elevada resistência ou elevada suscetibilidade, mas bastante substanciais em cultivares moderadamente suscetíveis ou “parcialmente” resistentes. A nutrição mineral é um fator ambiental que pode ser manipulado com relativa facilidade e utilizada como um complemento no controle de doenças; entretanto, é necessário um conhecimento detalhado de como os nutrientes minerais aumentam ou diminuem a resistência das plantas através das propriedades histológicas, citológicas e conseqüentemente no processo da patogênese.

A nutrição da planta pode ser alterada drasticamente por muitos patógenos e isto freqüentemente dificulta uma diferenciação clara entre os fatores bióticos e abióticos que influenciam no excesso ou deficiência de nutrientes. Assim, através de alterações na absorção, translocação e distribuição dos nutrientes, muitos sintomas localizados e sistêmicos de doenças são similares aos induzidos abioticamente por deficiências e excessos de nutrientes.

A nutrição das plantas determinará em grande parte sua resistência ou suscetibilidade às doenças, suas estruturas histológicas ou morfológicas, as funções dos tecidos em reduzir a atividade patogênica, a virulência e habilidade do patógeno sobreviver. A deficiência dos nutrientes ao redor do ponto de infecção, tão necessários para sintetizar compostos químicos e barreiras físicas, pode resultar em suscetibilidade da planta a doenças. Por outro lado, a resistência pode surgir quando nutrientes essenciais à atividade patogênica estão ausentes.

Os elementos minerais estão envolvidos em todos os mecanismos de defesa como componentes integrais ou ativadores, inibidores e reguladores de metabolismo. Portanto, o conhecimento da fonte e função dos elementos minerais na planta torna-se necessário antes de se estudar seu papel na resistência. Treze elementos minerais são geralmente essenciais para o crescimento das plantas. A deficiência ou excesso de um elemento influencia grandemente a atividade de outros e exerce efeito catastrófico com conseqüências que repercutem no metabolismo da planta. Também deve ser lembrado que a presença de um elemento no solo não implica necessariamente que está disponível para o crescimento da planta. Sua disponibilidade é função da quantidade do elemento no solo, sua forma e sua solubilidade, capacidade assimilativa da planta e o meio ambiente, tais como pH, umidade e temperatura.

O equilíbrio dos nutrientes no solo pode ser tão importante como a presença de um outro elemento. De um modo geral, o nitrogênio, fósforo, potássio e cálcio são os elementos minerais mais limitantes; entretanto, o cloro é o único elemento que não é limitante em condições naturais.

Efeito dos nutrientes sobre os patógenos

A maioria dos elementos minerais requeridos para o crescimento das plantas tem sido relatada como responsável pelo aumento ou redução da severidade de ataque dos patógenos (Tabela 7.1). Os efeitos do nitrogênio, fósforo e potássio sobre as doenças têm sido amplamente relatados. O mesmo não acontece com os micronutrientes.

Nutrientes minerais como K, Ca, Mg, S, Mn e B tendem a decrescer o ataque de espécies do gênero *Fusarium* (Tabela 7.2). No entanto, é impossível generalizar os efeitos de um nutriente em particular sobre as combinações patógeno-planta. A interação patógeno-hospedeiro-ambiente no tempo determina como a doença é afetada pela nutrição. Tem-se verificado que alguns nutrientes aumentam a severidade de determinadas doenças, enquanto outros reduzem a severidade. É importante salientar que o efeito da nutrição é marcante em plantas que apresentam certo grau de tolerância ou moderada resistência, enquanto que as plantas altamente resistentes ou suscetíveis, praticamente não são alteradas pela nutrição.

Tabela 7.1. Interações de nutrientes minerais e patógenos radiculares (adaptado de Huber, 1990 e Zambolim & Costa, 1998).

Patógeno	Hospedeiro	Mineral											
		N	NH ₄	NO ₃	P	K	Ca	Mg	S	Na	Mn	Fe	Zn
<i>Fusarium solani</i>	citros	A ¹											
<i>Meloidogyne incognita</i>	feijão, lima e												
	pepino		D ¹	A	A	±		D					
<i>Meloidogyne javanica</i>	tomate	±			D		D						
<i>Phytophthora citrophthora</i>	citros	A		D									
<i>Ralstonia solanacearum</i>	fumo e tomate	D		A	D	D							
<i>Rhizoctonia solani</i>	legumes e cereais	A		D	D	A	D	D	D	D			
<i>Sclerotinia sclerotiorum</i>	tomate	A		D									
<i>Sclerotium rolfsii</i>	tomate, beterraba e	A	D						±				
	amendoim												
<i>Streptomyces scabies</i>	batata	D		A	D	A	A		D	D			
<i>Tylenchulus semipenetrans</i>	citros					A	A				A		D
<i>Verticillium albo-atrum</i>	algodão, tomate e	D							±	D			
	batata												
<i>Verticillium dahliae</i>	pistache			D	D								

¹A = Aumento da severidade; D = Decréscimo da severidade; ± = Efeito dependente do hospedeiro e do ambiente.

Tabela 7.2. Efeito de nutrientes minerais sobre o gênero *Fusarium* (adaptado de Huber, 1990).

Patógeno	Hospedeiro	Mineral												
		NH ₄	NO ₃	P	K	Ca	Mg	S	Na	Mn	Fe	Zn	B	
<i>F. nivale</i>	gramíneas				D			D						
<i>F. oxysporum</i>	melão	D ¹	A ¹	A	A	D								
<i>F. oxysporum</i> f..sp. <i>cubense</i>	banana	A	D			D	D			D		D	D	
<i>F. oxysporum</i> f. sp. <i>elaeidis</i>	palmáceas				D									
<i>F. oxysporum</i> f..sp. <i>lycopersici</i>	tomate	A	D	±	±	D	D		±	D		±	D	
<i>F. oxysporum</i> f..sp. <i>vasinfectum</i>	algodão	A	D	± ¹	±	D	D		A	D		A		D
<i>F. solani</i>	feijão	A	D			D	D							

¹A = Aumento da severidade; D = Decréscimo da severidade; ± = Efeito dependente do hospedeiro e do ambiente.

Em relação às doenças causadas por patógenos que formam esclerócios, os nutrientes fósforo, cálcio, magnésio, enxofre e manganês, acarretam um decréscimo na intensidade da doença incitada pela grande maioria desses agentes causais (Tabela 7.3). Existe também uma tendência do efeito positivo do potássio na redução das doenças causadas por estes patógenos. Contudo, observa-se que não há um efeito marcante das formas do nitrogênio.

Tabela 7.3. Interação entre nutrientes e fungos que formam esclerócios no solo e na planta (adaptado de Zambolim *et al.*, 2001).

Patógeno	Hospedeiro	Mineral												
		N	NH ₄	NO ₃	P	K	Ca	Mg	S	Na	Mn	Fe	Zn	Cu
<i>Rhizoctonia solani</i>	feijoeiro	A	A	D	D	A	D	D	D	A	D			D
	couve-flor	D			D		D							
	pepino				D		D							
	ervilha		A	D	D	A	D	D	D		D			
	batata		A	D		±				D		D		
<i>Sclerotinia sclerotiorum</i>	tomateiro		A	D										
	abóbora					D	D				D			
<i>Sclerotium cepivorum</i>	cebola	D	D		D	D					D		D	D
<i>Sclerotium rolsii</i>	pimentão						D							
	tomateiro	A	±	D			D							
<i>Verticillium albo-atrum</i>	tomateiro	D	D								D			
<i>Verticillium dahliae</i>	berinjela		D	A			A				D			
	batata	D	D	A				D			D	A		D

¹A = Aumento da severidade; D = Decréscimo da severidade; ± = Efeito dependente do hospedeiro e do ambiente.

Nitrogênio

O nitrogênio promove crescimento vigoroso e retarda a maturação, sendo essencial para produção de aminoácidos, proteínas, hormônios de crescimento, fitoalexinas e fenóis pela planta. O nitrogênio em abundância resulta na produção de tecido novo e suculento, pode também prolongar o estágio vegetativo e, ou, retardar a maturidade da planta. Estes efeitos criam condições favoráveis ao ataque dos patógenos. Inversamente, a planta que sofre deficiência de nitrogênio pode tornar-se debilitada, crescer lentamente e ser mais suscetível aos patógenos.

A mineralização biológica do nitrogênio orgânico para nitrato de amônio ($\text{NH}_4\text{-N}$) inorgânico e sua subsequente nitrificação a nitrato ($\text{NO}_3\text{-N}$) são processos dinâmicos, resultando na produção de várias formas disponíveis durante o crescimento da planta. As taxas de mineralização e nitrificação são influenciadas por fatores físicos e químicos como pH, tipo de solo, concentração e fonte de N, tensão de oxigênio, temperatura, concentração de sais, culturas anteriores e outros.

A forma do nitrogênio (amônio ou nitrato) que está disponível ao hospedeiro ou patógeno afeta a severidade ou resistência mais que, a quantidade do elemento. A redução de doenças pelo nitrogênio geralmente resulta da influência de formas específicas deste nutriente, em rotas metabólicas diferentes, alterando o crescimento e constituintes da planta ou exsudatos.

As formas de nitrogênio também apresentam efeitos diretos sobre a germinação, sobrevivência, reprodução, crescimento e virulência do patógeno. Cada fonte de nitrogênio tem efeito específico sobre as doenças, isto é, aumenta ou diminui sua severidade (Tabela 7.4). Como exemplo, a forma $\text{NO}_3\text{-N}$ geralmente decresce a murcha-de-fusário, mas aumenta a murcha-de-verticílio e de *Ralstonia solanacearum*. Geralmente, doenças causadas por *Fusarium*, *Rhizoctonia* e *Aphanomyces* podem ser reduzidas por nitrato e aumentadas por amônia enquanto que *Streptomyces* responde de maneira inversa. O efeito de cada forma de nitrogênio sobre as doenças está associado ao pH. As doenças que aumentam na presença da amônia são geralmente mais severas em pH ácido, enquanto aquelas que são aumentadas pelo nitrato são geralmente mais severas em pH neutro a alcalino.

Tabela 7.4. Efeito de formas inorgânicas de nitrogênio sobre patógenos radiculares [adaptado de Zambolim & Costa, 1998).

Patógeno	Hospedeiro	Formas de nitrogênio	
		Nitrato	Amoniacal
<i>Aphanomyces</i>	ervilha, milho, soja e tomate	D ¹	A ²
<i>Fusarium</i>	algodão, batata, citros e feijão	D	A
<i>Globodera</i>	fumo e soja	A	D
<i>Meloidogyne</i>	pepino	A	D
<i>Phytophthora</i>	citros	D	A
<i>Pythium</i>	ervilha e milho	A	D
<i>Ralstonia</i>	tomate	A	D
<i>Rhizoctonia</i>	beterraba, feijão e trigo	D	A
<i>Sclerotium</i>	tomate	D	A
<i>Streptomyces</i>	batata	A	D
<i>Verticillium</i>	batata e tomate	A	D

¹A = Aumento da severidade; D = Decréscimo da severidade.

O efeito de N-NH_4^+ e N-NO_3^- sobre duas doenças causadas por fungos do solo em batata são apresentados na Tabela 7.5. Observa-se que quando a forma usada foi N-NH_4^+ , houve redução da murcha-de-verticílio, mas aumento da intensidade da doença causada por *Rhizoctonia* em batata. Portanto, a inibição da nitrificação do NH_4^-N reduziu a murcha-de-verticílio, mas aumentou a severidade do cancro causado por *Rhizoctonia*. Os altos níveis de nitrogênio na planta prolongam o vigor das plantas, retarda o processo de maturação, decresce o conteúdo de sílica nos tecidos, reduz o teor de lignina nos tecidos e retarda a senescência das plantas. Sílica e lignina estão ligadas à resistência de inúmeras doenças de plantas. O baixo conteúdo destas substâncias pode tornar a planta mais suscetível ao ataque de doenças.

Tabela 7.5. Efeito da fonte de N sobre doenças que incidem sobre a batata (Huber, 1990).

Fonte de N	Murcha-de-verticílio	Cancro de <i>Rhizoctonia</i>	Produção Kg/ha
$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	3,9 b ¹	6,2 b ¹	6.100 b
$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	9,6 a	4,8 a	3.598 a

¹Notas variando de 0 = ausência de doença a 10 = planta morta.

O efeito da aplicação de nitrogênio no trigo é benéfico e reduz significativamente a severidade

do mal-do-pé. A deficiência de N aumenta a quantidade de doença, mesmo na presença de P e K. Sulfato de amônia reduz o mal-do-pé, pelo decréscimo da quantidade de tecido infectado, enquanto a aplicação de nitrato de amônia pode aumentar a doença em trigo.

Em soja, a deficiência de nitrogênio está associada a uma alta taxa de podridão das raízes por *R. solani*. Em “turfgrass”, o baixo nível de N promove uma diminuição do ataque do patógeno em relação a níveis normais, sendo a severidade muito maior a níveis elevados de N.

O efeito de fontes de N em relação a baixa e alta quantidade de inóculo de *Verticillium dahliae* foi estudado por Elmer & Ferrandino (1994) (Tabela 7.6). Quando empregada fertilização com a fonte amoniacal a produção de berinjela foi superior à fonte nítrica; entretanto, em alta densidade de inóculo não houve diferença significativa entre as duas fontes de N empregadas.

Tabela 7.6. Efeito de fertilizantes nitrogenados e diferentes densidades de inóculo de *Verticillium dahliae* na produção de berinjela (Elmer & Ferrandino, 1994).

Fontes de nitrogênio e densidade de inóculo ¹	Produção	
	Campo (1990)	Microparcela (1991)
Testemunha		
(NH ₄) ₂ SO ₄	11,61 a	3,09
Ca(NO ₃) ₂	8,04 b	3,60
Baixa densidade de inóculo		
(NH ₄) ₂ SO ₄	7,50 c	2,40 a
Ca(NO ₃) ₂	4,43 d	1,61 b
Alta densidade de inóculo		
(NH ₄) ₂ SO ₄	2,20	1,28
Ca(NO ₃) ₂	2,46	1,15

¹Baixa densidade de inóculo (4 microesclerócios/g de solo, em 1990; 7 microesclerócios/g de solo, em 1991) e alta densidade de inóculo (13 microesclerócios/g de solo, em 1990; 17 microesclerócios/g de solo, em 1991).

O baixo nível de N, particularmente, nitrato e nitrato de amônia causa significante decréscimo na incidência e desenvolvimento da murcha em algodão, causado por *Verticillium albo-atrum*. O nitrato de amônia, em níveis médios, pode também aumentar o desenvolvimento e severidade da doença.

Em tomate, nitrogênio em excesso tem sido responsável por frutos excessivamente moles e suscetíveis a doenças, esmagamentos e deterioração em pós-colheita. Trabalhos com *Pectobacterium caratovororum* subsp. *caratovororum* demonstraram que frutos de tomates de plantas, tratadas com altos níveis de N, foram mais suscetíveis a este patógeno, que aqueles em que a dosagem foi menor.

Em relação aos nematóides, estudos sobre o efeito de N na atividade de *Heterodera glycines* revelaram que a aplicação de NaNO_3 ou NH_4NO_3 na concentração de 56 a 896 ppm de N, no solo, reduziu o ataque, penetração e desenvolvimento de cistos do nematóide. Efeito inibidor foi positivamente correlacionado com a concentração de N, sendo que, uma concentração acima de 112 ppm acarretou uma redução no número de ovos por cistos. Enquanto, trabalhos sobre o efeito de fontes de nitrogênio em *Meloidogyne incognita* mostraram que tanto o número de fêmeas maduras quanto o número de massas de ovos produzido por grama de raiz foi maior em plantas que receberam nitrato quando comparadas com aquelas que receberam amônia. Em geral, a aplicação de amônia promove um decréscimo na quantidade de injúrias causadas pelos nematóides, como também no número de ovos produzidos em raízes infectadas.

O efeito de formas inorgânicas de nitrogênio sobre doenças denominadas de tombamento de mudas e podridão de raízes e caule foram relatados por Zambolim *et al.* (2001). A forma de nitrato quase sempre reduz a severidade das doenças, que causam tombamento e podridão de raiz e caule; a forma amoniacal na maioria dos casos aumentou a severidade destas doenças.

Fósforo

O fósforo aumenta a resistência das plantas por aumentar o balanço de nutrientes na planta ou por acelerar a maturação da cultura, auxiliando-a a escapar da infecção por patógenos que tem preferência por tecidos jovens. Estudos envolvendo o mal-do-pé em trigo mostram que o aumento no conteúdo de fósforo nas raízes, como resultado de tratamento das plantas com este nutriente, está correlacionado com um decréscimo da exsudação de aminoácidos se comparado com plantas não tratadas. Esta correlação tem sido observada em vários tipos de plantas, incluindo *Pinus radiata* e citros. Em raízes, com baixo nível de P, foi observado um decréscimo de fosfolipídios com um correspondente aumento na permeabilidade da membrana celular e da exsudação radicular, tendo o inverso sido observado em altos níveis de fósforo. De acordo com esses resultados, a exsudação das raízes influencia na atividade de patógenos, desde que, o fósforo induza decréscimo na exsudação radicular, o que é correlacionado com um decréscimo na severidade da doença.

Alguns autores têm relatado correlação entre a deficiência de fósforo e o aumento da severidade da doença causada por *R. solani*. No entanto, estudo realizado com *Rhizoctonia* sp. em “turfgrass”, mostrou que o fósforo não tem influência sobre o nível da doença.

Estudos com a fusariose do tomateiro mostraram que elevados níveis de fósforo aumentaram a severidade da murcha, e que a combinação de elevada calagem com baixo teor de fósforo reduziu a severidade da doença. Aplicações de superfosfato acima do requerido para o crescimento do

tomateiro aumentaram muito a ocorrência da murcha em pH 6,0. Em pH 7,0 ou 7,5 não houve aumento da doença porque em pH elevado, a disponibilidade de fósforo é reduzida.

Estudos envolvendo o mal-do-Panamá (*Fusarium oxysporum* f.sp. *cubense*) em bananeira, mostram que a aplicação de altos níveis de fósforo no solo pode afetar a absorção de zinco pela planta e, de forma indireta, poderia estar interferindo no mecanismo de resistência da planta ao patógeno.

Resultados benéficos na redução da população de nematóides no solo do gênero *Meloidogyne* em feijão e pepino podem ser obtidos pela aplicação de doses crescentes de fósforo no solo. Outros estudos mostram que o fósforo pode também proporcionar maior resistência da planta aos nematóides. A aplicação de superfosfatos pode aumentar a síntese de proteínas e a atividade celular dos tecidos vegetais, proporcionando maior resistência da planta hospedeira aos nematóides. A aplicação de superfosfato pode produzir mudanças bioquímicas, tais como aumento na quantidade de vitamina C, óleos vegetais, polifenóis, peroxidase e amônia, criando-se um ambiente desfavorável aos nematóides, promovendo uma redução na fecundidade e população do fitonematóide.

Potássio

O potássio, de modo geral, reduz a suscetibilidade das plantas tanto a parasitas obrigatórios quanto a facultativos. Entretanto, na maioria dos casos, o efeito do potássio está restrito à faixa de deficiência do elemento, isto é, plantas deficientes em potássio são mais suscetíveis do que plantas com níveis suficientes de potássio. Uma norma geral é que a suscetibilidade diminui (ou resistência aumentou) em resposta ao potássio, da mesma forma na qual o crescimento da planta responde ao aumento do suprimento de potássio.

O potássio está relacionado com a síntese de compostos de alto e baixo peso molecular na planta, conforme a Figura 7.3.

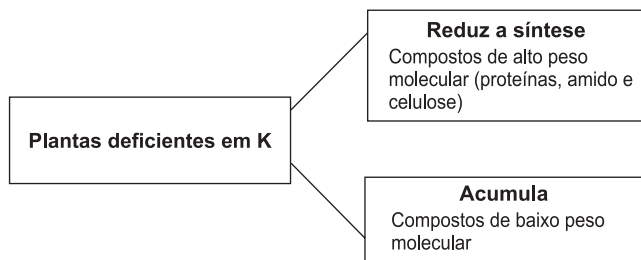


Figura 7.3. Influência da deficiência de potássio (K) sobre as plantas.

A fertilização do solo com níveis baixos de potássio podem reduzir a resistência de várias espécies de plantas ao ataque de *F. oxysporum* (Zambolim *et al.*, 2001). Este fato tem sido verificado também em algodão e tomate em relação à murcha-de-verticílio. A elevada suscetibilidade de plantas deficientes em potássio a certas doenças está relacionada com as funções metabólicas do potássio. Em plantas deficientes, a síntese de compostos de elevado peso molecular (proteínas, amido e celulose) é diminuída e compostos orgânicos de baixo peso molecular acumulam-se. Em plantas deficientes em K, um aumento no seu fornecimento conduziu a um aumento no crescimento e diminuiu o conteúdo de compostos orgânicos de baixo peso molecular até o ponto em que o crescimento é máximo. Por outro lado, aumentos no nível de K na planta além do ótimo não causam efeitos substanciais nos constituintes orgânicos das plantas e nem na resistência a doenças.

Na cultura da bananeira, tem-se observado que em solos onde o nível de potássio é excessivamente alto em relação ao cálcio e ao magnésio, as plantas apresentam sintomas do mal do Panamá. Os valores da relação K/Mg nesses solos foram estatisticamente superiores àqueles verificados em solos com plantas saudáveis. Esses dados vêm mostrar que é muito importante manter um equilíbrio entre os elementos minerais no solo.

Costa & Zambolim (1999, dados não publicados), estudando níveis de K/Mg no solo, verificaram que houve retardamento no aparecimento de plantas mortas em duas cultivares de feijão causado por *F. oxysporum* f.sp. *phaseoli*, sendo que os menores valores de área abaixo da curva do progresso da murcha-de-fusário foram obtidos quando a relação foi de 30,8 e 15,4 para as cultivares Carioca e Goytacazes, respectivamente.

Cálcio

O cálcio está ligado a integridade da membrana e da parede celular das plantas. É elemento importante na resistência a doenças por dificultar a degradação das enzimas pectolíticas. Sua deficiência inibe a atividade destas enzimas, facilitando deste modo o ataque por patógenos macerativos. O efeito de cálcio sobre patógenos habitantes do solo encontra-se na Tabela 7.7. Observa-se que, na presença de nutrientes contendo o elemento cálcio, a severidade das doenças reduziram, seja fungos ou bactérias habitantes do solo.

Cálcio é um elemento importante na resistência de inúmeras doenças de plantas, tais como no tombamento de mudinhas em cultivo protegido, no viveiro e no campo; podridão de raízes e do hipocótilo; e podridão de órgãos suculentos. Em tais doenças o teor de cálcio é inversamente correlacionado com o teor de cálcio nos tecidos da planta. Entretanto, o teor de cálcio na planta é função da fonte, do tamanho das partículas, da época de aplicação e do tipo de solo.

Tabela 7.7. Resposta de plantas a doenças radiculares, em função da aplicação de nutrientes contendo cálcio (adaptado de Zambolim *et al.*, 2001).

Hospedeiro	Nutrientes	Doença	Intensidade da doença
Abacate	Ca	Podridão de raízes (<i>Phytophthora cinnamomi</i>)	< ¹
	pH	Podridão de raízes (<i>P. cinnamomi</i>)	>
	Mn		
	Al		
	Ca P		
	Ca (NO ₃) ₂	Podridão de raízes (<i>P. cinnamomi</i>)	<
	pH 7,3		
Amendoim	Ca	Podridão da vagem (<i>Rhizoctonia solani</i> + <i>Pythium myriotilium</i>)	<
Feijão	Ca	Podridão mole (<i>Pectobacterium carotovorum</i>)	<
Tomate	CaCO ₃	Murcha-de-verticílio (<i>Verticillium</i> sp.)	<
	Ca	Murcha bacteriana (<i>Ralstonia solanacearum</i>)	<

¹< = menor, > = maior.

O cálcio tem um papel crítico na divisão e desenvolvimento celular, na estrutura da parede celular e na formação da lamela média. É relativamente imóvel nos tecidos. Complementa a função do potássio na manutenção da organização celular, hidratação e permeabilidade. Está envolvido na mitose, ativação e regulação enzimática e funcionamento das membranas. O conteúdo de cálcio nos tecidos das plantas afeta a incidência de doenças parasíticas de duas formas: na primeira, o cálcio é essencial para a estabilidade das biomembranas; quando os níveis de cálcio são baixos, o efluxo de compostos de baixo peso molecular (açúcares) do citoplasma para o apoplasto é aumentado. Na segunda, poligalacturonatos de cálcio são requeridos na lamela média para que haja estabilidade da parede celular. Muitos fungos e bactérias fitopatogênicos alcançam o tecido da planta pela produção de enzimas pectolíticas extracelulares como a galacturonase, que dissolvem a lamela média. A atividade desta enzima é drasticamente inibida pelo cálcio.

Vários fungos parasitas invadem preferencialmente o xilema e dissolvem a parede celular dos vasos, causando obstrução dos vasos condutores, e subseqüentemente aparecem os sintomas de murcha (*Fusarium*). Para o controle da murcha-de-fusário, causada por *F. oxysporum*, recomenda-se resistência genética, adoção de práticas culturais e nutrição adequada e equilibrada. Para que se obtenha redução na severidade da doença, torna-se necessário proceder a calagem para aumentar o

pH do solo e empregar como fonte de adubação nitrogenada a forma de nitrato.

Em alguns casos, o efeito da aplicação do calcário no solo se faz sentir sobre fitopatógenos pela modificação do pH da solução do solo. Alterações no pH podem influenciar os patógenos diretamente ou indiretamente. Indiretamente atuam modificando a população dos microrganismos antagonistas, reduzindo-os ou aumentando-os.

A recomendação de controle da murcha-de-verticílio inclui a resistência genética, a adoção de práticas culturais e o plantio de uma seqüência de culturas não hospedeiras do patógeno. Entretanto, a nutrição adequada do hospedeiro é muito importante no controle da doença. A incorporação direta de manganês ao solo, visando o controle da murcha-de-verticílio, não apresenta caráter prático com resultados inconsistentes. A nutrição da planta hospedeira, visando o controle da murcha-de-verticílio deve incluir níveis adequados de N, P e K, com predominância da forma amoniacal de nitrogênio. A forma amoniacal de nitrogênio reduz o pH do solo, aumenta a absorção de Mn, Cu e Zn pelas plantas, mantém alto nível de compostos fenólicos (inibe a atividade da pectina metil esterase de *Verticillium*, que é envolvida na patogênese) nos tecidos vasculares. Os compostos fenólicos são estimulados pelo aumento no nível de Mn no solo.

A recomendação de controle da hérnia das crucíferas, causada por *Plasmodiophora brassicae*, envolve calagem do solo há mais de 200 anos. Após a calagem recomenda-se a fertilização com nitrogênio na forma nítrica. A doença é severa até pH 5,7; entre 5,7 e 6,2 a severidade da doença decresce; acima de 7,8 o patógeno é completamente inibido. Por outro lado, o ataque de *Streptomyces scabies*, agente causal da sarna comum em batata, pode ser severo quando o pH varia de 5,2 a 8,0, mas a severidade da doença reduz quando em pH abaixo de 5,2. Portanto, não se recomenda fazer rotação de cultura de crucíferas com a batata devido ao problema da sarna comum que pode surgir em solos com pH alto.

O controle da sarna comum envolve as seguintes medidas: 1) melhoramento de cultivares de batata, visando absorção mais eficiente de Mn da solução do solo; 2) prolongamento da disponibilidade de Mn no solo para as plantas, evitando ou reduzindo sua oxidação; e 3) promoção de uma maior eficiência dos inibidores da nitrificação visando manter o nitrogênio sob a forma amoniacal no solo. Além disto, recomenda-se o emprego de fertilizantes ácidos nas adubações. Portanto, a severidade da sarna é aumentada pelo emprego de nitrogênio sob a forma nítrica, compostos orgânicos, altos níveis de potássio e cálcio no solo; por outro lado, a severidade pode ser reduzida empregando-se nitrogênio sob a forma amoniacal, fertilizantes ácidos, inibidores da nitrificação e manutenção de boa disponibilidade de Mn no solo em quantidades suficientes para a planta, sob a forma solúvel, para atuar sobre o patógeno.

Aplicação de cálcio no solo pode reduzir a população de *Sclerotium rolfsii* no solo. A aplicação

de cálcio no solo pode reduzir também a severidade de várias doenças, causadas por patógenos de raiz e, ou, caule, entre os quais destacam-se *Rhizoctonia*, *Sclerotium*, *Pythium*, *Botrytis*, *Fusarium* e o nematóide *Ditylenchus dipsaci*. A aplicação de hidróxido de cálcio ao solo tem sido também relatada como medida eficiente no controle de *F. oxysporum* f.sp. *chrysanthemi* em plantas de crisântemo. A redução no pH pode decrescer o ataque da murcha-de-verticílio em várias culturas e de *Phymatotrichum omnivorum* em algodão e de *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici* em trigo. A manutenção do pH próximo a 7,0 é um dos principais fatores no controle de *Phytophthora cinnamomi* do abacateiro e de murcha-de-fusário em várias culturas.

Além do efeito sobre o pH do solo, o cálcio pode ser importante na resistência de plantas a doenças, devido ao seu papel na composição da parede celular, conferindo resistência de plantas adultas de feijão a *R. solani*. Cálcio tem sido envolvido na redução da suscetibilidade de tomate a *Pectobacterium*, *F. oxysporum*, *Phytophthora*, *S. rolfsii* e *Botrytis* por protegerem os materiais pécticos da maceração por enzimas extracelulares destes patógenos.

Resistência de tubérculos de batata a *Pectobacterium carotovorum* subsp. *atrosepticum* tem sido atribuída também à alta concentração de cálcio nos tubérculos.

A presença de cálcio no solo em quantidade suficiente exerce influência na redução de tombamento de mudinhas, podridão de raízes e do hipocótilo e podridão de órgãos suculentos. A severidade destas doenças é inversamente proporcional ao teor de cálcio nos tecidos da planta. Entretanto, o efeito do Cálcio está ligado a sua fonte, ao tamanho da partícula, a época de aplicação e ao tipo de solo.

Ao longo dos anos, vários trabalhos têm demonstrado a ação do cálcio sobre doenças em diversas culturas de importância agrícola. Castano & Kernkamp (1956) relataram que células corticais de soja de plantas deficientes em cálcio desenvolveram-se pobremente com parede celular fina, lamela média pouco desenvolvida, e largos espaços intercelulares. Concluíram que esta condição permitiu a penetração e invasão de hifas de *R. solani*. Cardoso *et al.* (1985) relataram que o cálcio reduziu a severidade da murcha-de-fusário em café. Chrominski *et al.* (1987), trabalhando com *Cucurbita pepo* L. e *Helianthus annuus* L. relataram que tratamentos deficientes em cálcio apresentaram maior percentagem de mortalidade causada por *Sclerotinia sclerotiorum*.

Enxofre

Os registros limitados dos efeitos do enxofre em doenças de plantas, provavelmente refletem a grande disponibilidade deste elemento mineral na maioria dos solos. Além disto, os fertilizantes normalmente colocam grande quantidade de enxofre no solo, indiretamente. Este elemento ocorre

sob a forma reduzida nas plantas e é incorporado em aminoácidos, proteínas, enzimas, vitaminas, óleos aromáticos e ferredoxinas, promovendo o crescimento de raízes e nodulação de leguminosas.

Desde o século passado, sabia-se que aplicações de enxofre elementar no solo poderiam controlar a sarna da batata (*S. scabies*). A supressão da doença, neste caso, deve-se a uma redução do pH do solo, quando o enxofre é oxidado. Entretanto, a aplicação do enxofre no solo para controle da sarna em batata é praticada somente em pequenas áreas. Esta técnica torna-se impraticável muitas vezes, devido à dificuldade do abaixamento do pH em alguns solos. Além disto, muitas espécies não toleram pH baixo.

No Brasil, plantas crescendo em solos de cerrado podem mostrar deficiências de enxofre em diferentes culturas. Para correção da deficiência, tem sido recomendado o gesso ou fertilizantes que contenham o enxofre, em associação ou não com a calagem do solo.

Portanto, o efeito do enxofre sobre o pH do solo tem sido apontado como o fator responsável na redução da severidade de doenças. Em abacateiro, a aplicação de enxofre ao solo favorece o desenvolvimento de *Trichoderma viride* que atua como micoparasita de *P. cinnamomi*. Há também relatos do efeito de enxofre sobre a podridão de *R. solani* em beterraba, embora se admita que não seja diretamente sobre o patógeno.

Magnésio

Os teores e formas de magnésio disponíveis no solo são determinados pela origem geológica, precipitação e presença de outros cátions trocáveis. Solos ácidos normalmente apresentam deficiência em magnésio. Altos níveis de potássio ou cálcio podem inibir a absorção de magnésio e vice-versa.

Como um constituinte da clorofila, o magnésio é importante na fotossíntese. Está também associado com a velocidade de crescimento das plantas, mitose, níveis de proteínas, metabolismo de carboidratos e fosforilação oxidativa em células fisiologicamente jovens. Diferente do cálcio, o magnésio é translocado de partes maduras da planta para partes em crescimento ativo.

O magnésio está constantemente associado ao cálcio, já que pode ser aplicado ao solo visando neutralizar o pH. Da mesma forma que o cálcio, o magnésio pode reduzir ou não a severidade de doenças, dependendo da combinação hospedeiro-patógeno e do ambiente. Tem-se verificado que o magnésio reduz o teor de cálcio em vagens de amendoim, predispondo-as ao ataque de *Rhizoctonia* e *Pythium*. Alguns autores têm atribuído ao desbalanço nutricional, envolvendo cálcio, magnésio e enxofre como a causa primária do ataque desses patógenos.

Zinco

O zinco é um elemento que atua diretamente sobre o patógeno. A deficiência desse mineral acarreta perda da integridade da membrana plasmática, aumentando, por conseguinte, a suscetibilidade a doenças fúngicas devido a sua preferência de se ligar a grupos denominados de SH. A deficiência desse componente pode também reduzir a concentração de ácido indol acético. O zinco é também o elemento ativador de inúmeras enzimas na planta, tais como a RNA polimerase.

Vários autores têm relatado o efeito de zinco sobre as doenças incitadas por patógenos radiculares. Borges Perez *et al.* (1991) observaram que a fertilização com zinco, por três anos, reduziu significativamente a incidência de *F. oxysporum* f.sp. *cubensis*. De maneira similar, Falloon *et al.* (1996) relataram que a aplicação de óxido de zinco e sulfato de zinco no sulco de plantio reduziu a incidência de *Spongospora subterrânea* em batata.

Algodão também tem sido beneficiado pela aplicação de zinco no solo. Plantas crescendo em solo com aplicação de 100 ppm de zinco mostram resistência a *F. oxysporum* f.sp. *vasinfectum*. O papel do zinco, neste caso, é aumentar o conteúdo de ácido ascórbico e carboidrato das plantas, conferindo, desta forma, resistência à murcha-de-fusário.

Por outro lado, o elemento zinco parece ser essencial ao crescimento, esporulação e virulência de *F. oxysporum* f.sp. *lycopersici*. A aplicação de fertilizantes contendo zinco ao solo pode aumentar a produção de toxinas pelo patógeno. O zinco também tem sido responsável pela produção de ácido fusárico por *F. oxysporum* f.sp. *udum*. Os estudos sugerem que o zinco pode decrescer ou aumentar a incidência de doenças e que o seu modo de ação ainda não está completamente esclarecido.

Ferro

Os trabalhos envolvendo o elemento ferro no controle de doenças de plantas, envolvem seu efeito no patógeno e diretamente no hospedeiro. Em se tratando do efeito sobre o patógeno, tem-se verificado que quando o EDTA ou o DHBA (2,3 ácido dihydrobenzóico) exerceu efeito quelante sobre o ferro, tornando-o não disponível, *Botrytis cinerea* causou severas lesões em folhas de *Vicia fabae*. Quando os conídios do patógeno foram tratados com EDTA, 3 horas antes da inoculação, a severidade da doença também aumentou. Os resultados sugerem que o íon ferro sob a forma de $\text{Fe}(\text{SO})_2$ decresce a virulência de *B. cinerea*.

Por outro lado, aplicação de alto nível de ferro pode induzir a produção de maior quantidade de toxinas por *F. oxysporum* f.sp. *lycopersici*, causando assim maior severidade da doença em tomate. Os estudos sobre o hospedeiro sugerem que o íon ferro pode ser necessário para ativar enzimas

necessárias para síntese de compostos antifúngicos. A ausência do íon ferro resulta em suscetibilidade, devido à ausência de produção de compostos antifúngicos. Em síntese, os resultados indicam que o íon ferro é essencial para síntese de fitoalexina e indução de resistência a doenças.

Silício

O silício aumenta a síntese e mobilidade de compostos fenólicos no apoplasto das plantas. O exemplo clássico do papel do silício na resistência de plantas a doenças é o patógeno *Pyricularia grisea*, agente causal da brusone do arroz. A presença de compostos orgânicos que contêm silício na parede celular de plantas de arroz exerce resistência ao ataque de enzimas produzidas pelo patógeno. Existe, portanto, relação direta entre o conteúdo de silício e resistência ao patógeno em arroz. Entretanto, nem todas as espécies de plantas mostram acúmulo de silício quando são atacadas por patógenos; o acúmulo parece ocorrer somente em interações incompatíveis de patógeno-hospedeiro.

Estudos vêm mostrando que o conteúdo de silício da parede celular das células da epiderme pode ser muito importante na resistência de plantas a doenças; e que a supressão dos depósitos de silício pode induzir suscetibilidade. Quando o extrato de uma interação compatível patógeno-hospedeiro é infiltrado em hospedeiro incompatível, a resistência e o conteúdo de silício decrescem.

Gramíneas em geral, particularmente o arroz, são plantas acumuladoras de silício. Com o aumento na disponibilidade de silício, o teor nas folhas também aumenta, induzindo a uma correspondente queda na suscetibilidade a doenças fúngicas como o brusone do arroz. O aumento da resistência (que se manifesta por um decréscimo no número de manchas) parece estar diretamente relacionado com a concentração de silício na solução do solo e nas folhas.

O uso de silicato de cálcio e de sódio é freqüente nos cultivos protegidos de pepino e roseira na Europa para o controle de lesões no caule, causadas por *B. cinerea* (Belanger *et al.*, 1995). A redução na incidência da murcha-de-fusário em plantas de pepino requer a aplicação de 2 a 4 t/ha de silicato de cálcio ou de 2,25 a 4,5 t/ha de silicato de potássio (Miyake & Takahashi, 1983). De acordo com Cherif & Belanger (1992) o uso de silicato de cálcio na solução nutritiva controlou a podridão das raízes causada por *Pythium ultimum*.

Rodrigues (2000) relatou que a fertilização silicatada (wollostonita) contribuiu significativamente para a redução da severidade da queima das bainhas do arroz, causada por *R. solani*. O autor encontrou também relação entre o incremento no teor de Si na planta e a redução das variáveis, no número total de lesões e na área abaixo da curva do comprimento relativo de lesões totais.

Boro, Manganês e Cobre

Os elementos boro, manganês e cobre são importantes para o metabolismo de compostos fenólicos e para a biossíntese de lignina. Normalmente, a planta requer estes elementos em pequenas quantidades, sendo que a deficiência desses componentes pode resultar na inibição dos compostos fenólicos e da lignina, responsáveis pela resistência de plantas a inúmeros patógenos.

O boro é importante também para manter a integridade da membrana plasmática e no transporte de potássio para as células guardadas e, por conseguinte, na abertura estomatal. Além disso, é importante na germinação do grão de pólen e do crescimento do tubo polínico.

O cobre é um elemento componente da enzima polifenol oxidase e possui grande afinidade por proteínas. Atua também na biossíntese de lignina e na produção de fenóis solúveis que oxidam as substâncias tóxicas denominadas quinonas.

A presença do manganês no solo inibe a produção de esclerócio de *V. dahliae* do algodão e do crescimento vegetativo de *S. scabies* no solo. O elemento é requerido na biossíntese da lignina, compostos fenólicos solúveis e flavonóides; e inibe a enzima aminopeptidase que é responsável pelo suprimento de aminoácidos para o crescimento fúngico. O manganês é um elemento importante no auxílio ao controle de doenças de plantas. A presença do manganês no solo é extremamente complexa e envolve interações químicas e microbiológicas. A transformação de Mn^{3+} insolúvel ou óxido de Mn^{4+} para Mn^{2+} solúvel é altamente dependente de fatores do ambiente, tais como o pH do solo, umidade, nutrientes, inibidores da nitrificação, matéria orgânica e atividade microbiana.

Valores de pH inferiores a 6,0 favorecem a oxidação. A oxidação biológica na rizosfera é geralmente responsável pela imobilização em pH de 6,0 a 7,9. Em solos ácidos, o Mn tal como o Al e o B podem ser tóxicos pelo aumento da solubilidade. Altas concentrações de Mn inibem por competição a absorção do Fe e a sua translocação, sendo este elemento responsável pela ativação de enzimas envolvidas na redução do NO_3^- -N, metabolismo dos carboidratos e respiração.

A aplicação direta de manganês através de pulverizações foliares, tratamento de sementes ou adição ao solo pode efetuar um controle adequado de doenças. No entanto, modificações no meio ambiente para manter a disponibilidade de manganês podem ser necessárias. Práticas culturais utilizadas para o controle de diversas doenças, tais como baixo pH do solo, irrigação nos períodos críticos de crescimento, inibição da nitrificação e uso do nitrogênio na forma amoniacal (NH_4^- -N) aumentam a solubilidade do manganês. Em situações onde o manganês é reconhecido como o elemento primário envolvido no controle de doenças, estas práticas culturais podem ser integradas em combinação com outros métodos para o controle de doenças. Modificações no meio ambiente para minimizar a oxidação podem ser necessárias, além de adubações para aumentar a disponibilidade de manganês quando o

seu conteúdo no solo é inadequado.

Entretanto, nos solos de cerrados no Brasil, o ferro e o manganês parecem estar em níveis adequados para a maioria das culturas. Praticamente, não têm sido observados resultados positivos da aplicação de fertilizantes, contendo ferro e manganês nestes solos. De acordo com Novais *et al.* (1989), existem dois estágios para o desenvolvimento de deficiências de Mn em solos: a) condições de redução (drenagem inadequada ou compactação) induzindo a formas solúveis de Mn e subsequente lixiviação; e b) deficiências induzidas por calagem excessiva.

Vários trabalhos têm relatado a influência do manganês sobre doenças de plantas (Zambolim *et al.* 2001). As concentrações de manganês nas plantas têm sido alteradas em função da presença de patógenos, sendo, no entanto, a sua magnitude influenciada pela planta hospedeira ou cultivar e pelo órgão infectado. O teor de Mn é normalmente baixo nos tecidos suscetíveis em comparação com tecidos resistentes, mas aumenta em áreas localizadas próximas aos pontos de infecção.

Guerra & Anderson (1985), estudando o efeito de micronutrientes sobre a infecção de *Fusarium solani* f.sp. *phaseoli* em feijão, relataram que plantas deficientes em boro e ferro aumentaram o comprimento da lesão do patógeno. Baixa disponibilidade destes nutrientes na solução afetou diferencialmente o acúmulo de lignina; ausência de boro aumentou o acúmulo de compostos fenólicos polimerizados nas áreas da lesão, enquanto que baixa disponibilidade de ferro reduziu a formação de lignina em 30 % devido à redução na atividade da enzima peroxidase.

Cloro

O cloro como o K é importante também na redução da severidade de doenças num grande número de culturas. As interações do cloro com as doenças são bem documentadas, entretanto os mecanismos envolvidos nem sempre são definidos. Acredita-se que o cloro esteja envolvido na supressão das doenças ou no aumento da tolerância das plantas. Alguns exemplos, onde o cloro tem sido relatado na redução de doenças destacam-se: podridão do colmo do milho, fusariose do aipo, podridão de *Fusarium* das raízes do centeio, mal do pé do trigo, podridão do colmo e murcha da bainha do arroz e podridão das raízes da cevada (Fixen, 1993). Tem sido relatado também que a murcha-de-fusário, causada por *F. oxysporum* f.sp. *lycopersici* aumenta em solos com alta concentração de cloreto de sódio.

Os micronutrientes, portanto estão implicados no metabolismo dos fenóis, desde o controle do movimento dos carboidratos até as rotas metabólicas como a pentose (boro), culminando na polimerização final da lignina (Mn e Fe).

Molibdênio

Existem poucos relatos da associação do molibdênio com doenças de plantas. Entretanto, Dutta & Bremmer (1981) e Miller & Becker (1983) demonstraram que a aplicação de molibdênio em raízes de tomate reduziu os sintomas de murcha causada por *Verticillium*.

O efeito direto de molibdênio parece estar ligado à redução na produção da roridina E, uma toxina produzida por *Myrothecium roridum* (Fernando *et al.*, 1986); além disso, o molibdênio inibe a formação de zoosporângio por *P. cinnamomi* e *P. dreschleri* (Halsall, 1977). Há também relatos de que a aplicação de molibdênio ao solo decresce a população de nematóides (Haque & Mukhopadhyaya, 1983). No entanto, não se sabe ao certo se o molibdênio dentro da planta hospedeira exerce efeito na proteção das plantas contra a infecção de patógenos; sabe-se que as enzimas nitrogenase e redutase do nitrato requerem molibdênio para sua atuação (Marchner, 1986).

Efeito de misturas de nutrientes sobre os patógenos radiculares

As misturas de nutrientes e a relação entre eles de forma equilibrada têm possibilitado o controle de determinadas doenças (Zambolim *et al.*, 2001).

Formas combinadas e equilibradas de nitrogênio e cálcio também têm sido relatadas como eficientes no controle de certos patógenos do solo. A aração profunda combinada à adição ao solo de nitrato de cálcio, uréia e bicarbonato de amônio igualou-se aos tratamentos com fungicidas chlorothalonil e PCNB, no controle de *S. rolfsii* na cenoura.

Keim & Humphrey (1984), trabalhando com planta ornamental arbustiva do gênero *Hebe buxifolia*, relataram que a mistura de nitrato de cálcio, fosfato de sódio monobásico e cloreto de potássio reduziu significativamente a severidade da murcha-de-fusário causada por *F. oxysporum*; por outro lado à fertilização do solo com a mistura de sulfato de amônio e fósforo aumentou significativamente a intensidade da doença.

Davis *et al.* (1994) relataram que a nutrição de batata com níveis adequados de N e P pode reduzir a murcha-de-verticílio causada por *V. dahliae* e minimizar perdas na produção que comumente ocorre com o cultivo intensivo de batata na mesma área.

Em se tratando da interação de nutrientes na redução da severidade de doenças, destaca-se o mal do Panamá da bananeira (Tabela 7.8), em que o equilíbrio nutricional em solos com o pH ajustado, possibilitou a redução na severidade da doença.

Tabela 7.8. Valores de algumas características químicas dos solos sobre o mal do Panamá da bananeira.

Local	Amostra	N	P	K	pH	Al	Ca	Zn	Mg	Mn	K/Mg	Ca/Mg	MO
		(ppm)			(ppm) (meq/100 g)								
Vários Países	Doente	↑	↓	30-200	< 6,0	-	↓	↓	↓	↑	0,67	-	↓
	Sadia	↓	↑	200-1000	> 6,0	-	↑	↑	12,35	↓	0,48	1,74	↑
Espírito Santo	Doente	-	↑ ²	< 50 e >	< 5,5	↑	↓	↓	↓	-	< 0,1 e >	-	↓
				150							0,4		
EMCAPA ¹	Sadia	-	-	50 - 150	> 5,5	↓	↑	↑	↑	-	0,1 a 0,4	-	↑

¹ Ventura. EMCAPA/ES - Informação pessoal. 1991.

² Apenas registrado onde o P é muito elevado, podendo estar associado a absorção do Zn.

Efeito de nutrientes sobre a severidade de doenças monocíclicas e policíclicas

O efeito de nutrientes sobre a severidade de doenças em plantas encontra-se representado na Figura 7.4. O efeito de nutrientes sobre doenças denominadas monocíclicas ou doenças de juro simples, principalmente as causadas por patógenos radiculares (mal-do-Panamá da bananeira, podridão de esclerócio da cenoura, murcha-de-verticílio do algodoeiro) estão representadas na Figura 7.4-A, onde a reta 'a' representa plantas com nível de nutrientes deficientes ou desequilibrado, equivalendo-se às variedades suscetíveis à patógenos monocíclicos; e a reta 'b' foi projetada para representar plantas em que a doença pode surgir algum tempo depois (Dt) da implantação da cultura no campo ou ao longo do tempo em culturas sucessivas da mesma família ou famílias distintas, mas que apresentam plantas hospedeiras com patógenos em comum. O tempo do surgimento da doença no campo de forma epidêmica (dias, meses ou ano) vai depender, entre outros fatores do nutriente, sua forma (ex. amoniacal ou nitrato), da disponibilidade, do nível e do equilíbrio dos nutrientes no solo. Logicamente, poderá ser difícil obter o controle absoluto de um patógeno que causa doença monocíclica na mesma estação de crescimento de uma cultura, principalmente se esta for de ciclo curto, utilizando medida de controle só de nutrientes; entretanto ao longo do tempo pode-se 'construir' com os nutrientes associados a outras medidas de controle, solos denominados de supressivos a doenças, viabilizando portanto o crescimento da planta.

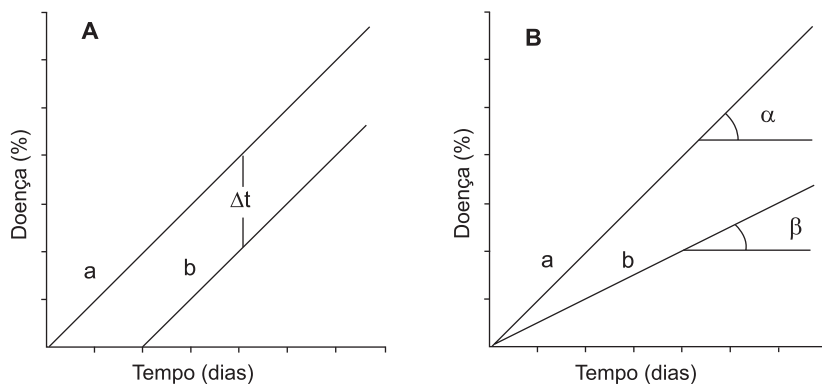


Figura 7.4. Efeito de nutrientes na severidade de doenças (A) monocíclicas e (B) policíclicas, em nível de nutriente (a) deficiente ou desequilibrado e (b) adequado e equilibrado.

O efeito de nutrientes sobre doenças policíclicas ou doenças de juro compostos como os patógenos, que atacam folhas, frutos, brotações e galhos, em que vários ciclos da doença ocorrem durante a mesma estação de crescimento da cultura seja ela anual, semi-perene ou perene (requeima da batata, ferrugem cafeeiro, oídio da roseira, ramulose do algodoeiro) estão representados na Figura 7.4-B. A reta 'a' representa plantas com níveis de nutrientes também deficientes ou em desequilíbrio, mas com o emprego de nutrientes essenciais a cultura ao longo de seu ciclo, e outros nutrientes que possam induzir resistência ao hospedeiro à penetração, infecção e colonização do patógeno, também ao longo do ciclo da cultura, a taxa da doença 'r' ângulo a (plantas suscetíveis) para o ângulo b (plantas com resistência induzida por meio de nutrientes). Portanto, o nível de resistência induzida será um valor tal, que poderá ser maior ou menor dependendo de vários fatores relacionados aos nutrientes.

Mecanismos envolvidos no controle de patógenos radiculares pela nutrição

A capacidade que as plantas têm em se defender é sem dúvida influenciada pelo vigor e seu estágio fenológico. Plantas com deficiências nutricionais são normalmente mais vulneráveis ao ataque de patógenos do que outras em condições nutricionais ótimas. O equilíbrio nutricional é importante, pois plantas com excesso de nutrição podem tornar-se, também, mais predispostas às doenças. Os mecanismos da interação patógeno-hospedeiro-nutriente não são completamente conhecidos, mas admite-se hoje que a severidade pode ser reduzida por aumentar a “tolerância” às doenças, facilitar a evasão às doenças, aumentar a resistência fisiológica das plantas e reduzir a virulência do patógeno.

Aumento da resistência das plantas às doenças

A formação de novas raízes, substituindo aquelas destruídas por patógenos do solo possivelmente é o principal exemplo desse mecanismo. Para isso são importantes a disponibilidade dos principais elementos, especialmente o fósforo e o nitrogênio, assim como, o balanço entre estes dois elementos. Um exemplo deste tipo de comportamento e interação do fósforo e do nitrogênio é a redução da severidade da podridão da raiz do trigo, causada por *G. graminis* e da podridão das raízes da cana de açúcar, causada por *Pythium*.

Evasão às doenças

O efeito de determinados nutrientes sobre as plantas pode levar à evasão em função do desenvolvimento e maturidade de determinados órgãos. O fósforo, por exemplo, pode reduzir a fase vegetativa da planta e com isto reduzir o período de suscetibilidade a ferrugens. O contrário é verificado com altos níveis de nitrogênio onde normalmente o período vegetativo é aumentado e a senescência natural retardada, criando condições de hospedeiro disponível para o ataque do patógeno.

O crescimento rápido de mudas pode facilitar a evasão a certas doenças de viveiro, como é o caso do tombamento. Além disso, alguns nutrientes ‘fortalecem’ os tecidos como o fósforo e o potássio, enquanto que outros tornam os tecidos mais tenros e suculentos e conseqüentemente mais sensíveis (ex.: altas doses de nitrogênio). Em feijoeiro, *R. solani* tem preferência por tecidos jovens. A resistência nestes tecidos aumenta com o conteúdo de substâncias pécticas e de cálcio no hipocótilo. A interação de diferentes elementos em equilíbrio pode facilitar a evasão, como exemplo o Cu, B, Fe e Mn, que estão envolvidos na biossíntese da lignina. O seu efeito na lignificação e suberização dos tubérculos de batata está envolvido na severidade da sarna da batateira.

Aumento da resistência fisiológica das plantas

Todos os aspectos fisiológicos da resistência estão intimamente relacionados com o “status” nutricional das plantas e refletem tanto uma modificação no ambiente nutricional do patógeno como a produção e acúmulo de compostos inibidores da patogênese. Os elementos minerais não somente servem como substratos, mas também determinam a rota das reações fisiológicas do metabolismo. O aumento da taxa de respiração, permeabilidade celular e translocação podem aumentar a disponibilidade de nutrientes para o patógeno. O estado nutricional do hospedeiro é particularmente crítico no caso de patógenos obrigatórios. Além disso, os mecanismos de resistência fisiológica pelos nutrientes minerais

têm sido associados à regulação de aminoácidos e à síntese de proteínas. O Nitrogênio normalmente estabelece a composição de certos aminoácidos e proteínas, enquanto que o Zinco e outros elementos interagem com o Nitrogênio para regular aminoácidos, amidas e concentração de proteínas.

Alguns aspectos contraditórios, relatados na literatura, podem estar associados aos efeitos indiretos dos nutrientes e sua interação. Um exemplo destes efeitos seria a redução da severidade de *Diplodia zae* com KCl, que possivelmente inibe o $\text{NH}_3\text{-N}$ retido pelo íon de cloro e não seria o efeito direto do potássio. Para justificar esta hipótese, a aplicação de $\text{NO}_3\text{-N}$ sem cloro aumenta a podridão do colmo, enquanto que a aplicação de cloro sem o nitrogênio tem pouco efeito na severidade da doença. Ao contrário, a podridão do colmo de milho, causada por *Fusarium moniliforme* é reduzida pelo $\text{NO}_3\text{-N}$ e aumentada pelo $\text{NH}_4\text{-N}$.

O aumento da severidade da gomose dos citros, causada por *Phytophthora parasitica*, associada com altos níveis de potássio, pode na realidade ser devido à alteração da relação K:Ca na permeabilidade diferencial das membranas celulares. Em contraste, a murcha-de-fusário em algodoeiro, decresce quando se aumenta o $\text{NO}_3\text{-N}$, havendo, contudo, neste caso o efeito da temperatura.

O cálcio pode induzir resistência em plantas através do seu efeito no metabolismo de pectinas. Este elemento modifica as pectinas hidrossolúveis em polipectato insolúvel, o qual é resistente às enzimas pectolíticas dos patógenos. A severidade da murcha do tomateiro, causada por *F. oxysporum* f.sp. *lycopercisi*, tem sido relatada, associada com deficiências de cálcio. A aplicação de cálcio na solução do solo tem controlado a doença em condições experimentais (Zambolim *et al.*, 2001). Admite-se que o cálcio inibe a atividade da poligalacturonase produzida por *Fusarium*, e assim, influi no estado de murcha pela decomposição de substâncias pécticas no hospedeiro. Por outro lado, o cálcio também protege a membrana celular das células do hospedeiro e reduz a ligação eletrolítica induzida pelo patógeno.

O ferro por sua vez é essencial na síntese de algumas substâncias fungitóxicas presentes no hospedeiro como, por exemplo, as fitoalexinas, que induzem resistência à invasão de determinados patógenos.

A resistência do algodoeiro à murcha-de-fusário (*F. oxysporum* f.sp. *vasinfectum*) está associada ao zinco que aumenta os teores de ácido ascórbico e carboidratos nas plantas.

O efeito do cobre tem sido associado à resistência a determinadas bacterioreses. Este efeito parece estar associado à inibição das peroxidases e catalases que, resultando no acúmulo de peróxidos, tem efeito bactericida. O decréscimo da atividade da peroxidase resulta na acumulação de compostos fenólicos, considerados com potencial efeito bactericida, tornando plantas de macieira resistentes à bactéria *Erwinia amylovora*. Altas concentrações de cobre induzem à polifenoloxidação, a qual converte os fenóis em quinonas com potencial efeito bactericida.

Redução da virulência do patógeno

A adubação tem um efeito direto, modificando o ambiente físico e químico, afetando a sobrevivência dos patógenos. No caso de *F. oxysporum* f.sp. *phaseoli*, sabe-se que o $\text{NH}_4\text{-N}$ estimula a formação de clamidosporos, aumentando a densidade do inóculo no solo. A formação de clamidosporos de *F. oxysporum* é inibida por $\text{NO}_3\text{-N}$, enquanto que a uréia ou NH_4Cl reduz a lise. A fusariose do feijoeiro aumenta com a localização de $\text{NH}_4\text{-N}$ na zona do hipocótilo, enquanto que o mesmo não se verifica em plantas adubadas com $\text{NO}_3\text{-N}$. O $\text{NH}_4\text{-N}$ aumenta os níveis de glutamina e asparagina nas plantas comparativamente com o $\text{NO}_3\text{-N}$.

Normalmente, a arginina aumenta com o aumento do K. A atividade pectinolítica e celulolítica de certos fungos é inibida pelo $\text{NO}_3\text{-N}$ enquanto que o $\text{NH}_4\text{-N}$ favorece estas atividades. No entanto, o zinco também poderá aumentar a incidência de doenças, como no caso da murcha-de-fusário em tomateiro, onde o zinco induz a produção de toxinas do patógeno. A adição de zinco em meio de cultura aumentou a produção de ácido fusárico de *F. oxysporum* f.sp. *udum*.

O ferro inibe a germinação de esporos e a formação de apressórios de certos patógenos. Condições de pH do solo limitam a disponibilidade de micronutrientes essenciais ao crescimento, esporulação e virulência de certas murchas de *Fusarium*. A flora microbiana do solo, em especial actinomicetos e bactérias, é favorecida pelo pH do solo mais elevado. Estes microrganismos são antagonistas para determinadas formas especiais de *Fusarium oxysporum*, inibindo a germinação de esporos e o crescimento vegetativo, além de competirem por nutrientes orgânicos e inorgânicos da solução do solo.

Alguns nutrientes, como o zinco, regulam a eclosão de larvas de nematóides. A redução da severidade de murchas causadas por *Fusarium solani* tem sido associada ao zinco, ferro e manganês, que parecem reduzir a virulência através da inibição da produção de certas enzimas pectinolíticas.

Considerações finais

Os elementos minerais utilizados como nutrientes das plantas mantêm a produção, qualidade e valor estético dos produtos. Por outro lado, os patógenos, os quais são uma das principais causas na perda da produção e qualidade comercial dos vegetais podem, em alguns casos, ter suas atividades reduzidas na presença de nutrientes essenciais ao crescimento e ao desenvolvimento da planta, além de poder influenciar direta ou indiretamente na infecção e na taxa de reprodução dos patógenos.

Nesse sentido, é importante fazer o manejo da cultura e reconhecer que: 1) a nutrição mineral da planta pode substituir, reduzir e até aumentar a demanda por agroquímicos no controle de doenças

em plantas; 2) a nutrição mineral é um dos componentes essenciais no processo de controle integrado de doenças de plantas, e por si só, pode não resultar em controle adequado das doenças; 3) na maioria dos casos a deficiência ou desequilíbrio dos nutrientes no solo ou nos tecidos vegetais predispõe as plantas ao ataque de patógenos; 4) a nutrição pode em certos casos induzir resistência, tolerância e escape às doenças; 5) o balanço nutricional da planta hospedeira sempre deverá ser previsto antecipadamente antes do surgimento das doenças nas plantas, de acordo com o patógeno, características físico-químicas do solo, espécie de planta e exigência nutricional; 6) danos ocasionados por doenças em plantas, originados por deficiência ou desequilíbrio nutricional dificilmente são recuperados na mesma estação de crescimento; 7) a forma como os nutrientes estão disponíveis para as plantas influencia a incidência e a severidade das doenças; 8) a nutrição do hospedeiro afeta diferencialmente os diferentes agentes bióticos causadores de doenças; 9) a construção da fertilidade do solo influencia diretamente na supressividade ou conducividade do solo às doenças; 10) existe um nível ótimo do nutriente para crescimento e produção na planta, no entanto, este nível nem sempre coincide com aquele requerido para redução da intensidade da doença; 11) aplicações parceladas de nutrientes no solo, principalmente o nitrogênio, podem em certos casos não só reduzir a intensidade das doenças, mas também manter a doença sob controle durante o período de crescimento da planta; 12) a quantidade de nutrientes a ser empregada em determinada cultura em parcelamento dependerá se as condições do meio ambiente forem ou não favoráveis a uma maior ou menor severidade da doença na cultura; e por fim, 13) vários fatores influenciam a eficiência da nutrição mineral, entre os quais destacam-se: tipo de patógeno, espécie de planta, variedade, tipo de solo, fertilizantes, modo de aplicação, etc.

Bibliografia

- Belanger, R.R., Bowen, P.A., Ehret, D.L. & Menzies, J.G. Soluble silicon: its role in crop and disease management of greenhouse crops. *Plant Disease* 70: 329-335. 1995.
- Borges Perez, A., Fernandez Falcon, M., Bravo Rodriguez, J.J., Perez Frances, J.F. & Lopez-Carreno, I. Enhanced resistance of banana plants (Dwarf Cavendish) to *Fusarium oxysporum* f.sp. *cubense* by controlled zinc nutrition under field conditions. *Banana Newsletter* 14: 24-26. 1991.
- Cardoso, R.M.L., Ota, H. & Pavan, M.A. Influência do pH e da nutrição de cálcio na incidência da murcha vascular do cafeeiro. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 20: 447-454. 1985.
- Castano, J.J. & Kernkamp, M.F. The influence of certain plant nutrient on infection of soybeans by *Rhizoctonia solani*. *Phytopathology* 46: 326-328. 1956.

- Cherif, M. & Belanger, R.R. Use of potassium silicate amendments in recirculating nutrient solutions to suppress *Pythium ultimum* on long English cucumber. *Plant Disease* 76:1008-1011. 1992.
- Chrominski, A., Abia, J.A. & Smith, B.N. Calcium deficiency and gibberellic acid enhance susceptibility of pumpkin and sunflower seedlings to *Sclerotinia sclerotiorum* infection. *Journal of Plant Nutrition* 10: 2181-2193. 1987.
- Davis, J.R., Stark, J.C., Sorensen, L.H. & Schneider, A.T. Interactive effects of nitrogen and phosphorus on *Verticillium* wilt of Russet Burbank potato. *American Potato Journal* 71: 467-481. 1994.
- Dutta, B.K. & Bremmer, E. Trace elements as plant chemotherapeutants to control *Verticillium* wilt. *Zeitschrift fur Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz* 88: 405-412. 1981.
- Elmer, W.E. & Ferrandino, F.J. Comparison of ammonium sulfate and calcium nitrate fertilization effects on *Verticillium* wilt of eggplant. *Plant Disease* 78: 811-816. 1994.
- Falloon, R.E., Wallace, A.R., Braithwaite, M., Genet, R.A, Nott, H.M., Fletcher, J.D. & Braam, W.F. Assessment of seed tuber. I: Furrow and foliar chemical treatments for control of powdery scab (*Spongospora subterranea* f.sp. *subterranea*) of potato. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science* 24: 341-353. 1996.
- Fernando, T., Jarvis, B.B. & Bean, G. Effects of micro-elements on the production of roridin E by *Myrothecium roridum*, a strain pathogenic to muskmelon (*Cucumis melo*). *Trans. British Mycol. Society* 86: 273-277. 1986.
- Fixen, P.E. Crop response to chloride. *Advance Agronomy* 50: 107-150. 1993.
- Graham, R.D. & Webb, M.J. Micronutrients and disease resistance and tolerance in plants. In: Welsh, R.M. (Ed.) *Micronutrients in Agriculture*. Madison. American Society of Agronomy. 1991. pp.
- Guerra, D. & Anderson, A.J. The effect of iron and boron amendments on infection of bean by *Fusarium solani*. *Phytopathology* 75: 989-991. 1985.
- Halsall, D. M. Effects of certain cations on the formation and infectivity of *Phytophthora* zoospores. 2. Effects of copper, boron, cobalt, manganese, molybdenum, and zinc ions. *Canadian Journal of Microbiology* 23: 1002-1010. 1977.
- Haque, M. S. & Mukhopadhyaya, M.C. Influence of some micro-nutrientes on *Rotylenchus reniformis*. *Indian Journal of Nematology* 13: 115-116. 1983.
- Huber, D.M. The role of nutrition in defense. In: Horsfall, J.G. & Cowling, E.B. (Eds.) *Plant Pathology - An Advanced Treatise*. New York. Academic Press. 1980. pp.381-406.
- Huber, D.M. Fertilizers and soil-borne diseases. *Soil Use and Management* 6: 168-173. 1990.
- Huber, D.M. The influence of mineral nutrition on vegetables diseases. *Horticultura Brasileira* 12: 206-214. 1994.

- Huber, D.M. & Arny, D.C. Interactions of potassium with plant disease. In: Munson, D. (Ed.) Potassium in Agriculture. Madison. American Society of Agronomy. 1985. pp.467-488.
- Huber, D.M. & Schneider, R.W. The description and occurrence of suppressive soils. In: Schneider, R.W. (Ed.) Supressive Soils and Plant Disease. St. Paul. American Phytopathology Society. 1982. pp.1-7.
- Huber, D.M. & Wilhelm, N.S. The role of manganese in resistance to plant diseases. In: Graham, R.D., Hannam, R.J. & Uren, N.C. (Eds.) Manganese in Soils and Plants. Dordrecht. Kluwer Academic Publishers. 1988. pp.155-173.
- Keim, R. & Humphrey, W.A. Fertilizer helps control *Fusarium* wilt of Hebe. California Agriculture 38: 12-14. 1984.
- Marchner, H. Mineral nutrition of higher plants. New York. Academic Press. 1986. 674 p.
- Miller, V.R. & Becker, Z.E. The role of microelements in cotton resistance to *Verticillium* wilt. Sel'skokhoz. Biol. 11: 54-56. 1983.
- Miyake, Y. & Takahashi, E. Effect of silicon on the growth of cucumber plant in soil culture. Soil Science and Plant Nutrition 29: 463-471. 1983.
- Novais, R.F., Neves, J.C.L., Barros, N.F. & Sediayama, T. Deficiência de manganês em plantas de soja cultivadas em solos de cerrado. Revista Brasileira de Ciência do Solo 13: 191-204. 1989.
- Perrenoud, S. Potassium and plant health. IPI Res. Topics N. 3. International Potash Institute. 1990.
- Rodrigues, F.A. Fertilização silicatada na severidade da queima-das-bainhas (*Rhizoctonia solani* Kühn) do arroz. (Dissertação de Mestrado). Viçosa. Universidade Federal de Viçosa. 2000.
- Zambolim, L. & Costa, H. Resistência mineral e doenças das plantas. In: Workshop: A Interface Solo-raiz (Rizosfera) e Relações com a Disponibilidade de Nutrientes, a Nutrição e as Doenças de Plantas. Piracicaba, São Paulo. pp.1-40.1998.
- Zambolim, L., Costa, H. & Vale, F.X.R. Efeito da nutrição mineral sobre doença de plantas causadas por patógenos do solo. In: Zambolim, L. Manejo Integrado-Fitossanidade: Cultivo Protegido, Pivô Central e Plantio Direto. Viçosa. Universidade Federal de Viçosa. 2001. pp.347-408.
- Zambolim, L. & Ventura, J.A. Resistência a doenças induzidas pela nutrição mineral das plantas. Revisão Anual de Patologia de Plantas 1: 275-318. 1993.

Interação entre Fungos Micorrizicos Arbusculares e Patógenos Radiculares

*Leonor C. Maia
Norma S.S. Silveira
Uided M.T. Cavalcante*

Introdução

A maioria das plantas forma associações simbióticas mutualistas com fungos, constituindo o que foi denominado por Frank, há mais de um século, como micorriza. Nesta interação, embora a presença do fungo micorrízico esteja restrita à região das raízes, todas as partes da planta micorrizada são influenciadas pela colonização (Dugassa *et al.*, 1996). Entre os diferentes tipos de micorrizas, as arbusculares são as de melhor distribuição e ocorrência nos trópicos.

As micorrizas arbusculares constituem o Filo Glomeromycota, dividido em quatro ordens (Archaeosporales, Diversisporales, Glomerales e Paraglomerale) e constituído por oito gêneros: *Acaulospora*, *Archaeospora*, *Entrophospora*, *Diversispora*, *Gigaspora*, *Glomus*, *Paraglomus* e *Scutellospora* (Schübler *et al.*, 2001). Além de formar hifas no interior do hospedeiro, esses organismos estendem os seus domínios para fora da raiz, constituindo a “micorrizosfera”, termo usado para designar a área que recebe influência da micorriza. Neste ambiente, através de processos competitivos ou mutualistas, os fungos micorrízicos arbusculares (FMA) interagem de forma positiva ou negativa com os demais habitantes do solo.

A atuação dos fungos micorrízicos é ampla e, em muitos casos, vantajosa para os hospedeiros, possibilitando inclusive a sua sobrevivência em ambientes submetidos a estresses de ordem abiótica

ou biótica, entre os quais se incluem os produzidos por organismos fitopatogênicos. Os FMA têm sido indicados como candidatos à utilização no controle de doenças de plantas, pois apresentam ampla distribuição e estabelecem relacionamentos de longa duração com as raízes da maior parte dos vegetais (Traquair, 1995). Nesse sentido, um número crescente de pesquisas tem sido realizado visando a utilização desses organismos em plantas de interesse agrícola (Klironomos & Kendrick, 1993).

Colonização da raiz

O ciclo de vida de um FMA se inicia com a germinação do esporo que, após emissão do tubo germinativo, forma hifas que começam o processo de reconhecimento e penetração do hospedeiro. Há indicações de que compostos fenólicos produzidos pela planta estão envolvidos na sinalização entre hospedeiro e fungo micorrízico, porém essa hipótese ainda não foi confirmada (Lambais, 1996). A penetração é iniciada após a diferenciação de uma hifa infectiva em apressório, na epiderme da raiz, sendo efetuada por pressão mecânica e/ou degradação enzimática parcial da parede celular (Lambais, 1996). A seguir, ocorre a proliferação de hifas e posterior penetração das células corticais do hospedeiro, com a invaginação da membrana plasmática e a síntese de material ao redor das hifas, constituindo uma interface diferenciada, cuja estrutura é morfológicamente diferente da parede celular (Bonfante & Perotto, 1995). Na célula do hospedeiro, as hifas se ramificam formando estruturas especializadas, os arbúsculos, que constituem o sítio de troca entre o fungo e a planta. A membrana plasmática da célula habitada pelo arbúsculo não é rompida e assim a célula mantém o seu funcionamento normal. Alguns FMA produzem ainda, no córtex do hospedeiro, vesículas que aparentemente têm função de reserva, sendo ricas em lipídios. As estruturas formadas por esses fungos na raiz nunca ultrapassam a endoderme, não invadindo portanto o cilindro central (Figura 8.1).

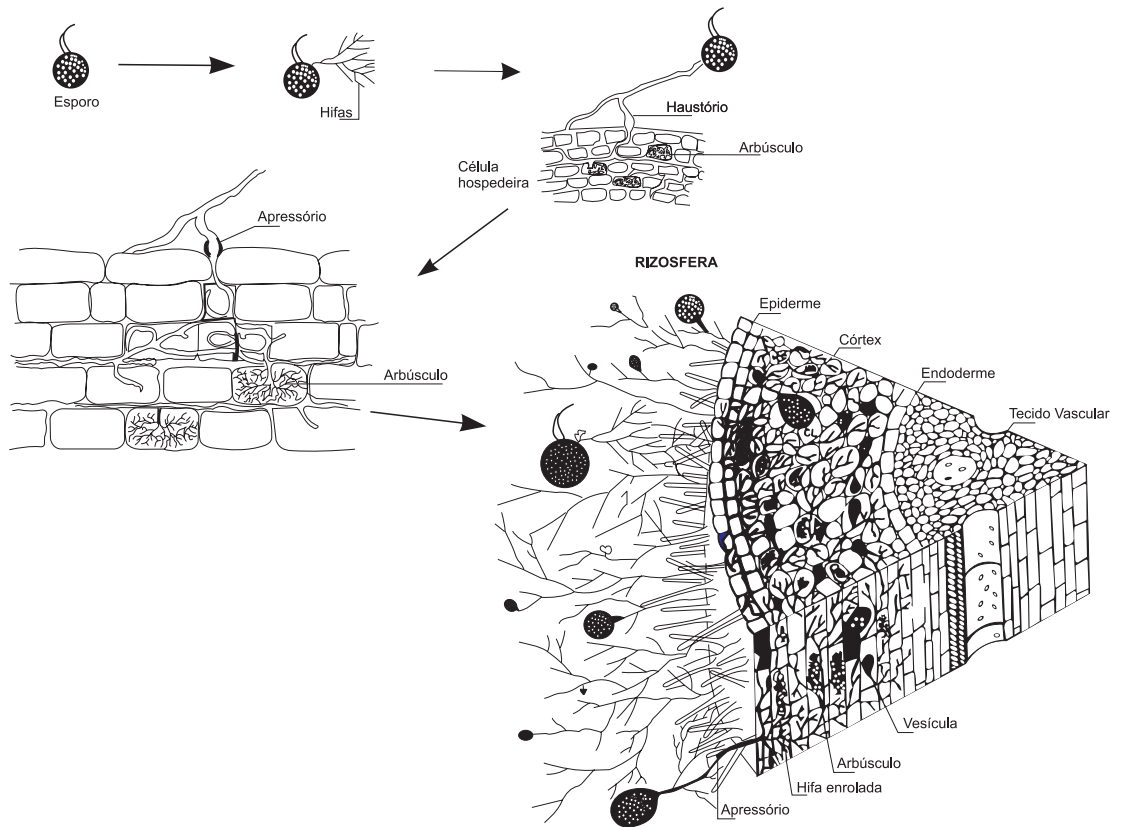


Figura 8.1. Processo de colonização da raiz de uma planta hospedeira por fungo micorrízico arbuscular (adaptado de Siqueira & Franco, 1988).

Mudanças ocasionadas nas plantas pela micorrização

Em geral, ao se instalar, o fungo micorrízico é capaz de produzir modificações morfológicas, fisiológicas e bioquímicas nas células do hospedeiro (Tabela 8.1), as quais induzem maior resistência ao estabelecimento de doenças na raiz, determinando à planta uma posição privilegiada frente ao patógeno que, desse modo, tem o seu efeito reduzido ou anulado. Evidentemente, tais mudanças ocasionam respostas diversas (Figura 8.2) que dependem, entre outros fatores, das espécies de planta, patógeno e fungo simbiote envolvidos, do nível de inóculo do patógeno, do período de inoculação do fungo micorrízico e do patogênico, das interações com os outros organismos da micorrizosfera e da quantidade de umidade e nutrientes presente no solo.

Tabela 8.1. Mudanças produzidas por fungos micorrízicos arbusculares em plantas hospedeiras.

Mudança	Referência
• Indução transitória ou não da atividade ou acumulação de enzimas, entre as Quais a quitinase e a b-1,3-endoglucanase; ativação específica dos sistemas de enzimas fosfatase neutra e Mg ⁺⁺ ATPase	Dumas-Gaudot <i>et al.</i> , 1992b; Serrano, 1990
• Aumento da lignificação da parede celular da endoderme e do estelo e espessamento da parede celular por aposição de calose adjacente a hifas intercelulares	Cordier <i>et al.</i> , 1998; Dehne & Schonberck, 1979
• Aumento da produção de aminoácidos (principalmente arginina) e de açúcares redutores	Dehne & Schonberck, 1979
• Intensa síntese de membrana plasmática, aumento da síntese e volume citoplasmáticos, fragmentação do vacúolo, reorganização do citoesqueleto, hipertrofia e movimento do núcleo, com ativação geral do metabolismo	Bonfante & Perotto, 1995; Serrano, 1990
• Aumento na concentração de fitohormônios no caule e de etileno nas raízes	Dugassa <i>et al.</i> , 1996
• Aumento do metabolismo fenólico	Benhamou <i>et al.</i> , 1994; Cordier <i>et al.</i> , 1998; Krishna & Bagyaraj, 1983
• Síntese de proteínas denominadas endomicorrizas	Dumas <i>et al.</i> , 1990
• Formação de uma interface, que se estende ao redor das hifas arbusculares	Serrano, 1990

O efeito protetor da simbiose micorrízica contra patógenos do sistema radicular tem sido amplamente demonstrado e várias revisões, enfocando principalmente os fungos patogênicos, foram publicadas sobre o assunto (Azcón-Aguilar & Barea, 1997; Bagyaraj, 1984; Hooker *et al.*, 1994; Jalali & Jalali, 1991; Linderman, 1994; Schönbeck *et al.*, 1994; Zambolim, 1985). Foi evidenciado que os FMA devem participar de estratégias para controle de doenças de raízes, sobretudo pela capacidade demonstrada em induzir maior tolerância do hospedeiro ao patógeno. Entretanto, deve ser considerado que o efeito da simbiose micorrízica pode ser diminuído se o hospedeiro for altamente suscetível e/ou se a pressão de infecção do patógeno for elevada.

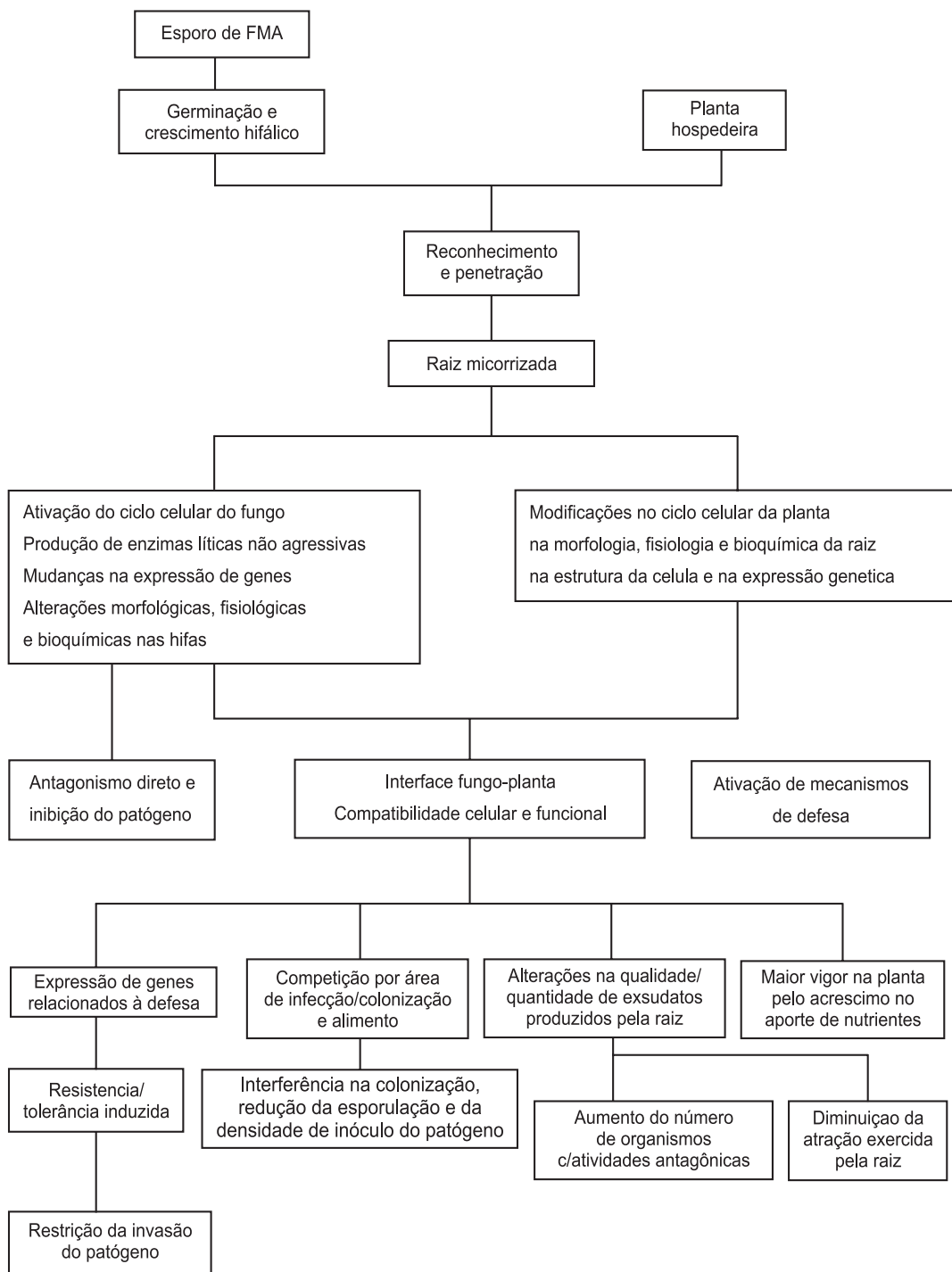


Figura 8.2. Pontos de destaque na relação fungo micorrízico arbuscular, planta e agente fitopatogênico (adaptado de Bonfante & Perotto, 1995).

Interação de fungos micorrízicos arbusculares com fungos fitopatogênicos

Os estudos sobre a atuação dos FMA na redução de doenças radiculares produzidas por fungos têm focado principalmente as podridões causadas por espécies de *Pythium*, *Phytophthora*, *Fusarium*, *Verticillium*, *Pyrenochaeta*, *Gaeumannomyces*, *Sclerotium* e *Rhizoctonia* (Linderman, 1994). Na maior parte das vezes, as plantas associadas a FMA têm se mostrado mais resistentes ao ataque de fungos patogênicos que as não micorrizadas (Tabela 8.2). Entre os FMA, as espécies de *Glomus* têm sido as mais estudadas com relação ao potencial na defesa da planta contra patógenos radiculares, embora o efeito benéfico de espécies de outros gêneros seja também mencionado.

Tabela 8.2. Redução do efeito de fungos fitopatogênicos em plantas colonizadas por fungos micorrízicos arbusculares.

Fitopatógeno	Hospedeiro	Fungo micorrízico	Referência
<i>Aphanomyces euteiches</i>	ervilha	<i>Glomus intraradices</i>	Rosendahl, 1985
<i>Cochliobolus sativus</i>	cevada, milho, trigo	<i>Glomus</i> spp.	Dehn & Dehne, 1986
<i>Corticium rolfsii</i>	tomate	<i>Gigaspora margarita</i> , <i>Glomus</i> spp.	Vargas, 1991
<i>Fusarium oxysporum</i>	aspargo	<i>Glomus fasciculatum</i>	Wacker <i>et al.</i> , 1990
<i>F. oxysporum</i> f.sp. <i>lini</i>	linho	<i>G. intraradices</i>	Dugassa <i>et al.</i> , 1996
<i>F. oxysporum</i> f.sp. <i>lycopersici</i>	tomate	<i>G. fasciculatum</i> , <i>G. mosseae</i> , <i>Scutellospora heterogama</i>	Dehne & Schonbeck, 1975
<i>F. oxysporum</i> f.sp. <i>radicis-lycopersici</i>	tomate	<i>G. intraradices</i>	Caron <i>et al.</i> , 1986
<i>F. oxysporum</i> f.sp. <i>medicaginis</i>	alfafa	<i>Glomus</i> spp., <i>G. fasciculatum</i> , <i>G. mosseae</i>	Hwang, 1992
<i>F. pallidoroseum</i>	<i>Morus</i> sp.	<i>G. fasciculatum</i> , <i>G. mosseae</i>	Sharma <i>et al.</i> , 1995
<i>Fusarium solani</i> f.sp. <i>piperis</i>	pimenta-do-reino	<i>Entrophospora colombiana</i> , <i>Scutellospora</i> sp., <i>Scutellospora</i> <i>gilmorei</i> , <i>S. heterogama</i>	Chu <i>et al.</i> , 1997
<i>Gaeumannomyces graminis</i> var. <i>tritici</i>	trigo	<i>G. fasciculatum</i>	Graham & Menge, 1982
<i>Phytophthora nicotianae</i> var. <i>parasitica</i>	tomate	<i>G. mosseae</i>	Trotta <i>et al.</i> , 1996
<i>Phytophthora parasitica</i>	citros	<i>G. fasciculatum</i> , <i>G. mosseae</i>	Davis & Menge, 1981
<i>Pythium aphanidermatum</i>	tomate	<i>G. fasciculatum</i>	Hedge & Rai, 1984
<i>Pythium ultimum</i>	<i>Tagetes erecta</i>	<i>G. mosseae</i>	Calvet <i>et al.</i> , 1993
<i>Rhizoctonia solani</i>	feijão, tomate	<i>Acaulospora morrowiae</i> , <i>G. margarita</i> , <i>Glomus leptothichum</i>	Ahmed <i>et al.</i> , 1994; Cassiolato & Melo, 1991
<i>Sclerotium rolfsii</i>	amendoim, pimentão	<i>G. fasciculatum</i> , <i>G. macrocarpum</i> , <i>Sclerocystis dussii</i>	Krishna & Bagyaraj, 1983; Sreenivasa <i>et</i> <i>al.</i> , 1992
<i>Verticillium dahliae</i>	algodão, beringela	<i>G. margarita</i> , <i>Glomus etunicatum</i> , <i>G. mosseae</i> , <i>G. versiforme</i> , <i>Sclerocystis sinuosa</i>	Liu, 1995; Matsubara <i>et al.</i> , 1995

Vários mecanismos têm sido propostos para explicar a atuação dos FMA na redução dos efeitos dos fungos patogênicos em culturas de interesse agrícola (Tabela 8.3). Estes, porém, ainda não estão inteiramente entendidos, devido, sobretudo, à grande diversidade genética e resposta fisiológica dos FMA.

Tabela 8.3. Mecanismos e efeitos diretamente relacionados com a inibição de fungos fitopatogênicos em plantas colonizadas por fungos micorrízicos arbusculares.

Mecanismo	Efeito	Referência
• Maior aporte de nutrientes, especialmente fósforo	• Maior vigor da planta para resistir ou tolerar o patógeno	Linderman, 1994; Schenck, 1981
• Alterações na qualidade e/ou quantidade de exsudatos produzidos pela raiz	• Aumento do número de organismos com propriedades antagônicas ao patógeno	Azcón-Aguilar & Barea, 1997; Linderman, 1991
• Competição por área de infecção colonização e alimento	• Interferência na colonização, redução da esporulação e da densidade de inóculo do patógeno	Linderman, 1994
• Proteção física	• Inibição da penetração e infecção pelo patógeno	Fitter & Garbaye, 1994
• Antagonismo direto entre os fungos	• Inibição do patógeno	Liu, 1995
• Aumento da concentração de fenóis	• Resistência ou tolerância induzida	Krishna & Bagyaraj, 1983
• Expressão de genes, com produção de moléculas relacionadas à defesa	• Restrição da invasão do patógeno por resistência ou tolerância induzida	Azcón-Aguilar & Barea, 1997; Dehne, 1982

O aumento da absorção de nutrientes, especialmente fósforo (P), propiciado pela formação da associação micorrízica, possibilita à planta melhores condições para enfrentar o ataque de microorganismos patogênicos. No entanto, em certos casos, a inibição de doenças radiculares produzidas por fungos em plantas micorrizadas não está relacionada com a melhoria no nível de P, sendo ocasionada por outros fatores, entre os quais a competição entre os fungos (St. Arnaud *et al.*, 1994; Trotta *et al.*, 1996).

A inoculação de morangueiros com *Glomus etunicatum* e *Glomus fasciculatum* ofereceu proteção contra *Phytophthora fragariae* e fatores ligados ao aumento da ramificação de raízes, propiciado pela melhor nutrição, foram indicados como envolvidos no processo (Norman *et al.*,

1996). No entanto, aumento nas ramificações nem sempre ocorre, tal como observado em raízes adventícias de tomateiro quando colonizadas por *Glomus mosseae* e atacadas por *Phytophthora nicotiana* var. *parasitica*. Nesse caso, a resistência à doença foi atribuída ao efeito associado de vários fatores, tais como competição e modificações bioquímicas no hospedeiro e/ou na atividade enzimática do patógeno (Trotta *et al.*, 1996).

A colonização de raízes por fungos simbiossiontes influencia a quantidade e a qualidade dos exsudatos liberados pela raiz, exercendo pressão seletiva na população microbiana da rizosfera e afetando indiretamente os patógenos radiculares. Foi observado que a rizosfera de uma gramínea colonizada por *G. fasciculatum* apresentava maior número de actinomicetos antagonistas a *Ralstonia solanacearum* e *Fusarium solani* (Secilia & Bagyaraj, 1987). De modo similar, maior número de microorganismos com propriedades antagonicas a *Fusarium moniliforme* foi constatado na rizosfera de plantas colonizadas por FMA (Thomas *et al.*, 1994).

Plantas micorrizadas produzem determinadas substâncias que tem sido apontadas como coadjuvantes na resistência ao ataque de patógenos radiculares. Como exemplo, o O-D fenol que acumulado pela planta, pode constituir um dos possíveis mecanismos de resistência à doença, como constatado em estudos do sistema amendoim – *S. rolfii* – *G. fasciculatum*, quando também foi verificado que o composto era capaz de inibir o crescimento do patógeno “in vitro” (Krishna & Bagyaraj, 1983). Fenóis, particularmente flavonóides e isoflavonóides, são metabólitos secundários envolvidos nas interações planta-microrganismo. Entre tais metabólitos, as fitoalexinas se destacam pela atividade antimicrobiana, importante no mecanismo de defesa das plantas (Mansfield, 1982). Nas raízes colonizadas apenas por FMA, as fitoalexinas são acumuladas em menor quantidade e mais lentamente do que em interações exclusivas de patogenicidade. No entanto, outros compostos fenólicos com propriedades antimicrobianas, capazes de estimular o crescimento de FMA e a colonização de raízes (exemplos: formononetina e biocanina A), estão consistentemente em maior quantidade nas raízes de plantas micorrizadas (Lambais, 1996; Morandi, 1996).

Em certos casos, a ocorrência da associação micorrízica leva à redução da produção de inóculo do patógeno. O número de microesclerócios de *Verticillium dahliae* na rizosfera do algodoeiro foi reduzido quando as plantas foram inoculadas com FMA. Por outro lado, fungo micorrízico e patógeno podem reduzir mutuamente suas percentagens de infecção/colonização quando inoculados simultaneamente (Liu, 1995).

As hifas de fungos fitopatogênicos e fungos micorrízicos podem estar juntas na mesma parte da raiz, indicando que os dois não são mutuamente exclusivos. Entretanto, a hifa do patógeno nunca invade a célula com arbúsculos e dessa forma tais células não se apresentam necrosadas, tal como pode ocorrer com as atacadas pelo fungo patogênico. Essa reação pode estar ligada à expressão de

genes relacionados à defesa, que são induzidos pela presença do simbionte (Gianinazzi-Pearson *et al.*, 1996), embora em alguns casos essa indução não tenha sido comprovada (Tosi *et al.*, 1993). Segundo Lambais (1996), quatro grupos de genes induzidos pela formação de associação micorrízica, parecem estar relacionados à defesa das plantas: a) genes envolvidos na via biossintética de fitoalexinas isoflavonóides; b) genes que codificam hidrolases com atividade antimicrobiana; c) genes que codificam proteínas que contribuem para aumentar a rigidez da parede celular da planta; d) genes que codificam proteínas relacionadas à patogênese. A colonização micorrízica foi apontada como responsável, pelo menos em parte, pela ativação dos mecanismos de defesa de raízes de cenoura geneticamente transformadas (Ri T-DNA) e infectadas por *Fusarium oxysporum* f.sp. *chrysanthemi*. A reação do hospedeiro foi evidenciada pela produção de compostos nos espaços intercelulares, possivelmente fenóis, que além de estabelecerem uma barreira física, exerceram atividade tóxica sobre o patógeno (Benhamou *et al.*, 1994).

Tem sido observada indução transitória, seguida ou não de posterior supressão, da atividade de certas enzimas, tais como quitinase, glucanase e b-1,3-endoglucanase, as quais são acumuladas em maior quantidade pelo hospedeiro como resposta defensiva aos microorganismos patogênicos (Gianinazzi-Pearson & Gianinazzi, 1995). Embora a produção dessas enzimas seja inicialmente estimulada, os níveis decrescem após o “reconhecimento” do simbionte. Por outro lado, proteínas relacionadas à patogênese, do grupo PR-b1, induzidas pela infecção por patógenos, são produzidas em quantidades muito baixas quando a planta forma associação micorrízica (Gianinazzi, 1984). A síntese de outras proteínas, denominadas endomicorrizinas, cuja função ainda está sendo estudada, também tem sido mencionada como uma das respostas ao início da colonização micorrízica (Dumas *et al.*, 1990). Do mesmo modo, novas isoformas da quitinase, não induzidas durante a infecção por patógenos, foram detectadas em plantas micorrizadas (Dumas-Gaudot *et al.*, 1992a).

Os FMA também são capazes de produzir enzimas, tais como celulasas e pectinases, que atuam sobre a parede celular das plantas, embora essa atividade seja baixa quando comparada à de enzimas produzidas por fungos fitopatogênicos (Garcia-Garrido *et al.*, 1992).

Outra possibilidade a ser considerada na relação patógeno radicular – FMA é que esta seja neutra. Nesse caso, o fungo fitopatogênico é capaz de se instalar na planta, produzindo doença, independentemente da presença do fungo simbionte (Tabela 8.4). Por outro lado, a severidade de doenças também pode ser aumentada na presença de FMA ou esses podem ter a sua taxa de colonização reduzida devido aos fungos fitopatogênicos (Tabela 8.4). A inoculação com *G. mosseae*, *Glomus hoi* e *Glomus fistulosum* não diminuiu a severidade da podridão causada por *Phytophthora* em morangueiros, ao mesmo tempo, a colonização deixou as plantas predispostas ao ataque do patógeno (Vestberg *et al.*, 1994). *Glomus macrocarpum* foi apontado como patógeno ao fumo,

sendo a colonização micorrízica relacionada com ocorrência da doença e as populações desse FMA proporcionais à incidência da enfermidade (Guo *et al.*, 1994).

Tabela 8.4. Ausência de efeito ou resposta negativa da colonização micorrízica sobre a ocorrência de doenças radiculares causadas por fungos em diversas culturas.

Fungo fitopatogênico	Hospedeiro	Fungo micorrízico	Referência
Ausência de efeito			
<i>Fusarium oxysporum</i> f.sp. <i>lycopersici</i>	tomate	<i>Acaulospora scrobiculata</i> , <i>Glomus leptothichum</i> , <i>Glomus mosseae</i> , <i>Scutellospora heterogama</i>	Marchi & Costa, 1987; Melo, 1989
<i>Fusarium solani</i> , <i>Macrophomina phaseolina</i> , <i>Rhizoctonia solani</i>	soja	<i>G. mosseae</i>	Zambolim & Schenck, 1984
<i>Phytophthora fragariae</i>	morango	<i>Glomus caledonium</i> , <i>G. mosseae</i>	Baath & Hayman, 1984
<i>Sclerotium rolfsii</i>	pimentão	<i>Acaulospora laevis</i> , <i>Gigaspora margarita</i>	Sreenivasa <i>et al.</i> , 1992
<i>Verticillium albo-atrum</i>	tomate	<i>G. caledonium</i> , <i>G. mosseae</i>	Baath & Hayman, 1983
Efeito negativo			
<i>Phytophthora cactorum</i> *	morango	<i>Glomus fistulosum</i> , <i>Glomus hoi</i> , <i>G. mosseae</i>	Vestberg <i>et al.</i> , 1994
<i>Phytophthora megasperma</i> *	soja	Não indicado	Ross, 1972
<i>Verticillium</i> sp.*	algodão	<i>G. fasciculatum</i>	Davis <i>et al.</i> , 1979
<i>Glomus macrocarpum</i> **	fumo	<i>G. macrocarpum</i>	Guo <i>et al.</i> , 1994

*Inoculação de FMA promovendo aumento da susceptibilidade ou induzindo à doença; **O próprio FMA atuando como patógeno e produzindo doença.

Interação de fungos micorrízicos arbusculares com bactérias

O efeito de FMA em relação às bactérias fitopatogênicas não tem sido explorado em grande extensão, quando comparado a outros patógenos que ocorrem no sistema radicular (Linderman, 1994). Entretanto, alguns trabalhos relatam a influência benéfica dessa simbiose na cultura do tomateiro (Silveira & Maia, 1996). Avaliando o efeito de espécies nativas de fungos micorrízicos em relação a *R. solanacearum* em plantas de tomateiro, Halos & Zorilla (1979) observaram que plantas micorrizadas apresentaram menor incidência da murcha bacteriana. A redução nos níveis de murcha, nesse caso, foi atribuída à competição ou ao mecanismo de barreira constituído pelas estruturas formadas pelo FMA, que impedem a bactéria patogênica de penetrar profundamente nos tecidos do hospedeiro. A

incidência da murcha foi reduzida nesse patossistema (tomate - *R. solanacearum*) quando as plantas foram inoculadas com *Scutellospora heterogama* ou com a mistura de *Scutellospora heterogama* + *Acaulospora morrowiae* (Rego, 1991).

Os trabalhos direcionados para avaliação da interação entre FMA e bactérias não patogênicas da rizosfera, principalmente bactérias fixadoras de nitrogênio, solubilizadoras de fosfato e promotoras de crescimento de plantas, têm demonstrado a ocorrência de uma interação aditiva ou sinérgica entre esses organismos, possibilitando o incremento da microbiota da rizosfera (Alten *et al.*, 1991; Bagyaraj & Menge, 1978; Dar *et al.*, 1997; Yuri *et al.*, 1994). Esses resultados revestem-se de grande importância, visto que os organismos da rizosfera exercem efeito significativo sobre a sanidade da planta.

Interação de fungos micorrízicos arbusculares com nematóides fitopatogênicos

Os FMA e os nematóides parasitas de plantas podem estar simultaneamente associados às raízes, motivo pelo qual deve ser considerado o efeito combinado dos dois grupos de organismos sobre o desenvolvimento da planta. A maioria dos estudos envolvendo a interação micorriza-nematóide foi realizada com espécies de *Meloidogyne* (Reid, 1990), o nematóide das galhas das raízes das plantas. Pouco se conhece sobre as interações envolvendo nematóides endoparasitas migratórios e ectoparasitas (Tabela 8.5).

Nos estudos dessa interação destacam-se em importância a densidade de inóculo do nematóide, a espécie do FMA simbiote, o tempo da micorrização em relação à inoculação do nematóide, a resistência natural da planta ao patógeno e a cultivar da planta testada. As respostas do hospedeiro podem ser avaliadas através da influência da interação sobre o crescimento e a produção da planta, pelo desenvolvimento do FMA ou pela supressão do parasitismo do nematóide. Os resultados disponíveis sobre a atuação de FMA na proteção de plantas contra nematóides têm sido diversos, mas indicam, em geral, efeito benéfico da micorrização. Nesse sentido, vários autores comprovaram que a associação micorrízica leva à redução dos danos produzidos por nematóides fitopatogênicos em diversas culturas de interesse econômico, entre as quais: algodão (Smith *et al.*, 1986), caupi (Santhi & Sundarababu, 1995), citros (Smith & Kaplan, 1988), feijão (Oliveira & Zambolim, 1986), tomate (Sundarababu *et al.*, 1995) e soja (Price *et al.*, 1995). No entanto, em experimentos com videiras, Atilano *et al.* (1981) registraram aumento dos danos causados por nematóides em plantas micorrizadas.

O efeito mais comum de FMA sobre as plantas susceptíveis a nematóides é promover

tolerância e os efeitos da interação podem ser agrupados nas seguintes categorias: neutros, quando nenhuma alteração no FMA, hospedeiro ou nematóide é evidente; positivos, se o FMA compensa os danos causados à planta pelo patógeno e o desenvolvimento e reprodução dos nematóides são suprimidos; negativos, quando a esporulação do FMA, o desenvolvimento e/ou a produção da planta são suprimidos e a reprodução do nematóide é aumentada (Hussey & Roncadori, 1982).

Quando influenciada negativamente pela micorrização, a resposta do nematóide pode ser representada por: redução do número e tamanho das galhas, diminuição do número de ovos e larvas, inibição da penetração e desenvolvimento das larvas, aumento da mortalidade de larvas infectivas, redução no tamanho e número de células gigantes e prejuízo na reprodução (Tabela 8.5). Schenck (1981) observou que raízes de soja colonizadas por *G. macrocarpum* apresentavam menor número de galhas produzidas por *Meloidogyne incognita* que raízes não micorrizadas.

Tabela 8.5. Efeitos da micorrização sobre a reprodução de nematóides fitopatogênicos.

Nematóide	Hospedeiro	Fungo micorrízico	Referência
Redução da reprodução			
<i>Heterodera cajani</i>	caupi	<i>Glomus fasciculatum</i>	Jain & Sethi, 1989
<i>Heterodera solanacearum</i>	fumo	<i>Gigaspora gigantea</i>	Hussey & Roncadori, 1982
<i>Meloidogyne hapla</i>	cenoura	<i>Glomus mosseae</i>	Sikora, 1979
<i>Meloidogyne incognita</i>	algodão, aveia, banana, caupi, feijão, fumo, pêssego, soja, tomate	<i>Glomus etunicatum</i> , <i>G. mosseae</i> , <i>G. fasciculatum</i> , <i>Glomus macrocarpum</i> , <i>Gigaspora margarita</i>	Dehne, 1982; Hussey & Roncadori, 1982; Jain & Sethi, 1989; Jaizme-Vega <i>et al.</i> , 1997; Kellam & Schenck, 1980; Sikora, 1979; Sikora & Schönbeck, 1975; Strobel <i>et al.</i> , 1982
<i>Meloidogyne javanica</i>	soja, tomate	<i>G. etunicatum</i> , <i>G. macrocarpum</i>	Bagyaraj <i>et al.</i> , 1979; Kellam & Schenck, 1980
<i>Pratylenchus brachyurus</i>	abacaxi, algodão	<i>Glomus sp.</i> , <i>G. margarita</i>	Guillemin <i>et al.</i> , 1994; Hussey & Roncadori, 1982;
<i>Pratylenchus vulnus</i>	maçã, pera, pêssego	<i>Glomus intraradices</i> , <i>G. mosseae</i>	Lopez <i>et al.</i> , 1997; Pinochet <i>et al.</i> , 1993; Pinochet <i>et al.</i> , 1995a; Pinochet <i>et al.</i> , 1995b
<i>Radopholus citrophylus</i>	citros	<i>G. intraradices</i>	Smith & Kaplan, 1988
<i>Radopholus similis</i>	banana	<i>G. intraradices</i>	Umesh <i>et al.</i> , 1988
<i>Rotylenchulus reniformis</i>	caupi	<i>G. fasciculatum</i>	Lingaraju & Goswami, 1994
Aumento da reprodução			
<i>Heterodera glycinis</i>	soja	<i>G. etunicatum</i>	Hussey & Roncadori, 1982
<i>Meloidogyne arenaria</i>	amendoim, vva	<i>G. margarita</i> , <i>G. etunicatum</i> , <i>G. fasciculatum</i>	Atilano <i>et al.</i> , 1981; Hussey & Roncadori, 1982
<i>Meloidogyne incognita</i>	algodão, soja	<i>G. margarita</i> , <i>G. macrocarpum</i> , <i>Scutellospora calospora</i> , <i>S. heterogama</i>	Roncadori & Hussey, 1977; Schenck <i>et al.</i> , 1975
<i>Pratylenchus coffeae</i>	café	<i>Acaulospora mellea</i> , <i>Glomus clarum</i>	Vaast <i>et al.</i> , 1998

Tabela 8.5. Continuação

Nematóide	Hospedeiro	Fungo micorrízico	Referência
Efeito nulo			
<i>Heterodera cajani</i>	caupi	<i>Glomus epigaeus</i>	Jain & Sethi, 1989
<i>Meloidogyne incognita</i>	algodão, caupi, pêssego, soja, tomate	<i>G. margarita</i> , <i>G. etunicatum</i> , <i>G. epigaeus</i> , <i>G. mosseae</i>	Hussey & Roncadori, 1982; Jain & Sethi, 1989; Strobel <i>et al.</i> , 1982; Thompson & Hussey, 1993
<i>Pratylenchus vulnus</i>	cereja, marmelo	<i>G. intraradices</i>	Calvet <i>et al.</i> , 1995; Pinochet <i>et al.</i> , 1995b
<i>Radopholus similis</i>	citros	<i>G. etunicatum</i>	O'Bannon & Nemeč, 1979
<i>Tylenchulus semipenetrans</i>	citros	<i>G. fasciculatum</i> , <i>G. mosseae</i>	Hussey & Roncadori, 1982; O'Bannon <i>et al.</i> , 1979

Tal como ocorre com fungos e bactérias fitopatogênicas, os mecanismos envolvidos na redução do ataque de nematóides em plantas colonizadas por FMA não estão totalmente esclarecidos, embora os estudos indiquem diversas possibilidades (Tabela 8.6). As interações entre planta, nematóide, FMA e demais organismos da rizosfera, bem como os mecanismos envolvidos nesses processos, apresentam elevada complexidade, daí a necessidade de estudos integrados. Considerando que a utilização de FMA é promissora para diminuição do ataque de nematóides, estudos devem prosseguir no sentido de identificar as melhores estratégias para aproveitamento do potencial benéfico da micorrização. Como o controle de nematóides é difícil e oneroso, a inoculação de mudas com FMA, antes do transplante para o campo, pode se constituir em alternativa valiosa como componente do controle integrado, tendo em vista que na maioria dos estudos realizados houve redução dos danos. Além disso, os FMA apresentam uma característica importante, a resistência a nematicidas (Habte & Manjunath, 1988).

Tabela 8.6. Mecanismos atuantes no controle de nematóides fitopatogênicos em plantas micorrizadas.

Mecanismo	Referência
• Competição por espaço e alimento	Pinochet <i>et al.</i> , 1996
• Interações químicas e proteção física	Fitter & Garbaye, 1994; Kellam & Schenck, 1980
• Produção de compostos fenólicos, hormônios e fitoalexinas, afetando a alimentação do nematóide	Pinochet <i>et al.</i> , 1996
• Produção de substâncias nematicidas e/ou aumento da concentração de fenilalanina e serina	Suresh <i>et al.</i> , 1985
• Aumento da lignificação e suberização, prejudicando os nematóides migradores	Pinochet <i>et al.</i> , 1996
• Aumento no aporte de nutrientes, especialmente fósforo, contribuindo para o maior vigor do hospedeiro	Cason <i>et al.</i> , 1983; Hussey & Roncadori, 1982
• Alterações nos exsudatos radiculares, diminuindo a atração dos nematóides pela raiz	Linderman, 1994

Considerações finais

O comportamento de plantas micorrizadas frente aos patógenos radiculares é complexo, sendo influenciado por fatores diversos, dentre os quais destacam-se a densidade de inóculo do patógeno, a espécie de FMA associada à planta e os níveis de nutrientes do solo. Por outro lado, o melhor entendimento das relações FMA-hospedeiro-patógeno-ambiente e a forma mais adequada, rápida e eficiente de inibir/suprimir o agente fitopatogênico são objetivos que continuam sendo perseguidos. Não há dúvidas porém, de que a micorrização das plantas deve ser considerada no manejo de sistemas agrícolas, como parte de estratégias para o controle integrado de doenças. Para exercer plenamente os seus efeitos, esses fungos simbiotes devem ter habilidade para atuar sob diferentes condições ambientais, ser competitivos e capazes de rapidamente colonizar a raiz, de modo a se instalar na planta antes do patógeno. Do mesmo modo, deve ser considerado o efeito sinérgico de FMA e conhecidos agentes biocontroladores. Controle mais efetivo de doenças produzidas por *Pythium ultimum* e *S. rolfsii* nas raízes de diferentes hospedeiros foi observado com o uso combinado de fungos micorrízicos arbusculares e *Trichoderma* (Calvet *et al.*, 1993; Sreenivasa, 1994). O mesmo tem sido apontado em estudos com bactérias que habitam a rizosfera, algumas das quais estimulam a germinação e favorecem a colonização de raízes por fungos micorrízicos (Alten *et al.*, 1991).

A maioria dos trabalhos com FMA e fitopatógenos foram realizados em casa-de-vegetação, sendo necessário ampliar os estudos em campo, visando aplicação prática desses fungos simbiotes na agricultura. Como mencionado por Siqueira (1996), os avanços nesse sentido têm sido limitados, sobretudo pela falta de inoculantes no mercado local. Porém, embora a condição de biotrofo obrigatório dos FMA tenha dificultado o seu estudo e a sua produção em larga escala, isso não deve ser considerado como empecilho para a sua utilização. Além da possibilidade de uso para inoculação em mudas, antes do transplante para o campo, ou em culturas protegidas, há indicações de que a produção de inóculo de FMA pode ser viabilizada por diferentes métodos, conforme discutido por Jarstfer & Sylvia (1992). Há de se considerar ainda que as práticas culturais podem ser manipuladas com o intuito de aumentar a incidência de fungos micorrízicos nativos ou talvez mudar as espécies predominantes, de modo a favorecer o estabelecimento e a atuação de espécies com maior potencial de benefício para a planta que está sendo cultivada.

Finalmente, convém lembrar que o interesse nos fungos micorrízicos não está restrito apenas à sua utilização como coadjuvante no controle de doenças, no papel de biocontroladores. Eles podem ser usados também como bioreguladores, em culturas que são dependentes da micorrização para desenvolvimento normal (exemplo: mandioca), e como biofertilizantes, favorecendo o crescimento de culturas em áreas com limitações nutricionais, especialmente em fósforo, e em outras situações de

estresse para a planta. Como indicado por Schenck (1981), os fungos micorrízicos arbusculares apresentam elevado potencial, especialmente se forem selecionados isolados que promovam simultaneamente maior crescimento do hospedeiro e controle de doenças.

A maximização do uso de microrganismos, entre os quais se destacam os fungos micorrízicos, e dos processos biológicos que ocorrem no solo, constitui uma das estratégias da agricultura sustentável, onde se busca garantir maior produção das culturas, com redução do emprego de insumos agrícolas industrializados que representam riscos para o ambiente e encarecem o produto final (Siqueira, 1996). Nesse contexto, o potencial biotecnológico da associação micorrízica é evidenciado, sobretudo, pelo impacto que esta pode exercer tanto a nível agrícola, aumentando a produção, quanto a nível ambiental, propiciando a melhoria da qualidade dos ecossistemas.

Bibliografia

- Ahmed, M.A, Saleh, E.A. & El-Fallal, A.A. The role of biofertilizers in suppression of *Rhizoctonia* root-rot disease of broad bean. *Annals of Agricultural Science (Cairo)* 39: 379-395. 1994.
- Alten, H. Von, Lindemann, A. & Schönbeck, F. Increasing VA-mycorrhization with application of rhizosphere bacteria. In: Keister, D.L. & Cregan, P.B. (Eds.) *The Rhizosphere and Plant Growth*. Dordrecht. Kluwer Academic. 1991. pp.381.
- Atilano, R.A., Menge, J.A. & van Gundy, S.D. Interaction between *Meloidogyne arenaria* and *Glomus fasciculatus* in grape. *Journal of Nematology* 13: 52-59. 1981.
- Azcón-Aguilar, C. & Barea, J.M. Arbuscular mycorrhizas and biological control of soilborne plant pathogens: an overview of the mechanisms involved. *Mycorrhiza* 6: 457-464. 1997.
- Bagyaraj, D.J. Biological interactions with VA mycorrhizal fungi. In: Powell, C.L. & Bagyaraj, D.J. (Eds.) *VA Mycorrhiza*. Boca Raton. CRC Press. 1984. pp.131-153.
- Bagyaraj, D.J., Manjunath, A. & Reddy, D.D.R. Interaction of vesicular-arbuscular mycorrhiza with root knot nematodes in tomato. *Plant and Soil* 51: 397-403. 1979.
- Bagyaraj, D.J. & Menge, J.A. Interaction between a VA mycorrhiza and *Azotobacter* and their effects on rhizosphere microflora and plant growth. *New Phytologist* 80: 567-573. 1978.
- Baath, E. & Hayman, D.S. Plant growth response to vesicular-arbuscular mycorrhiza: interactions with *Verticillium* wilt on tomato plants. *New Phytologist* 95: 419-426. 1983.
- Baath, E. & Hayman, D.S. No effect of VA mycorrhiza on red core disease of strawberry. *Transactions of the British Mycological Society* 82: 534-536. 1984.
- Benhamou, N., Fortin, J.Á., Hamel, C., St-Arnaud, M. & Shatilla, S. Resistance responses of mycorrhizal Ri T-DNA- transformed carrot roots to infection by *Fusarium oxysporum* f.sp.

- chrysanthemi*. *Phytopathology* 84: 958-968. 1994.
- Bonfante, P. & Perotto, S. Strategies of arbuscular mycorrhizal fungi when infecting host plants. *New Phytologist* 130: 3-21. 1995.
- Calvet, C., Pera, J. & Barea, J.M. Growth response of marigold (*Tagetes erecta* L.) to inoculation with *Glomus mosseae*, *Trichoderma aureoviride* and *Pythium ultimum* in a peat-perlite mixture. *Plant and Soil* 148: 1-6. 1993.
- Calvet, C., Pinochet, J., Camprubi, A. & Fernandéz, C. Increased tolerance to the root-lesion nematode *Pratylenchus vulnus* in mycorrhizal micropropagated BA - 29 quince rootstock. *Mycorrhiza* 5: 253-258. 1995.
- Caron, M., Fortin, J.A. & Richard, C. Effect of *Glomus intraradices* on infection by *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis-lycopersici* in tomatoes over a 12-week period. *Canadian Journal of Botany* 64: 552-556. 1986.
- Cason, K. M. T., Hussey, R.S. & Roncadori, R. W. Interaction of vesicular -arbuscular mycorrhizal fungi and phosphorus with *Meloidogyne incognita* on tomato. *Journal of Nematology* 15: 410-417. 1983.
- Cassiolato, A.M.R. & Melo, I.S. Interaction between *Rhizoctonia solani* and vesicular arbuscular mycorrhizal fungi in tomato. *Summa Phytopathologica* 17: 195-200. 1991.
- Chu, E.Y., Endo, Tadamitsu, Stein, R.L.B. & Albuquerque, F.C. Avaliação da inoculação de fungos micorrízicos arbusculares sobre a incidência da fusariose da pimenta-do-reino. *Fitopatologia Brasileira* 22: 205-208. 1997.
- Cordier, C., Pozo, M.J., Barea, J.M., Gianinazzi, S. & Gianinazzi-Pearson, V. Cell defense responses associated with localized and systemic resistance to *Phytophthora parasitica* induced in tomato by an arbuscular mycorrhizal fungus. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 11: 1017-1028. 1998.
- Dar, G.H., Zargar, M.Y. & Beigh, G.M. Biocontrol of *Fusarium* root rot in the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) by using symbiotic *Glomus mosseae* and *Rhizobium leguminosarum*. *Microbial Ecology* 34: 74-80. 1997.
- Davis, R.M. & Menge, J.A. *Phytophthora parasitica* inoculation and intensity of vesicular-arbuscular mycorrhizae in citrus. *New Phytologist* 87: 705-715. 1981.
- Davis, R.N., Menge, J.A. & Erwin, D.C. Influence of *Glomus fasciculatus* and soil phosphorus on *Verticillium* wilt of cotton. *Phytopathology* 69: 453-456. 1979.
- Dehn, B. & Dehne, H.W. Development of VA mycorrhizal fungi and interactions with *Cochliobolus sativus* in roots of gramineae. In: *Mycorrhizae: Physiology and Genetics*. 1st. European Symposium on Mycorrhizae, Dijon, 1985. Paris, INRA. 1986. pp. 773-779.

- Dehne, H.W. Interaction between vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and plant pathogens. *Phytopathology* 72: 1115-1119. 1982.
- Dehne, H.W. & Schönbeck, F. The influence of the endotrophic mycorrhiza on plant disease. I. Colonization of tomato plants by *Fusarium oxysporum* f.sp. *lycopersici*. *Phytopathologische Zeitschrift* 95: 105-110. 1979.
- Dehne, H.W. & Schönbeck, F. The influence of the endotrophic mycorrhiza on the fusarial wilt of tomato. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz* 82: 630-632. 1975.
- Dugassa, G.D., Von Alten, H. & Schönbeck, F. Effects of arbuscular mycorrhiza (AM) on health of *Linum usitatissimum* L. infected by fungal pathogens. *Plant and Soil* 185: 173-182. 1996.
- Dumas, E., Tahiri-Alaoui, A., Gianinazzi, S. & Gianinazzi-Pearson, V. Observations on modifications in gene expression with VA mycorrhiza development in tobacco: qualitative and quantitative changes in protein profiles. In: Nardon, P, Gianninazzi-Pearson, V., Grenier, A.M., Margulis, L. & Smith, D.C. (Eds.) *Endocytobiology IV*. Paris. INRA. 1990. pp.153-157.
- Dumas-Gaudot, E., Furlan, V., Grenier, J. & Asselin, A. New acidic chitinase isoforms induced in tobacco roots by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* 1: 133-136. 1992a.
- Dumas-Gaudot, E., Grenier, J., Furlan, V. & Asselin, A. Chitinase, chitosanase and b-1,3-glucanase activities in *Allium* and *Pisum* roots colonized by *Glomus* species. *Plant Science* 84: 17-24. 1992b.
- Fitter, A. & Garbaye, J. Interactions between mycorrhizal fungi and other soil organisms. *Plant and Soil* 159: 123-132. 1994.
- Garcia-Garrido, J.M., Garcia-Romera, I. & Ocampo, J.A. Cellulase production by the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* (Nicol. & Gerd.) Gerd. & Trappe. *New Phytologist* 121:221-226. 1992.
- Gianinazzi, S. Genetic and molecular aspects of resistance induced by infection or chemicals. In: Nester, T. & Kosuge, E.W. (Eds.) *Plant Microbe Interactions*. New York. Macmillan. 1984. v.1. pp.321-342.
- Gianinazzi-Pearson, V. & Gianinazzi, S. Proteins and protein activities in endomycorrhizal symbioses. In: Varma, A. & Hoch, B. *Mycorrhiza*. Berlin. Springer Verlag. 1995. pp.251-266.
- Gianinazzi-Pearson, V., Dumas-Gaudot, E., Gollotte, A., Tahiri-Alaoui, A. & Gianinazzi, S. Cellular and molecular defence-related root responses to invasion by arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 133: 45-57. 1996.
- Graham, J.H. & Menge, J.A. Influence of vesicular-arbuscular mycorrhizae and soil phosphorus on take-all disease of wheat. *Phytopathology* 72: 95-98. 1982.
- Guillemin, J.P., Gianinazzi, S., Gianinazzi-Pearson, V. & Marchal, J. Control by arbuscular

- endomycorrhizae of *Pratylenchus brachyurus* in pineapple microplants. *Agricultural Sciences of Finland* 3: 253-262. 1994.
- Guo, B.Z., Na, Z.Q. & Hendrix, J.W. A mycorrhizal pathogen (*Glomus macrocarpum* Tul. & Tul.) of tobacco: effects of long- and short-term cropping on the mycorrhizal fungal community and stunt disease. *Applied Soil Ecology* 1: 269-276. 1994.
- Habte, M. & Manjunath, A. Influence of phenamiphos on the vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis in *Leucaena leucocephala*. *Biology and Fertility of Soils* 5: 313-316. 1988.
- Halos, P.M. & Zorilla, R.A. Vesicular-arbuscular mycorrhizae increase growth and yield of tomato and reduce infection by *Pseudomonas solanacearum*. *Philippine Agriculturist* 62: 309-315. 1979.
- Hedge, S.V. & Rai, P.V. Influence of *Glomus fasciculatum* on damping-off of tomato. *Current Science* 53: 588-589. 1984.
- Hooker, J.E., Jaime-Veja, M. & Atkinson, D. Biocontrol of plant pathogens using arbuscular mycorrhizal fungi. In: Gianninazzi, S. & Schuepp, H. (Eds.). *Impact of Arbuscular Mycorrhizas on Sustainable Agriculture and Natural Ecosystems*. Basel. Birkhauser Verlag. 1994. pp.191-200.
- Hussey, R.S. & Roncadori, R.W. Vesicular-arbuscular mycorrhizae may limit nematode activity and improve plant growth. *Plant Disease* 56: 9-14. 1982.
- Hwang, S.F. Effects of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi on the development of *Verticillium* and *Fusarium* wilts of alfalfa. *Plant Disease* 76: 239-243. 1992.
- Jain, R.K. & Sethi, C.L. Interaction between vesicular-arbuscular mycorrhiza and *Meloidogyne incognita* and *Heterodera cajani* on cowpea as influenced by time of inoculation. *Indian Journal of Nematology* 18: 263-268. 1989.
- Jaizme-Vega, M.C., Tenoury, P., Pinochet, J. & Jaumot, M. Interactions between the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* and *Glomus mosseae* in banana. *Plant and Soil* 196: 27-35. 1997.
- Jalali, B. & Jalali, I. Mycorrhizae in plant disease control. In: Arora, K., Rai, B., Mokerji, K.G. & Knudsen, G.R. (Eds.) *Handbook of Applied Mycology: Soil and Plants*. New York. Marcel Dekker. 1991. pp.131-154.
- Jarstfer, A.G. & Sylvia, D. Inoculum production and inoculation strategies for vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. In: Metting, F.B. (Ed.) *Soil Microbial Ecology*. New York. Marcel Dekker. 1992. pp.349-377.
- Kellam, M.K. & Schenck, N.C. Interaction between a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus and root-knot nematode on soybean. *Phytopathology* 70: 293-296. 1980.
- Klironomos, J.N. & Kendrick, W.B. Research on mycorrhizas: trends in the past 40 years as expressed in the 'MYCOLIT' database. *New Phytologist* 125: 595-600. 1993.

- Krishna, K.R. & Bagyaraj, D.J. Interaction between *Glomus fasciculatum* and *Sclerotium rolfsii* in peanut. *Canadian Journal of Botany* 61: 2349-2351. 1983.
- Lambais, M.R. Aspectos bioquímicos e moleculares da relação fungo-planta em micorrizas arbusculares. In: Siqueira, J.O. (Ed.) *Avanços em Fundamentos e Aplicação de Micorrizas*. Lavras. Universidade Federal de Lavras. 1996. pp.5-38.
- Linderman, R.G. Mycorrhizal interactions in the rhizosphere. In: Keister, D.L. & Cregan, P.B. (Eds.) *The Rhizosphere and Plant Growth*. Dordrecht. Kluwer Academic. 1991. pp.343-348.
- Linderman, R.G. Role of VAM fungi in biocontrol. In: Pflieger, F.L. & Linderman, R.G. (Eds.) *Mycorrhizae and Plant Health*. St. Paul: APS Press. 1994. pp.1-25
- Lingaraju, S. & Goswami, B.K. Influence of a mycorrhizal fungus *Glomus fasciculatum* on the host-parasite relationship of *Rotylenchulus reniformis* in cowpea. *Indian Journal of Nematology* 23: 137-141. 1994.
- Liu, R.J. Effect of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi on *Verticillium* wilt of cotton. *Mycorrhiza* 5: 293-297. 1995.
- Lopez, A. , Pinochet, J., Fernández, C., Calvet, C. & Camprubi, A. Growth response of OHF-333 pear rootstock to arbuscular mycorrhizal fungi, phosphorus nutrition and *Pratylenchus vulnus* infection. *Fundamental and Applied Nematology* 20: 87-93. 1997.
- Mansfield, J.W. The role of phytoalexins in disease resistance. In: Bailey, J.A. & Mansfield, J.W. (Eds.) *Phytoalexins*. Glasgow. Blackwell. 1982. pp.253-288.
- Marchi, A.B. & Costa, C.P. Interação entre micorrizas vesículo-arbuscular (MVA) e *Fusarium oxysporum* f.sp. *lycopersici* em tomateiro. *Anais, 2ª Reunião Anual sobre Controle Biológico de Doenças de Plantas*, Piracicaba, SP. 1987. p.64.
- Matsubara, Y.I., Tamura, H. & Harada, T. Growth enhancement and *Verticillium* wilt control by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus inoculation in eggplant. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science* 64: 555-561. 1995.
- Melo, A.M.T. Reação de cebola e tomateiro à inoculação de fungos micorrízicos vesículo arbusculares e de *Pyrenochaeta terrestris* e *Fusarium oxysporum* f.sp. *lycopersici* (Dissertação de Mestrado). Piracicaba, ESALQ-USP, 1989.
- Morandi, D. Occurrence of phytoalexins and phenolic compounds in endomycorrhizal interactions, and their potential role in biological control. *Plant and Soil* 185: 241-251. 1996.
- Norman, J.R., Atkinson, D. & Hooker, J.E. Arbuscular mycorrhizal fungal-induced alteration to root architecture in strawberry and induced resistance to the root pathogen *Phytophthora fragariae*. *Plant and Soil* 185:191-198. 1996.

- O'bannon, J.H., Inserra, R.N., Nemeč, S. & Vovlas, N. The influence of *Glomus mosseae* on *Tylenchulus semipenetrans*-infected and uninfected *Citrus limon* seedlings. *Journal of Nematology* 11: 247-250. 1979.
- O'bannon, J. H. & Nemeč, S. The response of *Citrus limon* seedlings to a symbiont, *Glomus etunicatus*, and a pathogen, *Radopholus similis*. *Journal of Nematology* 11: 270-275. 1979.
- Oliveira, A.A.R. & Zambolim, L. Interação entre o fungo endomicorrízico *Glomus etunicatum* e o nematóide das galhas *Meloidogyne javanica* sob diferentes níveis de fósforo em feijão (*Phaseolus vulgaris*). *Fitopatologia Brasileira* 11: 217-226. 1986.
- Pinochet, J., Calvet, C., Camprubi, A. & Fernández, C. Growth and nutritional response of Nemared peach rootstock infected with *Pratylenchus vulnus* and the mycorrhizal fungus *Glomus mosseae*. *Fundamentals of Applied Nematology* 17: 205-210. 1995a.
- Pinochet, J., Calvet, C., Camprubi, A. & Fernández, C. Interaction between the root-lesion nematode *Pratylenchus vulnus* and the mycorrhizal association of *Glomus intraradices* and Santa Lucia 64 cherry rootstock. *Plant and Soil* 170: 323-329. 1995b.
- Pinochet, J., Calvet, C., Camprubi, A. & Fernández, C. Interactions between migratory endoparasitic nematodes and arbuscular mycorrhizal fungi in perennial crops: a review. *Plant and Soil* 185: 183-190. 1996.
- Pinochet, J., Camprubi, A. & Calvet, C. Effects of the root-lesion nematode *Pratylenchus vulnus* and the mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* on the growth of EMLA-26 apple rootstock. *Mycorrhiza* 4: 79-83. 1993.
- Price, N.S., Roncadori, R.W. & Hussey, R.S. The growth of nematode 'tolerant' and 'intolerant' soybeans as affected by phosphorus, *Glomus intraradices* and light. *Plant Pathology* 44: 597-603. 1995.
- Rego, I.C. Influência de fungos micorrízicos vesículo-arbusculares na murcha bacteriana [*Pseudomonas solanacearum* (Smith)] e na absorção de nutrientes em tomateiro (Dissertação de Mestrado). Piracicaba, ESALQ-USP. 1991.
- Reid, C.P.P. Mycorrhizas. In: Lynch, S.M. (Ed.) *The Rhizosphere*. London. Wiley-Liss. 1990. pp.282-315.
- Roncadori, R.W. & Hussey, R.S. Interaction of the endomycorrhizal fungus *Gigaspora margarita* and root-knot nematode on cotton. *Phytopathology* 67: 1507-1511. 1977.
- Rosendahl, S. Interactions between the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus fasciculatum* and *Aphanomyces euteiches* root rot of peas. *Phytopathologische Zeitschrift* 114: 31-40. 1985.
- Ross, J.P. Influence of *Endogone* mycorrhiza on *Phytophthora* root of soybean. *Phytopathology* 62: 896-897. 1972.

- Santhi, A. & Sundarababu, R. Effect of phosphorus on the interaction of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi with *Meloidogyne incognita* on cowpea. *Nematologica Mediterranea* 23: 263-265. 1995.
- Schenck, N.C. Can mycorrhizae control root disease? *Plant Disease* 65: 230-234. 1981.
- Schenck, N.C., Kinloch, R.A. & Dickson, D.W. Interaction of endomycorrhizal fungi and root-knot nematode on soybean. In: Sanders, F.E., Mosse, B. & Tinker, P.B. (Eds.) *Endomycorrhizas*. London. Academic Press. 1975. pp.607-617.
- Schönbeck, F., Grunewaldt-Stöcker, G. & Alten, von H. Distribution and ecological impact of the mycorrhizal symbiosis. In: Campbell, C.L. & Benson, D.M. (Eds.) *Epidemiology and Management of Root Diseases*. Berlin. Springer-Verlag. 1994. pp.65-81.
- Schübler, A., Schwarzott, D. & Walker, C. A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycological Research* 105: 1413-1421. 1990.
- Secilia, J. & Bagyaraj, D.J. Bacteria and actinomycetes associated with pot cultures of vesicular-arbuscular mycorrhizas. *Canadian Journal of Microbiology* 33: 1069-1073. 1987.
- Serrano, R. Structure and function of plasma membrane ATPase. *Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology* 40: 61-94. 1990.
- Sharma, D.D., Govindaiah, Katiyar, R.S., Das, P.K., Latha-Janardhan, Baipai, A.K, Choudhury, P.C. & Janardhan, L. Effect of VA-mycorrhizal fungi on the incidence of major mulberry diseases. *Indian Journal of Sericulture* 34: 34-37. 1995.
- Sikora, R.A. Predisposition to *Meloidogyne* infection by the endotrophic mycorrhizal fungus *Glomus mosseae*. In: Lamberti, F. & Taylor, C.E. (Eds.) *Root-knot Nematodes (Meloidogyne species): Systematic, Biology and Control*. New York. Academic Press. 1979. pp.399-404.
- Sikora, R.A. & Schönbeck, F. Effect of vesicular-arbuscular mycorrhiza (*Endogone mosseae*) on the population dynamics of the root-knot nematodes (*Meloidogyne incognita* and *Meloidogyne hapla*). *Proceedings, 8^o International Congress of Plant Protection, Bonn, Germany*. 1975. v.5, pp.158-166.
- Silveira, N.S.S. & Maia, L.C. Fungos micorrízicos arbusculares em tomateiro (*Lycopersicon esculentum* Mill.). *Agrotropica* 8: 53-60. 1996.
- Siqueira, J.O. (Ed.) *Avanços em Fundamentos e Aplicação de Micorrizas*. Lavras. Universidade Federal de Lavras. 1996.
- Siqueira, J.O. & Franco, A.A. *Biotecnologia do Solo – Fundamentos e Perspectivas*. Brasília. Ministério da Educação – ABEAS, ESAL/FAEPE. 1988.
- Smith, G.S. & Kaplan, D.T. Influence of mycorrhizal fungi, phosphorus and burrowing nematode interactions on growth of rough lemon citrus seedlings. *Journal of Nematology* 20: 539-544. 1988.

- Smith, G.S., Roncadori, R.W. & Hussey, R.S. Interaction of endomycorrhizal fungi, superphosphate and *Meloidogyne incognita* on cotton in microplot and field studies. *Journal of Nematology* 18: 208-216. 1986.
- Sreenivasa, M.N. Biological deterrent activities of VA mycorrhiza and *Trichoderma harzianum* on *Sclerotium rolsii* at different P-levels in chilli. *Environment and Ecology* 12: 319-321. 1994.
- Sreenivasa, M.N., Nirmalnath, P.J. & Kulkarri, S. Interaction between VA-mycorrhizal fungi and *Sclerotium rolsii* in chilli (*Capsicum annum* L.). *Zentralblatt fur Mikrobiologie* 147: 509-512. 1992.
- St-Arnaud, M, Hamel, C, Caron, M. & Fortin, J.A. Inhibition of *Pythium ultimum* in roots and growth substrate of mycorrhizal *Tagetes patula* colonized with *Glomus intraradices*. *Canadian Journal of Plant Pathology* 16: 187-194. 1994.
- Strobel, N.E., Hussey, R.S. & Roncadori, R.W. Interactions of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi, *Meloidogyne incognita*, and soil fertility on peach. *Phytopathology* 72: 690-694. 1982.
- Sundarababu, R., Sankaranarayanan, C. & Santhi, A. Interaction between vesicular-arbuscular mycorrhizas and *Meloidogyne javanica* on tomato as influenced by time of inoculation. *Indian Journal of Nematology* 23: 125-126. 1995.
- Suresh, C.K., Bagyaraj, D.J. & Reddy, D.D.R. Effect of vesicular arbuscular mycorrhiza on survival penetration and development of root-knot nematode in tomato. *Plant and Soil* 87: 305-308. 1985.
- Thomas, L., Mallesha, B.C. & Bagyaraj, D.J. Biological control of damping-off of cardamom by the VA mycorrhizal fungus, *Glomus fasciculatum*. *Microbiological Research* 149: 413-417. 1994.
- Thompson, K.M. & Hussey, R.S. Influence of vesicular-arbuscular mycorrhizae and phosphorus on root-knot on tomato. *Journal of Nematology* 13: 462. 1993.
- Tosi, L., Giovanetti, M., Zizzerini, A. & Sbrana, C. Interactions between *Plasmopara helianthi* and arbuscular mycorrhizal fungi in sunflower seedlings susceptible and resistant to downy mildew. *Phytopathologia Mediterranea* 32: 106-114. 1993.
- Traquair, J.A. Fungal biocontrol of root diseases: endomycorrhizal suppression of cylindrocarpon root rot. *Canadian Journal of Botany* 73: S89-S95. 1995.
- Trotta, A., Varese, G.C., Gnani, E., Fusconi, A. Sampo, S. & Berta, G. Interactions between the soilborne root pathogen *Phytophthora nicotianae* var. *parasitica* and the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* in tomato plants. *Plant and Soil* 185: 199-209. 1996.
- Umesh, K.C., Krishhnapa, K. & Bagyaraj, D.J. Interaction of burrowing nematode *Radopholus similis* (Cobb 18893) Thorne 1949 and VA mycorrhiza, *Glomus fasciculatum* (Taxt) Gerd. and Trappe in banana (*Musa accuminata* Colla.). *Indian Journal of Nematology* 18: 6-11. 1988.

- Vaast, P., Caswell-Chen, E.P. & Zasoski, R.J. Influence of a root lesion nematode, *Pratylenchus coffeae*, and two arbuscular mycorrhizal fungi, *Acaulospora mellea* and *Glomus clarum* on coffee (*Coffea arabica* L.). *Biology and Fertility of Soils* 26: 130-135. 1998.
- Vargas, R. Combate de *Corticium* en tomate y *Fusarium* en fresa mediante el uso de microorganismos antagonistas y/o hongos endomicorrizogénicos (MVA). *Agronomía Costarricense* 15: 1-6. 1991.
- Vestberg, M., Palmujoki, H., Parikka, P. & Uosukainen, M. Effect of arbuscular mycorrhizas on crown rot (*Phytophthora cactorum*) in micropropagated strawberry plants. *Agricultural Sciences of Finland* 3: 289-295. 1994.
- Wacker, T.L., Safir, G.R. & Stephens, C.T. Effect of *Glomus fasciculatum* on the growth of asparagus and the incidence of *Fusarium* root rot. *Journal of American Sciences and Horticultural Sciences* 115: 550-554. 1990.
- Yuri, M.M., Machado, J.O., Churata-Masca, M.G.C. & Andrioli, J.L. Respostas do tomateiro a inóculo de solo rizosférico de *Paspalum notatum*, fungus MVA e *Azotobacter paspali*. *Científica* 22: 53-56. 1994.
- Zambolim, L. Como plantas micorrizadas comportam-se em relação aos fitopatógenos. *Anais, 1ª Reunião Brasileira sobre Micorrizas*, Lavras, MG. 1985. pp.76-99.
- Zambolim, L. & Schenck, N.C. Effect of *Macrophomina*, *Rhizoctonia*, *Fusarium* and the mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* on nodulated and non-nodulated soybeans. *Fitopatologia Brasileira* 9: 129-138. 1984.

Epidemiologia de Doenças Radiculares

Luiz A. Maffia

Eduardo S.G. Mizubuti

Introdução

Estudos epidemiológicos são essenciais para o manejo racional e a redução de perdas de doenças causadas por patógenos do sistema radicular. Porém, a quantificação das relações entre patógeno, hospedeiro e ambiente não é tarefa simples, pois as interações entre estes vértices do triângulo de doenças se desenvolvem num sistema de grande complexidade: o solo. Características abióticas e bióticas atuam de modo direto e indireto, a diferentes intensidades e de maneira previsível ou errática, sobre o desenvolvimento de doenças. A biologia de patógenos do sistema radicular, por si só, já é complexa. Somam-se a esta complexidade, as limitações operacionais, isto é, em vista da opacidade do solo, é difícil realizar observações detalhadas e acuradas. Alguns métodos indiretos, auxiliares em estudos epidemiológicos, podem gerar interpretações ambíguas. Outro fator complicador é a presença de uma população estabelecida de microrganismos com sua própria biologia no solo, sem uma conexão com a planta hospedeira (Park, 1963). Portanto, discernir sinais em um sistema repleto de ruídos é um desafio aos epidemiologistas.

A epidemiologia de doenças do sistema radicular em agroecossistemas tropicais e subtropicais necessita desenvolver-se e consolidar-se para que estratégias eficientes de manejo possam ser adotadas. Como existem consideráveis discrepâncias entre estes agroecossistemas e os de clima temperado, extrapolações de resultados de estudos epidemiológicos para as condições brasileiras podem ser arriscadas. Em agroecossistemas tropicais e subtropicais, problemas de ordem técnica e

econômica são constantes. Considerando que muitas das doenças causadas por patógenos radiculares não são eficientemente controladas por produtos químicos, ou se o são, tal estratégia está associada a riscos ecológicos, a busca por medidas alternativas de controle é prioritária. O uso de variedades resistentes, medidas de controle cultural e de controle biológico, dentre outros, somente será bem sucedido se baseado em estudos epidemiológicos. Parafrazeando Vanderplank, é importante frisar que “a indústria química e os melhoristas fornecem excelentes armas para controle das doenças, porém apenas a epidemiologia determina a melhor estratégia” (Vanderplank, 1963). Assim, a geração de conhecimentos da epidemiologia de doenças do sistema radicular é fundamental para a exploração racional de agroecossistemas tropicais e subtropicais.

Numa visão holística desses estudos, é desejável considerar o maior número possível de variáveis, contemplando sempre o triângulo de doença como ponto central. O conhecimento das relações entre os componentes do triângulo e, mais especificamente, de como manipulá-las de modo a desfavorecer doenças é a essência do manejo de doenças do sistema radicular. Nesta ótica, serão discutidos alguns aspectos do ambiente, do patógeno e do hospedeiro que estão mais diretamente relacionados à epidemiologia das doenças causadas por patógenos radiculares em condições tropicais. Procurou-se exemplificar os principais pontos de discussão com resultados de pesquisas conduzidas nas condições brasileiras, pois se acredita que as peculiaridades de cada sistema implicam em estratégias específicas. Vale ressaltar que poucas informações estão disponibilizadas sobre esse tema nos agroecossistemas tropicais.

Ambiente

As doenças resultam da interação patógeno x hospedeiro, sob influência do ambiente. Nas doenças do sistema radicular, a interação patógeno x hospedeiro ocorre no solo, ambiente altamente complexo e dinâmico, onde vários fatores, bióticos e abióticos, influenciam direta e indiretamente as doenças. No solo, as variações são regra e não exceção. Estas variações podem ser causadas por fatores abióticos (temperatura, umidade, pH, teor de matéria orgânica, propriedades físicas e químicas) e bióticos (as plantas e a microbiota do solo). O ambiente do solo não é estanque, pois resulta da interação entre seus vários componentes. Entretanto, para facilitar a organização, o efeito do ambiente será dividido nos dois componentes básicos: biótico e abiótico.

Componente biótico

Considera-se como componente biótico do ambiente solo todos os fatores relacionados a

organismos vivos: plantas, animais, insetos, nematóides, fungos, bactérias, protozoários, dentre outros. Porém, a ênfase maior será dada aos microrganismos causadores de doenças do sistema radicular. Antes de discutir as interações dos fitopatógenos com o hospedeiro, serão discutidas as interações dos patógenos com os demais habitantes do solo e seus efeitos sobre o desenvolvimento de doenças radiculares.

Provavelmente, do ponto de vista epidemiológico, os aspectos mais importantes das interações de microrganismos e doenças do sistema radicular sejam os que resultam no controle biológico. As doenças do sistema radicular surgem em decorrência de desequilíbrio na população de fitopatógenos, seja este causado por favorecimento (monocultura de plantas suscetíveis), por introdução inadvertida de propágulos de fitopatógenos, seja pelo desfavorecimento da população de antagonistas (utilização de pesticidas que afetam mais a população de antagonistas que a de patógenos). As interações que resultam na supressão de determinada doença envolvem diferentes organismos, porém os mais estudados são bactérias e fungos. Atualmente, tem-se enfatizado o papel das rizobactérias como agentes de controle biológico potencialmente úteis, principalmente as promotoras do crescimento das plantas – as PGPR. Apesar de, na literatura mundial encontrar-se grande número de trabalhos de controle biológico de fitobactérias, há poucos exemplos no Brasil. Várias espécies fúngicas são antagonistas a importantes fitopatógenos (Silveira *et al.*, 1994, Tokeshi *et al.*, 1980); a exploração desta característica é interessante no contexto do manejo integrado de doenças do sistema radicular. O hiperparasitismo de fitonematóides por fungos tem sido também explorado (Dalla Pria & Ferraz, 1996, Dias & Ferraz, 1994). Em levantamento efetuado nas revistas “Fitopatologia Brasileira” e “Summa Phytopathologica”, encontraram-se vários exemplos de trabalhos com controle biológico de patógenos radiculares, principalmente em condições controladas (Dalla Pria & Ferraz, 1996, Dias & Ferraz, 1994, Santos & Melo, 1993, Silveira *et al.*, 1994), apesar de alguns relatos de trabalhos em condições de campo (Barbosa *et al.*, 1995, Noronha *et al.*, 1995).

As plantas desempenham importante papel no componente biótico do solo e, muitas vezes, são os organismos que mais influenciam a interação patógeno x hospedeiro, pois, por meio de seus exsudatos radiculares, elas têm destacada função no controle biológico, principalmente para as doenças causadas por nematóides (Biasi *et al.*, 1992, Charchar & Lopes, 1991, Charchar & Vieira, 1991, Silva *et al.*, 1990). Restos de partes ou de plantas inteiras podem ser incorporados, visando favorecer à microbiota antagonista (Charchar & Bolkan, 1980). No entanto, o sucesso destas práticas depende, dentre outros fatores, do nível da capacidade saprofítica competitiva (CSC) do patógeno. Garret (1970) classificou os patógenos radiculares como não- especializados e especializados. Os patógenos não-especializados caracterizam-se por alta CSC, o que possibilita sua existência permanente no solo. Para estes organismos, o saprofitismo é a forma habitual de existência e o parasitismo é acidental. Por outro lado, os patógenos especializados possuem baixa CSC e não conseguem ter

crescimento independente no solo. Nessa abordagem, surge uma questão: que implicações teria o uso de rotação de culturas associado ao do cultivo mínimo na sobrevivência dos patógenos especializados e não-especializados?

O impacto de resultados obtidos com o controle biológico não deve ser medido somente em comparação com os obtidos com o controle químico. No controle químico, os resultados são imediatos e espetaculares, enquanto no biológico eles ocorrem a médio e a longo prazos. O uso continuado do controle biológico, além de desejável do ponto de vista aplicado, é menos agressivo ao ambiente que o do controle químico. Estes aspectos muitas vezes não são considerados quando se comparam esses métodos de controle. O controle biológico depende do estabelecimento e da manutenção de uma população-limite de antagonistas no material de plantio ou no solo; a queda na viabilidade abaixo do limite pode reduzir sua potencialidade. Vários fatores abióticos podem influenciar a sobrevivência e o estabelecimento de agentes de controle biológico e suas interações com os patógenos. Assim, as interações no ambiente biótico são, também, determinadas pelo ambiente abiótico.

Componente abiótico

Os fatores abióticos afetam as populações de patógenos de forma direta e indireta, por influenciarem as populações dos demais organismos no solo. É importante considerar, também, que dificilmente um fator biótico ou abiótico atua isoladamente na população de fitopatógenos ou na intensidade de doenças, em vista das interações complexas no ambiente do solo. São vários os fatores abióticos que podem afetar a epidemiologia de doenças radiculares. Dentre estes, consideram-se temperatura, teor de umidade e características físico-químicas do solo como os mais importantes.

Temperatura

A temperatura do solo influencia de várias formas as doenças do sistema radicular. No sistema solo, não há grandes amplitudes de temperatura em curto espaço de tempo, mas variações ainda ocorrem. Em geral, durante o dia, o fluxo de calor é no sentido atmosfera ® solo e camada superficial ® camadas mais profundas. Durante a noite, acontece o inverso, com o fluxo das camadas mais profundas ® camadas superficiais e destas para a atmosfera (Oke, 1987). Existem diferentes equipamentos para medir a temperatura do solo, entretanto, a utilização de algum deles dependerá, na maioria dos casos, da disponibilidade e da sua adequabilidade (Liddell, 1992, Sutton *et al.*, 1988). Os sensores mais comuns são termômetros de mercúrio, termômetros metálicos, termômetros de resistência elétrica, termopares e radiômetros de sensoriamento remoto (Liddell, 1992).

A temperatura afeta todas as etapas do ciclo de vida dos patógenos do sistema radicular: crescimento, reprodução, sobrevivência e infecção, sendo menos importante na dispersão. Concomitantemente, a temperatura afeta a fisiologia do hospedeiro, o que pode acarretar alteração da resistência das plantas (Freckman & Caswell, 1985). É inviável listar as particularidades do efeito da temperatura em cada patossistema radicular, mas serão discutidos alguns exemplos para ilustrar esse efeito em cada uma das fases do ciclo de patógenos.

Efeito da temperatura no crescimento

Os patógenos diferem quanto ao ótimo de desenvolvimento, e a temperatura pode determinar a distribuição geográfica da ocorrência de doenças que estes causam. A temperatura ótima para crescimento micelial e formação de escleródios de *Sclerotium rolfsii* está entre 27-30°C (Punja, 1985), o que determina a distribuição do organismo: a prevalência de *S. rolfsii* é maior em regiões quentes do mundo. No Brasil, a distribuição de biovars de *Ralstonia solanacearum* é associada à temperatura: a biovar I ocorre em vários locais, a biovar II é mais comumente associada a clima mais ameno e a biovar III ocorre nas regiões Norte e Nordeste, mas alguns isolados da biovar III podem ser virulentos, mesmo em condições de clima ameno (Martins *et al.*, 1988).

Espera-se que patógenos do sistema radicular em solos tropicais sejam favorecidos por temperaturas mais elevadas. Observou-se que o ótimo para crescimento micelial de isolados brasileiros de *Rhizoctonia solani* pertencentes a seis grupos de anastomose situava-se entre 25 e 30°C e o mínimo e máximo foram 10 e 40°C, respectivamente (Ceresini & Souza, 1996). Possivelmente, em patógenos cosmopolitas ocorram ecotipos (Lassere *et al.*, 1996, Ogoshi *et al.*, 1990, Shepherd & Pratt, 1973), variantes genéticos adaptados a diferentes condições ecológicas, como de temperaturas. Se este evento ocorrer, há que se considerarem possíveis divergências quanto às temperaturas ótimas para desenvolvimento de populações em condições tropicais. Assim, extrapolações de dados epidemiológicos de condições temperadas para condições tropicais podem ser arriscadas.

Efeito da temperatura na reprodução

A esporulação dos fungos, a formação de ovos de nematóides ou a divisão de células bacterianas são afetadas pela temperatura. A quantificação do efeito da temperatura na reprodução dos patógenos do sistema radicular pode contribuir para aumentar a eficiência do manejo das doenças que causam. *Phytophthora citrophthora* e *P. parasitica*, patógenos de plantas cítricas, possuem diferentes limiares críticos de temperatura para esporulação: *P. parasitica* tolera temperaturas mais altas (cerca de 33°C)

que *P. citrophthora* (27°C) (Matheron & Porchas, 1996). Especula-se que o monitoramento da temperatura do solo pode contribuir para aumentar a eficiência de fungicidas, dessa forma as aplicações somente ocorreriam quando a temperatura for favorável (Matheron & Porchas, 1996). Questiona-se: essa especulação seria válida em condições tropicais?

Efeito da temperatura na sobrevivência

A sobrevivência de propágulos de fitopatógenos no solo está diretamente relacionada à temperatura. Estudou-se o efeito residual do inóculo de *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* no solo entre estações de cultivo, durante três anos. A sobrevivência da bactéria decaiu de modo exponencial, e a taxa de declínio estava diretamente relacionada à temperatura (Kocks *et al.*, 1998). Pode-se manipular o efeito da temperatura na sobrevivência de patógenos e no manejo de doenças, por exemplo, pelo uso da solarização do solo.

Efeito da temperatura na infecção

A infecção de plantas por patógenos é determinada pela temperatura, podendo este efeito ser no patógeno ou na interação patógeno x hospedeiro. Na síndrome da morte súbita da soja, causada por um variante de *Fusarium solani*, observaram-se relações quantitativas complexas do efeito da temperatura na infecção e desenvolvimento da doença. Temperaturas do solo em torno de 15°C favorecem sintomas em raízes, enquanto que entre 22 e 24°C favorecem sintomas em folhas (Scherin & Yang, 1996). Com base nessas informações, é possível mapear áreas de maior risco e concentrar estratégias de controle nas mesmas; por exemplo, a aplicação diferencial de agentes de controle biológico ou de fungicidas.

Efeito da temperatura na resistência do hospedeiro

A resistência de algumas plantas a patógenos depende da temperatura na qual a interação patógeno x hospedeiro ocorre. Este é o caso de tomateiros com o gene *Mi*, que confere resistência ao nematóide *Meloidogyne incognita* (Williamson, 1998) (Tabela 9.1). Melhoristas e fitopatologistas devem estar atentos a este tipo de resposta, pois tais variações podem resultar em seleção ou eliminação inapropriada de materiais promissores, bem como para recomendar cultivares para uso em determinada localidade.

Tabela 9.1. Efeito da temperatura na expressão da resistência de tomateiro com gene *Mi* à infecção por *Meloidogyne incognita* (adaptado de Ammati *et al.*, 1986).

Cultivar	Média do índice de galhas	
	25°C (Classificação)	32°C (Classificação)
Rutgers	3,3 (Suscetível)	3,3 (Suscetível)
VFN8	0,6 (Resistente)	1,3 (Resistente)
LA2157	0,6 (Resistente)	0,6 (Resistente)

Apesar de a temperatura influenciar as interações patógeno x hospedeiro, na maioria dos casos, seu efeito não pode ser avaliado isoladamente, em vista das interações com outras características do solo, principalmente a umidade.

Umidade

Duas propriedades relativas ao teor de umidade do solo devem ser corretamente definidas antes de se discutir como efetuar medições: conteúdo de água e potencial de água no solo. O conteúdo de água no solo é a medida da quantidade de água presente no solo e indica a capacidade do solo em reter água. Esta propriedade pode ser medida por métodos diretos e indiretos. Como exemplo de método direto, tem-se o gravimétrico. Para exemplos de métodos indiretos, consulte Liddell (1992). O potencial de água do solo é uma medida do potencial químico da água e está relacionado à energia livre de determinada quantidade de água. O potencial de água no solo pode ser medido com placas de tensão, tensiômetros, blocos de gesso e com psicômetros-termopar (Liddell, 1992). Os dois últimos equipamentos podem ser conectados a “datalogger”. A adequabilidade de cada sensor dependerá do grau de refinamento desejado e da disponibilidade de equipamentos. A energia potencial Y (lê-se Psi) é composta de forças: $Y = \text{potencial osmótico } (y_p) + \text{potencial mátrico } (y_m) + \text{potencial gravitacional } (y_g) + \text{potencial de pressão } (y_p)$. Para água pura, $Y = 0$, e para vários tipos de solo, o valor de Y na capacidade de campo varia de -10 a -35 kPa (MacDonald, 1994). Quanto menor o potencial, maior o déficit de água no solo.

A infecção e o posterior desenvolvimento de doenças em plantas podem ser influenciados pelo teor de umidade no solo. A umidade é o fator abiótico que mais afeta as populações de nematóides (Norton, 1979). O desenvolvimento de doenças causadas por outros organismos também é influenciado pelo teor de umidade no solo. Por exemplo, água livre é necessária para a produção, dispersão e germinação de zoósporos de *Phytophthora* spp. As podridões de raízes causadas por *P. cinnamomi* são favorecidas em solos pesados e com drenagem deficiente (Erwin & Ribeiro, 1996). A interferência

do excesso de umidade, principalmente do encharcamento, depende de fatores como:

a) Crescimento do patógeno em solo saturado de água e parcialmente anaeróbico e sua habilidade de atingir tecidos do hospedeiro, se zoósporos estão envolvidos. Os efeitos da umidade do solo em crescimento micelial e incidência de doença são difíceis de interpretar. A umidade pode afetar diferencialmente o patógeno e a interação patógeno x hospedeiro. Por exemplo, o crescimento de *Sclerotium rolfii* foi progressivamente menor com o aumento de umidade. Porém, a incidência da doença que o patógeno causa foi maior em solos arenosos, bem drenados e com o conteúdo de água abaixo da saturação; ou contrariamente, em solos com alto conteúdo de silte que retiveram umidade. *Sclerotium rolfii* é considerado como aeróbico e talvez alta umidade seja importante apenas durante algumas etapas do ciclo de vida do patógeno, sendo desfavorável em outras etapas (Punja, 1985).

b) Mudanças na resistência do hospedeiro ao patógeno (predisposição). Há evidências de que, sob condições de estresse hídrico, há decréscimo da atividade fotossintética e da síntese protéica. Estas reduções podem acarretar em menores atividades de metabólitos e enzimas importantes para resistência de plantas à doença (Boyer, 1995).

c) Atividades de microrganismos antagonistas ao patógeno (Drew & Lynch, 1980). Considerações acerca desse item foram apresentadas na discussão dos efeitos do componente biótico.

O teor de umidade do solo também afeta a sobrevivência de propágulos. Alguns patógenos sobrevivem melhor em condições de maior umidade do solo, ao passo que outros não (Abawi *et al.*, 1985, Ioannou *et al.*, 1977, Olaya *et al.*, 1996, Ploetz & Mitchell, 1985). Escleródios de *Macrophomina phaseolina* sobrevivem por maior período em solos com baixo potencial mátrico. Após aproximadamente cinco meses em solo seco, a viabilidade dos escleródios permaneceu praticamente inalterada e eles foram capazes de colonizar caule de feijoeiros, enquanto os escleródios mantidos em solos na capacidade de campo tiveram viabilidade reduzida em 60% (Olaya *et al.*, 1996).

Características físicas do solo

As características físico-químicas do solo são também determinantes em doenças radiculares. Dentre as características físicas, destaca-se a textura do solo. Alguns nematóides desenvolvem-se mais abundantemente e causam danos maiores em certos tipos de textura de solo. Por exemplo, *Belonolaimus* spp., *Meloidogyne* spp., *Longidorus* spp. e *Trichodorus christiei* são encontrados mais freqüentemente e em maior densidade em solo altamente arenoso ou poroso. *Pratylenchus zaeae* é mais comum em solos arenosos, mas *P. hexincisus* é abundante entre solos de textura média a pesada (Norton, 1979).

Alguns aspectos epidemiológicos do sistema *R. solani* x feijoeiro foram investigados em dez

tipos de solo. Houve efeito do tipo de solo na intensidade de doença (Michereff Filho *et al.*, 1996), porém, os autores ressaltam que é difícil separar o efeito individual de um componente químico ou microbiológico do solo sobre a atividade de *R. solani*, em vista do grande número de interações complexas possíveis. Resultados semelhantes com *R. solani* são relatados em outros países (Otten & Gilligan, 1998).

Características químicas do solo

Dentre as características químicas, destacam-se o pH e os nutrientes do solo. A atividade microbiana do solo é afetada, e os microrganismos respondem diferentemente, a amplitudes diferentes do pH (Michereff Filho *et al.*, 1996, Norton, 1979). Em geral, os fungos desenvolvem-se melhor em condições de pH mais ácido (5,0 – 6,0), enquanto as bactérias e os actinomicetos em pH mais básico. Nas situações em que o pH seja relativamente fácil de manipular, a sua alteração, com vistas a desfavorecer organismos fitopatogênicos ou favorecer agentes de biocontrole, pode ser empregada no manejo de doenças.

A disponibilidade de nutrientes, assim como a capacidade de sua utilização pelos diferentes organismos do solo, tem correlação direta com o desenvolvimento de algumas doenças do sistema radicular. Patógenos que crescem numa faixa ampla de fonte de carbono e utilizam compostos nitrogenados orgânicos e inorgânicos podem ter vantagens adaptativas em diferentes tipos de solo (Punja, 1985). Nutrientes podem afetar outros processos no ciclo de vida de patógenos, não diretamente relacionados à nutrição. Fontes de nitrogênio afetam a taxa de eclosão de larvas de *Meloidogyne exigua*: nitrocálcio reduziu-a, enquanto sulfato de amônio aparentemente favoreceu a taxa de eclosão (Santos *et al.*, 1981). Fatores nutricionais também podem induzir a predisposição do hospedeiro. Em alguns casos, o patógeno pode reduzir a capacidade de absorção de nutrientes, o que resultaria em menor capacidade de defesa da planta. Determinar a capacidade de os nutrientes reduzirem ou aumentarem a predisposição pode ser importante no manejo de doenças, particularmente as radiculares.

Pesticidas

Com a intensificação da exploração agrícola, o uso de pesticidas tem aumentado substancialmente a contaminação ambiental. A presença de pesticidas no solo pode também ter efeito nas doenças radiculares. Após aplicados, os pesticidas podem permanecer no solo ou serem lixiviados. Vários fatores influenciam estes processos, tais como: propriedades químicas do produto, densidade do solo, propriedades hidráulicas do solo, teor de matéria orgânica, teor de argila, estrutura

do solo, irrigação, precipitação, frequência de aplicação de pesticidas, formulação, profundidade de incorporação e características da planta (crescimento da parte aérea e raiz, transpiração, padrões de absorção de nutrientes e de pesticidas) (Wagenet, 1990).

Quanto de pesticida há no solo? Esta indagação é de difícil resposta, mas sabe-se que a quantificação de nematicidas e fungicidas no solo é menos estudada que a de herbicidas. Uma série de fatores determina a lixiviação de pesticidas no solo (Wagenet, 1990). É desejável entender como estes fatores interagem e determinam maior ou menor quantidade de resíduos. Em razão da dificuldade de se trabalhar experimentalmente com as diferentes combinações de situações, a modelagem pode contribuir na elucidação de certos problemas. Com modelos, foi possível simular concentração de resíduos de aldicarb no solo bem como quantificar o efeito de algumas variáveis inerentes à meia-vida do produto e características edáficas do solo sobre a mesma (Wagenet, 1990).

Solos supressivos

Definem-se solos supressivos como aqueles em que a doença não se desenvolve de maneira normal, apesar de patógeno e hospedeiro poderem interagir. Os solos diferem quanto à supressividade ou conducividade às doenças. Provavelmente, o primeiro relato de solos supressivos no Brasil foi de Pozzer & Cardoso (1990), os quais descreveram a supressividade de um Latossolo Vermelho-Escuro a *R. solani*, em Goiânia, GO. A percentagem de plântulas de feijoeiro com podridão radicular foi reduzida em aproximadamente 50% em relação à verificada em solo condutivo. Ocorreu redução da supressividade quando o solo foi autoclavado e houve supressividade em solos inicialmente condutivos, pela adição de solos supressivos.

Quando se compararam seis classes de solo na severidade de murcha de fusarium em tomateiro, o efeito supressivo relacionou-se com textura argilosa, ausência de saturação por alumínio, alto teor de matéria orgânica e caráter eutrófico. Solos condutivos foram de textura arenosa, caráter álico e menor teor de matéria orgânica. A esterilização do solo não afetou o desenvolvimento da doença, o que sugere que fatores abióticos foram responsáveis pela supressividade/conducividade (Rodrigues *et al.*, 1998). Assim, é difícil separar o efeito biótico do abiótico na supressividade.

A supressividade do solo pode variar de acordo com o patógeno. Solos supressivos a *Thielaviopsis basicola* foram condutivos a *Aphanomyces euteiches*, enquanto a resposta do solo a *Fusarium solani* f. sp. *pisi* variou de condutivo a supressivo (Oyarzun *et al.*, 1997).

Patógeno

O patógeno é o segundo vértice de importância no triângulo de doença. No item anterior, discutiu-se a interação patógenos x ambiente. Agora, pretendem-se levantar aspectos relativos ao patógeno, mais especificamente ao inóculo. O inóculo desempenha papel importante na epidemiologia de doenças do sistema radicular, pois a dinâmica de doença está relacionada à dinâmica de inóculo. A quantificação acurada do inóculo no solo, a relação entre densidade de inóculo x intensidade de doença, a distribuição espacial de propágulos/plantas doentes e a sobrevivência do inóculo são aspectos importantes e determinantes da dinâmica de inóculo e, portanto, da epidemiologia de doenças do sistema radicular.

Quantificação do inóculo

A quantificação do inóculo é crucial para a maioria dos trabalhos que envolvem patógenos radiculares, principalmente em estudos epidemiológicos. Há autores que discutem com profundidade a metodologia da quantificação (Benson, 1994, Dhingra & Sinclair, 1994), o que não é o objetivo desse capítulo. Frequentemente, estudos epidemiológicos visam estabelecer relações quantitativas entre doença ou população de patógeno e os fatores de interesse. A quantificação da população de patógeno, mais comumente do inóculo, é parte do estudo da epidemiologia das doenças do sistema radicular. Para que a técnica de quantificação escolhida reflita acuradamente a população de patógenos, é necessário haver representatividade da amostra, boa homogeneização do material antes de diluir e, em muitos casos, meio de cultura apropriado. Campbell & Neher (1996) sugerem responder a quatro perguntas antes de se planejar a quantificação de inóculo no solo: a) qual a confiabilidade, precisão, acurácia e eficiência do método proposto? b) quais as etapas críticas e as potenciais fontes de erros quando da execução do método proposto? c) qual a necessidade de alocar recursos durante a amostragem e condução do método para fornecer dados de boa qualidade? d) quais os procedimentos de controle de qualidade a serem adotados para garantir a obtenção de dados confiáveis?

Relação densidade de inóculo x intensidade de doença (DI x ID)

As chances de infecção de plantas por patógenos do sistema radicular relacionam-se à quantidade de inóculo disponível. Esta relação é mais importante para patógenos do sistema radicular que para os da parte aérea, em vista da baixa capacidade de redistribuição dos primeiros, os quais normalmente causam doenças monocíclicas. Nestas, a quantidade de doença inicial (Y_0) é relacionada

à intensidade de doença final. Portanto, nessas doenças é importante a boa descrição das relações DI x ID. Considerando que quantificar o inóculo e avaliar a resposta do hospedeiro é mais fácil para os patógenos da parte aérea que para os do sistema radicular, para os últimos há menos informações quantitativas que para os primeiros. Problemas relacionados a amostragens, montagens de experimentos, variabilidade de respostas, entre outros, dificultam a obtenção de tais informações.

Em trabalhos de DI x ID, vários termos como potencial de inóculo, eficiência de inóculo e densidade de inóculo são utilizados. Dentre as três medidas propostas, a densidade de inóculo (DI) é a mais passível de quantificação acurada. A DI é expressa como o número de propágulos por unidade de peso ou de volume de solo. Para os patógenos que existem em estádios múltiplos ou desconhecidos no solo (bactérias, fungos que sobrevivem como hifas ou escleródios), avaliam-se as unidades formadoras de colônia (ufc).

Tem-se estudado a relação DI x ID para avaliar a eficiência de inóculo em muitos patossistemas. Vanderplank (1975) apresenta seis curvas de DI x ID, e considera quatro como as mais prováveis de ocorrer (Figura 9.1): a) a ID é diretamente proporcional à DI (Figura 9.1A); b) a razão de ID decresce com o aumento da DI, até chegar à saturação (Figura 9.1B); c) com o acréscimo da DI, a ID aumenta para um máximo e então decresce (Figura 9.1C) e d) com o aumento de DI, o inóculo aumenta sua eficiência (Figura 9.1D).

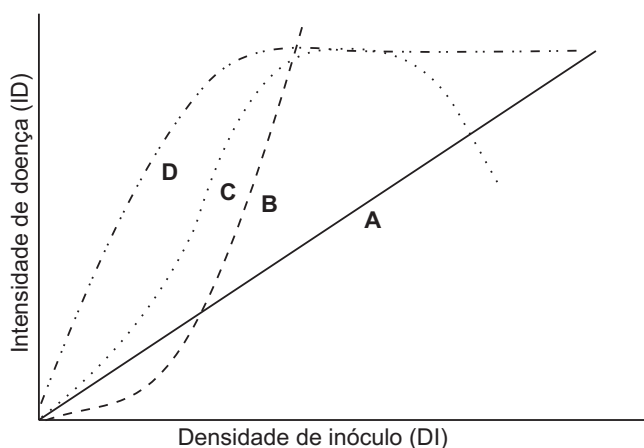


Figura 9.1. Relações entre densidade de inóculo (DI) e intensidade de doença (ID) (adaptado de Vanderplank, 1975).

Normalmente, apenas a primeira curva é considerada em modelos gerais de epidemias (Vanderplank, 1975), provavelmente, porque se admite que o inóculo do patógeno seja monocíclico. Entretanto, em alguns trabalhos nas condições brasileiras, a curva b (saturação) tem expressado bem essa relação para patógenos radiculares (Ansani & Matsuoka, 1983a, Freire & Bridge, 1985, Noronha *et al.*, 1995), apesar de a resposta poder variar de acordo com o nível de resistência (Henz & Lima, 1994)) ou de outras condições experimentais (Michereff Filho *et al.*, 1996, Silva *et al.*, 1996).

As curvas de DI x ID têm grande importância epidemiológica, pois podem ser usadas para gerar estimativas da eficiência de inóculo. Ademais, podem ser empregadas em epidemiologia comparativa, pois permitem inferências sobre efeito das condições ambientais no desenvolvimento de doenças, resistência de cultivares, eficiência de fungicidas, práticas culturais, previsão de doença, dentre outros fatores (Benson, 1994). Há alguns trabalhos realizados nas condições brasileiras envolvendo a relação DI x ID com *R. Solani* (Barbosa *et al.*, 1995, Michereff Filho *et al.*, 1996, Noronha *et al.*, 1995, Silva *et al.*, 1996), *Phytophthora capsici* (Ansani & Matsuoka, 1983a, Henz & Lima, 1994), *Sclerotium cepivorum* (Resende *et al.*, 1987), *Nectria haematococca* f.sp. *piperis* e *P. palmivora* (Freire & Bridge, 1985). Foram estudados diferentes aspectos epidemiológicos das doenças causadas por estes patógenos e conclusões como dosagem mínima eficiente de fungicidas, época de início da epidemia em razão de DI (Ben-Yephet *et al.*, 1996), concentração de inóculo adequada para avaliação de genótipos resistentes, dentre outros, puderam ser obtidos com base nas relações DI x ID. Apesar de curvas de DI x ID serem mais comuns para patógenos fúngicos, outros patógenos como bactérias e nematóides também têm sido estudados. Yossen *et al.* (1998) verificaram haver relação linear e positiva entre concentração de células de *R. solanacearum* resistentes a antibióticos e a incidência de murcha em tomateiro.

A modelagem epidemiológica pode ser ferramenta importante no estudo das relações de inóculo com doença. Vários modelos podem ser utilizados e a adequação de um deles pode variar com o patossistema. Por exemplo, para avaliar doses-respostas a três espécies de *Pythium* em oito espécies de plantas, compararam-se três modelos, sendo o exponencial negativo ($Y=L[1-\exp(-kx)]$) e o de saturação hiperbólica ($Y=Y_{\max} \frac{x}{(x+K)}$) os mais adequados (Smith *et al.*, 1997). Contudo, nem sempre é possível estabelecer uma relação entre DI e ID. Baixa DI de *F. solani* f.sp. *phaseoli* pode resultar em alta incidência de plantas doentes (Hall, 1996). Em casa de vegetação, 5 conídios de *F. solani* f.sp. *phaseoli* por grama de solo estéril levaram à infecção de aproximadamente 80% das plantas e 0,1 ufc/g produziram lesões em 20% das plantas (Maloy & Burkholder, 1959). Uma possível razão para tais efeitos pode estar relacionada a níveis de receptividade do solo (característica que descreve um contínuo de efeitos que variam de supressividade a conducividade). Kinsbursky & Weinhold (1988), ao estudarem a relação DI x ID de *R. solani*, obtiveram uma relação linear significativa entre

o número de infecções no hipocótilo por planta e a densidade de inóculo. Eles ainda compararam 75 solos, nos quais a incidência de doença em rabanete variou num contínuo de 0 a 1,52 infecções médias por planta. Não houve relação entre densidade natural de inóculo e valores de ID em solos artificialmente infestados. Problema adicional na determinação da relação DI x ID ocorre quando patógenos interagem no solo. Por exemplo, densidades populacionais de *M. incognita* e *F. oxysporum* f.sp. *vasinfectum* foram fortemente correlacionadas entre si no desenvolvimento da murcha de Fusarium (DeVay *et al.*, 1997). Para situações como estas, o uso das relações DI x ID é mais importante que números absolutos de propágulos no solo, principalmente se o objetivo final for previsão de doença.

Os sistemas de previsão de ocorrência de doenças radiculares relacionam-se diretamente às relações DI x ID. A maioria das doenças radiculares é do tipo monocíclica, nas quais o inóculo inicial assume grande importância. Para essas doenças, os sistemas de previsão ideais seriam aqueles que se baseassem na quantificação do inóculo inicial (Fry, 1982). Entretanto, há poucos trabalhos de previsão em condições tropicais. Ressalta-se, aqui, o trabalho desenvolvido no patossistema tomateiro – *Ralstonia solanacearum* (Tavares *et al.*, 2000a). Para avaliar o risco de infecção do tomateiro pela bactéria, foi utilizado bioensaio com plantas indicadoras para estimar a correlação entre a incidência estimada no bioensaio e a incidência no campo. A partir dessas informações, foi determinada uma equação para o risco de infecção no campo, para prever a ocorrência da doença. Apesar de ser aparentemente simples, há que se considerar para essas doenças, conforme referido, que a relação DI x ID pode depender de uma série de fatores. Deve-se salientar também que em muitos patossistemas há relações entre DI x ID, mas pode não haver relação entre DI x ID e perdas de produção.

Sobrevivência e competição

Espera-se que solos tropicais sejam propícios ao crescimento da população microbiana, em razão das condições de temperatura e umidade. A sobrevivência de patógenos e a competição com os demais organismos no solo são primordiais à perpetuação da espécie. Como o organismo não está diretamente relacionado ao hospedeiro, em geral ele depende de suas reservas para sobreviver e, nestas situações, a sua capacidade de sobrevivência determina a sua maior ou menor adaptação.

A sobrevivência e a competição com outros microrganismos podem ser afetadas por fatores bióticos e abióticos. Os efeitos de fatores bióticos são mais proeminentes na competição entre organismos. Entretanto, vale salientar que o conhecimento das condições vulneráveis durante a fase de sobrevivência pode ser empregado para aumentar a eficiência da competição, por meio do controle biológico, e para reduzir a intensidade de doença.

Os fatores abióticos capazes de interferir na sobrevivência de patógenos, principalmente

temperatura e teor de umidade do solo, são mais estudados do que os fatores bióticos. No Brasil, conduziram-se estudos de sobrevivência de alguns patógenos, como a de zoósporos de *P. capsici*, os quais possuem baixa capacidade de sobrevivência após 60 dias em solos com teores de umidade variando de -15,7 a -0,03 bar (Ansani & Matsuoka, 1983b) e a de *R. solanacearum* em dois tipos de solo, e em dois regimes de precipitação (estação seca e chuvosa), na região amazônica (Pereira & Normando, 1993). Os efeitos do teor de umidade do solo na sobrevivência são peculiares a cada patossistema. De modo geral, a sobrevivência de propágulos fúngicos é maior em solos secos.

A temperatura do solo também determina o período de sobrevivência de patógenos. A exposição de escleródios de *S. rolfii* a temperaturas acima de 50°C por períodos longos é letal ao fungo. Temperaturas subletais também podem aumentar a morte de escleródios, possivelmente por favorecerem a liberação de nutrientes acompanhada por antagonismo microbiano. Os efeitos da temperatura podem ser modificados pela umidade: a sobrevivência geralmente é menor em solos úmidos que secos. Temperaturas altas associadas a umidades altas são mais danosas à sobrevivência que altas temperaturas apenas (Punja, 1985). Os efeitos de temperatura na sobrevivência de patógenos são de grande interesse pela possibilidade de utilização de técnicas que permitam manipular a temperatura do solo – a solarização. Vários trabalhos foram conduzidos nas condições brasileiras (Bueno *et al.*, 2000, Cunha *et al.*, 1993, Ghini *et al.*, 1997, Lefèvre & Souza, 1993).

Em face da inexistência de invernos rigorosos que possibilitam o congelamento do solo e ao mesmo tempo impossibilitam o cultivo do hospedeiro, as condições tropicais são mais propícias à sobrevivência de patógenos no solo. A sobrevivência de *Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli* em solos tropicais é evidenciada pela constante mudança de local de cultivo de feijão por tribos indígenas na América Central (Schuster & Coyne, 1977). Por outro lado, espera-se maior atividade microbiana e maior eficiência de controle biológico nestas condições. A sobrevivência de fungos fitopatogênicos, cujos propágulos independem de nutrientes para germinação, está diretamente ligada à atividade de respiração, conseqüentemente, à perda de CO_2 . Demonstrou-se que a viabilidade de clamidosporos de *Fusarium solani* f.sp. *phaseoli* depende da taxa de perda de CO_2 , a qual pode ser influenciada por fatores bióticos, como antagonistas (Mondal *et al.*, 1995), e abióticos, como pH, temperatura e potencial mátrico do solo (Mondal & Hyakumachi, 1998). Em resumo, a sobrevivência de propágulos muitas vezes apresenta relações complexas e há necessidade de se considerarem simultaneamente vários dos componentes, para que conclusões mais seguras sejam alcançadas.

Dinâmica espacial

A partir da década de 80, a análise espacial de epidemias ganhou ímpeto. Hoje, tanto para

patógenos da parte aérea quanto para patógenos radiculares, os aspectos espaciais são amplamente discutidos, principalmente quanto ao arranjo espacial de propágulos de patógenos e de plantas doentes. A melhor compreensão do arranjo espacial de propágulos/plantas doentes é crucial para planejamento de amostragens, tamanho de amostras, formas de caminhamento, tipo e formas da unidade de amostragem (Campbell & Benson, 1994, Campbell & Noe, 1985, Madden, 1989) e para auxílio no planejamento de experimentos, tamanho, forma e orientação de parcelas (Campbell & Benson, 1994, Noe & Campbell, 1985).

O arranjo espacial de indivíduos numa população de propágulos ou plantas doentes pode ser de três tipos: regular (arranjo uniforme de indivíduos), ao acaso (dispersão ao acaso ou independente de indivíduos) ou agregado (dispersão agrupada de indivíduos). Normalmente, os estudos epidemiológicos procuram definir se o arranjo espacial está ao acaso ou agregado. Para realizar a análise espacial, as variáveis aleatórias usadas são contagens de propágulos, infecções ou órgãos doentes, enquanto as unidades de amostragens são quadriláteros ou plantas inteiras.

Há vários métodos para estudar o arranjo espacial de propágulos/plantas doentes no campo. Os aqui mencionados baseiam-se: a) na posição de plantas doentes ou sadias dentro de linhas de plantio (“doublets” e “runs”), b) em contagens em parcelas ou quadriláteros (mapeamento, ajuste de distribuições discretas de frequência, índices de dispersão e grau de autocorrelação espacial entre quadriláteros) (Campbell & Madden, 1990). Vanderplank, em 1946, introduziu a análise de “doublets” na fitopatologia (Campbell & Madden, 1990) e Madden *et al.*, em 1982, a de “ordinary runs” (Madden *et al.*, 1982), os quais verificaram ser a última mais apropriada. Essa é uma análise simples e, caso detecte agregação de plantas doentes, indica dispersão do patógeno entre plantas dentro de um campo. A análise do arranjo espacial de plantas doentes pode fornecer informações sobre a fonte e dispersão de inóculo (Frisina & Benson, 1989).

Para parcelas ou quadriláteros, o tipo mais simples de análise é o mapeamento, o qual deveria ser o primeiro elemento de qualquer análise de arranjo espacial. Num estudo utilizando esta técnica, mapas de contorno mostraram que havia agregação de microssítios com características físicas e químicas únicas, que coincidiram com agregação de fitonematóides (Noe & Barker, 1985). O ajuste de distribuições discretas de probabilidade é amplamente usado para indicar o arranjo espacial de propágulos de patógenos no solo e de plantas doentes. As funções de probabilidade mais usadas são a de Poisson e binomial negativa. Normalmente, se a contagem de propágulos/plantas doentes está distribuída espacialmente ao acaso, é representada pelo ajuste da distribuição de Poisson e, se agregada, por distribuições de contágio, como a binomial negativa. Porém, podem ocorrer situações em que nenhuma das distribuições estatísticas comumente usadas ajustam-se aos dados ou em que duas ou mais distribuições ajustam-se igualmente bem (Gilligan, 1988, Madden, 1989). Contudo, segundo

Pielou (1977), “o ajuste de uma distribuição teórica de frequência a dados observados nunca pode por si mesmo ser suficiente para explicar o arranjo de uma população natural”.

Além do ajuste de distribuições estatísticas, o uso de índices de dispersão forma a base de muitas das análises de arranjos espaciais. Gilligan (1988) propõe cinco índices distintos: 1) razão variância x média; 2) o parâmetro de agregação da distribuição binomial negativa (k); 3) o índice de Lloyd de agregação da média; 4) o índice de Lloyd de “patchness” e 5) o índice b de Taylor. Esses índices dependem de graus diferentes do tamanho do quadrilátero amostrado, número de amostras, total de indivíduos na amostra e densidade média (Campbell & Noe, 1985). Os índices K , o de “patchness” de Lloyd e o b de Taylor independem da densidade da população (Pielou, 1977).

Os índices de agregação e o ajuste das distribuições de frequência são relevantes apenas para dados discretos e não consideram a localização dos indivíduos. Atualmente, tem-se utilizado a análise de autocorrelação espacial, que pode ser usada para dados discretos e contínuos e na qual a relação espacial entre os pontos entre os quadriláteros é preservada (Campbell & Benson, 1994, Campbell & Madden, 1990). Para estudar o arranjo espacial da murcha de fusário do tomateiro (causada por *Fusarium oxysporum* f.sp. *lycopersici*), utilizaram-se as técnicas de mapeamento, “ordinary runs”, ajuste à distribuição beta-binomial e a autocorrelação espacial (Andrade & Michereff, 2000). Além da análise de autocorrelação, a geoestatística vem tendo aplicações no estudo da dinâmica espacial de fitopatógenos habitantes do solo (Larkin *et al.*, 1995, Rekah *et al.*, 1999, Xiao *et al.*, 1997).

O arranjo espacial de plantas doentes pode mudar ao longo da epidemia. O arranjo de azaleas infectadas com *Rhizoctonia* sp. foi ao acaso, com baixa incidência, e se tornou agregado com o aumento da incidência (Frisina & Benson, 1989). Similarmente, em estádios iniciais da epidemia, tomateiros em casa de vegetação com podridão radicular e da coroa estavam distribuídos ao acaso e, com o progresso da doença, observaram-se focos distintos da doença no campo (Rekah *et al.*, 1999). O arranjo espacial de tomateiros com murcha bacteriana também alterou-se com o tempo (Silveira *et al.*, 1998). Considerando-se epidemias como o aumento da intensidade de doenças em tempo e espaço, é importante associar a dinâmica espacial aos estudos temporais, bem como enfatizar o arranjo espacial ao planejar ensaios de campo com patógenos radiculares.

Hospedeiro

A planta é o denominador comum para a biota do solo, e tem papel central em determinar a dinâmica da comunidade do solo (Freckman & Caswell, 1985) e, em estudos epidemiológicos, é

componente importante do triângulo de doenças. Assim, é necessário dar-se maior atenção às plantas hospedeiras, uma vez que influenciam, dentre outras características, a quantidade e a composição da microbiota da rizosfera (Weller, 1988).

Pressão de seleção

O sistema radicular da planta é o principal componente biótico para a maioria dos organismos do solo (Freckman & Caswell, 1985). As raízes de plantas estão associadas à população de microrganismos da rizosfera, pois ocupam o mesmo espaço e por seus exsudatos interagem quimicamente com microrganismos. Uma porção significativa da matéria seca, cerca de 1/5 da produção, é liberada na rizosfera via exsudação, respiração, deposição de tecidos, morte de raízes e outros processos (Drew & Lynch, 1980, Smucker, 1993). Em raízes de feijoeiro, cerca de 20-40% do carbono assimilado pela planta foram alocados para as raízes (Smucker, 1993). Muitos dos exsudatos atuam como substratos e agem seletivamente para microrganismos do solo. Assim, as raízes tendem a “criar” seu próprio ambiente. Os efeitos podem ser estimulantes ou deletérios. Há casos em que substâncias presentes em raízes estimulam as atividades dos patógenos: decoctos de raízes de abacateiro estimulam a germinação de oósporos de *P. cinnamomi* (Zentmyer, 1979). Porém, estas relações podem ser bastante específicas e nem mesmo podem ser extrapoladas para outras espécies de um mesmo gênero de patógeno. Em trabalho realizado no Brasil, não se observou efeito de decoctos de raízes de pimentão sobre a germinação de oósporos de *P. capsici* (Matsuoka & Ansani, 1981). A raiz, além de causar efeitos diferenciais de crescimento na sua esfera de influência, estimula propágulos inativos a entrarem em atividade (Park, 1963). Portanto, como para patógenos da parte aérea, espera-se que o hospedeiro exerça alguma pressão de seleção sobre a população de patógenos do sistema radicular. Para populações de nematóides, plantas anuais representam recursos imprevisíveis ou efêmeros, enquanto as perenes representam recursos confiáveis e mais previsíveis (Freckman & Caswell, 1985). Dentro da mesma espécie do patógeno, podem haver variações quanto à preferência por determinados órgãos da planta. No Brasil, os isolados de *R. solani* dos grupos de anastomose 3 e 4 afetam preferencialmente tubérculos e hastes de batata, respectivamente, o que demonstra a especialização do patógeno para partes de plantas (Juliatti *et al.*, 1988).

Estádio fenológico

Em muitos patossistemas, o estágio fenológico do hospedeiro influencia o estabelecimento de infecções. Esta característica é mais relevante para patógenos do sistema radicular, pois as variações

nas condições fisiológicas do hospedeiro são dinâmicas e capazes de modificar a sua região de influência. Modificações induzidas pelo hospedeiro também são importantes por ocorrerem onde o ambiente não apresenta variações abruptas. Serão discutidos dois fatores inerentes ao estágio fenológico do hospedeiro: os estruturais e os fisiológicos.

Fatores estruturais

O conhecimento da geometria radicular na dimensão espaço-temporal é importante em estudos epidemiológicos de doenças radiculares, principalmente naqueles referentes à infecção inicial. A maioria dos patógenos do sistema radicular é imóvel e, mesmo fungos zoospóricos e nematóides, têm deslocamento limitado. Assim, a infecção inicial do hospedeiro é função da arquitetura da raiz, além da distribuição espacial de propágulos no solo. A probabilidade de infecção é parcialmente determinada pelas características estruturais das raízes: em condições de baixa densidade de inóculo, plantas com sistema radicular profuso têm maior chance de infecção que as com sistema radicular reduzido. É o princípio da compensação atuando em doenças de sistema radicular.

Freqüentemente, raízes crescem em regiões no solo que não oferecem alta resistência mecânica: entre agregados de solo, em poros deixados por minhocas, insetos, raízes mortas etc. Esse agrupamento pode, potencialmente, aumentar as chances de infecção. Especula-se que maiores incidências de doenças radiculares em monocultura resultam da ocupação de velhos canais de raízes pelas culturas em sucessão. Pode-se evitar a agregação de raízes por sistemas de preparo de solo tradicionais, rotação de culturas e plantio de culturas intercalares com geometria de raízes diferenciada (Smucker, 1993).

A absorção ocorre em áreas específicas das raízes, e o mesmo pode ocorrer com a infecção por patógenos. Segmentos de raízes são infectados diferencialmente no tempo e espaço (Smucker, 1993), muitas vezes por variações da composição de exsudatos, com a idade e fisiologia dos tecidos (English & Mitchell, 1994). Porém, não se constatou essa diferenciação na interação *P. capsici* x pimentão (Café Filho & Duniway, 1996). Talvez o maior empecilho para estudos detalhados de arquitetura radicular seja as limitações metodológicas. Neste particular, dois aspectos merecem atenção: a) técnicas para observação e amostragem do sistema radicular e b) técnicas para análise estrutural da raiz (padrão de ramificação e distribuição). Há diferentes técnicas para observar e amostrar raízes: remoção e lavagem de raízes, crescimento de plantas em recipientes de vidro ou plástico transparente (rizotrons) e, atualmente, o uso de ressonância magnética. A amostragem do sistema radicular é destrutiva na maioria das vezes, sendo de baixo custo e fácil execução, mas não se presta para estudos refinados de disposição de raízes e distribuição de pontos de infecção. O crescimento de

plantas em recipientes de paredes transparentes é não-destrutivo e permite obter dados que refletem melhor o que ocorre no solo. Entretanto, cria uma condição artificial ao permitir o crescimento de raízes junto às paredes ou por não reproduzir fielmente os efeitos de ciclos de umedecimento e secagem que ocorreriam naturalmente no solos. A ressonância magnética permite analisar, não-destrutivamente, imagens detalhadas, mas tem alto custo e baixa disponibilidade (English & Mitchell, 1994).

Analisar a estrutura das raízes é experimentalmente complexo. Há várias técnicas utilizadas para essa análise e não há como considerar uma delas como a melhor e de caráter polivalente. Três tipos básicos de modelos para avaliar a estrutura do sistema radicular são mais utilizados em fitopatologia: o de desenvolvimento, o morfométrico e o topológico. Há referências que descrevem mais detalhadamente esses modelos (English & Mitchell, 1994, Fitter & Strickland, 1992, Larkin *et al.*, 1996).

Fatores fisiológicos

Alterações do estágio fenológico das plantas implicam em mudanças fisiológicas, com efeitos marcantes sobre a interação patógeno x hospedeiro em alguns patossistemas. Um possível resultado de alterações do estágio fenológico é a suscetibilidade diferencial, interação do estágio fenológico com a resistência da planta. Há fortes evidências de que o número de fêmeas em raízes de citros e de juvenis de *Tylenchulus semipenetrans* no solo estejam positivamente relacionados à densidade de raízes, concentração de açúcares redutores, amido e de carbono não estrutural nas raízes, bem como correlação entre a variação mensal da densidade de propágulos de *Phytophthora parasitica* à densidade de raízes e concentração de açúcares não redutores (Duncan *et al.*, 1993).

Algumas doenças são mais severas em plantas jovens, outras em estágio intermediário e outras em plantas mais velhas e senescentes. As plantas modificam a qualidade e quantidade de exsudatos radiculares e a constituição química dos tecidos (diferenciação) com o estágio fenológico. Estas mudanças podem interferir diretamente nas atividades do patógeno e, ou, na interação patógeno x hospedeiro a ponto de determinar maior ou menor suscetibilidade. O conhecimento destes efeitos é útil na determinação de estádios fenológicos mais apropriados para trabalhos de melhoramento, visando selecionar e obter genótipos resistentes ou em experimentos destinados à competição de cultivares.

Restos culturais

Os restos culturais são importantes componentes do solo, pois, em geral, são os mantenedores da microbiota e, concomitantemente, são substratos para sobrevivência e fonte de inóculo de muitos

patógenos. Raízes e hipocótilos de pimentão infectados por *P. capsici* podem servir de fonte de inóculo, pois o patógeno pode sobreviver por até 120 dias em solos argilosos. Observou-se que, com o aumento da umidade e da profundidade dos restos culturais infestados, maior foi o tempo de sobrevivência (Ansani & Matsuoka, 1983b).

A sobrevivência de patógenos no solo seria dificultada sem restos culturais. O manejo desses restos é de crucial importância para reduzir os danos causados por patógeno do sistema radicular. Sempre que possível, deve-se implementar práticas que reduzam a quantidade dos restos que atuam como fonte de inóculo ou que acelerem a sua decomposição. Esta tática reduz o inóculo inicial, o que influencia diretamente a quantidade de doença final.

Interação: Doença

Quantificação da intensidade

A quantificação de doenças é condição *sine qua non* em epidemiologia, e o sucesso no estabelecimento de medidas de manejo está diretamente ligado à quantificação bem feita de doenças. Como afirma Kranz (Kranz, 1988), “sem a quantificação de doenças, nenhum estudo de epidemiologia, nenhuma avaliação de perdas e nenhum levantamento de doenças e suas aplicações seriam possíveis”. Nesse item, serão discutidas a terminologia, os métodos e os problemas relacionados à quantificação de doenças radiculares. Vários autores descrevem com mais profundidade a quantificação de doenças em seus múltiplos aspectos, os quais não serão discutidos aqui (Amorim, 1995, Campbell & Neher, 1994, Cooke, 1998, Kranz, 1988). Quantificação pode ser definida como “ato ou efeito de quantificar” (Ferreira, 1975). No contexto fitopatológico, seria o ato de quantificar a intensidade de doenças. Intensidade de doença, por sua vez, pode ser definida como a quantidade de doença numa população. Há duas formas para avaliar a intensidade: incidência e severidade. Incidência é a proporção (ou porcentagem) de plantas ou de órgãos doentes. Severidade é a proporção (ou porcentagem) de área ou de volume de tecido doente. Um terceiro termo, prevalência, é também empregado em programas de quantificação, para representar a proporção (ou porcentagem) de campos numa região onde determinada doença é observada (Zadoks & Schein, 1979). Há vários métodos para avaliar a intensidade de doenças, principalmente a severidade. Aqui serão apresentados alguns deles e, novamente, sugere-se consultar a literatura citada para a descrição de outros métodos. Independente do método adotado, há alguns requerimentos: definir o(s) órgão(s) amostrado(s), conhecer bem a sintomatologia da doença, definir o tamanho da amostra e a forma de amostragem.

Quantificação direta

Em geral, é utilizada para a incidência de plantas, ramos ou raízes doentes. Sintomas semelhantes, causados por fatores bióticos ou abióticos, podem gerar confusão. Assim, na quantificação, devem-se incluir aqueles sintomas típicos de determinada doença. Para a incidência de requeima causada por *P. capsici* em pimentão, incluíram-se os sintomas de murcha das plantas sem lesões, com lesões no colo, lesões no caule acima do solo, lesões nas frutas, nas folhas e plantas mortas (Ristaino *et al.*, 1993). Similarmente, para a incidência de murcha vascular em batata (*Verticillium dahliae*), incluíram-se ramos mortos e folhas com clorose ou murcha (LaMondia *et al.*, 1999). Pode-se, também, quantificar a severidade diretamente. Esse método é rápido, mas é recomendado para avaliadores experientes, em vista da probabilidade alta de erros associados. Para a severidade, os métodos comumente utilizados são as escalas de notas ou as escalas diagramáticas.

Escalas de notas

Como o nome sugere, utilizam-se escalas contendo notas equivalentes a valores de severidade de doença. A escala de Horsfall & Barrat (HB) (Horsfall & Barrat, 1945) com 12 classes de severidade espaçadas logaritmicamente é muito empregada. Muitas das escalas de notas atuais baseiam-se na de HB. Adotou-se abordagem interessante para quantificar a murcha de grão de bico (causada por *Fusarium oxysporum* f.sp. *ciceris*), avaliando-se incidência (I), numa escala de 0 a 1, e a severidade em plantas individuais (S, percentual de folhas com amarelecimento ou necrose), numa escala de 0 a 4. Com os valores de I e S, calculou-se o índice de intensidade de doença, IID = $(I \cdot S) / 4$ (Navas-Cortés *et al.*, 1998). Em trabalhos envolvendo a resistência, há escalas cujas notas baseiam-se no tipo de reação. O Centro Internacional de Agricultura Tropical – CIAT (Cali, Colômbia) recomenda uma série de escalas para avaliar a resistência de feijoeiro a várias doenças, inclusive murchas, podridões radiculares e as causadas por nematóides (Van Schoonhoven & Pastor-Corrales, 1987).

Escalas diagramáticas (Chaves de campo)

São representações esquemáticas de plantas/partes de plantas doentes, com diferentes níveis de severidade, bastante úteis em avaliações no campo. Escalas diagramáticas foram desenvolvidas para quantificar a severidade de doença causada por um complexo de patógenos na parte basal de plantas de trigo (Rossi *et al.*, 1994) e para a podridão do colo da alfafa (Turner & Van Alfen, 1983).

Outros métodos de quantificação

Esses incluem medições eletrônicas, vídeo-análise, sensoriamento remoto, relação incidência/severidade, medidas fisiológicas, técnicas moleculares etc. O sensoriamento remoto, com fotografia infravermelha aérea, tem boa aplicação para patógenos radiculares, principalmente na detecção de focos (Toler *et al.*, 1981). Os sistemas de análise digital de vídeo (Blasquez & Edwards, 1985) e a radiometria espectral (Raikes & Burpee, 1998), utilizados em doenças da parte aérea, são potencialmente úteis para as radiculares. Avaliaram-se não-destrutivamente algodoeiros com sintomas de murcha (causada por *F. oxysporum* f.sp. *vasinfectum*): houve correlação do escurecimento vascular com o crescimento e produção das plantas, antes de os sintomas foliares surgirem (DeVay *et al.*, 1997). Avaliaram-se trocas gasosas em batateiras infectadas por *V. dahliae* e, ou, *P. penetrans*, sendo discutidas vantagens no uso dos sintomas fisiológicos, ao invés dos visuais na quantificação: o impacto da interação é detectado mais cedo e o uso de medições fisiológicas reduz a subjetividade em avaliar a severidade (Saeed *et al.*, 1997). Técnicas moleculares poderão ser mais exploradas para quantificar doenças, principalmente aquelas causadas por patógenos diferentes e que induzem sintomas semelhantes. Utilizaram-se a análise quantitativa de PCR e a quantificação visual por incidência de infecção por *Fusarium culmorum* e *Fusarium poae* em grãos, na queima da espiga do trigo, e ambas as avaliações tiveram boa concordância, mas a análise de PCR permitiu discriminação ainda não aparente na inspeção visual (Doohan *et al.*, 1999).

Outras considerações

Normalmente, quantifica-se a intensidade de doenças radiculares pela incidência. Essa medida, fácil para doenças da parte aérea, pode ser complicada para as radiculares. O avaliador precisa estar familiarizado com o patossistema, mormente a sintomatologia, e com o histórico de ocorrência de doenças no local do ensaio. Em uma situação hipotética, um avaliador inexperiente vai quantificar a incidência de murcha do tomateiro. Causas bióticas e abióticas induzem murchas em plantas. Considere-se, também, que se faça amostragem destrutiva e que ocorra escurecimento vascular, que pode ser induzido por *R. solanacearum*, *F. oxysporum* f.sp. *lycopersici* ou *V. dahliae*. Outra situação seria quantificar doenças causadas por um complexo de patógenos. Ambas são situações problemáticas. A dúvida inicial seria: amostragem destrutiva ou não-destrutiva? Se se conhecem bem os sintomas na parte aérea e o histórico de ocorrência de doença no local, a amostragem não-destrutiva pode ser viável. Caso contrário, requer-se a amostragem destrutiva, que permite a avaliação do agente causal, do volume de raízes infectadas e assume independência das unidades amostradas.

Porém, na amostragem destrutiva, ocorrem distúrbios nas raízes adjacentes e no ambiente, pode haver perda de raízes apodrecidas e não se monitorará o progresso da doença nas mesmas plantas (Campbell & Neher, 1994).

Para construir curvas de progresso, é importante definir o início e a frequência de amostragens: deve-se iniciar o mais cedo possível e avaliar a intensidade a intervalos adequados para cada patossistema, até o final da epidemia. Os sintomas observados nas raízes geralmente precedem os que surgem na parte aérea. Verificaram-se sintomas de podridão radicular por *Phytophthora parasitica* nas raízes de tomateiro, 9 dias após infestação do solo, enquanto os observados na haste foram aos 14 dias após os sintomas radiculares (Neher & Duniway, 1991). Deve-se, inclusive, uniformizar a hora do dia para quantificar a doença, principalmente em murchas vasculares, pois a temperatura e a disponibilidade de água influenciam a expressão dos sintomas nas plantas.

Geralmente, as doenças radiculares encontram-se agregadas no campo. Portanto, os desenhos de amostragem mais eficientes são aqueles em forma de W, zig-zag ou diamante. Para tomateiros com murcha bacteriana, compararam-se diferentes padrões de amostragem. Em um trabalho o melhor padrão foi em “X” (Tavares *et al.*, 2000b), enquanto em outro, os padrões “X”, “W” e “V” foram igualmente eficientes (Tavares *et al.*, 2000a). É importante definir o número de amostras, de acordo com critérios econômicos, biológicos e estatísticos. Entretanto, mais estudos são requeridos para as condições tropicais, apesar de já se conhecerem trabalhos voltados, especificamente, para o desenvolvimento de planos de amostragem e de definição do número de amostras (Tavares *et al.*, 2000a, Tavares *et al.*, 2000b). Quantificar doenças radiculares não é tarefa fácil: é necessário dispor de métodos acurados, precisos, reproduzíveis, econômicos e simples (Campbell & Madden, 1990, Campbell & Neher, 1994, Kranz, 1988). Além do conhecimento da sintomatologia da doença, devem-se definir os objetivos, a unidade amostral (planta, caule, raiz) e o tipo de amostragem (destrutiva ou não). Ademais, é indispensável haver plantas sadias na área experimental, para distinguir os sintomas na parte aérea e no sistema radicular dos de outras causas bióticas e, ou, abióticas.

Dinâmica das doenças do sistema radicular

O progresso temporal de doenças do sistema radicular depende diretamente da dinâmica da produção, distribuição e eficiência de inóculo. O aumento da intensidade destas doenças no tempo pode ser monocíclico, quando o inóculo produzido pelo patógeno não gera novas infecções na mesma safra, ou policíclico, quando o inóculo produzido na safra gera novas infecções e aumenta a incidência da doença na mesma safra. Há também, as doenças poliéticas, nas quais o aumento da intensidade é lento, em geral, ao longo dos anos (Zadoks & Schein, 1979).

Grande parte das doenças do sistema radicular é monocíclica. Nestas, os incrementos na intensidade ocorrem entre safras da cultura, principalmente em culturas anuais. Em culturas perenes, a intensidade geralmente aumenta de um ano para outro, mesmo que a produção de inóculo seja anual. Algumas doenças do sistema radicular são policíclicas, como as podridões de raízes causadas por *Phytophthora* spp. (Campbell *et al.*, 1984, Larkin *et al.*, 1995), *Pythium* spp. (Stanghellini *et al.*, 1996), *A. euteiches* (Pfender, 1982), *R. solani*, agente da queima das bainhas de arroz (Savary *et al.*, 1995), *S. rolfsii* (Smith *et al.*, 1988) e *Sclerotinia sclerotiorum* (Huang & Hoses, 1980). O estudo poliético (ao longo dos anos) de doenças monocíclicas é fundamental para entender a dinâmica temporal de doenças do sistema radicular.

O progresso de doenças do sistema radicular pode ser representado matematicamente por modelos de crescimento (Campbell & Madden, 1990, Gilligan, 1990a, Gilligan, 1990b). O modelo monomolecular representa, de modo satisfatório, a muitas das epidemias de doenças monocíclicas, enquanto os modelos logístico e de Gompertz se ajustam para grande parte das epidemias de doenças policíclicas. Esses modelos, em suas formas integradas e diferenciadas em função do tempo, são:

$$\text{Monomolecular: } y = 1 - [(1 - y_0) \exp^{-r.t}] \frac{dy}{dt} = r(1 - y)$$

$$\text{Logístico: } y = \frac{1}{1 + \exp^{\{-\ln\left(\frac{y_0}{1-y_0}\right) + r.t\}}} \frac{dy}{dt} = r.y.(1 - y)$$

$$\text{Gompertz: } y = \exp^{[\ln(y_0) \cdot \exp^{-r.t}]} \frac{dy}{dt} = r.y.[-\ln(y)]$$

Como representações simplificadas da realidade, os modelos são ferramentas úteis, pois tornam sistemas complexos como as doenças, manipuláveis e passíveis de análise. Quando se utilizam os modelos ora citados, pode-se comparar os parâmetros de diferentes epidemias, para avaliar as hipóteses de interesse. Tradicionalmente, a taxa de progresso de doença e a área abaixo da curva de progresso da doença (Shaner & Finney, 1977) são usados na comparação de epidemias. No entanto, outros componentes dos modelos e, ou, das epidemias podem ser explorados. Pinto *et al.* (1998) analisaram epidemias de podridão branca do alho (causada por *Sclerotium cepivorum*), em diferentes épocas de plantio, e avaliaram as variáveis: dia do início da epidemia, incidência final de doença e duração da epidemia. Concluiu-se que, antecipando-se a época normal de plantio, março-abril, para fevereiro, ocorreu atraso no início da epidemia, menor duração da epidemia e menor incidência final (Figura 9.2).

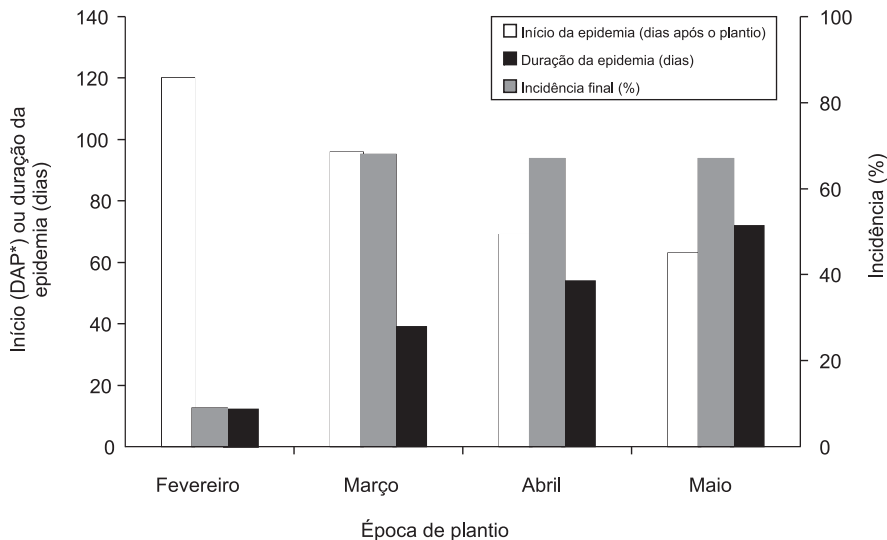


Figura 9.2. Efeito da época de plantio do alho sobre o início da epidemia e da incidência final de podridão branca, causada por *Sclerotium cepivorum*. *DAP = Dias após o plantio (adaptado de Pinto *et al.*, 1998).

A modelagem de epidemias não implica necessariamente em envolver experimentação *in situ*. Os resultados e impactos de estratégias de controle podem ser avaliados com o uso de modelos de simulação e aquelas promissoras são selecionadas para os experimentos em campo. Dessa forma, mesmo reconhecendo as limitações dos modelos, eles podem revelar tendências a serem avaliadas em condições de campo, com economia de espaço, tempo e recursos. Os modelos também podem identificar limitações do conhecimento, uniformizar representações de epidemias e permitir comparações.

Na tentativa de representar a dinâmica de doenças, comumente comparam-se vários modelos por meio de análise de regressão, na qual apenas o coeficiente de determinação (R^2) define o melhor modelo. Esta abordagem é limitada e pode acarretar erros grosseiros. Vale ressaltar que não se pode concluir sobre a biologia de determinada doença pelo simples ajuste de modelos (Pfender, 1982), isto é, não se pode concluir se determinada doença é policíclica simplesmente pelo fato de o modelo logístico ter sido o mais adequado. Por exemplo, o progresso da murcha bacteriana do tomateiro (causada por *R. Solanacearum*) foi estudado em quatro lavouras comerciais em Camocim de São Félix, PE; em duas delas, o modelo monomolecular foi o que se ajustou melhor aos dados, enquanto nas outras duas, os modelos logístico e de Gompertz deram melhor ajuste (Silveira *et al.*, 1998). Adicionalmente, análises espaciais podem complementar os estudos temporais de epidemias.

Pouco se conhece sobre a dinâmica temporal de epidemias de doenças do sistema radicular

nas condições brasileiras. É provável que, em vista do clima favorável, as epidemias apresentem taxas de progresso relativamente altas. Podem-se considerar solos tropicais como propícios ao crescimento da população bacteriana, pelas condições de temperatura e umidade (Schuster & Coyne, 1977). Este efeito foi constatado com a murcha bacteriana (*R. solanacearum*) em tomateiro e plantas silvestres, em que valores de 100% de incidência foram alcançados rapidamente (Quezado-Soares & Lopes, 1994) (Figura 9.3).

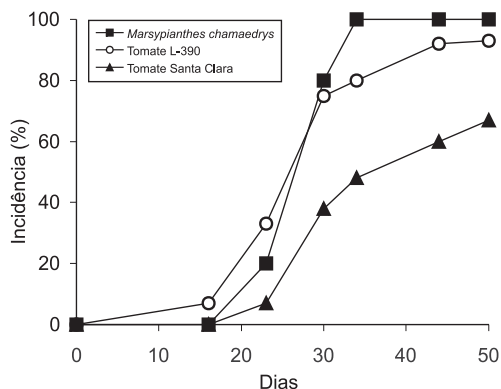


Figura 9.3. Progresso da murcha causada por *Ralstonia solanacearum* em diferentes hospedeiros (adaptado de Quezado Soares & Lopes, 1994).

A modelagem de epidemias causadas por patógenos do sistema radicular é ainda um grande desafio (Jeger, 1998). Tais trabalhos em agroecossistemas subtropicais e tropicais são ainda mais escassos e há necessidades de estudos mais detalhados a respeito de importantes patossistemas para as condições de solo e clima do Brasil. Porém, reafirma-se que modelos são ferramentas úteis no manejo de doenças do sistema radicular. Adicionalmente, para comprovar muitas teorias e fatos, é necessário conduzir mais trabalhos de pesquisa em longo prazo, ou seja, realizar mais estudos poliéticos.

Manejo

Para doenças do sistema radicular, é importante a adoção de estratégias de manejo. Em geral, essas doenças são de controle difícil, pois no solo os patógenos são bem adaptados e os fungicidas têm baixa eficiência, além do potencial efeito deletério ao ambiente. Práticas de controle devem ser integradas, para se estabelecer um sistema de manejo efetivo e que seja o mais sustentável possível. O cultivo seqüencial múltiplo e o cultivo intercalar têm sido comuns nos trópicos e, em alguns países, há campos multiplamente cultivados por séculos. O cultivo intercalar pode influenciar a dispersão de

esporos, modificar o microclima (umidade, luz, água livre, temperatura, movimento de ar) e afetar a absorção de nutrientes (Huisman, 1982). Neste contexto, a rotação de culturas é uma medida que pode ser adotada para reduzir a quantidade de inóculo no solo. Por exemplo, a rotação com gramíneas, não hospedeiras de *S. sclerotiorum*, contribuiu para reduzir a incidência de mela em áreas plantadas com feijão-vagem (Gasparotto *et al.*, 1982). O conhecimento da gama de hospedeiros de determinado patógeno é essencial para adoção de medidas de manejo como as supracitadas.

Os sistemas de preparo de solo podem interferir diretamente em vários estádios do ciclo de vida de patógenos do sistema radicular. As práticas de preparo de solo não afetam muito algumas propriedades do solo, como pH e textura, mas certamente influenciam a temperatura e umidade (Norton, 1979) e podem determinar maior ou menor viabilidade de propágulos, pois a sobrevivência pode depender da profundidade onde se encontram. A germinação de escleródios de *R. solani* foi maior na superfície do solo que a profundidades superiores a 2,5 cm e nula abaixo de 8 cm. Provavelmente, esse efeito ocorre em virtude da aeração deficiente e do acúmulo de CO₂ (Michereff Filho *et al.*, 1996). Observou-se efeito semelhante com *S. rolfsii*: as infecções iniciais comumente ocorrem na superfície do solo, onde é provável que os escleródios sejam mais estimulados a germinar pela secagem e pelo reumedecimento (Punja, 1985).

O manejo da irrigação pode interferir positiva ou negativamente em doenças do sistema radicular. A irrigação fornece alto potencial de umidade, o que pode interferir na microbiota do solo, incluindo patógenos e antagonistas. No Brasil, a irrigação por meio de pivô-central tem sido empregada extensa e intensivamente para algumas culturas. Com isso, mantém-se o nível de umidade do solo sempre alto e, principalmente, a área de plantio é continuamente cultivada. É necessário averiguar que implicações esse cultivo contínuo, sob essas condições, possa trazer para as doenças do sistema radicular, principalmente em estudos poliéticos.

Provavelmente, para doenças causadas por patógenos radiculares, a combinação de medidas de controle seja importante: podem-se utilizar tratamentos seletivos antes da aplicação massal de antagonistas e as altas temperaturas decorrentes da solarização eliminam competidores e permitem que antagonistas colonizem mais eficientemente o substrato (Sayre & Walter, 1991). No Brasil, obtiveram-se temperaturas máximas letais para *S. rolfsii* (50-52,5 °C) e *R. solani* (50 °C) em solos solarizados em dois ensaios, os quais confirmaram dados de laboratório (Lefèvre & Souza, 1993). As temperaturas máximas em solo solarizado foram 41°C e 35°C, a 10 e 20 cm de profundidade, respectivamente. Com a solarização, ocorreu aumento da produção e redução do número de escleródios recuperados e viáveis (Ghini *et al.*, 1997). Em parcelas infestadas com *S. cepivorum* e submetidas à solarização com filme plástico transparente por 60 dias, observou-se redução significativa da incidência da podridão branca do alho (Cunha *et al.*, 1993). Enquanto a incidência no tratamento testemunha

foi de aproximadamente 80%, nas parcelas solarizadas a doença não ocorreu. As temperaturas atingidas em solo solarizado com filme transparente foram de 49°C e 37°C a 5 e 15 cm de profundidade, respectivamente. Estes resultados sugerem o emprego potencial da solarização como medida integrante do manejo de doenças do sistema radicular no Brasil.

Considerações finais

Discutiram-se aspectos julgados importantes sobre a epidemiologia de doenças radiculares. Indubitavelmente, outros aspectos não mencionados podem ser mais importantes que os aqui discutidos, em razão do patossistema e até mesmo do pesquisador. Enfatizaram-se as interações que ocorrem no triângulo de doença: ambiente, patógeno e hospedeiro. Considerando-se que os agroecossistemas foram criados e são explorados pelo homem, é imprescindível incluir-se um quarto vértice: o homem, o que forma o tetraedro de doenças (Zadoks & Schein, 1979). Esse componente, que assume papel primordial na epidemiologia de doenças, necessita estar mais habilitado, na forma de conhecimentos, para desempenhar sua função no manejo racional das doenças, sejam essas da parte aérea, sejam do sistema radicular.

Nas condições brasileiras, é notória a escassez de informações sobre as interações patógeno x hospedeiro nas doenças do sistema radicular. Estudos com esses patossistemas são mais difíceis que com os da parte aérea, mas sem uma organização e sistematização do conhecimento, o manejo racional das doenças do sistema radicular será dificultado. Há várias lacunas a serem preenchidas na epidemiologia dessas doenças; preenchê-las é função dos fitopatologistas. Ainda são necessários trabalhos que forneçam maiores informações sobre características físico-químicas dos solos brasileiros, que elucidem fatos importantes relacionados à biologia dos fitopatógenos, tais como, infecção e sobrevivência e que forneçam mais informação sobre a interface planta x microbiota do solo, patógenos inclusive. Nesta abordagem, é importante implementar estudos que visem:

- a) Verificar como o ambiente biótico e/ou abiótico interfere nessas doenças;
- b) Observar como as interações na microbiota do solo afetam a dinâmica de doenças;
- c) Quantificar, o mais exato e preciso possível, o inóculo no campo e a intensidade de doenças radiculares;
- d) Avaliar a dinâmica espaço-temporal das doenças do sistema radicular e seu efeito no manejo de doenças;
- e) Definir os efeitos de medidas de manejo nos componentes abiótico e biótico do solo, na dinâmica populacional de fitopatógenos e nas condições microclimáticas e físico-químicas do solo.

Ao iniciar o questionamento, as perguntas são infundáveis. Para respondê-las, antes de tudo é indispensável definir as hipóteses a serem testadas e conduzir pesquisas que objetivem entender melhor o sistema. Alguns pontos devem ser considerados ao se planejarem os estudos epidemiológicos de doenças do sistema radicular:

- a) Elaborar uma linha de pesquisa que tenha objetivos a curto, médio e longo prazos. Em vista da própria dinâmica da maioria das doenças do sistema radicular, é necessário adequar a proposição do trabalho ao tempo real de obtenção de resultados confiáveis. Estudos poliéticos são cruciais para entendimento desses patossistemas;
- b) Buscar multidisciplinaridade da equipe de trabalho. É imperativo considerar a interação com profissionais de outras áreas (solos, engenharia, fisiologia de plantas, meteorologia, estatística, informática etc.), pois é quase impossível para um profissional encampar conhecimentos das diversas áreas afins à epidemiologia de doenças do sistema radicular;
- c) Planejar cuidadosamente os experimentos. A complexidade do sistema solo faz com que haja necessidade de se eliminarem variações que mascaram resultados. Experimentos que empreguem tecnologias de comprovada eficiência devem ser planejados de modo a excluir possibilidades e não gerar maior ambigüidade;
- d) Conscientizar mais o público leigo e técnico sobre a importância de estudos epidemiológicos para o controle de doenças do sistema radicular. O apelo ecológico atual pode ser aliado neste empreendimento, pois a redução da poluição ambiental por uso indevido de fungicidas e pela contaminação de mananciais de água pode-se tornar tema forte de convencimento.

As dúvidas foram levantadas e algumas sugestões apresentadas. Algumas das perguntas podem ter respostas rápidas e simples. Outras, talvez a maioria, requerem técnicas mais refinadas e um tempo maior para serem respondidas. Nesse aspecto, experimentos em condições controladas e/ou em uma única safra, apesar de importantes, podem não prover respostas satisfatórias. Nas condições tropicais, é imperioso estudar as doenças do sistema radicular em condições de campo e ao longo dos anos. O desafio está feito. Esperam-se adeptos da idéia de que mais estudos poliéticos, muitas vezes independentes da hipótese em teste, sejam conduzidos em condições de campo. Apesar de a epidemiologia de doenças do sistema radicular em agroecossistemas tropicais e subtropicais representar um enorme desafio, é um campo promissor dentro da fitopatologia, onde o potencial de contribuição científica para a sociedade é alto.

Bibliografia

- Abawi, G.S., Grogan, R.G. & Duniway, J.M. Effect of water potential on survival of sclerotia of *Sclerotinia minor* in two California soils. *Phytopathology* 75: 217-221. 1985.
- Amorim, L. Avaliação de doenças. In: Bergamin Filho, A., Kimati, H. & Amorim, L. (Eds.) Manual de Fitopatologia - Princípios e Conceitos. São Paulo. Agronômica Ceres. 1995. pp. 647-671.
- Andrade, D.E.G.T.A. & Michereff, S.J. Arranjo espacial da murcha-de-fusário do tomateiro no Agreste de Pernambuco. *Summa Phytopathologica* 26: 316-319. 2000.
- Ansani, C.V. & Matsuoka, K. Efeito da densidade de zoosporos e idade de mudas de pimentão (*Capsicum annuum*) na infectividade de *Phytophthora capsici*. *Fitopatologia Brasileira* 8: 263-268. 1983a.
- Ansani, C.V. & Matsuoka, K. Sobrevivência de *Phytophthora capsici* no solo. *Fitopatologia Brasileira* 8: 269-276. 1983b.
- Barbosa, M.A.G., Michereff, S.J., Mariano, R.L.R. & Maranhão, E. Biocontrole de *Rhizoctonia solani* em caupi pelo tratamento de sementes com *Pseudomonas fluorescens*. *Summa Phytopathologica* 21: 151-157. 1995.
- Benson, D.M. Inoculum. In: Campbell, C.L. & Benson, D.M. (Eds.) *Epidemiology and Management of Root Diseases*. Berlin. Springer-Verlag. 1994. pp. 1-33.
- Ben-Yephet, Y., Reuven, M., Zviebil, A. & Shtienberg, D. Effects of initial inoculum and cultivar resistance on incidence of Fusarium wilt and population densities of *Fusarium oxysporum* f. sp. *dianthi* on carnation and in soil. *Phytopathology* 86: 751-756. 1996.
- Biasi, L.A., Schmid, M.L., Zambon, F.R.A. & Becker, W.F. Viabilização do cultivo de cenoura em solo infestado por nematóides do gênero *Meloidogyne* através de métodos integrados de controle. *Fitopatologia Brasileira* 17: 302-306. 1992.
- Blasquez, C.H. & Edwards, G.J. Image analysis of tomato leaves with late blight. *Journal of Imaging Technology* 11: 109-112. 1985.
- Boyer, J.S. Biochemical and biophysical aspects of water deficits and the predisposition to disease. *Annual Review of Phytopathology* 33: 251-274. 1995.
- Bueno, C.J., Masuda, Y., Azevedo, F.A., Aguilera, M.M. & Souza, N.L. Efeito direto e residual da solarização do solo no controle de *Verticillium dahliae* e de plantas infestantes na cultura da beringela, em campo naturalmente infestado. *Summa Phytopathologica* 26: 445-450. 2000.
- Café Filho, A.C. & Duniway, J.M. Effect of location of drip irrigation emitters and position of *Phytophthora capsici* infections in roots on *Phytophthora* root rot of pepper. *Phytopathology* 86: 1364-1369. 1996.

- Campbell, C.L. & Benson, D.M. Spatial aspects of the development of root disease epidemics. In: Campbell, C.L. & Benson, D.M. (Eds.) *Epidemiology and Management of Root Disease Epidemics*. Berlin. Springer-Verlag. 1994. pp. 195-243.
- Campbell, C.L., Jacobi, W.R., Powell, N.T. & Main, C.E. Analysis of disease progression and the randomness of occurrence of infected plants during tobacco black shank epidemics. *Phytopathology* 74: 230-235. 1984.
- Campbell, C.L. & Madden, L.V. *Introduction to Plant Disease Epidemiology*. New York. John Wiley. 1990.
- Campbell, C.L. & Neher, D.A. Estimating disease severity and incidence. In: Campbell, C.L. & Benson, D.M. (Eds.) *Epidemiology and Management of Root diseases*. Berlin. Springer-Verlag. 1994. pp. 117-147.
- Campbell, C.L. & Neher, D.A. Challenges, opportunities, and obligations in root disease epidemiology and management. In: R. Hall (Ed.) *Principles and Practice of Managing Soilborne Plant Pathogens*. St Paul. APS Press. 1996. pp. 20-49.
- Campbell, C.L. & Noe, J.P. The spatial analysis of soilborne pathogens and root diseases. *Annual Review of Phytopathology* 23: 129-148. 1985.
- Ceresini, P.C. & Souza, N.L. Caracterização cultural e fisiológica de *Rhizoctonia solani* GA 4 HGI associado a vagens de amendoimzeiro. *Fitopatologia Brasileira* 21: 443-454. 1996.
- Charchar, J.M. & Lopes, J.F. Consorciação do chuchuzeiro com plantas antagônicas visando a interrupção do ciclo de vida de *Meloidogyne incognita* raça 1. *Fitopatologia Brasileira* 16: 263-267. 1991.
- Charchar, J.M. & Vieira, J.V. Controle de *Meloidogyne incognita* raça 1 em cenoura cv. Nantes através de rotação com plantas antagônicas. *Fitopatologia Brasileira* 16: 196-199. 1991.
- Charchar, M.J.D.A. & Bolkan, H.A. Efeito da incorporação da casca de arroz na população de fungos associados com a rizosfera do feijoeiro. *Fitopatologia Brasileira* 5: 51-58. 1980.
- Cooke, B.M. Disease assessment and yield loss. In: Jones, D.G. (Ed.) *The Epidemiology of Plant Diseases*. Dordrecht. Kluwer Academic Publishers. 1998. pp. 42-72.
- Cunha, M.G., Zambolim, L., Vale, F.X.R., Chaves, G.M. & Alves, H. Avaliação da solarização com filmes de polietileno transparente, preto ou branco no controle da podridão-branca do alho (*Sclerotium cepivorum*). *Fitopatologia Brasileira* 18: 199-205. 1993.
- Dalla Pria, M. & Ferraz, S. Controle biológico de *Meloidogyne incognita* Raça 3, por seis espécies de *Monacrosporium* isoladas ou combinadas com *Verticillium monacrosporium*. *Fitopatologia Brasileira* 21: 30-34. 1996.

- DeVay, J.E., Gutierrez, A.P., Pullman, G.S., Wakeman, R.J., Garber, R.H., Jeffers, D.P., Smith, S.N., Goodell, P.B. & Roberts, P.A. Inoculum densities of *Fusarium oxysporum* f.sp. *vasinfectum* and *Meloidogyne incognita* in relation to the development of Fusarium wilt and the phenology of cotton plants (*Gossypium hirsutum*). *Phytopathology* 87: 341-346. 1997.
- Dhingra, O.D. & Sinclair, J.B. *Basic Plant Pathology Methods*. 2 ed. Boca Raton. CRC. 1994.
- Dias, W.P. & Ferraz, S. Avaliação de espécies de *Arthrobotrys* para o controle de *Meloidogyne incognita*. *Fitopatologia Brasileira* 19: 189-192. 1994.
- Dooohan, F.M., Parry, D.W. & Nicholson, P. Fusarium ear blight of wheat: the use of quantitative PCR and visual disease assessment in studies of disease control. *Plant Pathology* 48: 209-217. 1999.
- Drew, M.C. & Lynch, J.M. Soil anaerobiosis, microorganisms, and root function. *Annual Review of Phytopathology* 18: 37-65. 1980.
- Duncan, L.W., Graham, J.H. & Timmer, L.W. Seasonal patterns associated with *Tylenchulus semipenetrans* and *Phytophthora parasitica* in the citrus rhizosphere. *Phytopathology* 83: 573-581. 1993.
- English, J.T. & Mitchell, D.J. Host roots. In: Campbell, C.L. & Benson, D.M. (Eds.) *Epidemiology and Management of Root Disease Epidemics*. Berlin. Springer-Verlag. 1994. pp. 34-64.
- Erwin, D.C. & Ribeiro, O.K. *Phytophthora Diseases Worldwide*. St. Paul. APS Press. 1996.
- Ferreira, A.B.H. *Novo Dicionário da Língua Portuguesa*. ed. Rio de Janeiro. Nova Fronteira. 1975.
- Fitter, A.H. & Strickland, T.R. Architectural analysis of plant root systems III. Studies on plants under field conditions. *New Phytologist* 121: 243-248. 1992.
- Freckman, D.W. & Caswell, E.P. The ecology of nematodes in agroecosystems. *Annual Review of Phytopathology* 23: 275-295. 1985.
- Freire, F.C.O. & Bridge, J. Influence of different inoculum levels of *Meloidogyne incognita*, *Nectria haematococca* f.sp. *piperis* and *Phytophthora palmivora* on black pepper plants. *Fitopatologia Brasileira* 10: 559-575. 1985.
- Frisina, T.A. & Benson, D.M. Occurrence of binucleate *Rhizoctonia* on azalea and spatial analysis of web blight in container-grown nursery stock. *Plant Disease* 73: 249-254. 1989.
- Fry, W.E. *Principles of Plant Disease Management*. New York. Academic Press. 1982.
- Garret, S.D. *Pathogenic Root-Infecting Fungi*. Cambridge. Cambridge University Press. 1970.
- Gasparotto, L., Chaves, G.M. & Condé, A.R. Sobrevivência de *Sclerotinia sclerotiorum* em solos cultivados com gramíneas. *Fitopatologia Brasileira* 7: 223-232. 1982.
- Ghini, R., Bettioli, W. & Caldari Jr, P. Solarização do solo para o controle de *Sclerotium rolfsii* em feijoeiro. *Summa Phytopathologica* 23: 143-145. 1997.

- Gilligan, C.A. Analysis of the spatial pattern of soilborne pathogens. In: Kranz, J. & Rotem, J. (Eds.) Experimental Techniques in Plant Disease Epidemiology. Berlin. Springer-Verlag. 1988. pp. 85-98.
- Gilligan, C.A. Comparison of disease progress curves. *New Phytologist* 115: 223-242. 1990a.
- Gilligan, C.A. Mathematical modeling and analysis of soilborne pathogens. In: Kranz, J. (Ed.) Epidemics of Plant Diseases - Mathematical Analysis and Modeling. Berlin. Springer-Verlag. 1990b. pp. 96-142.
- Hall, R. Inoculum dynamics of *Fusarium solani* f. sp. *phaseoli* and management of *Fusarium* root rot of bean. In: Hall, R. (Ed.) Principles and Practice of Managing Soilborne Plant Pathogens. St. Paul. APS Press. 1996. pp. 279-310.
- Henz, G.P. & Lima, M.F. Avaliação de fatores que afetam a reação de *Cucurbita* spp. a *Phytophthora capsici*. *Fitopatologia Brasileira* 19: 560-565. 1994.
- Horsfall, J.G. & Barrat, R.W. An improved grading system for measuring plant disease. *Phytopathology* 35: 655. 1945 (abstract).
- Huang, H.C. & Hoses, J.A. Importance of plant spacing and sclerotial position to development of Sclerotinia wilt in sunflower. *Plant Disease* 64: 81-84. 1980.
- Huisman, O.C. Interrelations of root growth dynamics to epidemiology of root-invading fungi. *Annual Review of Phytopathology* 20: 303-327. 1982.
- Ioannou, N., Schneider, R.W. & Grogan, R.G. Effect of flooding on the soil gas composition and the production of microsclerotia by *Verticillium dahliae* in the field. *Phytopathology* 67: 651-656. 1977.
- Jeger, M. J. Building models of epidemics to help take decisions. In: Bridge, Jeffries, P., Morse, D.R. & Scott, P.R. (Eds.) Information Technology, Plant Pathology and Biodiversity. Oxon. CAB International. 1998. pp. 135-150.
- Juliatti, F.C., Chaves, G.M. & Zambolim, L. Taxa de crescimento, produção de escleródios e patogenicidade de isolados de *Rhizoctonia solani* da batateira. *Fitopatologia Brasileira* 13: 243-246. 1988.
- Kinsbursky, R.S. & Weinhold, A.R. Influence of soil on inoculum density - disease incidence relationships of *Rhizoctonia solani*. *Phytopathology* 78: 127-130. 1988.
- Kocks, C.G., Ruissen, M., Zadoks, J.C. & Duijkers, M. G. Survival and extinction of *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* in soil. *European Journal of Plant Pathology* 104: 911-923. 1998.
- Kranz, J. Measuring plant disease. In: Kranz, J. & Rotem, J. (Eds.) Experimental Techniques in Plant Disease Epidemiology. Berlin. Springer Verlag. 1988. pp. 35-50.
- LaMondia, J.A., Gent, M.P.N., Ferrandino, F.J. & Stoner, K.A. Effect of compost amendment or straw mulch on potato early dying disease. *Plant Disease* 83: 361-366. 1999.

- Larkin, R.P., English, J.T. & Mihail, J.D. The relationship of infection by *Pythium* spp. to root system morphology of alfalfa seedlings in the field. *Plant Disease* 80: 281-285. 1996.
- Larkin, R.P., Gumpertz, M.L. & Ristaino, J.B. Geostatistical analysis of *Phytophthora* epidemic development in commercial bell pepper fields. *Phytopathology* 85: 191-203. 1995.
- Lassere, F., Gigault, F., Gauthier, J.P., Henry, J.P., Sandmeier, M. & Rivoal, R. Genetic variation in natural population of the cereal cyst nematode (*Heterodera avenae* Woll.) submitted to resistant and susceptible cultivars of cereals. *Theoretical and Applied Genetics* 93: 1-8. 1996.
- Lefèvre, A. & Souza, N.L. Determinação da temperatura letal para *Rhizoctonia solani* e *Sclerotium rolfsii* e efeito da solarização sobre a temperatura do solo. *Summa Phytopathologica* 19: 107-112. 1993.
- Liddell, C.M. Measurement and control of soil temperature and water potential. In: Singleton, L.L., Mihail, J.D. & Rush, C.M. (Eds.) *Methods for Research on Soilborne Phytopathogenic Fungi*. St. Paul. APS Press. 1992. pp. 203.
- MacDonald, J.D. The soil environment. In: Campbell, C.L. & Benson, D.M. (Eds.) *Epidemiology and Management of Root Diseases*. Berlin. Springer-Verlag. 1994. pp. 82-116.
- Madden, L.V. Dynamic nature of within-field disease and pathogen distributions. In: Jeger, M.J. (Ed.) *Spatial Components of Plant Disease Epidemics*. Englewood Cliffs. Prentice Hall. 1989. pp. 96-126.
- Madden, L.V., Louie, R., Abt, J.J. & Knoke, J.K. Evaluation of tests for randomness of infected plants. *Phytopathology* 72: 195-198. 1982.
- Maloy, O.C. & Burkholder, W.H. Some effects of crop rotation on the *Fusarium* root rot of bean. *Phytopathology* 49: 583-587. 1959.
- Martins, O.M., Takatsu, A. & Reifschneider, F.J.B. Virulência de biovars I e III de *Pseudomonas solanacearum* ao tomateiro. *Fitopatologia Brasileira* 13: 249-252. 1988.
- Matheron, M.E. & Porchas, M. Colonization of citrus roots by *Phytophthora citrophthora* and *P. parasitica* in daily soil temperature fluctuations between favorable and inhibitory levels. *Plant Disease* 80: 1135-1140. 1996.
- Matsuoka, K. & Ansani, C.V. Ausência de efeito estimulante à formação de oosporos por *Phytophthora capsici* em decoctos de raízes de pimentão (*Capsicum annuum*). *Fitopatologia Brasileira* 6: 425-431. 1981.
- Michereff Filho, M., Michereff, S.J., Silva, E.B., Andrade, D.E.G.T., Antunes Sobrinho, S., Noronha, M.A. & Mariano, R.L.R. Influência de tipos de solo do Estado de Pernambuco na intensidade da doença induzida por *Rhizoctonia solani* em feijoeiro. *Fitopatologia Brasileira* 21: 19-25. 1996.

- Mondal, S.N. & Hyakumachi, M. Carbon loss and germinability, viability, and virulence of chlamydospores of *Fusarium solani* f.sp. *phaseoli* after exposure to soil at different pH levels, temperatures, and matric potentials. *Phytopathology* 88: 148-155. 1998.
- Mondal, S.N., Kageyama, K. & Hyakumachi, M. Germinability, viability, and virulence of chlamydospores of *Fusarium solani* f.sp. *phaseoli* as affected by the loss of endogenous carbon. *Phytopathology* 85: 1238-1244. 1995.
- Navas-Cortés, J.A., Hau, B. & Jiménez-Díaz, R.M. Effect of sowing date, host cultivar, and race of *Fusarium oxysporum* f. sp. *ciceris* on development of Fusarium wilt of chickpea. *Phytopathology* 88: 1338-1346. 1998.
- Neher, D. & Duniway, J.M. Relationship between amount of *Phytophthora parasitica* added to field soil and the development of root rot in processing tomatoes. *Phytopathology* 81: 1124-1129. 1991.
- Noe, J.P. & Barker, K.R. Relation of within-field spatial variation of plant-parasitic nematode population densities and edaphic factors. *Phytopathology* 75: 247-252. 1985.
- Noe, J.P. & Campbell, C.L. Spatial pattern analysis of plant-parasitic nematodes. *Journal of Nematology* 17: 86-93. 1985.
- Noronha, M.A., Michereff, S.J. & Mariano, R.L.R. Efeito do tratamento de sementes de caupi com *Bacillus subtilis* no controle de *Rhizoctonia solani*. *Fitopatologia Brasileira* 20: 174-178. 1995.
- Norton, D.C. Relationship of physical and chemical factors to populations of plant-parasitic nematodes. *Annual Review of Phytopathology* 17: 279-299. 1979.
- Ogoshi, A., Cook, R.J. & Bassett, E.N. *Rhizoctonia* species and anastomosis groups causing root rot of wheat and barley in the Pacific Northwest. *Phytopathology* 80: 784-788. 1990.
- Oke, T. R. *Boundary Layer Climates*. 2nd ed. London. Routledge. 1987.
- Olaya, G., Abawi, G.S. & Barnard, J. Influence of water potential on survival of sclerotia in soil and on colonization of bean stem segments by *Macrophomina phaseolina*. *Plant Disease* 80: 1351-1354. 1996.
- Otten, W. & Gilligan, C.A. Effect of physical conditions on the spatial and temporal dynamics of the soil-borne fungal pathogen *Rhizoctonia solani*. *New Phytologist* 138: 629-637. 1998.
- Oyarzun, P.J., Dijst, G., Zoon, F.C. & Maas, P.W.T. Comparison of soil receptivity to *Thielaviopsis basicola*, *Aphanomyces eiteiches*, and *Fusarium solani* f. sp. *pisi* causing root rot of pea. *Phytopathology* 87: 534-541. 1997.
- Park, D. The ecology of soil-borne fungal disease. *Annual Review of Phytopathology* 1: 241-258. 1963.

- Pereira, L.V. & Normando, M.C.S. Sobrevivência de *Pseudomonas solanacearum* raça 2 em solos de Terra-Firme do Estado do Amazonas. *Fitopatologia Brasileira* 18: 137-142. 1993.
- Pfender, W.F. Monocyclic and polycyclic root diseases: Distinguishing between the nature of the disease cycle and the shape of the disease progress curve. *Phytopathology* 72: 31-32. 1982.
- Pielou, E.C. *Mathematical Ecology*. New York. John Wiley. 1977.
- Pinto, C.M.F., Maffia, L.A., Berger, R.D., Mizubuti, E.S.G. & Casali, V.W.D. Progress of white rot on garlic cultivars planted at different times. *Plant Disease* 82: 1142-1146. 1998.
- Ploetz, R.C. & Mitchell, D.C. Influence of water potential on the survival and saprophytic activity of *Rhizoctonia solani* AG-4 in natural soil. *Canadian Journal of Botany* 63: 2364-2368. 1985.
- Pozzer, L. & Cardoso, J.E. Supressividade natural de um Latossolo Vermelho-Escuro a *Rhizoctonia solani*. *Fitopatologia Brasileira* 15: 206-210. 1990.
- Punja, Z.K. The biology, ecology, and control of *Sclerotium rolfsii*. *Annual Review of Phytopathology* 23: 97-125. 1985.
- Quezado-Soares, A. & Lopes, C.A. Murcha bacteriana (*Pseudomonas solanacearum*) em duas espécies de plantas da família Labiatae. *Fitopatologia Brasileira* 19: 581-584. 1994.
- Raikes, C. & Burpee, L.L. Use of multispectral radiometry for assessment of *Rhizoctonia* blight in creeping bentgrass. *Phytopathology* 88: 446-449. 1998.
- Rekah, Y., Shtienberg, D. & Katan, J. Spatial distribution and temporal development of *Fusarium* crown rot and root rot of tomato and pathogen dissemination in field soil. *Phytopathology* 89: 831-839. 1999.
- Resende, M.L. V., Zambolim, L. & Cruz Filho, J. Eficiência de fungicidas no controle da podridão branca do alho (*Allium sativum*) de acordo com o nível de escleródios de *Sclerotium cepivorum* no solo. *Fitopatologia Brasileira* 12: 71-78. 1987.
- Ristaino, J.B., Larkin, R.P. & Campbell, C.L. Spatial and temporal dynamics of *Phytophthora* epidemics in commercial bell pepper fields. *Phytopathology* 83: 1312-1320. 1993.
- Rodrigues, F.A., Juliatti, F.C., Silva, O.A., Correa, G. F. & Peixoto, J. R. Influência de diferentes classes de solo na severidade da murcha-de-fusário do tomateiro. *Fitopatologia Brasileira* 23: 404-406. 1998.
- Rossi, V., Battilani, P., Chiusa, G. & Racca, P. Assessment of brown rot severity on the basal part of wheat stems. *EPPPO Bulletin* 24: 173-179. 1994.
- Saeed, I.A.M., MacGuidwin, A.E. & Rouse, D.I. Disease progress based on effects of *Verticillium dahliae* and *Pratylenchus penetrans* on gas exchange in Russet Burbank potato. *Phytopathology* 87: 440-445. 1997.

- Santos, J.M., Ferraz, S. & Oliveira, L.M. Efeitos de fertilizantes nitrogenados na formação de galhas em raízes de mudas de cafeeiro atacadas por *Meloidogyne exigua* e na eclosão de suas larvas. Fitopatologia Brasileira 6: 457-463. 1981.
- Santos, T.M.C. & Melo, I.S. Influência de microrganismos antagônicos sobre o tombamento de pré e pós- emergência em *Eucalyptus* causado por *Rhizoctonia solani* e *Cylindrocladium scoparium*. Summa Phytopathologica 19: 1993.
- Savary, S., Castilla, N.P., Elazegui, F.A., McLaren, C.G., Ynalvez, M. A. & Teng, P. S. Direct and indirect effects of nitrogen supply and disease source structure on rice sheath blight spread. Phytopathology 85: 959-965. 1995.
- Sayre, R.M. & Walter, D.E. Factors affecting the efficacy of natural enemies of nematodes. Annual Review of Phytopathology 29: 149-166. 1991.
- Scherm, H. & Yang, X.B. Development of Sudden Death Syndrome of soybean in relation to soil temperature and soil water matric potential. Phytopathology 86: 642-649. 1996.
- Schuster, M.L. & Coyne, D.P. Survival of plant parasitic bacteria of plants grown in tropics with emphasis on beans (*Phaseolus vulgaris*). Fitopatologia Brasileira 2: 117-130. 1977.
- Shaner, G. & Finney, R.E. The effect of nitrogen fertilization on the expression of slow-mildewing resistance in Knox wheat. Phytopathology 67: 1051-1056. 1977.
- Shepherd, C.J. & Pratt, B.H. Separation of two ecotypes of *Phytophthora drechsleri* Tucker occurring in Australian native forests. Australian Journal of Biological Sciences 26: 1095-1107. 1973.
- Silva, G.S., Ferraz, S. & Santos, J.M. Efeito de *Crotalaria* spp. sobre *Meloidogyne javanica*, *M. incognita* raça 3 e *M. exigua*. Fitopatologia Brasileira 15: 94-96. 1990.
- Silva, J.B., Matos, J.A. R., Michereff, S.J. & Mariano, R.L.R. Efeito da bacterização de sementes de algodoeiro no controle de *Rhizoctonia solani*. Fitopatologia Brasileira 21: 342-348. 1996.
- Silveira, E.B., Michereff, S.J. & Mariano, R.L.R. Epidemiology of tomato bacterial wilt in Agreste region of Pernambuco State, Brazil, in 1996/1997. In: Prior, P., Allen, C. & Elphinstone, J. (Eds.) Bacterial Wilt Diseases: Molecular and Ecological Aspects. Berlin. Springer-Verlag. 1998. pp. 366-372.
- Silveira, N.S.S., Michereff, S.J., Menezes, M. & Campos-Takaki, G.M.C. Potencial de isolados de *Trichoderma* spp. no controle de *Sclerotium rolfsii* em feijoeiro. Summa Phytopathologica 20: 22-25. 1994.
- Smith, K.P., Handelsman, J. & Goodman, R.M. Modeling dose-response relationships in biological control: partitioning host responses to the pathogen and biocontrol agent. Phytopathology 87: 720-729. 1997.

- Smith, V.L., Campbell, C.L., Jenkins, S.F. & Benson, D.M. Effects of host density and number of disease foci on epidemics of southern blight of processing carrot. *Phytopathology* 78: 595-600. 1988.
- Smucker, A.J.M. Soil environmental modifications of root dynamics and measurement. *Annual Review of Phytopathology* 31: 191-216. 1993.
- Stanghellini, M.E., Rasmussen, S.L., Kim, D.H. & Rorabaugh, P.A. Efficacy of nonionic surfactants in the control of zoospores spread of *Pythium aphanidermatum* in a recirculating hydroponic system. *Plant Disease* 80: 422-428. 1996.
- Sutton, J.C., Gillespie, T.J. & James, T.D.W. Electronic monitoring and use of microprocessors in the field. In: Kranz, J. & Rotem, J. (Eds.) *Experimental Techniques in Plant Disease Epidemiology*. Berlin. Springer-Verlag. 1988. pp. 99-113.
- Tavares, L.A., Michereff, S.J., Souza, R.M. & Mariano, R.L.R. Análise do solo para detecção de riscos de infecção de tomateiro por *Ralstonia solanacearum*. *Summa Phytopathologica* 26: 311-316. 2000a.
- Tavares, L.A., Michereff, S.J., Souza, R.M. & Mariano, R.L.R. Plano de amostragem para quantificação da murcha bacteriana do tomateiro no campo. *Summa Phytopathologica* 26: 306-310. 2000b.
- Tokeshi, H., Valdebenito, R.M., Souza, N.L. & Yokomizo, N.K.S. Controle biológico de *Sclerotium rolfsii* Sacc. por *Trichoderma* sp. em cana-de-açúcar. *Summa Phytopathologica* 6: 95-101. 1980.
- Toler, R.W., Smith, B.D. & Harlan, J.C. Use of aerial color infrared photography to evaluate crop disease. *Plant Disease* 65: 24-31. 1981.
- Turner, V. & Van Alfen, K. Crown rot of alfalfa in Utah. *Phytopathology* 73: 1333-1337. 1983.
- Van Schoonhoven, A. & Pastor-Corrales, M.A. *Standard System for the evaluation of bean germplasm*. ed. Cali. CIAT. 1987.
- Vanderplank, J.E. *Plant Disease: Epidemics and Control*. New York. Academic Press. 1963.
- Vanderplank, J.E. *Principles of Plant Infection*. New York. Academic Press. 1975.
- Wagenet, R.J. Quantifying pesticide behavior in soil. *Annual Review of Phytopathology* 28: 295-319. 1990.
- Weller, D. M. Biological control of soilborne plant pathogens in the rhizosphere with bacteria. *Annual Review of Phytopathology* 26: 379-407. 1988.
- Williamson, V. M. Root-knot nematode resistance genes in tomato and their potential for future use. *Annual Review of Phytopathology* 36: 277-293. 1998.
- Xiao, C. L., Hao, J. J. & Subbarao, K. V. Spatial patterns of microsclerotia of *Verticillium dahliae* in soil and *Verticillium* wilt of cauliflower. *Phytopathology* 87: 325-331. 1997.

- Yossen, V.E., Maciel, J.L.N., Loch, L.C. & Duarte, V. Titulação da virulência de estirpes de *Ralstonia solanacearum* resistentes a antibióticos. *Fitopatologia Brasileira* 23: 495-497. 1998.
- Zadoks, J.C. & Schein, R.D. *Epidemiology and Plant Disease Management*. New York. Oxford University Press. 1979.
- Zentmyer, G.A. Stimulation of sexual reproduction on the A2 mating type of *Phytophthora cinnamomi*

Controle Genético de Doenças Radiculares

*Gaus S.A. Lima
Iraíldes P. Assunção
Luiz A.C. Valle*

Introdução

O solo é um ambiente extremamente complexo no qual uma diversidade de organismos trava uma verdadeira guerra pela sobrevivência. Entre esses organismos encontram-se muitos fungos, bactérias e nematóides que adquiriram a capacidade de obter nutrientes a partir de células das plantas, sem fornecer-lhes qualquer benefício em troca. Durante esse processo de parasitismo, uma série de alterações estruturais, bioquímicas e fisiológicas ocorre tanto no patógeno quanto no hospedeiro, podendo resultar no comprometimento das funções fisiológicas normais desse último e conseqüentemente levar ao processo de doença.

Os fitopatógenos habitantes do solo estão entre os principais problemas que afetam a produção de alimentos no mundo. Tais organismos podem causar doenças como tombamentos, podridões radiculares, murchas vasculares, galhas, entre outras. Medidas de controle para esses patógenos são difíceis de serem implementadas por várias razões. A diagnose é difícil, uma vez que freqüentemente os sintomas na parte aérea podem ser confundidos com deficiências nutricionais, déficit hídrico ou fitotoxidez, dentre outros. O controle químico não é usualmente econômico e tecnicamente viável, além de apresentar uma série de restrições do ponto de vista ambiental. O controle biológico tem se mostrado limitado na maioria das situações, pois são poucos os antagonistas que conseguem se estabelecer num ambiente tão competitivo, além das dificuldades técnicas para a produção massal, formulação e aplicação dos agentes de biocontrole. Medidas culturais como a rotação de culturas,

em razão das eficientes estratégias de sobrevivência de muitos desses patógenos, exigem longos períodos de ausência da cultura principal, o que reduz substancialmente a sua aplicabilidade.

Em ambientes tropicais, os problemas com patógenos radiculares parecem ser ainda mais sérios, uma vez que as condições climáticas sofrem menores flutuações e são favoráveis ao crescimento de plantas durante todo o ano. Este fato, além de ter um efeito positivo direto sobre a população do patógeno, tem o efeito indireto de permitir a presença constante de plantas hospedeiras. Em regiões temperadas, a temperatura do solo alcança valores muito baixos durante o inverno, o que, associado à ausência de hospedeiros, reduz significativamente as populações de fitopatógenos. Outra característica de boa parte dos solos tropicais é o maior grau de intemperização. Solos com essas características geralmente apresentam baixo teor de matéria orgânica e menor diversidade biológica. Dessa forma, uma vez introduzidos, os patógenos se estabelecem com facilidade, pois encontram menor competição e poucos inimigos naturais.

Nesse contexto, a resistência genética destaca-se como uma ferramenta extremamente útil no manejo de doenças causadas por fitopatógenos habitantes do solo. O controle genético desses parasitas deve ter sido praticado inconscientemente pelos primeiros agricultores, ao selecionarem materiais por vezes mais produtivos por serem menos suscetíveis às doenças radiculares. Contudo, a demonstração que a resistência era uma característica controlada geneticamente só se deu após a redescoberta dos trabalhos de Mendel, no início do século XX. Desde então, grandes avanços ocorreram, estabelecendo o estudo da resistência de plantas a doenças como um importante ramo da Fitopatologia.

Modo de parasitismo x resistência

Na natureza, entre uma gama infinita de microrganismos existentes, apenas uma pequena fração evoluiu para a capacidade de causar doenças em plantas. Essa observação levou vários pesquisadores a perceber que a resistência das plantas é a regra, enquanto que a suscetibilidade a exceção (Bent, 1996; De Wit, 1997; Lamb *et al.*, 1994). Para que um microrganismo seja capaz de causar doença num determinado hospedeiro, primeiramente teve que sofrer várias adaptações, ou seja, ganhar genes que anteriormente não possuía. Tais genes possibilitaram ao patógeno penetrar, vencer as defesas da planta, colonizar e se reproduzir sobre o hospedeiro. Em outras palavras, o patógeno teve que passar a produzir produtos que alteram a fisiologia do hospedeiro, resultando então no processo de doença. Os produtos desses genes são denominados fatores de compatibilidade. Enzimas hidrolíticas associadas à penetração e colonização de fungos e bactérias, toxinas associadas às secreções injetadas no interior das células por fitonematóides, bem como as estruturas especializadas de parasitismo, como apressórios e haustórios em fungos, estiletos em fitonematóides, sistemas de

secreção de fatores de virulência em fitobactérias, constituem exemplos de fatores de compatibilidade. A planta, agora suscetível, teve que desenvolver estratégias para se defender do patógeno, garantindo então a sua sobrevivência. Essas estratégias dependem do modo de parasitismo do patógeno envolvido (Briggs & Johal, 1994; Pryor & Ellis, 1992).

Patógenos necrotróficos

Patógenos necrotróficos são aqueles que se nutrem em células mortas do hospedeiro, utilizam-se de enzimas e toxinas para matar os tecidos e então colonizá-los. Entre os fitopatógenos habitantes do solo, exemplos de necrotróficos incluem a bactéria *Pectobacterium caroitovorum*, os fungos dos gêneros *Rhizoctonia*, *Sclerotium*, *Sclerotinia*, *Macrophomina*, *Bipolaris*, *Cylindrocladium* e *Pythium*, entre outros. As estratégias de defesa contra esses patógenos se baseiam na insensibilidade ou degradação de fatores de compatibilidade.

A insensibilidade pode decorrer da ausência de interação entre a toxina e o seu alvo de ação. Na interação *Bipolaris maydis* raça T (*Cochliobolus heterostrophus*) x milho, somente plantas com macho esterilidade conferida pelo citoplasma Texas (cms-T) são sensíveis à toxina BmT, produzida pelo fungo, que interage com uma proteína (URF13) situada na membrana interna das mitocôndrias de plantas com cms-T, alterando a sua permeabilidade. Tal proteína não é encontrada em mitocôndrias de plantas com outros citoplasmas, que, por isso, são insensíveis à toxina e resistentes à doença (Levings *et al.*, 1995). Em aveia, a suscetibilidade à toxina específica victorina, produzida por *Cochliobolus victoriae*, é condicionada pelo alelo dominante *Vb*, cuja ausência em plantas homozigotas recessivas *vb/vb* as torna imunes à toxina (Figura 10.1A) (Ellingboe, 1976). Fatores estruturais, como paredes celulares mais resistentes, diferenças na composição da cutícula para patógenos que atacam o coleto, e químicos pré-formados, como fenóis, podem também contribuir para a resistência da planta aos fatores de compatibilidade do patógeno.

A degradação do fator de compatibilidade é exemplificada pela interação envolvendo o fungo *Cochliobolus carbonum* raça 1 e genótipos de milho com o gene *Hm1*. A raça 1 do patógeno produz uma toxina essencial para a patogênese, a toxina HC (Meeley *et al.*, 1992). O gene *Hm1*, por sua vez, codifica para uma enzima denominada HC-toxina redutase que é capaz de inativar a toxina, resultando na resistência da planta. Plantas homozigotas recessivas para esse loco (*hm1/hm1*) não produzem a forma funcional da enzima e, portanto, são sensíveis à toxina e suscetíveis ao patógeno (Figura 10.1B) (Johal & Briggs, 1992). Outras espécies de gramíneas insensíveis à toxina e resistentes à doença, como aveia, trigo e cevada, também apresentam atividade de HC-toxina redutase, o que sugere que a detoxificação pode ser o mecanismo de resistência em plantas não hospedeiras que

apresentam o sítio de ação para a toxina. Dicotiledôneas insensíveis à toxina não mostraram atividade de HC-toxina redutase (Meeley & Walton, 1993). Não se sabe o mecanismo de sua resistência, mas pode-se supor que esteja relacionado com a ausência de interação entre a toxina e o seu sítio de ação.

		Hospedeiro					
		<i>Vb</i>	<i>vb</i>			<i>Hml</i>	<i>hml</i>
Patógeno	<i>Hv</i>	+	-	Patógeno	<i>Hc</i>	-	+
	<i>hv</i>	-	-		<i>hc</i>	-	-
A				B			

Figura 10.1. Interações envolvendo *Cochliobolus victoriae* e aveia (A) e *Cochliobolus carbonum* e milho (B). Em aveia, *Vb* codifica um receptor para a toxina victorina. Plantas homozigotas para o alelo recessivo *vb* não produzem o receptor e conseqüentemente são resistentes. Raças do patógeno com o alelo *Hv* produzem victorina ao passo que raças homozigóticas para *hv* não produzem. No caso do milho, plantas com o gene *Hml* produzem a enzima HC-toxina redutase, que inativa a HC-toxina, um importante fator de patogenicidade da raça 1 de *C. carbonum*. *Hc* representa a produção da forma funcional da HC-toxina e *hc* a forma não funcional. Interações compatíveis e incompatíveis são indicadas por + e -, respectivamente (adaptado de Ellingboe, 1976).

Patógenos biotróficos e hemibiotróficos

Outras estratégias de parasitismo são empregadas por patógenos biotróficos e hemibiotróficos. Os primeiros nutrem-se exclusivamente em células vivas do hospedeiro, enquanto os últimos inicialmente se nutrem em células vivas, provocam morte de tecidos em uma etapa posterior da patogênese e esporulam sobre o tecido morto. No caso de fitopatógenos habitantes do solo, exemplos de biotróficos incluem fitonematóides e fungos fitopatogênicos do filo Plasmodiophoromycota, como *Plasmodiophora brassicae*, agente etiológico da hérnia das crucíferas. Entre os hemibiotróficos estão os patógenos causadores de murchas vasculares, como *Fusarium oxysporum*, *Verticillium* spp. e *Ralstonia solanacearum*.

Diferentemente dos patógenos necrotróficos, os biotróficos e hemibiotróficos interagem com células vivas do hospedeiro. Para esses grupos de patógenos, quando a resistência a fatores de compatibilidade é superada, resta às plantas a alternativa de reconhecer fatores de incompatibilidade

produzidos pelo patógeno, produtos dos denominados genes de avirulência (genes *Avr*), possível em virtude da interação íntima entre células vivas do hospedeiro e do patógeno. O reconhecimento de fatores de incompatibilidade do patógeno por produtos de genes de resistência (genes *R*) do hospedeiro caracteriza uma interação do tipo gene-a-gene.

O modelo de interação gene-a-gene foi proposto por Flor (1947), como consequência de seus estudos sobre a herança da virulência em *Melampsora lini* (agente da ferrugem do linho) e sobre a herança da resistência de cultivares de linho a este patógeno. De acordo com o modelo, as diferentes raças do patógeno produzem fatores que são reconhecidos especificamente pelos produtos dos genes de resistência correspondentes no hospedeiro. Os fatores do patógeno, reconhecidos pelos produtos dos genes de resistência, são denominados de elicitores e os genes que os codificam, de genes de avirulência (*Avr*). Tal reconhecimento dispara uma série de eventos, culminando na resposta de hipersensibilidade. Portanto, o fenótipo da interação é uma característica dependente da constituição genética do patógeno e do hospedeiro.

Flor verificou que, no patógeno, a avirulência era dominante sobre a virulência, e, na planta, a resistência era dominante sobre a suscetibilidade. Resistência ocorre quando a planta apresenta um gene de resistência e o patógeno, o gene *Avr* correspondente. Assim, a mudança de uma relação incompatível (ausência de infecção) para compatível (presença de infecção) exige, por parte do patógeno, a modificação do gene *Avr*, de modo que este não seja mais reconhecido pelo produto do gene *R*, e não o ganho de um gene de virulência, como freqüentemente mencionado (Figura 10.2).

Posteriormente, vários trabalhos demonstraram que estes mesmos princípios se aplicavam para outras interações que envolvem patógenos biotróficos ou hemibiotróficos (Gabriel & Rolfe, 1990; Gopalan *et al.*, 1996; Van Gijsegem *et al.*, 1993). No caso de fitopatógenos habitantes do solo, esse tipo de modelo é encontrado nas interações envolvendo nematóides sedentários (*Meloidogyne* spp., *Heterodera* spp. e *Globodera* spp.), bem como para alguns fungos, como *Phytophthora megaspermae* var. *sojae* e *F. oxysporum*.

		Hospedeiro	
		<i>R</i>	<i>r</i>
Patógeno	<i>Avr</i>	-	+
	<i>avr</i>	+	+

Figura 10.2. Modelo de interação gene-a-gene. A compatibilidade (+) ou incompatibilidade (-) da interação depende da constituição genética do patógeno e do hospedeiro. A resistência só se verifica quando a planta apresenta um gene *R* que codifica para um produto que reconhece especificamente o produto do gene *Avr* correspondente (adaptado de Staskawicz *et al.*, 1995).

Mecanismos de resistência a patógenos radiculares

Para se protegerem dos patógenos e garantir sua sobrevivência, as plantas utilizam um variado repertório de defesa. Esse repertório inclui mecanismos estruturais e bioquímicos, ambos podendo ser pré-existent, quando sua expressão independe da presença do patógeno, ou induzidos, quando a expressão só se verifica após o contato com o patógeno. Embora usualmente ocorram em associação, os mecanismos estruturais e bioquímicos serão aqui analisados separadamente.

Mecanismos estruturais

Estruturas pré-formadas

Cutícula

Os fatores estruturais pré-formados que aparentemente mais contribuem para a resistência estão associados com a cutícula. Propriedades como a composição química e espessura estão correlacionadas com o nível de resistência a patógenos que atacam o colo da planta. Vários desses patógenos utilizam pressão mecânica e produzem enzimas hidrolíticas extracelulares, denominadas cutinases, para penetrar no hospedeiro diretamente através da cutícula. Portanto, a presença de componentes mais resistentes à degradação enzimática na cutícula e/ou sua maior espessura, pode reduzir a eficiência de penetração e colonização, ou pelo menos atrasar esses eventos, contribuindo assim para a resistência. No patossistema *F. solani* f.sp. *pisi* x ervilha, muitos trabalhos sugerem a cutícula como um importante componente da resistência (Pascholati & Leite, 1995).

Estruturas formadas em resposta à infecção

Mecanismos estruturais podem se desenvolver em resposta à infecção bem sucedida ou não (mecanismos pós-infeccionais ou induzidos). Nessa classe, merecem destaque a formação de periderme necrofilática, a formação de papilas, a deposição de substâncias de alto peso molecular, como gomas e lignina, a formação de tiloses, entre outros.

Periderme necrofilática em espécies arbóreas e suberização em espécies anuais

A periderme é um tecido protetor de origem secundária que substitui a epiderme em caules e raízes com crescimento secundário. A periderme consiste de felogênio (câmbio da casca, o meristema que gera a periderme), felema (tecido suberizado protetor formado externamente ao felogênio) e feloderme (parênquima vivo formado internamente ao felogênio). Quando o felogênio é removido por injúria mecânica, insetos ou é danificado por patógenos, uma periderme necrofilática (PN) é formada internamente para recompor o felogênio e restaurar a proteção aos tecidos internos da planta. PN é também responsável pela renovação da periderme internamente a ritidomas (parte morta da casca, formada por camadas de periderme desenvolvidas anteriormente) e é formada em camadas de abscisão para proteger os tecidos internos. A formação de PN é um mecanismo inespecífico, disparado sempre que há a necessidade de restaurar ou formar novo felogênio para garantir a proteção dos tecidos da planta. A PN é formada internamente a uma zona lignificada e a uma camada impermeável não-suberizada (NIT – nonsuberized impervious tissue). Esse conjunto é freqüentemente capaz de impedir o avanço de patógenos através dele em direção aos tecidos internos. Em plantas vigorosas, a formação de PN inicia-se provavelmente em horas após uma injúria mecânica. Entretanto, patógenos podem interferir nesse processo, impedindo-o ou retardando-o. A resposta do hospedeiro apresenta grande variação temporal dependendo da agressividade do patógeno, da constituição genética do hospedeiro, da idade e condição fisiológica da planta e da influência do ambiente sobre o patógeno e sobre o hospedeiro. Condições que favorecem uma resposta rápida do hospedeiro (patógeno fraco, hospedeiro geneticamente apto a responder de forma eficiente, boa condição fisiológica e ambiente favorável) conduzem à resistência, e o contrário, à superação desse mecanismo de defesa pelo patógeno. Exemplos da ocorrência desse mecanismo de resistência em árvores incluem a resposta das raízes de *Pinus echinata* a *Phytophthora cinnamomi* (Jackson & Hepting, 1973), a resposta em nível de casca de alguns clones resistentes de *Eucalyptus* a *Cryphonectria cubensis*, agente causal do cancro do eucalipto (Ferreira, 1989), e a resposta em nível de casca de várias espécies arbóreas a patógenos causadores

de cancos (Biggs *et al.*, 1984). Detalhes sobre a formação de PN em árvores podem ser encontrados em Biggs *et al.* (1984), Ferreira (1989) e Mullick (1977).

Vários estudos sobre formação de periderme em resposta a agressões foram realizados em culturas anuais como batata, batata-doce e beterraba, onde as superfícies injuriadas, principalmente nos órgãos de reserva, tornam-se suberizadas. Uma nova periderme desenvolve-se abaixo dessa superfície suberizada de um a dois dias após a injúria (Biggs *et al.*, 1984). O processo difere da formação de PN em árvores, que é formada sob um tecido impermeável não suberizado (NIT). Vaughn & Lulai (1991) compararam a resposta de cultivares de batata resistentes e suscetíveis a *V. dahliae* e concluíram que a suberização, bem como outras respostas estruturais foram os fatores que mais contribuíram para a resistência. Também para a batata, a suberização parece ser um importante componente da resistência a *Fusarium sambucinum* e *P. carotovorum* subsp. *carotovorum* (Lulai & Corsini, 1998). Experimentos conduzidos por Ray & Hammerschmidt (1998) em batata demonstraram que a eficiência da suberização em restringir a infecção depende do momento da inoculação do patógeno. Se a inoculação ocorrer simultaneamente ou imediatamente após a suberização, a infecção deve ocorrer, mas se a suberização ocorrer antes da inoculação, a chance da planta se comportar como resistente aumenta. De acordo com Lulai & Corsini (1998), as duas frações que compõem a suberina podem desempenhar papéis distintos na resistência contra patógenos. A suberina é um poliéster complexo, formado por duas frações distintas. Uma dessas frações é de natureza fenólica, semelhante à lignina, ligada à parede celular, enquanto a outra fração é composta por lipídios e está associada à fração fenólica. Ceras solúveis estão embebidas na matriz suberina, impedindo a difusão de água e nutrientes (Kolattukudy, 1984). Lulai & Corsini (1998) estudaram a deposição das frações fenólica e lipídica em resposta à infecção por *P. carotovorum* subsp. *carotovorum* e *F. sambucinum* e concluíram que a fração fenólica está associada com a resistência a *P. carotovorum* subsp. *carotovorum*, enquanto a fração lipídica está envolvida com a resistência contra *F. sambucinum*.

Papilas e lignificação

A maioria dos patógenos radiculares penetra as raízes a partir das partes mais jovens (ápice, zona de alongação e pêlos radiculares), as quais não são suberizadas. Nesses casos, além de características intrínsecas de composição das paredes celulares, as células epidérmicas podem responder produzindo papilas ou deposições de polímeros como a lignina.

Papilas são deposições de material heterogêneo de formato semi-esférico, localizadas entre a membrana e a parede da célula vegetal, comumente formadas em resposta à infecção por fungos, onde têm sido associadas à resistência (Aist, 1976; Matsuoka, 1988), embora seu papel como causa

primária desta não esteja bem estabelecido em todos os casos. Constituídas principalmente de calose (b-1,3-glucana), essas estruturas podem também conter lignina, derivados fenólicos, celulose, silício e suberina (Pascholati & Leite, 1995). O papel primário das papilas parece estar ligado ao reparo da parede celular após injúria de qualquer natureza, inclusive as causadas por fitopatógenos (Aist, 1976). Assim, papilas são também formadas em resposta à perfuração da parede por nematóides, mas não previnem a alimentação destes e, portanto, não conduzem, normalmente, à resistência (Jung & Wyss, 1999; Williansom & Hussey, 1996). Na patogênese de fitobactérias, a formação de papilas bem como a atividade de peroxidases e aumento de glicoproteínas ricas em hidroxiprolina na parede (estes últimos estão relacionados à maior resistência da parede – ver adiante) são inibidos pelo tipo selvagem mas não por mutantes *hrp* (ver genes *hrp* adiante), sugerindo que fatores de compatibilidade do patógeno suprimem essa resposta celular estrutural (Mansfield *et al.*, 1998). Isso está de acordo com os relatos sobre o importante papel das papilas na resistência de não-hospedeiro, observado em feijão inoculado com patógenos fúngicos para os quais essa espécie não é hospedeira (Fernandez & Heath, 1986).

Cultivares resistentes a *Phytophthora* spp. de várias espécies vegetais apresentam intensa formação de papilas, conforme menciona Matsuoka (1988), enquanto em cultivares suscetíveis esse fenômeno ocorre em baixa intensidade. As papilas não atuam apenas em nível de penetração nas células epidérmicas, mas também previnem a emissão de haustórios pelas hifas intercelulares para o interior das células do córtex, formando uma barreira entre a membrana e a parede nos pontos de penetração. Podem ser encontrados também haustórios parcialmente formados e não funcionais envolvidos por papila. As papilas parecem ser parte de uma resposta complexa que provavelmente inclui também mecanismos bioquímicos, pois alta incidência de morte precoce de hifas é observada em raízes resistentes (Matsuoka, 1988).

A contribuição da lignina para a resposta de resistência em vários patossistemas tem sido demonstrada. Esse composto é formado como resultado da ação da enzima peroxidase, que polimeriza unidades de fenilpropano. A atuação da lignina ou do processo de lignificação na resistência pode ser atribuída a diferentes fatores: aumento da resistência das paredes celulares contra enzimas hidrolíticas do patógeno, restrição da difusão de toxinas e enzimas do patógeno para o hospedeiro e de água e nutrientes da planta para o patógeno. A lignificação também pode ocorrer em torno da hifa de penetração do patógeno, formando uma estrutura denominada tubo lignífero, que impede o progresso da hifa no interior do citoplasma (Pascholati & Leite, 1995). Estudos conduzidos com o trigo demonstraram que vários fungos, inclusive *Fusarium moniliforme*, *Fusarium avenaceum* e *Fusarium culmorum* podem induzir o processo de lignificação, enquanto bactérias e fatores abióticos são indutores fracos (Pearce & Ride, 1980), sugerindo que um componente comum aos fungos atue como elicitador

do processo (Vidhyasekaran, 1988). No caso das bactérias, entretanto, a ausência de resposta pode ser consequência da supressão de mecanismos de defesa do hospedeiro pelo patógeno (Mansfield *et al.*, 1998).

Tiloses

Tiloses são estruturas de defesa histológica que podem se formar nos vasos do xilema sob várias condições de estresse e em decorrência da invasão por patógenos vasculares. Constituem-se de hipertrofias das células do parênquima próximas ao xilema, podendo levar à obstrução dos vasos e conseqüentemente à limitação do avanço do patógeno para outras partes da planta. São particularmente efetivas quando confinam o patógeno em raízes jovens, sem grande prejuízo para a planta, respondendo pela resistência de cultivares de diversas espécies a marchas vasculares (Agris, 1997). Plantas resistentes a marchas vasculares, geralmente, têm capacidade de formar mais tiloses que plantas suscetíveis. Um exemplo dessa situação ocorre no patossistema *Verticillium albo-atrum* x algodoeiro (Pascholati & Leite, 1995).

Mecanismos bioquímicos

Apesar da contribuição dos mecanismos estruturais na defesa da planta ser significativa, os mecanismos bioquímicos, sem dúvida, representam a via mais importante de resistência. Também podem ser pré-formados ou induzidos. No primeiro caso, um diverso grupo de compostos se destaca, principalmente fenóis, terpenos e alcalóides. Dentre os mecanismos bioquímicos pós-formados ou induzidos merecem destaque as fitoalexinas e as PR-proteínas.

Compostos pré-formados

Compostos fenólicos

Os fenóis são um grande grupo de compostos que apresentam em comum o fato de possuírem um anel aromático diretamente ligado a pelo menos uma hidroxila ou seus derivados. Os fenóis encontram-se compartimentalizados nos vacúolos como glicosídeos (forma não tóxica). Com a ação do patógeno ou devido à injúria, os glicosídeos são liberados para o citoplasma e convertidos em agliconas (fenóis sem açúcar), pela enzima b-glicosidase. Nessa forma são extremamente tóxicos para o patógeno. Em diversos patossistemas, plantas resistentes apresentam uma maior concentração

de compostos fenólicos ou de seus precursores quando comparadas com plantas suscetíveis. Alguns dos papéis atribuídos aos fenóis na resistência contra patógenos radiculares são listados na Tabela 10.1.

Tabela 10.1. Alguns papéis atribuídos aos fenóis na resistência às doenças causadas por patógenos radiculares.

Modo de atuação	Interação	Composto
• Inibição da germinação de esporos e/ou do crescimento micelial	Batata x <i>Verticillium albo-atrum</i>	Ácido clorogênico, catecol, hidroquinona, ácido gálico e naftoquinona
• Inibição da produção de enzimas importantes na patogênese (ex.: poligalacturonase)	Batata x <i>V. albo-atrum</i>	Ácido clorogênico, catecol e ácido rufiânico
• Inativação de enzimas importantes na patogênese (celulases e poligalacturonases)	Arroz x <i>Rhizoctonia solani</i>	Ácido digálico e benzoquinona
• Inibição da produção de fitotoxinas do patógeno, importantes na patogênese	Tomate x <i>Fusarium oxysporum</i> f.sp. <i>lycopersici</i>	Catecol

Um exemplo bem estudado é a resistência da batata contra o fungo *V. albo-atrum*. Lee & LeTorneau (1958) demonstraram que a resistência à murcha de *Verticillium* está correlacionada positivamente com a concentração de ácido clorogênico, um fenol. Cultivares resistentes podem desenvolver a doença, após a maturação da planta, momento em que a concentração do ácido clorogênico diminui consideravelmente (McLean *et al.*, 1961). Em algodão, uma situação semelhante é observada. Plantas mais jovens acumulam os fenóis catequim, galocatequim e isoquercitim e comportam-se como resistentes a *Verticillium dahliae*. O patógeno, entretanto, pode infectar plantas adultas, nas quais os níveis desses compostos foram significativamente reduzidos (Howel *et al.*, 1976). Outro caso, cuja importância de um fenol pré-formado é considerada, refere-se à interação entre batata doce e *Ceratocystis fimbriata*, onde plantas resistentes apresentam níveis mais elevados de umbeliferona e escopoletina que plantas suscetíveis (Vidhyasekaran, 1988).

Saponinas

Outro exemplo bem caracterizado de substâncias de defesa pré-formadas são as saponinas avenacinas de aveia. Constituem um grupo de pelo menos quatro triterpenóides glicosídicos que estão envolvidos na defesa contra o fungo *Gaeümannomyces graminis*. Isolados do patógeno que infectam o trigo (*G. graminis* var. *tritici*), não causam doença em aveia, pois não apresentam a forma funcional da enzima avenacinase que hidrolisa a avenacina em um composto menos tóxico.

Contrariamente, isolados capazes de infectar a aveia (*G. graminis* var. *avenae*) produzem a forma funcional da enzima (Shäfer, 1994). Estudos de mutagênese mostraram que quando o gene para avenacinase de *G. graminis* var. *avenae* foi inativado por transformação genética, os mutantes tiveram sua patogenicidade à aveia reduzida a quase zero (Shäfer, 1994).

Mecanismos bioquímicos induzidos

As plantas também podem sintetizar compostos químicos em decorrência de infecção bem sucedida ou não. Tais compostos são sintetizados em resposta a estímulos do patógeno que aparentemente conduzem à expressão de genes que não estavam sendo transcritos antes do contato com o patógeno. Nesse grupo de compostos, destacam-se as fitoalexinas e as PR-proteínas.

Fitoalexinas

Fitoalexinas são produtos antimicrobianos de baixo peso molecular, de ação local, produzidos e acumulados pelo hospedeiro após o estímulo por algum produto do patógeno (Paxton, 1981). As fitoalexinas também podem ser produzidas em resposta a determinados fatores abióticos, como produtos químicos, luz ultravioleta, injúria e outras causas de estresse.

Atualmente, mais de 200 fitoalexinas foram isoladas de várias famílias botânicas, principalmente dicotiledôneas, e tiveram sua estrutura química desvendada. A maioria delas é de natureza fenólica, mas há também fitoalexinas das classes dos poliacetilenos e isoprenos, entre outras. A exemplo dos fenóis pré-formados, as fitoalexinas podem contribuir para a resistência atuando de diferentes maneiras: inibindo a germinação de esporos e a elongação do tubo germinativo de fungos, inibindo o crescimento de fungos e bactérias e a produção de enzimas que desempenham papel importante na patogênese.

Muitas fitoalexinas importantes na resistência a patógenos radiculares são conhecidas. Um exemplo é a gliceolina, produzida pela soja. Essa fitoalexina parece atuar na resistência de plantas de soja contra *Sclerotinia sclerotiorum* (Sutton & Deverall, 1984), *Phytophthora megaspermae* var. *sojae* (Yoshikawa *et al.*, 1978) e *Meloidogyne incognita* (Kaplan *et al.*, 1980). No caso de *S. sclerotiorum*, Marciano (1994) demonstrou que, *in vitro*, gliceolina inibiu a produção da enzima poligalacturonase, um importante componente para a patogênese.

Na maioria das interações estudadas, as fitoalexinas podem ser produzidas tanto por plantas resistentes quanto por plantas suscetíveis. Entretanto, nas interações incompatíveis o acúmulo das fitoalexinas ocorre muito mais rapidamente. Exemplos dessa situação incluem os patossistemas tomate x *V. albo-atrum* (Tjamos & Smith, 1974) e soja x *P. megaspermae* var. *sojae* (Ken & Paxton, 1975), entre outros.

As fitoalexinas parecem desempenhar um papel ainda mais importante na resistência denominada não hospedeira, uma vez que normalmente, os patógenos de uma dada espécie são insensíveis ou degradam as fitoalexinas produzidas pelo seu hospedeiro. Esse fato é ilustrado na interação envolvendo ervilha e *F. solani* (VanEtten *et al.*, 1989).

PR-Proteínas (Pathogenesis-Related Proteins)

Outra importante classe de componentes da defesa que são ativados após o contato com o patógeno são as PR-proteínas. A maioria dessas proteínas tem atividade enzimática, podendo apresentar diferentes modos de ação. As quitinases e glucanases, por exemplo são enzimas que hidrolisam componentes da parede celular de fungos, como a quitina e β -1,3-glucanas, respectivamente, e em muitos casos seu envolvimento na resistência tem sido demonstrado. Outras PR-proteínas têm a capacidade de degradar ou inativar um produto de compatibilidade produzido pelo patógeno, como a enzima HC-toxina redutase do milho. Há também PR-proteínas integrantes de rotas metabólicas do hospedeiro que levam à síntese de compostos de defesa, como a fenilamônia-liase e as peroxidases, envolvidas na síntese de fenóis.

Assim como as fitoalexinas, as PR-proteínas podem ser sintetizadas tanto por plantas resistentes quanto por plantas suscetíveis. Muitas vezes as diferenças observadas estão relacionadas com o controle temporal e com a intensidade que uma determinada proteína é produzida.

Reação de hipersensibilidade

Um dos mecanismos de resistência induzida mais utilizados pelas plantas é a reação de hipersensibilidade (HR), que se constitui na rápida morte de um limitado número de células em torno do sítio de infecção (Gabriel & Rolfe, 1990). Acredita-se que a HR ocorra quando um produto do patógeno, denominado elicitor, é especificamente reconhecido pelo produto do gene de resistência correspondente. O reconhecimento dispara uma cascata de transdução de sinais que conduz à ativação de um conjunto de genes que codificam para produtos envolvidos na defesa, bem como à morte de algumas células do hospedeiro (Dangl, *et al.*, 1996; Pontier *et al.*, 1998).

Este tipo de resposta tem sido observado em várias interações envolvendo parasitas biotróficos e hemibiotróficos, incluindo fungos, bactérias, vírus, nematóides e fitoplasmas (Staskawicz *et al.*, 1995). No caso de patógenos radiculares, a reação de hipersensibilidade já foi descrita para várias interações, como tomate x *Meloidogyne* spp., tomate x *F. oxysporum* f.sp. *lycopersici*, citros x *Tylenchulus semipenetrans*, soja x *P. megaspermae* var. *sojae*, entre outras. O amplo espectro de

atuação da HR sugere que mecanismos de reconhecimento de organismos potencialmente patogênicos e de transdução de sinais que levam à ativação de genes relacionados com a defesa devem ser conservados no reino vegetal (Kamoun *et al.*, 1999).

Uma série de modificações morfológicas, fisiológicas e moleculares tem sido observada em células expressando a HR, como a produção e acúmulo de fitoalexinas, enzimas hidrolíticas, PR-proteínas, inibidores de proteases e deposição de calose e lignina na parede celular (Richael & Gilchrist, 1999). Isoladamente, ou em conjunto, tais respostas têm sido apontadas como importantes fatores de resistência. Além disso, a HR aparentemente ativa uma resposta posterior, referida como Resistência Sistêmica Adquirida (RSA), que atua de maneira inespecífica, reduzindo a severidade de doenças causadas por todas as classes de patógenos, inclusive patógenos normalmente virulentos (Staskawicz *et al.*, 1995). Evidências experimentais sugerem que a HR induza a liberação de uma ou mais moléculas sinalizadoras, que se difundem para células vizinhas, ativando genes envolvidos na defesa. O ácido salicílico e espécies ativas de oxigênio, como o H_2O_2 , aparentemente são os principais mensageiros na ativação dessa resposta. Além de atuarem como sinalizadores, as espécies ativas de oxigênio devem ser diretamente tóxicas para o patógeno, assim como para a própria célula vegetal. May *et al.* (1996) e Rao *et al.* (1997) demonstraram que radicais oxigênio e ácido salicílico causam peroxidação dos lípidios da membrana, o que pode ser diretamente responsável pelo colapso das células.

Outra via que também deve ser ativada em resposta a mensageiros químicos liberados em consequência da HR é a via que conduz à morte de algumas células do hospedeiro. Esse fenômeno é referido como morte celular programada e já se encontra bem caracterizado em células animais. Nesse caso, acredita-se que as células animais apresentam genes que quando ativados levam à sua própria morte (Jacobson *et al.*, 1997). A ativação pode ocorrer quando a célula torna-se incapaz de desempenhar sua função adequadamente e se “suicida” em benefício do organismo como um todo (Richael & Gilchrist, 1999).

Os primeiros indícios sobre morte celular programada em plantas associaram o fenômeno à senescência de tecidos vegetais. Atualmente, acredita-se que esse tipo de morte celular possa ocorrer em outras situações, inclusive na resistência contra patógenos (Berris, 1997; Graham & Graham, 1999; Greenberg, 1997; Pontier *et al.*, 1998; Richael & Gilchrist, 1999). A morte celular observada durante a HR, manifesta-se como um colapso dos tecidos, apresentando algumas características em comum com a morte celular programada que ocorre em células animais, como por exemplo, alterações na permeabilidade de membranas, condensação nuclear, produção de estruturas semelhantes a corpos apoptóticos, hipertrofia mitocondrial e diminuição do volume celular (Pontier *et al.*, 1998).

Recentemente, alguns experimentos têm demonstrado que mutantes na via que leva à morte celular durante a HR continuam apresentando resistência contra patógenos avirulentos. Além disso, há dados que indicam que quando essa via é bloqueada (pelo uso de inibidores químicos ou ambientes

sem oxigênio livre) a resistência também é mantida. Situações inversas também têm sido observadas, ou seja, casos em que a morte celular ocorre, mas a planta continua apresentando suscetibilidade. Adicionalmente, determinados mutantes exibem uma resposta semelhante à HR espontaneamente ou em resposta a estímulos que normalmente não conduziria a HR (Greenberg, 1997; Pontier *et al.*, 1998). Juntos esses dados têm questionado se a morte celular em consequência da HR é, de fato, indispensável para que a resistência se expresse. Vários grupos de pesquisas estão empenhados em esclarecer essas questões. No momento pode-se considerar que a resistência, em alguns casos, ocorre sem se verificar a morte celular, o que indica que a HR não é um mecanismo indispensável para a expressão da resistência, mas provavelmente um amplificador da resposta.

Devido, em parte, à diversidade de estilo de vida do patógeno, diferentes mecanismos de resistência podem ser empregados pelas plantas, mas a HR parece ser uma estratégia das mais importantes, estando conservada em praticamente todas as espécies vegetais e podendo ser ativada em resposta aos mais diversos patógenos. A HR atua em linhas diferentes, desempenhando papel no confinamento do patógeno, na ativação de genes que participam da defesa em torno do sítio de infecção e na indução de resistência sistêmica adquirida (Pontier *et al.*, 1998).

Desenvolvimento de cultivares resistentes

A obtenção de um cultivar resistente não é tão simples quanto a sua utilização pelo agricultor. Inicialmente, são identificadas as fontes de resistência. A seguir, a resistência deve ser incorporada no cultivar de interesse. Por fim, devem ser traçadas estratégias para que essa resistência seja durável.

Fontes de resistência

A primeira etapa na utilização da resistência no manejo de uma determinada doença é a identificação de fontes adequadas de resistência. Para isso, pode-se utilizar métodos de inoculações artificiais em condições controladas, ou quando a área apresenta longo histórico de infecção, pode-se simplesmente plantar os materiais e avaliar sua resistência com base na incidência e/ou severidade da doença em condições naturais, comparando-se com o comportamento de variedades sabidamente suscetíveis. Ambas as estratégias apresentam vantagens e desvantagens e cabe ao pesquisador escolher a melhor maneira de proceder.

A busca por genes de resistência a uma determinada doença deve ser iniciada entre variedades comerciais, pois esse material, normalmente, já teve muitas de suas características indesejáveis eliminadas. Deve-se dar preferência às variedades adaptadas às condições edafoclimáticas da região.

Variedades obsoletas, encontradas apenas em bancos de germoplasma, também podem funcionar como importantes fontes de resistência e devem ser incluídas no material a ser pesquisado (Borém, 1998). Nessas situações, quando se obtém sucesso, o número de retrocruzamentos necessários é relativamente pequeno, o que reduz o tempo requerido para o desenvolvimento da cultivar resistente.

No entanto, de um modo geral, é difícil encontrar fontes de resistência no material cultivado, uma vez que, em virtude de sua domesticação vários genes que poderiam ser importantes na resistência contra patógenos foram perdidos. Por isso que, na grande maioria das vezes, quando se busca uma fonte de resistência para programas de melhoramento de variedades, essa fonte é normalmente encontrada entre linhagens silvestres e raramente em variedades cultivadas, principalmente quando se trata de plantas autógamas.

Muitas vezes o uso de materiais selvagens como doadores de genes de resistência, ou de qualquer outra característica, apresenta uma grande desvantagem: muitas características indesejáveis estão presentes no material selvagem e são transferidas juntamente com o(s) gene(s) de interesse. Como conseqüência, uma série de 6 a 12 retrocruzamentos é requerida para que tais características sejam eliminadas.

Se no gemoplasma da espécie não for encontrada uma fonte satisfatória de resistência, pode-se estender a busca a outras espécies do mesmo gênero ou em determinadas situações a gêneros diferentes. Várias espécies selvagens de *Lycopersicon* têm fornecido genes de resistência contra patógenos de *L. esculentum*. No caso de patógenos do sistema radicular pode-se citar como exemplos o gene *Mi* de *L. peruvianum*, que confere resistência contra *Meloidogyne* spp., e o gene *I2* proveniente de *L. pimpinelifolium*, que atua na resistência a *F. oxysporum* f.sp. *lycopersici* (Tabela 10.2).

Tabela 10.2. Exemplos de espécies selvagens que foram utilizadas como fontes de resistência contra patógenos radiculares.

Cultura	Patógeno	Lóco	Espécie doadora
Tomate (<i>Lycopersicon esculentum</i>)	<i>Meloidogyne incognita</i> , <i>M. javanica</i> , <i>M. arenaria</i>	<i>Mi</i>	<i>Lycopersicon peruvianum</i>
Tomate	<i>M. incognita</i> , <i>M. javanica</i>	<i>Mi3</i>	<i>L. peruvianum</i>
Tomate	<i>Fusarium oxysporum</i> f.sp. <i>lycopersici</i> (raça 1)	<i>I</i>	<i>Lycopersicon pimpinelifolium</i>
Tomate	<i>Globodera rostochiensis</i>	<i>Hero</i>	<i>L. pimpinelifolium</i>
Tomate	<i>F. oxysporum</i> f.sp. <i>lycopersici</i> (raça 2)	<i>I2</i>	<i>L. pimpinelifolium</i>
Tomate	<i>F. oxysporum</i> f.sp. <i>lycopersici</i> (raças 1, 2 e 3)	<i>I3</i>	<i>Lycopersicon pennelli</i>
Beterraba (<i>Beta vulgaris</i>)	<i>Heterodera schachtii</i>	<i>Hs1^{pro-1}</i>	<i>Beta procumbens</i>
Batata (<i>Solanum tuberosum</i>)	<i>Ralstonia solanacearum</i>	-	<i>Solanum phuseja</i> <i>S. tuberosum</i>
Batata	<i>G. rostochiensis</i>	<i>H</i>	<i>Solanum multidissectum</i>
Batata	<i>G. rostochiensis</i>	<i>H²</i>	<i>S. tuberosum</i> spp. <i>andigena</i>
Batata	<i>G. rostochiensis</i>	<i>A, B</i>	<i>Solanum kurtzianum</i>
Morango (<i>Fragaria ananasa</i>)	<i>Phytophthora fragariae</i>		<i>Fragaria chiloensis</i>
Trigo (<i>Triticum aestivum</i>)	<i>Heterodera avenae</i>	<i>Cre3</i>	<i>Triticum tauschii</i>

Uma dificuldade adicional comumente encontrada é a incompatibilidade verificada para a maioria dos cruzamentos interespecíficos. Para se contornar esse problema, técnicas como fusão de protoplasto, resgate de embriões e transformação genética vêm sendo utilizadas.

Persistindo o insucesso, resta ainda a possibilidade do uso de agentes mutagênicos (químicos ou físicos) para gerar a resistência desejada. Esta é uma estratégia raramente bem sucedida, pois muito dificilmente uma mutação leva uma característica mais favorável. Teoricamente, isso é mais fácil quando a resistência pode ser alcançada graças à perda de função, como a modificação ou mesmo não produção de um sítio alvo, para uma enzima ou toxina, por exemplo.

Obtenção de cultivares resistentes

O processo tradicional de transferência de genes de resistência para um cultivar suscetível comercial é o melhoramento clássico. O método a ser adotado depende do controle genético da resistência. Quando governada por um único gene, a resistência é chamada de monogênica, que possui um efeito marcante sobre o fenótipo. Isto faz com que a diferença entre plantas resistentes e suscetíveis seja grande e de fácil visualização. É por esse motivo também chamada de resistência qualitativa. Quando controlada por um conjunto de genes de efeito menor, diz-se que a resistência é poligênica. Nesse caso, há variação contínua de graus de resistência, variando de extrema suscetibilidade à extrema resistência. Há a necessidade de uma escala para se quantificar a doença e atribuir valores aos genótipos, pois a distinção entre resistência e suscetibilidade não é clara. Em razão dessas características, é também chamada de resistência quantitativa. Assim, é muito mais fácil e rápido trabalhar com resistência monogênica, que também não exige conhecimentos de genética quantitativa, requeridos para se trabalhar com resistência poligênica. Por isso, a maioria dos fitopatologistas e melhoristas concentra seus estudos em genes de resistência de efeito maior.

Incorporação de resistência monogênica

Para a transferência de resistência monogênica, o método do retrocruzamento é o mais utilizado. Neste método, após obter uma progênie híbrida entre o doador (fonte de resistência) e o progenitor recorrente (cultivar comercial no qual se quer incorporar o gene de resistência), esta é retrocruzada sucessivamente com o progenitor recorrente até recuperar as características desejáveis do cultivar comercial. A cada retrocruzamento, as progênies são testadas quanto à resistência, descartando-se as plantas suscetíveis. Apenas as resistentes são novamente retrocruzadas. Esse processo é repetido até

a restauração das características agronômicas do progenitor recorrente, contendo agora o gene de resistência (Camargo & Bergamin Filho, 1995).

O número de retrocruzamentos depende de fatores como grau de recuperação desejado do progenitor recorrente, do mérito agrícola da fonte doadora, da intensidade de seleção para as características do progenitor recorrente e da existência de ligação gênica entre o gene de resistência e outros indesejáveis (Borém, 1998). Se progenitores com baixo mérito agrícola como espécies selvagens ou acessos de germoplasma são utilizados como fontes de resistência, é necessário realizar um grande número de retrocruzamentos. Porém, se variedades agronomicamente superiores são utilizados como fonte de resistência, o número de retrocruzamentos pode ser significativamente reduzido (Borém, 1998). O método dos retrocruzamentos foi utilizado para incorporar vários genes de resistência contra patógenos radiculares em cultivares comerciais, como *Mi*, *I*, *I2* e *I3* do tomateiro, *Hs^{pro-1}* de beterraba, *Rps* de soja (resistência a *P. megaspermae* var. *sojae*), entre outros.

Incorporação de resistência poligênica

Nesse caso, a forma de reprodução da planta é muito importante para definir o método a ser empregado. Para plantas de fecundação cruzada (alógamas), os métodos mais utilizados são a seleção massal e a seleção de famílias. Na primeira, são selecionados os indivíduos mais resistentes de uma população segregante e suas sementes são misturadas para compor a população seguinte. Repete-se o processo até atingir o nível de resistência desejado. Na seleção de famílias, as plantas são selecionadas de acordo com o desempenho de suas progênes. Somente as melhores famílias serão utilizadas no ciclo seguinte de seleção, repetindo-se o processo até atingir o nível de resistência desejado.

Para plantas autógamas, isto é, aquelas predominantemente de autofecundação, utilizam-se os métodos de “pedigree” e “bulk”. No método de “pedigree” ou genealógico, a partir da autofecundação de plantas híbridas, obtém-se uma população F_2 na qual são selecionados os melhores indivíduos. As progênes dessas plantas são testadas e procede-se à seleção entre e dentro de famílias. A geração seguinte é formada pelas sementes das melhores plantas, cultivadas como famílias individualizadas. Repete-se a seleção e reinicia-se o processo, que continua até seis a oito gerações (F_6/F_8), quando já há um alto nível de homozigose dentro de cada família e, por isso, passa-se a fazer seleção apenas entre famílias (Camargo & Bergamin Filho, 1995).

No método de “bulk” ou da população, as sementes das plantas selecionadas são misturadas para compor a população seguinte e a seleção é baseada no comportamento individual de cada planta e não na performance de sua progênie. Portanto, esse método está mais sujeito à influência de fatores ambientais. Após F_6/F_8 , inicia-se seleção entre e dentro de famílias como no método do

“pedigree”. Nas fases iniciais, esse método permite conduzir um número maior de plantas que o método anterior (Camargo & Bergamin Filho, 1995).

Utilização da engenharia genética para obtenção de plantas resistentes

Para se introduzir um gene ou um conjunto de genes desejados por meio dos métodos clássicos de melhoramento, normalmente, são necessários realizar cruzamentos entre plantas doadoras e receptoras, bem como uma série de retrocruzamentos (RC). Esse processo demanda muito tempo, além de ser restrito a plantas que apresentam compatibilidade sexual. Outra característica desfavorável é que mesmo em gerações avançadas de RC, uma fração do genoma do doador é mantida no material comercial e nessa fração podem estar presentes genes que conferem características desfavoráveis. As técnicas de biologia molecular se constituem, portanto, numa alternativa para vencer esses obstáculos. Por meio delas, pode-se conseguir desde a identificação até a transferência de um determinado gene de uma planta para outra, sendo a compatibilidade sexual irrelevante. Adicionalmente, o tempo consumido nesse processo é bem menor que o necessário pelos métodos convencionais e apenas a seqüência desejada é transferida. Pode-se também combinar os processos clássicos de melhoramento com as técnicas moleculares. Por exemplo, a utilização de marcadores moleculares para selecionar híbridos com a característica desejada e com menor fração do genoma do pai doador pode reduzir o número de RC de 10 a 12 para 5 ou 6 (Openshaw *et al.*, 1994).

A clonagem de genes R que atuam contra patógenos que apresentam uma ampla gama de hospedeiros pode possibilitar sua introdução em outras espécies para as quais não se dispõem de uma boa fonte de resistência. Essa estratégia tem sido utilizada com sucesso em várias interações (Lau *et al.*, 1999; Oldroyd & Staskawicz, 1999; Picoli *et al.*, 1999; Tai *et al.*, 2000). Considerando-se patógenos do sistema radicular, um bom candidato para essa estratégia seria o gene *Mi*, pois confere resistência a *M. incognita*, *M. javanica* e *M. arenaria*, importantes patógenos de muitas culturas (Williassom, 1998). Sua expressão heteróloga poderia auxiliar a resolver o problema do nematóide das galhas em culturas como café, feijão, soja, e muitas outras. Todavia, quando essa estratégia foi utilizada para a interação fumo x *Meloidogyne* spp., as plantas transformadas não expressaram qualquer nível de resistência (Williassom, 1998), indicando que a resposta de resistência, nesse caso, é dependente de fatores adicionais que estão presentes no tomateiro mas ausentes no fumo. É possível que para uma outra solanácea a estratégia seja bem sucedida. O sucesso também poderia ser alcançado mediante modificação *in vitro* do gene (Williassom, 1998). Resultados promissores foram relatados por Oldroyd & Staskawicz (1999), ao demonstrarem que a superexpressão do gene *Pto*, que confere

resistência contra raças de *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* expressando o gene *avrPto*, resulta no aumento da resistência a vários outros patógenos, inclusive a *R. solanacearum*.

Outra possibilidade atraente de se obter resistência transgênica é a expressão constitutiva de genes que codificam para proteínas que mostram atividade antifúngica *in vitro*. Entre estas, três grupos têm recebido destaque: b-1,3 glucanases, quitinases e proteínas inibidoras de ribossomos (RIP's). Os dois primeiros grupos atuam na degradação de componentes da parede celular de muitos fungos, enquanto as RIP's inibem a síntese protéica de fungos mediante modificação da subunidade 28S dos ribossomos.

Brogliè *et al.* (1991) foram os primeiros a demonstrarem o aumento da resistência mediante expressão de um transgene com atividade antifúngica. Os autores introduziram em fumo e canola o gene *chi-1a* de feijão que codifica para uma quitinase. As plantas transformadas exibiram um maior nível de resistência a *R. solani*. Estudos ultraestruturais e citoquímicos confirmaram que o aumento da resistência pode ser, pelo menos em parte, atribuído à maior acumulação dessa proteína.

A observação que quitinases e b-1,3 glucanases podem atuar sinergisticamente *in vitro* na inibição do crescimento de determinados fungos levou a idéia de que tal efeito podia também ser observado *in planta*, encorajando a obtenção de plantas expressando constitutivamente ambas as hidrolases. Plantas de tomate expressando, sob o controle do promotor 35S, os genes *chi-1a* e um gene para uma b-1,3 glucanase classe I, ambos provenientes do fumo, mostraram-se resistentes a *F. oxysporum* apenas quando as duas seqüências estavam presentes (Jorgedijk *et al.*, 1995; Van der Elzen *et al.*, 1995). O efeito sinérgico da expressão de uma RIP de cevada e de uma quitinase na resistência de fumo a *R. solani* foi verificado por Jach *et al.* (1995), sendo relatada uma redução de cerca de 55% na intensidade da doença.

Além da expressão constitutiva de monogenes, as pesquisas emergem para a manipulação de defesas multigênicas, tais como deposição de lignina e síntese de fitoalexinas. A estratégia consiste na superexpressão de genes que codificam para enzimas chaves da via de biosíntese desses compostos ou ainda na modificação de fatores de transcrição, modificação de genes regulatórios e produção de novas fitoalexinas, mais resistentes à detoxificação pelo patógeno (Dixon *et al.*, 1996).

Com relação aos fitonematóides, uma série de estratégias visando tornar as plantas mais resistentes está em desenvolvimento. Uma dessas estratégias é a expressão de genes que codificam produtos antinematóides, como inibidores de proteinases, colagenases, ou toxinas. Outra possibilidade atraente é a transformação da planta com anticorpos monoclonais que reconhecem especificamente secreções injetadas através do estilete, impedindo o estabelecimento do sítio de alimentação (Williassom & Hussey, 1996).

Durabilidade da resistência

A durabilidade da resistência diz respeito ao período de tempo em que a resistência permanece efetiva contra o patógeno após o início de seu uso em larga escala, em um ambiente favorável ao desenvolvimento da doença.

A resistência poligênica, ainda que mais difícil de ser incorporada em cultivares comerciais e de permitir algum desenvolvimento do patógeno, é usualmente efetiva contra todas as raças desse patógeno, não sendo facilmente “quebrada” por ele. É, portanto, durável. Já a resistência monogênica, usualmente conferida por um gene dominante da planta, é raça-específica, ou seja, não é efetiva contra todos os isolados do patógeno (Agrios, 1997; Crute, 1998). O produto desse gene é capaz de reconhecer o produto de um gene de avirulência do patógeno, também dominante, e desencadear uma rápida resposta de defesa que culmina com o confinamento do patógeno ao sítio de penetração, devido à produção localizada de compostos antimicrobianos e à morte celular programada – HR (Agrios, 1997; Graham & Graham, 1999; Hammond-Kosack & Jones, 1997). Entretanto, variantes do patógeno com alelos alternativos nesse loco de avirulência podem causar doença nessas plantas, pois não são reconhecidos pelo gene de resistência. Esses variantes, gerados por mutação ou recombinação, podem existir na população do patógeno e serem selecionados pela forte pressão exercida pelo plantio continuado e em larga escala de um cultivar resistente.

Uma vez que o patógeno virulento passe a predominar, o cultivar resistente deixa de ser efetivo para aquela doença, precisando ser substituído por outro cultivar contendo outro gene de resistência com especificidade diferente. Esse problema é tão mais severo quanto maior for a variabilidade do patógeno e a sua capacidade de dispersão. Por exemplo, genes de resistência a *Phytophthora infestans*, agente causal da mela ou requeima da batata, ou a *Puccinia* spp., agentes de ferrugens de vários hospedeiros são efetivos por poucos anos ou, às vezes, até menos de um ano, devido à grande variabilidade e capacidade de dispersão desses patógenos. No entanto, genes de resistência à murcha de *Fusarium*, em culturas como algodão e tomate, permanecem efetivos em várias regiões mesmo após dezenas de anos de uso intensivo. Um outro exemplo de resistência durável é o gene *Mi*, incorporado há décadas no tomateiro cultivado. Apesar dos relatos de populações de *Meloidogyne* spp. contra as quais a resistência conferida por *Mi* não é efetiva, esse gene continua sendo incorporado em praticamente todas as cultivares modernas de tomate (Williansom, 1998). Se o patógeno em questão possuísse uma forma de dispersão mais eficiente (o vento ou vetores, por exemplo) dificilmente a utilidade do gene *Mi* seria mantida.

Um gene pode também conferir resistência durável, mesmo a um patógeno com alta variabilidade e boa capacidade de dispersão, se o produto do gene de avirulência por ele reconhecido

mostrar-se presente em todos os isolados e tiver grande efeito sobre a sobrevivência e, ou, capacidade de causar doença do patógeno. Assim, indivíduos mutantes para o gene de avirulência teriam a sua capacidade de sobreviver e, ou, causar doença grandemente reduzida (Kearney & Staskawicz, 1990; Lamb *et al.*, 1992). Experimentalmente, a importância dos genes *Avr* na adaptabilidade ou na virulência do patógeno já foi demonstrada para várias interações, principalmente aquelas envolvendo patovares de *P. syringae* e *Xanthomonas campestris* (Baker *et al.*, 1997; Galán & Collmer, 1999; Leach & White, 1996).

Algumas estratégias foram propostas para a utilização de resistência monogênica raça-específica sem que esta seja rapidamente suplantada pelo patógeno. Uma possibilidade é o piramidamento de genes, que consiste em incorporar vários genes *R* com especificidades diferentes em um mesmo cultivar (Pedersen & Leath, 1988). Outra alternativa é o uso de multilinhas, que são misturas de isolinhas que diferem apenas quanto ao gene *R* presente em cada uma (Wolf & McDermott, 1994). Essas duas propostas são de difícil implementação pela dificuldade em se criar um supercultivar ou uma multilinha utilizando os métodos de melhoramento tradicionais. Outra opção é a rotação de genes de resistência, para a qual o agricultor deveria dispor de bons cultivares com diferentes genes *R*, os quais seriam alternados ao longo dos anos. Essa, também, não é uma situação comum.

Influência de fatores abióticos na resistência

A expressão da maioria das características das plantas, inclusive a resistência às doenças, está sujeita à influência do ambiente. Os fatores ambientais que aparentemente mais exercem influência na resistência são a temperatura e a nutrição.

Para várias interações tem sido demonstrado que a resistência apresentada por uma dada fonte pode não ser afetiva em condições de temperaturas elevadas, geralmente maiores que 28 a 30°C (Roberts, 1992; Williamson, 1998). Um exemplo clássico é a resistência contra *Meloidogyne* spp. conferida pelo gene *Mi*, que perde a eficiência quando a temperatura do solo passa dos 30°C (Dropkin, 1969). No caso da interação envolvendo o feijoeiro e *Meloidogyne* spp., têm sido demonstrado para várias fontes que a resistência decresce com o aumento da temperatura (Mullin *et al.*, 1991; Omwega *et al.*, 1990). Há situações em que se verifica exatamente o oposto, ou seja, o nível de resistência pode ser reduzido em consequência da diminuição da temperatura. Por exemplo, a resistência presente em algumas fontes de cucurbitáceas a *F. oxysporum* é melhor expressa quando a temperatura permanece em torno dos 30°C, enquanto em temperaturas inferiores a 16°C a resistência não é mantida (Armstrong & Armstrong, 1978).

Ainda não se conhece exatamente como a temperatura pode influenciar na expressão da

resistência, mas alguns trabalhos têm procurado esclarecer essa questão. Brueske & Dropkin (1973) relataram que quando tomateiros com o gene *Mi* são mantidos em temperaturas próximas a 27°C acumulam um “pool” de compostos fenólicos que pode constituir um fator de resistência pré-formado contra *Meloidogyne* spp. Além disso, verificaram um aumento na atividade de enzimas envolvidas na resposta de hipersensibilidade, como fenilalanina amônia liase (PAL) e polifenol oxidase. Nessa condição, a HR foi disparada e o nematóide não se estabeleceu no hospedeiro. Contrariamente, tomateiros mantidos à temperatura de 32°C apresentaram baixa atividade de PAL, reduzido “pool” fenólico e um grande número de nematóides associados ao sistema radicular. Os autores demonstraram também que essas diferenças não foram consequência de um efeito direto da temperatura sobre a reprodução ou infectividade do nematóide e concluíram que o decréscimo de fenóis e da atividade de PAL aboliram a base para que a HR ocorresse.

Para genes *R* que atuam no reconhecimento ou na via de transdução de sinais, o mais provável é que a temperatura afete a estrutura tridimensional da proteína. Como para cada proteína deve existir uma faixa de temperatura na qual sua estrutura é ideal para realização de sua função, ao se afastar dessa faixa, a proteína assume uma estrutura menos favorável, afetando sua atividade. É possível também que este efeito não seja diretamente sobre a proteína de resistência, mas sobre uma outra que regule sua atividade ou participe da resposta de defesa por ela mediada. Pode ser ainda que o efeito da temperatura se verifique sobre a transcrição do gene *R* ou da tradução do mRNA correspondente.

Os nutrientes também podem aumentar ou diminuir a resistência das plantas aos patógenos radiculares. Esse efeito é mais acentuado em cultivares que apresentam moderado nível de resistência e praticamente nulo em cultivares com elevados níveis de resistência ou suscetibilidade.

Os elementos minerais estão envolvidos em todos os mecanismos de defesa como componentes integrais ou ativadores, inibidores ou reguladores do metabolismo (Zambolin & Ventura, 1993). Dessa maneira podem atuar, por exemplo, na modificação da anatomia de células ou tecidos (deposição de silício, formação de tiloses, lignificação, etc) ou nas propriedades fisiológicas ou bioquímicas (síntese de compostos de defesa) (Aist, 1976; Zambolim & Ventura, 1993).

É impossível generalizar os efeitos de um determinado nutriente sobre as diferentes interações planta-patógeno. Muitas vezes um mesmo elemento pode provocar um aumento na resistência a um determinado patógeno e da suscetibilidade a um outro. Às vezes há diferenças inclusive na forma pela qual o nutriente é aplicado. De um modo geral, doenças causadas por *Fusarium* spp. e *Rhizoctonia* spp. tendem a ser reduzidas quando o nitrato é fornecido como fonte de nitrogênio e aumentada quando a fonte utilizada é a amônia. Para *Gaeumannomyces*, *Pythium*, *Verticillium* e *Streptomyces* o comportamento inverso é observado (Huber & Watson, 1974; Zabolim & Ventura, 1993). Uma

revisão mais profunda sobre esse aspecto tão atraente da interação planta-patógeno foi realizada por Zambolim & Ventura (1993).

Interações entre fitopatógenos habitantes do solo

Em algumas situações, a resistência a um determinado patógeno pode não se expressar se a planta estiver infectada com um segundo patógeno. Esses casos são mais comuns em interações envolvendo nematóides e fungos ou nematóides e bactérias de solo. Um clássico exemplo é observado em determinados cultivares de algodoeiros resistentes à murcha causada por *Fusarium oxysporum* f.sp. *vasinfectum*. Tal resistência pode não ser efetiva se a planta estiver infectada por *M. incognita* (Lordello, 1968; Ponte *et al.*, 1998). Em soja, um caso bem estudado é a doença conhecida como síndrome da morte súbita, que tem como agente etiológico *F. solani*. De acordo com Rupe *et al.* (1997), a presença do nematóide de cisto (*Heterodera glycines*) aumenta a severidade da doença e pode comprometer a única medida eficiente de controle da morte súbita – a resistência.

Também há várias evidências que plantas de tomateiro infectadas por *Meloidogyne* spp. tornam-se mais suscetíveis a *R. solanacearum* (Goto, 1992). Nesta associação, acredita-se que o papel do nematóide no aumento da intensidade da murcha seria consequência dos ferimentos provocados por este organismo, que serviriam como portas de entrada para a bactéria. Há ainda sugestões que as alterações fisiológicas no hospedeiro, provocadas pelo nematóide, poderiam tornar a planta mais favorável à colonização pela bactéria. Diversas evidências demonstram que as células gigantes são excelentes fontes de nutrientes para *R. solanacearum*, pois são ricas em aminoácidos, proteínas, carboidratos e ácidos orgânicos.

São inúmeros os relatos de interação entre fungos e bactérias de solo. Por exemplo, *V. dahliae* e *P. carotovorum* subsp. *carotovorum* causam juntos a doença conhecida como morte súbita da batateira. De acordo com Rahimiamm & Mitchell (1984), sintomas muito mais severos são observados quando ambos os patógenos estão presentes. Para explicar esses efeitos sinérgicos, os autores sugerem dois mecanismos: o estímulo recíproco na reprodução dos dois patógenos e a atividade enzimática mais intensa quando ambos os patógenos estão presentes.

Apesar de em muitos casos a ação concomitante ou seqüencial de dois ou mais patógenos puder comprometer a resistência apresentada a um desses patógenos, alguns trabalhos têm mostrado a possibilidade de se obter fontes de resistência contra doenças complexas, causadas por mais de um patógeno (Cavaleri, 1964; Meksem *et al.*, 1997; Nipoti *et al.*, 1989).

Considerações finais

Doenças causadas por fitopatógenos habitantes do solo representam uma séria ameaça para a agricultura. Medidas de controle baseadas em métodos químicos, biológicos, físicos ou culturais têm mostrado eficiência limitada em muitas interações. Assim, o controle pela resistência genética constitui a melhor alternativa para o manejo dessas doenças, podendo-se por meio dela se alcançar aumentos significativos de produtividade. Em países subdesenvolvidos, onde os agricultores freqüentemente não dispõem de recursos, assistência técnica, instrumentos de política agrícola ou incentivos governamentais para adotar outros métodos de controle, a disponibilidade de cultivares resistentes assume importância ainda maior. O plantio desses cultivares alinha-se também à crescente pressão da sociedade por redução no uso de defensivos agrícolas e por técnicas que conduzam a uma agricultura sustentável.

Bibliografia

- Agrios, G.N. Plant Pathology. 4th ed. New York. Academic Press. 1997.
- Aist, J.R. Papillae and related wound plugs of plant cells. Annual Review of Phytopathology 14: 145-163. 1976.
- Armstrong, G.M. & Armstrong, G.M. *Formae speciales* and races of *Fusarium oxysporum* causing wilt of the cucurbitaceae. Phytopathology 68: 19-28. 1978.
- Backer, B., Zambryski, P., Staskawicz, B. & Dinesh-Kumar, S.P. Signaling in plant-microbe interactions. Science 276: 726-733. 1997.
- Bent, A.F. Plant disease resistance: function meets structure. Plant Cell 8: 1757-1771. 1996.
- Berris, E.P. Programmed cell death during plant growth and development. Cell Death Differentiation 5: 649-661. 1997.
- Biggs, A.R., Merrill, W. & Davis, D.D. Discussion: response of bark tissues to injury and infection. Canadian Journal of Forest Research 14: 351-356. 1984.
- Borém, A. Melhoria de Plantas. 2. ed. Viçosa. Universidade Federal de Viçosa. 1998.
- Briggs, S.P. & Johal, G.S. Genetic patterns of plant host-parasite interactions. Trends in Genetics 10: 12-16. 1994.
- Brogliè, K., Chet, I., Holliday, M., Cressman, R., Biddle, P., Knowlton, S., Mauvais, C.J. & Brogliè, R. Transgene plants with enhanced resistance to the fungal pathogen *Rhizoctonia solani*. Science 254: 1194-1197. 1991.

- Brueske, C.H. & Dropkin, V.H. Free phenols and root necrosis in Nematex tomato infected with the root knot nematode. *Phytopathology* 63: 329-334. 1973.
- Camargo, L.E.A. & Bergamin Filho, A. Controle genético. In: Bergamin Filho, A., Kimati, H., Amorim, L. (Eds.) *Manual de Fitopatologia: Princípios e Conceitos*. v.1. São Paulo. Agronômica Ceres. 1995. pp.729-760.
- Cavaleri, P.A. Variedades resistentes à murcha. Campinas. Secretaria de Agricultura de São Paulo, DATE/SIR. 1964.
- Crute, I.R. The elucidation and exploitation of gene-for-gene recognition. *Plant Pathology* 47: 107-113. 1998.
- Dangl, J.L., Dietrich, R.A. & Richberg, M.H. Death don't have no mercy: cell death programs in plant-microbe interactions. *Plant Cell* 8: 1793-1807. 1996.
- De Wit, P.J.G.M. Pathogen avirulence and plant resistance: a key role for recognition. *Trends in Plant Science* 2: 452-458. 1997.
- Dixon, R.A., Lamb, C.J., Paiva, N.L. & Masoud, S. Improvement of natural defense responses. *Annals of the New York Academy of Sciences* 792: 126-139. 1996.
- Dropkin, V.H. The necrotic reaction of tomatoes and other hosts resistant to *Meloidogyne*: Reversal by temperature. *Phytopathology* 59: 1632-1637. 1969.
- Ellingboe, A.H. Genetics of host-parasite interactions. *Physiological and Plant Pathology* 4: 761-778. 1976.
- Fernandez, M.R. & Heath, M.C. Cytological responses induced by five phytopathogenic fungi in a nonhost plant, *Phaseolus vulgaris*. *Canadian Journal of Botany* 64: 648-657. 1986.
- Ferreira, F.A. *Patologia Florestal – Principais Doenças Florestais no Brasil*. Viçosa. Sociedade de Investigações Florestais. 1989.
- Flor, A.H. Host-parasite interactions in flax rust - its genetics and other implications. *Phytopathology* 45: 680-685. 1947.
- Gabriel, D.W. & Rolfe, B.G. Working models of specific recognition in plant-microbe interactions. *Annual Review of Phytopathology* 28: 365-391. 1990.
- Galán, J.E. & Collmer, A. Type III secretion machines: bacterial devices for protein delivery into host cells. *Science* 284: 1322-1328. 1999.
- Gopalan, S., Bauer, D.W., Alfano, J.R., Loniello, A.O., He, S.Y. & Collmer, A. Expression of the *Pseudomonas syringae* avirulence protein AvrB in plant cells alleviates its dependence on the hypersensitive response and pathogenicity (Hrp) secretion system in eliciting genotype-specific hypersensitive cell death. *Plant Cell* 8: 1095-1105. 1996.
- Goto, M. *Fundamentals of Bacterial Plant Pathology*. New York. Academic Press. 1992.

- Graham, T.L. & Graham, M.Y. Role of hypersensitive cell death in conditioning elicitation competency and defense potentiation. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 55: 13-20. 1999.
- Greenberg, J.T. The programmed cell death in plant-pathogen interactions. *Annual Review of Plant Physiology* 48: 525-545. 1997.
- Hammond-Kosack, K.E. & Jones, J.D.G. Plant disease resistance genes. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 48: 575-607. 1997.
- Howell, C.R., Bell, A.A. & Stipanovic, R.D. Effect aging on flavonoid content and resistance of cotton leaves to *Verticillium* spp. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 8: 181-188. 1976.
- Huber, D.M. & Watson, R.D. Nitrogen form and plant disease. *Annual Review of Phytopathology* 12: 132-165. 1974.
- Innes, R.W. Genetic dissection of R gene signal transduction pathways. *Plant Microbe Interactions* 1: 229-304. 1998.
- Jach, G., Grönhardt, B., Mundy, J., Logemann, S., Pinsdorf, E., Leah, R., Echell, J. & Maas, C. Enhanced quantitative resistance against fungal disease by combinatorial expression of different barley antifungal proteins in transgenic tobacco. *Plant Journal* 8: 97-109. 1995.
- Jacobson, M.D., Weil, M. & Martin, C.R. Programmed cell death in animal development. *Cell* 88: 347-354. 1997.
- Jacson, L.D.R. & Hupting, G.H. Rough bark formation in pine roots. *Forest Science* 10: 174-179. 1973.
- Johal, G.S. & Briggs, S.P. Reductase activity encoded by the *Hm1* disease resistance gene in maize. *Science* 258: 985-987. 1992.
- Jongedijk, E., Tigelaar, H., Van Roekel, J.C.S., Bres-Vloemans, S.A., Dekker, I., Van Der Elzen, P.J.M., Cornelissen, B.C.J. & Melchers, L.S. Synergistic activity of chitinases and b-1,3-glucanases enhances fungal resistance in transgenic tomato plants. *Euphytica* 85: 173-180. 1995.
- Jung, C. & Wyss, U. New approaches to control plant parasitic nematodes. *Applied Microbiology and Biotechnology* 51: 439-446. 1999.
- Kamoun, S., Huitema, E. & Vleeshouwers, V.G.A.A. Resistance to oomycetes: a general role for the hypersensitive response? *Trends in Plant Science* 4: 196-200. 1999.
- 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*. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 16: 319-325. 1980.
- Kearney, B. & Staskawicz, B.J. Widespread distribution and fitness contribution of *Xanthomonas campestris* avirulence gene *avrBs2*. *Nature* 346: 385-386. 1990.

- Kenn, N.T. & Paxton, J.D. Coordinate production of hydroxyphaseolin and the yellow fluorescent compound Pak in soybean resistant to *Phytophthora megaspermae* var. *sojae*. *Phytopathology* 65: 635-637. 1975.
- Kenn, N.T., Ersek, T., Long, M., Bruegger, B. & Holliday, M. Inhibition of the hypersensitive response of soybean leaves to incompatible *Pseudomonas* spp. by blastocidin S, streptomycin and elevated temperature. *Physiology Plant Pathology* 18:325-337. 1981.
- Kobayashi, D.Y., Tamaki, S.J. & Keen, N.T. Cloned avirulence genes from tomato pathogenic *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* confer cultivar specificity on soybean. *Proceedings National Academy of Science USA* 86: 157-161. 1989.
- Kolattukudy, P.E. Biochemistry and function of cutin and suberin. *Canadian Journal of Botany* 62: 2918-2933. 1984.
- Lamb, C., Ryals, J.A., Ward, E.R. & Dixon, R.A. Emerging strategies for enhancing crop resistance to microbial pathogens. *Bio/Technology* 10: 1436-1445. 1992.
- Lau, D., Carvalho, E.C.S., Brommonschenkel, S.H., Lima, G.S.A. & Zerbini, F.M. Analysis of the Sw-5-mediated response to *Tospovirus* species. *Virus Reviews & Research* 4: 154-155. 1999.
- Leach, J.E. & White, F.F. Bacterial avirulence genes. *Annual Review of Phytopathology* 34: 153-179. 1996.
- Lee, S. & Letourneau, D.J. Chlorogenic acid content and *Verticillium* wilt resistance of potatoes. *Phytopathology* 48: 268-274. 1958.
- Levings III, C.S., Rhoads, D.M. & Siedow, J.M. Molecular interactions of *Bipolaris maydis* T-Toxin and maize. *Canadian Journal of Botany* 73: S483-S489. 1995.
- Lordello, L.G.E. Nematóides das Plantas Cultivadas. São Paulo. Nobel. 1968.
- Lulai, E.C. & Corsini, D.L. Differential deposition of suberin phenolic and aliphatic domains and their roles in resistance during potato (*Solanum tuberosum* L.) wound-healing. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 53: 209-222. 1998.
- Mansfield, J.W., Bestwick, C., Brown, I., Keshavarzi, M. & Soyulu, S. Interactions between plant cells and bacteria: evidence for suppression of localized resistance reactions. In: VII International Congress of Plant Pathology, Edimburgh, Scotland, 1998. Abstracts, v.1, no. 1.3.5.
- Marciano, P. *In vitro* effect of the phytoalexin glyceollin I on polygalacturonase in the oxalic acid production of *Sclerotinia sclerotiorum*. *Phytoparasitica* 22: 101-108. 1992.
- Matsuoka, K. Resistência de *Capsicum annum* L. a *Phytophthora capsici* Leonin: um estudo ultraestrutural da interação (Tese de Doutorado). Viçosa. Universidade Federal de Viçosa. 1988.

- May, M.J., Hammond-Kosack, K.E. & Jones, J.D.J. Involvement of reactive oxygen species, glutathione metabolism, and lipid peroxidation in the Cf-gene dependent response of tomato cotyledons induced by race-specific elicitors of *Cladosporium fulvum*. *Plant Physiology* 110: 1367-1379. 1996.
- Mclean, J.E., Letourneau, D.J. & Guthrie, J.W. Relation of histochemical tests for phenols to *Verticillium* wilt resistance of potatoes. *Phytopathology* 51: 84-89. 1961.
- Meeley, R.B. & Watson, J.D. Molecular biology and biochemistry of *Hm1* a maize gene for fungal resistance. In: Nester, E.W. & Verma, D.P.S. (Eds) *Advances in Molecular Genetics of Plant-Microbe Interactions*. Dordrecht. Kluwer. 1993. p.463-475.
- Meeley, R.B., Johal, G.S., Briggs, S.P. & Watson, J.D. A biochemical phenotype for a disease resistance gene of maize. *Plant Cell* 4: 71-77. 1992.
- Meksem, K, Doubler, T.W., Chanchaoenchai, K., Njiti, V.N., Chang, S.J.C., Rao-Arelli, A.P., Cregan, P.E., Gray, L.E., Gibson, P.T. & Lightfoot, D.A. Clustering among *loco* underlying soybean resistance to *Fusarium solani*, SDS and SCN in near-isogenic lines. *Theoretical and Applied Genetics* 99: 1131-1142. 1997.
- Mullick, D.B. The non-specific nature of defense in bark and wood during wounding, insect and pathogen attack. *Recent Advances in Plant Biochemistry* 11: 395-441. 1997.
- Mullin, B.A., Abavi, G.S. & Pastor-Corrales, M.A. Modification of resistance expression of *Phaseolus vulgaris* to *Meloidogyne incognita* by elevated soil temperatures. *Journal Nematology* 23: 182-187. 1991.
- Nipoti, P., Finessi, L., Manzoli, D. & Gavina, F. Methods for estimating the resistance of strawberry plants to *Verticillium dahliae* Kleb., *Rhizoctonia fragariae* Hussain and McKee and *R. solani* Kühn. *Acta Horticulturae* 265: 609-613. 1989.
- Oldroyd, G.E.D. & Staskawicz, B.J. Genetically engineered broad-spectrum resistance in tomato. *Proceedings National Academy of Science USA* 95: 10300-10305. 1998.
- Omwega, C.O., Thomason, I.J. & Roberts, P.A. Effect of temperature on expression of resistance to *Meloidogyne* spp. in common bean (*Phaseolus vulgaris*). *Journal of Nematology* 22: 446-451. 1990.
- Openshaw, S.J., Jarboe, S.G. & Beavis, W.D. Marker-assisted selection in Backcross Breeding. In: *Plant Breeding Symposium of Molecular Marker*. p.41-43. 1994.
- Pascholati, S.F. & Leite, B. Hospedeiro: mecanismos de resistência. In: Bergamin Filho, A.; Kimati, H.; Amorim, L. (Eds.) *Manual de Fitopatologia: Princípios e Conceitos*. v.1. São Paulo. Agronômica Ceres. 1995. p.417-453.

- Paxton, J.D. Phytoalexins – a working redefinition. *Phytopathology Zeitschrift* 101: 106-109. 1981.
- Pearce, R.B. & Ride, J.P. Specificity of induction of the lignification response in wounded wheat leaves. *Physiological Plant Pathology* 16: 197-204. 1980.
- Pedersen, W.L. & Leath, S. Pyrimiding major genes for resistance to maintain residual effects. *Annual Review of Phytopathology* 26: 369-378. 1988.
- Picoli, E.A.T., Lima, G.S.A., Lau, D., Brommonschenkel, S.H., Otoni, W.C. & Zerbini, F.M. Heterologous expression of the *Sw-5* gene in eggplant (*Solanum melongena* L.) confers resistance to *Tospovirus* infection. *Virus Reviews & Research* 4: 155. 1999.
- Ponte, J.J., Silveira Filho, J., Lordello, R.R.A. & Lordello, A.I.L. Sinopse da literatura brasileira sobre *Meloidogyne* em algodão. *Summa Phytopathologica* 24: 101-104. 1998.
- Pontier, D., Balagué, C. & Roby, D. The hypersensitive response. A programmed cell death associated with plant resistance. *Molecular Biology and Genetics* 321: 721-734. 1998.
- Pryor, T. & Ellis, J. The gene complexity of fungal resistance gene in plants. *Advances in Plant Pathology* 10: 281-305. 1993.
- Rahimian, M.K. & Mitchell, J.E. Relationship of *Verticillium dahliae* and *Erwinia carotovora* subsp. *carotovora* in the early dying disease of potato. *Phytopathology* 74: 327-332. 1984.
- Rao, M.V., Paliyath, G., Ormond, D.P., Murr, D.P. & Watkins, C.B. Influence of salicylic acid on H_2O_2 production, oxidative stress, and H_2O_2 -metabolizing enzymes. Salicylic acid-mediated oxidative damage requires H_2O_2 . *Plant Physiology* 115: 137-149. 1997.
- Ray, H. & Hammerschmidt, R. Response of potato tubers to infection by *Fusarium sambucinum*. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 53: 81-92. 1998.
- Richael, C. & Gilchrist, D. The hypersensitive response: a case of hold or fold? *Physiological and Molecular Plant Pathology* 55: 5-12. 1999.
- Roberts, P.A. Current status of the availability, development, and use of host plant resistance to nematodes. *Journal of Nematology* 24: 213-227. 1992.
- Rupe, J.C., Robbins, R.T. & Gburjr, E.E. Effect of crop rotation on soil population densities of *Fusarium solani* and *Heterodera glycines* on the development of sudden death syndrome of soybean. *Crop Protection* 16: 575-580. 1997.
- Shäfer, W. Molecular mechanisms of fungal pathogenicity to plants. *Annual Review of Phytopathology* 32: 461-477. 1994.
- Simons, G., Groenendijk, J., Wijbrandi, J., Reijans, M., Groenen, J., Diergaarde, P., Van Der Lee, T., Bleeker, M., Onstenk, J., De Both, M., Mês, J., Cornelissen, B., Zabeau, P. & Vos, P. Dissection of the *Fusarium I2* gene cluster in tomato reveals six homologs and one active gene copy. *Plant Cell* 10: 1055-1068. 1998.

- Staskawicz, B.J., Ausubel, F.M., Baker, B.J., Ellis, J.G. & Jones, J.D.G. Molecular genetics of plant disease resistance. *Science* 268: 661-666. 1995.
- Sutton, D.C. & Deverall, B.J. Phytoalexin accumulation during infection of bean and soybean by ascospores and mycelium of *Sclerotinia sclerotiorum*. *Plant Pathology* 33: 377-383. 1984.
- Tai, T.H., Dahlbeck, D., Clark, E.T., Gajiwala, P., Pasion, R., Whalen, M.C., Stall, R.E. & Staskawicz, B.J. Expression of the *Bs2* gene confers resistance to bacterial spot disease in tomato. *Proceedings National Academy of Science USA* 96: 14153-114158. 1999.
- Tjamos, N.T. & Smith, I.M. The role of phytoalexins in the resistance of tomato to *Verticillium* wilt. *Physiological Plant Pathology* 4: 249. 1974.
- Van Der Elzen, P.J.M., Jongedijk, E., Melchers, L.S. & Cornelissen, B.J.C. Virus and fungal resistance: from laboratory to field. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 342: 835-838. 1995.
- Van Etten, H.D., Matthews, D.E. & Matthews, P.S. Phytoalexin detoxification: importance for pathogenicity and practical implications. *Annual Review of Phytopathology* 27: 143-164. 1989.
- Van Gijsegem, F., Genin, S. & Boucher, C. *hrp* and *avr* genes, key determinants controlling the interactions between plants and gram-negative bacteria. In: Singh, U.S.; Singh, R.P.; & Kohmoto, K. (Eds.) *Pathogenesis and Host Specificity in Plant Diseases: Histochemical, Biochemical, Genetic and Molecular Bases – Prokaryotes*. London. Pergamon. 1995. v.1. pp.273-292.
- Vaughn, S.F. & Lulai, E.C. The involvement of mechanical barriers in the resistance response of a field-resistant and a field-susceptible potato cultivar to *Verticillium dahliae*. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 38:4 55-465. 1991.
- Vidhyasekaran, P. *Physiology of Disease Resistance in Plants*. v.1. Boca Raton. CRC Press. 1988.
- Walton, J.D. Host-selective toxins: agents of compatibility. *Plant Cell* 8: 1723-1733. 1996.
- Williamson, V.M. & Hussey, R.S. Nematode pathogenesis and resistance in plants. *Plant Cell* 8: 1735-1745. 1996.
- Williamson, V.M. Root-Knot nematode resistance genes in tomato and their potential for future use. *Annual Review of Phytopathology* 36: 277-293. 1998.
- Wolf, M.S. & Mcdermott, J.M. Populations genetics of plant pathogen interaction: the exemple of the *Erysiphe graminis-Hordeum vulgare* pathosystem. *Annual Review of Phytopathology* 32: 89-113. 1994.

- Yoshikawa, M., Yamauchi, K. & Masago, H. Glyceollin: its role in restricting fungal growth in resistant soybean hypocotyls infected with *Phytophthora megaspermae* var. *sojae*. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 12: 73-82. 1978.
- Zambolim, L. & Ventura, J.A. Resistência a doenças induzida pela nutrição mineral das plantas. *Revisão Anual de Patologia de Plantas* 1: 275-318. 1993.

Controle Cultural de Doenças Radiculares

*Erlei M. Reis
Ricardo T. Casa
Laércio L. Hoffmann*

Introdução

A instabilidade da produtividade das culturas, na maioria das vezes, está relacionada às condições climáticas favoráveis à ocorrência das doenças. O controle das moléstias envolve medidas que geralmente aumentam o custo de produção e a conseqüente redução do lucro da atividade agrícola. Esta ameaça à sustentabilidade econômica tem levado os produtores a empregarem o manejo integrado de doenças. No controle integrado são empregadas todas as táticas disponíveis, tendo-se em mente o retorno econômico. Por outro lado, o manejo integrado de doenças, além destes aspectos, leva em consideração a sustentabilidade ecológica.

No manejo integrado de doenças as principais estratégias de controle baseiam-se no uso de variedades resistentes, no emprego de fungicidas, no uso de agentes biológicos e no controle cultural.

O controle cultural das doenças consiste basicamente na manipulação das condições de pré-plantio e durante o desenvolvimento do hospedeiro em detrimento ao patógeno, objetivando a prevenção ou a interceptação da epidemia por outros meios que não sejam a resistência genética e o uso de pesticidas. O objetivo primário do controle cultural é reduzir o contato entre o hospedeiro suscetível e o inóculo viável, de maneira a reduzir a taxa de infecção e o subseqüente progresso da doença (Rotem & Palti, 1980). De um modo geral, pode considerar-se que as medidas de controle cultural visam evitar a doença ou suprimir o agente causal, objetivando, portanto, a obtenção de plantas sadias mais do que controlar o agente causal.

Segundo Rotem & Palti (1980), são três os princípios que fundamentam o controle cultural: a) supressão do aumento e/ou a destruição do inóculo existente; b) escape das culturas ao ataque potencial do patógeno; c) regulação do crescimento da planta direcionado à menor suscetibilidade.

O potencial de controle cultural, ou por práticas culturais, está diretamente relacionado com a oportunidade de manipulação das condições de crescimento das plantas. As principais práticas culturais envolvidas no controle cultural são: rotação de culturas, manejo do solo e dos restos culturais, população adequada de plantas, irrigação, adubação verde, compostagem, fertilização do solo, época de plantio e profundidade de semeadura (Bailey, 1997; Reis & Forcelini, 1995; Rotem & Palti, 1980; Watkins & Boosalis, 1994).

A rotação de culturas, a prática mais antiga no controle de doenças e de pragas (Cook & Veseth, 1991), continua sendo a mais eficiente entre os métodos culturais de controle. No Brasil, ênfase ao controle de doenças pela rotação de culturas tem sido dada em cereais de inverno (Reis & Santos, 1983).

Fatores determinantes de doenças de plantas

Para melhor entender o efeito e o potencial do controle cultural sobre as doenças, é necessário rever-se alguns princípios básicos da fitopatologia.

Os três fatores determinantes de doenças bióticas de plantas são a combinação do hospedeiro, do patógeno e do ambiente. A combinação no tempo e no espaço, destes três elementos, determina a ocorrência ou não de uma doença, bem como sua intensidade e perdas na produção.

O hospedeiro (planta cultivada) é a principal fonte nutricional dos patógenos. Por isso, os parasitas são nutricionalmente dependentes do hospedeiro, e suas populações são função da disponibilidade alimentar e do ambiente que age como um catalizador dos processos biológicos. Os patógenos são representados pelos agentes causais de doenças, podendo ser fungos, bactérias, nematóides e vírus. O ambiente é representado, principalmente, pela temperatura, umidade e pH do solo, teor de matéria orgânica e fertilidade. Na realidade, o fator ambiente representa o conjunto dos fatores edafo-climáticos que envolve o patógeno e o hospedeiro.

Sobrevivência de fitopatógenos

Para elucidar os princípios envolvidos no desenvolvimento e no controle de doenças descreve-se a seguir alguns aspectos da sobrevivência de fitopatógenos. Sobreviver é manter a viabilidade sob condições adversas. O conhecimento da biologia de um fitopatógeno leva ao entendimento de onde,

como, e por quanto tempo ele sobrevive na ausência da planta hospedeira cultivada e de como pode ser racionalmente controlado.

Os fungos classificados como habitantes do solo, são aqueles que persistem no solo por muitos anos na ausência do hospedeiro suscetível. Este grupo sobrevive sem um hospedeiro específico tanto pelo crescimento saprofítico na matéria orgânica no solo ou por sua habilidade de parasitar ampla gama de hospedeiros. Os classificados como invasores do solo, são aqueles que não persistem no solo na ausência da planta hospedeira. Os invasores são introduzidos na lavoura e aumentam sua população durante o ciclo da cultura. O potencial destrutivo de ambos os grupos está relacionado com a densidade de inóculo, que por sua vez pode ser afetada pelo intervalo entre o cultivo de culturas suscetíveis e por alterações nas propriedades biológicas, físicas e químicas devido ao manejo do solo (Watkins & Boosalis, 1994).

A principal ameaça à viabilidade dos fitopatógenos é a inanição após a fase parasitária. Isso porque, nesta fase, a competição pelo substrato (restos culturais) atinge seu clímax. Somente os patógenos mais aptos irão sobreviver nessa condição de competição e de estresse nutricional (Reis, 1987). Por meio do controle cultural pode-se explorar a vulnerabilidade dos fitopatógenos, uma vez conhecendo-se seus mecanismos de sobrevivência.

Ao contrário do que muitos pensam, a temperatura de inverno não é fator ambiental detrimental à sobrevivência dos fitopatógenos no Sul do Brasil, como, por exemplo, ocorre em regiões de clima temperado frio da Argentina e do Chile. Na realidade, o período de sobrevivência dos patógenos de cereais de inverno é durante o verão-outono, após a colheita. As temperaturas altas nas regiões mais quentes também não lhes são letais.

É tão grande a dependência dos fitopatógenos pela planta cultivada que numa lavoura eles procuram não se separar do hospedeiro. É considerado neste caso como substrato, a planta viva cultivada, a planta viva voluntária, o resto cultural e a semente. Por isso, a presença dos restos culturais na lavoura significa a presença dos patógenos (Figura 12.1) e sua ausência, conseqüentemente, indica a inexistência dos parasitas naquele local (Reis *et al.*, 1998).

Assim, pode-se visualizar que no caso do plantio direto ocorrem condições ideais à sobrevivência e a multiplicação dos fitopatógenos. Deve-se acrescentar, também, que as populações destes aumentam ou diminuem em função da disponibilidade alimentar e do ambiente.

Embora os dados da Figura 11.1 tratem do fungo *Bipolaris sorokiniana* em trigo, pode-se inferir que o mesmo processo deve ocorrer com qualquer parasita necrotrófico causador de podridão radicular que sobreviva nos restos culturais em qualquer cultura, ou seja, este princípio pode ser aplicado a outros patossistemas.

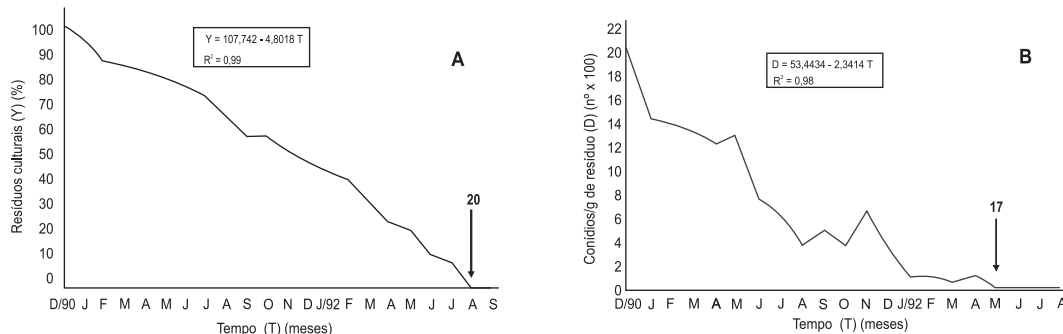


Figura 11.1. Decomposição de restos culturais de trigo (A) e esporulação de *Bipolaris sorokiniana* (B) (Reis *et al.*, 1998).

Classificação dos patógenos segundo os requerimentos nutricionais e implicações na sobrevivência e nas estratégias de controle

Os agentes causais das doenças das plantas podem ser classificados em parasitas biotróficos e necrotróficos (Federation, 1973). Os biotróficos são aqueles que extraem seus nutrientes, única e exclusivamente de tecidos vivos. Em geral, este grupo de fungos não está envolvido com as podridões radiculares, e seu controle é feito preferencialmente por meio de cultivares resistentes e pela quimioterapia. Os parasitas necrotróficos são aqueles que utilizam tecidos mortos como fonte de nutrientes. Após a colheita, os fungos continuam extraindo nutrientes, saprofiticamente, dos restos culturais. Apresentam duas fases nutricionais distintas: parasitismo na planta viva e saprofitismo na planta morta. Enquadra-se nesta situação, por exemplo, os agentes causais de podridões radiculares dos cereais de inverno, como *B. sorokiniana* e *Gaeümannomyces graminis*. Os necrotróficos são, portanto, potencialmente, controláveis pela rotação de culturas. Por outro lado, os fungos que apresentarem habilidade de competição saprofítica e/ou estruturas de repouso, os mais dificilmente manejados, podem ser controlados por rotação de culturas por período longo, desenvolvimento da supressividade do solo, manejo do solo e manejo da matéria orgânica.

Controle cultural ou por práticas culturais

Rotação de culturas

Conceitos e princípios

Sob o ponto de vista fitotécnico, a rotação de culturas constitui na alternância regular de diferentes culturas em uma mesma área. Essa troca deve ser efetuada de acordo com um planejamento adequado, no qual devem ser considerados diversos fatores, entre eles a cultura predominante da região, em torno da qual será programada a rotação, além dos fatores de ambiente que influirão nas culturas escolhidas para integrarem o sistema (Santos *et al.*, 1983).

Segundo Derpsch (1985), rotação de culturas pode ser definida como a alternância ordenada de diferentes culturas, num espaço de tempo, na mesma lavoura, obedecendo a finalidades definidas, sendo que uma espécie vegetal não é repetida, no mesmo lugar, com intervalo menor do que dois e, se possível, três ou mais anos.

Por outro lado, sob o ponto de vista fitopatológico, rotação de culturas consiste no plantio de uma mesma espécie vegetal, num mesmo local da lavoura, na mesma estação de cultivo, onde os restos culturais do cultivo anterior foram eliminados biologicamente. Nesta situação, a palha foi eliminada pela ação decompositora dos microrganismos do solo; foram biologicamente degradados de tal maneira que o inóculo foi eliminado ou mantido abaixo do limiar numérico de infecção. Contrariamente, monocultura consiste no cultivo da mesma espécie vegetal, no mesmo local da lavoura, onde estão presentes seus próprios restos culturais (Reis & Casa, 1996).

Muitas vezes são confundidos os significados dos termos sucessão e rotação de culturas. Conceitua-se sucessão de culturas como a seqüência pré-estabelecida de culturas, dentro do mesmo ano agrícola. O cultivo de trigo, por exemplo, após a soja, ao longo dos anos, é considerada como sendo uma sucessão de culturas e não rotação de culturas. Outro sistema largamente empregado no Brasil é o cultivo de milho ou de feijão safrinha. Nesta situação, em alguns casos, a mesma espécie vegetal está sendo cultivada em sucessão no mesmo ano agrícola; seria um exemplo de sucessão da mesma espécie vegetal ou dupla monocultura anual. Neste último caso, o manejo das culturas em safrinha pode determinar a intensidade máxima de uma doença.

A monocultura, praticada de forma generalizada no Brasil, vem apresentando problemas alarmantes, tanto nos custos de produção como nos índices de produtividade das culturas.

O princípio de controle envolvido na rotação de culturas é a supressão ou eliminação do substrato apropriado para o patógeno. Sob este ponto de vista, a rotação de culturas constitui-se, também, numa medida de controle biológico. O efeito principal da rotação de culturas relaciona-se à

fase de sobrevivência do patógeno (Curl, 1963). Nesta fase, os patógenos são submetidos a uma intensa competição microbiana, durante a qual, geralmente, levam desvantagem. Correm, também, o risco de não encontrar o hospedeiro, o que determina, geralmente, sua morte por desnutrição. Isto ocorre no período entre dois cultivos de uma planta anual, durante a fase saprofítica. A rotação de culturas, durante uma estação de cultivo, pode controlar os patógenos que sobrevivem nos restos culturais e que não possuam estruturas de resistência como esclerócios, clamidosporos e oosporos. Para estes fungos são necessários um período maior de rotação e principalmente o desenvolvimento da supressividade do solo.

Solo supressivo a patógenos foi definido por Baker & Cook (1974), como sendo aquele no qual o patógeno não pode se estabelecer; ou o patógeno se estabelece e não possui potencial para causar a doença; ou se estabelece, causa doença inicialmente, e finalmente a moléstia diminui de intensidade pelo cultivo do hospedeiro em monocultura por período longo. Portanto, no solo supressivo os microrganismos apresentam potencial de suprimir o crescimento, a multiplicação ou o parasitismo de fungos infectantes de raízes. Este é um fenômeno natural que pode ser estimulado pelo aumento da atividade microbiana do solo. O aumento da qualidade e quantidade de microrganismos desejáveis para esta finalidade pode ser obtido pela adição de compostos orgânicos no solo ou pela rotação de culturas.

Como determinar o intervalo da rotação de culturas

No controle cultural de doenças radiculares, uma cultura somente deverá voltar a ser cultivada na mesma lavoura quando a densidade de inóculo do patógeno alvo do controle estiver abaixo do limiar numérico de infecção. Para determinar-se o intervalo de rotação de culturas deve-se ter conhecimento sobre a gama de hospedeiros, os mecanismos de sobrevivência dos fungos, sendo, também, necessário quantificar-se o período de decomposição dos restos culturais e o período de viabilidade das estruturas de resistência dos patógenos.

Um exemplo ocorre com o agente causal do mal-do-pé de trigo, *G. graminis* var. *tritici*, que sobrevive no solo associado aos restos culturais, principalmente, em tecidos coronais das plantas suscetíveis (Reis, 1989). Se o trigo ou a cevada deixarem de ser cultivados na mesma área, tal patógeno é incapaz de parasitar a soja, a aveia, o tremoço ou a ervilhaca, sendo, portanto, dependente dos restos culturais do centeio, cevada, trigo e triticale. Quando se deixa um inverno sem semear trigo, cultivando-se então aveia, por exemplo, passaram-se 18 meses. Portanto, tempo suficiente para a mineralização dos restos culturais, que ocorre em torno de 16 a 18 meses. Esta doença só é importante em monocultura de plantas suscetíveis. O mal-do-pé é controlado por rotação de um e de dois

invernos. A monocultura, por outro lado, realimenta o fungo a cada 6-7 meses, tempo requerido para que o trigo volte a ser cultivado na mesma área (Reis & Casa, 1997).

Outro exemplo é o agente causal da podridão comum de raízes do trigo, *B. sorokiniana*. Esse fungo se multiplica, parasitariamente na planta viva e saprofiticamente nos restos culturais do trigo, centeio, cevada e triticale, resultando na adição de inóculo no solo. Após a decomposição dos resíduos culturais, o fungo pode ainda sobreviver como conídios livres no solo, os quais permanecem dormentes sob fungistase por um período de até 37 meses (Reis, 1985). Fica claro que além de multiplicar-se nos restos culturais, o fungo pode, após a mineralização, manter a viabilidade por um período extra. Apesar disso, a podridão comum de raízes tem sido manejada com o intervalo de um inverno de rotação (18 meses decorrem desde a colheita até o novo plantio do cereal de inverno) com espécies alternativas não suscetíveis (Reis & Casa, 1997). Embora nesse período o patógeno não perca completamente a viabilidade, há indícios de que a densidade de inóculo é mantida abaixo do limiar numérico de infecção (Casa & Reis, 1990).

Na Tabela 11.1, demonstra-se a eficiência da rotação de culturas, com o intervalo de um ou mais invernos, em reduzir a severidade das podridões radiculares do trigo.

Tabela 11.1. Efeitos de sistemas de rotação de culturas na severidade de doenças (%) do sistema radicular de trigo, em plantio direto (adaptado de Santos *et al.*, 1998).

Sistema de rotação	Ano						Média
	1987	1988	1989	1990	1991	1993	
Sistema I ¹	56 a	12	50 a	33 a	32 a	50 a	39 a
Sistema II ²	9 b	9	14 b	9 b	21 ab	7 b	12 b
Sistema III ³	8 b	9	10 b	11 b	9 c	7 b	9 b
Sistema IV ⁴	9 b	9	15 b	11 b	15 bc	8 b	11 b
Média	21	10	22	16	19	18	18
C.V. (%)	23	19	22	23	18	35	

¹Sistema I: trigo/soja (monocultura); ²Sistema II: trigo/soja e ervilhaca/milho ou aveia/soja; ³Sistema III: trigo/soja, linho/soja ou aveia branca e ervilhaca/milho; ⁴Sistema IV: trigo/soja, aveia branca/soja, cevada/soja e tremoço/milho.

Médias seguidas pela mesma letra, na vertical, não apresentam diferenças significativas, ao nível de 5 % de probabilidade, pelo teste de Duncan.

Relação entre rotação de culturas e supressividade do solo

A maioria dos casos relatados de supressividade refere-se a sua ocorrência em monocultura. Porém, a maneira mais prática e econômica de manipular a supressividade do solo é através da rotação de culturas.

A rotação de culturas pode levar à redução da densidade de inóculo de um determinado fitopatógeno devido a: (a) eliminação do substrato determinando a morte do patógeno por inanição; (b) as espécies vegetais alternativas, cultivadas, poderão selecionar e ou aumentar a população de uma espécie, ou grupo de microrganismos, antagonistas, ao fungo alvo do controle. Neste último caso, os mecanismos de redução ou eliminação do inóculo podem ser atribuídos à antibiose, competição e predação (Deacon & Berry, 1993).

O agente causal da rizoctoniose, *Rhizoctonia solani*, sobrevive no solo, saprofiticamente, apresentando uma ampla gama de hospedeiros, como plantas nativas e/ou invasoras e cultivadas. Tal fungo é um habitante do solo, com alta habilidade de competição saprofitica, sendo de difícil controle pela prática da rotação de culturas. As estratégias de controle, em áreas extensas de cultivo, devem concentrar-se no desenvolvimento da supressividade do solo. Por exemplo, no caso da soja, a supressividade poderia ser aumentada pela qualidade e quantidade de matéria orgânica acrescentada ao solo. Neste caso, a rotação de culturas utilizando milho no verão possibilita diversificar a qualidade do substrato e o plantio direto aumentar a sua quantidade.

Um exemplo de sucessão de culturas em melhorar a qualidade da matéria orgânica com reflexo na redução da intensidade da rizoctoniose e da podridão branca da haste da soja, é o cultivo de aveia preta no inverno antecedendo a leguminosa (Derpsch & Calegari, 1985).

O fungo *Sclerotium rolfsii*, habitante natural do solo, é de difícil controle pela rotação de culturas, pois apresenta ampla gama de hospedeiros, além do que, satisfaz seus requerimentos nutricionais pela sobrevivência saprofitica nos restos culturais em decomposição (Punja, 1985). No sistema plantio direto, a totalidade dos restos culturais após a colheita permanece na superfície do solo. Nessa condição, o fungo pode manter sua viabilidade e dar início ao parasitismo de novas plantas. Nem por isso, na cultura da soja tem sido observado aumento da podridão do colo causado por *S. rolfsii*. Provavelmente, a supressividade do solo, atribuída à rotação de culturas, seja responsável pelo controle, cujo mecanismo envolvido ainda não foi esclarecido.

Outro exemplo de patógeno de difícil controle pela rotação de culturas é o fungo *Fusarium solani* f.sp. *phaseoli*, que causa a podridão seca da raiz em feijoeiro. Este patógeno é habitante do solo, vivendo saprofiticamente nos restos culturais, podendo, na ausência da planta hospedeira, sobreviver no solo por muitos anos na forma de clamidosporos, além do que, pode sobreviver colonizando as raízes de plantas não hospedeiras sem causar sintoma secundário (Hall, 1994; Menzies, 1963). Segundo Zambolim *et al.* (1997a), a rotação de culturas com plantas da família das gramíneas por um período de 4 a 5 anos pode reduzir a população do fungo no solo. Neste caso, mesmo com período longo de rotação a população do fungo pode ser reduzida e não eliminada da lavoura. Deve ser enfatizado que os fungos habitantes do solo são dificilmente eliminados do solo por práticas

culturais. Dependendo do manejo da cultura e das condições ambientais, podem se manifestar com maior ou menor intensidade. O manejo deve objetivar reduzir a população a uma densidade de inóculo que não cause danos à cultura. Embora pouco explorado, o desenvolvimento da supressividade de solo deveria ser prioritário na pesquisa para este patossistema.

No caso da soja, uma das podridões radiculares mais importantes é a podridão vermelha, causada por *Fusarium solani* f.sp. *glycines*. Esta doença tem aumentado em ocorrência e em intensidade. A tentativa de controle tem sido baseada, principalmente, no desenvolvimento de cultivares resistentes ou tolerantes, embora com pouco sucesso. À semelhança com a podridão seca da raiz do feijoeiro, a podridão vermelha tem causado danos mesmo em lavouras de rotação de soja com milho. Por isto, os esforços visando ao seu controle também deveriam concentrar-se no desenvolvimento da supressividade.

Relação entre plantio direto e rotação de culturas

Os danos causados pelo fungo *Sclerotinia sclerotiorum* podem ser minimizados pela prática do plantio direto com rotação de culturas. Nasser & Sutton (1993) observaram uma redução na intensidade da doença na cultura do feijão atribuída à barreira mecânica propiciada pela palha do arroz, reduzindo a liberação do inóculo no ar. Em plantio direto do feijão sobre palha de arroz houve uma redução de 43% na viabilidade dos esclerócios e 20% no plantio sem palha de arroz (Karl *et al.*, 1997). Essa perda de viabilidade pode estar relacionada com a umidade, temperatura e quantidade e qualidade da microbiota do solo. Em outro estudo, Reis *et al.* (dados não publicados) demonstraram em experimento conduzido no campo que os esclerócios do fungo, mantidos na superfície do solo, simulando o plantio direto, com pouca palha na superfície, perderam a viabilidade num período de 15 meses e que os esclerócios enterrados no solo a 10 cm de profundidade, perderam a viabilidade em 36 meses. Estes fatos indicam que os esclerócios na superfície do solo encontraram condições favoráveis a germinação o que determinou a perda de sua viabilidade, enquanto que nos enterrados, não encontrando condições à germinação, permaneceram dormentes, uma vez que quando trazidos ao laboratório e submetidos às condições ideais (luz, temperatura e umidade) germinaram. Os mecanismos discutidos acima devem ser melhor esclarecidos de modo a serem utilizados pelo sistema de produção. Com isso, a podridão branca da haste, poderia ser controlada pela rotação de culturas em plantio direto explorando a barreira física da palha à disseminação do patógeno ou criando condições à germinação do esclerócio na ausência do hospedeiro.

Rotação x sucessão de culturas

Além dos aspectos de rotação de culturas, deve-se levar em consideração no manejo de doenças a sucessão de culturas. Por exemplo, a soja cultivada em rotação e em sucessão, principalmente, ao nabo forrageiro e a ervilhaca, no sistema plantio direto, tem apresentado danos econômicos devido ao ataque de *S. sclerotiorum*. Estas duas espécies de plantas são também suscetíveis ao patógeno. Portanto, nessa seqüência de culturas a rotação é ineficiente em controlar o fungo. A rotação e a sucessão de culturas recomendada para o controle específico desta doença devem incluir gramíneas.

Espécies vegetais para rotação de culturas

A escolha das culturas que poderão integrar um sistema de rotação depende de fatores técnicos e econômicos. Dentre os fatores técnicos, podem ser citados: a adaptação das culturas à região, considerando o risco de investimento; o aspecto fitossanitário em relação ao controle de doenças (não ser suscetível ao patógeno alvo do controle) e de pragas; a possibilidade de uma cultura tornar-se planta daninha nos cultivos subseqüentes ou, de forma inversa, permitir o seu controle; o valor da tecnologia disponível para a cultura; a disponibilidade de equipamento e de mão-de-obra necessária para sua exploração (Santos *et al.*, 1983). Além disso, as culturas alternativas têm apresentado problemas de produção de sementes. Entre os fatores econômicos básicos estariam aqueles relativos ao custo de produção, à segurança de mercado e à disponibilidade de crédito para sua exploração.

Uma espécie vegetal, para integrar um sistema de rotação, não pode ser hospedeira dos mesmos patógenos da cultura a ser explorada. Geralmente, as espécies de folhas largas podem ser alternativas para integrar um sistema de rotação com gramíneas e vice-versa. No caso dos cereais de inverno, no sul do Brasil, podem ser cultivadas como alternativas a ervilhaca, o chícharo, a serradela, os trevos e a colza. As aveias representam as principais espécies recomendadas como alternativas para o trigo, para a cevada e para o triticale.

O único inconveniente das aveias é a suscetibilidade ao vírus do mosaico comum do trigo, transmitido pelo fungo *Polymixa graminis*, de ocorrência natural no solo. Havendo registro de ocorrência do vírus numa lavoura, deve-se plantar cultivares de trigo resistentes. No entanto, a rotação de culturas pode, em algumas situações, controlar também o vírus do mosaico do trigo, exercendo efeito sobre o vetor (Tabela 11.2) (Reis *et al.*, 1985).

Tabela 11.2. Efeito da rotação de culturas na intensidade do mosaico comum do trigo (Reis *et al.*, 1985).

Tratamentos					Intervalo (anos) sem trigo ou cevada	Mosaico ^x (%)
Anos de cultivo						
1979	1980	1981	1982	1983		
C/T	Trigo	Trigo	Trigo	Trigo	0	83 a
C/T	Colza	Cevada	Tremoço	Trigo	1	38 c
C/T	Trigo	Trevo	Trevo	Trigo	2	80 ab
Linho	Trigo	Tremoço	Colza	Trigo	2	64 b
Colza	Trigo	Aveia	Linho	Trigo	2	77 ab
C/T	Colza	Linho	Tremoço	Trigo	3	24 d

^xDeterminado segundo a fórmula de McKinney, modificada, em que plantas saudias = desenvolvimento normal; infecção leve = plantas com sintomas fracos de mosaico, tamanho reduzido exibindo, muitos afilhos; moderada = plantas de tamanho reduzido, afilhamento excessivo, espigas muito pequenas e em número reduzido; severa = plantas extremamente afilhadas sem espigas, maioria morta.

No caso da podridão comum de raízes, foi demonstrado que o cultivo do centeio, ao contrário das aveias, determinou o maior aumento da população de *B. sorokiniana* no solo. Por esta razão, concluiu-se que o centeio, por ser suscetível ao fungo, não deve integrar o sistema de rotação para o trigo (Reis & Baier, 1983). A cevada, por ser suscetível a esta podridão radicular, também não é indicada como uma espécie alternativa para integrar o sistema de rotação com o trigo.

As espécies de plantas alternativas para integrarem um sistema de rotação de culturas, além de não serem suscetíveis ao patógeno alvo de controle, não devem servir de hospedeiro residente, sendo ideal que selecione e possibilite o aumento populacional de uma espécie de microrganismo antagonista.

Aumento da matéria orgânica no solo

É dramático o efeito da matéria orgânica na dinâmica populacional de microrganismos do solo e, conseqüentemente, sobre o potencial de inóculo e sobre o equilíbrio populacional dos fitopatógenos. A qualidade e a quantidade de material orgânico acrescentado ao solo determinará o aumento da densidade de uma, ou de várias espécies de microrganismo selecionada(s) por este substrato. Caso a espécie beneficiada seja antagonista de um fitopatógeno alvo de controle, os danos provocados pelo patógeno aos hospedeiros poderão ser minimizados. Conseqüentemente, o manejo da microbiota do solo, pelo substrato, é fundamental no controle cultural de fitopatógenos infectantes de raízes.

O manejo da matéria orgânica do solo pode ser feito de diversas maneiras. A adição de matéria orgânica ao solo tem sido feita mais freqüentemente pelo uso da adubação verde,

compostagem, cama de aviário, esterco de suíno estabilizado e pelo uso do sistema plantio direto. Também pode ser acrescentado no solo, visando aumentar a atividade microbiana, esterco de curral, casca de essências florestais, bagaço de cana-de-açúcar, casca de arroz, pó de concha de ostra, uréia, superfosfato de cálcio, cinza mineral e composto de esgoto municipal (Summer, 1994).

O uso da compostagem correta, que na fase de estabilização a temperatura do material deve atingir 70 a 75°C pela atividade de microrganismos quimiorganotróficos que oxidam a matéria orgânica gerando calor, que favorecerá microrganismos termofílicos e inativará os patogênicos (Hointink & Fahy, 1986), tem sido recomendada para o controle de doenças radiculares causadas por fungos e nematóides de culturas cultivadas em vaso, em estufas plásticas e em canteiros.

A maneira mais prática e econômica de melhorar a qualidade, aumentar e conservar o teor de matéria orgânica no solo tem sido obtido, em lavouras, independentemente da extensão da área cultivada, pelo sistema plantio direto e rotação de culturas. A qualidade da matéria orgânica pode ser manejada pela rotação de culturas. O plantio direto consiste em realizar a semeadura diretamente no solo, sem qualquer revolvimento. Nessa situação não são empregados arados nem grades. A totalidade dos restos culturais da cultura anterior permanece na superfície do solo, sendo lentamente decomposta pelos microrganismos, o que determina um aumento lento do teor de matéria orgânica ao longo dos anos e, conseqüentemente, o incremento da atividade microbiana. Paralelamente, ocorrem melhorias nas propriedades físico-químicas do solo.

Nutrição mineral de plantas

O estado nutricional da planta pode favorecer ou limitar o processo de infecção e de colonização por patógenos radiculares. Os efeitos da nutrição mineral das plantas sobre doenças foram detalhadamente relatados por Huber (1990) e Zambolim & Ventura (1996). Como um dos componentes principais do ambiente, os nutrientes minerais determinam a resistência ou suscetibilidade da planta à doença e a virulência e a habilidade do patógeno sobreviver. A imobilização de nutrientes necessários à síntese de barreiras físico-químicas ou à redução da concentração dos elementos ao redor dos sítios de infecção pode tornar a planta suscetível à doença. Por outro lado, a resistência pode ser devida à ausência de nutrientes essenciais para a atividade patogênica (Huber, 1994).

Entre os principais mecanismos que envolvem os nutrientes minerais no controle de doenças merecem destaque:

a) Aumento da tolerância. Segundo este mecanismo, as plantas bem supridas com fósforo e nitrogênio podem substituir eficientemente as raízes da cana-de-açúcar e do trigo destruídas por *Pythium*. O mesmo fato ocorre em trigo quando parasitado por *G. graminis* f.sp. *tritici*.

b) Evasão. Alguns nutrientes podem levar à evasão em função do desenvolvimento e maturidade de determinados órgãos. O crescimento rápido de mudas pode facilitar a evasão a certas doenças de viveiro. Em feijoeiro, o fungo *R. solani* tem preferência por tecidos jovens. A resistência nesses tecidos aumenta com o conteúdo de substâncias pécticas e de cálcio no hipocótilo.

c) Fisiologia da resistência. A severidade da murcha causada por *F. oxysporum* f.sp. *lycopersici* tem sido associada à deficiência de cálcio. A aplicação de cálcio tem controlado a doença em condições experimentais. Admite-se que o cálcio inibe a atividade da poligalacturonase produzida por *Fusarium*, e, assim, influi no estado de murcha pela decomposição de substâncias pécticas no hospedeiro.

d) Efeito sobre o patógeno e redução da virulência. No caso de *F. oxysporum* f.sp. *phaseoli*, sabe-se que o NH_4^+ estimula a formação de clamidosporos, aumentando a densidade de inóculo no solo. A formação de clamidosporo de *F. oxysporum* é inibida por NO_3^- , enquanto a uréia ou NH_4^+Cl reduz o fenômeno de lise. Estão disponíveis no mercado formas nítricas e amoniacais de fertilizantes nitrogenados. Nos casos acima citados e nos demais em que as formas de nitrogênio têm efeito sobre os patógenos, a redução dos danos causados por doenças pode ser manejada pela escolha do nitrogênio.

Manejo do pH do solo

A reação do solo pode também interferir no desenvolvimento de doenças radiculares, como por exemplo, a alteração do pH. O manejo do pH do solo tem sido feito, de modo geral, nos solos ácidos, pelo emprego de corretivos como calcários dolomíticos e calcíticos. Por outro lado, solos alcalinos podem ser acidificados pelo uso de gesso agrícola. Dependendo da formulação, os adubos químicos nitrogenados podem, em menor intensidade, alterar o pH do solo.

A hérnia das crucíferas, causada pelo fungo *Plasmiodiophora brassicae*, é um exemplo clássico da manipulação do pH do solo, visando ao controle da doença. A incidência da doença é reduzida a níveis que causam danos econômicos a cultura pela correção do solo com calcário, elevando o pH do solo acima de 6,8. Os efeitos são atribuídos não somente a elevação do pH, mas, também, ao teor de cálcio no solo (Huber, 1994).

Também serve de exemplo, o mal-do-pé do trigo, que é mais severo em solos com pH próximo à neutralidade. Em geral, com pH \leq 5,0 a incidência da doença é muito baixa, porém, quando os solos ácidos são corrigidos com a adição de calcário, há um aumento do pH e, conseqüentemente, aumento da intensidade da doença. Na Tabela 11.3, pode se visualizar os efeitos do uso de calcário e do sistema de manejo do solo na incidência do mal-do-pé em trigo (Reis & Santos, 1983). O correto manejo desta doença deve ser feito pelo emprego da rotação de culturas e não pela redução das doses de calcário e do uso do plantio convencional. Portanto, o aumento da doença constatado neste

trabalho devido ao plantio direto e uso de calcário pode ser evitado pelo uso da rotação de cultura do trigo com espécies alternativas, não suscetíveis, como por exemplo, as aveias. A maior incidência no sistema plantio direto se deve à presença dos restos culturais infectados decorrentes da monocultura. Os efeitos do uso ou não do calcário refletiram-se no pH do solo.

Tabela 11.3. Efeitos da calagem e de sistemas de manejo do solo na incidência do mal-do-pé em monocultura de trigo (Reis & Santos, 1983).

Sistemas de manejo de solo	Incidência (%)		Média
	Sem calcário	Com calcário*	
Plantio direto	10,2	36,0	23,1 a
Plantio convencional	7,6	6,4	7,0 b
Média	8,9 B	21,2 A	

*Calcário aplicado três anos antes da avaliação.

Médias seguidas pela letra minúscula na vertical e maiúscula na horizontal não diferem entre si pelo teste de Duncan a 5% de probabilidade.

Preparo do solo

A prática do preparo do solo, por aração, escarificação ou gradagem, resulta em numerosas mudanças físicas no ambiente do solo, como por exemplo, a aeração, a compactação, o potencial de água e a temperatura. Estas mudanças têm impacto sobre a sobrevivência e a atividade dos patógenos, na suscetibilidade das plantas e na prevalência de outros microrganismos (Bailey, 1997).

A prática de lavar o solo contribui para a diluição do inóculo dos patógenos no perfil do solo e, por isso, nos plantios seguintes à aração profunda observa-se uma redução da intensidade das doenças. Atualmente, com a adoção do sistema plantio direto, a prática de arar o solo deixa de ter valor prático.

Negativamente, o preparo do solo dispersa o inóculo na área de cultivo e reduz os teores de matéria orgânica, diminuindo a supressividade do solo.

A maior influência do preparo do solo é sobre a dinâmica da população dos patógenos radiculares associados aos restos culturais. As práticas que criam um ambiente favorável à sobrevivência dos patógenos e que concentram o inóculo nas proximidades dos sítios de infecção no hospedeiro aumentam o potencial destrutivo da doença. Serve de exemplo para este caso a monocultura e o plantio direto para o mal-do-pé do trigo.

Os restos culturais deixados na superfície do solo podem alterar o conteúdo de água, a temperatura, a aeração, a densidade, o conteúdo de matéria orgânica, a nutrição e a composição e os níveis populacionais dos microrganismos do solo. Tais alterações podem afetar o modelo de

crescimento e a configuração das raízes e indiretamente a severidade das doenças radiculares. Em geral, as raízes superficiais são mais sujeitas à infecção devido a maior concentração do inóculo na camada superficial do solo de 5 a 10 cm (Watkins & Boosalis, 1994).

A intensidade das podridões radiculares causadas por *Pythium*, um fungo habitante do solo, é pouco afetada pelas práticas de preparo do solo, pois este patógeno pode sobreviver por vários meses como oosporos livres no solo.

A compactação do solo é uma conseqüência da mecanização da agricultura. O solo torna-se compactado pelo trânsito de máquinas durante as operações de preparo do solo, de plantio, de colheita e de outras atividades. Embora a compactação do solo esteja diretamente relacionada com as operações de preparo do solo, a mesma pode ocorrer também no sistema plantio direto, nos casos em que a semeadura e a colheita são feitas com solo muito úmido, principalmente, aqueles com textura argilosa. A compactação do solo influi na sobrevivência e na distribuição do inóculo dos patógenos infectantes de raízes. A capacidade das raízes penetrarem o subsolo não trabalhado ou o pé-de-arado pode ser afetada pelos patógenos radiculares. Raízes de feijoeiro infectadas por *F. solani* f.sp. *phaseoli* apresentam capacidade reduzida de desenvolver-se em solos compactados, predispondo a cultura a maiores danos (Watkins & Boosalis, 1994).

Em geral os solos em plantio direto apresentam uma atividade microbiana muito intensa, tendo potencial para suprimir os nematóides, mais do que os solos do plantio convencional. Infelizmente, pouco tem sido feito no Brasil visando caracterizar as alterações biológicas dos solos sob o sistema plantio direto.

Densidade de plantio

A população de plantas ou densidade de plantio pode exercer um efeito sobre o mesoclima no dossel das plantas. O principal efeito é sobre a duração do molhamento dos sítios de infecção que ocorre nos cultivos mais densos. A severidade da podridão branca da haste da soja, causada por *S. sclerotiorum*, foi maior em espaçamentos menores entre linhas do que em espaçamentos maiores (Grau & Radke, 1984). No caso da soja, a pesquisa recomenda uma densidade populacional de 25-30 plantas/m². No entanto, em algumas lavouras comerciais se tem encontrado populações de até 80 plantas/m². A ocorrência alta desta doença em soja pode estar relacionada com a alta população de plantas. Desta maneira, os danos causados poderiam ser reduzidos pelo manejo da densidade de plantas.

Outro exemplo do efeito da população de plantas no aumento da severidade *S. sclerotiorum* é o da cultura do girassol. Hoes & Huang (1985) constataram que a doença foi menos severa com espaçamento de 36 a 47 cm entre linhas, comparado com o de 15 ou 25 cm.

Eliminação de hospedeiros secundários

A presença de plantas voluntárias ou de hospedeiros secundários constitui uma opção a mais para a sobrevivência dos fungos infectantes de raízes, anulando o efeito benéfico da rotação de culturas.

O controle parcial de plantas invasoras por práticas conservacionistas pode garantir uma população de hospedeiros secundários e de plantas voluntárias para patógenos radiculares. Essas plantas daninhas podem servir de fonte de inóculo primário para a infecção dos hospedeiros. Segundo Helbig & Carrol (1984), o fungo *F. oxysporum*, patogênico à cultura da soja, foi relatado em 16 de 21 espécies de plantas daninhas examinadas.

Em alguns casos, os hospedeiros secundários poderão comprometer o controle de patógenos pela rotação de culturas. Cita-se o exemplo do azevém, planta invasora em algumas lavouras, que é suscetível a *G. graminis* var. *tritici*. Assim, caso esta planta não seja eliminada da lavoura, o patógeno manter-se-á viável no solo, numa densidade de inóculo suficiente para garantir a continuidade de seu ciclo biológico e para causar, sob condições favoráveis, severas epidemias, quando o trigo voltar a ser cultivado na lavoura, após o período de rotação.

A colonização de plantas daninhas por patógenos radiculares e sua sobrevivência sobre os resíduos destas plantas, provém um mecanismo para a manutenção do inóculo viável de ano para ano. Se a população de plantas daninhas for alta, o potencial de manutenção do inóculo do patógeno é maior. Isto torna-se mais grave se a cultura em sucessão for semeada em plantio direto numa lavoura com grande quantidade de resíduo de planta daninha (Watkins & Boossalis, 1994).

As plantas daninhas e plantas voluntárias devem ser completamente eliminadas pelo manejo correto de herbicidas logo após sua emergência.

Época de semeadura

O efeito de época de semeadura sobre doenças radiculares é um efeito, principalmente, da temperatura e da umidade do solo. No sul do Brasil, é recomendado, como época preferencial, a semeadura do milho a partir de 15 de setembro. Alguns produtores antecipam esta época para evitar estresses hídricos no período de floração da cultura, semeando o milho no mês de agosto. Nesta situação, a temperatura do solo é baixa (< 13°C), acrescido da alta umidade do solo, o que favorece o ataque dos fungos *Pythium* e *Trichoderma* que ocasionam redução na emergência. Visando evitar os inconvenientes da temperatura baixa e da umidade elevada do solo tem-se buscado a proteção das sementes e das plântulas por meio do tratamento de sementes. Em semeadura na época mais fria, 03 de agosto, Casa *et al.* (1995) obtiveram 11,6% de emergência de plantas com semente de

milho sem tratamento com fungicida, enquanto que nas sementes tratadas com captam + tiabendazole o percentual de emergência foi de 64,6%. Por outro lado, em semeadura feita em 05 de outubro, a emergência das plântulas sem tratamento de semente foi de 68,6%, e nas tratadas 91,6%. A diferença entre a emergência de 11,6% para 64,6% e 68,6% para 91,6%, é atribuída principalmente ao efeito predisponente da temperatura do solo (Casa *et al.*, 1995).

Ao procurar-se semeaduras em épocas com clima favorável ao desenvolvimento das plantas e, portanto, na maioria dos casos, desfavorável ao ataque dos patógenos, o produto colhido não será comercializado com os melhores preços. Ao procurar-se semeaduras em épocas que permitam a obtenção de melhores preços na comercialização dos produtos agrícolas, geralmente o plantio é feito em detrimento da cultura e favorável aos patógenos.

O fenômeno acentuado de migração do cultivo de hortaliças, das regiões tradicionais para a região dos cerrados, com plantio no inverno sem risco de geadas e com período seco, adverso às doenças, com melhor qualidade do produto e com melhores preços de comercialização, reflete o efeito da época de plantio sobre as doenças. O mesmo princípio norteia as empresas produtoras de sementes.

Controle pelo manejo da fonte alimentar

Em alguns patossistemas o patógeno requer a disponibilidade de uma base alimentar prévia à infecção para iniciar o processo de infecção do hospedeiro, pois na ausência deste substrato o processo de patogênese pode não ocorrer. O fungo *S. rolfsii* sobrevive na forma de esclerócios livres no solo, os quais permanecem viáveis por vários anos (Punja, 1985). Este patógeno exige a presença de abundante matéria orgânica em decomposição, na superfície do solo, para infectar os hospedeiros. Em amendoim, tem sido recomendado o controle eficiente das manchas foliares, que desfolham a planta, como uma medida de controle alternativa da podridão do colo, uma vez que as folhas em decomposição favorecem o desenvolvimento do fungo e o processo de infecção (Backman *et al.*, 1975).

Inundação do solo

Algumas doenças causadas por fungos infectantes de raízes que produzem zoosporos são favorecidas por solos úmidos. Neste caso, as podridões causadas por *Pythium* e por *Phytophthora* podem ser mais severas em solos com alto teor de água. Por outro lado, a inundação do solo por determinado período, por ciclos sucessivos, pode resultar numa das práticas mais eficientes para erradicar outros patógenos radiculares. Essa prática tem sido empregada em pequenas áreas cultivadas, viveiros e casas-de-vegetação. Durante o encharcamento do solo, desenvolvem-se os microrganismos

anaeróbicos e a produção de ácidos e gases tóxicos que vão atuar nos microrganismos fitopatogênicos. A falta de oxigênio e nutriente, e a dessecação do solo, também contribuem para a eliminação dos patógenos, como por exemplo, nematóides e fungos. Com a retirada da lâmina d'água, os propágulos que sobreviverem, ao germinar, serão mortos quando o solo for novamente encharcado. Esta técnica apresenta o inconveniente de não ser exequível na maioria dos casos, embora seja muito eficiente (Zambolim *et al.*, 1997b). Por exemplo, o controle de *S. sclerotiorum* em canteiros de alface pode ser feito pela inundação prévia por 2 a 6 meses.

Irrigação

O manejo da água no solo pode reduzir e/ou aumentar a severidade de podridões radiculares em várias culturas.

A severidade da podridão radicular seca, causada por *F. solani* f.sp. *phaseoli*, pode aumentar sob condições de estresse provocado por excesso de umidade no solo e/ou períodos secos prolongados, condições que podem ser favorecidas pela compactação do solo (Zambolim *et al.*, 1997a).

Uma doença importante nas culturas de soja e do feijoeiro é a podridão cinzenta causada pelo fungo *Macrophomina phaseolina*. Esta doença manifesta-se com maior freqüência e maior intensidade quando as plantas encontram-se, principalmente, a partir do estágio reprodutivo, com estresse hídrico e com temperaturas elevadas. Este fungo é um habitante do solo, com habilidade de competição saprofítica, que sobrevive no solo na forma de microesclerócios. Os danos causados podem ser minimizados em lavouras irrigadas pelo manejo correto da água, de modo a evitar o estresse hídrico.

Cultivo de plantas antagonicas no controle de fitonematóides

Têm sido relatadas várias espécies de plantas com propriedades antagonicas aos nematóides. O cultivo destas plantas em épocas em que a cultura principal não é explorada abre uma possibilidade do seu uso no controle de nematóides. O manejo pode ser feito pelo plantio, por exemplo, de mucuna ou crotalária em sucessão à cultura principal. Essas duas espécies de planta têm sido usadas com sucesso no controle de nematóides do gênero *Meloidogyne* spp. Outra possibilidade é o plantio tardio da cultura principal, precedido por poucos meses (2 a 3) de cultivo de uma planta antagonica de crescimento rápido. Além destas possibilidades, as plantas antagonicas podem ser cultivadas consorciadas com a cultura principal, sendo relatado ainda que compostos nematicidas de plantas podem servir de base para o desenvolvimento de novos nematicidas, menos danosos ao homem e ao meio ambiente (Ferraz & Valle, 1997).

Queima ou eliminação de restos de cultura

O princípio de controle desta prática baseia-se na eliminação do substrato nutricional ao patógeno ou do próprio parasita. O substrato é constituído principalmente pelos restos culturais e por plantas voluntárias.

Os restos culturais podem ser eliminados: (a) pela queima; (b) pela incorporação no solo como arado de aiveca; (c) biologicamente pela rotação de culturas; (d) pela remoção de plantas doentes e de restos culturais infectados em estufas plásticas e posterior compostagem do substrato; ou (e) em alguns casos, pela remoção e fenação do resto cultural. No entanto, a fenação apresenta uso limitado. Embora o fogo seja recomendado como uma medida fitossanitária, hoje, devido às vantagens do plantio direto, esta prática é condenável.

Considerações finais

Dentre as doenças de plantas, as podridões radiculares são, sem dúvida, as de mais difícil controle. Dos agentes causais infectantes de raízes, os fungos habitantes do solo são os mais dificilmente manejados. Para este grupo, práticas como a rotação de culturas simplesmente pode não ter efeito. Deve se ter em mente que para patógenos de difícil controle, a eliminação ou erradicação do inóculo não é a melhor estratégia, pois implica em custos elevados. O que deve ser buscado é a redução do inóculo abaixo do limiar numérico de infecção. A simples presença do patógeno na lavoura e da doença não deve ser motivo de preocupação, mas sim a intensidade dos danos. Estes é que devem ser reduzidos ou evitados pelo manejo integrado.

Devido às dificuldades de manejo, o uso de técnicas isoladas para o controle de fungos causadores de doenças radiculares quase sempre é insuficiente para reduzir o inóculo a uma densidade que não cause danos em uma determinada cultura. A combinação de práticas culturais aliadas ao emprego de outras formas de controle de doenças, como o químico e o por resistência genética, é o recomendável sob o ponto de vista de manejo integrado de doenças.

A maioria, senão a totalidade, dos fitopatógenos, provavelmente, morreria de inanição ou de velhice, independentemente de qualquer fator biológico, caso não tivessem acesso ao hospedeiro ou a outro substrato adequado. Aqueles fungos que produzem estruturas de resistência podem prolongar o período de viabilidade até terem acesso ao substrato preferencial.

Entre as táticas de controle cultural de doenças, a rotação de culturas é a que apresenta maior potencial de uso. A rotação não tem limitação de uso, podendo ser utilizada em áreas extensas, como também, em áreas menores, como canteiros e estufas plásticas. Em cultivo de espécies perenes

outras estratégias de controle são preferencialmente empregadas. O potencial de uso da rotação de culturas visando ao controle de doenças tem sido pouco explorado no Brasil.

Outra prioridade para a pesquisa visando ao manejo de podridões radiculares é o desenvolvimento da supressividade do solo. O controle de fungos habitantes do solo, como por exemplo, *Fusarium*, *Macrophomina*, *Pythium*, *Rhizoctonia* e *Sclerotium*, de difícil manejo pela rotação de culturas, e prática e economicamente inviável por outros métodos, deveriam ser alvo de controle pelo desenvolvimento da supressividade. A rotação de culturas e o plantio direto oferecem possibilidades para os pesquisadores detectarem e elucidarem os mecanismos que explicam, em muitas situações, a menor intensidade de doenças nestes sistemas. Que outros mecanismos além da morte por inanição poderiam explicar a menor ocorrência de doenças sobre a rotação de culturas? A maioria dos fitopatologistas preocupa-se com lavouras ou situações onde as doenças se manifestam com maior intensidade e, por outro lado, ignoram completamente aquelas situações onde a doença não se manifestou. O manejo de que fator está sendo feito nesta situação e que levou ao controle natural da doença? Na área sem doença poderia estar a resposta para o controle de doenças de difícil manejo. Os pesquisadores deveriam procurar a solução de problemas difíceis onde a doença já está sendo naturalmente controlada.

O uso de práticas como a inundação tem seu potencial restrito apenas a situações em que estão disponíveis sistemas e equipamentos para irrigação. As grandes extensões de área e a topografia do terreno limitam também seu uso. A agricultura moderna é altamente dinâmica, não permitindo ao produtor deixar o solo improdutivo por período longo de tempo.

O preparo do solo como uma medida de controle cultural também tem suas limitações. Os altos gastos de energia no sistema de preparo convencional do solo aliado às perdas por erosão hídrica têm ameaçado a sustentabilidade da atividade agrícola. Por isto, a realidade atual tem mostrado um aumento expressivo da área cultivada em plantio direto em detrimento ao plantio convencional. Conseqüentemente, em cultivos anuais não se recomenda o manejo de doenças radiculares pela prática do preparo do solo. Havendo compactação do solo no sistema plantio direto, estão disponíveis técnicas para seu manejo, não havendo, portanto, necessidade de revolvimento do solo.

O uso do fogo como medida fitossanitária, devido aos danos causados ao meio ambiente, é uma prática condenada ao considerar-se a existência de outros métodos alternativos de controle. A eliminação dos restos culturais pelo fogo pode ser substituída pela mineralização biológica por meio da rotação de culturas. Trata-se de uma simples opção de escolha de método para atingir o mesmo objetivo, ou seja, a eliminação dos restos culturais.

O manejo de doenças pela nutrição mineral de plantas deveria receber maior atenção pela pesquisa. Sua potencialidade de uso deveria ser priorizada no manejo de doenças ao considerar-se os

aspectos práticos e econômicos.

O potencial de uso da população de plantas no manejo de doenças causadas por fungos de solo também tem sido pouco explorado.

Embora sejam várias as técnicas empregadas no controle cultural, poucas se mostram eficientes e passíveis, de serem usadas em larga escala.

Bibliografia

- Backman, P.A., Rodriguez-Kaban, R. & Williams, J.C. The effect of peanut leaf spot fungicides on the none-target pathogen, *Sclerotium rolfsii*. *Phytopathology* 65: 773-776. 1975.
- Bailey, K.L. IPM practices for reducing fungicide use in field crops. In: Pimentel, D. (Ed.) *Techniques for Reducing Pesticide Use*. New York. John Wiley & Sons. 1997. pp.293-316.
- Baker, K.F. & Cook, R.J. *Biological Control of Plant Pathogens*. San Francisco. H.W. Freeman. 1974.
- Casa, R.T. & Reis, E.M. Infectividade de conídios de *Bipolaris sorokiniana*, livres no solo, aos órgãos subterrâneos do trigo. Resumos, 2º Salão de Iniciação Científica, Porto Alegre, RS. 1990. p.42.
- Casa, R.T., Reis, E.M., Medeiros, C.A. & Moura, F.B. Efeito do tratamento de sementes de milho com fungicidas, na proteção de fungos do solo, no Rio Grande do Sul. *Fitopatologia Brasileira* 20: 633-638. 1995.
- Cook, R.J. & Veseth, R.J. *Wheat Health Management*. St. Paul. APS Press. 1991.
- Curl, E.A. Control of plant disease by crop rotation. *Botanical Review* 298: 413-429. 1963.
- Deacon, J.W. & Berry, L.A. Biocontrol of soil-borne plant pathogens: concepts and their application. *Pesticide Science* 37: 417-426. 1993.
- Derpsch, R. Adubação verde e rotação de culturas. Anais, 3º Encontro Nacional de Plantio Direto, Ponta Grossa, PR. 1985. pp.85-104.
- Derpsch, R. & Calegari, A. *Guia de Plantas para Adubação Verde de Inverno*. Londrina. IAPAR. 1985.
- Federation of British Plant Pathologists. *A Guide to the Use of Terms in Plant Pathology*. Kew. CAB. 1973.
- Ferraz, S. & Valle, L.A.C. Utilização de plantas antagônicas no controle de fitonematóides. Palestras, 2º Encontro de Fitopatologia, Viçosa, MG. 1997. pp.42-55.
- Grau, C.R. & Radke, V.L. Effects of cultivars and cultural practices on *Sclerotinia* stem rot of soybean. *Plant Disease* 68: 56-58. 1984.
- Hall, R. *Compendium of Bean Diseases*. St. Paul. APS Press. 1994.

- Helbig, J.B. & Carrol, R.B. Dicotyledonous weeds as a source of *Fusarium oxysporum* pathogenic on soybean. *Plant Disease* 63: 694. 1984.
- Hoes, J.A. & Huang, H.C. Infect of between-row and within-row spacing on development of Sclerotinia wilt and yield of sunflower. *Canadian Journal of Plant Pathology* 7: 98-102. 1985.
- Hoitink, H.A.J. & Fahy, P.C. Basis for the control of soilborne plant pathogens with composts. *Annual Review of Phytopathology* 24: 93-114. 1986.
- Huber, D.M. Fertilizers and soil-borne diseases. *Soil Use and Management* 6: 168-173. 1990.
- Huber, D.M. The influence of mineral nutrition on vegetable diseases. *Horticultura Brasileira* 12: 206-214. 1994.
- Karl, A.C., Nasser, L.C.B. & Café Filho, A.C. Mofo branco do feijoeiro, *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) de Bary, em áreas irrigadas nos cerrados. Palestras, 2º Encontro de Fitopatologia, Viçosa, MG. 1997. pp.18-23.
- Menzies, J.D. Survival of microbial plant pathogens in soil. *Botanical Review* 29: 79-122. 1963.
- Nasser, L.C.B. & Sutton, J.C. Palhada de arroz pode controlar importante doença do feijoeiro irrigado (rice residue may control an important disease: white mold on dry beans under centre pivot irrigation). *Cerrados Pesquisa & Tecnologia* 3: 6. 1993.
- Punja, Z.K. The biology, ecology, and control of *Sclerotium rolfsii*. *Annual Review of Phytopathology* 23: 97-127. 1985.
- Reis, E.M. Doenças do Trigo. I - Podridão Comum de Raízes - Helminthosporiose. São Paulo. CNDA. 1985.
- Reis, E.M. Sobrevivência de fitopatógenos. Palestras, 1º Encontro Paulista de Plantio Direto, Piracicaba, SP. 1987. pp.73-89.
- Reis, E.M. Doenças do trigo II. O Mal-do-pé. 2. ed. São Paulo. CNDA. 1989.
- Reis, E.M. & Baier, A.C. Efeito do cultivo de alguns cereais de inverno na população de *Helminthosporium sativum* no solo. *Fitopatologia Brasileira* 8: 311-315. 1983.
- Reis, E.M. & Casa, R.T. Manual de Identificação e de Controle de Doenças do Milho. Passo Fundo. Aldeia Norte Editora. 1996.
- Reis, E.M. & Casa, R.T. Cereais de inverno. In: Vale, F.X.R. & Zambolim, L. (Eds). Controle de Doenças de Plantas: Grandes Culturas. Brasília. Ministério da Agricultura e do Abastecimento. 1997. v.2, pp.231-289.
- Reis, E.M. & Forcelini, C.A. Controle cultural. In: Bergamin Filho, A., Kimati, H. & Amorim, L. (Eds.) Manual de Fitopatologia: Doenças das Plantas Cultivadas. 3. ed. São Paulo. Agronômica Ceres. 1995. pp.711-716.

- Reis, E.M. & Santos, H.P. Interações entre doenças de cereais de inverno e sistema plantio direto. In: Embrapa-Fecotriga e Fundação ABC. Plantio Direto no Brasil. Passo Fundo. 1983. pp.105-110.
- Reis, E.M., Santos, H.P. & Pereira, L.R. Rotação de culturas IV. Efeito sobre o mosaico e doenças radiculares do trigo em 1983. *Fitopatologia Brasileira* 10: 637-642. 1985.
- Reis, E.M., Silva, C.E.L., Casa, R.T. & Medeiros, C.A. Decomposição dos restos culturais do trigo e sobrevivência saprofítica de *Bipolaris sorokiniana*. *Fitopatologia Brasileira* 23: 62-64. 1998.
- Rotem, J. & Palti, J. Epidemiological factors as related to plant disease control by cultural practices. In: Palti, J. & Kranz, J. (Eds.) *Comparative Epidemiology: A Tool for Better Disease Management*. Wageningen. Centre for Agricultural Publishing and Documentation. 1980. pp.104-116.
- Santos, H.P., Reis, E.M., Ambrosi, I., Wobeto, C. Sattler, R. Sistemas de rotação de culturas com trigo para a região sul do Brasil, sob sistema plantio direto. EMBRAPA-TRIGO. Comunicado Técnico N° 7, p.1-12. 1998.
- Santos, H.P., REIS, E.M. & DERPSCH, R. Rotação de culturas. In: Embrapa-Fecotriga e Fundação ABC. Plantio Direto no Brasil. Passo Fundo. 1983. pp.85-103.
- Summer, D.R. Cultural management. In: Campbell, C.L. & Benson, D.M. (Eds.) *Epidemiology and Management of Root Diseases*. Berlin. Springer-Verlag. 1994. pp.309-333.
- Watkins, J.E. & Boosalis, M.G. Plant disease incidence as influenced by conservation tillage systems. In: Unger, P.W. (Ed.) *Managing Agricultural Residues*. Boca Raton. CRC Press. 1994. pp.261-283.
- Zambolim, L., Costa, H. & Vale, F.X.R. Feijão comum: podridão, tombamento e murcha causados por fungos do solo. In: Vale, F.X.R. & Zambolim, L. (Eds). *Controle de Doenças de Plantas: Grandes Culturas*. Brasília. Ministério da Agricultura e do Abastecimento. 1997a. v.1, pp.375-402.
- Zambolim, L., Vale, F.X.R. & Costa, H. *Controle Integrado das Doenças de Hortaliças*. Viçosa. Universidade Federal de Viçosa. 1997b.
- Zambolim, L. & Ventura, J.A. Resistência a doenças induzidas pela nutrição mineral das plantas. Campinas. Potafós. *Informações Agronômicas*, n° 75 (Encarte Técnico). 1996. 16p.

Controle Biológico de Doenças Radiculares

*Rosa L.R. Mariano
Elineide B. Silveira
Andréa M.A. Gomes*

Introdução

Doença de planta no contexto do controle biológico inclui a interação planta, patógeno, ambiente e uma variedade de não patógenos que se encontram no sítio de infecção e que apresentam potencial para limitar ou aumentar a atividade do patógeno ou a resistência do hospedeiro (Cook & Baker, 1983).

Existem várias definições de controle biológico, umas mais abrangentes e outras mais restritas, contudo dentre as mais aceitas destaca-se a de Cook & Baker (1983), onde o controle biológico pode ser definido como “a redução da soma de inóculo ou das atividades determinantes da doença provocada por um patógeno, realizada por ou através de um ou mais organismos que não o homem”. Este é um conceito amplo que abrange muito mais que a utilização de antagonistas, na realidade inclui qualquer controle obtido através de um sistema vivo, exceto o homem. No entanto, o controle biológico é utilizado principalmente com o significado de controle de um patógeno por um antagonista. Ambos os conceitos envolvem a redução da densidade populacional do patógeno, a proteção biológica da superfície de plantas e o controle dentro da planta.

Antagonista pode ser definido como um agente biológico com potencial para interferir nos processos vitais de fitopatógenos. A importância deste componente do controle biológico depende da sua relação com o patógeno alvo (dependência da densidade e dependência da biomassa) e do tipo de mecanismo exercido. Dependência da densidade ocorre quando a população do antagonista

flutua na dependência da população do patógeno alvo (*Bdellovibrio bacteriovorus* x *Pectobacterium*). Já a dependência da biomassa ocorre quando a densidade populacional do antagonista pode não aumentar necessariamente, mas a sua biomassa aumenta dependendo da população do patógeno alvo (*Sporidesmium sclerotivorum* x *Sclerotinia sclerotiorum*) (Cook & Baker, 1983).

Embora o foco do controle biológico seja o patógeno, o objetivo do controle biológico de patógenos é a supressão da doença (Cook e Baker, 1983). O biocontrole de doenças radiculares, apesar de complexo, tem tido sucesso porque a rizosfera é um ambiente mais facilmente manipulável que a filosfera (Andrews, 1992). Essa é a área mais desenvolvida de biocontrole de patógenos de plantas, com exemplos clássicos como o controle de *Agrobacterium tumefaciens*, agente da galha em coroa em diversas culturas, por *Agrobacterium radiobacter*.

Características do habitat da raiz

O uso generalizado do controle biológico de doenças radiculares é dependente exclusivamente da disponibilidade e da efetividade dos agentes de controle, bem como dos produtos comerciais contendo esses microrganismos. Para que isso possa acontecer, é necessário o conhecimento das características peculiares que envolvem o biocontrole nesse habitat.

O ambiente das raízes é constituído pelo rizoplano e rizosfera. Podemos definir rizoplano como a verdadeira superfície das raízes e rizosfera como o ambiente sob a influência das mesmas. Os nutrientes no rizoplano são provenientes das raízes, principalmente do tecido jovens das extremidades. Os exsudatos das raízes são quimicamente complexos e as células mortas podem ser liberadas na rizosfera em grande quantidade, influenciando a comunidade microbiológica adjacente. O rizoplano é, portanto, um ambiente altamente energético como evidenciado pelo acúmulo de poli-b-hidroxibutirato (PHB) pelos microrganismos aí existentes. Outras fontes de nutrientes para os microrganismos no rizoplano são o solo, restos de culturas e microrganismos (Andrews, 1992).

O microclima existente nas raízes é tamponado pelo solo ao seu redor e, conseqüentemente, torna-se mais estável do que o ambiente da folhagem, estando também mais sob o controle da própria raiz (Andrews, 1992).

A colonização na rizosfera é iniciada por bactérias, seguindo-se os actinomicetos, fungos e leveduras, principalmente na extremidade das raízes. Os locais preferidos para a colonização são inicialmente as depressões entre as células epidérmicas onde se acumula a mucilagem, passando posteriormente para o seu interior, mas também colonizando a porção adjacente da rizosfera, o que não acontece na filosfera (Andrews, 1992). A influência das raízes sobre os microrganismos do solo é medida pela relação entre a densidade de propágulos, em diferentes distâncias da sua superfície, e do solo adjacente.

O motivo de muitos organismos suprimirem doenças em condições controladas não sendo eficientes no campo pode ser explicado pela interação do agente de biocontrole com a comunidade microbiana e outras características do habitat da raiz, como nutrição e microclima, as quais não são reproduzidas em laboratório ou casa-de-vegetação.

Os agentes de controle biológico devem colonizar a rizosfera competitivamente atingindo um limiar populacional necessário ao biocontrole. Abaixo deste limiar, uma pequena redução na população do antagonista pode ter um efeito considerável na eficácia do controle (Raaijmakers *et al.*, 1995). Bennett & Lynch (1981) definem colonização potencial da rizosfera como biomassa e o número de células bacterianas por unidade de comprimento ou peso de raízes. Em geral, as bactérias que colonizam o rizoplano podem se estabelecer como epifíticas e/ou posteriormente penetrarem nas raízes estabelecendo-se como endofíticas na planta. Em ambos os habitats, elas exercem competição com os microrganismos patogênicos ou deletérios.

Microrganismos biocontroladores de doenças radiculares

A introdução de microrganismos adaptados ao microhabitat do patógeno é um dos aspectos mais relevantes para o sucesso de um programa de controle biológico de doenças de plantas. Neste contexto, diversos microrganismos são isolados, selecionados e utilizados como agentes biocontroladores de doenças. Os microrganismos antagonísticos são considerados como ideais para o biocontrole quando possuem uma ou mais das seguintes características (Bettiol, 1991):

- Boa capacidade de colonização e competitividade no ambiente do patógeno;
- Requerimentos nutricionais semelhantes aos patógenos alvo;
- Adaptação ao meio ambiente do patógeno;
- Resistência a fatores ambientais como temperatura, dessecação, radiação, químicos;
- Fácil cultivo ou multiplicação, aplicação e formulação;
- Não ser patogênico ao homem ou animais;
- Não ser fitopatogênico virulento;
- Capacidade de atuar em diferentes plantas hospedeiras e amplo espectro de ação, contra diferentes patógenos;
- Compatibilidade com agrotóxicos para uso em controle integrado e com outros antagonistas para uso em misturas;
- Sobrevivência, persistência, e capacidade de redistribuição;
- Baixa frequência de mutações.

Diversos fungos e bactérias têm sido testados no controle de doenças radiculares, alguns com sucesso comprovado, e muitos outros com grande potencial de uso. Neste caso, tem-se descrito como potenciais agentes de biocontrole: *Trichoderma* sp., *Gliocladium virens*, *Talaromyces flavus*, *Pythium oligandrum*, *Coniothyrium minitans*, *Sporidesmium sclerotivorum*, *Peniophora gigantea*, *Penicillium* spp., *Bacillus subtilis*, *Pseudomonas putida*, *Pseudomonas fluorescens*, *Agrobacterium radiobacter* e *Pasteuria penetrans*, entre outros. Alguns desses microrganismos apresentam especialização, parasitando um determinado microrganismo patogênico, enquanto outros são capazes de inibir uma variada gama de patógenos (Melo, 1998).

Fungos como agentes de biocontrole

No controle biológico de doenças radiculares, os fungos são os principais agentes antagônicos. Micoparasitas necrotróficos, como *Trichoderma* e *Gliocladium*, têm sido considerados eficazes no biocontrole de fitopatógenos, principalmente daqueles com estruturas de resistência consideradas difíceis de serem atacadas por microrganismos como esporos, esclerócios, clamidosporos e microesclerócios (Melo, 1996). Esses dois gêneros são os mais extensivamente estudados não apenas em condições de laboratório, como também em casa-de-vegetação e campo.

Trichoderma é encontrado em solos de todo o mundo, sendo eficaz no controle de uma variada gama de patógenos de plantas, principalmente aqueles com estruturas de resistência. *Trichoderma harzianum* destaca-se por ser a espécie mais estudada do ponto de vista do controle biológico, contudo outras espécies como *T. koningii*, *T. viride*, *T. hamatum*, *T. pseudokoningii* e *T. polysporum* também têm sido isoladas e estudadas. Essas espécies mostram potencial antagônico a patógenos habitantes do solo, tais como, *Rhizoctonia solani*, *Corticium rolfsii*, *Sclerotium rolfsii*, *S. sclerotiorum*, *Gaeumannomyces graminis* var. *graminis*, *Fusarium* spp. e *Pythium* spp. (Melo, 1998). Como principais mecanismos de ação, as espécies de *Trichoderma* podem atuar por antibiose, parasitismo e competição, isoladamente ou conjuntamente (Melo, 1998).

Gliocladium possui uma espécie que se destaca no controle biológico de doenças radiculares, *G. virens*. Este fungo é um micoparásita facultativo, habitante natural do solo, que pode viver saprofiticamente sobre outros fungos. A ação antagônica de isolados de *G. virens* se dá pela produção de metabólitos extracelulares, tais como, gliovirina, viridina e gliotoxina. Enzimas líticas do tipo quitinolíticas e b-1,3-glucanólíticas são ainda produzidas por *Gliocladium* sp. (Jeffries & Young, 1994; Melo, 1998). *Gliocladium virens* é utilizado com sucesso para o controle de tombamentos causados por *Pythium* e *Rhizoctonia*.

Trichoderma e *Gliocladium* produzem esporos e clamidosporos que podem ser formulados e

utilizados para tratamento de solos, de sementes, de estolões e de bulbos. Quando aplicados às sementes, podem proteger a plântula, pois são os primeiros colonizadores da rizosfera (Melo, 1996).

Os fungos antagonistas de fitonematóides podem ser divididos em predadores, endoparasitas, oportunistas (parasitos de ovos, de cistos e de fêmeas sedentárias) e os que produzem metabólitos tóxicos aos nematóides (Ferraz & Santos, 1995). Os fungos predadores formam armadilhas produzidas, a intervalos, ao longo da hifa. Os principais gêneros de fungos predadores são: *Arthrobotrys*, *Dactylella* e *Dactylaria*. Os fungos endoparasitas são parasitas obrigatórios possuindo várias limitações que podem impedir a produção comercial. Sobrevivem principalmente como esporos ou, algumas vezes, como clamidósporos, liberados no solo a partir de nematóides desintegrados. Apenas quatro espécies são cultivadas *in vitro*: *Nematoctonus concurrens*, *Nematoctonus haptocladus*, *Drechmeria coniospora* e *Hirsutella rhossiliensis* (Kerry, 1987). *Verticillium chlamydosporium*, *Paecilomyces lilacinus* e *Dactylella oviparasitica* são as principais espécies de fungos que apresentam significativa atividade ovicida. *Nematophthora gynophila* e *V. chlamydosporium* são responsáveis pelo declínio de *Heterodera avenae*, o nematóide do cisto dos cereais, sendo que a primeira espécie é relatada por parasitar fêmeas desse nematóide. Como exemplo dos que produzem metabólitos tóxicos tem-se o *P. lilacinus* causando morte de ovos de *M. arenaria* (Ferraz & Santos, 1995).

Bactérias como agentes de biocontrole

Bactérias representam um importante grupo de microrganismos antagonistas para o controle biológico de patógenos radiculares, podendo ser classificadas em bactérias endofíticas e epifíticas.

As bactérias que colonizam raízes podem incitar um aumento no desenvolvimento e na produção do hospedeiro, sendo chamadas de rizobactérias promotoras de crescimento de plantas (PGPR). Tanto bactérias endofíticas como epifíticas, podem funcionar como PGPR. A promoção de crescimento de plantas por bactérias pode envolver produção de hormônios vegetais (Fallik *et al.*, 1989; Windham *et al.*, 1986), aumento da fixação de nitrogênio e disponibilidade de nitrato, solubilização de fósforo e oxidação de enxofre, aumento da permeabilidade das raízes estimulando a absorção de nutrientes (Enebak *et al.*, 1998) e controle de patógenos (Broadbent *et al.*, 1977; Kloepper & Schroth, 1981).

Diversos gêneros e espécies compõem o grupo de PGPR, tendo destaque os isolados de *Pseudomonas* do grupo fluorescente, *Bacillus* e *Streptomyces*. A capacidade destas rizobactérias de colonizarem o sistema radicular é de fundamental importância para o seu uso efetivo como agentes de biocontrole. A Tabela 12.1 apresenta exemplos de rizobactérias promotoras de crescimento de plantas como biocontroladoras de doenças radiculares em diversos patossistemas, no campo.

Bactérias epifíticas são encontradas na superfície de órgãos vegetais, onde sobrevivem em

locais protegidos utilizando exsudatos e nutrientes de fontes externas, sem causar doença. Essa população é também chamada residente, podendo ser isolada de plantas saudias para utilização em controle biológico. Bactérias endofíticas são aquelas que podem ser isoladas de tecidos vegetais desinfestados ou extraídas de dentro da planta e não causam prejuízo visível à mesma, sendo utilizadas no biocontrole de doenças e pragas. Em geral, são originadas de comunidades bacterianas epifíticas do filoplano e rizoplano, bem como, de populações endofíticas em sementes ou material propagativo. Além disso, penetram nas plantas através de aberturas naturais ou ferimentos, sementes e ativamente utilizando enzimas hidrolíticas, tais como, celulase e pectinase. A colonização de bactérias endofíticas pode ser localizada, penetrando nos espaços intercelulares da epiderme e córtex da raiz, ou sistêmica. Essas bactérias são representadas por um variado número de gêneros e espécies, sendo isoladas com técnica diferenciada (Mariano *et al.*, 2000). Bactérias endofíticas utilizadas no biocontrole de plantas apresentam como principais vantagens, possuírem nicho ecológico similar ao do patógeno e estarem protegidas das diversas influências abióticas. O tratamento de sementes é o método mais comum de aplicação destes antagonistas, sendo chamado de bacterização de sementes (Hallmann *et al.*, 1997).

Tabela 12.1. Rizobactérias promotoras de crescimento de plantas como biocontroladoras de doenças radiculares em condições de campo (adaptado de Melo, 1998).

Rizobactéria	Patossistema
<i>Agrobacterium radiobacter</i>	<i>Agrobacterium tumefaciens</i> – cereja, pêssego, tomate
<i>Bacillus subtilis</i>	<i>Fusarium graminearum</i> – milho <i>Rhizoctonia</i> – algodão, amendoim, trigo, feijão
<i>Pseudomonas aureofaciens</i>	<i>Pythium ultimum</i> – milho doce
<i>Pseudomonas fluorescens</i>	<i>Gaeumanomyces graminis</i> var. <i>tritici</i> – trigo
<i>Pseudomonas putida</i>	<i>Pectobacterium carotovorum</i> subsp. <i>carotovorum</i> – batata
<i>Enterobacter agglomerans</i>	<i>Streptomyces scabiei</i> – batata
<i>Serratia marcescens</i>	<i>Fusarium oxysporum</i> f.sp. <i>cucumerinum</i> – pepino <i>Sclerotium rolfsii</i> – tomate
<i>Streptomyces kasugaensis</i>	<i>Pectobacterium carotovorum</i> – batata, cenoura

Actinomicetos são bactérias que ocorrem naturalmente no solo, diferindo de outras bactérias pela habilidade de germinar a partir de esporos e crescer na forma micelial sobre partículas do solo e raízes. *Streptomyces* é o gênero de actinomiceto mais estudado e produz cerca de 60% dos 5.000 antibióticos conhecidos. Além da antibiose, podem atuar competindo por nutrientes, através de parasitismo e predação. Em função do habitat de crescimento desses microrganismos, sua habilidade para colonizar superfície de raízes de plantas, e seu vasto potencial antibiótico, eles funcionam como potenciais agentes de controle biológico contra muitos patógenos de plantas economicamente

importantes tais como *Fusarium oxysporum*, *R. solani*, *Aphanomyces euteiches*, *G. graminis*, *P. ultimum*, *Sclerotium cepivorum*, *Pyrenochaeta terrestris*, *Macrophomina phaseolina*, *Heterobasidium annosum*, *Streptomyces scabiei*, *Ralstonia solanacearum* e *Pythum aphanidermatum*. Devido aos múltiplos metabólitos produzidos pelos actinomicetos e variados mecanismos de controle, esses microrganismos podem inibir ou matar patógenos resistentes a fungicidas, e ainda limitar a habilidade dos patógenos desenvolverem resistência (Roberts, 2000).

Seleção de microrganismos para biocontrole de doenças radiculares

O sucesso de todo o programa de controle biológico está no isolamento e seleção de microrganismos antagonistas com potencial de biocontrole, em curto espaço de tempo e com baixo custo.

Os antagonistas devem ser isolados preferencialmente de locais: a) onde o patógeno é incapaz de se estabelecer ou, se está presente, não causa doença; b) onde o potencial do patógeno diminui com monocultura contínua; c) onde o hospedeiro e parasita são nativos; d) onde se suspeita da presença de antagonistas, e preferencialmente do hospedeiro e no ambiente em que vai ser utilizado. No entanto, sabe-se que patógenos isolados de certos habitats são capazes de exercer o biocontrole em outros (Bettiol, 1991). No caso de antagonistas endofíticos, o isolamento deve ser realizado dos tecidos internos de plantas saudáveis, observando-se metodologia adequada (Mariano *et al.*, 2000) que na maioria das vezes deverá ser adaptada de acordo com o hospedeiro e órgão vegetal utilizado.

A seleção de microrganismos antagonísticos deve ser baseada nas relações entre antagonista e patógeno em contato com o hospedeiro, inicialmente em condições controladas e posteriormente nas condições normais de ocorrência da doença. No caso de seleção de antagonistas para biocontrole de doenças radiculares, os testes *in vivo* podem ser realizados em: laboratório com plantas micropropagadas; casa de vegetação através do tratamento de sementes, raízes, substratos ou aplicação mista; e campo, que constitui etapa fundamental e definitiva para seleção. Uma seleção realizada inicialmente em condições de laboratório, na ausência do hospedeiro, pode, na maioria das vezes, resultar em insucesso no campo pela diferença das condições entre os dois ambientes.

Uma vez selecionados os antagonistas, cuja ação de biocontrole deverá ser confirmada pela repetibilidade dos resultados dos testes, os seus mecanismos devem ser analisados em laboratório, seguindo-se os estudos de formulação para a comercialização.

Mecanismos de biocontrole

Os mecanismos de biocontrole são as interações antagonônicas através das quais os antagonistas ativamente expressam oposição aos patógenos e reduzem a ocorrência das doenças. Na maioria dos casos, os antagonistas são empregados com sucesso, como agentes de biocontrole sem, no entanto, haver o conhecimento dos mecanismos de ação envolvidos, os quais são de fundamental importância, quando se deseja empregar métodos racionais de melhoramento genético e aumentar a vantagem competitiva no ambiente (Melo, 1996). Os mecanismos apresentados pelos antagonistas que atuam no controle biológico de doenças radiculares podem ser classificados em antibiose, competição, parasitismo, predação, hipovirulência, indução de resistência e proteção cruzada (Tabela 12.2).

Antibiose é a interação na qual um ou mais metabólitos produzidos por um organismo têm um efeito danoso sobre o outro, inibindo a germinação e crescimento ou inativando a célula por toxicidade química. São conhecidos produtores de antibióticos as espécies de *Bacillus*, *Pseudomonas* fluorescentes, *Streptomyces*, *Trichoderma* e *Gliocladium*, entre outros (Melo, 1998). A evidência do biocontrole através de antibiose para *G. virens* foi comprovada pelos trabalhos de Howell (1982), que isolou mutantes desse antagonista incapazes de hiperparasitar *R. solani in vitro*, mas com a mesma capacidade de produção dos antibióticos gliotoxina e viridina da linhagem selvagem. O uso de agentes de biocontrole que produzem biosurfactantes (ramnolípideos) altamente eficientes na lise zoósporos de fungos fitopatogênicos está sendo estudado visando aplicações práticas em sistemas hidropônicos recirculantes. Nestes sistemas, o controle biológico dos patógenos radiculares *P. aphanidermatum*, *Phytophthora capsici* e *Plasmopara lactucae-radices* foi alcançado, embora os resultados não tenham sido consistentes (Stanghellini & Miller, 1997).

Competição é a interação entre dois ou mais organismos empenhados na mesma atividade. Existe competição por espaço, oxigênio e nutrientes (carboidratos, nitrogênio, ferro e fatores de crescimento) (Melo, 1998). A suplementação do solo com matéria orgânica ou com diferentes densidades de inóculo do patógeno e do agente de controle biológico têm sido usadas para investigar a competição e o biocontrole (Melo, 1996). As bactérias do gênero *Pseudomonas* fluorescentes são as principais antagonistas que apresentam a competição pelo Fe^{+3} , realizada pelos sideróforos, como mecanismo de biocontrole de diversas doenças radiculares (Buysens *et al.*, 1996). Isolados não patogênicos de *R. solani* colonizando efetivamente superfícies de plantas exercem a competição física com isolados virulentos no reconhecimento e ocupação de sítios de infecção ou competem por nutrientes (Sneh, 1999).

Tabela 12.2. Exemplos de microrganismos biocontroladores de doenças radiculares (adaptado de Melo, 1998 e Mariano & Romeiro, 2000).

Organismo	Mecanismo	Patógeno-alvo	Doença
<i>Bacillus subtilis</i>	Antibiose- alboleutina	Fungos fitopatogênicos	Diversas
<i>Pseudomonas putida</i>	Antibiose-pyoluteorina	<i>Pythium ultimum</i>	Tombamento de plântulas de algodoeiro
<i>Pseudomonas fluorescens</i>	Antibiose-pyrrolnitrina	<i>Verticillium dahlia</i> , <i>Thielaviopsis basicola</i> , <i>Alternaria</i> spp. <i>Rhizoctonia solani</i>	Tombamento de plântulas de algodoeiro
	Antibiose- ácido 1-carboxílico fenazina	<i>Gaeumannomyces graminis</i> var. <i>tritici</i>	Mal-do-pé do trigo
	Antibiose- ácido cianídrico (HCN)	<i>T. basicola</i>	Podridão negra de raízes de fumo
<i>Agrobacterium radiobacter</i>	Antibiose - agrocina (bacteriocina)	<i>Agrobacterium tumefaciens</i>	Galha em coroa de roseira, pessegueiro e outros hospedeiros
<i>Streptomyces kasugaensis</i>	Antibiose – kasugamicina	<i>Pectobacterium carotovorum</i>	Canela-preta da batata Podridão- mole da cenoura
<i>Trichoderma hamatum</i>	Antibiose - pirona	<i>G. graminis</i> var. <i>tritici</i>	Mal-do-pé do trigo
<i>Trichoderma harzianum</i>	Antibiose – antraquinona Antibiose - piridona	<i>G. graminis</i> var. <i>tritici</i> <i>R. solani</i>	Mal-do-pé do trigo Tombamento de plântulas
<i>Gliocladium virens</i>	Antibiose - gliovirina	<i>Pythium ultimum</i>	Tombamento de plântulas
<i>Peniophora gigantea</i>	Competição por espaço físico e nutrientes	<i>Heterobasidium annosus</i>	Podridão radicular em coníferas
<i>Pseudomonas</i> sp.	Competição por ferro	<i>Fusarium oxysporum</i> f.sp. <i>dianthi</i>	Murcha vascular em cravo
<i>P. fluorescens</i>	Competição por ferro - sideróforos	<i>P. ultimum</i>	Tombamento de plântulas em algodão
<i>P. putida</i>	Competição por ferro - sideróforos	<i>Fusarium oxysporum</i> f.sp. <i>cucumerinum</i>	Murcha do pepino
<i>Coniothyrium minitans</i>	Parasitismo de escleródios	<i>Sclerotinia sclerotiorum</i> <i>Sclerotinia minor</i> <i>Sclerotium cepivorum</i>	Podridão de esclerotínia Murcha ou podridão de esclerócio
<i>Pythium oligandrum</i>	Parasitismo de hifas, produzindo celulasas e glucanases	<i>P. ultimum</i>	Tombamento de plântulas
<i>Pythium nunn</i>	Parasitismo de hifas, produzindo celulasas, glucanases e quitinases	<i>P. ultimum</i> , <i>R. solani</i> , <i>S. rolsii</i>	Tombamento de plântulas
<i>Sporidesmium sclerotivorum</i>	Parasitismo de escleródios	<i>S. sclerotiorum</i> , <i>S. minor</i> , ³ <i>Sclerotium trifoliorum</i> <i>S. cepivorum</i>	Podridão de esclerotínia Murcha ou podridão de esclerócio
<i>Talaromyces flavus</i> (<i>Penicillium vermiculatum</i>)	Parasitismo de hifas e microescleródios	<i>V. dahliae</i>	Murcha vascular em diversos hospedeiros
<i>Trichoderma</i> spp.	Parasitismo de hifas e estruturas de resistência; produção de glucanases, quitinases, celulasas, etc.	<i>R. solani</i> , <i>S. rolsii</i> , <i>Pythium</i> spp., <i>Phytophthora</i> spp.	Tombamento de plântulas e outras doenças
<i>P. putida</i> e <i>Serratia marcescens</i>	Indução de resistência sistêmica	<i>F. oxysporum</i> f.sp. <i>cucumerinum</i>	Murcha de Fusarium
<i>Bacillus pumilus</i> <i>Curtobacterium flaccumfaciens</i> ME1 e <i>B. subtilis</i> GBO3 (misturas)	Indução de resistência sistêmica	<i>Erwinia tracheiphila</i>	Murcha bacteriana

Parasitismo ou hiperparasitismo é a interação entre dois organismos, onde um parasita o outro. Numa relação de parasitismo, o parasita normalmente deriva seus requerimentos nutricionais do hospedeiro. Essa relação é caracterizada por um longo período de contato, que pode ser físico ou metabólico (Melo, 1996). O parasitismo pode ocorrer sobre estruturas vegetativas, reprodutivas e de sobrevivência, reduzindo a infecção e o inóculo do patógeno. Em fungos é chamado micoparasitismo, que pode ser necrotrófico ou biotrófico. Um micoparasita necrotrófico mata seu hospedeiro, algumas vezes sem infectá-lo, atuando através de substâncias tóxicas, enzimas que degradam a parede celular ou outros efeitos e então utiliza os nutrientes liberados pela hifa morta. Um micoparasita biotrófico obtém seus nutrientes diretamente das células vivas do fungo hospedeiro, tanto pelo crescimento em contato íntimo com esse hospedeiro quanto pela penetração e crescimento dentro deste hospedeiro. Portanto, os biotróficos afetam pouco o hospedeiro, pelo menos nos estágios iniciais de parasitismo. Isto explica porque a maioria dos exemplos de biocontrole envolve o micoparasitismo necrotrófico. As fases do micoparasitismo envolvem localização, reconhecimento, contato, penetração e aquisição de nutrientes. A penetração pode ocorrer por pressão mecânica e/ou por produção de enzimas líticas degradadoras de parede celular, tais como quitinase, b-1,3-D-glucanases e proteases (Elad *et al.*, 1982; Sivan & Chet, 1982). Espécies de *Trichoderma*, *Gliocladium*, *Coniothyrium*, *Pythium*, *Sporidesmium*, *Verticillium* e *Talaromyces* são exemplos de antagonistas que atuam por parasitismo contra diversos patógenos. *Trichoderma* pode detectar e localizar a hifa de fungos suscetíveis através de estímulos químicos, crescendo em sua direção e enrolando-se na mesma, penetrando-a posteriormente (Melo, 1998).

Predação é a interação entre dois ou mais organismos, onde um deles obtém o alimento do patógeno e de outras fontes. Como exemplo cita-se a ação de amebas sobre *G. graminis* var. *tritici* (Chakraborty & Varcup, 1983).

Hipovirulência é o mecanismo através do qual um isolado não patogênico controla um isolado patogênico compatível através da transmissão de um ou mais determinantes dsRNA. Os isolados hipovirulentos podem possuir características morfológicas diferentes, tais como coloração de colônias e capacidade de esporulação. De acordo com Sneh (1999), isolados não patogênicos de *R. solani* podem proteger eficientemente plântulas através de vários mecanismos entre os quais hipovirulência, antagonismo direto por competição, antibiose e hiperparasitismo e ainda indução de resistência. No entanto, a hipovirulência descrita para *R. solani* não foi considerada de uso prático, pois os isolados hipovirulentos eram degenerados, cresciam lentamente e tinham sobrevivência curta.

Indução de resistência é a ativação de mecanismos de defesa no hospedeiro após exposição a um microrganismo como agente indutor. Esta ativação ocorre não apenas no sítio de indução mas à distância, de forma mais ou menos generalizada, podendo atuar contra um ou vários patógenos, aos quais a planta torna-se resistente. Os principais mecanismos de defesa exibidos pela planta após a

indução de resistência sistêmica são PR proteínas (proteínas relacionadas à patogênese), ligninas e barreiras histológicas. Os sinais podem ser etileno, ácido jasmínico, jasminatos e seus derivados, ácido salicílico, salicilatos e análogos. Certas PGPR promovem uma resistência sistêmica generalizada, ou seja, proteção múltipla contra vários patógenos (Romeiro, 1999). A idéia de que agentes de biocontrole podem induzir resistência no hospedeiro foi inicialmente sugerida com base em experimentos mostrando que o tratamento com bactérias protegeu tubérculos de batata semente de subsequente infecção por *R. solanacearum* (Kempe & Sequeira, 1983). A indução de resistência tem sido verificada por isolados não patogênicos de *R. solani* com formação de barreiras físicas como cutícula, lignificação e suberização, e aumento da absorção de Ca^{+2} . Ocorre ainda a produção de enzimas que degradam a parede celular de fungos, polifenóis e fitoalexinas, e também inibidores de enzimas de patógenos (Sneh, 1999).

Proteção cruzada é a infecção de uma célula por um patógeno, reduzindo a possibilidade da infecção por outro patógeno relacionado, ou seja, o patógeno não infecta o hospedeiro porque os sítios de infecção estão ocupados pelo isolado protetor. Inicialmente criada para as infecções virais, a proteção cruzada ou premunização pode ser utilizada para fungos e outros patógenos. Exemplo desse mecanismo é o controle da *A. tumefaciens*, agente causal da galha em coroa em diversos hospedeiros, através da *A. radiobacter*, que se liga aos sítios receptores na célula do hospedeiro tornando-os indisponíveis ao patógeno. Apesar de ocorrer a proteção cruzada, o principal mecanismo de controle da *A. radiobacter* é tido como a produção da bacteriocina, denominada agrocina, pois se um mutante agrocina for inoculado 24 horas antes do patógeno observa-se controle (Cook & Baker, 1983). Os conceitos de indução de resistência e proteção cruzada são muito próximos e os mecanismos podem ocorrer simultaneamente.

Um biocontrolador pode exercer mais de uma forma de antagonismo, sendo esta característica desejável no controle biológico. *Gliocladium* age por competição, antibiose e parasitismo necrotrófico. *Pseudomonas* fluorescentes competem por nutrientes, pelo ferro através de sideróforos, e ainda produzem antibióticos. Da mesma forma, uma única substância pode ter duas funções como os sideróforos, que competem pelo ferro férrico (Fe^{+3}) na rizosfera, inibindo o crescimento do patógeno e podem ainda ser considerados antibióticos, quando são tóxicos a outros organismos.

A vantagem seletiva competitiva de um agente de biocontrole pode ser aumentada através da manipulação do ambiente ou do próprio agente, incluindo modificação genética através de mutação e seleção e/ou engenharia genética, principalmente, quando se conhece o tipo de antagonismo (Melo, 1996). Além disso, misturas de antagonistas compatíveis podem aumentar a diversidade genética de sistemas de biocontrole, resultando em tratamentos mais persistentes na rizosfera, compreendendo diferentes mecanismos de controle, efetivos sob uma ampla gama de condições ambientais. Desta forma, interações específicas entre isolados biocontroladores tendem a elevar a eficiência do controle biológico (De Boer et al., 1999; Pierson & Weller, 1994; Raupach & Kloepper, 1998).

Diversos fatores ecológicos, intrínsecos e ambientais, afetam a distribuição dos antagonistas, interferindo na sobrevivência, na proliferação no solo e na rizosfera, bem como nas interações antagonísticas. Os fatores intrínsecos incluem características genéticas e variabilidade do antagonista e do hospedeiro; natureza química das paredes celulares; presença ou ausência de fatores de crescimento e lecitinas requeridas pelo antagonista na célula hospedeira. Os fatores ambientais são nutrição, pH, temperatura, umidade, disponibilidade de água e textura do solo, entre outros (Melo, 1996).

Estratégias na utilização do biocontrole de doenças radiculares

Os patógenos radiculares são controlados pela ação de medidas que atuam destruindo os propágulos, prevenindo a formação do inóculo ou destruindo o inóculo presente em resíduos infestados, reduzindo o vigor e a virulência do patógeno, assim como, promovendo o desenvolvimento das plantas.

Nas fases iniciais de estudo do controle biológico, os microrganismos antagônicos eram adicionados diretamente ao solo para eliminar o inóculo ou mantê-lo em um estado de supressão. Posteriormente, os antagonistas foram usados para proteger a corte de infecção, tendo como objetivo impedir a colonização do patógeno no hospedeiro, sendo os efeitos na população do patógeno considerados secundários. Atualmente, a proteção cruzada e a resistência induzida despontam como técnicas que visam o combate ao patógeno depois da penetração no hospedeiro.

As estratégias de biocontrole de doenças radiculares fazem parte de um manejo integrado constituído por medidas que visam a diminuição da densidade populacional do patógeno, não apenas através do uso de microrganismos antagônicos, mas associadas com outras práticas, como utilização de fungicidas, solarização e fumigação, entre outras.

Biocontrole do inóculo

O controle biológico do inóculo inclui a destruição de propágulos ou biomassa do patógeno por hiperparasitas ou predadores, a prevenção da formação de inóculo, a remoção ou enfraquecimento do inóculo em restos de cultura por antagonistas e a manipulação das características de patógenos.

Destruição de propágulos do patógeno por hiperparasitas ou predadores

Todos os fitopatógenos habitantes do solo estão sujeitos a ação de predadores e hiperparasitas. Em solo natural, observa-se que a taxa de mortalidade dos propágulos do patógeno é rápida, devido ao resultado da soma de muitas formas de tensão biológica sobre os mesmos, inclusive parasitismo

e predação, diminuindo a biomassa disponível do inóculo. Espécies de *Trichoderma*, *Gliocladium* e *Sporidesmium* podem causar elevados níveis de mortalidade de fungos fitopatogênicos no solo (Papavizas & Lumsden, 1980). A incorporação de matéria orgânica no solo, a rotação de culturas, a inundação e a solarização são técnicas citadas por acelerar a morte dos propágulos de alguns patógenos através da ação indireta na microbiota do solo.

Prevenção da formação do inóculo

A prevenção da formação do inóculo é a maneira mais eficaz para controlar doenças radiculares cuja destruição dos propágulos massal ou individualmente é ineficiente ou pouco prática. Os antagonistas, neste caso, incluem microrganismos que suprimem a esporulação por antibiose, competição ou parasitismo, reduzindo o potencial epidêmico da doença. A diminuição da fonte de inóculo também pode ser obtida através da incorporação de materiais orgânicos ao solo que aceleram a morte dos propágulos em função do estímulo à germinação, pela ação dos nutrientes liberados e estímulo de microrganismos antagonistas específicos como fungos e bactérias (Papavizas & Lumsden, 1980; Pimentel, 1981). A técnica de solarização, através do emprego de cobertura plástica, tem se mostrado eficiente para eliminar microesclerócios de *Verticillium dahliae*, *S. rolfsii*, propágulos de *Pythium*, *R. solani* e de *Thielaviopsis basicola* (Katan, 1980; Pullman *et al.*, 1978).

Remoção ou enfraquecimento do inóculo em restos de cultura por antagonistas

Para que ocorra a remoção ou enfraquecimento do inóculo em restos de cultura por antagonistas, esses devem se estabelecer como co-habitantes nos tecidos afetados. O antagonista deve ser introduzido para prevenir a formação do inóculo e da patogênese, antes de cada ciclo da doença. Essa medida permite uma diminuição da severidade da doença, que está mais relacionada com o total da biomassa do patógeno durante a infecção, do que com a densidade de propágulos dormentes (Cook & Baker, 1983). Esse mecanismo explica como bactérias do gênero *Pseudomonas* fluorescentes são supressivas ao mal-do-pé do trigo. Elas colonizam e se estabelecem nas lesões das raízes e possivelmente desalojam o fungo *G. graminis* var. *tritici* (Wilkinson *et al.*, 1982). A destruição física de restos de cultura também é uma técnica utilizada para redução de inóculo, aplicada a patógenos que sobrevivem nos mesmos.

Manipulação das características dos patógenos

Existem medidas consideradas importantes no controle biológico, porque alteram as propriedades dos patógenos, como: redução do vigor, agressividade, virulência, patogenicidade ou outro atributo essencial às atividades saprofitas e parasíticas dos patógenos. Entre estas medidas estão alteração de razão sexual de nematóides, produção de auto-inibidores e hipovirulência em fungos causada por micovírus e outros determinantes (Cook & Baker, 1983).

Supressividade

Solo supressivo é aquele no qual o patógeno não se estabelece ou persiste, se estabelece porém causa pouco ou nenhum dano, se estabelece e causa doenças apenas por um período e depois a doença torna-se menos importante, embora o patógeno possa persistir no solo. A supressividade do solo pode ser devida a fatores bióticos e/ou abióticos. Os fatores bióticos incluem microrganismos habitantes do solo e neste caso a supressividade pode ser transferida para solos não supressivos ou conducentes. Os fatores abióticos são tipo de solo, textura, potencial hídrico, aeração, pH, conteúdo de matéria orgânica e disponibilidade de cátions (Al, Fe, Mn), entre outros. O solo é supressivo ao patógeno quando atua diretamente sobre o seu crescimento ou sobrevivência. Quando não se pode demonstrar esta atividade sobre o patógeno, mas a doença é controlada, é recomendável utilizar o termo supressividade à doença. A grande importância dos solos supressivos no contexto do controle biológico é a sua transmissibilidade e também como fonte de antagonistas que através de isolamento e seleção podem ser introduzidos massivamente em outras áreas visando o biocontrole. Para maiores detalhes sobre solos supressivos consultar o Capítulo 6 deste livro.

Proteção biológica contra infecção

Proteção do material de propagação

Essa prática pode ser conseguida através da inoculação de antagonistas em sementes, mudas e outros materiais de propagação antes do plantio (Cook & Baker, 1983; Kerr, 1980). Os antagonistas podem promover a proteção durante a germinação, emergência, emissão de raízes e brotos, uma vez que durante essa fase são liberados exsudatos que estimulam os patógenos e outros microrganismos na esfermosfera. Espécies de *Trichoderma*, *Bacillus* e *Pseudomonas* fluorescentes podem ser empregadas com sucesso nesse sistema.

Proteção de raízes

A proteção do sistema radicular no solo é feita pelo tratamento de sementes, raízes ou substrato. O sucesso da proteção biológica depende da habilidade de disseminação do antagonista sobre a superfície ou no interior do solo, semente ou outra parte da planta, e da capacidade competitiva por um ou mais nutrientes da superfície das raízes. Os antagonistas devem ser agressivos colonizadores das radículas, raízes, rizoplane e bons produtores de antibióticos (Kawanoto & Lorbeer, 1976).

Proteção cruzada e resistência sistêmica

Existem alguns produtos já disponíveis comercialmente para controle de patógenos radiculares utilizando a proteção cruzada (Tabela 12.3), incluindo *A. radiobacter* e isolados não patogênicos de *F. oxysporum*.

Produtos biológicos para controle de doenças radiculares

O controle de doenças radiculares pela introdução de antagonistas tem sido desenvolvido em condições controladas ao nível de laboratório, casas-de-vegetação e campo, embora poucos atinjam a escala comercial (Moraes *et al.*, 1991). Apesar disso, a maioria dos produtos biológicos existentes é indicada, principalmente, para o controle de doenças radiculares. Assim, dentre 40 produtos comerciais disponíveis para uso contra patógenos de plantas (APS Biological Control Committee, 2004), 75% são recomendados para controle dessas doenças (Tabela 12.3).

Na produção massal de microrganismos, em todos os casos, deseja-se obter um grande número de células com características uniformes, que devem crescer sob condições definidas e controladas. Os processos fermentativos, em sua forma mais simples, podem ser apenas a mistura de microrganismos com um meio de cultura nutritivo. Os processos em larga escala, mais sofisticados, exigem controle total do ambiente para que a fermentação se processe eficientemente e possa ser repetida exatamente com as mesmas quantidades de matéria-prima, meio de cultura e inóculo, produzindo exatamente a mesma quantidade de produto final quer sejam enzimas, antibióticos, células ou esporos. Os processos, desde a escala piloto, são executados em bio-reatores, os quais têm a função principal de minimizar o custo de produção enquanto se tenta ampliar a velocidade de produção e melhorar a qualidade do produto.

Tabela 12.3. Bioprodutos comerciais para controle de doenças radiculares (adaptado de APS Biological Control Committee, 2004).

Produto	Organismo biocontrolador	Patógeno-alvo	Modo de aplicação
Actinovate	<i>Streptomyces lydicus</i>	Patógenos que causam doenças radiculares	Molhamento do solo
Bio-Fungus, Supresivit	<i>Trichoderma</i> spp.	<i>Sclerotinia</i> , <i>Phytophthora</i> , <i>R. solani</i> , <i>Pythium</i> spp., <i>Fusarium</i> , <i>Verticillium</i>	Incorporação ao solo, pulverização ou injeção, após fumigação
Binab	<i>Trichoderma</i> spp.	Fungos que causam murchas, mal-do-pé, podridão de raízes	Pulverização, incorporação ao substrato
Biofox C	<i>Fusarium oxysporum</i> não patogênico	<i>Fusarium oxysporum</i> , <i>F. moniliforme</i>	Tratamento de sementes ou incorporação ao solo
Companion	<i>Bacillus subtilis</i> GBO3, <i>Bacillus</i> spp.	<i>Rhizoctonia</i> , <i>Pythium</i> , <i>Fusarium</i> , <i>Phytophthora</i>	Molhamento no plantio e transplantio ou pulverização
Contans WG, Intercept WG	<i>Coniothyrium minitans</i>	<i>Sclerotinia sclerotiorum</i> , <i>S. minor</i>	Pulverização
Deny	<i>Burkholderia cepacia</i> tipo Wisconsin	<i>Rhizoctonia</i> spp., <i>Pythium</i> spp. e <i>Fusarium</i> spp., Nematóides: <i>Pratylenchus</i> ; <i>Belonolaimus</i> ; <i>Rotylenchus</i> ; <i>Helicotylenchus</i> ; <i>Hoplolaimus</i>	Tratamento de sementes
DiTera	<i>Myrothecium verrucaria</i>	Nematóides fitoparasitas	Incorporação ao solo
Fusaclean	<i>F. oxysporum</i> não patogênico	<i>F. oxysporum</i>	Incorporação ao substrato ou sulco
Galltrol	<i>Agrobacterium radiobacter</i> isolado 84	<i>Agrobacterium tumefaciens</i>	Tratamento de sementes, plântulas, estacas, raízes; molhamento do solo
HiStick N?T	<i>B. subtilis</i> MBI600	<i>Fusarium</i> , <i>Rhizoctonia</i> , <i>Aspergillus</i>	Tratamento de sementes
Intercept	<i>B. cepacia</i>	<i>R. solani</i> , <i>Fusarium</i> spp., <i>Pythium</i> spp.	-
Kodiak; Kodiak HB; Kodiak AT	<i>B. subtilis</i>	<i>R. solani</i> , <i>Fusarium</i> spp., <i>Alternaria</i> spp. e <i>Aspergillus</i> spp. que atacam raízes	Tratamento de sementes; tratamento de caixas de colheita
Koni	<i>C. minitans</i>	<i>S. sclerotiorum</i> , <i>S. minor</i>	Incorporação de grânulos ao solo ou substrato
Mycostop	<i>Streptomyces griseovirides</i> K61	<i>Fusarium</i> spp., <i>Alternaria brassicicola</i> , <i>Phomopsis</i> spp., <i>Botrytis</i> spp., <i>Pythium</i> spp., <i>Phytophthora</i> spp.	Molhamento, pulverização ou através da irrigação
Nogall	<i>A. radiobacter</i> K1026	<i>A. tumefaciens</i>	Tratamento de raízes
Paecil = Bioact	<i>Paecilomyces lilacinus</i>	<i>Meloidogyne javanica</i> , <i>Radopholus similis</i> , <i>Pratylenchus</i> sp.	Pulverização
Polyversum (ex. Polygandron)	<i>Pythium oligandrum</i>	<i>Pythium</i> spp., <i>Fusarium</i> spp., <i>Phytophthora</i> spp., <i>Gaeumannomyces graminis</i> , <i>Rhizoctonia solani</i> , <i>Sclerotium cepivorum</i>	Molhamento de raiz e caule, pulverização
Primastop	<i>Gliocladium catenulatum</i>	<i>Pythium</i> spp., <i>R. solani</i> , <i>Didymella</i> spp.	Molhamento e incorporação
Rhizo-Plus	<i>B. subtilis</i> FZB24	<i>R. solani</i> , <i>Fusarium</i> spp., <i>Alternaria</i> spp., <i>Sclerotinia</i> , <i>Verticillium</i> , <i>S. scabiei</i>	Tratamento de sementes, molhamento do solo e adição a soluções nutritivas
RootPro, RootProtato	<i>T. harzianum</i>	<i>R. solani</i> , <i>Pythium</i> spp., <i>Fusarium</i> spp., <i>Sclerotium rolfsii</i>	Incorporação ao substrato
RootShield, PlantShield, T-22 Planter Box	<i>T. harzianum</i> KRL-AG2	<i>Pythium</i> spp., <i>Rhizoctonia solani</i> , <i>Fusarium</i> spp.	Incorporação de grânulos ao solo ou substrato de plantio, molhamento do solo

Tabela 12.3. Continuação

Produto	Organismo biocontrolador	Patógeno-alvo	Modo de aplicação
Rotstop	<i>Phlebia gigantea</i>	<i>Heterobasidium annosum</i>	Pulverização
SoilGard	<i>Gliocladium virens</i> GL-21	<i>Rhizoctonia</i> spp. e <i>Pythium</i> spp.	Incorporação de grânulos ao solo ou substrato de plantio
Subtilex	<i>B. subtilis</i> MBI600	<i>R. solani</i> , <i>Fusarium</i> spp., <i>Pythium</i> spp. que atacam sementes e raízes	Tratamento de sementes
Trichodex	<i>T. harzianum</i>	<i>S. sclerotiorum</i>	Pulverização
Trichopel;	<i>T. harzianum</i> e <i>T. viride</i>	<i>Armillaria</i> , <i>Rhizoctonia</i> , <i>Botryosphaeria</i> , <i>Chondrostemum</i> , <i>Fusarium</i> , <i>Nectria</i> , <i>Phytophthora</i> , <i>Pythium</i> ,	-
Trieco	<i>T. viride</i>	<i>Rhizoctonia</i> spp., <i>Pythium</i> spp., <i>Fusarium</i> spp.	Tratamento de sementes e tubérculos, molhamento de solo
YieldShield	<i>B. pumillus</i> GB34	Fungos habitantes do solo causadores de podridões de raízes	Tratamento de sementes

As formulações de produtos microbianos devem possuir um alto padrão de durabilidade, viabilidade e estabilidade, mesmo na ausência de refrigeração (-5°C a 30°C), durante o período de prateleira, visando facilitar a utilização e distribuição. As formulações encontradas nos produtos comerciais utilizados para controle biológico de doenças radiculares são: grânulos, pó molhável, pelets, biomassa seca em turfa, suspensão aquosa, pó seco, esporos, microgrânulos, placa de Petri com cultura em ágar e suspensão de culturas (Fravel, 1998). A formulação em pó é utilizada para tratamento de sementes, sendo o tipo de inoculante mais comum, tanto em países desenvolvidos quanto em desenvolvimento; em calda, é aplicada diretamente no tratamento de sementes antes do plantio ou no sulco; em grânulos, é aplicado diretamente no sulco junto às sementes e; em líquido, utiliza principalmente água, mas também óleo mineral ou orgânico, através da imersão de sementes (Bashan, 1998). Os métodos de aplicação utilizados para controle de doenças radiculares são tratamento de sementes, plântulas, estacas, gramados, raízes e caules; tratamento do solo por molhamento, incorporação, pulverização; mistura com substrato; tratamento de caixas de colheita e adição a soluções nutritivas.

Para se comercializar um produto deve se levar em consideração: eficiência dos isolados, otimização das formulações, baixo custo, inocuidade ao ambiente, aplicação prática e eficiente, fácil armazenamento, compatibilidade com produtos químicos e fácil manuseio. Os produtos biológicos desenvolvidos para o controle de doenças de plantas devem ser bem avaliados, não apenas com relação aos benefícios que oferecem, mas, sobretudo quanto à segurança, ou seja, o potencial de

risco envolvido em seu emprego. Os testes envolvem toxicidade aguda e crônica, alergenicidade e patogenicidade.

O uso prático de agentes de biocontrole requer métodos de aplicação e dosagens adequadas dos produtos formulados, a fim de garantir proteção da planta ao ataque dos fitopatógenos. Não se pode esquecer que a resistência devido a mutações, transferência de genes ou imunização representa um desafio para uso do biocontrole no campo.

Bibliografia

- Andrews, J.H. Biological control in the phyllosphere. *Annual Review of Phytopathology* 30: 603-635. 1992.
- APS Biological Control Committee. Commercial biocontrol products available for use against plant pathogens. [on line]. 2004. Disponível na internet: < <http://www.oardc.ohio-state.edu/apsbcc/productlist.htm>
- Bashan, Y. Inoculants of plant growth-promoting bacteria for use in agriculture. *Biotechnology Advances* 16:729-770. 1998.
- Bennett, R.A. & Lynch, J.M. Colonization potential of bacteria in the rhizosphere. *Current Microbiology* 6: 137-138. 1981.
- Bettiol, W. (Org.) Controle Biológico de Doenças de Plantas. Jaguariúna. Embrapa Meio Ambiente. 1991.
- Broadbent, P.; Baker, K.F.; Franks, N. & Holland, J. Effect of *Bacillus* spp. on increase growth of seedlings in steamed and in nontreated soil. *Phytopathology* 67: 1027-1034. 1977.
- Buysens, S., Heugens, K., Popper, J. & Hofte, M. Involvement of pyochelin and pyoverdine in suppression of *Pythium*-induced damping-off of tomato by *Pseudomonas aeruginosa* 7NSK2. *Applied and Environmental Microbiology* 62: 865-871. 1996.
- Chakraborty, S. & Warcup, J.H. Soil amoebae and saprophytic survival of *Gaeumannomyces graminis tritici* in a suppressive pasture soil. *Soil Biology and Biochemistry* 15: 181-185. 1983.
- Cook, R.J. & Baker, K.F. Nature and practice of biological control of plant pathogens. St. Paul. APS Press. 1983.
- De Boer, M.; Van Der Sluis, I.; Van Loon, L.C. & Bakker, P.A.H.M. Combining fluorescent *Pseudomonas* spp. strains to enhance suppression of fusarium wilt of radish. *European Journal of Plant Pathology* 105: 201-210. 1999.
- Elad, Y., Chet, I. & Henis, Y. Degradation of plant pathogenic fungi by *Trichoderma harzianum*. *Canadian Journal of Microbiology* 28: 719-725. 1982.
-

- Enebak, S.A., Wei, G. & Klopper, J.W. Effects of plant growth-promoting rhizobacteria on loblolly and slash pine seedlings. *Forest Science* 44:139-144. 1998.
- Fallik, E., Okon, Y., Epstein, E. Goldman, A. & Fisher, M. Identification and quantification of IAA and IBA in *Azospirillum brasilense* inoculated maize roots. *Soil Biology and Biochemistry* 21: 147-153. 1989.
- Ferraz, S. & Santos, M.A. Controle biológico de fitonematóides pelo uso de fungos. *Revisão Anual de Patologia de Plantas* 3: 283-314. 1995.
- Fravel, D.R., Connick, W.J. & Lewis, J.A. Formulation of microorganisms to control plant diseases. In: Burges, H.D. (Ed.) *Formulation of Microbial Pesticides*. Dordrecht. Kluwer Academic Pub. 1998. pp.187-202.
- Hallmann, J., Quadt-Hallmann, A., Mahafee, W.F. & Klopper, J.W. Bacterial endophytes in agricultural crops. *Canadian Journal Microbiology* 43: 895-914. 1997.
- Howell, C.R. Effect of *Gliocladium virens* on *Pythium ultimum*, *Rhizoctonia solani* and damping-off of cotton seedlings. *Phytopathology* 72: 496-498. 1982.
- Katan, J. Solar pasteurization of soils disease control: status and prospects. *Plant Disease* 64: 450-454, 1980.
- Kawanoto, S.O. & Lorbeer, J.W. Protection of onion seedling from *Fusarium oxysporum* f. sp. *cepae* by seed and soil infestation with *Pseudomonas cepacia*. *Plant Disease Report* 60: 189-191. 1976.
- Kempe, J. & Sequeira, L. Biological control of bacterial wilt of potato: attempts to induce resistance by treating tubers with bacteria. *Plant Disease* 67: 499-503. 1983.
- Kerr, A. Biological control of crown gall through production of agrocin 84. *Plant Disease* 64: 25-30. 1980.
- Kerry, B.R. Biological control. In: Brown, R.H. & Kerry, B.R. (Ed.) *Principles and Practice of Nematode Control in Crops*. Sidney. Academic Press. 1987. pp.233-263.
- Klopper, J.W. & Schroth, M.N. Development of a powder formulation of rhizobacteria for inoculation of potato seed pieces. *Phytopathology* 71: 590-592. 1981.
- Mariano, R.L.R., Michereff, S.J., Silveira, E.B. & Gomes, A.M.A. Isolamento de bactérias para testes de antagonismo. In: Mariano, R.L.R. (Coord.) *Manual de Práticas em Fitobacteriologia*. Recife. Editora Universitária. 2000. pp.115-121.
- Mariano, R.L.R. & Romeiro, R.S. Indução de resistência sistêmica mediada por rizobactérias promotoras de crescimento de plantas. In: Melo, I.S. & Azevedo, J.L. (Eds.) *Controle biológico*. Jaguariúna. Embrapa Meio Ambiente. v.2, 2000. pp.305-324.
- Melo, I.S. Agentes microbianos de controle de fungos fitopatogênicos. In: Melo, I.S. & Azevedo, J.L. (Eds.) *Controle Biológico*. Jaguariúna. Embrapa Meio Ambiente. v.1, 1998. pp.17-67.

- Melo, I.S. *Trichoderma* e *Gliocladium* como bioprotetores de plantas. Revisão Anual de Patologia de Plantas 4: 261-295. 1996.
- Moraes, I.O., Capalbo, D.M.F. & Moraes, R.O. Multiplicação de agentes de controle biológico. In: Bettiol, W. (Org.) Controle Biológico de Doenças de Plantas. Jaguariúna. Embrapa Meio Ambiente. 1991. pp.253-272.
- Papavizas, G.C. & Lumsden, R.D. Biological control of soilborne fungal propagules. Annual Review of Phytopathology 18: 389-412. 1980.
- Pierson, E.A. & Weller, D.M. Use of mixtures of fluorescent pseudomonads to suppress Take-all and improve the growth of wheat. Phytopathology 84: 940-947. 1994.
- Pimentel, D. (Ed.) Handbook of Pest Management in Agriculture. Boca Raton. CRC Press. 1981. v.2.
- Pullman, G.S., Devay, J.E. & Weinhold, A.R. Effect of soil tarping on control of soil fungi and plant response. Phytopathology News 12: 209-210. 1978.
- Raaijmakers, J.M., Leeman, M., Van Oorschot, M.M.P., Van Der Sluis, I., Schippers, B. & Bakker, P.A.H.M. Dose-response relationships in biological control of *Fusarium* wilt of radish by *Pseudomonas* spp. Phytopathology 85: 1075-1081. 1995.
- Raupach, G.S. & Kloepper, J.W. Mixtures of plant growth-promoting rhizobacteria enhance biological control of multiple cucumber pathogens. Phytopathology 88: 1158-1163. 1998.
- Roberts, M.A. Actinomycete biocontrol questions and answers. [on line]. Research Microbiologist. 2000. Disponível na internet: < <http://www.palouse.net/ibs/micro2.htm>
- Romeiro, R.S. Indução de Resistência em Plantas a Patógenos. Viçosa. Editora UFV. 1999. (UFV. Cadernos Didáticos, 56)
- Sivan, A. & Chet, I. Biological control of *Pythium* by *Trichoderma*. Phytoparasitica 10: 118. 1982.
- Sneh, B. Use for non-pathogenic isolates of *Rhizoctonia* in biological control. Summa Phytopathologica 25: 102-103. 1999.
- Stanghellini, M. E. & Miller, R.M. The identity and potential in the biological control of zoosporic plant pathogens. Plant Disease 81: 4-12. 1997.
- Van Dijk, K. & Nelson, E.B. Fatty-acids competition as a mechanism by which *Enterobacter cloacae* suppresses *Pythium ultimum* sporangium germination and damping-off. Applied and Environmental Microbiology 66: 5340-5347. 2000.
- Wilkinson, H.T., Weller, D.M. & Aldredge, J.R. Enhanced biological control of wheat take-all when inhibitory *Pseudomonas* strains are introduced on inoculum or seed as opposed to directly in soil. Phytopathology 72:948-949. 1982.
- Windham, M.T., Elad, Y. & Baker, R. A mechanism for increased plant induced by *Trichoderma* spp. Phytopathology 76: 518-521. 1986.

Controle Físico de Doenças Radiculares

*Raquel Ghini
Wagner Bettiol*

Introdução

Com o interesse crescente na redução dos impactos negativos da agricultura ao ambiente, grande ênfase vem sendo dada a outros métodos de controle de doenças de plantas, além dos métodos químicos. Os métodos alternativos têm que ser econômica, ambiental e tecnicamente viáveis, assegurando um efetivo controle sem causar distúrbios no equilíbrio biológico do agroecossistema.

Por esse motivo, o conceito de controle de patógenos radiculares vem sendo alterado nas últimas décadas. Inicialmente, o controle implicava na erradicação da população do patógeno, ignorando as consequências nos componentes bióticos não visados ou abióticos do solo. Apesar dessa abordagem resultar num efetivo controle, ficou comprovado que pode resultar em sérios desequilíbrios. Posteriormente, notou-se que um efetivo controle pode ser obtido sem erradicar o patógeno, interrompendo o ciclo da doença via manipulação de um dos componentes bióticos envolvidos na doença – população do patógeno, planta resistente e balanço microbiano – ou abióticos, sendo a meta final a redução da doença de forma econômica e ambientalmente viável.

Os métodos físicos, que incluem várias formas de energia física para o controle de patógenos radiculares, foram desenvolvidos obedecendo a essa seqüência. O tratamento térmico com vapor foi um dos primeiros a ser adotado e, posteriormente, a solarização foi desenvolvida, onde temperaturas mais amenas são atingidas, causando alterações menos drásticas nas comunidades do solo.

Cada alternativa disponível apresenta vantagens e desvantagens, sendo que os problemas têm que ser analisados caso a caso para a escolha do melhor método a ser utilizado. Porém, a integração de diferentes métodos parece ser a estratégia mais atraente, visto que pode resultar em um controle mais eficiente e duradouro.

Tratamento térmico do solo

Vapor

O tratamento do solo com vapor para o controle de microrganismos foi primeiramente proposto por B. Frank, na Alemanha, em 1888, e seu uso comercial nos Estados Unidos foi iniciado em 1893, por W.N. Rudd (Baker, 1962a). Apesar de ter sido desenvolvido há mais de um século, o uso de vapor para a desinfestação de solo está restrito, geralmente, a pequenas áreas devido ao custo do equipamento necessário para sua aplicação. Dessa forma, tem sido praticado em estufas, canteiros para produção de mudas ou campos de culturas altamente rendosas. O solo é coberto por uma lona plástica e o vapor a 80-100°C, produzido por uma caldeira, é injetado, promovendo o controle de patógenos, plantas daninhas e pragas, por meio da elevação da temperatura do solo (Figura 13.1). A vantagem do uso de vapor consiste no fato de não se tratar de um método químico, com ausência de resíduos, embora as altas temperaturas muitas vezes aumentem o teor de manganês a níveis fitotóxicos.

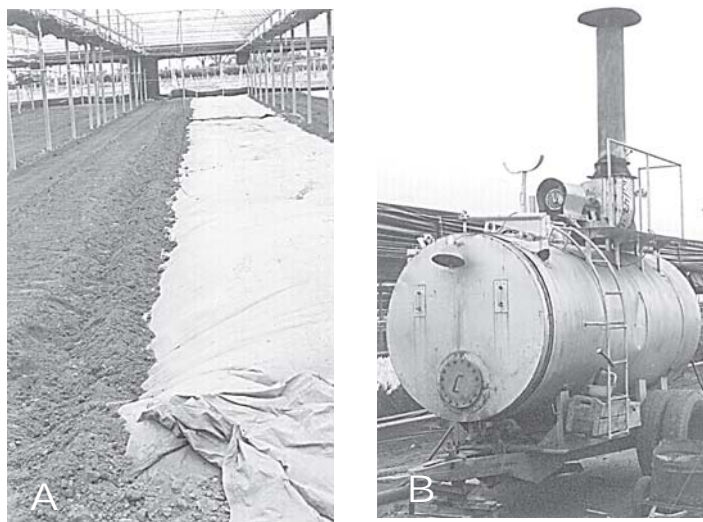


Figura 13.1. Tratamento de solo com vapor: A) solo coberto e vapor sendo injetado; B) caldeira a lenha (Fotos: Raquel Ghini).

De modo geral, o tratamento com vapor é feito por pelo menos 30 min., após as partes mais frias do canteiro terem atingido temperaturas superiores a 80°C (Baker & Roistacher, 1957). Tal elevação da temperatura durante a desinfestação pode causar diversas reações químicas no solo. A decomposição da matéria orgânica é acelerada, causando a liberação de amônia, dióxido de carbono e produtos orgânicos. Os materiais inorgânicos são degradados ou alterados, os nitratos e nitritos são reduzidos a amônia e a solubilidade ou disponibilidade dos nutrientes é modificada, podendo haver o acúmulo em nível tóxico, como o manganês, por exemplo. Alterações nas propriedades físicas do solo podem ocorrer com relação às capacidades de absorção e capilaridade, à estrutura, à cor e ao odor (Liegel, 1986).

A inespecificidade do tratamento com vapor, que pode ser considerada uma de suas vantagens, também é responsável por um de seus maiores problemas. De modo geral, as altas temperaturas atingidas tornam o tratamento não seletivo, resultando na erradicação dos microrganismos, criando espaços estéreis, denominados “vácuos biológicos”. O equilíbrio da comunidade microbiana do solo, construído após longa interação dos diversos componentes, é destruído ou profundamente modificado. A recolonização do solo é feita, basicamente, por microrganismos termotolerantes sobreviventes, microrganismos do solo adjacente não tratado, do ar, da água ou aqueles introduzidos com material vegetal.

A forma como é recolonizado o solo tratado é de grande importância para a ocorrência de doenças de plantas. A redução da população de antagonistas, como resultado do tratamento com vapor, geralmente significa uma rápida disseminação do patógeno reintroduzido, levando ao chamado efeito “boomerang”. Assim, cuidados devem ser tomados para evitar a entrada do patógeno no solo tratado.

Ramírez *et al.* (1994), utilizando o vapor para o controle de *Fusarium oxysporum* f.sp. *dianthi* em uma plantação comercial de cravos na Colômbia, observaram uma rápida reinfestação do patógeno no solo tratado. Após 12 semanas do plantio, a incidência da doença foi de aproximadamente 20%, sendo o dobro após 20 semanas e 50% na colheita (27 semanas). Porém, a comprovada eficiência do método na eliminação de patógenos radiculares tem garantido a sua utilização de forma tradicional em alguns cultivos, como por exemplo, de ornamentais.

Um interessante equipamento portátil para desinfestação com vapor é descrito por Moyls & Hocking (1994).

Solarização do solo

Conceito e mecanismos

A solarização do solo foi desenvolvida em Israel, por Katan *et al.* (1976), e vem sendo utilizada

também em outros países, como Estados Unidos, Japão, Itália, Egito, Espanha e Brasil, entre outros (DeVay *et al.*, 1991; Ghini & Bettioli, 1995; Katan & DeVay, 1991; Souza, 1994).

A técnica consiste na utilização da energia solar para a desinfestação do solo, por meio da cobertura com um filme plástico transparente, antes do plantio (Figura 13.2). A solarização pode ser utilizada, tanto em condições de campo, em extensas áreas, como em cultivo protegido, e deve ser realizada preferencialmente durante o período de maior incidência de radiação solar.



Figura 13.2. Tratamento de solo com solarização (Foto: Raquel Ghini).

Após a cobertura, as camadas superficiais do solo apresentam temperaturas superiores às do solo descoberto (Figura 13.3), sendo que o aquecimento é menor quanto maior for a profundidade. A inativação térmica de diversos patógenos apresenta, de modo geral, uma relação inversa entre tempo de exposição e temperatura, de forma que quanto menor a temperatura, um tempo maior de exposição é necessário para ocorrer a inativação das estruturas e vice-versa (Lefèvre & Souza, 1993a; Pullman *et al.*, 1981; Silva *et al.*, 1996; Viana & Souza, 1997). Por esse motivo, o filme plástico deve ser mantido por um período de tempo suficiente para que haja a inativação das estruturas localizadas nas camadas mais profundas do solo.

Parte da população de patógenos é morta pela exposição às maiores temperaturas, que geralmente ocorrem nas camadas superficiais do solo solarizado. A sensibilidade ao calor apresentada

por diversos patógenos de plantas pode indicar a possibilidade de controle através da solarização. Porém, apesar da exposição do patógeno ao calor ser um importante fator, não é o único mecanismo envolvido no controle. Os processos microbianos induzidos pela solarização podem contribuir para o controle da doença, já que o aquecimento do solo também atua sobre organismos não-alvo. Esses processos podem ter especial importância quando os efeitos acumulativos do calor são insuficientes para o controle do patógeno, como, por exemplo, nas camadas mais profundas do solo ou em climas menos favoráveis à solarização.

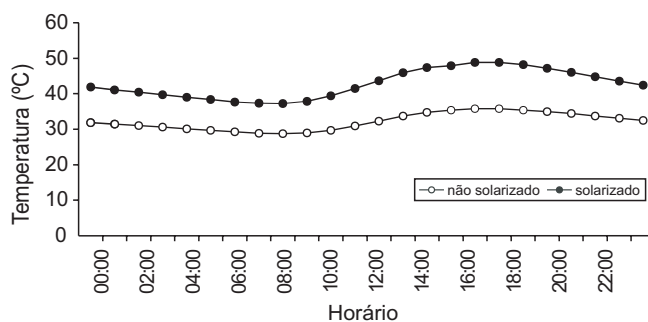


Figura 13.3. Temperaturas máximas do solo solarizado ou não solarizado, na profundidade de 10 cm, em Jaguaruina (SP), no mês de janeiro de 1993 (Ghini *et al.*, 1994).

Os propágulos dos patógenos, enfraquecidos pelas temperaturas subletais, dão condições e estimulam a atuação de antagonistas. Por exemplo, as temperaturas subletais produzem rachaduras em esclerócios, permitindo a penetração e a sua colonização por microrganismos antagonistas, como diversas espécies de bactérias (Lifshitz *et al.*, 1983).

Devido ao fato das temperaturas atingidas pelo solo durante a solarização serem relativamente baixas, quando comparadas com o aquecimento artificial (vapor), os seus efeitos nos componentes bióticos são menos drásticos, evitando a formação de “vácuos biológicos”. Durante a solarização, as temperaturas atingidas permitem a sobrevivência de alguns grupos de microrganismos. De modo geral, os microrganismos parasitas de plantas são eliminados por temperaturas inferiores às necessárias para controlar os saprófitas, dentre eles muitos antagonistas (Tabela 13.1). Os parasitas possuem sistemas enzimáticos mais especializados do que os saprófitas, os quais colonizam uma maior gama de substratos. Sendo a desnaturação de enzimas um dos possíveis mecanismos de ação das altas temperaturas, os saprófitas apresentam maior termotolerância do que os patógenos (Baker, 1962b).

Tabela 13.1. Temperaturas letais para fungos de solo submetidos a 30 minutos de tratamento (adaptado de Baker & Roistacher, 1957 e Bollen 1969, 1985).

Temperatura (°C)	Saprófitas	Patógenos
> 90	<i>Tephrocybe carbonaria</i> , <i>Gilmaniella humicola</i>	
80 – 90	<i>Cladosporium staurophorum</i> , <i>Byssosclamyces hivea</i> , <i>Eupenicillium</i> spp., <i>Neosartorya fumigata</i> , <i>Talaromyces flavus</i>	
70 – 80	<i>Gelasinospora cerealis</i> , <i>Penicillium thomy</i> <i>Trichophaea abundans</i> , <i>Mortierella</i> sect. <i>Isabellina</i>	
60 – 70	<i>Aspergillus fumigatus</i> <i>Trichoderma pseudokoningii</i>	<i>Fusarium oxysporum</i> f.sp. <i>dianthi</i> <i>Olpidium brassicae</i>
50 – 60	<i>Trichoderma harzianum</i> <i>T. viride</i> , <i>Penicillium</i> spp. <i>Chaetomium</i> spp. <i>Doratomyces</i> spp. <i>Mortierella</i> spp. (excl sect. <i>Isabellina</i>) <i>Mucor</i> spp.	<i>Fusarium avenaceum</i> <i>F. oxysporum</i> f.sp. <i>gladiolli</i> ; f.sp. <i>lycopersici</i> ; f.sp. <i>melongenae</i> <i>Fusarium rodolens</i> f.sp. <i>dianthi</i> <i>Plasmodiophora brassicae</i> <i>Synchytrium endobioticum</i> <i>Pythium aphanidermatum</i> <i>Phytophthora capsici</i>
< 50	<i>Pythium</i> spp.	<i>Colletotrichum coccodes</i> <i>Fusarium solani</i> f.sp. <i>phaseoli</i> <i>Didymella lycopersici</i> <i>Pythium sylvaticum</i> <i>Phomopsis sclerodioides</i> <i>Phialophora cinerescens</i> <i>Cylindrocladium destructans</i> <i>Verticillium dahliae</i> <i>Phytophthora cryptogea</i>

Enquanto populações de muitos microrganismos são reduzidas imediatamente após a solarização, diversos fungos termotolerantes, actinomicetos e *Bacillus* spp. são menos afetados ou até mesmo estimulados. Diversas *Pseudomonas* fluorescentes, conhecidas como colonizadoras benéficas de raízes e promotoras de crescimento, rapidamente colonizam o solo solarizado (Gamliel & Katan, 1993).

Como consequência, há uma alteração na composição microbiana, em favor de antagonistas, estimulando a supressividade do solo a patógenos e não é criado, portanto, o chamado “vácuo biológico”. A atividade microbiana que ocorre durante a solarização promove um controle biológico, em adição ao efeito térmico. Por esse motivo, a reinfestação de um solo solarizado é mais difícil do que um solo que sofreu um tratamento esterilizante, como no caso do vapor ou um biocida químico, como, por exemplo, a fumigação com brometo de metila. A maior dificuldade de reinfestação permite

que o tratamento com solarização dure por períodos maiores do que os demais tratamentos, isto é, por diversos ciclos da cultura sem a necessidade de repeti-lo.

Efeitos da solarização

Muitos trabalhos de pesquisa descrevem o controle de uma grande variedade de patógenos pela solarização. A lista de fungos controlados com a solarização é longa, incluindo: *Bipolaris sorokiniana*, *Didymella lycopersici*, *Fusarium* spp., *Plasmodiophora brassicae*, *Pyrenochaeta* spp., *Pythium* spp., *Rhizoctonia solani*, *Sclerotinia* spp., *Sclerotium* spp., *Thielaviopsis basicola*, *Verticillium* spp. e outros. Alguns fungos são altamente sensíveis à solarização, como *Verticillium dahliae* e *Phytophthora* spp. Entre as bactérias, estão *Agrobacterium tumefaciens* e *Streptomyces scabies* e entre os nematóides, *Criconeilla*, *Ditylenchus*, *Globodera*, *Helicotylenchus*, *Heterodera*, *Meloidogyne*, *Paratrichodorus*, *Paratylenchus*, *Pratylenchus*, *Xiphinema* e outros; porém os melhores resultados têm sido obtidos com a combinação da solarização com outros métodos de controle. Alguns patógenos apresentam controle parcial ou inconsistente, como *Macrophomina*, *Fusarium oxysporum* f.sp. *pisi* e *Meloidogyne* (Katan & DeVay, 1991).

No Brasil, Ghini *et al.* (1992) e Ghini *et al.* (1993) relataram o controle de *V. dahliae* em berinjela e tomate, além de maior crescimento de plantas e produção, após a solarização por 30 e 50 dias. Além destes, bons resultados foram obtidos com a solarização no controle de *Pythium* em crisântemo (Bettiol *et al.*, 1994), do nematóide da galha (*Meloidogyne javanica*) em quiabeiro (Bettiol *et al.*, 1996), de esclerócios de *Sclerotium cepivorum* (Cunha *et al.*, 1993a; Cunha *et al.*, 1993b; Nunes, 1992; Pereira *et al.*, 1996a), *Sclerotium rolfsii* (Ghini *et al.*, 1997) e *Sclerotinia sclerotiorum* (Pereira *et al.*, 1996b). Por outro lado, Dias (1997) não obteve sucesso com o uso da solarização para o controle da morte prematura do maracujazeiro, causada por *Fusarium*, devido à alta infestação do solo e à resistência do patógeno a altas temperaturas.

Apesar de ser um tratamento tipicamente de pré-plantio, a solarização do solo obteve sucesso no controle de patógenos radiculares de algumas culturas perenes instaladas no campo. Nessa situação, podem surgir problemas com a sombra das plantas no solo, reduzindo a eficiência do tratamento; a possibilidade do aquecimento causar danos às raízes (Stapleton *et al.*, 1993) e a necessidade de controlar o patógeno em maiores profundidades e por mais tempo do que quando a solarização é aplicada antes do plantio de culturas anuais. Em pomares estabelecidos, a solarização promoveu o controle de *V. dahliae* em pistache (Ashworth & Gaona, 1982) e oliveira (Tjamos *et al.*, 1991) e *Rosellinia necatrix* (anamorfo: *Dematophora necatrix*) em macieira (Freeman *et al.*, 1990; Szejnberg *et al.*, 1987) e abacateiro (López-Herrera *et al.*, 1998).

A solarização “de espaços” dentro de estufas com a finalidade de erradicar o inóculo presente nas estruturas pode ser realizada fechando-se a estufa e pendurando-se plásticos verticalmente. Nessas condições, a temperatura interna é superior a 60°C, promovendo a eliminação do inóculo remanescente dos últimos cultivos (Katan, 1996).

Quanto ao efeito em micorrizas, os resultados de diferentes trabalhos são contraditórios. Porém, no Brasil, Lefèvre & Souza (1993b) não observaram efeitos na população de micorrizas, assim como Roque (1993) concluiu que a solarização não afetou a população nativa de *Rhizobium*.

Além do controle de patógenos, diversas plantas daninhas também podem ser controladas pela solarização. Em muitas hortas comerciais, a solarização está sendo utilizada visando apenas ao controle das plantas daninhas, visto que significa uma grande redução de mão de obra, como no caso da alface. Geralmente, plantas daninhas anuais são mais sensíveis à solarização do que as perenes. Apesar disso, Ricci *et al.* (1997) obtiveram um significativo controle de tiririca (*Cyperus rotundus*) com a solarização, sendo que posteriormente, durante a fase de cultivo de cenoura e feijão de vagem, não houve necessidade da realização de capinas manuais. Porém, Kuva *et al.* (1995) não obtiveram controle de tiririca após a realização da solarização em condições de outono-inverno, devido às baixas temperaturas atingidas pelo solo durante o período.

Um maior crescimento de plantas é freqüentemente observado nos solos solarizados, assim como uma maior produtividade. Esse efeito, que pode ocorrer mesmo na ausência de patógenos, deve-se a diversos processos desenvolvidos durante a solarização, que envolvem mudanças nos componentes bióticos e abióticos do solo. O maior crescimento é resultado do controle de pragas ou patógenos primários e/ou secundários, alteração da comunidade microbiana do solo em favor de antagonistas ou microrganismos promotores de crescimento, inativação térmica de plantas invasoras e liberação de nutrientes no solo, como por exemplo, nitrogênio (nas formas de amônia e nitrato), cálcio e magnésio, devido à morte e decomposição de parte da microbiota. Essas alterações, além de outras, como mudanças na composição gasosa do solo, liberação de substâncias voláteis, melhoria da estrutura do solo e penetração profunda da umidade, constituem um processo integrado que altera o ambiente do solo, resultando em maior crescimento e produção de plantas.

A principal alteração na composição do solo refere-se a um aumento no teor de nitrogênio, na forma de amônia e nitrato, cálcio e magnésio, além da maior condutividade elétrica. Esse efeito, provavelmente, é resultado da liberação de nutrientes minerais solúveis pela matéria orgânica e pelos microrganismos mortos pela ação do calor.

Aspectos práticos da aplicação da solarização

Recomenda-se realizar o tratamento de solarização durante o período de maior intensidade de radiação solar. Em Jaguariúna - SP, um levantamento das temperaturas do solo solarizado mostrou que, para a região, o período do ano mais favorável à solarização é o de setembro a março (Ghini *et al.*, 1994). Porém, as maiores temperaturas no solo solarizado são atingidas nos meses de novembro, dezembro e janeiro (Figura 13.4).

A principal característica do filme plástico utilizado é a transparência, que permite a passagem dos raios solares e promove de forma eficiente o efeito estufa e, assim, o maior aquecimento do solo. Os filmes pretos e de outras cores não são recomendados por não serem tão eficientes na elevação da temperatura do solo. A espessura do plástico tem influência sobre sua durabilidade e custo. Por esse motivo, plásticos com 25 a 50 mm têm sido recomendados. Plásticos mais espessos são mais caros, porém podem ser reaproveitados. Plásticos retirados de estufas podem ser utilizados para a solarização, mas apresentam uma eficiência reduzida, fazendo com que o tratamento tenha que ser prolongado para se obter os mesmos resultados, devido ao tratamento realizado durante a sua produção, não permitindo a passagem de todos os comprimentos de luz.

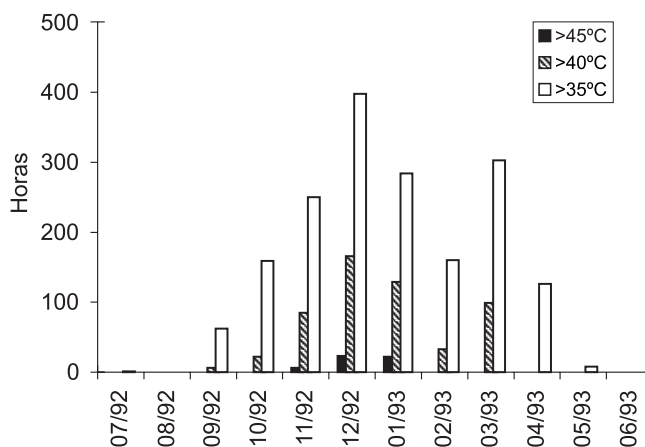


Figura 13.4. Número de horas acumuladas com temperaturas acima de 35°C, 40°C e 45°C em solo solarizado durante o período de julho de 1992 a junho de 1993, em Jaguariúna, SP (Ghini *et al.*, 1994).

Um polímero na forma líquida está sendo testado para ser utilizado no lugar do plástico convencional (Stapleton, 1990). Apesar de ainda estar em fase experimental, apresenta grande potencial de uso devido às vantagens quanto a aplicação no campo por meio de pulverização, o que facilita a operação de colocação do plástico.

A instalação do filme plástico em grandes áreas pode ser feita por máquinas especialmente desenvolvidas para tal finalidade ou manualmente, em áreas menores ou estufas. O terreno deve ser preparado de forma usual, isto é, por meio de aração e gradagem, eliminando-se galhos e outros materiais pontiagudos, que possam perfurar o plástico. A fixação do filme plástico é feita enterrando-se as suas bordas em sulcos no solo, de forma que permaneça sobre o terreno sem a formação de bolsas de ar, cobrindo toda a área a ser tratada. A emenda de dois filmes deve ser feita enterrando-se as bordas de ambos num único sulco.

Com a finalidade de aumentar a eficiência do tratamento, alguns testes foram realizados com uma camada dupla de plástico, onde o primeiro filme é colocado aderido ao solo e o segundo permanece suspenso por um túnel ou uma estrutura metálica, separado por um espaço de 15 a 60 cm (Ben-Yephet *et al.*, 1987; Duff & Connelly, 1993; Le Bihan *et al.*, 1997). A camada de ar entre os dois plásticos age como um isolante térmico, impedindo perdas de calor. As maiores temperaturas atingidas pelo solo fazem com que o período de tratamento possa ser reduzido, como ocorre na solarização em estufas fechadas.

A umidade do solo é importante para a eficiência do tratamento, visto que no solo úmido ocorre a germinação de estruturas de resistência dos patógenos, tornando-as mais sensíveis à ação da temperatura e dos microrganismos antagonísticos. Assim sendo, o plástico deve ser colocado após uma chuva ou irrigação.

A área tratada com a solarização deve ser a maior possível e contínua. A solarização do solo em faixas não é recomendada devido à possibilidade de reinfestação do solo solarizado com o inóculo presente na faixa não tratada e devido ao “efeito de borda”. Esse efeito é causado pelas menores temperaturas atingidas pelo solo nas bordas da área solarizada, devido à perda de calor para a área sem o plástico, resultando na sobrevivência de patógenos nesse local. Estima-se que em uma faixa de 60 cm nas bordas, aproximadamente, as temperaturas atingidas não são suficientes para um controle satisfatório (Grinstein *et al.*, 1995). Mesmo para o tratamento de canteiros, sugere-se que a solarização seja realizada em área contínua e os canteiros sejam construídos posteriormente. Assim, não se recomenda a solarização de uma área inferior a 3 x 4 m, aproximadamente.

Devido às dificuldades do agricultor em monitorar a temperatura do solo ou a população do patógeno durante a solarização, o controle de plantas daninhas constitui-se num excelente indicador da eficiência do método. A presença de plantas daninhas pode significar que as temperaturas atingidas não foram suficientes para um controle satisfatório. Quando a solarização é bem sucedida, há o controle efetivo de plantas invasoras.

O uso de herbicidas pode ser reduzido nos solos solarizados devido ao significativo controle apresentado. Outro motivo para a redução da quantidade de determinados herbicidas de pré-emergência

é o fato das populações de microrganismos decompositores de tais produtos poderem ser reduzidas com a solarização. Assim, há o aumento da eficiência e da persistência do herbicida no solo, podendo ser detectada, em certos casos, fitotoxicidade na cultura, mesmo com a aplicação da dose recomendada.

O tempo de tratamento deve ser o maior possível, isto é, enquanto o solo não estiver sendo cultivado, recomenda-se a permanência do filme plástico. Quanto maior o período de tratamento, melhores resultados serão obtidos, visto que o controle pode atingir maiores profundidades no solo, além de garantir uma maior porcentagem de mortalidade do patógeno. De modo geral, em condições de campo, o tempo necessário para o tratamento é de quatro semanas ou mais. Em condições de estufa, esse período pode ser reduzido, devido às maiores temperaturas obtidas na estufa fechada. Após o período de solarização, o plástico deve ser retirado do campo, podendo ser reaproveitado para nova solarização ou reciclado. A recontaminação do solo por meio, por exemplo, de material de propagação infectado ou água contaminada, deve ser evitada para garantir um efeito duradouro.

A solarização é uma tática de manejo de doenças que pode ser usada em um sistema de manejo integrado, aumentando as chances de um controle mais efetivo. Devido ao enfraquecimento das estruturas dos patógenos, durante a solarização, pode ocorrer um efeito sinérgico entre os diversos métodos adotados. Assim, a solarização pode ser associada, por exemplo, à incorporação de matéria orgânica no solo, à aplicação de fungicidas em subdosagens ou ao controle biológico, por meio do uso de um ou mais antagonistas para colonizar o solo solarizado. Matérias orgânicas, especialmente os resíduos de crucíferas (que apresentam alto teor de compostos que contém enxofre), liberam compostos voláteis tóxicos quando aquecidas (Gamliel & Stapleton, 1993a), aumentando os efeitos da solarização por meio do processo de biofumigação (Gamliel & Stapleton, 1993b; Keinath, 1996; Ramirez-Villapudua & Munnecke, 1987; Ramirez-Villapudua & Munnecke, 1988; Subbarao & Hubbard, 1996). Por outro lado, a cobertura com plástico previne ou retarda a perda desses produtos voláteis para a atmosfera, aumentando a eficiência do tratamento.

Todavia, é fundamental adaptar a solarização ao sistema de produção utilizado, compatibilizando-a com as outras táticas de manejo. Um exemplo interessante foi relatado por Chellemi *et al.* (1994) para o cultivo de tomate em clima úmido, na busca de uma alternativa ao brometo de metila. Diversos tipos de plástico foram testados, em combinação com diversos produtos químicos e incorporação de restos culturais. Ao final da solarização, o plástico não foi retirado do campo, ao invés disso, foi pintado de branco com tinta latex, e funcionou como um “mulch” para a cultura do tomate, de forma compatível com o sistema de produção em uso e com pouco incremento nos custos de produção.

A solarização tem-se mostrado viável para diversas culturas, apresentando principalmente as

vantagens decorrentes do fato de não ser um método químico, o que implica em menores impactos no ambiente e ausência de riscos ao homem.

A redução na incidência de doenças pode durar vários ciclos da cultura sem a necessidade de repetir o tratamento de solarização. O efeito prolongado é resultado da pronunciada redução na quantidade de inóculo associada a uma mudança no equilíbrio biológico do solo, em favor de antagonistas, induzindo a supressividade a patógenos e retardando a reinfestação.

Porém, a solarização do solo não pode ser considerada uma solução ideal para todos os problemas com patógenos radiculares. Diversas limitações restringem o seu uso, como a necessidade de máquinas para sua aplicação em extensas áreas; a incompatibilidade com a época de cultivo de algumas culturas; o custo proibitivo para culturas menos rentáveis; a necessidade do terreno permanecer sem ser cultivado durante o período; além de possíveis limitações climáticas.

Entretanto, devido à simplicidade e à segurança de aplicação, tanto para o agricultor quanto para o ambiente, a solarização pode ser considerada como uma alternativa para o controle de patógenos habitantes do solo dentro de um sistema de manejo integrado.

Tratamento térmico de substratos para a produção de mudas

A desinfestação de substratos para a produção de mudas em recipientes é um sério problema para muitos agricultores. As mudas infectadas e os substratos contaminados disseminam os patógenos para novas áreas, além de propiciar o surgimento de doenças desde o início do ciclo da cultura, podendo significar sérios prejuízos. O principal tratamento utilizado é a fumigação com brometo de metila, porém, a proibição desse produto, que deverá ocorrer nos próximos anos, gerou a necessidade da obtenção de alternativas para a desinfestação de substratos.

Substratos podem ser desinfestados em câmaras especiais, onde o vapor é injetado sob pressão, como no caso de autoclaves. As vantagens e desvantagens do sistema são semelhantes às apresentadas para o uso de vapor em campo.

Alguns pequenos agricultores utilizam fornos a lenha para promover o aquecimento do substrato e eliminação de patógenos. O processo é empírico, além de significar um consumo de lenha.

O primeiro equipamento utilizando a energia solar com tal finalidade foi denominado coletor solar plano (Armond *et al.*, 1990). O coletor era constituído por canaletas de chapa de alumínio, onde se colocava o solo. Posteriormente, Ghini & Bettiol (1991) substituíram as canaletas por tubos, com o objetivo de facilitar a carga e descarga de substratos.

O coletor desenvolvido consiste, basicamente, de uma caixa de madeira que contém tubos

metálicos (ferro galvanizado, alumínio, cobre e outros) e uma cobertura de plástico transparente, que permite a entrada dos raios solares (Figura 13.5). O solo é colocado nos tubos pela abertura superior e, após o tratamento, retirado pela inferior, por meio da força da gravidade. Os coletores devem ser instalados com exposição na face norte (no hemisfério sul) e um ângulo de inclinação semelhante à latitude local acrescida de 10°, para garantir a maior incidência de radiação solar durante o ano todo. A colocação de isolantes térmicos (isopor, lã de vidro) no fundo do coletor (entre a chapa de alumínio e a madeira) pode auxiliar a retenção do calor no interior da caixa.



Figura 13.5. Coletor solar para desinfestação de substratos (Foto: Raquel Ghini).

Alguns patógenos habitantes do solo, como fungos, bactérias e nematóides, podem ser inativados no coletor em algumas horas de tratamento, devido às altas temperaturas atingidas (Figura 13.6), porém recomenda-se o tratamento por 1 ou 2 dias, durante qualquer período do ano. Ghini (1993) verificou que um dia de tratamento foi suficiente para o controle de *S. rolfsii*, *S. sclerotiorum*, *Fusarium solani* f.sp. *phaseoli* e *Pythium aphanidermatum*. Em outros testes com o coletor solar, Ghini *et al.* (1998) verificaram o controle de *Meloidogyne arenaria* em substratos para a produção de mudas de tomateiro.

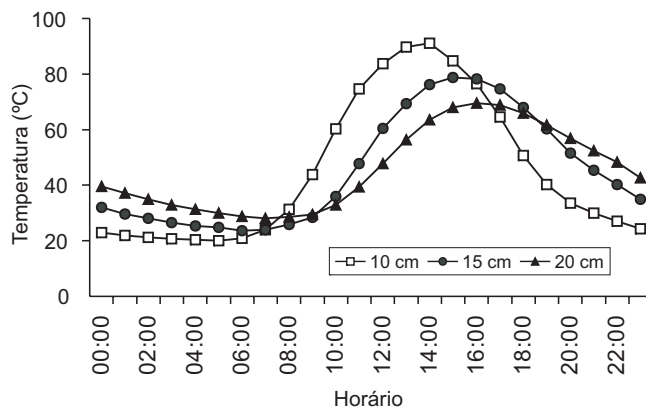


Figura 13.6. Temperatura média do solo no interior de coletores solares com tubos com diâmetros de 10, 15 e 20 cm (Ghini, 1993).

Em um trabalho de avaliação econômica da substituição do brometo de metila pelos coletores em um viveiro comercial, Ghini *et al.* (2000) estudaram os custos referentes à substituição no Núcleo de Produção de Mudanças da CATI, situado em São Bento do Sapucaí - SP. O volume de substrato tratado é de 400 m³/ano, demandando 200 latas de brometo (300 mL) ou 20 coletores solares (0,1 m³ de substrato/coletor/dia; 200 dias ao ano). A diferença para os custos anualizados de tratamento a favor do brometo de metila varia de R\$ 0,42 a R\$ 0,52/m³ de substrato, dependendo da taxa de juros usada. Porém, o trabalho não contempla as externalidades decorrentes de ambos os métodos, quanto à saúde do aplicador, qualidade ambiental e problemas de resíduos. Quanto ao controle de fitopatógenos, foi verificado que um dia de tratamento nos coletores foi suficiente para erradicar a população de *Fusarium spp.*, *Phytophthora sp.*, *Meloidogyne sp.*, *Helicotylenchus sp.* e nematóides não parasitos. Atualmente, o Núcleo de Produção de Mudanças substituiu totalmente o brometo de metila pelos coletores.

O equipamento, quando comparado com outros sistemas tradicionais de desinfestação (autoclaves, fornos à lenha ou aplicação de brometo de metila) apresenta diversas vantagens: não consome energia elétrica ou lenha, é de fácil manutenção e construção, não apresenta riscos para o operador e tem baixo custo. Além disso, o uso do coletor permite a sobrevivência de microrganismos termotolerantes benéficos que impedem a reinfestação pelo patógeno, o que não ocorre nos tratamentos com brometo de metila e autoclaves que esterilizam o solo, criando um “vácuo biológico”.

Sacos plásticos transparentes também podem ser utilizados para a desinfestação de substratos. Kaewruang *et al.* (1989) obtiveram controle de diversos fungos radiculares patogênicos a *Gerbera*,

após tratamento do substrato (lotes de 30 kg) em sacos plásticos transparentes (60 x 65 cm, espessura de 0,2 mm) por 3 a 4 semanas ao sol. May (1994), utilizando sacos plásticos menores (20 x 25 x 4 cm, contendo 2 litros de material), concluiu que o tratamento de substrato pré-inoculado com *Phytophthora parasitica* controlou o patógeno no verão em 48 horas, porém o controle não ocorreu no inverno. Paralelamente, testes realizados no coletor solar demonstraram que houve a eliminação do patógeno nas duas estações em 24 horas, devido às maiores temperaturas alcançadas nos tubos dos coletores do que nos sacos plásticos. Os problemas relacionados ao uso de saco plástico se referem ao pequeno volume de substrato tratado, o longo tempo gasto para o tratamento e a necessidade de alterar a posição dos sacos plásticos de tempos em tempos para garantir um tratamento mais homogêneo.

Termoterapia de órgãos de propagação

O uso da termoterapia no controle de doenças de plantas teve início de uma forma empírica, no século passado, na Escócia, através do tratamento de bulbos de plantas ornamentais com água quente, antes do plantio. O principal objetivo é a obtenção de material de propagação vegetal livre de patógenos. Com tal propósito, a termoterapia é um método eficiente, que consegue eliminar os patógenos, tanto interna quanto externamente, dos tecidos do hospedeiro. A técnica tem sido usada para controlar doenças da cana-de-açúcar, cereais, hortaliças, ornamentais e frutíferas, porém tem sido limitada pelo empirismo e pela falta de utilização das informações publicadas.

O princípio básico da termoterapia reside no fato de que o patógeno é eliminado por tratamentos em determinadas relações tempo-temperatura que produzem poucos efeitos deletérios no material vegetal. Nesse caso, quanto maior for a diferença entre a sensibilidade térmica do hospedeiro e do patógeno, maiores serão as chances de sucesso da termoterapia.

No tratamento de bulbos de gladiolo tamanho 4/6 para o controle de *Fusarium oxysporum* f.sp. *gladioli*, Garcia-Jimenez & Alfaro-Garcia (1985) alertam para o fato de que há uma margem muito estreita entre a temperatura letal ao patógeno (53,3° e 57,2°C) e ao hospedeiro (57,2° e 60°C), tornando necessário um rigoroso controle da temperatura durante o tratamento. Dependendo da cultivar, a temperatura pode variar de 53° a 55°C por 30 minutos. A integração da termoterapia com o controle químico pode melhorar a eficiência do tratamento (Migheli & Garibaldi, 1994).

Vários fatores podem afetar a sensibilidade térmica, como o teor de umidade do material vegetal; a dormência; a idade e o vigor, especialmente das sementes; a condição das camadas externas do material a ser tratado; as condições de temperatura durante o desenvolvimento da planta; o tamanho do material e a suscetibilidade varietal (Baker, 1962b). Assim sendo, devido ao efeito de

diversas variáveis, a relação tempo-temperatura não pode ser reduzida a uma fórmula geral aplicável a todos os casos. Ela deve ser determinada experimentalmente, sendo que, de modo geral, é escolhida a menor temperatura letal ao patógeno, no menor tempo, resultando em um tratamento uniforme e com menor gasto de energia. Silva *et al.* (1987) conseguiram a erradicação total de *Tylenchulus semipenetrans* de mudas de citros infestadas artificialmente com 4000 larvas/planta, mediante imersão das raízes nuas em água a 50°C por 10 a 20 minutos.

O mecanismo de ação da temperatura, tanto no controle de patógenos quanto na injúria do hospedeiro é complexo, sendo que um ou vários fatores podem estar envolvidos, como desnaturação de proteínas, liberação de lipídeos, destruição de hormônios, asfixia de tecidos, destruição de reservas e injúria metabólica com ou sem acúmulo de intermediários tóxicos.

O tratamento pelo calor pode ser feito, basicamente, de duas formas: através de uma intensa e curta exposição, geralmente usada para erradicação de microrganismos, ou através de uma pouco intensa e longa exposição ao calor, utilizada para reduzir a concentração do patógeno na planta e, geralmente, associada à cultura de meristemas. Para tanto, o material de propagação pode ser tratado com água quente, ar quente ou vapor. De modo geral, o tratamento com água quente é feito com maiores temperaturas do que o método com ar quente. A associação com o tratamento químico, isto é, o uso de fungicidas dissolvidos na calda, pode aumentar a eficiência do tratamento.

Desinfestação de solução nutritiva em cultivo hidropônico

Em cultivos hidropônicos, uma vez introduzido um patógeno radicular, há uma rápida e uniforme disseminação do mesmo, levando a perdas significativas de produção. O inóculo pode ter origem na própria água usada no preparo da solução nutritiva, haja vista que, por exemplo, já foram encontrados propágulos de espécies fitopatogênicas de *Fusarium* em água de chuva coletada em coberturas de estufas. Muitas vezes por problemas econômicos ou de poluição ambiental, há a necessidade de se reutilizar a solução nutritiva, que geralmente se encontra contaminada. Nesses sistemas fechados onde há o reaproveitamento da solução nutritiva, a eliminação de patógenos é fundamental. Um dos principais problemas do tratamento é o volume de líquido a ser tratado. Além disso, outras fontes de contaminação devem ser identificadas e desinfestadas, como o material vegetal e recipientes. Com a finalidade de reduzir o risco devido aos fitopatógenos radiculares, estão sendo usados diversos métodos físicos de desinfestação da solução nutritiva, como o tratamento térmico e a radiação ultravioleta.

Os tempos de exposição e as temperaturas usadas no tratamento térmico são baseados nos dados disponíveis para o tratamento de solo com vapor. Via de regra, para o controle de fungos e vírus, é recomendado o tratamento a 95°C por 30 segundos (Runia, 1995).

O ultravioleta é uma radiação eletromagnética com comprimento de onda entre 100 e 400 nm. Alguns comprimentos de ultravioleta (200 a 280 nm, com um ótimo em 253,7 nm) apresentam altíssimo poder germicida, destruindo os microrganismos por reações fotoquímicas. De modo geral, o tratamento recomendado para a eliminação de vírus é de 250 mJ/cm² e para fungos, 100 mJ/cm² é suficiente (Runia, 1994). Stanghellini *et al.* (1984) controlaram *P. aphanidermatum* em solução nutritiva de um cultivo hidropônico de espinafre, usando uma fonte de ultravioleta que emitia 30 mW/cm²/s a 253,7 nm. Mas, houve necessidade de compensar a precipitação de ferro, cuja concentração diminuiu de 4,5 para 0,1 mg/mL após 24 horas do tratamento.

Outros métodos físicos

Apesar de apresentar pouca utilidade prática, o uso de microondas para a desinfestação de solo foi testado algumas vezes com sucesso para o tratamento de pequenas quantidades de solo (Ferriss, 1984). O solo (0,5 a 4 kg) foi acondicionado em sacos de polipropileno e tratado por alguns minutos em um forno microondas (2540 MHz, 625 W). O controle de *Pythium*, *Fusarium* e alguns nematóides foi obtido nessas condições. Quando comparado com autoclaves, o tratamento com microondas libera menor teor de nutrientes na solução do solo. A eficiência do tratamento depende da composição granulométrica do solo, do teor de umidade, da quantidade de solo e da duração da radiação. Em geral, os efeitos do tratamento com microondas parecem estar relacionados com o aquecimento do solo.

A cobertura do solo com filmes plásticos coloridos tem sido realizada com diversas finalidade, dentre as quais estão a maior conservação da umidade e o controle de plantas invasoras, porém alguns trabalhos têm demonstrado alterações na interação planta-patógeno. Nesse sentido, Fortnum *et al.* (1995) e Fortnum *et al.* (1997) observaram alterações na produção de ovos e galhas de *Meloidogyne incognita* em tomateiros crescidos com diferentes cores de cobertura plástica do solo.

Considerações finais

Num momento em que se discute a sustentabilidade da agricultura, tendo em vista a crescente preocupação com os aspectos ambientais, os métodos físicos tomam importância e voltam a ser estudados. A importância pode ser notada com o considerável aumento do uso de métodos físicos, como é o caso da solarização em diversos países. Muitos trabalhos de pesquisa, porém, ainda são necessários para o pleno desenvolvimento de métodos físicos de controle de patógenos radiculares.

Bibliografia

- Armond, G., Braga, C.A.S., Bettiol, W. & Ghini, R. Coletor solar plano para tratamento térmico do solo. *O Agrônomo* 42: 185-189. 1990.
- Ashworth Jr, L.J. & Gaona, S.A. Evaluation of clear polyethylene mulch for controlling *Verticillium* wilt in established pistachio nut groves. *Phytopathology* 72: 243-246. 1982.
- Baker, K.F. Principles of heat treatment of soil and planting material. *The Journal of Australian Institute of Agricultural Science* 28: 118-126. 1962a.
- Baker, K.F. Thermo-therapy of planting material. *Phytopathology* 52: 1244-1255. 1962b.
- Baker, K.F. & Roistacher, C.N. Heat treatment of soil. In: Baker, K.F. (Ed.) *The U.C. System for Producing Healthy Container-grown Plants*. Berkeley. California Agriculture Experiment Station Extension Service. 1957. pp.123-137. (California Agriculture Experiment Station Extension Service. Manual, 23).
- Ben-Yephet, Y., Stapleton, J.J., Wakeman, R.J. & DeVay, J.E. Comparative effects of soil solarization with single and double layers of polyethylene film on survival of *Fusarium oxysporum* f. sp. *vasinfectum*. *Phytoparasitica* 15: 181-185. 1987.
- Bettiol, W., Ghini, R., Galvão, J.A.H. & Zocchi, S.S. Solarização do solo para o controle de *Pythium* e plantas daninhas em crisântemo. *Scientia Agricola* 51: 459-462. 1994.
- Bettiol, W., Ghini, R., Cunha, M.I.B., Tratch, R. & Galvão, J.A.H. Solarização do solo para o controle de *Meloidogyne javanica* em quiabeiro. *Horticultura Brasileira* 14: 158-160. 1996.
- Bollen, G.J. De invloed van het stomen op biologische eigenschappen van de grond. *Tuinbouwmededelingen* 32: 475-480. 1969.
- Bollen, G.J. Lethal temperatures of soil fungi. In: Parker, C.A., Rovira, A.D., Moore, K.J. & Wong, P.T.W. (Eds.) *Ecology and Management of Soilborne Plant Pathogens*. St. Paul. APS Press. 1985. pp.191-193.
- Chellemi, D.O., Olson, S.M., Mitchell, D.J., Secker, I. & McSorley, R. Adaptation of soil solarization to the integrated management of soilborne pests of tomato under humid conditions. *Phytopathology* 87: 250-258. 1994.
- Cunha, M.G., Zambolim, L., Vale, F.X.R., Chaves, G.M. & Alves, H. Efeito da solarização sobre a sobrevivência de escleródios de *Sclerotium cepivorum* no solo. *Fitopatologia Brasileira* 18: 55-61. 1993a.
- Cunha, M.G., Zambolim, L., Vale, F.X.R., Chaves, G.M. & Alves, H. Avaliação da solarização com filmes de polietileno transparente, preto ou branco no controle da podridão branca do alho (*Sclerotium cepivorum*). *Fitopatologia Brasileira* 18: 199-205. 1993b.

- DeVay, J.E., Stapleton, J.J. & Elmore, C.L. Soil Solarization. Rome. FAO. 1991.
- Dias, M.S.C. Efeito da solarização no controle da morte prematura de maracujazeiros (Tese de Doutorado). Botucatu. Faculdade de Ciências Agrônomicas - UNESP. 1997.
- Duff, J.D. & Connelly, M.I. Effect of solarisation using single and double layers of clear plastic mulch on *Pythium*, *Phytophthora* and *Sclerotium* species in a nursery potting mix. Australasian Plant Pathology 22: 28-35. 1993.
- Ferriss, R.S. Effects of microwave oven treatment on microorganisms in soil. Phytopathology 74: 121-126. 1984.
- Fortnum, B.A., Decoteau, D.R. & Kasperbauer, M.J. Colored mulches affect yield of fresh-market tomato infected with *Meloidogyne incognita*. Journal of Nematology 29: 538-546. 1997.
- Fortnum, B.A., Decoteau, D.R., Kasperbauer, M.J. & Bridges, W. Effect of colored mulches on root-knot of tomato. Phytopathology 85: 312-318. 1995.
- Freeman, S., Szejnberg, A., Shabi, E. & Katan, J. Long-term effect of soil solarization for the control of *Rosellinia necatrix* in apple. Crop Protection 9: 312-316. 1990.
- Gamliel, A. & Katan, J. Suppression of major and minor pathogens by fluorescent pseudomonads in solarized and nonsolarized soils. Phytopathology 83: 8-75. 1993.
- Gamliel, A. & Stapleton, J.J. Characterization of antifungal volatile compounds evolved from solarized soil amended with cabbage residues. Phytopathology 83: 899-905. 1993a.
- Gamliel, A. & Stapleton, J.J. Effect of chicken compost or ammonium phosphate and solarization on pathogen control, rhizosphere microorganisms, and lettuce growth. Plant Disease 77: 886-891. 1993b.
- Garcia-Jimenez, J. & Alvaro-Garcia, A. Inspeccion Fitosanitaria del Bulbo de Gladiolo: Estudio Basico. Bogotá. Servicio contra Plagas e Inspección Fitopatológica. 1985. (Boletín del Servicio contra Plagas e Inspección Fitopatológica, 3).
- Ghini, R. A solar collector for soil disinfection. Netherlands Journal of Plant Pathology 99: 45-50. 1993.
- Ghini, R. & Bettiol, W. Coletor solar para desinfestação de substratos. Summa Phytopathologica 17: 281-286. 1991.
- Ghini, R. & Bettiol, W. Controle físico. In: Bergamin Filho, A., Kimati, H., Amorim, A. (Eds.) Manual de Fitopatologia: Princípios e Conceitos. 3. ed. São Paulo. Agronômica Ceres. 1995. v.1, pp.786-803.
- Ghini, R., Bettiol, W. & Caldari Jr., P. Solarização do solo para o controle de *Sclerotium rolfsii* em feijoeiro. Summa Phytopathologica 23: 143-145. 1997.

- Ghini, R., Bettioli, W. & Souza, N.L. de. Solarização do solo para o controle de *Verticillium dahliae* em berinjela. *Fitopatologia Brasileira* 17: 384-388. 1992.
- Ghini, R., Inamoto, M.M. & Saito, E.S. Coletor solar no controle de *Meloidogyne arenaria* em substratos para produção de mudas. *Fitopatologia Brasileira* 23: 65-67. 1998.
- Ghini, R., Paraiba, L.C. & Lima, M.W.P. Determinação de período para solarização do solo na região de Campinas/SP. *Summa Phytopathologica* 20: 131-133. 1994.
- Ghini, R., Bettioli, W., Spadotto, C.A., Moraes, G.J., Paraiba, L.C. & Mineiro, J.L.C. Soil solarization for the control of tomato and eggplant *Verticillium* wilt and its effect on weed and micro-arthropod communities. *Summa Phytopathologica* 19: 183-189. 1993.
- Ghini, R., Marques, J. F., Tokunaga, T., Bueno, S. C. S. Controle de *Phytophthora* sp. e avaliação econômica do coletor solar para desinfestação de substratos. *Fitopatologia Venezolana* 13: 11-14, 2000.
- Grinstein, A., Kritzman, G., Hetzroni, A., Gamliel, A., Mor, M. & Katan, J. The border effect of soil solarization. *Crop Protection* 14: 315-320. 1995.
- Kaewruang, W., Sivasithamparam, K. & Hardy, G.E. Effect of solarization of soil within plastic bags on root rot of gerbera (*Gerbera jamesonii* L.). *Plant and Soil* 120: 303-306. 1989.
- Katan, J. Soil solarization: integrated control aspects. In: Hall, R. (Ed.) *Principles and Practice of Managing Soilborne Plant Pathogens*. St. Paul. APS Press. 1996. pp. 250-278.
- Katan, J. & DeVay, J.E. *Soil solarization*. Boca Raton. CRC Press. 1991.
- Katan, J., Greenberger, A., Alon, H. & Grinstein, A. Solar heating by polyethylene mulching for the control of diseases caused by soil-borne pathogens. *Phytopathology* 66: 683-688. 1976.
- Keinath, A.P. Soil amendment with cabbage residue and crop rotation to reduce gummy stem blight and increase growth and yield of watermelon. *Plant Disease* 80: 564-570. 1996.
- Kuva, M.A., Alves, P.L.C.A. & Erasmo, E.L.A. Efeitos da solarização do solo com plástico transparente sobre o desenvolvimento de tiririca (*Cyperus rotundus* L.) em condições de outono-inverno. *Científica* 23: 331-341. 1995.
- Le Bihan, B. Le, Soulas, M.L., Camporota, P., Salerno, M.I. & Perrin, R. Evaluation of soil solar heating for control of damping-off fungi in two forest nurseries in France. *Biology and Fertility of Soils* 25: 189-195. 1997.
- Lefèvre, A.F.V. & Souza, N.L. Determinação da temperatura letal para *Rhizoctonia solani* e *Sclerotium rolfsii* e efeito da solarização sobre a temperatura do solo. *Summa Phytopathologica* 19: 107-112. 1993a.
- Lefèvre, A.F.V. & Souza, N.L. Efeito da solarização sobre algumas variáveis do solo. *Summa Phytopathologica* 19: 113-118. 1993b.

- Liegel, L.H. Effects of sterilization procedures on biological, chemical, and physical properties of soils: a review. *Turrialba* 36: 11-19. 1986.
- Lifshitz, R., Tabachnik, M., Katan, J. & Chet, I. The effect of sublethal heating on sclerotia of *Sclerotium rolfsii*. *Canadian Journal of Microbiology* 29: 1607-1610. 1983.
- López-Herrera, C.J., Pérez-Jiménez, R.M., Zea-Bonilla, T., Basallote-Ureba, N. & Melero-Vara, J.M. Soil solarization in established avocado trees for control of *Dematophora necatrix*. *Plant Disease* 82: 1088-1092. 1998.
- May, L.L. Controle biológico, físico e químico de *Phytophthora parasitica* Dastur em mudas de citros (Dissertação de Mestrado). Piracicaba. ESALQ-USP. 1994.
- Migheli, Q. & Garibaldi, A. Termoterapia e concia chimica di bulbo-tuberi di gladiolo infetti da *Fusarium oxysporum* f.sp. *gladioli*. *Atti Giornate Fitopatologiche* 3: 297-304. 1994.
- moys, a.l. & hocking, R.P. *In situ* soil steaming for the control of apple replant disease. *Applied Engineering in Agriculture* 10: 59-63. 1994.
- Nunes, M.E.T. Solarização do solo e seleção de microrganismos antagonicos para o controle de *Sclerotium cepivorum* Berk., agente causal da podridão branca da cebola (*Allium cepa* L.) (Dissertação de Mestrado). Piracicaba. ESALQ-USP. 1992.
- Pereira, J.C.R., Chaves, G.M., Zambolim, L., Matsuoka, K., Silva-Acuña, R. & Vale, F.X.R. Controle integrado de *Sclerotium cepivorum* Berk. pelo uso combinado de vermicomposto, solarização, *Trichoderma harzianum* e *Bacillus subtilis*. *Summa Phytopathologica* 22: 228-234. 1996a.
- Pereira, J.C.R., Chaves, G.M., Zambolim, L., Matsuoka, K., Silva-Acuña, R. & Vale, F.X.R. Controle integrado de *Sclerotinia sclerotiorum*. *Fitopatologia Brasileira* 21:254-260. 1996b.
- Pullman, G.S., Devay, J.E. & Garber, R.H. Soil solarization and thermal death: a logarithmic relationship between time and temperature for four soilborne plant pathogens. *Phytopathology* 71: 959-964. 1981.
- Ramírez, F., Ramírez, A., Arbeláez, G. & Herrera, R. Control de *Fusarium oxysporum* f.sp. *dianthi* en clavel mediante tratamiento al suelo con vapor y el fumigante telone C-17. *Fitopatologia Colombiana* 18: 114-117. 1994.
- Ramirez-Villapudua, J. & Munnecke, D.E. Control of cabbage yellows (*Fusarium oxysporum* f. sp. *conglutinans*) by solar heating of field soils amended with dry cabbage residues. *Plant Disease* 71: 217-221. 1987.
- Ramirez-Villapudua, J. & Munnecke, D.E. Effect of solar heating and soil amendments of cruciferous residues on *Fusarium oxysporum* f. sp. *conglutinans* and other organisms. *Phytopathology* 78: 298-295. 1988.

- Ricci, M.S.F., Almeida, D.L. & Guerra, J.G.M. Efeito da Solarização na População Infestante de Tiririca (*Cyperus rotundus*) e na População de Hortaliças. Seropédica. Embrapa Agrobiologia. 1997. (Embrapa Agrobiologia. Comunicado Técnico, 18).
- Roque, M.R.A. Efeitos de solarização do solo na simbiose de *Rhizobium leguminosarum* bv. *phaseoli* Conn. e fungos micorrízicos vesículo-arbusculares em feijoeiro (Dissertação de Mestrado). Botucatu. Faculdade de Ciências Agrônômicas - UNESP. 1993.
- Runia, W.Th. Elimination of root-infecting pathogens in recirculation water from closed cultivation systems by ultra-violet radiation. *Acta Horticultrae* 361: 361-371. 1994.
- Runia, W.Th. A review of possibilities for disinfection of recirculating water from soilless cultures. *Acta Horticultrae* 382: 221-229. 1995.
- Silva, H.P., Monteiro, A.R. & Ferraz, L.C.C.B. Tratamento hidrotérmico de mudas de citros para a erradicação de *Tylenchulus semipenetrans*. *Nematologia Brasileira* 11: 143-152. 1987.
- Silva, S., Ceresini, P.C., Souza, N.L. De & Aguiar, L.F. Sensibilidade térmica micelial e esclerocial de isolados de *Rhizoctonia solani* GA 4 HGI. *Summa Phytopathologica* 22: 252-256. 1996.
- Souza, N.L. Solarização do solo. *Summa Phytopathologica* 20: 3-15. 1994.
- Stanghellini, M.E., Stowell, L.J. & Bates, M.L. Control of root rot of spinach caused by *Pythium aphanidermatum* in a recirculating hydroponic system by ultraviolet irradiation. *Plant Disease* 68: 1075-1076. 1984.
- Stapleton, J.J. Sprayable polymer mulches for soil solarization and soil sealing applications in the San Joaquin Valley of California. Proceedings, 8th Congress of the Mediterranean Phytopathological Union, Agadir, Morocco. 1990. pp.419-421.
- Stapleton, J.J., Paplomatas, E.J., Wakeman, R.J. & DeVay, J.E. Establishment of apricot and almond trees using soil mulching with transparent (solarization) and black polyethylene film: effects on *Verticillium* wilt and tree health. *Plant Pathology* 42: 333-338. 1993.
- Subbarao, K.V. & Hubbard, J.C. Interactive effects of broccoli residue and temperature on *Verticillium dahliae* microsclerotia in soil and on wilt in cauliflower. *Phytopathology* 86: 1303-1310. 1996.
- Sztejnberg, A., Freeman, S., Chet, I. & Katan, J. Control of *Rosellinia necatrix* in soil and apple orchard by solarization and *Trichoderma harzianum*. *Plant Disease* 71: 365-369. 1987.
- Tjamos, E.C., Biris, D.A. & Paplomatas, E.J. Recovery of olive trees with *Verticillium* wilt after individual application of soil solarization in established olive orchards. *Plant Disease* 75: 557-562. 1991.
- Viana, F.M.P. & Souza, N.L. Efeito da temperatura e da tensão de água do substrato na germinação de microescleródios de *Macrophomina phaseolina*. *Summa Phytopathologica* 23: 236-239. 1997.

Controle Químico de Doenças Radiculares

*Rui Sales Jr.
Érika V. Medeiros
Domingos E.G.T. Andrade
Luiz A.M. Peruch
Viviane J.L.B. Rodrigues*

Introdução

Inúmeros prejuízos econômicos ocasionados por patógenos radiculares foram relatados na agricultura brasileira e mundial, o que vem a reforçar a importância de ampliar os conhecimentos inerentes ao controle químico desse grupo de doenças. Segundo dados do “Cotton Disease Council”, estima-se que, somente nos últimos 50 anos, numerosas perdas foram registradas na cultura do algodoeiro devido à incidência de doenças radiculares, o que ocasionou danos estimados em aproximadamente 2 a 3% na produtividade. Há indícios que, somente no estado da Califórnia (USA), os prejuízos resultantes do ataque de *Meloidogyne* spp. às plantas de meloeiro provocaram perdas em torno de 10% na rentabilidade da cultura. No Brasil, ainda que não estejam mensuradas as perdas por tais patógenos, o consumo acentuado de produtos fitossanitários expressa a devida importância. Como exemplo, a cultura da cana-de-açúcar, no Nordeste brasileiro, tem investido milhares de dólares na compra de nematicidas para o combate das principais espécies que infectam a cultura.

O uso inadequado de agrotóxicos para o controle de doenças radiculares pode ocasionar grande impacto no meio ambiente, contaminando lençóis freáticos, causando desequilíbrios nas populações microbianas no solo, acarretando o surgimento de novas raças de patógenos ou a aparição de outros que se mantinham em equilíbrio.

O solo, geralmente, é considerado um ambiente estável ou em equilíbrio dinâmico. A utilização de medidas que preconizam mudanças nas suas propriedades, quer sejam físicas (solarização inadequada), químicas (utilização de produtos fumigantes) ou biológicas (utilização de produtos a base de agentes microbianos exóticos), podem levá-lo ao desequilíbrio, sendo necessário muitos anos para que retorne ao seu estado inicial.

Um dos pontos mais relevantes no controle químico de patógenos radiculares é a enorme limitação em relação à eficiência e ao reduzido número de produtos que podem ser utilizados para essa finalidade. Isso se deve ao fato de a maioria dos produtos ser eficiente apenas quando aplicado de forma preventiva, pois depois de infectadas, as plantas doentes tendem a sucumbir rapidamente, o que se traduz em perda parcial ou total da produção. Quanto à questão ambiental, deve-se levar em consideração o alto poder residual que apresentam esses produtos, podendo vir a contaminar o solo e mananciais hídricos.

De acordo com as normas de segurança alimentar formuladas pelos mercados europeu (Boas Práticas Agrícolas - EurepGap) e brasileiro (Programa Integrado de Fruticultura – PIF), alguns produtos fitossanitários apresentam-se em fase de serem banidos. Das 972 substâncias registradas na Europa para a agricultura, 452 deverão ser retiradas do mercado entre janeiro de 2005 a julho de 2007. Destas, 50 apresentam registro agrícola no Brasil.

A grande dificuldade no controle de fitopatógenos habitantes do solo se deve às características etiológicas inerentes a cada espécie microbiana, quer sejam fungos, bactérias ou nematóides. Muitas destas espécies apresentam estruturas de resistência, o que vem a dificultar ou tornar ineficiente a ação dos produtos fitossanitários. É importante buscar a maximização do benefício econômico, através do controle químico aliado a um baixo impacto ambiental, sendo esta uma das principais regras preconizadas pela utilização de agrotóxicos no controle de doenças de plantas.

Neste capítulo, serão abordados alguns aspectos do controle químico de doenças radiculares com ênfase nos tipos de controle, principais classes de produtos registrados no Brasil, dados sobre a nova classe de ativadores de resistência, alternativas químicas ao brometo de metila e tecnologia de aplicação.

Estratégias para o uso de agrotóxicos

O adequado estado sanitário de um sistema radicular é provavelmente o fator mais importante em um vegetal. No entanto, a ação de patógenos radiculares pode ocasionar mudança no desenvolvimento da planta, podendo leva-la à morte. Sendo assim, é de suma importância a adoção de estratégias rápidas, eficientes e, se possível, econômicas de controle mediante a utilização de

agrotóxicos. Isso se justifica pelo fato da maioria dos patógenos possuir um ciclo de vida muito curto, resultando na rapidez do ataque e enfraquecendo a planta entre de 6 a 12 h após a germinação. Esse ataque pode acontecer durante todo o ciclo da cultura, ocasionando danos ao sistema radicular das plantas. No caso de patógenos radiculares, a escolha de medidas de controle deve iniciar desde a confecção das sementeiras, no caso de plantas de transplante, ou ainda, antes do plantio definitivo, no caso de plantas de semeio direto. No segundo caso, é de fundamental importância conhecer o histórico da área de plantio, já que as informações pertinentes ao ataque de patógenos radiculares podem fornecer subsídios fundamentais para a escolha de um manejo adequado para a cultura. Ou, em alguns casos, mudança da própria cultura ou da área de plantio. Em relação às doenças em plantas perenes, incluindo as murchas vasculares e podridões de colo e raiz, o controle torna-se mais complicado, pois fatores-chave, tais como sanidade dos órgãos de propagação, condições ambientais, práticas culturais, complexidade do sistema solo e o ciclo de vida do patógeno, interagem para fazer do controle químico das doenças radiculares um desafio. Os fatores mencionados acima também limitam as opções de produtos químicos disponíveis. Portanto, a aplicação de fungicidas e nematicidas na redução de perdas causadas por estas doenças pode ser considerada um dos melhores métodos no controle químico de doenças de plantas.

Fumigação do solo

Devido à natureza dos fumigantes, a maioria destes produtos é biocida altamente volátil e com amplo espectro de atividade. Estes podem eliminar bactérias, fungos, nematóides, insetos, ácaros e plantas daninhas habitantes do solo, criando um ambiente livre de pragas. A fumigação também elimina populações de microrganismos antagonistas e desestabiliza os fatores benéficos que contribuem para a supressividade do solo às doenças. Tipicamente, esta redução na microbiota é curta e seguida por uma ressurgência de atividade microbiana (bactérias, *Trichoderma* spp., oomicetos e nematóides) após o fumigante volatilizar. Os fumigantes são comumente utilizados em casas-de-vegetação e canteiros, onde as aplicações são realizadas em ambientes fechados ou protegidos por uma cobertura plástica. No campo, o uso de fumigantes é limitado para culturas de altos valores econômicos, aplicados por difusão em fileiras ou canteiros padrão. A formulação distribui-se por fluxo da gravidade ou sob pressão, oriundo de um gás inerte através de uma perfuração na embalagem.

O valor agrônômico dos fumigantes, por onerarem os custos de produção e se apresentarem trabalhosos na aplicação, depende exclusivamente de sua capacidade de eliminar patógenos que apresentam maior dificuldade de manejar as populações, como fungos que produzem estruturas de resistência esclerociais, doenças fúngicas e nematóides associados com problemas de replantio em

pomares. Não obstante, o mau uso do produto, principalmente em relação à área tratada, pode levar à reinfestação imediata, na qual o patógeno não encontrará antagonistas que reduzam a sua taxa de crescimento. Com isso, o mesmo pode encontrar um ambiente propício ao seu desenvolvimento, assim como pôr em risco a cultura a ser instalada na área.

Um produto que pode ser aplicado de maneira diferente da maioria dos fumigantes injetados no solo é o metam-sódico (bunema). Este é formulado como concentrado solúvel, o que vem a possibilitar a sua aplicação via água de irrigação em solos de jardim, saturação ou irrigação por sulco em culturas no campo, sendo os melhores resultados obtidos quando é utilizado uma cobertura plástica, abaixo, por um período de 2 dias.

Além do preço e dos riscos de saúde humana e ambiental associados à utilização de produtos fumigantes, em muitos casos, deve-se esperar um período de 2 semanas antes de iniciar o plantio. Isso se deve ao poder residual do produto, como a toxicidade a todos os organismos vivos do ecossistema. Essas formulações não podem ser aplicadas em solos não arados ou com aração mínima devido aos resíduos da cultura. Quanto à questão ambiental, inclui-se a toxicidade inerente a todas as formas de vida (efeito estufa, contaminação da água do subsolo, etc).

É importante ressaltar que a aplicação de fumigantes no solo deve ser acompanhada por pessoal treinado na área, assim como do cumprimento das especificações técnicas do produto, como período de reentrada na área, utilização de equipamentos de proteção individual e aplicadores calibrados.

Aplicação de fungicidas na planta

Por sua praticidade e baixo custo nas aplicações, a utilização de fungicidas e nematicidas associadas ao tratamento de sementes ou via água de irrigação são as mais utilizadas pelos produtores. Isso se deve à redução dos custos de aplicação, assim como a sua praticidade operacional.

São quatro as categorias de aplicação de agrotóxicos às plantas:

1. Pulverização: essa prática é bastante utilizada em áreas tecnificadas, onde os produtos são aplicados ao solo através de pulverizadores costais ou tratorizados. Comumente, estas aplicações são associadas em misturas com um herbicida, como exemplo, procymidone (fungicida) + fenoxaprop-p-ethyl (herbicida) em meloeiro. Porém, deve-se ler cuidadosamente a ficha técnica dos produtos que vão compor a mistura, para evitar problemas de incompatibilidade física, química, estabilidade, etc. A incorporação de um agrotóxico no solo depende das características físicas do produto, tais como solubilidade em água, volatilidade e fotodegradação. Ainda que as aplicações em pulverização sejam as mais eficientes, deve-se reconhecer que também são as mais caras. Conseqüentemente, esta

prática está geralmente limitada às culturas de alto valor econômico, tais como ornamentais, morango, fumo e hortaliças (especialmente as transplantadas para canteiros).

2. Aplicações em faixa sobre a fileira: usam menores quantidades de produtos químicos do que o método de pulverização. A maioria dessas aplicações é realizada em faixas de 18 a 36 cm, com a utilização de plantadeiras. A pressão da roda proporciona uma incorporação superficial no solo.

3. Aplicação no sulco: utilizado inicialmente para controle de tombamento de plântulas. O objetivo é aplicar o fungicida dentro do sulco de plantio, seguido da cobertura com o solo. Podem ser aplicadas formulações líquidas ou granuladas. As quantidades de produtos químicos requeridas relativamente pequenas e a precisão das operações têm sido apontadas como as responsáveis pela popularização desse tipo de aplicação.

4. Incorporação de substrato: este método é aplicado nas mudas de plantas ornamentais e hortaliças em bandejas. Os fungicidas são incorporados dentro do substrato das bandejas das culturas no momento da mistura de suas partes.

Tratamento de sementes

Devido às sementes representarem valores elevados nos custos de produção, existe uma tendência em aumentar a utilização de agrotóxicos no tratamento das sementes. Este tratamento, integrado às demais ações de proteção das plantas, reduz consideravelmente os efeitos negativos do controle químico ao meio ambiente. Além disso, com a utilização de pequenas quantidades de ingredientes ativos pode-se proteger, teoricamente, a germinação e a emissão das primeiras raízes dos agentes fitopatogênicos. Atualmente, esse tratamento vem sendo bastante utilizado no cultivo de hortaliças, tendo em vista a sua praticidade e a redução de custos operacionais. No entanto, em grandes culturas como milho, soja e feijão, também vem sendo praticado. Como exemplo, considera-se que toda semente de hortaliça seja tratada, ao passo que apenas 1/3 das sementes de trigo sejam tratadas no mundo. Dois dos ingredientes ativos mais utilizados no tratamento de sementes são o captan e o thiram, ambos recomendados no tratamento de sementes de milho. Estes produtos podem ser encontrados no mercado nas formulações pó seco e suspensão concentrada, respectivamente. Outro não menos importante é o pencycuron, encontrado no mercado na formulação pó molhável, bastante utilizado nas culturas de algodão, café e batata para o controle de *Rhizoctonia solani*. A prática de polvilhamento de sementes vem sendo substituída por novas formulações de produtos que permitem maior eficiência no tratamento e menor exposição dos operadores. Atualmente, o único uso extensivo do polvilhamento ocorre em batata, pois a aplicação líquida favorece a podridão causada por *Pectobacterium carotovorum*. O tratamento de sementes requer equipamento de proteção individual,

já que utiliza um produto tóxico ao ser humano.

Os tratamentos de sementes são comumente feitos pela própria companhia produtora de sementes (milho e algodão), depósitos onde a semente é armazenada (amendoim, soja ou trigo), ou nas propriedades. O tratamento nas propriedades pode voltar a crescer em popularidade porque as companhias de sementes não encontram vantagens concretas em distribuir sementes quimicamente tratadas. Após o vencimento do prazo de validade dessas sementes, as mesmas devem ser incineradas. Na metade dos anos 70, depois do banimento dos mercuriais, as aplicações predominantes em sementes vêm sendo realizadas com fungicidas de contato de largo espectro (captan, thiram e PCNB). No entanto, a situação inverteu-se com a introdução de compostos sistêmicos, os quais são mais eficientes contra patógenos específicos (carboxin, metalaxyl e triadimenol). Os sistêmicos devem ser freqüentemente misturados com outros fungicidas de contato para aumentar o espectro de atividade, evitando a seleção de populações resistentes do patógeno.

A eficiência no tratamento de sementes deve-se a diversos fatores que podem interagir no período residual do produto. Entre eles destacam-se:

a) Fatores relacionados às sementes quanto à espécie: tamanho médio, peso de mil sementes, textura do tegumento, resistência a impactos, permeabilidade do tegumento à água e aos produtos químicos e forma de germinação.

b) Fatores relacionados à seleção de sementes: qualidades, grau de germinação, vigor, padronização quanto ao tamanho/peneira e teor de umidade.

c) Fatores relacionados aos produtos: modo de ação do ingrediente ativo, espectro de ação, facilidade de absorção, sistemicidade, fitocompatibilidade, formulação, interação entre os produtos e dose.

d) Fatores relacionados à qualidade da aplicação: volume de água livre, volume total de calda, equipamento utilizado e qualificação do aplicador.

e) Fatores relacionados ao ambiente: período e condições de armazenamento, grau de infecção e/ou pressão de infestação, condições do solo (textura e umidade), temperatura, profundidade de plantio, umidade relativa do ar, precipitações, entre outros.

Com o advento de novas descobertas em ingredientes ativos e formulações de produtos utilizados no tratamento de sementes, associado aos modernos métodos de aplicação, houve a supressão de vários métodos tradicionais de aplicação. No entanto, um desses métodos ainda se mantém em prática, principalmente devido a sua praticidade, a aplicação em recipiente plástico ou em um agitador manual com uma manivela, equipamento semelhante a uma betoneira de concreto. Este geralmente é realizado em quatro etapas: 1) deposita-se uma quantidade de sementes em um saco plástico até a sua metade ou no agitador, e posteriormente adiciona-se sobre as sementes a dosagem do produto

diluída em uma pequena quantidade de água; 2) posteriormente, mediante agitação do recipiente plástico ou da manivela, misturam-se as sementes ao agrotóxico; 3) ao término do tratamento, as sementes devem estar totalmente recobertas pelo agrotóxico. Trata-se de um método fácil de ser realizado que, associado à experiência do operador, garantirá uma melhor cobertura das sementes com o produto.

Outro método de tratamento de semente utilizados nas propriedades é a imersão de órgãos de propagação. Este método de aplicação é usado quando partes vegetativas são utilizadas para propagação (cana-de-açúcar, bulbos de flores). Sementes de arroz inundado também utilizam o método de imersão para aplicar fungicidas. Este método de aplicação somente é limitado por restrições na distribuição da solução da formulação utilizada nos tratamentos.

Um dos maiores avanços no campo da cobertura das sementes foi a descoberta de polímeros solúveis em água (peletização). As sementes são envolvidas com um adesivo, tal como acetato de celulose em solução diluída, e submetidas à agitação com um fungicida protetor formulado em pó, de tal forma que cada semente fique envolvida por uma camada do produto. Normalmente é utilizado para sementes pequenas, como cebola, alface e coníferas. As formulações líquidas, ainda que apresentem melhor adesão dos produtos, propiciam distribuição menos uniforme nos tratamentos de sementes quando comparadas com as formulações secas.

O tratamento de sementes deve ser seguro para a semente, não influenciando na sua qualidade durante o armazenamento. No caso de hortaliças, os tratamentos de sementes não devem também interagir com inoculantes de *Bradyrhizobium* aplicados no plantio.

Tratamentos pós-plantio

Geralmente, são realizados naquelas doenças que não foram controladas com sucesso no tratamento pré-plantio. O tratamento pós-plantio utilizado para o controle de doenças radiculares deve ter como base o histórico da área cultivada. Isso se deve à grande dificuldade que existe no controle destes fitopatógenos, uma vez que, os produtos de contato não apresentam ação curativa na raiz infectada. Portanto, quando a planta exteriorizar os sintomas de ataque de um patógeno radicular, dificilmente o produtor obterá êxito no tratamento, principalmente quando esta cultura for de ciclo curto, já que este é o estado final da doença. Para doenças que se manifestam após o desenvolvimento da cultura, tratamentos pós-plantio podem proporcionar um controle mais eficiente, como no caso das podridões por *Sclerotium rolfsii* e *Sclerotinia minor* em amendoim. No entanto, diversos aspectos devem ser considerados nos tratamentos pós-plantio:

- a) Associar a aplicação de agrotóxicos a outras práticas culturais, por exemplo, durante a

fertilização (quimigação), visando limitar a movimentação de máquinas e trabalhadores entre as plantas, evitando assim, provocar injúrias;

b) Utilizar equipamentos de pulverização calibrados, buscando evitar perda de produto, contaminação ambiental e risco ao operador, assim como a maximização da eficiência de aplicação do produto;

c) Observar as condições climáticas, pois a ativação dos princípios ativos freqüentemente necessita de chuva ou umidade do solo adequada;

d) Para melhores resultados, o produto químico deve ser aplicado pelas raízes e, preferencialmente, possuir propriedades curativas.

No caso das culturas irrigadas, existe a possibilidade de aplicar o produto pós-plantio via água de irrigação. Inclui em alguns casos associados na fertirrigação quando não há incompatibilidade entre os produtos. Esta prática não é muito utilizada pelos pequenos produtores, uma vez que onera os custos de produção, devido ao elevado preço dos sistemas de irrigação, ex: gotejamento. Estes comumente são utilizados para culturas que oferecem uma alta rentabilidade. Sendo assim, ressalta-se a importância das aplicações de agroquímicos em pós-plantio. Não obstante, deve-se levar em consideração o estágio da cultura, uma vez que, com a exteriorização dos sintomas, dificilmente a planta se recuperará. Isso se torna evidente quando se trata de hortaliça, já que estas têm ciclo curto.

Produtos utilizados no controle de doenças radiculares

Nematicidas

São produtos que apresentam ação direta sobre os nematóides. Apresentam um largo período residual no solo, sendo extremamente prudente a sua utilização, principalmente quando se trata de culturas de ciclo curto, ex: hortaliças. No caso de utilizar fumigantes no controle de nematóides, deve-se levar em conta o período de plantio, devido a sua elevada toxicidade. A principal vantagem do fumigante é a redução rápida no número de nematóides, bem como de outros organismos durante o período de aplicação. Deve-se levar em consideração que estes produtos requerem uma cobertura plástica sob o solo tratado, tendo como reflexo um aumento no custo de produção. Alguns produtos registrados como nematicidas no Brasil são apresentados na Tabela 14.1.

Tabela 14.1. Produtos registrados como nematicidas no Brasil (Anvisa, 2004).

Ingrediente ativo	Classe toxicológica	Grupo químico	Culturas registradas
Aldicarb	I	Metilcarbamato de oxima	algodão, banana, batata, café, cana-de-açúcar, citros, feijão
Brometo de metila	I	Alifático halogenado	tratamento de solo
Cadusafos	I	Organofosforado	batata, café
Carbofuran	II	Metilcarbamato de benzofuranila	algodão, amendoim, arroz, banana, batata, café, cana-de-açúcar, cenoura, feijão, fumo, milho, repolho, tomate, trigo
Dazomet	III	Isotiocianato de metila	tratamento solo
Ethoprophos	I	Organofosforado	batata, banana, café
Fenamiphos	I	Organofosforado	algodão, banana, batata, cacau, café, melão, tomate
Fosthiazate	II	Organofosforado	banana, batata, café, cenoura
Metam	II	Isotiocianato de metila	batata, cenoura, fumo, morango, tomate
Terbufos	I	Organofosforado	algodão, amendoim, banana, café, cana-de-açúcar, feijão, milho

Brometo de metila - um caso a parte

O brometo de metila é uma formulação bastante eficiente, não só na desinfestação de solos, mas também de silos e containeres de exportação. Este fato lhe garantiu um maior período no prazo de uso antes de seu banimento que aconteceu em razão de seus efeitos negativos para a camada de ozônio. Por este motivo, o brometo de metila poderá continuar sendo comercializado somente até 2005 nos países desenvolvidos e 2015 nos países subdesenvolvidos (Ioannou, 2000a; Ioannou, 2000b). Como se trata de um biocida, o brometo de metila elimina todas as formas de vida, tanto as malélicas (pragas, patógenos e plantas daninhas), quanto às benéficas. Outros nematicidas encontrados no mercado são o dazomet e o metam-sódico, produtos que possuem registro. No caso de aplicações com largo espectro, pode-se aplicar a cloropicrina e o 1,3- dicloropropeno a 2%.

Diversos experimentos têm avaliado outras moléculas químicas com potencial para substituir o brometo de metila no combate às pragas de solo. Em um desses experimentos foram testados diversos agrotóxicos no controle de 27 pragas (11 espécies de plantas daninhas, 10 espécies de fitopatógenos, dois artrópodos e quatro espécies de nematóides) no transplante de fumo, tomate e pimentão (Csinos *et al.*, 2000). Dentre os agrotóxicos avaliados, metam-sódico, cloropicrina, 1,3-

dicloropropeno (1,3-D), 1,3-dicloropropeno mais 17% cloropicrina (1,3-D+C-17), 1,3-dicloropropeno mais 35% cloropicrina (1,3-D+C-35), metam-sódico sozinho ou em combinação com 1,3-D+C-17, cloropicrina e 1,3-D+C-35 foram os mais eficazes. Vale ressaltar que houve pequenas diferenças nas variáveis avaliadas para as melhores formulações. O metam-sódico, por exemplo, foi equivalente ao brometo de metila com cloropicrina em 76 das 79 variáveis avaliadas. A combinação de metam-sódico mais 1,3-D+C-17, por sua vez, não diferiu de brometo de metila em 74 variáveis. Conseqüentemente, a combinação foi superior ao brometo de metila em três variáveis, enquanto este teve controle superior nas duas variáveis restantes.

Como alternativa ao brometo de metila deve ser adotado o manejo integrado, combinando-se diversos métodos de controle com a aplicação de agrotóxicos, incluindo a rotação de culturas, a adição de matéria orgânica, a introdução de antagonistas, as variedades resistentes, a solarização do solo e o vapor quente (Taylor, 2001).

É importante reforçar a afirmação que os fumigantes agem indiscriminadamente contra os diversos habitantes do solo, devendo desta forma ser usado mediante rigorosa cautela, além de conhecimento inerentes à operacionalização. Sabe-se de sua eficiência como biocida chegando, em muitos casos, a eliminar 99,9 % de toda vida no solo. Aqueles que conseguirem escapar à sua ação, poderão crescer de forma desequilibrada, restabelecendo, em alguns casos, populações patogênicas às plantas, haja vista a não existência de antagonistas no solo.

Fungicidas de Solo

O progresso no desenvolvimento de fungicidas para uso no solo tem sido limitado pelo fato de que muitas moléculas químicas são degradadas rapidamente pela deterioração dos produtos no solo ou adsorvidas química/fisicamente no solo, especialmente em solos com alto teor de matéria orgânica ou argila. Esses acontecimentos dificultam a eficiência do produto. Além disso, muitos dos microrganismos no solo formam estruturas de resistência (esclerócios, clamidósporos), tornando a tarefa de manejo de doenças radiculares mais difícil. Os produtos registrados no Brasil para o controle de patógenos radiculares com aplicação no solo são apresentados na Tabela 14.2.

Tabela 14.2. Produtos registrados no Brasil para o controle de patógenos radiculares com aplicação no solo e em sementes, com suas vantagens e desvantagens (Anvisa, 2004).

Ingrediente ativo	Tratamento	Observações
Para uso contra <i>Pythium</i> e <i>Phytophthora</i> spp.		
Captan	Sementes	Vantagem: largo espectro para tratamento de sementes. Desvantagem: eficiência residual é limitada.
Etridiazole	Sementes e solo	Vantagem: usado em combinação com terrachlor. Desvantagem: uso limitado à algodão, ornamentais e gramas.
Fosetyl-Al	Solo e foliar	Vantagem: move-se basipetalmente; pode também ser usado como um saturador de solo. Desvantagem: espectro limitado a <i>Phytophthora</i> spp. Não pode ser usado juntamente com cúpricos.
Metalaxyl	Sementes e solo	Vantagem: altamente eficiente, sistêmico, baixa dosagem. Desvantagem: sujeito à resistência fúngica.
Propamocarbe	Solo	Vantagem: fungistático, sistêmico, limitado à mobilidade do solo. Desvantagem: uso limitado à gramados e ornamentais.
Para uso contra <i>Rhizoctonia solani</i>		
Carboxin	Sementes e solo	Vantagem: largo espectro, sistêmico tratamento de sementes. Controla <i>S. rolfsii</i> . Desvantagem: limitado à semente.
Chloroneb	Sementes e solo	Vantagem: altamente eficiente no controle de tombamento de pós-emergência. Desvantagem: dosagens altas, classificação limitada.
PCNB	Sementes e solo	Vantagem: protetor de largo espectro. Desvantagem: dosagens altas, classificação limitada.
Pencycurom	Sementes, foliar e solo	Vantagem: largo espectro, protetor, bastante indicado no tratamento de batata semente. Desvantagem: elevada carência em dias para a colheita
Thiram	Sementes e solo	Vantagem: protetor multicultural de sementes. Desvantagem: uso limitado no solo.
Para uso contra <i>Fusarium</i>		
Tiabendazol	Sementes	Vantagem: controla <i>Fusarium</i> . Desvantagem: uso limitado a bulbos, milho e tubérculos
Thiophanato-metílico	Sementes	Vantagem: controla <i>Fusarium</i> . Desvantagem: uso limitado a bulbos, milho e tubérculos
Para uso contra <i>Sclerotinia</i>		
Iprodiona	Solo e foliar	Vantagem: também controla <i>Botrytis</i> e <i>Rhizoctonia</i> . Desvantagem: sujeito à resistência fúngica.
Vinclozolin	Foliar	Vantagem: preventivo e curativo. Desvantagem: número limitado de culturas no rótulo.

Tabela 14.2. Continuação

Ingrediente ativo	Tratamento	Observações
Para uso contra <i>Sclerotum rolfsii</i>		
PCNB	Solo	Vantagem: seguro; disponível como spray ou granular. Desvantagem: limitado à amendoim; alta dosagem.
Para uso contra patógenos habitantes da semente		
Triadimenol	Sementes	Vantagem: controle de muitas doenças habitantes da semente e também doenças foliares; baixas dosagens. Desvantagem: culturas limitadas.

O controle de patógenos habitantes do solo por produtos químicos proporciona a redução do inoculo inicial no solo e/ou da taxa de infecção. A quantidade de infecção pode ser reduzida pela proteção do sítio de infecção, impedindo que o patógeno infecte a raiz e pela indução de resistência à planta hospedeira. Atualmente, com o aumento das doenças radiculares, muitas empresas vêm trabalhando no sentido de desenvolver novas tecnologias para obtenção de moléculas eficientes, que não causem danos potenciais ao meio ambiente, que sejam acessíveis aos produtores e que atendam às recomendações impostas pelos órgãos reguladores das áreas de saúde e agricultura.

Fungicidas para crescimento ativo de plantas

As demandas por fungicidas pós-plantio são consideravelmente maiores no intuito de realizar tratamentos em situações críticas. Os fungicidas ideais no pós-plantio são aqueles com atividade basipetal, ou seja, fungicidas que se translocam na planta. Entre os fungicidas, fosetyl-Al possui tais propriedades, proporcionando bom controle da podridão de raiz por *Phytophthora*. O único nematicida que tem mostrado atividade basipetal, ainda que limitada, é o oxamyl. Os pontos-chave para os produtos utilizados em pós-plantio no solo são: 1) alta solubilidade em água; 2) disponibilidade, ou seja, não facilmente inativado por absorção nas partículas de solo e 3) capacidade de translocação dentro da planta. O metalaxyl é um produto que apresenta estas características.

Ativadores da defesa de plantas – um novo conceito em controle

A capacidade das plantas se defender das doenças é conhecida há muito tempo. Através de inúmeros mecanismos, tais como a produção de fitoalexinas, reações de hipersensibilidade, barreiras estruturais, entre outros. Recentemente, descobriu-se um mecanismo natural de defesa das plantas

com grandes expectativas de aplicação no controle de doenças, denominado resistência sistêmica adquirida (SAR). Esta incita a ativação dos genes de resistência da planta, gerando um controle de largo espectro e duração. Com base no conhecimento deste processo inerente às plantas, foi criada uma nova classe de produtos fitossanitários: os ativadores de plantas ou elicitores. Os produtos químicos que atuam com este modo de ação têm uma série de vantagens em comparação aos agrotóxicos convencionais, a citar: pequena probabilidade de seleção de populações resistentes dos patógenos, baixa toxicidade ao meio ambiente e controle de doenças de difícil manejo, como viroses e doenças radiculares. Os produtos classificados como ativadores de plantas não são considerados como “cidas”, pois não apresentam toxicidade direta aos patógenos, mas sim atuam na ativação dos complexos mecanismos de resistência. Devido à baixa toxicidade ao homem e aos animais, bem como aos outros componentes do meio ambiente, alguns especialistas consideram a classe dos ativadores como o terceiro elemento na produção integrada de plantas.

As etapas que resultam na expressão da SAR não foram completamente elucidadas, os estudos estão mais efetivados no fumo, pepino e *Arabidopsis thaliana*. Há indícios de que o processo desenvolve-se através das seguintes etapas: ocorrência de uma infecção local (necrose), sinal detonado no interior da planta, transmissão sistêmica do sinal para outros tecidos da planta, acúmulo de ácido salicílico, acoplamento do ácido salicílico ao receptor, ativação dos genes responsáveis pela SAR e transcrição das proteínas de resistência. A natureza do sinal inicial que desencadeia a SAR pode ser variada. Normalmente, o processo inicia-se em resposta a uma necrose causada por um fitopatógeno. Porém, extratos microbianos de rizobactérias, promotoras de crescimento, e tratamento com substâncias químicas também desencadeiam a SAR (Castro, 2000).

Através do princípio de ativação de plantas espera-se dar mais um passo para alcançar uma agricultura sustentável pela combinação dos fatores: produtividade, qualidade e redução no impacto ambiental. Algumas moléculas são atualmente reconhecidas como indutoras de resistência, tais como: ácido salicílico (um derivado do ácido acetylsalicílico), dicloroisonicotínico (INA) e o benzothiadiazole (BTH). Entretanto, o ácido salicílico e o INA são fitotóxicos, o que impossibilita a aplicação comercial. Contudo, pelo menos uma formulação já está disponível comercialmente, o BTH. Este surgiu em 1996, com o nome comum de Acibenzolar-S-methyl e nome comercial Bion, pertencendo à classe química dos benzothiadiazole. As principais características do Bion são: modo de ação particular, doses baixas, longa atividade residual em monocotiledôneas, reaplicação necessária em dicotiledôneas, pequeno risco de resistência e baixa probabilidade de resistência cruzada com fungicidas. Essa molécula induz resistência em várias espécies de plantas monocotiledôneas e dicotiledôneas, e dá proteção contra uma ampla gama de fitopatógenos, incluindo fungos e bactérias. No Brasil, esse produto está em fase de registro para tomateiro, cacauzeiro e citros, além de outras 50 culturas em todo o mundo

(Novartis, 1996). No entanto, é importante observar que a aplicação deste produto pode ocasionar uma leve fitotoxicidade em plantas mais sensíveis, atrasando seu desenvolvimento nos primeiros estágios, mas retorna ao seu normal alguns dias depois. É provável que compostos químicos como os fungicidas fosetil-Al, metalaxyl e triazoles tenham alguma atividade de indução de resistência nas plantas.

Quanto ao modo de ação, os produtos ativadores de resistência têm duas propriedades importantes: tempo de início do processo e período de manutenção da proteção. Dependendo do patossistema envolvido, o tempo necessário para iniciação pode levar desde algumas horas até semanas. Em plantas de trigo, AS, INA e BTH ativaram a SAR após 6-12 horas da pulverização do químico. Em alguns patossistemas, a ativação pode demorar semanas, como é o caso da *Peronospora parasitica* em fumo (Cohen & Kuc, 1981). A manutenção da SAR também pode ser variável, protegendo desde alguns dias até várias semanas. A aplicação por AS, INA e BTH em trigo dura de 2-4 dias. No pepino, a SAR ativada por TNV ou *Colletotrichum lagenarium* pode durar várias semanas (Kuc, 1982). No patossistema *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* x tomate, a maior eficiência da SAR foi observada após três dias da aplicação do Bion (Castro, 2000). Em relação ao segundo ponto, manutenção da SAR, está associada a quantidade de aplicações necessárias para obter-se bons níveis de controle. No fumo e outras culturas, várias aplicações são necessárias (Kessmann et al., 1995), enquanto que nos patossistemas *Erwinia amylovora* na pera, *Xanthomonas vesicatoria* na pimenta (Metraux et al., 1991) e *Xanthomonas oryzae* no arroz, foi necessária apenas uma aplicação para controlar as doenças (Gorlach et al., 1996).

Um produto deste novo conceito de controle deve atender alguns princípios para ser considerado um indutor de resistência: primeiro, as plantas tratadas quimicamente defendem-se contra o mesmo espectro de patógenos do que aquelas ativadas biologicamente; segundo, o produto e seus metabólitos não devem apresentar atividade direta contra os patógenos; terceiro, os processos bioquímicos induzidos pelo composto devem ser os mesmos do que aqueles induzidos biologicamente (Kessmann et al., 1994).

Em relação às doenças radiculares, vários trabalhos vêm sendo realizados para possibilitar a aplicação de indutores no controle de *Sclerotinia sclerotiorum*, *Fusarium oxysporum* f.sp. *radicis-lycopersici* e *Pythium ultimum* (Benhamou et al., 1994, Benhamou & Belanger, 1998a, Dann et al., 1998; Benhamou & Belanger, 1998b). No caso do patossistema soja x *S. sclerotiorum*, foram observadas reduções de 20-70% na severidade da doença e incremento na produtividade com formulações de INA e BTH quando aplicados em variedades muito suscetíveis a esta doença. Nas cultivares com maiores níveis de resistência, a redução da severidade e os ganhos de produtividade foram menores (Dann et al., 1998). Aplicações de BTH na parte aérea de plantas de tomateiro

reduziram o número de lesões por raiz em cerca de 70% (Benhamou & Bélanger, 1998a). As plantas tratadas apresentaram uma média de três lesões por raiz, enquanto a testemunha tinha cerca de dez lesões seis dias depois da inoculação. Segundo a análise, nos tecidos radiculares das plantas tratadas com Bion o crescimento do patógeno ficou restrito à epiderme e ao córtex exterior devido aos mecanismos de defesa da planta, como: formação de barreiras físicas no local de infecção e áreas próximas, e ativação de metabólitos secundários com atividade antimicrobiana, provavelmente fenóis. Em outro estudo com *P. ultimum* no pepino (Benhamou & Belanger, 1998b) foi determinado que a pulverização de BTH teve efeito positivo no controle da doença. Neste caso, as plantas tratadas acumularam uma grande quantidade de fenóis nos tecidos vasculares, o que ocasionou várias desordens fisiológicas nas estruturas do patógeno. Além da estratégia de pulverização na parte aérea das plantas a fim de ativar a SAR, também existe a possibilidade de vincular os ativadores de plantas nas sementes no manejo de doenças do período inicial de desenvolvimento das plantas. Foi determinado que em sementes de tomate tratadas com chitosan ativou a RSA. Detectou-se o acúmulo de duas substâncias químicas, fenóis e beta-1,3-glucans, as quais devem ter sido responsáveis pelos sérios danos nas estruturas do patógeno.

Modelos de aplicação de agrotóxicos

Para o controle de doenças radiculares deve-se fazer a avaliação da área para, se necessário, adotar a utilização de controle químico. Seria interessante que este tratamento fosse feito de forma preventiva com o intuito de não prejudicar a produção, pois quando a planta está no estágio de revelar os sintomas, a ação profilática desses compostos torna-se mais difícil na medida que há aumento no número de patógenos principalmente quando a planta torna-se debilitada, susceptível. No entanto, a escolha do modelo de aplicação de agrotóxicos é de fundamental importância haja vista a otimização da utilização de um dos insumos na qual é o que mais onera o custo de produção. Com a redução das perdas produzidas pelos patógenos, o produtor tende a lucrar mais com a sua produção.

As perdas ocasionadas por patógenos não constituem apenas um acontecimento biológico, há um problema social envolvido com a baixa na produção. As perdas causadas por fitopatógenos podem ser ordenadas em três passos progressivos: 1) injúria: qualquer anomalia visível da cultura, a injúria leva ao dano; 2) dano: qualquer decréscimo na quantidade e qualidade do produto, o dano leva à perda; e, 3) perda: qualquer decréscimo no retorno econômico oriundo de menores produções ou maiores custos de atividades agrícolas realizadas para reduzir o dano.

Aplicações protetoras x curativas

Baseado no modo de ação dos fungicidas, estes podem ser classificados em protetores de contato ou residuais, erradicantes e curativos. No entanto, acredita-se que o emprego destes produtos trará maiores benefícios como um componente do manejo integrado de doenças, o que implica num maior conhecimento da epidemiologia da doença. Neste sistema, o valor da cultura é uma variável importante na decisão do nível de risco que o agricultor aceita correr e o benefício que o agrotóxico pode trazer. Desta maneira, as novas formulações curativas com ação na superfície e interior dos tecidos devem resultar em níveis superiores de controle em comparação aos fungicidas protetores. Estes últimos controlam o patógeno nos estágios iniciais de desenvolvimento, ou seja, na superfície do hospedeiro. Estes podem ter ação “cidas” ou “estáticas”, sobre o patógeno.

Aplicações em linha x aplicações não localizadas

A maioria das aplicações de agrotóxicos no controle de patógenos radiculares é usualmente realizada na linha de plantio da cultura. A opção do método de aplicação baseia-se numa utilização eficiente destes produtos (custo/benefício/risco). Em casos de culturas estabelecidas, sempre que possível, a aplicação destes produtos deve ser direcionada ao local que se deseja proteger, ou seja, às raízes da planta.

Um método eficiente de manejo das doenças radiculares é o uso de agrotóxicos no plantio. Estes são aplicados com o intuito de proteger os tecidos durante o período em que a planta está suscetível até que esta desenvolva os seus mecanismos de defesa.

Combinação do uso de fungicidas com agentes de controle biológico

Este é um ponto bastante difícil de ser avaliado, já que alguns produtos não apresentam seletividade aos antagonistas. Dessa forma, é importante a escolha de um produto que possa apresentar um componente sinérgico, quando associado com o agente antagonista. Ainda que a combinação de antagonistas com fungicidas tenha trazido resultados positivos inesperados para os pesquisadores, tais como redução das doses dos fungicidas e o sinergismo dos antagonistas e fungicidas aplicados em conjunto, sendo estes obtidos em ensaio de casa-de-vegetação. Na opinião do autor, maior atenção será voltada neste tipo de pesquisa no futuro por dois motivos, como estratégia para evitar a resistência dos patógenos ao fungicida e evitar a expiração da patente, pois formulações comerciais (fungicida +

agente de controle biológico) podem ser patenteadas ou manter a propriedade devido à data de proteção na Agência de Proteção Ambiental (EPA) dos Estados Unidos.

Formulações com liberação lenta

Fungicidas com liberação lenta do princípio ativo tornaram-se uma realidade na indústria farmacêutica voltada ao tratamento veterinário. No entanto, existem poucos exemplos destes tipos de produtos na agricultura devido ao maior custo com os ingredientes ativos no produto final. Além disso, outras questões devem ser respondidas antes da liberação de formulações de liberação lenta no controle de patógenos radiculares. A principal suspeita é saber se estas formulações lentas sofrem maior biodegradação do ingrediente ativo. Além disso, a eficiência do processo depende dos seguintes fatores: características do ingrediente ativo (solubilidade em água, modo de ação), condições ambientais (quais fatores favorecem a liberação) e a epidemiologia da doença.

Efeitos residuais dos fungicidas nos patógenos

As tentativas de eliminar o carvão (*Tilletia* sp.) e ferrugem (*Ustilago* spp.) dos cereais pelo tratamento de sementes são exemplos do efeito residual dos fungicidas sob as doenças. Para obter um efeito residual sobre o patógeno, é importante que o método de controle químico reduza os níveis de sobrevivência do inóculo e as infecções iniciais.

Uma área de interesse na pesquisa é o impacto de inibidores da biossíntese de melanina no desenvolvimento e sobrevivência de estruturas de resistência, como o caso de microesclerócios de *Verticillium dahliae*. Estes, quando tratados com o fungicida, não produzem a melanina, originando estruturas albinas que não resistem às condições adversas, como baixas temperaturas.

Devido ao complexo sistema formado pelo solo, estrutura dotada de características químicas, físicas e biológicas diversas, muitos fungicidas não atingem o seu alvo biológico. Além disso, a capacidade reprodutiva de microrganismos do solo, freqüentemente limita o efeito residual da maioria dos químicos no solo.

Controle químico e manejo integrado de doenças radiculares

No caso do controle químico de doenças radiculares, existem vários pontos críticos a serem considerados: a poluição ambiental (contaminação dos mananciais de água, destruição da camada de ozônio), o ressurgimento de doenças (efeito do vácuo biológico) e o controle deficiente (inativação

do ingrediente ativo). Por estes motivos, alternativas diversas têm sido intensamente pesquisadas com a aplicação de diferentes tipos de agentes (biológicos, físicos, químicos). Geralmente, a combinação de tratamentos baseada numa visão holística do problema, causa (desequilíbrio) e não somente da consequência (doença), resultando em maiores níveis de controle. Para alcançar o objetivo desejado (controle da doença), o técnico deve conhecer o ciclo de relações patógeno e hospedeiro a fim de adotar métodos de controle eficazes que atuem em pontos-chave do desenvolvimento da doença.

O controle e manejo integrado são duas filosofias similares em alguns aspectos, mas com pontos distintos na sua implementação no controle de doenças. Ambas buscam a racionalização na aplicação de métodos de controle, combinando práticas com intuito de reduzir ou evitar a aplicação de agrotóxicos. A principal diferença reside na definição de quando aplicar os métodos de controle. No controle integrado não existe um indicador da época de aplicação como no manejo integrado, pois neste último avaliam-se diversas variáveis para definir o momento certo de aplicar as táticas de controle.

Atualmente, o controle integrado é uma realidade com inúmeros resultados de pesquisa com aplicação imediata. Pesquisas demonstraram a possibilidade de redução das doses de formulações de agrotóxicos, substituição de formulações muito agressivas ao meio ambiente por produtos menos tóxicos e substituição do controle químico por aplicação de métodos alternativos.

A solarização é um dos métodos de maior impacto, pois experimentos têm demonstrado a possibilidade de reduzir as doses ou mesmo eliminar a aplicação de agrotóxicos. No controle de nematóides causadores de galhas em feijão (*Meloidogyne incognita* e *M. javanica*) foi determinado que as práticas de solarização de solo, carbofuran e *Tagetes erecta* sozinhas ou em combinação levaram as maiores reduções do número de nematóides, galhas nas plantas e massas de ovos (Ijani *et al.*, 2000). Os maiores incrementos foram obtidos pela combinação da solarização com carbofurano e incorporação de matéria orgânica com um aumento de 96% na produção, seguido de um incremento de 86% do tratamento de solarização com matéria orgânica e 72% da combinação de solarização e carbofurano. Em outro experimento foi determinado que a combinação da solarização com a metade da dose de dois fumigantes, brometo de metila e metam-sódico pode resultar em um bom controle de *Rhizoctonia solani*, *Fusarium basilici* e *C. gloeosporioides* em alface (Minuto *et al.*, 2000). A redução da dose do fumigante pela metade, associada à solarização, propiciaram elevados níveis de controle de *Fusarium oxysporum* f.sp. *niveum* em melancia (Ioannou *et al.*, 2000). Neste experimento, em particular, provou-se a possibilidade de substituição dos fumigantes de solo pela combinação de outras práticas, pois o tratamento que resultou nos maiores incrementos de produtividade foi a combinação da solarização com adubos nitrogenados (sulfato de amônio e fosfato de amônia). Provavelmente, as altas temperaturas associadas ao adubo resultaram na produção do gás amônia

ou o nutriente beneficiou as populações de antagonistas no solo. Outro fator positivo associado à combinação dos tratamentos é o efeito residual, pois os níveis de doença nas culturas subsequentes são geralmente pequenos. O efeito residual da solarização é um fenômeno que já foi descrito para outros patossistemas do tomateiro, como são os casos de *Fusarium oxysporum* f.sp. *lycopersici* e *Verticillium dahliae* e *Pyrenocheta lycopersici*, o que confirma o seu valor como tratamento de solo (Ioannou, 2000).

Considerações finais

A aplicação de agrotóxicos no solo é uma importante ferramenta no manejo de doenças radiculares. É provável, caso não surjam produtos de menor periculosidade, que as aplicações em grandes áreas destes produtos tóxicos sejam cada vez mais reduzidas em razão de restrições ambientais. Com o intuito de desencorajar a aquisição e a aplicação destes insumos, deverão ser aplicadas sobretaxas aos agrotóxicos. Pesquisa realizada com vários especialistas da área de Fitossanidade revelou que estes prevêm uma redução na quantidade de novos agrotóxicos a serem lançados futuramente (fungicidas, nematicidas, herbicidas, inseticidas), como consequência da dificuldade para obter autorização em razão das restrições ambientais rígidas, além da tendência das formulações serem mais específicas. Neste caso, é possível que tal perspectiva aplique-se também aos agrotóxicos aplicados no solo. Outra tendência é o banimento de alguns produtos de maior toxicidade a fim de preservar o meio ambiente e a saúde humana.

Prever o futuro é sempre uma tarefa difícil. As aplicações dos agrotóxicos no controle de doenças radiculares devem se manter por algum tempo em situações que apresentam maior eficiência, tais como: casas-de-vegetação, sementeiras e tratamento de materiais de propagação. É possível que as aplicações de grandes volumes sejam cada vez menores e mais pontuais, até chegar a um ponto em que sejam raras tais práticas. Contudo, apesar de todas as restrições e efeitos indesejáveis dos agrotóxicos, deve-se considerar a importância destas ferramentas no manejo das doenças e manutenção de altas produtividades. Atualmente, exige-se uma alta eficiência da agricultura, sendo que cada agricultor deve produzir cada vez mais alimentos para suprir as necessidades de um número maior de habitantes nas cidades. Com certeza, o controle das doenças radiculares será um grande desafio para os fitopatologistas no século 21, associado seguramente ao item segurança alimentar.

Bibliografia

- Anvisa. Sistema de Informação sobre Agrotóxicos. Brasília. Anvisa/Ministério da Saúde. 2004. <http://www4.anvisa.gov.br/agrosia/asp/grd_arquivos.asp>. Acesso em: 05/07/2004.
- Benhamou, N. & Bélanger, R.R. Benzothiadazole-mediated induced resistance to *Fusarium oxysporum* f.sp. *radicis-lycopersici* in tomato. *Plant Physiology* 118: 1203-1212. 1998a.
- Benhamou, N. & Bélanger, R.R. Induction of systemic resistance to *Pythium damping-off* in cucumbers plants by benzothiadazole: ultrastructure and cytochemistry of the host response. *Plant Journal* 14: 13-21. 1998b.
- Benhamou, N., Lafontaine, P.J. & Nicole, M. Induction of systemic resistance to *Fusarium crown and root rot* in tomato plants by seed treatment with chitosan. *Phytopathology* 84: 1432-1444. 1994.
- Castro, R.M. Dossiê Técnico: Bion 500 WG. São Paulo. Novartis. 2000.
- Cohen, Y. & Kuc, J. Evaluation of systemic resistance to blue mold induced in tobacco leaves by prior stem inoculation with *Peronospora tabacina* f.sp. *tabacina*. *Phytopathology* 71: 783-787. 1981.
- Csinos, A.S., Sumner, D.R., Johnson, W.C., Johnson, A.W., Mcpherson, R.M. & Dowler, C.C. Methyl bromide alternatives in tobacco, tomato and pepper transplant production. *Crop Protection* 19: 39-49. 2000.
- Dann, E., Diers, B., Byrum, J. & Hammerschmidt, R. Effect of treating soybean with 2,6-dichloroisonicotinic acid (INA) and benzothiadiazole (BTH) on seed yields and the level of disease caused by *Sclerotinia sclerotiorum* in field and greenhouse studies. *European Journal of Plant Pathology* 104: 271-278. 1998.
- Gorlach, J., Volrath, S., Knauf-Beiter, G., Hengy, G., Beckhove, U., Kogel, K.H., Oostendorp, M., Staub, T., Ward, E., Kessmann, H. & Ryals, J. Benzothiadiazole, a novel class of inducers of systemic acquired resistance activates gene expression and plant resistance in wheat. *Plant Cell* 8: 629-643. 1996.
- Ijani, A.S.M., Mabagala, R.B. & Nchimbi-Msolla, S. Efficacy of different control methods applied separately and in combination in managing root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) in common beans. *European Journal of Plant Pathology* 106: 1-10. 2000.
- Ioannou, N. Soil solarization as a substitute for methyl bromite fumigation in greenhouse tomato production in Cyprus. *Phytoparasitica* 28: 248-256. 2000.
- Ioannou, N., Poullis, C.A. & Heale, J.B. *Fusarium* wilt of watermelon in Cyprus and its management with soil solarization combined with fumigation or ammonium fertilizers. *Bulletin OEPP/EPPO* 30: 223-230. 2000.
- Kessmann, H., Ryals, J., Staub, T., Oostendorp, M., Ahl-Goy, P., Hofmann, C., Friedrich, L., Delaney,

- T., Lawton, K., Ligon, H., Vernooij, B. & Uknes, S. CGA 245704: mode of action of a new plant activator. Presentation at the Internacional Plant Pathology Congress. The Hague. The Netherlands, 2-7 jully, 1995.
- Kessmann, H., Staub, T., Hofmann, C., Maetzke, T., Herzog, J., Ward, E., Uknes, S. & Ryals, J. Induction of systemic acquired resistance in plants by chemicals. *Annual Review of Phytopathology* 32: 439-459. 1994.
- Kuc, J. Induced immunity to plant disease. *Bioscience* 32: 1-34. 1982.
- Metraux, J.P., Ahl-Goy, P., Staub, T., Speich, J., Steinmann, A., Ryals, J. & Ward, E. Induced systemic resistance in cucumber in response to 2,6-dichloro—isonicotinic acid and pathogens. In: Hennecke, H.; Verna, D.P.S. (Eds.) *Advances in Molecular Genetics of Plant-Microbe Interactions*. Dordrecht. Kluwers. 1991. v.1, pp.432-439.
- Minuto, A., Gilardi, G., Pomè, A., Garibaldi, A. & Gullino, A. Chemical and physical alternatives to methyl bromide for soil disinfestation: results against soilborne diseases of protected vegetable crops. *Journal of Plant Pathology* 82: 179-186. 2000.
- Novartis. *Plant Activator: Acibenzolar-S-Methyl (CGA 245.704)*. Novartis. 1996.
- Taylor, R. Facing the future without methyl bromide - Are alternatives available to this versatile fumigant. *Phytoparastica* 29: 3-6. 2001.

Manejo Integrado de Doenças Radiculares

Sami J. Michereff

Luiz A.M. Peruch

Domingos E.G.T. Andrade

Introdução

Considerando que muitas das doenças causadas por patógenos radiculares não são eficientemente controladas por produtos químicos, ou se são, tal estratégia está associada a riscos ecológicos, a busca por medidas alternativas de controle é prioritária (Maffia & Mizubuti, 2004). Além disso, embora um patógeno específico possa, em certos casos, ser controlado por uma única medida de controle, a complexidade dos fatores que envolvem o ciclo das relações patógeno-hospedeiro requer o uso de mais de um método para o controle satisfatório da doença. Portanto, há necessidade da concentração de esforços para combinar vários métodos de controle visando a obtenção de sucesso na redução da intensidade das doenças, resultando num alcance do máximo em produtividade sem reflexos negativos no meio ambiente, mas que sejam aceitáveis pela sociedade e economicamente viáveis (Zambolim & Vale, 2000).

Estratégias de manejo de doenças radiculares

O controle de doenças de plantas pode ser agrupado em sete princípios biológicos gerais: *evasão* – prevenção da doença pelo plantio em épocas ou áreas quando ou onde o inóculo é ineficiente, raro ou ausente; *exclusão* – prevenção da entrada de um patógeno numa área ainda não infestada; *erradicação* – eliminação do patógeno de uma área em que foi introduzido; *proteção* – interposição

de uma barreira protetora entre as partes suscetíveis da planta e o inóculo do patógeno, antes de ocorrer a deposição; *imunização* – desenvolvimento de plantas resistentes ou imunes ou, ainda, desenvolvimento, por meios naturais ou artificiais, de uma população de plantas imunes ou altamente resistentes, em uma área infestada com o patógeno; *terapia* – restabelecimento da sanidade de uma planta com a qual o patógeno já estabelecera uma íntima relação parasítica; *regulação* – modificações do ambiente, tornando-o desfavorável ao patógeno ou ao desenvolvimento da doença (Kimati & Bergamin Filho, 1995). Esses princípios de controle fundamentam-se, essencialmente, em conhecimentos epidemiológicos, pois atuam no triângulo hospedeiro-patógeno-ambiente, impedindo ou retardando o desenvolvimento seqüencial dos eventos do ciclo das relações patógeno hospedeiro. Entretanto, o fator tempo, essencial para a compreensão de epidemias, só foi explicitamente considerado a partir de 1963, pelas análises epidemiológicas baseadas na taxa de infecção e na quantidade de inóculo inicial (Vanderplank, 1963). Essa relação aparece simplificada na equação:

$$y = y_0 \exp^{rt}$$

onde a proporção y de doença em um tempo t qualquer é determinada pelo inóculo inicial y_0 , pela taxa média de infecção r e pelo tempo t durante o qual o hospedeiro esteve exposto ao patógeno. Baseado nessa abordagem, três estratégias epidemiológicas podem ser utilizadas para minimizar os prejuízos de uma doença:

- a) Eliminar ou reduzir o inóculo inicial (y_0) ou atrasar o seu aparecimento
- b) Diminuir a taxa de desenvolvimento da doença (r)
- c) Encurtar o período de exposição (t) da cultura ao patógeno

Os princípios de controle sob os pontos de vista biológico e epidemiológico, atuando nos mesmos fatores que compõem a doença, estão intimamente relacionados (Figura 15.1).

Nesse contexto, *manejo de doenças de plantas* pode ser conceituado como o “conjunto de princípios e medidas que se aplica visando o patógeno, o hospedeiro e o ambiente, pela redução ou eliminação do inóculo inicial, redução da taxa de progresso da doença e manipulação do período de tempo em que a cultura permanece exposta ao patógeno em condições de campo” (Berger, 1977).

Existem outras abordagens conceituais sobre manejo de doenças de plantas, baseadas principalmente na determinação do *limiar de dano econômico* (nível de intensidade da doença ou do patógeno que provoca um prejuízo maior do que o custo de controle) ou do *limiar biológico de dano* (menor densidade populacional do organismo nocivo que ocasiona diminuição na produção) (Bergamin Filho & Amorim, 1999). Entretanto, esses *limiares* raramente têm sido estimados na prática, dentre outras razões, devido à pequena disponibilidade de estimativas confiáveis de danos decorrentes da presença ou ação dos patógenos e à dificuldade no monitoramento dos patógenos (Kimati & Bergamin

Filho, 1995). Além disso, conforme evidenciado por Zadoks (2001), no manejo de doenças de plantas tem sido mais enfatizada a prevenção, pela adoção de medidas de controle antes do início do cultivo, do que a intervenção, que envolve o emprego de medidas de controle durante o cultivo. Essa afirmativa se aplica particularmente ao caso das doenças radiculares, onde medidas de intervenção tradicionalmente utilizadas no controle de doenças foliares, como a aplicação de fungicidas, não são

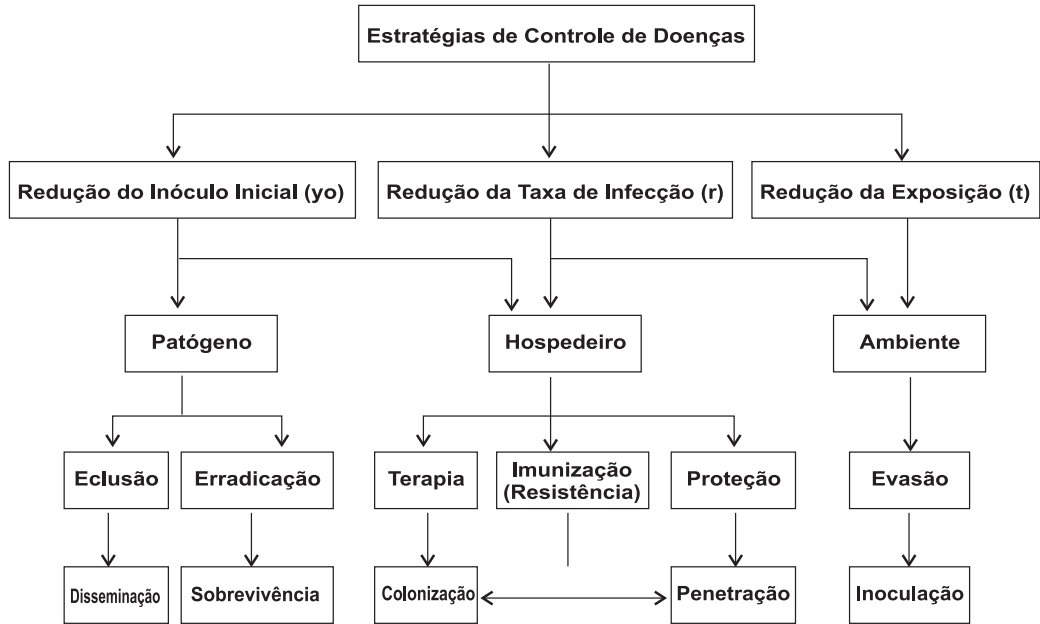


Figura 15.1. Estratégias e princípios de controle de doenças de plantas, com indicação do modo de atuação de cada princípio no ciclo das relações patógeno-hospedeiro (adaptado de Roberts & Boothroyd, 1984).

utilizadas devido à apresentarem baixa eficiência ou serem anti-econômicas.

Portanto, considerando a abordagem de Berger (1977) e as particularidades associadas às doenças radiculares, principalmente quanto à importância do inóculo inicial como um dos fatores determinantes da intensidade das doenças, podemos destacar como principais estratégias de manejo de doenças radiculares:

1. Evasão do inóculo
2. Exclusão do inóculo
3. Redução da densidade de inóculo
4. Redução da taxa de infecção primária e secundária
5. Redução da sobrevivência do inóculo
6. Redução do estresse da planta
7. Aumento da resistência da planta ao patógeno

8. Manutenção das condições físicas, químicas ou biológicas do solo desfavoráveis para um ou mais estádios do ciclo de vida do patógeno.

Práticas de controle de doenças e sustentabilidade

A integração eficiente das práticas de controle é a base para o sucesso num programa de manejo de doenças radiculares, sendo fundamental a seleção e o uso de técnicas apropriadas. A adequação de determinada prática de controle depende de várias informações, dentre as quais se destacam: o patógeno envolvido, as características epidemiológicas do patossistema, as características do agroecossistema e a eficiência da técnica específica. Além da integração das práticas de controle, um importante questionamento no manejo de doenças radiculares relaciona-se ao nível de sustentabilidade das práticas adotadas. Considerando que *sustentabilidade* refere-se à habilidade para manter o sistema em existência por um longo período de tempo (Thurston, 1992), as medidas adotadas no manejo de doenças radiculares, além de serem eficientes na manutenção da intensidade das doenças em níveis aceitáveis, devem propiciar:

- Mínima dependência externa de insumos
- Uso de processos biológicos
- Aumento da biodiversidade em espaço e tempo
- Manutenção da estrutura física, química e biológica do solo
- Ciclagem de nutrientes e o equilíbrio nutricional das plantas
- Estabilidade fisiológica das plantas, evitando situações de estresse
- Reaproveitamento de subprodutos agropecuários

- Baixo ou nenhum risco de degradação ambiental
- Baixo ou nenhum risco toxicológico aos seres vivos
- Capacidade de manutenção por longo período de tempo
- Balanço energético positivo do sistema produtivo

Na Tabela 15.1 são apresentadas várias práticas sustentáveis de controle de doenças radiculares e os efeitos predominantes sobre as estratégias de manejo.

Tabela 15.1. Relação entre práticas sustentáveis de controle de doenças radiculares e seus efeitos predominantes sobre as estratégias de manejo.

Prática de controle	Estratégia* / Efeito predominante							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Seleção de área de plantio livre do patógeno	•							
Escolha da época de plantio	•							
Inspeção e certificação de materiais propagativos		•						
Pousio			•		•			
Solarização do solo			•	•	•			
Inundação do solo			•	•	•			
Aração profunda					•			
Ajuste do pH do solo								•
Aplicação de matéria orgânica no solo			•					•
Modificação da nutrição							•	
Ajuste do espaçamento e da densidade de plantio						•		
Plantio a pouca profundidade	•							
Uso de materiais propagativos livres de patógenos		•						
Desinfestação de ferramentas e implementos				•				
Tratamento térmico de substratos		•	•					
Tratamento térmico de materiais propagativos		•	•					
Tratamento biológico de solo e substratos			•	•				
Tratamento biológico de sementes e mudas			•	•			•	
Uso de cultivares resistentes			•	•			•	
Rotação de culturas			•		•			
Uso de multilinhas			•	•			•	
Consortiação de culturas				•				
Emprego de cultivares de ciclo precoce	•							
Uso de água de qualidade	•							
Evitar ferimentos no colo e raízes das plantas						•		
Eliminação de plantas doentes ou partes de plantas doentes			•		•			
Eliminação de hospedeiros alternativos			•		•			
Remoção e destruição de restos culturais			•		•			
Alteração do tipo e/ou da frequência de irrigação				•		•		•
Drenagem adequada do solo						•		•

*Estratégias de manejo: 1. Evasão do inóculo; 2. Exclusão do inóculo; 3. Redução da densidade de inóculo; 4. Redução da taxa de infecção primária e secundária; 5. Redução da sobrevivência do inóculo; 6. Redução do estresse da planta; 7. Aumento da resistência da planta ao patógeno; 8. Manutenção das condições físicas, químicas ou biológicas do solo desfavoráveis para um ou mais estádios do ciclo de vida do patógeno.

Patógenos radiculares e manejo integrado de doenças

No desenvolvimento de estratégias de manejo integrado de doenças radiculares, é fundamental o conhecimento sobre as particularidades de cada patógeno envolvido, os fatores predisponentes à ocorrência das doenças (Tabela 15.1) e as práticas sustentáveis de controle aplicáveis a cada patógeno (Quadro

15.3). Nesse sentido, vários aspectos serão abordados a seguir, visando servir como guia prático na solução de problemas no campo.

Fungos

Pythium

Espécies de *Pythium* são saprófitas ou parasitas, de distribuição mundial, estando presentes em habitats bastante diversificados (Agrios, 1997). Muitas espécies de *Pythium* são saprófitas facultativos ou parasitas em diversas culturas, causando tombamento de pré e pós-emergência, que podem resultar em perdas econômicas significativas. Embora sejam considerados primariamente como patógenos de sementes e plântulas, algumas espécies de *Pythium* podem causar queima de folhas, podridão de caules e raízes em plantas maduras e podridão mole em frutos e vegetais maduros, no campo ou em pós-colheita (Martin, 1992). Espécies de *Pythium* sobrevivem no solo saprofiticamente ou por meio de estruturas de resistência. O mecanismo principal de sobrevivência por períodos curtos ou intermediários é através de zoósporos e esporângios e por períodos longos, por oósporos (Agrios, 1997).

Phytophthora

O gênero *Phytophthora* é constituído em grande parte por espécies patogênicas e responsáveis por severos danos em culturas de grande importância econômica no Brasil e no mundo. Embora as espécies de *Phytophthora* sejam importantes patógenos da parte aérea das plantas, é, principalmente, como patógeno habitante do solo, atacando as raízes e o coleto de plantas de inúmeras culturas, que o gênero tem se notabilizado. De uma forma genérica as espécies de *Phytophthora* patogênicas às raízes são polífagas e cosmopolitas atacando uma grande variedade de plantas de extensa distribuição geográfica (Erwin & Ribeiro, 1996).

Phytophthora capsici causa a podridão das raízes e murcha do pimentão, da pimenta, do pepino, da berinjela, da moranga, da abóbora, da abobrinha e da podridão do pé da pimenta-do-reino, *Phytophthora palmivora* causa podridão da base do estipe da pupunheira, podridão das raízes do mamoeiro, coqueiro e cupuaçuzeiro, *Phytophthora citrophthora*, *Phytophthora citricola* e *Phytophthora nicotianae*, provoca a podridão das raízes e gomose dos citros em geral, *Phytophthora megasperma* f.sp. *glycinea* causa a podridão das raízes da soja, *Phytophthora cinnamomi* causa a podridão radicular do abacaxizeiro, do abacateiro, do pinheiro e de outras coníferas, e *P. parasitica* causa a podridão radicular, talo preto e a requeima em várias culturas (Erwin & Ribeiro, 1996).

Sclerotinia sclerotiorum

Sclerotinia sclerotiorum é um patógeno de importância mundial por sua ampla gama de plantas hospedeiras, longa sobrevivência no solo por meio de esclerócios e indisponibilidade de fontes de resistência em materiais comerciais, tornando as doenças causadas por este patógeno de difícil controle (Pratt, 1992).

As doenças provocadas por *S. sclerotiorum* são conhecidas principalmente como mofo-branco, podridão-de-esclerotínia, podridão-da-haste, murcha-de-esclerotínia ou simplesmente como esclerotínia, de acordo com os seus sinais, ou sintomas que causa em suas hospedeiras. *Sclerotinia sclerotiorum* pode sobreviver em sementes infectadas por mais de três anos, causando falhas na germinação e morte de plântulas (Purdy, 1979).

Rhizoctonia

O gênero *Rhizoctonia* consiste de uma coleção bastante diversificada de teleomorfos que são componentes de diferentes famílias e classes, sendo *R. solani* (teleomorfo *Thanatephorus cucumeris*) a principal espécie representante desse gênero (Sneh *et al.*, 1996). As doenças causadas por *Rhizoctonia* são amplamente distribuídas pelo mundo, com os danos variando de acordo com a cultura afetada e as condições do ambiente.

Rhizoctonia solani é um habitante do solo que comumente causa doenças nas raízes, no entanto sob certas condições, como alta umidade relativa do ar, ataca partes aéreas de plantas. A infecção do fungo *R. solani* nos diversos hospedeiros ou órgãos podem resultar em diferentes sintomas como as podridões e cancos de caules e raízes, tombamentos de pré e pós-emergência, queima e morte de plantas, podridões em tubérculos, degeneração de frutos e grãos, além de manchas e queima das folhas e brotos, na parte aérea. *Rhizoctonia solani* pode estar presente em qualquer ambiente nas formas de micélio ou microesclerócios, sendo estes as principais estruturas de sobrevivência e a fonte de inóculo primária (Ogoshi, 1987).

Sclerotium

A espécie-tipo deste gênero é *Sclerotium rolfsii*, que possui uma gama de hospedeiro muito extensa, em torno de 500 espécies botânicas, incluindo dicotiledôneas e monocotiledôneas, encontrando-se distribuída em várias partes do mundo. Outra espécie importante é *S. cepivorum*, que possui uma gama de hospedeiros bem reduzida (Punja, 1985; Punja & Rahe, 1992).

Sclerotium rolfsii é um fitopatógeno causador de tombamento em plântulas, cancras, queima, podridões em caule, raízes, bulbos e tubérculos, enquanto *S. cepivorum* causa podridão branca em alho e cebola. Estes patógenos predominam em regiões tropicais e subtropicais do mundo (Punja & Rahe, 1992).

Macrophomina

Macrophomina phaseolina é a única espécie representante do gênero *Macrophomina*. Este fungo habitante do solo apresenta ampla distribuição geográfica, podendo ser encontrado desde os países de clima tropical até os desérticos e temperados quentes (Dhingra & Sinclair, 1978; Mihail, 1992). No Brasil, os maiores danos ocorrem na região Nordeste, devido às condições climáticas favoráveis, chegando a causar prejuízos consideráveis em diversas culturas.

Macrophomina phaseolina ataca várias espécies vegetais cultivadas, causando principalmente a podridão cinzenta do caule, no entanto, provoca também tombamentos de pré e pós-emergência, nos estágios iniciais de desenvolvimento das culturas, a podridão de raízes e as podridões do colmo de gramíneas. A sobrevivência no solo ocorre na forma de esclerócios, com estes constituindo-se na fonte de inóculo primário (Dhingra & Sinclair, 1978).

Lasiodiplodia

Lasiodiplodia theobromae é a espécie mais importante de *Lasiodiplodia* nos trópicos, onde apresenta um comportamento dinâmico e agressivo, possuindo uma ampla gama de hospedeiros e causando podridão radicular seca, além de outros sintomas na parte aérea das plantas (Hillocks & Waller, 1997).

Lasiodiplodia theobromae sobrevive no solo e em restos culturais, principalmente nas formas de picnídios e esclerócios, com a disseminação dos esporos sendo realizada pela chuva. Temperaturas acima de 30°C e umidade relativa entre 80 e 90% são ótimas para o desenvolvimento das doenças causadas por esse patógeno (Hillocks & Waller, 1997).

Fusarium

Dentre as espécies fitopatogênicas do gênero *Fusarium*, somente as formadoras de clamidosporos são consideradas habitantes do solo, em que se destacam *F. oxysporum* e *F. solani*. Por outro lado, entre as espécies fitopatogênicas que não formam clamidosporos e são consideradas não habitantes do solo, destaca-se *F. verticillioides* (sin = *F. moniliforme*) (Nelson *et al.*, 1981).

Essencialmente, o gênero *Fusarium* causa dois tipos de doenças em plantas: murchas vasculares e podridões corticais. As partes de plantas atacadas e os tipos de doenças envolvem: murchas vasculares, podridões radiculares, podridões de sementes e frutos, podendo também ser causados tombamentos, queimas de plântulas, podridões de espigas e colmos (Nelson *et al.*, 1981). Os tipos de doenças são característicos de determinadas espécies, como exemplo, *F. oxysporum* causa murchas vasculares, enquanto *F. solani* causa podridões corticais.

Verticillium

As principais doenças causadas pelo gênero fúngico *Verticillium* são incitadas por cinco espécies: *V. albo-atrum*, *V. dahliae*, *V. nigrescens.*, *V. nubilum.* e *V. tricorpus*. Sendo, no entanto, as causadas pelas duas primeiras espécies, as mais importantes (Schnathorst, 1981). As doenças causadas por *Verticillium* são de distribuição mundial sendo, no entanto, mais comuns nas zonas temperadas. Nos trópicos úmidos e nas áreas semitropicais muito úmidas, as murchas de *Verticillium* têm, geralmente, importância secundária (Pegg & Brady, 2002).

As espécies de *Verticillium* incitam murchas vasculares em diversas culturas. As infecções ocorrem de maneira tardia, no entanto, algumas vezes, a infecção se desenvolve em plântulas, que normalmente morrem logo após a infecção (Schnathorst, 1981).

Thielaviopsis

Espécies do gênero *Thielaviopsis* causam podridões em várias culturas e estão distribuídas por muitos países (Overstreet & McGawley, 2001). No Brasil, as principais espécies são *T. basicola*, que ocasiona a podridão negra em raízes de maracujazeiro e algodoeiro, e *T. paradoxa*, que causa a podridão abacaxi em toletes de cana-de-açúcar e a podridão negra em abacaxi (Kimati *et al.*, 1997).

Thielaviopsis sobrevive no solo na forma de clamidosporos, mas também saprofiticamente, sem apresentar grandes dificuldades de sobrevivência de um ano para outro, pois habita tanto solos cultivados quanto não cultivados, mantendo-se, neste caso, na rizosfera de plantas não hospedeiras (Shew & Meyer, 1992). Para causar infecção é necessária a ocorrência de ferimentos, pois não causa lesões em órgãos sadios, exceto quando os tecidos são muito novos ou quando expostos a condições de alta umidade. A escassez hídrica e a insolação são condições desfavoráveis ao seu desenvolvimento (Overstreet & McGawley, 2001).

Bactérias

Agrobacterium

O gênero *Agrobacterium* é amplamente distribuído em todo o mundo, possuindo representantes que causam doença em mais de 600 espécies botânicas, sendo as culturas mais freqüentemente afetadas a videira, roseira, macieira, noqueira e ameixeira (Kerr, 1992).

Agrobacterium é um patógeno habitante do solo, onde sobrevive por longos períodos na ausência de plantas hospedeiras, causando as doenças de plantas conhecidas como galhas em coroa e raízes em cabeleira. Ambos os sintomas são induzidos por desequilíbrios hormonais nos tecidos dos hospedeiros infectados (Clare & McClure, 1995).

Pectobacterium

O gênero bacteriano *Pectobacterium* é dividido basicamente nos grupos carotovora, amylovora e herbícola (Pérombelon, 1992). O grupo carotovora tem espécies bioquimicamente ativas que causam podridão mole, sendo formado por *P. carotovorum* subsp. *carotovorum*, *P. carotovorum* subsp. *atrosepticum*, *P. carotovorum* subsp. *betavasculorum*, *P. chrysanthemi*, *P. rhapontici*, *P. cyripedii* e *P. ananas*. O grupo herbícola é bastante complexo, apresentando espécies variadas. A importância econômica das perdas causadas por esses patógenos pode ser muito grande, dependendo do valor da cultura, severidade do ataque, subespécie ou patovar da espécie envolvida, condições ambientais, potencial de inóculo e manejo da cultura.

As espécies *P. carotovorum* e *P. chrysanthemi* induzem sintomas de murcha, podridão mole, canela preta, talo oco e tombamento de plântulas. Estas espécies de *Pectobacterium* ocorrem praticamente em todo mundo, infectando uma variada gama de hospedeiros de diversas famílias botânicas, no campo ou nas fases de armazenamento e comercialização (Agrios, 1997).

Ralstonia solanacearum

O gênero *Ralstonia solanacearum* possui hospedeiros em cerca de 53 famílias botânicas incluindo mono e dicotiledôneas, onde ocasiona elevadas perdas em várias culturas a nível mundial e nacional. No Brasil, por ser nativa na maioria dos solos, tem sido assinalada em diversas culturas por todo o país causando grandes prejuízos em condições de alta temperatura e umidade (Lopes & Quezado-Soares, 1997). O controle dessa bactéria é extremamente difícil, principalmente devido à ampla gama de

hospedeiros, alta variabilidade genética e sobrevivência no solo por longos períodos, além da localização do patógeno no xilema onde se acha protegido contra medidas convencionais de controle.

A murcha bacteriana, causada por *R. solanacearum*, é uma das mais importantes doenças no mundo, sendo particularmente limitante em climas úmidos, com altitudes baixas e médias, em regiões tropicais e subtropicais (Hayward & Hartman, 1994). Na maioria dos hospedeiros, a doença é conhecida como murcha bacteriana, murchadeira, água quente e dormideira, enquanto em cultivo de banana denomina-se moko (Reifschneider *et al.*, 1983).

Streptomyces

Espécies do gênero *Streptomyces* causam doenças em órgãos subterrâneos de diversas plantas (Agris, 1997). As sarnas comum e ácida são causadas respectivamente por *Streptomyces scabies* e *S. acidiscabies*, são importantes doenças em tubérculos de batata. Essas doenças ocorrem na maioria das regiões produtoras do mundo, onde causam lesões elevadas ou deprimidas nos tubérculos, não ocorrendo sintomas na parte aérea. A sarna da batata-doce é causada por *S. ipomoeae* (Souza Dias & Iamauti, 1997).

Nematóides

Ditylenchus

O gênero *Ditylenchus* é constituído por um grande número de espécies, dentre as quais se destacam *D. angustus*, *D. destructor*, *D. radicolus* e *D. dipsaci*, sendo este último um dos nematóides mais destrutivos, em razão de sua capacidade de suportar condições adversas (anidrobiose), polifagia e ciclo vital curto, atingindo altas populações em curto espaço de tempo. Ao contrário da maioria dos fitonematóides, que são parasitos de raízes e órgãos subterrâneos, as espécies patogênicas de *Ditylenchus* parasitam principalmente a parte aérea das plantas. Algumas espécies são ectoparasitas, parasitas obrigatórias e, outras, endoparasitos migradores de caules, folhas e flores, raramente aparecendo em tecidos de raízes (Luc *et al.*, 1990).

Na maioria das culturas, *Ditylenchus* causa grandes perdas por causar a morte de plântulas, enfezamento de plantas, destruição de bulbos, tornando-os impróprios para propagação ou consumo, desenvolvimento de caules e folhas distorcidas, intumescidas e enroladas, o que reduz bastante a produção (Agris, 1997).

Meloidogyne

O gênero *Meloidogyne* engloba as espécies de nematóides formadoras de galhas em plantas, destacando-se *M. incognita*, *M. javanica*, *M. exigua*, *M. hapla*, entre outras. Os nematóides desse gênero apresentam marcante dimorfismo sexual e parasitam mais de 2.000 espécies de plantas, incluindo praticamente todas as plantas cultivadas e várias ervas daninhas (Agrios, 1997).

As doenças provocadas pelos nematóides desse gênero são denominadas comumente de galhas, devido aos sintomas característicos da doença nas raízes. O tamanho das galhas é variável, dependendo da espécie do nematóide, grau de infestação e planta hospedeira. O principal sinal da doença é a presença de massa de ovos sobre as raízes parasitadas. Além do efeito direto sobre a planta hospedeira, as alterações promovidas pelos nematóides das galhas, também são exibidas na parte aérea das plantas (Whitehead, 1998).

Pratylenchus

No gênero *Pratylenchus* encontram-se os nematóides endoparasitos migradores, compreendendo espécies polípagas como *P. brachyurus*, *P. coffeae*, *P. zae*, *P. penetrans*, *P. scribneri* e *P. vulnus*, que apresentam ampla distribuição geográfica e afetam várias culturas de importância econômica (Moura, 1997). No Brasil, nas regiões Centro-oeste, Norte e Nordeste, onde predominam temperaturas elevadas, as espécies *P. brachyurus*, *P. zae* e *P. coffeae* são as mais frequentes, enquanto espécies mais adaptadas a temperaturas baixas, como *P. pseudofallax* e *P. jordanensis* mostraram distribuição restrita à região Sul.

Esses nematóides são conhecidos como “nematóides das lesões radiculares” em razão dos sintomas que incitam nas raízes, causando a redução drástica no crescimento e produção de culturas perenes em áreas infestadas. No Nordeste brasileiro, *P. coffeae* e *P. brachyurus* causam a casca preta do inhame (Moura, 1997).

Radopholus

Os nematóides do gênero *Radopholus* são endoparasitos migradores causadores de lesões nas raízes e órgãos de reserva subterrâneos de seus hospedeiros. As lesões podem evoluir para extensas galerias, razão pela qual receberam a denominação de nematóides cavernícolas. Embora o gênero *Radopholus* compreenda 29 espécies, apenas uma, *R. similis*, apresenta importância econômica,

primariamente em razão de sua distribuição mundial em associação com o seu principal hospedeiro, a bananeira. Embora seu principal hospedeiro seja a bananeira, a gama de hospedeiros de *R. similis* inclui mais de 250 espécies de plantas distribuídas em diferentes famílias (Whitehead, 1998).

A nematose da bananeira causada por *R. similis* apresenta como sintoma principal o tombamento de plantas com exposição do rizoma necrosado, observado principalmente na fase de produção, em razão do peso dos cachos. Na parte aérea, os sintomas são caracterizados pela clorose foliar, redução do crescimento, pseudocauls finos e redução no tamanho dos cachos, como consequência da diminuição da absorção de água e nutrientes.

Tabela 15.2. Continuação

Fatores predisponentes	Patógeno										
	<i>Verticillium</i>	<i>Thielaviopsis</i>	<i>Agrobacterium</i>	<i>Pectobacterium</i>	<i>Ralstonia solanacearum</i>	<i>Streptomyces scabies</i>	<i>Ditylenchus dipsaci</i>	<i>Meloidogyne</i>	<i>Pratylenchus brachyurus</i>	<i>Pratylenchus penetrans</i>	<i>Radopholus similis</i>
Estresse hídrico da planta		•			•						
Estresse nutricional da planta				•	•						
Estresse da planta por salinidade				•	•						
Estresse da planta pelo ataque de patógenos				•	•						
Material de propagação infectado pelo patógeno	•			•	•	•	•				•
Plantio profundo de sementes											
Plantio adensado	•			•	•						
Sombreamento de plantas											
Plântulas de crescimento lento ou estioladas											
Ferimentos no colo ou raízes da planta		•		•	•						
Plantios sucessivos		•			•				•	•	•
Monocultura	•	•	•	•	•	•	•		•	•	•
Irrigação pesada		•			•		•				
Irrigação leve e constante				•							
Uso de água contaminada pelo patógeno				•	•						
Solo infestado com nematóides				•	•						
Utensílios usados nos tratos culturais infestados				•	•						
Manutenção de plantas infectadas no campo	•	•	•	•	•		•	•	•	•	•
Manutenção de plantas invasoras	•	•									
Manutenção de restos culturais no campo	•	•	•	•	•		•	•	•	•	•

Tabela 15.3. Práticas sustentáveis de controle de doenças causadas pelos principais patógenos radiculares de cultivos tropicais.

Prática do Controle	Pátogeno										
	<i>Pythium</i>	<i>Phytophthora capsici</i>	<i>Phytophthora cinnamomi</i>	<i>Phytophthora parasitica</i>	<i>Sclerotinia sclerotiorum</i>	<i>Rhizoctonia solani</i>	<i>Sclerotium roffsii</i>	<i>Macrophomina phaseolina</i>	<i>Lastodiplodia theobromae</i>	<i>Fusarium oxysporum</i>	<i>Fusarium solani</i>
Seleção de área de plantio livre do patógeno	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
Escolha da época de plantio		•	•	•	•	•	•	•	•		
Inspeção e certificação de materiais propagativos					•		•	•	•	•	•
Pousio										•	•
Solarização do solo	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
Inundação do solo											
Aração profunda com tombamento de leiva					•		•				
Calagem						•	•			•	•
Evitar uso excessivo de nitrogênio	•				•						
Evitar uso excessivo de fósforo	•				•					•	•
Fertilização nitrogenada à base de amônia	•						•				
Fertilização nitrogenada à base de nitrato							•				
Incorporação de matéria orgânica com C/N alta		•	•	•		•	•			•	•
Plantio em solos com reduzida matéria orgânica											
Evitar plantio adensado	•				•	•					
Plantio a pouca profundidade						•					
Uso de materiais propagativos livres do patógeno	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
Desinfestação de ferramentas e implementos											
Tratamento térmico de substratos	•	•	•	•		•	•			•	•
Tratamento térmico de materiais propagativos		•	•	•		•		•		•	•
Tratamento biológico de solo e substratos	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
Tratamento biológico de materiais propagativos	•				•	•	•	•		•	•
Uso de cobertura morta							•				
Uso de cultivares resistentes		•	•	•			•	•	•	•	•
Uso de cultivares de ciclo precoce						•					
Rotação de culturas	•	•	•	•	•			•	•	•	•
Uso de adubação verde						•					
Evitar plantio sombreado		•	•	•	•		•				
Uso de água de qualidade	•	•	•	•							
Evitar ferimentos no colo e raízes das plantas							•		•	•	
Eliminação de plantas doentes		•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
Remoção e destruição de restos culturais	•	•	•	•	•	•	•	•		•	•
Alteração do tipo e/ou da frequência de irrigação	•	•	•	•	•			•			
Drenagem adequada do solo	•	•	•	•	•	•					

Tabela 15.3. Continuação

Prática do Controle	Pátogeno										
	<i>Verticillium</i>	<i>Thielaviopsis</i>	<i>Agrobacterium</i>	<i>Pectobacterium</i>	<i>Ralstonia solanacearum</i>	<i>Streptomyces scabies</i>	<i>Ditylenchus dipsaci</i>	<i>Meloidogyne</i>	<i>Pratylenchus brachyurus</i>	<i>Pratylenchus penetrans</i>	<i>Radopholus similis</i>
Seleção de área de plantio livre do patógeno	•		•	•	•	•	•	•	•	•	•
Escolha da época de plantio						•					
Inspeção e certificação de materiais propagativos	•			•	•	•	•		•	•	•
Pousio						•		•	•	•	•
Solarização do solo	•		•	•	•			•	•	•	•
Inundação do solo								•	•	•	•
Aração profunda com tombamento de leiva								•	•	•	•
Calagem						•	•				
Evitar uso excessivo de nitrogênio											
Evitar uso excessivo de fósforo											
Fertilização nitrogenada à base de amônia											
Fertilização nitrogenada à base de nitrato											
Incorporação de matéria orgânica com C/N alta										•	
Plantio em solos com reduzida matéria orgânica						•					
Evitar plantio adensado				•	•						
Plantio a pouca profundidade											
Uso de materiais propagativos livres do patógeno	•			•	•	•					
Desinfestação de ferramentas e implementos				•	•						
Tratamento térmico de substratos											
Tratamento térmico de materiais propagativos			•		•		•	•	•	•	•
Tratamento biológico de solo e substratos	•				•	•		•	•	•	•
Tratamento biológico de materiais propagativos	•		•		•	•		•	•	•	•
Uso de cobertura morta											
Uso de cultivares resistentes	•		•	•		•		•	•	•	•
Uso de cultivares de ciclo precoce											
Rotação de culturas	•		•	•	•	•	•	•	•	•	•
Uso de adubação verde					•	•		•	•	•	•
Evitar plantio sombreado				•	•						
Uso de água de qualidade				•	•						
Evitar ferimentos no colo e raízes das plantas	•		•	•	•						
Eliminação de plantas doentes	•		•	•	•	•		•	•	•	•
Remoção e destruição de restos culturais	•		•	•	•	•		•	•	•	•
Alteração do tipo e/ou da frequência de irrigação	•			•	•	•					
Drenagem adequada do solo				•	•			•	•	•	•

Considerações finais

As doenças radiculares causam elevadas perdas, tornando necessária a adoção de várias medidas, antes mesmo do plantio da primeira semente ou muda, através de um planejamento adequado da cultura. Para tanto, deve-se buscar informações sobre o histórico de plantios e doenças da região, ser criterioso na escolha da área de plantio, variedade e procedência das sementes ou mudas, entre outros. A agricultura sustentável impõe certas limitações na utilização de alguns métodos de controle de doenças, devendo ser priorizadas medidas baseadas nos métodos culturais, biológicos, genéticos e físicos e, preferencialmente, excluindo métodos químicos, como o uso de agrotóxicos. Cada alternativa disponível apresenta vantagens e desvantagens, sendo que os problemas têm que ser analisados caso a caso para a escolha do melhor método a ser aplicado. Outro aspecto importante a ser considerado é que algumas práticas controlam determinadas doenças mas podem beneficiar outras. Porém, a integração de diferentes métodos parece ser a estratégia mais atraente, visto que pode resultar em um controle mais eficiente e duradouro de doenças radiculares.

Bibliografia

- Agrios, G.N. Plant Pathology. 4th ed. New York. Academic Press. 1997.
- Bergamin Filho, A. & Amorim, L. Manejo integrado de pragas (IPM): problemas conceituais para sua aplicação em Fitopatologia. Fitopatologia Brasileira 24: 385-390. 1999.
- Berger, D. Application of epidemiological principles to achieve plant disease control. Annual Review of Phytopathology 15: 165-183. 1977.
- Clare, B.G. & McClure, N.C. *Agrobacterium* In: Singh, V.S., Singh, R.P. & Kohmoto, K. (Ed.) Pathogenesis and Host Specificity in Plant Disease: Hystopathological, Biochemical, Genetic and Molecular Bases. New York. Elsevier Science. 1995. v.1. pp.221-236.
- Dhingra, O.D. & Sinclair, J.B. Biology and Pathology of *Macrophomina phaseolina*. Viçosa. UFV. 1978.
- Erwin, D.C. & Ribeiro, O.K. (Eds.) *Phytophthora* diseases worldwide. St. Paul. APS Press. 1996.
- Hayward, A.C & Hartman, G.L. (Eds.) Bacterial Wilt - The Disease and Its Causative agent, *Pseudomonas solanacearum*. Wallingford. CAB International. 1994.
- Hillocks, R.J. & Waller, J.M. (Eds.) Soilborne Diseases of Tropical Crops. Wallingford. CAB International. 1997.

- Kerr, A. The genus *Agrobacterium*. In: Balows, A., Touper, H., Dworkin, M., Harder, W. & Schleifer, K.H. (Eds.) *The Procarriotes*. 2nd ed. New York. Springer. 1992. pp.2214.
- Kimati, H., Amorim, L., Bergamin Filho, A., Camargo, L.E.A. & Rezende, J.A.M. (Eds.) *Manual de Fitopatologia: Doenças das Plantas Cultivadas*. 3. ed. São Paulo. Agronômica Ceres. 1997. v.2.
- Kimati, H. & Bergamin Filho, A. Princípios gerais de controle. In: Bergamin Filho, A., Kimati, H. & Amorim, L. (Eds.) *Manual de Fitopatologia: Princípios e Conceitos*. 3. ed. São Paulo. Agronômica Ceres. 1995. v.1, pp.692-709.
- Lopes, C.A. & Quezado-Soares, A.M. *Doenças Bacterianas das Hortaliças: Diagnose e Controle*. Brasília. Embrapa Hortaliças. 1997.
- Luc, M., Sikora, P.A., Bridge, J. *Plant Parasitic Nematodes in Subtropical and Tropical Agriculture*. Wallingford. CABI Publishing. 1990.
- Maffia, L.A. & Mizubuti, E.S.G. Epidemiologia de doenças radiculares. In: Michereff, S.J., Andrade, D.E.G.T. & Menezes, M. (Eds.) *Ecologia e Manejo de Patógenos Radiculares em Solos Tropicais*. Recife. Universidade Federal Rural de Pernambuco. 2004. pp.198-234.
- Mihail, J.D. *Macrophomina*. In: Singleton, L.L., Mihail, J.D. & Rush, C.M. (Eds.) *Methods for Research on Soilborne Phytopathogenic Fungi*. St. Paul. APS Press. 1992. pp.134-136.
- Moura, R.M. Evolução e situação atual dos problemas nematológicos das regiões Norte e Nordeste do Brasil. 1997. In: XX Congresso Brasileiro de Nematologia. Anais ... Gramado. Sociedade Brasileira de Nematologia. 1997. pp.5-7.
- Nelson, P.E., Toussoun, T.A. & Cook, R.J. (Eds.) *Fusarium: Diseases, Biology and Taxonomy*. University Park. The Pennsylvania State University Press. 1981.
- Overstreet, C. & McGawley, E. Thielaviopsis root rot. In: MALOY, O.C. & MURRAY, T.D. (Eds.) *Encyclopedia of Plant Pathology*. New York. John Wiley & Sons. 2001. v.2, pp.1019-1021.
- Ogoshi, A. Ecology and pathogenicity of anastomosis and intraspecific groups of *Rhizoctonia solani* Kuhn. *Annual Review of Phytopathology* 25: 125-143. 1987.
- Pegg, G.F. & Brady, B.L. (Eds.) *Verticillium Wilts*. Wallingford. CABI Publishing. 2002.
- Pérombelom, M.C.M. Potato blackleg: epidemiology, host-pathogen interaction and control. *Netherlands Journal of Plant Pathology* 98: 135-146. 1992.
- Pratt, R.G. *Sclerotinia*. In: Singleton, L.L., Mihail, J.D. & Rush, C.M. (Eds.) *Methods for Research on Soilborne Phytopathogenic Fungi*. St. Paul. APS Press. 1992. pp.74-78.
- Punja, Z.K. The biology, ecology, and control of *Sclerotium rolfisii*. *Annual Review of Phytopathology* 23: 97-127. 1985.
- Punja, Z.K. & Rahe, J.E. *Sclerotium*. In: Singleton, L.L.; Mihail, J.D.; Rush, C.M. (Eds.) *Methods for Research on Soilborne Phytopathogenic Fungi*. St. Paul. APS Press. 1992. pp.166-170.

- Purdy, L.H. *Sclerotinia sclerotiorum*: history, diseases and symptomatology, host range, geographic distribution, and impact. *Phytopathology* 69: 875-880. 1979.
- Reifschneider, F.J.B., Siqueira, C.B. & Cordeiro, C.M.T. Índice de Doenças de Hortaliças no Brasil: Fungos e bactérias. Brasília. Embrapa Hortaliças. 1983.
- Roberts, D.A. & Boothroyd, C.W. *Fundamentals of Plant Pathology*. 2nd New York. W.H. Freeman. 1984.
- Schnathorst, W.C. Life cycle and epidemiology of *Verticillium*. In: Mace, M.E., Bell, A.A. & Beckman, C.H. (Eds.) *Fungal Wilt Diseases of Plants*. New York, Academic Press, 1981. pp.81-111.
- Shew, H.D. & Meyer, J.R. Thielaviopsis. In: Singleton, L.L., Mihail, J.D. & Rush, C.M. (Eds.) *Methods for Research on Soilborne Phytopathogenic Fungi*. St. Paul. APS Press. 1992. pp.171-174.
- Sneh, B., Jabaji-Hare, S., Neate, S. & Dijst, G. (Eds.) *Rhizoctonia solani*: Taxonomy, Molecular Biology, Ecology, Pathology and Disease Control. Dordrecht. Kluwer. 1996.
- Souza Dias, J.A.C. & Iamauti, M.T. Doenças da batateira (*Solanum tuberosum* L.). In: Kimati, H., Amorim, L., Bergamin Filho, A., Camargo, L.E.A. & Resende, J.A.M. *Manual de Fitopatologia : Doenças das Plantas Cultivadas*. 3. ed. São Paulo. Agronômica Ceres. 1997. p.137-264.
- Thurston, H.D. *Sustainable Practices for Plant Disease Management in Traditional Farming Systems*. Boulder. Westview Press. 1992.
- Vanderplank, J.K. *Plant Diseases: Epidemics and Control*. New York. Academic Press. 1963.
- Whitehead, A.G. *Plant Nematode Control*. Wallingford. CAB International. 1998.
- Zadoks, J.C. IPM philosophy: an appraisal of pros and cons in botanical epidemiology. *Proceedings, 8th International Workshop on Plant Disease Epidemiology*, Ouro Preto, Brazil. 2001. pp.76-88.
- Zambolim, L. & Vale, F.X.R. Controle integrado de doenças de plantas. In: Torres, J.B. & Michereff, S.J. (Eds.) *Desafios do Manejo Integrado de Pragas e Doenças*. Recife. Universidade Federal Rural de Pernambuco. 2000. pp.193-247.